

HERITABILITAS, SUMBER GEN, DAN DURABILITAS KETAHANAN VARIETAS PADI TERHADAP PENYAKIT HAWAR DAUN BAKTERI

Heritability, Gene Resource, and Durability of Rice Varieties Resistance To Bacterial Leaf Blight Disease

Dini Yuliani dan Wage Ratna Rohaeni

Balai Besar Penelitian Padi
 Jalan Raya No. 9, Sukamandi, Kabupaten Subang 41256, Jawa Barat
 Telp. (0260) 520157; (0260) 520158
 E-mail: bbpadi@litbang.pertanian.go.id; diniyuliani2010@gmail.com

Diterima: 20 Juni 2017; Direvisi: 25 Oktober 2017; Disetujui: 7 November 2017

ABSTRAK

Penyakit hawar daun bakteri (HDB) merupakan salah satu kendala dalam peningkatan produksi padi. Penggunaan varietas tahan merupakan cara pengendalian yang efektif dan mudah diterapkan petani. Tulisan ini membahas heritabilitas dan sumber gen ketahanan varietas padi terhadap penyakit HDB dan strategi mempertahankan durabilitas varietas tahan sebagai salah satu upaya pengendalian melalui pemuliaan tanaman mendukung upaya peningkatan produksi padi. Perakitan dan pengembangan varietas tahan berperan penting mengendalikan penyakit HDB, karena memiliki mekanisme ketahanan genetik yang dapat diwariskan kepada keturunannya. Varietas dengan ketahanan vertikal mudah dipatahkan oleh patogen, sehingga perlu upaya perakitan varietas dengan ketahanan horizontal. Untuk memperoleh keturunan tanaman padi yang tahan terhadap penyakit HDB dalam perakitan varietas, posisi tetua tahan sebaiknya diperankan sebagai tetua betina yang memiliki daya gabung khusus yang tinggi. Sifat ketahanan HDB dari populasi tetua yang mengandung gen dari hasil silang ganda memiliki heritabilitas lebih tinggi. Populasi turunan dari silang ganda memiliki ketahanan multigenik dan berpeluang menghasilkan individu rekombinan tahan untuk periode yang lama (*durable*). Ketersediaan varietas tahan yang *durable* menjadi syarat utama dalam pengendalian penyakit HDB secara berkelanjutan. Hal ini dapat dilakukan dengan perbaikan ketahanan varietas melalui perakitan varietas dengan berbagai sumber ketahanan, di antaranya padi liar, padi lokal, dan padi introduksi.

Kata kunci: Padi, varietas, ketahanan, hawar daun bakteri, durabilitas, heritabilitas

ABSTRACT

Bacterial leaf blight (BLB) disease is one of the obstacles in increasing of rice production. The use of resistant varieties is an effective and easy to implement for farmers. This paper discusses the heritability and source of resistance genes of rice varieties against the BLB disease and strategies to maintain the durability of resistant varieties as one of the control efforts through plant breeding to supports the increasing of rice production. Assembling and development of resistant varieties play an important role in controlling BLB disease because it has a genetic resistance

mechanism that can be inherited to progeny level. Varieties with vertical resistance are easily broken by pathogens, so it is necessary to assembling of varieties with horizontal resistance. To obtain the resistant progeny to BLB disease in the assembly of varieties, the position of the resistant varieties should be played as a female parent that has a high specific joining power. The nature of resistance to BLB is from a population whose parent genes are derived from multiple cross results has higher heritability. The populations derived from a double-cross have multigenic resistance and have the potential to produce recombinant individuals resistant for prolonged periods (durable). The availability of durable resistant varieties become a key requirement in sustainable BLB disease control. This matter can be done by improving the resistance of varieties through the assembling of varieties with various sources of resistance such as wild rice, local rice, and introduced rice.

Keywords: Rice, varieties, resistance, bacterial leaf blight, durability, heritability

PENDAHULUAN

Hawar daun bakteri (HDB) yang termasuk penyakit utama tanaman padi dapat menurunkan produksi beras nasional. Penyakit ini disebabkan oleh bakteri patogen *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Sudir dan Suprihanto 2008). Patogen ialah organisme hidup yang menyebabkan penyakit pada tanaman sebagai sarana untuk bertahan hidup (Leonberger *et al.* 2016). Penyakit HDB tersebar luas mulai dari dataran rendah hingga dataran tinggi dan dijumpai pada berbagai agroekosistem padi, yang meliputi lahan sawah irigasi, tadah hujan, lahan kering, dan lahan rawa (Suparyono *et al.* 2003). Penyakit ini tersebar luas di 32 provinsi di Indonesia dengan tingkat penularan berkisar dari ringan hingga berat (Ditlinton 2015).

Infeksi *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* (Xoo) dapat menghambat pertumbuhan tanaman padi, di antaranya berkurangnya jumlah daun secara tidak langsung, mengurangi jumlah malai, dan menghambat pengisian

bulir. Fase pertumbuhan tanaman dan varietas padi berpengaruh terhadap perkembangan penyakit HDB. Semakin muda tanaman padi terinfeksi semakin cepat perkembangan penyakit HDB (Khaeruni *et al.* 2014).

Gejala penyakit HDB berupa bercak kebasahan, semula pada tepi atau ujung daun padi, kemudian berkembang ke arah pangkal daun berwarna hijau keabuan. Lebih lanjut, helaian daun menjadi keriput dan menggulung hingga seluruh daun mengering (Ou 1985). Gejala penyakit pada tanaman padi fase vegetatif disebut kresek, sedangkan pada fase generatif disebut hawar daun (Sudir dan Suprihanto 2008).

HDB menduduki peringkat keempat dari tujuh penyakit utama tanaman padi. Penularan HDB di Indonesia dalam periode 2010-2014 cukup tinggi, berkisar antara 65,3-115,3 ribu ha. Tanaman padi yang mengalami puso akibat infeksi penyakit HDB dalam periode tersebut berkisar antara 6,50-62,20 ha (Ditlantan 2015).

Sudir dan Sutaryo (2011) melaporkan tingkat keparahan penyakit HDB berkorelasi positif dengan penurunan hasil gabah. Ambang kerusakan tanaman pada musim kemarau sekitar 10% dan pada musim hujan 16%. Setelah ambang kerusakan tersebut, setiap kenaikan keparahan penyakit 10% menyebabkan kehilangan hasil padi 5,8% pada musim kemarau dan 3,7% pada musim hujan. Di India, tingkat keparahan penyakit HDB mencapai 65-71% sehingga nyata menurunkan produksi padi. Kehilangan hasil padi akibat penularan HDB di empat wilayah epidemik di India berkisar antara 92.000-105.000 ton di Nellore, 30.000-36.000 ton di Godavari Barat, 46.000 ton di Karnal, dan 22.000 ton di Rangareddy (Rajarajeswari and Muralidharan 2006).

Penggunaan varietas tahan merupakan cara mudah dan efektif mengendalikan penyakit HDB. Meskipun demikian, menurut Sudir *et al.* (2012), penanaman satu jenis varietas tahan secara terus menerus dalam jangka panjang tidak dianjurkan karena dapat mempercepat patahnya ketahanan varietas dan memacu terbentuknya patotipe baru yang lebih virulen.

Pemuliaan tanaman padi tahan HDB menjadi salah satu program penting dalam perakitan dan perbaikan varietas padi menggunakan berbagai sumber ketahanan yang mengacu pada kondisi patotipe *Xoo* di lapangan. Perakitan dan perbaikan varietas tahan ke depan diharapkan memiliki karakter heritabilitas yang tinggi dan ketahanan yang *durable*. Menurut Nafisah *et al.* (2007), pendugaan heritabilitas suatu sifat pada populasi tanaman dapat membantu pemulia dalam seleksi dan evaluasi potensi genetik suatu populasi.

Tulisan ini membahas heritabilitas dan sumber gen ketahanan varietas padi terhadap penyakit HDB dan strategi mempertahankan durabilitas varietas tahan sebagai salah satu upaya pengendalian melalui pemuliaan tanaman mendukung upaya peningkatan produksi padi.

MEKANISME KETAHANAN TANAMAN TERHADAP PATOGEN

Secara alamiah tanaman memiliki ketahanan tertentu terhadap patogen. Tanpa memiliki sifat ketahanan maka tanaman akan mengalami penularan berat oleh patogen. Ketahanan yang dimaksud ialah ketahanan tanaman yang dikuasai oleh gen, sehingga sifat ketahanannya dapat diwariskan kepada keturunannya. Perkembangan gen tahan pada tanaman merupakan hasil koevolusi antara inang dengan patogen yang telah berlangsung lama (Rahim *et al.* 2012).

Menurut Muhuria (2003), ketahanan tanaman bersifat (1) genik, yaitu sifat tahan yang diatur oleh sifat genetik yang dapat diwariskan, (2) morfologik, yaitu sifat tahan karena sifat morfologi tanaman yang tidak menguntungkan bagi hama/patogen, dan (3) kimiawi, yaitu sifat tahan karena zat kimia yang dihasilkan tanaman. Berdasarkan susunan dan sifat gen, ketahanan genetik dapat dibedakan menjadi: (1) monogenik, yaitu sifat tahan yang diatur oleh satu gen dominan atau resesif, (2) oligogenik, yaitu sifat tahan yang diatur oleh beberapa gen yang saling menguatkan, dan (3) poligenik, yaitu sifat tahan yang diatur oleh banyak gen yang saling menambah dan masing-masing gen memberikan reaksi yang berbeda sehingga timbul ketahanan dengan spektrum luas. Ketahanan genetik dibedakan menjadi beberapa tipe: (1) vertikal, yaitu bersifat sangat tahan namun mudah patah (menjadi tidak tahan) oleh munculnya biotipe/patotipe baru, (2) horizontal, yaitu memiliki tingkat ketahanan dengan status "agak tahan", dan (3) ganda atau multilini, yaitu campuran beberapa galur dengan komponennya masing-masing memiliki fenotipe yang sama namun gen yang berbeda memiliki ketahanan terhadap beberapa jenis hama/patogen.

Ketahanan vertikal terdapat pada varietas yang memiliki ketahanan terhadap satu atau beberapa ras patogen dan bersifat mengurangi inokulum awal infeksi dari patogen sehingga mengurangi tingkat keparahan penyakit. Ketahanan horizontal terjadi apabila tanaman inang sama efektifnya terhadap semua ras patogen dan memiliki daya kerja yang dapat menurunkan epidemi setelah terjadi perkembangan patogen. Varietas dengan ketahanan vertikal mudah patah sehingga perlu diupayakan melepas varietas yang memiliki ketahanan horizontal atau ketahanan ganda (*multiple resistance*) atau multilini sebagai suatu upaya untuk mengurangi kepekaan genetik yang biasa dialami oleh varietas dengan ketahanan vertikal (Muhuria 2003).

Penanaman varietas yang memiliki ketahanan horizontal diharapkan dapat mengurangi kepatahan akibat patogen. Pendekatan genetik dan patologis dalam perakitan varietas dengan ketahanan horizontal berperan penting mengurangi kerusakan tanaman akibat patahnya ketahanan vertikal yang dihasilkan dari variasi patogenitas bakteri patogen. Selain itu perlu pula

dipelajari hubungan fisiologis dan ultrastruktur tanaman padi dengan inang parasit (Noda *et al.* 1990). Aspek fisiologis berperan dalam perkembangan patogen dan ketahanan tanaman. Suryadi dan Triny (2008) menginformasikan varietas padi yang menunjukkan ketahanan relatif tinggi terhadap HDB memiliki kandungan gula reduksi (GR) dan nisbah gula reduksi nitrogen (GR/N) relatif lebih tinggi dibanding varietas rentan seperti IR64. Varietas Cisadane memiliki nilai GR/N relatif lebih tinggi.

HERITABILITAS VARIETAS TAHAN

Pola pewarisan ketahanan genetik varietas terhadap hama dan penyakit, tipe ketahanan, mekanisme ketahanan, dan sumber ketahanan genetik perlu diketahui sebelum memulai program perbaikan ketahanan tanaman. Pola pewarisan genetik atau heritabilitas merupakan parameter yang menggambarkan daya waris individu kepada keturunannya atau derajat kemiripan di antara keduanya untuk sifat tertentu dalam menganalisis pengaruh genetik dan lingkungan terhadap kemiripan tersebut (Supriyanta 2002).

Nilai Duga Heritabilitas

Untuk meningkatkan efektivitas seleksi terhadap suatu karakter diperlukan parameter yang dapat menjelaskan perbedaan antarindividu yang disebabkan oleh perbedaan genetik. Parameter tersebut ialah nilai duga heritabilitas yang merupakan proporsi varian genetik terhadap varian fenotipe dalam suatu populasi biologis (Daradjat *et al.* 2001).

Heritabilitas terbagi menjadi dua, yakni heritabilitas arti sempit (*narrow-sense heritability*, h^2) dan heritabilitas arti luas (*broad-sense heritability* - H^2). Respon seleksi dan nilai korelasi antarkarakter dipengaruhi oleh heritabilitas arti sempit (h^2) (Visscher *et al.* 2008). Nilai heritabilitas arti sempit merupakan proporsi dari keragaman gen aditif yang diturunkan dan relatif dipengaruhi oleh faktor lingkungan dan memberikan perkiraan akurat dalam proses seleksi. Informasi ini dapat membantu dalam perencanaan perakitan varietas tahan.

Heritabilitas arti sempit (h^2):

$$\sigma_p^2 = \sigma_G^2 + \sigma_E^2$$

$$h^2 = \frac{\sigma_G^2}{\sigma_p^2}$$

Heritabilitas arti luas (H^2):

$$\sigma_p^2 = \sigma_A^2 + \sigma_D^2 + \sigma_I^2$$

$$H^2 = \frac{\sigma_A^2}{\sigma_p^2}$$

$\uparrow \frac{2}{p}$ adalah keragaman fenotipe, $\uparrow \frac{2}{G}$ keragaman genetik, keragaman lingkungan, $\uparrow \frac{2}{A}$ ragam aditif, $\uparrow \frac{2}{D}$ ragam dominan, dan $\uparrow \frac{2}{I}$ ragam epistatis. Epistatis ialah fenomena sifat yang tidak muncul karena adanya sifat yang lain (Visscher *et al.* 2008). Nilai duga heritabilitas rendah jika $H_{bs}^2 < 20\%$, sedang jika $20\% < H_{bs}^2 < 50\%$, dan tinggi jika $H_{bs}^2 > 50\%$ (Stanfield 1983).

Nilai heritabilitas yang tinggi berperan penting dalam meningkatkan efektivitas seleksi. Jika karakter memiliki heritabilitas tinggi maka seleksi dapat berlangsung efektif dan dapat digunakan pada generasi awal karena pengaruh lingkungan relatif kecil, sehingga faktor genetik lebih dominan (Lestari *et al.* 2012). Menurut Daradjat *et al.* (2009), semakin banyak varietas yang beradaptasi baik pada lingkungan tertentu semakin meningkat variabilitas genetik tanaman. Kondisi ini mampu memperkecil tekanan seleksi terhadap hama dan atau penyakit tanaman yang secara tidak langsung juga memperkecil peluang munculnya biotipe hama dan atau strain penyakit yang baru.

Faktor yg mempengaruhi nilai duga heritabilitas ialah ragam genetik, ragam lingkungan, ragam interaksi genetik dengan lingkungan (G x E), dan tipe persilangan. Karakter yang dipengaruhi oleh aksi gen aditif akan memiliki nilai duga heritabilitas yang tinggi, sedangkan apabila karakter dikendalikan oleh aksi gen nonaditif maka nilai duga heritabilitas akan rendah. Pengaruh lingkungan dan interaksi G x E berdampak negatif terhadap nilai heritabilitas (Suwanto dan Nasrullah 2011). Dengan demikian, semakin tinggi ragam lingkungan dan ragam interaksi G x E akan semakin kecil nilai heritabilitas. Hal lain yang menarik ialah terdapat pengaruh resiprokal terhadap nilai duga heritabilitas.

Mekanisme Pewarisan Gen Ketahanan pada Varietas Tahan

Aksi gen yang mengatur mekanisme sifat ketahanan terhadap penyakit HDB pada tanaman padi adalah aksi gen nonaditif (Habarurema 2012). Aksi gen nonaditif dipengaruhi oleh lingkungan yang ditandai oleh perbandingan proporsi ragam daya gabung umum (DGU) dan daya gabung khusus (DGK) lebih besar dari 1 (Widyastuti 2016). DGU padi inbrida merupakan rata-rata kemampuan kesesuaian suatu inbrida dalam persilangan dengan kelompok inbrida lainnya, sedangkan DGK adalah daya kemampuan kesesuaian suatu inbrida dengan inbrida tertentu (Sutoro dan Setyowati 2014). DGU dan DGK merupakan parameter genetik yang biasa digunakan dalam mengidentifikasi potensi galur-galur inbrida dalam perakitan varietas hibrida. Materi yang digunakan pada penelitian DGU dan DGK adalah galur-galur padi mandul jantan tipe sitoplasma *wild abortive* untuk sifat toleran kekeringan (Widyastuti 2016).

Menurut Habarurema (2012) terdapat pengaruh resiprokal terhadap sifat ketahanan HDB pada keturunannya. Dua tetua yang memiliki DGK tinggi berpeluang besar menghasilkan keturunan tahan penyakit HDB. Hasil persilangan Nerica14 x irat104 dan CO39 x Nerica10 direkomendasikan sebagai varietas padi hibrida tahan HDB. Varietas Nerica14 dan Nerica10 adalah tetua tahan yang memiliki DGU dan DGK yang baik. Seleksi pada keturunan hibrida (P1 x P2) perlu dipisah dengan resiprokalnya (P2 x P1). Untuk memperoleh peluang yang lebih besar dalam menghasilkan varietas tahan HDB maka posisi tetua tahan sebaiknya ditempatkan sebagai tetua betina.

Heritabilitas Sifat Ketahanan terhadap Hawar Daun Bakteri

Nilai heritabilitas ketahanan terhadap penyakit HDB tergolong rendah karena sifat tahan tanaman dipengaruhi oleh lingkungan. Nilai heritabilitas dapat ditingkatkan dengan metode silang ganda (Habarurema 2012). Sifat ketahanan HDB dari populasi yang gen tetuanya berasal dari hasil silang ganda memiliki heritabilitas lebih tinggi daripada tetua yang berasal dari silang tunggal. Populasi dengan gen tahan lebih sedikit memiliki heritabilitas genetik yang lebih rendah daripada populasi yang memiliki gen tahan lebih banyak (Nafisah *et al.* 2007; Tasliyah 2012). Heritabilitas tetua yang berasal dari hasil silang tunggal memiliki nilai 0,19. Nilai heritabilitas paling tinggi berasal dari tetua hasil silang ganda, yaitu 0,60 (Tabel 1).

Sifat tahan terhadap penyakit HDB memiliki nilai duga heritabilitas arti luas maupun arti sempit yang rendah hingga sedang. Peluang mendapatkan nilai duga heritabilitas yang tinggi ($H^2 > 50\%$) diperoleh pada tipe persilangan *double cross* dengan tetua jantan dari hasil persilangan *single cross* tetua yang memiliki gen tahan *Xa* secara piramiding dengan kombinasi lebih dari tiga gen tahan (Nafisah *et al.* 2007). Dengan demikian, untuk memperoleh karakter tahan HDB dengan nilai heritabilitas $>50\%$ dapat dilakukan dengan menyilangkan tetua yang memiliki gen *Xa/xa* lebih dari tiga jenis gen tahan menggunakan metode *double cross*.

PERAKITAN VARIETAS DENGAN KERAGAMAN SUMBER GEN TAHAN

Perakitan varietas berpotensi hasil tinggi mengalami kendala akibat sempitnya variabilitas genetik plasma nutfah yang ada dan dekatnya tingkat kekerabatan antarvarietas unggul yang ditanam petani. Hal tersebut diindikasikan oleh gejala pelandaian produksi. Rendahnya keanekaragaman sumber daya genetik akan meningkatkan kerawanan genetik padi apabila terjadi wabah hama atau penyakit. Kerawanan genetik makin meningkat dengan praktek budi daya padi dua kali tanam dalam setahun (Daradjat *et al.* 2009).

Sumber Gen Ketahanan dari Padi Liar

Varietas unggul yang telah berkembang saat ini tidak mampu berproduksi lebih tinggi karena keterbatasan kemampuan sumber daya genetik. Untuk menghasilkan varietas unggul yang memiliki sifat-sifat yang diinginkan melalui program pemuliaan perlu melibatkan berbagai sumber gen alternatif. Spesies padi liar diketahui sebagai sumber gen potensial yang telah berhasil diintrogresikan ke tanaman padi budi daya dan mampu mengatasi kendala produksi. Spesies padi liar berperan penting sebagai sumber gen dalam pemuliaan tanaman dan tidak ditemukan pada budi daya. Oleh karena itu, spesies padi liar perlu dimanfaatkan semaksimal mungkin untuk mengatasi kendala produksi melalui perakitan varietas (Abdullah 2006).

Di sisi lain, ras patogen terus berkembang membentuk ras, strain, dan patotipe baru. Dalam hal ini diperlukan identifikasi sumber gen ketahanan baru untuk digunakan dalam perakitan varietas tahan. Padi liar yang telah teridentifikasi bereaksi tahan terhadap patogen *Xoo* adalah *Oryza nivara*, *O. longistminata*, dan *O. punctata* yang direkomendasikan pemanfaatannya dalam program pemuliaan tanaman padi (Akhtar *et al.* 2011).

Sumber Gen Ketahanan dari Padi Lokal

Alternatif sumber gen ketahanan lainnya adalah padi lokal. Yuliani *et al.* (2014) telah memperoleh varietas lokal

Tabel 1. Nilai heritabilitas beberapa hasil persilangan untuk ketahanan terhadap penyakit HDB.

Progeni	Heritabilitas arti luas	Heritabilitas arti sempit	Referensi
F2 turunan Nerica4, Nerica10, dan Nerica14 (silang tunggal)	16.36%	92%	Habarurema <i>et al.</i> (2012)
Silang tunggal genotipe IRBB (2 gen <i>Xa/xa</i>)	-	19%	Nafisah <i>et al.</i> (2007)
Silang ganda IRBB (>3 gen <i>Xa/xa</i>) tipe 1 (A/B//C)	-	65%	Nafisah <i>et al.</i> (2007)
Silang ganda IRBB (>3 gen <i>Xa/xa</i>) tipe 2 (A//B/C)	-	30%	Nafisah <i>et al.</i> (2007)

(Kutuk, Mansur, dan Ketan Belimbing) yang konsisten tahan terhadap *Xoo* patotipe III pada musim hujan 2012/2013 dan musim kemarau 2013. Susanto dan Sudir (2012) juga telah mengidentifikasi varietas lokal yang bereaksi tahan atau agak tahan terhadap *Xoo* patotipe III dan agak tahan atau agak rentan terhadap *Xoo* patotipe IV dan VIII, sehingga memiliki ketahanan yang relatif baik dan berspektrum luas. Varietas lokal yang bereaksi tahan terhadap penyakit HDB seperti Ketan Garut, Pandan wangi, Remaja, dan Gembang dapat digunakan sebagai tetua tahan pada perakitan dan perbaikan varietas unggul baru (VUB) tahan HDB. Padi lokal ini telah beradaptasi pada lingkungannya sehingga dapat diadopsi dan dikembangkan untuk menanggulangi epidemik penyakit HDB.

Sumber Gen Ketahanan dari Padi Introduksi

Berdasarkan data bank gen International Rice Research Institute (IRRI) dalam Tasliyah *et al.* (2013), terdapat 28

varietas IRBB rakitan IRRI yang mengandung gen ketahanan terhadap penyakit HDB. Pada varietas IRBB terdapat gen yang mengendalikan sifat tahan terhadap HDB, yaitu gen mayor (*Xa*) dan gen minor (*xa*). Dari varietas IRBB rakitan IRRI teridentifikasi 11 varietas yang mengandung gen tunggal dan 17 varietas mengandung multigen (Tabel 2).

Semua varietas IRBB telah dikoleksi oleh Balai Besar Penelitian Tanaman Padi (BB Padi) dengan nomor aksesi tertera pada Tabel 2, kecuali IRBB 66. Hampir semua varietas IRBB yang dikoleksi BB Padi telah diuji ketahanannya terhadap penyakit HDB.

Yunani *et al.* (2014) melaporkan varietas IRBB yang mengandung gen tahan mayor *Xa* atau gen minor *xa* tidak selalu tahan terhadap penyakit HDB, terutama patotipe IV. Hal ini menunjukkan tidak semua varietas IRBB dapat dijadikan tetua persilangan dalam perakitan varietas tahan HDB. Namun dari hasil skrining teridentifikasi lima varietas IRBB yang bereaksi sangat tahan yakni IRBB 7, IRBB 21, IRBB 50, IRBB 52, dan IRBB 58. Pada varietas IRBB 7 dan IRBB 21 terdapat gen tunggal yang bersifat dominan yaitu *Xa7* dan *Xa21*. Varietas IRBB 50, IRBB 52, dan IRBB 58

Tabel 2. Varietas IRBB dengan gen ketahanannya terhadap penyakit HDB.

Aksesi	Varietas	Pedigree	Gen ketahanan* ¹⁾	Skor toleransi thd patotipe IV** ²⁾
4855	IRBB 1	IR24*5/Kogyoku	<i>Xa1</i> dari Kogyoku	7
4857	IRBB 3	IR24*5/Chugoku45	<i>Xa3</i> dari Wase Aikoku	3
805	IRBB 4	IR24*5/IR20	<i>Xa4</i> dari TKM6	7
806	IRBB 5	IR24*5/IR1545-339	<i>xa5</i> dari DZ192	3
807	IRBB 7	IR24*5/DV85	<i>Xa7</i> dari DV85	1
808	IRBB 8	IR24*5/P1231129	<i>xa8</i> dari P1231129	7
7582	IRBB 10	10 IR24*5/Cas209	<i>Xa10</i> dari Cas209	
4863	IRBB 11	11 IR24*5/IR8	<i>Xa11</i> dari IR8	7
4864	IRBB 13	13 BJI/5*IR24	<i>xa13</i> dari BJI	7
8240	IRBB 14	14 Taichung native1/5*IR24	<i>Xa14</i> dari TN1	-
		21 IR24*8/ <i>Oryza</i>	<i>Xa21</i> dari <i>Oryza</i> 1	
813	IRBB 21	<i>Longistaminata</i>	<i>Longistaminata</i>	1
4867	IRBB 50	tidak ada informasi	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i>	1
815	IRBB 51	IR72912	<i>Xa4</i> + <i>xa13</i>	7
816	IRBB 52	IR72913	<i>Xa4</i> + <i>Xa21</i>	1
817	IRBB 53	R72914	<i>xa5</i> + <i>xa13</i>	3
818	IRBB 54	IR72915	<i>xa5</i> + <i>Xa21</i>	3
8241	IRBB 55	IR72916	<i>xa13</i> + <i>Xa21</i>	7****
4873	IRBB 56	IR72918	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>xa13</i>	5
8242	IRBB 57	IR72919	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa21</i>	-
822	IRBB 58	IR72920	<i>Xa4</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>	1
823	IRBB 59	IR72920	<i>xa5</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>	3
8243	IRBB 60	IR72920	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>	7****
7008	IRBB 61	IRBB60/IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i>	7****
7033	IRBB 62	IRBB60/IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i>	-
7039	IRBB 63	IRBB60/IRBB7	<i>xa5</i> + <i>Xa7</i> + <i>xa13</i>	-
7025	IRBB 64	IRBB60/IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i> + <i>Xa21</i>	-
7038	IRBB 65	IRBB60/IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>Xa7</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>	-
	IRBB 66	IRBB60/IRBB7	<i>Xa4</i> + <i>xa5</i> + <i>Xa7</i> + <i>xa13</i> + <i>Xa21</i>	-
	Angke	IR64 ⁶ /IRBB5	<i>xa5</i>	1****)
	Conde	IR64 ⁶ /IRBB7	<i>Xa7</i>	1****)

Ket.: *) Tasliyah *et al.* (2013), **) Yunani *et al.* (2014), ***) BB Biogen (2007), ****) Yuliani *et al.* (2015). Skor ketahanan HDB: 1= sangat tahan, 3= tahan, 5= agak rentan, 7= rentan, 9= sangat rentan, dan - = belum ada informasi pengujian.

mengandung gen tahan piramiding berturut-turut *Xa4* + *xa5*; *Xa4* + *Xa21*; dan *Xa4* + *xa13* + *Xa21*. Varietas IRBB yang sangat tahan terhadap HDB dapat direkomendasikan sebagai tetua dalam perakitan varietas unggul padi tahan penyakit HDB.

Upaya pengendalian penyakit HDB secara berkelanjutan dapat dilakukan melalui perbaikan ketahanan varietas secara cermat karena struktur dan dominasi patotipe *Xoo* di Indonesia berbeda dengan patotipe *Xoo* koleksi IRRI (Tasliyah *et al.* 2013). Di antara gen tahan HDB, terdapat gen resesif *xa5* dan gen dominan *Xa7* yang efektif mengendalikan beberapa patotipe *Xoo* di Indonesia. Kedua gen tahan tersebut telah disisipkan ke dalam varietas IR64 melalui silang-balik (*backcross*). Gen tahan pada varietas IR64 kemudian disilangkan dengan varietas IRBB 5 atau IRBB 7 sehingga menghasilkan varietas Angke dan Conde yang masing-masing mengandung gen *xa5* dan *Xa7*. Kedua varietas unggul ini merupakan hasil rakitan pemulia Indonesia dan telah diuji dengan patotipe *Xoo* asal Indonesia (BB Biogen 2007).

PERBAIKAN KETAHANAN VARIETAS

Perbaikan ketahanan varietas padi terhadap penyakit HDB telah banyak dilakukan dan varietas unggul yang dihasilkan telah dilepas untuk diadopsi petani. Terdapat tiga varietas unggul baru padi sawah irigasi yang tahan

terhadap tiga patotipe dominan penyakit HDB (patotipe III, IV, dan VIII), yakni Inpari 1, Inpari 6 Jete, dan Inpari 17 (BB Padi 2015). Patotipe ialah sinonim dari *strain*, *form*, *variant*, *pathovar*, atau ras (*race*), yaitu populasi patogen yang semua anggota individunya mempunyai kemampuan yang sama sebagai parasit (Sudir *et al.* 2012). Patotipe ditentukan berdasarkan reaksi virulensi terhadap satu set perangkat varietas diferensial terpilih (Suparyono *et al.* 2003).

Varietas Inpari 1, Inpari 6 Jete, dan Inpari 17 direkomendasikan sebagai tetua tahan dalam perakitan varietas unggul tahan HDB karena berpeluang besar dalam menghasilkan keturunan tahan. Varietas unggul baru yang memiliki ketahanan terhadap patotipe III dan IV adalah Inpari 4. Varietas tahan patotipe III paling banyak, di antaranya Inpari 5, Inpari 11, Inpari 16, Inpari 18, Inpari 19, Inpari 20, Inpari 20, Inpari 21, Inpari 22, Inpari 23, Inpari 24, Inpari 25, Inpari 26, Inpari 27, Inpari 28, Inpari 31, Inpari 32, Inpari 33, Inpari 43, dan Inpari 44 (Tabel 3).

VUB padi sawah irigasi yang telah teruji tahan dapat dikembangkan untuk mengatasi epidemik penyakit HDB. Jumlah varietas unggul padi yang telah dilepas di Indonesia cukup banyak yang dapat dikembangkan sesuai kebutuhan ditinjau dari segi umur, postur tanaman, bentuk gabah, tekstur nasi, potensi hasil, selera pasar, dan ketahanan terhadap hama penyakit. Dengan demikian banyak pilihan bagi petani dalam menentukan varietas yang akan dikembangkan, sesuai dengan preferensi konsumen dan spesifik lokasi.

Tabel 3. Tingkat ketahanan varietas unggul baru padi sawah irigasi terhadap penyakit HDB.

Varietas	Pedigree	Tingkat ketahanan terhadap HDB patotipe		
		III	IV	VIII
Inpari 1	R64/IRBB-7//IR64	T	T	T
Inpari 4	S4384F-14-1/WayApo Buru//S4384F-14-1	T	T	AR
Inpari 5 Merawu	SHEN NUNG 89-366/KetanLumbu	T	AT	AT
Inpari 6 Jete	Dakava line 85/Membramo	T	T	T
Inpari 16 Pasundan	Ciherang/ Cisadane// Ciherang	T	AR	AR
Inpari 17	Bio9-MR-V3-11-PN-5// IR64*3/IRBB21	T	T	T
Inpari 18	BP364B-33-3-PN-5-1/ Bio530B-45-9-3-1	T	AT	R
Inpari 19	BP342B-MR—1-3/ BP226E-MR-76	T	AT	R
Inpari 20	S2823E-KN-33/ IR64// S2823E/ KN/ 33	T	AR	R
Inpari 21	Sitali/ S3383-1d-Pn-16-2/ S969B-265-1-4-1	T	AR	AR
Inpari 22	IR42/IRBB5// CIHERANG// TOWUTI	T	R	R
Inpari 23 Bantul	B11738RS(Gilirang/ BP342F-MR-1-3//Gilirang)	T	AT	R
Inpari 24 Gabusan	Bio 12 – MR-1-4-PN-6/ Beras Merah	T	AT	AR
Inpari 25 Opak Jaya	BIO 530C-MR-1/ IRBB 21	T	AT	AT
Inpari 26	Introduksi dari IRRI (SHINEI / CHINA 971)	T	AR	AR
Inpari 27	Introduksi dari IRRI (BALDO/7904-TR4-4-2-1-1)	T	AR	AR
Inpari 28 Kerinci	IR 63872-14-2-2-1/ CEA-1	T	AR	AR
Inpari 31	Pepe/BP342B-MR-1-3-KN-1-2-3-6-MR-3-BT-1	T	AT	AT
Inpari 32	Ciherang/IRBB64	T	AT	AT
Inpari 33	BP/360E-MR-79-PN-2/IR71218-38-4-3//BP360E-MR-79-PN-2	T	AT	AT
Inpari 43 Agritan GSR	WuFengZhan/IRBB5/WuFengZhan	T	AT	AT
Inpari 44 Agritan	Kebo x Ciherang	T	AR	AT

Sumber: BB Padi (2015).

STRATEGI MEMPERTAHANKAN DURABILITAS VARIETAS TAHAN TERHADAP HDB

Tujuan utama pemuliaan tanaman untuk ketahanan terhadap HDB ialah memperoleh varietas unggul yang dapat bertahan lama mengatasi kehilangan hasil akibat serbuan patogen di lapangan. Nafisah *et al.* (2007) telah menghasilkan populasi turunan silang ganda (set III) dari seleksi daur ulang siklus I yang memiliki ketahanan multigenik terhadap HDB dan berpeluang menghasilkan individu rekombinan tahan untuk periode yang lama (*durable*).

Untuk menghasilkan varietas tahan yang *durable* dibutuhkan kerja sama multidisiplin, di antaranya patologi, pemuliaan tanaman, dan epidemiologi untuk menggabungkan diagnosis, model penyakit, dan program pemuliaan ke dalam platform untuk menyesuaikan penyebaran varietas. Visi ini tidak membatasi bidang penelitian lain untuk berkontribusi dalam pengembangan varietas unggul. Peneliti dari berbagai disiplin ilmu dapat memberikan rekomendasi varietas unggul yang akan dikembangkan untuk mengurangi epidemik (Dossa *et al.* 2015).

Tanam Varietas Tahan Berdasarkan Patotipe *Xoo*

Struktur dan dominasi patotipe *Xoo* cepat berubah dari waktu ke waktu dan berbeda dari suatu daerah dengan daerah lainnya. Oleh karena itu, pemantauan penyebaran geografis patotipe HDB diperlukan dari waktu ke waktu (Sudir dan Handoko 2012).

Patotipe *Xoo* yang berkembang di Indonesia adalah patotipe III, IV, dan VIII. Di sentra produksi padi di Pulau Jawa, patotipe *Xoo* didominasi oleh patotipe VIII, kecuali di Daerah Istimewa Yogyakarta. Di Pulau Jawa, patotipe VIII tersebar di dataran rendah dan dataran sedang, sementara patotipe III dan IV merupakan patotipe khas di daerah tertentu. Komposisi patotipe *Xoo* di sentra produksi padi di Pulau Jawa yaitu 23,5% patotipe III, 15,9% patotipe IV, dan 60,6% patotipe VIII (Sudir *et al.* 2009).

Berdasarkan virulensi lima varietas diferensial HDB diperoleh 2.658 isolat *Xoo* dari 10 provinsi sentra produksi padi di Indonesia, dengan komposisi 30% patotipe III, 36% patotipe IV, dan 34% patotipe VIII. Patotipe III dominan di D.I. Yogyakarta, Sulawesi Selatan, dan Sumatera Selatan. Patotipe IV dominan di Sumatera Utara, Lampung, dan Nusa Tenggara Barat. Patotipe VIII dominan di Jawa Barat, Banten, Jawa Tengah, dan Jawa Timur (Sudir dan Yuliani 2016). Menurut Suparyono *et al.* (2004), dominasi patotipe IV dan VIII mengindikasikan penyakit HDB masih menjadi ancaman produksi padi di Indonesia sejak sebagian besar varietas padi yang

berkembang di petani bereaksi rentan terhadap dua patotipe tersebut.

Pola sebaran patotipe bakteri *Xoo* diharapkan dapat digunakan sebagai acuan pengendalian penyakit HDB dengan penanaman varietas tahan berdasarkan patotipe yang ada di lapangan. Di daerah yang didominasi oleh HDB patotipe III disarankan menanam varietas padi tahan HDB patotipe III. Demikian juga di daerah yang didominasi oleh HDB patotipe IV dan patotipe VIII, masing-masing direkomendasikan menggunakan varietas tahan HDB patotipe IV dan VIII (Sudir *et al.* 2013).

Varietas padi tahan patotipe III antara lain Memberamo, Cibodas, Ciherang, Sintanur, Cigeulis, Inpari 5, Inpari 6, Inpari 7, Inpari 8, dan Inpari 16 hingga Inpari 28. Varietas tahan HDB patotipe IV di antaranya Ciujung, Conde, Angke, Inpari 1, Inpari 6, dan Inpari 17. Varietas tahan yang dianjurkan ditanam pada daerah endemis HDB patotipe VIII adalah Conde, Angke, Inpari 1, Inpari 4, Inpari 6, Inpari 17, dan Cimelati (Sudir dan Yuliani 2016).

Informasi komposisi dan dominasi patotipe *Xoo* di suatu wilayah berperan penting dalam kaitannya dengan program pengendalian dan pengembangan varietas tahan HDB. Hasil pengelompokan dan distribusi patotipe bakteri *Xoo* yang berasal dari areal pertanaman padi di Sulawesi Selatan menunjukkan keragaman varietas dengan tingkat ketahanan yang berbeda terhadap infeksi bakteri *Xoo* dan mampu memperlambat laju perkembangan dan munculnya patotipe baru yang menginfeksi tanaman padi sawah di beberapa daerah (Asyusuura 2016).

Kesesuaian varietas yang ditanam dengan patotipe patogen di lapangan meningkatkan efektivitas pengendalian HDB sehingga perkembangannya dapat diminimalisasi, umur ketahanan varietas dapat diperpanjang, dan kehilangan hasil dapat ditekan (Sudir *et al.* 2009).

Pergiliran Varietas Tahan

Penanaman satu varietas tahan secara terus menerus dapat mematahkan ketahanannya terhadap patogen karena tekanan seleksi. Pada kondisi lingkungan yang memungkinkan, patogen terutama *Xoo* dapat membentuk patotipe baru yang lebih virulen. Penelitian Sudir dan Suprihanto (2006) pada musim hujan menunjukkan terjadi perubahan strain *Xoo* ke arah yang lebih virulen. Perubahan ketahanan varietas terhadap *Xoo* dapat terjadi setelah inokulasi *Xoo* tiga kali secara beruntun seperti ditunjukkan oleh varietas tahan Java 14, tingkat ketahanannya berubah dari tahan menjadi rentan dengan tingkat keparahan penyakit 12,6-33,4%.

Pada daerah yang sama dapat dijumpai campuran patotipe *Xoo* yang berbeda. Hal ini mengindikasikan perlunya pergiliran varietas tahan berlatar belakang gen tahan kombinasi (piramiding gen). Analisis keragaman genetik *Xoo* penting artinya untuk membantu perakitan dan pengembangan varietas padi tahan HDB spesifik

lokasi. Sebanyak 15 isolat *Xoo* yang berasal dari beberapa daerah di Jawa Barat dan Jawa Tengah menunjukkan keragaman genetik yang cukup tinggi. Berdasarkan analisis gen 16SrRNA diperoleh 13 pola pita ARDRA yang berbeda. Hal ini menunjukkan keragaman genetik *Xoo* cukup tinggi dan patogen *Xoo* mudah berubah virulensinya sehingga sulit untuk dikendalikan. Oleh karena itu, para pemulia padi sebaiknya merakit varietas yang memiliki ketahanan horizontal terhadap HDB dengan menyilangkan dengan varietas yang memiliki latar belakang gen tahan terhadap HDB sehingga tidak mudah dipatahkan ketahanannya oleh patogen.

Berbeda dengan analisis Suryadi *et al.* (2014) berdasarkan pohon filogenetika yang menunjukkan isolat *Xoo* yang berasal dari daerah berbeda memiliki kerabatan secara genetik. Hal ini menunjukkan varietas dan faktor lingkungan berpengaruh terhadap komposisi dan dominasi *Xoo* di lapangan. Untuk mengatasi patahnya ketahanan varietas padi akibat sergapan patogen *Xoo* perlu dilakukan pergiliran varietas dengan berbagai latar belakang gen ketahanan untuk mengurangi tekanan seleksi. Pergiliran varietas perlu memperhatikan reaksi ketahanan varietas terhadap dominasi patotipe *Xoo* di lapangan.

Selain pergiliran varietas, upaya lain yang dapat dilakukan untuk mempertahankan durabilitas di antaranya penanaman varietas dengan sistem pencampuran atau mozaik varietas. Menurut Nirwanto (2010), pencampuran varietas merupakan salah satu cara yang dapat mengubah banyak karakter tanaman, termasuk ketahanan terhadap penyakit, tetapi harus mempunyai kesamaan apabila ditanam bersamaan. Pencampuran varietas tidak menyebabkan perubahan yang besar pada sistem budi daya, tetapi dapat meningkatkan stabilitas hasil dan dalam beberapa hal mengurangi penggunaan pestisida. Pencampuran varietas lebih mudah diaplikasikan dan dimodifikasi karena secara genetis seragam tetapi berbeda dalam ketahanan spesifik terhadap penyakit tanaman.

Sejak tahun 1960an Badan Litbang Pertanian telah 150an varietas unggul padi, tetapi hanya sebagian kecil yang berkembang luas di petani. Hal ini antara lain terkait dengan lambatnya diseminasi atau petani belum yakin sepenuhnya akan keunggulan varietas unggul baru. Petani tidak mudah mengganti varietas yang diadopsi dengan varietas yang baru sebelum yakin keunggulannya. Oleh karena itu perlu digiatkan penyuluhan, demonstrasi varietas, atau kegiatan diseminasi lainnya agar informasi varietas unggul baru dapat cepat sampai di lahan petani (Ruskandar 2006).

Pengambilan keputusan petani untuk mengubah kebiasaan menanam varietas unggul lama menjadi varietas unggul baru dipengaruhi oleh beberapa faktor, meliputi umur, tinggi tanaman, jumlah anakan produktif, ketahanan terhadap hama dan penyakit, hasil, ketersediaan benih dan keterjangkauan harga (Purwanto *et al.* 2012). Saat ini petani mulai menyukai varietas unggul baru, tetapi ketersediaan benihnya masih terbatas. Menurut Nurhati

et al. (2008), alur produksi dan distribusi benih padi masih menghadapi kendala. Sistem pendistribusian benih secara formal yang cukup panjang menjadi penyebab lambatnya adopsi varietas unggul baru padi oleh petani. Selain itu, keterbatasan informasi dan ketersediaan stok benih juga merupakan faktor penghambat penyebarluasan varietas unggul baru.

Untuk mempercepat adopsi varietas unggul baru oleh petani dapat diupayakan komersialisasi benih bermutu melalui kebijakan yang mendukung perakitan varietas, perbaikan sistem produksi dan pengelolaan benih sumber, pengembangan industri benih, tata niaga, dan promosi benih bermutu. Peningkatan kerja sama dan kemitraan dalam sistem produksi benih bermutu varietas unggul baru memberikan manfaat komersial bagi para pelaku yang terlibat (Samaullah 2008).

KESIMPULAN

Nilai heritabilitas karakter sifat ketahanan tanaman padi terhadap penyakit HDB tergolong rendah hingga sedang. Perbaikan ketahanan varietas dapat diupayakan melalui perakitan varietas dengan berbagai sumber ketahanan, di antaranya dari padi liar, padi lokal, dan padi introduksi. Sifat ketahanan varietas padi terhadap HDB dari populasi dengan gen tetua dari silang ganda memiliki heritabilitas yang lebih tinggi daripada silang tunggal. Populasi turunan silang ganda memiliki ketahanan multigenik dan berpeluang menghasilkan individu rekombinan tahan untuk periode yang lama (*durable*). Populasi dengan jumlah gen tahan lebih sedikit memiliki heritabilitas genetik lebih rendah daripada populasi dengan tetua yang memiliki lebih banyak gen tahan.

Strategi untuk mempertahankan durabilitas varietas tahan di antaranya dengan penanaman varietas tahan berdasarkan patotipe *Xoo* di lapangan, pergiliran varietas tahan dengan latar belakang gen tahan kombinasi (*pyramiding gene*), dan penanaman varietas dengan sistem pencampuran atau mozaik varietas.

DAFTAR PUSTAKA

- Abdullah, B. 2006. Potensi padi liar sebagai sumber genetik dalam pemuliaan padi. Buletin Iptek Tanaman Pangan 1(2): 143–152.
- Akhtar, M.A., F.M. Abbasi, H.A.M. Shahzad, and A.H. Shah. 2011. Evaluation of rice germplasm against *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* causing bacterial leaf blight. Pakistan Journal Bot. 43(6): 3021–3023.
- Asysyuura. 2016. Keragaman patotipe *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* pada tanaman padi di beberapa kabupaten di Sulawesi Selatan. Tesis. Sekolah Pascasarjana. Institut Pertanian Bogor. Bogor. 53 hlm.
- BB Biogen. 2007. Varietas unggul padi sawah tahan HDB. Warta Penelitian dan Pengembangan Pertanian 29(4): 17–18.
- BB Padi. 2015. Deskripsi varietas unggul baru padi. Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian. Kementerian Pertanian. 77 hlm.

- Daradjat, A.A., Nafisah, dan R. Kurniati. 2001. Variabilitas dan heritabilitas karakter indeks kerebahan tanaman padi sawah. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 20(3): 6–10.
- Daradjat, A.A., S. Silitonga, dan Nafisah. 2009. Ketersediaan plasma nutfah untuk perbaikan varietas padi. *Dalam Padi "Inovasi Teknologi dan Ketahanan Pangan"*. Daradjat A.A., A. Setyono, A.K. Makarim, dan A. Hasanuddin (Editor). Buku 2. hlm. 1–27. Balai Besar Penelitian Tanaman Padi. Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian. Kementerian Pertanian.
- Ditlintan (Direktorat Perlindungan Tanaman). 2015. Luas serangan OPT utama pada padi. Direktorat Jenderal Tanaman Pangan. Kementerian Pertanian.
- Dossa, S.G., A. Sparks, C. Vera Cruz, and R. Oliva. 2015. Decision tools for bacterial blight resistance gene deployment in rice-based agricultural ecosystems. *Frontiers in Plant Science* 6: 305–316.
- Habarurema, I., G Asea, J. Lamo, P. Gibson, R. Edema, Y. Sere, and R.O. Onasanya. 2012. Genetic analysis of resistance to bacterial leaf blight in Uganda. *African Crop Science Journal* 20(1): 105–112.
- Khaeruni, A., M. Taufik, T. Wijayanto, E.A. Johan. 2014. Perkembangan penyakit hawar daun bakteri pada tiga varietas padi sawah yang diinokulasi pada beberapa fase pertumbuhan. *Jurnal Fitopatologi Indonesia* 10(4): 119–125.
- Lestari, A.P., E. Lubis, Supartopo, dan Suwarno. 2012. Heritabilitas dan korelasi berbagai karakter galur-galur harapan padi gogo. *Prosiding Seminar Nasional Hasil Penelitian Padi "Inovasi Teknologi Padi Mengantisipasi Cekaman Lingkungan Biotik dan Abiotik"*. Buku 2. hlm. 371–379. Balai Besar Penelitian Tanaman Padi. Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian. Kementerian Pertanian.
- Muhuria, L. 2003. Strategi perakitan gen-gen ketahanan terhadap hama. *Pengantar Falsafah Sains. Program Pascasarjana. Institut Pertanian Bogor. Bogor*. 19 hlm.
- Nafisah, A.A. Daradjat, B. Suprihatno, dan T.S. Kadir. 2007. Heritabilitas karakter ketahanan hawar daun bakteri dari tiga populasi tanaman padi hasil seleksi daur siklus pertama. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 26(2): 100–105.
- Nirwanto, H. 2010. Teori dan aplikasi ketahanan populasi tanaman terhadap epidemi penyakit. Surabaya: UPN "Veteran" Jawa Timur. 68 hlm.
- Noda, T., O. Horino, and A. Ohuchi. 1990. Variability of pathogenicity in races of *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae* in Japan. *JARQ* 23(3): 182–189.
- Nurhati, I., S. Ramdhaniati, dan N. Zuraida. 2008. Peranan dan dominasi varietas unggul baru dalam peningkatan produksi padi di Jawa Barat. *Buletin Plasma Nutfah* 14(1): 8–13.
- Ou, S.H. 1985. Rice diseases. Second edition. Commonwealth Mycological Institute. United Kingdom. 380p.
- Purwanto, D.W. Astuti, dan H. Subagio. 2012. Percepatan adopsi varietas unggul baru untuk meningkatkan produktivitas padi di Jawa Timur. Artikel dipresentasikan pada Seminar Nasional Kedaulatan Pangan dan Energi 2012 di Fakultas Pertanian, Universitas Trunojoyo Madura, Juni 2012.
- Rahim, A., A.R. Khaeruni, dan M. Taufik. 2012. Reaksi ketahanan beberapa varietas padi komersial terhadap patotipe *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolat Sulawesi Tenggara. *Berkala Penelitian Agronomi* 1(2): 132–138.
- Rajarajeswari, N.V.L., and K. Muralidharan. 2006. Assessments of farm yield and district production loss from bacterial leaf blight epidemics in rice. *Crop Protection* 25: 244–252.
- Ruskandar A. 2006. Varietas unggul baru padi yang banyak ditunggu petani. *Tabloid Sinar Tani*, 26 Juli 2006.
- Samaullah, M.Y. 2008. Pengembangan varietas unggul dan komersialisasi benih sumber padi. *Prosiding Seminar Apresiasi Hasil Penelitian Padi 2007 Menuju P2BN*. Buku 2. Suprihatno, B., A.A. Daradjat, H. Suharto, H.M. Toha, A. Setyono, Suprihanto, dan A.S. Yahya (Editor). hlm. 869–880. Balai Besar Penelitian Tanaman Padi. Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian.
- Sudir, dan Suprihanto. 2006. Perubahan virulensi strain *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, penyebab penyakit hawar daun bakteri pada tanaman padi. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 25(2): 100–107.
- Sudir, dan Suprihanto. 2008. Hubungan antara populasi bakteri *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* dengan keparahan penyakit hawar daun bakteri pada beberapa varietas padi. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 27(2): 68–75.
- Sudir, Suprihanto, dan T.S. Kadir. 2009. Identifikasi patotipe *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, penyebab penyakit hawar daun bakteri padi di daerah sentra produksi padi di Jawa. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 28(3): 131–138.
- Sudir, dan B. Sutaryo. 2011. Reaksi padi hibrida introduksi terhadap penyakit hawar daun bakteri dan hubungannya dengan hasil gabah. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 30(2): 88–94.
- Sudir, dan Handoko. 2012. Komposisi dan penyebaran patotipe *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, penyebab penyakit hawar daun bakteri padi di Jawa Timur. *Jurnal Pengkajian dan Pengembangan Teknologi Pertanian* 15(1): 23–37.
- Sudir, B. Nuryanto, dan T.S. Kadir. 2012. Epidemiologi, patotipe, dan strategi pengendalian penyakit hawar daun bakteri pada tanaman padi. *IPTEK Tanaman Pangan* 7(2): 79–87.
- Sudir, Y.A. Yogi, dan Syahri. 2013. Komposisi dan sebaran *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* di sentra produksi padi di Sumatera Selatan. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 32(2): 98–108.
- Sudir, dan D. Yuliani. 2016. Composition and distribution of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* pathotypes, the pathogen of rice bacterial leaf blight in Indonesia. *Agrivita Journal of Agricultural Science* 38(2): 174–185.
- Suparyono, Sudir, dan Suprihanto. 2003. Komposisi patotipe patogen hawar daun bakteri pada tanaman padi stadium tumbuh berbeda. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 22(1): 45–50.
- Suparyono, Sudir, dan Suprihanto. 2004. Pathotype profile of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* isolates from the rice ecosystem in Java. *Indonesian Journal of Agricultural Science* 5(2): 63–69.
- Supriyanta. 2002. Heritabilitas sifat ketahanan terhadap cekaman alelopati gulma teki pada padi gogo. *Jurnal Perlindungan Tanaman Indonesia* 8(1): 44–53.
- Suryadi, Y., dan T.S. Kadir. 2008. Kajian infeksi *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* terhadap beberapa genotipe padi: hubungan kandungan hara dengan intensitas penyakit. *Ilmu Pertanian* 15(1): 26–36.
- Suryadi, Y., D.N. Susilowati, P. Lestari, Sutoro, M. Ifa, T.S. Kadir, S.S. Albani, dan I.M. Artika. 2014. Analisis keragaman genetik isolat bakteri *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* dari Jawa Barat dan Jawa Tengah berdasarkan analisis ARDRA gen 16SrRNA. *Jurnal Fitopatologi Indonesia* 10(2): 53–60.
- Susanto, U., dan Sudir. 2012. Ketahanan genotipe padi terhadap *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* patotipe III, IV, dan VIII. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 31(2): 108–116.
- Sutoro, dan Mamik Setyowati. 2014. Daya gabung umum, daya gabung khusus dan keragaan hasil hibrida jagung pada dua tingkat pemupukan N. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 34(1): 55–59.
- Suwarto, dan Nasrullah. 2011. Genotype x environment interaction for iron concentration of rice in Central Java of Indonesia. *Rice Science* 18: 75–78.
- Tasliah. 2012. Gen ketahanan tanaman padi terhadap bakteri hawar daun (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*). *Jurnal Litbang Pertanian* 31(3): 103–112.

- Tasliyah, Mahrup, dan J. Prasetyono. 2013. Identifikasi molekuler hawar daun bakteri (*Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*) dan uji patogenisitasnya pada galur-galur padi isogenik. *Jurnal Agro Biogen* 9(2): 49–57.
- Visscher, P.M., W.G. Hill, and N.R. Wray. 2008. Heritability in the genomics era-concepts and misconceptions. *Nature Reviews Genetics* 9: 255–266.
- Widyastuti, Y. 2016. Seleksi padi hibrida turunan galur mandul jantan tipe sitoplasma *wild abortive*, Kalinga, dan Gambiaca untuk toleransi terhadap cekaman kekeringan. Tesis.Sekolah Pascasarjana.Departemen Agronomi dan Hortikultura. Institut Pertanian Bogor. Bogor.
- Yunani, N., R.H. Wening, E. Pramudika, dan E. Maryati.2014. Katalog Plasma Nutfah Padi. Balai Besar Penelitian Tanaman Padi. [Tidak Dipublikasikan].
- Yuliani, D., R.H. Wening, dan Sudir. 2014. Selection resistance of rice germplasm accessions to bacterial leaf blight. *Buletin Plasma Nutfah* 20(2): 65–76.