

EPIDEMIOLOGI PENYAKIT LAYU BAKTERI DAN PERKEMBANGAN KOMPLEKS SPESIES *Ralstonia solanacearum*

Bacterial Wilt Epidemiology and Development of Ralstonia solanacearum Complex Species

Andree Wijaya Setiawan

Email: mawsetiawan@gmail.com

Prodi Agroteknologi, Fakultas Pertanian dan Bisnis Universitas Kristen Satya Wacana
Jl. Diponegoro 52-60 Salatiga – Indonesia 5071

ABSTRAK

Layu bakteri merupakan salah satu penyakit terpenting karena sulitnya pengendalian serta pengaruhnya terhadap produksi banyak tanaman bernilai ekonomi di seluruh dunia. Bakteri *Ralstonia solanacearum* lebih dikenal dengan sebutan kompleks spesies *Ralstonia solanacearum* memiliki kisaran tanaman inang yang sangat luas. Tanaman tersebut meliputi lebih dari 400 spesies tanaman dari 50 famili tanaman penting yang dibudidayakan di Indonesia seperti kentang, tomat, terong, tembakau, cengkih dan pisang. Ulasan ini membahas epidemiologi penyakit yang disebabkan oleh *R. solanacearum*, perkembangan kompleks spesies *R. solanacearum*, dan mekanisme tindakan dalam manajemen penyakit berdasarkan metode kimia, biologi, budidaya dan fisik.

Kata kunci: *layu bakteri; R. solanacearum; epidemiologi; kompleks spesies; manajemen penyakit.*

ABSTRACT

Bacterial wilt is one of the most important diseases due to the difficulty of its control and its effect on the production of many economically valuable plants throughout the world. Ralstonia solanacearum bacteria which later will be better known as Ralstonia solanacearum species complex has a very wide range of host plants. More than 400 species of plants from 50 botanical families, including important plants that are cultivated in Indonesia such as potatoes, tomatoes, eggplants, tobacco, cloves and bananas. This review discusses the epidemiology of diseases caused by R. solanacearum, development of R. solanacearum species complex and mechanisms of action in disease management based on chemical, biological, cultivation and physical methods.

Keyword: *bacterial wilt; R. solanacearum; epidemiology; complex species; disease management.*

PENDAHULUAN

Tuntutan populasi manusia yang terus berkembang, maka nilai produksi tanaman secara global perlu digandakan pada tahun 2050. Namun, perkiraan saat ini jauh di bawah apa yang dibutuhkan

(Ray *et al.*, 2013). Hal ini juga tercermin pula pada pertanian di Indonesia yang secara umum didominasi oleh tanaman pangan untuk pemenuhan konsumsi masyarakat yang populasinya terus bertambah (Maulana dan Sayaka, 2007).

Di sisi lain sektor pertanian juga memiliki peran yang cukup besar terhadap perekonomian Indonesia (Cervantes-Godoy & Dewbre, 2010). Penyakit pada tanaman maupun hewan sangat berpengaruh dan menjadi kendala utama dalam optimalisasi hasil. Dampak dari hal tersebut akan sangat terasa terutama pada negara tropis seperti Indonesia (Magarey *et al.*, 2010; Prabaningrum & Moekasan, 2014; Drenth & Guest, 2016).

Penyakit tanaman, serangga, dan gulma, dapat mengurangi produksi tanaman di seluruh dunia sebesar 36%. Penyakit tanaman saja telah terbukti mengurangi hasil panen hingga sebesar 14% (Agrios, 2005). Penyakit yang ditularkan melalui tanah dianggap lebih berdampak besar daripada penyakit yang ditularkan melalui biji, atau penyakit yang ditularkan melalui udara. Dampaknya dapat mencapai 10-20% dari kehilangan hasil setiap tahunnya (USDA, 2003). Sepuluh spesies bakteri patogen penyakit tanaman telah terdaftar berdasarkan prioritas ilmiah dan ekonomi: i) *Pseudomonas syringae* pathovars, ii) *Ralstonia solanacearum*, iii) *Agrobacterium tumefaciens*, iv) *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*, v) *X. campestris* pathovars, vi) *X. axonopodis* pathovars, vii) *Erwinia amylovora*, viii) *Xylella fastidiosa*, ix) *Dickeya* (sebelumnya *Erwinia dadantii* dan *solani*), dan x) *Pectobacterium* (sebelumnya *Erwinia carotovorum* dan *Pectobacterium atrosepticum*) (Mansfield *et al.*, 2012).

Penyakit layu bakteri pada tanaman yang disebabkan oleh patogen dari kompleks spesies *Ralstonia solanacearum*, merupakan salah satu

penyakit dengan dampak besar terhadap tanaman pangan di Indonesia. Menurut Geddes (1992), kerusakan tanaman oleh penyakit layu bakteri di Indonesia berada pada urutan ke-6 setelah kerusakan yang disebabkan oleh tikus (*Rattus* spp.), penggerek batang (*Scirpophaga innotata*, *Scirpophaga incertula*, dan *Chilo suppressalis*), hawar bakteri padi (*Xanthomonas oryzae* pv. *Oryzae*), wereng batang coklat (*Nilaparvata lugens*) dan ulat grayak (*Spodoptera litura* dan *Spodoptera exigua*). Tulisan ini akan membahas lebih lanjut mengenai epidemiologi penyakit layu bakteri, perkembangan kompleks spesies *R. solanacearum* baik di Indonesia maupun secara global. Selain itu juga membahas mekanisme tindakan dalam manajemen penyakit berdasarkan metode kimia, biologi, budidaya dan fisik.

EPIDEMIOLOGI PENYAKIT LAYU BAKTERI

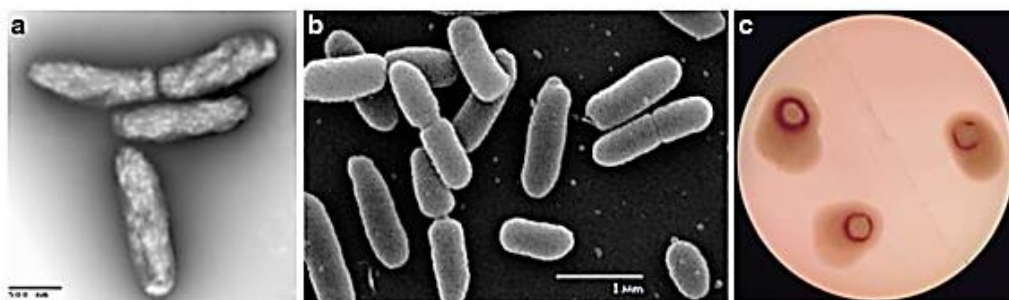
Layu mengacu pada hilangnya kekakuan bagian tanaman non-kayu karena penurunan air yang ada dalam sel. Hal ini terjadi karena beberapa alasan, yaitu kondisi kekeringan, suhu yang sangat rendah sehingga *vascular bundle* tidak berfungsi, salinitas tinggi, tanah jenuh, atau infeksi oleh bakteri, jamur dan nematoda. Kombinasi dari dua atau lebih faktor yang menghasilkan manifestasi layu. Layu yang disebabkan oleh patogen (bakteri, jamur, nematoda) melibatkan infeksi pada sistem pembuluh tanaman. Pada tulisan ini dikhususkan terhadap layu yang disebabkan oleh bakteri *R. solanacearum* kemudian dikenal dengan nama penyakit layu bakteri (*bacterial wilt*).

Gejala yang ditimbulkan oleh layu bakteri yang disebabkan oleh *R. solanacearum* dapat bervariasi di antara berbagai inang yang rentan. Namun terdapat gejala umum yang ditimbulkan yaitu: i) layu dan menguningnya daun muda baik secara sebagian (unilateral) maupun seluruhnya; ii) munculnya cairan bakteri berwarna putih susu yang terakumulasi pada permukaan batang, rimpang, atau umbi tanaman inang terinfeksi yang baru dipotong (Denny, 2006).

R. solanacearum adalah organisme aerobik obligat; strain patogen memiliki suhu minimum, optimal dan maksimum masing-masing 10°C, 35°C dan 41°C (Kelman, 1953). *R. solanacearum* berbentuk batang dan tidak membentuk spora, gram negatif, berukuran sekitar 0,5-0,7 µm x 1,5-2,0 µm dengan flagel polar tunggal (Sneath *et al.*, 1986). Bakteri bersifat aerobik dan koloninya pada media padat berukuran kecil, bulat tidak beraturan, berwarna putih pada cahaya yang dipantulkan dan berwarna coklat pada cahaya yang ditransmisikan (Hayward, 1991). Morfologi koloni *R. Solanacearumi* strain UY031 yang divisualisasikan mengguna-

kan media pada dapat dilihat pada Gambar 1.

R. solanacearum penyebab layu bakteri adalah patogen tular tanah dan infeksi umumnya terjadi melalui akar (Hayward, 1991), baik pada saat munculnya akar lateral atau melalui luka. Interaksi bakteri awal dengan permukaan tanaman melibatkan perlekatan reversibel dan ireversibel melalui polisakarida, protein adhesi, dan pelengkap permukaan sel seperti pili (Hoffman *et al.*, 2015). Sel *R. solanacearum* menempel pada permukaan akar secara polar melalui pili tipe IV dan membentuk mikrokoloni pada zona pemanjangan akar dan tempat munculnya akar lateral (Yao dan Alen, 2006; Vasse *et al.*, 1995; Caldwell *et al.*, 2017; Kang *et al.*, 2002; Kuhne *et al.*, 2004; Hawes *et al.*, 2016). *R. solanacearum* memasuki akar melalui luka atau lubang alami, bermigrasi dan berkembang biak pada jaringan pembuluh, mencapai pembuluh xilem dari akar tanaman yang rentan dalam waktu 24 jam (Caldwell *et al.*, 2017; McGravey *et al.*, 1999). Setelah memasuki jaringan xilem, *R. solanacearum* melakukan kolonisasi dan penyebaran secara sistemik pada inangnya (Vasse *et al.*, 1995; Dixon



Gambar 1. *R. solanacearum* strain UY031 menggunakan TEM (a) dan SEM (b), serta mikroskop cahaya untuk memvisualisasikan morfologi koloni pada media padat (c). Sumber: Guarischi-Sousa *et al.* (2016).

dan Pegg, 1972; Lowe-Power *et al.*, 2018).

Beberapa sel *R. solanacearum* adalah planktonik dalam aliran xilem, sementara yang lain menggunakan gerakan *twitching motility* untuk bergerak di sepanjang dinding pembuluh (Liu *et al.*, 2001). Sel soliter ini akhirnya tumbuh menjadi agregat dalam matriks *bio-film* yang dapat mengisi seluruh pembuluh dan berpotensi menghambat aliran air (Caldwell *et al.*, 2017; Tran *et al.*, 2016; Agrios, 2005). Usia, kesehatan dan status gizi inang, kondisi lingkungan, dan agresivitas patogen akan menentukan kecepatan dan tingkat keparahan perkembangan gejala layu (Hayward, 1991). Gejala visual layu bakteri dan layu jamur terdapat kemiripan, metode untuk membedakan layu bakteri di lapangan dikenal sebagai “*bacterial streaming*“. Tingginya populasi bakteri yang keluar dari permukaan potongan jaringan tanaman yang terinfeksi dapat dilihat melalui mata telanjang sebagai cairan keruh ketika ujung potongan batang yang terinfeksi dicelupkan ke dalam air. (Allen *et al.*, 2001; Denny, 2006).

Tanaman yang terinfeksi sering terhambat dan menguning sebelum mereka mengalami gejala layu yang khas, yang biasanya menyebabkan kematian seluruh tanaman. Pada tanaman tomat, gejala muncul setelah populasi *R. solanacearum* melebihi 10^8 CFU/g batang (Huang & Allen, 2000). Ketika penyakit berkembang, patogen tumbuh dengan kepadatan yang sangat tinggi pada cairan xilem yaitu berkisar 10^{10} CFU/ ml. Menariknya, *R. solanacearum* juga dapat hidup untuk waktu yang lama dalam pembuluh xilem dari kultivar tanaman

toleran pada kepadatan sel yang cukup tinggi (10^4 hingga 10^7 CFU/ g batang) tanpa memicu gejala (Grimault & Prior, 1993; Graham *et al.*, 1979; Weibel *et al.*, 2016).

Sebagai patogen yang ditularkan melalui tanah, *R. solanacearum* mengenali tanaman inang dengan merasakan dan merespon terhadap eksudat akar dari tanaman inang (Tan-Kersten *et al.*, 2001; Yao & Allen, 2006; Hida *et al.*, 2015). Studi terbaru menunjukkan bahwa getah dalam jaringan pembuluh tanaman mengandung gula, asam amino, dan asam organik yang dapat mendukung pertumbuhan bakteri secara *in vitro* (Wang & Bergeson, 1974; Fatima & Senthil-Kumar, 2015; Zuluaga *et al.*, 2013; Coplin *et al.*, 1974; White *et al.*, 1981; Dixon & Pegg, 1972).

R. solanacearum menghasilkan beberapa senyawa yang mempengaruhi faktor virulensi, yaitu senyawa *extracellular polysaccharide* (EPS) dan konsorsium enzim pengurai dinding sel tanaman seperti endoglucanase (EG) dan polygalacturonase (PG). Perbedaan dalam produksi EPS dan EG menyebabkan virulensi berkurang (Denny & Baek, 1991; Kao *et al.*, 1992; Roberts *et al.*, 1988), tetapi peran yang tepat dari faktor-faktor ini dalam pengembangan penyakit belum diketahui. Sebuah penelitian terkini tentang invasi akar tomat dan kolonisasi batang oleh mutan *R. solanacearum* dalam produksi EG dan EPS I (EPS dengan massa molekul asam tinggi) menemukan bahwa baik EPS I maupun EG tidak diperlukan untuk invasi akar (Saile *et al.*, 1997). Namun, EPS I dan EG diperlukan untuk kolonisasi batang secara cepat oleh *R. solanacearum*. EPS I juga memfa-

silitasi penyebaran bakteri di dalam batang tomat (Saile *et al.*, 1997). Virulensi *R. solanacearum* tergantung pada konsorsium faktor virulensi yang besar, termasuk enzim penghancur dinding sel tanaman yang disekresikan, zat polimer ekstraseluler, dan puluhan efektor tipe III (Deslandes & Genin, 2014).

R. solanacearum dapat berkembang dalam sistem vaskular tanaman tanpa menyebabkan penyakit (Hayward, 1991; Elphinstone, 1996; Swanson *et al.*, 2007). Meskipun infeksi laten secara epidemiologis penting, sifat-sifat yang diperlukan untuk membangun dan mempertahankan populasi bakteri dalam inang tanpa gejala belum dapat dipahami (Prior *et al.*, 1998). *R. solanacearum* adalah fitobakteri yang memiliki kemampuan untuk bertahan dan berkembang di lingkungan dengan tidak adanya inang, dan dapat dengan cepat mengambil keuntungan saat inangnya muncul (Morris *et al.*, 2009; Takikawa, 2012).

Sebagai saprofit mereka dapat bertahan hidup selama bertahun-tahun di tanah (Graham & Lloyd, 1979) dan di aliran air (Elphinstone, 2005). *R. solanacearum* dilaporkan mampu bertahan hidup di lingkungan ini dalam bentuk yang layak tetapi tidak dapat dibiakkan (Xu *et al.*, 1982), sebuah mekanisme yang digunakan untuk mengatasi kondisi lingkungan yang merugikan (Gray & Steck, 2001). Materi perbanyak tanaman yang terinfeksi laten, misalnya, kentang, pisang, dan geranium, diyakini merupakan rute utama penyebaran jarak jauh patogen ini (Buddenhagen, 1986; Janse, 1996; Janse *et al.*, 2004).

RENTANG INANG PENYAKIT LAYU BAKTERI

R. solanacearum, patogen penyebab layu bakteri, saat ini ditemukan di semua benua dan banyak pulau yang terletak di antara daerah tropis, menyebabkan penyakit pada lebih dari 400 spesies tanaman di lebih dari 50 famili (Kelman, 1953; Hayward, 1994; Hayward, 2000; Belalcazar *et al.*, 2004; Allen *et al.*, 2005; Denny, 2006; Wicker *et al.* 2007). Mayoritas inang dari *R. Solanacearum* adalah tanaman herba, sedangkan kasus inang pada tanaman kayu *pathosystem* dari *R. Solanacearum* kurang dipahami dengan baik (Supriadi *et al.*, 2001).

R. solanacearum dianggap sebagai salah satu bakteri fitopatogenik yang paling penting/merusak di dunia karena sifatnya yang mematikan, distribusi geografis yang luas, dan kisaran inang yang luas sehingga menginduksi dampak ekonomi yang merusak (Elphinstone, 2005; Mansfield *et al.*, 2012; Hayward 1991; Kelman, 1998; Chandrashekara & Prasannakumar 2010). Mengacu pada keragaman geografis dan patogen yang tinggi dari spesies, Buddenhagen (1986) menyatakan bahwa ada banyak layu bakteri dan ada banyak '*Pseudomonas solanacearums*' (syn. *R. Solanacearum*). *R. solanacearum* berasal dan berevolusi di tempat-tempat yang sangat berbeda dan memiliki kemampuan yang berbeda pada tiap inang dengan tanah dan kondisi lingkungan yang berbeda. Keragaman ini menghasilkan ekspresi penyakit variabel dan potensi penyakit untuk setiap interaksi genotipe inang/parasit (Buddenhagen, 1986; Buddenhagen, 2009).

Kehilangan hasil secara langsung oleh *R. Solanacearum* sangat bervariasi

sesuai dengan inang, kultivar, iklim, jenis tanah, pola tanam, dan strain. Misalnya, kehilangan hasil bervariasi dari 0% hingga 91% dalam pertanaman tomat, 3% hingga 90% dalam pertanaman kentang, 10% hingga 30% dalam pertanaman tembakau. Selain itu 80% hingga 100% dalam pertanaman pisang, dan hingga 20% dalam pertanaman kacang tanah (Elphinstone, 2005). Kesulitan dalam mengendalikan patogen ini disebabkan kemampuannya untuk tumbuh secara endofit, bertahan hidup di tanah, terutama di lapisan yang lebih dalam, berjalan di sepanjang air, dan hubungannya dengan gulma (Wang & Lin, 2005).

Beberapa penelitian di Indonesia menyatakan bahwa *R. solanacearum* merupakan patogen merugikan pada beberapa komoditas seperti cengkeh dan garut (Adhi *et al.* 1998; Waller & Sitepu, 1975; Suryana *et al.*, 2004), pisang (Supriadi, 1999; Gäumann, 1921; Gäumann, 1924; Muharam & Subijanto, 1991; Cahyaniati *et al.*, 1997), jahe (Mulya *et al.*, 2000; Supriadi, 2000), tembakau (Wuryandari, 2004), tanaman aromatik nilam (Asman *et al.*, 1998; Nasrun *et al.*, 2007), beberapa jenis tanaman obat (Supriadi *et al.*, 2001), dan kemangi (Supriadi & Hadipoentyanti, 2000). Tanaman yang berguna sebagai pupuk hijau seperti *Sesbania rostrata* dan *Crotalaria juncea* juga berperan sebagai inang *R. solanacearum*. Secara rinci tanaman budi daya dan gulma inang *R. solanacearum* ditunjukkan pada Tabel 1.

KOMPLEKS SPESIES *RALSTONIA SOLANACEARUM*

R. solanacearum adalah bakteri fitopatogenik yang termasuk dalam subbagian β dari Proteobacteria

(Yabuuchi *et al.*, 1995). Bakteri ini memiliki distribusi geografis yang luas mulai dari daerah beriklim tropis, subtropis, dan hangat (Liu *et al.*, 2009). Kompleks spesies *R. solanacearum* (*Ralstonia solanacearum* species complex/ RSSC) memiliki kisaran inang yang paling beragam dan distribusi geografis terluas dari semua bakteri patogen tanaman (Elphinstone, 2005). Istilah "kompleks spesies" diperkenalkan oleh Gillings dan Fahy (1994) untuk menunjukkan tingkat keanekaragaman fenotipik dan genotipik yang tinggi di dalam spesies *R. solanacearum*. Kompleks spesies *R. solanacearum* terbagi menjadi empat kelompok genetik, disebut filotipe, telah didefinisikan (Fegan & Prior, 2005; Prior & Fegan, 2005).

Sebelum sistem klasifikasi filotipe, strain kompleks spesies *R. solanacearum* dikelompokkan ke dalam lima ras pada basis kisaran inang (Buddenhagen, 1962; He *et al.*, 1983) dan lima biovar (Tabel 2 dan Tabel 3). Selain itu berdasarkan metabolisme tiga disakarida (maltosa, laktosa, dan selobiosa) dan tiga alkohol heksosa (sorbitol, manitol, dan galactitol), produksi nitrit dari nitrat, dan produksi gas dari nitrat (Hayward, 1964; Hayward, 1991; Hayward, 1994; Machmud, 1991; Xue *et al.*, 2011; Denny & Hayward, 2001). Pengelompokan strain *R. solanacearum* dalam sistem pola rasial sesuai dengan kemampuannya menginfeksi tanaman inang yang berbeda (Tabel 2), yaitu ras 1 yang terdiri dari banyak strain yang memiliki kisaran inang yang luas dan patogen pada tanaman *Solanaceous* dan gulma, ras 2 terbatas pada pisang triploid dan *Heliconia*, ras 3

Tabel 1. Tanaman budi daya dan gulma yang berperan sebagai inang *R. solanacearum*.

No	Spesies	Nama Umum	No	Spesies	Nama Umum
1	<i>Anthurium</i> spp.	Anturium	21	<i>Ocimum</i> sp.	Kemangi
2	<i>Polygonum</i> sp.	Aseman	22	<i>Solanum tuberosum</i>	Kentang
3	<i>Ageratum conyzoides</i>	Bandotan	23	<i>Eupatorium odora</i>	Kirinyuh
4	<i>Amaranthus spinosus</i>	Bayam duri	24	<i>Portulaca oleracea</i>	Krokot
5	<i>Galinsoga parviflora</i>	Beribil, jakut	25	<i>Curcuma domestica</i>	Kunyit
6	<i>Heliconia</i> sp.	Bunga Matahari	26	<i>Pyllanthus niruri</i>	Meniran
7	<i>Cleome viscosa</i>	Buntut kucing	27	<i>Morus</i> spp.	Mulberry
8	<i>Capsicum annum</i>	Cabai	28	<i>Postemon cablin</i>	Nilam
9	<i>Boerhavia erecta</i>	Cakaran	29	<i>Centela asiatica</i>	Pegagan
10	<i>Eugenia aromaticum</i>	Cengkih	30	<i>Musa</i> spp.	Pisang
11	<i>Marantha arundinacea</i>	Garut	31	<i>Euphorbia prunifolia</i>	Platilian
12	<i>Pelargonium</i> spp.	Geraniums	32	<i>Basilicum</i> sp.	Selasih
13	<i>Gladiolus communis</i>	Gladiol	33	<i>Nicotiana tabacum</i>	Tembakau
14	<i>Gladiolus communis</i>	Gladiol	34	<i>Lantana camara</i>	Tembelekan
15	<i>Zingiber officinale</i>	Jahe	35	<i>Solanum melongena</i>	Terong
16	<i>Ricinus communis</i>	Jarak Biji	36	<i>Lycopersicon esculentum</i>	Tomat
17	<i>Acmella paniculata</i>	Jotang	37	<i>Crotalaria juncea</i>	Turi
18	<i>Arachis hypogaea</i>	Kacang Tanah	38	<i>Ipomea batatas</i>	Ubi Jalar
19	<i>Gossypium</i> spp.	Kapas	39	<i>Manihot esculenta</i>	Ubi Kayu
20	<i>Hevea brasiliensis</i>	Karet	40	<i>Sesamum indicum</i>	Wijen

Sumber: Muharam & Subijanto (1991); Cahyaniati *et al* (1997); Machmud *et al.* (1993); Kelman *et al.* (1994); Mehan *et al.* (1994); Arwiyanto (1997); Asman *et al.* (1998); Adhi *et al.* (1998); Supriadi (1999); Denny (2000); EPPO (2004); Mulya *et al.* (2000); Supriadi (2011); Supriadi & Hadipoentyanti (2000); Supriadi *et al.* (2001); Wuryandari (2004); Nasrun *et al.* (2007); Jiang *G et al* (2017); Gracia *et al* (2019).

pada tanaman kentang, ras 4 menginfeksi jahe, dan ras 5 adalah patogen pada mulberry (He *et al.*, 1983; Wicker *et al.*, 2007; Denny & Hayward, 2001; EPPO/CABI, 2006; Tahat & Sijam, 2010).

Klasifikasi infrasubspesifik *R. solanacearum* saat ini didasarkan pada filotipe dan sequevars karena ketidakakuratan klasifikasi ras dan biovar (Fegan & Prior, 2005; Hong *et al.*, 2012). Sebuah filotipe didefinisikan sebagai sekelompok

Tabel 2. Pengelompokkan *R. solanacearum* berdasarkan sistem ras.

Ras	Biovar	Jenis inang	Sebaran geografis	Referensi
1	1, 3, 4	Sangat beragam	Asia, Australia, Amerika	Denny &
2	1	Pisang triploid (<i>Musa</i> spp.) & <i>Heliconia</i> sp.	Amerika Tengah dan Asia Tenggara	Hayward (2001); EPPO/CABI
3	2	Kentang, Tomat, beberapa <i>Solanaceae</i> , Geranium dan beberapa spesies lainnya	Seluruh dunia kecuali di USA dan Canada	(2006); Tahat & Sijam (2010); He <i>et al.</i> (1983);
4	3, 4	Jahe	Asia dan Hawaii	Wicker <i>et al.</i>
5	5	Mulberry (<i>Morus</i> sp.)	China	(2007).

Tabel 3. Pengelompokkan *R. solanacearum* berdasarkan sistem biovar.

No	Reaksi biokimia	Biovar					Referensi
		-1	-2	-3	-4	-5	
1	Penggunaan disakarida (laktosa, maltose, selobiosa)	-	+	+	-	+	Xue <i>et al.</i> (2011); Machmud (1991); Denny & Hayward (2001).
2	Oksidasi alkohol:						
	Mannitol	-	-	-	+	+	
	Sorbitol	-	-	-	+	-	
	Dulsitol	-	-	-	+	-	
3	Denitrifikasi	+	-	+	+	-	

strain monofiletik yang diungkapkan oleh analisis filogenetik data sekuens, dan filotipe setara dengan tingkat spesies subspecies atau bahkan spesies yang terpisah. Empat filotipe telah diidentifikasi berdasarkan variasi urutan wilayah transkripsi internal spacer (Fegan & Prior, 2005).

Filotipe diyakini berkorelasi dengan asal-usul geografis strain: Phylotype I (Asia), Phylotype II (Amerika), Phylotype III (Afrika), dan Phylotype IV (Indonesia) (Fegan & Prior, 2005; Safni *et al.*, 2014). Berdasarkan klasifikasi terbaru ini, baik data fenotipik dan genotipik mengarah pada deskripsi spesies dalam RSSC: *R. solanacearum*, yang mencakup semua strain Phylotype II; *Ralstonia pseudosolanacearum* yang menampung Phylotypes I dan III; dan *Ralstonia syzygi* yang berkorelasi dengan strain Phylotype IV (Safni *et al.*, 2014). Sequevar, juga dikenal sebagai varian sekuens, didefinisikan sebagai kelompok regangan dengan sekuens yang sangat terkonservasi (Fegan & Prior, 2005), saat ini, lebih dari 51 sequevars telah diidentifikasi berdasarkan pada urutan sekuens gen endoglucanase (*egl*) (Fegan & Prior, 2005; Xu *et al.* 2009). Berdasarkan

klasifikasi infrasub-spesifik Kompleks Spesies *Ralstonia solanacearum* dapat dilihat pada Tabel 4.

Semakin terus berkembangnya klasifikasi infrasubspesifik *R. solanacearum* saat ini didasarkan pada filotipe dan sequevars membuat semakin dipahaminya keterkaitan dan epidemiologi dari RSSC. Begitu pula dengan adanya metode molekuler yang digunakan untuk memantau epidemi RSSC termasuk pengetikan urutan multi lokus (Wicker *et al.* 2012) dan *multiple locus variable number tandem repeat analysis* (MLVA) (Guinard *et al.*, 2017; N'Guessan *et al.*, 2013; Parkinson *et al.*, 2013) semakin memungkinkan untuk diskriminasi di antara jenis RSSC yang terkait erat dengan sequevar yang sama. Selain itu untuk lebih memahami fungsi penentu patogenisitas dan sifat agresivitas RSSC di bawah lingkungan ekologis yang berbeda, seluruh genom *R. solanacearum* harus diurutkan.

Strain Phylotype I GMI1000 adalah strain pertama yang dianalisa seluruh genom (Salanoubat *et al.*, 2002). Saat ini, ada 155 genom dalam database National Center for Biotechnology Information (NCBI), Ralsto T3E2, and R.

Tabel 4. Klasifikasi infrasubspesifik Komplek Spesies *Ralstonia solanacearum* saat ini.

Filotipe	Sequevar	Biovar	Ecotipe	Ras	Spesies
I	12, 14, 16, 18	3, 4, 5	Layu bakteri pada Solanaceae, Jahe dan Mulberry	1,4,5	<i>R. pseudosolanacearum</i>
IIA	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, CIP10, CIP223, NCPPB3987	2-T, 1, 2	Layu bakteri pada Solanaceae, Musa spp.	1,2,3	<i>R. solanacearum</i>
IIB	1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, CIP10, CIP223, NCPPB3987	2-T, 1, 2	Penyakit Moko, Tidak pathogenic pada pisang, busuk coklat kentang, layu bakteri pada tomat dan geranium	1,2,3	<i>R. solanacearum</i>
III	19, 20, 21, 22, 23	2-T, 1	Layu bakteri pada Solanaceae	1	<i>R. pseudosolanacearum</i>
IV	8, 9, 10, 11	2-T, 1, 2	Layu bakteri pada Solanaceae, Penyakit darah pada Musa spp., Penyakit Sumatera pada cengkih	1	<i>R. syzygii</i>

Sumber: Fegan & Prior (2005); Liu *et al.* (2009); Xu *et al.* (2009); Safni *et al.* (2014). Tabel yang meringkas sebagian besar host dari mana *R. solanacearum* telah dilaporkan dapat ditemukan di situs web CABI (<https://www.cabi.org/isc/datasheet/45009>).

solanacearum sp.3, yang lebih dari 44 genom telah lengkap (Salanoubat *et al.*, 2002; Remenant *et al.*, 2010; Remenant *et al.*, 2012; Li *et al.*, 2011, 2016; Xu *et al.*, 2011; Cao *et al.*, 2013; Bocsanczy *et al.*, 2014; Ailloud *et al.*, 2015; Guarischi-Sousa *et al.*, 2016; Sabbagh *et al.*, 2019). Semua genom lengkap terdiri dari dua unit replikasi, kromosom sekitar 3,7 Mb dan megaplasmid 1,6-2,3 Mb, yang bersama-sama menyandikan sekitar 5.000 protein. Studi banding menemukan bahwa setiap genom mengandung antara 400 dan 600 gen unik, terlepas dari apakah genom berasal dari filotipe yang sama (Remenant *et al.*, 2010; Remenant *et al.*, 2011).

Penanganan Penyakit Layu Bakteri Dahulu Hingga Sekarang

Pengelolaan layu bakteri dengan metode fisik, kimia, biologi, dan budaya

telah dipelajari selama beberapa dekade. Elphinstone (2005) secara ekstensif meninjau layu bakteri pada tahun 2005, dan banyak penelitian telah dilakukan tentang topik ini. Elphinstone (2005) melaporkan bahwa lebih dari 450 penelitian telah diterbitkan di *R. solanacearum* sejak Simposium Layu Bakteri Internasional kedua diadakan di Guadeloupe pada tahun 1997. Klasifikasi pada studi ini menunjukkan bahwa 24% berkaitan dengan pemuliaan dan seleksi untuk resistensi. Sisanya menyelidiki keragaman, distribusi, dan kisaran inang patogen (22%), manajemen dan kontrol penyakit (18%), patogenitas dan interaksi inang - patogen (17%), kontrol biologis (10%), deteksi dan diagnosis patogen (4%), dan epidemiologi dan ekologi (3%).

Layu bakteri oleh *R. solanacearum* adalah penyakit tanaman yang sulit diatasi karena kekhususan fitur biologisnya. Beberapa kesulitan dalam manajemen yang efektif melalui praktik tradisional yang meliputi: i) mengendalikan patogen melalui opsi pencegahan tidak berlaku untuk lokasi yang terinfeksi; ii) opsi budaya menunjukkan keberhasilan yang terbatas. Ini terjadi karena patogen mampu bertahan dalam kisaran inang yang sangat luas bersama dengan inang gulma asimtomatik dan di dalam tanah untuk jangka waktu yang lama (Mbaka *et al.*, 2013, Saddler, 2005); iii) kompleksitas yang disebabkan terhadap strain patogen, inang dan interaksi lingkungan membuat perkembangbiakan yang resisten menjadi sangat sulit (Tung *et al.*, 1990); iv) menggunakan antibiotik untuk melawan patogen adalah suatu tantangan. Bakteri terlokalisasi di dalam xilem dan antibiotik (yaitu streptomisin, ampicilin, tetrasiklin, dan penisilin) hampir tidak menunjukkan efek apa pun. Namun faktanya streptomisin justru meningkatkan kejadian serangan di Mesir (Farag *et al.*, 1982); v) fumigan tanah menunjukkan sedikit harapan atau tidak ada efek kecuali kloropikrin di antara fumigan lain seperti metil bromida, DD-MENCS (campuran metil isotiosianat, dikloropropana dan dikloropropen), dan metham (Enfinger *et al.*, 1979). Tetapi itu digunakan sebagai gas air mata dan "vomiting gas" selama Perang Dunia I, dan para ilmuwan memperingatkan tentang paparan kloropikrin kronis yang dapat mengakibatkan risiko kanker sangat tinggi (Froines, 2010); vi) kontrol biologis telah diselidiki dengan beberapa laporan positif dengan *Bacillus amyloliquefaciens*, *Ralstonia*

pickettii dan *Pseudomonas mallei*. Tetapi agen biokontrol yang manjur dengan metode aplikasi yang lebih mudah dan kemampuan bertahan dari agen biokontrol tetap sebagai penghalang utama untuk aplikasi skala besar di lapangan (Yuliar *et al.*, 2015).

Beberapa metode manajemen penyakit layu bakteri telah dilaporkan seperti yang ditunjukkan pada Tabel 5. Berdasarkan agen yang digunakan dan mekanisme tindakan dalam manajemen penyakit, metode tersebut dikelompokkan sebagai metode kimia, biologi, budidaya dan fisik.

KESIMPULAN

Saat ini pemahaman tentang penyakit layu bakteri yang disebabkan oleh *R. solanacearum* sudah cukup mendalam, baik mengenai klasifikasi patogen faktor utama keberlangsungan dan faktor patogenisitas pada *R. solanacearum* bertahan di lingkungan yang beragam dan menyebabkan penyakit yang merusak pada berbagai tanaman. Selama beberapa dekade terakhir, kemajuan penelitian untuk pemahaman kompleks spesies *R. solanacearum* (RSSC) dan penyakit layu bakteri telah mencapai pada tingkat molekuler sehingga dapat dipahaminya keterkaitan, epidemiologi, dan diskriminasi di antara jenis RSSC yang terkait erat dengan sequevar yang sama.

Masih diperlukan penelitian lebih lanjut untuk lebih memahami bagaimana *R. solanacearum* mengatur ekspresi gennya di dalam tanaman inang. Selain itu bagaimana respon berbagai tanaman terhadap *R. solanacearum*. Pemahaman yang lebih baik dari pertanyaan tersebut

Tabel 5. Pendekatan dan mekanisme manajemen pengendalian penyakit layu bakteri.

Metode	Contoh	Mekanisme Kerja	Referensi
Kimia	Algicide (3-3-Indolyl butanoic acid), fumigants (metamsodium, 1,3-Dichloropropene), chloropicrin, validoxylamine, validamycin, acibenzolar-S-methyl (ASM), thymol, silicon, chitosan dan sodium chloride bactericides (triazolothiadiazine, streptomycinsulfate, bubuk pemutih or air elektrolisis asam lemah dan larutan asam fosfat	Menginduksi resisten sistemik, meningkatkan jumlah mikroorganisme tanah dan aktivitas enzim tanah atau meningkatkan kekuatan bibit dan toleransi terhadap R. solanacearum dan bertindak sebagai pensteril, antibakteri dan bakteriostatik	Yuliar <i>et al.</i> (2015); Mbega <i>et al.</i> (2013); Ndakidemi (2007); Boonham <i>et al.</i> (2008); Vincelli & Tisserat (2008); Kawabata <i>et al.</i> (2005); Khanum <i>et al.</i> (2005); Kurabachew dan Wydra (2014); Nakune <i>et al.</i> (2012); Norman <i>et al.</i> (2006), dan Pradhanang <i>et al.</i> (2005).
Biologi	<u>Bacteria</u> : <i>Avirulent species dari R. solanacearum, Streptomyce spp, Acinetobacter sp., Burkholderia nodosa, B. sacchari, B. tericola, B. pyrrocinia, Bacillus thuringiensis, B. cereus, B. amyloliquefaciens, Chryseobacterium daecheongense, C. indologenes, Chryseomona luteola, Clostridium sp., Delftia acidovorans, Anterobacter sp., Flavobacterium johnsoniae, Myroides odoratimimus, Paenibacillus marcerans, P. polymyxa, Pseudomonas brassicacearum, R. pickettii, Serratia sp., Sphingomonas paucimobilis, Staphylococcus auricularis, Stenotrophomonas maltophilia, Streptomyces rochei, S. virginiae dan Xenorhabdus nematophila.</i> <u>Fungi</u> : <i>Glomus versiforme, Pythium oligandrum, Shiitake mycelia, Gigaspora margarita, Glomus mosseae, Scutellospora sp., dan Parnotrema tinctorum.</i>	Persaingan untuk nutrisi dan ruang, antibiosis, parasitisme, resisten sistemik yang diinduksi dan kolonisasi akar Peningkatan kandungan fenol terlarut dan fenol terikat dinding sel dalam jaringan akar, protein dinding sel yang menginduksi resistensi dan bahan antibiotik	Kawabata <i>et al.</i> (2005); Sharma & Kumar (2000); Wydra & Dannon (2006); Yamasaki <i>et al.</i> (2006); Alvarez <i>et al.</i> (2007); Chen <i>et al.</i> (2014); Ding <i>et al.</i> (2013); Hoa <i>et al.</i> (2004); Huang <i>et al.</i> (2013); Hu <i>et al.</i> (2010); Hyakumachi <i>et al.</i> (2013); Ji <i>et al.</i> (2004); Guo <i>et al.</i> (2004); Li <i>et al.</i> (2011 dan 2014); Ling <i>et al.</i> (2006); Lin <i>et al.</i> (2004); Messiha <i>et al.</i> (2007); Momma (2008), Nion & Toyota (2008); Ramesh & Phadke (2012); Takahashi <i>et al.</i> (2014); Tan <i>et al.</i> (2013); Xu <i>et al.</i> (2013), dan Yamada <i>et al.</i> (2007). Yang <i>et al.</i> (2012); Yuan <i>et al.</i> (2014); Zhou <i>et al.</i> (2008); Zhou <i>et al.</i> (2012); Zhu & Yao (2004), dan Tahat <i>et al.</i> (2012).
	<u>Residu tanaman</u> : cabai (<i>Capsicum annum</i>), chinese gall (<i>Rhus chinensis</i>), cengkih (<i>Syzygium aromaticum</i>), kol (<i>Brassica sp.</i>), terong (<i>Solanum melongena</i>), eucalyptus (<i>Eucalyptus globules</i>), geranium (<i>Geranium carolianum</i>), jambu (<i>Psidium guajava</i> dan <i>P. quineense</i>), hinoki (<i>Chamaecyparis obtuse</i>), pinus jepang (<i>Crptomeria japonica</i>), serai (<i>Cimbopogon citratus</i>), kenikir (<i>Tagetes patula</i>), mimba (<i>Azadirachta indica</i>), palmarosa (<i>Cimbopogon martint</i>), kacang gude (<i>Cajanus cajan</i>), orok	Aktivitas antimikroba dan penekanan patogen secara tidak langsung melalui perbaikan sifat fisik, kimia dan biologi tanah	Denny & Hayward (2001); Norman <i>et al.</i> (2006); Pacumbaba <i>et al.</i> (1999); Hase <i>et al.</i> (2006); Gomes <i>et al.</i> (2003); Amorim <i>et al.</i> (2011); Arthy <i>et al.</i> (2005); Acharya & Srivastava (2009); Almedia <i>et al.</i> (2007); Cardoso <i>et al.</i> (2006); Ji <i>et al.</i> (2005); Matsushita <i>et al.</i> (2006); Ooshiro <i>et al.</i> (2004); Ordonez <i>et al.</i> (2006); Oliver <i>et al.</i> (2006); Hwang <i>et al.</i>

Metode	Contoh	Mekanisme Kerja	Referensi
	– orok (<i>Crotalaria juncea</i>), terong belanda (<i>Cyphomandra betacea</i>), thyme (<i>Thymus spp.</i>), woodwax tree (<i>Toxicodendro xylyvestre</i>) dan worm killer (<i>Aristolochia bracteata</i>).		(2005); Paret <i>et al.</i> (2012); Pontes <i>et al.</i> (2011); Posas & Toyota (2010); Shimpi <i>et al.</i> (2005); Texeira <i>et al.</i> (2006), dan Yu (1999).
	<u>Limbah hewan</u> : kotoran unggas dan peternakan	Pergeseran dalam profil komunitas bakteri dan aktivitas mikroba yang lebih tinggi dan jumlah kultur bakteri dan jamur	Hase <i>et al.</i> (2006); Gomes <i>et al.</i> (2003); Amorim <i>et al.</i> (2011), dan Arthy <i>et al.</i> (2005).
	<u>Senyawa organik sederhana</u> : Asam amino, gula, dan asam organik, mis. lisin, riboflavin, asam aminobutirat dan metil galat	Pergeseran dalam komunitas mikroba tanah yang menyebabkan kematian cepat dari patogen, induksi resistensi dan efek bakterisida	Acharya & Srivastava (2009); Almeida <i>et al.</i> (2007), dan Cardoso <i>et al.</i> (2006).
Budidaya	Kultivar tahan, rotasi tanaman, multi-tanam, amandemen tanah (meningkatkan pH tanah dan kalsium, kandungan silikon dan NPK) dan okulasi	Terbatasnya pergerakan patogen dari xilem primer ke jaringan xilem lainnya, berkurangnya inokulum penyakit, pencegahan tomat oleh eksudat akar dari tanaman lain, menginduksi penyerapan dan distribusi nutrisi dan ketahanan tanaman	Elpinstone (2005); Terblanche & De Villiers (2013); Amorim <i>et al.</i> (2011); Ji <i>et al.</i> (2005); Matsushita <i>et al.</i> (2006); Ooshiro <i>et al.</i> (2004); Ordonez <i>et al.</i> (2006); Oliver <i>et al.</i> (2006); Hwang <i>et al.</i> (2005); Paret <i>et al.</i> (2012); Pontes <i>et al.</i> (2011); Posas & Toyota (2010); Shimpi <i>et al.</i> (2005); Texeira <i>et al.</i> (2006); Yu (1999); Yuan <i>et al.</i> (2012); Gorissen <i>et al.</i> (2004); Islam & Toyota (2004); Janvier <i>et al.</i> (2007); Hassan & Abo-Elyosur (2013), dan Igawa <i>et al.</i> (2008).
Fisik	Solarisasi, perlakuan air panas dan disinfeksi biologis tanah	Membunuh R. solanacearum dengan suhu tinggi atau rendah	Posas <i>et al.</i> (2007); Boshou (2005); Dahal <i>et al.</i> (2010); Fock <i>et al.</i> (2000), dan Denny <i>et al.</i> (1994).

akan membantu dalam merancang metode dan strategi inovatif untuk manajemen penyakit layu bakteri secara efektif.

DAFTAR PUSTAKA

- Acharya, S., & Srivastava, R.C. (2009). Bactericidal properties of the leaf extracts of *Psidium guajava* and *Psidium guineense* against *Ralstonia solanacearum* by two analytical methods. *Vegetos*, 22: 33-37.
- Adhi EM., Supriadi, Febriyanti, D., & Karyani, N. (1998). Patogenisitas tiga isolat *Ralstonia solanacearum* pada tiga tipe kencur. *Prosiding seminar nasional IV PFI komisariat Jateng dan DIY*, Surakarta. hlm. 421-425.
- Agrios, G.N. (2005). *Plant Pathology 5th Edition*. Academic Press, San Diego, CA.

- Ailloud, F., Lowe, T., Cellier, G., Roche, D., Allen, C., & Prior, P. (2015). Comparative genomic analysis of *Ralstonia solanacearum* reveals candidate genes for host specificity. *BMC Genomics* 16:270.doi: 10.1186/S12864-0151474-8.
- Allen C., Prior P., & Hayward A.C. (2005). *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum Species Complex*. APS Press, St.Paul, MN, USA, 528 pp.
- Allen, C., Kelman, A., & French, E. R. (2001). *Brown rot*. Halaman 11-13 dalam: Compendium of Potato Diseases. W. R. Stevenson, R. Loria, G. D. Franc, and D. P. Weingartner, eds. American Phytopathological Society, St. Paul, MN.
- Almeida, H.O., Mattos, E.C., Barbosa, M.O., Teixeira, F.R., & Magalhaes, R.D.M. (2007). Peptide fraction inhibiting plant pathogen growth predominated in cell wall extracts from young plants or in soluble cell fraction from expanded leaves from eggplants. *J. Phytopathol.*, 155: 735-737.
- Alvarez, B., Lopez, M.M., & Biosca, E.G. (2007). Influence of native microbiota on survival of *Ralstonia solanacearum* phylotype II in river water microcosms. *Applied Environ. Microbiol.*, 73: 7210-7217.
- Amorim, E.P.D., de Andrade, F.W.R., da Silva Moraes, E.M., da Silva, J.C., da Silva Lima, R., & de Lemos, E.F.P. (2011). Antibacterial activity of essential oils and extracts on the development of *Ralstonia solanacearum* in banana seedlings. *Rev. Bras. Frutic.*, 33: 392-398.
- Arthy, J.R., Akiew, E.B., Kirkegaard, J.A., & Trevorrow, P.R. (2005). *Using Brassica spp. as Biofumigants to Reduce the Population of Ralstonia solanacearum*. dalam: *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum Species Complex*, Allen, C., P. Prior & A.C. Hayward (Eds.), American Phytopathological Society Press, St. Paul, MN., pp: 159-165.
- Arwiyanto, T. & Hartana, I. (2001). Percobaan lapangan pengendalian hayati penyakit layu bakteri tembakau (*Ralstonia solanacearum*). *Mediagama* 3:7-14.
- Asman A, Esther, MA., & Sitepu, D. (1998). *Penyakit layu, budok, dan penyakit lainnya serta strategi pengendaliannya*. Monograf Nilam. Balai Penelitian Tanaman Rempah dan Obat, Bogor. Hlm. 84-88.
- Belalcazar, S. C., Rosales, F. E., & Pocasangre, L. E. (2004). "El Moko del banano y el plátano y el rol de las plantas hospederas en su epidemiología," in *Proceedings of the XVI International ACORBAT Meeting*. September 26-October 1, eds M. Orozco-Santos, J. Orozco-Romero, M. Robles-Gonzalez, J. Velazquez-Monreal, V. Medina-Urrutia, and J. A. Hernandez-Bautista (Oaxaca: Artturi), 16-35.
- Bocsanczy, A. M., Huguet-Tapia, J. C., & Norman, D. J. (2014). Whole-genome sequence of *Ralstonia solanacearum* P673, a strain capable of infecting tomato plants at low temperatures. *Genome Announc.* 2, e00106-14.doi: 10.1128/genomeA.00106-14.
- Boonham, N., Glover, R., Tomlinson, J., & Mumford, R. (2008). Exploiting generic platform

- technologies for the detection and identification of plant pathogens. *Eur. J. Plant Pathol.*, 121: 355-363.
- Boshou, L. (2005). *A Broad Review and Perspective on Breeding for Resistance to Bacterial Wilt*. dalam: *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia Solanacearum Species Complex*. Allen, C., P. Prior & A.C. Hayward (Eds.). American Phytopathological Society, APS Press, St. Paul, MN., pp: 225-238.
- Buddenhagen, I. (1962). Strains of *Pseudomonas solanacearum* in indigenous hosts in banana plantations of Costa Rica, and their relationship to bacterial wilt of bananas. *Phytopathology*, 50, 660–664.
- Buddenhagen, I. (1986). “Bacterial wilt revisited,” in *Bacterial Wilt Disease in Asia and the South Pacific*, ed. G. J. Persley (Canberra: ACIAR), 126–143.
- Buddenhagen, I. W. (2009). Blood bacterial wilt of banana: history, field biology and solution. *Acta Hort.* 828, 57–68. doi: 10.17660/ActaHortic.2009.828.4
- Cahyaniati, C., Mortensen, N., & Mathur, S. B. (1997). Bacterial Wilt of Banana in Indonesia. *Technical Bulletin*. Jakarta: Directorate Plant Protection of Indonesia.
- Caldwell, D. *et al.* (2017) *Ralstonia solanacearum* differentially colonizes roots of resistant and susceptible tomato plants. *Phytopathology* 107, 528–536 <http://dx.doi.org/10.1094/PHYT-009-16-0353-R>.
- Cao, Y., Tian, B., Liu, Y., Cai, L., Wang, H., Lu, N., Wang, M., Shang, S., Luo, Z. & Shi, J. (2013). Genome sequencing of *Ralstonia solanacearum* FQY_4, isolated from a bacterial wilt nursery used for breeding crop resistance. *Genome Announc* 1, e00125-13.
- Cardoso, S.C., Soares, A.C.F., Brito, A.D.S., Laranjeira, F.F., Ledo, C.A.S., and dos Santos, A.P. (2006). Control of tomato bacterial wilt through the incorporation of aerial part of pigeon pea and crotalaria to soil. *J. Phytopathol.*, 32: 27-33.
- Cervantes-Godoy, D., & Dewbre, J. (2010). *Economic importance of agriculture for sustainable development and poverty reduction: findings from a case study of Indonesia*. Paper Presented to the OEDC Global Forum on Agriculture, Paris.
- Chandrashekara, K.N., Jagadish, K., Krishnamurthy, K.B., Rashmi S., Prasanna Kumar, M.K., Sathya L., Ibem H.K., Ramachandra Y.L., & Akella, V. (2006). *Single chain antibody fragments transcriptionally fused to ALP specific against Ralstonia solanacearum virulent and avirulent strains to detect field samples of infected plants*. dalam: *International Bacterial Wilt Symposium*. York, England, 17–20 July 2006, 34 pp.
- Chen, D., Liu, X., Li, C., Tian, W., Shen, Q., & Shen, B. (2014). Isolation of *Bacillus amyloliquefaciens* S20 and its application in control of eggplant bacterial wilt. *J. Environ. Manage.*, 137: 120-127.
- Coplin, D. L., Sequeira, L., & Hanson, R. S. (1974). *Pseudomonas solanacearum*: virulence of biochemical mutants. *Canadian Journal of Microbiology*, 20(4), 519-529.
- Dahal, D., Pich, A., Braun, H. P., & Wydra, K. (2010). Analysis of cell wall proteins regulated in stem of susceptible and resistant tomato species after inoculation

- with *Ralstonia solanacearum*: a proteomic approach. *Plant molecular biology*, 73(6), 643-658.
- de C. ontes, N., Kronka, A. Z., Moraes, M. F. H., Nascimento, A. S., & Fujinawa, M. F. (2011). Incorporation of neem leaves into soil to control bacterial wilt of tomato. *Journal of Plant Pathology*, 741-744.
- Denny, T. (2000). *Ralstonia solanacearum* a plant pathogen in touch with its host. *Trends Microbiology*, 11, 486-489.
- Denny, T. P. (2006). "Plant pathogenic *Ralstonia* species," in *Plant Associated Bacteria*, ed. S. S. Gnanamanickam (Dordrecht: Springer), 573-644. doi: 10.1007/978-1-4020-4538-7_16.
- Denny, T.P., & Baek, S.R. (1991). Genetic evidence that extracellular polysaccharide is a virulence factor of *Pseudomonas solanacearum*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 4, 198-206.
- Denny, T.P., & Hayward, A.C. (2001). *Gram Negative Bacteria*. dalam: *Laboratory Guide for Identification of Plant Pathogenic Bacteria*, Schaad, N.W., Jones, J.B., & Chun, W. (Eds.), APS Press, St. Paul, Minnesota.
- Denny, T.P., Brumbley, S.M., Carney, B.F., Clough, S.J., & Schell, M.A. (1994). *Phenotype Conversion of Pseudomonas solanacearum: Its Molecular Basis and Potential Function*. dalam: *Bacterial Wilt: The Disease and its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum*, Hayward, A.C. & G.L. Hartman (Eds.), CAB International, Wallingford, UK., pp: 137.
- Deslandes, L., & Genin, S. (2014). Opening the *Ralstonia solanacearum* type III effector tool box: insights into host cell subversion mechanisms. *Curr. Opin. Plant Biol.* 20, 110-117.
- Ding, C., Shen, Q., Zhang, R., & Chen, W. (2013). Evaluation of rhizosphere bacteria and derived bio-organic fertilizers as potential biocontrol agents against bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*) of potato. *Plant Soil*, 366, 453-466.
- Dixon, G.R., & Pegg, G.F. (1972). Changes in amino acid content of tomato xylem sap following infection with strains of *Verticillium albo-atrum*. *Ann. Bot.* 36, 147-154.
- Drenth, A., & Guest, D. I. (2016). Fungal and Oomycete diseases of tropical treefruit crops. *Annu. Rev. Phytopathol.* 543, 373-395. doi: 10.1146/annurev-phyto080615-095944.
- Elphinstone, J.G. (1996). Survival and possibilities for extinction of *Pseudomonas solanacearum* (Smith) Smith in cool climates. *Potato Research*, 39, 403-410.
- Elphinstone, J.G. (2005). *The Current Bacterial Wilt Situation: A Global Overview*. dalam: *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum species Complex*, Allen, C., P. Prior and A.C. Hayward (Eds.). APS Press, St Paul, MN, USA., ISBN: 0890543291, pp: 9-28.
- Enfinger, J. M., Mccarter, S. M., & Jaworski, C. A. (1979). Evaluation of chemicals and application methods for the control of bacterial wilt of tomato transplants. *Phytopathology*, 69, 637-640.
- EPPO. (2004). EPPO standards PM 7/21. Diagnostic protocols for regulated pests: *Ralstonia*

- solanacearum. EPPO (European Plant Protection Organization). *Bulletin*, 34, 173–178.
- EPPO/CABI. (2006). Distribution maps of plant diseases: *Ralstonia solanacearum* (2003–2006). <http://www.cabi.org/DMPD>.
- Farag, N. S., Lashin, S. M., Abdel-All, R. S., Shatta, H. M., & Seif-Elyazal, A. M. (1982). Antibiotics and control of potato black leg and brown rot diseases. *Agric. Res. Rev*, 60(2), 149–166.
- Fatima, U., & Senthil-Kumar, M. (2015). Plant and pathogen nutrient acquisition strategies. *Front. Plant Sci*, 6, 750.
- Fegan, M., & Prior, P. (2005). “How complex is the *Ralstonia solanacearum* species complex?” in *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum Species Complex*, eds C. Allen, P. Prior, and A. C. Hayward (St. Paul, MN: APS Press), 449–461.
- Fock, I., Collonnier, C., Purwito, A., Luisetti, J., & Souvannavong, V. (2000). Resistance to bacterial wilt in somatic hybrids between *Solanum tuberosum* and *Solanum phureja*. *Plant Sci.*, 160, 165–176.
- Froines, J. R. (2010). “Findings of the Scientific Review Panel on Evaluation of Chloropicrin as a Toxic Air Contaminant” as Adopted at the Panel’s February 24, 2010, “Public Meeting.” California Department of Pesticide Regulation.
- Garcia, R., & Kerns, J., & Thiessen, L. (2019). *Ralstonia solanacearum* Species Complex: A Quick Diagnostic Guide. *Plant Health Progress*, 20, 7–13. [10.1094/PHP-04-18-0015-DG](https://doi.org/10.1094/PHP-04-18-0015-DG).
- Gäumann, E. (1921). Onderzoekingen over de bloedziekte der bananen op Celebes I. (Investigations into the blood disease of bananas on Celebes Island) Mededeelingen van het Instituut voor Plantenziekten No. 50, 47p. *Rev. Appl. Mycol.*, 1, 225–227.
- Gäumann, E. (1924). Onderzoekingen over de bloedziekte der bananen op Celebes II. (Investigations on the blood disease of banana in Celebes II). Mededeelingen van het Instituut voor Plantenziekten No. 59, 45p. *Rev. Appl. Mycol.*, 1, 344–346.
- Geddes, A. M. W. (1992). The relative importance of pre-harvest crop pests in Indonesia. *Bulletin-Natural Resources Institute*, (47).
- Gillings, M. R., & Fahy, P. (1994). “Genomic fingerprinting: towards a unified view of the *Pseudomonas solanacearum* species complex” in *Bacterial Wilt the Disease and Its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum*, eds A. C. Hayward and G. L. Hartman (Wallington: CAB International).
- Gomes, A.T., Junior, A.S., Seidel, C., Smania, E.F.A., Honda, N.K., Roese, F.M., & Muzzi, R.M. (2003). Antibacterial activity of orsellinates. *Braz. J. Microbiol*, 34, 194–196.
- Gorissen, A., van Overbeek, L.S., & van Elsas, J.D. (2004). Pig slurry reduces the survival of *Ralstonia solanacearum* biovar 2 in soil. *Can. J. Microbiol*, 50, 587–593.
- Graham, J., & Lloyd, A. B. (1979). Survival of potato strain (race 3) of *Pseudomonas solanacearum* in the deeper soil layers. *Austral. J. Agric. Res.* 30, 489–496. [doi: 10.1071/AR9790489](https://doi.org/10.1071/AR9790489).
- Grey, B. E., & Steck, T. R. (2001). The viable but nonculturable state of *Ralstonia solanacearum* may be involved in long-term survival and plant infection. *Appl.*

- Environ. Microbiol.* 67, 3866–3872. doi: 10.1128/AEM.67.9.3866-3872.2001.
- Grimault, V., & Prior, P. (1993). Bacterial wilt resistance in tomato associated with tolerance of vascular tissues to *Pseudomonas solanacearum*. *Plant Pathology*, 42(4), 589-594.
- Guarisch-Sousa, R., Puigvert, M., Coll, N. S., Siri, M. I., Pianzola, M. J., Valls, M., & Setubal, J. C. (2016). Complete genome sequence of the potato pathogen *Ralstonia solanacearum* UY031. *Standards in genomic sciences*, 11(1), 7.
- Guinard, J., Anne, L., Fabien, G., St'ephane, P., & Emmanuel, W. (2017). New multilocus variable-number tandem-repeat analysis (MLVA) scheme for fine-scale monitoring and microevolution-related study of *Ralstonia pseudosolanacearum* Phylotype I populations. *Appl. Environ. Microbiol.* 83, e03095-16.
- Guo, J.H., Qi, H.Y., Guo, Y.H., Ge, H.L., Gong, L.Y., Zhang, L.X., & Sun, P.H. (2004). Biocontrol of tomato wilt by plant growth promoting rhizobacteria. *Biol. Control*, 29, 66-72.
- Hase, S., Shimizu, A., Nakaho, K., Takenaka, S., & Takahashi, H. (2006). Induction of transient ethylene and reduction in severity of tomato bacterial wilt by *Pythium oligandrum*. *Plant Pathol.*, 55, 537-543.
- Hassan, M.A.E. & Abo-Elyousr, K.A.M. (2013). Activation of tomato plant defence responses against bacterial wilt caused by *Ralstonia solanacearum* using DL-3-aminobutyric acid (BABA). *Eur. J. Plant Pathol.*, 136, 145-157.
- Hawes, M. *et al.* (2016). Root border cells and their role in plant defense. *Annu. Rev. Phytopathol.*, 54, 143–161.
- Hayward, A. C. (1964). Characteristics of *Pseudomonas solanacearum*. *J. Appl. Bacteriol.*, 27, 265–277. doi: 10.1111/j.1365-2672.1964.tb04912.x.
- Hayward, A. C. (1991). Biology and epidemiology of bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Annu. Rev. Phytopathol.* 29, 65–87. doi: 10.1146/annurev.py.29.090191.000433.
- Hayward, A. C. (1994). “*Systematics and phylogeny of Pseudomonas solanacearum and related bacteria*” in *Bacterial Wilt: The Disease and Its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum*, eds A. C. Hayward and G. L. Hartman (Wallingford: CAB International), 123–135.
- Hayward, A. C. (1994). “*The hosts of Pseudomonas solanacearum*” in *Bacterial Wilt: The Disease and Its Causative Agent, Pseudomonas solanacearum*, eds A. C. Hayward and G. L. Hartman (Wallington: CAB International).
- Hayward, A. C. (2000). “*Ralstonia solanacearum*” in *Encyclopedia of Microbiology*, 2nd Edn, Vol. 4. San Diego, CA: Academic Press, 32–42.
- He, L. Y., Sequeira, L., & Kelman, A. (1983). Characteristics of strains of *Pseudomonas solanacearum* from China. *Plant Dis.* 67, 1357–1361. doi: 10.1094/PD-67-1357.
- Hida, A., Oku, S., Kawasaki, T., Nakashimada, Y., Tajima, T., & Kato, J. (2015). Identification of the *mcpA* and *mcpM* genes, encoding methyl-accepting proteins involved in amino acid and l-malate chemotaxis, and

- involvement of McpM-mediated chemotaxis in plant infection by *Ralstonia pseudosolanacearum* (formerly *Ralstonia solanacearum* phylotypes I and III). *Appl. Environ. Microbiol.*, 81(21), 7420-7430.
- Hoa, L.H., Furuya, N., Yamamoto, I., Takeshita, M., & Takanami, Y. (2004). Identification of the endophytic bacterial isolates and their in vitro and in vivo antagonism against *Ralstonia solanacearum*. *J. Agric.*, 49, 233-241.
- Hoffman, M. D., Zucker, L. I., Brown, P. J., Kysela, D. T., Brun, Y. V., & Jacobson, S. C. (2015). Timescales and frequencies of reversible and irreversible adhesion events of single bacterial cells. *Analytical chemistry*, 87(24), 12032-12039.
- Hong, J. C., Norman, D. J., Reed, D. L., Momol, M. T., & Jones, J. B. (2012). Diversity among *Ralstonia solanacearum* strains isolated from the southeastern United States. *Phytopathology*, 102, 924-936.
- Hu, H.Q., Li, X.S., & He, H. (2010). Characterization of an antimicrobial material from a newly isolated *Bacillus amyloliquefaciens* from mangrove for biocontrol of capsicum bacterial wilt. *Biol. Control*, 54, 359-365.
- Huang, J., Wei, Z., Tan, S., Mei, X., Yin, S., Shen, Q., & Xu, Y. (2013). The rhizosphere soil of diseased tomato plants as a source for novel microorganisms to control bacterial wilt. *Applied Soil Ecol.*, 72, 79-84.
- Huang, Q., & Allen, C. (2000). Polygalacturonases are required for rapid colonization and full virulence of *Ralstonia solanacearum* on tomato plants. *Physiol. Mol. Plant Pathol.* 57, 77-83.
- Hwang, Y.H., Matsushita, Y.I., Sugamoto, K., & Matsui, T. (2005). Antimicrobial effect of the wood vinegar from *Cryptomeria japonica* sapwood on plant pathogenic microorganisms. *J. Microbiol. Biotechnol.*, 15, 1106-1109.
- Hyakumachi, M., Nishimura, M., Arakawa, T., Asano, S., Yoshida, S., Tsushima, S., & Takahashi, H. (2013). *Bacillus thuringiensis* suppresses bacterial wilt disease caused by *Ralstonia solanacearum* with systemic induction of defense-related gene expression in tomato. *Microbes Environ.*, 28, 128-134.
- Igawa, T., Ide, M., Nion, Y.A., Toyota, K., Kuroda, T., & Masuda, K. (2008). Effect of the addition of lysine and biocontrol agents to hydroponic culture using a pumice medium on bacterial wilt of tomato. *Soil Microbiol.*, 62, 9-14.
- Islam, T.M.D., & Toyota, K. (2004). Effect of moisture conditions and pre-incubation at low temperature on bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum*. *Microbes Environ.*, 19, 244-247.
- Janse, J. D. (1996). *Potato brown rot in western Europe – history, present occurrence and some remarks on possible origin, epidemiology and control strategies*. EPPO/OEPP Bull. 18, 343-351. doi: 10.1111/j.1365-2338.1988.tb00385.x.
- Janse, J. D., van den Beld, H. E., Elphinstone, J., Simpkins, S., Tjou-Tam, N. N. A., & Vaerenbergh, J. (2004). Introduction to Europe of

- Ralstonia solanacearum biovar 2, race 3 in Pelargonium zonale cuttings. *J. Plant Pathol.*, 86, 147–155.
- Janvier, C., Villeneuve, F., Alabouvette, C., Edel-Hermann, V., Mateille, T., & Steinberg, C. (2007). Soil health through soil disease suppression: Which strategy from descriptors to indicators? *Soil Biol. Biochem.*, 39, 1-23.
- Ji, D., Yi, Y., Kang, G.K., Choi, Y.H., Kim, P., Baek, N.I., and Kim, Y. (2004). Identification of an antibacterial compound, benzylideneacetone, from *Xenorhabdus nematophila* against major plant-pathogenic bacteria. *Microbiol. Lett.*, 239, 241-248.
- Ji, P., Momol, M.T., Olson, S.M., Pradhanang, P.M., & Jones, J.B. (2005). Evaluation of thymol as biofumigant for control of bacterial wilt of tomato under field conditions. *Plant Dis.*, 89, 497-500.
- Jiang, G., Wei, Z., Xu, J., Chen, H., Zhang, Y., She, X., Macho, A.P., Ding, W., & Liao, B. (2017) Bacterial Wilt in China: History, Current Status, and Future Perspectives. *Front. Plant Sci.* 8, 1549. doi:10.3389/fpls.2017.01549.
- Kang, Y., Liu, H., Genin, S., Schell, M. A., & Denny, T. P. (2002). *Ralstonia solanacearum* requires type 4 pili to adhere to multiple surfaces and for natural transformation and virulence. *Molecular microbiology*, 46(2), 427-437.
- Kao, C.C., Barlow, E., & Sequeira, L. (1992). Extracellular polysaccharide is required for wildtype virulence of *Pseudomonas solanacearum*. *Journal of Bacteriology*. 174: 1068-1071.
- Kawabata, N., Kishimoto, H., Abe, T., Ikawa, T., Yamanaka, K., Ikeuchi, H., & Kakimoto, C. (2005). Control of tomato bacterial wilt without disinfection using a new functional polymer that captures microbial cells alive on the surface and is highly biodegradable. *Bioscience, biotechnology, and biochemistry*, 69(2), 326-333.
- Kelman, A. (1953). The bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum*. *Technical Bulletin of North Carolina Agricultural Experiment Station*, (99).
- Kelman, A. (1998). One hundred and one years of research on bacterial wilt. In *Bacterial Wilt Disease* (pp. 1-5). Springer, Berlin, Heidelberg.
- Kelman, A., Hartman, G.L., & Hayward, A.C. (1994). Introduction. dalam: A.C. Hayward and G.L. Hartman (eds.). *Bacterial wilt: the disease and its causative agent, Pseudomonas Solanacearum*. CAB International, United Kingdom. p:1–7.
- Khanum, S. A., Shashikanth, S., Umesha, S., & Kavitha, R. (2005). Synthesis and antimicrobial study of novel heterocyclic compounds from hydroxybenzophenones. *European journal of medicinal chemistry*, 40(11), 1156-1162.
- Kühne, S. A., Hawes, W. S., La Ragione, R. M., Woodward, M. J., Whitlam, G. C., & Gough, K. C. (2004). Isolation of recombinant antibodies against EspA and intimin of *Escherichia coli* O157:H7. *Journal of clinical microbiology*, 42(7), 2966-2976.

- Kurabachew, H., & Wydra, K. (2014). Induction of systemic resistance and defense-related enzymes after elicitation of resistance by rhizobacteria and silicon application against *Ralstonia solanacearum* in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Crop Protection*, 57, 1-7.
- Li, B., Yu, R., Tang, Q., Su, T., Chen, X., Zhu, B., ... & Sun, G. (2011). Biofilm formation ability of *Paenibacillus polymyxa* and *Paenibacillus macerans* and their inhibitory effect against tomato bacterial wilt. *Afr. J. Microbiol. Res*, 5, 4260-4266.
- Li, L., Feng, X., Tang, M., Hao, W., Han, Y., Zhang, G., & Wan, S. (2014). Antibacterial activity of Lansiumamide B to tobacco bacterial wilt (*Ralstonia solanacearum*). *Microbiological research*, 169(7-8), 522-526.
- Li, Z., Wu, S., Bai, X., Liu, Y., Lu, J., Liu, Y., ... & Fan, L. (2011). Genome sequence of the tobacco bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum*.
- Lin, W. C., Lu, C. F., Wu, J. W., Cheng, M. L., Lin, Y. M., Yang, N. S., ... & Cheng, C. P. (2004). Transgenic tomato plants expressing the Arabidopsis NPR1 gene display enhanced resistance to a spectrum of fungal and bacterial diseases. *Transgenic research*, 13(6), 567-581.
- Liu, H., Kang, Y., Genin, S., Schell, M. A., & Denny, T. P. (2001). Twitching motility of *Ralstonia solanacearum* requires a type IV pilus system. *Microbiology*, 147(12), 3215-3229.
- Liu, Y., Kanda, A., Yano, K., Kiba, A., Hikichi, Y., Aino, M., ... & Takikawa, Y. (2009). Molecular typing of Japanese strains of *Ralstonia solanacearum* in relation to the ability to induce a hypersensitive reaction in tobacco. *Journal of general plant pathology*, 75(5), 369-380.
- Lowe-Power, T. M., Hendrich, C. G., von Roepenack-Lahaye, E., Li, B., Wu, D., Mitra, R., ... & Jancewicz, A. (2018). Metabolomics of tomato xylem sap during bacterial wilt reveals *Ralstonia solanacearum* produces abundant putrescine, a metabolite that accelerates wilt disease. *Environmental microbiology*, 20(4), 1330-1349.
- Machmud, M. (1993). *Present status of groundnut bacterial wilt research in Indonesia*. dalam: Groundnut Bacterial Wilt. Proc. of the 2nd Working Group Meeting. ICRISAT, India. p:15-25.
- Magarey, R. C., Kristini, A., Sallam, N., Samson, P. R., Achadian, E., McGuire, P. J., ... & Lonie, K. (2010). IPM strategies for pest and disease control in Indonesia: project overview and outcomes from recent ACIAR-funded research. In *Proceedings of the Australian Society of Sugar Cane Technologists* (Vol. 32, pp. 169-180).
- Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanum, M., Ronald, P., ... & Toth, I. A. N. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular plant pathology*, 13(6), 614-629.
- Mansfield, J., Genin, S., Magori, S., Citovsky, V., Sriariyanum, M., Ronald, P., ... & Toth, I. A. N. (2012). Top 10 plant pathogenic bacteria in molecular plant pathology. *Molecular plant pathology*, 13(6), 614-629.

- Matsushita, Y. I., Hwang, Y. H., Sugamoto, K., & Matsui, T. (2006). Antimicrobial activity of heartwood components of sugi (*Cryptomeria japonica*) against several fungi and bacteria. *Journal of wood science*, 52(6), 552-556.
- Maulana, M., & Sayaka, B. (2016). The features of vegetables in Indonesia and the current policy in the framework of agricultural development. *Analisis Kebijakan Pertanian*, 5(3), 267-284.
- Mbaka, J. N., Gitonga, J. K., Gathambari, C. W., Mwangi, B. G., Githuka, P., & Mwangi, M. (2013). Identification of knowledge and technology gaps in high tunnels tomato production in Kirinyaga and Embu counties.
- Mbega, E. R., Adriko, J., Mortensen, C. N., Wulff, E. G., Lund, O. S., & Mabagala, R. B. (2013). Improved sample preparation for PCR-based assays in the detection of Xanthomonads causing bacterial leaf spot of tomato. *Biotechnology Journal International*, 556-574.
- McGarvey, J. A., Denny, T. P., & Schell, M. A. (1999). Spatial-temporal and quantitative analysis of growth and EPS I production by *Ralstonia solanacearum* in resistant and susceptible tomato cultivars. *Phytopathology*, 89(12), 1233-1239.
- Mehan, V. K., & McDonald, D. (1994). *Groundnut Bacterial Wilt in Asia: Proceedings of the Third Working Group Meeting, 4-5 Jul 1994, Oil Crops Research Institute, Wuhan, China*. International Crops Research Institute for the Semi-Arid Tropics.
- Messiha, N. A. S., Van Diepeningen, A. D., Farag, N. S., Abdallah, S. A., Janse, J. D., & Van Bruggen, A. H. C. (2007). *Stenotrophomonas maltophilia*: a new potential biocontrol agent of *Ralstonia solanacearum*, causal agent of potato brown rot. *European journal of plant pathology*, 118(3), 211-225.
- Momma, N. (2008). Biological soil disinfestation (BSD) of soilborne pathogens and its possible mechanisms. *Japan Agricultural Research Quarterly: JARQ*, 42(1), 7-12.
- Morris, C. E., Bardin, M., Kinkel, L. L., Moury, B., Nicot, P. C., & Sands, D. C. (2009). Expanding the paradigms of plant pathogen life history and evolution of parasitic fitness beyond agricultural boundaries. *PLoS Pathog.* 5:e1000693. doi: 10.1371/journal.ppat.1000693.
- Muharam, A., & Subijanto. (1991). "Status of banana diseases in Indonesia," in Proceedings of the Technical Meeting in Diseases Affecting Banana and Plantain in Asia and Pacific, eds Valmayar, R. V., Umali, B. E., & Bejosano, C. P. (Brisbane, QLD: INIBAP), 44-49.
- Mulya, K., Supriadi, S., Adhi, E. M., Rahayu, S., & Karyani, N. (2017). Potensi bakteri antagonis dalam menekan perkembangan penyakit layu bakteri jahe.
- Nakaune, M., Tsukazawa, K., Uga, H., Asamizu, E., Imanishi, S., Matsukura, C., & Ezura, H. (2012). Low sodium chloride priming increases seedling vigor and stress tolerance to *Ralstonia solanacearum* in tomato. *Plant Biotechnology*, 1202180066-1202180066.
- Nasrun, N., Christanti, C., Arwiyanto, T., & Mariska, I. (2007). Karakteristik fisiologis *Ralstonia*

- solanacearum penyebab penyakit layu bakteri nilam. *Jurnal Penelitian Tanaman Industri*, 13(2), 43-48.
- Ndakidemi, P. A. (2007). Agronomic and economic potential of Tughutu and Minjingu phosphate rock as alternative phosphorus sources for bean growers. *Pedosphere*, 17(6), 732-738.
- N'Guessan, C. A., Brisse, S., Le Roux-Nio, A. C., Poussier, S., Koné, D., & Wicker, E. (2013). Development of variable number of tandem repeats typing schemes for *Ralstonia solanacearum*, the agent of bacterial wilt, banana Moko disease and potato brown rot. *Journal of microbiological methods*, 92(3), 366-374.
- Nion, Y. A., & Toyota, K. (2008). Suppression of bacterial wilt and Fusarium wilt by a *Burkholderia nodosa* strain isolated from Kalimantan soils, Indonesia. *Microbes and environments*, 23(2), 134-141.
- Norman, D. J., Chen, J., Yuen, J. M. F., Mangravita-Novo, A., Byrne, D., & Walsh, L. (2006). Control of bacterial wilt of geranium with phosphorous acid. *Plant disease*, 90(6), 798-802.
- Olivier, A. R., Uda, Y., Bang, S. W., Honjo, H., Fukami, M., & Fukui, R. (2006). Dried residues of specific cruciferous plants incorporated into soil can suppress the growth of *Ralstonia solanacearum*, independently of glucosinolate content of the residues. *Microbes and Environments*, 21(4), 216-226.
- Ooshiro, A., Takaesu, K., Natsume, M., Taba, S., Nasu, K., Uehara, M., & Muramoto, Y. (2004). Identification and use of a wild plant with antimicrobial activity against *Ralstonia solanacearum*, the cause of bacterial wilt of potato. *Weed Biology and Management*, 4(4), 187-194.
- Ordóñez, R. M., Ordóñez, A. A., Sayago, J. E., Moreno, M. I. N., & Isla, M. I. (2006). Antimicrobial activity of glycosidase inhibitory protein isolated from *Cyphomandra betacea* Sendt. fruit. *Peptides*, 27(6), 1187-1191.
- Pacumbaba, R. P., Beyl, C. A., & Pacumbaba Jr, R. O. (1999). Shiitake mycelial leachate suppresses growth of some bacterial species and symptoms of bacterial wilt of tomato and lima bean in vitro. *Plant disease*, 83(1), 20-23.
- Paret, M. L., Sharma, S. K., & Alvarez, A. M. (2012). Characterization of biofumigated *Ralstonia solanacearum* cells using micro-Raman spectroscopy and electron microscopy. *Phytopathology*, 102(1), 105-113.
- Parkinson, N., Bryant, R., Bew, J., Conyers, C., Stones, R., Alcock, M., & Elphinstone, J. (2013). Application of variable-number tandem-repeat typing to discriminate *Ralstonia solanacearum* strains associated with English watercourses and disease outbreaks. *Appl. Environ. Microbiol.*, 79(19), 6016-6022.
- Posas, M. B., & Toyota, K. (2009). Mechanism of tomato bacterial wilt suppression in soil amended with lysine. *Microbes and environments*, 1002100165-1002100165.
- Posas, M. B., Toyota, K., & Islam, T. M. (2007). Inhibition of bacterial wilt of tomato caused by *Ralstonia solanacearum* by

- sugars and amino acids. *Microbes and environments*, 22(3), 290-296.
- Prabaningrum, L., & Moekasan, T. K. (2016). Pengelolaan organisme pengganggu tumbuhan utama pada budidaya cabai merah di dataran tinggi.
- Pradhanang, P. M., Ji, P., Momol, M. T., Olson, S. M., Mayfield, J. L., & Jones, J. B. (2005). Application of acibenzolar-S-methyl enhances host resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum*. *Plant disease*, 89(9), 989-993.
- Prior, P., Allen, C., & Elphinstone, J. (Eds.). (2013). *Bacterial wilt disease: molecular and ecological aspects*. Springer Science & Business Media.
- Prior, P., and Fegan, M. (2005.) "Recent developments in the phylogeny and classification of *Ralstonia solanacearum*" in Proceedings of the 1st International Symposium on Tomato Diseases (Acta Horticulturae), eds M. T. Momol, P. Ji, and J. B. Jones (Orlando, FL: International Society for Horticultural Science), 127–136. doi: 10.17660/ActaHortic.2005.695.14.
- Ramesh, R., & Phadke, G. S. (2012). Rhizosphere and endophytic bacteria for the suppression of eggplant wilt caused by *Ralstonia solanacearum*. *Crop Protection*, 37, 35-41.
- Ray, D. K., Mueller, N. D., West, P. C., & Foley, J. A. (2013). Yield trends are insufficient to double global crop production by 2050. *PLoS one*, 8(6), e66428.
- Remenant, B., Coupat-Goutaland, B., Guidot, A., Cellier, G., Wicker, E., Allen, C., Fegan, M., Pruvost, O., Elbaz, M. & other authors (2010). Genomes of three tomato pathogens within the *Ralstonia solanacearum* species complex reveal significant evolutionary divergence. *BMC Genomics* 11, 379.
- Remenant, B., de Cambiaire, J.-C., Cellier, G., Jacobs, J. M., Mangenot, S., Barbe, V., Lajus, A., Vallenet, D., Medigue, C. & other authors (2011). *Ralstonia syzygii*, the blood disease bacterium and some Asian *R. solanacearum* strains form a single genomic species despite divergent lifestyles. *PLoS ONE*, 6, e24356.
- Roberts, DP., Denny, TP., & Schell, MA. (1988). Cloning of the *egl* gene of *Pseudomonas solanacearum* and analysis of its role in phytopathogenicity. *Journal of Bacteriology*, 170, 1445-1451.
- Sabbagh, C. R. R., Carrere, S., Lonjon, F., Vailleau, F., Macho, A. P., Genin, S., & Peeters, N. (2019). Pangenomic type III effector database of the plant pathogenic *Ralstonia* spp. *PeerJ*, 7, e7346.
- Saddler, G. S. (2005). *Management of bacterial wilt disease*. dalam: C. Allen, P. Prior and A. C. Hayward (eds). *Bacterial Wilt Disease and the Ralstonia solanacearum Species Complex*. American Phytopathological Society, St., pp. 121-132.
- Safni, I., Cleenwerck, I., De Vos, P., Fegan, M., Sly, L., & Kappler, U. (2014). Polyphasic taxonomic revision of the *Ralstonia solanacearum* species complex: Proposal to emend the descriptions of *Ralstonia solanacearum* and *Ralstonia syzygii* and reclassify current *R. syzygii* strains as *Ralstonia syzygii* subsp. *syzygii* subsp. nov., *R. solanacearum* phylo type

- IV strains as *Ralstonia syzygii* subsp. indonesiensis subsp. nov., banana blood disease bacterium strains as *Ralstonia syzygii* subsp. celebesensis subsp. nov. and *R. solanacearum* phylotype I and III strains as *Ralstonia pseudosolanacearum* sp. nov. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol*, 64, 3087-3103.
- Saile, E., McGarvey, J., Schell, MA., & Denny, TP. (1997). Role of extracellular polysaccharide and endoglucanase in root invasion and colonization of tomato plants by *Ralstonia solanacearum*. *Phytopathology*, 87, 1264-1271.
- Salanoubat, M., Genin, S., Artiguenave, F., Gouzy, J., Mangenot, S., Arlat, M., Billault, A., Brottier, P., Camus, J. C. & other authors (2002). Genome sequence of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum*. *Nature* 415, 497–502.
- Sharma, J. P., & Kumar, S. (2000). Management of *Ralstonia* wilt through soil disinfectant, mulch, lime and cakes in tomato (*Lycopersicon esculentum*). *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 70(1), 17-19.
- Shimpi, S. R., Chaudhari, L. S., Bharambe, S. M., Kharche, A. T., Patil, K. P., Bendre, R. S., & Mahulikar, P. P. (2005). Evaluation of antimicrobial activity of organic extract of leaves of *Aristolochia bracteata*. *Pesticide Research Journal*, 17(1), 16-18.
- Sneath, P.H., Bread, R.S., Murray, E.G., & Smith, R.N. (1986). *Bergeys Manual of Determination Bacteriology*. William and Wilkins Co., London, pp: 232.
- Supriadi & Hadipoentyanti, E. (2000). Manfaat *Ocimum* spp. dan kendala penyakit layu bakteri. Prosiding forum komunikasi ilmiah pemanfaatan pestisida nabati. Pusat Penelitian dan Pengembangan Perkebunan. Bogor. Hlm. 432–439.
- Supriadi, D., Mulya, K., & Sipepu, D. (2001). Bacterial wilt disease of woody trees caused by *Ralstonia solanacearum*: a review. *JPPP*, 20, 106–112.
- Supriadi, Mulya, K., & Sitepu, D. (2000). Strategy for controlling wilt disease of ginger caused by *Pseudomonas solanacearum*. *J. Penelitian dan Pengembangan Pertanian*, 19(3), 106–111.
- Supriadi. (1999). Karakterisasi kultur dan patogenisitas isolat *Pseudomonas celebensis* penyebab penyakit darah pada tanaman pisang. *J. Hortikultura*, 9(2), 129–136.
- Supriadi. (2011). Penyakit layu bakteri (*Ralstonia solanacearum*): dampak, bioekologi, dan peranan teknologi pengendaliannya. *Pengembangan inovasi pertanian*, 4(4), 279–293.
- Suryana, A., Allorerung, D., Wahid, P., Manohara, D., Pribadi, R., & Indrawanto, C. (2004). Prospek dan Pengembangan Agribisnis Cengkeh. Jakarta: Research and Development Institute.
- Swanson, J. K., Montes, L., Mejia, L., & Allen, C. (2007). Detection of latent infections of *Ralstonia solanacearum* race 3 biovar 2 in geranium. *Plant Dis.*, 91, 828–834. doi: 10.1094/PHYTO-95-0136.
- Tahat, M. M., & Sijam, K. (2010). *Ralstonia solanacearum*: The bacterial wilt causal agent. *Asian Journal of Plant Sciences*, 9(7), 385.
- Tahat, M. M., Sijam, K., & Othman, R. (2012). The potential of endomycorrhizal fungi in

- controlling tomato bacterial wilt *Ralstonia solanacearum* under glasshouse conditions. *African Journal of Biotechnology*, 11(67), 13085-13094.
- Takahashi, H., Nakaho, K., Ishihara, T., Ando, S., Wada, T., Kanayama, Y., ... & Hyakumachi, M. (2014). Transcriptional profile of tomato roots exhibiting *Bacillus thuringiensis*-induced resistance to *Ralstonia solanacearum*. *Plant cell reports*, 33(1), 99-110.
- Takikawa, Y. (2012). Studies on identification and taxonomy of plant pathogenic bacteria. *Journal of General Plant Pathology*, 78(6), 409-412.
- Tan, S., Y. Jiang, S. Song, J. Huang, N. Ling, Y. Xu and Q. Shen, (2013). Two *Bacillus amyloliquefaciens* strains isolated using the competitive tomato root enrichment method and their effects on suppressing *Ralstonia solanacearum* and promoting tomato plant growth. *Crop Prot.*, 43: 134-140.
- Tans-Kersten, J. *et al.* (2001) *Ralstonia solanacearum* needs motility for invasive virulence on tomato. *J. Bacteriol.* 183,3597–3605.
- Teixeira, F. R., Lima, M. C. O. P., Almeida, H. O., Romeiro, R. S., Silva, D. J. H., Pereira, P. R. G., ... & Baracat-Pereira, M. C. (2006). Bioprospection of cationic and anionic antimicrobial peptides from bell pepper leaves for inhibition of *Ralstonia solanacearum* and *Clavibacter michiganensis* ssp. *michiganensis* growth. *Journal of phytopathology*, 154(7-8), 418-421.
- Terblanche, J., & de Villiers, D.A. (2013). *The Suppression of Ralstonia by Marigolds solanacearum*. dalam: *Bacterial Wilt Disease: Molecular and Ecological Aspects*, 1st Edn., Prior, P., Allen, C., & Elphinstone, J. (Eds.), Springer Science and Business Media, Paris, pp: 325-331.
- Tran, T.M., MacIntyre, A., Khokhani, D., Hawes, M., & Allen, C. (2016). Extracellular DNases of *Ralstonia solanacearum* modulate biofilms and facilitate bacterial wilt virulence. *Environmental microbiology*, 18(11), 4103-4117.
- Tung, P. X., Rasco, E. T., Vander Zaag, P., & Schmiediche, P. (1990). Resistance to *Pseudomonas solanacearum* in the potato: II. Aspects of host-pathogen-environment interaction. *Euphytica*, 45(3), 211-215.
- USDA. (2003). Biological control of *Fusarium* wilt and other soilborne pathogenic fungi. http://www.ars.usda.gov/research/projects/projects.htm?ACCN_NO=406590&fy=2003.
- Vasse, J., Frey, P., & Trigalet, A. (1995). Microscopic studies of intercellular infection and protoxylem invasion of tomato roots by *Pseudomonas solanacearum*. *MPMI-Molecular Plant Microbe Interactions*, 8(2), 241-251.
- Vincelli, P., & Tisserat, N. (2008). Nucleic acid-based pathogen detection in applied plant pathology. *Plant Disease*, 92(5), 660-669.
- Waller, J. M., & Sitepu, D. (1975). Sumatra disease of cloves in Indonesia. *PANS Pest Articles & News Summaries*, 21(2), 141-147. doi: 10.1080/09670877509411385.

- Wang, E.L., & Bergeson, G.B. (1974). Biochemical changes in root exudate and xylem sap of tomato plants infected with *Meloidogyne incognita*. *J. Nematol*, 6, 194–202.
- Wang, J.F., & Lin, C.H. (2005). Integrated management of tomato bacterial wilt. AVRDC-The world vegetable center, Taiwan.
- Weibel, J., Tran, T. M., Bocsanczy, A. M., Daughtrey, M., Norman, D. J., Mejia, L., & Allen, C. (2016). A *Ralstonia solanacearum* strain from Guatemala infects diverse flower crops, including new asymptomatic hosts vinca and sutera, and causes symptoms in geranium, mandevilla vine, and new host African daisy (*Osteospermum ecklonis*). *Plant health progress*, 17(2), 114-121.
- White, M. C., Decker, A. M., & Chaney, R. L. (1981). Metal complexation in xylem fluid: I. Chemical composition of tomato and soybean stem exudate. *Plant Physiology*, 67(2), 292-300.
- Wicker, E., Grassart, L., Coranson-Beaudu, R., Mian, D., Guilbaud, C., Fegan, M., & Prior, P. (2007). *Ralstonia solanacearum* strains from Martinique (French West Indies) exhibiting a new pathogenic potential. *Applied and Environmental Microbiology*, 73, 6790-6801.
- Wicker, E., Lefeuvre, P., de Cambiaire, J.-C., Lemaire, C., Poussier, S. & Prior, P. (2012). Contrasting recombination patterns and demographic histories of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum* inferred from MLSA. *ISME J.*, 6, 961–974.
- Wuryandari, Y. (2004). Formulasi pil-benih tembakau dengan *Pseudomonas putida* strain Pf-20 untuk pengendalian biologi penyakit layu bakteri (*Ralstonia solanacearum*). Disertasi. Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta. Tidak dipublikasi. 120 hlm.
- Wydra, K., & Dannon, E. (2006). Silicon as inducer of resistance in tomato against *Ralstonia solanacearum*. *IOBC WPRS BULLETIN*, 29(8), 91-96.
- Xu, H. S., Roberts, N., Singleton, F. L., Attwell, R. W., Grimes, D. J., & Colwell, R. R. (1982). Survival and viability of nonculturable *Escherichia coli* and *Vibrio cholerae* in the estuarine and marine environment. *Microb. Ecol.*, 8, 313–323. doi: 10.1007/BF02010671.
- Xu, J., Pan, Z. C., Prior, P., Xu, J. S., Zhang, Z., Zhang, H., ... & Feng, J. (2009). Genetic diversity of *Ralstonia solanacearum* strains from China. *European journal of plant pathology*, 125(4), 641-653.
- Xu, J., Zheng, H. J., Liu, L., Pan, Z. C., Prior, P., Tang, B., ... & Feng, J. (2011). Complete genome sequence of the plant pathogen *Ralstonia solanacearum* strain Po82. *J. Bacteriol*, 193, 4261–4262.
- Xu, L., Wang, W., Wei, H. G., Shen, G. M., & Li, Y. G. (2006). Effect of *Paenibacillus polymyxa* HY96-2 on bacterial wilt of tomato. *Chinese Journal of Biological Control*, 3.
- Xue, Q. Y., Ding, G. C., Li, S. M., Yang, Y., Lan, C. Z., Guo, J. H., & Smalla, K. (2013). Rhizocompetence and antagonistic activity towards genetically diverse *Ralstonia solanacearum* strains—an improved strategy for selecting biocontrol agents. *Applied microbiology and*

- biotechnology*, 97(3), 1361-1371.
- Xue, Q. Y., Yin, Y. N., Yang, W., Heuer, H., Prior, P., Guo, J. H., & Smalla, K. (2011). Genetic diversity of *Ralstonia solanacearum* strains from China assessed by PCR-based fingerprints to unravel host plant- and site-dependent distribution patterns. *FEMS microbiology ecology*, 75(3), 507-519.
- Yabuuchi E., Kosako, Yano, I., Hotta, H., Nishiuchi, Y. (1995). Transfer of two Burkholderia and an Alcaligenes species to *Ralstonia* Gen. Nov. Proposal of *Ralstonia pickettii* (Ralston, Palleroni and Doudoroff 1973) Comb. Nov. *Ralstonia solanacearum* (Smith 1896) Comb. Nov. and *Ralstonia eutropha* (Davis 1969) Comb. Nov. *Microbiol. Immunol*, 39(11), 897-904.
- Yamada, T., Kawasaki, T., Nagata, S., Fujiwara, A., Usami, S., & Fujie, M. (2007). New bacteriophages that infect the phytopathogen *Ralstonia solanacearum*. *Microbiology*, 153(8), 2630-2639.
- Yamasaki, M., Kusakari, S. I., Narita, K., Osamura, K., & Nagai, M. (2006). Control of Root Rot Disease of Tomatoes by Using Weak Acidic Electrolyzed Water (WAEW) in the Hydroponic Culture Solution | Article Information | J-GLOBAL. *防菌防ばい*, 34(9), 543-549.
- Yang, W., Xu, Q., Liu, H. X., Wang, Y. P., Wang, Y. M., Yang, H. T., & Guo, J. H. (2012). Evaluation of biological control agents against *Ralstonia* wilt on ginger. *Biological control*, 62(3), 144-151.
- Yao, J., & Allen, C. (2006) Chemotaxis is required for virulence and competitive fitness of the bacterial wilt pathogen *Ralstonia solanacearum*. *J. Bacteriol*, 188, 3697-3708.
- Yu, J.Q., (1999). Allelopathic suppression of *Pseudomonas solanacearum* infection of tomato (*Lycopersicon esculentum*) in a tomato-chinese chive (*Allium tuberosum*) intercropping system. *J. Chem. Ecol.*, 25, 2409-2417.
- Yuan, G. Q., Li, Q. Q., Qin, J., Ye, Y. F., & Lin, W. (2012). Isolation of methyl gallate from *Toxicodendron sylvestris* and its effect on tomato bacterial wilt. *Plant disease*, 96(8), 1143-1147.
- Yuan, S., Wang, L., Wu, K., Shi, J., Wang, M., Yang, X., ... & Shen, B. (2014). Evaluation of Bacillus-fortified organic fertilizer for controlling tobacco bacterial wilt in greenhouse and field experiments. *Applied soil ecology*, 75, 86-94.
- Yuliar, Nion, Y. A., & Toyota, K. (2015). Recent trends in control methods for bacterial wilt diseases caused by *Ralstonia solanacearum*. *Microbes and environments*, 30(1), 1-11.
- Zhou, T., Chen, D., Li, C., Sun, Q., Li, L., Liu, F., ... & Shen, B. (2012). Isolation and characterization of *Pseudomonas brassicacearum* J12 as an antagonist against *Ralstonia solanacearum* and identification of its antimicrobial components. *Microbiological research*, 167(7), 388-394.
- Zhou, Y., Choi, Y. L., Sun, M., & Yu, Z. (2008). Novel roles of *Bacillus thuringiensis* to control plant diseases. *Applied microbiology and biotechnology*, 80(4), 563-

572.
Zhu, H. H., & Yao, Q. (2004). Localized and systemic increase of phenols in tomato roots induced by *Glomus versiforme* inhibits *Ralstonia solanacearum*. *Journal of Phytopathology*, 152(10), 537-542.
542.
Zuluaga Cruz, A. P., Puigvert, M., & Valls, M. (2013). Novel plant inputs influencing *Ralstonia solanacearum* during infection. *Frontiers in microbiology*, 4, 349.