










Entomopathogenic fungi: mechanisms of colonization in plants and functional roles

Hongos entomopatógenos: mecanismos de colonización endófitas en plantas y roles funcionales

Karla Villarreal-Ramírez¹, Miguel Angel Ayala-Zermeño², Oralia Antuna-Grijalva³,
Angélica María Berlanga-Padilla², Nagamani Balagurusamy¹, Javier Ulises
Hernández-Beltrán¹, Miriam Paulina Luévanos-Escareño^{1*}

¹ Laboratorio de Bioprocesos y Bioproductos, Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Autónoma de Coahuila, 27256, Carretera Torreón-Matamoros Km 7,5. Torreón, Coahuila, México.

² Departamento de Control Biológico, Centro Nacional de Referencia Fitosanitaria (CNRF), Dirección General de Sanidad Vegetal (DGSV), Servicio Nacional de Sanidad, Inocuidad y Calidad Agroalimentaria (SENASICA), Secretaría de Agricultura y Desarrollo Rural (SADER), 28110, Km 1.5 Carretera Tecomán-Estación FFCC, Tecomán, Colima, México

³ Universidad Autónoma Agraria Antonio Narro, Unidad Laguna, 27054, Periférico Raúl López Sánchez, Valle Verde, Torreón, Coahuila, México.

* Corresponding author

Email address: miriam.luevanos@uadec.edu.mx (M.P. Luévanos- Escareño)

Article history:

Received: 17 February 2026 / Received in revised form: 15 April 2026 / Accepted: 17 May 2026 / Published online: 22 May 2026.

<https://doi.org/10.29267/mxjb.2026.11.2.1-47>

ABSTRACT

Endophytic entomopathogenic fungi represent a functionally diverse group capable of infecting insects and colonizing plants, although the coexistence and ecological relevance of these functions are not always clearly established. This review synthesizes the available evidence on their taxonomic location, ecology, and endophytic interaction with plants, emphasizing the proposed colonization mechanisms and the experimental limitations that constrain its interpretation. This work examines the potential routes of establishment in plant tissues and the evidence regarding their influence on plant defense responses, considering

the variability among fungal species, host plants, and environmental conditions. Reported effects on plant physiology are also analyzed, particularly those related to photosynthesis and nutrient dynamics, highlighting the need to distinguish between correlative evidence and causal relationships.

Key words: Endophytic entomopathogenic fungi, integrated management, plant-fungus interaction, plant defense mechanisms, plant growth promotion.

RESUMEN

Los hongos entomopatógenos endófitos representan un grupo funcionalmente diverso capaz de infectar insectos y colonizar plantas, aunque la coexistencia y relevancia ecológica de estas funciones no siempre están claramente establecidas. Esta revisión sintetiza la evidencia disponible sobre su ubicación taxonómica, ecología e interacción endofítica con plantas, con énfasis en los mecanismos propuestos de colonización y en las limitaciones experimentales que restringen su interpretación. Se examinan las posibles rutas de establecimiento en tejidos vegetales y la evidencia sobre su influencia en las respuestas de defensa de las plantas, considerando la variabilidad entre especies fúngicas, plantas hospederas y condiciones ambientales. Asimismo, se analizan los efectos reportados sobre la fisiología vegetal, particularmente aquellos relacionados con la fotosíntesis y la dinámica de nutrientes, destacando la necesidad de distinguir entre evidencia correlacional y relaciones causales.

Palabras clave: Hongos entomopatógenos endófitos, interacción planta-hongo, manejo integrado, mecanismos de defensa de las plantas, promoción del crecimiento vegetal.

1. Introducción

Los hongos constituyen uno de los grupos de microorganismos más diversos del planeta, cuyo número se estima entre 2,2 y 3,8 millones de especies (Hawksworth y Lücking, 2017), aunque algunos estudios sugieren que se podrían alcanzar hasta 12 millones de especies (Wu *et al.*, 2019). Esta diversidad se refleja en la amplia variedad de funciones ecológicas que desempeñan en los ecosistemas naturales y agrícolas, incluyendo procesos de descomposición, reciclaje de nutrientes e interacciones simbióticas con otros organismos (Satyanarayana *et al.*, 2022).

Dentro de este grupo sobresalen los hongos entomopatógenos (HE) los cuales se describieron por primera vez en 1835 con los trabajos pioneros de Agostino Bassi, quien mostró cómo estos microorganismos son capaces de infectar y causar la muerte de insectos (Bassi, 1835). Debido a estas características, diversas especies de HE han sido ampliamente utilizadas como agentes de control biológico dentro de estrategias de manejo integrado de plagas en sistemas agrícolas.

Añadido a esto, durante la década de 1990 surgió un nuevo enfoque en el estudio de estos organismos cuando se demostró que algunas especies de HE también pueden colonizar

los tejidos vegetales como endófitos sin provocar síntomas de enfermedad (Bing y Lewis, 1991; 1992). Este descubrimiento abrió nuevas posibilidades, ya que reveló su capacidad para establecer asociaciones complejas con las plantas, en las que además de su actividad entomopatógena contra las plagas pueden conferir beneficios adicionales al hospedero vegetal.

Dentro de la diversidad micológica, los géneros *Beauveria* y *Metarhizium* han destacado por su notable capacidad de adaptación ecológica, ya que son organismos que tradicionalmente han sido utilizados como agentes de control biológico, pero lejos de limitarse a esta función, en la actualidad existe evidencia de que estos microorganismos pueden formar simbiosis endófitas sin causar daño a los tejidos vegetales. Diversos estudios han documentado colonización en raíces, tallos y hojas, donde pueden modular respuestas fisiológicas y bioquímicas de la planta, favoreciendo procesos relacionados con el crecimiento, la nutrición mineral y los mecanismos de defensa frente a herbívoros y patógenos. Sumado a esto, se ha reportado que los HE pueden participar indirectamente con el movimiento de nutrientes en el suelo y producir metabolitos secundarios capaces de interactuar en las vías de señalización vegetal generando respuestas positivas en el desarrollo y la tolerancia al estrés (Tyurin *et al.*, 2023; Ahsan *et al.*, 2024).

A pesar de los avances tan relevantes, aún existen interrogantes importantes sobre los mecanismos moleculares que regulan la interacción hongo-planta y sobre las vías metabólicas responsables de los efectos fisiológicos que se observan en las plantas colonizadas, por lo que comprender la dinámica de estas asociaciones resulta fundamental para evaluar su potencial aplicación en sistemas agrícolas sostenibles. Por lo tanto, el objetivo de la presente revisión es integrar y analizar los avances recientes sobre los mecanismos de colonización, los procesos de señalización molecular y los efectos fisiológicos asociados a la integración entre HE con comportamiento endófito y plantas, así como discutir su relevancia potencial dentro de estrategias de manejo agrícola sostenible.

2. El mundo de los hongos endófitos

2.1. Hongos endófitos y sus características

Los endófitos son microorganismos que tienen la característica de colonizar de manera simbiótica una gran diversidad de especies vegetales, estableciendo asociaciones complejas con sus hospedantes y con el ambiente. Estos microorganismos se encuentran ampliamente distribuidos en todo el reino vegetal y pertenecen a distintos grupos taxonómicos, incluidos virus, bacterias, protistas y hongos (Kumar *et al.*, 2025). Diversos estudios han afirmado que los endófitos están presentes en prácticamente todas las plantas (Liu *et al.*, 2017; Gakuubi *et al.*, 2021) y que pueden tener la capacidad de establecer distintos tipos de relaciones biológicas, incluyendo interacciones simbióticas de tipo mutualista o comensal (Kuźniar *et al.*, 2025).

En particular, los hongos endófitos se pueden localizar tanto en los tejidos radiculares como en los órganos aéreos de las plantas (Li *et al.*, 2025). Desde el punto de vista evolutivo, los hongos endófitos no comparten un único ancestro común, sino que pertenecen a diversos

linajes, lo que evidencia su elevada diversidad y plasticidad para establecer las relaciones con las plantas hospedantes (Ameen *et al.*, 2024). La Figura 1 resume algunas características reportadas en la interacción entre hongos endófitos y plantas; entre ellas se incluye la producción de diversos metabolitos secundarios, como compuestos antimicrobianos, antioxidantes y moléculas con actividad fitohormonal. Estos compuestos han sido relacionados con la modulación de procesos fisiológicos en la planta, particularmente en respuestas asociadas al estrés abiótico y biótico (Yan *et al.*, 2019; Akram *et al.*, 2023; Gao *et al.*, 2025).

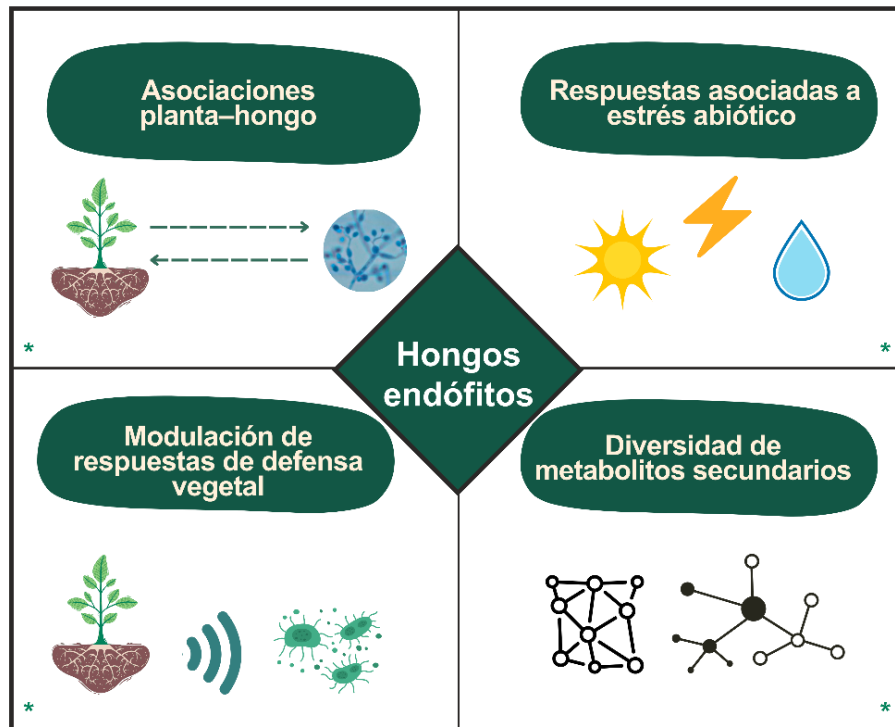


Fig. 1. Funciones potenciales de los hongos endófitos en interacción con plantas. *Estas funciones corresponden a las descritas en diferentes sistemas planta-hongo; su expresión depende de la especie vegetal, la identidad del hongo y las condiciones ambientales.

Fig. 1. Potential functions of endophytic fungi in interaction with plants. *These functions correspond to those described in different plant–fungus systems; their expression depends on the plant species, the identity of the fungus, and the environmental conditions.

2.2. Hongos endófitos y su diversidad

Diversos estudios han demostrado que múltiples géneros y especies de hongos endófitos pueden coexistir en una misma planta cultivada (Pescie *et al.*, 2021), lo que pone de manifiesto la coexistencia de un ecosistema microbiano altamente complejo y diverso. Históricamente los hongos endófitos más frecuentemente reportados pertenecen a los géneros *Fusarium*, *Aspergillus*, *Alternaria*, *Trichoderma*, *Penicillium*, *Cladosporium*, *Colletotrichum* y *Talaromyces* (Gioia *et al.*, 2020; Galindo-Solís y Fernández, 2022; Fan y Shi, 2024). Estos hongos pueden participar en una amplia variedad de procesos

beneficiosos para las plantas, que incluyen la tolerancia a metales pesados, producción de compuestos antioxidantes, la mitigación del estrés hídrico, la promoción de crecimiento vegetal, entre otros efectos positivos, colocándolos como una herramienta para la agricultura sostenible (Carla *et al.*, 2022). En la Tabla 1 se presentan algunos hongos endófitos, junto con un resumen de las funciones que se han documentado en hospederos vegetales específicos.

Tabla 1. Hongos endófitos asociados a diferentes plantas hospederas y su contribución en la fisiología de la planta.

Table 1. Endophytic fungi associated with different host plants and their contribution to plant physiology.

Hongos endófitos	Planta hospedera	Actividad/Metabolitos	Referencias
<i>Aspergillus</i> spp. <i>Cladosporium</i> spp., <i>Penicillium</i> spp.	<i>Pinguicula moranensis</i>	Participan en la digestión de las presas mediante la actividad enzimática (quitinasa/lipasa), facilitan la absorción de minerales a través de las raíces y contribuyen a los mecanismos de defensa de las plantas.	(Rueda-Almazán <i>et al.</i> , 2021)
<i>Curvularia lunata</i>	<i>Solanum lycopersicum</i>	Incrementa la tolerancia al estrés por cadmio mediante la modulación de sistemas antioxidantes, fitohormonas y la expresión de genes asociados al estrés.	(Asaf <i>et al.</i> , 2023)
<i>Epichloë</i> spp.	<i>Lolium perenne</i>	Mitiga el estrés hídrico al aumentar la biomasa radicular, la retención de agua, y la producción de metabolitos relacionados con el estrés; confiere alcaloides fúngicos; y protección frente a herbívoros.	(Bastías <i>et al.</i> , 2024)
<i>Fusarium oxysporum</i>	<i>Gossypium hirsutum</i> , <i>Cucumis sativus</i> , <i>Capsicum annuum</i> , <i>Helianthus annuus</i> , <i>Triticum aestivum</i>	Endófito no patógeno que coloniza raíces y tallos, promoviendo el crecimiento de brotes o raíces.	(Sevillano-Caño <i>et al.</i> , 2024)
<i>Fusarium acuminatum</i>	<i>Bupleurum scorzonerifolium</i>	Estimula la biosíntesis de la saikosaponina D (SSd) mediante la activación de la vía	(Liu <i>et al.</i> , 2024)

<i>Paecilomyces tenuis</i>	<i>Centella asiatica</i>	del mevalonato y la regulación positiva de genes biosintéticos clave. Produce cumarinas y compuestos fenólicos con actividad antifúngica, antioxidante y antimutagénica.	(Iamtham <i>et al.</i> , 2023)
<i>Nigrospora aurantiaca</i> , <i>Nigrospora oryzae</i> , <i>Phyllosticta capitalensis</i>	<i>Oxalis latifolia</i>	Presentan actividad antimicrobiana in vitro contra <i>Bacillus subtilis</i> , <i>Escherichia coli</i> , <i>Staphylococcus aureus</i> .	(Hussein <i>et al.</i> , 2024)
<i>Pochonia</i> spp. y <i>Metarhizium</i> spp.	<i>Cannabis sativa</i> L.	Promueve el crecimiento en las etapas tempranas e incrementa la longitud del brote, el peso del tallo y raíces.	(Hu <i>et al.</i> , 2023)

2.3. Métodos de detección e identificación de hongos endófitos

La detección e identificación de hongos endófitos en tejidos vegetales se ha llevado a cabo mediante la integración de diversas metodologías, que incluyen técnicas basadas en cultivo, herramientas moleculares y enfoques independientes de cultivo. La combinación de estos métodos ha permitido ampliar la caracterización de la diversidad, distribución y composición de las comunidades de hongos endófitos en distintos sistemas vegetales (Hardoim *et al.*, 2015).

2.3.1. Aislamiento en cultivo

El aislamiento en cultivo constituye uno de los enfoques más ampliamente utilizados para la detección de hongos endófitos en tejidos vegetales (Deepak y Virk, 2022; Dos Reis *et al.*, 2022). Este método se basa en la recuperación de microorganismos viables a partir de tejidos previamente sometidos a un proceso de desinfección superficial, el cual generalmente incluye una secuencia de tratamientos con agentes desinfectantes, como etanol (70%) y soluciones de hipoclorito de sodio, seguidos de lavados con agua estéril (Nazir *et al.*, 2024; Masri *et al.*, 2025). El objetivo de este procedimiento es eliminar los microorganismos epífitos sin afectar a los endófitos presentes en el interior de los tejidos. Posteriormente, los tejidos se fragmentan bajo condiciones asépticas y se colocan en medios de cultivo para favorecer el crecimiento de hongos endófitos (Eskander *et al.*, 2026). Tras el periodo de incubación, las colonias obtenidas son subcultivadas con el fin de obtener cultivos puros, los cuales pueden ser caracterizados mediante criterios morfológicos, tales como la forma, coloración, textura de la colonia y producción de esporas (Vidal *et al.*, 2020; Khalil *et al.*, 2021).

2.3.2. Identificación molecular

La identificación molecular constituye una herramienta fundamental para la caracterización precisa de los hongos endófitos. Esta se basa en el análisis de secuencias de ADN y en la inferencia de relaciones filogenéticas a partir de regiones génicas específicas, previamente amplificadas mediante la reacción en cadena de la polimerasa (PCR) (Shamsudin *et al.*, 2025).

Entre los marcadores moleculares disponibles, la región del espaciador transcrito interno (ITS) ha sido ampliamente adoptada como el código de barras estándar para la identificación de hongos, debido a su facilidad de amplificación, su amplio uso en bases de datos y su capacidad para discriminar entre variación intra e interespecífica (Bradshaw *et al.*, 2023). No obstante, la resolución taxonómica de la región ITS puede ser limitada en ciertos grupos fúngicos, particularmente en especies estrechamente relacionadas.

Por esta razón, se ha promovido el uso complementario de genes codificadores de proteínas, tales como actina (ACT), el factor de elongación de la traducción 1 α (TEF-1 α), la β -tubulina (TUB2) y la calmodulina (CAL), los cuales permiten una discriminación taxonómica más precisa y facilitan la delimitación de especies crípticas (Terna *et al.*, 2024).

2.3.3. Técnicas independientes de cultivo (metabarcoding y secuenciación de próxima generación)

Las técnicas independientes de cultivo, particularmente el metabarcoding basado en secuenciación de próxima generación (NGS) también conocida como secuenciación de alto rendimiento (HTS), han permitido en los últimos años caracterizar la diversidad microbiana en tejidos vegetales de manera más amplia y eficiente. Estos enfoques posibilitan el análisis simultáneo de múltiples organismos en una sola ejecución, con mayor velocidad y sensibilidad en comparación con los métodos tradicionales (Ogbuji y Agogbua, 2025).

El metabarcoding de ADN se basa en la amplificación y secuenciación masiva de regiones génicas específicas presentes en la muestra, lo que permite la detección simultánea de una amplia diversidad de microorganismos. Posteriormente, las secuencias obtenidas son sometidas a análisis bioinformáticos que incluyen etapas de filtrado, agrupamiento y asignación taxonómica, lo cual facilita la caracterización de las comunidades microbianas (Albuquerque *et al.*, 2025).

2.3.4. Técnicas de microscopía

Para la visualización directa de la colonización endófito, se emplean métodos con técnicas de microscopía, incluyendo las modalidades ópticas, confocal y electrónica, las cuales permiten observar estructuras del endófito, mecanismos de penetración y patrones de colonización en los tejidos internos vegetales (Kumar *et al.*, 2023).

En estudios experimentales, el uso de cepas transformadas con marcadores fluorescentes, como la proteína verde fluorescente (GFP), que ha permitido un seguimiento más preciso y dinámico de los patrones de colonización en los tejidos vegetales (Lahey *et al.*, 2020).

La integración de estas técnicas de identificación con enfoques en las ciencias ómicas avanzadas, ha permitido trascender de una identificación taxonómica a una comprensión funcional de las interacciones que se pueden generar con los tejidos vegetales y los hongos endófitos, como la expresión de genes, la producción de metabolitos secundarios y la modulación de rutas fisiológicas, permitiendo la identidad fúngica y vinculación con su actividad biológica potencial (Samal *et al.*, 2023; Zhang *et al.*, 2025).

3. Hongos entomopatógenos

Los HE constituyen un grupo heterogéneo de microorganismos que, desde el punto de vista taxonómico, se distribuyen principalmente en dos grandes linajes: (i) el orden *Entomophthorales*, actualmente ubicado en el subfilo *Entomophthoromycotina* dentro del filo *Zoopagomycota*, el cual agrupa especies mayormente patógenas obligadas de insectos y otros artrópodos (Hajek *et al.*, 2025), y (ii) un conjunto de especies pertenecientes al filo *Ascomycota*, principalmente al orden *Hypocreales*, que fueron históricamente agrupadas bajo el término morfológico *Hyphomycetes*; Este último orden incluye géneros como *Beauveria*, *Metarhizium* y *Cordyceps*, cuya delimitación taxonómica ha sido sustentada mediante análisis filogenéticos multilocus dentro de *Hypocreales* (Kepler *et al.*, 2017; Sung *et al.*, 2007), y que tienen una alta relevancia agrícola para el control biológico de plagas (Sinha *et al.*, 2016; Vivekanandhan *et al.*, 2024).

Aunque se han descrito algunos HE en otros filos, como *Basidiomycota* y *Chytridiomycota*, su representación es limitada y se pudieran considerar de menor importancia en el manejo integrado de plagas (Sinha *et al.*, 2016; Ahsan *et al.*, 2024). Por el contrario, los entomopatógenos pertenecientes al filo *Ascomycota* se caracterizan por su capacidad para parasitar insectos y provocar su muerte, mediante la producción de enzimas extracelulares, tales como proteasas, quitinasas y lipasas, las cuales desempeñan un papel esencial en los procesos de adhesión, penetración, infección y degradación de los insectos huésped (Gebremariam *et al.*, 2022). En consecuencia, los HE de filo destacan como agentes eficientes para el control de plagas, ya sea a través de su acción natural en los ecosistemas o mediante aplicaciones inducidas en sistemas agrícolas (Miranda-Fuentes *et al.*, 2020). En la Tabla 2 se presentan estudios recientes que documentan el control de plagas bajo condiciones experimentales por HE.

Tabla 2. Hongos entomopatógenos utilizados en el control de plagas bajo distintas condiciones experimentales.

Table 2. Entomopathogenic fungi used in pest control under different experimental conditions.

Hongos entomopatógenos	Plaga Objetivo	Material biológico	Condiciones de evaluación	Referencias
<i>Beauveria bassiana</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Conidios	Laboratorio	(Wakil <i>et al.</i> , 2025a)
<i>Beauveria pseudobassiana</i>	<i>Popillia Japonica</i>	Conidios	Laboratorio	(Küng <i>et al.</i> , 2025)
<i>B. bassiana</i> y <i>Metarhizium anisopliae</i>	<i>Spodoptera litura</i>	Conidios	Laboratorio	(Sharma <i>et al.</i> , 2024)
<i>B. bassiana</i> y <i>M. anisopliae</i>	<i>Haemonchus</i> spp., <i>Meloidogyne incognita</i>	Enzimas	Laboratorio	(Figueroa <i>et al.</i> , 2024)
<i>M. anisopliae</i>	<i>Aphis fabae</i>	Conidios	Laboratorio y campo	(Emaru <i>et al.</i> , 2024)
<i>Purpureocillium lilacinum</i>	<i>Amblyomma sculptum</i>	Conidios	Campo	(Moura <i>et al.</i> , 2025)
<i>M. anisopliae</i> , <i>Metarhizium pingshaense</i> , <i>Metarhizium humberti</i> y <i>Metarhizium robertsii</i>	<i>Euschistus heros</i>	Conidios	Laboratorio	(Nunes-Silva <i>et al.</i> , 2025)
<i>Metarhizium koreanum</i>	<i>Nilaparvata lugens</i>	Conidios	Invernadero	(Abba Muazu <i>et al.</i> , 2024)
<i>M. robertsii</i> y <i>B. bassiana</i>	<i>Tetranychus urticae</i>	Conidios	Invernadero	(Canassa <i>et al.</i> , 2019)
<i>M. anisopliae</i>	<i>Bemisia Tabaco</i>	Conidios	Laboratorio	(Pacheco-Aguirre <i>et al.</i> , 2020)
<i>M. robertsii</i>	<i>Tetranychus urticae</i>	Conidios	Laboratorio, invernadero y campo	(Wakil <i>et al.</i> , 2025b)
<i>B. bassiana</i> y <i>Metarhizium rileyi</i>	<i>Spodoptera frugiperda</i>	Conidios	Laboratorio	(Hernández-Campos <i>et al.</i> , 2025)

3.1. Hongos entomopatógenos con habilidad endófito

Los análisis filogenéticos sugieren que los HE se originaron a partir de endófitos asociados a gramíneas y que, a lo largo de su evolución, se adaptaron a insectos y plantas (Barelli *et al.*, 2016). Lo que se confirma con las investigaciones recientes en donde se ha demostrado que los HE pueden comportarse como endófitos, colonizando diversos tejidos vegetales sin inducir síntomas de enfermedad y establecer relaciones mutualistas con las plantas (Wilberts *et al.*, 2023).

Esta doble naturaleza de los HE ha dado lugar a una visión integral de este grupo, en el que no solo se consideran sus aspectos morfológicos y filogenéticos clásicos, sino que también se incorporan su función ecológica y las interacciones que establecen con sus hospederos, incluidas plantas e insectos. Desde esta perspectiva, se ha reportado que algunos HE pueden desempeñarse como promotores de crecimiento colindando las plantas; aunque es importante destacar que estos procesos varían considerablemente en función de la especie e incluso de la cepa con la que se esté trabajando (Silva *et al.*, 2020; Jamunarani *et al.*, 2022; Ahsan *et al.*, 2024).

3.2. Marco ecológico de los endófitos y su aplicación a hongos entomopatógenos con comportamiento endófito

Uno de los marcos conceptuales más utilizados para describir la diversidad ecológica de los hongos endófitos es el propuesto por Rodríguez *et al.* (2009), el cual ha sido ampliamente utilizado como base para su clasificación (Liao *et al.*, 2025). Este marco establece una categorización de los hongos endófitos en función de su modo de transmisión, rango de hospederos y patrones de colonización dentro de los tejidos vegetales.

De manera general, este modelo distingue entre endófitos clavicipitáceos (Clase 1) y endófitos no clavicipitáceos (Clases 2–4), destacando diferencias clave en su especificidad ecológica y estrategias de transmisión. Los endófitos clavicipitáceos (Clase 1) se caracterizan por una alta especificidad hacia gramíneas y por presentar una transmisión predominantemente vertical a través de semillas, lo que asegura su persistencia entre generaciones de la planta hospedante. En contraste, los endófitos no clavicipitáceos (Clases 2–4) constituyen un grupo más diverso, cuya transmisión ocurre principalmente de manera horizontal y cuya colonización puede abarcar tanto tejidos aéreos como subterráneos (Rodríguez *et al.*, 2009). Dentro de este grupo, distintas clases ecológicas se diferencian por su distribución tisular y amplitud de hospedero, incluyendo endófitos con colonización sistémica amplia (Clase 2), colonizadores localizados principalmente en hojas (Clase 3) y endófitos asociados al sistema radical, como los endófitos oscuros septados (Clase 4) (Rodríguez *et al.*, 2009; Liu-Xu *et al.*, 2022; Liao *et al.*, 2025).

A pesar de la utilidad de este modelo, su aplicación directa a los HE resulta conceptualmente limitada. A diferencia de los endófitos clásicos, los HE no presentan un estilo de vida endófito obligatoria, sino que exhiben una estrategia ecológica flexible que incluye fases como patógenos de insectos, habitantes del suelo y, bajo ciertas condiciones,

colonizadores endófitos de plantas. Esta plasticidad funcional dificulta su clasificación dentro de categorías definidas principalmente para endófitos especializados.

Diversos estudios han demostrado que algunos HE poseen una notable dualidad funcional al ser capaces de establecer asociaciones endófitas con plantas sin perder su potencial patogénico hacia los insectos, esta característica ha llevado a proponer que su interacción con las plantas debe entenderse como parte de un continuo ecológico, más que como una categoría discreta (Ramos *et al.*, 2020; Silva *et al.*, 2020; Mantzoukas *et al.*, 2023; Yogananda *et al.*, 2023). Sin embargo, a diferencia de los endófitos clavicipitáceos, la evidencia que respalda mecanismos de transmisión bien definidos en HE aún es limitada, particularmente en lo que respecta a la transmisión vertical, lo que representa uno de los principales lagunas del conocimiento en este campo; la inclusión de los HE dentro de las clases ecológicas propuestas por Rodríguez *et al.* (2009) debe realizarse con cautela, aunque ciertos patrones de colonización, como la afinidad de *Metarhizium* por las raíces o la frecuente de recuperación de *Beauveria* en tejidos aéreos, podrían sugerir similitudes con las clases 2–4, pero estas no implican una equivalencia funcional ni ecológica. Particularmente, la ausencia de evidencia robusta sobre mecanismos de transmisión bien definidos, así como la dependencia de condiciones experimentales para inducir la colonización endófitas, limitan la aplicación directa del modelo a los HE (este tema se desarrolla en la siguiente sección).

En este sentido, más que encajar a los HE dentro de categorías predefinidas, resulta más apropiado abordarlos desde una perspectiva funcional, considerando variables como la capacidad de colonización asintomática, la distribución tisular, la persistencia temporal y la interacción con otros nichos ecológicos, incluyendo el suelo e insectos huésped (Gutiérrez Cárdenas *et al.*, 2024).

3.3. Evidencia de transmisión de hongos entomopatógenos endófitos

La interpretación de la interacción entre HE y plantas requiere distinguir entre los conceptos de colonización y transmisión. La colonización endófitas se refiere al establecimiento de microorganismos tras una exposición inicial, mientras que la transmisión implica su transferencia entre individuos o generaciones (Rodríguez *et al.*, 2009; Vega, 2018). En el caso de los HE gran parte de la evidencia disponible está basada en técnicas de identificación por re-aislamiento y PCR (Raya-Díaz *et al.*, 2017; McKinnon *et al.*, 2018), donde se ha demostrado la presencia endófitas de especies como *B. bassiana* y *M. anisopliae* en los tejidos vegetales. Sin embargo, estos hallazgos no son una evidencia de transmisión en sentido estricto, sino que confirman la colonización del hospedero y no su transmisión ecológicamente sostenida.

Como se ha mencionado previamente, los HE presentan una alta capacidad para colonizar tejidos vegetales a través de múltiples rutas y con diversas especies de plantas entre ellas *Zea mays*, *Triticum aestivum*, *Solanum lycopersicum* etc. (Jaber y Ownley, 2018; Jamunarani *et al.*, 2022; Liu *et al.*, 2022). No obstante, la evidencia que respalda la existencia de mecanismos de transmisión en términos ecológicos es considerablemente más limitada, los pocos casos que sugieren transmisión vertical, como en *Papaver somniferum* por Quesada-Moraga *et al.* (2014), representan excepciones más que una

regla, en este sentido, la evidencia disponible indica que la transmisión, particularmente la horizontal, permanece escasamente demostrada.

Lo anterior nos sugiere que la persistencia y funcionalidad de los HE en sistemas planta-suelo no dependen forzosamente de mecanismos de transmisión; por el contrario, parece ajustarse a un modelo de colonización oportunista, en el cual el establecimiento endófito es transitorio y condicionado por la disponibilidad de inóculo. Asimismo, puede proponerse un modelo de reservorio ambiental, donde el suelo actúa como una fuente principal de persistencia de estos microorganismos; este enfoque es consistente con observaciones que destacan la plasticidad ecológica de hongos del género *Metarhizium*, los cuales son capaces de alternar entre estilos de vida saprobio, endófito y entomopatógeno sin requerir transmisión sostenida (Barelli *et al.*, 2016; Vega, 2018). De esta forma, la denominada doble funcionalidad de los HE puede explicarse sin recurrir a supuestos no demostrados sobre su transmisión ecológica.

4. Colonización de hongos entomopatógenos

Los HE poseen una plasticidad biológica, un ejemplo documentado se presenta con el *M. robertsii*, el cual presenta genes asociados a ambas funciones, el gen *Mad1* relacionado con la patogénesis en insectos y el gen *Mad2* que está vinculado a la colonización en la planta (Barelli *et al.*, 2011; 2016). Estos genes representan solo una fracción de los mecanismos moleculares implicados en la capacidad de estos hongos para interactuar con distintos hospedadores. A pesar de ello, es importante señalar que la plasticidad ecológica de los HE depende de muchos otros factores, tanto genéticos como fisiológicos, que les permiten adaptarse a diversos nichos ambientales, considerando al suelo como uno de los mayores reservorios, donde los HE pueden interactuar con los insectos, colonizar la rizosfera o establecer asociaciones endófitas con las plantas (Fernández-Bravo *et al.*, 2021).

4.1. Colonización de hongos entomopatógenos en insectos

Durante la infección hacia los insectos, los HE emplean procesos integrados, los cuales combinan fuerza mecánica y actividad bioquímica (Litwin *et al.*, 2020). Los cuales pueden describirse en fases sucesivas: (1) adhesión del conidio a la cutícula del insecto, seguida de germinación y formación del tubo germinativo; (2) diferenciación de estructuras de penetración, como los apresorios, que generan presión de turgencia y facilitan la invasión en regiones susceptibles de la cutícula; y (3) la penetración activa mediante la acción combinada de la presión mecánica y la secreción de enzimas hidrolíticas extracelulares, incluyendo proteasas, quitinasas y lipasas, que degradan los componentes estructurales de la cutícula (Vidhate *et al.*, 2022; Ma *et al.*, 2023; Alviti Kankanamalage *et al.*, 2025). Una vez que atraviesa la cutícula, el hongo alcanza la hemolinfa, donde prolifera en forma de blastosporas y produce metabolitos secundarios y proteínas efectoras que contribuyen a la evasión del sistema inmune del hospedero y puede favorecer la colonización sistémica, con la relevancia de compuestos específicos, como el ácido oxálico, sin embargo, estos pueden variar entre especies y sistemas experimentales, por lo que no constituye un mecanismo completamente universal (Vidhate *et al.*, 2022).

En la Figura 2 se presenta un esquema generalizado que resume las etapas principales del proceso de infección y colonización en insectos.

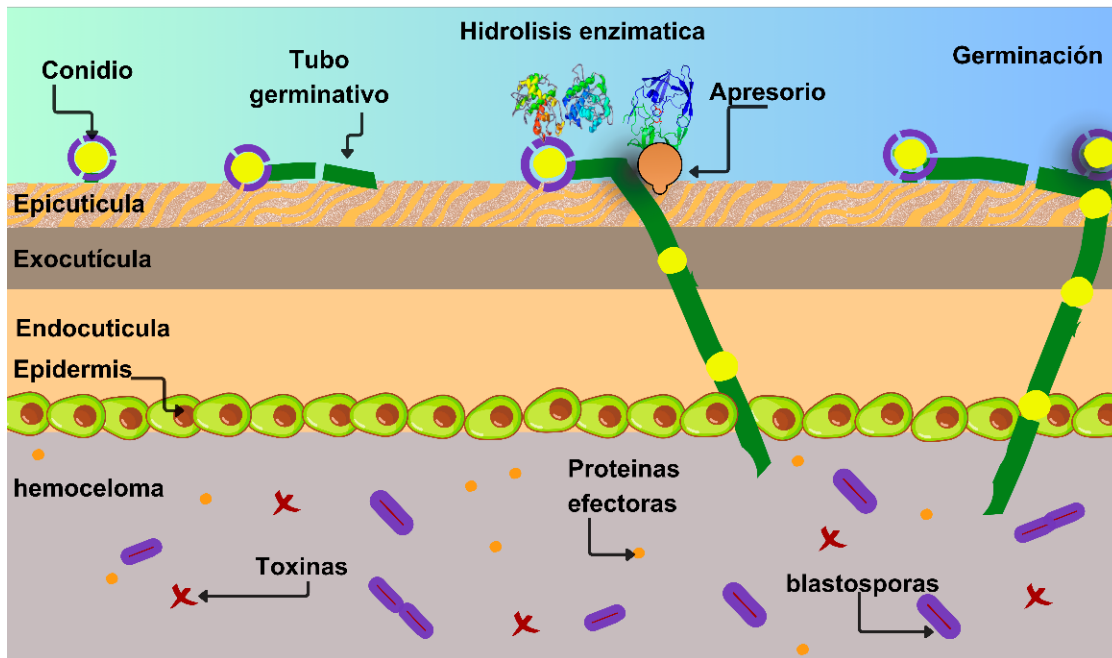


Fig. 2. Representación esquemática del proceso de infección y colonización de hongos entomopatógenos en insectos. El diagrama muestra adhesión y germinación de conidios, la entrada del hongo en la cutícula (turgencia y enzimas) y proliferación en el hemocele. Adaptado de Vidhate *et al.* (2022) y Alviti Kankanamalage *et al.* (2025).

Fig. 2. Schematic representation of the infection and colonization process of entomopathogenic fungi in insects. The diagram shows conidial adhesion and germination, fungal penetration through the cuticle (turgor and enzymes), and proliferation in the hemocoel. Adapted from Vidhate *et al.* (2022) and Alviti Kankanamalage *et al.* (2025).

4.2. Colonización de hongos entomopatógenos en el tejido vegetal

El establecimiento exitoso en la interacción entre HE y tejido vegetal requiere un proceso dinámico, el cual depende de la comunicación molecular y compatibilidad fisiológica entre el hongo y la planta hospedera (Yadav *et al.*, 2025). En este sentido, la colonización puede iniciarse incluso antes del contacto físico directo, mediante el intercambio de señales químicas presentes en exudados radiculares o a través de los compuestos liberados por el micelio fúngico. Estas señales facilitan el reconocimiento entre ambos organismos y favorecen el establecimiento de la interacción (Ahsan *et al.*, 2024).

4.2.1. Reconocimiento inicial y comunicación molecular

El reconocimiento de componentes fúngicos por plantas ha sido caracterizado principalmente en sistemas modelo como el de *Arabidopsis thaliana*, donde oligómeros de quitina son percibidos por receptores con dominios LysM (motivo de lisina), incluyendo LYK5 y CERK1 (quinasas receptoras), los cuales forman complejos funcionales que activan la inmunidad inducida por patrones (PTI) (Gong *et al.*, 2020; Giovannoni *et al.*, 2021; Ngou *et al.*, 2022). La activación de estos receptores desencadena respuestas tempranas, tales como la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), la deposición de callosa (β -1,3-glucano) en la pared celular y la reprogramación transcripcional dependiente de ácido salicílico (SA) y ácido jasmónico (JA), las cuales forman la defensa basal en plantas (Cui *et al.*, 2015). Aunque estos organismos comparten patrones moleculares asociados a microorganismos fúngicos (MAMPs) (p. ej., quitina), la evidencia de cómo se da el reconocimiento por receptores de reconocimiento de patrones (PRRs) en estos sistemas es escasa.

En la interacción de los endófitos con características no patógenas, la activación de PTI no implica necesariamente la exclusión del microorganismo, ya que diversos estudios han demostrado que dicha respuesta puede ser transitoria de esta forma evitando una activación sostenida de respuestas inmunes y permitiendo la coexistencia entre el hongo y la planta (Ngou *et al.*, 2022). En fitopatógenos, este fenómeno está bien establecido mediante efectores (p. ej., proteínas LysM que secuestran quitina) (Liu *et al.*, 2024). Mientras que en HE como *B. bassiana* y *M. anisopliae* se han podido documentar cambios en la expresión de genes de defensa y en metabolitos durante la colonización vegetal (Jaber y Ownley, 2018; Vega, 2018). Sin embargo, la cinética fina de las respuestas tempranas de PTI (picos de ROS), así como la evaluación de respuestas posteriores, como la deposición de callosa en la pared celular, rara vez se han caracterizado en estos sistemas, por lo que la noción en HE se apoya principalmente en evidencia indirecta inferida y en analogía con otros hongos (Ahsan *et al.*, 2024).

4.2.2. Germinación y establecimiento superficial

Después de la inoculación, los conidios del hongo pueden germinar sobre las superficies vegetales como hojas o raíces, bajo condiciones ambientales favorables, produciendo así tubos germinativos y crecimiento micelial (Nishi *et al.*, 2020). En estos casos, estas primeras estructuras pueden favorecer el crecimiento inicial del hongo y facilitar la colonización posterior (Jaber y Enkerli, 2017; Ullrich *et al.*, 2017; Vianna *et al.*, 2021). Aunque este proceso ha sido documentado en condiciones controladas, su eficiencia y relevancia ecológica en condiciones naturales aún no se encuentran bien caracterizadas.

4.2.3. Penetración y colonización endófitica inicial

Una vez que se establece la germinación, se ha propuesto que, durante el contacto directo con los tejidos vegetales, los HE pueden colonizar la planta a través de heridas, tejidos jóvenes o zonas de crecimiento radicular; también se ha planteado que algunas estructuras naturales de la planta, como estomas o lenticelas, podrían actuar como posibles sitios de entrada (Nishi *et al.*, 2020; Lu *et al.*, 2021). Durante esta etapa también se pueden formar

estructuras de adhesión, como apresorios, que facilitan el contacto cercano sin daños tisulares significativos (Ullrich *et al.*, 2017; Vianna *et al.*, 2021; Ahsan *et al.*, 2024).

La penetración endófitra también suele asociarse con la producción controlada de enzimas, las cuales están involucradas en la degradación parcial de la pared celular vegetal, lo que permite al hongo ingresar al tejido sin causar destrucción estructural significativa (Al Houry, 2021; Ahsan *et al.*, 2024); aunque la relación directa entre la expresión de estas enzimas y la ausencia de daño tisular significativo no siempre ha sido demostrada de manera causal. Al Houry *et al.* (2021) reportaron un incremento en la expresión de los genes *Cdep1* y *Cyp5337A1* a los dos días post-inoculación, lo que sugiere una participación selectiva de despolimerasas durante la penetración temprana de *B. bassiana* en tejidos vegetales, sin inducir lisis celular.

4.2.4. Colonización interna, regulación y mantenimiento de la interacción

Una vez dentro del tejido vegetal se propuso que el micelio puede diseminarse principalmente de forma intercelular a través del mesófilo o de los tejidos corticales (Landa *et al.*, 2013; Wei y Liu, 2021). Durante esta interacción, el hongo mantiene un contacto con las células vegetales dentro de los espacios intercelulares, lo que puede favorecer la comunicación molecular y el intercambio de compuestos metabólicos entre ambos organismos (Liu *et al.*, 2025). Estos procesos han sido descritos para diversos hongos endófitos, pero con base en la evidencia de estudio para los HE endófitos se puede seguir patrones de colonización similares; sin embargo, la distribución dentro del tejido vegetal suele ser más localizada y altamente dependiente de la especie fúngica, el hospedero y las condiciones de inoculación (Greenfield *et al.*, 2016; Jamunarani *et al.*, 2022; Wilberts *et al.*, 2022; Ahsan *et al.*, 2024).

De manera paralela, la interacción de plantas con HE se asocia con reconfiguración hormonal del hospedero. En estudios con endófitos se han reportado cambios en las rutas de auxinas (AIA), ácido jasmónico (JA) y ácido salicílico (SA), las cuales pueden dirigir el equilibrio entre crecimiento y defensa. En *Metarhizium* spp. existen reportes de actividad tipo auxina o de modulación de la señalización hormonal que se correlaciona con desarrollo radicular y cambios en defensa; sin embargo, en muchos casos no se demuestra directamente la biosíntesis/secreción de hormonas por el hongo, sino efectos inferidos a partir de fenotipos o perfiles transcriptómicos (Han *et al.*, 2020; Nagarajan *et al.*, 2023; Batool *et al.*, 2024). Además, la interacción entre JA y SA es contextualmente antagonista, por lo que no es apropiado asumir aumentos paralelos simples de ambas vías durante la colonización, ya que en muchos casos no es posible discriminar si estos cambios son consecuencia directa de la actividad fúngica o respuestas secundarias del hospedero ante la colonización.

La comunicación molecular entre el hongo y la planta también puede involucrar la regulación de la planta hospedera, en la que participan factores de transcripción, como los pertenecientes a la familia WRKY, los cuales regulan la expresión de genes asociados a la defensa y crecimiento, además de intervenir en la transducción de señales relacionadas con el reconocimiento fúngico y el ajuste inmunológico (González-Guzmán *et al.*, 2023; Batool *et al.*, 2024).

En distintos sistemas planta–microorganismo, se ha observado que estos factores contribuyen a la regulación del equilibrio entre defensa y crecimiento; sin embargo, en el caso de HE, no se ha demostrado de manera directa que su actividad determine el establecimiento de una colonización endófito estable. Por lo que se puede sugerir que la interacción planta y hongos entomopatógenos se sitúa en un continuo determinado por la intensidad de la respuesta inmune; estudios en sistemas insecto–hongo han demostrado que *B. bassiana* es capaz de evadir la respuesta inmune del hospederos (insectos) mediante la modificación de proteínas de la pared celular, lo que interfiere con el reconocimiento por parte de los hemocitos y permite la progresión de la infección (Ding *et al.*, 2020), lo que pone en evidencian que los HE poseen mecanismos activos de modulación del reconocimiento del hospedero.

Este marco conceptual se sintetiza en la Figura 3, donde se integran reconocimiento, activación de PTI, componentes de modulación y los posibles desenlaces de la interacción. En interacciones endófitas, la respuesta puede ser transitoria o regulada; aquí se propone que mecanismos similares puedan ocurrir en hongos entomopatógenos endófitos donde la intensidad de la respuesta puede determinar el resultado de la interacción. No obstante, este modelo debe considerarse una simplificación operativa, ya que la dinámica real de la interacción probablemente involucra múltiples capas regulatorias que aún no son caracterizadas en HE.

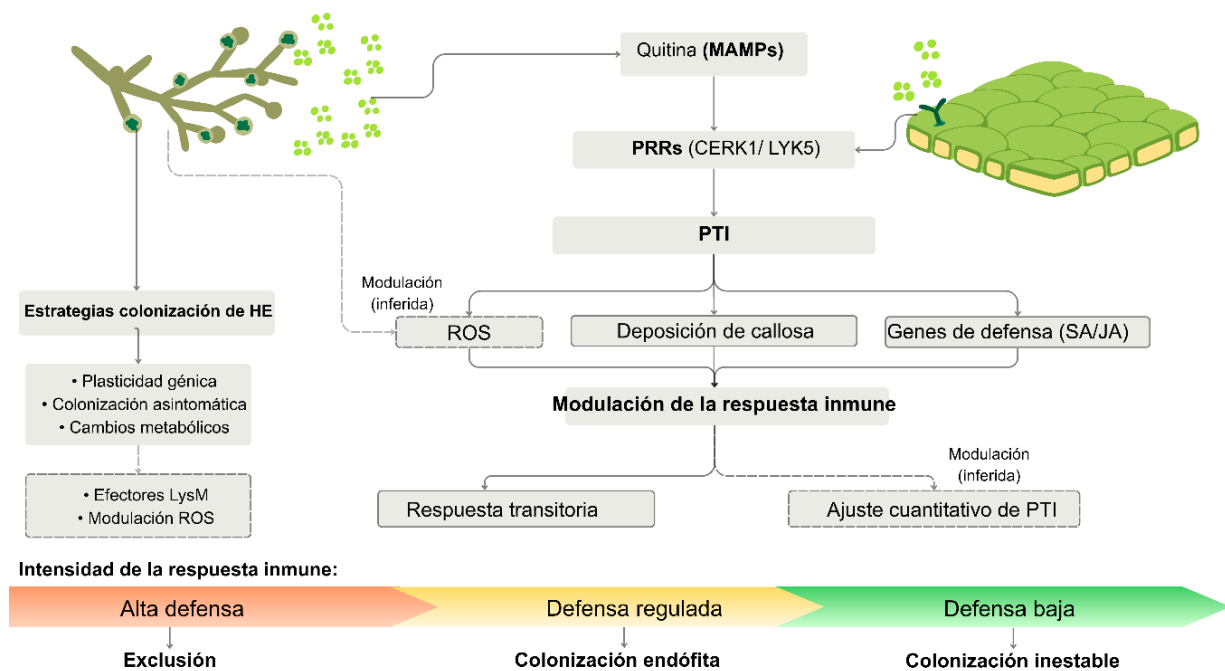


Fig. 3. Modelo conceptual del reconocimiento molecular y la respuesta inmune en interacciones de planta y hongo. La percepción de quitina (MAMPs) por PRRs activa la PTI (producción de ROS, deposición de callosa en la pared celular y activación de genes de defensa). Las líneas discontinuas indican procesos no validados experimentalmente.

Fig. 3. Conceptual model of molecular recognition and immune response in plant–fungus interactions. Chitin (MAMPs) perception by PRRs triggers PTI (production of ROS, deposition of callose in the cell wall, and activation of defense genes). The dashed lines indicate processes that have not yet been experimentally validated.

4.3. Patrones de colonización endófitica de hongos entomopatógenos en tejidos vegetales

La colonización endófitica de HE en plantas no se considera uniforme, sino por el contrario presenta patrones diferenciales de asociación tanto a la identidad taxonómica del hongo como a las condiciones de experimentación en las que se esté estableciendo la interacción.

Existe evidencia que respalda la idea de que especies del género *Metarhizium* tienden a colonizar de manera más preferente los tejidos subterráneos como las raíces, después de una inoculación en el suelo o mediante el tratamiento de semillas, siendo este un patrón reportado tanto de plantas monocotiledóneas como dicotiledóneas (Greenfield *et al.*, 2016; Rivas-Franco *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2022; Ahsan *et al.*, 2024). Algunos hongos como *M. robertsii* muestran un comportamiento afín a los tejidos subterráneos colonizando raíces, lo que apoya la interacción en la adquisición de nutrientes (Ahmad *et al.*, 2022; Ponchon *et al.*, 2022). De manera similar ocurre para *M. anisopliae* que también mantiene presencia en la rizosfera como habitante saprobio facultativo, lo que sugiere una estrategia ecológica vinculada al suelo (Chowdhury *et al.*, 2024).

Por el contrario, los HE del género *Beauveria* se recuperan con mayor frecuencia de las partes aéreas (hojas y tallos), especialmente cuando el contacto con el hongo se genera por pulverización foliar. Asimismo, se ha observado una mayor tasa de detección en hojas en comparación con otros órganos, lo que sugiere una preferencia relativa por tejidos fotosintéticos (Ullrich *et al.*, 2017; Wei *et al.*, 2020; Qin *et al.*, 2020; Silva *et al.*, 2020; Al Khoury, 2021; Ahsan *et al.*, 2024). Aun así, la colonización de múltiples órganos dentro de la planta ha sido reportada en ambos géneros, indicando que la distribución tisular puede ser sistémica bajo ciertas condiciones (Russo *et al.*, 2019). A pesar de estos patrones generales, la extensión de la colonización endófitica depende de múltiples factores destacando: la cepa, la especie vegetal y el método de inoculación (Silva *et al.*, 2020; Liu *et al.*, 2022; Ahsan *et al.*, 2024). En consecuencia, es común observar diferentes comportamientos de colonización y persistencia en los tejidos entre cepas del mismo género y especie (Greenfield *et al.*, 2016; Silva *et al.*, 2020; Ahsan *et al.*, 2024). Por lo que se puede decir que la vía de inoculación (recubrimiento de semillas, inmersión radicular, pulverización foliar o irrigación) muestra en gran medida cuáles tejidos se colonizarán; por ejemplo, la irrigación al suelo favorece la colonización radicular, mientras que la inoculación foliar promueve la colonización de hojas (Greenfield *et al.*, 2016; Bamisile *et al.*, 2018; Wei *et al.*, 2020; Ahsan *et al.*, 2024).

Es muy importante señalar que estos patrones no han sido descritos bajo condiciones naturales, lo reportado en su mayoría representa condiciones experimentales controladas con altas concentraciones de inóculo y en muchos casos sin la competencia microbiana, por lo tanto la distribución tisular observada podría reflejar en gran parte el método de

inoculación más que una preferencia ecológica realmente intrínseca del hongo por lo tanto, esta limitación nos orienta a interpretar de manera rigurosa particularmente al extrapolar su aplicación a condiciones de campo.

5. Cambios fisiológicos asociados a la colonización de hongos entomopatógenos endófitos

La colonización endófitica por HE se ha asociado con una variedad de cambios fisiológicos en las plantas hospedadoras, que abarcan desde modificaciones en el crecimiento hasta alteraciones en la acumulación de metabolitos y la activación de respuestas defensivas, además de poder interactuar de forma sinérgica con otros microorganismos benéficos (Jaber *et al.*, 2016; Barelli *et al.*, 2020; Batool *et al.*, 2022). No obstante, la interpretación de estos efectos requiere distinguir entre los cambios observados a nivel fenotípico o bioquímico y los mecanismos subyacentes que los generan, los cuales en muchos casos permanecen parcialmente caracterizados.

Es importante reconocer que gran parte de la evidencia disponible proviene de estudios que documentan asociaciones entre la colonización por HE y determinadas respuestas fisiológicas, sin demostrar necesariamente relaciones causales directas. Por ejemplo, incrementos en la actividad antioxidante, cambios en el contenido de pigmentos fotosintéticos o variaciones en perfiles hormonales han sido reportados; sin embargo, estos cambios pueden resultar de múltiples procesos interrelacionados, incluyendo ajustes en el estado redox, reprogramación metabólica o modificaciones en la señalización celular (Vega, 2018).

5.1. Modulación vegetal por hongos entomopatógenos endófitos

A nivel de la rizosfera, se ha propuesto que estos microorganismos pueden interactuar de manera sinérgica con otras comunidades microbianas, favoreciendo procesos que benefician el crecimiento vegetal (Barelli *et al.*, 2020).

En sistemas específicos, como el maíz colonizado por *B. bassiana*, se ha observado una reducción del daño causado por insectos herbívoros y una atenuación de los efectos negativos del incremento de CO₂ sobre la nutrición y el rendimiento del cultivo (Sui *et al.*, 2024). Asimismo, se han identificado cambios en la expresión de genes asociados con la defensa, como el factor de transcripción *ZmWRKY36*, en plantas colonizadas por *B. bassiana* y *M. rileyi*, lo que sugiere una posible participación de estos hongos en la modulación de respuestas defensivas frente a herbívoros como *S. frugiperda*, donde la colonización por HE puede afectar el desarrollo de insectos herbívoros incluso en ausencia de infección directa (Batool *et al.*, 2024). De igual forma, en el cultivo de maíz, algunos recubrimientos de semillas con HE provocaron micosis en las larvas de *Costelytra giveni* además de reducción en los síntomas de la pudrición radicular por el hongo *Fusarium graminearum* (Rivas-Franco *et al.*, 2021).

En tomate en asociación con *M. brunneum* y *B. bassiana* se ha reportado activación de genes de defensa y reducción de la enfermedad por *Botrytis cinerea* (Gupta *et al.*, 2022). En el caso del cultivo de trigo se ha reportado disminución en la incidencia y desarrollo de

la enfermedad de pudrición causada por *Fusarium culmorum* (Jaber, 2018). También para otros sistemas de cultivo como el melón y algodón en asociación con HE, se han reportado cambios en la emisión de compuestos orgánicos volátiles (COV), generando interacciones tritrófica entre las plantas, los herbívoros y los enemigos naturales, ya que algunos COV actúan como señales que atraen depredadores y parasitoides de herbívoros o puede alterar el comportamiento de la plaga mediante efecto repelente modificando la preferencia por la alimentación, contribuyendo de esta forma a la regulación de la población problema (González-Mas *et al.*, 2021; Aravinthraju *et al.*, 2024). Como en el caso de la reducción de la oviposición de *Phthorimaea absoluta* y del aumento de la preferencia por el parasitismo de *Trichogramma chilonis* después de la colonización de los HE (Munawar *et al.*, 2025). Por lo anterior, se puede atribuir a los HE no solo un impacto de biocontrol de forma directa, sino también una reconfiguración de la fisiología vegetal y sus interacciones ecológicas cuando tiene interacciones endófitas.

5.2. Reconfiguración fisiológica en plantas colonizadas por hongos entomopatógenos

La colonización endófitas de HE se ha asociado con cambios en el estado redox, perfiles metabólicos y rutas de señalización (Naz *et al.*, 2024). Entre estos se encuentra la alteración en la dinámica de especies reactivas de oxígeno (ROS), junto con incrementos en enzimas antioxidantes como SOD, CAT, POD y APX (Nchu *et al.*, 2022; Cao *et al.*, 2023). En algunos casos, estos resultados suelen interpretarse como una mejora de la capacidad antioxidante o también podrían reflejar una respuesta a una perturbación inicial provocada por la colonización, indicando un estado de control del estrés, donde se podría decir que las ROS actúan como moléculas mensajeras, que modulan respuestas metabólicas y génicas.

Paralelamente, se han observado variaciones en la producción de compuestos fenólicos, taninos y antioxidantes (Bhoi *et al.*, 2026). No obstante, al basarse en concentraciones, estos datos no permiten distinguir entre cambios, en síntesis, degradación o redistribución, por lo que estos procesos deben entenderse como componentes de una red fisiológica integrada, cuya dirección causal aún no está claramente definida (Nchu *et al.*, 2022; Cao *et al.*, 2023; Ghaffari *et al.*, 2025).

De forma complementaria, se han reportado cambios en el sistema del ciclo ascorbato–glutatiión (AsA–GSH), sugiriendo ajustes en la regulación redox celular con posibles efectos en procesos fisiológicos (Sadeghi *et al.*, 2020; Cao *et al.*, 2023).

Otro punto importante que se ha documentado en la colonización por HE es las modificaciones en fitohormonas como ácido jasmónico (JA), ácido salicílico (SA), jasmonoil- isoleucina (JA-Ile) y ácido indol-3-acético (Batool *et al.*, 2024), destacando como un punto clave ya que la señalización hormonal de las plantas funge como un componente central en la regulación del crecimiento, desarrollo y respuestas al estrés (Fábregas y Fernie, 2022; Li *et al.*, 2025).

De tal forma, se puede sugerir que la colonización por HE induce un estado fisiológico reconfigurado mediado por la interacción entre redox, metabolismo y señalización hormonal; no obstante, persiste la incertidumbre sobre si estos cambios representan una

respuesta adaptativa de la planta, una manipulación fúngica o una combinación de ambos procesos (Bajguz y Piotrowska-Niczyporuk, 2023; Panozzo *et al.*, 2025).

5.3. Respuesta fotosintética en plantas colonizadas por hongos entomopatógenos

Los efectos de los HE endófitos sobre la fotosíntesis han sido menos estudiados en comparación con algunos otros parámetros, no obstante, se cuentan con algunos estudios que indican que existe una relación la cual puede modificar tanto la eficiencia fotoquímica como el contenido de pigmentos fotosintéticos.

En el fotosistema II (PSII), se han reportado cambios en parámetros como el rendimiento cuántico efectivo (Φ PSII); en la planta de tomate (*Solanum lycopersicum*), la inoculación con *M. brunneum* redujo la eficiencia del PSII en ausencia de herbivoría, mientras que *B. bassiana* no mostró efectos significativos; pero, tras el daño por insectos, ambos tratamientos contribuyeron a la recuperación de la actividad fotoquímica a niveles comparables al control (Moustaka *et al.*, 2021).

De manera similar, se han documentado cambios en el contenido de pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides) con resultados variables entre estudios, en algunos sistemas, la colonización por HE se ha asociado con incrementos y con una mayor estabilidad fotosintética bajo condiciones de estrés; mientras que, en otros casos, particularmente en etapas tempranas de colonización, se han observado reducciones en el contenido de pigmentos y en el crecimiento vegetal (Tomilova *et al.*, 2021; Mimma *et al.*, 2023).

Estos efectos variables sugieren que los cambios en la fotosíntesis no responden a un efecto directo y uniforme en la interacción con HE, sino más bien a una redistribución de recursos dentro de la planta, ya que la activación de respuestas asociadas a la colonización (incluyendo ajustes en el estado redox y en la señalización hormona) implica costos energéticos que pueden traducirse en disminuciones temporales en la eficiencia fotosintética. En este sentido, las reducciones iniciales en Φ PSII o en el contenido de pigmentos no necesariamente indican un efecto negativo, sino una reasignación de recursos hacia procesos de defensa o ajuste fisiológico, donde la posterior recuperación o estabilización de parámetros fotosintéticos, en algunos casos, podría reflejar el establecimiento de un nuevo equilibrio funcional en la interacción endófito.

Para poder entender mejor la relación es necesario realizar estudios que evalúen de manera conjunta parámetros fotoquímicos, ya que la mayoría de los estudios lo evalúan de forma aislada, sin integrarlos con cambios metabólicos o de señalización, lo que limita la interpretación funcional de los resultados, sin esto no es posible establecer si las modificaciones observadas en la fotosíntesis representan un beneficio neto para la planta o un costo transitorio asociado a la reorganización fisiológica inducida por la colonización.

En la Figura 4 se presenta un modelo conceptual de la respuesta fisiológica en plantas colonizadas por hongos entomopatógenos (HE), con integración del estado redox (ROS), el sistema AsA–GSH y la señalización hormonal y su influencia en la fotosíntesis, la defensa

(priming) y el crecimiento. Sugiriendo posibles interacciones fisiológicas complejas relaciones no lineales y posibles trade-offs fisiológicos

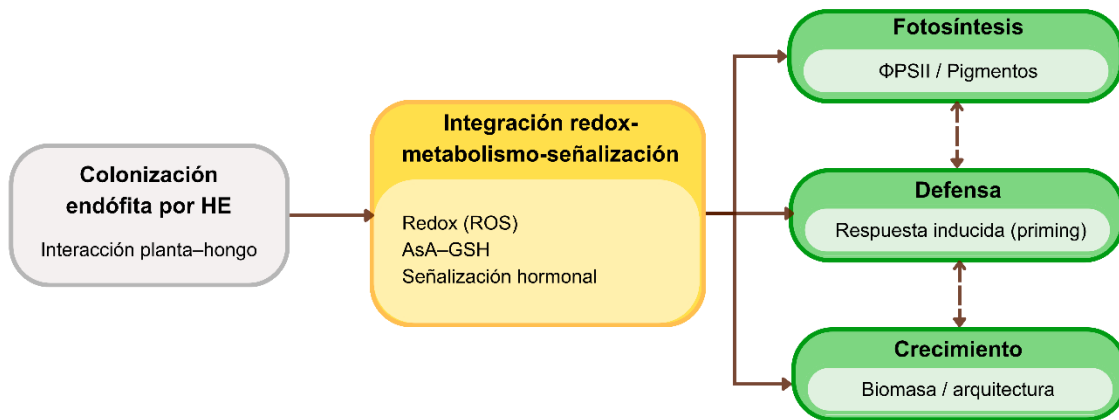


Fig. 4. Modelo conceptual de la respuesta fisiológica en plantas colonizadas por hongos entomopatógenos (HE). Las líneas punteadas indican interacciones no completamente resueltas.

Fig. 4. Conceptual model of the physiological response in plants colonized by entomopathogenic fungi (EF). The dashed arrows indicate interactions that are not yet fully resolved.

5.4. Efectos fisiológicos en plantas colonizadas por hongos entomopatógenos

Junto con los cambios a nivel redox, metabólico y de señalización, diversos estudios han reportado otros efectos fisiológicos integrados en plantas colonizadas por HE, aunque las vías no han sido completamente esclarecidas.

En el caso de *M. robertsii* se ha asociado con una mayor resistencia y promoción del crecimiento en plantas de *Zea mays* (Ahmad *et al.*, 2020), mientras que *B. bassiana* ha sido vinculada con una mayor tolerancia a la sequía y a la estimulación de la floración de este mismo cultivo (Kuzhuppillymyal-Prabhakarankutty *et al.*, 2020). De manera similar, distintas especies de *Metarhizium* (*M. robertsii*, *M. anisopliae*, *M. brunneum* y *M. acridum*) se han relacionado con incrementos de biomasa en plantas de *Cannabis sativa* (Hu *et al.*, 2023). También, se ha propuesto que *B. bassiana* pudiese estar involucrada en la modulación de la biosíntesis de proteínas durante etapas avanzadas de colonización, lo que sugiere un posible efecto sobre la vitalidad y el desempeño estructural de la planta (Muola *et al.*, 2024). De forma integral, estos estudios orientan a que la colonización endófitas por HE pueda traducirse en efectos fenotípicos relevantes, incluyendo la promoción del crecimiento al aumentar la biomasa vegetal o mejorando la arquitectura de las plantas.

En la Tabla 3 se resumen efectos reportados post inoculación de HE en distintos cultivos, tanto en el crecimiento como en los mecanismos de defensa, asociados a cambios en parámetros bioquímicos.

Tabla 3. Efectos fisiológicos reportados en plantas inoculadas con hongos entomopatógenos endófitos.

Table 3. Reported physiological effects in plants inoculated with endophytic entomopathogenic fungi.

Hongos	Planta	Efectos fisiológicos	Parámetros bioquímicos	Referencias
<i>M. anisopliae</i>	<i>Hordeum vulgare</i> L.	Incrementa la biomasa y la actividad antioxidante; reduce marcadores de estrés y aumenta prolina y potasio bajo sequía.	SOD, CAT, GST, APX, POD, GPX, GR, DHAR, MDHAR, Gly-I, Gly-II, AsA, GSH, Pro, K	(Naz <i>et al.</i> , 2024)
<i>B. bassiana</i>	<i>Oryza sativa</i> L.	Mejora el área foliar, el contenido relativo de agua y la tolerancia al estrés salino; incrementa prolina, azúcares solubles, carbohidratos totales y la relación K ⁺ /Na ⁺ ; aumenta la actividad antioxidante y reduce MDA y H ₂ O ₂ .	Chl a, Chl b, Car, azúcares solubles, carbohidratos totales, CAT, APX, POD, GST, flavonoides, fenoles	(Akter <i>et al.</i> , 2023)
<i>M. anisopliae</i>	<i>Triticum aestivum</i> L.	Mejora la germinación, el contenido de clorofila y la biomasa; disminuye NPQ.	Chl a, Chl b, Car, LEF, ΦPSII (Φ2)	(Bhuiyan <i>et al.</i> , 2024)
<i>M. anisopliae</i>	<i>Oryza sativa</i> L.	Incrementa la biomasa y el estado hídrico foliar; fortalece las defensas antioxidantes y reduce el estrés oxidativo.	Chl a, Chl b, Car, Pro, CAT, APX, POD, GST, flavonoides, fenoles	(Chowdhury <i>et al.</i> , 2024)
<i>M. anisopliae</i>	<i>Abelmoschus esculentus</i>	Reduce el daño oxidativo y fortalece las defensas antioxidantes frente a patógenos.	CAT, POD, GST, APX, Pro, azúcares solubles, carbohidratos totales, flavonoides, fenoles	(Mimma <i>et al.</i> , 2023)

<i>Metarhizium spp.</i>	<i>Urochloa brizantha</i>	Incrementa la biomasa de raíces y brotes.	Chl a, Chl b, Car, N, P, Zn	(Amandio <i>et al.</i> , 2024)
<i>B. bassiana</i>	<i>Triticum aestivum</i> L.	Induce resistencia sistémica mediada por ácido jasmónico y promueve la acumulación de compuestos de defensa.	JA, flavonoides, taninos	(Song <i>et al.</i> , 2024)

Abreviaciones y símbolos: SOD, superóxido dismutasa; CAT, catalasa; GST, glutatión S-transferasa; APX, ascorbato peroxidasa; POD, peroxidasa; GPX, glutatión peroxidasa; GR, glutatión reductasa; DHAR, dehidroascorbato reductasa; MDHAR, monodehidroascorbato reductasa; AsA, ácido ascórbico; GSH, glutatión reducido; Gly-I/II, sistema glioxalasa I y II; Pro, prolina; Chl a, clorofila a; Chl b, clorofila b; Car, carotenoides; LEF, flujo electrónico lineal; Φ PSII (Φ 2), rendimiento cuántico efectivo del fotosistema II; NPQ, disipación no fotoquímica; MDA, malondialdehído; H₂O₂, peróxido de hidrógeno; JA, ácido jasmónico; DIMBOA, 2,4-dihidroxi-7-metoxi-1,4-benzoxazin-3-ona; N, nitrógeno; P, fósforo; K, potasio; Zn, zinc.

Abbreviations and symbols: SOD, superoxide dismutase; CAT, catalase; GST, glutathione S-transferase; APX, ascorbate peroxidase; POD, peroxidase; GPX, glutathione peroxidase; GR, glutathione reductase; DHAR, dehydroascorbate reductase; MDHAR, monodehydroascorbate reductase; AsA, ascorbic acid; GSH, reduced glutathione; Gly-I/II, glyoxalase system I and II; Pro, proline; Chl a, chlorophyll a; Chl b, chlorophyll b; Car, carotenoids; LEF, linear electron flow; Φ PSII (Φ 2), effective quantum yield of photosystem II; NPQ, non-photochemical quenching; MDA, malondialdehyde; H₂O₂, hydrogen peroxide; JA, jasmonic acid; DIMBOA, 2,4-dihydroxy-7-methoxy-1,4-benzoxazin-3-one; N, nitrogen; P, phosphorus; K, potassium; Zn, zinc.

6. Modulación hormonal asociada a la colonización por hongos entomopatógenos endófitos

Como anteriormente se mencionó, la señalización fitohormonal participa como un componente central en la regulación del crecimiento, desarrollo y respuestas al estrés de las plantas (Fábregas y Fernie, 2022; Li *et al.*, 2025). Por lo que, más que inducir cambios aislados, estos microorganismos parecen influir en redes hormonales interconectadas, cuya modulación podría tener implicaciones directas en la asignación de recursos entre crecimiento y defensa. No obstante, la mayoría de los estudios se basa en variaciones en niveles hormonales o en la expresión génica asociada, sin demostrar mecanismos causales directos, lo que limita la interpretación funcional de estos cambios (Bajguz y Piotrowska-Niczyporuk, 2023; Panozzo *et al.*, 2025).

6.1. Ácido indol-3-acético

El ácido indol-3-acético (AIA) es una de las fitohormonas más estudiadas en hongos endófitos, por su asociación con procesos de crecimiento vegetal como el desarrollo radicular (Bastías *et al.*, 2024). En hongos, su biosíntesis ocurre principalmente a través de rutas dependientes de triptófano (Trp), incluyendo las vías IAM, TAM e IPyA; sin embargo, la evidencia funcional de estas rutas en HE endófitos aún se encuentra descrita completamente (Jahn *et al.*, 2021; Solanki y Shukla, 2023; Ahsan *et al.*, 2024).

La producción de AIA en HE se ha observado en aislados de *Metarhizium pinghaense* (Chaudhary et al., 2023); además de que se cuenta con la evidencia genética en *M. robertsii* que la interrupción del gen *Mrtdc*, implicado en la vía de la triptamina (TAM), reduce la producción de AIA y disminuye la virulencia del hongo, lo que respalda un papel de la auxina en la fisiología y la patogenicidad fúngica (Liao et al., 2017). Aunado a esto, existen estudios que describen la promoción del crecimiento vegetal y el desarrollo radicular, efectos similares a los producidos por las auxinas, tras la colonización endófito de HE (Shaalán et al., 2021; Bhoi et al., 2026). Sin embargo, la evidencia directa que vincula el AIA derivado de hongos con funciones durante la interacción en la planta sigue siendo limitada. Por lo que la modulación de AIA en la interacción con HE endófitos no debe interpretarse únicamente como un mecanismo directo de promoción del crecimiento, sino como parte de una red hormonal más amplia. Aunque las auxinas podrían influir en procesos asociados al desarrollo vegetal (Vanneste et al., 2025), su interacción con rutas de defensa sugiere un papel más complejo dentro de la regulación integrada de la planta.

6.2. Giberelinas

La producción de giberelinas (GAs) en hongos endófitos se ha asociado con la vía del ácido mevalónico (MVA); en este proceso participan genes como *P450-1*, *P450-3* y *GGs2* (Al-Hosni et al., 2018; Bilal et al., 2018). Las giberelinas sintetizadas por hongos presentan estructuras químicas idénticas a las de las plantas; sin embargo, difieren en los pasos enzimáticos, siendo las monooxigenasas del citocromo P450 las que funcionan como un diferenciador en los hongos (Hedden et al., 2001; Waqas et al., 2012; Salazar-Cerezo et al., 2018; Bilal et al., 2018).

En la *Malva parviflora* y el tomate (*Solanum lycopersicum*), se ha demostrado que la colonización de *B. bassiana* incrementa significativamente el contenido total de giberelinas, tanto en formas bioactivas (GA_1 , GA_5 , GA_7 , GA_{19}) como en sus precursores (GA_9 , GA_{20}) bajo condiciones normales y también en condiciones de estrés por sequía. Además, se han identificado proteínas reguladas por la presencia del hongo, entre ellas la NADPH-citocromo P450 reductasa y una proteína de tipo C_2H_2 (Proietti et al., 2023; Abdelhameed et al., 2024). En un trabajo con trigo de pan en asociación con *B. bassiana*, inicialmente se induce una tendencia baja de los genes involucrados en la biosíntesis hormonal, incluidas las GAs, sin embargo, en el mismo experimento después de aproximadamente dos semanas se observó una regulación positiva de los genes asociados con la producción de giberelinas, lo cual coincide con la recuperación del crecimiento de la planta y el aumento de los niveles hormonales (González-Guzmán et al., 2023).

Aunque la producción de GAs en HE endófitos está medianamente respaldada por evidencia fisiológica en plantas colonizadas, la vía biosintética específica en estos organismos aún no ha sido completamente caracterizada a nivel genómico ni enzimático; por lo que se podría sugerir que la regulación de giberelinas en plantas colonizadas por HE no necesariamente implica una promoción directa del crecimiento, pero sí podría formar parte de ajustes fisiológicos dependientes del estado de la interacción.

6.3. Citoquininas

La biosíntesis de citoquininas (CKs) en hongos, incluyendo los HE, representa un área emergente de estudio. En la mayoría de los microorganismos fúngicos, la producción de CKs se asocia con la vía dependiente de ARNt, en la cual las isopenteniltransferasas (IPT) catalizan la prenilación de adeninas, liberando compuestos como isopenteniladenina (iP) y cis-zeatina (cZ) (Morrison *et al.*, 2015; Trdá *et al.*, 2017; Kind *et al.*, 2018). Además, algunos hongos fitopatógenos, como *Claviceps purpurea*, poseen una vía de biosíntesis de novo mediada por una enzima bifuncional tipo IPT-LOG (CpIPT-LOG), que permite la producción directa de citoquininas bioactivas (Hinsch *et al.*, 2015; Kind *et al.*, 2018). De manera adicional, se ha reportado la presencia de enzimas implicadas en la interconversión y degradación de citoquininas, como la adenosina quinasa y la citoquinina oxidasa/deshidrogenasa, enzimas involucradas en la interconversión y degradación de CKs, lo que sugiere la existencia de mecanismos de regulación interna (Trdá *et al.*, 2017; Kind *et al.*, 2018).

Con base en la redundancia metabólica observada en otros hongos, incluyendo la activación de rutas alternativas tras la disrupción de genes como LOG, nos indica una notable flexibilidad en el mantenimiento de la homeostasis de CKs (Kind *et al.*, 2018). Además, se han publicado estudios con efectos fisiológicos en plantas compatibles con la acción de CKs, como lo son incrementos en crecimiento o retraso en la senescencia (Ahmad *et al.*, 2022; Sui *et al.*, 2023); sin embargo, estos no permiten atribuir de manera concluyente el origen fúngico de dichas hormonas, por lo que para el caso específico de los HE endófitos, la evidencia de asociación genética y bioquímica sigue siendo limitada.

6.4. Interacción y dinámica de fitohormonas

Las interacciones cruzadas entre las vías hormonales son un fenómeno común en las plantas donde se establecen relaciones de interacción antagónicas o sinérgicas, por ejemplo, antagonismo SA-JA, sinergia JA-ET (etileno), mismas que modulan la respuesta de la planta frente a condiciones de estrés (Han y Kahmann, 2019; Luo *et al.*, 2019; Huang *et al.*, 2020).

Es importante destacar que la producción y regulación de fitohormonas son altamente dinámicas y dependientes del tiempo (González-Guzmán *et al.*, 2023). Por su parte, el ácido abscísico (ABA) y las hormonas relacionadas con la defensa (SA, JA, ET) presentan patrones de una regulación transitoria o específica al compartimento con ciertos genes regulados o reprimidos, dependiendo de la ubicación ya sea en las raíces o los brotes, además del tiempo después de la inoculación (Xu *et al.*, 2018; Zhao *et al.*, 2021; González-Guzmán *et al.*, 2023). Por su parte, los entomopatógenos endófitos pueden suprimir la señalización de SA, favoreciendo (las vías de defensa mediada por JA/ET), un sello característico de las interacciones simbióticas estables y de manera paralela contribuir a la preparación de la resistencia sistémica (Xu *et al.*, 2018; Han y Kahmann, 2019; Luo *et al.*, 2019; Zhao *et al.*, 2021).

En el estudio realizado por Proietti *et al.*, (2023), se detectó una acumulación de AB, compuesto asociado tanto a procesos de defensa como del desarrollo de las plantas,

posiblemente actuando como precursor del SA o como parte de una respuesta de defensa; mientras que AB se sobre expresó, SA se suprimió, lo cual coincide con el patrón típico de la supresión de la señalización de SA en interacciones simbióticas estables y el predominio de la defensa mediada por JA.

Un ejemplo claro de esta regulación dependiente del contexto se ha reportado en la interacción entre *M. robertsii* y el maíz, donde la colonización se asocia con un incremento en la expresión del gen *ZmLOX1*, vinculado a la vía del JA, con variaciones en los niveles de JA y JA-Ile bajo condiciones de estrés hídrico (Peterson *et al.*, 2023). En este sistema, la relación entre colonización y crecimiento vegetal se observó únicamente bajo déficit hídrico, lo que sugiere que la modulación hormonal mediada por el hongo no es constante, sino altamente dependiente del contexto ambiental.

Estos estudios aportan evidencia de la naturaleza dinámica de los HE endófitos en la modulación fitohormonal y su influencia en las vías de señalización clave, las cuales se pueden traducir en efectos positivos como en la absorción de nutrientes al desarrollo una radícula más robusta o y una mayor resistencia frente a distintos tipos de estrés (Waqas *et al.*, 2012; Bilal *et al.*, 2018; Batool *et al.*, 2024; Li *et al.*, 2024). Sin embargo, la mayoría de los estudios se basa en asociaciones entre cambios hormonales y respuestas fisiológicas, sin resolver completamente la contribución específica de cada vía ni su relevancia funcional en distintos contextos.

7. Mejora en la absorción de macro y micronutrientes con la presencia hongos entomopatógenos endófitos

Los HE endófitos pueden formar interacciones de forma trilateral, las cuales desempeñan un papel clave en el ciclo de nutrientes del suelo, la nutrición vegetal y el control de plagas, generando estabilidad en los ecosistemas. Estudios han propuesto que la inoculación con HE puede mejorar los parámetros de crecimiento vegetal al aumentar los niveles de nutrientes foliares (Amandio *et al.*, 2024).

Se ha propuesto que la colonización endófitas por algunos HE puede promover cambios en la arquitectura radicular, como el incremento en la formación de raíces (González-Pérez *et al.*, 2022). Generando en consecuencia un sistema radicular más desarrollado y ramificado que podría favorecer significativamente la absorción de macronutrientes (N, P, K) y micronutrientes (Fe, Zn, Mn, Cu) (Raya-Díaz *et al.*, 2017; García-Latorre *et al.*, 2021).

7.1. Transferencia de nitrógeno

Los HE pueden actuar como biotransformadores, ya que poseen la capacidad de convertir el nitrógeno presente en los insectos, particularmente el derivado de la quitina del exoesqueleto, en formas asimilables por las plantas; de esta manera ligando o enlazado los procesos ecológicos que ocurren en la superficie con los del suelo, ya que cuando los HE colonizan las raíces de las plantas, estos pueden transferir el nitrógeno presente en el suelo proveniente de los insectos hacia las plantas, al mismo tiempo que logran capturar carbono de las plantas hospedadoras estableciendo así la interacción tripartita hongo-planta-insecto (Ahsan *et al.*, 2024).

En ensayos de marcaje isotópico realizados con *M. robertsii* se demostró un intercambio bidireccional de nutrientes entre el hongo y la planta, donde los resultados confirmaron que la planta obtiene carbono derivado del hongo, mientras que *M. robertsii* transfiere nitrógeno proveniente de insectos hacia el sistema radicular (Behie *et al.*, 2012; 2017); y de manera recíproca, el hongo utiliza el carbono suministrado por la planta para sintetizar sus propias moléculas (Branine *et al.*, 2019).

En la Figura 5 se ilustra la degradación del insecto por HE, la asimilación de nitrógeno y su posible transferencia a la planta, así como el intercambio de carbono desde la planta hacia el hongo.

No obstante, la estabilidad de la relación mutualista entre *Metarhizium* y las raíces de algunas leguminosas, como el frijol, es compleja y depende de diversos factores ambientales. Los datos reportados por Barelli *et al.* (2019) indican que la disponibilidad de nutrientes en el suelo, particularmente en el caso del nitrógeno, es un factor importante ya que el estudio mostró que el intercambio de nitrógeno derivado de insectos por fotosintatos ocurre únicamente en condiciones de baja disponibilidad del nutriente; en contraste, cuando el suelo presenta concentraciones elevadas de nitrógeno, dicha transferencia no puede ser detectada. Este es un punto importante ya que plantea interrogantes sobre la dinámica de este intercambio en sistemas agrícolas, donde una gran proporción de las áreas cultivadas recibe aportes de fertilizantes nitrogenados inorgánicos.

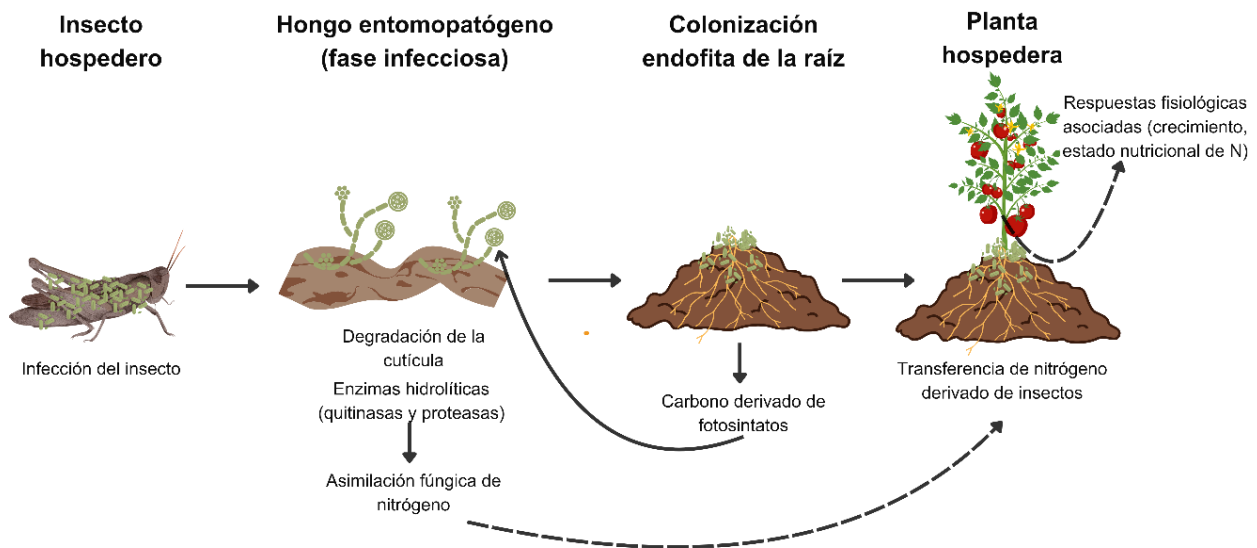


Fig. 5. Esquema conceptual de la interacción hongo–planta–insecto, basado en evidencia experimental reportada en la literatura (Behie *et al.*, 2012; 2017; Branine *et al.*, 2019). Las líneas punteadas indican procesos cuya magnitud o generalidad depende del sistema experimental.

Fig. 5. Conceptual model of the fungus–plant–insect interaction, based on experimental evidence reported in the literature (Behie et al., 2012; 2017; Branine et al., 2019). The dashed arrows indicate processes whose magnitude or generality depend on the experimental system.

7.3. Solubilización y transporte de nutrientes

La solubilización y transporte de nutrientes en asociación a los HE endófitos se puede atribuir a que estos pueden liberar enzimas hidrolíticas y ácidos orgánicos que pueden ayudar a solubilizar los nutrientes del suelo, poniéndolos a disposición de las plantas, una forma es a través de la secreción de ácidos orgánicos los cuales pueden disminuir el pH del suelo y favorece la movilización de elementos como el hierro (Fe) (Raya-Díaz et al., 2017; García-Latorre et al., 2021). Además, estos HE pueden inducir la activación de genes de las plantas relacionados con el transporte de nutrientes, como aquellos que codifican reductasas de hierro y transportadores de potasio, lo que aumenta la capacidad de la planta para absorber y transportar nutrientes en condiciones de estrés (Gupta et al., 2021; Avramidou et al., 2024).

También se ha reportado que los hongos endófitos entomopatógenos pueden aliviar la deficiencia de hierro (Fe) en algunas hortalizas. Por ejemplo, cepas de *B. bassiana* y *M. brunneum* son capaces de producir sideróforos, quelantes biogénicos de alto peso molecular, con alta afinidad y especificidad por el ion Fe^{3+} , donde la acción de estos compuestos incrementa el contenido de hierro tanto en la materia seca de la planta como en el sustrato (García-Espinoza et al., 2023), ya que los sideróforos pueden donar directamente Fe a las plantas y facilitar su reducción a Fe^{2+} donde es posteriormente transportado a través de los tejidos radiculares acumulándose en raíces y brotes (Raya-Díaz et al., 2017; Ahsan et al., 2024; Avramidou et al., 2024).

8. PERSPECTIVAS FUTURAS

En las últimas décadas se ha logrado un avance en el entendimiento de los hongos entomopatógenos endófitos; sin embargo, la comprensión de los mecanismos que conllevan la interacción sigue siendo fragmentada. Un punto central consiste en la información que explica cómo se coordina la expresión genética entre el hongo y la planta hospedada durante las distintas etapas de la colonización, así como en definir con una mayor precisión el origen, la dinámica y la contribución funcional de los compuestos hormonales detectados en las interacciones.

La mayoría de los estudios disponibles se basan en mediciones puntuales, lo que limita la capacidad de distinguir entre una respuesta temprana asociada a la defensa y estados posteriores de compatibilidad. Desde este punto, la incorporación de un enfoque dinámico permitiría redefinir la interacción como un proceso continuo y regulado, específicamente en la interconexión entre las señales redox y la regulación hormonal en el balance entre crecimiento y defensa.

Finalmente, la evaluación de estos procesos en condiciones más cercanas a los sistemas naturales puede representar una oportunidad para fortalecer la aplicabilidad del conocimiento generado bajo sistemas controlados. Considerar la interacción con el microbiota residente, así como las condiciones ambientales naturales, permitirá avanzar hacia el desarrollo de estrategias de aplicación de HE de una forma más consistente y adaptada a sistemas agrícolas.

9. CONCLUSIÓN

Los hongos entomopatógenos con capacidad endofítica han surgido como un sistema relevante en el estudio de las interacciones planta–hongo, al integrar funciones asociadas a la patogenicidad de insectos con una relación más íntima con las plantas. La evidencia disponible indica que estos organismos pueden colonizar tejidos vegetales y asociarse con cambios en la fisiología del hospedero. Sin embargo, estos efectos no son uniformes ni generalizables, debido a la alta variabilidad entre especies fúngicas, cepas, genotipos vegetales y condiciones ambientales, lo que sugiere una fuerte dependencia del contexto biológico. Además, una proporción importante de los estudios se basa en aproximaciones descriptivas, en las que la asociación entre la presencia del hongo y los cambios fisiológicos observados no implica necesariamente una relación causal directa. En este sentido, los hongos entomopatógenos endófitos deben entenderse como componentes de interacciones altamente específicas, moduladas por múltiples factores bióticos y abióticos, más que como agentes con efectos predecibles. Su relevancia radica tanto en su potencial biológico como en su valor como modelo para comprender los mecanismos que gobiernan las interacciones planta–microorganismo.

Agradecimientos

Se agradece a la Secretaría de Ciencia, Humanidades, Tecnología e Innovación (SECIHTI) por la asignación de los recursos destinados al fortalecimiento de la investigación científica en México, así como por el otorgamiento de la beca de maestría de KVR (CVU: 1316051) que hizo posible el desarrollo de este trabajo. Se extienden los agradecimientos al programa de Maestría en Ingeniería Bioquímica (SNP 02439) de la Facultad de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma de Coahuila (Unidad Torreón).

Contribución del autor

Karla Villarreal-Ramírez: Investigación, redacción–borrador original y revisión. **Miguel Angel Ayala-Zermeño:** Redacción-revisión y edición. **Angélica María Berlanga-Padilla:** Redacción-Revisión y edición. **Javier Ulises Hernández-Beltrán:** Visualización. **Nagamani Balagurusamy:** Supervisión. **Oralia Antuna-Grijalva:** Supervisión. **Miriam Paulina Luévanos-Escareño:** Administración del proyecto y financiamiento, investigación, redacción–borrador original y revisión, supervisión, visualización.

Conflicto de intereses

Los autores declararon no tener conflictos de interés.

Referencias

Abba Muazu, S., Cobelli, P. and Wangsomboondee, T., 2024. Gamma irradiation induced thermotolerance in *Metarhizium spp.* enhancing biocontrol of *Nilaparvata lugens* (Stål). *Biol. Control.* 194, 105542. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2024.105542>

Abdelhameed, R. E., Soliman, E. R. S., Gahin, H. and Metwally, R. A., 2024. Enhancing drought tolerance in *Malva parviflora* plants through metabolic and genetic modulation using *Beauveria bassiana* inoculation. *BMC Plant. Biol.* 24, 662. <https://doi.org/10.1186/S12870-024-05340-W>

Ahmad, I., Jiménez-Gasco, M. del M., Luthe, D.S. and Barbercheck, M.E., 2022. Endophytic *Metarhizium robertsii* suppresses the phytopathogen, *Cochliobolus heterostrophus* and modulates maize defenses. *PLOS ONE.* 17(9), e0272944. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0272944>

Ahmad, I., Jiménez-Gasco, M. del M., Luthe, D.S., Shakeel, S.N. and Barbercheck, M.E., 2020. Endophytic *Metarhizium robertsii* promotes maize growth, suppresses insect growth, and alters plant defense gene expression. *Biol. Control.* 144, 104167. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.104167>

Ahsan, S.M., Injamum-Ul-Hoque, M., Das, A.K., Rahman, M.M., Mollah, M.M. I., Paul, N.C. and Choi, H.W., 2024. Plant–entomopathogenic fungi interaction: recent progress future prospects on endophytism-mediated growth promotion and biocontrol. *Plants.* 13(10), 1420. <https://doi.org/10.3390/plants13101420>

Akram, S., Ahmed, A., He, P., Liu, Y., Wu, Y.-X., Munir, S. and He, Y.-Q., 2023. Uniting the role of endophytic fungi against plant pathogens and their interaction. *J. Fungi.* 9(1), 72. <https://doi.org/10.3390/jof9010072>

Akter, T., Mimma, A.A., Haque, M.A., Hossain, M.M., Ghosh, T.K., Zinan, N., Chowdhury, M.Z.H. and Islam, S.M.N., 2023. Seed priming with *Beauveria bassiana* improves growth and salt stress response in rice. *Environ. Exp. Bot.* 213, 105427. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2023.105427>

Al Khoury, C., 2021. Molecular insight into the endophytic growth of *Beauveria bassiana* within *Phaseolus vulgaris* in the presence or absence of *Tetranychus urticae*. *Mol. Biol. Rep.* 48, 2485–2496. <https://doi.org/10.1007/S11033-021-06283-3>

Albuquerque, A., Patanita, M., Ribeiro, J.A., Campos, M.D., Santos, F., Monteiro, T., Basaloco, M. and Félix, M. do R., 2025. Metabarcoding analysis reveals microbial diversity and potential soilborne pathogens associated with almond dieback and decline. *Plants.* 14(15), 2309. <https://doi.org/10.3390/plants14152309>

Al-Hosni, K., Shahzad, R., Khan, A. L., Imran, Q. M., Al Harrasi, A., Al Rawahi, A., Asaf, S., Kang, S. M., Yun, B. W., Lee, I. J., 2018. *Preussia* sp. BSL-10 producing nitric oxide, gibberellins, and indole acetic acid and improving rice plant growth. *J. Plant Interact.* 13(1), 112–118. <https://doi.org/10.1080/17429145.2018.1432773>

Alviti Kankanamalage, H.P., Yang, J.Y., Karunarathna, S.C., Tibpromma, S., Kumla, J., Wei, D.P. and Lumyong, S., 2025. Entomopathogenic fungi: insights into recent understing. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 41(6), 179. <https://doi.org/10.1007/s11274-025-04377-9>

Amio, D.T.T., Nesi, C.N., Poltronieri, A.S. and Ribeiro, L. do P., 2024. Endophytic entomopathogenic fungi isolates as growth promoters of the grass *Urochloa brizantha*. *Fungal Ecol.* 70, 101355. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2024.101355>

Ameen, M., Mahmood, A., Sahkooor, A., Zia, M.A. and Ullah, M. S., 2024. The role of endophytes to combat abiotic stress in plants. *Plant. Stress.* 12, 100435. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100435>

Aravinthraju, K., Shanthi, M., Murugan, M., Srinivasan, R., Maxwell, L.A., Manik, a Boopathi, N. and An,ham, R., 2024. Endophytic entomopathogenic fungi: their role in enhancing plant resistance, managing insect pests, and synergy with management routines. *J. Fungi.* 10(12), 865. <https://doi.org/10.3390/jof10120865>

Asaf, S., Jan, R., Khan, M.A., Lubna, Khan, A.L., Asif, S., Bilal, S., Ahmad, W., Waqas, M., Kim, K.M., AL-Harrasi, A. and Lee, I. J., 2023. Unraveling the mutualistic interaction between endophytic *Curvularia lunata* CSL1 and tomato to mitigate cadmium (Cd) toxicity via transcriptomic insights. *Sci. Total Environ.* 861, 160542. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2022.160542>

Avramidou, M., Balaktsis, V., Tsiouri, O., Maghrebi, M., Vigani, G., Sergiou, A., Ntelkis, N., Ehaliotis, C., Papadopoulou, K.K., 2024. A fungal endophyte increases plant resilience to low nutrient availabilities: a case of Fe acquisition in legumes. *Physiol. Plant.* 176(5), e14577. <https://doi.org/10.1111/PPL.14577>

Bajguz, A., Piotrowska-Niczyporuk, A., 2023. Biosynthetic pathways of hormones in plants. *Metabolites.* 13(8), 884. <https://doi.org/10.3390/metabo13080884>

Bamisile, B., Dash, C., Akutse, K., Keppanan, R., Afolabi, O.G., Hussain, M., Qasim, M. and Wang, L., 2018. Prospects of endophytic fungal entomopathogens as biocontrol and plant growth promoting agents: An insight on how artificial inoculation methods affect endophytic colonization of host plants. *Microbiol. Res.* 217,34–50. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.08.016>

Barelli, L., Behie, S.W. and Bidochka, M. J., 2019. Availability of carbon and nitrogen in soil affects *Metarhizium robertsii* root colonization and transfer of insect-derived nitrogen. *FEMS Microbiol. Ecol.* 95 (10), fiz144. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiz144>

Barelli, L., Moonjely, S., Behie, S.W. and Bidochka, M.J., 2016. Fungi with multifunctional lifestyles: endophytic insect pathogenic fungi. *Plant. Mol. Biol.* 90, 657–664. <https://doi.org/10.1007/s11103-015-0413-z>

Barelli, L., Padilla-Guerrero, I.E. and Bidochka, M.J., 2011. Differential expression of insect and plant specific adhesin genes, *Mad1* and *Mad2*, in *Metarhizium robertsii*. *Fungal Biol.* 115(11), 1174–1185. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2011.08.003>

Barelli, L., Waller, A.S., Behie, S.W. and Bidochka, M.J., 2020. Plant microbiome analysis after *Metarhizium* amendment reveals increases in abundance of plant growth-promoting organisms and maintenance of disease-suppressive soil. *PLOS ONE.* 15(4), e0231150. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0231150>

Bassi, A., 1835. Del mal del segno, calcinaccio o moscardino, malattia che affligge i bachi da seta, e sul modo di liberarne le bigattiere.

Bastías, D.A., Prakash, S., Morozova, Y., Mace, W.J., Sprosen, J., Simpson, W. and Johnson, R.D., 2024. *Epichloë* endophytes can alleviate water deficit effects on perennial ryegrass through host morpho-physiological modulation. *Environ. Exp. Bot.* 226, 105927. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2024.105927>

Batool, R., Gou, X., Hui, D., Long, X., Umer, M., Rwomushana, I., Ali, A., Attia, K., Guo, J. and Wang, Z., 2024. Endophytic Fungi-mediated defense signaling in maize: unraveling the role of *WRKY36* in regulating immunity against *spodoptera frugiperda*. *Physiol. Plant.* 176 (2), e14243. <https://doi.org/10.1111/ppl.14243>

Batool, R., Umer, M.J., Shabbir, M.Z., Wang, Y., Ahmed, M.A., Guo, J., He, K., Zhang, T., Bai, S., Chen, J. and Wang, Z., 2022. Seed Myco-priming improves crop yield and herbivory induced defenses in maize by coordinating antioxidants and Jasmonic acid pathway. *BMC Plant Biol.* 22(1), 554. <https://doi.org/10.1186/S12870-022-03949-3>

Behie, S.W., Moreira, C.C., Sementchoukova, I., Barelli, L., Zelisko, P.M. and Bidochka, M.J., 2017. Carbon translocation from a plant to an insect-pathogenic endophytic fungus. *Nat. Commun.* 8, 14245 <https://doi.org/10.1038/ncomms14245>

Behie, S.W., Zelisko, P.M. and Bidochka, M.J., 2012. Endophytic insect-parasitic fungi translocate nitrogen directly from insects to plants. *Science.* 336, 6088. <https://doi.org/10.1126/science.1222289>

Bhoi, T.K., Samreen, Mahanta, D.K. and Singh, S., 2026. Induction of plant physiological responses and growth modulation upon inoculation with *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill. and *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin as endophytes in arid and semi-arid zone tree species. *Total Environ. Microbiol.* 2(1), 100053. <https://doi.org/10.1016/j.temicr.2025.100053>

Bhuiyan, A.U.A., Chowdhury, M.Z.H., Mim, M.F., Siddique, S.S., Haque, M.A., Rahman, M.S. and Islam, S.M.N., 2024. Seed priming with *Metarhizium anisopliae* (MetA1) improves

physiology, growth and yield of wheat. *Heliyon*. 10(17), e36600. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e36600>

Bilal, L., Asaf, S., Hamayun, M., Gul, H., Iqbal, A., Ullah, I., Lee, I.J. and Hussain, A., 2018. Plant growth promoting endophytic fungi *Asprgillus fumigatus* TS1 and *Fusarium proliferatum* BRL1 produce gibberellins and regulates plant endogenous hormones. *Symbiosis*. 76, 117–127. <https://doi.org/10.1007/s13199-018-0545-4>

Bing, L.A., Lewis, L.C., 1991. Suppression of *Ostrinia nubilalis* (Hübner) (Lepidoptera: Pyralidae) by Endophytic *Beauveria bassiana* (Balsamo) Vuillemin. *Environ. Entomol.* 20(4), 1207–1211. <https://doi.org/10.1093/ee/20.4.1207>

Bing, L.A., Lewis, L.C., 1992. Endophytic *Beauveria bassiana* (balsamo) vuillemin in corn: The influence of the plant growth stage and *ostrinia nubilalis* (hübner). *Biocontrol. Sci. Technol.* 2(1), 39–47. <https://doi.org/10.1080/09583159209355216>

Bradshaw, M.J., Aime, M.C., Rokas, A., Maust, A., Moparathi, S., Jellings, K., Pane, A.M., Hendricks, D., Pandey, B., Li, Y. and Pfister, D.H., 2023. Extensive intragenomic variation in the internal transcribed spacer region of fungi. *iScience*. 26(8), 107317. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.107317>

Branine, M., Bazzicalupo, A., Branco, S., 2019. Biology and applications of endophytic insect-pathogenic fungi. *PLOS Pathog.* 15(7), e1007831. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1007831>

Canassa, F., Tall, S., Moral, R.A., Lara, I.A.R. de, Delalibera, I. and Meyling, N.V., 2019. Effects of bean seed treatment by the entomopathogenic fungi *Metarhizium robertsii* and *Beauveria bassiana* on plant growth, spider mite populations and behavior of predatory mites. *Biol. Control*. 132, 199–208. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2019.02.003>

Cao, J.L., He, W.X., Zou, Y.N. and Wu, Q.S., 2023. An endophytic fungus, *Piriformospora indica*, enhances drought tolerance of trifoliolate orange by modulating the antioxidant defense system and composition of fatty acids. *Tree Physiology*. 43(3), 452–466. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpac126>

Carla, N., Everlon, B., Rigobelo, C., Baron, N.C. and Rigobelo, E.C., 2022. Endophytic fungi: a tool for plant growth promotion and sustainable agriculture. *Mycology*, 13(1), 39–55. <https://doi.org/10.1080/21501203.2021.1945699>

Chaudhary, P.J., Raghunandan, B.L., Patel, H.K., Mehta, P.V., Patel, N.B., Sonth, B., Dave, A., Bagul, S.Y., Divya, M., Jain, D., Alsahli, A.A. and Kaushik, P., 2023. Plant growth-promoting potential of entomopathogenic fungus *Metarhizium pinghaense* AAUBC-M26 under elevated salt stress in tomato. *Agronomy*. 13(6), 1577. <https://doi.org/10.3390/agronomy13061577>

Chowdhury, M.Z.H., Mostofa, M.G., Mim, M.F., Haque, M.A., Karim, M.A., Sultana, R., Rohman, M.M., Bhuiyan, A.U.A., Rupok, M.R.B. and Islam, S.M.N., 2024. The fungal

endophyte *Metarhizium anisopliae* (MetA1) coordinates salt tolerance mechanisms of rice to enhance growth and yield. *Plant Physiol. Biochem.* 207, 108328. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2023.108328>

Cui, H., Tsuda, K. and Parker, J.E., 2015. Effector-triggered immunity: from pathogen perception to robust defense. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66, 487–511. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050213-040012>

Deepak, H., Virk, V., 2022. Optimization of surface sterilization method for the isolation of endophytic fungi associated with *Curcuma longa* L. and their antibacterial activity. *J. Adv. Biotechnol. Exp. Ther.* 5(2), 334–346. <https://doi.org/10.5455/jabet.2022.d119>

Ding, J.L., Hou, J., Feng, M. and Ying, S., 2020. Transcriptomic analyses reveal comprehensive responses of insect hemocytes to mycopathogen *Beauveria bassiana*, and fungal virulence-related cell wall protein assists pathogen to evade host cellular defense. *Virulence.* 11(1), 1352–1365. <https://doi.org/10.1080/21505594.2020.1827886>

Dos Reis, J.B.A., Lorenzi, A.S. and do Vale, H.M.M., 2022. Methods used for the study of endophytic fungi: a review on methodologies and challenges, and associated tips. *Arch. Microbiol.* 204(11), 675. <https://doi.org/10.1007/s00203-022-03283-0>

Emaru, A., Nyaanga, J.G. and Saidi, M., 2024. Integrating *Metarhizium anisopliae* entomopathogenic fungi with border cropping reduces black bean aphids (*Aphis fabae*) damage and enhances yield and quality of French bean. *Heliyon*, 10(13), e33037. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33037>

Eskander, D.M., El Awady, M.E., Ali, M., Fahim, A.M., Hamed, A.A. and Sitohy, B., 2026. Isolation, characterization, and biological evaluation of endophytic fungi from *Phragmites australis*: experimental and computational insights. *Front. Mol. Biosci.* 12, 1713876. <https://doi.org/10.3389/fmolb.2025.1713876>

Fábregas, N., Fernie, A.R., 2022. The reliance of phytohormone biosynthesis on primary metabolite precursors. *J. Plant Physiol.* 268, 153589. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2021.153589>

Fan, Y., Shi, B., 2024. Endophytic fungi from the four staple crops and their secondary metabolites. *Int. J. Mol. Sci.* 25(11), 6057. <https://doi.org/10.3390/ijms25116057>

Fernández-Bravo, M., Gschwend, F., Mayerhofer, J., Hug, A., Widmer, F. and Enkerli, J., 2021. Land-use type drives soil population structures of the entomopathogenic fungal genus *Metarhizium*. *Microorganisms.* 9(7), 1380. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071380>

Figueroa, L.B.P., Mamani, R.C.C., de Souza, D.C., de Souza Alves, J.C., de Souza, S.A., Ferreira, C.B., Moreira, T.F., Terra, W.C. and Soares, F.E. de F., 2024. Enzyme production by the entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* and their application in the control of nematodes (*Haemonchus* spp. and *Meloidogyne incognita*) *in vitro*. *J. Nat. Pestic. Res.* 8, 100077. <https://doi.org/10.1016/j.napere.2024.100077>

Gakuubi, M.M., Munusamy, M., Liang, Z.X. and Ng, S.B., 2021. Fungal endophytes: A promising frontier for discovery of novel bioactive compounds. *J. Fungi*. 7(10), 786. <https://doi.org/10.3390/jof7100786>

Galindo-Solís, J.M., Fernández, F.J., 2022. Endophytic fungal terpenoids: Natural role and bioactivities. *Microorganisms*. 10(2), 339. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10020339>

Gao, Y., Xu, Y., Dong, Z., Guo, Y., Luo, J., Wang, F., Yan, L. and Zou, X., 2025. Endophytic fungal diversity and its interaction mechanism with medicinal plants. *Molecules*. 30(5), 1028. <https://doi.org/10.3390/molecules30051028>

García-Espinoza, F., Quesada-Moraga, E., García del Rosal, M.J. and Yousef-Yousef, M., 2023. Entomopathogenic fungi-mediated solubilization and induction of Fe related genes in melon and cucumber plants. *J. Fungi*. 9(2), 258. <https://doi.org/10.3390/jof9020258>

García-Latorre, C., Rodrigo, S. and Santamaría, O., 2021. Endophytes as Plant Nutrient uptake-promoter in plants. In: Maheshwari, D.K., Dheeman, S. (eds) *Endophytes: Mineral Nutrient Management, Volume 3. Sustain. Dev. Biodivers.* vol 26. Springer, Cham. pp 247–265 https://doi.org/10.1007/978-3-030-65447-4_11

Gebremariam, A., Chekol, Y., Assefa, F., 2022. Extracellular enzyme activity of entomopathogenic fungi, *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* and their pathogenicity potential as a bio-control agent against whitefly pests, *Bemisia tabaci* and *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae). *BMC Res. Notes*.15(117). <https://doi.org/10.1186/S13104-022-06004-4>

Ghaffari, S., Karimi, J., Cheniany, M., Seifi, A., Loverodge, J. and Butt, T. M., 2025. Endophytic entomopathogenic fungi enhance plant immune responses against tomato leafminer. *J. Invertebr. Pathol.* 209,108270. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2025.108270>

Gioia, L., D'errico, G., Sinno, M., Ranesi, M., Woo, S.L. and Vinale, F., 2020. A Survey of endophytic fungi associated with high-risk plants imported for ornamental purposes. *Agriculture*. 10(12), 643. <https://doi.org/10.3390/agriculture10120643>

Giovannoni, M., Lironi, D., Marti, L., Paparella, C., Vecchi, V., Gust, A.A., De Lorenzo, G., Nürnberger, T. and Ferrari, S., 2021. The *Arabidopsis thaliana* LysM-containing receptor-like kinase 2 is required for elicitor-induced resistance to pathogens. *Plant Cell Environ.* 44(12), 3545–3562. <https://doi.org/10.1111/pce.14192>

Gong, B.Q., Wang, F.Z., Li, J.F., 2020. Hide-and-see: Chitin-triggered plant immunity and fungal counterstrategies. *Trends Plant Sci.* 25(8), 805–816. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2020.03.006>

González-Guzmán, A., Rey, M.D., Froussart, E. and Quesada-Moraga, E., 2023. Elucidating the effect of endophytic entomopathogenic fungi on bread wheat growth through signaling

of immune response-related hormones. *Appl. Environ. Microbiol.* 89, e00074-23. <https://doi.org/10.1128/aem.00074-23>

González-Mas, N., Gutiérrez-Sánchez, F., Sánchez-Ortiz, A., Grandi, L., Turlings, T.C.J., Manuel Muñoz-Redondo, J., Moreno-Rojas, J.M. and Quesada-Moraga, E., 2021. Endophytic colonization by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* affects plant volatile emissions in the presence or absence of chewing and sap-sucking insects. *Frontiers in Plant Science.* 12, 660460. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.660460>

González-Pérez, E., Ortega-Amaro, M.A., Bautista, E., Delgado-Sánchez, P. and Jiménez-Bremont, J.F., 2022. The entomopathogenic fungus *Metarhizium anisopliae* enhances *Arabidopsis*, tomato, and maize plant growth. *Plant Physiol and Biochemist* 176, 34–43. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2022.02.008>

Greenfield, M., Gómez-Jiménez, M.I., Ortiz, V., Vega, F.E., Kramer, M. and Parsa, S., 2016. *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* endophytically colonize cassava roots following soil drench inoculation. *Biol. Control.* 95, 40–48. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.01.002>

Gupta, R., Keppanan, R., Leibman-Markus, M., Rav-David, D., Elad, Y., Ment, D. and Bar, M., 2022. The Entomopathogenic Fungi *Metarhizium brunneum* and *Beauveria bassiana* promote systemic immunity and confer resistance to a broad range of pests and pathogens in tomato. *Phytopathol.* 112(4), 784–793. <https://doi.org/10.1094/phyto-08-21-0343-r>

Gupta, S., Schillaci, M., Walker, R., Smith, P.M.C., Watt, M. and Roessner, U., 2021. Alleviation of salinity stress in plants by endophytic plant-fungal symbiosis: Current knowledge, perspectives and future directions. *Plant. Soil.* 461(1/2), 219–244. <https://www.jstor.org/stable/27292646>

Gutiérrez Cárdenas, O.G., Cortez Madrigal, H., Garzón, A., Gutiérrez Cárdenas, O.G., Cortez Madrigal, H. and Garzón, A., 2024. Use and impact of endophytic entomopathogenic fungi: Their potential in the context of agricultural sustainability. *Biotecnia.* 26, 507–556. <https://doi.org/10.18633/BIOTECNIA.V26.1986>

Hajek, A.E., Scott, K.L., Sanchez-Peña, S.R., Tkaczuk, C., Lovett, B. and Bushley, K.E., 2025. Annotated checklist of arthropod-pathogenic species in the Entomophthoromycotina (Fungi, Zoopagomycota) in North America. *MycKeys*, 114, 329–366. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.114.139257>

Han, L., Zhou, X., Zhao, Y., Zhu, S., Wu, L., He, Y., Ping, X., Lu, X., Huang, W., Qian, J., Zhang, L., Jiang, X., Zhu, D., Luo, C., Li, S. J., Dong, Q., Fu, Q., Deng, K., Wang, X., Wang, L., Shengpeng, J., Wu, J., Li, W., Friml, J., Zhu, Y., He, X. and Du, Y., 2020. Colonization of endophyte *Acremonium* sp. D212 in *Panax notoginseng* and rice mediated by auxin and jasmonic acid. *J. Integr. Plant Biol.* 62 (9), 1433–1451. <https://doi.org/10.1111/jipb.12905>

- Han, X., Kahmann, R., 2019. Manipulation of phytohormone pathways by effectors of filamentous plant pathogens. *Front. Plant. Sci.* 10, 464951. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00822>
- Hardoim, P.R., van Overbeek, L.S., Berg, G., Pirttilä, A.M., Compant, S., Campisano, A., Döring, M. and Sessitsch, A., 2015. The hidden world within plants: ecological and evolutionary considerations for defining functioning of microbial endophytes. *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* 79(3), 293–320. <https://doi.org/10.1128/membr.00050-14>
- Hawksworth, D.L., Lücking, R., 2017. Fungal Diversity Revisited: 2.2 to 3.8 Million Species. *Microbiol. Spectr.* 5(4). <https://doi.org/10.1128/microbiolspec.funk-0052-2016>
- Hedden, P., Phillips, A.L., Rojas, M.C., Carrera, E. and Tudzynski, B., 2001. Gibberellin biosynthesis in plants and fungi: A case of convergent evolution? *J. Plant Growth Regul.* 20, 319–331. <https://doi.org/10.1007/s003440010037>
- Hernández-Campos, R., Montesinos-Matías, R., Sánchez-González, J. A. and Loera, O., 2025. Natural anti-UV formulation increases the survival of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium rileyi* conidia and enhances the biological control of *Spodoptera frugiperda* in corn plants. *Mex. J. Biotechnol.* 10(1), 36–60. <https://doi.org/10.29267/MXJB.2025.10.1.36>
- Hinsch, J., Vrabka, J., Oeser, B., Novák, O., Galuszka, P. and Tudzynski, P., 2015. *De novo* biosynthesis of cytokinins in the biotrophic fungus *Claviceps purpurea*. *Environ. Microbiol.* 17(8), 2935–2951. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12838>
- Hu, S., Mojahid, M.S. and Bidochka, M. J., 2023. Root colonization of industrial hemp (*Cannabis sativa* L.) by the endophytic fungi *Metarhizium* and *Pochonia* improves growth. *Ind. Crops Prod.* 198, 116716. <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2023.116716>
- Huang, S., Zhang, X. and Fern,o, W.G.D., 2020. directing trophic divergence in plant-pathogen interactions: Antagonistic phytohormones with no doubt? *Front. Plant. Sci.* 11, 600063. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.600063>
- Hussein, J.M., Myovela, H. and Tibuhwa, D.D., 2024. Diversity of endophytic fungi from medicinal plant *Oxalis latifolia* and their antimicrobial potential against selected human pathogens. *Saudi J. Biol. Sci.* 31(4), 103958. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2024.103958>
- Iamtham, S., Wachirachakarn, A. and Jarussophon, N., 2023. Characterisation of biological activity potential of secondary metabolites derived from endophytic fungi isolated from some Thai ethnomedicinal herbs. *J. Herb. Med.* 42, 100807. <https://doi.org/10.1016/j.hermed.2023.100807>
- Jaber, L. R., 2018. Seed inoculation with endophytic fungal entomopathogens promotes plant growth and reduces crown and root rot (CRR) caused by *Fusarium culmorum* in wheat. *Planta.* 248(6), 1525–1535. <https://doi.org/10.1007/s00425-018-2991-x>

Jaber, L.R., Enkerli, J., 2016. Effect of seed treatment duration on growth and colonization of *Vicia faba* by endophytic *Beauveria bassiana* and *Metarhizium brunneum*. Biol. Control. 103, 187–195. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2016.09.008>

Jaber, L.R., Enkerli, J., 2017. Fungal entomopathogens as endophytes: can they promote plant growth? Biocontrol Sci. Technol. 27(1), 28–41. <https://doi.org/10.1080/09583157.2016.1243227>

Jaber, L., Ownley, B., 2018. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens. Biol. Control. 116, 36–45. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.01.018>

Jahn, L., Hofmann, U. and Ludwig-Müller, J., 2021. Indole-3-Acetic Acid is synthesized by the endophyte *cyanodermella asteris* via a tryptophan-dependent and- independent way and mediates the interaction with a non-host plant. Int. J. Mol. Sci. 22(5), 2651. <https://doi.org/10.3390/ijms22052651>

Jamunarani, G.S., Ramanagouda, S.H., Venkateshalu, B., Jayappa, J., Raghavendra, G., Rudresh, D.L., Kulkarni, M.S., Mahantesha, B.N.N. and Gopali, J.B., 2022. Isolation and evaluation of indigenous endophytic entomopathogenic fungus, *Beauveria bassiana* UHSB-END1 (Hypocreales: Cordycipitaceae), against *Spodoptera litura* Fabricius. Egypt. J. Biol. Pest Control. 32(1), 1–15. <https://doi.org/10.1186/s41938-022-00617-4>

Kepler, R.M., Luangsa-Ard, J.J., Hywel-Jones, N.L., Qu, C.A., Sung, G.H., Rehner, S.A., Aime, M.C., Henkel, T.W., Sanjuan, T., Zare, R., Chen, M., Li, Z., Rossman, A.Y., Spatafora, J.W. and Shrestha, B., 2017. A phylogenetically-based nomenclature for *Cordycipitaceae* (Hypocreales). IMA Fungus. 8(2), 335–353. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2017.08.02.08>

Khalil, A.M.A., Hassan, S.E.D., Alsharif, S.M., Eid, A.M., Ewais, E.E.D., Azab, E., Gobouri, A.A., Elkelish, A. and Fouda, A., 2021. Isolation and characterization of fungal endophytes isolated from medicinal plant *Ephedra pachyclada* as plant growth-promoting. Biomolecules. 11(2), 140. <https://doi.org/10.3390/biom11020140>

Kind, S., Hinsch, J., Vrabka, J., Hradilová, M., Majeská-Čudejková, M., Tudzynski, P. and Galuszka, P., 2018. Manipulation of cytokinin level in the ergot fungus *Claviceps purpurea* emphasizes its contribution to virulence. Curr Genet. 64(6), 1303–1319. <https://doi.org/10.1007/S00294-018-0847-3>

Kumar, P., Rani, S., Sarita, Dang, A.S. and Suneja, P., 2023. Detection of endophytes by electron microscope. Methods Mol. Biol. 71–76. https://doi.org/10.1007/978-1-0716-2827-0_8

Kumar, P., Sonowal, B.S., Thakur, A., Thakur, K., Yadav, A., Bhardwaj, R., Kumari, P., Singh, L.A., Meena, M., Swapnil, P., Kumar, S. and Marwal, A., 2025. Fungal endophytes as biostimulants to facilitate viable bioprospecting of high-value secondary metabolites. In: Meena, M., Zehra, A., Swapnil, P. and Seth, C.. (Eds.), Metabolic sustainability of

endophytes, Springer, Singapore, pp. 305–363. https://doi.org/10.1007/978-981-96-4004-1_14

Küng, N., Boschi, S., Widmer, F. and Enkerli, J., 2025. Pathogenicity of the fungus *Beauveria pseudobassiana* for *Popillia japonica* depends on the developmental stage of the insect. *Biol. Control.* 210, 105887. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2025.105887>

Kuzhuppillymyal-Prabhakarankutty, L., Tamez-Guerra, P., Gomez-Flores, R., Rodríguez-Padilla, M.C. and Ek-Ramos, M. J., 2020. Endophytic *Beauveria bassiana* promotes drought tolerance and early flowering in corn. *World J. Microbiol. Biotechnol.* 36(47) 1–10. <https://doi.org/10.1007/S11274-020-02823-4>

Kuźniar, A., Kruczyńska, A., Włodarczyk, K., Vangronsveld, J. and Wolińska, A., 2025. Endophytes as permanent or temporal inhabitants of different ecological niches in sustainable agriculture. *Appl. Sci.* 15(3), 1253. <https://doi.org/10.3390/app15031253>

Lahey, S., Angelone, S., DeBartolo, M.O., Coutinho-Rodrigues, C. and Bidochka, M.J., 2020. Localization of the insect pathogenic fungal plant symbionts *Metarhizium robertsii* and *Metarhizium brunneum* in bean and corn roots. *Fungal Biol.* 124(10), 877–883. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.07.005>

Landa, B.B., López-Díaz, C., Jiménez-Fernández, D., Montes-Borrego, M., Muñoz-Ledesma, F.J., Ortiz-Urquiza, A., and Quesada-Moraga, E., 2013. In planta detection and monitoring of endophytic colonization by a *Beauveria bassiana* strain using a nested and quantitative PCR-based assay, and confocal laser scanning microscopy. *J. Invertebr. Pathol.* 114(2), 128–138. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.06.007>

Li, M., Liu, X., Wu, F., Shi, X., Kong, D., Li, X., Mu, C., Qu, D., Wang, L. and Su, H., 2024. Fermentation broth of a novel endophytic fungus enhanced maize salt tolerance by regulating sugar metabolism and phytohormone biosynthesis or signaling. *Plant Physiol. Biochem.* 216, 109125. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.109125>

Li, Q. X, Lin, F-C., Su, Z-Z., 2025. Endophytic fungi—big player in plant-microbe symbiosis. *Curr. Plant Biol.* 42, 100481. <https://doi.org/10.1016/j.cpb.2025.100481>

Liao, C., Doilom, M., Jeewon, R., Hyde, K.D., Manawasinghe, I.S., Chethana, K.W.T., Balasuriya, A., Thakshila, S.A.D., Luo, M., Mapook, A., Htet, Z. H., Koodalugodaarachchi, V., Wijekoon, N., Saxena, R.K., Senanayake, I.C., Kularathnage, N.D., Alrefaei, A.F. and Dong, W., 2025. Challenges and update on fungal endophytes: classification, definition, diversity, ecology, evolution and functions. *Fungal Divers.* 131(1), 301–367. <https://doi.org/10.1007/s13225-025-00550-5>

Liao, X., Lovett, B., Fang, W. and St Leger, R.J., 2017. *Metarhizium robertsii* produces indole-3-acetic acid, which promotes root growth in *Arabidopsis* and enhances virulence to insects. *Microbiology* (United Kingdom), 163(7), 980–991. <https://doi.org/10.1099/mic.0.000494>

Litwin, A., Nowak, M. and Różalska, S., 2020. Entomopathogenic fungi: unconventional applications. *Rev. Environ. Sci. Biotechnol.* 19, 23–42. <https://doi.org/10.1007/S11157-020-09525-1>

Liu, G., Liu, Y., Li, Z., Ren, Y., Liu, B., Gao, N. and Cheng, Y., 2024. Transcriptome analysis revealing the effect of *Bupleurum scorzonerifolium* Willd association with endophytic fungi CHS3 on the production of saikosaponin D. *Heliyon.* 10(12). <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e33453>

Liu, H., Carvalhais, L.C., Crawford, M., Singh, E., Dennis, P.G., Pieterse, C.M.J. and Schenk, P.M., 2017. Inner plant values: Diversity, colonization and benefits from endophytic bacteria. *Front. Microbiol.* 8, 2552 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02552>

Liu, Y., Yang, Y. and Wang, B., 2022. Entomopathogenic fungi *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* play roles of maize (*Zea mays*) growth promoter. *Sci Rep.* 12, 15706. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-19899-7>

Liu-Xu, L., Vicedo, B., García-Agustín, P. and Llorens, E., 2022. Advances in endophytic fungi research: a data analysis of 25 years of achievements and challenges. *J. Plant Interact.* 17(1), 244–266. <https://doi.org/10.1080/17429145.2022.2032429>

Lu, H., Wei, T., Lou, H., Shu, X. and Chen, Q., 2021. A critical review on communication mechanism within plant-endophytic fungi interactions to cope with biotic and abiotic stresses. *J. Fungi.* 7(9), 719. <https://doi.org/10.3390/jof7090719>

Luo, J., Xia, W., Cao, P., Xiao, Z., Zhang, Y., Liu, M., Zhan, C. and Wang, N., 2019. Integrated transcriptome analysis reveals plant hormones jasmonic acid and salicylic acid coordinate growth and defense responses upon fungal infection in poplar. *Biomolecules.* 9(1), 12. <https://doi.org/10.3390/biom9010012>

Ma, M., Luo, J., Li, C., Eleftherianos, I., Zhang, W. and Xu, L., 2023. A life-and-death struggle: interaction of insects with entomopathogenic fungi across various infection stages. *Front. Immunol.* 14, 1329843. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2023.1329843>

Mantzoukas, S., Papantzikos, V., Katsogiannou, S., Papanikou, A., Koukidis, C., Servis, D., Eliopoulos, P. and Patakioutas, G., 2023. Biostimulant and bioinsecticidal effect of coating cotton seeds with endophytic *Beauveria bassiana* in semi-field conditions. *Microorganisms.* 11(8), 2050. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11082050>

Masri, R.S., Syafni, N., Rustini, R., Supriyono, A., Kuo, P.C. and Hayani, D., 2025. Isolation of endophytic fungi with antibacterial activity from medicinal plant *Jatropha multifida* L. *J. Appl. Pharm. Sci.* 15(7), 261–271. <https://doi.org/10.7324/JAPS.2025.230085>

McKinnon, A.C., Glare, T.R., Ridgway, H.J., Mendoza-Mendoza, A., Holyoake, A., Godsoe, W.K. and Bufford, J.L., 2018. Detection of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* in the rhizosphere of wound-stressed *Zea mays* plants. *Front. Microbiol.* 9, 1161. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.01161>

Mimma, A.A., Akter, T., Haque, M.A., Bhuiyan, M.A.B., Chowdhury, M.Z.H., Sultana, S. and Islam, S.M.N., 2023. Effect of *Metarhizium anisopliae* (MetA1) on growth enhancement and antioxidative defense mechanism against Rhizoctonia root rot in okra. *Heliyon*, 9(8), e18978. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e18978>

Miranda-Fuentes, P., Quesada-Moraga, E., Aldebis, H.K. and Yousef-Naef, M., 2020. Compatibility between the endoparasitoid *Hyposoter didymator* and the entomopathogenic fungus *Metarhizium brunneum*: a laboratory simulation for the simultaneous use to control *Spodoptera littoralis*. *Pest Manag. Sci.* 76(3), 1060–1070. <https://doi.org/10.1002/ps.5616>

Morrison, E.N., Knowles, S., Hayward, A., Greg Thorn, R., Saville, B.J. and Emery, R.J.N., 2015. Detection of phytohormones in temperate forest fungi predicts consistent abscisic acid production and a common pathway for cytokinin biosynthesis. *Mycol.* 107(2), 245–257. <https://doi.org/10.3852/14-157>

Moura, T.A., de Almeida, I.B., de Souza, E.R., Duarte, F.C., Ramos, H.H., de Oliveira Araújo, M., Sato, J.R., Marcondes de Almeida, J.E. and Mendes, M.C., 2025. Biological control of the tick *Amblyomma sculptum* (Acari: Ixodidae) using the fungus *Purpureocillium lilacinum* alone and in association with the fungus *Metarhizium anisopliae*. *Biol. Control.* 205, 105755. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2025.105755>

Moustaka, J., Meyling, N.V., Hauser, T. P., 2021. Root-associated entomopathogenic fungi modulate their host plant's photosystem ii photochemistry and response to herbivorous insects. *Molecules.* 27(1), 207. <https://doi.org/10.3390/molecules27010207>

Munawar, A., Zhang, H., Zhang, J., Zhang, X., Shi, X.X., Chen, X., Li, Z., He, X., Zhong, J., Zhu, Z., Zheng, Y. and Zhou, W., 2025. Entomopathogenic fungus treatment affects trophic interactions by altering volatile emissions in tomato. *Agronomy*, 15(5), 1161. <https://doi.org/10.3390/agronomy15051161>

Muola, A., Birge, T., Helander, M., Mathew, S., Harazinova, V., Saikkonen, K. and Fuchs, B., 2024. Endophytic *Beauveria bassiana* induces biosynthesis of flavonoids in oilseed rape following both seed inoculation and natural colonization. *Pest Manag. Sci.* 80(5), 2461–2470. <https://doi.org/10.1002/ps.7672>

Nagarajan, N., Khan, M., Djamei, A., 2023. Manipulation of auxin signaling by smut fungi during plant colonization. *J. Fungi.* 9(12), 1184. <https://doi.org/10.3390/jof9121184>

Naz, A., Rohman, Md. M., Haque, Md. A., Mim, M. F., Chowdhury, Md. Z.H., Sultana, R. and Islam, S.M.N., 2024. *Metarhizium anisopliae* seed priming alleviates drought-induced oxidative stress and improves growth of barley (*Hordeum vulgare* L.). *Plant Stress.* (14) 100664. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2024.100664>

Nazir, A., Puthuveetil, A.R., Hussain, F.H.N., Hamed, K.E. and Munawar, N., 2024. Endophytic fungi: nature's solution for antimicrobial resistance and sustainable agriculture. *Front. Microbiol.* 15, 1461504. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1461504>

Nchu, F., Macuphe, N., Rhoda, I., Niekerk, L., Basson, G., Keyster, M. and Etsassala, N., 2022. Endophytic *Beauveria bassiana* induces oxidative stress and enhances the growth of *Fusarium oxysporum*-infected tomato plants. *Plants*. 11(22), 3182. <https://doi.org/10.3390/plants11223182>

Ngou, B.P.M., Heal, R., Wyler, M., Schmid, M.W. and Jones, J.D.G., 2022. Concerted expansion and contraction of immune receptor gene repertoires in plant genomes. *Nat. Plants*. 8(10), 1146–1152. <https://doi.org/10.1038/s41477-022-01260-5>

Nishi, O., Sushida, H., Higashi, Y. and Iida, Y., 2020. Epiphytic and endophytic colonisation of tomato plants by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* strain GHA. *Mycology*. 12(1), 39–47. <https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1707723>

Nunes-Silva, A., Moreira, C.C., Seibert, J.B., Rodríguez, J. and Delalibera-Júnior, I., 2025. Exploring the potential of *Metarhizium* species for the control of *Euschistus heros* (Hemiptera: Pentatomidae). *Biol. Control*. 207, 105823. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2025.105823>

Ogbuji, N.G., Agogbua, J.U., 2025. Genomics in plant pathogen identification and control. *Front. Plant Sci*. 16, 1661432. <https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1661432>

Pacheco-Aguirre, J.A., Ruiz-Sánchez, E., Chel-Guerrero, L., Corzo-Ríos, L.J., Pérez-Gutiérrez, A., Reyes-Ramírez, A. and Ballina-Gómez, H.S., 2020. Characterization of *Guazuma ulmifolia* Lam. seed gum and its effect on the activity of *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin on *Bemisia tabaci* Genn. *Mex. J. Biotechnol*. 5(4), 34–48. <https://doi.org/10.29267/MXJB.2020.5.4.34>

Panozzo, A., Bolla, P. K., Barion, G., Botton, A. and Vameralli, T., 2025. Phytohormonal regulation of abiotic stress tolerance, leaf senescence and yield response in field crops: A comprehensive review. *BioTech*. 14(1), 14 <https://doi.org/10.3390/biotech14010014>

Pescie, M.A., Fradkin, M., Lavado, R.S. and Chiocchio, V.M., 2021. Endophytic fungi in blueberry cultivars, in three production areas of Argentina. *Physiol. Mol. Plant Pathol*. 115, 101662. <https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2021.101662>

Peterson, H., Ahmad, I. and Barbercheck, M. E., 2023. Maize response to endophytic *Metarhizium robertsii* is altered by water stress. *PLOS ONE*, 18(11), e0289143. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0289143>

Ponchon, M., Reineke, A., Massot, M., Bidochka, M. J., Thiéry, D. and Papura, D., 2022. Three methods assessing the association of the endophytic entomopathogenic fungus *Metarhizium robertsii* with non-grafted grapevine *Vitis vinifera*. *Microorganisms*. 10(12), 2437. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10122437>

Proietti, S., Falconieri, G.S., Bertini, L., Pascale, A., Bizzarri, E., Morales-Sanfrutos, J., Sabidó, E., Ruocco, M., Monti, M.M., Russo, A., Dziurka, K., Ceci, M., Loreto, F. and Caruso,

C., 2023. *Beauveria bassiana* rewires molecular mechanisms related to growth and defense in tomato. J. Exp. Bot. 74(14), 4225–4243. <https://doi.org/10.1093/jxb/erad148>

Qin, X., Zhao, X., Huang, S., Deng, J., Li, X., Luo, Z. and Zhang, Y., 2020. Pest management via endophytic colonization of tobacco seedlings by the insect fungal pathogen *Beauveria bassiana*. Pest Manag. Sci. 77 (4) <https://doi.org/10.1002/ps.6229>

Quesada-Moraga, E., López-Díaz, C. and Landa, B. B., 2014. The hidden habit of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*: first demonstration of vertical plant transmission. PLoS ONE, 9(2), e89278. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0089278>

Ramos, Y., Taibo, A.D., Jiménez, J. A. and Portal, O., 2020. Endophytic establishment of *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* in maize plants and its effect against *Spodoptera frugiperda* (J. E. Smith) (*Lepidoptera: Noctuidae*) larvae. Egypt. J. Biol. Pest Control. 30(1), 20. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00223-2>

Raya-Díaz, S., Sánchez-Rodríguez, A.R., Segura-Fernández, J.M., Del Campillo, M.D.C. and Quesada-Moraga, E., 2017. Entomopathogenic fungi-based mechanisms for improved Fe nutrition in sorghum plants grown on calcareous substrates. PLOS ONE. 12(10), e0185903. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0185903>

Rivas-Franco, F., Hampton, J.G., Morán-Díez, M.E., Narciso, J., Rostás, M., Wessman, P., Jackson, T.A. and Glare, T.R., 2019. Effect of coating maize seed with entomopathogenic fungi on plant growth and resistance against *Fusarium graminearum* and *Costelytra giveni*. Biocontrol Sci. Technol. 29(9), 877–900. <https://doi.org/10.1080/09583157.2019.1611736>

Rivas-Franco, F., Hampton, J., Narciso, J., Rostás, M., Wessman, P., Saville, D., Jackson, T. and Glare, T., 2020. Effects of a maize root pest and fungal pathogen on entomopathogenic fungal rhizosphere colonization, endophytism and induction of plant hormones. Biol. Control. 150, 104347. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2020.104347>

Rodríguez, R.J., White, J.F., Arnold, A.E. and Redman, R.S., 2009. Fungal endophytes: Diversity and functional roles. New Phytologist, 182(2), 314–330. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02773.x>

Rueda-Almazán, J.E., Hernández, V.M., Alcalá-Martínez, J.R., Fernández-Duque, A., Ruiz-Aguilar, M. and Alcalá, R.E., 2021. Spatial and temporal differences in the community structure of endophytic fungi in the carnivorous plant *Pinguicula moranensis* (*Lentibulariaceae*). Fungal Ecol. 53, 101087. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2021.101087>

Russo, M.L., Pelizza, S.A., Vianna, M.F., Allegrucci, N., Cabello, M.N., Toledo, A.V., Mourellos, C. and Scorsetti, A.C., 2019. Effect of endophytic entomopathogenic fungi on soybean *Glycine max* (L.) Merr. Growth and yield. J. King Saud Univ. Sci. 31(4), 728–736. <https://doi.org/10.1016/j.jksus.2018.04.008>

Sadeghi, F., Samsampour, D., Seyahoei, A., Bagheri, A. and Soltani, J., 2020. Fungal endophytes alleviate drought-induced oxidative stress in mandarin (*Citrus reticulata* L.):

Toward regulating the ascorbate–glutathione cycle. *Sci. Hortic.* 261, 108991. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.108991>

Salazar-Cerezo, S., Martínez-Montiel, N., García-Sánchez, J., Pérez-y-Terrón, R. and Martínez-Contreras, R.D., 2018. Gibberellin biosynthesis and metabolism: A convergent route for plants, fungi and bacteria. *Microbiol. Res.* 208, 85–98. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.01.010>

Samal, I., Bhoi, T.K., Majhi, P.K., Murmu, S., Pradhan, A.K., Kumar, D., Saini, V., Paschapur, A.U., Raj, M.N., Ankur, Manik, S., Behera, P.P., Mahanta, D.K., Komal, J., Alam, P. and Balawi, T. Al., 2023. Combatting insects mediated biotic stress through plant associated endophytic entomopathogenic fungi in horticultural crops. *Front. Plant. Sci.* 13, 1098673. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1098673>

Satyanarayana, T., Deshmukh, S.K., Deshpande, M.V., 2022. *Progress in Mycology: Biology and biotechnological applications*. Springer, Singapore. <https://doi.org/10.1007/978-981-16-3307-2>

Sevillano-Caño, J., Núñez-Cano, J., Prieto, P., Trapero, A., Sánchez-Rodríguez, A.R. and Agustí-Brisach, C., 2024. The endophytic role and growth-promoting ability of the nonpathogenic strain *Fusarium oxysporum* FO12 in herbaceous hosts. *Sci. Hortic.* 332, 113220. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2024.113220>

Shaalán, R.S., Gerges, E., Habib, W. and Ibrahim, L., 2021. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* induces growth promotion and increases resistance of cucumber plants against *Aphis gossypii*. *J. Plant Prot. Res.*, 61(4), 358–370. <https://doi.org/10.24425/jppr.2021.139244>

Shamsudin, N.A., Seelan, J.S.S., Gansau, J.A. and Rusdi, N.A., 2025. Morphological and molecular identification of endophytic fungi from roots of epiphyte orchid *Aerides odorata* Lour in Sabah. *Sci. Rep.* 15(1), 33908. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-07189-x>

Sharma, A., Thakur, N., Hashem, A., Dawoud, T.M. and Abd_Allah, E.F., 2024. Insecticidal potential of *Bacillus thuringiensis*, *Beauveria bassiana* and *Metarhizium anisopliae* individually and their synergistic effect with barazide against *Spodoptera litura*. *Heliyon*, 10(17), e37175. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2024.e37175>

Silva, A.C.L., Silva, G.A., Abib, P.H.N., Carolino, A.T. and Samuels, R.I., 2020. Correction to: Endophytic colonization of tomato plants by the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* for controlling the South American tomato pinworm, *Tuta absoluta*. *CABI Agric. Biosci.* 1(1), 3. <https://doi.org/10.1186/s43170-020-00002-x>

Sinha, K.K., Choudhary, A.K., Kumari, P., 2016. Entomopathogenic Fungi. In: Omkar, (Ed), *Ecofriendly Pest Management for Food Security*, Academic Press, Oxford, UK, pp. 475–505. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-803265-7.00015-4>

Solanki, M., Shukla, L.I., 2023. Recent advances in auxin biosynthesis and homeostasis. 3 Biotech. 13, 290. <https://doi.org/10.1007/S13205-023-03709-6>

Song, Y., Cui, H., Guo, W., Sindhu, L., Lv, S., Li, L., Yu, Y. and Men, X., 2024. Endophytic fungi improved wheat resistance to *Rhopalosiphum padi* by decreasing its feeding efficiency and population fitness. Ecotoxicol. Environ. Saf. 270, 115865. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2023.115865>

Sui, L., Lu, Y., Zhou, L., Li, N., Li, Q. and Zhang, Z., 2023. Endophytic *Beauveria bassiana* promotes plant biomass growth and suppresses pathogen damage by directional recruitment. Front. Microbiol. 14, 1227269. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1227269>

Sui, L., Zhu, H., Wang, D., Zhang, Z., Bidochka, M.J., Barelli, L., Lu, Y. and Li, Q., 2024. Tripartite interactions of an endophytic entomopathogenic fungus, Asian corn borer, and host maize under elevated carbon dioxide. Pest Manag. Sci. 80(9), 4575–4584. <https://doi.org/10.1002/ps.8163>

Sung, G. H., Hywel-Jones, N. L., Sung, J. M., Luangsa-ard, J. J., Shrestha, B. and Spatafora, J. W., 2007. Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the *clavicipitaceous* fungi. Stud. Mycol., 57, 5–59. <https://doi.org/10.3114/sim.2007.57.01>

Terna, P.T., Mohamed Nor, N.M.I., Azuddin, N.F. and Zakaria, L., 2024. Molecular identification and pathogenicity of endophytic fungi from corn ears. Sci. Rep., 14(1), 17146. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-68428-1>

Tomilova, O.G., Kryukova, N.A., Efimova, M.V., Kovtun, I.S., Kolomeichuk, L.V., Kryukov, V.Y. and Glupov, V.V., 2021. Early physiological response of potato plants to entomopathogenic fungi under hydroponic conditions. Horticulturae. 7(8), 217. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7080217>

Trdá, L., Barešová, M., Šašek, V., Nováková, M., Zahajská, L., Dobrev, P.I., Motyka, V. and Burketová, L., 2017. Cytokinin metabolism of pathogenic fungus *Leptosphaeria maculans* involves isopentenyltransferase, adenosine kinase and cytokinin oxidase/dehydrogenase. Front. Microbiol. 8,1374 <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01374>

Tyurin, M., Chernyak, E., Tomilova, O., Tolokonnikova, K., Malysh, S.M., Khramova, E., Morozov, S. and Kryukov, V., 2023. The Fungus *Beauveria bassiana* Alters Amounts of Sterols, Fatty Acids, and Hydroxycinnamic Acids in Potato *Solanum tuberosum*. Plants. 12(23), 3938. <https://doi.org/10.3390/plants12233938>

Ullrich, C.I., Koch, E., Matecki, C., Schäfer, J., Burkl, T., Rabenstein, F. and Kleespies, R.G., 2017. Detection and growth of endophytic entomopathogenic fungi in dicot crop plants. J. Kult. 69(9), 291–302. <https://doi.org/10.5073/jfk.2017.09.02>

Vanneste, S., Pei, Y. and Friml, J., 2025. Mechanisms of auxin action in plant growth and development. Nat. Rev. Mol. Cell Biol.. 26(9), 648–666. <https://doi.org/10.1038/s41580-025-00851-2>

Vega, F. E., 2018. The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review. *Mycologia*, 110(1), 4–30. <https://doi.org/10.1080/00275514.20b17.1418578>

Vianna, F., Pelizza, S., Russo, L., Ferreri, N. and Scorsetti, A.C., 2021. Colonization of tobacco plants by fungal entomopathogens and the effect on consumption over *Diabrotica speciosa* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Fungi*. 7(12), 1017. <https://doi.org/10.3390/jof7121017>

Vidal, A., Parada, R., Mendoza, L., Cotoras, M., 2020. Endophytic fungi isolated from plants growing in central Andean Precordillera of Chile with antifungal activity against *Botrytis cinerea*. *J. Fungi*, 6(3), 149. <https://doi.org/10.3390/jof6030149>

Vidhate, R.P., Dawkar, V.V., Punekar, S.A. and Giri, A.P., 2022. Genomic determinants of entomopathogenic fungi and their involvement in pathogenesis. *Microb. Ecol.* 85(1), 49–60. <https://doi.org/10.1007/s00248-021-01936-z>

Vivekanandhan, P., Swathy, K., Sarayut, P., Patcharin, K., 2024. Classification, biology and entomopathogenic fungi-based management and their mode of action against *Drosophila species* (Diptera: Drosophilidae): a review. *Front. Microbiol.* 15, 1443651. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1443651>

Wakil, W., Boukouvala, M.C., Kavallieratos, N.G., Naeem, A., Haider, S.A., Ghazanfar, M. U. and Avery, P. B., 2025b. Laboratory and greenhouse endophytic colonization of tomato by three entomopathogenic fungal isolates for the management of *Tetranychus urticae* and field efficacy trials. *Crop Prot.* 198, 107394. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2025.107394>

Wakil, W., Iftikhar, S., Kavallieratos, N.G., Gidari, D.L.S., Boukouvala, M.C., Razzaq, M. and Avery, P.B., 2025a. Laboratory evaluation of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana*, bacterium *Bacillus thuringiensis*, and insecticide emamectin benzoate treatments, alone and in dual combinations against *Spodoptera frugiperda*. *Crop Protection*. 200, 107446. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2025.107446>

Waqas, M., Khan, A.L., Kamran, M., Hamayun, M., Kang, S.M., Kim, Y.H. and Lee, I.J., 2012. Endophytic fungi produce gibberellins and indoleacetic acid and promotes host-plant growth during stress. *Molecules*. 17(9), 10754-10773. <https://doi.org/10.3390/molecules170910754>

Wei, Q.Y., Li, Y.Y., Xu, C., Wu, Y.X., Zhang, Y. R. and Liu, H., 2020. Endophytic colonization by *Beauveria bassiana* increases the resistance of tomatoes against *Bemisia tabaci*. *Arthropod-Plant Interact.* 14, 289–300. <https://doi.org/10.1007/s11829-020-09746-9>

Wei, Q.Y., Liu, Y.N., 2021. Method for observing *Beauveria bassiana* colonization in plants. *MethodsX*, 8, 101364. <https://doi.org/10.1016/j.mex.2021.101364>

Wilberts, L., Rojas-Preciado, N., Jacquemyn, H. and Lievens, B., 2023. Fungal strain and crop cultivar affect growth of sweet pepper plants after root inoculation with

entomopathogenic fungi. *Front. Plant Sci.* 14, 1196765. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1196765>

Wilberts, L., Vuts, J., Caulfield, J., Thomas, G., Birkett, M., Herrera-Malaver, B., Verstrepen, K., Sobhy, I., Jacquemyn, H. and Lievens, B., 2022. Impact of endophytic colonization by entomopathogenic fungi on the behavior and life history of the tobacco peach aphid *Myzus persicae* var. *nicotianae*. *PLoS ONE*. 17(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0273791>

Wu, B., Hussain, M., Zhang, W., Stadler, M., Liu, X. and Xiang, M., 2019. Current insights into fungal species diversity and perspective on naming the environmental DNA sequences of fungi. *Mycology*. 10(3), 127–140. <https://doi.org/10.1080/21501203.2019.1614106>

Xu, L., Wu, C., Oelmüller, R., Zhang, W., 2018. Role of phytohormones in *piriformospora indica*-induced growth promotion and stress tolerance in plants: More questions than answers. *Front. Microbiol.* 9, 1646 <https://doi.org/10.3389/FMICB.2018.01646>

Yadav, A., Bhardwaj, R., Kumari, P., Singh, L.A., Swapnil, P. and Meena, M., 2025. Plant endophytic fungi: communication mechanism to deal with biotic stress. In: Meena, M., Zehra, A., Swapnil, P., Seth, C.S. (Eds.), *Metabolic sustainability of endophytes, Microorganisms for Sustainability*, vol. 52. Springer, Singapore, pp. 231–257. https://doi.org/10.1007/978-981-96-4004-1_12

Yan, L., Zhu, J., Zhao, X., Shi, J., Jiang, C. and Shao, D., 2019. Beneficial effects of endophytic fungi colonization on plants. *Appl Microbiol Biotechnol.* 103, 3327–3340. <https://doi.org/10.1007/s00253-019-09713-2>

Yogananda, T., Ramanagouda, S.H., Venkateshalu, B., Jamunarani, G.S., Rashmi, S.H., Awati, M. and Hadimani, H.P., 2023. Colonization and endophytic effect of *Beauveria bassiana* against *Myzus persicae* (Sulzer) and *Plutella xylostella* (L) in cabbage. *Egypt. J. Biol. Pest Control.* 33(1), 47. <https://doi.org/10.1186/s41938-023-00698-9>

Zhang, Y., Wen, H., Li, Q., Lu, Y., Zhang, Z. and Sui, L., 2025. From function to omics: endophytic *Beauveria bassiana* promotes maize growth by activating phytohormone signaling pathways under elevated carbon dioxide. *BMC Plant Biol.* 25, 1759. <https://doi.org/10.1186/S12870-025-07763-5>

Zhao, Z., Kou, M., Zhong, R., Xia, C., Christensen, M.J. and Zhang, X., 2021. Transcriptome analysis revealed plant hormone biosynthesis and response pathway modification by *Epichloëgansuensis* in *Achnatherum inebrians* under different soil moisture availability. *J. Fungi.* 7(8), 640. <https://doi.org/10.3390/JOF7080640>