

PENGEMBANGAN VARIETAS UNGGUL LADA TAHAN PENYAKIT BUSUK PANGKAL BATANG YANG DISEBABKAN OLEH *Phytophthora capsici*

Dono Wahyuno¹, Dyah Manohara¹, Susilowati D. Ningsih², dan R.T. Setijono³

¹Balai Penelitian Tanaman Obat dan Aromatik, Jalan Tentara Pelajar No. 3, Bogor 16111

Telp. (0251) 8321879, 8327010, Faks. (0251) 8327010, e-mail: balitro@indo.net.id, balitro@litbang.deptan.go.id

²Balai 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

³Balai Penelitian Tanaman Rempah dan Aneka Tanaman Industri, Jalan Raya Pakuwon km 2, Parungkuda, Sukabumi 43357

Telp. (0266) 7070941, Faks. (0266) 6542087, e-mail: balitri@gmail.com, balitri@litbang.deptan.go.id

Diajukan: 09 Maret 2010; Diterima: 19 Mei 2010

ABSTRAK

Lada (*Piper nigrum*) merupakan tanaman rempah yang dibudidayakan banyak petani di Indonesia. Produktivitas lada Indonesia relatif rendah, selain karena fluktuasi harga sehingga petani kesulitan memelihara kebun dengan baik, juga akibat serangan penyakit busuk pangkal batang (BPB) yang disebabkan oleh jamur *Phytophthora capsici*. Untuk mengurangi kerugian hasil akibat serangan BPB, perlu dilakukan pengembangan tanaman lada tahan BPB berdaya hasil tinggi disertai dengan sistem budi daya yang efisien. Namun, pengembangan varietas lada tahan BPB menghadapi masalah sempitnya keragaman genetik lada dan adanya variasi virulensi *P. capsici*. Upaya mendapatkan lada tahan BPB telah dilakukan melalui persilangan intraspecies maupun antarspecies *Piper* spp., tetapi masih perlu dilanjutkan untuk mendapatkan varietas lada tahan BPB dan berdaya hasil tinggi. Sebaran geografis *P. capsici* yang luas dan adanya variasi virulensi pada populasi *P. capsici* menyebabkan komponen pengendalian BPB yang lain perlu terus diperbaiki. Upaya ini penting untuk mendukung budi daya lada tahan BPB dan kelangsungan produksi lada nasional.

Kata kunci: *Piper nigrum*, busuk pangkal batang, *Phytophthora capsici*, pemuliaan tanaman, ketahanan tanaman

ABSTRACT

Development of improved black pepper variety resistant to foot rot disease caused by *Phytophthora capsici*

Black pepper (*Piper nigrum*) is a spice crop that cultivated by many farmers in Indonesia. Black pepper productivity in Indonesia is low due to pepper price fluctuation in global market which causes farmers find difficulty in maintaining their crops properly, and the occurrence of foot rot disease caused by a pathogenic fungus, *Phytophthora capsici*. Improvement of pepper varieties having resistance to the disease and high productivity accompanied by better cultivation system is considered as the best approach to delimit yield loss. However, effort to improve black pepper resistance faced problems, among other narrow genetic diversity of black pepper population in Indonesia and widely virulence variance of *P. capsici* are major constraints in developing resistant variety. Cross pollination either inter- or intraspecies of *Piper* has been conducted, but it still needs a lot of work before obtaining progenies with promising characteristics. Widely geographic distribution of *P. capsici* and the presence of virulence variation of *P. capsici* population lead improving other component technologies for controlling foot rot disease. These efforts are important in improving the disease resistance against *Phytophthora* and supporting sustainable national pepper production.

Keywords: *Piper nigrum*, foot rot disease, *Phytophthora capsici*, plant breeding, disease resistance

Lada (*Piper nigrum* L.) merupakan komoditas rempah penting bagi Indonesia, antara lain sebagai penghasil devisa. Dua produk lada Indonesia yang telah dikenal di pasar dunia adalah lada hitam (*Lampung black pepper*) dan lada putih (*Muntok white pepper*). Volume ekspor lada Indonesia pada tahun 2008

mencapai 52.407 ton, dengan nilai US\$185.701.000 (Direktorat Jenderal Perkebunan 2009).

Lada menjadi sumber pendapatan bagi banyak petani di Indonesia. Tanaman rempah ini kini telah ditanam di luar daerah pengembangan tradisionalnya (Bangka dan Lampung), yaitu di Kalimantan dan

Sulawesi. Luas areal pertanaman lada di Indonesia pada tahun 2006, 2007, dan 2008 berturut-turut adalah 192.572, 189.050, dan 190.773 ha dengan produksi 77.521, 74.129, dan 79.725 ton (Direktorat Jenderal Perkebunan 2009). Produktivitas lada Indonesia relatif rendah dan bervariasi antara satu provinsi dengan

provinsi lainnya, dari 202 kg/ha di Bali hingga 1.363 kg/ha di Kalimantan Timur (Direktorat Jenderal Perkebunan 2009). Salah satu penyebab rendahnya produktivitas adalah gangguan organisme pengganggu tanaman (OPT).

Berbagai jenis OPT ditemukan pada tanaman lada, baik serangga hama maupun penyakit, dan menjadi kendala penting dalam budi daya lada. Penyakit penting pada tanaman lada adalah busuk pangkal batang (BPB) yang disebabkan oleh jamur *Phytophthora capsici* Leonian (Manohara *et al.* 2005). Tanaman yang terserang pada pangkal batangnya akan menunjukkan gejala layu dan akhirnya mati (Gambar 1a). Serangan pada daun akan menimbulkan nekrosis dan sporangium dengan sporanya (zoospora) terdapat pada permukaan nekrosis (Gambar 1b dan 1c). Kerusakan tanaman akibat penyakit BPB mencapai 10–15%/tahun (Kasim 1990).

Upaya mengendalikan penyakit BPB telah dilakukan melalui berbagai pendekatan, antara lain mengembangkan agens hayati (Wahyuno *et al.* 2003), pengendalian terpadu melalui kultur teknis (Manohara *et al.* 2004a; 2004b) disertai penggunaan fungisida secara bijaksana. Fungisida tetap digunakan dalam pengendalian penyakit BPB, namun dalam jumlah yang minimal karena efektif dan mudah dilakukan. Gejala BPB yang terlihat sebenarnya merupakan infeksi lanjut yang terjadi di dalam tanah. Dalam kondisi yang demikian, pemakaian fungisida tidak dapat

dihindarkan untuk menekan risiko penyebaran patogen.

Fungisida menjadi input yang mahal dalam usaha tani lada karena sebagian besar petani lada di Indonesia bermodal kecil. Petani hanya akan menggunakan fungisida untuk mengendalikan BPB saat harga lada sedang tinggi (Manohara *et al.* 2005). Fungisida menjadi satu-satunya pilihan untuk mengendalikan BPB apabila patogen penyakit tersebut telah ada dalam jaringan tanaman (Schwinn 1983). Fosetil-Al dan fosfonat merupakan fungisida sistemik yang efektif mematikan zoospora *P. capsici* di laboratorium (Wahyuno dan Manohara 1993). Oleh karena itu, perlu dikembangkan komponen pengendalian lainnya untuk menekan kerugian yang disebabkan oleh BPB.

Pengembangan varietas lada tahan BPB menjadi pertimbangan untuk menekan biaya produksi melalui pengurangan penggunaan fungisida. Pada tanaman kentang, masalah penyakit hawar daun yang disebabkan oleh *Phytophthora infestans* didekati dengan mengembangkan varietas tahan dan penggunaan fungisida karena kedua komponen tersebut dianggap sesuai untuk petani bermodal kecil (Grunwald *et al.* 2002). Permintaan pasar akan produk yang bebas cemaran bahan kimia dan isu lingkungan mendorong upaya untuk memperoleh varietas kentang yang mempunyai ketahanan lebih lama melalui persilangan (Flier *et al.* 2003). Penggunaan varietas kentang tahan terhadap hawar daun pada budi

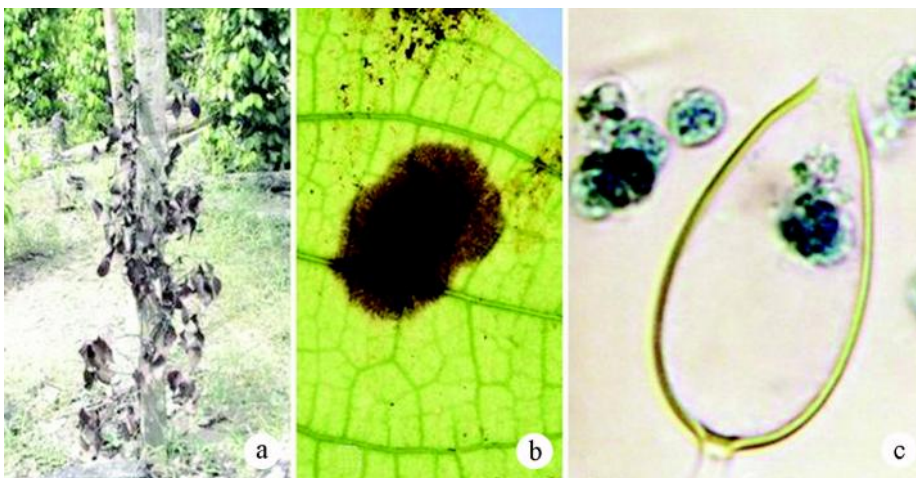
daya kentang secara intensif nyata menurunkan pemakaian fungisida (Andrison *et al.* 2003). Pada cabai (*bell pepper*), penggunaan varietas tahan merupakan cara yang efektif untuk menekan hawar daun karena beberapa isolat *P. capsici* penyebab hawar daun cabai diketahui kebal terhadap fungisida tertentu (Ristaino dan Johnston 1999). Selain itu, *Phytophthora* spp. merupakan kelompok Oomycetes yang memiliki siklus biokimia yang berbeda dengan jamur lain yang ditemukan pada tanaman budi daya sehingga hanya sedikit fungisida yang efektif (Drenth dan Guest 2004a).

Piper merupakan salah satu genus yang besar yang mencakup lebih dari 1.000 spesies (Jaramillo dan Manos 2001). Sampai saat ini, 700 *Piper* spp. ditemukan di Amerika Tengah dan Selatan dan 300 *Piper* spp. dipercaya terdapat di Asia Selatan. Dua spesies yang mempunyai nilai ekonomi tinggi yaitu *P. nigrum* dan *P. betle* (Jaramillo dan Manos 2001). Di India ditemukan berbagai jenis lada, tetapi variasi genetiknya sempit (Ravindran *et al.* 2000). Pusat asal lada adalah Amerika Tengah dan Amerika Selatan, yang diindikasikan dengan banyaknya jenis lada liar di wilayah tersebut. Tanaman lada kemudian menyebar ke India yang terjadi jutaan tahun yang lalu (Ravindran *et al.* 2000). Tulisan ini membahas pengendalian penyakit BPB pada lada dengan penekanan pada upaya mendapatkan varietas lada tahan penyakit tersebut.

STATUS PENYAKIT BPB

Spesies *Phytophthora* penyebab BPB pada lada yang dominan adalah *P. capsici*, meskipun dalam spesies tersebut terdapat variasi morfologi dan virulensi. Di Indonesia, gejala BPB pertama kali dilaporkan pada tahun 1885, dan diidentifikasi disebabkan oleh *P. palmivora* var. *piperis* (Muller 1936). Penyebab gejala tersebut diidentifikasi pula sebagai *P. palmivora* MF 4 karena mempunyai karakteristik morfologi sedikit berbeda dengan yang menyerang kakao (Tsao *et al.* 1985). Terakhir, jamur patogen tersebut dimasukkan ke dalam jenis *P. capsici sensu lato* (Tsao dan Alizadeh 1988).

Manohara dan Sato (1992) melaporkan *Phytophthora* yang menyerang lada memiliki bentuk sporangium yang bervariasi dalam satu spesies, yang diduga bukan dari jenis *P. capsici*. Selanjutnya dinyaa-



Gambar 1. Gejala dan jamur *Phytophthora capsici* penyebab busuk pangkal batang (BPB) pada lada; (a) tanaman lada terserang BPB, (b) gejala khas serangan *P. capsici* pada daun, dan (c) sporangium *P. capsici* dengan zoospora.

takan bahwa terdapat dua tipe kawin jamur tersebut, yaitu A1 dan A2, yang memungkinkan jamur melakukan plasmogami dengan membentuk oospora. Perkawinan tersebut menghasilkan keturunan yang mungkin lebih virulen atau lebih lemah daripada induknya. Oospora dapat terbentuk pada jaringan daun, batang atau akar tanaman lada yang terinfeksi oleh dua tipe kawin yang berbeda tersebut (Wahyuno dan Manohara 1995).

..... *P. infestans* yang menyerang kentang akan meningkatkan variasi populasi *P. infestans* sehingga jamur patogen tersebut dapat beradaptasi dengan cepat terhadap fungisida dan varietas kentang yang tahan (Flier *et al.* 2003). Beberapa karakteristik spesies *Phytophthora* yang membuatnya efektif sebagai jamur parasit pada tanaman adalah: 1) memiliki bentuk zoospora, klamidospora, dan oospora dalam siklus hidupnya, 2) mampu bereproduksi (menghasilkan zoospora) dalam waktu 3-5 hari sehingga mendorong terjadinya multi-siklus, 3) zoospora bergerak aktif menuju perakaran tanaman, 4) mudah tersebar jauh melalui percikan air hujan, air irigasi, dan udara, 5) dapat bertahan di luar jaringan tanaman sebagai klamidospora atau oospora, 6) terbatasnya jenis fungisida yang efektif, dan 7) berkembang cepat pada musim hujan (Drenth dan Guest 2004a).

Phytophthora mudah terbawa air, tanah atau bagian tanaman yang terserang sehingga jamur patogen tersebut kemungkinan terdapat pada daerah pengembangan lada. *Phytophthora* telah ditemukan hampir di semua pertanaman lada di Indonesia (Tabel 1). Populasi *Phytophthora* memiliki virulensi yang bervariasi terhadap tanaman lada budi daya maupun lada liar (Wahyuno *et al.* 2007; 2010) sehingga perlu dipertimbangkan dalam mendapatkan varietas lada tahan BPB.

Hasil uji inokulasi 50 isolat *P. capsici* pada lada menunjukkan adanya variasi virulensi di antara isolat tersebut. Virulensi tidak berkaitan dengan tipe kawin, asal isolat maupun bagian tanaman asal isolat tersebut diisolasi (Gambar 2; Wahyuno *et al.* 2007). Lima puluh isolat *P. capsici* asal lada tersebut juga menunjukkan tingkat virulensi yang berbeda saat diinokulasikan pada daun *Piper* spp. Beberapa isolat lebih virulen pada *P. betle*, *P. cubeba*, *P. nigrum*, dan *P. sarmentosum*, dan sebagian isolat lebih infeksiif pada *P. colubrinum* dan *P. hispidum* (Gambar 3).

PERAKITAN VARIETAS UNGGUL LADA TAHAN BPB

Sumber Keragaman Genetik Lada

Sampai saat ini lebih dari 42 spesies *Piper* telah diidentifikasi dan ditemukan di

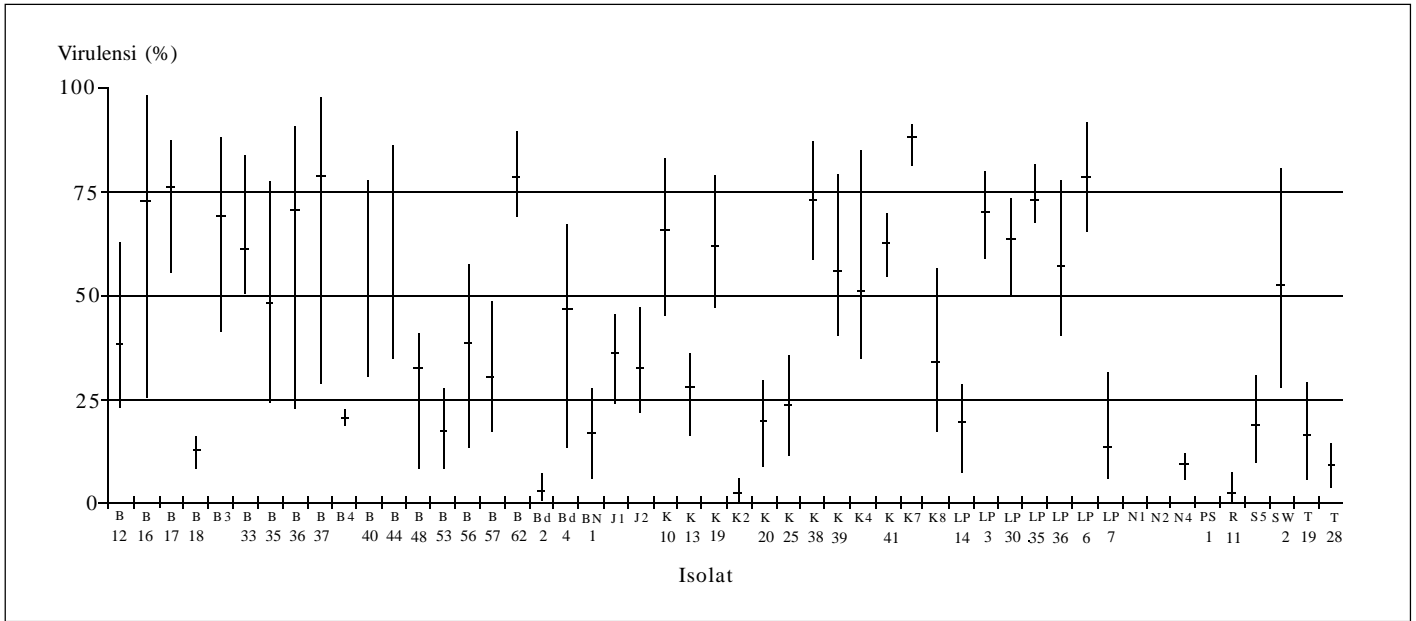
Indonesia (Tabel 2). Beberapa spesies telah diuji ketahanannya terhadap *P. capsici*, dan beberapa di antaranya menunjukkan tingkat ketahanan yang lebih baik daripada lada yang dibudidayakan (*P. nigrum*).

Jumlah aksesori lada yang dikoleksi Balitro pernah mencapai 91 aksesori, yang diperoleh dari berbagai lokasi di Indo-

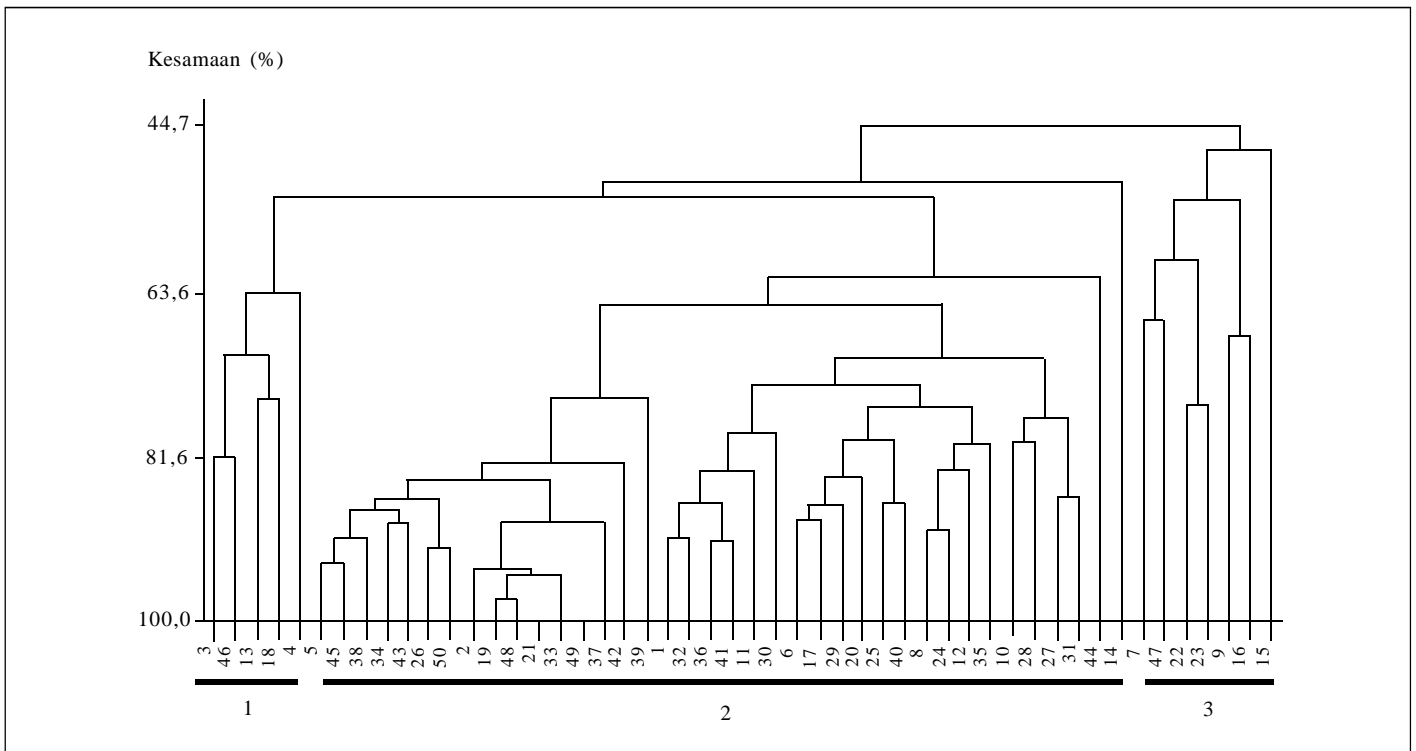
Tabel 1. Isolat Phytophthora asal lada yang diperoleh dari berbagai lokasi.

Kode	Bagian tanaman	Lokasi	Tanggal koleksi
B3	Daun	Bangka-Belitung, Petaling	Agustus 2000
B4	Daun	Bangka-Belitung, Puput	1989
B12	Tanah	Bangka-Belitung, Nangka	2001
B16	Tanah	Bangka-Belitung, Petaling	Agustus 2001
B17	Daun	Bangka-Belitung, Payung	Agustus 2000
B18	Daun	Bangka-Belitung	1989
B33	Daun	Bangka-Belitung, Tukak	1989
B35	Batang	Bangka-Belitung, Tukak	1989
B36	Batang	Bangka-Belitung, Tukak	1989
B37	Tanah	Bangka-Belitung, Tebet Apin	1989
B40	Tanah	Bangka-Belitung, Tukak	1989
B44	Daun	Bangka-Belitung, Simpang Kates	Agustus 1992
B48	Daun	Bangka-Belitung, Nodut	1992
B53	Daun	Bangka-Belitung, Petaling	1992
B56	Daun	Bangka-Belitung, Toboali	1992
B57	Daun	Bangka-Belitung	1992
B62	Tanah	Bangka-Belitung, Kenanga, Sungai Liat	2002
Bd2	Tanah	Bengkulu	2001
Bd4	Tanah	Bengkulu	Mei 2001
BN1	Batang	Bangka-Belitung, Sungai Samak	2001
J1	Daun	Jawa Timur	April 1991
J2	Batang	Jawa Barat, Karawang	2001
K2	Daun	Kalimantan Barat, Sanggauledo	1989
K4	Daun	Kalimantan Barat, Capkala	1989
K7	Daun	Kalimantan Barat, Lamat Selamat	April 1990
K8	Daun	Kalimantan Barat, Ketiak	April 1990
K10	Daun	Kalimantan Barat, Pawang Mandor	April 1990
K13	Daun	Kalimantan Barat, Kaliasin Luar	April 1990
K19	Daun	Kalimantan Barat, Sekipbaru	April 1990
K20	Daun	Kalimantan Barat, Sekipbaru	1990
K25	Batang	Kalimantan Tengah, Pangkalan Bun	1991
K38	Daun	Kalimantan Timur, Batuah	Juni 2004
K39	Daun	Kalimantan Timur, Batuah	Juni 2004
K41	Batang	Kalimantan Barat, Capkala	Januari 1989
LP3	Tanah	Lampung, Sukadana	Januari 2002
LP6	Tanah	Lampung Utara, Menjukut	Januari 2002
LP7	Tanah	Lampung Timur, Sukadana	Januari 2002
LP14	Tanah	Lampung	2002
LP30	Daun	Lampung Utara, Cahaya Negeri	September 2003
LP35	Daun	Lampung Utara, Cahaya Negeri	Desember 2004
LP36	Daun	Lampung Utara, Cahaya Negeri	Desember 2004
N1	Daun	Lampung, Natar	1990
N2	Batang	Lampung, Natar	1982
N4	Daun	Lampung, Natar	1992
PS1	Daun	Jawa Barat, Sumedang	1989
R11	Daun	Jawa Barat, Bogor, Balitro	2004
S5	Batang	Jawa Barat, Bogor, Darmaga	Maret 2004
SW2	Batang	Sulawesi Tenggara, Mowila	Maret 2003
T19	Daun	Bangka-Belitung, Bemban	2001
T28	Tanah	Bangka-Belitung	2001

Sumber: Wahyuno *et al.* (2007).



Gambar 2. Variasi virulensi isolat *Phytophthora capsici* asal lada pada daun lada Lampung Daun Lebar (Wahyuno et al. 2007).



Gambar 3. Pengelompokan isolat *Phytophthora capsici* asal lada berdasarkan kesamaan persentase luas nekrosis; (1) virulensi tinggi pada *Piper betle*, *P. cubeba*, *P. nigrum*, dan *P. sarmentosum*; (2) virulensi tinggi pada *P. betle*, *P. colubrinum*, *P. cubeba*, *P. hispidum*, *P. nigrum*, dan *P. sarmentosum*; dan (3) virulensi tinggi pada *P. colubrinum* dan *P. hispidum*.

nesia, namun jumlah tersebut menurun menjadi 47 aksesori pada tahun 2005 (Manohara et al. 2006). Tujuh varietas lada telah dilepas dengan karakteristik produksi dan respons ketahanan terhadap penyakit BPB yang bervariasi dari peka hingga toleran (Nuryani et al. 1993).

Penambahan koleksi aksesori terus dilakukan dengan berbagai cara, antara lain melalui persilangan (Setijono 2003).

Pengujian berdasarkan *Random Amplified Polymorphic DNA* (RAPD) dengan menggunakan enam primer menunjukkan bahwa aksesori lada koleksi Balitro memiliki

keragaman genetik yang sempit (Gambar 4; Bermawie et al. 2007). Dari 46 aksesori yang diuji, 86,96% memiliki kesamaan genetik hingga 60%, dan hanya enam aksesori yang kesamaan genetiknya kurang dari 60% (Bermawie et al. 2007). Sumber keragaman genetik untuk perbaikan

Tabel 2. Spesies lada yang dilaporkan ada di Indonesia.

Spesies	Sinonim
<i>Piper acre</i> BI.	
<i>P. aduncum</i> L.	
<i>P. amalago</i> L.	<i>P. medium</i> Jacq.
<i>P. arcuatum</i> BI.	<i>P. zollingerianum</i> DC
<i>P. abbreviatum</i> Opiz	<i>P. chaba</i> BI.
<i>P. bantamense</i> BI.	<i>P. arborescens</i> Auct; <i>P. attenuatum</i> Miq; <i>P. karok</i> BI.
<i>P. baccatum</i> BI.	
<i>P. betle</i> L.	<i>P. pinguispicum</i> DC & Kds
<i>P. blumei</i> (Miq) Back	<i>P. malamiris</i> BI
<i>P. caducibracteum</i> C.DC	
<i>P. caninum</i> BI.	
<i>P. chaba</i> Hunter	
<i>P. cilibracteum</i> DC	<i>P. rindu</i> DC
<i>P. colubrinum</i> Link	
<i>P. cubeba</i> L.	
<i>P. decumanum</i> L.	
<i>P. elongatum</i> Vahl	<i>P. angustifolium</i> Ruiz & Pavon
<i>P. febrifugum</i> C.DC	
<i>P. fragile</i> Benth	
<i>P. guineense</i> Schum & Thonn	<i>P. clusii</i> (Miq) DC
<i>P. hispidum</i> Swartz	<i>P. hirsutum</i> Swartz
<i>P. lanatum</i> Roxb	
<i>P. lolot</i> C.DC	
<i>P. longifolium</i> Ruiz & Pavon	
<i>P. longum</i> L.	<i>P. sarmentosum</i> Roxb
<i>P. majusculum</i> BI.	
<i>P. methysticum</i> Forster	
<i>P. miniatum</i> BI.	<i>P. auriculatum</i> BI; <i>P. macropiper</i> Pennant
<i>P. mollissimum</i> BI.	
<i>P. muricatum</i> BI.	
<i>P. nigrum</i> L.	
<i>P. pinnatum</i> Loureiro	
<i>P. phyllostictum</i> (Miq) DC	
<i>P. porphyrophyllum</i> NE. Br	
<i>P. quinqueangulatum</i> Miq	
<i>P. recurvum</i> BI.	
<i>P. retrofractum</i> Vahl.	<i>P. officinarum</i> (Miq) DC
<i>P. ribesioides</i> Wallich	
<i>P. saigonense</i> C.DC	
<i>P. stylosum</i> Miq	
<i>P. sulcatum</i> BI.	<i>P. nigrescens</i> BI
<i>P. torricellense</i> Lauterb	

Sumber: Backer dan van Den Brink Jr. (1965); Kasim (1981), Jansen *et al.* (1993).

varietas lada, selain berasal dari plasma nutfah lada budi daya, juga bisa diperoleh dari 1) varietas lokal, asli atau komersial, 2) varietas introduksi hasil seleksi dari negara lain, 3) sisa bahan pemuliaan yang tidak terpilih, 4) kerabat liar, dan 5) mutasi buatan (Crowder 1990).

Penelitian untuk mendapatkan varietas lada tahan terhadap *Phytophthora* telah dilakukan sejak tahun 1980. Kasim dan Prayitno (1980) menguji ketahanan enam varietas lada menggunakan satu isolat *P. capsici* asal lada. Hasil pengujian menunjukkan bahwa varietas Bangka mempunyai

tingkat kematian paling rendah (rata-rata 50,80%) dengan panjang nekrosis pada batang 2,70 cm. Tingkat kematian tanaman paling tinggi ditemukan pada lada varietas Jambi (90%) dengan panjang nekrosis 5,30 cm. Sampai saat ini, dari tujuh varietas lada yang telah dilepas di Indonesia, hanya varietas Lampung Daun Kecil (LDK) dan Chunuk yang toleran terhadap BPB, dan belum ada varietas yang tahan BPB (Manohara *et al.* 2006).

Meskipun upaya untuk memperoleh varietas lada tahan BPB belum mencapai hasil yang memuaskan, hasil yang

diperoleh dapat memberi gambaran tentang ketahanan beberapa varietas lada yang telah dilepas. Salah satu penyebab belum diperolehnya varietas lada tahan BPB adalah sempitnya keragaman genetik lada Indonesia dan adanya variasi keragaman virulensi dalam *P. capsici*.

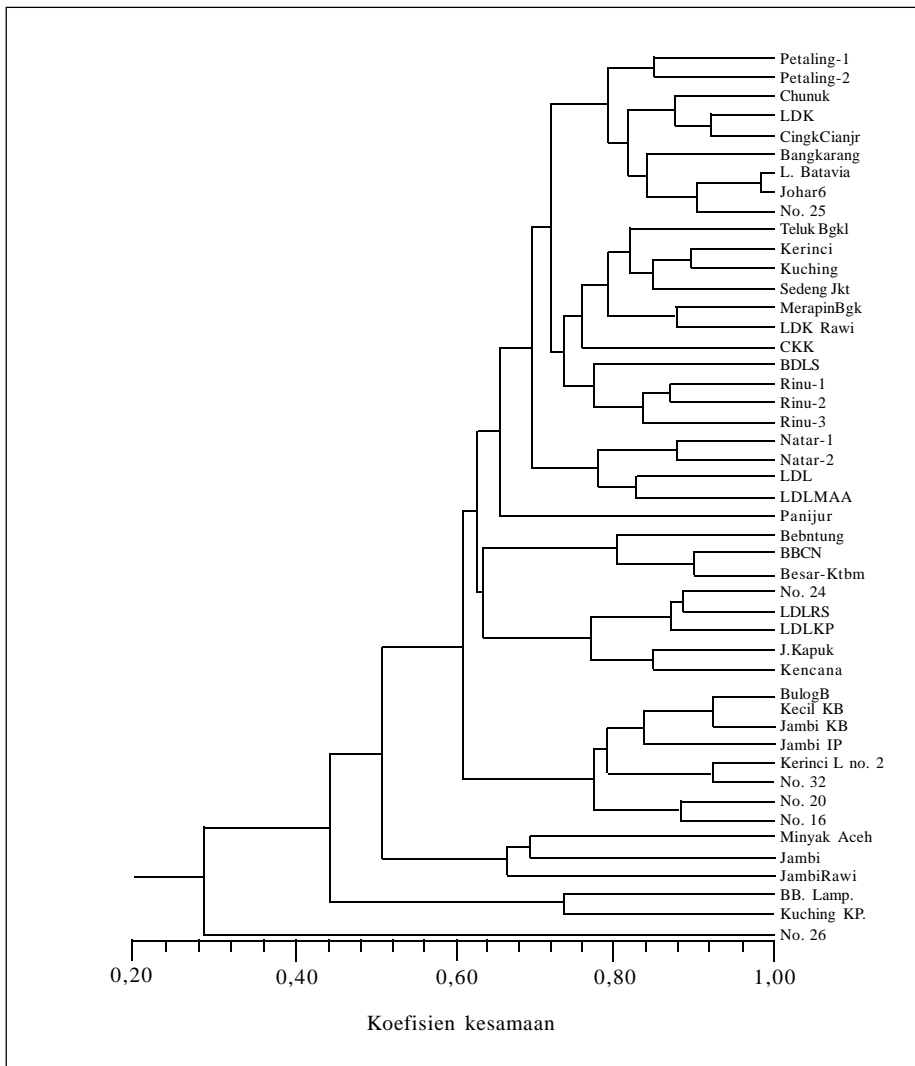
Persilangan Intraspesies *Piper nigrum*

Untuk memperoleh varietas lada tahan BPB dan berproduksi tinggi telah dilakukan persilangan secara konvensional di antara jenis dan aksesori lada yang ada. Persilangan telah menghasilkan ratusan individu F1 (Setijono 2009). Dari 400 hasil persilangan turunan individu F1, 15 aksesori di antaranya diuji lebih lanjut di rumah kaca, dan hanya tiga aksesori yang menunjukkan luas serangan kurang dari 10% saat diuji di laboratorium dan rumah kaca (Tabel 3, Gambar 5). Hal ini menunjukkan adanya peluang memperoleh varietas lada yang mempunyai ketahanan lebih baik dibanding varietas yang sudah ada, meskipun persentasenya rendah (0,75%) dan memerlukan waktu yang lama. Daya tahan aksesori tersebut di lapang belum dievaluasi secara menyeluruh. Persilangan lebih lanjut perlu dilakukan, baik persilangan balik maupun persilangan dengan aksesori lain yang menunjukkan indikasi ketahanan yang lebih baik terhadap BPB.

Persilangan Interspesies *Piper* spp.

Perbaikan varietas lada untuk ketahanan terhadap BPB dapat dilakukan dengan memanfaatkan lada liar sebagai tetua dalam persilangan maupun sebagai batang bawah untuk perbanyakan dengan penyambungan. Di Indonesia, banyak jenis lada yang karakteristik ketahanannya belum diketahui dan dapat menjadi sumber keragaman genetik (Tabel 2).

Tidak semua *Piper* spp. mempunyai ketahanan yang lebih baik dibanding lada budi daya (*P. nigrum*). Kasim (1981) menggunakan isolat *P. capsici* untuk menginkubasi daun dan batang tujuh spesies lada melalui pelukaan. Semua spesies yang diuji terserang *P. capsici*, baik daun, batang maupun akarnya. *P. miniatum* BI. (sin. *P. auriculatum*), *P. hispidum* Swartz (sin. *P. hirsutum*), dan *P. cubeba* L. termasuk jenis



Gambar 4. Dendrogram kekerabatan 46 aksesori lada berdasarkan analisis RAPD dengan menggunakan enam primer (Bermawie et al. 2007).

Tabel 3. Aksesori lada hasil persilangan yang telah diuji ketahanannya.

No aksesori	Asal tetua
LD 20-4	LDL x Kuching
LD 33-3	LDK x <i>P. chaba</i>
LD 37-16	LDL x Petaling 1
LD 62-2	Bulok Belantung x Kuching
LD 63-5	Merapin x Petaling 2
LD 38-30	LDL x Petaling 2
LD 4-5L	Natar 2 x LDL
LD 22-1	LDL x LDK
LD 14-10	LDK x <i>P. colubrinum</i>
LD 6-2	Natar 2 x Bulok Belantung
LD 36-31	LDL x Natar 2
LD N2-Bk	Natar 2 x Besar Kotabumi
LD 4-5-5	Natar 2 x LDL
LD 35-36	LDL x Natar 1
LD 27-1	Kuching x Bulok Belantung

LDL = Lampung Daun Lebar; LDK = Lampung Daun Kecil.

Sumber: Wahyuno et al. (2009).

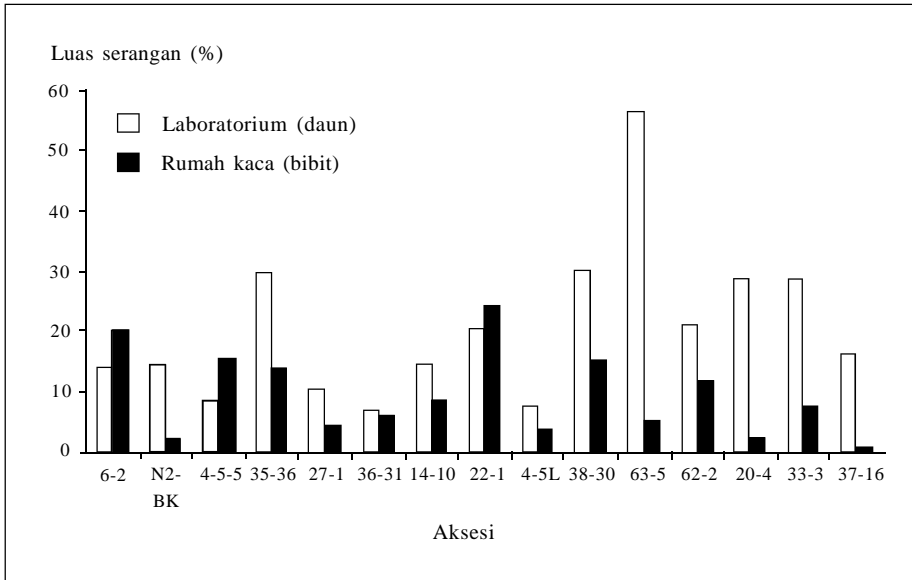
lada yang tahan; *P. colubrinum* dan *P. betle* asal Cilendek Bogor termasuk jenis yang peka, sedangkan *P. sarmentosum* dan *P. nigrum* (varietas LDL) tergolong sangat peka (Kasim 1981). Pengujian menggunakan 50 isolat *P. capsici* yang diinokulasikan pada permukaan daun tanpa pelukaan menunjukkan, tiap spesies lada mempunyai ketahanan yang bervariasi terhadap *P. capsici*. *P. retrofractum*, *P. cubeba*, dan *P. betle* memiliki sifat ketahanan yang sama dengan *P. nigrum*, sedangkan *P. hispidum* dan *P. colubrinum* ketahanannya lebih baik daripada *P. nigrum* (Gambar 6) (Wahyuno et al. 2010). Hasil pengujian tersebut mengindikasikan tidak semua lada liar berpotensi digunakan sebagai sumber gen ketahanan terhadap BPB karena kedekatannya dengan *P. nigrum* dalam kepekaan terhadap *P. capsici*. Dua spesies lada, yaitu *P.*

colubrinum dan *P. hispidum* cenderung mempunyai sifat ketahanan terhadap *P. capsici* yang lebih baik daripada *P. nigrum* (Susilowati et al. 2006). Saat ini telah diperoleh F1 hasil persilangan antara *P. nigrum* (tetua betina) dan *P. colubrinum*, *P. cubeba*, dan *P. hirsutum* sebagai tetua jantan. Hasil persilangan tersebut saat ini sedang dikarakterisasi pertumbuhan dan produksinya (Setijono, komunikasi pribadi). Di India, *P. colubrinum* yang berasal dari Amerika Selatan tahan terhadap *P. capsici* (Anandaraj 2000). Sasikumar et al. (1999) dalam Ravindran et al. (2000) berhasil menyilangkan *P. nigrum* dengan *P. attenuatum* dan *P. barberi*. Turunannya mempunyai jumlah kromosom 52 ($2n = 52$), sama dengan tetuanya (*P. nigrum*). Namun, penampilan produksi maupun daya tahannya terhadap BPB belum diketahui.

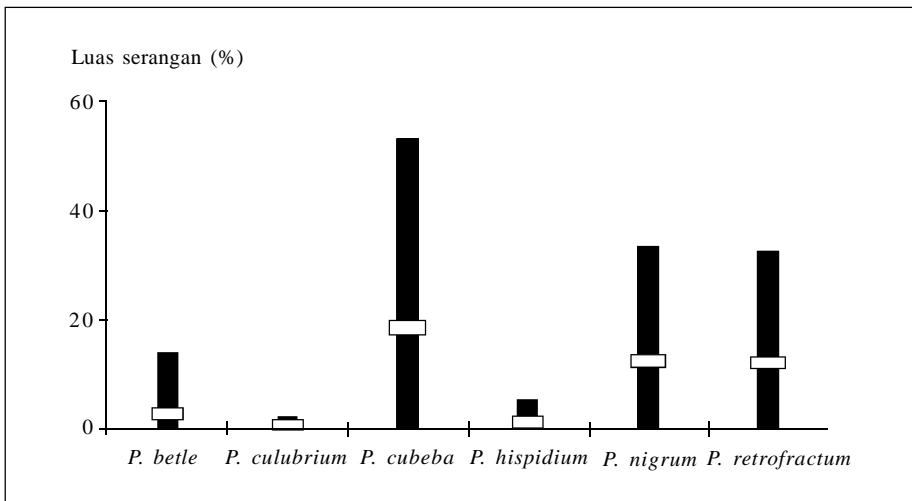
Pemanfaatan Lada Liar sebagai Batang Bawah

Secara teori, lada liar dapat digunakan sebagai batang bawah melalui penyambungan. Nuryani (1981) mencoba menggunakan *Piper chaba* sebagai batang bawah, namun hasilnya menunjukkan adanya ketidaksesuaian fisiologi, biokimia, struktur dan bentuk jaringan, serta kecepatan tumbuh dari masing-masing tanaman sehingga pasokan nutrisi terhambat. Tanaman hasil penyambungan memiliki produktivitas yang rendah, pertumbuhan batang bawah lambat, dan setelah lebih dari 2 tahun banyak bagian sambungan yang patah. Selanjutnya, Trisilawati et al. (2005) menggunakan *P. cubeba* sebagai batang bawah, disertai dengan pengaturan iklim mikro dan pemberian antioksidan. Hasilnya menunjukkan, penyambungan dengan sistem celah pada bagian *intercalary* memberi persentase keberhasilan yang lebih baik di rumah kaca.

Di India, *P. nigrum* dapat disambung dengan spesies lainnya, yaitu *P. aduncum*, *P. scabrum*, dan *P. treleaseanum*, tetapi semuanya tidak tahan terhadap BPB (Gaskins dan Almeida 1961 dalam Ravindran et al. 2000). Penyambungan menggunakan *P. colubrinum* sebagai batang bawah juga pernah dilakukan di India, Brasil, dan Malaysia. Ada dua jenis *P. colubrinum* yang digunakan, yaitu jenis merah muda ($2n = 26$) dan hijau ($2n = 39$). Setelah ditanam di lapangan, tidak ada



Gambar 5. Luas serangan tiga isolat *Phytophthora capsici* asal lada pada daun dan batang lada hasil persilangan (F1) (Wahyuno et al. 2009).



Gambar 6. Kisaran luas nekrosa pada daun beberapa spesies lada yang diinokulasi 50 isolat *Phytophthora* yang diperoleh dari berbagai lokasi di Indonesia (Wahyuno et al. 2010).

tanaman hasil penyambungan yang terserang BPB, tetapi setelah 4 tahun muncul ketidaksesuaian penyambungan. Jenis *P. colubrinum* yang berwarna merah muda dapat bertahan lebih lama, tetapi produktivitasnya sangat rendah (Ravindran et al. 2000).

ARAH PENELITIAN KE DEPAN

Infeksi *Phytophthora* sp. di lapang ditentukan oleh interaksi antara tanaman inang, jamur penyebab infeksi, dan kondisi

lingkungan (Lucas 2004). Sifat tahan saja tidak cukup untuk mengembangkan tanaman lada tanpa disertai produktivitas yang tinggi. Parameter lain yang tidak dapat diabaikan adalah berapa lama sifat ketahanan tersebut dapat bertahan di lapangan.

Struktur populasi *P. capsici* penyebab BPB pada lada dan kondisi genetik tanaman menentukan keberhasilan pengembangan dan ketahanan suatu varietas di lapangan. Ketahanan suatu varietas terhadap BPB akan bertahan lebih lama bila disertai dengan komponen pengendalian lain dan keragaman populasi

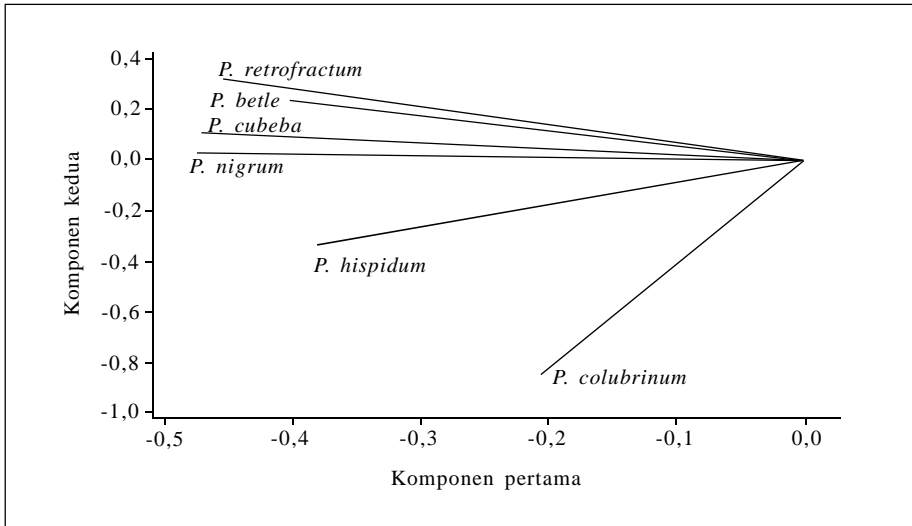
patogen juga rendah. Dua aspek yang harus dipertimbangkan dalam program persilangan untuk sifat ketahanan adalah: 1) besarnya tingkat ketahanan yang dibutuhkan oleh suatu tanaman di lingkungan tanaman tersebut akan dikembangkan, dan 2) lamanya ketahanan tersebut akan bertahan (Buddenhagen 1983). Beberapa kultivar kentang yang mempunyai ketahanan tinggi terhadap hawar daun yang disebabkan oleh *P. infestans* menjadi peka setelah dilepas selama 10 tahun (Stewart et al. 2003). Memasukkan gen-gen tahan pada kultivar kentang perlu dilakukan, namun memasukkan semua gen tersebut agar tahan terhadap semua ras *P. infestans* bukan hal yang mudah (Stewart et al. 2003). Meskipun 11 gen tahan (11 R-gene) ditemukan pada kentang liar (*Solanum desmissum* dan *S. stoloniferum*) dan dimasukkan ke dalam kentang budi daya (*S. tuberosum*), gen-gen ketahanan tersebut dapat dipatahkan oleh *P. infestans* saat ditanam di lapang (Grunwald dan Flier 2003).

Berbagai hasil penelitian menunjukkan terdapat peluang mengembangkan varietas lada yang memiliki ketahanan lebih baik terhadap BPB. Namun, upaya tersebut memerlukan waktu lama karena persilangan balik dengan tetuanya (*backcross*) belum banyak dilakukan, selain tanaman lada merupakan tanaman tahunan. Beragamnya jenis lada di Indonesia juga membuka peluang peningkatan keragaman genetik melalui persilangan, meskipun persilangan antarspesies masih menemui kendala yang perlu dipecahkan.

Dari beberapa jenis lada yang ditemukan di lapangan, *P. colubrinum* dan *P. hispidum* perlu diteliti sebagai sumber gen untuk ketahanan terhadap *P. capsici*. Penuliran buatan pada beberapa jenis lada menunjukkan bahwa *P. betle*, *P. cubeba*, dan *P. sarmentosum* mempunyai ketahanan yang relatif sama dengan *P. nigrum* terhadap sebagian besar isolat *P. capsici*. Sebaliknya, hanya sedikit isolat yang mampu menimbulkan kerusakan pada *P. colubrinum* dan *P. hispidum* (Gambar 7).

Pengembangan Varietas Tahan

Adanya F1 hasil persilangan yang terserang patogen BPB dengan intensitas lebih rendah daripada tetuanya membuka peluang untuk mendapatkan turunan yang mempunyai ketahanan lebih baik. Perbaikan ketahanan melalui persilangan antarturunan maupun dengan tetuanya



Gambar 7. Respons ketahanan Piper spp. terhadap 50 isolat *Phytophthora capsici* asal lada (Susilowati et al. 2006).

guna menghasilkan turunan yang memiliki ketahanan lebih baik perlu terus dilakukan.

Upaya meningkatkan keragaman genetik telah dilakukan melalui mutasi dan pengamatan terhadap karakteristik pertumbuhan tanaman mutan yang dihasilkan (Hadipoentiyanti 2007). Perbaikan tanaman lebih lanjut masih perlu dilakukan karena bercak daun akibat *Phytophthora* masih ditemukan pada tanaman hasil iradiasi. Sampai saat ini, gen lada yang tahan terhadap *Phytophthora* belum diketahui. Proses infeksi *P. capsici* ke dalam jaringan tanaman yang berbeda-beda dan kisaran inang *P. capsici* yang relatif luas mengharuskan perakitan tanaman tahan melibatkan banyak gen.

Piramida gen merupakan kumpulan berbagai gen, baik gen major maupun gen minor yang memiliki peran masing-masing dalam ketahanan, yang diletakkan dalam satu varietas atau kultivar tanaman (Pedersen dan Leath 1988). Piramida gen diperlukan untuk mengantisipasi adanya berbagai ras dari patogen target, dan agar sistem ketahanan yang dirakit bertahan lebih lama di lapangan (Pedersen dan Leath 1988). Memasukkan berbagai gen pada satu tanaman memerlukan waktu lama dan biaya besar sehingga tingkat dan daya tahan yang akan dikembangkan perlu dievaluasi (Pedersen dan Leath 1988).

Pengembangan Komponen Pengendalian Pendukung

Sampai saat ini belum diketahui ras *P. capsici* yang menyerang lada karena

kisaran inang *P. capsici* relatif luas. Hasil inokulasi buatan pada daun beberapa jenis lada mengindikasikan adanya isolat *P. capsici* yang infeksi pada *P. colubrinum* dan *P. hispidum*. Untuk spesies *Phytophthora* yang mempunyai kisaran inang relatif sempit, sudah ditemukan ras-ras dalam populasinya, yaitu *P. infestans* pada kentang (Stewart et al. 2003) dan *P. megasperma* f.sp. *glycine* pada kedelai (Laviolette dan Athow 1983; Keeling 1984). Pada kondisi seperti itu, pengembangan varietas dapat disesuaikan dengan jenis ras yang ada pada masing-masing lokasi dan didukung dengan komponen pengendalian lainnya. Untuk mengendalikan spesies *Phytophthora* yang mempunyai kisaran inang luas, tidak cukup hanya mengandalkan satu komponen pengendalian, tetapi perlu melibatkan komponen pengendalian lainnya.

Pada kakao, ketahanan tanaman di lapangan berkaitan dengan kepekaan buah, kemampuan *Phytophthora* berkembang pada tanaman, struktur tanaman, dan periode pembuahan (Saul-Maora et al. 2003). Ketahanan tanaman di lapangan tidak selalu terdeteksi saat pengujian di rumah kaca, dan ketahanan di lapangan dapat dipertahankan lebih lama bila disertai aplikasi komponen teknologi budi daya lainnya. Ketahanan vertikal dapat dipertahankan lebih lama dengan menerapkan pola tanam yang tepat, dilakukan di daerah dengan iklim yang tertutup (ada pemotongan siklus hidup), dan ditunjang dengan teknik pengendalian lainnya seperti fungisida, dan peraturan pemerintah (Semangun 2002).

Mengandalkan satu komponen teknologi untuk mengendalikan *Phytophthora* pada lada bukan tindakan yang bijaksana. Manohara et al. (2004b; 2007) menyarankan untuk menyertakan komponen pengendalian lainnya secara terintegrasi dalam mengendalikan patogen BPB. Kombinasi beberapa komponen, seperti pemupukan, bibit bebas penyakit, tanaman tahan, dan fungisida secara terintegrasi dianjurkan untuk mengendalikan *Phytophthora* (Drenth dan Guest 2004b).

Pencarian musuh alami dan pengembangan formulasi yang efektif dan mudah diaplikasikan perlu terus dilakukan, termasuk mengembangkan konsorsium mikroorganisme bermanfaat yang sesuai untuk diaplikasikan pada patogen tular tanah. Mikroorganisme bermanfaat yang pernah dicoba pada tanaman lada di Indonesia secara tunggal yaitu *Trichoderma* (Wahyuno et al. 2003), induksi dengan jamur bukan patogen (Noveriza et al. 2005), dan mikoriza (Trisilawati dan Rochmat 2005). Perbaikan kultur teknis untuk menciptakan kondisi yang sesuai bagi pertumbuhan dan peningkatan ketahanan tanaman penting dilakukan.

Pada daerah dengan tingkat epidemi *P. infestans* yang rendah, kultur teknis dengan menanam kentang varietas tahan di antara varietas peka memberi peluang varietas peka untuk berproduksi optimal (Andrivon et al. 2003). Penanaman secara polikultur dapat menyebabkan pengenceran inokulum karena tanaman tahan dapat menjadi penghalang secara fisik atau memacu reaksi induksi ketahanan dari tanaman inang karena adanya ras yang tidak patogen (Wolfe 1985).

KESIMPULAN

Indonesia memiliki berbagai jenis tanaman lada yang dapat dimanfaatkan sebagai sumber peningkatan keragaman genetik. Lada dapat berbunga dan berbuah dengan baik di Indonesia sehingga membuka peluang untuk mendapatkan keragaman genetik melalui persilangan.

Phytophthora capsici yang menyerang tanaman lada mempunyai tingkat virulensi yang bervariasi. Jamur patogen tersebut merupakan penyebab penyakit penting pada lada. Pengembangan varietas tahan harus memperhatikan asal gen yang digunakan agar hasil persilangan

memiliki ketahanan yang lebih baik, lebih lama, dengan produktivitas dan mutu hasil yang tinggi.

Sifat tanaman lada sebagai tanaman tahunan dan adanya variasi virulensi pada populasi *P. capsici* yang menyerang lada, menyebabkan perakitan varietas lada

berproduksi tinggi dan tahan BPB memerlukan waktu yang lama. Pengembangan komponen pengendalian BPB lainnya harus terus dilakukan karena hingga kini belum ditemukan varietas lada yang memiliki ketahanan jangka panjang terhadap BPB.

UCAPAN TERIMA KASIH

Ucapan terima kasih ditujukan kepada Dr. Oti Rostiana, pemulia tanaman pada Balai Penelitian Tanaman Obat dan Aromatik atas saran dan komentarnya yang tidak ternilai untuk perbaikan tulisan ini.

DAFTAR PUSTAKA

- Anandaraj, M. 2000. Diseases of black pepper. p. 239–267. In P.N. Ravindran (Ed.). Black Pepper. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- Andrivon, D., J.M. Lucas, and D. Ellisseche. 2003. Development of natural late blight epidemics in pure and mixed plots of potato cultivars with different levels of partial resistance. *Plant Pathol.* 52: 586–594.
- Backer, C.A. and R.C.B.Z van den Brink. 1965. Flora of Java (Spermatophytes only). NVP Noordhoff, Groningen, The Netherlands.
- Bermawie, N., N.N. Kristina, dan M.S.D. Ibrahim. 2007. Keragaman genetik dan hubungan kekerabatan plasma nutfah lada (*Piper nigrum* L.) berdasarkan RAPD (random amplified polymorphic DNA). hlm. 250–262. Prosiding Seminar Nasional Rempah, Bogor 21 Agustus 2007. Pusat Penelitian dan Pengembangan Perkebunan, Bogor.
- Buddenhagen, I.W. 1983. Breeding strategies for stress and disease resistance in developing countries. *Ann. Rev. Phytopathol.* 21: 385–409.
- Crowder, L.V. 1990. Genetika Tumbuhan. (Terjemahan) L. Kusdiarti dan Soetarso. Gadjah Mada University Press, Yogyakarta. 499 hlm.
- Direktorat Jenderal Perkebunan. 2009. Lada (*Piper nigrum*). Statistik Perkebunan Indonesia. Direktorat Jenderal Perkebunan, Jakarta.
- Drenth, A. and D. Guest. 2004a. *Phytophthora* in the tropics. p. 30–41. In Andre and Guest (Eds.). Diversity and Management of *Phytophthora* in South East Asia. ACIAR, Canberra.
- Drenth, A. and D. Guest. 2004b. Conclusions and vision for future research priorities. p. 227–231. In Andre dan Guest (Eds.). Diversity and Management of *Phytophthora* in South East Asia. ACIAR, Canberra.
- Flier, W.G., G.B.M. van den Bosch, and L.J. Turkensteen. 2003. Stability of partial resistance in potato cultivars exposed to aggressive strains of *Phytophthora infestans*. *Plant Pathol.* 52: 326–327.
- Grunwald, N.J. and W.G. Flier. 2003. The biology of *Phytophthora infestans* at its center of origin. *Ann. Rev. Phytopathol.* 43: 171–190.
- Grunwald, N.J., G.R. Montes, H.L. Saldana, O.A.R. Covarrubias, W.E. Fry, and W.G. Flier. 2002. Potato late blight management in the Toluca Valley: Field validation of Simcast Modified for Cultivars with High Field Resistance. *Plant Dis.* 86: 1163–1168.
- Hadipoentyanti, E. 2007. Karakteristik lada mutan hasil iradiasi. hlm. 67–70. Prosiding Seminar Nasional Rempah, Bogor 21 Agustus 2007. Pusat Penelitian dan Pengembangan Perkebunan, Bogor.
- Jansen, P.C.M., R.H.M.J. Lemmens, L.P.A. Oyen, J.S. Siemonsma, F.M. Stavast, and J.L.C.H. van Valkenburg. 1993. PROSEA. Basic List of Specimens and Commodity Grouping. Final Version. PROSEA, Bogor.
- Jaramillo, M.A. and P.S. Manos. 2001. Phylogeny and patterns of floral diversity in the genus *Piper* (Piperaceae). *Am. J. Bot.* 88: 706–716.
- Kasim, R. 1981. Resistance of seven pepper species to *Phytophthora*. *Pemberitaan Penelitian Tanaman Industri* 7: 34–38.
- Kasim, R. 1990. Pengendalian penyakit busuk pangkal batang secara terpadu. *Bulletin Tanaman Industri* 1: 16–20.
- Kasim, R. dan Prayitno. 1980. Reaksi 6 varietas lada asal biji terhadap *Phytophthora*. *Pemberitaan Penelitian Tanaman Industri* 36: 29–33.
- Keeling, B.L. 1984. A new physiologic race of *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*. *Plant Dis.* 68: 626–627.
- Laviolette, F.A. and K.L. Athow. 1983. Two new physiologic races of *Phytophthora megasperma* f.sp. *glycinea*. *Plant. Dis.* 67: 494–498.
- Lucas, J.A. 2004. Survival, surfaces and susceptibility. The sensory biology of pathogens. *Plant Pathol.* 53: 679–691.
- Manohara, D. and Sato. 1992. Physiological observation on *Phytophthora* isolates from black pepper. *Indust. Crops Res. J.* 42: 14–19.
- Manohara, D., K. Mulya, A. Purwantara, and D. Wahyuno. 2004a. *Phytophthora capsici* on black pepper in Indonesia. p. 132–135. In Andre and Guest (Eds.). Diversity and Management of *Phytophthora* in South East Asia. ACIAR, Canberra.
- Manohara, D., K. Mulya, and D. Wahyuno. 2004b. *Phytophthora* disease on black pepper and the control measures. *Focus on Pepper* 1: 37–49.
- Manohara, D., D. Wahyuno, dan R. Noveriza. 2005. Penyakit busuk pangkal batang lada dan strategi pengendaliannya. *Perkembangan Teknologi Tanaman Rempah dan Obat* 17: 41–51.
- Manohara, D., P. Wahid, D. Wahyuno, Y. Nuryani, I. Mustika, I.W. Laba, Yuhono, A.M. Rivai, dan Saefudin. 2006. Status teknologi tanaman lada. hlm. 1–57. Prosiding Status Teknologi Tanaman Rempah dan Aneka Tanaman Industri, Parungkuda-Sukabumi, 26 September 2006.
- Manohara, D., E. Hadipoentyanti, N. Bermawie, M. Hadad E.A., dan M. Herman. 2007. Status teknologi tanaman rempah. hlm. 40–49. Prosiding Seminar Nasional Rempah. Bogor, 21 Agustus 2007. Pusat Penelitian dan Pengembangan Perkebunan, Bogor.
- Muller, H.R.A. 1936. Het *Phytophthora-voetrot* van pepper (*Piper nigrum*) in Netherlandsch - Indie. *Mededeelingen van het Instituut voor Plantziekten* 88: 97 pp.
- Noveriza, R., S. Elvianti, and D. Manohara. 2005. Induction of systemic resistance by nonpathogenic fungi against foot rot disease of black pepper seedling under green house condition. The First International Conference on Crop Security, Brawijaya University, Malang, 20–22 September 2005.
- Nuryani, Y. 1981. Ketidaksesuaian jaringan dalam penyambungan tanaman lada dengan *Piper chaba* Hunt. *Pemberitaan Penelitian Tanaman Industri* 7: 27–33.
- Nuryani, Y., P. Wahid, dan A. Hamid. 1993. Usulan pelepasan varietas lada. Balai Penelitian Tanaman Rempah dan Obat, Bogor.
- Pedersen, W.L. and S. Leath. 1988. Pyramiding major genes for resistance to maintain residual effect. *Ann. Rev. Phytopathol.* 26: 369–378.
- Ravindran, P.N., K.N. Babu, B. Sasikumar, and K.S. Krishnamurthy. 2000. Botany and crop improvement of black pepper. p. 23–144. In P.N. Ravindran. Black Pepper. Harwood Academic Publishers, Amsterdam.
- Ristaino, J.B. and S.A. Johnston. 1999. Ecologically based approaches to management

- of *Phytophthora* blight of bell pepper. *Plant Dis.* 83: 1080–1089.
- Saul-Maora, J., Y. Namaliu, C. Cilas, and G. Blaha. 2003. Durability of field resistance to black pod disease of cacao in Papua New Guinea. *Plant Dis.* 87: 1423–1425.
- Schwinn, F.J. 1983. New development in chemical control of *Phytophthora*. p. 327–334. In J.A. Lucas, R.C. Shattock, D.S. Shaw, and L.R. Cooke (Eds). *Phytophthora*. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Semangun, H. 2002. Pengantar Ilmu Penyakit Tumbuhan. Gadjah Mada University Press, Yogyakarta.
- Setijono, R.T. 2003. Status plasma nutfah lada. *Status Pemuliaan Tanaman Rempah dan Obat (Edisi Khusus)* 15: 1–10.
- Setijono, R.T. 2009. Perakitan lada hibrida tahan terhadap penyakit busuk pangkal batang. *Warta Pusat Penelitian dan Pengembangan Perkebunan* 15(2): 19–20.
- Stewart, H.E., J.E. Bradshaw, and B. Pande. 2003. The effect of the presence of R-genes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) of potato (*Solanum tuberosum*) on the underlying level of field resistance. *Plant Pathol.* 52: 193–198.
- Susilowati, D.N., A. Akhdiya, K. Mulya, E. Pratiwi, H. Purwanti, A. Suhendar, I. Manzila, R.W. Hastuti, D. Wahyuno, D. Manohara, N. Hidayatun, S. Salma, Nurichan, S. Soedjono, R. Saraswati, dan K. Herlina. 2006. Konservasi dan Karakterisasi Mikroba Pertanian. Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian, Bogor.
- Trisilawati, O. dan I. Rochmat. 2005. Pengaruh mikoriza arbuskula dan pupuk organik terhadap pertumbuhan lada perdu. *Gakuryoku*. XI: 116–119.
- Trisilawati, O., E. Djauhariya, H. Nurhayati, Samsudin, M. Djazuli, Jaenudin, dan Kuswadi. 2005. Perbaikan Teknik Penyambungan Lada Potensi Produksi Tinggi dengan Lada Tahan Penyakit. Laporan Teknis, Buku 1. Balai Penelitian Tanaman Rempah dan Obat, Bogor. hlm. 98–112.
- Tsao, P.H. and A. Alizadeh. 1988. Recent advances in taxonomy and nomenclature of the so-called *Phytophthora palmivora* MF4 occurring on cocoa and other tropical crops. 10th International Cocoa Research Conference, Santo Domingo, 17–23 May 1987.
- Tsao, P.H., R. Kasim, and I. Mustika. 1985. Morphology and identity of black pepper *Phytophthora* isolates in Indonesia. *FAO Plant Protection Bull.* 33: 61–66.
- Wahyuno, D. dan D. Manohara. 1993. Pengaruh *in vitro* faktor fisik dan kimia terhadap *Phytophthora capsici* Leonian. *Buletin Hama dan Penyakit Tumbuhan IPB* 8: 9–18.
- Wahyuno, D. dan D. Manohara. 1995. Pembentukan oospora *Phytophthora capsici* pada jaringan lada. *Hayati* 2: 46–48.
- Wahyuno, D., D. Manohara, dan K. Mulya. 2003. Peranan bahan organik pada pertumbuhan dan daya antagonisme *Trichoderma harzianum* dan pengaruhnya terhadap *Phytophthora capsici*. *Jurnal Fitopatologi Indonesia* 7: 76–82.
- Wahyuno, D., D. Manohara, dan D.N. Susilowati. 2007. Variasi morfologi dan virulensi *Phytophthora capsici* asal lada. *Buletin Plasma Nutfah* 13: 63–70.
- Wahyuno, D., D. Manohara, dan R.T. Setiyono. 2009. Ketahanan lada hasil persilangan terhadap *Phytophthora capsici* asal lada. *Jurnal Penelitian Tanaman Industri* 15: 77–83.
- Wahyuno, D., D. Manohara, dan D.N. Susilowati. 2010. Virulensi *Phytophthora capsici* asal lada terhadap *Piper* spp. *Buletin Plasma Nutfah (in press)*.
- Wolfe, M.S. 1985. The current status and prospect of multilane cultivars and variety mixtures for disease resistance. *Ann. Rev. Phytopathol.* 23: 251–273.