

POTENSI PARASITOID HYMENOPTERA PEMBAWA PDV SEBAGAI AGENS BIOKONTROL HAMA

The Potential of Hymenoptera PDV-Carrying Parasitoids as Pest Biocontrol Agents

Lina Herlina

Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian
Jalan Tentara Pelajar No.3A Bogor 16111, Telp. (0251) 8339793, 8337975, Faks. (0251) 8338820
E-mail: bb_biogen@litbang.deptan.go.id, borif@indo.net.id

Diajukan: 09 November 2011; Diterima: 26 September 2012

ABSTRAK

Parasitoid pembawa polydnavirus (PDV) adalah kelompok parasitoid dari famili Braconidae dan Ichneumonidae (ordo Hymenoptera) yang memiliki PDV sebagai simbiosis obligat dalam saluran reproduksi betinanya. PDV termasuk dalam grup Polydnaviridae, suatu kelompok virus yang unik, bersifat persisten, dan terintegrasi secara stabil di dalam genom parasitoid yang menjadi koleganya. PDV berperan dalam membantu mengatasi sistem respons pertahanan inang sehingga parasitisasi oleh parasitoid berhasil. Penelitian PDV pada parasitoid telah lama dilakukan di luar negeri. Identifikasi gen yang memengaruhi sistem imun inang maupun fisiologinya telah mengalami kemajuan yang luar biasa sehingga sangat berpotensi dalam meningkatkan peran parasitoid sebagai agens biokontrol hama. Peran kedua famili dari ordo Hymenoptera tersebut sangat besar sebagai musuh alami pengendali hama penting di Indonesia, namun penelitian terkait parasitoid pembawa PDV maupun PDV itu sendiri masih belum berkembang. Diharapkan, informasi tentang PDV ini akan menumbuhkan ketertarikan para peneliti untuk menggali potensi parasitoid pembawa PDV untuk direkayasa sebagai agens biokontrol hama.

Kata kunci: Parasitoid, polydnavirus, PDV, Braconidae, Ichneumonidae, Hymenoptera, biokontrol hama

ABSTRACT

PDV-carrying parasitoids are groups of parasitoids of the family Braconidae and Ichneumonidae (order Hymenoptera), which have polydnavirus or PDV as obligate symbionts within the female reproduction tract. PDV are members of Polydnaviridae group, a unique group of viruses, which are persistent and stably integrated in the genome of the parasitoids that become his colleague, and known to play an important role in overcoming the host defense response system therefore parasitism by parasitoids can be successfully occur. Research on the parasitoid carrying PDV actually has long been committed abroad. Identification of functional genes influencing the host immune system as well as the physiology has undergone remarkable progress. The role of those two families of Hymenoptera as natural enemies to control several important pests in Indonesia is very significant. It is unfortunate, in Indonesia research on PDV-carrying parasitoids and PDV itself remain unoccupied. Hopefully, by giving a little insight on this PDV, will foster interest in the researchers to take part in exploring the

potential of PDV and PDV-carrying parasitoids, especially through engineering as biocontrol agents for pests.

Keywords: Parasitoids, polydnavirus, PDV, Braconidae, Ichneumonidae, Hymenoptera, pest control

PENDAHULUAN

Parasitoid adalah kelompok serangga yang hidup bebas pada fase dewasa, tetapi memarasit serangga lain selama fase pradewasa (De Bach dan Rosen 1991; Beckage dan Gelman 2004). Secara taksonomis, 80% dari parasitoid merupakan anggota ordo Hymenoptera, yaitu salah satu dari empat ordo terbesar dalam kelas serangga yang diperkirakan memiliki lebih dari 300.000 spesies (Goulet dan Hubner 1993). Parasitoid ordo Hymenoptera memiliki kekayaan spesies lebih dari 20% dari seluruh serangga di dunia (Smith *et al.* 2008). Dua famili dari ordo ini yang memiliki potensi sebagai agens biokontrol atau parasitoid serangga adalah Ichneumonidae dan Braconidae, terutama sebagai parasitoid telur dan larva serangga Lepidoptera, Hemiptera, dan Diptera (Goulet dan Hubner 1993).

Eksplorasi musuh alami serangga, baik berupa patogen serangga, parasit, maupun predator, merupakan salah satu strategi yang gencar dilakukan dalam pengendalian hama secara hayati. Parasitoid merupakan salah satu agens biokontrol yang sangat potensial dikembangkan seiring meningkatnya kesadaran masyarakat akan kelestarian lingkungan, yaitu dengan diadopsinya sistem pertanian yang berkelanjutan.

Di Indonesia, upaya memanfaatkan parasitoid sebagai agens biokontrol dalam pengendalian hayati hama juga telah banyak dilakukan, misalnya pemanfaatan parasitoid *Trichogramma* sp. dan *Trichogrammatoidea* untuk mengendalikan hama pada tanaman kedelai (Suharsono dan Supriyatun 1998; Supriyatin dan Marwoto 1999; Ramlan 2000; Buchori 2007), tebu (Mahrub *et al.* 2000), padi (Rauf 2000), dan ulat bulu (Lymantriidae) yang beberapa waktu lalu meledak populasinya. Namun, penelitian parasitoid sebagai agens

biokontrol kurang berkembang dibandingkan dengan agens biokontrol lainnya, seperti patogen serangga. Selama beberapa abad, kekurangan tenaga ahli taksonomis-morfologis menjadi hambatan dalam mengungkap keragaman parasitoid Hymenoptera karena penentuan spesies oleh para taksonomis umumnya hanya didasarkan pada karakter morfologi (Smith *et al.* 2008). Braconidae misalnya, dari total spesies yang diperkirakan mencapai 5.000–10.000 spesies, baru 1.500 spesies yang berhasil dideskripsikan secara morfologi (Whitfield 1997). Namun, kemajuan teknik identifikasi serangga secara molekuler telah membuka peluang yang lebih luas dalam menggali keanekaragaman dan potensi serangga untuk dimanfaatkan dalam berbagai aspek kehidupan.

Era genomik serangga berawal dari keberhasilan sekuensing genom total lalat buah *Drosophila melanogaster* pada tahun 2000, yang diikuti dengan sekuensing genom nyamuk vektor malaria *Anopheles gambiae* (tahun 2002), kemudian genom ulat sutera *Bombyx mori* (tahun 2004), lebah madu *Apis mellifera* (tahun 2006), nyamuk *Aedes aegypti* (tahun 2007), dan yang terbaru hama gudang *Tribolium castaneum* (2008) (Kafatos *et al.* 2009). Hal tersebut telah berimplikasi terhadap kemajuan studi genomik parasitoid Hymenoptera.

Interaksi parasitoid dengan inangnya merupakan suatu fenomena yang menarik, karena ilmu biologi dasar mengenai interaksi parasitoid dengan inangnya merupakan pengetahuan yang bersifat fundamental, dan parasitoid secara luas telah diaplikasikan sebagai agens biokontrol pada pertanian yang berkelanjutan (Fang *et al.* 2010). Interaksi parasitoid Hymenoptera dengan serangga inang kelompok Lepidoptera memperoleh perhatian khusus dari para ahli entomologi maupun ekologi serangga, karena sebagai salah satu ordo terbesar, Lepidoptera dikenal juga sebagai hama penting tanaman pertanian maupun kehutanan (CABI 2005). Selama lebih dari 30 tahun, telah diketahui bahwa parasitoid betina melindungi telurnya dengan partikel virus yang berperan dalam keberhasilan parasitoid menginfeksi inangnya (Rolff dan Reynolds 2009). Partikel virus tersebut dikenal sebagai polydnavirus (PDV) yang memiliki karakter unik, hanya berasosiasi dengan parasitoid Hymenoptera yang memarasit telur atau larva Lepidoptera melalui simbiosis mutualisme (Webb dan Strand 2005). Keberhasilan sekuensing beberapa genom polydnavirus telah mengembangkan pemahaman mengenai interaksi parasitoid-virus maupun virus-parasitoid-inang. Demikian pula pengetahuan tentang gen-gen yang berperan dalam mekanisme infeksi, reaksi pertahanan dan kekebalan inang, maupun mekanisme resistensi inang terhadap serangan patogen (virus) semakin terbuka.

Penelitian PDV pada parasitoid telah lama dilakukan di luar negeri. Identifikasi gen yang memengaruhi sistem imun inang maupun fisiologinya telah berkembang secara luar biasa (Barat-Houari *et al.* 2006). Namun, penelitian parasitoid pembawa PDV maupun PDV itu sendiri belum dilakukan di Indonesia. Diharapkan informasi tentang

PDV ini akan menumbuhkan ketertarikan para peneliti untuk menggali potensi parasitoid pembawa PDV. Tulisan ini membahas tentang PDV pada parasitoid, peran PDV dalam interaksi parasitoid-inang, serta prospek pemanfaatan parasitoid pembawa PDV dalam pengendalian hama.

MENGENAL POLYDNAVIRUS

Polydnavirus (PDV) pertama kali diketahui pada akhir 1960-an, ketika para ilmuwan tertarik untuk mengamati telur parasitoid Braconidae dan Ichneumonidae yang diisolasi dari saluran reproduksi (ovipositor) serangga tersebut (Webb dan Strand 2005). Berdasarkan pengamatan saluran reproduksi secara lateral, selain telur, mereka juga menemukan cairan pekat yang berwarna kebiruan. Ketika saluran sel telur dikoyak, cairan pekat tersebut menjadi tertekan keluar bersama telur parasitoid. Bedwin pada tahun 1979 mengamati cairan pekat yang berasosiasi dengan telur parasitoid *Venturia canescens* (Ichneumonidae), dan untuk pertama kalinya berhasil mengetahui bahwa cairan tersebut tersusun atas partikel-partikel yang memiliki struktur mirip virus, atau kemudian disebut *virus-like particles* (VLPs) (Beckage 2008). VLP asal Ichneumonidae tersebut selanjutnya menjadi cikal-bakal penemuan virus dengan DNA untai ganda pada spesies Ichneumonidae lain maupun pada Braconidae. Kemudian, berdasarkan karakteristik DNA, morfologi partikel, dan siklus hidupnya, VLP tersebut diklasifikasikan dalam kelompok Polydnaviridae (Stoltz *et al.* 1995; Webb *et al.* 2000).

PDV bersifat persisten dan terintegrasi secara stabil di dalam genom parasitoid yang menjadi koleganya (Strand 2010). Replikasi terjadi di dalam sel telur parasitoid dan transmisi virus secara vertikal berlangsung ketika parasitoid betina meletakkan telur ke dalam jaringan serangga inangnya. Bersamaan itu pula parasitoid tersebut menginjeksikan sejumlah virus yang menginfeksi hemosit dan jaringan tubuh lainnya (Schmidt *et al.* 2001; Webb dan Strand 2005; Pennachio dan Strand 2006). PDV berperan sebagai tameng yang melindungi telur parasitoid dari sistem kekebalan serangga inang serta memodifikasi fisiologis serangga inang sedemikian rupa sehingga memungkinkan parasitoid berkembang di dalam tubuh inangnya.

INTERAKSI PDV- PARASITOID DAN INANG PARASITOID

Keberhasilan parasitoid memarasit inang sangat ditentukan oleh kemampuannya dalam mengatasi deteksi dan respons imun seluler maupun humoral dari inangnya, antara lain dengan cara meletakkan satu atau lebih telur, menyuntikkan venom, ovarian protein maupun virus ke

tubuh inang (Stoltz 1993; Turnbull dan Webb 2002; Kroemer dan Webb 2004; Webb dan Strand 2005). Kegagalan mengatasi respons imun inang akan berakibat parasitoid yang terdeteksi akan dienkapsulasi, selanjutnya dimatikan oleh inang (Gill *et al.* 2006). Berbeda dengan parasitoid yang dapat mengantisipasi sistem pertahanan inang melalui ekskresi venom (semacam bisa atau racun) atau protein untuk mengubah fisiologi inang, kelompok parasitoid Hymenoptera terutama Ichneumonidae dan Braconidae justru mempercayakan sepenuhnya keberhasilan penguasaan inang kepada virus yang bersimbiosis dalam tubuhnya. Virus akan melakukan perlawanan terhadap sistem imun inang dan menciptakan kondisi yang nyaman bagi kelangsungan hidup keturunan parasitoid dalam tubuh inang. Virus tersebut adalah polydnavirus atau PDV (Gill *et al.* 2006).

Parasitoid pembawa PDV adalah kelompok parasitoid dari Braconidae dan Ichneumonidae (ordo Hymenoptera) yang memiliki PDV sebagai simbiosis obligat dalam saluran reproduksi betinanya (Gill *et al.* 2006). PDV termasuk dalam grup Polydnaviridae, suatu kelompok virus yang unik, yang secara spesifik berasosiasi dengan Braconidae dan Ichneumonidae (parasitoid ordo Hymenoptera). Dinamai polydnavirus karena virus ini memiliki segmen DNA untai ganda dalam jumlah banyak (*poly dna*) yang ukurannya tergolong dalam virus hewan (> 200 kb) dan terintegrasi dalam genom parasitoid inangnya (Beckage 2008). Diperkirakan terdapat 40.000 spesies parasitoid yang membawa PDV dalam tubuhnya (Whitfield 2000) dan umumnya berasosiasi dengan larva Lepidoptera sebagai inangnya. Parasitoid jantan maupun betina membawa genom PDV di dalam kromosomnya (Beckage 2008), tetapi penyaluran PDV maupun replikasi virus tersebut hanya terjadi pada ovarium parasitoid betina, yaitu pada sel-sel kalix.

Eksresi gen PDV pada larva Lepidoptera (inang) yang terparasit oleh parasitoid umumnya berupa perubahan tingkat pertumbuhan dan perkembangan inang (Beckage 2008). Selain itu, PDV juga dapat menginduksi apoptosis (kematian sel) hemosit inangnya. Pada pengamatan di bawah mikroskop terhadap hemolimfa serangga inang, induksi apoptosis hemosit tersebut diperlihatkan oleh adanya serpihan ataupun gumpalan aglutinin dari hemosit yang mati serta adanya sisa-sisa sel mati. Pada percobaan terhadap plasmatisit *Manduca sexta*, larva yang tidak diparasit menunjukkan polimerisasi aktin maupun perilaku yang normal, sementara larva yang diparasit memperlihatkan berbagai gejala abnormal atau gangguan fungsi (Beckage 2008).

Lepidoptera yang terparasit oleh parasitoid soliter biasanya mengalami penurunan berat tubuh yang drastis, mengalami penundaan pergantian kulit atau bahkan tidak mampu berpupa (Strand 2010). Demikian pula halnya parasitoid gregarius, biasanya inang yang diparasit juga terhambat berpupa (gagal berpupa), namun penurunan berat tubuhnya tidak separah pada inang yang terparasit parasitoid soliter. Keturunan parasitoid pembawa PDV

biasanya menyelesaikan seluruh fase pradewasanya pada stadium larva instar akhir serangga inang, namun ada pula yang mampu berkembang sempurna pada stadium instar yang lebih muda (Strand 2010).

Terdapat dua genera PDV, yaitu Bracovirus (BV), yaitu PDV yang berasosiasi dengan Braconidae, dan Ichnovirus (IV), yaitu PDV yang berasosiasi dengan Ichneumonidae (Webb dan Strand 2005). Dalam hal ini, parasitoid Ichneumonidae pembawa PDV seluruhnya merupakan parasitoid soliter atau hanya menghasilkan satu keturunan per inang, sedangkan parasitoid dari Braconidae pembawa PDV bisa bersifat soliter atau gregarius (banyak keturunan per inang) (Webb dan Strand 2005). Parasitoid soliter mengonsumsi tubuh inangnya hingga habis dan hanya menyisakan kutikula inangnya untuk berpupa. Berbeda dengan Ichneumonidae, parasitoid Braconidae pembawa PDV hanya memakan hemolimfa inangnya dan akan membuat lubang keluar dari tubuh inang jika telah berkembang sempurna (Strand 2000). Meskipun tidak seluruh jaringan tubuhnya dimakan oleh parasitoid, inang akan mati pada saat parasitoid telah keluar dari tubuhnya (Harvey dan Strand 2002).

Selain berbeda dalam pola konsumsi jaringan inangnya, sistem replikasi dua kelompok PDV pada parasitoid tersebut juga memiliki perbedaan yang mendasar. Meskipun replikasi sama-sama terdeteksi pada stadium pupa akhir, pada BV, replikasi virus terjadi pada sel-sel kalix yang mengalami lisis yang mengakibatkan virion BV terbebas dan terakumulasi dalam lumen saluran sel telur (Stoltz *et al.* 1986). Pada IV, pelepasan virus dari sel-sel kalix terjadi melalui pembentukan tunas (*budding*) (Volkoff *et al.* 1995). Untuk transmisi virus, transmisi secara vertikal terjadi ketika parasitoid betina meletakkan telur ke dalam jaringan serangga inangnya, bersamaan itu pula parasitoid tersebut menginjeksikan virus untuk menginfeksi hemosit dan jaringan tubuh lainnya (Webb dan Strand 2005). Menurut Stoltz (1993), siklus PDV ini diibaratkan sebagai “dua tangan” yang memiliki dua fungsi terpisah, yaitu tangan pertama menjalankan fungsi transmisi virus dan replikasi di dalam tubuh parasitoid, sedangkan tangan lainnya bertanggung jawab terhadap keberhasilan parasitisasi dalam tubuh inang (dalam hal ini larva Lepidoptera).

MEKANISME PDV MENAKLUKKAN INANG PARASITOID

Seperti makhluk hidup pada umumnya, serangga memiliki sistem pertahanan untuk melindunginya dari intervensi organisme asing, khususnya mikroorganisme. Pada serangga, sistem pertahanannya dibedakan menjadi dua tipe, yaitu sistem pertahanan selular dan sistem pertahanan humoral (Gill *et al.* 2006). Sistem pertahanan selular melibatkan respons sel-sel hemosit berupa

enkapsulasi, fagositosis, dan nodulasi (bergantung pada seberapa besar benda asing yang harus dilawan), yang diawali dengan pengenalan benda asing yang diikuti dengan respons yang dimediasi hemosit (Gill *et al.* 2006). Pada sistem pertahanan humoral, yang banyak terlibat adalah kelenjar hemolimfa dan respons yang diperlihatkan antara lain berupa pengikatan benda-benda asing oleh senyawa lektin, induksi protein antimikroba serta melanisasi aktif sebagai bentuk pertahanan terhadap intervensi asing (Gillespie *et al.* 1997).

Karakter PDV dari beberapa spesies parasitoid, terlepas dari sistem pertahanan inang pada saat parasitisasi, memiliki keunikan tersendiri. Pada *Venturia canescens* misalnya, pada saat parasitoid tersebut menginjeksikan telur, yang diikuti oleh transmisi virus ke tubuh inang, virus hanya berperan sebagai pelindung pasif permukaan telur *Venturia* dari pengenalan dan enkapsulasi oleh sel-sel darah inang (Feddersen *et al.* (1986). Dalam hal ini, mekanisme perlawanan bersifat pasif, di mana sistem pertahanan selular inang masih tetap berjalan meskipun gagal mengenali keberadaan telur parasitoid.

Pada kebanyakan PDV, fungsi penekanan terhadap sistem imunitas inang dilakukan secara aktif (Beckage 2008) sehingga sistem pertahanan inang tidak mampu memberikan perlawanan (Edson *et al.* 1981). Telur parasitoid yang telah dibersihkan dari cairan kalixnya lalu diinjeksikan ke tubuh ulat yang sehat, secara cepat akan dienkapsulasi oleh hemosit ulat tersebut. Pada telur yang sama namun dikombinasikan dengan cairan kalix yang berasal dari ovarium parasitoid, kemudian diinjeksikan ke ulat yang sehat, tidak mengalami perlawanan dari hemosit ulat. Dalam hal ini cairan kalix dapat diibaratkan sebagai tempat sintesis PDV dalam tubuh parasitoid, yang di dalamnya berisi ribuan virion (partikel virus yang hanya terdiri atas inti dan selubung protein virus). Dengan demikian, kombinasi telur dan cairan kalix mampu menekan respons enkapsulasi inang, atau sebaliknya, ketiadaan cairan kalix (yang berisi virion) sama artinya dengan menonaktifkan virus DNA yang berujung pada gagalnya penyelamatan telur parasitoid terhadap enkapsulasi.

Alterasi terhadap Perilaku Hemosit

Perubahan perilaku hemosit inang yang terparasit akibat intervensi PDV telah banyak diteliti. Ekspresi gen PDV dapat dideteksi dalam hemosit inang atau jaringan tubuh lemak dalam waktu relatif singkat. Amaya *et al.* (2005) melaporkan hanya dalam waktu 30 menit setelah parasitisasi, ekspresi gen PDV dapat dideteksi dalam hemosit inang atau jaringan lemak, sesaat kemudian perilaku hemosit tersebut diubah oleh PDV. Hemosit yang seharusnya menangkap telur-telur parasitoid untuk dihancurkan melalui enkapsulasi, karena intervensi PDV, aktivitas hemosit tersebut diubah sehingga mencegahnya menangkap benda asing, termasuk telur parasitoid. Enkapsulasi merupakan mekanisme di mana hemosit

mengurung sel-sel asing dalam suatu lapisan ganda yang mencegahnya untuk kontak dengan sel-sel inang maupun oksigen dan nutrisi yang ada di tubuh serangga (Klowden 2007) sehingga sel-sel asing tersebut mati.

Laju fagositosis hemosit inang juga menurun akibat parasitisasi sebagai bentuk ekspresi gen PDV (fagositosis adalah kemampuan sel-sel pada hemosit untuk memakan benda asing termasuk partikel virus) (Ibrahim dan Kim 2006). Selain itu, ekspresi gen PDV juga dapat berupa gangguan pengaturan *sitoskeletal* (sistem rangka sel), misalnya polimerisasi aktin untuk mengikat hemosit atau menginduksi apoptosis dan penggumpalan hemosit (Turnbull *et al.* 2004; Beckage 2008).

Mediator bagi Multiparasit Obligat

Aktivitas PDV juga terdapat pada multiparasit obligat, yaitu suatu bentuk parasitisme di mana satu inang diparasit oleh lebih dari satu spesies endoparasitoid. Umumnya, parasitoid yang masuk kategori endoparasitoid mampu mengatasi sistem imun inangnya, antara lain melalui venom yang dimilikinya. Namun, spesies endoparasitoid tertentu tidak mampu mengatasi respons sistem pertahanan inang sehingga membutuhkan bantuan parasitoid lain untuk mengatasinya.

Fenomena multiparasitisme obligat menunjukkan bahwa melalui mekanisme penekanan sistem imun inang oleh PDV, parasitisme pada inang alami (*habitual host*) oleh parasitoid partnernya menjadi pembuka jalan bagi spesies parasitoid lainnya untuk memarasit inang yang sama, karena inang tersebut telah dilemahkan atau menjadi sesuai kondisinya bagi spesies parasitoid untuk berkembang (Beckage 2008). Contoh kasus ini diperlihatkan oleh *Hyposoter* sp. Endoparasitoid ini biasanya gagal memarasit telur *Orgyia leucostigma*. Namun parasitisasi oleh *Hyposoter* sp. berhasil menghindari enkapsulasi oleh hemosit hama tersebut apabila *O. leucostigma* telah diparasit terlebih dahulu oleh *Cotesia melanoscela* yang merupakan parasitoid alaminya (Guzo dan Stoltz 1985). PDV pada *C. melanoscela* ditengarai dapat mengatasi sistem imun *O. leucostigma* sehingga hama tersebut menjadi sesuai bagi perkembangan tiga jenis spesies *Hyposoter* yang biasanya selalu dienkapsulasi oleh *O. leucostigma*.

Meningkatkan Kerentanan Inang terhadap Infeksi Patogen

PDV dapat meningkatkan kerentanan hama yang terparasit patogen (Beckage 2008). Dengan kondisi sistem pertahanan tubuh yang dilemahkan oleh PDV, inang menjadi lemah/rentan terhadap intervensi patogen. Eksperimen terhadap hal ini juga telah banyak dilaporkan (Matsumoto *et al.* 1998; Washburn *et al.* 2000; Stoltz dan Makkay 2003).

Penghambat Melanisasi *Pathway*

Melanisasi *pathway* merupakan mekanisme pertahanan inang yang memobilisasi terjadinya respons nodulasi dan enkapsulasi, yang biasanya ditentukan oleh enzim fenoloksidase (PO), pada saat hama mendeteksi adanya intervensi parasit maupun patogen (Beckage 2008; Kafatos *et al.* 2009). Aktivitas PDV terkait melanisasi telah banyak dilaporkan, antara lain mampu menghasilkan berbagai protein yang menghambat aktivasi PO (*fenoloxidase pathway*) pada larva lepidoptera terparasit sehingga menurunkan laju melanisasi hemolimfa (Stoltz dan Cook 1983; Beckage *et al.* 1990) maupun menurunkan kadar protein dari beberapa enzim yang berperan kunci dalam proses melanisasi pada larva *Heliothis virescens* instar-5. Hal ini mengakibatkan jumlah substrat penting berkurang sehingga menurunkan laju melanisasi hemolimfa (Shelby *et al.* 2000).

Penghambat Produksi Protein Antibakteri

Terkait dengan aktivitas PDV yang meningkatkan kerentanan inang terhadap infeksi patogen, maka PDV juga berkontribusi dalam penurunan produksi protein antibakteri (Gill *et al.* 2006). Sama halnya parasitoid yang mengalami perlawanan dari sistem imun inangnya, bakteri patogen yang menginfeksi inang akan menghadapi perlawanan hemosit yang berfagositosis. Namun, keberadaan PDV pada *parasitoid-carrying PDV* membawa implikasi lain.

PDV dapat melemahkan sistem imun selular maupun humoral dalam melakukan imunitas antimikroba karena tidak mampu memproduksi protein antibakteri (antimikroba) (Beckage 2008). Normalnya, serangga akan memproduksi berbagai macam protein antibakteri sebagai respons terhadap infeksi bakteri (Ourth *et al.* 1994; Lockey dan Ourth 1996). Protein tersebut antara lain *cecropin*, *attacin*, *lysozyme*, *hemolin*, *defensin*, *protease*, dan *inhibitor protease* (Gillespie *et al.* 1997; Shelby dan Webb 1999; Hoffmann 2003). Protein antibakteri juga merupakan penghalang bagi benda atau organisme asing yang akan masuk ke dalam tubuh serangga, misalnya pada *Drosophila* yang memiliki protein-protein antibakteri tersebar di beberapa bagian tubuhnya. Namun, pada inang yang terparasit *parasitoid-carrying PDV* kemudian terinfeksi bakteri patogen, fungsi pertahanan tubuhnya gagal melawan infeksi bakteri tersebut karena tidak mampu memproduksi protein-protein antibakteri.

Pengaturan Fungsi Kelenjar Endokrin

Studi komparatif genom berhasil mengetahui bahwa PDV dapat mengubah fungsi kelenjar endokrin maupun metabolisme fisiologis inang (Beckage dan Gelman 2004; Pennachio dan Strand 2006). Kelenjar endokrin memainkan

peran penting dalam mengatur penyimpanan maupun mobilisasi nutrisi (Klowden 2007).

Perubahan endokrin akibat aktivitas PDV antara lain berupa peningkatan kadar hormon juvenil (JH) dalam hemolimfa dan gagalnya ecdysteroid meningkatkan levelnya ke kondisi normal (Webb dan Strand 2005). Hormon juvenil merupakan hormon kunci bagi kelenjar endokrin untuk mempertahankan serangga tetap pada stadia larva. Hormon ini dihasilkan oleh *corpus allatum*, yaitu organ pada bagian kepala serangga yang berfungsi mempertahankan keremajaan serangga. Hormon ini dapat menghambat pergantian stadia pada serangga sehingga serangga gagal berganti kulit maupun bermetamorfose. Peningkatan JH berkorelasi dengan penurunan aktivitas enzim metabolik seperti JH-esterase atau akibat sekresi JH dari parasitoid (Schafellner *et al.* 2007).

Ecdysteroid merupakan kelompok hormon steroid yang dihasilkan oleh kelenjar protoraks (organ pada bagian toraks serangga) yang berperan penting dalam proses pergantian kulit serangga maupun perkembangan serangga (Klowden 2007). Terkait dengan pengaruh PDV pada inang, perubahan akibat intervensi PDV berimplikasi terhadap penekanan ecdysteroid, antara lain menurunkan sintesis dan pelepasan hormon PTTH (*prothoracicotropic hormone*) (Tanaka *et al.* 1987; Hayakawa 1995). PTTH merupakan hormon yang dihasilkan oleh bagian lateral sel-sel saraf pada otak yang dilepaskan melalui *corpus cardiacum*, yang berfungsi mengatur sintesis ecdysteroid pada kelenjar protoraks (Klowden 2007). Penekanan ecdysteroid juga mengakibatkan insensitivitas kelenjar protoraks (PTG-*prothoracic gland*), terstimulasinya hormon PTTH (Kelly *et al.* 1998), dan menurunnya aktivitas biosintesis PTG hingga kematian prematur PTG (Dover *et al.* 1995).

Penurunan JH juga menyebabkan aktivitas metamorfosis menjadi lebih cepat, seperti pada *Chelonus* sp., akibat inaktivasi *corpora allata* (CA), yaitu salah satu kelenjar endokrin yang memproduksi JH, peningkatan hormon JHE (*juvenile hormone esterase*), dan perubahan ecdysteroid secara bersamaan. Selain itu, perubahan metabolisme juga terjadi, berupa perubahan kandungan protein, asam amino bebas, dan karbohidrat dalam hemolimfa.

BEBERAPA JENIS GEN PDV

Salah satu faktor yang menentukan kelangsungan hidup parasitoid pembawa PDV adalah keberadaan PDV yang memfasilitasi mutasi satu set gen yang berfungsi menentukan kisaran inang parasitoidnya (Beckage 2008). Secara genomik, PDV disusun oleh multiple-selular untai ganda segmen DNA dalam kapsid multiprotein yang dikelilingi oleh sampul lipid tunggal (pada BracoVirus/BV) atau sampul lipid ganda (pada IchnoVirus/IV) (Webb 1998; Turnbull dan Webb 2002). Genom PDV yang kini paling banyak diteliti adalah genom IV (dari parasitoid

Ichneumonidae) dan Genom BV (dari parasitoid Braconidae). Genom IV biasanya memiliki 20 segmen DNA dengan ukuran berkisar 2–28 kb dan ukuran genom antara 75 kb hingga lebih dari 250 kb (Webb 1998; Trudeau *et al.* 2000). Replikasi dan pembentukan IV hanya terjadi pada sel-sel kalix ovarium dari parasitoid betina, dan kadang-kadang berasosiasi dengan perubahan kadar ecdysteroid yang menginduksi sintesis dan melanisasi kutikula serangga dewasa pada perkembangan pupa tahap akhir.

Genom BV tersusun oleh segmen yang jumlahnya lebih kecil namun berukuran lebih besar dibanding genom IV dan diperkirakan memiliki ukuran 125–250 kb. Berbeda dengan virion IV, virion BV sangat bervariasi panjangnya, dengan nukleokapsid ganda yang sering ditemukan di dalam sampul virion (Chen *et al.* 2003).

Sekuensing beberapa genom PDV telah membuka pengetahuan mengenai organisasi genom virus dan gen yang menjadi kandidat pengganggu fisiologi inang yang dimediasi oleh virus. Satu ciri khas yang dimiliki semua genom PDV adalah genom tersebut tersusun dalam suatu famili gen dan diperkirakan hanya sedikit genom yang memiliki lebih dari satu *copy*. Oleh karena itu, analisis secara fungsional terhadap genom PDV difokuskan pada kelompok gen-gen yang memiliki peran vital atau jumlahnya melimpah. Berikut ini deskripsi beberapa gen kelompok fungsional PDV menurut Gill *et al.* (2006).

Kelompok Gen Cys-Motif

Kelompok gen Cys-motif sebelumnya hanya terdapat pada viral genom Ichneumonidae, yaitu *Campoletis soronensis ichtnovirus* (CsIV) dan *Campoletis chloride ichtnovirus* (CcIV). Namun kemudian juga ditemukan berasosiasi dengan Braconidae yaitu *Cotesia congregata bracovirus* (CcBv) (Desjardins *et al.* 2005).

Kelompok gen CsIV Cys-motif memiliki 10 anggota, yaitu VHv1.4, VHv1.1, WHv1.0, WHv1.6, Ahv1.0, Ahv0.8, Uhv0.8a, Uhv0.8b, FHv1.4, dan LHv2.8. Penamaannya didasarkan pada ukuran mRNA dan asal segmennya (Fath Goodin *et al.* 2006; Gill *et al.* 2006). Gen CcIV Cys-motif (CcIV 1.0) memiliki sekuens asam amino yang sangat mirip dengan anggota gen CsIV Cys-motif, yaitu VHv1.4, VHv1.1, WHv 1.0, dan WHv1.6 (Zhang dan Wang 2003). Gen Cys-motif dari kelompok ini menghambat sintesis protein, perkembangan inang, dan respons imun inang pada transkripsi akhir (Gill *et al.* 2006). Dengan demikian, sistem kekebalan, perkembangan, dan pertumbuhan inang terpengaruh karena gen Cys-motif mereduksi kadar protein yang terintegrasi dalam sistem fisiologis inang. Pemanfaatan gen dari kelompok ini untuk aplikasi bioteknologi kini berkembang pesat.

Kelompok Gen Viral Vankyrin

Hal yang menarik dari protein vankyrin adalah lokalisasi intraseluler dari beberapa protein vankyrin berubah

secara nyata sebagai respons perlawanan terhadap sistem imun dan infeksi virus (Kroemer dan Webb 2004). Hal ini menimbulkan hipotesis bahwa gen vankyrin mengatur fungsi imun inang selama terjadi parasitosis (Gill *et al.* 2006). Studi terkini menunjukkan bahwa aktivitas protein vankyrin memperluas ekspresi rekombinan protein pada sistem ekspresi vektor baculovirus (Fath Goodin *et al.* 2006).

Kelompok Gen Mucin-like/Glc

Salah satu contoh protein Glc adalah Glc1.8 yang diisolasi dari *Pseudoplusia includens* yang diparasitosis oleh MdBV dan dilokalisasi ke hemosit. Kemunculannya diduga untuk mengganggu proses enkapsulasi (Trudeau *et al.* 2000). Ekspresi Glc1.8 dari S2 *D. melanogaster* dan sel-sel High Five™ menghambat proses fagositosis dan kemampuan melekat sel. Dengan demikian, diduga protein Glc1.8 ini memiliki peran kuat dalam menghambat fagositosis dan kemampuan sel-sel imun untuk melekat selama proses parasitosis.

Kelompok Gen Vinnexin

Gen vinnexin merupakan gen pada virus yang menyusun *gap junction*, yaitu suatu sistem komunikasi intraseluler berupa celah khusus yang memungkinkan berbagai molekul atau ion bergerak bebas melintasinya (White dan Paul 1999). Sistem komunikasi intraseluler ini juga memungkinkan terjadinya sinkronisasi antarsel dan antarjaringan maupun pengiriman sinyal secara cepat (Levin 2007).

Gen vinnexin telah berhasil diidentifikasi dalam semua sekuens genom Ichnovirus (*Tranosema rostrale* IV, TrIV, CsIV, dan HfIV) (Webb *et al.* 2006). Gen CsIV vinnexin memiliki homolog yang tinggi dengan *gap junction* pada protein serangga (Turnbull dan Webb 2002). Terdapat dua CsIV vinnexin yang memperlihatkan fungsi *gap junction* pada sel-sel telur *Xenopus* yang biasanya terekspresikan pada hemositnya (Turnbull *et al.* 2005).

Kelompok Gen CiBV

Kelompok gen ini ditemukan pada parasitoid telur dan larva *C. inanitus*, yaitu 12g1, 12g2, 14g1, dan 14g2 yang diekspresikan pada prametamorfosis yang terjadi lebih cepat (Bonvin *et al.* 2004). Kelompok gen ini berpotensi menginduksi metamorfosis prematur dan dapat dimanfaatkan untuk mengatur populasi hama.

Toxoneuron nigriceps Bracovirus (TnBV)

TnBV yang diketahui selama parasitosis *H. virescens* adalah TnBV1 dan TnBV2 (Falabella *et al.* 2003). TnBV1

diekspresikan dari kelenjar protoraks dan menginduksi apoptosis (kematian sel) pada dua galur sel serangga (Lapointe *et al.* 2005), sedangkan TnBV2 merupakan gen yang diekspresikan dari hemosit dan kelenjar protoraks yang diduga untuk mengganggu proses translasi dan respons imun dari *H. virescens* (Falabella *et al.* 2003).

Protein Tyrosine Phosphatase (PTP)

PTP merupakan salah satu kandidat gen PDV yang berpotensi mengatur imunitas inang dan fungsi hemosit selama proses parasitisasi (Provost *et al.* 2004; Gundersen-Rindal dan Pedroni 2006; Ibrahim *et al.* 2007; Pruijssers dan Strand 2007).

PERAN PARASITOID PEMBAWA PDV DALAM MANAJEMEN HAMA

Penelitian Parasitoid sebagai Agens Biokontrol

Perkembangan penelitian parasitoid di Indonesia mulai terlihat pada tahun 1990-an, terutama untuk mengeksplorasi potensi parasitoid untuk mengendalikan hama padi, yaitu penggerek batang dan wereng batang coklat (Damayanti *et al.* 1991; Atmaja 1993; Baehaki 1995). Jenis parasitoid yang diteliti untuk biokontrol penggerek batang padi adalah *Telenomus rowani*, *Tetrastichus schoenobii*, dan *Trichogramma japonicum* (Baehaki 1995), sedangkan untuk wereng batang coklat adalah *Anagrus* dan *Oligosita* (Baehaki dan Rifki 1997; Atmaja dan Laba 2000). Selanjutnya, penelitian potensi parasitoid dari spesies Hymenoptera lainnya mulai meluas ke berbagai komoditas, antara lain kapas (Nurindah *et al.* 1993; Hadiyani 1996; Sunarto *et al.* 2005), kubis (Zawawi *et al.* 1995; Suyanto 1997; Rante 2000; Setiawati *et al.* 2001; Herlinda 2005; Sutrisno 2005), mangga (Sarwono *et al.* 1993), belimbing (Nasution *et al.* 2008), kedelai (Naito dan Djuwarso 1994; Tengkanan *et al.* 1997; Marwoto dan Suprihatin 2000; Marwoto dan Saleh 2003), jagung (Pabbage 1999; Noncy 2003), kakao (Priatno dan Aziz 1993; Noncy *et al.* 2009), dan tebu (Bakti 1992; Achadian dan Pramono 2000; Karindah *et al.* 2002).

Penelitian potensi parasitoid dari Braconidae dan Ichneumonidae sebagai biokontrol hama juga telah dilakukan sejak tahun 1990-an. Terdapat 10 spesies parasitoid Braconidae yang telah diteliti, yang paling banyak dikaji aspek biologi maupun potensinya sebagai biokontrol adalah *Cotesia plutellae*, *Opius* sp., dan *Biosteres* sp. (Tabel 1). Jenis parasitoid yang telah diteliti dari famili Ichneumonidae meliputi empat spesies, yaitu *Diadegma semiclausum*, *Eriborus argenteopilosus*, *D. eucerophaga*, dan *Xanthopimpla* (Tabel 1).

Menilik potensi yang dapat digali dari kekayaan biodiversitas Indonesia, khususnya spesies parasitoid Braconidae dan Ichneumonidae, sesungguhnya penelitian yang dapat dikembangkan bisa melampaui dari yang telah dilakukan. Berdasarkan koleksi referensi spesimen serangga yang tersimpan di Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian (BB Biogen), terdapat 108 spesies Braconidae dan 82 spesies hasil koleksi sejak tahun 1930-an sampai 1990-an. Dibandingkan dengan jumlah spesies yang telah diteliti, ternyata masih terpaut jauh bedanya. Penelitian terhadap spesies Braconidae baru mencapai 9,26% dari jumlah spesies yang telah teridentifikasi, sedangkan untuk spesies Ichneumonidae mencapai 4,88%.

Di Indonesia, penelitian parasitoid dari kedua famili ordo Hymenoptera tersebut juga belum mengeksplorasi potensi PDV dalam parasitoid (Tabel 1). Hal ini perlu mendapat perhatian dari para ahli entomologi agar memperluas jangkauan risetnya, terutama pada parasitoid Hymenoptera pembawa PDV sebagai agens biokontrol hama.

Mengoptimalkan Peran Parasitoid Pembawa PDV untuk Agens Biokontrol Hama

Pada parasitoid pembawa PDV, PDV merupakan faktor kunci yang menentukan keberhasilan parasitoid menaklukkan sistem pertahanan serangga inang. Mekanisme yang diterapkan bervariasi, antara lain menurunkan sistem imunitas inang (hama), baik sistem kekebalan selular (alterasi terhadap perilaku hemosit, fenomena multiparasit obligat, meningkatkan kerentanan inang terhadap berbagai patogen) maupun sistem pertahanan humoral inang (peran PDV dalam proses melanisasi, produksi protein antibakteri), serta mengatur kelenjar endokrin yang menghambat pertumbuhan dan perkembangan inang. Pengendalian hama utama kubis *Crociodomia pavonana* dan *Spodoptera litura* menggunakan parasitoid *Eriborus argenteopilosus* selalu terkendala oleh ketidakmampuan parasitoid menghindari enkapsulasi inangnya (Buchori *et al.* 2009). Eksplorasi/identifikasi potensi gen-gen yang dimiliki PDV diharapkan akan sangat bermanfaat bagi pengendalian hama menggunakan parasitoid.

Meskipun tidak semua spesies parasitoid Braconidae maupun Ichneumonidae memiliki PDV dalam tubuhnya, penelitian terhadap parasitoid pembawa PDV diharapkan dapat berkontribusi untuk meningkatkan peran parasitoid tersebut sebagai agens biokontrol hama. Secara *in vitro* sekuens PDV berhasil terintegrasi dalam kromosom DNA lepidoptera setelah dilakukan infeksi terhadap berbagai kultur sel Lepidoptera (Gundersen-Rindal dan Lynn 2003; Doucet *et al.* 2007). Le *et al.* (2003) melaporkan terjadi hibridisasi CcBV dengan genom DNA yang diekstrak dari lemak larva *M. sexta* yang terparasit. Hasil ini merupakan

Tabel 1. Perkembangan riset parasitoid famili Braconidae dan Ichneumonidae di Indonesia, 1990–2008.

Spesies parasitoid	Inang (hama)	Tanaman inang	Aspek yang diteliti	Referensi
Braconidae				
<i>Apanteles flavipes</i>	<i>Chilo</i> spp., penggerek batang	Tebu	Aplikasi parasitoid sebagai biokontrol	Bakti (1992)
<i>Apanteles</i> sp.	<i>Cnaphalocrosis medinalis</i>	–	<i>Inventory</i>	Maadjib <i>et al.</i> (1993)
<i>Opius</i> sp.	<i>Dacus dorsalis</i> , lalat buah	Mangga, buah-buahan	Identifikasi dan potensi, pengendalian	Sarwono <i>et al.</i> (1993); Sarwono <i>et al.</i> (1995); Pusat Penelitian dan Pengembangan Hortikultura (1995)
<i>Opius dissitus</i>	<i>Liriomyza sativae</i>	Polifag	Biologi dan perilaku	Herlinda <i>et al.</i> (2006)
<i>Biosteres</i> sp.	<i>Dacus dorsalis</i> , lalat buah	Mangga	Identifikasi dan potensi, pengendalian	Sarwono <i>et al.</i> (1993); Sarwono <i>et al.</i> (1995); Pusat Penelitian dan Pengembangan Hortikultura (1995)
<i>Baegnatha javana</i>	<i>Etiella</i> spp., penggerek polong	Kedelai	Identifikasi dan biologi	Nurdin <i>et al.</i> (1996); Yaherwandi dan Yunisman (2000)
<i>Phanerotoma</i> sp.	<i>Etiella</i> spp., penggerek polong	Kedelai	Identifikasi	Nurdin <i>et al.</i> (1996)
<i>Diacharismimorpha longicaudata</i>	<i>Bactrocera carambolae</i>	Belimbing	Monitoring parasitoid	Nasution <i>et al.</i> (2008)
<i>Cotesia plutellae</i> (Kurdj.)	<i>Plutella xylostella</i>	Kubis	Survei inventory, biologi, morfologi, kapabilitas parasitoid introduksi	Maryam Abn. dan Omoy (1995); Herminanto dan Keller (1997); Herlinda (2005)
<i>Fopius arisanus</i>	<i>Bactrocera carambolae</i>	Belimbing	Monitoring parasitoid	Nasution <i>et al.</i> (2008).
Ichneumonidae				
<i>Eriborus argenteopilosus</i>	<i>Helicoverpa armigera</i> , <i>Crociodolomia binotalis</i> , <i>Crociodolomia pavonana</i> , <i>Spodoptera litura</i>	Kapas, brokoli, tomat, kubis, kubis bunga, cabai	Biologi, pengaruh aplikasi pestisida nabati atau pestisida sintetik terhadap parasitoid, aplikasi parasitoid sebagai agens biokontrol	Nurindah <i>et al.</i> (1993), Dono <i>et al.</i> (1998), Setiawati <i>et al.</i> (2001), Dono <i>et al.</i> (2005), Nelly <i>et al.</i> (2005) Setiawati <i>et al.</i> (2005), Buchori <i>et al.</i> (2009)
<i>Diadegma eucorophaga</i>	<i>Plutella xylostella</i>	Kubis, radish, wild crucifer	Biologi, aplikasi parasitoid sebagai agens biokontrol	Kartosuwondo <i>et al.</i> (1993), Rante (2000), Zawawi <i>et al.</i> (1995), Suyanto <i>et al.</i> (1997)
<i>Diadegma semiclausum</i>	<i>Plutella xylostella</i> , <i>Crociodolomia binotalis</i>	Kubis	Biologi, kapabilitas parasitoid introduksi, <i>mass rearing</i> dan pelepasan untuk biokontrol, pengaruh aplikasi pestisida terhadap parasitoid, aplikasi parasitoid sebagai agens biokontrol, identifikasi	Prabaningrum (1994); Maryam Abn. dan Omoy (1995); Herminanto dan Keller (1997); Udiarto (1997); Setiawati (2000); Herlinda (2005); Sutrisno (2005)
<i>Xanthopimpla</i> sp.	<i>Cnaphalocrosis medinalis</i>	–	Identifikasi	Maadjib <i>et al.</i> (1993)

lompatan besar bagi kemajuan teknologi yang membuka peluang dilakukannya sistem transformasi dengan serangga. Beckage (2008) menyatakan, dengan mobilisasi sekuens PDV dimungkinkan untuk mengembangkan sistem transformasi serangga yang baru serta manipulasi genetik berbagai hama pertanian maupun vektor-vektor penyakit.

Fungsi PDV yang unik dalam mengintervensi pertumbuhan dan perkembangan inang, khususnya dalam menyebabkan defisiensi kelenjar ecdysteroid pada instar akhir serangga yang terparasit, makin menunjukkan potensi parasitoid pembawa PDV sebagai agens biokontrol. Menurut Pennachio dan Strand (2006), stadia instar akhir serangga biasanya mengalami defisiensi

ecdysteroid, yang dapat menyebabkan larva instar akhir gagal ganti kulit maupun metamorfosis, dan inang tidak mampu bertahan hidup lebih lama untuk berproduksi (Beckage 2008). Ini berarti, pemanfaatan PDV dalam mengintervensi siklus hidup hama dapat memanipulasi atau menghentikan regenerasi serangga sehingga menurunkan populasi hama di lapangan.

Dalam kaitannya dengan deteksi laju parasitisasi di lapangan, yang biasanya menjadi tolak ukur efisiensi parasitoid sebagai agens biokontrol hama, parasitoid pembawa PDV juga prospektif dikembangkan sebagai alat deteksi tersebut (Beckage 2008). Laju parasitisasi di lapangan biasanya diukur dengan cara membedah serangga hama satu per satu untuk diperiksa apakah terparasit atau tidak. Kegiatan ini cukup rumit dan menyita waktu, apalagi jika harus memelihara inang selama beberapa hari untuk menunggu parasitoid muncul dari tubuh inang. Dengan memanfaatkan kemampuan PDV dalam menekan laju melanisasi maupun koagulasi hemolimfa serangga, dapat dikembangkan teknik deteksi parasitisasi secara cepat, antara lain dengan menentukan reaksi melanisasi hemolimfa pada larva yang terparasit, yang selanjutnya dikembangkan menjadi alat deteksi untuk mendiagnosis spesies hama yang terparasit tanpa harus membedah serangga hama satu per satu.

Berdasarkan uraian di atas, terdapat beberapa opsi riset untuk mengoptimalkan peran parasitoid sebagai agens biokontrol hama di Indonesia, khususnya parasitoid pembawa PDV, antara lain:

- 1) Ekplorasi PDV pada berbagai spesies parasitoid Braconidae maupun Ichneumonidae.
- 2) Riset terhadap kultur sel Lepidoptera yang kompatibel bagi pengintegrasian maupun hibridisasi PDV dalam kromosom atau genom DNA larva Lepidoptera.
- 3) Melanisasi hemolimfa terhadap PDV untuk mengembangkan teknik deteksi parasitisasi serangga secara cepat (tanpa pembedahan).
- 4) Potensi gen-gen dalam PDV yang bersinergi dengan peningkatan performans parasitoid sebagai agens biokontrol.

KESIMPULAN

Parasitoid Braconidae dan Ichneumonidae dari ordo Hymenoptera merupakan musuh alami penting dalam pengendalian hama berbagai tanaman di Indonesia. Kelompok parasitoid tersebut dikenal sebagai parasitoid pembawa PDV karena memiliki polydnavirus (PDV) sebagai simbiosis obligat dalam saluran reproduksi parasitoid betina. Virus tersebut tergabung dalam grup Polydnaviridae, dan dinamai Polydnavirus karena virus memiliki segmen DNA untai ganda dalam jumlah banyak yang ukurannya tergolong dalam virus hewan (> 200 kb) dan terintegrasi dalam genom parasitoid inangnya. Terdapat dua genera PDV, yaitu Bracovirus (BV) dan Ichnovirus (IV).

Mekanisme PDV dalam memengaruhi fisiologi inang parasitoid sehingga mampu mengatasi sistem pertahanan inang antara lain menurunkan sistem imunitas inang (hama) baik sistem kekebalan selular (alterasi terhadap perilaku hemosit, fenomena multiparasit obligat, meningkatkan kerentanan inang terhadap patogen) maupun sistem pertahanan humoral inang (peran PDV dalam melanisasi, produksi protein antibakteri), serta mengatur kelenjar endokrin yang menghambat pertumbuhan dan perkembangan inang.

PDV maupun parasitoid pembawa PDV prospektif untuk dikembangkan dalam manajemen hama melalui potensinya dalam mengintervensi siklus hidup hama, memanipulasi proses regenerasi serangga untuk menurunkan populasi hama di lapangan, mengembangkan sistem transformasi serangga yang baru, sebagai alat deteksi parasitisasi hama secara cepat, serta memungkinkan manipulasi genetik berbagai hama pertanian maupun vektor penyakit.

Penelitian tentang PDV dan pemanfaatannya dalam meningkatkan peran parasitoid dalam pengendalian hama belum dilakukan di Indonesia. Beberapa opsi riset yang dapat dilakukan untuk mengoptimalkan peran parasitoid sebagai agens biokontrol hama, khususnya parasitoid pembawa PDV, antara lain ekplorasi PDV pada berbagai spesies parasitoid Braconidae maupun Ichneumonidae, kultur sel Lepidoptera yang kompatibel bagi pengintegrasian maupun hibridisasi PDV dalam kromosom atau genom DNA larva Lepidoptera, melanisasi hemolimfa terhadap PDV untuk mengembangkan teknik deteksi parasitisasi serangga tanpa pembedahan, dan potensi gen-gen dalam PDV yang bersinergi terhadap peningkatan performans parasitoid sebagai agens biokontrol.

UCAPAN TERIMA KASIH

Ucapan terima kasih penulis sampaikan kepada Saudara Bonjok Istiaji, MSi dari Institut Pertanian Bogor atas masukan maupun bantuan memperoleh pustaka dalam penulisan artikel ini.

DAFTAR PUSTAKA

- Achadian, E.M. dan D. Pramono. 2000. *Phanurus* sp. parasitoid telur penggerek pucuk tebu *Tryporyza nivella intacta*. Dalam (Monograf) Pertemuan Teknis P3GI: Produktivitas dan efisiensi tinggi untuk peningkatan daya saing industri gula nasional. P3GI, Pasuruan.
- Amaya, K.E., S. Asgari, R. Jung, M. Hongskul, and N.E. Beckage. 2005. Parasitization of *Manduca sexta* larvae by the parasitoid wasp *Cotesia congregata* induces an impaired host immune response. *J. Insect Physiol.* 51: 505–512.
- Atmaja, W.R. 1993. Peranan parasitoid *Anagrus* sp. dan *Oligosita* sp. terhadap wereng batang coklat (*Nilaparvata lugens* Stal) di wilayah Banyumas. Risalah Hasil Penelitian Tanaman Pangan (6): 67–75.

- Atmaja, W.R. dan I.W. Laba. 2000. Pemanfaatan parasitoid untuk mengendalikan wereng batang coklat (*Nilaparvata lugens* Stal.) (Homoptera: Delphacidae). *Jurnal Penelitian dan Pengembangan Pertanian* 19(1): 1–8.
- Baehaki, S.E. 1995. Penggunaan kelompok telur untuk memantau parasitoid telur penggerek padi putih (*Tryporyza (Scirpophaga) innotata*). *Indones. J. Crop Sci.* 10(1): 1–10.
- Baehaki, S.E. dan A. Rifki. 1997. Peranan parasitoid telur mengendalikan wereng coklat, *Nilaparvata lugens* (Stal). hlm. 1–5. *Dalam* Prosiding Makalah Pendukung Seminar Nasional Pengendalian Hayati. Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta.
- Bakti, B. 1992. Pelepasan *Apanteles flavipes* (Cam) (Hymenoptera; Braconidae), parasitoid penggerek batang tebu *Chilo* spp. *Buletin Pertanian (Indonesia)* 11(2): 30–33.
- Barat-Houari, M., F. Hilliou, F.-X. Jousset, L. Sofer, E. Deleury, J. Rocher, M. Ravallec, L. Galibert, P. Delobel, R. Feyerisen, P. Fournier, and A.N. Volkoff. 2006. Gene expression profiling of *Spodoptera frugiperda* hemocytes and fat body using cDNA microarray reveals polydnavirus-associated variations in lepidopteran host genes transcript levels. *BMC Genomics* 7(160): 1–20.
- Beckage, N.E., J.S.D. Metcalf, D. Nesbit, K.W. Schleifer, S.R. Zetlan, and I de Buron. 1990. Host hemolymph mono-phenoloxidase activity in parasitized *Manduca sexta* larvae and evidence of inhibition by wasp polydnavirus. *Insect Biochem.* 20: 285–294.
- Beckage, N.E. and D.B. Gelman. 2004. Wasp parasitoid disruption of host development: Implications for new biologically based strategies for insect control. *Annu. Rev. Entomol.* 49: 299–330.
- Beckage, N.E. 2008. Parasitoid polydnaviruses and insect immunity. pp. 243–265. *In* N.E. Beckage (Ed). *Insect Immunology*. Elsevier Inc., USA.
- Bonvin, M., D. Kojic, F. Blank, M. Annaheim, I. Wehrle, S. Wyder, M. Kaeslin, and B. Lanzrein. 2004. Stage-dependent expression of *Chelonus inanitus* polydnavirus genes in the host and the parasitoid. *J. Insect Physiol.* 50(11): 1015–1026.
- Buchori, D. 2007. Augmentasi dan konservasi keanekaragaman parasitoid: Analisis ekologi agroekosistem untuk menunjang pertanian kedelai berkelanjutan. Laporan Akhir Penelitian Insentif. Departemen Proteksi Tanaman, Fakultas Pertanian Institut Pertanian Bogor, Bogor. 73 hlm.
- Buchori, D., B. Sahari, and E.S. Ratna. 2009. Encapsulation and hemocyte numbers in *Crocidolomia pavonana* and *Spodoptera litura* Fabricius (Lepidoptera) attacked by parasitoid *Eriborus argenteopilosus* Cameron (Hymenoptera). *HAYATI J. Biosci.* 16(4): 135–141.
- CABI. 2005. *Crop Protection Compendium*. CAB International Publishing.
- Chen, Y.P., P.B. Taylor, M. Shapiro, and D.E. Gundersen-Rindal. 2003. Quantitative expression analysis of a *Glyptapanteles indiensis* polydnavirus protein tyrosine phosphatase gene in its natural lepidopteran host, *Lymantria dispar*. *Insect Mol. Biol.* 12(3): 271–280.
- Damayanti, D., E. Soenarjo, Waluyo, and Nurbaety. 1991. The compositions and roles of yellow stemborer's egg parasitoid. pp. 223–228. *Dalam* Seminar Hasil Penelitian Tanaman Pangan Balittan Bogor-Edisi U.2. Balittan Bogor.
- De Bach, P. and D. Rosen. 1991. *Biological Control by Natural Enemies*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Desjardins, C.J.A. Eisen, and Vishvanath Nene. 2005. New evolutionary frontiers from unusual virus genomes. *Genome Biol.* 6(3): 212.1–212.3
- Dono, D., D. Prijono, S. Manuwoto, dan D. Buchori. 1998. Pengaruh ekstrak biji *Aglaia harmsiana* Perkins terhadap interaksi antara larva *Crocidolomia binotalis* Zeller (Lepidoptera Pyralidae) dan parasitoidnya, *Eriborus argenteopilosus* (Cameron) (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Buletin Hama dan Penyakit Tumbuhan* 10(1): 38–46.
- Dono, D., D. Prijono, S. Manuwoto, dan D. Buchori. 2005. Pengaruh ekstrak biji *Aglaia harmsiana* Perkins (Meliaceae) terhadap karakter biologi parasitoid *Eriborus argenteopilosus* Cameron pada inang *Crocidolomia binotalis* Zeller. *Bionatura* 7(3): 234–248.
- Doucet, D., A. Levasseur, C. Beliveau, R. Lapointe, D. Stoltz, and M. Cusson. 2007. *In vitro* integration of an ichnovirus genome segment into the genomic DNA of lepidopteran cells. *J. Gen. Virol.* 88: 105–113.
- Dover, B.A., T. Tanaka, and S.B. Vinson. 1995. Stadium-specific degeneration of host prothoracic glands by *Campoletis sonorensis* caly fluid and its association with host ecdysteroid titers. *J. Insect Physiol.* 41: 947–955.
- Edson, K.M., S.B. Vinson, D.B. Stoltz, and M.D. Summers. 1981. Virus in a parasitoid wasp: Suppression of the cellular immune response in the parasitoid's host. *Science* 211: 582–583.
- Falabella, P., P. Varricchio, S. Gigliotti, A. Tranfaglia, F. Pennacchio, and C. Malva. 2003. Toxoneuron nigriceps polydnavirus encodes a putative aspartyl protease highly expressed in parasitized host larvae. *Insect Mol. Biol.* 12(1): 9–17.
- Fang, Q., L. Wang, J. Zhu, Y. Li, Q. Song, D.W. Stanley, Z. Akhtar, and G. Ye. 2010. Expression of immune-response genes in lepidopteran host is suppressed by venom from an endoparasitoid, *Pteromalus puparum*. *BMC Genomics* 11(484): 1–17.
- Fath Goodin, A., J. Kroemer, S. Martin, K. Reeves, and B.A. Webb. 2006. Polydnavirus genes that enhance the baculovirus expression vector system. pp. 75–89. *In* K. Maramorosch, A.J. Shatkin and B.C. Bonning (Eds.). *Advances in Virus Research: Biotechnological applications*. Vol. 68. Elsevier Inc., London.
- Fedderson, I., K. Sander, and O. Schmidt. 1986. Virus-like particles with host protein-like antigenic determinants protect an insect parasitoid from encapsulation. *Experientia* 42: 1278–1281.
- Gill, T.A., A.F. Goodin, I.I. Maiti, and B.A. Webb. 2006. Potential uses of cys-motif and other polydnavirus genes in biotechnology. pp. 393–418. *In* K. Maramorosch, A.J. Shatkin, and B.C. Bonning (Eds.). *Advances in Virus Research Insect Viruses: Biotechnological applications*. Vol. 68. Elsevier Inc., London.
- Gillespie, J.P., M.R. Kanost, and T. Trenczek. 1997. Biological mediators of insect immunity. *Annu. Rev. Entomol.* 42: 611–643.
- Goulet, H. and J.T. Hubner. 1993. *Hymenoptera of the world: An identification guide to families*. Research Branch Agriculture Canada Publication. 658 pp.
- Gundersen-Rindal, D.E. and M.J. Pedroni. 2006. Characterization and transcriptional analysis of protein tyrosine phosphatase genes and an ankyrin repeat gene of the parasitoid *Glyptapanteles indiensis* polydnavirus in the parasitized host. *J. Gen. Virol.* 87(2): 311–322.
- Gundersen-Rindal, D.E. and D.E. Lynn. 2003. Polydnavirus integration in lepidopteran host cells *in vitro*. *J. Insect Physiol.* 49: 453–462.
- Guzo, D. and D.B. Stoltz. 1985. Obligatory multiparasitism in the tussock moth, *Orgyia leucostigma*. *Parasitology* 90: 1–10.
- Hadiyani, S. 1996. Rearing *Trichogrammatoidea armigera* Nagaraja sebagai parasitoid telur penggerek buah kapas *Helicoverpa armigera* (Hubner). hlm. 37–40. *Dalam* Prosiding Makalah Pendukung Seminar Nasional Pengendalian Hayati. Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta.
- Harvey, J.A. and M.R. Strand. 2002. The developmental strategies of endoparasitoid wasps vary with host feeding ecology. *Ecology* 83: 2439–2451.
- Hayakawa, Y. 1995. Growth-blocking peptide: An insect biogenic peptide that prevents the onset of metamorphosis. *J. Insect Physiol.* 41: 1–6.

- Herlinda, S. 2005. Parasitoid dan parasitisi *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) di Sumatera Selatan. *Hayati* 12(4): 151–156.
- Herlinda, S., A. Jaya, Y. Pujiastuti, dan A. Rauf. 2006. Kapasitas reproduksi, lama hidup, dan perilaku pencarian inang tiga spesies parasitoid *Liriomyza sativae*. *Hayati* 13(4): 156–160.
- Herminanto dan M.A. Keller. 1997. Pengaruh variasi suhu terhadap oviposisi dan produksi telur parasitoid *Diadegma semiclausum* Hellen. *Biosfera* 7: 18–24.
- Hoffmann, J.A. 2003. The immune response of *Drosophila*. *Nature* 426: 33–38.
- Ibrahim, A.M. and Y. Kim. 2006. Parasitism by *Cotesia plutellae* alters the hemocyte population and immunological function of the diamondback moth, *Plutella xylostella*. *J. Insect Physiol.* 52: 943–950.
- Ibrahim, A.M., J.Y. Choi, Y.H. Je, and Y. Kim. 2007. Protein tyrosine phosphatases encoded in *Cotesia plutellae* bracovirus: Sequence analysis, expression profile, and a possible biological role in host immunosuppression. *Dev. Comp. Immunol.* 31: 978–990.
- Kafatos, F., R. Waterhouse, E. Zdobnov, and G. Christophides. 2009. Comparative genomics of insect immunity. pp. 86–105. *In* J. Rolff and S.E. Reynolds (Ed). *Insect Infection and Immunity: Evolution, ecology and mechanism*. Oxford Univ. Press, New York.
- Karindah, S., B.T. Rahardjo, G. Mudjiono, E.M. Achadian, dan D. Juliadi. 2002. Eksplorasi parasitoid telur penggerek pucuk tebu *Tryporyza nivella intacta* Sn. di Jawa. *Jurnal Ilmu-Ilmu Hayati* 14(1): 11–16.
- Kartosuwondo, U., S. Sosromarsono, S. Manuwoto, dan E. Guhardja. 1993. Pengaruh tumbuhan liar sawi tanah, lobak dan kubis sebagai makanan larva *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) terhadap biologi parasitoid *Diadegma eucerothaga* Horstm. (Hymenoptera: Ichneumonidae). *Buletin Hama dan Penyakit Tumbuhan* 6(1): 15–21.
- Klowden, M.J. 2007. *Physiological Systems In Insects*. 2nd Edition. Elsevier, USA. pp. 1–49.
- Kelly, T.J., D.B. Gelman, D.A. Reed, and N.E. Beckage. 1998. Effects of parasitization by *Cotesia congregata* on the brain-prothoracic gland axis of its host, *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.* 44: 323–332.
- Kroemer, J.A. and B.A. Webb. 2004. Polydnavirus genes and genomes: Emerging gene families and new insights into polydnavirus replication. *Annu. Rev. Entomol.* 49: 431–456.
- Lapointe, R., R. Wilson, L. Vilaplana, D.R. O'Reilly, P. Falabella, V. Douris, M. Bernier-Cardou, F. Pennacchio, K. Iatrou, C. Malva, and J.A. Olszewski. 2005. Expression of a *Toxoneuron nigriceps* polydnavirus-encoded protein causes apoptosis-like programmed cell death in lepidopteran insect cells. *J. Gen. Virol.* 86(4): 963–971.
- Le, N.T., S. Asgari, K. Amaya, F. Tan, and N.E. Beckage. 2003. Persistence and expression of *Cotesia congregata* polydnavirus in host larvae of the tobacco hornworm, *Manduca sexta*. *J. Insect Physiol.* 49: 533–543.
- Levin, M. 2007. Gap junctional communication in morphogenesis. *Prog. Biophys. Mol. Biol.* 94(1–2): 186–206.
- Lockey, T.D. and D.D. Ourth. 1996. Purification and characterization of lysozyme from hemolymph of *Heliothis virescens* larvae. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 220(3): 502–508.
- Maadjib, B. Nurbaeti, dan E. Soenarjo. 1993. Inventarisasi parasitoid dan predator hama putih palsu *Cnaphalocrosis medinalis* (Guenee) (Lepidoptera: Pyralidae) di KP Muara, Bogor. *Risalah Hasil Penelitian Tanaman Pangan* 4: 45–51.
- Mahrub, E., S.A. Amini, dan N. Rahayu. 2000. Evaluasi potensi parasitoid penggerek pucuk tebu di Kabupaten Bantul. *Jurnal Perlindungan Tanaman Indonesia* 6(1): 18–22.
- Marwoto dan Suprihatin 2000. Daya sebar dan efikasi parasitoid *Trichogrammatoidea bactrae-bactrae* dalam mengendalikan hama penggerek polong pada kedelai. *Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 19(1): 15–20.
- Marwoto dan N. Saleh. 2003. Peningkatan peran parasitoid telur *Trichogrammatoidea bactrae-bactrae* dalam pengendalian penggerek polong kedelai *Etiella* spp. *Jurnal Penelitian dan Pengembangan Pertanian* 22(4): 141–149.
- Maryam Abn dan T.R. Omoy. 1995. Evaluasi parasitisme *Cotesia plutellae* terhadap hama perusak daun kubis *Plutella xylostella* dan pengaruhnya terhadap *Diadegma semiclausum*. hlm. 373–377. *Dalam* Prosiding Seminar Ilmiah Nasional Komoditas Sayuran. Balai Penelitian Tanaman Sayuran, Lembang.
- Matsumoto, H., H. Noguchi, and Y. Hayakawa. 1998. Primary cause of mortality in the armyworm larvae simultaneously parasitized by parasitic wasp and infected with bacteria. *Eur. J. Biochem.* 252: 299–304.
- Naito, A. and T. Djuwarso. 1994. Biological control of *Etiella* podborer of soybean: II. Biology and mass-production methods of selected egg parasitoid, *Trichogrammatoidea bactrae-bactrae* Nagaraja. pp. 43–50. *In* Effective Use of Agricultural Materials and Insect Pest Control on Soybean: Report on CRIFC-JICA Research Cooperation Program 1991–1994. Balitran Bogor.
- Nasution, I.A., M. Indarwatmi, dan A.N. Kuswadi. 2008. Penggunaan larva lalat buah *Bactrocera carambolae* (Drew & Hancock) untuk menangkap dan memonitor parasitoid *Fopius arisanus* (SONAN) dan *Diacharismimorpha longicaudata* (ASHMEAD) di kebun. *Dalam* Prosiding Simposium dan Pameran Teknologi Aplikasi Isotop dan Radiasi. PATIR, Jakarta. 306 hlm.
- Nelly, N., T. Habazar, R. Syahni, B. Sahari, dan D. Buchori. 2005. Tanggap fungsional parasitoid *Eriborus argenteopilosus* (Cameron) terhadap *Crociodolomia pavonana* (Fabricius) pada suhu yang berbeda. *Hayati* 12(1): 17–22.
- Noncy, N. 2003. Tingkat parasitasi *Trichogramma avanescens* terhadap telur penggerek batang jagung. *Berita Puslitbangtan* 27: 5–6.
- Noncy, N., A. Arjanhar, dan B. Ruruk. 2009. Model pengembalian hama penggerek buah kakao (*Conopomorpha cramerella* Snellen) dengan parasitoid dan penyelubungan buah. *Dalam* Prosiding Seminar Nasional dan Workshop Inovasi Teknologi Pertanian yang Berkelanjutan Mendukung Pengembangan Agribisnis dan Agroindustri di Pedesaan. Balai Besar Pengkajian dan Pengembangan Teknologi Pertanian, Bogor. 375 hlm.
- Nurdin, F., Chairunas, dan Mukhlis. 1996. Jenis dan parasitasi parasitoid penggerek polong (*Etiella* spp.) pada tanaman kedelai di Aceh dan Sumatera Barat. *Risalah Seminar Balai Pengkajian Teknologi Pertanian Sukarami* 9: 38–42.
- Nurindah, D.A. Sunarto, dan Sujak. 1993. Preferensi dan aktivitas parasitoid *Eriborus argenteopilosus* CAM terhadap *Helicoverpa armigera* (Hubner) pada kapas. *Buletin Penelitian Tanaman Industri* 5: 1–3.
- Ourth, D.D., T.D. Lockey, and H.E. Renis. 1994. Induction of cecropin-like and attacin-like antibacterial but not antiviral activity in *Heliothis virescens* larvae. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 200(1): 35–44.
- Pabbage, M.S. 1999. Pemiakan massal dan pemanfaatan parasitoid *Trichogramma* spp. dalam pengendalian penggerek batang jagung *Ostrinia furnacalis*, Guenee. hlm. 267–272. *Dalam* Prosiding Seminar Nasional Hasil Pengkajian dan Penelitian Teknologi Pertanian Menghadapi Era Otonomi Daerah. Pusat Penelitian Sosial Ekonomi Pertanian, Bogor.
- Pennacchio, F. and M.R. Strand. 2006. Evolution of developmental strategies in parasitic Hymenoptera. *Annu. Rev. Entomol.* 51: 233–258.
- Prabaningrum, L. 1994. Perbanyakan parasitoid *Diadegma semiclausum* di lapangan dan pelepasannya. hlm. 287–296. *Dalam* S. Sosromarsono, K. Untung, S. Sastrosiswojo, E.D. Darmawan, Y. Soeyitno, A. Rauf, dan G. Mudjiono (Eds.). *Prosiding Seminar Hasil Penelitian Mendukung Pengendalian Hama Terpadu*. Balai Penelitian Hortikultura Lembang.

- Priatno, N. dan Q. Aziz. 1993. Beberapa aspek biologi dan perilaku *Cephalonomia stephanoderis* Betr. (Hymenoptera: Bethyilidae), parasitoid *Hypothenemus hampei* Feer. (Coleoptera: Scolytidae). *Pelita Perkebunan* 9(1): 36–39.
- Provost, B., P. Varricchio, E. Arana, E. Espagne, P. Falabella, E. Huguet, R. La Scaleia, L. Cattolico, M. Poirie, C. Malva, J.A. Olszewski, F. Pennacchio, and J.M. Drezen. 2004. Bracoviruses contain a large multigene family coding for protein tyrosine phosphatases. *J. Virol.* 78: 13090–13103.
- Prujssers, A.J. and M.R. Strand. 2007. PTP-H2 and PTP-H3 from *Microplitis demolitor* bracovirus localize to focal adhesions and are antiphagocytic in insect immune cells. *J. Virol.* 81: 1209–1219.
- Pusat Penelitian dan Pengembangan Hortikultura. 1995. Pengendalian lalat buah (*Dacus dorsalis*) mangga dengan parasitoid. *Warta Penelitian dan Pengembangan Pertanian* 17(5): 3–4.
- Ramlan. 2000. Pengendalian *Helicoverpa armigera* (Hubner) menggunakan parasitoid Trichogrammatidae pada pertanaman kedelai. *Suara Perlindungan Tanaman* 1(2): 41–50.
- Rante, C.S. 2000. Pengendalian hama *Plutella xylostella* dengan parasitoid *Diadegma eucerocephala* pada pertanaman kubis di Kecamatan Tompasso, Kabupaten Minahasa. *Eugenia* 6(4): 279–284.
- Rauf, A. 2000. Parasitisasi telur penggerek batang padi putih, *Scirpophaga innotata* (Walker) (Lepidoptera: Pyralidae), saat terjadi ledakan di Karawang pada awal 1990-an. *Buletin Hama dan Penyakit Tumbuhan* 12(1): 1–10.
- Rolff, J. and S.E. Reynolds. 2009. Introducing insect infection and immunity. pp. 1–8. *In* J. Rolff and S.E. Reynolds (Eds). *Insect Infection and Immunity: Evolution, ecology and mechanism*. Oxford, New York.
- Sarwono, Handoko, dan L. Rosmahani. 1993. Identifikasi dan potensi parasitoid lalat buah mangga (*Dacus dorsalis*). *Penelitian Hortikultura* 5(3): 71–78.
- Sarwono, L. Rosmahani, Handoko, dan D. Rachmawati. 1995. Kajian pengendalian lalat buah (*Dacus dorsalis*) dengan parasitoid. hlm. 39–42. *Dalam* Prosiding Seminar Hasil Penelitian Buah-buahan 1993/94, Malang 5–15 Desember 1994.
- Schafellner, C., R.C. Marktl, and A. Schopf. 2007. Inhibition of juvenile hormone esterase in *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) larvae parasitized by *Glyptapanteles liparidis* (Hymenoptera: Braconidae). *J. Insect Physiol.* 53: 858–68.
- Schmidt, O., U. Theopold, and M. Strand. 2001. Innate immunity and its evasion and suppression by hymenopteran endoparasitoids. *Bioessays* 23: 344–351.
- Setiawati, W. 2000. Pengendalian hama kubis *Plutella xylostella* L. dan *Crociodolomia binotalis* Zell. dengan Spinosad 25 SC serta pengaruhnya terhadap parasitoid *Diadegma semiclausum* Hellen. *Jurnal Hortikultura* 10(1): 30–39.
- Setiawati, W., T.S. Uhan, dan A. Somantri. 2001. Pemahaman bioefikasi parasitoids *Eriborus argenteopilosus*. hlm. 1–3. *Dalam* Kumpulan Laporan Hasil Penelitian Balai Penelitian Sayuran, 2001: Buku II. Balai Penelitian Tanaman Sayuran, Lembang.
- Setiawati, W., T.S. Uhan, dan A. Somantri. 2005. Parasitoid *E. argenteopilosus* sebagai agens pengendali hayati hama *H. armigera*, *S. litura*, dan *C. pavonana* pada tumpang sari tomat dan brokoli. *Jurnal Hortikultura* 15(4): 279–287.
- Shelby, K.S. and B.A. Webb. 1999. Polydnavirus-mediated suppression of insect immunity. *J. Insect Physiol.* 45(5): 507–514.
- Shelby, K.S., O.A. Adeyeye, B.M. Okot-Kotber, and B.A. Webb. 2000. Parasitism-linked block of host plasma melanization. *J. Invertebr. Pathol.* 75: 218–225.
- Smith, M.A., J.J. Rodriguez, J.B. Whitfield, A.R. Denas, D.H. Janzen, W. Hallwach, and P.D.N. Hebert. 2008. Extreme diversity of tropical parasitoid wasps exposed by iterative integration of natural history, DNA barcoding, morphology, and collections. *PNAS* 105(34):12359–12364.
- Stoltz, D.B. and D.I. Cook. 1983. Inhibition of host phenoloxidase activity by parasitoid Hymenoptera. *Experientia* 39: 1022–1024.
- Stoltz, D.B., D. Guzo, and D. Cook. 1986. Studies on PDV transmission. *Virology* 155: 120–131.
- Stoltz, D.B. 1993. The PDV life cycle. pp. 167–187. *In* S.N. Thompson, B.A. Federici, and N.E. Beckage (Eds.), *Parasites and Pathogens of Insects*, Vol. 1. Parasites. Academic Press, San Diego, CA.
- Stoltz, D.B., N.E. Beckage, and G.W. Blissard. 1995. Polydnviridae. pp. 143–147. *In* F.A. Murphy, C.M. Fauquet, and D.H.L. Bishop (Eds.). *Virus Taxonomy*. Springer-Verlag, New York.
- Stoltz, D.B. and A. Makkay. 2003. Overt viral diseases induced from apparent latency following parasitization by the ichneumonid wasp, *Hyposoter exiguae*. *J. Insect Physiol.* 49: 483–489.
- Strand, M.R. 2000. Life history variation and developmental constraints in parasitoids. pp. 139–162. *In* M. Hochberg and A.R. Ives (Eds.). *Population Biology of Parasitoids*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- Strand, M.R. 2010. The interactions between Polydnvirus-carrying parasitoids and their lepidopteran hosts. pp. 321–331. *In* M.R. Goldsmith and F. Marec (Eds.). *Molecular Biology and Genetics of the Lepidoptera*. CRC Press, Boca Raton, USA.
- Suharsono dan Supriyatun. 1998. Pemanfaatan pengendalian non kimia pada tanaman kedelai. Pusat Penelitian dan Pengembangan Tanaman Pangan, Bogor. hlm. 37–52.
- Sunarto, D.A., Nurindah, dan Sujak. 2005. Identifikasi dan uji kapasitas reproduksi parasitoid telur ulat penggerek buah merah jambu pada tanaman kapas. *Jurnal Penelitian Tanaman Industri* 11(3): 93–100.
- Supriyatun dan Marwoto. 1999. Penentuan dosis pelepasan *Trichogrammatoidea bactrae-bactrae* untuk pengendalian hama penggerek polong kedelai. hlm. 61–69. *Dalam* Seminar Nasional PEI, PEI Cabang Bogor, 16 Februari 1999.
- Sutrisno, S. 2005. Pengendalian terpadu hama kubis *Plutella xylostella* (L.) dan *Crociodolomia binotalis* (Z.) dengan penglepasan serangga radiasi dan parasit *Diadegma semiclausum* (H) pada kondisi kurungan lapangan dan lapangan terbatas. *Jurnal Ilmiah Aplikasi Isotop dan Radiasi* 1(1): 29–37.
- Suyanto, A., Mujiono, dan B. Ismoko. 1997. Peranan parasitoid *Diadegma eucerocephala* Horstm. dalam mengendalikan hama *Plutella xylostella* L. di tiga sentra produksi kubis di Jawa Tengah. hlm. 27–32. *Dalam* Prosiding Makalah Pendukung Seminar Nasional Pengendalian Hayati. Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta.
- Tanaka, T., N. Agui, and K. Hiruma. 1987. The parasitoid *Apanteles kariyai* inhibits pupation of its host, *Pseudaletia separata*, via disruption of prothoracicotropic hormone release. *Gen. Comp. Endocrinol.* 67: 364–74.
- Tengkan, W., M. Iman, dan D. Koswanudin. 1997. Aspek biologi parasitoid telur pengisap polong *Ooencyrtus* sp. (Hymenoptera: Encyrtidae). hlm. 45–56. *Prosiding Makalah Pendukung Seminar Nasional Pengendalian Hayati*. Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta.
- Trudeau, D., R.A. Witherell, and M.R. Strand. 2000. Characterization of two novel *Microplitis demolitor* PDV mRNAs expressed in *Pseudoplusia includens* haemocytes. *J. Gen. Virol.* 81: 3049–3058.
- Turnbull, M.W. and B.A. Webb. 2002. Perspectives on polydnvirus origins and evolution. *Adv. Virus Res.* 58: 203–254.
- Turnbull, M.W., S.B. Martin, and B.A. Webb. 2004. Quantitative analysis of hemocyte morphological abnormalities associated with *Campoletis sonorensis* parasitization. *J. Insect Sci.* 4: 1–11.

- Turnbull, M.W., A.N. Volkoff, B.A. Webb, and P. Phelan. 2005. Functional gap junction genes are encoded by insect viruses. *Curr. Biol.* 15: 291–292.
- Udiarto, B.K. 1997. Selektivitas beberapa jenis insektisida terhadap larva *Plutella xylostella* L. dan parasitoid imago *Diadegma semiclausum* Hellen. *Jurnal Hortikultura* 7(3): 810–817.
- Volkoff, A.N., M. Ravallec, J. Bossy, P. Cerutti, and J. Rocher. 1995. The replication of *Hyposoter didymator* PDV: cytopathology of the calyx cells in the parasitoid. *Biol. Cell.* 83: 1–13.
- Washburn, J.O., E.J. Haas-Stapleton, F.F. Tan, N.E. Beckage, and L.E. Volkman. 2000. Co-infection of *Manduca sexta* larvae with polydnavirus from *Cotesia congregata* increases susceptibility to fatal infection by *Autographa californica* M nucleopolyhedrovirus. *J. Insect Physiol.* 46: 179–190.
- Webb, B.A. 1998. Polydnavirus biology, genome structure, and evolution. pp. 105–139. *In* L.K. Miller and L.A. Balls (Eds.), *The Insect Viruses*. Plenum Press, New York.
- Webb, B.A. and M.R. Strand. 2005. The biology and genomics of polydnaviruses. pp. 323–351. *In* L.I. Gilbert, K. Iatrou, and S.S. Gill (Eds.), *Comprehensive Molecular Insect Science*. Elsevier Inc, San Diego, CA.
- Webb, B.A., N.E. Beckage, Y. Hayakawa, P.J. Krell, and B. Lanzrein. 2000. Polydnaviridae. pp. 253–259. *In* M.H.V. van Regenmortel, C.M. Fauquet, D.H.L. Bishop, E.B. Carstens, M.K. Estes, S.M. Lemon, J. Maniloff, M.A. Mayo, D.J. McGeoch, C.R. Pringle, and R.B. Wickner (Eds.), *Virus Taxonomy: The classification and nomenclature of viruses*. Academic Press, San Diego, CA.
- Webb, B.A., M.R. Strand, S.E. Dickey, M.H. Beck, R.S. Hilgarth, W.E. Barney, K. Kadash, J.A. Kroemer, K.G. Lindstrom, W. Rattanadachakul, K.S. Shelby, and H. Thoetkiattikul. 2006. Polydnavirus genomes reflect their dual roles as mutualists and pathogens. *Virology* 347(1): 160–174.
- White, T.W. and D.L. Paul. 1999. Genetic diseases and gene knockouts reveal diverse connexin functions. *Annu. Rev. Physiol.* 61: 283–310.
- Whitfield, J.B. 1997. *Manual of the New World Genera of the Family Braconidae (Hymenoptera)*. R.A. Wharton, P.M. Marsh, and M.J. Sharkey (Eds.). International Society of Hymenopterists, Washington, DC. Vol. 1: 333–364.
- Whitfield, J.B. 2000. Phylogeny of microgastroid braconid wasps, and what it tells us about polydnavirus evolution. pp. 97–105. *In* A.D. Austin and M. Downton (Eds.), *The Hymenoptera: Evolution, biodiversity and biological control*. CSIRO Publishing, Melbourne.
- Yaherwandi dan Yunisman. 2000. Biologi parasitoid *Baeognatha javana* dan Gupta (Hymenoptera: Braconidae) pada penggerek polong kedelai *Etiella zinckenella* Treitschke (Lepidoptera: Pyralidae). *Jurnal Penelitian Andalas* 12(32): 114–121.
- Zawawi, M.F., S.Y. Kahar, and U.S. Tresnaputra. 1995. Pest control of *Plutella xylostella* (L.) using larvae parasitoid of *Diadegma eucephaga* H. and its problems. W. Wakman, A. Muis, dan M. Yasin (Ed.). Seminar dan Pertemuan Tahunan Perhimpunan Entomologi Indonesia Cabang Ujung Pandang, Perhimpunan Fitopatologi Indonesia Komda Sulawesi Selatan dan Himpunan Perlindungan Tumbuhan Indonesia Komda Sulawesi Selatan. PEI Ujung Pandang.
- Zhang, C. and C.Z. Wang. 2003. cDNA cloning and molecular characterization of a cysteine-rich gene from *Campoletis chloridae* polydnavirus. *DNA Seq.* 14(6): 413–419.