

Ketahanan Terimbas Tanaman Kacang-kacangan terhadap Penyakit

Induced Disease Resistance in Legumes

Alfi Inayati*

Balai Penelitian Tanaman Aneka Kacang dan Umbi
Jl.Raya Kendalpayak Km.8. Kotak Pos 66 Malang 65101, Indonesia
*E-mail: alfiinayati2@gmail.com

Naskah diterima 16 Februari 2016, direvisi 27 November 2016, dan disetujui diterbitkan 29 November 2016

ABSTRACT

*Legumes have an important role especially as a source of nutrition, important in maintaining soil quality, and as animal feed. Although the production and the needs for legumes continues to rise, the productivity especially at the farm level is still low. This is mainly due to pests and diseases infections and also the soil infertility effects. Yield losses due to pests and diseases is quite high up to 80%. Induced resistance is one effort to control the disease and improve the growth quality of legumes. Various elicitors (biotic and abiotic) and induced mechanisms have been tested and reported to give promising results. Induced resistance was reported to increase the resistance of leguminous plants against pathogen infection such as fungi, bacteria, and viruses that are transmitted through soil, seed-borne, and from the surface of the leaves, such as: *Sclerotium rolfsii*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium* sp, *Aspergillus flavus*, *Cercosporidium personatum*, *Xanthomonas axonopodis*, peanut mottle virus, and soybeant stunt virus. Recently, the use of induced resistance in Indonesia is very limited. The use of *Trichoderma* sp, non-pathogenic *Fusarium*, and *Pseudomonas* fluorescent as biocontrol agents has been started although in a limited numbers. In the future, induced resistance will become one component that is important in controlling the disease in an integrated pest management.*

Keywords: Elicitor, abiotic biotic, induced resistance, legumes.

ABSTRAK

Tanaman kacang-kacangan mempunyai peran penting sebagai sumber gizi, menjaga kualitas tanah, dan pakan ternak. Produktivitasnya di tingkat petani masih rendah. Hal ini disebabkan antara lain oleh serangan hama dan penyakit dan pengaruh keharaan. Kehilangan hasil akibat hama dan penyakit cukup tinggi, mencapai 80%. Ketahanan terimbas merupakan salah satu upaya untuk mengendalikan penyakit dan meningkatkan kualitas pertumbuhan tanaman kacang-kacangan. Beragam elisitor (biotik dan abiotik) serta mekanisme pengimbasan telah diuji dan memberikan hasil yang menggembirakan. Ketahanan terimbas mampu meningkatkan ketahanan tanaman kacang-kacangan terhadap infeksi patogen berupa jamur, bakteri, dan virus yang ditularkan melalui tanah, terbawa benih, maupun yang terdapat di permukaan daun, di antaranya *Sclerotium rolfsii*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium* sp., *Aspergillus flavus*, *Cercosporidium personatum*, *Xanthomonas axonopodis*, Peanut mottle virus, dan soybeant stunt virus. Namun demikian, pemanfaatannya di Indonesia sangat sedikit. Mikroorganisme seperti jamur *Trichoderma* sp., jamur fusarium nonpatogenik, dan bakteri *Pseudomonas fluorescent* mulai dimanfaatkan sebagai agens pengendalian penyakit secara biologi meskipun masih terbatas. Di masa datang, ketahanan terimbas akan menjadi salah satu komponen penting dalam pengendalian penyakit secara terpadu.

Kata kunci: Elisitor, abiotik, biotik, ketahanan terimbas, kacang-kacangan.

PENDAHULUAN

Tanaman kacang-kacangan berperan penting bagi kelangsungan sistem pertanian untuk memenuhi kebutuhan pangan. Akidobe dan Meredia (2011) menyebutkan kacang-kacangan merupakan tanaman ideal untuk mendukung tercapainya tujuan pembangunan yaitu mengurangi angka kemiskinan, meningkatkan kesehatan dan gizi masyarakat, serta meningkatkan ketahanan ekosistem. Tanaman kacang-kacangan berperan penting dalam menjaga kesuburan tanah guna menjamin keberlangsungan sistem pertanian yang ideal.

Tanaman kacang-kacangan umumnya mempunyai nisbah C:N rendah sehingga sisa tanaman mudah melepas N dan meningkatkan kesuburan tanah (Nursyamsi dan Setyorini 2009). Dibandingkan dengan sereal seperti gandum, jagung, dan padi, tanaman kacang-kacangan membutuhkan bahan organik dari tanah yang lebih rendah dan dosis pupuk yang lebih rendah sehingga dapat ditanam di lahan marginal (Akidobe and Meredia 2011). Beberapa tanaman kacang-kacangan seperti kacang tanah juga mampu mengikat Al pada tanah-tanah masam sehingga dapat dimanfaatkan untuk komoditas lainnya dan dapat menekan perkembangan patogen penyakit terbawa tanah (*soil borne*) seperti *Fusarium* sp. (McGarth 2012).

Kedelai, kacang tanah, dan kacang hijau merupakan sumber protein yang murah, rendah lemak, kaya vitamin B (terutama asam folat, zat besi, kalsium, dan magnesium), tinggi karbohidrat kompleks dengan indeks glikemik rendah, kaya serat, dan mengandung fitonutrien seperti isoflavon, lignin, dan protease yang dilaporkan mengurangi risiko kanker (Lin and Lai 2006). Tidak hanya untuk manusia, kacang-kacangan juga dimanfaatkan sebagai pakan bernilai tinggi yang mampu meningkatkan pendapatan petani (Nemecek *et al.* 2008).

Produktivitas tanaman kacang-kacangan di tingkat petani masih rendah. Di tingkat penelitian, produktivitas kedelai dan kacang tanah mencapai lebih dari 2 t/ha dan kacang hijau di atas 1,5 t/ha, sementara di tingkat petani hanya 1,2-1,4 t/ha untuk kedelai dan kacang tanah dan 0,8-1,2 t/ha untuk kacang hijau. Rendahnya produktivitas kacang-kacangan di tingkat petani disebabkan antara lain karena penerapan teknik budidaya yang kurang tepat, serangan hama dan penyakit, dan pengaruh keharaan karena budidaya tanaman kacang-kacangan umumnya dilakukan setelah tanam padi atau pada lahan-lahan marginal.

Penyakit daun merupakan penyebab utama menurunnya hasil tanaman kacang-kacangan (Johansen *et al.* 1994). Penyakit daun seperti karat yang disebabkan jamur *Phakopsora pachirhizy*, *downy mildew* (*Peronospora*

manchuria), penyakit pustul bakteri *Xanthomonas axonopodis* pv *glycines* dan penyakit belang kacang tanah (*Peanut Strive Potivirus*) merupakan penyakit penting dan menjadi pembatas peningkatan hasil kedelai di sentra produksi (Balitkabi 2005). Kehilangan hasil akibat penyakit karat mencapai 80% bahkan lebih, bergantung pada kondisi lingkungan dan varietas yang ditanam (Coker *et al.* 2010). Penyakit busuk kecambah yang disebabkan oleh *Phytium* sp., busuk akar oleh *Rhizoctonia solani*, hawar batang dan layu oleh *Sclerotium rolfsii* yang merupakan penyakit tular tanah juga dikategorikan sebagai penyakit utama tanaman kedelai di Indonesia dengan intensitas serangan di atas 14% (Balitkabi 2005). Di Amerika penyakit busuk akar dan layu menyebabkan kehilangan hasil yang cukup besar, berkisar antara 9.651–152.152 ton (Whrater and Koenning 2006). Tidak hanya pada tanaman kedelai, penyakit busuk yang disebabkan oleh jamur *Rhizoctonia solani* dan penyakit layu oleh *Sclerotium rolfsii* juga menjadi masalah penting pada tanaman kacang tanah dan kacang hijau (Le *et al.* 2012).

Pengendalian penyakit yang ramah lingkungan menjadi isu penting dalam mengurangi penggunaan bahan kimia yang terbukti berdampak buruk bagi lingkungan dan makhluk hidup. Berbagai cara pengendalian penyakit daun dan tular tanah pada tanaman kacang-kacangan telah dilakukan, dimulai dari perlakuan benih dan penggunaan benih sehat bebas patogen untuk membatasi masuknya patogen ke lahan dan melindungi tanaman pada awal pertumbuhan (Jegathambigai *et al.* 2009, Taylor *et al.* 1991), hingga kultur teknis seperti pengaturan waktu tanam dan memperlebar jarak tanam (Coker *et al.* 2010), pengolahan tanah dan rotasi tanaman (Ratulangi 2004, Gil *et al.* 2008, Eastburn 2010). Pemanfaatan bahan nabati seperti minyak cengkeh sebagai fungisida dapat menekan intensitas penularan penyakit karat 50-93% (Sumartini 2010). Pemanfaatan jamur antagonis *Trichoderma* mampu menghambat pertumbuhan jamur *S. rolfsii* pada pengujian laboratorium dengan efektivitas 70% (Hardaningsih 2011). *Trichoderma* juga dilaporkan mampu mengendalikan jamur *F. oxysporum* f.sp. *adzuki* dan *P. arrhenomanes* pada kedelai (John *et al.* 2010).

Pengendalian penyakit menggunakan varietas tahan merupakan cara yang efektif dan ramah lingkungan. Varietas tahan penyakit diperoleh dengan beberapa cara; di antaranya melalui persilangan dengan varietas yang mempunyai sifat tahan (Cherif *et al.* 2007) dan penyisipan gen tahan (Heyten *et al.* 2010). Namun, upaya pemuliaan tanaman untuk menghasilkan varietas tahan relatif sulit dan membutuhkan waktu yang lama. Seringkali gen tahan terikat (*linkage*) dengan gen produksi rendah dan ketahanan dapat hilang atau berkurang akibat berubahnya ras patogen (Vanderplank 1984). Dengan kondisi seperti ini, upaya pemuliaan ketahanan varietas melalui

persilangan perlu didukung oleh informasi susunan gen pada genotipe yang akan dijadikan tetua, sehingga hasil yang akan diperoleh akan lebih sesuai dengan tujuan yang akan dicapai.

Upaya lain yang dapat dilakukan untuk mendapatkan varietas tahan penyakit adalah dengan pengimbasan ketahanan (*induce resistance*). Tulisan ini memuat tinjauan ketahanan terimbas pada tanaman kacang-kacangan sebagai upaya untuk meningkatkan ketahanan terhadap penyakit.

KETAHANAN TERIMBAS

Konsep ketahanan terimbas pertama kali dikemukakan oleh Ray dan Beuverie pada tahun 1901. Namun penelitian intensif Kuch (2001) dianggap memberikan penjelasan lengkap tentang ketahanan terimbas (Edvera 2004). Konsep ketahanan terimbas berasal dari teori bahwa secara alamiah setiap tanaman memiliki kemampuan untuk bertahan terhadap patogen. Teori *gene for gene* (Floor 1971) menyebutkan bahwa setiap gen patogenitas yang terdapat pada patogen mempunyai hubungan dengan gen ketahanan yang ada pada tanaman inang. Hubungan antara inang dan patogen bersifat dinamis meskipun terjadi perubahan pada tanaman. Dengan memperhatikan hal ini maka upaya untuk mengekspresikan ketahanan terhadap cekaman pada tanaman sangat mungkin dilakukan.

Ketahanan terimbas didefinisikan sebagai peningkatan ekspresi dan atau stimulasi pertahanan alami yang dimiliki tanaman oleh agens biotik maupun abiotik untuk menangkal serangan patogen (Ryals *et al.* 1994, Hamerschmidt and Kuch 1995, Edvera 2004). Dapat disimpulkan bahwa ketahanan terimbas berasal dari ketahanan alami yang dimiliki tanaman, namun masih bersifat laten, lemah, bahkan tidak muncul dan akan terekspresi jika ada aksi dari agens pengimbas.

Peneliti lain menyebut ketahanan terimbas sebagai ketahanan perolehan (*acquired resistance*) (van Loon *et al.* 2008) dan ada juga yang menyebutnya sebagai imunisasi (*immunization*) (Kuch 1983). Pemakaian istilah imunisasi dalam beberapa hal kurang tepat karena proses ketahanan terimbas pada tanaman berbeda dengan proses imunisasi pada hewan maupun manusia. Pada imunisasi terjadi proteksi silang dari strain virus lemah untuk menghalangi virus yang ganas dari strain yang sama atau dari strain yang sekerabat dan imunisasi dengan strain lemah juga menghasilkan antibodi spesifik, sedangkan ketahanan terimbas bersifat nonspesifik. Ketahanan terimbas sebenarnya memunculkan potensi ketahanan yang dimiliki tanaman untuk menghentikan perkembangan

patogen. Untuk memicu munculnya ketahanan alami tersebut diperlukan agens pengimbas (*inducer, elicitor*).

Agens pengimbas, disebut juga elicitor atau induser, merupakan molekul yang mampu menstimulasi dan mengaktifkan respon ketahanan tanaman. Berdasarkan kemampuannya untuk memacu respon ketahanan, elicitor dibagi menjadi dua kelompok, yaitu elicitor yang bersifat umum (*general elicitors*) dan spesifik (*race specific elicitors*). Elicitor umum mampu memicu respon ketahanan pada tanaman inang maupun bukan inang (Nürnberg 1999, Boller and Felix 2009). Sedangkan elicitor spesifik hanya mengimbas ketahanan tanaman tertentu (Angelova *et al.* 2006). Sebagian besar elicitor bersifat umum karena mekanisme ketahanan tanaman pada umumnya melalui mekanisme yang sama, di antaranya melalui penghalang yang bersifat fisik seperti penebalan dinding sel melalui lignifikasi. Salah satu contoh elicitor spesifik adalah TMV dan Avr gen yang hanya mengimbas ketahanan pada tanaman tomat, dan *Syringolids- acyl glycosides* hanya mengimbas ketahanan kedelai (Lancioni 2008).

Elicitor dapat berasal dari bakteri, jamur, maupun virus dan bahan-bahan yang dihasilkan olehnya seperti polimer karbohidrat, protein, lemak, dan mikotoksin yang dikenal sebagai elicitor biotik (Larroque *et al.* 2013, Walters *et al.* 2013). Selain itu, terdapat pula elicitor abiotik seperti sinar UV, ion-ion dari logam maupun komponen atau bahan kimia yang dapat berperan sebagai hormon maupun molekul-molekul pengkode ketahanan pada tanaman (Lancioni 2008, Larroque *et al.* 2013). Hingga saat ini telah ditemukan lebih dari 60 elicitor, baik yang bersifat biotik maupun abiotik, yang mampu mengimbas ketahanan tanaman terhadap patogen maupun melindungi dari serangan hama (Tabel 1 dan Tabel 2).

Elicitor biotik maupun abiotik bekerja mengaktifkan beragam enzim yang berhubungan dengan mekanisme pertahanan tanaman terhadap patogen. Jenis pertahanan tanaman yang diaktifkan berbeda, bergantung pada elicitor yang digunakan sehingga penentuan jenis elicitor yang digunakan dan informasi mekanisme ketahanan terhadap suatu patogen sangat diperlukan untuk menjamin keberhasilan pengimbasan ketahanan. Elicitor yang sama digunakan pada patogen yang sama namun pada tanaman yang berbeda dapat memberikan dampak yang berbeda.

MEKANISME PENGIMBASAN KETAHANAN TANAMAN TERHADAP PENYAKIT

Bentuk pertahanan alami tanaman terhadap patogen dapat bersifat pasif, yang berarti terdapat pada tanaman pada

Tabel 1. Sumber elisitor biotik pengimbas ketahanan tanaman terhadap patogen.

No.	Sumber	Nama elisitor
1.	Tanaman dan bahan yang dihasilkan dari tanaman	Oligogalacturonida, ekstrak <i>Fallopia japonica</i> , Burdock (<i>Arctium</i> sp), Carrageenas dari alga, Fucans (polisakarida dari rumput laut), Ulvans (ekstrak dari rumput laut <i>Ulva</i> sp), Laminarin (glukan/polisakarida dari alga cokelat)
2.	Jamur, ekstrak dari jamur, dan bahan yang dihasilkannya	<i>Trichoderma</i> sp, <i>Mycorhiza</i> , Jamur-jamur rizosfer, <i>Penicillium</i> sp, <i>Fusarium</i> sp. 1-3, 1-6 β -glucans, chitosan, Chitin, Ergosterol, xylanases, peptaibol, golongan cerato-platanin, Cerebroides, glikoprotein dan glikopeptida toksin (harpins, flagellin, victorin), <i>Mycotoxins</i> (misal: fumonisin B1), fitoalkexin
3.	Oomycetes	• CBEL (dari <i>Phytophthora parasitica</i>) • Cryptogelin (<i>Phytophthora cryptogea</i>) • Eicosapentaenoic acid (EPA) dari rumput laut • PEP-13 (dari <i>Phytophthora sojae</i>) dan INF1 (dari <i>Phytophthora infestans</i>)
4.	Bakteri	• <i>Pseudomonas fluorescens</i> spp., <i>Bacillus</i> sp., <i>Streptomyces</i> sp. • Harpin, Lipopeptida, Dimethylsulfide, Pseudobactin, flagellin
5.	Virus	TMV

Tabel 2. Elisitor abiotik pengimbas ketahanan terhadap patogen.

No.	Nama elisitor
1.	potassium dan sodium phosphates, ferric chloride, silica
2.	glycine, glutamic acid, α -aminobutyric acid, α -aminobutyric acid, γ -aminobutyric acid,
3.	α -aminoisobutyric acid, D-phenylalanine, D-alanine and DL tryptophan
4.	salicylic acid, m-hydroxybenzoic acid, p-hydroxybenzoic acid, phloroglucinol, gallic acid, methyl salicylate
5.	isovanillic acid, vanillic acid, protocatecheic acid, syringic acid, 1,3,5 benzene tricarboxylic acid
6.	D-galacturonic acid, D-glucuronic acid, glycollate, oxalic acid, polyacrylic acid, benzoic acid
7.	Oleic acid, linoleic acid, linolenic acid, arachdonic acid, eicosapentaenoic acid
8.	Paraquat, aciûuorfen, sodium chlorate, nitric oxide, reactive oxygen species
9.	jasmonic acid, methyl jasmonate, ethylene, humic acid (HA)
10.	ethylene diamine tetraacetic acid (EDTA), riboûavin, thiamin, sacharin
11.	dodecyl DL-alanine and dodecyl-L-valine
12.	metal complexes (cobalt, iron and copper)
13.	2,6-dichloroisonicotinic acid (INA),
14.	b-aminobutyric acid (BABA)
15.	potassium dan sodium phosphates, ferric chloride, silica

konsentrasi yang tepat sehingga patogen tidak bisa masuk, berkembang, dan menyebar, misalnya adanya lapisan lilin, *cutin*, *phenolic glycosides*, *phenols*, *quinones*, steroid dan terpenoid. Bentuk lain dari pertahanan tanaman bersifat dinamis seperti meningkatnya konsentrasi enzim-enzim pertahanan setelah terjadinya infeksi oleh patogen seperti fitoaleksin, radikal bebas (*reactive oxygen species* = ROS), kalsium, silikon dan silikat, peroksidase, hidrosiprolin, glikoprotein, tionin, kitinase, β -1,3-glukanase, ribonuklease, proteases, callose, lignin, lipoxigenase dan

phospholipase (Heil and Bostock 2002, Lancioni 2008, Abd-Monaim 2011, Abd-Monaim *et al.* 2012). Pada ketahanan terimbas, bentuk pertahanan yang dihasilkan dari pengimbasan ketahanan bervariasi, bergantung pada bentuk pertahanan alami yang dimiliki tanaman, baik bersifat pasif maupun dinamis, misalnya meningkatkan konsentrasi lapisan lilin dan *chutin* atau meningkatkan konsentrasi enzim-enzim pertahanan seperti fitoaleksin dan lainnya.

Sistem pertahanan tanaman terdiri atas dua lapis. Lapisan pertama dikenal sebagai ketahanan basal (*basal immunity*) yang merupakan fase pengenalan tanaman terhadap molekul patogen. Lapisan kedua merespon faktor virulensi dari patogen dengan adanya gen tahan (gen R) yang dimiliki tanaman (Dangl and Jones 2001, Lee *et al.* 2009). Ketika terinfeksi patogen, reaksi pertama tanaman adalah berupaya untuk mengenali "benda asing" tersebut melalui molekul pengenal pola patogen (*pathogen associated molecular-pattern* = PAMP). Pada ketahanan terimbas, elisitor berperan mengenali kemudian mengaktifkan mekanisme ketahanan tanaman seperti menginduksi peningkatan aktifitas ROS, deposisi enzim kalose, dan ekspresi gen-gen tahan tanpa menimbulkan kematian jaringan (Boller and Felix 2009). Selanjutnya, patogen berupaya menghindari tekanan dari respon tanaman dengan meningkatkan virulensinya. Sesuai dengan teori *gene for gene* maka gen tahan dan R protein pada tanaman juga berupaya menekan gen virulen pada patogen. Mekanisme seperti ini disebut model zig-zag, di mana elisitor PAMP bertindak sebagai pendorong reaksi pertahanan tanaman dari patogen yang menginfeksi (Edvera 2004, Zipfel and Robatzek. 2010).

Ketahanan terimbas memiliki beberapa ciri yang membedakannya dengan mekanisme ketahanan lainnya untuk menurunkan tingkat keparahan penyakit, yaitu: 1)

tidak adanya pengaruh toksin dari elisitor terhadap patogen, 2) didahului dengan aktifnya zat penghambat khusus seperti aktinomisin D (AMD), yang memengaruhi gen tahan pada tanaman, 3) terdapat jarak waktu antara dimulainya pengimbasan dan terbentuknya sistem ketahanan dalam tanaman, 4) ketahanan bersifat umum, dan umumnya sistemik, dan 5) dipengaruhi oleh genotipe tanaman (Steiner and Schonbeck 1995). Berdasarkan hal-hal tersebut terlihat peranan elisitor yang tepat sangat penting untuk merangsang dan memacu munculnya reaksi ketahanan tanaman yang tepat untuk mengendalikan patogen.

Salah satu contoh ketahanan terimbas adalah pengendalian penyakit menggunakan bakteri *Pseudomonas fluorescent*. Bakteri ini salah satu mikroorganisme yang mampu menghasilkan zat pemicu pertumbuhan tanaman sekaligus menekan perkembangan penyakit-penyakit terbawa tanah. Mekanisme penekanan penyakit oleh bakteri ini terdiri dari kompetisi zat besi dengan patogen, antibiosis, produksi enzim litik, dan ketahanan terimbas. Bakker *et al.* (2003) menjelaskan, pada pengendalian patogen dengan bakteri Pf, antibiosis akan berperan pertama kali menekan populasi dan melemahkan patogen, selanjutnya populasi patogen yang lemah ini dikonfrontasi sehingga memicu munculnya reaksi ketahanan tanaman. Antibiosis dan ketahanan terimbas merupakan dua mekanisme penekanan patogen yang berbeda. Ketahanan terimbas yang dipicu oleh bakteri *Pseudomonas* akan lebih jelas ketika bakteri ini dan patogen diinokulasikan pada tanaman, namun pada bagian yang berbeda, misalnya bakteri di daerah perakaran dan patogen pada daun (Bakker *et al.* 2007). Mekanisme serupa juga ditemukan pada pengendalian penyakit menggunakan elisitor biotik berupa mikroorganisme yang hidup di perakaran seperti bakteri *Bacillus*, jamur *Trichoderma*, dan jamur *Micorrhiza* (Pieterse *et al.* 2014).

Ketahanan tanaman terhadap suatu patogen dapat berubah karena beberapa hal. McDonald (2014) menyebutkan hilangnya ketahanan tanaman terhadap patogen disebabkan karena patogen mengalami evolusi yang menyebabkan terjadinya perubahan genetik. Perubahan genetik dipengaruhi oleh mutasi, kepadatan populasi, rekombinasi, dan cara budi daya yang sama dalam waktu yang lama. Selain itu, perubahan iklim global dilaporkan juga dapat menyebabkan berubahnya interaksi tanaman dengan patogen, berubahnya keseimbangan mikroorganisme di permukaan tanah, dan berubahnya ketahanan tanaman terhadap patogen tertentu, yang berpengaruh pada pola epidemiologi penyakit di suatu daerah (Pautasso 2012). Patogen-patogen yang bisa bereproduksi, baik seksual dan aseksual, mempunyai populasi yang besar, dan memiliki potensi perubahan dan

mutasi genetik yang tinggi yang kemungkinan lebih cepat kehilangan resistensinya dibanding patogen yang hanya bereproduksi secara seksual atau aseksual saja (McDonal and Linde 2002).

Demikian juga ketahanan terimbas, beberapa penelitian menyebutkan permasalahan dengan ketahanan terimbas terutama menyangkut konsistensi dan *durability*-nya ketika diaplikasikan di lapangan. Konsistensi dan *durability* ketahanan terimbas yang dilaporkan banyak dipengaruhi oleh jenis, cara aplikasi dan dosis elisitor, perbedaan spesies dan varietas tanaman yang diimbas, fase pertumbuhan tanaman ketika induksi dilakukan, tingkat infeksi patogen, perbedaan patogen yang menjadi sasaran, dan iklim (Gozzo and Faoro 2013, Hoerusalam *et al.* 2013). Sebagai contoh, efektivitas elisitor BTH untuk mengendalikan penyakit embun tepung bervariasi, bergantung pada waktu aplikasi (Satdnik 1999). Menurut Nayar (1996), induksi ketahanan menggunakan *P. fluorescens* dapat bertahan hingga 60 hari jika diaplikasikan sebagai *seed treatment*. Persistensinya menjadi lebih rendah apabila aplikasi dilakukan melalui perendaman akar dan penyemprotan daun, masing-masing 30 dan 15 hari.

Berkembangnya pengetahuan tentang ketahanan terimbas berpengaruh pula terhadap penelitian pengendalian hama dan penyakit tanaman. Penelitian setelah tahun 2007 melaporkan bahwa ketahanan terimbas melalui jalur asam salisilat (SA) dengan melibatkan gen NPR1 dan KYP dapat diwariskan secara epigenetik (Luna *et al.* 2012, Luna *et al.* 2014). Memperhatikan hal ini, pemilihan elisitor yang tepat sangat diperlukan untuk mendapatkan ketahanan tanaman yang bersifat tahan lama dan dapat diwariskan ke generasi berikutnya.

PENGIMBASAN KETAHANAN PADA TANAMAN KACANG-KACANGAN

Penelitian pengimbasan ketahanan untuk mengendalikan penyakit telah banyak dilakukan namun belum ada laporan pemanfaatannya pada tanaman kacang-kacangan di Indonesia. Beragam elisitor dan mekanisme pengimbasan telah banyak diuji dan dapat menekan perkembangan penyakit dan meningkatkan ketahanan tanaman kacang-kacangan (Tabel 3). Pengimbas biotik yang telah digunakan pada tanaman kedelai antara lain jamur *Trichoderma aureoviride* untuk ketahanan terhadap jamur *S. rolfii* (Dong-mei *et al.* 2010), *T. viride* untuk ketahanan terhadap jamur *F. oxysporum* f.sp. *adzuki* dan *P. arrhenomanes* (John *et al.* 2010), *T. harzianum* untuk pengendalian busuk akar dan bercak daun *Alternaria alternata* (Abd-El-Kareem 2007). Agens biotik lainnya yang banyak digunakan dalam pengimbasan ketahanan adalah

Tabel 3. Aplikasi ketahanan terimbas pada tanaman kacang-kacangan, elisitor yang digunakan, dan pengaruhnya pada tanaman

Tanaman	Penyakit/patogen	Jenis Elisitor	Efek	Referensi
Kedelai	Penyakit layu (<i>Fusarium oxysporum</i> f. sp. <i>adzuki</i> dan <i>Pythium arrhenomanes</i>)	Trichoderma	Menurunkan intensitas serangan penyakit layu, meningkatkan pertumbuhan tanaman (peningkatan bobot basah dan kering), dan hasil biji	John <i>et al.</i> 2010
		Jamur-jamur rizosfer dari pertanaman zoysiagrass dan Trichoderma sp.	Mempercepat pertumbuhan tanaman	Shivvana <i>et al.</i> 1995
	Virus kerdil kedelai (<i>Soybean Stunt Virus</i>)	Bakteri <i>Pseudomonas aeruginosa</i>	Meningkatkan pertumbuhan tanaman, mengurangi kejadian penyakit SSV, dan meningkatkan aktivitas enzim peroksidase	Khalimi dan Suprpta 2011
	Pustul bakteri (<i>Xanthomonas axonopodis</i>)	<i>Bacillus amyloliquefaciens</i> (seed treatment)	Mengurangi jumlah bercak dan keparahan penyakit, meningkatkan kandungan total fenol, dan enzim-enzim untuk ketahanan seperti phenylalanine ammonia lyase (PAL), peroxidases (PO) dan 1,3- β -glucanases	Prathuangwong dan Buensanteai 2007
	Penyakit karat (<i>Phakopsora pachyrhizi</i>)	Sacharin	Menurunkan intensitas penyakit, meningkatkan bobot brangkas tanaman	Srivastava <i>et al.</i> 2011
	Layu (<i>F. oxysporum</i>) rebah kecambah	Benzothiadiazole (BTH), Humic Acid (HA)	Menurunkan secara signifikan layu dan rebah kecambah serta meningkatkan kualitas pertumbuhan tanaman	Abd. Monaim <i>et al.</i> 2012
	Busuk charcoal (<i>Marcophomina phaseoli</i>), rebah kecambah, busuk akar	Vitamin B (riboflavin dan thiamin)	Mengurangi busuk, meningkatkan jumlah nodule, dan meningkatkan kualitas pertumbuhan tanaman	Abd. Monaim 2011
	Busuk batang coklat (<i>Phialophora gregata</i>)	Benzothiadiazole	Mengurangi kejadian penyakit kanker batang, meningkatkan perkecambahan, pigmen fotosintesis, lignin, phenolics dan flavanoid. Meningkatkan PPL, PO, menurunkan aktivitas katalase	Nafie dan Mazen 2008
	Busuk batang Phytophthora dan Phytium	β -glucan dan chitin oligomerase dari Phytophthora dan Phytium	Meningkatkan aktivitas dan akumulasi fitoaleksin	Montesano <i>et al.</i> 2003
	Antracnosa (<i>Colletotrichum truncatum</i>)	Bakteri <i>Pseudomonas siringe</i> pv. <i>Glycinea</i>	Mengaktifkan reaksi hipersensitif	Sandhu <i>et al.</i> 2009
Kacang tanah	<i>P. megasperma</i> f. sp. <i>glycinea</i>	Etilen pada hipokotil kedelai	Meningkatkan aktivitas 1,3 β endoglukan, meningkatkan konsentrasi akumulasi glyceolin	Yoshikawa <i>et al.</i> 1990
	<i>P. sojae</i> (busuk akar dan busuk batang)	BTH, 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid (ACC)	Mengimbas ketahanan kedelai terhadap <i>P. sojae</i>	Sugano <i>et al.</i> 2012
	Busuk (<i>Aspergillus niger</i>)	<i>Trichoderma viride</i>	Menginduksi terbentuknya enzim-enzim pertahanan seperti PAL, PO, dan chitinase	Gajera <i>et al.</i> 2011, Gajera <i>et al.</i> 2015
	Busuk akar (<i>Macrophomina phaseolina</i>)	<i>T. harzianum</i>	Mengurangi kejadian penyakit busuk akar, meningkatkan level enzim peroksidase, PAL, PO, dan total fenol	Sreedevi <i>et al.</i> 2011
	Busuk tajuk (<i>A. niger</i>)	Bakteri <i>Bacillus subtilis</i>	Meningkatkan aktivitas enzim lipoxygenase (LOX), hydroperoxyoctadecadienoic acid (13-HPODE) and dan 13-hydroperoxyoctadecatrienoic acid (13-HPOTRE) yang mampu menghambat pertumbuhan <i>Aspergillus niger</i>	Sailaja <i>et al.</i> 1998

Tabel 3. Lanjutan.

Tanaman	Penyakit/patogen	Jenis Elisitor	Efek	Referensi
	Busuk arang (hitam) (<i>Macrophomina phaseolina</i>)	Bakteri (<i>P.fluorescens</i> -Pf)	Mengurangi serangan penyakit busuk arang, meningkatkan produksi enzim siderophores, indole acetic acid, dan hydrocyanic acid, dan meningkatkan kemampuan menyerap fosfat dan sebagai pemacu pertumbuhan	Shweta <i>et al.</i> 2008
	Bercak daun (<i>Cercosporidium personatum</i>)	Bakteri <i>P. fluorescens</i>	Mengurangi serangan penyakitpenyakit secara signifikan, meningkatkan aktivitas enzim PAL, total fenol, dan enzim lektik	Sailaja 1998
	Busuk arang (hitam) (<i>Macrophomina phaseolina</i>)	Bakteri (<i>P.fluorescens</i> -Pf)	Mengurangi serangan penyakit busuk arang, meningkatkan produksi enzim siderophores, indole acetic acid, dan hydrocyanic acid, dan meningkatkan kemampuan menyerap fosfat dan sebagai pemacu pertumbuhan	Shweta <i>et al.</i> 2008
	Bercak daun (<i>Cercosporidium personatum</i>)	Bakteri <i>P. fluorescens</i>	Mengurangi serangan penyakitpenyakit secara signifikan, meningkatkan aktivitas enzim PAL, total fenol, dan enzim lektik	Sailaja 1998
	Hawar (<i>S. rolfii</i>), dan kontaminasi aflatoksin	<i>S. rolfii</i> , <i>A.flavus</i> , dan <i>A. parasiticus</i>	Mengurangi penyakit, meningkatkan enzim yang memacu ketahanan seperti POX,PAL, β -1,3 glucanase.	Nandini 2011
	<i>S. rolfii</i>	Pyraclostrobin (Fungisida)	Meningkatkan aktivitas enzim PAL, PO, β -1,3 glucanase, nitrate dan nitrit reductase serta parameter biokimia lainnya seperti total phenol, total protein, total karbohidrat dan total klorophyll	Amin <i>et al.</i> 2015
	Leaf spot	Fungisida, Chlorothalonil, DL- β -amino-n-butyric acid (BABA),	Mengurangi kejadian penyakit	Zhang <i>et al.</i> 2001
	<i>Peanut mottle virus</i> (PeMV)	Sodium nitroprusside (SNP), Salicylic acid (SA)	Mengimbas ketahanan terhadap infeksi PeMV, meningkatkan pigmen fotosintesis dan aktivitas enzim peroxidase (POD), ascorbate peroxidase (APX), catalase (CAT), superoxide dismutase (SOD) dan phenylalanine ammonia lyase (PAL) serta meningkatkan kualitas kandungan protein dan minyak biji	Kobeasy <i>et al.</i> 2011
	Bercak daun (<i>C. canescens</i>)	Enzim hidrolase	Meningktakan aktivitas enzim glucanase, chitinase and PAL.	Koche and Choudhary 2012.
	Busuk batang (<i>R. solani</i>)	Ethephon (2-chloroethyl phosphonic acid)	Meningktakan aktivitas enzim peroksidase	Arora and Bajaj 1985
Kacang hijau	Busuk akar (<i>Thanatephorus cucumer</i>)	Plant Growth Promotor Rhizobacteria (PGPR) <i>Bacillus altitudinis</i>	Mengurangi intensitas penyakit, meningkatkan biomasa, meningkatkan aktivitas enzim PAL, PO, β -1,3-glucanase, dan khitinase	Sunar <i>et al.</i> 2013
	Busuk akar (<i>M.phaseolina</i> .)	Bakteri <i>Streptomyces</i> sp.	Menghambat pertumbuhan jamur <i>M. phaseolina</i> , dan meningkatkan aktivitas enzim PO and PPO	Adhilakshmi <i>et al.</i> 2014

bakteri kelompok *Bacillus*, *Pseudomonas* dan *Rhizobium* serta jamur *Fusarium* sp yang bersifat non patogenik dan bukan inang. Agens ini dilaporkan mengimbas ketahanan tanaman kacang-kacangan terhadap *F. oxysporum*, *Botrytis cinera*, *Uromyces ciceris-arietini*, dan *S. rolsii* (Cherif *et al.* 2007).

Beragam mekanisme pengimbasan ketahanan tanaman kacang-kacangan terhadap penyakit daun dan tular tanah juga telah banyak dilaporkan, di antaranya ketahanan tanaman yang berasosiasi dengan peningkatan akumulasi fitoaleksin. Fitoaleksin yang terdapat pada kedelai adalah gliseolin yang berpengaruh terhadap ketahanan kedelai terhadap *Pseudomonas syringae* pv. *glycinea* dan *Phytophthora megasperma* (Hammerschmidt 1999). Gliseolin yang dihasilkan kedelai juga mempunyai aktivitas antifungal untuk mengendalikan *Aspergillus ochraceus*, *Penicillium digitatum* dan *F. culmorum* (Kramer *et al.* 1984). Aktivitas enzim terkait dengan ketahanan seperti peroksidase (PO), *polyphenol oxidase* (PPO), *phenylalanine ammonia lyase* (PAL), dan protein terkait patogenesis (PR) seperti khitinase meningkat pada tanaman yang diimbas ketahanannya (Abd-Monaim 2011, Abd-Monaim *et al.* 2012, Taie *et al.* 2008). Hal ini sesuai dengan penelitian Ammajamma (2005) yang menunjukkan varietas kedelai yang tahan memiliki kandungan klorofil lebih banyak, aktivitas PAL dan *tyrosin ammonia lyase* (TAL) lebih tinggi dibanding varietas rentan. Protein lain seperti *medicarpin*, *maakin*, *pallic*, *cinnamic*, *ferulic*, dan *chlorogenic acid* dilaporkan sebagai antifungi yang mampu menghambat patogenisitas *Fusarium* yang muncul akibat ketahanan tanaman terimbas (Cherif *et al.* 2007).

Di Indonesia, penelitian tentang ketahanan terimbas terutama untuk tanaman kacang-kacangan masih sedikit. Pemanfaatan mikroorganisme seperti jamur *Trichoderma* sp., jamur *Fusarium* nonpatogenik, dan bakteri *P. fluorescent* sebagai agens pengendalian penyakit secara biologi telah banyak dilaporkan, namun masih terbatas pada perannya untuk menekan perkembangan patogen dan mengurangi intensitas keparahan penyakit. Penelitian mendalam tentang mikroorganisme tersebut belum banyak dilaporkan sehingga perlu dilakukan. Kondisi iklim tropis Indonesia juga memungkinkan berkembangnya beragam mikroorganisme yang berpotensi sebagai elisitor biotik, baik dari kelompok jamur maupun bakteri untuk mengimbas ketahanan.

Penerapan ketahanan terimbas pada pertanian ke depan dinilai prospektif dikaitkan dengan isu pertanian ramah lingkungan untuk mengurangi penggunaan pestisida dan pupuk kimia berlebihan. Tantangan aplikasi ketahanan terimbas dengan memanfaatkan elisitor biotik maupun abiotik adalah rendahnya kemampuan

mengendalikan hama dan penyakit dibandingkan dengan aplikasi pestisida kimia meskipun ketahanan terimbas mampu menekan kejadian penyakit 20-85% (Walters *et al.* 2013). Selain itu, aplikasi ketahanan terimbas di lapangan juga dipengaruhi oleh banyak hal termasuk lingkungan, genotipe tanaman, nutrisi tanah, dan durabiliti pada tanaman yang bervariasi, yang membuat ketahanan terimbas tidak menjadi pilihan utama petani untuk mengendalikan hama dan penyakit.

Ketahanan terimbas yang terintegrasi dengan pengelolaan tanaman dan teknik pengendalian penyakit lainnya merupakan salah satu upaya yang dapat dilakukan untuk meningkatkan keberhasilan pengendalian hama dan penyakit tanaman yang ramah lingkungan. Salah satu contoh, perlakuan benih dengan elisitor biotik, misalnya *Trichoderma*, dapat melindungi tanaman dari patogen pada fase perkecambahan dan mengurangi inokulum awal patogen. Hal ini bermanfaat mengurangi pemakaian fungisida kimia ketika terjadi infeksi patogen pada fase selanjutnya.

KESIMPULAN

Ketahanan terimbas mampu meningkatkan ketahanan tanaman kacang-kacangan terhadap infeksi patogen berupa jamur, bakteri, dan virus yang ditularkan melalui tanah, terbawa benih, maupun yang terdapat di permukaan daun, di antaranya *Sclerotium rolsii*, *Rhizoctonia solani*, *Fusarium* sp., *Aspergillus flavus*, *Cercosporidium personatum*, *C. Canescens*, *Aspergillus niger*, *P. megasperma* f.sp., *glycinea*, *P. sojae*, *Xanthomonas axonopodis*, *Peanut mottle virus*, dan *soybean stunt virus*.

Ketahanan terimbas untuk mengendalikan penyakit dan meningkatkan kualitas pertumbuhan tanaman kacang-kacangan perlu mendapat perhatian dari para peneliti karena potensi agens hayati yang dapat berperan sebagai elisitor sangat besar dan merupakan salah satu komponen teknologi PHT yang ramah lingkungan.

DAFTAR PUSTAKA

- Abd-El-Kareem, F. 2007. Induced resistance in bean plants against root rot and Alternaria leaf spot diseases using biotic and abiotic inducer under field conditions. Res. J. of Agric. and Bio. Sci. 3(6):767-774.
- Abdel-Monaim, M.F. 2011. Role of riboflavin and thiamine in induced resistance against charcoal rot disease of soybean. African Journal of Biotechnology 10(5): 10842-10855.
- Abdel-Monaim, M.F., M.E. Ismail, and K.M. Morsy. 2012. Induction of systemic resistance in soybean plants against Fusarium wilts disease by seed treatment with

- benzothiadiazole and humic acid. *African Journal of Biotechnology* 1(10):2454-2465.
- Adhilakshmi, M., V. Paraniharan, D. Balachandar, K. Ganesamurthy, and R. Velazhahan. 2014. Suppression of root rot of mungbean (*Vigna radiata* L.) by *Streptomyces* sp. is associated with induction of peroxidase and polyphenol oxidase. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 47(5).
- Akidobe, S. and M. Meredia. 2011. Global and regional trends in production, trade and consumption of food legume crops. Department of Agricultural,
- Amin, D., S.S.M. Jampala, and D. Patel. 2015. Induced systemic resistance in groundnut by foliar application of Headline (Pyraclostrobin 20% WG). *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 48(7):578-587.
- Ammajamma, R. 2005. Factor resistance to soybean rust caused by *Phakopsora pachyrizhi* Syd. Thesis for Master of Science. Dept of Plant Pathology. Collage of Agriculture. Dharwad University of Agriculture and Science. 73p.
- Angelova, Z., S. Georgiev, and W. Roos. 2006. Elicitation of plants. *Biotechnol. & Biotechnol. Eq.* 20:72-83.
- Arora, Y.K. and K.L. Bajaj. 1985. Peroxidase and polyphenol oxidase associated with induced resistance of mung bean to *Rhizoctonia solani* Kuhn. *Journal of Phytopathology* 114:325-331.
- Bakker, P.A.H.M., C.M.J. Pieterse, L.C. van Loon. 2007. Induced systemic resistance by fluorescent *Pseudomonas* spp. *Phytopathology* 97:239-243.
- Bakker, P.A.H.M., L.X. Ran, C.M.J. Pieterse, and L.C. van Loon. 2003. Understanding the involvement of induced systemic resistance in rhizobacteria-mediated biocontrol of plant disease. *Can. J. Plant Pathol.* 25:5-9.
- Balitkabi . 2005. Hama dan penyakit tanaman kedelai penting dan potensi agensi hayati di Jawa Timur. <http://balitkabi.litbang.deptan.go.id/id/kedelai/> [diunduh 30 Januari 2012].
- Boller, T. and G. Felix. 2009. A renaissance of elicitors: perception of microbe-associated molecular patterns and danger signals by pattern-recognition receptors. *Annual Rev. of Plant Biology*. 60:379-406.
- Cherif, M., A. Arfaoui, and A. Rhaïem. 2007. Phenolic compounds and their role in bio-control and resistance of chickpea to fungal pathogenic attacks. *Rev. Article. Tounisian J. of Plant Protec.* 2(1):7-20.
- Coker, C., K. Hurst, T. Kirkpatrick, J. Rupe, C. Tingle, and M. Trent. 2010. Asian soybean rust. Univ. of Arkansas. 2010. http://www.uaex.edu/Other_Areas/publications/PDF/FSA-7531.pdf [diunduh 30 Januari 2012].
- Dangl, J.L. and J.D. Jones. 2001. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature* 411:826-833.
- Dong-mai, S., L. Zhi-wei, C. Li, X. Cui-qiang, C. Qi-qiang, and S. Xiao-ji. 2010. Preliminary study on induced resistance by *Trichoderma aureoviride* and its multiple microbe on soybean *Sclerotinia sclerotiorum*. *Soybean Sci. Abstr.* http://en.cnki.com.cn/Article_en/CJFDTotal-DDKX201001025.htm [diunduh 1 Pebruari 2012]
- Eastburn. 2010. Managing disease by managing soils. <http://www.extension.org/pages/18638/managing-disease-by-managing-soils>. [diunduh 1 Pebruari 2012]
- Edvera, A. 2004. A novel strategy for plant protection: Induced resistance. *J. of Cell and Molecularr Biol.* 3:61-69.
- Gajera, H.P., D.D. Savaliya, S.V. Patel, and B.A. Golakiya. 2015. *Trichoderma viride* induces patogenesis related defense response against rot patogen infection in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Infect. Genet. Evol.* 34:314-315.
- Gejera, H., K. Rakholiya, and D. Vakharia. 2011. Bioefficacy of *Trichoderma* isolates against *Aspergillus niger* van Tieghem inciting collar rot in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Journal of Plant Protection Research* 51(3):240-247.
- Gil, S.V., R. Haro, C. Oddino, M. Kearney, M. Zuza, A. Marinelli, and G.J. March. 2008. Crop management practice in the control of peanut disease caused by soilborne fungi. *Crop Protection* 27(1):1-9.
- Gozzo, F. and F. Faoro. 2013. Systemic acquired resistance (50 years after discovery): moving from the lab to the field. *J. Agric. Food Chem.* 61(51):12473-91.
- Hammerschmidt, R. 1999. Phytoalexins: What have we learned after 60 years? *Ann. Rev. Phytopathol.* 37:285-306.
- Hammerschmidt, R. and J. Kuch. 1995. Induced resistance to disease in plants. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht. The Netherland.
- Hardaningsih. 2011. Jenis penyakit kedelai dan efektivitas jamur antagonis yang berasal dari Kalimantan Selatan terhadap *Sclerotium rolfsii* di laboratorium. *Suara Perlind. Tanam.* 1(5):23-28.
- Heil, M. And R.M. Bostock. 2002. Induced systemic resistance (ISR) against pathogens in context of induced plant defences. *Ann. Bot.* 89(5):503-512.
- Hoerusalem, A. Purwanto, dan A. Khaeruni. 2013. Induksi ketahanan tanaman jagung (*Zea mays* L.) terhadap penyakit bulai melalui seed treatment serta pewarisannya pada generasi S1. *Ilmu Pertanian* 16(2):42-59.
- Hyten, D.L., I.Y. Choi, Q. Song, J.E. Specht, T.E. Carter, and R.C. Shoemaker. 2010. A high density integrated genetic linkage map of soybean and the development of a 1536 universal soy linkage panel for quantitative trait locus mapping. *Crop Sci.* 50(3):960-8.
- Jegathambigai, V., R.S. Wilson, and R.L.C. Wijesundera. 2009. *Trichoderma* as a seed treatment to control *Helminthosporium* leaf spot disease of *Crhysalidocarpus lutescens*. *World J. of Agric. Sci.* 5(6):720-728.
- Johansen, C., B. Baldev, J.B. Brouwer, W. Erskine, W.A. Jermyn, L. Li-Juan, B.A. Malik, A. Ahad Miah, and S.N. Silim. 1994. Biotic and abiotic stresses constraining

- productivity of cool season food legumes in Asia, Africa and Oceania. *Current Plant Science and Biotech. in Agr.* 19:175-194.
- John, R.P., R.D. Tyagi, D. Prevost, S.K. Brar, S. Pouleur, and R.Y. Surampalli. 2010. Mycoparasitic *Trichoderma viride* as biocontrol agent against *Fusarium oxysporum* f.sp. *adzuki* and *Pythium arrhenomanes* and as a growth promoter of soybean. *Crop Protection* 29:1542-1459.
- Khamili, S. 2011. Induction of plant resistance against soybean stunt virus using some formulation of *Pseudomonas aeruginosa*. *J. ISSAAS* 17(1):98-105.
- Kobeasy, M.I., H.S. El-Beltagi, M.A. El-Shazly, and E.A.H. Khattab. 2011. Induction of resistance in *Arachis hypogaea* L. against *peanut mottle virus* by nitric oxide and salicylic acid. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 76:2:112-118.
- Koche, D. and A. Choudhary. 2012. Induction of hydrolases and phenylalanine ammonia-lyase by pathogen derived elicitors in mungbean (*Vigna radiata* L.). *Electronic Journal of Biology* 8:11-14.
- Kramer, R.P., H. Hindorf, H. Chandra, J.J. Kallange, and F. Zilliken. 1984. Antifungal activity of soybean and chickpea isoflavones and their reduced derivatives. *Phytochemistry* 23(0):2203-2205.
- Kuch, J. 1983. Induced systemic resistance in plants to diseases caused by fungi and bacteria. In: Bailey, J.A. and B.J. Deverall (Eds.). *The Dynamics of Host Defence* (pp.191-221). Academic Press Australia, North Ryde, NSW 2113.
- Kuch, J. 2001. Concepts and direction of induced systemic resistance in plants and its application. *Eur. J. Plant Pathol.* 107:7-12.
- Lancioni, P. 2008. Studies on biotik and abiotik elicitors inducing defense responses in tomato. Thesis. Università di Bologna. 125p.
- Larroque, M., E. Belmas, T. Martinez, S. Vergnes, N. Ladouce, C. Lafitte, E. Gaulin, B. Dumas. 2013. Pathogen-associated molecular pattern-triggered immunity and resistance to the root pathogen *Phytophthora parasitica* in *Arabidopsis*. *Journal of Experimental Botany*. 64(12):3615-3625.
- Le, C.N., R. Mendes, M. Kruijt, and J.M. Raaijmakers. 2012. Genetic and phenotypic diversity of *Sclerotium rolfsii* in groundnut fields in Central Vietnam. *Plant Disease* 96:389-397.
- Lee, S.W., S.W. Han, M. Sriyanum, C.J. Park, Y.S. Seo, and P.C. Ronald. 2009. A type I-secreted, sulfated peptide triggers XA21-mediated innate immunity. *Science* 326:850-853.
- Lin, P.Y. and M.H. Lai. 2006. Bioactive compounds in legumes and their germinated products. *J. Agric. Food Chem.* 54:3807-3814.
- Luna, E., A. López, J. Kooiman, and J. Ton. 2014. Role of NPR1 and KYP in long-lasting induced resistance by α -aminobutyric acid. *Front Plant Sci.* 5:184.
- Luna, E. and J. On. 2012. The epigenetic machinery controlling transgenerational systemic acquired resistance. *Plant Signaling & Behavior*. Landes Bioscience 7(6): 615-618.
- McDonald, B.A. 2014. Using dynamic diversity to achieve durable disease resistance in agricultural ecosystems. *Tropical Plant Pathology* 39(3):191-196.
- McDonald, B.A. and C. Linde. 2002. Pathogen population genetics, evolutionary potential, and durable resistance. *Annual Review of Phytopathology* 40:349-379.
- McGarth, M.T. 2012. Managing plant diseases with crop rotation. www.sare.org [diakses 12 Desember 2015].
- Meena, B., V. Ramamoorthy, T. Marimuthu, and R. Velazhahan. 2000. *Pseudomonas fluorescens* mediated systemic resistance against late leaf spot of groundnut. *Journal of Mycology and Plant Pathology* 30(2):151-158.
- Montesano, M., G. Brader, and E.T. Palva. 2003. Pathogen derived elicitors: searching for receptors in plants. *Mol. Plant Pathol.* 4(1):73-79.
- Nafie, E. and M.M. Mazen. 2008. Chemical-induced resistance against brown stem rot in soybean: The effect of benzothiadiazole. *Journal of Applied Sciences Research* 4(12):2046-2064.
- Nandini. 2011. Induction of systemic acquired resistance (SAR) in *Arachis hypogaea* L. (groundnut) by *Sclerotium rolfsii*, *Aspergillus flavus*, and *A. parasiticus* derived elicitors. Thesis. Department of Biosciences, Sardar Patel University, Vallabh Vidyanagar, Gujarat, India.
- Nayar, K. 1996. Development and evaluation of a biopesticide formulation for control of foliar disease of rice. Ph.D. Thesis, TNAU, Coimbatore, India, p.223.
- Nematology 38:173-180.
- Nemecek, T., J.S. von Richthofen, G. Dubois, P. Casta, R. Charles, and H. Pahl. 2008. Environmental impacts of introducing grain legumes into European crop rotations. *European Journal of Agronomy* 28(3):380-393.
- Nürnberg, T. 1999. Signal perception in plant pathogen defense. *Cell. Mol. Life Sci.* 55:167-182.
- Nursyamsi, D. dan D. Setyorini. 2009. Ketersediaan P tanah-tanah netral dan alkalin. *Jurnal Tanah dan Iklim* 30:25-37.
- Pautasso, M., T.F. Döring, M. Garbelotto, L. Pellis, and M.J. Jeger. 2012. Impacts of climate change on plant diseases: opinions and trends. *Eur. J. Plant Pathol.* 19p.
- Pieterse, C.M.J., C. amioudis, R.L. Beresden, D.M. Weller, S.C.M. Van Wees, and P.A.H.M. Bakker. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Ann. Rev. of Phytopathology* 52: 347-375.
- Prathuangwong, S. and N. Buensanteai. 2007. *Bacillus amyloliquefaciens* induced systemic resistance against bacterial pustule pathogen with increased phenols, phenylalanine ammonia lyase, peroxidases and 1,3- α -glucanases in soybean plants. *Acta*

- Phytopathologica et Entomologica Hungarica 42 (2):3321-3330.
- Ratulangi, M.M. 2004. Pengendalian penyakit layu sklerotium pada tanaman kedelai dengan solarisasi tanah. *Eugenia* 10(1):1-7.
- Ryals, J.A., S. Uknes S., and E. Ward. 1994. Systemic acquired resistance. *Plant Physiol.* 104: 1109-1112.
- Sailaja, P.R., A.R. Podile, and P. Reddanna. 1998. Biocontrol strain of *Bacillus subtilis* AF 1 rapidly induces lipoxygenase in groundnut (*Arachis hypogaea* L.) compared to crown rot pathogen *Aspergillus niger*. *European Journal of Plant Pathology* 104(2):125-132.
- Sandhu, D., I.M. Tasma, R. Fransch, and M.K. Bhattacharyya. 2009. Systemic acquired resistance in soybean is regulated by two proteins, Orthologous to Arabidopsis NPR1. *BMC Plant Biology* 9:105.
- Satdnik. 1999. Induction of resistance in wheat by a benzothiadiazole derivative against the powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) practical aspects and mechanisms of action. Dissertation. Universitat Hohenheim. Institut fur Phytomedizin. Verlag Ulrich E. Grauer. Stuttgart. 117 pp.
- Shivanna, M.B., M.S. Meera, K. Kageyama, and Hyakumachi. 1995. Influence of zoysiagrass rhizosphere fungal isolates on growth and yield of soybean plants. *Mycoscience* 36(1): 25-30.
- Shweta, B., D.K. Maheshwari, R.C. Dubey, D.S. Arora, V.K. Bajpai, and S.C. Kang. 2008. Beneficial effects of fluorescent pseudomonads on seed germination, growth promotion, and suppression of charcoal rot in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *J. Microbiol. Biotechnol.* 18(9):1578-1583.
- Sreedevi, B., M.C. Dev, and D.V.R. Saigopal. 2011. Induction of defense enzymes in *Trichoderma harzianum* treated groundnut plants against *Macrophomina phaseolina*. *Journal of Biological Control* 25:1.
- Srivastava, P., S. George, J.J. Marois, D.L. Wright, and D.R. Walker. 2011. Saccharin-induced systemic acquired resistance against rust (*Phakopsora pachyrhizi*) infection in soybean: Effects on growth and development. *Crop Protection* 30(6):726-732.
- Steiner, U. and F. Schonbeck. 1995. Induced disease resistance in monocots. In: Hammerschmidt, R. and J. Kuc. (Eds.). *Induced resistance to disease in plants: developments in plant pathology*. Dordrech: Kluwer Academic Pub. p.235-270.
- Sugano, S, T. Sugimoto, H. Takatsuji, and C.J. Jiang. 2012. Induction of resistance to *Phytophthora sojae* in soybean (*Glycine max*) by salicylic acid and ethylene. *Plant Pathology* 65(5):1048-1056.
- Sumartini. 2010. Penyakit karat pada kedelai dan cara pengendaliannya yang ramah lingkungan. *J. Litbang Pertanian* 29(3):107-112.
- Sunar, K., P. Dey, U. Chakraborty, and B. Chakraborty. 2013. Biocontrol efucacy and plant growth promoting activity of *Bacillus altitudinis* isolated from Darjeeling hills, India. *J. Basic Microbiol.* 55:91-104.
- Taie, H.A.A., R. El-Mergawi, and S. Radwan. 2008. Isoflavonoids, flavonoids, phenolic acids profiles and antioxidant activity of soybean seed as affected by organic and bioorganic fertilization. *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.* 4(2):207-213.
- Taylor, A.G., T.G. Min T.G., G.E. Harman, and X. Jin. 1991. Liquid formulation for the application of biological seed treatments of *Trichorema harzianum*. *Biol. Cont.* 1(1):16-22.
- Van Loon, L.C., P.A.H.M. Bakker, W.H.W. van der Heidjdt, D. Wendenhenne, and A. Pugin. 2008. Early responses of tobacco suspension cells to rhizobacterial elicitors of induced systemic resistance. *Mol. Plant-Microbe Inter.* (21):1609-1621.
- Vanderplank, J.E. 1984. *Disease resistance in plants*. 2nd ed. Academic Pres Orlando. San Diego.191p.
- Walters, D.L., J. Ratsep, and N.D. Havis. 2013. Controlling crop diseases using induced resistance: challenges for the future. *Journal of Experimental Botany*. 18p.
- Wrather, J.A. and S.R. Koenning. 2006. Estimates of disease effects on soybean yields in the United States 2003 to 2005. *The Journal of Nematology* 38(2): 173-180.
- Yoshikawa, M., Y. Takeuchi, and O. Horino. 1990. A mechanism for ethylene-induced disease resistance in soybean: enhanced synthesis of elicitor-releasing factor, 1,3, endoglucanase. *Physiological and Molecular Plant Pathology* 37(5):367-376.
- Zhang, S., M.S. Reddy, N.K. Burelle, L.W. Wells, S.P. Nightengale, and J.W. Kloepper. 2001. Lack of induced systemic resistance in peanut to late leaf spot disease by plant growth-promoting rhizobacteria and chemical elicitors. *Plant Disease* 85(8):879-884.
- Zipfel, C. and S. Robatzek. 2010. Pathogen-associated molecular pattern-triggered immunity: Veni, Vidi...? *Plant Physiology* 154(2):551-554.

