

Review: Mekanisme Tanaman Padi (*Oryza sativa* L.) dalam Menghadapi Cekaman Suhu Tinggi Pada Stadia Generatif

Miftakhul Bakhrir Rozaq Khamid^{1*}

¹Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Singaperbangsa Karawang
Jl. HS Ronngowaluyo, Teluk Jambe Timur, Kab. Karawang 41361

*Penulis untuk korespondensi: miftakhul.bakhrir@staff.unsika.ac.id

Diterima 25 Mei 2016/Disetujui 30 Juni 2016

ABSTRACT

The average temperature of the environment is a limiting factor in the process of formation and development of a variety of rice grains. Generative stage or flowering period is one of the most sensitive periods of high temperature stress. So indispensable knowledge of how the response and adaptation mechanisms of plants to high temperature stress. Increased high temperatures resulting in inhibition of the maturation of pollen to pollinate the stigma, the pollen fertility decline, decline in production, an increase in temperature of leaves, dry weight and grain growth, improve chalky grains, as well as changing the rate of photosynthesis and dehydration. Increase the activity of antioxidant enzymes (peroxidase (POD), catalase (CAT) and superoxide dismutase (SOD)) is one way to address the rice crop adaptation high temperature stress. Increased activity of this enzyme is useful for inhibiting cell damage due to free radicals from reactive oxygen species (ROS) and membrane damage. In addition the high temperature oxidation decreases the activity of the root as the root measured by oxidation of alpha-naphthylamine (α -NA), flower opening time (WTB) earlier than the normal time is also a way of avoidance of high temperatures.

Keywords: stress, mechanism, rice, high temperature tolerance.

ABSTRAK

Suhu rata-rata lingkungan merupakan faktor pembatas dalam berbagai proses pembentukan dan perkembangan bulir padi. Stadia generatif atau periode pembungaan adalah salah satu periode yang paling sensitif terhadap cekaman suhu tinggi. Sehingga sangat diperlukan pengetahuan mengenai bagaimana respon dan mekanisme adaptasi tanaman terhadap cekaman suhu tinggi. Peningkatan suhu tinggi mengakibatkan terhambatnya pematangan polen untuk menyerbuki stigma, penurunan fertilitas polen, penurunan hasil produksi, peningkatan suhu daun, penurunan berat kering dan pertumbuhan bulir, meningkatkan bulir berkapur, serta merubah laju fotosintesis dan dehidrasi. Meningkatkan aktivitas antioksidan (peroxidase (POD), catalase (CAT) dan superoxide dismutase (SOD)) merupakan salah satu cara adaptasi tanaman padi untuk mengatasi cekaman suhu tinggi. Peningkatan aktivitas enzim ini berguna untuk menghambat kerusakan sel akibat adanya radikal bebas dari spesies oksigen reaktif (ROS) serta kerusakan membran. Selain itu suhu tinggi menurunkan aktivitas akar seperti oksidasi akar yang diukur dengan oksidasi dari alpha-naphthylamine (α -NA), waktu terbuka bunga (WTB) lebih awal dari waktu normal juga merupakan cara penghindaran terhadap suhu tinggi.

Kata kunci: cekaman, mekanisme, padi, suhu tinggi, toleransi.

PENDAHULUAN

Peningkatan suhu global selama beberapa dekade terakhir akan terus terjadi. Hal ini diakibatkan oleh ledakan penduduk, pengembangan industri, adanya emisi gas rumah kaca, dan penebangan liar yang berlebihan. Perubahan iklim yang ekstrim, seperti suhu tinggi pada musim panas akan menyebabkan efek buruk pada pertumbuhan dan perkembangan tanaman (Wang *et al* 2006). Suhu rata-rata lingkungan merupakan faktor pembatas dalam berbagai proses pembentukan dan perkembangan bulir padi, seperti pengisian bulir dan laju produksi bahan kering. Sejumlah parameter fisiologis juga dipengaruhi oleh suhu tinggi, seperti kandungan klorofil, laju

fotosintesis, dan aktivitas karboksilase RuBP (Ou *et al* 2005).

Periode pembungaan adalah salah satu periode yang paling sensitif terhadap cekaman suhu tinggi. Pada padi, suhu rata-rata di atas 34°C pada stadia pembungaan akan menginduksi sterilitas bunga dan menurunkan hasil (Tian *et al* 2010; Cao *et al* 2006). Suhu tinggi saat antesis akan menghambat perkembangan butir polen dalam lokul kepala sari yang akan menginduksi pecahnya kepala sari untuk segera terjadi penyerbukan. Sehingga hal ini akan berdampak pada tidak terjadinya penyerbukan yang sempurna atau tidak pecahnya kotak sari (Matsui *et al* 2000). Berdasarkan berbagai hasil penelitian menunjukkan bahwa produksi yang relatif tinggi pada genotipe padi

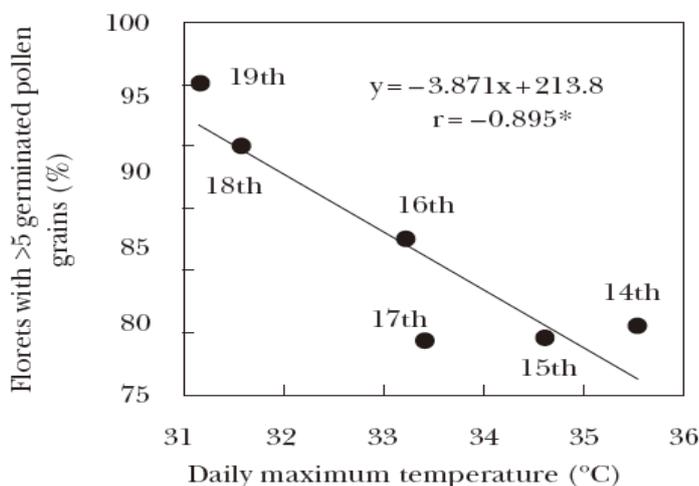
yang toleran terhadap suhu tinggi dikaitkan dengan suhu daun rendah, aktivitas akar tinggi, dan tingginya tingkat aktivitas ATPase dalam biji, laju fotosintesis, dan aktivitas enzim antioksidan dalam daun (Cao *et al* 2009).

Tian *et al* (2010) menyatakan bahwa lingkungan sangat mempengaruhi kepekaan dan toleransi tanaman terhadap cekaman. Pada kondisi di asia, suhu malai akan lebih tinggi dari suhu udara sekitar karena RH yang tinggi dan hembusan angin dengan kecepatan yang rendah akan menghambat laju transpirasi untuk menurunkan suhu kanopi dan malai. Hal ini akan menginduksi sterilitas bunga oleh suhu tinggi. Perbedaan suhu malai dengan suhu lingkungan dapat mencapai 4°C disaat radiasi matahari 650 W s⁻¹, kecepatan angin 0.6 m s⁻¹ dan RH mencapai 78%. Sedangkan pada saat radiasi matahari sebesar 657 W m⁻², kecepatan angin 0.56 m s⁻¹, namun RH bernilai 80.2%, perbedaan suhu antara malai dengan suhu udara

hanya mencapai 2.9°C. Hal ini membuktikan bahwa suhu malai sangat dipengaruhi oleh lingkungan. Makalah ini disusun untuk mengetahui bagaimana respon dan mekanisme adaptasi tanaman terhadap cekaman suhu tinggi.

Respon Dan Mekanisme Adaptasi Tanaman Terhadap Cekaman Suhu Tinggi

Suhu yang tinggi akan menghambat pematangan polen yang dapat menyerbuki stigma. Pada suhu dibawah 32°C, persentase bunga dengan jumlah polen matang yang mampu menyerbuki stigma lebih dari 5 buah adalah 90%. Saat suhu diatas 33°C, penurunan yang drastis terjadi hingga mencapai kurang dari 80% (Gambar 1). Hal ini sesuai dengan hasil percobaan Jagadish *et al* (2007) yang menyatakan bahwa batas suhu malai padi yang menginduksi sterilitas bunga berada pada kisaran 33.7°C.



Gambar 1. Hubungan antara suhu maksimum harian dengan persentase bunga yang memiliki lebih dari 5 butir polen yang mampu menyerbuki stigma selama pengamatan 14-19 Agustus (Tian *et al* 2010)

Penyerbukan butir polen yang cukup pada stigma sangat menunjang bagi persentase pembentukan biji pada bulir malai dan tergantung pada masing-masing kultivar. Untuk dapat melakukan fertilisasi atau penyerbukan yang sempurna, diperlukan lebih dari 5 butir polen pada yang berkecambah atau menyerbuki stigma. Sehingga apabila hal ini tidak tercapai, besar kemungkinan bunga tersebut akan menjadi steril pada kondisi suhu tinggi dan lembab (Tian *et al* 2010).

Penelitian yang dilakukan oleh Cao *et al* (2009) berusaha membandingkan karakteristik fisiologi dan mekanisme biokimia genotipe padi yang peka dan toleran terhadap suhu tinggi. Genotipe padi Huanghuazhan (HHZ) dan T226 hanya mengalami sedikit penurunan fertilitas polen (5.9% dan 9.7%), karena kedua genotip tersebut merupakan genotip yang toleran pada suhu tinggi (Gambar 2A). Namun seluruh genotip mengalami penurunan laju fertilisasi pada cekaman suhu tinggi. Sedangkan genotip Shuanggui 1 (SG) dan T219 mengalami penurunan yang lebih tinggi

dibandingkan genotipe lainnya yakni 28.2% dan 14.2% karena merupakan genotipe yang peka terhadap suhu tinggi (Gambar 2B).

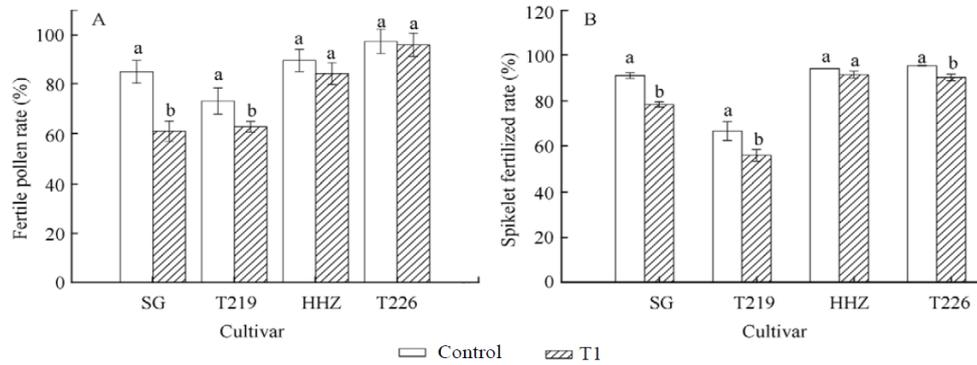
Suhu daun akan mengalami peningkatan saat tanaman tercekam suhu tinggi. Pada perlakuan T1, genotipe padi yang peka memiliki suhu daun yang lebih tinggi dibandingkan dengan suhu daun tanaman kontrol sekitar 1-2°C. Sedangkan genotipe yang toleran hanya memiliki kisaran suhu daun 0.3-1°C lebih tinggi dibandingkan dengan suhu daun tanaman kontrol.

Pada perlakuan T2, perbedaan suhu daun dibandingkan kontrol adalah 3.5°C dan 6.8°C untuk Shuanggui 1 dan T219, dan 1.9°C dan 2.5°C untuk Huanghuazhan dan T226 (Gambar 3). Suhu daun yang lebih rendah diperlukan bagi tanaman untuk mengurangi laju transpirasi dan menjaga fungsi fisiologi yang normal pada daun (Cao *et al* 2009).

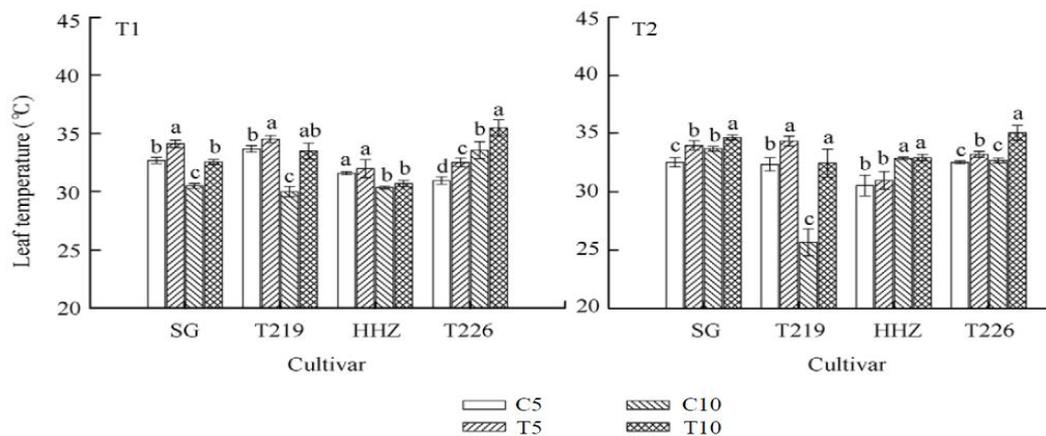
Laju fotosintesis mengalami penurunan pada kondisi suhu tinggi. Saat tanaman peka tercekam suhu tinggi selama 5 hari, laju fotosintesis menurun sebesar

16.1% pada Shuanggui 1 dan 15.4% pada T219 pada perlakuan T1 dan 7.9% dan 6.6% pada perlakuan T2. Sedangkan pada genotipe toleran, penurunan laju fotosintesis mencapai 6.6% untuk Huanghuazhan dan

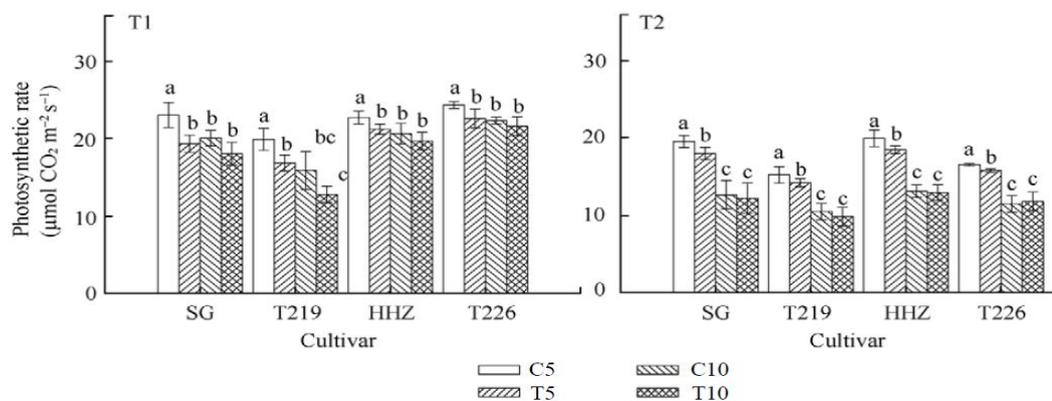
7.2% untuk pada perlakuan T1, dan 2.6% untuk Huanghuazhan dan 4.6% untuk T226 pada perlakuan T2 (Gambar 4) (Cao *et al* 2009).



Gambar 2. Pengaruh suhu tinggi selama heading dan pengisian biji terhadap fertilitas polen (A) dan laju fertilisasi bulir (B). T1: cekaman suhu tinggi (suhu rata-rata 33.4°C saat siang dalam rumah kaca) dimulai dari awal hingga 10 hari setelah heading (fase heading). T2 : cekaman suhu tinggi dilakukan sejak 11 hingga 20 hari setelah heading (fase pengisian bulir). Suhu pada kontrol rata-rata 29.9°C saat siang diluar rumah kaca. SG: Shuanggui 1; HHZ: Huanghuazhan. Huruf yang berbeda pada grafik pada genotipe yang sama menunjukkan perbedaan yang signifikan pada P < 0,05 (Cao *et al* 2009)



Gambar 3. Pengaruh suhu tinggi pada stadia heading dan pengisian biji pada suhu daun. Huruf yang berbeda pada grafik pada genotipe yang sama menunjukkan perbedaan yang signifikan pada P < 0,05. C5 dan C10: contoh pada tanaman kontrol pada 5 dan 10 hari cekaman suhu; T5 and T10: contoh dari tanaman dengan perlakuan T1 atau T2 pada 5 dan 10 hari cekaman suhu (Cao *et al* 2009).



Gambar 4. Pengaruh suhu tinggi pada stadia heading dan pengisian biji pada laju fotosintesis daun bendera. Huruf yang berbeda pada grafik pada genotipe yang sama menunjukkan perbedaan yang signifikan pada P < 0,05. C5 dan C10: contoh pada tanaman kontrol pada 5 dan 10 hari cekaman suhu; T5 and T10: contoh dari tanaman dengan perlakuan T1 atau T2 pada 5 dan 10 hari cekaman suhu (Cao *et al* 2009).

Penurunan hasil produksi juga memiliki respon yang sama dengan fertilitas polen terhadap cekaman suhu tinggi. Hasil produksi (panen) pada genotipe yang peka terhadap suhu tinggi mengalami penurunan

sebesar 24.4-27.5% pada T1 dan 6.6-13% pada T2 . Sedangkan pada genotipe yang toleran, penurunan hanya berkisar 5.6-14.6% dan 3.9-9.2% pada masing-masing perlakuan suhu (T1 dan T2) (Tabel 1).

Tabel 1. Pengaruh suhu tinggi pada stadia *heading* dan pengisian biji pada hasil dan komponen hasil (Cao *et al* 2009)

Genotype	Treatment	Panicles per pot		Spikelets per panicle		Seed-setting rate (%)		1000-grain weight (g)		Yield (g pot ⁻¹)		Relative yield (%)	
		2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007	2006	2007
Heat-sensitive genotype													
SG	Control	27.6 a	28.0 a	186.4 a	186.2 a	89.4 a	91.4 a	21.2 a	21.6 a	97.5 a	102.9 a	100.0	100.0
	T1	25.9 a	25.5 a	180.9 a	176.9 a	76.6 c	78.6 c	20.6 a	21.0 a	73.9 c	74.6 c	75.6	72.5
	T2	27.3 a	27.3 a	185.2 a	183.2 a	85.6 b	83.6 b	21.0 a	21.4 a	90.9 b	89.5 b	93.2	87.0
T219	Control	25.6 a	26.0 a	186.7 a	184.7 a	68.5 a	68.6 a	27.0 a	27.2 a	88.4 a	89.6 a	100.0	100.0
	T1	26.3 a	25.9 a	181.4 a	177.4 a	51.5 c	55.5 c	26.7 a	26.3 a	65.6 c	67.1 c	74.2	74.9
	T2	26.1 a	26.3 a	189.4 a	187.4 a	63.3 b	61.3 b	26.5 a	26.9 a	82.9 b	81.3 b	93.4	90.7
Heat-tolerant genotype													
HHZ	Control	29.0 a	29.2 a	186.5 a	184.5 a	91.5 a	93.5 a	20.1 b	20.3 b	99.5 a	102.3 a	100.0	100.0
	T1	28.9 a	29.1 a	176.3 a	178.3 a	89.8 a	87.8 a	20.6 a	20.8 a	94.3 a	94.8 a	94.4	92.7
	T2	28.7 a	29.1 a	185.1 a	189.1 a	90.4 a	88.4 a	20.0 a	19.8 b	96.0 a	96.3 a	96.1	94.1
T226	Control	23.1 a	22.9 a	195.6 a	199.6 a	95.1 a	93.1 a	23.6 a	24.0 a	101.4 a	102.1 a	100.0	100.0
	T1	22.7 a	22.5 a	192.2 a	194.2 a	87.3 b	85.3 b	23.0 a	23.4 a	87.6 b	87.2 b	86.4	85.4
	T2	22.7 a	23.1 a	198.6 a	194.6 a	88.1 b	92.1 b	23.2 a	23.6 a	92.1 b	97.7 b	90.8	95.7

Aktivitas enzim antioksidan (peroxidase (POD), catalase (CAT) dan superoxide dismutase (SOD)) meningkat pada seluruh genotipe pada kondisi suhu tinggi untuk beradaptasi. Peningkatan aktivitas yang enzim yang lebih tinggi terjadi pada genotipe yang toleran. Hal ini mengindikasikan bahwa genotipe toleran dapat menghasilkan kapasitas antioksidan yang lebih besar pada kondisi suhu tinggi dibandingkan genotipe yang peka. Peningkatan aktivitas enzim ini berguna untuk menghambat kerusakan sel akibat adanya radikal bebas dari spesies oksigen reaktif (ROS) serta kerusakan membran. Berbeda dengan aktivitas enzim antioksidan, peroksidasi lemak yang diindikasikan oleh kandungan malondialdehyde (MDA) pada daun bendera meningkat secara nyata lebih tinggi pada genotipe yang peka terhadap suhu tinggi (Gambar 5).

Aktivitas ATPase pada genotipe yang peka terhadap suhu tinggi menurun secara nyata pada perlakuan T1, namun tidak nyata pada perlakuan T2. Berbeda pada genotipe toleran yang menunjukkan sedikit variasi aktivitas ATPase (Gambar 6). Aktivitas ATPase berkaitan dengan translokasi bahan kering dan pengisian bulir padi. Genotipe toleran dapat mempertahankan kapasitas translokasi asimilasi dari organ *source* menuju organ *sink*, dan sistem pembongkaran kembali (*unloading*) pada *sink* untuk menghasilkan perkembangan polen dan pengisian bulir yang sempurna.

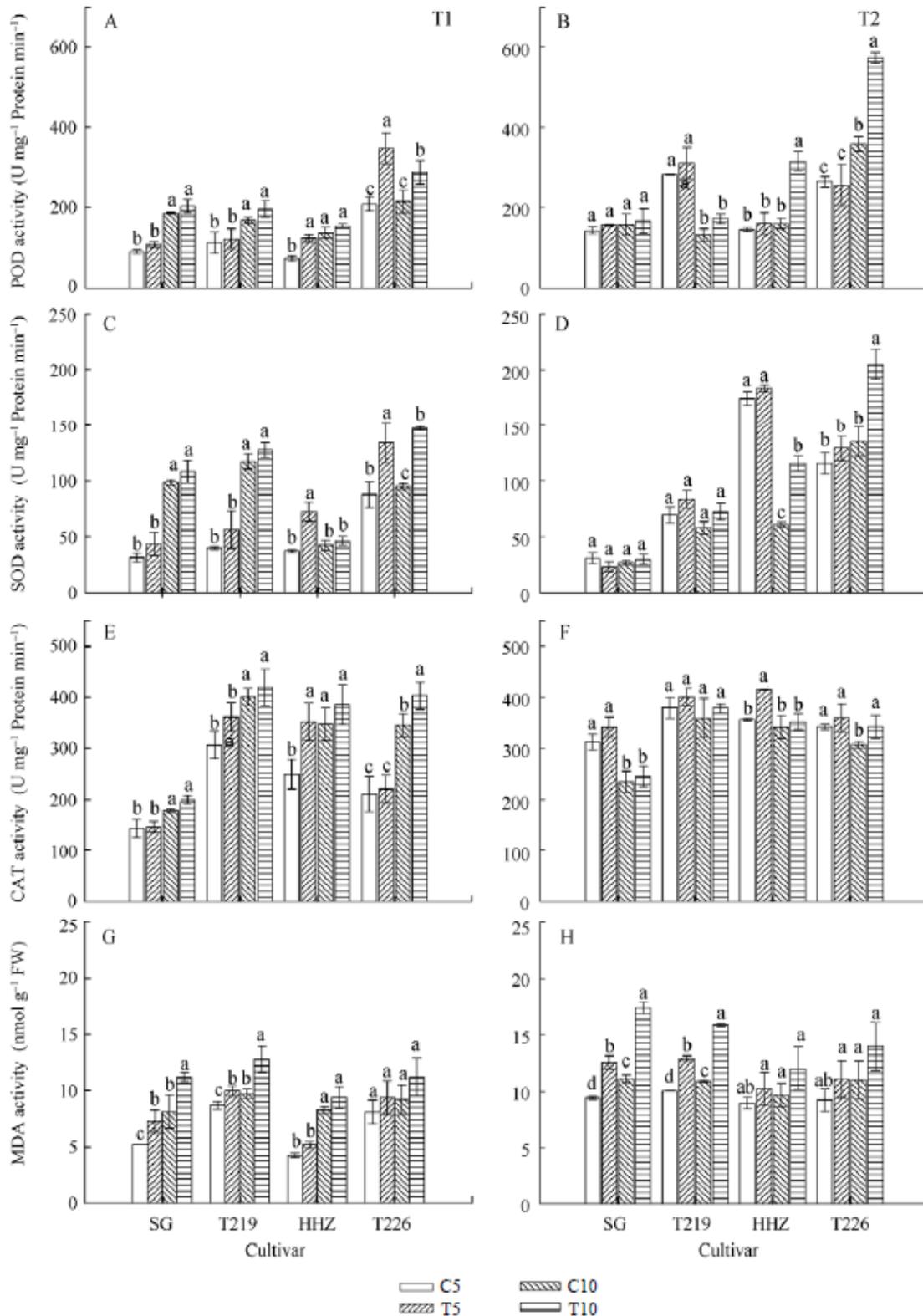
Suhu tinggi menurunkan aktivitas akar seperti oksidasi akar yang diukur dengan oksidasi dari alpha-naphthylamine (α -NA). Namun penurunan yang sangat nyata terjadi pada genotipe peka suhu tinggi. Hal ini menunjukkan bahwa genotipe toleran memiliki aktivitas akar yang lebih tinggi dibandingkan genotipe peka pada kondisi suhu tinggi (Gambar 7). Aktivitas akar yang tinggi ini sangat diperlukan dalam proses produksi untuk menghasilkan bulir yang sempurna.

Suhu tinggi juga menginduksi penurunan berat kering dan pertumbuhan bulir dengan mengurangi ukuran sel (Morita *et al* 2005), meningkatkan bulir berkapur (Lisle *et al* 2000), dan merubah laju fotosintesis dan dehidrasi (Hirotsu *et al* 2005). Sementara itu air memegang peranan penting dalam berbagai aktivitas fisiologi tanaman seperti reaksi enzimatik, transpirasi, dan akumulasi ion dalam sitosol. *Nuclear magnetic resonance* (NMR) merupakan salah satu cara non destruktif untuk menentukan perubahan status air tanaman.

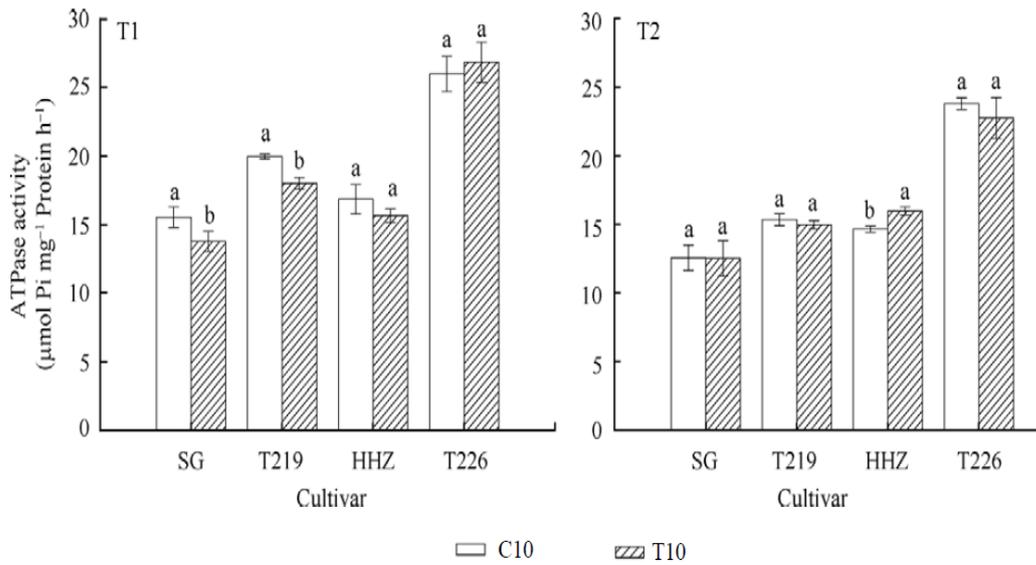
Dua puluh sampai 24 butir beras digunakan untuk analisis waktu relaksasi NMR pada setiap waktu pengambilan sampel. Waktu relaksasi spin-kisi (T_1) dari sampel diukur berdasarkan prosedur yang diuraikan oleh Iwaya-Inoue *et al.* (2004). ¹H-NMR spektrometer dengan magnet yang beroperasi pada 25 MHz untuk ¹H (Mμ25A, JEOL Ltd, Tokyo, Jepang) digunakan untuk pengukuran T_1 . Sampel dimasukkan ke dalam sebuah tabung NMR (10 mm) diikuti dengan

pengaturan dalam NMR spektrometer. Suhu probe dikontrol oleh termostat yang terhubung ke ruang

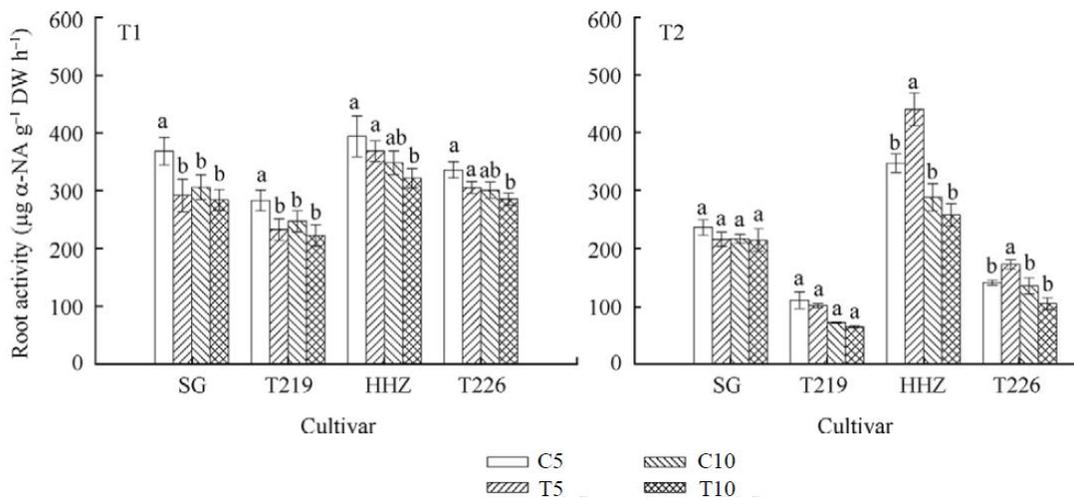
sampel spektrometer pada suhu 30°C.



Gambar 5. Pengaruh suhu tinggi pada stadia heading dan pengisian biji pada aktivitas enzim POD, SOD, CAT, dan kandungan MDA pada daun. Huruf yang berbeda pada grafik pada genotipe yang sama menunjukkan perbedaan yang signifikan pada P < 0,05. C5 dan C10: contoh pada tanaman kontrol pada 5 dan 10 hari cekaman suhu; T5 and T10: contoh dari tanaman dengan perlakuan T1 atau T2 pada 5 dan 10 hari cekaman suhu (Cao *et al* 2009).



Gambar 6. Pengaruh suhu tinggi pada stadia heading dan pengisian biji pada aktivitas ATPase bulir padi. Huruf yang berbeda pada grafik pada genotype yang sama menunjukkan perbedaan yang signifikan pada P <0,05 (Cao *et al* 2009).



Gambar 7. Pengaruh suhu tinggi pada stadia heading dan pengisian biji pada aktivitas akar. Huruf yang berbeda pada grafik pada genotype yang sama menunjukkan perbedaan yang signifikan pada P <0,05 (Cao *et al* 2009).

Untuk pengukuran T_1 , digunakan metode pemulihan titik jenuh (urutan getaran $90^\circ-\tau-90^\circ$). Dalam metode ini, T_1 ditentukan dari $M_\tau = M_0 [1 - \exp(-\tau / T_1)]$, dimana M_τ adalah amplitudo magnetisasi proton pada interval waktu (τ), dan M_0 adalah amplitudo magnetisasi proton dalam keadaan setimbang. Dalam penelitian ini, peluruhan sinyal induksi bebas di setiap interval waktu diperoleh akumulasi 4 pengamatan. Pengulangan urutan waktu selalu dilakukan lebih dari lima kali untuk T_1 fraksi panjang. Peluruhan kurva sinyal gema dianalisis dengan menggunakan metode terkecil kuadrat non-linear pada semilog plot intensitas sinyal. Analisis dua komponen dengan menggunakan metode *curve fit*. T_2 diukur dengan metode Carr-

Purcell- Meiboom-Gill (CPMG) atau metode gema padat.

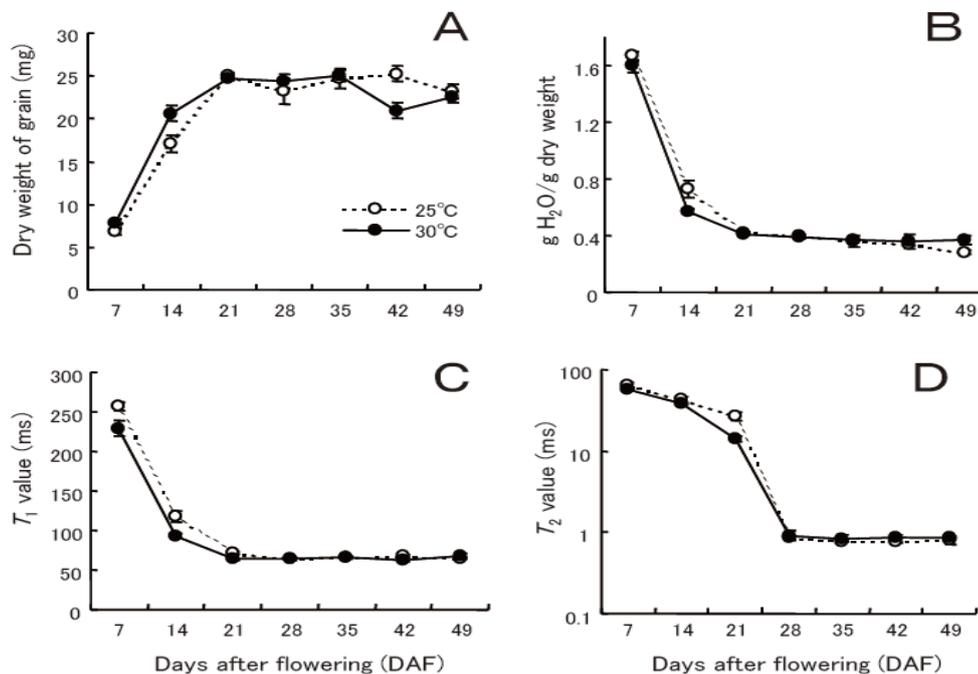
Waktu relaksasi spin-spin (T_2) ditentukan dari $M_{2n\tau} = M_0 \exp(-2n\tau / T_2)$, di mana 'n' adalah jumlah siklus berulang dari 180° getaran, $M_{2n\tau}$ adalah amplitudo dari sinyal magnetisasi proton terjadi pada saat $2n\tau$ setelah getaran awal 90° urutan getaran CPMG ($90^\circ x -\tau-180^\circ y -2\tau-180^\circ y-2\tau...$). T_2 dihitung berdasarkan n 500 sinyal gema yang diakuisisi oleh akumulasi 16 pengamatan. τ antara 0,7 dan 1,6 ms. Metode gema padat ($90^\circ-\tau-90^\circ$) juga diterapkan untuk pengukuran T_2 ketika nilai T_2 berada di bawah 1mili detik. τ adalah 8 μ detik. Sinyal gema padat dari butir beras diperoleh dengan akumulasi 128 pengamatan. $M(t) = \sum a_i \times \exp[-(t/T_2)_i^{m_i}]$ dimana m_i adalah koefisien

Weibull, dan a_i adalah intensitas sinyal di masing-masing fraksi. Nilai relatif rasio fraksi, f_i dihitung oleh rumus, $f_i = a_i / \sum a_i$. Peluruhan kurva sinyal gema dianalisis dengan menggunakan metode terkecil kuadrat non-linear pada semi-log plot intensitas sinyal. Untuk setiap perlakuan, dilakukan empat ulangan. Butir beras yang digunakan untuk pengujian-NMR adalah butir yang kering oven pada suhu 90°C selama 20 jam untuk menentukan kadar air dan berat kering.

Nilai NMR T_1 (*spin-lattice relaxation time*) dan T_2 (*spin-spin relaxation time*) digunakan sebagai indikator status air dinamis pada jaringan biologi sejak dibuktikan bahwa mereka merefleksikan pergerakan molekul air. Perubahan nilai NMR T_1 pada biji padi mengindikasikan kuantitas air yang terkandung dalam biji, dan NMR T_2 mengindikasikan akumulasi bahan kering dan kualitas biji. Kedua indikator tersebut dapat dipengaruhi oleh cekaman suhu (Tanaka *et al* 2009). Nilai NMR antara 100 milidetik sampai 3 detik menunjukkan adanya kandungan air bebas yang berasal dari vakuola. Nilai T_1 pada fraksi panjang yang lebih dari 100 milidetik menandakan adanya kandungan air bebas, sedangkan nilai T_1 pada fraksi pendek menunjukkan adanya air yang berikatan longgar. Semakin tinggi nilai ini semakin tinggi kadar air dalam tanaman. Nilai T_2 dibawah 100 mikro detik menunjukkan adanya ikatan air yang sangat erat

menjadi makromolekul dalam sel. Jaringan biji yg mengandung sedikit air dengan fluiditas yang rendah akan sangat menurunkan nilai T_2 . Transport asimilat berhubungan dengan pergerakan air pada biji. Pati dalam endosperma biji padi berubah secara perlahan dari fase cair menjadi padat seiring dengan penurunan kadar air dan akumulasi transport asimilat selama perkembangan biji. Perubahan ini memacu pematangan endosperma dan pembentukan biji transparan (Horigane *et al* 2001).

Horigane *et al* (2001) menyatakan bahwa penurunan nilai NMR pada endosperma bulir padi selama fase perkembangan kariopsis menerangkan adanya perubahan pada jaringan penyimpanan pati. Pati akan berubah dari fase cair menjadi padat (adonan), sehingga penampakan bulir akan berubah dari masak susu menjadi transparan. Pada kultivar padi toleran suhu tinggi (Chikusii 64), berat kering, kadar air dan nilai NMR pada suhu 25°C dan 30°C memiliki nilai yang tidak berbeda nyata (Gambar 8). Namun pada kultivar padi yang peka suhu tinggi (Hinohikari), berat kering akhir cenderung lebih rendah bila ditanam pada suhu tinggi (Gambar 9A dan Tabel 2), hal ini terjadi karena fase perubahan biji yang cepat dari cair menjadi padat dan disertai oleh rendahnya kandungan air dan akumulasi dari transport asimilat (Tanaka *et al* 2009).



Gambar 8. Pengaruh cekaman suhu tinggi pada karakter fisiologi bulir padi toleran suhu tinggi (Chikusii 64) selama stadia perkembangan dan pematangan. (A) berat kering, (B) kadar air, dan NMR (C) T_1 dan (D) T_2 (Tanaka *et al* 2009).

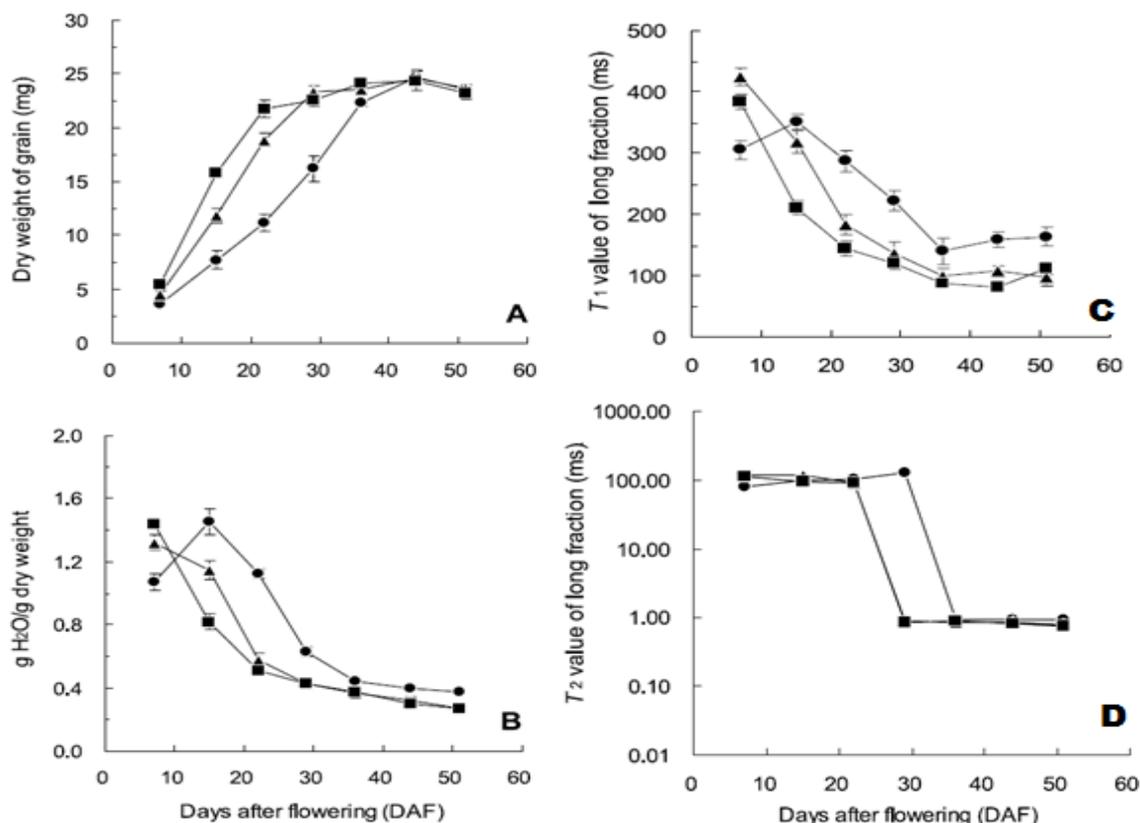
Transpor asimilat berhubungan dengan pergerakan air pada bulir padi. Berdasarkan studi histologi, perkembangan endosperma pada bulir padi menunjukkan adanya transpor asimilat dan air ke dalam kariopsis selama stadia matang susu. Pada perlakuan suhu dingin, kandungan air menurun secara lambat

selama fase pematangan, hal ini menunjukkan adanya pemanjangan waktu pematangan dan tinginya kandungan air dalam biji. Pada saat matang kuning, terjadi penurunan kadar air yang menurunkan nilai T_2 dan menyebabkan perubahan pati dari fase cair menjadi padat seiring dengan akumulasi transpor asimilat.

Perubahan ini memacu pematatan endosperma dan pembentukan biji transparan (sempurna).

Persentase bulir matang meningkat seiring dengan meningkatnya suhu. Suhu rendah (20°C) menurunkan rasio bulir matang, meskipun meningkatkan bobot 100 butir padi. Perlakuan suhu tinggi 25-30°C menurunkan kadar air pada stadia matang kuning, sehingga bobot bulir menjadi turun (Tabel 2) (Funaba *et al* 2006). Suhu rendah

menyebabkan pemanjangan waktu pemasakan pada padi dengan menurunnya laju fotosintesis dan menunda proses dehidrasi (Hirotso *et al* 2005), akumulasi bahan kering dan pati, memperpanjang waktu pengisian bulir dan menunda kematangan dengan mempertahankan ketersediaan dan mobilitas air untuk waktu yang lebih lama sekitar tujuh hari dibandingkan padi yang ditanam pada suhu tinggi (Funaba *et al* 2006).



Gambar 9. Pengaruh cekaman suhu tinggi pada karakter fisiologi bulir padi peka suhu tinggi (Hinohikari) selama stadia perkembangan dan pematangan. (A) berat kering, (B) kadar air, dan NMR (C) T₁ dan (D) T₂. Keterangan : ● = 20°C; ▲ = 25°C; ■ = 30°C (Funaba *et al*. 2006)

Tabel 1. Pengaruh suhu terhadap persentase bulir matang dan bobot seratus bulir selama stadia pematangan (Funaba *et al* 2006)

Temperature	Grains/pot	Ripened grain (%)	Thousand grain weight (g)
20°C	968	58.9	21.4
25°C	986	73.7	20.9
30°C	1104	82.2	20.3

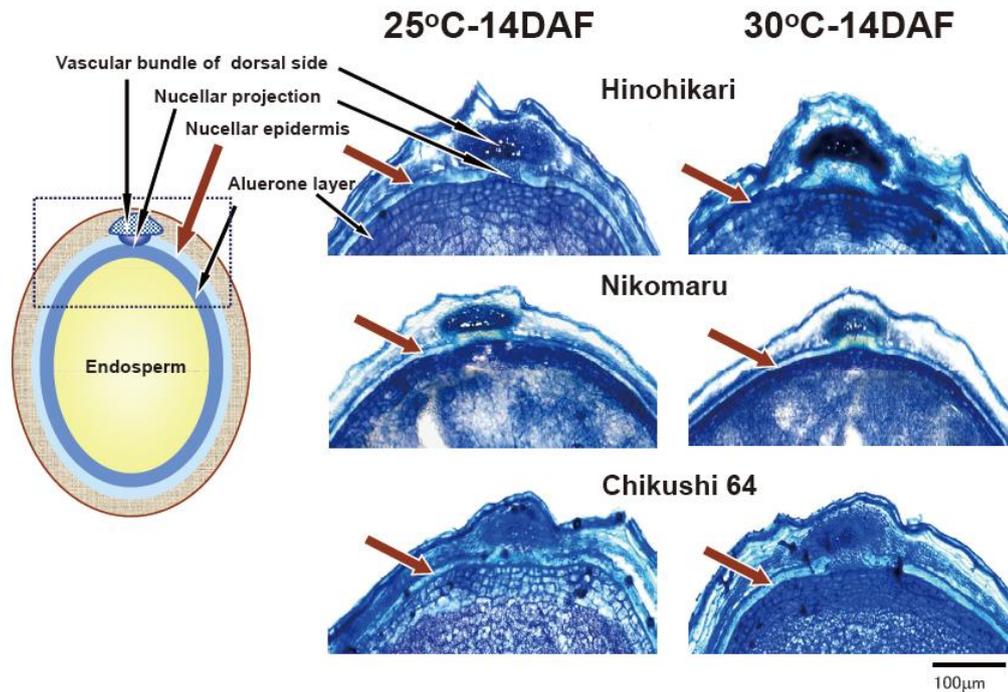
Pada kultivar yang peka (Hinohikari) yang diamat pada 30°C selama 14 hari setelah berbunga, terlihat bahwa terjadi penghambatan pembentukan lapisan epidermis (Gambar 10). Terhambatnya pembentukan epidermis akan sangat mempengaruhi morfologi biji padi, terutama pati (Tanaka *et al* 2009).

Terdapat banyak biji tidak matang dan 28% bulir rusak perut (ventral) pada perlakuan suhu 20°C dan tidak ditemukan pada suhu 30°C pada kultivar peka

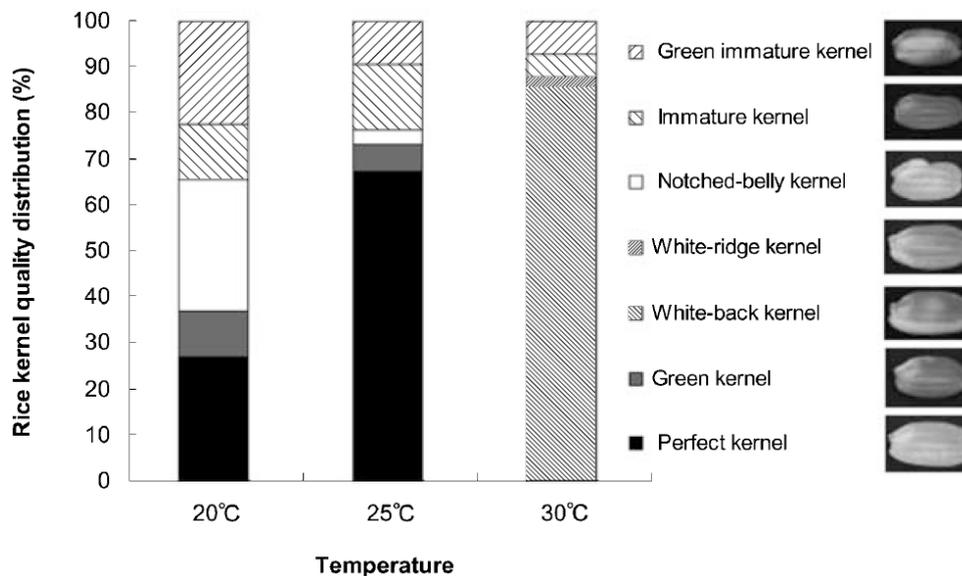
suhu tinggi (Hinohikari). Hal ini dikarenakan perkembangan radius ventral yang berhenti sebagian. Rasio bulir sempurna tertinggi diperoleh pada suhu 25°C, diikuti oleh suhu 20°C dan 30°C. Namun persentase bulir putih punggung naik secara signifikan pada suhu 30°C lebih dari 85%. Hal ini diakibatkan tidak tercukupinya pasokan pati pada bagian punggung dan meningkatkan perubahan biji menjadi buram dengan garis keputihan. Hal ini menunjukkan bahwa suhu

tinggi meningkatkan perkembangan sel endosperm ketika biji mencapai fase akumulasi pati. Sehingga dicapai kesimpulan bahwa penurunan kadar air bebas yang lebih cepat pada biji pada suhu tinggi

menyebabkan terbentuknya biji putih punggung atau biji berkapur selama proses pematangan (Gambar 11)(Funaba *et al.* 2006).



Gambar 10. Pengaruh suhu tinggi pada morfologi butir beras pada 14 hari setelah berbunga. Kiri, Ilustrasi penampang vertikal butir beras. Kanan, Sampel diwarnai dengan 0,1% Toluidine Biru (Tanaka *et al* 2009)



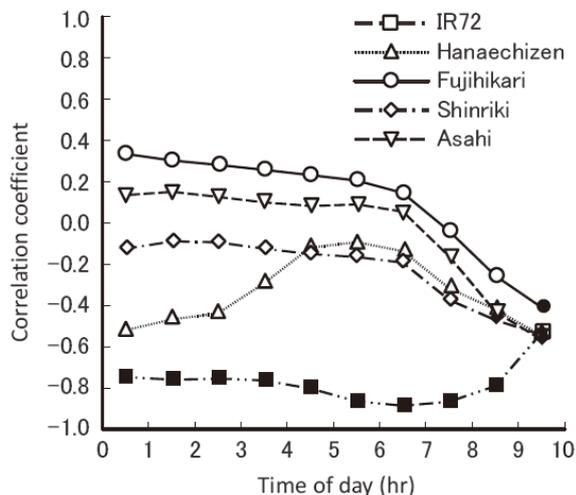
Gambar 11. Pengaruh suhu pada kualitas bulir padi selama proses pematangan (Funaba *et al* 2006)

Stadia tanaman dan waktu pembukaan bunga padi merupakan saat yang paling sensitif terhadap suhu tinggi, sehingga varietas padi yang memiliki waktu bunga terbuka (WBT) lebih awal dari waktu normal merupakan salah satu cara penghindaran terhadap cekaman suhu tinggi pada siang hari (Jagadish *et al* 2007). Meskipun sangat dipengaruhi oleh genetik

tanaman, cuaca terutama suhu yang lebih tinggi akan menginduksi pembukaan bunga yang lebih awal (Kobayasi *et al* 2010).

Terdapat korelasi negatif yang signifikan antara WBT dengan rata-rata suhu udara pada varietas IR72 yang diuji dengan koefisien korelasi analisis regresi berganda (Gambar 12). Hal ini menunjukkan bahwa

semakin tinggi suhu udara, semakin cepat WTB pada varietas tersebut. Hal ini mengindikasikan bahwa padi mempunyai kemampuan untuk membuka bunga lebih awal pada kondisi suhu yang lebih rendah pada pagi hari dengan mendeteksi dan merespon pada suhu malam yang tinggi.



Gambar 12. Koefisien korelasi (r) antara waktu bunga terbuka (WBT) dengan rata-rata suhu udara pada masing-masing varietas padi yang ditanam pada suhu maksimum mencapai 33.5 °C. Simbol berwarna hitam menunjukkan adanya koefisien korelasi yang signifikan pada taraf nyata 5% (Kobayasi, *et al* 2010).

Perkembangan kantong embrio selesai sehari menjelang pembungaan, dan secara fisiologi sel telur telah mampu untuk dibuahi. Butir polen terus berkembang hingga bunga muncul dan terisi dengan pati hingga 1 hari menjelang anthesis. Setelah akhir pengolahan pati pada butir polen, suhu malam yang tinggi mungkin meningkatkan pencernaan pati pada butir polen sehingga mempercepat pecahnya kotak sari dan menyebabkan WBT yang lebih awal (Kobayasi *et al* 2010).

DAFTAR PUSTAKA

Cao, Y., Duan, H., Yang, L., Wang, Z., Liu, L. and Yang, J. 2009. Effect of high temperature during heading and early filling on grain yield and physiological characteristics in *Indica* rice. *Acta Agron Sin.* 35(3):512-521.

Funaba, M., Ishibashi, Y., Molla, A.H., Iwanami, K. and Iwaya-Inoue, M. 2006. Influence of low/high temperature on water status in developing and maturing rice grains. *Plant Prod. Sci.* 9(4):347-354.

Hirotsu, N., Makino, A., Yokota, S. And Mae, T. 2005. The photosynthetic properties of rice leaves

treated with low temperature and high irradiance. *Plant Cell Physiol.* 46:1377-1383.

Horigane, A.K., Engelaar, W.M.H.G., Maruyama, S., Yoshida, M., Okubo, A. and Nagata, T. 2001. Visualisation of moisture distribution during development of rice caryopses (*Oryza sativa* L.) by nuclear magnetic resonance microimaging. *J. Cereal Sci.* 33:105-114.

Iwaya-Inoue, M., Matsui, R. and Fukuyama, M. 2004. Cold or heat-tolerance of leaves and roots in perennial ryegrass determined by 1H-NMR. *Plant Prod. Sci.* 7 : 118-128.

Jagadish, S.V.K., Craufurd, P.Q. and Wheeler, T.R. 2007. High temperature stress and spikelet fertility in rice (*Oryza sativa* L.). *J. Exp. Bot.* 58:1627-1635.

Kobayasi, K., Matsui, T., Yoshimoto, M., and Hasegawa, T. 2010. Effects of Temperature, Solar Radiation, and Vapor-Pressure Deficit on Flower Opening Time in Rice. *Plant Prod. Sci.* 13(1):21-28.

Lisle, A.J., Martin, M. and Fitzgerald, M.A. 2000. Chalky and translucent rice grains differ in starch composition and structure and cooking properties. *Cereal Chem.* 77:627-632.

Matsui, T., Omasa, K. and Horie, T. 2000. High temperature at flowering inhibits swelling of pollen grains, a driving force for thecae dehiscence in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Prod. Sci.* 3: 430-434.

Matsui, T., Kobayasi, K., Yoshimoto, M. and Hasegawa, T. 2007. Stability of rice pollination in the field under hot and dry condition in the Reverina Region of New South Wales, Australia. *Plant Prod. Sci.* 10:57-63.

Morita, S., Yonemaru, J. and Takanashi, J. 2005. Grain growth and endosperm cell size under high night temperatures in rice (*Oryza sativa* L.). *Ann. Bot.* 95:695-701.

Ou Z Y, Lin G Z, Peng C L. 2005. Response of flag leaves of super high-yielding rice Pei'ai 64S/E32 and Liangyoupeijiu to high temperature. *Chin J Rice Sci.* 19:249-254.

Tanaka, K.R., Miyazaki, O.M., Ishibashi, Y., Yuasa, T. And Iwaya-Inoue, M. 2009. Changes in NMR relaxation of rice grains, kernel quality and physicochemical properties in response to a high temperature after flowering in heat-sensitive rice cultivars. *Plant Prod. Sci.* 12:185-192.

Tian, X., Matsui, T., Li, S., Yoshimoto, M., Kobayasi, K. And Hasegawa, T. 2010. Heat-induced floret sterility of hybrid rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under humid and low wind conditions in the field of Jiangnan Basin, China. *Plant Prod. Sci.* 13(3):243-251.

Wang, Y.W., Zhai, P.M. and Tian, H. 2006. Extreme high temperatures in southern China in 2003 under the background of climate change. *Meteorol Mon.* 32(10):27-33.

