Revista Ibero-Americana de Humanidades, Ciências e Educação — REASE

doi.org/10.51891/rease.v12i11.32873

MECANISMOS E INTERAÇÕES DE FUNGOS ENTOMOPATOGÊNICOS: CONTROLE BIOLÓGICO DE ARTRÓPODES, ANTAGONISMO A FITOPATÓGENOS E ENDOFITISMO

MECHANISMS AND INTERACTIONS OF ENTOMOPATHOGENIC FUNGI: BIOLOGICAL CONTROL OF ARTHROPODS, ANTAGONISM AGAINST PHYTOPATHOGENS, AND ENDOPHYTISM

MECANISMOS E INTERACCIONES DE LOS HONGOS ENTOMOPATÓGENOS: CONTROL BIOLÓGICO DE ARTRÓPODOS, ANTAGONISMO FRENTE A FITOPATÓGENOS Y ENDOFITISMO

Moisés Silva de Mendonça Júnior[1]
Samuel Farias Santana[2]
Hygor Maikon Ramos[3]
Hyago Magno Ramos[4]
José Vitor da Silva Nunes[5]
João Rafael Campos Soares[6]
Ian Victor Pereira dos Santos[7]

RESUMO: Esse artigo buscou analisar sistematicamente os mecanismos biológicos e as interações dos fungos entomopatogênicos, considerando seu potencial no controle de artrópodes, antagonismo a fitopatógenos e estabelecimento de associações endofíticas com plantas. A pesquisa consistiu em uma revisão sistemática da literatura, fundamentada nas recomendações do protocolo ROSES, contemplando artigos científicos publicados entre janeiro de 2021 e outubro de 2026, identificados nas bases SciELO, ScienceDirect, Web of Science, Scopus e PubMed. As evidências foram organizadas em cinco eixos temáticos e examinadas por meio de síntese narrativa, comparativa e temática. Os resultados evidenciaram que espécies dos gêneros *Beauveria* e *Metarhizium* apresentam mecanismos de infecção associados à produção de enzimas e metabólitos secundários, além de atividades antagonistas contra determinados fitopatógenos. A colonização endofítica demonstrou potencial para influenciar o crescimento vegetal, a aquisição de nutrientes e as respostas de defesa das plantas. Também foram identificadas interações multitróficas envolvendo herbívoros e organismos não alvo. Conclui-se que esses fungos representam alternativas promissoras para o manejo integrado de pragas e doenças, embora sua utilização agrícola dependa de validação em campo, padronização metodológica e avaliação da segurança ecológica.

Palavras-chave: Fungos entomopatogênicos. Controle biológico. Endofitismo.

[1]Discente do curso de Agronomia na Universidade Federal de Alagoas (CECA).
[2]Doutorando em Proteção de Plantas - PPGPP , CECA UFAL.
[3]Discente do curso de pós-graduação em agricultura e ambiente na Universidade Federal de Alagoas.
[4]Discente do curso de pós-graduação em agricultura e ambiente na Universidade Federal de Alagoas.
[5]Doutorando em Proteção de Plantas - PPGPP , CECA UFAL.
[6]Discente do curso de Agronomia na Universidade Federal de Alagoas (CECA).
[7]Tecnólogo em Gestão Ambiental-Univerdade Federal do Amazonas.

ABSTRACT: This article aimed to systematically analyze the biological mechanisms and interactions of entomopathogenic fungi, considering their potential for arthropod control, antagonism against phytopathogens, and establishment of endophytic associations with plants. The study consisted of a systematic literature review based on the recommendations of the ROSES protocol, covering scientific articles published between January 2021 and October 2026, retrieved from the SciELO, ScienceDirect, Web of Science, Scopus, and PubMed databases. The evidence was organized into five thematic categories and examined through narrative, comparative, and thematic synthesis. The results revealed that species of the genera *Beauveria* and *Metarhizium* exhibit infection mechanisms associated with the production of enzymes and secondary metabolites, as well as antagonistic activities against certain phytopathogens. Endophytic colonization showed potential to influence plant growth, nutrient acquisition, and plant defense responses. Multitrophic interactions involving herbivores and non-target organisms were also identified. It is concluded that these fungi represent promising alternatives for integrated pest and disease management, although their agricultural application requires field validation, methodological standardization, and ecological safety assessment.

Keywords: Entomopathogenic fungi. Biological control. Endophytism.

RESUMEN: Este artículo tuvo como objetivo analizar sistemáticamente los mecanismos biológicos y las interacciones de los hongos entomopatógenos, considerando su potencial para el control de artrópodos, el antagonismo frente a fitopatógenos y el establecimiento de asociaciones endofíticas con plantas. La investigación consistió en una revisión sistemática de la literatura, basada en las recomendaciones del protocolo ROSES, que abarcó artículos científicos publicados entre enero de 2021 y octubre de 2026, identificados en las bases de datos SciELO, ScienceDirect, Web of Science, Scopus y PubMed. Las evidencias se organizaron en cinco ejes temáticos y se examinaron mediante síntesis narrativa, comparativa y temática. Los resultados evidenciaron que especies de los géneros *Beauveria* y *Metarhizium* presentan mecanismos de infección asociados con la producción de enzimas y metabolitos secundarios, además de actividades antagonistas contra determinados fitopatógenos. La colonización endofítica mostró potencial para influir en el crecimiento vegetal, la adquisición de nutrientes y las respuestas de defensa de las plantas. También se identificaron interacciones multitróficas que involucran herbívoros y organismos no objetivo. Se concluye que estos hongos representan alternativas prometedoras para el manejo integrado de plagas y enfermedades, aunque su aplicación agrícola requiere validación en campo, estandarización metodológica y evaluación de la seguridad ecológica.

Palabras clave: Hongos entomopatógenos. Control biológico. Endofitismo.

INTRODUÇÃO

A crescente necessidade de estratégias sustentáveis de proteção agrícola tem ampliado o interesse por agentes microbiológicos capazes de reduzir os impactos de artrópodes-praga e doenças de plantas (BAMISILE, et al., 2021; AHSAN, et al., 2024). Nesse contexto, os fungos entomopatogênicos destacam-se por sua capacidade de infectar artrópodes e contribuir para o manejo integrado de pragas (FRANCIS, et al., 2022; HONG, et al., 2024). Espécies dos gêneros

Beauveria e *Metarhizium*, além de sua atividade entomopatogênica, podem estabelecer associações com plantas e outros microrganismos, desempenhando funções relacionadas à proteção vegetal e ao equilíbrio ecológico dos agroecossistemas (MESQUITA, et al., 2023; ST. LEGER, 2024).

O controle biológico exercido por esses fungos envolve mecanismos de infecção que incluem adesão, germinação, penetração cuticular e colonização dos tecidos internos dos artrópodes. Esses processos são mediados por fatores de virulência, como enzimas hidrolíticas e metabólitos secundários, que comprometem estruturas e funções fisiológicas dos hospedeiros (MA, et al., 2023; SHANG, et al., 2024). Entretanto, a eficiência desses mecanismos varia conforme a espécie e o isolado fúngico, a suscetibilidade do hospedeiro e as condições ambientais, influenciando o desempenho dos agentes no controle de pragas (HONG, et al., 2024; BAMISILE, et al., 2021).

Além da ação sobre artrópodes, determinados fungos entomopatogênicos apresentam atividade antagonista contra fitopatógenos, por meio de mecanismos como competição por nutrientes e espaço, produção de compostos antifúngicos e interações diretas entre microrganismos (AKRAM, et al., 2023; AHSAN, et al., 2024). Estudos envolvendo *Beauveria bassiana* e *Metarhizium anisopliae* relataram efeitos inibitórios sobre fitopatógenos de importância agrícola, incluindo *Fusarium oxysporum*, *Macrophomina phaseolina* e *Botrytis cinerea* (RUSSO, et al., 2024; MARTINKO e MIHOVILOVIĆ, 2024). Contudo, resultados obtidos em condições laboratoriais não asseguram eficácia no campo, devido à influência das interações entre os organismos envolvidos e o ambiente agrícola (RUSSO, et al., 2024; MESQUITA, et al., 2023).

Outra característica relevante é a capacidade de determinadas espécies colonizarem tecidos vegetais internos sem provocar sintomas aparentes de doença, estabelecendo associações endofíticas (AHSAN, et al., 2024; PANWAR e SZCZEPANIEC, 2024). Essas associações podem influenciar o crescimento vegetal, a aquisição de nutrientes e as respostas de defesa das plantas, embora seus efeitos dependam da interação entre o isolado fúngico, a espécie vegetal e as condições ambientais (RASOOL, et al., 2023; GUO, et al., 2024; SAFAVI, et al., 2025). Além disso, esses fungos participam de interações multitróficas envolvendo plantas, herbívoros e organismos não alvo, evidenciando a necessidade de avaliar sua seletividade e segurança ecológica (QUESADA-MORAGA, et al., 2022; SAMAL, et al., 2023).

Apesar desses avanços, permanecem lacunas sobre a ocorrência simultânea das funções entomopatogênica, antagonista e endofítica em um mesmo isolado, especialmente em condições

agrícolas variáveis (AHSAN, et al., 2024; ST. LEGER, 2024). A heterogeneidade dos métodos experimentais, das formas de inoculação e das variáveis avaliadas também dificulta a comparação dos resultados e sua aplicação em diferentes sistemas de cultivo (PANWAR e SZCZEPANIEC, 2024; ARAVINTHRAJU, et al., 2024). Dessa forma, torna-se necessária a integração crítica das evidências científicas disponíveis, considerando os mecanismos envolvidos, suas limitações e as possibilidades de aplicação no manejo integrado de pragas e doenças (RUSSO, et al., 2024; QUESADA-MORAGA, et al., 2022).

Diante desse contexto, o presente estudo teve como objetivo analisar sistematicamente as evidências científicas sobre os mecanismos e as interações de fungos entomopatogênicos no controle biológico de artrópodes, no antagonismo a fitopatógenos, na colonização endofítica e nas interações multitróficas em agroecossistemas, identificando limitações experimentais e lacunas de conhecimento que possam subsidiar estratégias multifuncionais e sustentáveis de proteção agrícola.

MÉTODOS

O presente estudo foi estruturado como uma revisão sistemática da literatura, fundamentada nas recomendações do *RepOrting standards for Systematic Evidence Syntheses* (ROSES), com a finalidade de assegurar transparência, rastreabilidade e reprodutibilidade nos procedimentos de identificação, seleção, avaliação crítica e síntese das evidências científicas (HADDAWAY NR, et al., 2018). A investigação foi orientada pela seguinte questão norteadora: quais mecanismos e interações estabelecidos por fungos entomopatogênicos contribuem para o controle biológico de artrópodes, o antagonismo a fitopatógenos, a colonização endofítica e sua aplicação multifuncional em agroecossistemas? A definição dessa questão orientou a estratégia de busca, os critérios de elegibilidade e os procedimentos de análise, considerando as recomendações metodológicas para revisões sistemáticas em ciências ambientais (LIVOREIL B, et al., 2017).

A pesquisa bibliográfica contemplou artigos científicos publicados entre janeiro de 2021 e outubro de 2026, considerando as bases SciELO, ScienceDirect, Web of Science, Scopus e PubMed. A estratégia de busca foi estruturada mediante a combinação de descritores relacionados aos fungos entomopatogênicos, mecanismos de infecção, controle biológico, antagonismo a fitopatógenos e endofitismo, utilizando os operadores booleanos AND e OR, com adaptações às características de cada plataforma. A expressão geral apresentada para a

busca foi: ("entomopathogenic fungi" OR "entomopathogenic fungus" OR entomopathogen OR "insect pathogenic fungi") AND ("biological control" OR biocontrol OR "arthropod control" OR "insect control" OR "pest control") AND ("plant pathogen" OR phytopathogen OR antagonism OR "plant disease" OR endophyt* OR "endophytic colonization"). Adicionalmente, foi considerada a busca complementar nas listas de referências dos estudos selecionados, visando identificar publicações relevantes não recuperadas nas bases eletrônicas.

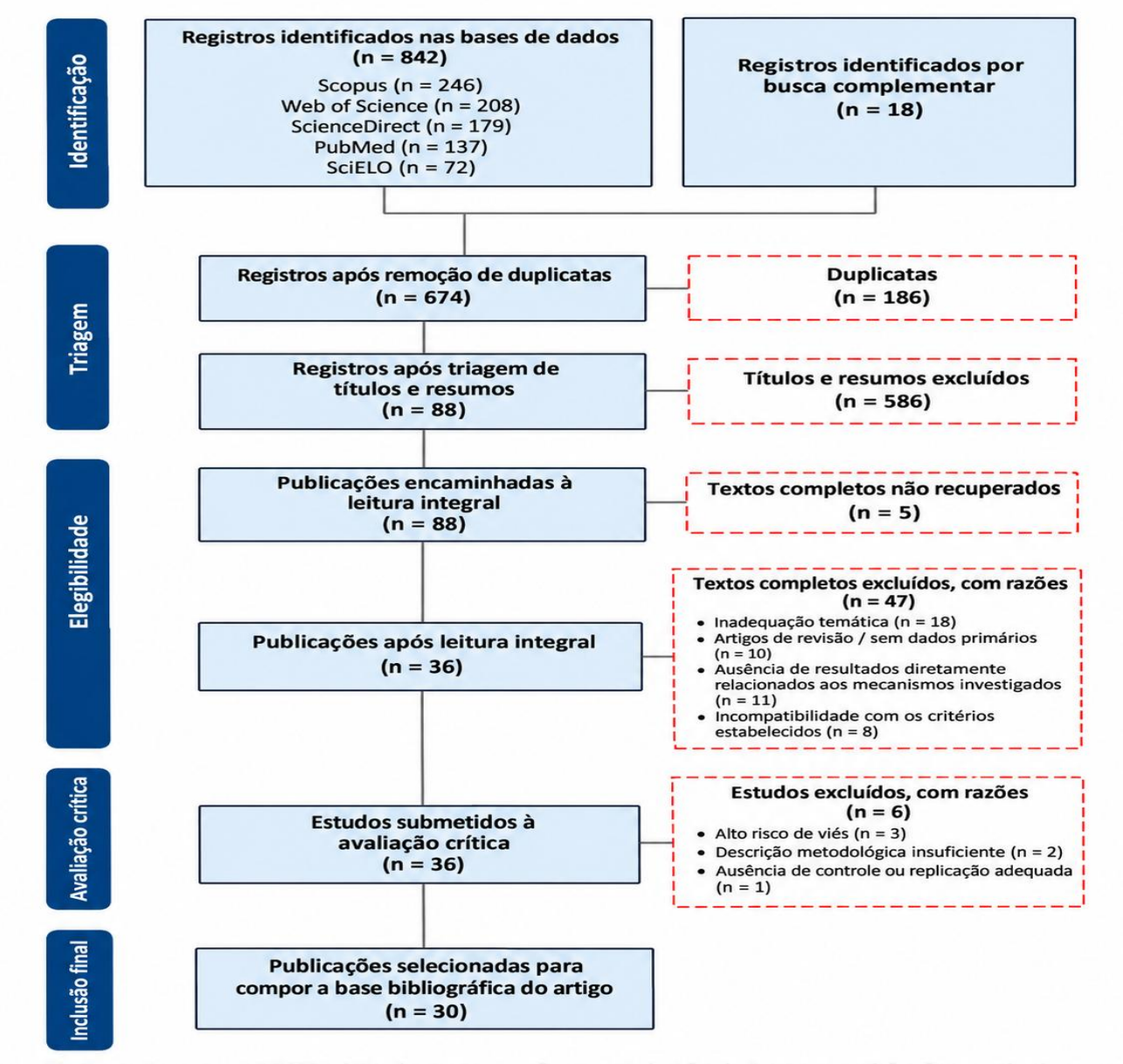
Foram estabelecidos como critérios de inclusão artigos científicos originais, publicados em periódicos revisados por pares, disponíveis integralmente nos idiomas português, inglês ou espanhol, que apresentassem resultados relacionados aos mecanismos de infecção e patogenicidade de fungos entomopatogênicos, ao antagonismo contra fitopatógenos, à colonização endofítica ou às interações ecológicas envolvendo fungos, plantas e artrópodes. Foram excluídos registros duplicados, publicações sem acesso ao texto completo, estudos sem relação direta com a questão norteadora, trabalhos exclusivamente taxonômicos sem investigação dos mecanismos considerados, editoriais, cartas ao editor, resumos de eventos, notas técnicas e artigos de opinião. Artigos de revisão e referências metodológicas foram considerados exclusivamente como fontes auxiliares de fundamentação teórica, não integrando a amostra de estudos primários da revisão sistemática.

O processo de seleção foi organizado em etapas sucessivas de identificação, remoção de duplicatas, triagem de títulos e resumos, avaliação de elegibilidade mediante leitura integral e análise crítica da qualidade metodológica. Conforme os quantitativos apresentados no levantamento, foram identificados 860 registros, sendo 246 provenientes da Scopus, 208 da Web of Science, 179 da ScienceDirect, 137 da PubMed, 72 da SciELO e 18 recuperados por busca complementar. Após a remoção de 186 duplicatas, permaneceram 674 registros para triagem, dos quais 586 foram excluídos por não atenderem à questão de pesquisa ou aos critérios de elegibilidade.

Na etapa seguinte, 88 publicações foram encaminhadas à avaliação integral, sendo cinco não recuperadas e 47 excluídas após a leitura completa, devido à inadequação temática, à ausência de resultados diretamente relacionados aos mecanismos investigados ou à incompatibilidade com os critérios estabelecidos. As 36 publicações remanescentes foram submetidas à avaliação crítica da qualidade metodológica, resultando na exclusão de seis trabalhos. Dessa forma, o levantamento quantitativo apresentado resultou em 30 publicações potencialmente elegíveis para a síntese sistemática, cuja composição definitiva deve

corresponder exclusivamente a estudos primários originais. O percurso de identificação, triagem, elegibilidade, avaliação crítica e inclusão está representado na Figura 1, estruturada conforme as recomendações ROSES (Haddaway et al., 2018).

Figura 1. Fluxograma de identificação, triagem, avaliação de elegibilidade, análise crítica e inclusão dos estudos científicos sobre os mecanismos e as interações de fungos entomopatogênicos, adaptado das recomendações ROSES.



Fonte: Elaboração dos autores (2026), com base em Haddaway NR, et al. (2018)

A extração das informações foi estruturada para contemplar autoria, ano de publicação, localização geográfica, espécies ou gêneros fúngicos investigados, organismos-alvo, espécies

vegetais associadas, sistemas experimentais, métodos de inoculação, mecanismos biológicos, variáveis de resposta, principais resultados e limitações identificadas. Os dados foram organizados em cinco eixos temáticos: diversidade, ecologia e interações dos fungos entomopatogênicos nos agroecossistemas; mecanismos de infecção e patogenicidade em artrópodes; antagonismo a fitopatógenos e potencial de biocontrole; endofitismo, colonização vegetal e interações fisiológicas; e interações multitróficas e aplicações multifuncionais no manejo integrado de pragas e doenças. Essa organização permitiu examinar comparativamente os mecanismos identificados e suas possíveis contribuições para estratégias sustentáveis de proteção agrícola.

A avaliação crítica da qualidade metodológica considerou a clareza dos objetivos, a caracterização dos organismos investigados, a descrição dos delineamentos experimentais, a presença de tratamentos controle, a replicação, a definição das variáveis de resposta, a adequação dos procedimentos analíticos e a consistência entre resultados e conclusões. Em razão da heterogeneidade dos organismos, métodos de inoculação, condições experimentais e variáveis avaliadas, adotou-se uma síntese narrativa, comparativa e temática, predominantemente qualitativa, sem realização de metanálise. A interpretação das evidências buscou identificar mecanismos biológicos recorrentes, diferenças entre espécies e isolados, potencial de aplicação agrícola, limitações experimentais e lacunas de conhecimento, considerando a confiabilidade metodológica dos estudos (LIVOREIL B, et al., 2017).

Por se tratar de uma pesquisa baseada exclusivamente na análise de publicações científicas, sem coleta direta de dados com seres humanos ou animais, não houve necessidade de submissão a comitê de ética em pesquisa. A documentação dos procedimentos de identificação, seleção, avaliação crítica e síntese das evidências foi orientada pelas recomendações ROSES, buscando assegurar transparência e possibilidade de reprodução dos procedimentos metodológicos (HADDAWAY NR, et al., 2018).

RESULTADOS E DISCUSSÃO

3.1 Fungos entomopatogênicos: diversidade, ecologia e interações no agroecossistema

Os fungos entomopatogênicos constituem um grupo diversificado de microrganismos capazes de infectar artrópodes e desempenhar diferentes funções ecológicas nos agroecossistemas, ultrapassando sua atuação tradicional como agentes de controle de insetos-praga (AHSAN SM, et al., 2024). Entre os principais representantes destacam-se os gêneros

Beauveria, *Metarhizium* e *Lecanicillium*, pertencentes à ordem Hypocreales, cujas características biológicas favorecem sua ocorrência em diferentes ambientes agrícolas (RAJENDRAN Y, et al., 2026). Esses fungos podem ocupar múltiplos nichos ecológicos, incluindo solo, rizosfera, superfície vegetal e tecidos internos das plantas (TANG X, et al., 2025). Essa versatilidade amplia sua participação nas interações entre plantas, artrópodes, fitopatógenos e comunidades microbianas, evidenciando sua importância para o equilíbrio ecológico dos sistemas produtivos (BAMISILE BS, et al., 2021).

A interação com artrópodes representa uma das principais características desses microrganismos, cuja infecção geralmente envolve adesão dos propágulos à superfície do hospedeiro, germinação, penetração da cutícula e colonização dos tecidos internos (AHSAN SM, et al., 2024). Entretanto, sua permanência nos agroecossistemas não depende exclusivamente da disponibilidade de hospedeiros suscetíveis, pois determinadas espécies apresentam capacidade de sobrevivência no solo e de estabelecimento de associações com plantas (HU S e BIDOCHKA MJ, 2021). Nesse contexto, a rizosfera constitui um importante reservatório ecológico, especialmente para espécies de *Metarhizium*, uma vez que compostos liberados pelas raízes podem favorecer o crescimento fúngico e sua associação com os tecidos vegetais (TANG X, et al., 2025). Essa capacidade de explorar diferentes recursos ambientais contribui para a persistência desses organismos e estabelece conexões entre suas fases de vida saprofítica, simbiótica e entomopatogênica (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024).

O endofitismo representa outra dimensão relevante da ecologia desses fungos, caracterizando-se pela colonização de tecidos vegetais sem manifestação aparente de sintomas de doença (JABER LR e OWNLEY BH, 2018). Espécies de *Beauveria* e *Metarhizium* podem estabelecer-se em raízes, caules e folhas, mediante colonização natural ou inoculação por tratamento de sementes, pulverização foliar e aplicação ao solo (AHSAN SM, et al., 2024). Entretanto, a eficiência e a persistência dessas associações dependem de fatores como espécie vegetal, isolado fúngico, método de inoculação e condições ambientais (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Em tomateiro, isolados de *Metarhizium anisopliae* demonstraram capacidade de colonizar diferentes órgãos vegetativos e persistir por aproximadamente oito semanas, evidenciando o potencial de estabelecimento prolongado em determinadas interações (SAFAVI SA, et al., 2025).

As associações entre fungos entomopatogênicos e plantas também podem envolver intercâmbios nutricionais importantes para o funcionamento do agroecossistema (HU S e

BIDOCHKA MJ, 2021). Espécies de *Metarhizium* associadas às raízes podem utilizar compostos carbonados disponibilizados pelas plantas e participar da transferência de nitrogênio proveniente de insetos infectados para os tecidos vegetais (TANG X, et al., 2025). Além disso, determinados isolados apresentam potencial para favorecer a mobilização de nutrientes, como fósforo, ferro e zinco, contribuindo para processos relacionados à nutrição vegetal (RAJENDRAN Y, et al., 2026). Essas interações demonstram que os entomopatógenos podem desempenhar funções simultâneas como patógenos de artrópodes e organismos associados às plantas, conectando diferentes níveis tróficos dos sistemas agrícolas (HU S e BIDOCHKA MJ, 2021).

A colonização vegetal também pode influenciar as interações com herbívoros e fitopatógenos, por meio da produção de metabólitos bioativos e da modulação de respostas de defesa da planta (JABER LR e OWNLEY BH, 2018). Alterações nas vias de sinalização associadas aos ácidos jasmônico e salicílico podem contribuir para respostas de resistência a determinados organismos, embora sua intensidade varie conforme a combinação entre fungo, planta e agente biótico envolvido (RAJENDRAN Y, et al., 2026). Essa multifuncionalidade apresenta variações entre espécies e isolados, inclusive quanto à virulência, competência endofítica e atividade antagonista (SAFAVI SA, et al., 2025). Representantes de *Lecanicillium*, por exemplo, apresentam diversidade de associações ecológicas, incluindo interações com insetos e outros fungos, demonstrando potencial para aplicações distintas no controle biológico (LIU Q, et al., 2026).

A expressão dessas funções depende também das condições ambientais, como temperatura, umidade, radiação, características do solo e interações com a microbiota, fatores capazes de modificar a sobrevivência e a atividade dos fungos entomopatogênicos (BAMISILE BS, et al., 2021). Consequentemente, resultados obtidos em laboratório nem sempre correspondem ao desempenho observado em campo, tornando necessária a avaliação da estabilidade e da eficiência dos isolados em diferentes condições de cultivo (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Dessa forma, a diversidade ecológica, a capacidade de colonizar múltiplos ambientes e as interações com plantas, artrópodes e fitopatógenos evidenciam o potencial multifuncional desses microrganismos. A compreensão desses processos constitui, portanto, um fundamento essencial para selecionar isolados e desenvolver estratégias sustentáveis de manejo integrado de pragas e doenças (JABER LR e OWNLEY BH, 2018; RAJENDRAN Y, et al., 2026).

3.2 Mecanismos de infecção e patogenicidade de fungos entomopatogênicos em artrópodes

A infecção de artrópodes por fungos entomopatogênicos constitui um processo multifatorial, caracterizado pela interação entre estruturas fúngicas, componentes da superfície do hospedeiro e mecanismos de defesa imunológica. Diferentemente de muitos microrganismos entomopatogênicos que dependem da ingestão, espécies dos gêneros Beauveria e Metarhizium infectam predominantemente por meio da penetração direta da cutícula, permitindo o estabelecimento da infecção sem a necessidade de consumo dos propágulos pelo inseto (HONG S, et al., 2024; MA M, et al., 2023). Esse processo compreende etapas sucessivas de adesão, germinação, diferenciação de estruturas infectivas, penetração cuticular e colonização da hemocele, cuja eficiência depende da compatibilidade entre o patógeno e o hospedeiro (FRANCIS F, et al., 2022; SHANG J, et al., 2024). A progressão da doença também é influenciada por características fisiológicas do artrópode, condições ambientais e interações entre o fungo e os microrganismos presentes na superfície corporal, demonstrando que a patogenicidade não resulta exclusivamente da capacidade invasiva do agente fúngico (ZHANG W, et al., 2024; MA M, et al., 2023).

A adesão dos conídios à cutícula representa uma etapa determinante para o estabelecimento da infecção, sendo mediada por interações físico-químicas entre a superfície fúngica e o tegumento do hospedeiro. Proteínas como hidrofobinas e adesinas contribuem para a fixação dos propágulos, enquanto a composição lipídica da epicutícula pode favorecer ou limitar sua permanência na superfície do inseto (HONG S, et al., 2024; SHANG J, et al., 2024). Após a adesão, condições favoráveis de temperatura e disponibilidade de água possibilitam a germinação dos conídios e o desenvolvimento de tubos germinativos, que podem originar estruturas especializadas, denominadas apressórios, relacionadas à penetração do tegumento (FRANCIS F, et al., 2022; MA M, et al., 2023). Entretanto, a formação de apressórios não constitui uma exigência universal, uma vez que determinadas espécies e linhagens apresentam mecanismos alternativos de penetração cuticular (HONG S, et al., 2024; MA M, et al., 2023).

A transposição da barreira cuticular ocorre pela atuação combinada de forças mecânicas e atividades enzimáticas, permitindo ao fungo atravessar uma estrutura composta principalmente por quitina, proteínas e lipídios. Quando presentes, os apressórios podem gerar pressão localizada, favorecendo a formação de estruturas de penetração e a invasão dos tecidos subjacentes (MA M, et al., 2023; SHANG J, et al., 2024). Paralelamente, proteases, quitinases e lipases promovem a degradação de componentes cuticulares, contribuindo para o avanço das

hifas e o acesso aos ambientes internos do hospedeiro (HONG S, et al., 2024; FRANCIS F, et al., 2022). Entre as enzimas envolvidas, destacam-se proteases extracelulares, incluindo representantes dos grupos Pr1 e Pr2, cuja participação na degradação de proteínas cuticulares foi caracterizada em fungos entomopatogênicos, embora sua contribuição relativa para a virulência varie conforme a espécie e o isolado (MA M, et al., 2023; HONG S, et al., 2024).

Após ultrapassar a cutícula, o fungo alcança a hemocele, onde pode desenvolver formas proliferativas, incluindo corpos hifais, que favorecem sua disseminação pela hemolinfa e a colonização dos tecidos internos (HONG S, et al., 2024; MA M, et al., 2023). Nesse ambiente, a infecção desencadeia respostas imunológicas celulares e humorais, envolvendo hemócitos, fagocitose, encapsulação, melanização e produção de peptídeos antimicrobianos, que atuam na contenção do patógeno (ZHANG W, et al., 2024; MA M, et al., 2023). Para superar essas defesas, determinados fungos apresentam mecanismos de evasão e imunomodulação associados a alterações na superfície celular, proteínas efetoras e metabólitos especializados, cuja expressão e atividade dependem das interações específicas entre o patógeno e o hospedeiro (HONG S, et al., 2024; ZHANG W, et al., 2026).

A produção de metabólitos secundários representa outro componente relevante da patogenicidade, embora a síntese e a contribuição de cada composto não sejam uniformes entre espécies e linhagens fúngicas. Substâncias como destruxinas, beauvericina, oosporina e bassianolídeo podem apresentar atividades citotóxicas ou imunomoduladoras, interferindo em processos fisiológicos e mecanismos de defesa dos artrópodes (ZHANG W, et al., 2026; HONG S, et al., 2024). Estudos sobre as interações fungo–inseto indicam que determinados metabólitos afetam funções dos hemócitos, vias de sinalização imunológica e mecanismos associados à atividade da fenoloxidase, contribuindo para o estabelecimento da infecção em sistemas específicos (MA M, et al., 2023; ZHANG W, et al., 2026). A mortalidade do hospedeiro decorre, portanto, da combinação entre proliferação fúngica, comprometimento dos tecidos, alterações fisiológicas e ação de fatores de virulência, sendo influenciada também pela capacidade de resistência do artrópode (ZHANG W, et al., 2024; HONG S, et al., 2024). Após a morte, condições ambientais favoráveis podem permitir o crescimento externo do fungo e a formação de novos propágulos, possibilitando sua disseminação no agroecossistema (FRANCIS F, et al., 2022; MA M, et al., 2023).

3.3 Antagonismo de fungos entomopatogênicos a fitopatógenos: mecanismos e potencial de biocontrole

Os fungos entomopatogênicos têm despertado interesse crescente no manejo de doenças vegetais devido à capacidade de determinadas linhagens exercerem atividades antagonistas contra fitopatógenos, ampliando sua aplicação para além do controle de artrópodes (AHSAN SM, et al., 2024; RUSSO ML, et al., 2024). Espécies dos gêneros Beauveria e Metarhizium apresentam características ecológicas que favorecem sua interação com plantas e outros microrganismos, incluindo a colonização endofítica e a associação com a rizosfera (MESQUITA E, et al., 2023; AHSAN SM, et al., 2024). Nessas interações, a supressão de fitopatógenos pode envolver mecanismos diretos, como competição por recursos, antibiose e interações entre hifas, bem como mecanismos indiretos relacionados à ativação das respostas de defesa vegetal (AKRAM S, et al., 2023; IIDA Y, et al., 2023). Entretanto, a expressão desses mecanismos depende das características do isolado fúngico, do patógeno-alvo e das condições ambientais, não sendo possível generalizar a atividade antagonista para todas as espécies ou linhagens entomopatogênicas (MARTINKO K e MIHOVILOVIĆ A, 2024; RUSSO ML, et al., 2024).

Entre os mecanismos de antagonismo direto, destacam-se a inibição do crescimento micelial e a produção de substâncias com atividade antifúngica, cujos efeitos podem ser identificados por ensaios de confronto entre microrganismos (RUSSO ML, et al., 2024; MARTINKO K e MIHOVILOVIĆ A, 2024). Em experimentos com Beauveria bassiana e Botrytis cinerea, MARTINKO K e MIHOVILOVIĆ A (2024) observaram inibição do crescimento do fitopatógeno, acompanhada de alterações morfológicas associadas à antibiose e ao micoparasitismo, mecanismos também discutidos na literatura sobre fungos endofíticos antagonistas (AKRAM S, et al., 2023). Os autores registraram inibições de 36% e 38% em condições de pH próximo da neutralidade, evidenciando a influência das características do meio sobre a atividade antifúngica (MARTINKO K e MIHOVILOVIĆ A, 2024), enquanto RUSSO ML, et al. (2024) demonstraram que a inoculação antecipada dos antagonistas favoreceu a inibição de fitopatógenos em ensaios laboratoriais. Esses resultados indicam que a competição pelo estabelecimento no substrato e as interações antagonistas constituem processos relevantes para o biocontrole, embora a redução do crescimento micelial, isoladamente, não permita identificar definitivamente os compostos ou mecanismos responsáveis pela inibição (AHSAN SM, et al., 2024; RUSSO ML, et al., 2024).

A atividade antagonista também tem sido investigada contra fitopatógenos responsáveis por doenças economicamente importantes, especialmente espécies dos gêneros Fusarium e Macrophomina (RUSSO ML, et al., 2024; AKRAM S, et al., 2023). Em estudo com a cultura da soja, RUSSO ML, et al. (2024) verificaram que B. bassiana e Metarhizium anisopliae inibiram o crescimento micelial de Fusarium oxysporum e Macrophomina phaseolina, reforçando o potencial desses microrganismos como agentes de controle biológico multifuncionais (AHSAN SM, et al., 2024). Nesse experimento, B. bassiana apresentou maior atividade antagonista contra F. oxysporum, enquanto os dois entomopatógenos demonstraram efeitos inibitórios semelhantes sobre M. phaseolina (RUSSO ML, et al., 2024). Além disso, a capacidade de colonização de tecidos vegetais por fungos entomopatogênicos representa uma característica importante para sua permanência em ambientes associados às plantas, podendo favorecer interações com fitopatógenos e outros integrantes da microbiota (MESQUITA E, et al., 2023; AHSAN SM, et al., 2024). Contudo, a colonização endofítica não constitui, necessariamente, evidência de supressão de doenças, sendo indispensável demonstrar experimentalmente seus efeitos sobre a infecção e o desenvolvimento dos sintomas (IIDA Y, et al., 2023; RUSSO ML, et al., 2024).

Além das interações diretas, determinados fungos entomopatogênicos podem reduzir a suscetibilidade das plantas a doenças por meio da modulação de mecanismos de defesa, incluindo alterações em vias de sinalização hormonal (AKRAM S, et al., 2023; AHSAN SM, et al., 2024). IIDA Y, et al. (2023) demonstraram que aplicações preventivas de um bioinseticida à base de B. bassiana reduziram a severidade de oídios em pepino, tomateiro e morangueiro, sendo identificada, na interação com Podosphaera xanthii, uma resposta associada ao aumento do ácido salicílico e à restrição da penetração do patógeno (IIDA Y, et al., 2023). Os pesquisadores também observaram que a linhagem GHA promoveu proteção predominantemente local, evidenciando que a indução de respostas defensivas não implica necessariamente resistência sistêmica (IIDA Y, et al., 2023). Essas observações ampliam a compreensão das interações entre entomopatógenos e plantas, pois demonstram que a redução de doenças pode resultar tanto de efeitos sobre o patógeno quanto de alterações fisiológicas no hospedeiro vegetal (AHSAN SM, et al., 2024; AKRAM S, et al., 2023).

Sob a perspectiva aplicada, a capacidade de determinadas linhagens entomopatogênicas atuarem sobre insetos-praga e fitopatógenos representa uma oportunidade para desenvolver estratégias integradas de proteção de cultivos (RUSSO ML, et al., 2024; AHSAN SM, et al.,

2024). Entretanto, os resultados promissores obtidos em laboratório precisam ser complementados por avaliações em plantas e experimentos de campo, considerando a influência da temperatura, umidade, características do substrato, método de inoculação e compatibilidade entre os microrganismos envolvidos (MARTINKO K e MIHOVILOVIĆ A, 2024; MESQUITA E, et al., 2023). A seleção de isolados deve considerar não apenas sua capacidade de inibir o crescimento de fitopatógenos, mas também a estabilidade da atividade antagonista, a persistência no ambiente e a efetiva redução da severidade das doenças (RUSSO ML, et al., 2024; IIDA Y, et al., 2023). Dessa forma, embora as evidências recentes sustentem o potencial multifuncional dos fungos entomopatogênicos, sua utilização como agentes de biocontrole de fitopatógenos exige investigações adicionais que relacionem os mecanismos identificados experimentalmente à eficácia e à segurança de sua aplicação em agroecossistemas (AHSAN SM, et al., 2024; MESQUITA E, et al., 2023).

3.4 Endofitismo em fungos entomopatogênicos: colonização vegetal e interações fisiológicas

O endofitismo constitui uma estratégia ecológica de determinados fungos entomopatogênicos, caracterizada pela capacidade de colonizar tecidos vegetais internos, durante parte do ciclo de vida, sem provocar sintomas aparentes de doença (AHSAN SM, et al., 2024; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Essa associação amplia o papel desses microrganismos nos agroecossistemas, especialmente de espécies dos gêneros Beauveria e Metarhizium, que podem atuar simultaneamente como patógenos de artrópodes e organismos associados às plantas (ARAVINTHRAJU K, et al., 2024; AHSAN SM, et al., 2024). A colonização endofítica pode ocorrer em raízes, caules e folhas, sendo influenciada pela compatibilidade entre o isolado fúngico e a espécie vegetal, pelas condições ambientais e pelo método de inoculação (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; RASOOL S, et al., 2023). Essas interações não são necessariamente mutualísticas em todas as circunstâncias, uma vez que sua estabilidade depende do equilíbrio fisiológico estabelecido entre o fungo e o hospedeiro vegetal (AHSAN SM, et al., 2024; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024).

O estabelecimento desses fungos nos tecidos vegetais envolve processos de adesão, penetração e colonização que variam conforme as características do microrganismo e da planta hospedeira (AHSAN SM, et al., 2024; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). A inoculação pode ser realizada por tratamento de sementes, aplicação foliar ou deposição de suspensões fúngicas no solo, estratégias que apresentam diferentes resultados quanto à frequência e à

distribuição da colonização (RASOOL S, et al., 2023; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024). Em tomateiro, RASOOL S, et al. (2023) observaram que a aplicação de Metarhizium brunneum ao solo favoreceu sua recuperação em tecidos vegetais, enquanto o tratamento exclusivo de sementes apresentou colonização reduzida nas condições avaliadas. Em outro estudo experimental, CHANG Y, et al. (2025) demonstraram que cinco espécies de Beauveria colonizaram tecidos de tomateiro, com frequências entre 33,3% e 56,7%, evidenciando diferenças interespecíficas. Portanto, a presença do fungo no ambiente radicular não deve ser interpretada automaticamente como colonização endofítica efetiva, sendo necessária sua confirmação por procedimentos apropriados (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; AHSAN SM, et al., 2024).

As interações fisiológicas decorrentes da colonização endofítica podem envolver alterações no desenvolvimento radicular, na aquisição de nutrientes e na regulação hormonal das plantas (AHSAN SM, et al., 2024; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Entre os mecanismos descritos na literatura, destacam-se a participação de compostos com atividade semelhante à de fitormônios, a melhoria da disponibilidade de nutrientes e as modificações nas relações entre o sistema radicular e os microrganismos associados (AHSAN SM, et al., 2024; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024). Em experimentos com tomateiro, RASOOL S, et al. (2023) verificaram maior biomassa radicular e aérea em plantas submetidas à inoculação combinada de sementes e solo com M. brunneum, embora os mecanismos responsáveis por esses efeitos não tenham sido completamente esclarecidos. De maneira complementar, CHANG Y, et al. (2025) identificaram respostas distintas entre espécies de Beauveria, incluindo incrementos na altura das plantas e na biomassa aérea, dependendo da espécie utilizada. Esses resultados indicam potencial de promoção do crescimento vegetal, mas não permitem generalizar os benefícios para todas as associações entre fungos entomopatogênicos e plantas (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; RASOOL S, et al., 2023).

Além dos efeitos sobre o crescimento, a colonização por fungos entomopatogênicos pode modificar vias metabólicas relacionadas à defesa vegetal e à resposta a condições de estresse (ARAVINTHRAJU K, et al., 2024; AHSAN SM, et al., 2024). Essas modificações incluem alterações na atividade de enzimas antioxidantes, no metabolismo de compostos secundários e na expressão de genes envolvidos nas respostas de defesa (RASOOL S, et al., 2024; CHANG Y, et al., 2025). Em trigo, RASOOL S, et al. (2024) observaram que a inoculação com Metarhizium robertsii esteve associada ao aumento da atividade da superóxido dismutase e à

menor abundância de pulgões, enquanto M. brunneum apresentou respostas compatíveis com maior tolerância à herbivoria. Em condições de deficiência hídrica, GUO W, et al. (2024) identificaram que a colonização de tomateiro por Beauveria bassiana favoreceu a absorção de água e a manutenção de processos fisiológicos associados à tolerância à seca. Entretanto, essas respostas dependem das condições experimentais e não representam mecanismos universais de proteção vegetal (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024).

A associação endofítica também pode influenciar as interações das plantas com organismos fitófagos, fitopatógenos e comunidades microbianas da rizosfera (AHSAN SM, et al., 2024; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024). Em tomateiro, RASOOL S, et al. (2023) identificaram redução no crescimento populacional de Tetranychus urticae após inoculação com M. brunneum, acompanhada de alterações na comunidade fúngica rizosférica, embora não tenha sido demonstrada uma relação causal direta entre essas modificações e a resistência ao ácaro. Paralelamente, CHANG Y, et al. (2025) observaram que a inoculação com diferentes espécies de Beauveria reduziu a incidência e a severidade do mofo-cinzento causado por Botrytis cinerea, com alterações na expressão de genes relacionados à defesa, sinalização hormonal e fotossíntese. Tais evidências reforçam o potencial multifuncional dos fungos entomopatogênicos associados às plantas (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; AHSAN SM, et al., 2024), mas sua aplicação agrícola exige estudos que confirmem a persistência da colonização, a estabilidade das respostas fisiológicas e a eficácia em condições de campo (ARAVINTHRAJU K, et al., 2024; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024).

3.5 Interações multitróficas e aplicação multifuncional de fungos entomopatogênicos no manejo integrado

Os fungos entomopatogênicos desempenham funções ecológicas que ultrapassam a infecção e a mortalidade de artrópodes, estabelecendo interações com plantas, herbívoros, microrganismos e inimigos naturais, o que amplia suas possibilidades de utilização no manejo integrado de pragas e doenças (QUESADA-MORAGA E, et al., 2022; ST. LEGER RJ, 2024). Essa multifuncionalidade está associada à capacidade de determinadas espécies, especialmente dos gêneros *Beauveria* e *Metarhizium*, de ocupar diferentes nichos ecológicos e estabelecer associações com tecidos vegetais e ambientes rizosféricos (AHSAN SM, et al., 2024; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Nesse contexto, as interações multitróficas envolvem efeitos

diretos e indiretos entre organismos pertencentes a diferentes níveis tróficos, podendo modificar a dinâmica das populações de herbívoros, as respostas defensivas das plantas e a atuação de seus inimigos naturais (QUESADA-MORAGA E, et al., 2022; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024).

A associação entre fungos entomopatogênicos e plantas pode modificar as relações entre hospedeiros vegetais e insetos herbívoros, particularmente por alterações na produção de metabólitos secundários e compostos orgânicos voláteis envolvidos na comunicação química e nas respostas à herbivoria (QUESADA-MORAGA E, et al., 2022; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024). Essas modificações podem influenciar a preferência alimentar, a seleção de locais de oviposição e o desempenho de determinados insetos, embora a direção e a intensidade das respostas dependam das espécies envolvidas e das condições experimentais (SAMAL I, et al., 2023; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Além disso, a colonização vegetal por isolados entomopatogênicos pode favorecer mecanismos de defesa induzida e alterar interações com microrganismos fitopatogênicos, indicando potencial para integrar a supressão de herbívoros à proteção fitossanitária das culturas (AHSAN SM, et al., 2024; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024).

As interações entre fungos entomopatogênicos e inimigos naturais constituem outro componente relevante para sua incorporação aos programas de manejo integrado, considerando que predadores e parasitoides podem responder à presença dos fungos ou às alterações provocadas nos insetos hospedeiros (QUESADA-MORAGA E, et al., 2022; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024). Estudos reunidos na literatura demonstram que determinadas combinações podem apresentar compatibilidade ou efeitos aditivos sobre o controle de pragas, mas também registram consequências desfavoráveis para organismos não alvo, dependendo do isolado fúngico, da concentração aplicada e do intervalo entre as intervenções (QUESADA-MORAGA E, et al., 2022; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024). Dessa forma, a integração desses agentes exige avaliações específicas de seletividade, sobrevivência e desempenho dos inimigos naturais, evitando pressupor que a associação entre diferentes estratégias biológicas resulte necessariamente em sinergismo (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024).

Sob a perspectiva da aplicação multifuncional, fungos entomopatogênicos apresentam potencial para integrar estratégias de controle de insetos, antagonismo a determinados fitopatógenos e promoção do crescimento vegetal, mediante mecanismos que podem envolver

produção de metabólitos bioativos, modulação de respostas de defesa e interações relacionadas à disponibilidade de nutrientes (AHSAN SM, et al., 2024; SAMAL I, et al., 2023). Entretanto, a expressão simultânea dessas funções não constitui uma característica universal dos fungos entomopatogênicos, pois depende da identidade e das propriedades dos isolados, da espécie vegetal e das condições ambientais (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; ST. LEGER RJ, 2024). A eficiência das aplicações também está relacionada ao estabelecimento e à persistência dos fungos nos ambientes colonizados, bem como à compatibilidade com práticas agrícolas e produtos fitossanitários utilizados durante o cultivo (ARAVINTHRAJU K, et al., 2024; AHSAN SM, et al., 2024).

Apesar dos avanços científicos, a utilização multifuncional desses microrganismos ainda enfrenta limitações relacionadas à variabilidade de desempenho em campo, à persistência dos isolados e à previsibilidade das interações ecológicas em diferentes agroecossistemas (PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024; AHSAN SM, et al., 2024). A complexidade das relações entre fungos, plantas, herbívoros e inimigos naturais evidencia a necessidade de investigações que considerem efeitos diretos, respostas mediadas pelas plantas e possíveis consequências sobre organismos não alvo (QUESADA-MORAGA E, et al., 2022; ARAVINTHRAJU K, et al., 2024). Portanto, a consolidação dos fungos entomopatogênicos como agentes multifuncionais no manejo integrado depende de estudos que associem caracterização dos mecanismos biológicos, validação agronômica e avaliação de segurança ecológica, permitindo identificar as condições em que diferentes benefícios podem ser efetivamente alcançados (ST. LEGER RJ, 2024; PANWAR N e SZCZEPANIEC A, 2024).

CONSIDERAÇÕES FINAIS

A presente revisão sistemática evidenciou que os fungos entomopatogênicos desempenham funções ecológicas que ultrapassam o controle direto de artrópodes, apresentando potencial de atuação no antagonismo a fitopatógenos, na colonização endofítica e nas interações multitróficas em agroecossistemas. Espécies dos gêneros *Beauveria* e *Metarhizium* destacam-se pela diversidade de mecanismos biológicos, incluindo processos de infecção mediados por enzimas e metabólitos secundários, competição com microrganismos fitopatogênicos e modulação de respostas fisiológicas e defensivas das plantas. Essas características ampliam as perspectivas de utilização desses agentes em estratégias sustentáveis de manejo integrado de pragas e doenças.

As evidências analisadas indicam, entretanto, que a expressão dessas funções depende das características dos isolados fúngicos, da compatibilidade com os organismos associados e das condições ambientais. Embora estudos experimentais demonstrem resultados promissores na supressão de fitopatógenos, no estabelecimento endofítico e na promoção do crescimento vegetal, a ocorrência simultânea desses benefícios ainda não pode ser generalizada. Além disso, a predominância de investigações conduzidas em condições controladas e a heterogeneidade metodológica entre os estudos limitam a extrapolação dos resultados para diferentes sistemas agrícolas.

Diante dessas limitações, destaca-se a necessidade de pesquisas que integrem avaliações laboratoriais, experimentos em plantas e ensaios de campo, considerando a persistência dos isolados, a estabilidade dos mecanismos biológicos, a compatibilidade com inimigos naturais e os possíveis efeitos sobre organismos não alvo. Conclui-se que os fungos entomopatogênicos representam uma alternativa promissora para o desenvolvimento de estratégias multifuncionais de proteção vegetal, desde que sua aplicação seja fundamentada na seleção criteriosa de isolados, na validação de sua eficácia agronômica e na avaliação de sua segurança ecológica. Dessa forma, o avanço das pesquisas poderá contribuir para uma utilização mais eficiente desses microrganismos, favorecendo sistemas agrícolas sustentáveis e biologicamente integrados.

REFERÊNCIAS

1. AHSAN SM, et al. Plant–entomopathogenic fungi interaction: recent progress and future prospects on endophytism-mediated growth promotion and biocontrol. Plants, 2024; 13(10): 1420.

2. AKRAM S, et al. Uniting the role of endophytic fungi against plant pathogens and their interaction. Journal of Fungi, 2023; 9(1): 72.

3. ARAVINTHRAJU K, et al. Endophytic entomopathogenic fungi: their role in enhancing plant resistance, managing insect pests, and synergy with management routines. Journal of Fungi, 2024; 10(12): 865.

4. BAMISILE BS, et al. Model application of entomopathogenic fungi as alternatives to chemical pesticides: prospects, challenges, and insights for next-generation sustainable agriculture. Frontiers in Plant Science, 2021; 12: 741804.

5. CHANG Y, et al. Endophytic Beauveria spp. enhance tomato growth and resistance to Botrytis cinerea via transcriptomic regulation. Journal of Fungi, 2025; 11(11): 799.

6. FRANCIS F, et al. Direct and endophytic effects of fungal entomopathogens for sustainable aphid control: a review. Agriculture, 2022; 12(12): 2081.

7. GUO W, et al. Endophytic colonization of Beauveria bassiana enhances drought stress tolerance in tomato via "water spender" pathway. International Journal of Molecular Sciences, 2024; 25(22): 11949.

8. HADDAWAY NR, et al. ROSES RepOrting standards for Systematic Evidence Syntheses: pro forma, flow-diagram and descriptive summary of the plan and conduct of environmental systematic reviews and systematic maps. Environmental Evidence, 2018; 7: 7.

9. HONG S, et al. Fungal infection of insects: molecular insights and prospects. Trends in Microbiology, 2024; 32(3): 302–316.

10. HU S, BIDOCHKA MJ. Root colonization by endophytic insect-pathogenic fungi. Journal of Applied Microbiology, 2021; 130(2): 570–581.

11. IIDA Y, et al. Entomopathogenic fungus Beauveria bassiana-based bioinsecticide suppresses severity of powdery mildews of vegetables by inducing the plant defense responses. Frontiers in Plant Science, 2023; 14: 1211825.

12. JABER LR, OWNLEY BH. Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens? Biological Control, 2018; 116: 36–45.

13. LIU Q, et al. Lecanicillium aphanocladii: a biocontrol agent against insect pests and phytopathogens. Pest Management Science, 2026; 82(5): 4089–4103.

14. LIVOREIL B, et al. Systematic searching for environmental evidence using multiple tools and sources. Environmental Evidence, 2017; 6(1): 1–14.

15. MA M, et al. A life-and-death struggle: interaction of insects with entomopathogenic fungi across various infection stages. Frontiers in Immunology, 2023; 14: 1329843.

16. MARTINKO K, MIHOVILOVIĆ A. Antifungal effect of the entomopathogenic fungi Beauveria bassiana on the phytopathogenic fungi Botrytis cinerea. Journal of Central European Agriculture, 2024; 25(4): 1005–1013.

17. MESQUITA E, et al. Utilization of Metarhizium as an insect biocontrol agent and a plant bioinoculant with special reference to Brazil. Frontiers in Fungal Biology, 2023; 4: 1276287.

18. PANWAR N, SZCZEPANIEC A. Endophytic entomopathogenic fungi as biological control agents of insect pests. Pest Management Science, 2024; 80(12): 6033–6040.

19. QUESADA-MORAGA E, et al. Multitrophic interactions of entomopathogenic fungi in BioControl. BioControl, 2022; 67(5): 457–472.

20. RAJENDRAN Y, et al. Entomopathogenic fungi as orchestrators of plant defense, growth, and stress tolerance: a comprehensive review. Journal of Basic Microbiology, 2026; 66(2): e70161.

21. RASOOL S, et al. Effects of tomato inoculation with the entomopathogenic fungus Metarhizium brunneum on spider mite resistance and the rhizosphere microbial community. Frontiers in Microbiology, 2023; 14: 1197770.

22. RASOOL S, et al. Enzyme regulation patterns in fungal inoculated wheat may reflect resistance and tolerance towards an insect herbivore. Journal of Plant Physiology, 2024; 300: 154298.

23. RUSSO ML, et al. Entomopathogenic fungi as dual control agents against two phytopathogens and the lepidopteran pest Rachiplusia nu in soybean (Glycine max (L.) Merr). Journal of Fungi, 2024; 10(2): 93.

24. SAFAVI SA, et al. Endophytic Metarhizium anisopliae isolates suppress two-spotted spider mite population and black leaf spot disease while enhancing tomato plant growth. Crop Protection, 2025; 187: 106994.

25. SAMAL I, et al. Combatting insects mediated biotic stress through plant associated endophytic entomopathogenic fungi in horticultural crops. Frontiers in Plant Science, 2023; 13: 1098673.

26. SHANG J, et al. Fights on the surface prior to fungal invasion of insects. PLOS Pathogens, 2024; 20(2): e1011994.

27. ST. LEGER RJ. The evolution of complex Metarhizium-insect-plant interactions. Fungal Biology, 2024; 128(8): 2513–2528.

28. TANG X, et al. Metarhizium fungi as plant symbionts. New Plant Protection, 2025; 2(1): e23.

29. ZHANG W, et al. Cross-talk between immunity and behavior: insights from entomopathogenic fungi and their insect hosts. FEMS Microbiology Reviews, 2024; 48(1): fuae003.

30. ZHANG W, et al. Secondary metabolites as multifunctional molecular weapons: new mechanistic insights into how entomopathogenic fungi suppress insect immunity. Journal of Invertebrate Pathology, 2026; 217: 108626.