

Ophiocordyceps : Fungi Entomopatogen Penyebab Zombie Pada Serangga

Ivan Permana Putra

Divisi Mikologi, Departemen Biologi, IPB University

Gedung Biologi, Kampus IPB, Dramaga, Babakan, Dramaga, Bogor, Jawa Barat, 16680, Indonesia

E-mail: ivanpermanaputra@apps.ipb.ac.id

Paper submit: 14 Juni 2020, Paper publish: September 2021

Abstrak – Ophiocordyceps merupakan kelompok fungi entomopatogen yang dikenal dengan kemampuannya untuk menginfeksi serangga dan mengubahnya menjadi zombie. Sebanyak 250 spesies telah dilaporkan dan beberapa diantaranya diketahui memiliki kemampuan untuk mengendalikan inangnya, salah satu yang paling populer adalah semut. Kelompok patogen serangga ini tersebar luas di wilayah hutan tropis di seluruh dunia, dan sedikit sekali laporan dari wilayah empat musim. Mekanisme pengontrolan inang merupakan cara fungi untuk meningkatkan kebugarannya. Entomopatogen ini menyebabkan inangnya berhenti bergerak, paralisis, dan mati terutama pada daerah terbuka seperti bagian atas daun atau batang tumbuhan guna meningkatkan peluang produksi dan penyebaran spora. Meskipun memiliki potensi fungi dan serangga yang beragam, ditambah lagi dengan sebaran hutan hujan tropis yang luas, laporan penelitian semacam ini masih sangat jarang di Indonesia. Ulasan ini akan menjelaskan mengenai evolusi fungi pembentuk zombie pada serangga, persebaran, mekanisme pembentukan zombie, dan peluang pemanfaatannya sebagai sumber bahan bioaktif, untuk memicu penelitian serupa yang dilaporkan dari Indonesia.

Kata kunci: Fungi, Serangga, Ophiocordyceps, Zombie, Indonesia

Abstract – Ophiocordyceps is special type of entomopathogenic fungi which well known to infect insects and turning them into zombie. A total of 250 species have been described from its genus, and some are known to control their hosts, which are most notably ants. They are ubiquitous within tropical rain forests across the board, with few publication reports from temperate ecosystems. These fungal pathogens possess the capacity to manipulate host behaviour in order to increase their own fitness. These entomopathogenic fungi cause their hosts freeze to die in an exposed area on the abaxial surface of leaves or branches, which then enhancing the fungus spore production and dispersal. Despite the high diversity of fungi and insect with vast tropical forest as well as drugs potency from Ophiocordyceps, publication of Ophiocordyceps was rarely reported from Indonesia. This review will explain the evolution of Ophiocordyceps-insect interaction, simbiotic distribution, and zombie-insect formation mechanism, in order to induce zombie-insect research in Indonesia.

Keywords: Fungi, Insect, Ophiocordyceps, Zombie, Indonesia

PENDAHULUAN

Fungi dan serangga merupakan dua kelompok organisme dengan jumlah yang mendominasi hampir keseluruhan spesies makhluk hidup di dunia. Hal ini menyebabkan interaksi antara keduanya menjadi sangat tinggi. Bentuk-bentuk interaksi yang terjadi mulai dari komensalisme (Lichtwardt, 2001), mutualisme, yakni serangga ‘bertani’ fungi (Mueller et al., 2001; Mueller dan Gerardo, 2002; Mueller et al., 2005; Mueller dan

Bacci, 2010), hingga parasitisme (Araujo dan Hughes, 2016).

Fungi patogen yang menyerang serangga dan kelompok avertebrata lainnya disebut sebagai fungi entomopatogen. Kelompok fungi ini terspesialisasi untuk menginfeksi 19 dari total 29 ordo serangga sebagai produk evolusi mekanisme invasi yang beragam (Araujo dan Hughes, 2016). Diantara beberapa bentuk infeksi yang dikembangkan oleh fungi entomopatogen, genus *Ophiocordyceps* memiliki cara yang unik dan menakutkan (Andersen et al., 2009).

Ophiocordyces diketahui memiliki kisaran inang yang luas yakni serangga dan juga arthropoda seperti laba-laba (Araujo dan Hughes, 2016; Araujo et al., 2018). Beberapa spesies dari genus ini yang terspesialisasi menginfeksi semut juga diketahui mampu berpindah ke inang lainnya untuk meningkatkan kebugaran dan diversifikasi inang (Andersen et al., 2009; Hughes et al., 2011; Mongkolsamrit et al., 2012; Tasanathai et al., 2019).

Entomopatogen penyebab zombie-serangga ini umumnya ditemukan pada hutan hujan basah di daerah tropis. Serangga yang terinfeksi akan mengalami perubahan perilaku dan menjauh dari sarangnya hingga kemudian mati dan mengalami mumifikasi. *Ophiocordyces* telah dilaporkan dari berbagai hutan di Brazil, Amerika, Kolombia, Australia, Jepang, dan Thailand (Araujo et al., 2018; Mongkolsamrit et al., 2012; Barbosa et al., 2015) dan sebagian besar merupakan patogen pada semut.

Hingga saat ini, fokus penelitian fungi entomopatogen di Indonesia hanya pada *Beauveria bassiana* dan *metarhizium anisopliae* sebagai agen biokontrol serangga hama pertanian (Indrayani et al., 2013; Ismanto dan Sukartana, 2016; Rosmiati et al., 2018; Turnip et al., 2018;) dan sedikit tulisan mengenai *Cordyceps* Ginting et al. (2015) dan peluang bisnisnya pada media-media berita dan blog online.

Sementara itu, penelitian mengenai *Ophiocordyces* pernah dilaporkan sekali pada tahun 1941 oleh peneliti dari Jepang, Yoshio Kobayashi, dalam bukunya yang berjudul 'The Genus *Cordyceps* and its Allies' dan baru-baru ini oleh Halimah et al., (2018). Oleh karena itu, dengan adanya ulasan ini, diharapkan semakin banyak penelitian dan laporan mengenai interaksi *Ophiocordyces* dan serangga di hutan tropis Indonesia yang luas. Ulasan ini akan menitikberatkan pembahasan mengenai asal-usul dan evolusi

fungi pembentuk zombie pada serangga, keragaman dan persebarannya di daerah tropis, mekanisme pembentukan zombie, serta potensi metabolit sekundernya.

METODE

Informasi yang digunakan dalam penulisan ulasan ini diperoleh melalui studi pustaka dan hasil dokumentasi pribadi. Penelusuran pustaka online dilakukan melalui laman akademik yang menyediakan jurnal ilmiah gratis dan berbayar seperti *sciencedirect*, *researchgate*, *googlescholar*, *wiley online library* dan lain-lain. Informasi dikumpulkan dengan menggunakan kata kunci yang berhubungan dengan penulisan ulasan ini misalnya *Entomopathogenic fungi*, *Ophiocordyces*, *Ophiocordyceps diversity and distribution*, *Zombie-insect fungi*, dan lain sebagainya. Selanjutnya informasi yang diperoleh kemudian dianalisis dan disintesis, serta disusun untuk menjelaskan pandangan penulis terkait evolusi dan taksonomi zombie serangga, distribusi *Ophiocordyceps*, mekanisme pembentukan zombie, serta potensi metabolit sekundernya.

HASIL DAN PEMBAHASAN

1. Evolusi dan Taksonomi Fungi Pembentuk Zombie Pada Serangga.

Interaksi antara fungi dan serangga telah terjadi sejak puluhan juta tahun dan dalam berbagai spektrum asosiasi. Kedua organisme ini diketahui melakukan koevolusi bersama dalam berbagai kisaran simbiosis, mulai dari mutualistik hingga parasitik (Araujo dan Hughes, 2016; Stork, 2018). Kingdom Fungi memiliki lebih dari 2000 spesies entomopatogen yang menginfeksi 90 genus serangga (Araujo dan Hughes, 2016) dan sebagian besar berasal dari Filum Ascomycota, Ordo Hypocreales.

Araujo dan Hughes (2019) melakukan rekonstruksi filogenetik dari ordo Hypocreales untuk mengetahui asal dan

evolusi fungi entomopatogen *Ophiocordyceps* yang menyebabkan semut menjadi zombie. Mereka menyimpulkan bahwa sebagian besar *Ophiocordyceps* penginfeksi semut berasal dari nenek moyang yang awalnya menyerang larva kumbang di tanah ataupun kayu lapuk. Hal ini terjadi ketika adanya persinggungan relung ekologi antara kumbang dan semut. Semut merupakan serangga sosial dan memiliki jumlah individu yang banyak, diduga merupakan penyebab diversifikasi inang oleh *Ophiocordyceps*. Genus ini sendiri dihipotesiskan muncul sejak 100 juta tahun yang lalu (Sung et al., 2008).

Spesies dari genus *Ophiocordyceps* awalnya diklasifikasikan sebagai *Cordyceps*. *Cordyceps* juga merupakan patogen serangga (Gambar 1) dan arthropoda yang banyak di alam. Namun berdasarkan bukti-bukti molekuler, diketahui bahwa nenek moyang fungi ini bersifat polifiletik. *Cordyceps* kemudia dipecah menjadi 4 genus yakni : *Cordyceps*, *Tolypocladium* *Metacordyceps*, dan *Ophiocordyceps* (Sung et al., 2007; Quandt et al., 2014). Saat ini *Ophiocordyceps* memiliki 160 spesies (Sung et al., 2007) dan 15 spesies baru ditambahkan pada 2018 lalu (Araujo et al., 2018).



Gambar 1. *Cordyceps* sp. tumbuh pada larva serangga. (Dokumentasi pribadi).

Baik *Ophiocordyceps* maupun sebagian besar entomopatogen lainnya memproduksi askospora di dalam askoma dengan bentuk peritesium. Massa dari askoma tersebut membentuk stroma tegak bertangkai yang tumbuh dari mumi serangga mati (Evans et al., 2011). Fase aseksual (dulu dikenal dengan konsep anamorf) dari *Ophiocordyceps* meliputi *Sorospora*, *Syngliocladium*, *Paraisaria*, *Stilbella*, *Hymenostilbe* dan *Hirsutella* (Quandt et al., 2014).

2. Persebaran Fungi Pembentuk Zombie Serangga

Ophiocordyceps sebagian besar ditemukan dari daerah tropis yang memiliki hutan lebat dan sedikit dari daerah empat musim. Genus ini

banyak dilaporkan terutama dari Hutan Amazon di Amerika Selatan dan Asia (terutama China dan Thailand) (Mongkolsamrit et al., 2012; Barbosa et al., 2015; Kobmoo et al., 2012, 2015; Araujo et al., 2018; Tasanathai et al., 2019). Di Indonesia (Gambar 2), *Ophiocordyceps* dilaporkan dari hutan Mandiangin, Banjarbaru, Kalimantan Selatan (Halimah et al., 2018). Sebagian besar spesies dari *Ophiocordyceps* asal Asia (Gambar 3) memiliki stroma yang berbenang, lunak hingga sangat keras, warna yang agak gelap, dan berada pada jarak tertentu hingga tertanam pada mumi serangga (Kobayasi 1941; Kobmoo et al. 2012, 2015; Luangsard et al. 2018).



Gambar 2. *Ophiocordyceps* sp. asal Kalimantan. (Sumber : Halimah et al., 2018)



Gambar 3. *Ophiocordyceps unilateralis* asal Thailand. (Sumber : Pontoppidan et al., 2019)

Li et al. (2011) melakukan survei korelasi keberadaan *Ophiocordyceps* dengan ketinggian tempat ditemukannya. Mereka menyimpulkan bahwa sebagian besar genus ini ditemukan pada ketinggian antara 3000-5000 mdpl. Namun sedikit peneliti lainnya melaporkan bahwa fungi ini ditemukan pada ketinggian di bawah 3000 mdpl (Zhou et al. 2007; Pontoppidan et al. 2009). Lebih lanjut, Pontoppidan et al. (2009) melaporkan bahwa distribusi *Ophiocordyceps* dipengaruhi oleh temperatur, kelembapan, dan tutupan vegetasi. Diantara sekian banyak spesies dari genus *Ophiocordyceps*, *O. Nutans* merupakan jenis yang paling banyak dilaporkan dari wilayah Asia (Sasaki et al. 2012). Karena *Ophiocordyceps* merupakan kelompok spesies kompleks, maka peluang untuk

mendeskripsikan spesies baru terutama dari daerah tropis menjadi sangat terbuka lebar (Araujo dan Hughes 2019) dan Indonesia adalah salah satunya.

Kisaran inang *Ophiocordyceps* meliputi 10 ordo serangga: Hymenoptera, Diptera, Coleoptera, Hemiptera, Lepidoptera, Orthoptera, Blattodea, Odonata, Mantodea dan Dermaptera, termasuk laba-laba dari Arthropoda (Araujo dan Hughes, 2016; Araujo et al., 2018). Laba-laba juga merupakan inang yang juga sering diinfeksi oleh entomopatogen lainnya. Namun sebagian besar laporan menunjukkan bahwa *Ophiocordyceps* hampir sebagian besar menginfeksi semut dan sedikit rayap, serta tawon (Gambar 4).



Gambar 4. *Ophiocordyceps humbertii* yang menginfeksi tawon (Sumber : Somavilla et al., 2019)

3. Mekanisme Pembentukan dan Perilaku Zombie Serangga

Ophiocordyceps diketahui merupakan entomopatogen yang bergaya hidup nekrotrof. Patogen nekrotrof mengontrol inang untuk meningkatkan kebugaran, mendapatkan nutrisi, dan membiarkan inang tetap hidup dalam beberapa waktu (biotrof). Namun, patogen kemudian membunuh inang dan berperilaku sebagai sapotrof. Tantangan terbesar fungi entomopatogen untuk menginfeksi inangnya adalah lapisan kitin yang keras pada eksoskeleton. Sebagian besar fungi patogen juga masuk melalui lubang alami atau celah diantara tungkai soma seraangga.

Secara umum, fungi entomopatogen menginfeksi inang melalui beberapa tahapan : spora menempel pada permukaan tubuh inang, spora berkecambah dan membentuk hifa, hifa bermodifikasi membentuk struktur apressorium, apressorium menekan kutikula

inang secara fisik dan mekanik yang dibantu oleh enzim dan enterotoksin (De Bekker et al., 2017) hasil sekresi hifa, setelah berhasil melewati barikade sistem pertahanan inang dan masuk ke *haemocoel* (rongga diantara tubuh avertebrata), fungi kemudian berproliferasi dan mulai menginvasi inang (Joop dan Vilcinkas, 2016).

Pada sebagian besar entomopatogen, inang kemudian menjadi mumi dan dilingkupi oleh hifa-hifa dan terawetkan (Gambar 5). Namun pada *Ophiocordyceps*, proses yang terjadi selanjutnya menjadi lebih kompleks dan melibatkan disorientasi perilaku dari inangnya. Inang (terutama semut) umumnya meninggalkan koloni, memanjat batang, mencari posisi yang lebih tinggi, menggigit atau mencengkram erat bagian adaksial daun. Mangold et al. (2019) melaporkan bahwa terjadi hiperkontraksi pada



Gambar 5. Fungi entomopatogen yang memumifikasi laba-laba (Dokumentasi

mandibula semut oleh infiltrasi fungi sehingga mengarahkan perubahan *neuromuscular* tersebut. Kemudian terjadi pembentukan stroma bertangkai yang muncul dari bagian kepala, hingga spora berhasil tersebar oleh angin (Andersen et al. 2009).

Karena perubahan perilaku dan pergerakan inang yang sebenarnya tidak dikehendaki olehnya, maka peneliti memberikan istilah zombie pada serangga ataupun avertebrata lainnya yang terinfeksi oleh *Ophiocordyceps*. Istilah zombie sendiri mengindikasikan adanya ekspresi genom fungi yang difasilitasi oleh tubuh inangnya (De Bekker et al., 2015). Semut merupakan serangga yang paling sering diserang oleh patogen ini karena beberapa faktor. Pertama, walaupun hanya menyusun 2% dari ragam serangga di hutan tropis, namun biomassa semut adalah salah satu yang paling banyak di ekosistem hutan (Chicco, 2011). Kedua, semut adalah salah satu makhluk sosial dengan interaksi tinggi dengan kawanan dalam koloninya ataupun koloni lain. Ketiga, semut merupakan inang yang rentan terhadap serangan patogen, sehingga memudahkan infeksi (Sung et al., 2007).

Umumnya, semut pekerja terinfeksi oleh *Ophiocordyceps* saat merambah (*foraging*). Spora fungi obligat ini tertempel pada kutikula semut (Hughes et al., 2009). Untuk bereproduksi dan melengkapi siklus hidupnya, *Ophiocordyceps* harus membentuk stuktur stroma. Alasan mengapa fungi mengontrol semut untuk berpindah ke tempat sepi dan tidak pernah membunuh inang di dalam sarangnya adalah untuk mendapatkan waktu yang cukup dan tempat

yang sesuai. Jika semut yang diinfeksi mati di dalam sarangnya, maka semut lainnya akan segera mengeluarkannya ke sembarang tempat di luar sarang sehingga kemungkinan bukan merupakan lingkungan yang diinginkan oleh fungi patogen (Andersen et al., 2009).

4. Potensi Metabolit Sekunder *Ophiocordyceps*

Ophiocordyceps telah dikenal sebagai sumber *medicinal* fungi di seluruh dunia untuk menjaga kekuatan dan kebugaran tubuh. Berbagai pengobatan tradisional di China bahkan menggunakan fungi ini untuk mengobati penyakit paru-paru dan ginjal (Yao dan Wang, 2011). Penelitian lain juga melaporkan bahwa entomopatogen memiliki efek farmakologikal meliputi imunomodulating (Wu et al., 2006), hipokolesterolemik (Koh et al., 2003), hipoglemik (Zhang et al., 2006), antitumor (Wu et al., 2005), antioksidan (Dong dan Yao, 2008), dan antiaging (Ji et al., 2009).

SIMPULAN

Penelitian mengenai interaksi fungi entomopatogen *Ophiocordyceps* dengan serangga di Indonesia berpeluang untuk mendeskripsikan spesies-spesies atau hal-hal baru yang belum pernah dilaporkan sebelumnya. Luasnya hutan hujan tropis di Indonesia, ditambah dengan keragaman serangga dan fungi yang tinggi menjadikan hal tersebut menjadi suatu keniscayaan bagi peneliti dan pecinta fungi ataupun serangga. Selan itu, inventarisasi data yang baik akan memudahkan pemanfaatan sumberdaya yang ada di masa mendatang.

DAFTAR PUSTAKA

- Andersen, S. B., Gerritsma, S., Yusah, K. M., Mayntz, D., Hywel-Jones, N. L., Billen, J., ... Hughes, D. P. 2009. The Life of a Dead Ant: The Expression of an Adaptive Extended

- Phenotype. The American Naturalist, 174(3), 424–433. Available at: <http://dx.doi.org/10.1086/603640>
- Araújo, J. P. M., & Hughes, D. P. 2016. Diversity of Entomopathogenic Fungi. Advances in Genetics, 1–39. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/bs.adgen.2016.01.001>.
- Araújo, J. P. M., Evans, H. C., Kepler, R., & Hughes, D. P. 2018. Zombie-ant fungi across continents: 15 new species and new combinations within *Ophiocordyceps*, *I. Myrmecophilous* hirsutelloid species. Studies in Mycology, 90, 119–160. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.simyco.2017.12.002>.
- Araújo, J. P. M., & Hughes, D. P. 2019. Zombie-Ant Fungi Emerged from Non-manipulating, Beetle-Infecting Ancestors. Current Biology, 29(21), 3735–3738. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2019.09.004>.
- 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, 50(1), 21–23. Available at: <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2014.991213>.
- Chicco, G. 2011. Ant Colony System-Based Applications to Electrical Distribution System Optimization. Ant Colony Optimization - Methods and Applications. Available at: <http://dx.doi.org/10.5772/13840>.
- De Bekker, C., Ohm, R. A., Loreto, R. G., Sebastian, A., Albert, I., Merrow, M., Hughes, D. P. 2015. Gene expression during zombie ant biting behavior reflects the complexity underlying fungal parasitic behavioral manipulation. BMC Genomics, 16(1). Available at: <http://dx.doi.org/10.1186/s12864-015-1812-x>.
- De Bekker, C., Ohm, R. A., Evans, H. C., Brachmann, A., & Hughes, D. P. 2017. Ant-infecting *Ophiocordyceps* genomes reveal a high diversity of potential behavioral manipulation genes and a possible major role for enterotoxins. Scientific Reports, 7(1): 1-13. Available at: <http://dx.doi.org/10.1038/s41598-017-12863-w>.
- Dong, C.-H., & Yao, Y.-J. 2008. In vitro evaluation of antioxidant activities of aqueous extracts from natural and cultured mycelia of *Cordyceps sinensis*. LWT - Food Science and Technology, 41(4), 669–677. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.lwt.2007.05.002>.
- 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), 1-9. Available at: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0017024>.
- Ginting, L. A., Oemry, S., Lubis, L. 2015. Uji Patogenitas Jamur *Cordyceps militaris* L. terhadap Ulat Api (*Setothosea asigna* E.) (Lepidoptera: Limacodidae) di Rumah Kasa. Jurnal Online Agroekoteknologi, 3(2), 785–789.
- Halimah, N., Imaningsih, W., & Mariana, M. 2018. Karakterisasi morfologi jamur entomopatogen di Hutan Mandiangin Banjarbaru, Kalimantan Selatan. Jurnal Mikologi Indonesia, 2(1), 39. Available at: <http://dx.doi.org/10.46638/jmi.v2i1.39>.
- Hughes, D. P., Evans, H. C., Hywel-Jones, N., Boomsma, J. J., & Armitage, S. A. O. 2009. Novel fungal disease in complex leaf-cutting ant societies. Ecological Entomology, 34(2), 214–220. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2311.2008.01066.x>.
- 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. Available at: <http://dx.doi.org/10.1186/1472-6785-11-13>.
- Indrayani, I., Soetopo, D., Hartono, J. 2013. Efektivitas Formula Jamur Beauveria Bassiana Dalam Pengendalian Penggerek Buah Kapas (*Helicoverpa Armigera*). J. Littri, 19(4), 178-185.
- Ismanto, A., & Sukartana, P. 2016. Uji efektivitas isolat jamur entomopatogen *Metarhizium anisopliae* (Metsch.) Sorokin terhadap rayap tanah pada pengujian di laboratorium dan lapangan. Jurnal Penelitian Hasil Hutan, 34(4), 261–268. Available at: <http://dx.doi.org/10.20886/jphh.2016.34.4.261-268>.
- Ji, D.-B., Ye, J., Li, C.-L., Wang, Y.-H., Zhao, J., & Cai, S.-Q. 2009. Antiaging effect of *Cordyceps sinensis* extract. Phytotherapy Research, 23(1), 116–122. Available at: <http://dx.doi.org/10.1002/ptr.2576>.
- Joop, G., & Vilcinskis, A. 2016. Coevolution of parasitic fungi and insect hosts. Zoology, 119(4), 350–358. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.zool.2016.06.005>.
- Kobayasi Y. 1941. The genus Cordyceps and its allies. Science reports of the Tokyo Bunrika Daigaku 84: 53-260.
- 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. Available at: <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-294x.2012.05574.x>.
- 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. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.funbio.2014.10.008>.
- Koh, J.-H., Kim, J.-M., Chang, U.-J., & Suh, H.-J. 2003. Hypocholesterolemic Effect of Hot-Water Extract from Mycelia of *Cordyceps sinensis*. Biological & Pharmaceutical Bulletin, 26(1), 84–87. Available at: <http://dx.doi.org/10.1248/bpb.26.84>.
- Lichtwardt, R. W. (n.d.). 2001. Trichomycetes: Fungi in Relationship with Insects and Other Arthropods. Symbiosis, 575–588. Available at: http://dx.doi.org/10.1007/0-306-48173-1_36.
- 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. Available at: <http://dx.doi.org/10.1007/s12275-011-1193-z>.
- Luangsa-ard, J., Tasanathai, K., Thanakitpipattana, D., Khonsanit, A., & Stadler, M. 2018. Novel and interesting *Ophiocordyceps* spp. (Ophiocordycipitaceae, Hypocreales) with superficial perithecia from Thailand. Studies in Mycology, 89, 125–142. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.simyco.2018.02.001>.
- Mangold, C. A., Ishler, M. J., Loreto, R. G., Hazen, M. L., & Hughes, D. P. 2019. Zombie ant death grip due to hypercontracted mandibular muscles. The Journal of Experimental Biology, 222(14):2-9. Available at: <http://dx.doi.org/10.1242/jeb.200683>.
- Mongkolsamrit, S., Kobmoo, N., Tasanathai, K., Khonsanit, A., Noisriboom, 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. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.jip.2012.08.007>.

- Mueller, U. G., Schultz, T. R., Currie, C. R., & Malloch, D. 2001. The Origin of the Attine Ant-Fungus Mutualism. *The Quarterly Review of Biology*, 76(2), 169-197. Available at: <http://dx.doi.org/10.1086/393867>.
- Mueller, U. G., & Gerardo, N. 2002. Fungus-farming insects: Multiple origins and diverse evolutionary histories. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(24), 15247-15249. Available at: <http://dx.doi.org/10.1073/pnas.242594799>.
- Mueller, U.G., Gerardo, N.M, Aanen, D.K, Six D.L, Schultz, T.R. 2005. The evolution of agriculture in insects. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 36: 563-595.
- Mueller, U.G., Ortiz, A. & Bacci, M. 2010. Planting of fungus onto hibernating workers of the fungus-growing ant *Mycetosoritis clorindae* (Attini, Formicidae). *Insectes Sociaux*, 57(2), pp.209-215. Available at: <http://dx.doi.org/10.1007/s00040-010-0072-7>.
- 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):1-10. Available at: <http://dx.doi.org/10.1371/journal.pone.0004835>.
- Quandt, C. A., Kepler, R. M., Gams, W., Araújo, J. P. M., Ban, S., Evans, H. C., ... Spatafora, J. W. 2014. Phylogenetic-based nomenclatural proposals for *Ophiocordycipitaceae* (Hypocreales) with new combinations in *Tolypocladium*. *IMA Fungus*, 5(1), 121–134. Available at: <http://dx.doi.org/10.5598/imafungus.2014.05.01.12>.
- Rosmiati, A., Hidayat, C., Firmansyah, E., & Setiati, Y. 2018. Potensi *Beauveria bassiana* sebagai Agens Hayati *Spodoptera litura* Fabr. pada Tanaman Kedelai. *Agrikultura*, 29(1), 43. Available at: <http://dx.doi.org/10.24198/agrikultura.v29i1.16925>.
- Sasaki, F., Miyamoto, T., Yamamoto, A., Tamai, Y., & Yajima, T. 2012. Relationship between intraspecific variations and host insects of *Ophiocordyceps nutans* collected in Japan. *Mycoscience*, 53(2), 85–91. Available at: <http://dx.doi.org/10.1007/s10267-011-0137-0>.
- Somavilla, A., Barbosa, B. C., Prezoto, F., & Oliveira, M. L. 2019. Infection and behavior manipulation of social wasps (Vespidae: Polistinae) by *Ophiocordyceps humbertii* in Neotropical forests: new records of wasp-zombification by a fungus. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 55(1), 23–28. Available at: <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2019.1691908>.
- Stork, N. E. 2018. How Many Species of Insects and Other Terrestrial Arthropods Are There on Earth? *Annual Review of Entomology*, 63(1), 31–45. Available at: <http://dx.doi.org/10.1146/annurev-ento-020117-043348>.
- 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. Available at: <http://dx.doi.org/10.3114/sim.2007.57.01>.
- Sung, G.-H., Poinar, G. O., & Spatafora, J. W. 2008. The oldest fossil evidence of animal parasitism by fungi supports a Cretaceous diversification of fungal–arthropod symbioses. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 49(2), 495–502. Available at: <http://dx.doi.org/10.1016/j.ympev.2008.08.028>.
- Tasanathai, K., Noisripoom, W., Chaitika, T., Khonsanit, A., Hasin, S., & Luangsa-ard, J. 2019. Phylogenetic and morphological classification of *Ophiocordyceps* species on termites from Thailand. *MycoKeys*, 56, 101–129. Available at: <http://dx.doi.org/10.3897/mycokeys.56.37636>.

- Turnip, A., Runtuboi, D. Y. P., & Lantang, D. 2018. Uji Efektivitas Jamur *Beauveria bassiana* dan Waktu Aplikasi Terhadap Hama *Spodoptera litura* Pada Tanaman Sawi Hijau (*Brassica juncea*). JURNAL BIOLOGI PAPUA, 10(1). Available at: <http://dx.doi.org/10.31957/jbp.131>.
- Wu, Y., Ishurd, O., Cuirong, S., & Yuanjiang, P. 2005. Structure Analysis and Antitumor Activity of (1→3)-β-D-Glucans (Cordyglucans) from the Mycelia of *Cordyceps sinensis*. Planta Medica, 71(4), 381–384. Available at: <http://dx.doi.org/10.1055/s-2005-864111>.
- Wu, Y., Sun, H., Qin, F., Pan, Y., & Sun, C. 2006. Effect of various extracts and a polysaccharide from the edible mycelia of *Cordyceps sinensis* on cellular and humoral immune response against ovalbumin in mice. Phytotherapy Research, 20(8), 646–652. Available at: <http://dx.doi.org/10.1002/ptr.1921>
- Yao, Y.-J., & Wang, X.-L. 2011. Host insect species of *Ophiocordyceps sinensis*: a review. ZooKeys, 127, 43–59. Available at: <http://dx.doi.org/10.3897/zookeys.127.802>.
- Zhang, G., Huang, Y., Bian, Y., Wong, J. H., Ng, T. B., & Wang, H. 2006. Hypoglycemic activity of the fungi *Cordyceps militaris*, *Cordyceps sinensis*, *Tricholoma mongolicum*, and *Omphalia lapidescens* in streptozotocin-induced diabetic rats. Applied Microbiology and Biotechnology, 72(6), 1152–1156. Available at: <http://dx.doi.org/10.1007/s00253-006-0411-9>.
- Zhou, C., Yang, G., Honghui, L., Xiaoling, Y., Shan, L., Yunguo, Z., Jiakuan, C. 2007. Phylogenetic relationships of host insects of *Cordyceps sinensis* inferred from mitochondrial Cytochrome b sequences. Progress in Natural Science, 17(7), 789–797. Available at: <http://dx.doi.org/10.1080/10002007088537474>.