Potensi Padi Liar sebagai Sumber Genetik dalam Pemuliaan Padi

Buang Abdullah[1]

Ringkasan

Ketersediaan dan keragaman sumber daya genetik merupakan faktor penting dalam perakitan varietas unggul dengan sifat-sifat yang diinginkan. Sumber genetik padi dapat digolongkan menjadi tiga: (1) sumber gen utama (*primary gene pool*), yang terdiri atas varietas unggul, lokal, dan keturunannya, (2) sumber gen kedua (*secondary gene pool*), terdiri atas spesies liar dari genom yang sama; dan (3) sumber gen ketiga (*tertiary gene pool*) teridiri dari spesies liar dengan genom yang berbeda. Dalam perakitan varietas unggul selama ini baru memanfaatkan sumber gen utama. Sumber gen kedua dan ketiga yang merupakan spesies liar belum digunakan dengan baik. Padi liar (*Oryza* spp.) mempunyai 21 spesies berupa tanaman diploid (2n = 24) dan tetraploid (2n = 48) dengan 10 macam genom (AA, BB, CC, EE, FF, BBCC, CCDD, GG, HHJJ, HHKK), yang merupakan sumber gen yang potensial untuk digunakan dalam program pemuliaan padi. Beberapa spesies telah diketahui mempunyai sifat gen tahan terhadap cekaman biotik dan abiotik. Namun persilangan antara spesies padi liar dengan padi budi daya mempunyai banyak hambatan, seperti aborsi embrio, sterilitas, tidak berpasangannya kromosom dari kedua spesies, dan lethalitas. Oleh karena itu diperlukan teknik khusus untuk mentransfer atau mengintrogresi gen-gen yang diinginkan dari spesies liar. Kemajuan bioteknologi menghasilkan inovasi teknologi yang dapat mempermudah introgresi gen spesies liar ke dalam padi budi daya. Dengan mengkombinasikan teknik bioteknologi dengan cara konvensional, seperti kultur embrio, silang balik, dan teknik deteksi dengan citologi, markah isozim, dan molekuler; pelaksanaan introgresi dan deteksi gen-gen tersebut dapat lebih mudah, cepat, dan akurat. Beberapa gen tahan telah berhasil diintrogresikan ke dalam padi budi daya, antara lain gen tahan penyakit virus kerdil rumput (*grassystunt virus*) dari *O. nivara*; tahan hawar daun bakteri dari *O. longistaminata* dan *O. minuta*, dan tahan blas dari *O. rufipogon* dan *O. minuta*; gen tahan wereng coklat ditransfer dari *O. officinalis* dan *O. australiensis*. Beberapa gen introgresi yang telah diketahui markah molekuler dan sekuen basanya dipetakan dalam kromosom, dan digabungkan dalam satu ketahanan (pyramiding genes), sebagai contoh Xa21 dari *O. longistaminata*. Gen introgresi yang sangat fenomenal dampaknya adalah gen tahan penyakit kerdil rumput dari *O. nivara*. Setelah dilepas, varietas IR32 yang mengandung gen-gen tersebut belum pernah dilaporkan tertular penyakit tersebut.

[1] *Pemulia Tanaman pada Balai Besar Penelitian Tanaman Padi, Sukamandi, Jawa Barat*

Di satu sisi, produksi padi nasional perlu terus ditingkatkan untuk memenuhi kebutuhan yang juga terus meningkat sejalan dengan bertambahnya jumlah penduduk. Di sisi lain, upaya peningkatan produksi padi dihadapkan kepada berbagai kendala, antara lain konversi lahan sawah irigasi untuk pemukiman, industri, dan fasilitas lainnya. Penggunaan air untuk irigasi juga harus bersaing dengan penggunaan lainnya, seperti untuk keperluan penduduk yang terus bertambah dan industri yang terus berkembang. Persaingan penggunaan air menjadi makin ketat akibat berkurangnya sumber air yang merupakan dampak dari ketidaktepatan pengelolaan hutan dan daerah aliran sungai.

Dengan makin terbatasnya lahan yang subur, perluasan areal pertanaman padi dewasa ini diarahkan kepada lahan-lahan marginal dengan kendala yang makin kompleks, antara lain kekeringan, tingkat kemasaman tanah yang tinggi, keracunan besi, keracunan aluminium, dan salinitas. Penanaman padi pada lahan irigasi secara terus-menerus mendorong perkembangan hama dan penyakit tanaman sehingga mempercepat terbentuknya biotipe dan ras baru dari hama dan penyakit tersebut.

Penanaman varietas unggul berdaya hasil tinggi, tahan terhadap hama dan penyakit, toleran kekeringan dan keracunan hara berperan penting dalam peningkatan produksi. Dibandingkan dengan cara-cara lainnya, penggunaan varietas unggul merupakan cara yang paling efisien dan ramah lingkungan dalam sistem produksi (Abdullah dan Sularjo 1988). Kompleksitas masalah yang dihadapi dalam peningkatan produksi menuntut perlunya perakitan varietas unggul yang berdaya hasil tinggi, tahan dan toleran terhadap cekaman biotik dan abiotik, serta memiliki beras dengan kualitas yang baik.

Varietas unggul yang telah berkembang di petani dewasa ini tidak mampu lagi berproduksi lebih tinggi karena keterbatasan kemampuan genetiknya. Untuk dapat berproduksi lebih tinggi, varietas unggul yang akan dirakit perlu memiliki sifat-sifat yang mendukung, antara lain berdaya hasil tinggi, tahan cekaman biotik, dan toleran cekaman abiotik. Makalah ini membahas peranan padi liar sebagai sumber genetik dalam program pemuliaan padi.

Padi Liar sebagai Sumber Genetik

Padi budi daya (*Oryza sativa* L.) yang telah berkembang penggunaannya hingga saat ini adalah salah satu spesies padi dari genus *Oryza.* Genus ini mempunyai sedikitnya 23 spesies, termasuk dua spesies padi budi daya *O.sativa* yang dikenal sebagai padi Asia dan *O. glaberrima* Stud yang berasal dari Afrika. Keduanya merupakan tanaman diploid (2n = 24) dengan genom AA. Dalam penyebarannya, *O. sativa* dibudidayakan dan menyebar di lima benua, sedangkan *O. glaberrima* hanya ditemukan di beberapa negara di Afrika Barat. Beberapa spesies padi liar daan budi daya dapat dilihat pada Gambar 1.

Gambar 1. Spesies padi liar dan budi daya.
A = *Oryza glaberrima*;
B = *O. rhizomatis*;
C = *O. alta*;
D = IR64 (*O. sativa*);
E = *O. latifolia*;
F = *O. australiensis*.

Spesies liar terdiri atas diploid dan tetraploid (2n = 48) dengan 10 genom (AA, BB, BBCC, CC, CCDD, EE, FF, GG, HHJJ, dan HHKK (Vaughan 1994; Aggarwal *et al*. 1997; Ge *et al*. 1999; Khush and Brar 2001). Padi liar tumbuh secara alami di lahan-lahan marginal dengan berbagai cekaman biotik dan abiotik. Karena itu, spesies-spesies ini merupakan sumber genetik yang memiliki sifat tahan cekaman biotik dan toleran cekaman abiotik yang diperlukan dalam program pemuliaan padi (Heinrichs *et al.* 1985; Sitch 1990). Beberapa aksesi padi liar tahan terhadap penyakit hawar daun bakteri strain IV dan VIII, wereng coklat biotipe Sumatera Utara, dan toleran kekeringan (Abdullah 2002; Abdullah *et al*. 2003)

Salah satu faktor penting yang menentukan keberhasilan program pemuliaan padi adalah variabilitas gen (sumber gen/sifat). Sumber gen padi (*rice gene pool*) dapat diklasifikasikan menjadi tiga:

Sumber gen utama (*primary gene pool*) terdiri atas varietas unggul dan lokal (*landraces*) dari *O. sativa* (indica dan japonica) dan *O. glaberrima.*

Persilangan dengan kelompok gen ini relatif mudah dengan turunan pertama (F1) fertil, kromosom dari kedua induknya berpasangan dengan baik atau normal dan menurunkan segregasi yang mengikuti hukum Mendel.

Sumber gen ke dua (*secondary gene pool*) terdiri atas beberapa padi liar yang mempunyai genom dan jumlah khromosom yang sama, yaitu AA dan 2n = 24 (diploid) yang merupakan kerabat dekat padi budi daya (*O. sativa*) seperti *O. perennis*, *O. nivara*, *O. rufipogon O. longistaminata*, dan *O. barthii*. Persilangan dengan kelompok gen ini relatif sulit, F1-nya cenderung steril, kromosom kedua induknya tidak berpasangan dengan baik, tanaman F1 cenderung steril dan bahkan adakalanya mati sebelum mencapai fase generatif. Transfer gen dilakukan dengan tingkat keseriusan yang tinggi dan sungguh-sungguh.

Sumber gen ke tiga (*tertiary gene pool*) adalah spesies kerabat jauh yang mempunyai genom berbeda, baik yang diploid maupun tetraploid, seperti *O. officinalis* (CC), O*. australiensis* (EE), *O. minuta* (BBCC), *O. alta* (CCDD), *O. brachyantha* (FF), *O. granulata* (GG), *O. longiglumis* (HHJJ), dan *O. schlechteri* (HHKK). Persilangan dapat dilakukan dengan perlakuan khusus. Biji F1 memiliki bentuk yang abnormal dan tanaman F1 cenderung lethal (mati). Transfer gen tidak dapat dilakukan tanpa menggunakan teknik tertentu, seperti penyelamatan embrio, silang balik, penggandaan kromosom dan/atau persilangan perantara dengan spesies lain (*bridging species hybridization*).

Introgesi Gen Padi Liar ke Padi Budi Daya

Sebagai sumber gen yang memiliki sifat-sifat yang tidak dapat diperoleh dari padi budi daya atau padi lokal, padi liar mempunyai peranan penting dalam program pemuliaan padi. Oleh karena itu, pendayagunakan gen padi liar dengan mengintrogresikan ke dalam padi budi daya perlu diupayakan untuk memperluas *gene pool* tanaman pad,i sehingga akan memperluas variabilitas gen dalam sumber gen utama yang siap pakai dalam program perbaikan varietas padi. Namun usaha ini menghadapi banyak kendala reproduksi dalam menghasilkan hibrida interspesifik dan keturunannya, seperti aborsi embrio, sterilitas hibrida, dan sterilitas keturunannya (*hybrid breakdown*) dan lethalitas (kematian tanaman).

Perkembangan bioteknologi telah menghasilkan inovasi teknologi yang memungkinkan bagi introgressi gen dari kerabat jauh padi dan cara seleksi yang lebih cepat dan tepat diibandingkan dengan teknologi konvensional. Teknik kultur jaringan dapat digunakan untuk menyelamatkan embrio muda dari persilangan interspesifik yang dikenal dengan kultur embrio, dan teknik markah molekuler dapat digunakan sebagai penanda pada seleksi suatu sifat yang disebut *marker aided selection* (MAS). Hasil persilangan antara PTB dan *O. minuta* disajikan pada Gambar 2.

PTB BC4 BC3 BC2 BC1 F1 *O. minuta*

Gambar 2. Hasil persilangan antara padi tipe baru (PTB) dan *O. minuta*.
F1 = hasil persilangan generasi pertama
BC1-4 = hasil silang balik pertama sampai ke empat.

Keberhasilan hibridisasi interspesies dan deteksi introgresi pada keturunannya dapat dideteksi dengan markah isozim maupun teknik sitologi. Namun, keterbatasan jumlah markah isozim menyebabkan markah ini jarang digunakan walaupun biayanya lebih murah dari markah molekuler. Abdullah et al. (2000) telah menggunakan 15 markah isozim untuk mendeteksi hibrida dan introgresi pada keturunan silang balik dan tanaman monosomikny dari persilangan padi tipe baru dan *O. minuta*. Namun hanya enam yang dapat digunakan, yaitu glutamat oksalo asetat transferase 1 (*Got*1), glutamat oksalo asetat transferase 2 (*Got*2), shikimate dehydrogenase 1 (*Sdh*1), fosfoglukonat dehidrogenase 1 (*Pgd*1), fosfoglukonat dehidrogenase 2 (*Pgd*2), dan aminopeptidase 4 (*Amp*4). Sdh1 dapat digunakan untuk mendeteksi kebenaran hibrida (F1) dari persilangan padi dengan dua aksesi *O. minuta*, 101089 dan 10114. *Pgd*1 dapat digunakan untuk membedakan tanaman yang mempunyai kromosom ekstra dari *O. minuta*. Dari 16 tanaman monosomik, lima di antaranya mempunyai kromosom 11 dari *O. minuta*. Teknik sitologi lebih terbatas penggunaannya karena hanya dapat digunakan untuk mendeteksi jumlah kromosom, sehingga hanya dapat digunakan untuk mengetahui jumlah kromosom F1 dari hasil persilangan spesies diploid dan tetraploid dan adanya tanaman yang aneuploidi (jumlah kromosomnya tidak normal), seperti haploid, tetrasomik, dan monosomik. Abdullah dan Brar (2001) telah menganalisis jumlah kromosom dari persilangan padi diploid dan tetraploid. Semua hibridanya mempunyai 36 kromosom univalen, tanaman silang balik pertama (BC1F1) memiliki 35-40 kromosom dengan 5-8 pasang kromosom (bivalen),

BC2F1 33-46 kromosom, 7-13 pasang kromosom dan BC3F1 24-29 kromosom, 12-13 pasang kromosom.

Kombinasi teknik sitologi dan molekuler memungkinkan deteksi dan pemetaan introgresi gen dalam padi budi daya lebih akurat. Teknik ini dikenal dengan *in situ hybridization (ISH) technology* (teknik pengecatan kromosom). Dengan pengecatan kromosom yang menggunakan bahan bersinar atau *fluoresence in situ hybridization* (FISH) *tenchniques*, Abbassi *et al.* (1999) telah mendeteksi kromosom tetua hibrida interspesifik dan menunjukkan adanya pasangan homoeologous antara keduanya dan segmen-segmen kromosom padi liar yang terintrogresi ke dalam kromosom padi budi daya. Dengan teknik ini letak gen yang terintrogresi dapat diketahui dan dilihat pada kromosom padi budi daya.

Telah banyak gen dari *wild species* yang telah berhasil diintrogresikan ke dalam padi budi daya, seperti gen ketahanan terhadap virus kerdil rumput dari *O. nivara* (Khush *et al*. 1977), hama wereng coklat *dari O. australiensis* (Jena and Khush 1990), dan *O. officinalis* (Multani *et al*. 1994), hawar daun bakteri dari *O. longistaminata* (Khush *et al*. 1990), *O. minuta* (Amante-Bordeos *et al*. 1992; Mariam *et al*. 1996; Abdullah *et al*. 2001), penyakit blas dari *O. minuta* (Amante-Bordeos *et al*. 1992), dan *O. rufipogon* (Utami *et al.* 2000). Gambar 3 dan 4 masing-masing menunjukkan galur introgresi yang mempunyai gen ketahanan terhadap penyakit hawar daun bakteri dan hama wereng coklat dari spesies liar. Gen mandul jantan juga telah berhasil diintrogresikan dari *O. perennis* ke dalam padi budi daya (Dalmacio *et al*. 1995). Dampak yang fenomenal dari gen introgresi adalah adanya sifat ketahanan terhadap penyakit kerdil rumput dari *O. nivara*. Setelah dilepasnya varietas yang mengandung gen tersebut seperti IR32 dan ditanam petani serta digunakan dalam program perakitan varietas unggul baru di IRRI maupun di berbagai negara penghasil beras, penyakit tersebut belum pernah dilaporkan menjadi kendala dalam budi daya padi yang sebelumnya merupakan penyakit utama, termasuk di Indonesia.

Ram *et al*. (2206) telah berhasil mengintrogresikan gen-gen kuantitatif untuk daya hasil dan gen ketahanan terhadap penyakit hawar daun bakteri, blas, dan tungro dari *O. rufipogon* ke dalam varietas budidaya. Galur C11-A-41 yang dihasilkan telah dilepas sebagai varietas unggul untuk lahan sawah tadah hujan di India dengan nama Dhanrasi.

Markah molekuler juga telah digunakan untuk mendeteksi gen ketahanan hasil introgresi padi liar, seperti RG103 pada khromosom 11 yang merupakan markah untuk gen *Xa*21 dari *O. longistaminata* (Ronald *et al.* 1992). Markah RFLP (*restriction fragment length polymorphism*) juga telah digunakan untuk mendeteksi gen introgresi dari *O. officinalis* (Jena *et al.* 1992).

Gambar 3. Galur introgresi hasil silang balik keempat generasi kedua antara padi tipe baru (PTB) dengan spesies liar *O.minuta*.
A = galur rentan
B = tahan terhadap penyakit hawar daun bakteri (HDB) (*Xanthomonas oryzae* vr. *oryzae*) strain VIII.

Gambar 4. Galur tahan wereng coklat (tanaman sehat, atas) di lapang hasil introgresi gen tahan spesies liar *O. officinalis* ke dalam padi budi daya.

Saat ini banyak markah molekuler yang telah dipetakan dalam kromosom padi, seperti RFLP, random amplified polymorphic DNA (RAPD), dan microsatellite, sehingga markah-markah tersebut dapat digunakan dalam seleksi sebagai penanda. Markah mikrosatelit memiliki kelebihan dari markah-markah yang lain, seperti adanya derajat polymorphism yang tinggi, murah, dan kodominan. Dengan menggunakan markah RFLP, gen tahan wereng coklat yang berasal dari *O. officinalis* diketahui terintrogresi pada kromosom 11 dan 12 (Jena *et al.* 1992). Gen tahan wereng coklat yang berasal dari *O. australiensis* terdapat pada kromosom 12 (Ishii *et al.* 1994). Gen tahan wereng coklat biotipe yang berasal dari *O. officinalis* (*Bph13t*) terletak pada kromosom 3 (Renganayaki *et al.* 2002).

Kesimpulan

- 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 diupayakan sumber gen alternatif.
- Spesies padi liar diketahui sebagai sumber gen yang potensial dan banyak gen yang telah berhasil dintrogresikan ke dalam padi budi daya sehingga mempunyai dampak yang nyata dalam mengatasi kendala produksi padi.
- Penelitian bioteknologi telah menghasilkan teknologi yang dapat mempermudah prosses introgresi gen dari spesies padi liar ke padi budi daya.
- Spesies padi liar sangat penting dalam pemuliaan padi sebagai sumber gen yang tidak dapat ditemukan pada padi budi daya dan harus dimanfatkan semaksimal mungkin untuk mengatasi kendala-kendala produksi melalui perakitan varietas.

Daftar Pustaka

Abbasi, F.M., D.S. Brar, A.L. Carpena, K. Fukui, and G.S. Khush. G.S. 1999. Detection of outosyndetic and allosyndetic pairing among A and E genomes of *Oryza* through genomic *in situ* hybridization. Rice Genetics Newsl. 16:24-25.

Abdullah, B. 2002. Wild species *Oryza* spp.: a prospective source of bacterial blight resistance for rice breeding. Penelitian Pertanian 21(3):1-5.

Abdullah, B. and D.S. Brar. 2001. Cytogenetic analysis of interspecific hybrids and back cross progenies from the cross between diploid and tetraploid of *Oryza* species. Penelitian Pertanian 20(3):1-5.

Abdullah, B., D.S. Brar, and A.L. Carpena. 2001. Gene introgression for bacterial leaf blight resistance from *Oryza minuta* J.B. Presl. ex C.B. Presl. into new plant type (*Oryza sativa L*.). Penelitian Pertanian 20(1):1-9.

Abdullah, B., M. Bustaman, T.S. Silitonga, Bahagiawati, D. Suardi, J. Prasetiyono, Tasliah, M. Amir, dan A. Nasution. 2003 Evaluasi ketahanan spesies padi liar terhadap cekaman biotik dan abiotik dan karakterisasi dengan menggunakan markah molekuler. Prosiding Seminar Hasil Penelitian Rintisan dan Bioteknologi Tanaman Pangan. Balai Penelitian Bioteknologi dan Sumber Daya Genetik Pertanian, Bogor 23-24 September 2003. p.:202-216.

Abdullah, B., A.L. Carpena, D.S. Brar, M.S. Mendioro, E.M.T. Mendoza, and J.E. Hernandez. 2000. Introgression of biotic resistance genes from *O. minuta* J.S. Presl. Ex C.B. Presl. Into new plant type of rice (*O. sativa* L.). University of the Philippines Los Banos. PhD. Desertation. p. 95.

Abdullah, B. dan Sularjo. 1988. Evaluasi program persilangan dalam usaha perbaikan varietas padi di Indonesia. *Dalam* Prosiding Seminar Hasil Penelitian Tanaman Pangan. Balittan Bogor, 17-18 Desember 1986. p. 274-287. Balai Penelitian Tanaman Pangan, Bogor.

Aggarwal, R.K., D.S. Brar, D.S. and G.S. Khush. 1997. Two genomes identified in the *Oryza* complex based on molecular divergence using total genomic DNA hybridization. Mol. Gen. Genet. 254:1-12.

Amante-Bordeos, A.D., L.A. Sitch, R. Nelson, R.D. Damalsio, N.P. Oliva, H. Aswidinoor, and H. Leung. 1992. Transfer of bacterial leaf and blast resistance from the tetraploid wild rice *Oryza minuta* to cultivated rice, *O. sativa*. Theor. Appl. Genet. 84:345-354.

Damalcio, R.D. D.D. Brar, S.S. Virmani, and G.S. Khush. 1995. Identification and transfer of a new cytoplasmic male sterility source from *O. perennnis* into indica rice (*O. sativa*). Euphytica 82:221-225.

Heinrichs, E.A., F.G. Mendrano, and H.R. Rapusas. 1985. Genetic evaluation for insect resistance in rice. International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Philippines, Manila, 356 p.

Ishii, T, D.S. Brar, D.S. Multani, and D.S. Khush. 1994. Molecular tagging of genes for brown planthopper resistance and earness introgressed from *Oryza australiesnsis* into cultivated rice*, O. sativa*. Genome 73.

Jena, K.K. and G.S. Khush. Introgression of genes from *Oryza officinalis* Well ex Watt to cultivated rice, *O. sativa* L. Theor. Appl. Genet .80:737-745.

Jena, K.K., G.S. Khush, and G. Kochert. 1992. RFLP analysis of rice (*Oryza sativa* L.) introgression lines. Theor. Appl. Genet. 84:608-616.

Khush, G.S. 1997. Origin, dispersal, cultivation, and variation of rice. Plant. Mol. Biol. 35:25-34.

Khush, G.S., E. Bacalangco, and T. Ogawa. 1990. A new gene for resistance to bacterial leaf blight from *O. longistaminata*. Rice Genetics Newsl. 7:121-122.

Khush, G.S. and D.S. Brar. 2001. Rice genetics from Mendel to functional genomics. *In* G.S. Khush, D.S. Brar, and B. Hardy (eds). Rice Genetics IV. International Rice Research Institute and Science Publishers, Inc. p.1-25.

Khush, G.S., K.C. Ling, R.C. Aquino, and J.M..Aguiero. 1977. Breeding for resistance to grassy stunt virus in rice. *In*: Plant Breeding Papers I (46). Proc. 3rd Int. Cong. SABRAO 6, Canberra, Australia, p.3-9.

Mariam, A.L., A.H. Zakkri, M.C. Mahanani, and M.N. Normah. 1996. Interspecific hybridization of cultivated rice *O. sativa* L. with the wild rice, *O. minuta* Presl. Theor. Appl. Genet. 93:664-671.

Multani, D.S., KK. Jena, D.S. Brar, B.G. De Los Reyes, E.R. Angeles, and G.S. Khush. 1994. Development of monosomic alien addition lines and introgression of genes from *Oryza australiensis* Domin. To cultivated rice *O. sativa* L. Theor. Appl. Genet. 88:102-109.

Ram, T. 2006. Dhanrasi, a new lowland rice variety with *Oryza rufipogon* genes for improving yield potential and resistance to biotic stresses. IRRN 31:13-16.

Renganayaki, K., A.K. Fritz, S. Sadasivan, S. Pammi, S.E. Harrington, S.R, McCouch, S.M. Kumar, and A.M. Reddy. 2006. Crop Sci. 42:2112-2117.

Ronald, C.P., B. Albano, R. Tabien, L. Abenes, K.S. Wu, and S. McCouch, and S.D. Tanksley. 1992. Genetic and physical analysis of the rice bacterial blight disease resistance locus, *Xa*21. Mol. Gen. Genet. 236:113-120.

Sitch, L.A. 1990. Incompatibility barriers operating in crosses of Oryza sativa with related species and genera. *In* J.P. Gustafson (ed). Gene Manipulation in Plant Improvement II. Plenum Press, New York. p.77-94.

Utami, D.W., M. Amir, dan S. Moeljopawiro, S. 2000. Analisis RFLP kelompok ras dan haplotipe isolat blas dengan DNA pelacak MGR 586. Jurnal Bioteknologi Pertanian 5(1):28-33.

Vaughan, D.A. 1994. The wild relatives of rice. A Genetic Resources Handbook. International Rice Research Institute, Los Banos, Laguna, Philippines, 137 p.