

BULETIN *AgroBio*

ISSN 0853-9022

Vol. 5, No. 2, 2002

JURNAL TINJAUAN ILMIAH RISET BIOLOGI DAN BIOTEKNOLOGI PERTANIAN

Perkembangan Penelitian Regenerasi dan Transformasi pada Tanaman Kedelai	Saptowo J. Pardal ...	37
Perkembangan Penelitian Kultur <i>In Vitro</i> pada Tanaman Industri, Pangan, dan Hortikultura	Ika Mariska ...	45
Regenerasi Tanaman melalui Embriogenesis Somatik dan Beberapa Gen yang Mengendalikannya	Ragapadmi Purnamaningsih ...	51
Keragaman Genetik Strain <i>Ralstonia solanacearum</i> berdasarkan Karakterisasi Menggunakan Teknik Berbasis Asam Nukleat	Yadi Suryadi dan M. Machmud	59
Penyakit Hawar Daun (<i>Phytophthora infestans</i> (Mont.) de Bary) pada Kentang dan Tomat: Identifikasi Permasalahan di Indonesia	Haeni Purwanti	67



Balai Penelitian Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian
Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian

Penerbit

Balai Penelitian Bioteknologi dan Sumberdaya
Genetik Pertanian
Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian
Departemen Pertanian

Alamat Penerbit

Jalan Tentara Pelajar 3A, Bogor 16111, Indonesia

E-mail: borif@indo.net.id

Telepon: (0251) 339793, 337975

Faksimile: (0251) 338820

Kala Terbit

Dua nomor per volume

Penanggung Jawab

Sutrisno

Kepala Balai Penelitian
Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian

Redaktur Teknis

Novianti Sunarlim

M. Machmud

Ida Hanarida Somantri

Redaktur Pelaksana

Faizal Abidin

Ida N. Orbani

Buletin AgroBio (dahulu bernama **Buletin Penelitian**) memuat artikel tinjauan ilmiah hasil riset dalam bidang biologi dan bioteknologi tanaman. Naskah (boleh ditulis dalam bahasa Indonesia atau Inggris) yang diajukan untuk diterbitkan hendaknya belum pernah dipublikasikan pada media cetak manapun dan ditulis sesuai dengan "Pedoman Bagi Penulis" (lihat sampul belakang bagian dalam). Dewan Redaksi berhak menyunting naskah tanpa mengubah isi dan makna tulisan atau menolak menerbitkan suatu naskah.

Naskah dapat bersifat tinjauan ilmiah (kritis) atau tinjauan informatif (anotasi) terhadap subjek tertentu, atau gabungan antara keduanya. Tinjauan ilmiah merupakan hasil evaluasi, sintesis, dan analisis kritis tentang riset bagi kepentingan ilmu pengetahuan dan teknologi, sedangkan tinjauan informatif merupakan hasil evaluasi bagi kepentingan pengguna.

Isi naskah dapat membahas salah satu dari butir-butir berikut, yaitu: (a) status riset pada subjek tertentu, baik yang telah, sedang, maupun yang akan dikerjakan, (b) pengungkapan masalah dan pemecahannya, (c) pengembangan suatu metode atau konsepsi, dan (d) gagasan dan pendekatan yang dapat dijadikan landasan bagi suatu usulan riset. Sumber bacaan seyogyanya meliputi bahan pustaka terbitan dalam dan luar negeri yang terkini dan relevan.

Penyakit Hawar Daun (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary) pada Kentang dan Tomat: Identifikasi Permasalahan di Indonesia

Haeni Purwanti

Balai Penelitian Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian

ABSTRACT

Late Blight of Potato and Tomato [*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary]: Identification of problems in Indonesia. Haeni Purwanti. Late blight of potato and tomato is one of the most important diseases of potato and tomato in Indonesia. Damages by the disease had increased due to wide spread cultivation of modern high yielding potato and tomato varieties. The disease caused serious losses, yield reductions by late blight ranged from 10-100%. The main problem of late blight disease of potato and tomato was genetic variability of *P. infestans* and resistance to metalaxyl.

Key words: Late blight, potato, tomato, identification

Kentang dan tomat merupakan salah satu komoditas sayuran yang penting di Indonesia. Penyakit hawar daun yang disebabkan oleh jamur *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary adalah penyakit yang sangat penting pada tanaman kentang dan tomat di Indonesia (Semangun, 1989). Penyakit ini mempunyai makna sejarah yang penting di Eropa, karena pada periode 1830-1845 telah menimbulkan kerusakan pada pertanaman kentang di Eropa dan Amerika. Kerusakan yang ditimbulkan penyakit tersebut telah menimbulkan kelaparan besar di Irlandia yang mengakibatkan ratusan ribu penduduk meninggal. Peristiwa ini dikenal dalam sejarah sebagai *The Great Famine* (Romero dan Erwin, 1969; Semangun, 1989). Sejak saat itu, penyakit ini telah menjadi kendala utama produksi kedua komoditas pertanian tersebut di dunia, terutama di daerah yang beriklim sejuk dan lembab (Mehrotra, 1980). Pada kentang, patogen hawar daun mula-mula dideskripsi di Perancis

pada tahun 1845 oleh Montagne dan pada tomat oleh Payen tahun 1847. Pada tahun 1876, setelah melakukan penelitian selama bertahun-tahun, Anton de Bary mengukuhkan nama patogen *P. infestans* (Mont.) de Bary (Sherf dan Macnab, 1986) sebagai penyebab penyakit hawar daun pada kentang.

Penyakit hawar daun sangat merusak dan sulit dikendalikan, karena *P. infestans* merupakan jamur patogen yang memiliki patogenitas beragam. Pada umumnya, patogen ini berkembangbiak secara aseksual dengan zoospora, tetapi dapat juga berkembangbiak secara seksual dengan oospora. Jamur ini bersifat heterotalik, artinya perkembangbiakan secara seksual atau pembentukan oospora hanya terjadi apabila terjadi *mating* (perkawinan silang) antara dua isolat *P. infestans* yang mempunyai *mating type* (tipe perkawinan) berbeda.

Menurut Nishimura *et al.* (1999), hingga saat ini, di dunia hanya dijumpai dua *mating type* *P. infestans*, yaitu A1 dan A2. *Mating type* A1 merupakan *mating type* yang

paling dominan dan tersebar luas di dunia, sedangkan *mating type* A2 relatif terbatas, terutama dijumpai di Mexico (Nishimura *et al.*, 1999). Keberadaan kedua *mating type* tersebut telah memberi peluang terjadinya perkawinan silang, sehingga terbentuk oospora yang berakibat munculnya berbagai strain atau ras baru *P. infestans* yang sangat beragam ciri-cirinya, terutama virulensinya tanaman inangnya (Romero dan Erwin, 1969). Pembentukan ras baru sering terjadi dan dalam waktu yang relatif singkat, sehingga mempersulit upaya pengendalian menggunakan varietas tahan. Akhir-akhir ini, sebaran populasi *P. infestans* yang beragam telah dilaporkan dari berbagai wilayah di Eropa, Amerika Serikat, Amerika Tengah, dan Amerika Selatan, tetapi laporan dari Asia masing sangat terbatas. Di Indonesia, *mating type* A2 juga telah ditemukan (Nishimura *et al.*, 1998).

Berbagai teknik telah digunakan oleh para peneliti untuk mengkaji keragaman ciri-ciri *P. infestans*, baik menggunakan teknik yang konvensional maupun teknik molekuler. Beberapa teknik molekuler yang telah digunakan di antaranya adalah analisis allozyme, uji kepekaan terhadap metalaxyl, dan analisis genomik DNA dari isolate *P. infestans*.

Makalah ini merupakan bahasan ringkas tentang kemajuan penelitian penyakit hawar daun pada kentang dan tomat serta perkiraan permasalahannya di Indonesia.

PENYAKIT HAWAR DAUN DI INDONESIA

Sebaran dan Arti Ekonomi

Di Indonesia, hawar daun atau busuk daun (*P. infestans*) merupakan penyakit yang sangat penting pada tanaman kentang dan tomat. Penyakit ini telah dijumpai sejak awal kedua tanaman tersebut di-

budidayakan oleh petani, yaitu pada tahun 1794 (LIPI, 1980). Diduga penyakit ini semula berasal dari bibit kentang yang diimpor dari Eropa. Di lapang, penyakit ini mula-mula menyerang daun kentang atau tomat. Pada infeksi yang berat seluruh daun yang terinfeksi membusuk, sehingga akhirnya tanaman mati. Penyakit ini juga dapat menyerang umbi kentang, meskipun di Indonesia jarang ditemukan gejala infeksi pada umbi (Ferling dan Iskandar, 1995).

Menurut Direktorat Perlindungan Hortikultura (2002), serangan patogen hawar daun kentang selama tahun 2001 terjadi mulai bulan Oktober dan intensitas penyakit tertinggi terjadi pada bulan November (Gambar 1). Intensitas penyakit yang paling rendah terjadi pada bulan Juli, Agustus, dan September, karena pada bulan-bulan tersebut musim kemarau, curah hujan dan kelembaban udara rendah. Infestasi penyakit hawar daun kentang tertinggi di Indonesia adalah Provinsi Jawa Tengah, karena Provinsi ini memiliki area pertanaman kentang yang paling luas, yaitu di Kabupaten Wonosobo (Gambar 2).

Kerusakan oleh penyakit hawar daun dapat mengakibatkan penurunan hasil antara 10-100% (Suryaningih, 1999). Di Belarusia (1999), *P. infestans* dapat menyerang daun-daun tanaman bagian atas (daun muda) pada awal periode pertumbuhan vegetatif tanaman dengan tingkat kerusakan daun mencapai 80-100% pada varietas yang berumur genjah, dan 70-80% pada varietas yang berumur sedang dan dalam (Anoshenko, 1999). Hasil penelitian Sengooba dan Hakiza (1999), menunjukkan bahwa kehilangan hasil dapat melebihi 90%, jika patogen menyerang kultivar yang rentan pada awal pertanaman. Penelitian yang dilakukan di Ethiopia, Kenya, Rwanda, Uganda, dan Burundi menunjukkan bahwa

kehilangan hasil dapat mencapai 40-70%, dan besarnya kehilangan hasil sangat tergantung baik pada kerentanan varietas maupun pada kondisi lingkungan tempat tumbuh.

Status Penelitian Penyakit Hawar Daun di Indonesia

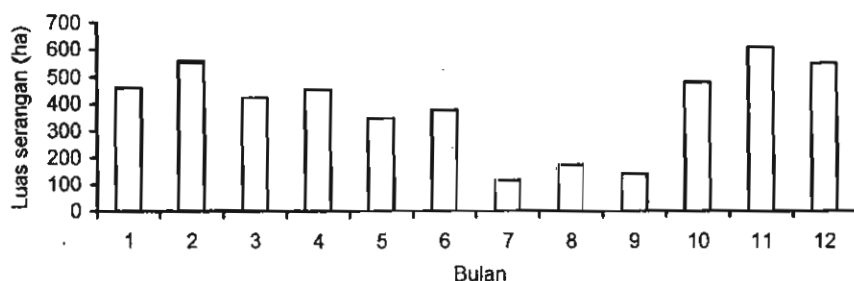
Sejak kentang diintroduksi ke Indonesia tahun 1794, laporan hasil penelitian tentang penyakit hawar tidak banyak dijumpai (LIPI, 1990), kemungkinan karena penelitian tidak banyak dilakukan. Suhardi (1979) melaporkan bahwa pada tanaman kentang di Jawa Barat dijumpai 10 ras fisiologi *P. infestans*. Selain penelitian ras, gatra penelitian lain yang telah dilakukan adalah pengaruh berbagai jenis fungisida, terutama yang berbahan aktif metakalsil, terhadap *P. infestans*. Peneli-

tian yang berkaitan dengan genetika populasi dan secara biomolekuler belum dilakukan.

KERAGAMAN GENETIK *P. INFESTANS*

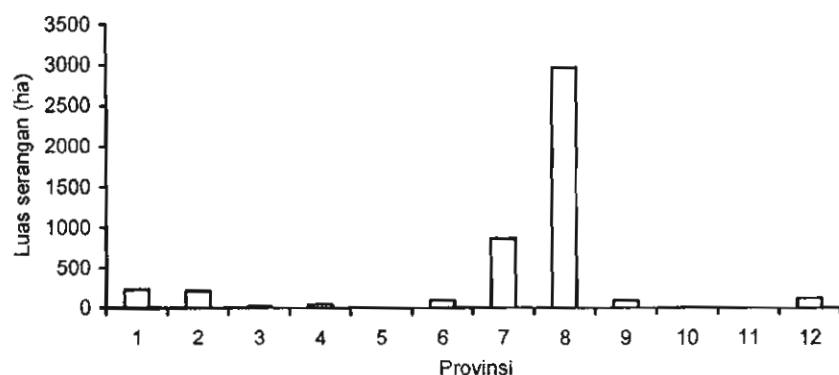
Ras/Strain/Mating Type *P. infestans*

Status dan bentuk alat reproduksi dari *P. infestans* menjadi topik kontroversi setelah Worthington Smith (1875) menyatakan bahwa jaringan kentang yang terinfeksi oosporanya ditemukan di Inggris. Pada tahun 1876, de Bary mula-mula menyatakan bahwa oospora yang ada pada jaringan kentang yang sakit adalah kontaminan *Pythium vexans*, tetapi 15 tahun kemudian ia menyatakan bahwa oospora dapat dijumpai pada



1 = Januari, 2 = Februari, 3 = Maret, 4 = April, 5 = Mei, 6 = Juni, 7 = Juli, 8 = Agustus, 9 = September, 10 = Oktober, 11 = November, 12 = Desember

Gambar 1. Fluktuasi bulanan luas serangan penyakit hawar daun kentang selama tahun 2001
Sumber: Direktorat Perlindungan Hortikultura (2002)



1 = DI Aceh, 2 = Sumatera Utara, 3 = Sumatera Barat, 4 = Jambi, 5 = Sumatera Selatan, 6 = Lampung, 7 = Jawa Barat, 8 = Jawa Tengah, 9 = Jawa Timur, 10 = Bali, 11 = Sulawesi Utara, 12 = Sulawesi Selatan

Gambar 2. Luas serangan penyakit hawar daun kentang berdasarkan provinsi tahun 2001
Sumber: Direktorat Perlindungan Hortikultura (2002)

jaringan kentang yang terinfeksi *P. infestans*. Selanjutnya, pada tahun 1956 de Bary membandingkan (*pairing*) isolat-isolatnya dengan isolat *P. infestans* yang berasal dari lembah dataran tinggi Toluka di Meksiko Tengah dan diperoleh banyak sekali oospora (Niederhauser, 1956; Smoot *et al.*, 1958).

Menurut Gallegly dan Galindo (1958), secara alami, populasi *P. infestans* di Meksiko terdapat dua *mating type* dengan perbandingan 1 : 1. Mereka menggunakan simbol A1 dan A2 untuk membedakan *mating type* yang berbeda. Biasanya *mating type* A1 membentuk banyak sporangia dan sporangiofora, sedangkan *mating type* A2 hanya membentuk agregat hifa saja (Gambar 3). Sejak saat itu, telah dinyatakan bahwa selain isolat *P. infestans* dari Meksiko, isolat dari USA, Kanada, Eropa Barat, Afrika Selatan, dan India Barat tidak mempunyai alat reproduksi seksual (Gallegly dan Galindo, 1958; Galindo dan Gallegly, 1960). Sampai tahun 1984, peneliti pada umumnya percaya bahwa *mating type* A2 hanya terdapat di Meksiko, sehingga menimbulkan pertanyaan Mengapa hal tersebut dapat terjadi? Baru pada tahun 1984 dilaporkan oleh Hohl dan Iselin (1984) bahwa *P. infestans mating type* A2 dijumpai di

Swiss. Setelah itu, *mating type* A2 dilaporkan dijumpai di berbagai Negara seperti Wales (Shaw *et al.*, 1985), Mesir (El-Korany *et al.*, 1990), Skotlandia (Malcolmson, 1985), USA (Shattock *et al.*, 1990), Jerman (Schober dan Rullich, 1986), Belanda (Frinking *et al.*, 1987), Polandia (Ritch *et al.*, 1991), Rusia (Gorbo-rova *et al.*, 1989), Indonesia (Henfling, 1997; Nishimura *et al.*, 1999), dan Jepang (Ogoshi *et al.*, 1998). Berbagai peneliti juga melaporkan bahwa *mating type* A2 juga dijumpai di luar Meksiko (Cooke *et al.*, 1993; 1995; Daggett *et al.*, 1993; Deahl *et al.*, 1991; El-Korany *et al.*, 1990; Frinking *et al.*, 1987; Hermansen dan Arnundsen *et al.*, 1995; Kohl *et al.*, 1994; Malcolmson, 1985; Mosa, 1992; Ritch *et al.*, 1991; Shaw *et al.*, 1985; Singh *et al.*, 1993; Tantijs *et al.*, 1986; Therrien *et al.*, 1989; Tooley *et al.*, 1993; Nishimura *et al.*, 1999).

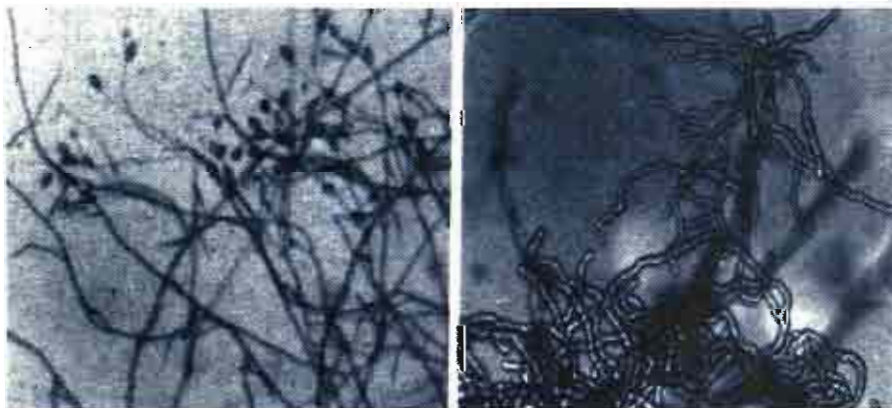
Penelitian untuk mengidentifikasi populasi *P. infestans* menggunakan teknik genetika molekuler berdasarkan polimorfisme isoenzim diawali oleh Tooley *et al.* (1985). Setelah itu, banyak peneliti yang mempelajari ciri-ciri populasi *P. infestans* baik secara fenotipik maupun secara genotipik dengan menggunakan berbagai macam penanda, seperti *mating type*, allo-

enzyme, sensitifitas terhadap metalaxyl, virulensi, serta sidik jari DNA nukleus (*nuclear DNA fingerprint*) dan sidik jari mitokondrial (*mitochondrial DNA fingerprint*) menggunakan teknik *Restriction Fragment Length Polymorphism*/RFLP (Fry *et al.*, 1993).

Nishimura *et al.* (1999) menemukan empat isolat *P. infestans* yang tergolong *mating type* A2 dari Indonesia. Setelah dianalisis genotipik alloenzymenya menggunakan enzim malat (*Malic enzyme*, Me) hasilnya menunjukkan nilai 90/90, dengan enzim glukose fosfat isomerase (*glucose phosphate isomerase*, Gpi) menunjukkan nilai 100/100, sedangkan dengan enzim peptidase (Pep) menunjukkan nilai 96/96.

Resistensi terhadap Senyawa Metalaxyl

Di masa lalu, fungisida yang berbahan aktif metalaxyl sangat efektif untuk mengendalikan penyakit hawar daun. Tetapi penggunaannya yang berkepanjangan telah mengakibatkan munculnya strain *P. infestans* yang resisten terhadap senyawa metalaxyl. Davidse *et al.* (1983) melaporkan bahwa dari 222 isolat *P. infestans* yang diisolasi dari daun kentang dan umbi yang berasal dari 12 daerah yang berbeda, 41 isolat di antaranya resisten terhadap metalaxyl dengan konsentrasi 100 ppm atau lebih. Dari Israel juga dilaporkan bahwa beberapa isolat *P. infestans* asal Israel resisten terhadap metalaxyl dengan konsentrasi 100 ppm (Bilha *et al.*, 1989). Nishimura *et al.* (1999) menemukan empat isolat *P. infestans* dari Indonesia yang resisten terhadap metalaxyl; dua isolat tahan terhadap metalaxyl dengan konsentrasi >10 ppm, sedangkan dua isolat lainnya tahan terhadap metalaxyl dengan konsentrasi >100 ppm.



Gambar 3. Isolat *mating type* A1 membentuk sporangia dan sporangiofora (kiri), isolat *mating type* A2 membentuk agregasi hifa (kanan)

Sumber: Mosa (1992)

PENELITIAN PENYAKIT HAWAR DAUN YANG PERLU DILAKUKAN DI INDONESIA

Sampai saat ini, penelitian penyakit hawar daun di Indonesia masih terbatas pada identifikasi ras *P. infestans* dan pengendalian penyakit dengan fungisida yang berbahan aktif metalaxyl saja. Oleh karena itu, kegiatan penelitian lain perlu dilakukan untuk mendukung keberhasilan upaya pengendalian penyakit hawar daun baik pada tomat maupun pada kentang seperti koleksi isolat, determinasi *mating type*, dan analisis alloenzyme maupun secara biomolekuler.

Koleksi isolat *P. infestans*

Daun kentang atau tomat yang terinfeksi *P. infestans* dikumpulkan dari beberapa provinsi di Indonesia. Potongan daun yang terinfeksi diinokulasikan pada medium agar rye B yang ditambah ampicillin sodium 200 ppm, nystatin 100 ppm, dan rifampicin 50 ppm kemudian diinkubasikan di ruang gelap pada suhu 20°C. Setelah 2 minggu, miselia akan tumbuh kemudian dipindahkan pada medium agar miring rye A yang ditambah antibiotik seperti pada medium rye B dan disimpan pada suhu 18°C di ruang gelap (Caten dan Jinks, 1968; Nishimura, *et al.*, 1999). Kemungkinan keberhasilan metode isolasi tersebut besar, karena telah diperlakukan isolasi *P. infestans* dari Pacet dan Lembang (Jawa Barat) serta Wonosobo (Jawa Tengah) yang gagal dengan memakai metode isolasi yang dilakukan Mosa *et al.* (1989), yaitu dengan cara potongan daun kentang yang terinfeksi *P. infestans* diletakkan pada irisan kentang Irish Cobbler (r) pada kotak plastik yang diberi alas koran yang sudah dilembabkan dengan air destilasi kemudian diinkubasi pada inkubator dengan suhu 18-20°C. Setelah 5-7 hari, miselia akan tumbuh pada irisan kentang ter-

sebut kemudian dipindah ke irisan kentang baru. Setelah itu, miselia baru yang tumbuh dipindahkan pada medium agar rye A atau V8 juice 20%.

Determinasi *Mating Type*

Determinasi *mating type* dilakukan dengan menandingkan setiap isolat yang diperoleh dengan isolat *P. infestans* yang sudah diketahui (*tester*) A1 dan A2 pada medium agar V8 juice 10%. Isolat tersebut diamati setelah 7-10 hari diinkubasi pada suhu 20°C di ruang gelap. Apabila isolat yang dideterminasi membentuk oospora dengan *tester* A1 dan tidak membentuk oospora dengan *tester* A2 berarti isolat tersebut dikatakan sebagai A2. Perlakuan setiap menguji isolat dengan minimal dua ulangan (Mosa, 1992). Purwanti (1993) melaporkan bahwa A2 lebih patogenik daripada A1 apabila diinokulasikan pada tanaman kentang Irish Cobbler (r).

Analisis Allozyme

Ditemukannya polimorfisme isoenzim pada isolat *P. infestans* oleh Tooley *et al.* (1985) telah dijadikan sebagai dasar penelitian genetika *P. infestans*. Populasi genetik isolat *P. infestans* asal Meksiko dan dari luar Meksiko polimorfik pada loki (*loci*) Gpi-1 (glucose-phosphate isomerase) dan Pep-1 (peptidase), tetapi isolat asal Meksiko berbeda ketika dianalisis dengan enzim ME (*malic enzyme*) (Tooley *et al.*, 1985). Analisis genotipik allozyme isolat *P. infestans* di Indonesia, hingga saat ini baru dilakukan oleh Nishimura *et al.* (1999), sehingga perlu dilakukan lebih lanjut.

Kepekaan terhadap Metalaxyl

Pengujian kepekaan (sensitivitas) terhadap metalaxyl dilakukan dengan menumbuhkan isolat *P. infestans* pada medium agar rye A dengan menambahkan metalaxyl (0; 0,1; 1; 10; dan 100 ppm). Setelah

7 hari diinkubasi pada suhu 20°C di ruang gelap, dengan menghitung ED₅₀ (dosis fungisida yang menghambat 50% pertumbuhan miselia). Ternyata dua isolat A2 dari Indonesia tahan terhadap metalaxyl 10 ppm dan dua isolat A2 lainnya tahan terhadap metalaxyl 100 ppm (Nishimura *et al.*, 1999).

KESIMPULAN

1. Meskipun *P. infestans* merupakan salah satu penyakit terpenting pada tanaman kentang dan tomat di Indonesia, namun informasi penelitian tentang variasi *mating type*, strain resisten metalaxyl, epidemiologi, dan varietas tanaman yang resisten, masih sangat terbatas sehingga strategi pengendaliannya sulit diterapkan.
2. Perubahan populasi *mating type* A1 dan A2 di Indonesia masih perlu dipelajari menggunakan variasi populasi indigenous.
3. Populasi *mating type* A2 di Indonesia yang diduga secara genetik merupakan turunan A1 masih perlu konfirmasi lebih lanjut tentang sensitivitasnya terhadap metalaxyl.

DAFTAR PUSTAKA

- Anoshenko, B. Yu, 1999. The late blight situation in Belarusia. In Late Blight a Threat to Global Food Initiative on Late Blight Conference March 16-19, 1999 Quito, Equador.
- Bilha B., K. David, I. Yehonda, and C. Yigal. 1989. Infection to potato, sporangial germination, and respiration of isolates *Phytophthora infestans* from metalaxyl-sensitive and metalaxyl-resistant populations. Amer. Phyto. Soc. 79(8):832-836.
- Caten, C.E. and J.L. Jinks. 1968. Spontaneous variability of single isolates of *Phytophthora infestans*. I. Cultural variation. Can. J. Bot. 46: 329-348.

- Cooke, L.R., T.S. Currie, and R.E. Penney. 1993. The mating type of *Phytophthora infestans* in Northern Ireland. *Phytophthora Newsletter* 19:4-5.
- Cooke, L.R., R.E. Swan, and T.S. Currie. 1995. Incidence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* on potato crops in Northern Ireland. *Potato Res.* 38:23-29.
- Davidse L.C., Daniel L.D., and Cees J. van W. 1983. Resistance to metalaxyl in *Phytophthora infestans* in the Netherlands. *Neth. J. Pl. Path.* 89:1-20.
- Daggett, S.S., E. Gotz, and C.D. Therrien. 1993. Phenotypic changes in population of *Phytophthora infestans* from eastern Germany. *Phytopathology* 83:319-323.
- Deahl, K.L., R.W. Goth, R. Young, S.L. Sinden, and M.E. Gallegly. 1991. Occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* in the United State and Canada. *Am. Potato J.* 68:717-725.
- Direktorat Perlindungan Hortikultura. 2002. Serangan optimum pada komoditi sayuran tahun 2001. Direktorat Jenderal Bina Produksi Hortikultura. Jakarta. 87 hlm.
- El-Korany, A.E., D.S. Shaw, and M.A. Abdel-Sattar. 1990. *Phytophthora infestans* in Egypt. *Phytophthora Newsletter* 16:41-42.
- Suryaningsih, E., E. Chujoi, and Kusmana. 1999. Identification of potato cultivars resistance to late blight through a Standard International Field Trial (SIFT) in Indonesia. In *Potato Research in Indonesia*. Research Result in a Series of Working Papers, 1999. Collaborative Research between The RIV and CIP. p. 37-44.
- Ferling dan Iskandar. 1995. Strategi pendahuluan cara pengendalian penyakit *Phytophthora infestans* pada kentang secara terpadu. Risalah Kongres Nasional XII dan Seminar Ilmiah PFI di Yogyakarta 6-8 September 1993. PFI, Yogyakarta. hlm. 735-740.
- Frinking, H.D., L.C. Davidse, and H. Limburg. 1987. Oospore formation by *Phytophthora infestans* in host tissue after inoculation with isolates of opposite mating type found in the Netherlands. *Neth. J. Plant Pathol.* 93:147-149.
- Fry, W.E., S.B. Goodwin, A.T. Dyer, J.M. Matuszak, A. Drenth, P.W. Tooley, L.S. Sujkowski, Y.J. Koh, B.A. Cohen, L.J. Spielman, K.L. Deahl, D.A. Inglis, and K.P. Sandlan. 1993. Historical and recent migrations of *Phytophthora infestans*: chronology, pathway, and implication. *Plant Dis.* 77:653-661.
- Gallegly, M.E. and J.A. Galindo. 1958. Mating types and oospores of *Phytophthora infestans* in nature in Mexico. *Phytopathology* 48:274-277.
- Galindo, J.A. and M.E. Gallegly. 1960. The nature of sexuality of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 50:123-128.
- Gorborova, Y. Ye, S.F. Bagirova, A.V. Dolgova, Dyakov, and T. Yu. 1989. Vegetative incompatibility of *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Proceeding of the Academy of Science of the USSR* 342:1245-1248.
- Henfling, J.W. 1997. Busuk daun kentang. Buletin Teknis. Kerjasama International Potato Center (CIP), World Education, dan Balai Penelitian Tanaman Sayuran. hlm. 12.
- Hermansen, A. and T. Amundsen. 1995. Mating types of *Phytophthora infestans* in Norway. In Dowley, L.J., E. Bannon, L.R. Cooke, T. Keane, and E. O'Sullivan (Eds.). *Phytophthora infestans* 150. Boole Press, Dublin, Ireland. p. 77-82.
- Hohl, H.R. and K. Iselin. 1984. Strains of *Phytophthora infestans* from Switzerland with A2 mating type behaviour. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 83:529-530.
- Purwanti, H. 1993. Biological control of potato late blight caused by *Phytophthora infestans*. Master Thesis, Hokkaido University, Sapporo, Japan.
- Kohl, Y.J., S.B. Goodwin, A.T. Dyer, B.A. Cohen, A. Ogoshi, N. Sato, and W.E. Fry. 1994. Migrations and displacements of *Phytophthora infestans* populations in East Asian countries. *Phytopathology* 84:922-927.
- LIPI. 1980. Ubi-ubian. Lembaga Biologi Nasional-LIPI, Balai Pustaka, Jakarta.
- Malcolmson, J.F. 1985. *Phytophthora infestans* A2 compatibility type recorded in Great Britain. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 85:531.
- Mosa, A.A. 1992. Studies on population of *Phytophthora infestans*, the cause of potato late blight in Japan. Doctorate Dissertation, Hokkaido University, Sapporo, Japan.
- Mosa, A.A., M. Kato, N. Sato, K. Kobayashi, and A. Ogoshi. 1989. Occurrence of the A2 mating type of *Phytophthora infestans* on potato in Japan. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan.* 55:615-620.
- Mehrotra, R.S. 1980. *Plant Pathology*. Tata McGraw Hill Publ., New Delhi.
- Niederhauser, J.S. 1956. The blight, the blighter and the blighted. *Trans. New-York Acad. Sci.* 19:55-63.
- Nishimura, R., K. Sato, W.H. Lee, U.P. Singh, P. Chang, E. Suryaningsih, S. Suwonakene, P. Lumyong, C. Chamswang, W. Tang, S.K. Shrestha, M. Kato, N. Fujii, S. Akino, N. Kondo, K. Kobayashi, and A. Ogoshi. 1999. Distribution of *Phytophthora infestans* populations in seven Asia countries. *Ann. Phytopathol. Soc. Japan* 65:163-170.
- Ogoshi, A., K. Kobayashi, A.A. Mosa, and N. Sato. 1988. Compatibility types of *Phytophthora infestans* in Hokkaido. The 5th International Congress of Plant Pathology, Kyoto, Japan. p. 182.
- Romero, S. and Erwin, D.S. 1969. Variation in pathogenicity among single-oospore cultures of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 59:1310-1317.
- Ritch, D.L., C.D. Therrien, S.S. Daggett, J.H. Sim, and L.S. Sujkowski. 1991. *Phytophthora infestans* in Poland from 1987-1989, nuclear DNA content, mating type and response to metalaxyl. *Phytopathology* 81:1190.
- Shattock, R.C., D.S. Shaw, A.M. Fyfe, J.R. Dunn, K.H. Loney, and J.A. Shattock. 1990. Phenotypes of *Phytophthora infestans* collected in

- England and Wales from 1985 to 1988: Mating type, response to metalaxyl and isoenzyme analysis. *Plant Pathol.* 39:242-248.
- Shaw, D.S., A.M. Fyfe, P.G. Hibberd, and M.A. Abdel-Sattar. 1985.** Occurrence of the rare A2 mating type of *Phytophthora infestans* on imported Egyptian potatoes and the production of sexual progeny with A1 mating types from UK. *Plant Pathology* 34:552-556.
- Sherf, A.F. and A.A. Macnab. 1986.** Vegetables diseases and their control. John Wiley and Sons, New York. 728 p.
- Singh, B.P., S. Roy, S.K. Bhattacharyya, and G.S. Shekhawat, 1993.** Occurrence of A2 mating type of *Phytophthora infestans* in India. *Phytophthora Newsletter* 19:6-7.
- Semangun, H. 1989.** Penyakit-penyakit tanaman hortikultura di Indonesia. Gajah Mada University Press. Yogyakarta.
- Sengooba, T. and J.J. Hakiza. 1999.** The current status of late blight caused by *Phytophthora infestans* in Africa with emphasis on Eastern and Southern Africa. In Late Blight a Threat to Global Food Initiative on Late Blight Conference, March 16-19, 1999. Quito Ecuador.
- Smith, W.G. 1875.** The resting spores of the potato fungus. *Gardeners' Chronicle* 4:68-70.
- Smoot, J.J., F.J. Gough, H.A. Lamney, J.J. Eichenmuller, and M.E. Gallegly. 1958.** Production and germination of oospores of *Phytophthora infestans*. *Phytopathology* 48:165-171.
- Schober, B. and G. Rullich. 1986.** Oosporenbildung von *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary. *Potato Research* 29:395-398.
- Suhardi. 1979.** Penelitian pendahuluan beberapa ras fisiologi *Phytophthora infestans* pada tanaman kentang. Kongres Nasional ke-5 PFI, Malang.
- Tantius, P.H., A.M. Fyfe, D.S. Shaw, and R.C. Shattock. 1986.** Occurrence of the A2 mating type and self-fertile isolates of *Phytophthora infestans* in England and Wales. *Plant Pathology* 35:578-581.
- Therrien, C.D., D.L. Ritch, L.C. Davidse, Jaspers, B.K. Ad, and L.J. Spielman. 1989.** Nuclear DNA content, mating type and metalaxyl sensitivity of eighty-three isolates of *Phytophthora infestans* from Netherlands. *Mycol. Res.* 92:140-146.
- Tooley, P.W., W.E. Fry, and M.J. Villarreal Gonzales. 1985.** Isozyme characterization of sexual and asexual *Phytophthora infestans* populations. *J. Hered.* 76:431-435.
- Tooley, P.W., C.D. Therrien, J.H. Sim, E. O'Sullivan, and L.J. Dowley, 1993.** Mating type, nuclear DNA content and isozyme genotypes of Irish isolates of *Phytophthora infestans*. *Mycol. Res.* 97:1131-1134.