



TANGGAPAN FISIOLOGIS DAN HASIL EMPAT KULTIVAR PADI GOGO LOKAL SULAWESI TENGAH TERHADAP CEKAMAN KEKERINGAN

Ruslan Boy^{1*}, Didik Indra Dewa², Eka Tarwaca Susila Putra², Budiastuti Kurniasih²

¹Balai Pengkajian Teknologi Pertanian (BPTP) Sulawesi Tengah, Jl. Palu-Kulawi KM 17, Desa Maku Kecamatan Dolo, Kabupaten Sigi, Sulawesi Tengah (94361)

²Departemen Budidaya Pertanian, Fakultas Pertanian, Universitas Gadjah Mada, Jln. Flora no. 1, Bulaksumur, Sleman, Yogyakarta 5528

* Corresponding Author: boyruslan73@yahoo.co.id

ABSTRACT

[PHYSIOLOGICAL RESPONSES AND YIELDS OF FOUR LOCAL GOGO RICE CULTIVARS OF CENTRAL SULAWESI TO DROUGHT STRESS]. Rice is the most important staple food for Indonesians and can be grown in dry land agroecosystems as an upland rice. The research was conducted to study the physiological mechanisms related to drought resistant schemes on four local upland rice cultivars of Central Sulawesi. Field research was carried out using factorial Completely Randomized Block Design (CRBD) with two factors and three blocks as replication. The first factor was four cultivars of upland rice, i.e., Habo, Hiwanggu, Sunggul, and Lambara; while watering intervals of once in one, two, four and eight days was considered as second factor. The observed variables of this experiment were soil moisture, relative water content of leaf, stomatal conductance, concentration of leaf carbon dioxide, transpiration rate, photosynthesis rate, and yield of grain per grove. The collected data were analyzed with regression using independent variables of soil moisture and dependent variables of relative water content on leaf, stomatal conductance, concentration of carbon dioxide on leaf, transpiration rate, photosynthesis rate and yield of grain per grove. The relationship among observed variables was determined using correlation analysis. The results showed that drought resistant upland rice cultivars (Habo and Sunggul) required less optimum soil moisture than those of non-drought resistant cultivars (Hiwanggu and Lambara) to maximize relative water content, stomatal conductance, carbon dioxide, transpiration rate and photosynthesis rate. Soil moisture contributions to maximum yield of grain per grove on Habo, Sunggul, Hiwanggu and Lambara cultivars were 23.41%, 23.00%, 27.14% and 26.67%, respectively.

Keyword: *physiological activity, drought, upland rice*

ABSTRAK

Padi menjadi komoditas utama dalam memenuhi kebutuhan pangan masyarakat di Indonesia. Padi dapat dikembangkan pada agroekosistem lahan kering berupa padi gogo. Penelitian bertujuan untuk mempelajari mekanisme fisiologis yang terkait dengan skema ketahanan kekeringan pada empat kultivar padi gogo lokal Sulawesi Tengah. Penelitian lapangan dilaksanakan menggunakan Rancangan Acak Kelompok Lengkap (RAKL) faktorial dua faktor dengan tiga blok sebagai ulangan. Faktor pertama adalah empat kultivar padi gogo yaitu Habo, Hiwanggu, Sunggul, dan Lambara. Sedangkan faktor kedua adalah interval penyiraman yaitu satu hari, dua hari, empat hari, dan delapan hari sekali. Variabel yang menjadi fokus kajian adalah kadar lengas tanah, kadar air relatif daun, konduktansi stomata, konsentrasi karbon dioksida daun, laju transpirasi, laju fotosintesis, dan hasil gabah per rumpun. Data yang diperoleh selanjutnya dianalisis regresi dengan variabel bebas adalah kadar lengas tanah sedangkan variabel tidak bebas adalah kadar air relatif daun, konduktansi stomata, konsentrasi karbon dioksida daun, laju transpirasi, laju fotosintesis, dan hasil gabah per rumpun. Hubungan antar variabel pengamatan ditentukan dengan analisis korelasi. Hasil penelitian menunjukkan bahwa kelompok kulivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) memerlukan kadar lengas tanah optimum yang lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara) untuk memaksimalkan kadar air relatif, konduktansi stomata, karbon dioksida, laju transpirasi, dan laju fotosintesis. Kadar lengas tanah yang menyebabkan hasil gabah per rumpun maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 23,41%, 23,00%, 27,14%, dan 26,67%.

Kata kunci: *aktivitas fisilogis, kekeringan, padi gogo*

PENDAHULUAN

Padi menjadi komoditas utama dalam memenuhi kebutuhan pangan masyarakat di Indonesia. Di belahan dunia padi merupakan tanamanereal penting yang menjadi makanan pokok sekitar tiga miliar manusia (Ha, 2014) dan sekitar 50% sampai 80% dari mereka menjadikan padi sebagai asupan kalori harian (Khus, 2005). Padi dapat dikembangkan pada agroekosistem lahan kering berupa padi gogo. Lahan kering mempunyai ketersediaan air tergantung pada pasokan air hujan, sehingga pengembangan padi gogo di lahan kering harus disesuaikan dengan kondisi curah hujan wilayah setempat. Penelitian yang dilakukan oleh Tran (1986) dan Ahmadi (2004) menunjukkan bahwa padi gogo yang ditanam pada kondisi aerob dengan mudah menghadapi cekaman kekeringan.

Air merupakan molekul terpenting pada kelangsungan hidup tanaman, namun disisi lain sumber dayanya sangat terbatas (Wang *et al.*, 2012). Ketersediaan air yang terbatas mengakibatkan tanaman mengalami cekaman kekeringan (Shao *et al.*, 2008). Cekaman kekeringan dapat terjadi dalam jangka waktu yang singkat maupun panjang, tergantung kondisi iklim setempat. Kondisi ini dapat terjadi selama periode pertumbuhan padi di daerah tada hujan yang menyebabkan stres akibat kekeringan dengan intensitas yang bervariasi (Venuprasad *et al.*, 2007). Pengaruh cekaman kekeringan terhadap tanaman padi tergantung pada jenis varietas, fase perkembangan tanaman, serta durasi dan intensitas cekaman kekeringan (Phung *et al.*, 2011).

Kekeringan dapat mempengaruhi proses fisiologis tanaman padi. Perubahan fisiologis yang terjadi sebagai bentuk respon tanaman padi terhadap stres kekeringan diantaranya penurunan fotosintesis, transpirasi, konduktansi stomata, serta kadar air relatif (Pandey *et al.*, 2015). Optimasi proses fisiologis merupakan salah satu syarat untuk meningkatnya produktivitas tanaman di bawah kondisi kekeringan (Serraj *et al.*, 2009). Pengetahuan tentang respon fisiologis dapat berkontribusi bagi kajian-kajian tentang ketahanan kekeringan pada tanaman padi yang sedang dilakukan (Maisura *et al.*, 2014).

Sulawesi Tengah merupakan salah satu provinsi di Indonesia yang sebagian petaninya berusaha tani padi gogo lokal di wilayah dengan curah hujan yang terbatas. Untuk meminimalisir dampak cekaman kekeringan yang terjadi, diperlukan upaya peningkatan ketahanan tanaman padi gogo terhadap kekeringan di lahan kering dengan memanfaatkan kultivar yang memiliki potensi toleran terhadap kekeringan. Tujuan penelitian adalah mempelajari mekanisme ketahanan kekeringan varietas padi gogo lokal asal

Sulawesi Tengah mendasarkan pada indikator fisiologis yang meliputi kadar air relatif, konduktansi stomata, carbon dioksida, laju transpirasi, laju fotosintesis, hasil gabah per rumpun serta bobot kering total per rumpun.

METODE PENELITIAN

Waktu dan tempat

Penelitian ini dilakukan di Kebun Percobaan Banguntapan Fakultas Pertanian Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta. Rentang waktu penelitian dari bulan Mei sampai September 2018. Ketinggian tempat penelitian sekitar 100 m dpl. Selama periode pertumbuhan kondisi iklim musim kering, suhu rata-rata 25,75 °C serta kelembaban rata-rata 79,82%.

Bahan dan peralatan

Kultivar padi gogo lokal berasal dari Palu, Sulawesi Tengah. Sejumlah 4 kultivar padi gogo terdiri atas Habo, Sunggul, Hiwanggu, serta Lambara. Peralatan utama yang digunakan adalah Oven, timbangan digital serta *Portable Photosynthesis System Li-COR 6400*.

Rancangan percobaan

Percobaan disusun menggunakan Rancangan Acak Kelompok Lengkap (RAKL) faktorial dengan tiga blok sebagai ulangan. Faktor pertama adalah empat kultivar padi gogo terseleksi yaitu: Kultivar Habo mewakili hasil tinggi tahan kering (HT-TK), Sunggul mewakili hasil rendah tahan kering (HR-TK), Hiwanggu mewakili hasil tinggi tidak tahan kering (HT-TTK), serta Lambara mewakili hasil rendah tidak tahan kering (HR-TTK). Faktor kedua adalah interval penyiraman yaitu setiap hari sekali setara kadar lengas 31,54%, dua hari setara kadar lengas 27,85%, empat hari sekali setara kadar lengas 23,36% serta delapan hari setara kadar lengas 13,41%. Tanah penelitian kondisi kapasitas lapangan pada kadar lengas 33,34% (pF 2,54) dan titik layu tetap kadar lengas 8,14% (pF 4,2).

Prosedur penelitian

Penelitian menguji 4 kultivar padi gogo dalam polibag ukuran 35 cm x 35 cm dengan bobot 10 kg. Menggunakan jenis tanah inceptisol, pupuk anorganik SP-36 dengan dosis 25 kg/ha (0,10 g/polybag P), Urea 280 kg/ha (1,07 g/polibag N), KCl 30 kg/ha (0,11 g/polibag K), serta pupuk organik kotoran

ternak 2000 kg/ha (7,69 g/polibag). Setiap kultivar ditanam satu benih padi dalam satu polibag. Perlakuan cekaman kekeringan dimulai saat tanaman padi gogo berumur 16 hari setelah tanam (hst) dan berakhir saat umur dua minggu menjelang panen. Pengambilan sampel destruktif untuk pengukuran variabel fisiologis dilakukan pada 12 mst.

Tingkat ketahanan tanaman padi gogo terhadap cekaman kekeringan ditentukan menggunakan indikator indeks sensitivitas :

$$\text{Indeks sensitivitas cekaman} = \frac{1-Y_s/Y_p}{1-Y_{\bar{s}}/\bar{Y_p}}$$

Y_s adalah hasil suatu kultivar saat tercekam (penyiraman delapan hari), Y_p adalah hasil suatu kultivar saat tidak tercekam (penyiraman setiap hari), Y_s adalah rata-rata hasil dari semua kultivar kondisi tercekam, Y_p adalah rata-rata hasil dari semua kultivar kondisi tidak tercekam (Fernandez, 1992). Kriteria suatu kultivar tahan cekaman kekeringan jika mempunyai nilai SSI < 0,5 dan medium jika $0,5 < SSI < 1$ serta tidak tahan kekeringan jika $SSI > 1$ (Fischer & Maurer, 1978).

Variabel Pengamatan

Variabel yang diamati pada penelitian ini ialah Kadar air relatif (KAR), konduktansi stomata (KS), karbon dioksida (CO_2) sel, laju transpirasi (LT), laju fotosintesis (LF), serta hasil gabah per rumpun.

Kadar air relatif. Penentuan kebutuhan air relatif, dilakukan dengan cara mengambil daun padi segar 6 potong (1 cm^2) dimasukkan ke dalam tabung dan disegel. Tabung dan daun ditimbang untuk menentukan berat awal (FW), kemudian ditambahkan 1 mL ddH₂O mencapai tinggi tabung 1 cm. Selanjutnya diinkubasi selama 24 jam pada suhu ruang. Setelah itu penimbangan untuk menentukan bobot turgid (TW), kemudian dikeringkan pada 70 °C selama 48 jam dan ditimbang untuk menentukan bobot kering (DW). Nilai RWC dihitung dengan rumus (Stocker, 1929 cit Mullan & Pietragalla, 2011):

$$\text{RCW (\%)} = \frac{\text{Fresh weight} - \text{Dry weight}}{\text{Turgid weight} - \text{Dry weight}} \times 100\%$$

Konduktansi stomata, konsentrasi karbondioksida daun, laju transpirasi, dan laju fotosintesis. Diamati menggunakan alat ukur A Portable Photosynthesis System (Model Li-6400, LICOR inc Lincoln NE, USA). Rentang waktu pengukuran dilaksanakan dari jam 10:00 sampai 12:00 WIB dalam kondisi cuaca

cerah (tidak berawan). Obyek pengukuran adalah bagian abaxial tengah daun pertama setelah daun bendera.

Hasil gabah per rumpun. Gabah kering panen per rumpun ditentukan dengan menimbang semua hasil gabah setiap perlakuan dalam polibag yang dijadikan sampel pengamatan pada kondisi kadar air gabah 14%.

Analisis Data

Untuk melihat pengaruh interval penyiraman terhadap kultivar padi gogo pada variabel yang diamati digunakan ANOVA $\alpha 5\%$, kemudian dilanjutkan uji HSD-Tukey $\alpha 5\%$. Untuk menentukan kadar lengas optimum pada variabel pengamatan, menggunakan analisis regresi linear sederhana.

HASIL DAN PEMBAHASAN

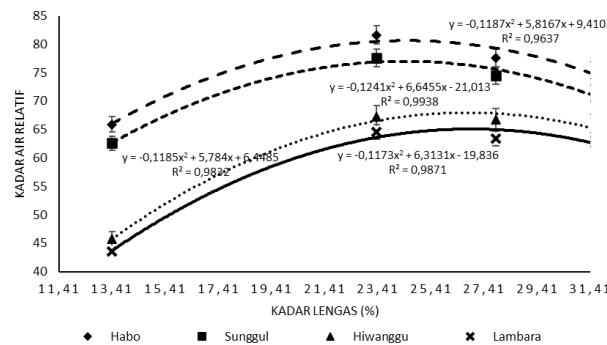
Variabel kadar air relatif, konduktansi stomata, karbon dioksida, laju transpirasi, laju fotosintesis, dan hasil gabah per rumpun yang dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas, dapat dilihat melalui hubungan kurva polynomial. Kelompok kulivar padi gogo tahan kering memerlukan kadar lengas optimum yang lebih rendah yakni untuk Habo 23,38% setara 70,13% kapasitas lapangan dan Sunggul 23,69% setara 71,06% kapasitas lapangan jika dibandingkan dengan kelompok kulivar padi gogo tidak tahan kering Hiwanggu 26,75% setara 80,23% dan Lambara 27,11% setara 81,31%.

Kadar air relatif

Kadar air relatif (KAR) daun padi gogo dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas. Kelompok kulivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) mencapai KAR daun maksimum pada kadar lengas tanah yang jauh lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kulivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara). Habo dan Sunggul (kelompok tahan kering) juga memiliki KAR daun maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan Hiwanggu dan Lambara (kelompok tidak tahan kering).

Pada sesama kulivar padi gogo tahan kering, kulivar berdaya hasil tinggi (Habo) memiliki KAR daun maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kulivar berdaya hasil rendah (Sunggul). Sedangkan di antara sesama kulivar padi gogo yang tidak tahan kering, kulivar berdaya hasil tinggi (Hiwanggu) memiliki KAR daun maksimum yang juga lebih tinggi jika dibandingkan dengan kulivar berdaya hasil rendah (Lambara). Kadar lengas tanah

yang menyebabkan KAR daun maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 24,50% (KAR daun maksimum 80,67%), 24,41% (KAR daun maksimum 77.03%), 26,77% (KAR daun maksimum 69,95%), dan 26,91% (KAR daun maksimum 65,11%).



Gambar 1. Hubungan kadar lengas dan kadar air relatif empat kultivar padi gogo

Respon yang bervariasi antara kultivar tahan kering dan tidak tahan kering pada variabel KAR daun mengindikasikan keberagaman dalam hal tingkat kepekaan terhadap cekaman kekeringan. Kultivar padi gogo tidak tahan kering mulai mengalami penurunan KAR daun ketika kadar lengas tanah kurang dari 26,77% (Hiwanggu) dan 26,91% (Lambara). Sedangkan pada kelompok kultivar padi gogo tahan kering, KAR daunnya baru menurun ketika kadar lengas tanah di bawah 24,50% (Habo) dan 24,41% (Sunggul). Pada kultivar padi gogo tahan kering, penurunan kadar lengas tanah sampai dengan 24,50% (Habo) dan 24,41% (Sunggul) justru menyebabkan KAR daun kedua kultivar tersebut maksimum. Pada kondisi kadar lengas tanah sekitar 24%, potensial air jaringan Habo dan Sunggul masih terjaga sehingga daun tetap turgid yang berimplikasi nilai KAR tinggi. Sedangkan pada kadar lengas tanah yang kurang dari 24%, Habo dan Sunggul sekalipun yang merupakan kelompok kultivar tahan kering sudah mengalami penurunan potensial air jaringan sehingga menyebabkan hidrasi daun yang ditandai oleh penurunan KAR daun.

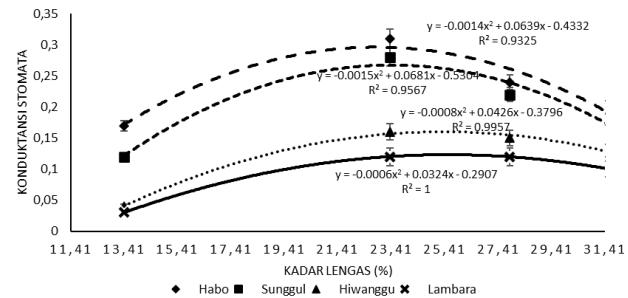
Berdasarkan penjelasan pada paragraf sebelumnya jelas bahwa kultivar padi gogo tahan kering mencapai KAR daun maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar padi gogo tidak tahan kering. Hal ini cukup sejalan dengan beberapa hasil penelitian terdahulu. Ritchie *et al.* (1990), Chatum *et al.* (2010), Wang (2010), Almeselmani *et al.* (2011), Cabello *et al.* (2013), dan Ha (2014) menyatakan bahwa kultivar tanaman yang mampu

mempertahankan KAR daun tetap tinggi ketika tercekam kekeringan bersifat toleran terhadap cekaman kekeringan.

Konduktansi stomata

Konduktansi stomata kultivar padi gogo dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas. Kelompok kultivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) mencapai konduktansi stomata maksimum pada kadar lengas tanah yang jauh lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara). Habo dan Sunggul (kelompok tahan kering) juga memiliki konduktansi stomata maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan Hiwanggu dan Lambara (kelompok tidak tahan kering).

Pada sesama kultivar padi gogo tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Habo) memiliki konduktansi stomata maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Sunggul). Sedangkan diantara sesama kultivar padi gogo yang tidak tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Hiwanggu) juga memiliki konduktansi stomata maksimum yang juga lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Lambara). Kadar lengas tanah yang menyebabkan konduktansi stomata maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 22,82% (konduktansi stomata $0,30 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 22,70% (konduktansi stomata $0,24 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), 26,62% (konduktansi stomata $0,19 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), dan 27,00% (konduktansi stomata $0,15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$).



Gambar 2. Hubungan kadar lengas dan konduktansi stomata empat kultivar padi gogo

Respon yang bervariasi antara kultivar tahan kering dan tidak tahan kering pada variabel konduktansi stomata mengindikasikan keberagaman dalam hal tingkat kepekaan terhadap cekaman kekeringan. Kultivar padi gogo tidak tahan kering mulai mengalami penurunan konduktansi stomata ketika kadar lengas tanah kurang dari 26,62% (Hiwanggu) dan

27,00% (Lambara). Sedangkan pada kelompok kultivar padi gogo tahan kering, konduktansi stomatanya baru menurun ketika kadar lengas tanah di bawah 22,82% (Habo) dan 22,70% (Sunggul). Pada kultivar padi gogo tahan kering, penurunan kadar lengas tanah sampai dengan 22,82% (Habo) dan 22,70% (Sunggul) justru menyebabkan konduktansi stomata kedua kultivar tersebut maksimum.

Pada kondisi kadar lengas tanah sekitar 22%, kadar air pada tanaman masih berada pada batas normal sehingga sel tanaman tetap turgor, khususnya pada kultivar padi gogo kelompok tahan kering. Namun demikian, penurunan kadar lengas tanah hingga kurang dari 22,82% (Habo) dan 22,70% (Sunggul) menyebabkan sel penjaga kehilangan turgor sehingga stomata cenderung menutup dan konduktansinya menurun. Hal ini dilakukan oleh tanaman sebagai strategi untuk mengurangi kehilangan air yang berlebihan melalui penutupan stomata yang berimplikasi dengan menurunnya konduktansi stomata.

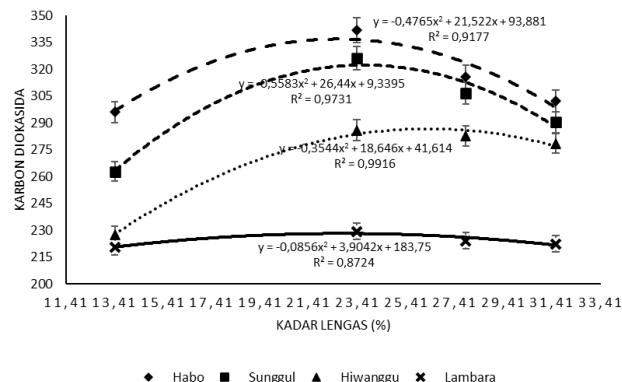
Kondisi ini cukup sejalan dengan hasil penelitian beberapa peneliti terdahulu. Menurut Lo Gullo *et al.* (2003), penurunan konduktansi stomata merupakan strategi untuk mengurangi atau menghambat keluarnya air secara berlebihan agar status air sel dapat diperlakukan sesuai kebutuhan tanaman. Pengaturan pembukaan stomata dilakukan untuk menghindari kehilangan air yang berlebihan melalui proses transpirasi, sehingga pada saat mengalami cekaman kekeringan maka stomata menutup (Mansfield *et al.*, 1990). Di sisi lain, tanaman tetap menjaga pembukaan stomata dikarenakan penutupan stomata menghentikan proses metabolisme penting dalam tanaman (Tanaka *et al.*, 2005). Tanaman padi varietas IR64 yang diberi stres kekeringan ekstrim terjadi penurunan konduktansi stomata (He *et al.*, 2009). Penelitian lainnya dengan perlakuan kekeringan pada kultivar padi dataran tinggi Kultivar CT9993 dan padi dataran rendah IR62266 tidak menunjukkan perbedaan konduktansi yang signifikan (Wang *et al.*, 2009). Sama halnya pada tanaman jagung yang diberi perlakuan kekeringan mengakibatkan penurunan konduktansi stomata (Pelleschi *et al.*, 1997). Tanaman *Jatropha curcas* menunjukkan penurunan konduktansi stomata sebesar 96% sampai 99% pada kadar lengas tanah 15% (Sapeta *et al.*, 2013).

Karbon dioksida

Konsentrasi karbon dioksida (CO_2) daun kultivar padi gogo dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas. Kelompok kultivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) memiliki konsentrasi CO_2 daun maksimum pada kadar lengas tanah yang jauh lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara). Habo dan Sunggul (kelompok tahan

kering) juga memiliki konsentrasi CO_2 daun maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan Hiwanggu dan Lambara (kelompok tidak tahan kering).

Pada sesama kultivar padi gogo tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Habo) memiliki konsentrasi CO_2 daun maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Sunggul). Sedangkan di antara sesama kultivar padi gogo yang tidak tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Hiwanggu) juga memiliki konsentrasi CO_2 daun maksimum yang juga lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Lambara). Kadar lengas tanah yang menyebabkan konsentrasi CO_2 daun maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 22,90% (konsentrasi CO_2 daun 317,88 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$), 23,25% (konsentrasi CO_2 daun 308,00 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$), 26,50% (konsentrasi CO_2 daun 268,36 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$), dan 26,47% (konsentrasi CO_2 daun 247,00 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol}$).



Gambar 3. Hubungan kadar lengas dan karbon dioksida empat kultivar padi gogo

Respon yang bervariasi antara kultivar tahan kering dan tidak tahan kering pada variabel konsentrasi CO_2 daun mengindikasikan keberagaman dalam hal tingkat kepekaan terhadap cekaman kekeringan. Kultivar padi gogo tidak tahan kering mulai mengalami penurunan konsentrasi CO_2 daun ketika kadar lengas tanah kurang dari 26,50% (Hiwanggu) dan 26,47% (Lambara). Sedangkan pada kelompok kultivar padi gogo tahan kering, konsentrasi CO_2 daunnya baru menurun ketika kadar lengas tanah di bawah 22,90% (Habo) dan 23,25% (Sunggul). Pada kultivar padi gogo tahan kering, penurunan kadar lengas tanah sampai dengan 22,90% (Habo) dan 23,25% (Sunggul) justru menyebabkan konsentrasi CO_2 kedua kultivar tersebut maksimum.

Pada kondisi kadar lengas tanah sekitar 22,90% (Habo) dan 23,25% (Sunggul) konsentrasi CO_2 daun kedua kultivar tersebut mencapai maksimum. Hal ini berhubungan dengan konduktansi stomata daun yang juga maksimum pada kedua kultivar

tersebut pada tingkatan kadar lengas tanah yang demikian. Pada kadar lengas tanah 22,90% (Habo) dan 23,25% (Sunggul), kadar air relatif daun tanaman masih berada pada batas normal sehingga sel tanaman tetap turgor. Sel daun yang turgor menyebabkan stomata membuka lebih lebar sehingga konduktansi stomatanya maksimum. Konduktansi stomata yang maksimum meningkatkan laju serapan CO_2 oleh mesofil daun sehingga konsentrasi CO_2 daunnya juga maksimum. Namun demikian, penurunan kadar lengas tanah hingga kurang dari 22,90% (Habo) dan 23,25% (Sunggul) menyebabkan sel penjaga kehilangan turgor sehingga stomata cenderung menutup dan konduktansinya menurun. Hal ini dilakukan oleh tanaman sebagai strategi untuk mengurangi kehilangan air yang berlebihan melalui penutupan stomata yang berimplikasi penurunan konduktansi stomata. Konduktansi stomata yang menurun menghambat serapan CO_2 oleh mesofil daun sehingga mengakibatkan penurunan pada konsentrasi CO_2 daun.

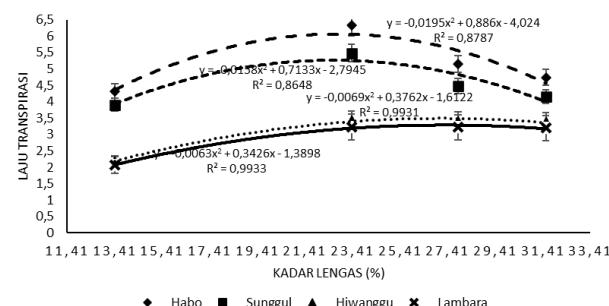
Kondisi ini cukup sejalan dengan hasil penelitian beberapa peneliti terdahulu yang menyatakan bahwa perbedaan dalam respon pertahanan di bawah peningkatan CO₂ mungkin juga berasal dari perbedaan spesies, karena kelompok spesies yang berbeda cenderung bereaksi secara berbeda terhadap peningkatan CO₂ pada tingkat fisiologis (Zlatev, 2012). Tumbuhan dapat menyimpan karbon jika tumbuhan tersebut menyerap dan menyimpan karbon dalam jangka waktu tertentu sebelum karbon terlepas kembali ke atmosfer melalui dekomposisi tumbuhan (Diaz *et al.*, 2009). Peningkatan CO₂ dapat meningkatkan antioksidan enzimatik yang berperan untuk mengurangi efek oksidasi dari Spesies Oksigen Reaktif (ROS) pada tanaman anggur dan tomat yang diberi perlakuan stres kekeringan (Zhu, 2012). Hasil penelitian lain menyatakan bahwa peningkatan kadar CO₂ sel dapat melindungi tanaman dari dampak peningkatan stres kekeringan (Liu, 2003).

Laju transpirasi

Laju transpirasi kultivar padi gogo dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas. Kelompok kultivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) memiliki laju transpirasi maksimum pada kadar lengas tanah yang jauh lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara). Habo dan Sunggul (kelompok tahan kering) juga memiliki laju transpirasi maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan Hiwanggu dan Lambara (kelompok tidak tahan kering).

Pada sesama kultivar padi gogo tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Habo) memiliki laju transpirasi maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan

dengan kultivar berdaya hasil rendah (Sunggul). Sedangkan diantara sesama kultivar padi gogo yang tidak tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Hiwanggu) juga memiliki laju transpirasi maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Lambara). Kadar lengas tanah yang menyebabkan laju transpirasi maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 22,72% (laju transpirasi 6,04 mmol H₂O/m²s), 22,57% (laju transpirasi 5,26 mmol H₂O/m²s), 27,26% (laju transpirasi 3,52 mmol H₂O/m²s), 27,19% (laju transpirasi 3,27 mmol H₂O/m²s).



Gambar 4. Hubungan kadar lengas dan laju transpirasi empat kultivar padi gogo

Respon yang bervariasi antara kultivar tahan kering dan tidak tahan kering pada variabel laju transpirasi mengindikasikan keberagaman dalam hal tingkat kepekaan terhadap cekaman kekeringan. Kultivar padi gogo tidak tahan kering mulai mengalami penurunan laju transpirasi ketika kadar lengas tanah kurang dari 27,26% (Hiwanggu) dan 27,19% (Lambara). Sedangkan pada kelompok kultivar padi gogo tahan kering, laju transpirasinya baru menurun ketika kadar lengas tanah di bawah 22,72% (Habo) dan 22,57% (Sunggul). Pada kultivar padi gogo tahan kering, penurunan kadar lengas tanah sampai dengan 22,2% (Habo) dan 22,57% (Sunggul) justru menyebabkan laju transpirasi kedua kultivar tersebut maksimum.

Pada kondisi kadar lengas tanah sekitar 22,72% (Habo) dan 22,57% (Sunggul) laju transpirasi kedua kultivar tersebut mencapai maksimum. Hal ini berhubungan dengan konduktansi stomata daun yang juga maksimum pada kedua kultivar tersebut pada tingkatan kadar lengas tanah yang demikian. Pada kadar lengas tanah 22,72% (Habo) dan 22,57% (Sunggul), kadar air relatif daun tanaman masih berada pada batas normal sehingga sel tanaman tetap turgor. Sel daun yang turgor menyebabkan stomata membuka lebih lebar sehingga konduktansi stomatanya maksimum. Konduktansi stomata yang maksimum menyebabkan laju tran-

spirasi juga maksimum. Namun demikian, penurunan kadar lengas tanah hingga kurang dari 22.72% (Habo) dan 22.57% (Sunggul) menyebabkan sel penjaga kehilangan turgor sehingga stomata cenderung menutup dan konduktansinya menurun. Hal ini dilakukan oleh tanaman sebagai strategi untuk mengurangi kehilangan air yang berlebihan melalui penutupan stomata yang berimplikasi pada penurunan konduktansi stomata. Konduktansi stomata yang menurun menghambat laju transpirasi.

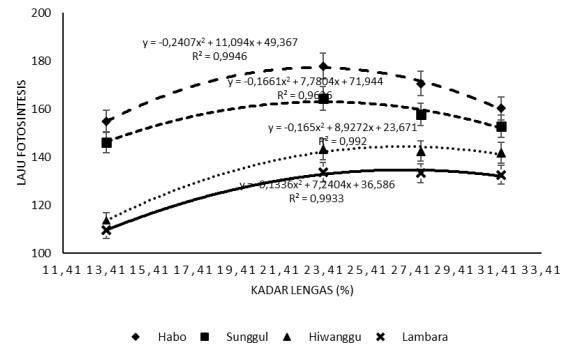
Kondisi ini cukup sejalan dengan hasil penelitian beberapa peneliti terdahulu yang menyatakan bahwa kehilangan air pada tanaman padi gogo melalui proses traspirasi merupakan suatu akibat yang tidak terhindarkan. Beberapa penelitian terdahulu menyatakan bahwa penurunan laju transpirasi dikontrol oleh konduktivitas stomata (Duan *et al.*, 2008). Penurunan laju transpirasi ini ditandai dengan penyempitan atau penutupan stomata, karena sebagian besar air yang keluar pada proses transpirasi adalah melalui stomata (Pallardy, 2008). Stres kekeringan secara substansial mengurangi laju transpirasi pada kultivar padi, kultivar tahan kekeringan CT9993 mengalami penurunan sebesar 51% lebih kecil dari Kultivar tidak tahan kekeringan IR62266 sebesar 63% (Wanga, 2009). Penurunan transpirasi juga terjadi pada jagung dengan perlakuan kondisi kekeringan, yang mana laju transpirasinya lebih rendah jika dibandingkan dengan tanaman jagung pada kondisi cukup air (Zhu *et al.*, 2012).

Laju fotosintesis

Laju fotosintesis kultivar padi gogo dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas. Kelompok kultivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) memiliki laju fotosintesis maksimum pada kadar lengas tanah yang jauh lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara). Habo dan Sunggul (kelompok tahan kering) juga memiliki laju fotosintesis maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan Hiwanggu dan Lambara (kelompok tidak tahan kering).

Pada sesama kultivar padi tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Habo) memiliki laju fotosintesis maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Sunggul). Sedangkan di antara sesama kultivar padi gogo yang tidak tahan kering, kultivar berdaya hasil tinggi (Hiwanggu) juga memiliki laju fotosintesis maksimum yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar berdaya hasil rendah (Lambara). Kadar lengas tanah yang menyebabkan laju fotosintesis maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara

secara berurutan adalah 23,04% (laju fotosintesis 177,20 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$), 23,42% (laju fotosintesis 163,06 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$), 27,05% (laju fotosintesis 144,42 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$), dan 27,10% (laju fotosintesis 134,69 $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2\text{s}$).



Gambar 5. Hubungan kadar lengas dan laju fotosintesis empat kultivar padi gogo

Respon yang bervariasi antara kultivar tahan kering dan tidak tahan kering pada variabel laju fotosintesis mengindikasikan keberagaman dalam hal tingkat kepekaan terhadap cekaman kekeringan. Kultivar padi gogo tidak tahan kering mulai mengalami penurunan laju fotosintesis ketika kadar lengas tanah kurang dari 27,05% (Hiwanggu) dan 27,10% (Lambara). Sedangkan pada kelompok kultivar padi gogo tahan kering, laju fotosintesinya baru menurun ketika kadar lengas tanah di bawah 23,04% (Habo) dan 23,42% (Sunggul). Pada kultivar padi gogo tahan kering, penurunan kadar lengas tanah sampai dengan 23,04% (Habo) dan 23,42% (Sunggul) justru menyebabkan laju fotosintesis kedua kultivar tersebut maksimum.

Pada kondisi kadar lengas tanah sekitar 23,04% (Habo) dan 23,42% (Sunggul) laju fotosintesis kedua kultivar tersebut mencapai maksimum. Hal ini berhubungan dengan konsentrasi CO_2 daun yang juga maksimum pada kedua kultivar tersebut pada tingkatan kadar lengas tanah yang demikian. Kadar CO_2 daun yang tinggi merupakan jaminan bagi tingginya laju fotosintesis. Pada kadar lengas tanah 23,04% (Habo) dan 23,42% (Sunggul), kadar air relatif daun tanaman masih berada pada batas normal sehingga stomata membuka lebih lebar. Stomata yang membuka lebih lebar menyebabkan konsentrasi CO_2 daun maksimal. Konsentrasi CO_2 daun yang maksimal pada akhirnya juga memaksimalkan laju fotosintesis tanaman.

Penurunan kadar lengas tanah hingga kurang dari 23,04% (Habo) dan 23,42% (Sunggul) menyebabkan sel penjaga kehilangan turgor sehingga stomata cenderung menutup dan konduktansinya menurun. Hal ini dilakukan oleh tanaman sebagai strategi untuk mengurangi kehilangan air yang berlebihan melalui penutupan stomata

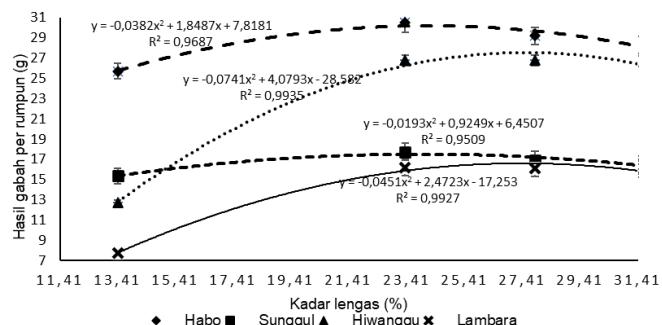
yang berimplikasi penurunan konduktansi stomata. Konduktansi stomata yang menurun menghambat serapan CO₂ mesofil daun sehingga kadarnya dalam daun menurun. Penurunan konsentrasi CO₂ daun dalam waktu yang singkat menyebabkan pelambatan laju fotosintesis.

Kondisi ini cukup sejalan dengan hasil penelitian beberapa peneliti terdahulu. Tanaman padi gogo yang tercekam kekeringan mengalami gangguan metabolisme sehingga menyebabkan penurunan laju fotosintesis. Menurut Pandey (2014) penurunan laju fotosintesis pada kondisi cekaman kekeringan disebabkan beberapa komponen utama mengalami gangguan yang diawali dengan penutupan stomata yang menyebabkan difusi CO₂ terhambat, mengurangi aktivitas enzim fotosintetik yang berhubungan dengan pembentukan triose-fosfat dan penurunan efisiensi fotokimia PSII. Yang *et al.*, (2016) juga menyatakan bahwa kekeringan menurunkan proses fotosintesis pada tanaman padi. Penelitian lainnya menemukan padi IRAT109 yang toleran kekeringan mengalami penurunan laju fotosintesis lebih rendah (47%) jika dibandingkan padi Zhenshan 79B yang rentan kekeringan (60%) ketika keduanya diberi perlakuan kekeringan secara bersamaan (Ji *et al.*, 2012). Penelitian perlakuan cukup air dan kekeringan pada padi tahan kering CT9993 menghasilkan laju fotosintesis yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan kultivar padi tidak tahan kering IR62266 (Wanga, 2009). Pada tanaman *Jatropha curcas* terjadi penurunan fotosintesis sekitar 77% sampai 78% pada cekaman kekeringan 30% -15 % air tanah (Sapeta *et al.*, 2013). Tanaman lada menunjukkan bahwa cekaman kekeringan menurunkan laju fotosintesis (Delfine *et al.*, 2001). Demikian juga pada tanaman gandum Zagros yang toleran kekeringan penurunan laju fotosintesis lebih rendah dibandingkan dengan gandum Marvdasht yang tidak toleran kekeringan (Saeedipour, 2011).

Hasil gabah per rumpun

Hasil gabah per rumpun kultivar padi gogo dipengaruhi oleh interaksi antar kultivar dengan kadar lengas. Kelompok kultivar padi gogo tahan kering (Habo dan Sunggul) memiliki hasil gabah per rumpun maksimum pada kadar lengas tanah yang jauh lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara). Kadar lengas tanah yang menyebabkan hasil gabah per rumpun maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 23.41% (hasil gabah per rumpun 31.54 g), 23.00% (hasil gabah per rumpun 17.03 g), 27.14% (hasil gabah per rumpun 25.77 g), 26.67% (hasil gabah per rumpun 14.11 g).

Respon yang bervariasi antara kultivar tahan kering dan tidak tahan kering pada variabel kadar lengas tanah yang menyebabkan hasil gabah per rumpun maksimum.



Gambar 6. Hubungan kadar lengas dan hasil gabah per rumpun empat kultivar padi gogo

Hal ini mengindikasikan keberagaman dalam hal tingkat kepekaan terhadap cekaman kekeringan. Kultivar padi gogo tidak tahan kering mulai mengalami penurunan hasil gabah per rumpun ketika kadar lengas tanah kurang dari 27.14% (Hiwanggu) dan 26.67% (Lambara). Sedangkan pada kelompok kultivar padi gogo tahan kering, hasil gabah per rumpunnya baru menurun ketika kadar lengas tanah di bawah 23.41% (Habo) dan 23.00% (Sunggul). Pada kultivar padi gogo tahan kering, penurunan kadar lengas tanah sampai dengan 23.41% (Habo) dan 23.00% (Sunggul) justru menyebabkan hasil gabah per rumpun kedua kultivar tersebut maksimum.

Pada kondisi kadar lengas tanah sekitar 23,41% (Habo) dan 23,00% (Sunggul) hasil gabah per rumpun kedua kultivar tersebut mencapai maksimum. Hal ini berhubungan dengan laju fotosintesis yang juga maksimum pada kedua kultivar tersebut pada tingkatan kadar lengas tanah yang demikian. Pada kadar lengas tanah 23,41% (Habo) dan 23,00% (Sunggul), kadar air relatif daun tanaman masih berada pada batas normal sehingga stomata membuka lebih lebar. Stomata yang membuka lebih lebar menyebabkan konsentrasi CO₂ daun maksimal. Konsentrasi CO₂ daun yang maksimal pada akhirnya juga memaksimalkan laju fotosintesis tanaman. Laju fotosintesis yang maksimal merupakan jaminan bagi hasil gabah per rumpun yang juga maksimal.

Penurunan kadar lengas tanah hingga kurang dari 23.41% (Habo) dan 23.00% (Sunggul) menyebabkan sel penjaga kehilangan turgor sehingga stomata cenderung menutup dan konduktansinya menurun. Konduktansi stomata yang menurun menghambat serapan CO₂ mesofil daun sehingga kadarnya dalam daun menurun. Penurunan konsentrasi CO₂ daun dalam waktu yang singkat menyebabkan pelambatan laju fotosintesis dan berdampak pada hasil gabah per rumpun yang lebih rendah.

Kondisi ini sejalan dengan hasil penelitian beberapa peneliti terdahulu, yang menyatakan bahwa

penurunan hasil gabah saat terjadi cekaman kekeringan disebabkan oleh penurunan asimilasi CO₂, penurunan konduktansi stomata, penurunan pigmen fotosintesis, terganggunya hubungan air tanaman, penurunan aktivitas sukrosa, penurunan sintesis pati serta partisi asimilasi yang menyebabkan pertumbuhan dan produktivitas terhambat (Anjum *et al.*, 2011). Keadaan ekologi seperti kekurangan air pada fase reproduktif dapat menurunkan hasil tanaman padi sampai 60% (Davatgar *et al.*, 2009). Demikian juga hasil penelitian lain menyatakan bahwa kekeringan yang terjadi selama fase pembungaan pada tanaman padi berakibat pada rendahnya fertilitas gabah (Liu *et al.*, 2006), Jumlah gabah total menurun secara drastis ketika tanaman mendapat cekaman kekeringan pada fase pembungaan (Sarvestani *et al.*, 2008). Stres air selama fase pengeisan biji mengakibatkan penurunan berat biji (He-Zheng *et al.*, 2010).

Korelasi antar variabel

Terdapat korelasi diantara variabel-variabel fisiologis ($p<0,01$) (Tabel 1). Semua variabel fisiologis yang menjadi fokus kajian juga memiliki korelasi dengan bobot gabah per rumpun ($p<0.01$). Padi gogo yang diuji selama mengalami cekaman kekeringan, maka kadar air tanaman akan terus berkurang yang menyebabkan sel kehilangan tekanan turgor. Korelasi di antara semua variabel fisiologis bersifat positif, begitu juga dengan korelasi antara semua variabel fisiologis dengan bobot gabah per rumpun.

Tanaman padi gogo terpapar kekeringan melakukan modifikasi fisiologis dalam bentuk penurunan kadar air relatif daun dan penyempitan lebar bukaan stomata. Lebar bukaan stomata menyempit karena sel

penjaga stomata kehilangan tekanan turgor sehingga sel tersebut lembek dan akhirnya menutupi lubang stomata. Lebar bukaan stomata yang menyempit dimaksudkan untuk mengurangi jumlah air yang hilang melalui penurunan laju transpirasi. Pada kondisi cekaman kekeringan, tanaman yang punya toleransi menjaga kadar air relatif jaringannya agar tetap normal dengan cara mengurangi laju kehilangan air.

Lebar bukaan stomata yang menyempit menyebabkan konduktansinya jauh menurun. Konduktansi stomata yang jauh menurun menyebabkan gangguan pada serapan CO₂ oleh mesofil daun. Hal ini menyebabkan kandungan CO₂ pada mesofil daun jauh menurun. Kandungan CO₂ daun yang menurun berpotensi menghambat laju fotosintesis daun dan dalam jangka panjang menyebabkan penurunan bobot gabah per rumpun. Hal tersebut sejalan dengan hasil penelitian beberapa peneliti sebelumnya yaitu Biswas & Choudhuri (1984), Li (2000), Cabuslay *et al.* (2002), Tezara *et al.* (2002), Pieters & Souki (2005), Cattivelli *et al.* (2008), Centritto *et al.* (2009), Pirdashti *et al.* (2009), Le *et al.* (2011), Ji *et al.* (2012), Singh *et al.* (2013), dan Yang *et al.* (2014).

Berdasarkan pada variabel bobot gabah per rumpun, kultivar padi gogo kelompok tahan kering (Habo dan Sunggul) mencapai produktivitas per rumpun yang maksimal pada kadar lengas tanah 23,00%. Sedangkan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering (Hiwanggu dan Lambara) dapat mencapai produktivitas per rumpun yang maksimal pada kadar lengas tanah 27,14%. Sedangkan pada media tanam inseptisol, kadar lengas tanah kapasitas lapangan tercapai pada 33,34% (pF 2,54) dan titik layu tetap pada 8,14% (pF 4,2).

Tabel 1. Korelasi antar variabel fisiologis empat kultivar padi gogo pada empat interval penyiraman

	KAR	KOND	CO ₂ SEL	TRANS	FOTO	GB TOT
KAR	1					
KOND	0.932**	1				
CO ₂ SEL	0.892**	0.925**	1			
TRANS	0.911**	0.966**	0.950**	1		
FOTO	0.949**	0.951**	0.971**	0.971**	1	
GB TOT	0.727**	0.702**	0.714**	0.693**	0.768**	1

Keterangan : ** berbeda sangat nyata pada taraf 1%. KAR = Kadar Air Relatif; KOND = Konduktansi Stomata; CO₂ SEL = karbon dioksida; TRANS = Laju Transpirasi; FOTO = Laju Fotosintesis; GB TOT = Gabah Total per Rumpun

Kelompok kultivar padi gogo tahan kering justru mencapai produktivitas per rumpun yang maksimal ketika kadar lengas tanah 10,34% lebih rendah dari kondisi kapasitas lapangan. Hal ini mengindikasikan bahwa pada kadar lengas tanah 23,00% terjadi keseimbangan yang ideal antara kecukupan air dengan O₂ sehingga laju serapan semua input terutama hara mineral lebih maksimal. Sedangkan pada kelompok kultivar tidak tahan kering, produktivitas per rumpun yang maksimal dicapai pada kadar lengas tanah 6,20% lebih rendah dari kondisi kapasitas lapangan. Kelompok kultivar padi gogo yang tidak tahan kering sekalipun memerlukan kadar lengas tanah sedikit di bawah kapasitas lapangan untuk berproduksi secara maksimal. Namun demikian, kelompok kultivar padi gogo tahan kering hanya perlu kadar lengas tanah 23,00% untuk berproduksi maksimal, sedangkan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering perlu kadar lengas tanah 27,14% untuk berproduksi maksimal. Sejalan dengan hasil penelitian terdahulu bahwa terganggunya hubungan air tanaman, penurunan aktivitas sukrosa, penurunan sintesis pati, serta partisi asimilasi menyebabkan pertumbuhan dan produktivitas terhambat (Anjum *et al.*, 2011).

KESIMPULAN

Kelompok kulivar padi gogo tahan Habo 23,38% setara 70,13% kapasitas lapangan dan Sunggul 23,69% setara 71,06% kapasitas lapangan memerlukan kadar lengas tanah optimum yang lebih rendah jika dibandingkan dengan kelompok kultivar padi gogo tidak tahan kering Hiwanggu 26,75% setara 80,23% dan Lambara 27,11% setara 81,31% untuk memaksimalkan kadar air relatif, konduktansi stomata, karbon dioksida, laju transpirasi, dan laju fotosintesis. Kadar lengas tanah yang menyebabkan hasil gabah per rumpun maksimum pada Habo, Sunggul, Hiwanggu, dan Lambara secara berurutan adalah 23.41%, 23.00%, 27.14%, dan 26.67%.

DAFTAR PUSTAKA

- Ahmad, M., Zaffar, G., Razvi, S.M., Mir, S.D., Bu-khari, S. A. & Habib, M. (2014). Resilience of cereal crops to abiotic stress: A review. *Afr J Biotechnol.* 13(29), 2908-2921. DOI: <https://doi.org/10.5897/AJB2013.13532>.
- Ali, K., Gujjar, R.S., Niwas, R., Gopal, M. & Tyagi, A. (2011). A rapid method for estimation of abscisic acid and characterization of ABA regulated gene in response to water stress from rice. *Am.J Plant Physiol.*, 6, 144-156. DOI: DOI: [10.3923/app.2011.144.156](https://doi.org/10.3923/app.2011.144.156).
- Almeselmani, M., Abdullah, F., Hareri, F., Naaesan, M., Ammar, M. A., Kanbar, O.Z. & Saud, A. A. (2011). Effect of drought on different physiological characters and yield component in different varieties of Syrian durum wheat. *Journal of Agricultural Science*, 3(3), 127-133. DOI: [10.5539/jas.v3n3p127](https://doi.org/10.5539/jas.v3n3p127).
- Anjum, S.A., Xie, X., Wang, L., Saleem, M.F., Man, C. & Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032. DOI: [10.5897/AJAR10.027](https://doi.org/10.5897/AJAR10.027).
- Aref, I., Atta, H.E., Obeid, M.E., Ahmed, A., Khan, P. & Iqbal, M. (2013). Effect of water stress on relative water and chlorophyll contents of *Juniperus procera* Hochst. ex Endlicher in Saudi Arabia. *Life Sci J.*, 10(4), 681-685.
- Argawal, P.K. & Jha, B. (2010). Transcription factors in plants and ABA dependent and independent abiotic stress signalling. *Biol Planta.*, 54, 201-212. DOI: [10.1007/s10535-010-0038-7](https://doi.org/10.1007/s10535-010-0038-7).
- Cattivelli, L., Rizza, F., Badeck, F.W., Mazzucotelli, E. & Mastrangelo, A.M. (2008). Drought tolerance improvement in crop plants: An integrated view from breeding to genomics. *Field Crop Res.*, 105, 1-14.
- Chaves, M. M., Flexas, J. & Pinheiro, C. (2009). Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Ann. Bot.*, 103, 551-560.
- Cha-um, S., Nhung, N.T.H. & Kirdmanee, C. (2010). Effects of mannitol-and salt-induced isoosmotic stress on proline accumulation, photosynthetic abilities and growth characters of rice cultivars (*Oryza sativa* L.spp.indica). *Pak. J. Bot.*, 42, 927-941.
- Cornic, G. (2000). Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture-not by affecting ATP synthesis. *Trends Plant Science*, 5(5), 187-188.
- Davatgar, N., Neishabouri, M. R., Sepaskhah, A. R. & Soltani, A. (2009). Physiological and morphological responses of rice (*Oryza sativa* L.) to varying water stress management strategies. *International Journal of Plant Production*, 3 (4). 19-32.
- Delfine, S., Loreto, F. & Alvino, A. (2001). Drought-stress effects on physiology, growth and biomass production of rainfed and irrigated bell pepper plants in the mediterranean region. *J. Amer. Soc. Hort.Sci.* 126; 297-304.
- Diaz, S., Hector, A. & Wardle, D.A. (2009). Biodiversity in forest carbon sequestration initiatives: not just a slide benefit. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 1, 55-60.
- Duan, L., Guan, C., Li, J., Enejji, A.E., Li, Z. &

- Zhai, Z. (2008). Compensative effects of chemical regulation with uniconazole on physiological damages caused by water deficiency during the grain filling stage of wheat. *J. Agro & Crop Sci.*, 194, 9-14.
- Farooq, M., Wahid, A., Kobayashi, N., Fujita, D. & Basra, S.M.A. (2009). Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Agronomy for Sustainable Development*, 29, 185-212.
- Fernandez, G.C.J. (1992). Effective selection criteria for assessing stress tolerance. In: Kuo C.G (Ed.), *Proceedings of the International Symposium on Adaptation of Vegetables and Other Food Crops in Temperature and Water Stress*. Publication, Tainan, Taiwan.
- Finkelstein, R.R., Gampala, S.S.L. & Rock, C.D. (2007). Abscisic acid signaling in seeds and seedlings. *Plant Cell*, 14, S15-S45.
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G. & Sharkey, T.D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6, 1-11.
- Folkard, A., Michael, D., Abdoulaye, S. & Alain, A. (2005). Drought-induced changes in rooting patterns and assimilate partitioning between root and shoot in upland rice. *Field Crops Research*, 93, 223-236.
- Hong, W., Joel, S., Len J.W., Akira, Y. (2009). Fractal analysis on root systems of rice plants in response to drought stress. *Environmental and Experimental Botany*, 65, 338-344.
- Haman, D. Z. & Izuno, F.I. (2003). Soil plant water relationship. University of Florida. <http://edis.ifas.ufl.edu/>
- Hasthanasombut, S., Ntui, V., Supaibulwatana, K., Mii, M., Nakamura, I. (2010). Expression of indica rice *OsBADHI* gene under salinity stress in transgenic tobacco. *Plant Biotech Rep.*, 4, 75-83.
- Ha, P.T.T. (2014). Physiological responses of rice seedlings under drought stress. *J. Sci. & Devel.*, 12(5), 635-640.
- He, H., Serraj, R., & Yang, Q. (2009). Changes in OsXTH gene expression, ABA content, and peduncle elongation in rice subjected to drought at the reproductive stage. *Acta Physiol Plant.*, 31, 749-756.
- He-zheng, W., Lian-he, Z., Jun, M.A., Xu-yi, L., Yan, L., Rong-ping, Z. & Ren-quan, W. (2010). Effects of water stress on reactive oxygen species generation and protection system in rice during grain-filling stage. *Agri.Sci.in China*, 9, 633-641. DOI: [10.1016/S1671-2927\(09\)60138-3](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(09)60138-3).
- Jacobson, M. Z. (2012). Air pollution and global warming: history, science, and solution. 2nd edition. Cambridge University Press. Pp: 45-68.
- Ji, K., Wang, Y., Weining, S., Qiaojun, L., Hanwei, M., Shihua, S. & Hui, C. (2012). Drought-responsive mechanisms in rice genotypes with contrasting drought tolerance during. *J Plant Physiol.*, 169, 336-344. DOI: [10.1016/j.jplph.2011.10.010](https://doi.org/10.1016/j.jplph.2011.10.010).
- Kaiser, W.M. (1987). Effect of water deficit on photosynthetic capacity. *Physiol Plant.*, 71, 142-149.
- Kim, T.H., Bohmer, M., Hu, H. H., Nishimura, N. & Schroeder, J.I. (2010). Guard Cell Signal Transduction Network: Advances in Understanding Abscisic Acid, CO₂, and Ca²⁺ Signaling. In *Annual Review of Plant Biology*, Annual Reviews, Palo Alto, 61, 561-591.
- Kang, J., Hwang, J.U., Lee, M., Kim, Y.Y., Assmann, S.M., Martinoia, E. & Lee, Y. (2010). PDR-type ABC transporter mediates cellular uptake of the phytohormone abscisic acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 107, 2355-2360.
- Kramer, P.J. (1944). Soil moisture in relation to plant growth. *The Botanical Review*, 9, 525-559.
- Kumar, A., Dixit, S., Ram, T., Yadaw, R.B., Mishra, K.K. & Mandal, N.P. (2014). Breeding high-yielding drought-tolerant rice: genetic variations and conventional and molecular approaches. *Journal of Experimental Botany*, 1-14. DOI: [10.1093/jxb/eru363](https://doi.org/10.1093/jxb/eru363).
- Khush, G. S. (2005). What it will take to feed 5.0 billion rice consumers in 2030. *Plant Mol Biol.*, 59(1), 1-6.
- Lack, A.J. & Evans, D.E. (2001). Instant Notes of plant biology. BIOS Scientific Publishers Limited. Oxford.
- Lambers, H., Chapin, F.S., & Pons, T.L. (1998). *Plant Physiological Ecology*. Springer-Verlag. New York. Pp: 299-322.
- Landon, J.R. (1984). Booker tropical soil manual: A Handbook for Soil Survey and Agricultural Land Evaluation in the Tropics and Subtropics. Longman Inc., New York.
- Le, A., Torre, S., Olsen, J.E. & Tanino, K.K. (2011). Stomatal responses to drought stress and air humidity. *In Tech Janeza Trdine*, 9, 51000 Rijeka, Croatia 12, 267-280.
- Lisar, S.Y.S., Motafakkerazad, R., Hossain, M.M. & Rahman, I.M.M. (2012). Water stress in plants: Causes, effects and responses. *In Tech Publishing*. Pp:2-12.
- Liang, H.L., Yu, X., Lane, D., Sun, W.N., Tang, Z.C. & Su, W.A. (2006). Upland rice and lowland rice exhibited different PIP expression under water deficit and ABA treatment. *Cell Res.*, 16, 651-660.

- Liang, Y.C., Hu, F., Yang, M.C., Zhu, X.L., Wang, G.P., & Wang, Y.L. (1999). Mechanisms of high yield and irrigation water use efficiency of rice in plastic film mulched dryland, *Sci. Agric. Sin.* 32, 26-32.
- Liu, C.L., Chen, H.P., Liu, E., Peng, X.X., Lu, S.Y. & Guo, Z.F. (2003). Multiple tolerance of rice to abiotic stresses and its relationship with ABA accumulation. *Acta Agron. Sin.*, 29, 725-729.
- Lo Gullo, M., Nardini, A., Trifilo, P. & Salleo, S. (2003). Changes in leaf hydraulic and stomatal conductance following drought stress and irrigation in *Ceratonia siliqua* (Carob tree). *Physiol Plant*, 117, 186-194.
- Lugojan, C. & Ciulca, S. (2011). Evaluation of relative water content in winter wheat. *J Hortic Fores Biotechnol.*, 15, 173-177.
- Maisura, Chozin, M.A., Lubis, I., Junaedinand, A. & Ehara, H. (2014). Some physiological character responses of rice under drought conditions in a paddy system. *J Int Soc Southeast Asian Agric Sci.*, 20(1), 104–114.
- Mansfield, T. A., Hetherington, A.M. & Atkinson, C.J. (1990). Some current aspects of stomatal physiology. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol.*, 41, 55-75.
- Pallardy, S.G. (2008). Transpiration and plant water balance. In *Physiology of Woody Plants*. 3rd edition. Elsevier-London, UK. 25-366.
- Parent, B., Hachez, C., Redondo, E., Simonneau, T., Chaumont, F. & Tardieu, F. (2009). Drought and Abscisic Acid Effects on Aquaporin Content Translate into Changes in Hydraulic Conductivity and Leaf Growth Rate: A Trans-Scale Approach. *Plant Physiology*, 149, 2000-2012/
- Patel, P.K., Hemantaranjan, A., Sarma, B.K. & Singh, R. (2011). Growth and antioxidant system under drought stress in chickpea (*cicer arietinum* L.) as sustained by salicylic acid. *J Stress Physiol & Bioch.*, 7, 130-144.
- Pandey, V. & Shukla, A. (2015). Acclimation and tolerance strategies of rice under drought stress. *Rice Science*, 22(4), 147-161.
- Phung, T.H., Jung, H.I., Park, J.H., Kim, J.G., Back, K. & Jung, S. (2011). Porphyrin biosynthesis control under water stress: sustained porphyrin status correlates with drought tolerance in transgenic rice. *Plant Physiol.*, 157, 1746-1764.
- Pugnaire, L.F. & Valladares, F. (1999). Handbook of Functional Plant Ecology. Marcel Dekker, Inc. New York. Pp: 81-121.
- Reitze, A.W.J. (2001). Air pollution control law: Compliance and enforcement. Environmental Law Institute. Washington. Pp: 409-450.
- Richards, R. A., Rebetzke, G.J., Watt, M., Condon, A.G., Spielmeyer, W. & Dolferus, R. (2010). Breeding for improved water productivity in temperate cereals: phenotyping, quantitative trait loci, markers and the selection environment. *Functional Plant Biology*, 37, 85-97.
- Ritchie, S.W., Nguyen, H.T. & Scott, H.A. (1990). Leaf water content and gas-exchange parameters of two wheat genotypes differing in drought resistance. *Crop Sci.*, 30, 105-111.
- Royer, D.L. (2001). Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO₂ concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 114, 1-28.
- Saeedipour, S. (2011). Salinity tolerance of rice lines related to endogenous abscisic acid (ABA) level synthesis under stress. *Afri.J Plant Sci.* 5, 628-633. DOI: <https://doi.org/10.5897/AJPS.9000212>.
- Sairam, K. & Tyagi, A. (2004). Physiology and molecular biology of salinity stress tolerance in plants. *Curr Sci.*, 86, 407-420.
- Sapeta, H., Costa, J.M., Lourenco, T., Maroco, J., Piet, V.D.L. & Oliveira, M.M. (2013). Drought stress response in *Jatropha curcas*. Growth and physiology. *Environmental and Experimental Botany*. 85: 76-84.
- Schofield, R.K. (1935). The pH of the water in soil. *Trans. 3rd Int. Cong Soil Sci.* 2: 38-48.
- Serraj, R., Kumar, A., McNally, K.L., Slamet, L.I., Bruskiewich, R., Mauleon, R., Cairns, J. & Hijmans, R. J. (2009). Improvement of drought resistance in rice. *Adv Agron*, 103: 41-98.
- Shao, H.B., Chu, L.Y., Jaleel, C.A. & Zhao, C.X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*. 331: 215-225.
- Tanaka, Y., Sano, T., Tamaoki, M., Nakajima, N., Kondo, N. & Hasezawa, S. (2005). Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 138: 2337-2343.
- Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S.P. & Lawlor, D.W. (2002). Effects of water deficit and its interaction with CO₂ supply on the biocchemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *J.Exp.Bot.* 375: 1781-1791.
- Walker, J.P. & Paul, R.H. (2002). Evaluation of the Ohmmapper instrument for soil measurement. *Soil Science Society of America Journal*, 66, 223-234.
- Wang, S.X., Xia, S.T., Peng, K.Q., Kuang, F.C., Cao, Y. & Xiao, L.T. (2007). Effects of formulated fertilizer synergist on abscisic acid accumulation, proline content and photosyn-

- thetic characteristics of rice under drought. *Rice Sci.*, 14, 42-48.
- Wang, J. H., Geng, L.H. & Zhang, C.M. (2012). Research on the weak signal detecting technique for crop water stress based on wavelet denoising. *Adv Mat Res.*, 424/425, 966-970. DOI: <https://doi.org/10.4028/www.scientific.net/AMR.424-425.966>.
- Wilkinson, S., & Davies, W.J. (2010). Drought, ozone, ABA and ethylene: new insights from cell to plant to community. *Plant. Cell Environ.* 33, 510-525.
- Yang, C., Li, A.L., Zhao, Y.L., Zhang, Z.L., Zhu, Y.F., Tan, X.M., Geng, S.F., Guo, H.Z., Zhang, X.Y., Kang, Z.S. & Mao, L. (2011). Overexpression of a wheat CCaMK gene reduces ABA sensitivity of arabidopsis thaliana during seed germination and seedling growth. *Plant Mol Biol Rep.*, 29, 681-692.
- Yokota, T., Nakayama, M., Harasawa, I., Sato, M., Katsuhara, M. & Kawabe, S. (1994). Polyamines, indole-3-acetic acid and abscisic acid in rice phloem sap. *Plant and Growth Regulation* 15, 125-128.
- Zhu, X.C., Zhang, X.H., Liu, S.Q., Liu, T.D. & Zhou, X. (2012). Arbuscular mycorrhizae improves photosynthesis and water status of Zea mays L. under drought. *Plant Soil Environ.*, 58(4), 186-191. DOI: <https://doi.org/10.17221/23/2011-PSE>
- Zlatev, Z. & Lidon, F.C. (2012). An overview on drought induced changes in plant growth water relations and photosynthesis. *Emir. J. Food Agric.*, 24(1), 57-72.