
Ciências Biológicas - Integral

FELIPE LANGE SHIMIZU

**META-ANÁLISE E REVISÃO DE
LITERATURA DE ESTUDOS ECOLÓGICOS
RELACIONADOS AOS FUNGOS DO
GÊNERO *OPHIOCORDYCEPS***

FELIPE LANGE SHIMIZU

META-ANÁLISE E REVISÃO DE LITERATURA DE ESTUDOS
ECOLÓGICOS RELACIONADOS AOS FUNGOS DO GÊNERO
OPHIOCORDYCEPS

Orientadora: Dra. Marina Corrêa Côrtes

Co-orientador: Dr. Karl Stephan Mokross

Trabalho de Conclusão de Curso apresentado ao Instituto de Biociências da Universidade Estadual Paulista “Júlio de Mesquita Filho” - Câmpus de Rio Claro, para obtenção do grau de Bacharel em Ciências Biológicas.

Rio Claro
2015

589.2 Shimizu, Felipe Lange
S556m Meta-análise e revisão de literatura de estudos ecológicos
relacionados aos fungos do gênero *Ophiocordyceps* / Felipe
Lange Shimizu. - Rio Claro, 2015
35 f. : il., figs., gráfs., tabs., fots.

Trabalho de conclusão de curso (bacharelado - Ciências
Biológicas) - Universidade Estadual Paulista, Instituto de
Biociências de Rio Claro

Orientador: Marina Corrêa Côrtes
Coorientador: Karl Stephan Mokross

1. Fungos. 2. Entomofungo. 3. Neotrópicos. 4. Acervo. I.
Título.

Meta-análise e revisão de literatura de estudos ecológicos relacionados aos fungos do gênero *Ophiocordyceps*

RESUMO

Parasitas estão presentes nos mais distintos organismos, cada um com habilidades específicas para a infecção de seus hospedeiros. Exemplos de parasitas com meios peculiares de ação sobre seu hospedeiro são os entomofungos do gênero *Ophiocordyceps*, capazes de manipular o infectado para atingir locais ideais para seu desenvolvimento. Nesta meta-análise, reunimos artigos para extrair informações sobre a ecologia e os padrões de publicação dos estudos sobre o fungo. Pudemos observar que grande parte dos trabalhos são realizados em território asiático, especialmente na Tailândia, apesar da maioria ser produzida por pesquisadores em instituições no Reino Unido e nos Estados Unidos. A região dos Neotrópicos, apesar da potencial alta riqueza de espécies, sugerida pela descoberta de 5 novas espécies nos últimos dois anos, ainda possui proporcionalmente poucos estudos. As espécies mais comumente estudadas são *Ophiocordyceps unilateralis* e *Ophiocordyceps sinensis*, embora muitos de seus aspectos ecológicos ainda estejam pouco elaborados, como por exemplo, a capacidade do fungo de moldar as populações de seus hospedeiros. Através de nossa meta-análise mostramos que diferentes espécies de *Ophiocordyceps* tendem a ser especializadas em relação a seus hospedeiros. Cada espécie em nossa meta-análise parece ser especializada em atacar insetos de uma determinada ordem. Entretanto, a lacuna de informações não permite dizer se este é apenas um artefato de amostragem. Temos evidências de que o fungo tem seu comportamento influenciado principalmente pelo microclima. Por fim, os autores dos artigos em nosso levantamento bibliográfico estão agrupados e suas colaborações detalhadas em uma rede de interações, mostrando os autores mais influentes nos estudos sobre o fungo. Em conclusão, fungos do gênero *Ophiocordyceps* possuem amplo potencial para estudo, especialmente nos Neotrópicos, onde o conhecimento taxonômico e ecológico ainda se encontra em estágios iniciais, e podem fornecer informações sobre um importante regulador-chave em populações de espécies de invertebrados.

Palavras-chave: Parasitas, entomofungo, *Ophiocordyceps*, meta-análise, tabelas

SUMÁRIO

1. INTRODUÇÃO	4
2. OBJETIVO	5
3. MATERIAL E MÉTODOS	6
3.1. Meta-análise.....	6
3.2. Redes de interação	6
4. RESULTADOS	7
4.1. Aspectos Ecológicos abordados	7
4.2. Foco de Estudo	8
4.3. Espécies novas.....	8
4.4. Região mais estudada	8
4.5. Países mais estudados.....	9
4.6. Regiões com maior volume de publicações	9
4.7. Países com maior volume de publicações	10
4.8. Espécies estudadas.....	11
4.9. Relação <i>Ophiocordyceps</i> – Hospedeiro.....	11
4.10. Rede de autores.....	13
5. DISCUSSÃO	15
6. CONCLUSÃO	25
7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS	25
8. ANEXOS	29

1. INTRODUÇÃO

Insetos são conhecidos por serem extremamente numerosos e diversos por todo o planeta. Além de serem notáveis em números, são também diferenciados em se tratando de sua organização social, possuindo populações de milhões de indivíduos hierarquicamente organizados (WILSON, 1971). Fungos que parasitam insetos podem ter servido como antagonistas no processo evolutivo desses animais, fazendo com que as populações tenham evoluído devido à, em parte, presença dessas doenças (CREMER et al., 2007). Evidência desta coevolução pode ser encontrada no fato de que formigas de uma mesma colônia, ao entrar em contato com indivíduos contaminados com um patógeno, são menos suscetíveis a contrair a infecção, pois alteram seu comportamento para evitar organismos infectados ou até expulsar integrantes da colônia (KONRAD et al., 2012).

Fungos do gênero *Ophiocordyceps* (PETCH, 1931) geram bastante curiosidade pelo modo com que manipulam o hospedeiro e até por supostas capacidades medicinais utilizadas na China. As espécies que infectam formigas liberam esporos que penetram em suas cutículas, infectando-as entre 3 a 6 dias (EVANS, 1989). Após este período, o hospedeiro tem seu comportamento alterado de forma que este irá escalar plantas de pequeno a médio porte e, ao chegar ao topo, o inseto irá morder a superfície da planta para se fixar. Este comportamento permite que o fungo tenha tempo para produzir substâncias adesivas que prendem o inseto à planta, impedindo que o local escolhido para o desenvolvimento seja facilmente alterado. Fixado, o fungo desenvolve uma haste a partir da cabeça do inseto e produz esporos, que, por serem pesados, caem diretamente no chão e lançam esporos secundários que infectam as formigas que passam sobre a área (SHRESTHA et al., 2007).

Curiosamente, a infecção causada pelo *Ophiocordyceps* pode ser extremamente intensa, apesar de não ter uma grande área de efeito. Quando uma alta concentração de formigas mortas pelo fungo é encontrada, podemos chamar o evento de “cemitério” (HUGHES et al., 2009). Estes cemitérios já foram encontrados na América do Sul (SAMSON, 1984) e na África (EVANS, 1982) e podem ser responsáveis na organização espacial de algumas espécies de invertebrados. A escassa informação em relação a um potencial processo de estruturação espacial nas comunidades de invertebrados deriva da falta de informações básicas, como por exemplo, quais espécies de fungo afetam quais taxa.

Quatro novas espécies foram recentemente descobertas em Minas Gerais (HUGHES et al., 2011), mostrando a potencial riqueza de espécimes nos Neotrópicos. As novas técnicas moleculares podem auxiliar na separação de morfotipos que antes eram classificados igualmente (KOBMOO et al., 2014). Tendo isso em mente, ainda há espaço para estudos realizados no Brasil. Entretanto, trabalhos relacionados a ecologia do *Ophiocordyceps* são muito raros. No momento, não existem trabalhos listando as espécies já identificadas na região dos Neotrópicos (KOBAYASI et al., 1980). A meta-análise apresentada a seguir é capaz de oferecer um ponto de partida mais eficiente para iniciar projetos que complementem o conhecimento sobre o fungo nesta região, pois ainda podemos desenvolver estudos ecológicos além dos taxonômicos já existentes. Impulsionar o interesse em novos projetos pode abrir caminhos ainda inexplorados sobre o *Ophiocordyceps* e sua relação com a entomofauna nos Neotrópicos.

2. OBJETIVO

Este projeto tem como objetivo centralizar o conhecimento sobre os aspectos ecológicos e taxonômicos dos fungos do gênero *Ophiocordyceps*, quantificar quais enfoques tem sido majoritariamente abordados nos estudos já publicados, e em quais regiões geográficas, além de identificar quais os autores mais envolvidos na geração de conhecimento sobre este tópico, facilitando consultas futuras baseadas na área de cada pesquisador.

Em relação aos aspectos ecológicos; por meio de uma meta-análise, pretendemos verificar se o comportamento espacial de infecções pelo fungo pode se repetir em diferentes áreas estudadas. Para determinar a especificidade de infecções entre fungo e hospedeiro, mapeamos as relações entre as diversas espécies de fungos e seus possíveis hospedeiros. Aspectos como distribuição espacial e temporal, espécies de hospedeiro mais atacadas, locais de morte do hospedeiro, locais de fixação, comportamento do infectado, também serão quantificados em relação ao total publicado. Regimes temporais de infecção destes fungos também serão comparados e quantificados.

Uma questão complementar que desejamos responder é a distribuição biogeográfica de espécies e qual a resolução taxonômica, visto que avanços são continuamente feitos neste campo.

Em relação à produção científica neste tópico, foi feita uma quantificação de estudos e seus enfoques nos respectivos domínios biogeográficos, para responder qual a proporção de estudos abordando a ecologia espacial, taxonomia e biogeografia do fungo. Nosso intuito é saber se a proporção de conhecimento em relação ao fungo na região Neotrópica reflete a riqueza relativa de espécies do gênero. Reunindo os trabalhos feitos, pretendemos facilitar consultas posteriores para incentivar o desenvolvimento de novas pesquisas que possam ir além dos aspectos estudados até hoje.

3. MATERIAL E MÉTODOS

3.1. Meta-análise

Os artigos foram obtidos por meio de pesquisas utilizando as ferramentas de busca acadêmicas Google Scholar e Web of Science, envolvendo trabalhos que vão desde aspectos ecológicos e taxonômicos até estudos utilizando técnicas de Biologia Molecular. O período de publicação nas buscas não foi limitado, utilizando artigos de qualquer ano, desde que fossem pertinentes ao nosso trabalho, isto é, não fossem totalmente relacionados às propriedades medicinais do fungo ou apenas o citassem brevemente. As palavras-chave para a busca foram: *Ophiocordyceps*, species, ecology. Tendo os trabalhos em mãos, quantificamos por meio de porcentagens extraídas dos estudos em quais regiões o fungo ocorre em maior número e onde é mais amostrado; onde esses trabalhos são mais publicados; e por quais autores são mais estudados. Além disso, aspectos relacionados a ecologia e taxonomia do fungo foram abordados, como distribuição espacial e temporal e número de espécies novas nos últimos anos. Os dados foram organizados e quantificados em tabelas simples do software Excel.

3.2. Redes de interação

Por último, relacionamos várias espécies do fungo com seus respectivos hospedeiros possíveis através de uma análise de redes obtida pelo uso do pacote R *bipartite* e da versão Beta do software Gephi, capaz de gerar uma rede de interações bipartida entre o *Ophiocordyceps* e seus hospedeiros.

Também reproduzimos redes de colaboração acadêmica relacionando todos os autores nos estudos obtidos através da criação de uma rede bipartida usando o pacote de

R *igraph*. Usamos a métrica de centralidade de autovalor (Eigenvector centrality) para determinar a classificação dos autores mais importantes na área. Também consideramos Degree e Weighted Degree, número de interações diretas e número de interações diretas e indiretas, respectivamente, nesta rede.

4. RESULTADOS

Todos os artigos selecionados para a realização desta meta-análise somam 40 trabalhos responsáveis por gerar os seguintes resultados:

4.1. Aspectos Ecológicos

Considerando os artigos reunidos e analisados, obtivemos os seguintes resultados em relação às características ecológicas abordadas, sendo elas: táxon atacado, desenvolvimento do fungo, local de fixação, método de busca, ecossistema, comportamento do infectado, clima, fenologia, morte do indivíduo, distribuição espacial e temporal, infecção e colônias próximas (Tabela 1)

Tabela 1: Parâmetros ecológicos abordados nos 40 artigos analisados, acompanhados das porcentagens de trabalhos que abordam cada um deles.

PARÂMETRO	NÚMERO	%
Cita o táxon atacado	40	100%
Descreve o desenvolvimento do fungo	26	65%
Descreve o local da fixação	17	42,5%
Descreve o método de busca	15	37,5%
Descreve o ecossistema	13	32,5%
Descreve o comportamento do infectado	12	30%
Descreve o Clima	12	30%
Fenologia	10	25%
Descreve a morte do indivíduo	8	20%
Descreve distribuição espacial	8	20%
Descreve a infecção	7	17,5%
Cita colônias próximas	7	17,5%
Descreve distribuição temporal	7	17,5%
Total	40	100%

4.2. Foco de Estudo

Considerando os artigos compilados no estudo, 55% tratavam dos aspectos ecológicos do fungo e 45% focavam sua taxonomia e seu potencial em trabalhos de biologia molecular.

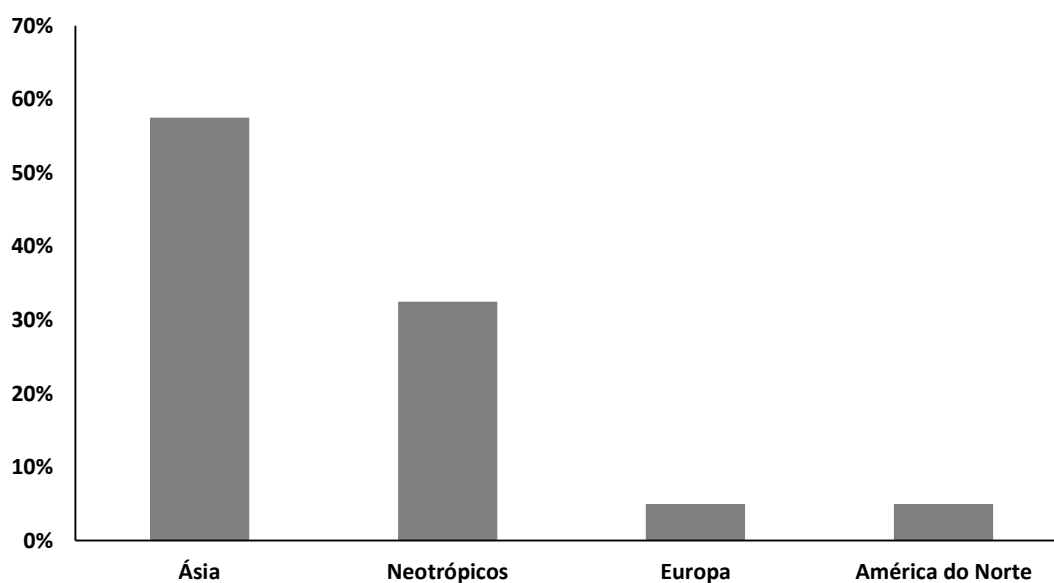
4.3. Espécies novas

Nos últimos dez anos (2005-2015), 37 novas espécies dentro do gênero *Ophiocordyceps* foram descritas em 15 estudos. Nos anos anteriores a este período apenas 5 novas espécies foram descritas nos estudos encontrados pelos meios de busca disponíveis.

4.4. Região estudadas

Levando em conta as regiões onde estudos sobre o *Ophiocordyceps* foram realizados (Ásia, Neotrópicos, Europa e América do Norte), temos a região Asiática como a mais estudada, seguida dos Neotrópicos, da Europa e da América do Norte (Figura 1)

Figura 1: Porcentagem de estudos sobre o fungo realizados em cada uma das regiões identificadas nos artigos analisados. Eixo X: Região estudada. Eixo Y: Porcentagem de artigos presentes neste trabalho realizados em cada região.

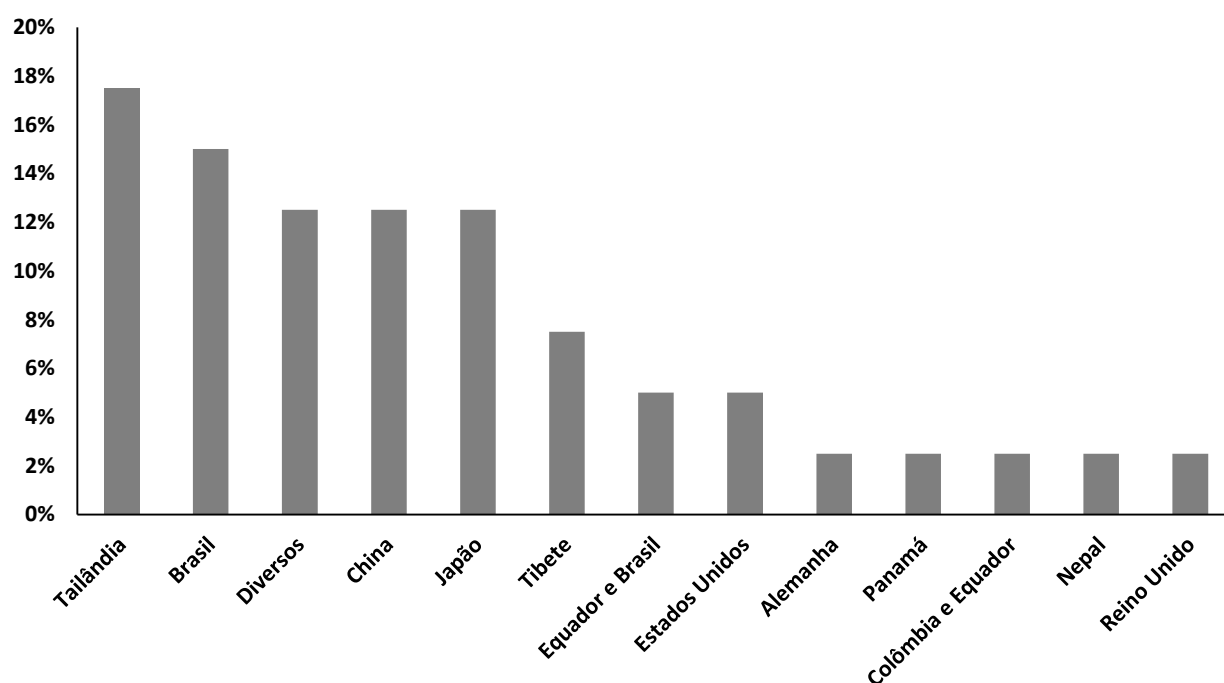


4.5. Países estudados*

Dividindo as regiões em países, constando Tailândia em primeiro e Brasil em segundo, temos os seguintes dados relacionados aos estudos sobre o fungo (Figura 2):

Figura 2: Porcentagem de trabalhos sobre o *Ophiocordyceps* realizados em cada um dos países presentes nos artigos analisados. Eixo X: Países estudados. Eixo Y: Porcentagem de artigos presentes neste trabalho realizados em cada país

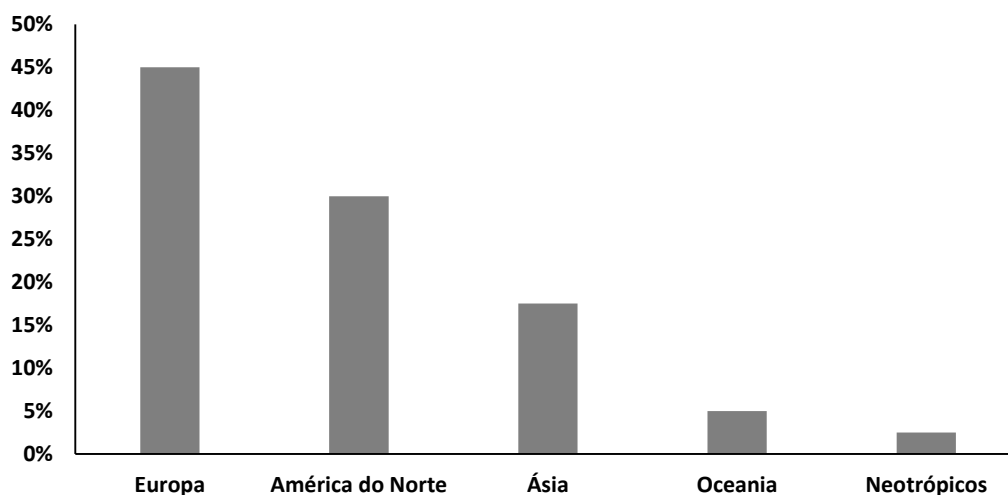
*: Tibete considerado uma região separada



4.6. Regiões com maior volume de publicações

Voltando os olhares para os locais onde os artigos analisados neste estudo foram publicados, temos a Europa com maior número de publicações, seguida da América do Norte, da Ásia e de Oceania e Neotrópicos com menores números (Figura 3).

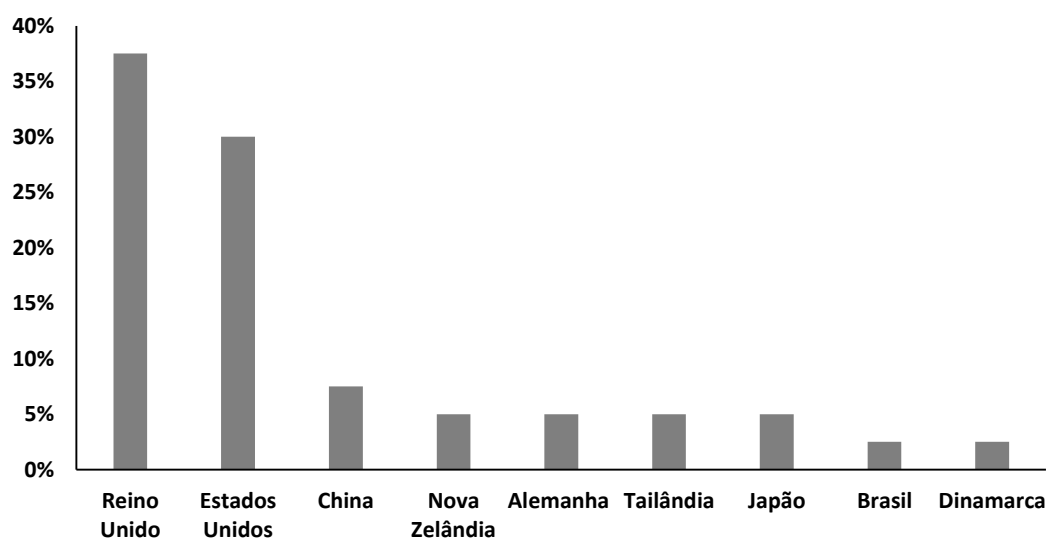
Figura 3: Porcentagem de artigos relacionados ao *Ophiocordyceps* publicados em cada uma das regiões identificadas neste trabalho. Eixo X: Regiões onde os artigos foram publicados. Eixo Y: Porcentagem de artigos presentes neste trabalho publicados em cada região.



4.7. Países com maior volume de publicações

Novamente separando as regiões em países, observamos as seguintes taxas de publicação, lideradas por Reino Unido e Estados Unidos e apresentando o Brasil com poucas publicações (Figura 4).

Figura 4: Porcentagem de artigos sobre o fungo publicados em cada um dos países onde os grupos de pesquisa identificados nesta meta-análise atuam. Eixo X: Países onde os artigos foram publicados. Eixo Y: Porcentagem de artigos presentes neste trabalho publicados em cada país.



4.8. Espécies estudadas

Dentre as diversas espécies do gênero *Ophiocordyceps*, observamos a tendência maior em se estudar as espécies *O. unilateralis* e *O. sinensis* (Tabela 3).

Tabela 2: Porcentagem dos artigos estudados que abordam cada uma das espécies de interesse identificadas neste trabalho

ESPÉCIE ESTUDADA	NÚMERO	%
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	14	35%
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	7	17,5%
Demais espécies	19	47,5%

4.9. Relação *Ophiocordyceps* – Hospedeiro

Analisando os artigos presentes nesta Meta-análise, os seguintes hospedeiros possíveis foram identificados para as seguintes espécies de *Ophiocordyceps*. Nota-se que as espécies mais estudadas possuem maior riqueza de hospedeiros conhecidos (Figuras 5 e 6).

Figura 5: Rede de interações mostrando as espécies de *Ophiocordyceps* (esquerda) encontradas nos artigos analisados e as Ordens de seus possíveis hospedeiros (direita). A largura das caixas é proporcional ao número de possíveis hospedeiros.

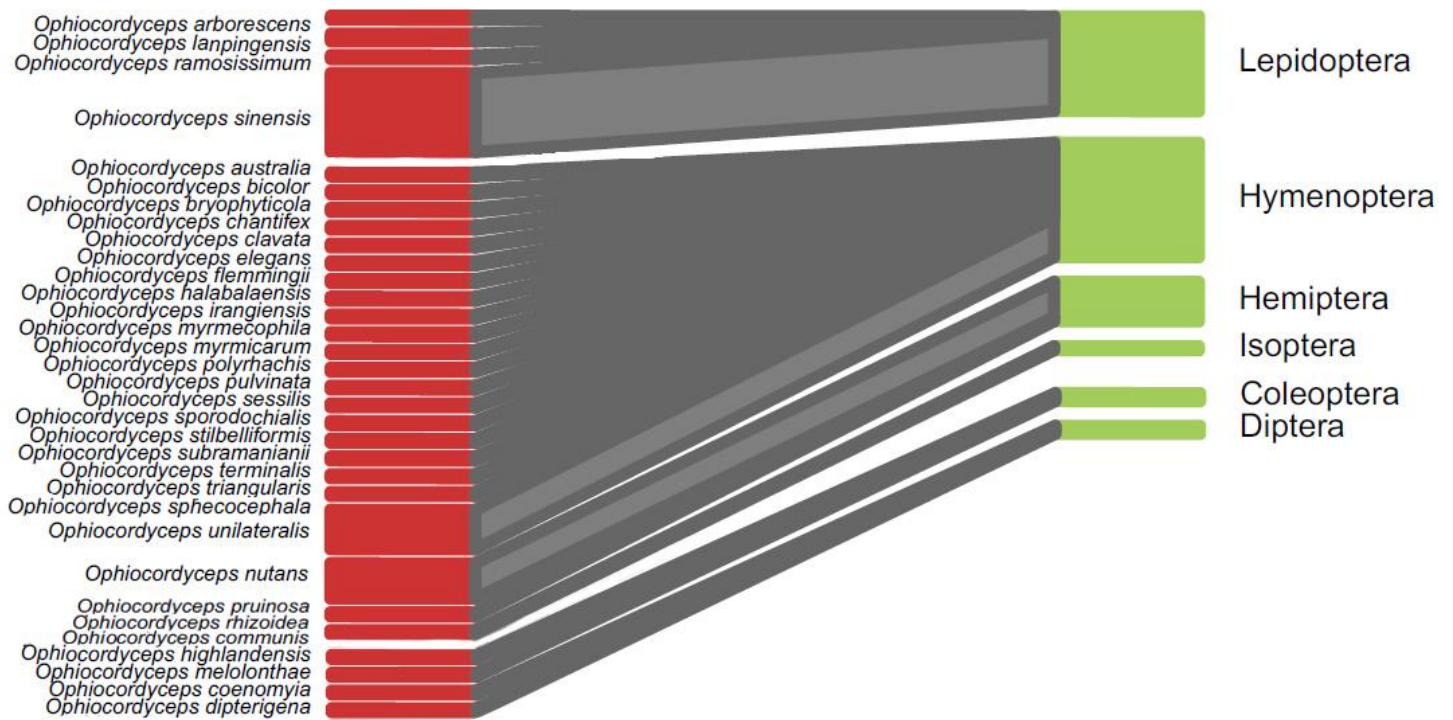
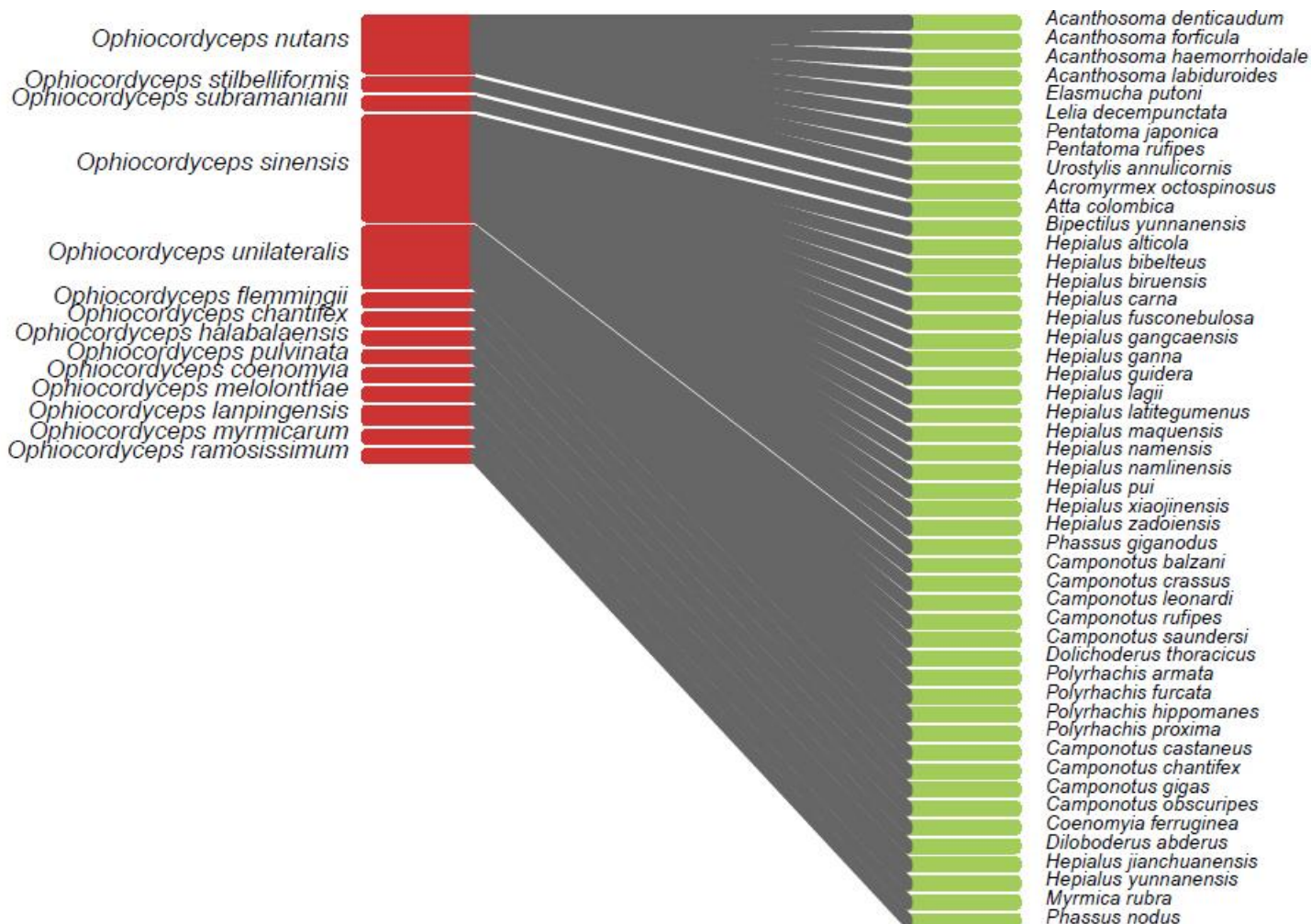


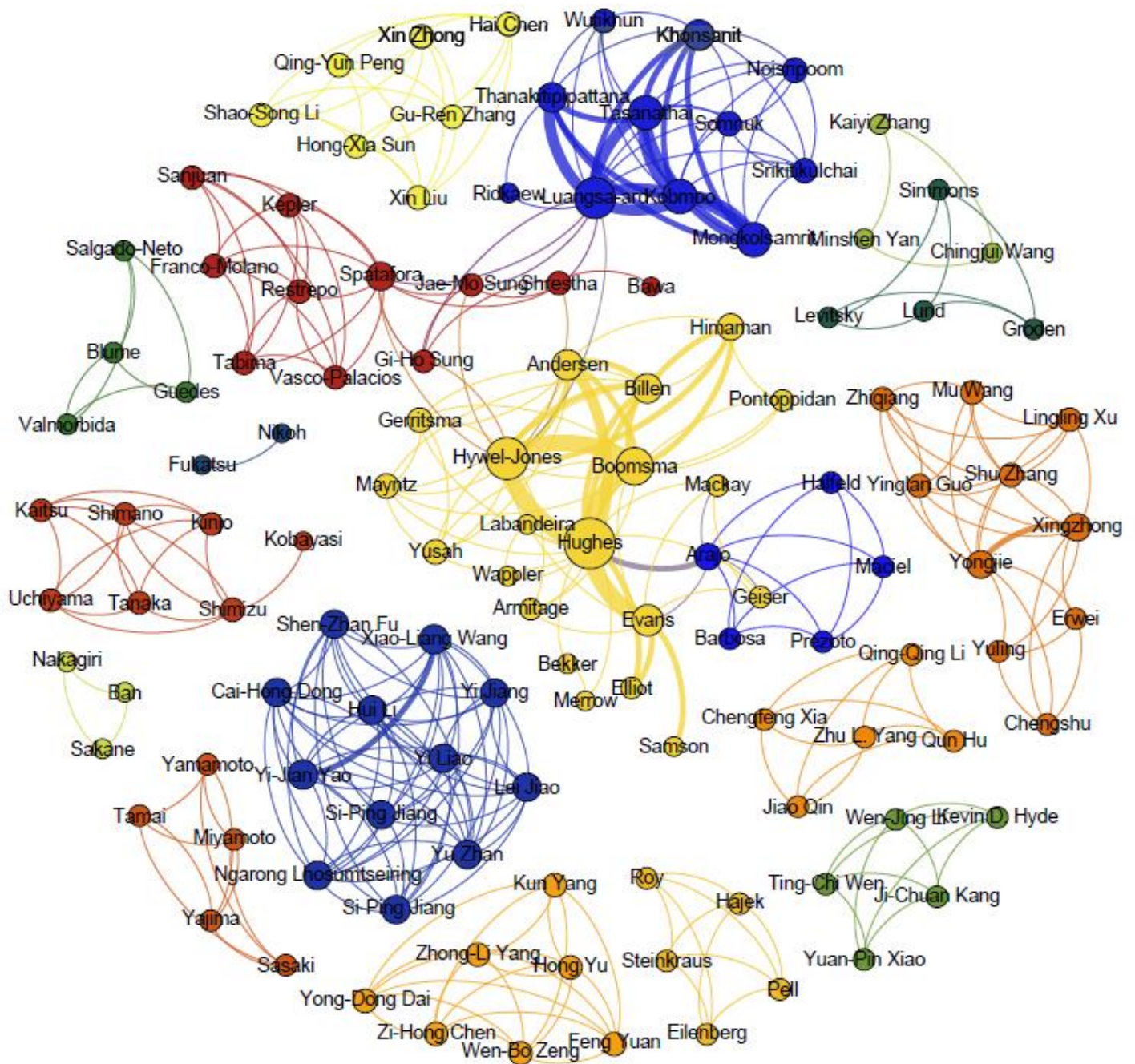
Figura 6: Rede mostrando as espécies de *Ophiocordyceps* (esquerda) encontradas nos artigos analisados quando a espécie atacada (direita) estava descrita. A largura das caixas é proporcional ao número de possíveis hospedeiros atacados.



4.10. Rede de autores

Considerando os autores e com quais pesquisadores eles colaboram para estudar o *Ophiocordyceps*, temos a seguinte rede de relações mostrando os autores mais centrais e os grupos de pesquisa mais proeminentes. O autor David P. Hughes aparece na posição central por ter elaborado e colaborado com vários trabalhos.

Figura 7: Rede de interações entre os autores dos artigos analisados neste trabalho. Cada uma das cores define um grupo de pesquisa que trabalhou junto, as linhas representam interações e sua espessura é proporcional ao número de vezes que essas interações ocorreram.



5. DISCUSSÃO

5.1. Aspectos Ecológicos abordados

Neste trabalho, 100% dos artigos analisados continham o hospedeiro atacado pelo *Ophiocordyceps* presente no estudo, seja a Espécie, o Gênero ou a Ordem. O motivo para esse aspecto estar presente em todos os artigos é simples: para coletar ou amostrar o fungo, o hospedeiro infectado necessariamente estará presente e deve ser identificado. Para melhor compreender o papel ecológico ou até mesmo a morfologia do *Ophiocordyceps*, é necessário entender que consequências a comunidade sofrerá tendo indivíduos de determinada espécie retirados pela infecção, seja durante a alteração do comportamento, após sua morte, ou por surtos do parasita.

Continuando, verificamos se os estudos forneciam alguma informação sobre o desenvolvimento do fungo, como por exemplo a haste que costuma surgir da cabeça de formigas infectadas por *Ophiocordyceps unilateralis* (PONTOPPIDAN ET AL., 2009). Neste caso, 65% dos trabalhos abordaram o assunto, partindo de estudos voltados a ecologia do fungo e de artigos interessados na taxonomia do, mas não majoritariamente embasados apenas por técnicas de Biologia Molecular. Sabe-se por onde o fungo penetra no hospedeiro (cutícula) e por onde ele normalmente emerge, mas não é totalmente claro o que ocorre entre esses momentos. Existem trabalhos que meticulosamente observam e detalham diversas características morfológicas dos estágios de *Ophiocordyceps* (EVANS et al., 2011), mas a tendência é que eles diminuam, pois, o objetivo desses estudos tende a ser o de identificar novas espécies.

Atualmente, é possível determinar se o indivíduo coletado é uma nova espécie através de sequenciamento genético (CHEN et al., 2013). Apenas usar este método para diferenciar uma espécie da outra talvez não seja evidência suficiente, apesar de estar se tornando mais comum.

Verificamos que apenas 42,5% dos estudos analisados traziam essa informação, apesar de ser de extrema importância para entender o desenvolvimento do fungo em relação ao microclima ideal para seu desenvolvimento. *Ophiocordyceps unilateralis* é comumente encontrado na face abaxial das folhas (ANDERSEN et al., 2009), diferente do *Ophiocordyceps sinensis*, que costuma ser encontrado saindo de larvas infectadas alojadas de 2 a 5 centímetros abaixo do solo (ZHANG et al., 2012).

Podemos observar que as regiões onde o fungo ocorre em maior número são locais de umidade elevada e com relativa abundância de vegetação, biomas que fazem parte dos territórios de países como a Tailândia e o Brasil. Mesmo nessas condições, o *Ophiocordyceps* não ocorre uniformemente em todo o território, pois os “cemitérios” já mencionados concentram um grande número de hospedeiros mortos em uma pequena área, deixando grandes distâncias sem nenhuma ocorrência. Isso sugere que o microclima, as pequenas características de um exato local no meio da vegetação, pode ser mais determinante na escolha e no desenvolvimento do fungo do que o clima da região em si.

Ao descrever como os fungos foram encontrados, ou seja, o método de busca, apenas 37,5% dos estudos trouxeram essa informação. Embora o método não fuja da simples procura em folhas, galhos, troncos e solo, as chances de uma maneira mais eficaz de encontrar o fungo ser encontrado diminuem se este detalhe da metodologia for omitido ou deixado de lado. Mesmo que o trabalho seja feito por incubações em laboratório ou que os espécimes tenham sido doados, é importante detalhar o processo que os trouxe até as mãos dos investigadores assim como os equipamentos utilizados.

Possivelmente ligada ao método de busca, outra informação foi abordada por apenas 32,5% dos artigos: a descrição do ambiente. Detalhes sobre a vegetação, o relevo, espécies comuns e tudo que há em volta do local onde o fungo foi detectado podem ser usados em futuras pesquisas. A presença desse tipo de descrição pode tornar as subsequentes buscas mais eficientes, pois regiões com ambientes similares poderiam receber maior esforço amostral direcionado, e logo, ser aumentando a eficiência de busca.

Partindo para um aspecto interessante, mas não muito elaborado, temos a descrição do comportamento do infectado: 30% dos estudos analisados continham alguma informação sobre este tópico. Sabe-se que o *Ophiocordyceps* manipula seu hospedeiro até atingir um local adequado para se desenvolver (SHRESTHA et al., 2007). Ainda assim, podemos ir além dos estudos ecológicos existentes, já que há relatos de formigas expulsando indivíduos infectados da colônia, na tentativa de evitar contágio (KONRAD et al., 2012).

Por parte do fungo, tentativas de resistência do infectado podem resultar em convulsões até que ele volte a seguir o caminho apropriado para o desenvolvimento do parasitoide (HUGHES et al., 2011).

É inegável a dificuldade de se estudar extensamente o comportamento do infectado dentro de uma floresta, já que isso exigiria muito esforço e tempo, pois os sintomas da infecção podem demorar até 6 dias para aparecer e o hospedeiro pode acabar

desaparecendo no meio da vegetação. Recriar o microclima necessário para o desenvolvimento do fungo em laboratório ainda não é algo totalmente realizável, pois as condições microclimáticas para o desenvolvimento do *Ophiocordyceps* não estão precisamente detalhadas, tornando a observação em ambiente controlado um desafio.

Já ressaltamos a importância do microclima neste tipo de estudo, mas o clima em si ainda é assunto de muito interesse. Este aspecto foi abordado em 30% dos trabalhos, boa parte deles na Tailândia. Segundo Köppen e Geiger, o clima Tailandês é Am, com temperaturas médias de 27 °C e pluviosidade de 2399 mm por ano (climate-data.org, acesso: 07/09/2015 às 13:47). Não é surpresa que o clima desta região seja apropriado para o desenvolvimento do fungo, mas este tipo de informação pode ajudar a identificar quais outras regiões climáticas podem ser alvo de futuros estudos, mostrando que este aspecto não pode ser deixado de lado.

Abordando a fenologia (relação entre o fungo com as estações do ano, com o clima e com o ambiente), 25% dos artigos assumiram o tema. É um aspecto que pode fornecer informações valiosas em relação a distribuição temporal do *Ophiocordyceps*. Conforme mencionado anteriormente, ainda que o clima e a região sejam adequados, o fungo não estará distribuído homogeneamente pela área de estudo e ao longo do ano (PONTOPPIDAN et al., 2009). Compreender as características fenológicas do fungo pode elucidar o modo no qual o ambiente pode moldar as infecções pelo *Ophiocordyceps*.

Voltando para o hospedeiro, 20% dos trabalhos mencionavam a morte do indivíduo. Após ser manipulado a se fixar em um local adequado, o fungo começa a se desenvolver, consumindo o infectado por dentro e emergindo pela cabeça dias depois. Nas formigas infectadas pelo *Ophiocordyceps unilateralis*, a mordida usada para se fixar nas folhas é chamada de “mordida da morte” (Death Grip), justamente pelo fato do animal morrer logo após este ato. O comportamento do indivíduo está intimamente ligado com este aspecto, pois ainda não é claro se o fungo começa a se alimentar do hospedeiro antes da fixação, se a morte dele antes do fungo surgir é necessária ou se existem casos onde o fungo se manifesta com o infectado ainda vivo. O mesmo vale para lepidópteros pois, ainda que não exibam o comportamento de fixação, tendem a se posicionar na profundidade correta do solo para o fungo emergir (ZHANG et al., 2012). São perguntas que ainda podem ser respondidas, ainda que suas respostas sejam difíceis de se obter com os métodos à disposição atualmente.

Aspecto extremamente importante para o entendimento da ecologia do fungo, a distribuição espacial aparece em somente 20% dos trabalhos analisados. É compreensível

o menor número de estudos nesta categoria, pois o foco deve ser quase que exclusivo na procura de espécimes de *Ophiocordyceps* e requer amostragem intensiva. Este tipo de estudo, se feito em grande escala, pode oferecer muitas informações sobre o comportamento espacial do fungo dentro de uma área e a regularidade do número de ocorrências. Algumas áreas podem ter nenhum indivíduo infectado por metro quadrado e 9 indivíduos em outra. Deste modo, se o estudo usar o método de parcelas, algumas estarão praticamente vazias e outras com alta densidade de carcaças afetadas pelo fungo (PONTOPPIDAN et al., 2009). Este padrão costuma ser encontrado em locais com alto número de infecções, como a região amazônica.

O esforço exigido pela busca extensa em meio a vegetações densas e o tempo despendido para a realização desse tipo de trabalho pode ser um dos obstáculos que diminuem a frequência com que os pesquisadores se interessem na distribuição espacial do *Ophiocordyceps*.

17,5% dos estudos abordaram a origem do processo que transforma os hospedeiros em “zumbis”. Sabe-se que o *Ophiocordyceps unilateralis* atinge seu hospedeiro por meio de esporos que penetram a cutícula das formigas e partem para outras partes internas afetando o sistema nervoso e posteriormente consumindo o infectado. Por outro lado, ainda não é claro o modo como o *Ophiocordyceps sinensis* entra no organismo das larvas de seus hospedeiros. Não se sabe se os esporos são consumidos ou se entram pela cutícula, levantando várias hipóteses. Deste modo, ainda que se saiba bastante sobre uma espécie, diversas outras ainda não foram analisadas, ainda mais com o aumento recente da descoberta de novas espécies.

Há registro que formigas podem expulsar indivíduos infectados de uma colônia e, por isso, a proximidade dos espécimes encontrados em relação as colônias é um aspecto importante para estudos ecológicos sobre o fungo (KONRAD et al., 2012). Apenas 7 dos trabalhos analisados traziam informações sobre colônias avistadas próximas aos indivíduos infectados encontrados. É sabido que o *Ophiocordyceps* parece evitar as colônias e as trilhas por onde as formigas passam para obter alimento (LORETO et al., 2014). As colônias são provavelmente evitadas pois o fungo não seria capaz de se desenvolver dentro de um espaço relativamente fechado, além de ser facilmente expulso por outras formigas. Sendo assim, a proximidade ou não das colônias é um elemento importante para o entendimento das estratégias do fungo, devendo ser considerado ao se escrever um estudo sobre a ecologia do *Ophiocordyceps*.

Diferente da distribuição espacial, este aspecto aborda a distribuição do fungo ao longo do tempo. 17,5% dos estudos analisados se preocuparam com a distribuição temporal do *Ophiocordyceps* (apenas 2,5% realizados nos Neotrópicos), com destaque para o artigo “*Graveyards on the move: The Spatio-Temporal distribution of dead Ophiocordyceps-infected ants*” (PONTOPPIDAN et al., 2009), que aborda muito bem diversos aspectos ecológicos do fungo. Neste trabalho, é possível observar que, com o passar do tempo, os “cemitérios” mudam de local, fazendo com que parcelas antes cheias fiquem vazias e vice-versa. Isto reforça a noção de que o microclima é mais importante que o clima, pois a mudança das estações altera o comportamento do *Ophiocordyceps*.

Acreditamos que a razão deste aspecto estar entre os três menos abordados é o grande esforço necessário para coletar todos os dados requeridos para este tipo de trabalho. Além de amostrar o fungo em diversas áreas, os pesquisadores devem realizar a busca diversas vezes para ter um número amostral satisfatório para uma análise de distribuição temporal.

5.2. Foco de estudo

No presente estudo, 55% dos artigos encontrados e analisados eram relacionados à Ecologia do *Ophiocordyceps*. Apesar desses 22 artigos serem mais da metade, esse número representa uma certa dificuldade em encontrar trabalhos que não abordam apenas a taxonomia ou estudos moleculares do fungo, que representam 45% dos trabalhos analisados. 18 dos artigos não tratavam da ecologia do fungo, apesar das pesquisas realizadas nessa meta-análise terem sido voltadas para tal área. Talvez o avanço das técnicas moleculares tenha despertado um interesse crescente em aplicar esses conhecimentos no *Ophiocordyceps*. Felizmente, os artigos responsáveis por abordar as características ecológicas detalharam os métodos de busca e análise, servindo como futura referência. Foram deixados de fora artigos sobre partes dos fungos que podem ser usados para fins medicinais, que possivelmente ocupam uma boa porcentagem dos trabalhos existentes.

Os estudos ecológicos e taxonômicos são feitos há mais tempo do que os sobre biologia molecular, claramente pelo fato da tecnologia necessária para fabricá-los ser bem menos sofisticada e possivelmente pela mudança do foco científico da época.

5.3. Espécies novas

Os últimos 10 anos trouxeram 37 novas espécies, presentes em 15 estudos. Para este tipo de organismo, que não é facilmente encontrado e pode possuir diferenças quase imperceptíveis, é um número considerável. Muitas dessas espécies foram descobertas na região asiática, como o *Ophiocordyceps highlandensis* (YANG et al., 2015).

Focando em espécies novas descobertas no Brasil, dois artigos podem ser destacados: “*Unravelling the diversity behind the Ophiocordyceps unilateralis complex Three new species of zombie-ant fungi from the Brazilian Amazon*” (ARAÚJO et al., 2014) e “*Hidden diversity behind the zombie-ant fungus Ophiocordyceps unilateralis Four new species described from carpenter ants in Minas Gerais, Brazil*” (EVANS et al., 2011). São estudos relativamente recentes, e apontam para uma diversidade ainda desconhecida na região dos Neotrópicos.

5.4. Região mais estudada

Na primeira posição temos a Ásia, com 57,5% dos estudos realizados. Não é surpresa, esta região possui locais bastante úmidos e têm por tradição utilizar o *Ophiocordyceps* para fins medicinais, despertando o interesse dos pesquisadores. Segundo, os Neotrópicos aparecem com 32,5%. Como podemos ver em um dos artigos citados no item acima, a região amazônica abriga uma grande diversidade de fungos do gênero, possibilitando a realização de diversos tipos de trabalhos, como os de distribuição espaço-temporal e de cunho taxonômico. Nesta meta-análise, 3 estudos foram feitos na região amazônica.

Europa e América do Norte aparecem com 5% do total de artigos analisados. Provavelmente os ecossistemas presentes nessas regiões não sejam ideais para o desenvolvimento do fungo, diminuindo as possibilidades de se conseguir elaborar um estudo relevante.

5.5. Países mais estudados

Temos três países da região asiática figurando entre os cinco países com maior número de estudos. Tailândia (Figura 8), China e Japão são exemplos notáveis, mas também se deve observar que o Brasil ocupa a segunda posição desta lista, demonstrando que há potencial para que mais estudos sejam feitos e que podemos aprofundar o conhecimento sobre o fungo não só aqui, mas nos países vizinhos dentro da região Neotropical.

No final do ranqueamento, temos o Reino Unido. Embora o país se destaque muito quando olhamos para o volume de publicações, uma vez que o número de estudos efetivamente realizados em seu território é pequeno. As temperaturas da região certamente não permitem uma ocorrência significativa do *Ophiocordyceps*, com médias atingindo 11 °C em algumas regiões, apesar da constante precipitação (climate-data.org, acesso 08/09/2015, às 19:36).

Figura 8: Floresta Chiang-Rai, na Tailândia. Ambiente onde o *Ophiocordyceps* é comumente encontrado e estudado (<http://chocolate-fish.net/>, acesso 08/09/2015 às 19:56)



5.6. Regiões e países com maior número de publicações

Talvez por ser a região onde se pratica ciência a mais tempo, a Europa se destaca como a que possui maior volume de publicações nesse assunto. Diversos pesquisadores atuantes na área trabalham em instituições européias como as do Reino Unido. Logo em seguida, temos a América do Norte. A Ásia aparece em terceiro, embora seja líder em número de estudos realizados em seu território. Estudos relacionados a medicina envolvendo o fungo são abundantes e, se tivessem sido considerados para os propósitos deste trabalho, certamente elevariam levemente o número de publicações.

Os dois últimos são Oceania e Neotrópicos. Para nossa surpresa, alguns artigos como o que tratava da nova espécie *Ophiocordyceps highlandensis* (YANG et al., 2015) foram publicados em revistas virtuais como a *Phytotaxa*, com sede situada na Nova Zelândia. Infelizmente, poucos trabalhos foram publicados em nossa região, embora

tenhamos autores ativos. Esses autores trabalham ou publicam em instituições estrangeiras, talvez pelo fato de que essas revistas forneçam mais visibilidade.

Focando nos países, Reino Unido e Estados Unidos ocupam as duas primeiras posições. Existem diversas revistas renomadas no Reino Unido, como a *Fungal Biology* e a *Nature*. Podemos observar na rede de autores que muitos deles trabalham em instituições britânicas, sendo autores ou colaboradores e diversos artigos.

Também esperada é a posição do Brasil. Como já foi dito, muitos trabalhos são elaborados aqui e diversos autores são brasileiros, mas não há um grande interesse em publicar nas revistas nacionais. Pelo enorme potencial da região em relação ao *Ophiocordyceps*, acreditamos que mais poderia ser produzido em território nacional.

5.7. Espécies estudadas

Ophiocordyceps unilateralis (Figura 9) figura como espécie estudada em 35% dos artigos analisados neste estudo, enquanto o *Ophiocordyceps sinensis* aparece em 17,5% dos trabalhos. Parte do interesse na espécie *O. unilateralis* pode se dar pelo fato de ser uma espécie críptica, necessitando de estudos taxonômicos mais profundos. Juntos, são alvo de mais da metade dos estudos produzidos, certamente por serem espécies conhecidas a mais tempo e por serem abundantes nas regiões Asiática e Neotropical.

Figura 9: Formiga infectada pelo *Ophiocordyceps unilateralis* em Minas Gerais (<http://peroratio.blogspot.com.br>, acesso 09/09/2015 às 10:23)



Os outros 47,5% são ocupados pelas outras espécies, muitas delas recém descobertas, como o *Ophiocordyceps sessilis* (KAITSU et al., 2013). É possível, no entanto, que esse número aumente. Com os avanços das técnicas moleculares, indivíduos que antes eram classificados como *Ophiocordyceps unilateralis* ou *Ophiocordyceps sinensis* (Figura 10) podem, na verdade, ser espécies completamente novas (ARAÚJO et al., 2014).

Figura 10: Larva de Lepidóptera infectada pelo *Ophiocordyceps sinensis*
(<https://commons.wikimedia.org>, acesso 09/09/2015 às 10:27)



5.8. Relação *Ophiocordyceps*-Hospedeiro

Primeiramente, notamos o maior número de espécies capazes de infectar indivíduos das Ordens Lepidoptera (Mariposas) e Hymenoptera (formigas). Este resultado pode ser influenciado pelo fato de que o *Ophiocordyceps sinensis* e o *Ophiocordyceps unilateralis* são as espécies mais estudadas e infectam mariposas e formigas, respectivamente. Além disso, muitas das outras espécies ocorrem e são descobertas em regiões onde esses dois táxons são mais comuns, podendo ser adaptadas ao mesmo tipo de microclima e hospedeiro. Um aspecto chamativo da rede de fungo-hospedeiro, é de que cada espécie do gênero parece ser especializada em atacar espécies de uma determinada ordem. Os recentes estudos moleculares responsáveis por aumentar o número de novas espécies do gênero *Ophiocordyceps* podem ajudar a expandir o número de hospedeiros nas Ordens Hemiptera, Diptera, Isoptera e Coleoptera, bem como

encontrar insetos infectados em táxons ainda mais distantes, entretanto, é possível que esta especialização seja devido a um artefato de amostragem insuficiente.

Olhando para as espécies que servem de hospedeiro, observamos que há um menor número de informações. Várias espécies identificadas neste trabalho não vinham acompanhadas da espécie de seu hospedeiro, apenas da Ordem. Isso provavelmente se deve ao fato de que a maior parte dos estudos prefere voltar seus esforços e recursos para o *Ophiocordyceps* e não para o hospedeiro, não perdendo tempo com a identificação precisa deste, ou possivelmente a incapacidade de identificar carcaças encontradas *in situ* em avançado estado de decomposição. Vale ressaltar que, apesar de infectar um grande número de espécies, alguns fungos são altamente especializados em atacar um gênero, como o *Ophiocordyceps sinensis*, que somente ataca mariposas do gênero *Hepialus*. Talvez tenha ocorrido coevolução entre estes dois táxons, assunto ainda não abordado considerando os artigos presentes nessa meta-análise.

5.9. Rede de autores

Começando pela posição de destaque, o pesquisador David P. Hughes da Penn State University (Universidade Estadual da Pensilvânia) apresenta 19 colaborações inseridas na rede (Degree), tendo interagido com autores de diversas regiões, gerando 34 conexões entre eles (Weighted Degree). Acreditamos ser possível afirmar que este pesquisador já é referência na área, pois colaborou com autores de diversos países. Também podemos destacar Nigel Hywel-Jones e Janet Jennifer Luangsa-ard, também presentes em um grande número de estudos e responsáveis por fazer uma ponte entre grupos separados de pesquisadores.

Embora estes grupos sejam relativamente fechados (Figura 7) há muitas colaborações entre autores de regiões e instituições geograficamente muito distantes. O objetivo deste trabalho é gerar uma fonte de informações que auxilie e desperte o interesse em projetos futuros que explorem faces ainda desconhecidas do *Ophiocordyceps*, e acreditamos que esses autores podem ser pilares na busca de fontes experientes. É animador, também, notar que existem pesquisadores de muitas nacionalidades e de áreas diferentes, como taxonomia, ecologia e biologia molecular, podendo aprofundar o conhecimento existente em todas as regiões e em todos os aspectos do fungo.

6. CONCLUSÃO

Há um conhecimento considerável dos aspectos ecológicos do *Ophiocordyceps*, mas também há um amplo espaço para se aprofundar ainda mais no seu papel modelador das populações de seus hospedeiros e do ecossistema que os cerca. Alguns autores brasileiros, como João Araújo e Geraldo Salgado-Neto, estão presentes na meta-análise, juntamente com trabalhos produzidos nos Neotrópicos e no Brasil, mas muitas vezes estes dois fatores não se encontram, pois, esses pesquisadores estão atuando fora do país. A impressão deixada é de que, apesar de haver muito potencial no estudo do fungo, muitas vezes esse conhecimento vem de fontes externas ou sai da região.

É notável a capacidade do fungo de infectar diversos gêneros dentro de uma mesma ordem ou focar apenas em um gênero, ainda que os resultados possam ter sido alterados por um artefato de amostragem. O papel do clima e do microclima na distribuição do *Ophiocordyceps* já foi tocado, mas ainda não há uma resposta definitiva sobre sua importância, da mesma maneira que a infecção é conhecida, mas não completamente compreendida.

Acreditamos que, como ponto de partida, esta meta-análise pode ser útil como um guia para expandir os conhecimentos de pesquisadores que tenham interesse em começar um estudo relacionado ao fungo. Autores pivotaes, países onde o fungo ocorre com frequência, quais espécies são mais abundantes e quais táxons são possíveis hospedeiros. Todas essas informações podem ser encontradas aqui, com fácil acesso.

7. REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

ALVES, T.R.; FARIA, M.; **Pequeno Manual sobre Fungos Entomopatogênicos**, 2010

ANDERSEN, B.S.; GERRITSMA, S.; YUSAH, M.K.; MAYNTZ, D.; HYWEL-JONES, L.N.; BILLEN, J.; BOOMSMA, J.J.; HUGHES, P.D. The Life of a Dead Ant: The Expression of an Adaptive Extended Phenotype, 2009

ANDERSEN, S; HUGHES. Host specificity of parasite manipulation: Zombie ant death location in Thailand vs. Brazil. **Communicative & integrative biology**, v. 5, n. 2, p. 163-165, 2012.

ARAÚJO, J. P. M., EVANS, H. C., GEISER, D. M., MACKAY, W. P., & HUGHES, D. P. (2015). Unravelling the diversity behind the *Ophiocordyceps unilateralis* (Ophiocordycipitaceae) complex: Three new species of zombie-ant fungi from the Brazilian Amazon. **Phytotaxa**, 220(3), 224-238.

ARAÚJO, J; HUGHES, D. P. Multiple new species of *Ophiocordyceps* on ants. **bioRxiv**, p. 017723, 2015.

BAN, S; SAKANE, T; NAKAGIRI, A. Three new species of *Ophiocordyceps* and overview of anamorph types in the genus and the family Ophiocordycepsaceae. **Mycological Progress**, v. 14, n. 1, p. 1-12, 2015.

BARBOSA, B. C., HALFELD, V. R., DE ARAÚJO, J. P. M., MACIEL, T. T., & PREZOTO, F. (2015). Record of *Ophiocordyceps unilateralis* sensu lato, the zombie-ant fungus, parasitizing *Camponotus* in an urban fragment of Atlantic Rainforest in southeastern Brazil. **Studies on Neotropical Fauna and Environment**, (ahead-of-print), 1-3.

CHEN, Z. H., DAI, Y. D., YU, H., YANG, K., YANG, Z. L., YUAN, F., & ZENG, W. B. (2013). Systematic analyses of *Ophiocordyceps lanpingensis* sp. nov., a new species of *Ophiocordyceps* in China. **Microbiological research**, 168(8), 525-532.

CREMER, S; ARMITAGE, S AO; SCHMID-HEMPEL, P. Social immunity. **Current biology**, v. 17, n. 16, p. R693-R702, 2007.

DE BEKKER, C; MERROW, M; HUGHES, D. P. From behavior to mechanisms: an integrative approach to the manipulation by a parasitic fungus (*Ophiocordyceps unilateralis* sl) of its host ants (*Camponotus* spp.). **Integrative and comparative biology**, p. icu063, 2014.

EVANS, H. C.; SAMSON, R. A. *Cordyceps* species and their anamorphs pathogenic on ants (Formicidae) in tropical forest ecosystems I. The *Cephalotes* (Myrmicinae) complex. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 79, n. 3, p. 431-453, 1982.

EVANS, H. C.; SAMSON, R. A. *Cordyceps* species and their anamorphs pathogenic on ants (Formicidae) in tropical forest ecosystems II. The *Camponotus* (Formicinae) complex. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 82, n. 1, p. 127-150, 1984.

EVANS, H. C., ELLIOT, S. L., & HUGHES, D. P. (2011). Hidden diversity behind the zombie-ant fungus *Ophiocordyceps unilateralis*: four new species described from carpenter ants in Minas Gerais, Brazil. **PLoS One**, 6(3), e17024

EVANS, H. C.; ELLIOT, S. L.; HUGHES, D. P. *Ophiocordyceps unilateralis*: A keystone species for unraveling ecosystem functioning and biodiversity of fungi in tropical forests? **Communicative & integrative biology**, v. 4, n. 5, p. 598-602, 2011.

HUGHES, D. P., ANDERSEN, S. B., HYWEL-JONES, N. L., HIMAMAN, W., BILLEN, J., & BOOMSMA, J. J. (2011). Behavioral mechanisms and morphological symptoms of zombie ants dying from fungal infection. **BMC ecology**, *11*(1), 13.

HUGHES, D. P., EVANS, H. C., HYWEL-JONES, N. I. G. E. L., BOOMSMA, J. J., & ARMITAGE, S. A. (2009). Novel fungal disease in complex leaf-cutting ant societies. **Ecological Entomology**, *34*(2), 214-220.

HUGHES, D.P.; WAPPLER, T; LABANDEIRA, C. C. Ancient death-grip leaf scars reveal ant–fungal parasitism. **Biology letters**, v. 7, n. 1, p. 67-70, 2011.

KAITSU, Y., SHIMIZU, K., TANAKA, E., SHIMANO, S., UCHIYAMA, S., TANAKA, C., & KINJO, N. (2013). *Ophiocordyceps sessilis* sp. nov., a new species of *Ophiocordyceps* on *Camponotus* ants in Japan. **Mycological progress**, *12*(4), 755-761.

KOBAYASI, Y. Revision of the genus *Cordyceps* and its allies 2. **Bull Natl Sci Mus Tokyo Ser B**, v. 7, p. 1-13, 1981.

KOBAYASI, Y; SHIMIZU, D. *Cordyceps* species from Japan 2. **Bulletin of the National Science Museum**, Tokyo, series B, v. 6, p. 77-96, 1980.

KOBMOO, N., MONGKOLSAMRIT, S., TASANATHAI, K., THANAKITPIPATTANA, D., & LUANGSA-ARD, J. J. (2012). Molecular phylogenies reveal host-specific divergence of *Ophiocordyceps unilateralis* sensu lato following its host ants. **Molecular ecology**, *21*(12), 3022-3031

KOBMOO, N., MONGKOLSAMRIT, S., WUTIKHUN, T., TASANATHAI, K., KHONSANIT, A., THANAKITPIPATTANA, D., & LUANGSA-ARD, J. J. (2015). New species of *Ophiocordyceps unilateralis*, an ubiquitous pathogen of ants from Thailand. **Fungal biology**, *119*(1), 44-52.

KONRAD, M., VYLETA, M. L., THEIS, F. J., STOCK, M., TRAGUST, S., KLATT, M. & CREMER, S. (2012). Social transfer of pathogenic fungus promotes active immunisation in ant colonies. **PLoS Biol**, *10*(4), e1001300.

LI, Y., WANG, X. L., JIAO, L., JIANG, Y., LI, H., JIANG, S. P., & YAO, Y. J. (2011). A survey of the geographic distribution of *Ophiocordyceps sinensis*. **The Journal of Microbiology**, *49*(6), 913-919.

LORETO, G.R.; ELLIOT, L.S.; FREITAS, R.L.M; PEREIRA, M.T.; HUGHES, P.D. Long-Term Disease Dynamics for a Specialized Parasite of Ant Societies: A Field Study, 2014

LORETO, R. G., ELLIOT, S. L., FREITAS, M. L., PEREIRA, T. M., & HUGHES, D. P. (2014). 3D mapping of disease in ant societies reveals a strategy of a specialized parasite. **bioRxiv**, 003574.

LUANGSA-ARD, J. J., RIDKAEW, R., TASANATHAI, K., THANAKITPIPATTANA, D., & HYWEL-JONES, N. (2011). *Ophiocordyceps halabalaensis*: a new species of *Ophiocordyceps* pathogenic to *Camponotus gigas* in Hala Bala Wildlife Sanctuary, Southern Thailand. **Fungal biology**, *115*(7), 608-614.

MONGKOLSAMRIT, S., KOBMOO, N., TASANATHAI, K., KHONSANIT, A., NOISRIPOOM, W., SRIKITIKULCHAI, P. & LUANGSA-ARD, J. J. (2012). Life cycle, host range and temporal variation of *Ophiocordyceps unilateralis/Hirsutella formicarum* on Formicine ants. **Journal of invertebrate pathology**, *111*(3), 217-224.

NIKOH, N; FUKATSU, T. Interkingdom host jumping underground: phylogenetic analysis of entomoparasitic fungi of the genus *Cordyceps*. **Molecular Biology and Evolution**, v. 17, n. 4, p. 629-638, 2000.

PETCH, T. Notes on entomogenous fungi. **Transactions of the British Mycological Society**, v. 18, n. 1, p. 48-75, 1933.

PONTOPPIDAN, M. B., HIMAMAN, W., HYWEL-JONES, N. L., BOOMSMA, J. J., & HUGHES, D. P. (2009). Graveyards on the move: the spatio-temporal distribution of dead *Ophiocordyceps*-infected ants. **PloS one**, *4*(3), e4835

ROY, H. E., STEINKRAUS, D. C., EILENBERG, J., HAJEK, A. E., & PELL, J. K. (2006). Bizarre interactions and endgames: entomopathogenic fungi and their arthropod hosts. *Annu. Rev. Entomol.* *51*, 331-357.

SALGADO-NETO, G., VALMORBIDA, I., GUEDES, J. V. C., & BLUME, E. (2015). First report of the occurrence of *Ophiocordyceps melolonthae* (Ascomycota: Hypocreales: Ophiocordycipitaceae) in larvae of *Diloboderus abderus* Sturm (Coleoptera: Melolonthidae) in Brazil. **Biota Neotropica**, *15*(2), 1-4

SANJUAN, T. I., FRANCO-MOLANO, A. E., KEPLER, R. M., SPATAFORA, J. W., TABIMA, J., VASCO-PALACIOS, A. M., & RESTREPO, S. (2015). Five new species of entomopathogenic fungi from the Amazon and evolution of neotropical *Ophiocordyceps*. **Fungal Biology**.

SASAKI, F., MIYAMOTO, T., YAMAMOTO, A., TAMAI, Y., & YAJIMA, T. (2008). Morphological and genetic characteristics of the entomopathogenic fungus *Ophiocordyceps nutans* and its host insects. **Mycological research**, *112*(10), 1241-1244..

SHRESTHA, U. B; BAWA, K. S. Impact of climate change on potential distribution of Chinese caterpillar fungus (*Ophiocordyceps sinensis*) in Nepal Himalaya. 2014.

SIMMONS, D. R., LUND, J., LEVITSKY, T., & GRODEN, E. (2015). *Ophiocordyceps myrmicarum*, a new species infecting invasive *Myrmica rubra* in Maine. **Journal of invertebrate pathology**, *125*, 23-30.

SUNG, G. H., HYWEL-JONES, N. L., SUNG, J. M., LUANGSA-ARD, J. J., SHRESTHA, B., & SPATAFORA, J. W. (2007). Phylogenetic classification of *Cordyceps* and the clavicipitaceous fungi. **Studies in Mycology**, *57*, 5-59.

WANG, X.; YAO, Y. Host insect species of *Ophiocordyceps sinensis*: a review. **ZooKeys**, n. 127, p. 43, 2011.

WEN, T. C., XIAO, Y. P., LI, W. J., KANG, J. C., & HYDE, K. D. (2014). Systematic analyses of *Ophiocordyceps ramosissimum* sp. nov., a new species from a larvae of Hepialidae in China. **Phytotaxa**, 161(3), 227-234

WILSON, E. O. The insect societies. **The insect societies**. 1971.

YANG, Z. L., QIN, J., XIA, C., HU, Q., & LI, Q. Q. (2015). *Ophiocordyceps highlandensis*, a new entomopathogenic fungus from Yunnan, China. **Phytotaxa**, 204(4), 287-295.

ZHANG, K. Y.; WANG, C. J.; YAN, M. S. A new species of Cordyceps from Gansu, China. **Trans Mycol Soc Jpn**, v. 30, p. 295-299, 1989.

ZHANG, Y., XU, L., ZHANG, S., LIU, X., AN, Z., WANG, M., & GUO, Y. (2009). Genetic diversity of *Ophiocordyceps sinensis*, a medicinal fungus endemic to the Tibetan Plateau: implications for its evolution and conservation. **BMC Evolutionary Biology**, 9(1), 290.

ZHANG, Y., LI, E., WANG, C., LI, Y., & LIU, X. (2012). *Ophiocordyceps sinensis*, the flagship fungus of China: terminology, life strategy and ecology. **Mycology**, 3(1), 2-10.

ZHONG, X., PENG, Q. Y., LI, S. S., CHEN, H., SUN, H. X., ZHANG, G. R., & LIU, X. (2014). Detection of *Ophiocordyceps sinensis* in the roots of plants in alpine meadows by nested-touchdown polymerase chain reaction. **Fungal biology**, 118(4), 359-363.

8. ANEXOS

Tabela remetente à Figuras 5 e 6

FUNGO	HOSPEDEIRO (ESPÉCIE)	HOSPEDEIRO (GÊNERO)	HOSPEDEIRO (ORDEM)
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Camponotus leonardi</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Camponotus rufipes</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Camponotus balzani</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Camponotus crassus</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera

<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Polyrhachis furcata</i>	<i>Polyrhachis</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Camponotus saundersi</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Dolichoderus thoracicus</i>	<i>Dolichoderus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Polyrhachis armata</i>	<i>Polyrhachi</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Polyrhachis proxima</i>	<i>Polyrhachi</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps unilateralis</i>	<i>Polyrhachis hippomanes</i>	<i>Polyrhachi</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Bipectilus yunnanensis</i>	<i>Bipectilus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Phassus giganolus</i>	<i>Phassus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus ganna</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus bibelteus</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus biruensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus gangcaensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus guidera</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus lagii</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus latitegumenus</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus maquensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus namensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus namlinensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus pui</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus xiaojinensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus zadoiensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus carna</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus fusconebulosa</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	<i>Hepialus alticola</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	*	<i>Thitarodes</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sinensis</i>	*	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps coenomyia</i>	<i>Coenomyia ferruginea</i>	<i>Coenomyia</i>	Diptera
<i>Ophiocordyceps arborescens</i>	*	*	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps ramosissimum</i>	<i>Phassus nodus</i>	<i>Phassus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps sessilis</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Acanthosoma denticaudum</i>	<i>Acanthosoma</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Acanthosoma forficula</i>	<i>Acanthosoma</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Acanthosoma haemorrhoidale</i>	<i>Acanthosoma</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Acanthosoma labiduroides</i>	<i>Acanthosoma</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Elasmucha putoni</i>	<i>Elasmucha</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Lelia decempunctata</i>	<i>Lelia</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Pentatoma japonica</i>	<i>Pentatoma</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Pentatoma rufipes</i>	<i>Pentatoma</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps nutans</i>	<i>Urostylis annulicornis</i>	<i>Urostylis</i>	Hemiptera
<i>Ophiocordyceps myrmicarum</i>	<i>Myrmica rubra</i>	<i>Myrmica</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps lanpingensis</i>	<i>Hepialus jianchuanensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps lanpingensis</i>	<i>Hepialus yunnanensis</i>	<i>Hepialus</i>	Lepidoptera
<i>Ophiocordyceps highlandensis</i>	*	*	Coleoptera
<i>Ophiocordyceps halabalaensis</i>	<i>Camponotus gigas</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps rhizoidea</i>	*	*	Isoptera
<i>Ophiocordyceps pruinosa</i>	*	*	Hemiptera

<i>Ophiocordyceps communis</i>	*	*	Isoptera
<i>Ophiocordyceps dipterigena</i>	*	*	Diptera
<i>Ophiocordyceps irangiensis</i>	*	*	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps sphecocephala</i>	*	*	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps myrmecophila</i>	*	*	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps stilbelliformis</i>	<i>Acromyrmex octospinosus</i>	<i>Acromyrmex</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps subramanianii</i>	<i>Atta colombica</i>	<i>Atta</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps pulvinata</i>	<i>Camponotus obscuripes</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps bryophyticola</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps chantifex</i>	<i>Camponotus chantifex</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps elegans</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps sporodochialis</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps bicolor</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps triangularis</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps terminalis</i>	*	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps flemmingii</i>	<i>Camponotus castaneus</i>	<i>Camponotus</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps australia</i>	*	<i>Polyrhachis</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps polyrhachis</i>	*	<i>Polyrhachis</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps clavata</i>	*	<i>Polyrhachis</i>	Hymenoptera
<i>Ophiocordyceps melolonthae</i>	<i>Diloboderus abderus</i>	<i>Diloboderus</i>	Coleoptera

Tabela remetente à Figura 8:

1° Autor	Araújo	Ban	Andersen	Ting-Chi Wen
2° Autor	Evans	Sakane	Gerritsma	Yuan-Pin Xiao
3° Autor	Geiser	Nakagiri	Yusah	Wen-Jing Li
4° Autor	Mackay		Mayntz	Ji-Chuan Kang
5° Autor	Hughes		Hywel-Jones	Kevin D. Hyde
6° Autor			Billen	
7° Autor			Boomsma	
8° Autor			Hughes	

1° Autor	Yi Liao	Kobayasi	Barbosa	Gi-Ho Sung
2° Autor	Xiao-Liang Wang		Halfeld	Hywel-Jones
3° Autor	Lei Jiao		Araújo	Jae-Mo Sung
4° Autor	Yi Jiang		Maciel	Luangsa-ard
5° Autor	Hui Li		Prezoto	Shrestha
6° Autor	Si-Ping Jiang			Spatafora
7° Autor	Si-Ping Jiang			
8° Autor	Ngarong Lhosumtseiring			
9° Autor	Shen-Zhan Fu			
10° Autor	Cai-Hong Dong			
11° Autor	Yu Zhan			

12°
Autor Yi-Jian Yao

1° Autor	Evans	Yongjie	Kaitsu	Sasaki
2° Autor	Elliot	Erwei	Shimizu	Miyamoto
3° Autor	Hughes	Chengshu	Tanaka	Yamamoto
4° Autor		Yuling	Shimano	Tamai
5° Autor		Xingzhong	Uchiyama	Yajima
6° Autor			Kinjo	

1° Autor	Simmons	Zi-Hong Chen	Luangsa-ard	Zhu L. Yang
2° Autor	Lund	Yong-Dong Dai	Ridkaew	Jiao Qin
3° Autor	Levitsky	Hong Yu	Thanakitipattana	Chengfeng Xia
4° Autor	Groden	Kun Yang		Qun Hu
5° Autor		Zhong-Li Yang		Qing-Qing Li
6° Autor		Feng Yuan		
7° Autor		Wen-Bo Zeng		

1° Autor	Hughes	Petch	Kobmoo	Araújo
2° Autor	Evans		Mongkolsamrit	Hughes
3° Autor	Hywel-Jones		Wutikhun	
4° Autor	Boomsma		Tasanathai	
5° Autor	Armitage		Khonsanit	
6° Autor			Thanakitipattana	
7° Autor			Luangsa-ard	

1° Autor	Kobmoo	Mongkolsamrit	Nikoh	Shrestha
2° Autor	Mongkolsamrit	Kobmoo	Fukatsu	Bawa
3° Autor	Tasanathai	Tasanathai		
4° Autor	Thanakitipattana	Khonsanit		
5° Autor	Luangsa-ard	Noisriboom		
6° Autor		Srikitikulchai		
7° Autor		Somnuk		
8° Autor		Luangsa-ard		

1° Autor	Andersen	Xiao-Liang Wang	Evans	Pontoppidan
2° Autor	Hughes	Yi-Jian Yao	Elliot	Himaman
3° Autor			Hughes	Hywel-Jones
4° Autor				Boomsma
5° Autor				Hughes

1° Autor	Yongjie	Bekker	Sanjuan	Salgado-Neto
2° Autor	Lingling Xu	Merrow	Franco-Molano	Valmorbida
3° Autor	Shu Zhang	Hughes	Kepler	Guedes

4° Autor	Xingzhong		Spatafora	Blume
5° Autor	Zhiqiang		Tabima	
6° Autor	Mu Wang		Vasco-Palacios	
7° Autor	Yinglan Guo		Restrepo	
1° Autor				
1° Autor	Xin Zhong	Kobayasi	Evans	Evans
2° Autor	Qing-Yun Peng	Shimizu	Samson	Samson
3° Autor	Shao-Song Li			
4° Autor	Hai Chen			
5° Autor	Hong-Xia Sun			
6° Autor	Gu-Ren Zhang			
7° Autor	Xin Liu			
1° Autor				
1° Autor	Kaiyi Zhang	Roy	Hughes	Hughes
2° Autor	Chingjui Wang	Steinkraus	Andersen	Wappler
3° Autor	Minshen Yan	Eilenberg	Hywel-Jones	Labandeira
4° Autor		Hajek	Himaman	
5° Autor		Pell	Billen	
6° Autor			Boomsma	