

# Toleransi Padi Gogo terhadap Naungan

## *Shading Tolerance in Upland Rice*

DIDY SOPANDIE<sup>1\*</sup>, MUHAMMAD AHMAD CHOZIN<sup>1</sup>, SARSIDI SASTROSUMARJO<sup>1</sup>,  
TITI JUHAETI<sup>2</sup>, SAHARDI<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Jurusan Budi Daya Pertanian, Faperta, Institut Pertanian Bogor, Kampus Darmaga, Bogor 16680

<sup>2</sup>Pusat Penelitian dan Pengembangan Biologi, Lembaga Ilmu Pengetahuan Indonesia,

Jalan Ir. H. Juanda No. 18, Bogor 16002

<sup>3</sup>Balai Pengkajian Teknologi Pertanian Sultra, Jalan Prof. M. Yamin No. 89, Puwatu, Kendari 93114

Diterima 30 September 2002/Disetujui 10 Februari 2003

The purpose of this experiment was to evaluate several low-irradiance (LI) tolerant and LI-sensitive genotypes of upland rice, which differ widely in their tolerance, in order to identify their anatomical and morphophysiological adaptation to shade. Tolerant genotypes responded to low light condition by increasing height, total leaf area and showed thinner leaves and mesophylls, higher chlorophyll a and chlorophyll a/b ratio and higher stomatal density. It is suggested that the higher chlorophyll a/b ratio was likely associated with higher shading tolerance. A better adaptation was also represented by higher tiller and productive tiller number, length of panicle, number of grain per panicle, and lower spikelet sterility. These resulted in a higher grain yield per plant. Shading treatment resulted in the decrease of total protein and Rubisco activity in both genotypes, though the tolerant plants were able to maintain relatively stable Rubisco activity. The results suggested that shading tolerance in tolerant genotypes of upland rice was mediated by higher efficiency of photosynthesis.

### PENDAHULUAN

Pengembangan padi gogo sebagai tanaman sela untuk areal di bawah tegakan sering menghadapi berbagai kendala, terutama intensitas cahaya yang rendah. Defisit cahaya pada tanaman padi gogo menyebabkan terganggunya proses metabolisme yang berimplikasi kepada menurunnya laju fotosintesis dan sintesis karbohidrat (Janardhan & Murty 1979, Mawaki et al. 1990, Vijayalakshmi et al. 1991, Murty et al. 1992, Watanabe et al. 1993, Jiao et al. 1993). Pengaruh tercepat dari cekaman naungan ialah terhadap penurunan kandungan karbohidrat (Kephart et al. 1992, Chaturvedi et al. 1994).

Kernampuan tanaman dalam mengatasi cekaman naungan bergantung pada kemampuannya untuk melanjutkan fotosintesis dalam kondisi defisit cahaya, yang dapat dicapai apabila respirasi juga efisien (Levitt 1980, Hale & Orcutt 1987). Levitt (1980) menyatakan bahwa adaptasi terhadap naungan dicapai melalui: (i) mekanisme penghindaran (*avoidance*) yang berkaitan dengan perubahan anatomi dan morfologi daun untuk fotosintesis yang efisien, serta (ii) mekanisme toleran (*tolerance*) yang berkaitan dengan penurunan titik kompensasi cahaya serta respirasi yang efisien. Namun demikian, informasi yang lebih spesifik tentang perbedaan genotipe antara yang toleran dengan yang peka dalam mekanisme adaptasinya terhadap naungan sangat sedikit.

Telah diketahui bahwa beberapa enzim fotosintetik memegang peranan yang sangat penting di dalam proses fotosintesis pada tanaman tingkat tinggi. Fotosintesis yang diregulasi oleh cahaya adalah suatu fenomena yang kompleks, berpusat pada aktivitas enzim ribulosa bifosfat karboksilase/ oksigenase (Rubisco) yang merupakan enzim utama untuk fiksasi karbon. Enzim Rubisco telah menjadi subyek penting untuk diteliti karena fungsi kontrolnya yang tinggi terhadap fotosintesis pada berbagai kondisi cahaya (Sage et al. 1990, Hudson et al. 1992). Dalam kondisi naungan, penurunan aktivitas enzim fotosintetik Rubisco menyebabkan turunnya hasil biji, karena intensitas cahaya yang rendah menyebabkan rendahnya pembentukan 3-fosfoglisarat (3-PGA). Pada penelitian ini dijelaskan perbedaan mekanisme adaptasi antara genotipe padi gogo toleran dan peka naungan pada aspek anatomi, morfologi, dan fisiologi.

### BAHAN DAN METODE

Pertumbuhan **Tanaman** dan Pola Adaptasi **Tanaman**. Bahan tanaman yang digunakan ialah 7 genotipe toleran naungan dan 5 genotipe peka (Tabel 1) yang merupakan genotipe terpilih dari 200 aksesi dan telah diuji di bawah tegakan karet dan uji paranet 50% naungan (Chozin et al. 1999). Percobaan disusun dalam Rancangan Petak Terpisah dengan 3 ulangan. Faktor utama terdiri atas 2 taraf naungan, yaitu kontrol (areal terbuka) dan naungan paranet 50%, sedangkan faktor kedua ialah 12 genotipe padi gogo. Perlakuan 50% naungan dipilih untuk penelitian ini karena pada intensitas cahaya sebesar ini dapat ditunjukkan

\*Penulis untuk korespondensi, Tel./Fax. +62-251-629353,  
E-mail. agronipb@indo.net.id, didyosopandie@yahoo.com

Tabel 1. Bobot biji per tanaman dan relatif hasil biji genotipe toleran dan peka naungan padi gogo yang ditanam pada kontrol dan naungan 50%

Genotipe padi gogo	Bobot biji/tanaman (g)		Persen terhadap kontrol (%)
	Kontrol	Naungan (%)	
<b>Toleran</b>			
Jatiluhur	41.55	33.05	79.54
C22	47.03	38.33	81.50
Dodokan	31.09	22.13	71.18
TB177E-TB-30-B-2	34.70	26.82	77.29
S3613F-PN-1-1	47.14	36.78	78.04
S382B-2-2-3	45.05	32.68	72.54
B8503E-TB-19B-3-4	48.27	35.17	72.90
Rataan	42.10a	32.14a	76.18a
<b>Peka</b>			
Kalimutu	39.40	13.33	33.83
Irat 379	36.32	17.68	48.69
TB47H-MR-5	36.44	14.18	38.91
TB35H-MR-3	44.94	21.46	47.75
S3862F-3F-4	27.62	11.17	40.44
Rataan	36.94b	15.56b	42.12b

Angka rata-rata pada satu kolom sama dan diikuti oleh huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata pada uji kontras ( $\alpha = 0.05$ )

keragaman genetika yang besar (Chozin *et al.* 1999). Hasil pengamatan dianalisis dengan analisis ragam dan dilanjutkan dengan uji t dan uji kontras.

Tanaman padi gogo ditanam pada kantong plastik ukuran 10 kg, setiap kantong plastik ditanami 3 tanaman. Pupuk urea diberikan pada saat tanam dan primordia bunga terbentuk dengan masing-masing setengah takaran dari 90 kg N/ha. Takaran untuk P dan K ialah masing-masing 60 kg  $P_2O_5$ /ha dan 60 kg  $K_2O$ /ha, kedua pupuk ini diberikan seluruhnya pada saat tanam.

**Karakter Morfologi.** Karakter morfologi yang diamati meliputi tinggi tanaman, jumlah anakan maksimum/rumpun, jumlah anakan produktif/rumpun, jumlah daun/rumpun, luas daun/rumpun, luas daun bendera, sudut anakan terluar, panjang ruas batang, dan diameter batang. Pengamatan terhadap karakter morfologi dilakukan pada saat inisiasi malai. Luas daun dan luas daun bendera diukur menggunakan *leaf area meter*. Sudut anakan terluar diperoleh dengan mengukur sudut antara batang utama dan anakan terluar menggunakan busur derajat. Diameter batang diukur pada ruas batang kedua dari permukaan tanah menggunakan *dial caliper* 0.05 mm.

**Karakter Agronomi.** Beberapa karakter agronomi yang diamati ialah umur berbunga, umur panen, panjang malai, bobot 1000 butir gabah, persentase gabah hampa, jumlah gabah per malai, dan bobot biji per tanaman.

**Karakter Anatomi.** Pengamatan terhadap karakter anatomi hanya dilakukan terhadap 4 genotipe toleran naungan (Jatiluhur, TB177E-TB-30-B-2, S3613F-PN-1-1, dan S38B-2-2-3) dan 2 genotipe peka (Kalimutu dan IRAT 379), yaitu pada kerapatan stomata, ketebalan daun, dan ketebalan mesofil daun. Sampel diambil dari daun ketiga dari pucuk pada saat inisiasi malai.

**Analisis Klorofil Daun.** Analisis klorofil a dan b dilakukan mengikuti metode Arnon (1949). Bahan tanaman yang digunakan ialah bahan tanaman yang sama untuk pengamatan karakter anatomi.

**Aktivitas Spesifik Enzim Rubisco.** Bahan tanaman yang digunakan ialah genotipe toleran Jatiluhur dan genotipe peka Kalimutu. Sampel untuk analisis enzim diambil dari dua lembar daun teratas yang sudah membuka penuh. Pengambilan sampel dilakukan pada pukul 09.00 pagi untuk masing-masing fase vegetatif aktif dan pengisian biji. Analisis Rubisco dilakukan menurut metode Makino *et al.* (1983). Aktivitas enzim diukur pada suhu 25°C dengan cara menginjeksikan 10  $\mu$ l enzim hasil pemurnian dengan 215  $\mu$ l HEPES-NaOH 125 mM pH 8.2 yang mengandung  $MgCl_2$  25 mM, DTT 5 mM dan  $NaH^{14}CO_3$  (0.5 Ci.mol<sup>-1</sup>) 4.6 mM. Setelah 15 menit sebanyak 25  $\mu$ l RuBP 6 mM diinjeksikan untuk memulai reaksi. Reaksi dihentikan setelah 1 menit pada suhu 25°C dengan HCl. Selanjutnya larutan dioven pada suhu 70-80°C sampai mengering, tetapi tidak membentuk karamel karena hal ini akan mengganggu proses pencacahan. Pencacahan dilakukan dengan menambahkan 9 ml larutan sintilasi. Satuan aktivitas enzim ditentukan sebagai  $\mu$ mol  $CO_2$ /mg protein/menit. Kadar protein ditentukan berdasarkan metode Bradford (1976). Sebanyak 100  $\mu$ mol sampel protein direaksikan dengan 5 ml pereaksi Bradford. Setelah dibiarkan selama 5 menit, absorbansi protein sampel dibaca pada spektrofotometer dengan panjang gelombang 595 nm.

## HASIL

**Pertumbuhan Tanaman dan Tingkat Toleransi.** Tabel 1 menunjukkan tingkat toleransi yang lebih tinggi pada kelompok genotipe toleran dibandingkan dengan genotipe peka, seperti ditunjukkan oleh nilai bobot biji per tanaman dan persentase nilai relatifnya. Tingkat produktivitas yang lebih tinggi pada genotipe toleran ditunjukkan baik pada kontrol maupun pada kondisi naungan 50%.

**Tanggap terhadap Cahaya Normal.** Pada kondisi cahaya normal (kontrol, tanpa naungan), kelompok toleran lebih pendek, namun memiliki jumlah anakan, jumlah daun, dan luas daun yang lebih tinggi dibandingkan dengan kelompok peka (Tabel 2). Dari segi anatomi daun, kelompok toleran terlihat lebih tipis daripada kelompok peka seperti ditunjukkan oleh ketebalan daun dan ketebalan mesofil daun. Karakter panjang malai, jumlah gabah/malai, persentase gabah hampa, dan bobot 1000 butir tidak berbeda antara kedua kelompok tersebut.

**Tanggap terhadap Naungan 50%.** Genotipe toleran memberikan respons terhadap naungan dengan meningkatkan panjang ruas batang sehingga tinggi tanaman bertambah (Tabel 3). Nilai relatif menunjukkan bahwa genotipe peka mengalami penurunan luas daun yang besar (46%) akibat penurunan jumlah anakan (68%) dan jumlah daun (66%) yang sangat besar. Pada genotipe toleran, penurunan jumlah anakan dan jumlah daun tidak diikuti dengan penurunan luas daun total. Hal ini menunjukkan adanya kenaikan luas daun per individu daun, seperti ditunjukkan juga oleh peningkatan luas daun bendera.

Perlakuan naungan menyebabkan penurunan ketebalan mesofil dan ketebalan daun, terutama pada genotipe toleran. Nilai relatif pada Tabel 3 menunjukkan adanya penurunan

kerapatan stomata yang lebih besar (15%) pada genotipe peka dibandingkan dengan genotipe toleran (7%). Perlakuan naungan menyebabkan peningkatan persentase gabah hampa, terutama pada kelompok peka. Panjang malai, jumlah gabah/malai yang kecil serta persentase gabah hampa yang tinggi menyebabkan produksi biji yang rendah pada genotipe peka.

Tabel 2. Perbedaan karakter morfologi, anatomi, dan agronomi antarkelompok genotipe yang ditanam pada kondisi tanpa naungan

Karakter	Genotipe toleran	Genotipe peka
<b>Morfologi</b>		
Tinggi tanaman (cm)	97.93b	105.71a
Jumlah anakan/rumpun	32.84a	25.43b
Jumlah anakan produktif/rumpun	19.55a	17.19a
Jumlah daun/rumpun	120.54a	92.67b
Luas daun/rumpun (cm <sup>2</sup> )	1712.30a	1266.60b
Luas daun bendera (cm <sup>2</sup> )	25.23b	30.17a
Sudut anakan terluar (°)	40.48a	41.78a
Diameter batang (cm)	0.55a	0.52a
Panjang ruas batang (cm)	10.41a	10.85a
<b>Anatomi</b>		
Ketebalan daun (µm)	36.81b	47.66a
Ketebalan mesofil (µm)	28.25b	31.42a
Kerapatan stomata/mm	328.59a	337.33a
<b>Agronomi</b>		
Umur berbunga (hari)	74.79a	69.95b
Umur panen (hari)	105.21a	100.43b
Panjang malai	25.13a	24.92a
Jumlah gabah/malai	158.22a	147.62a
Persentase gabah hampa (%)	17.27a	17.70a
Bobot 1000 gabah (g)	26.59a	26.30a
Bobot biji/tanaman (g)	42.10a	36.94b

Angka pada baris yang sama dan diikuti oleh huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata pada uji t ( $\alpha = 0.05$ )

Tabel 3. Perbedaan karakter morfologi, anatomi, dan agronomi antarkelompok genotipe yang ditanam pada naungan 50%

Karakter	Genotipe toleran	Genotipe peka
<b>Morfologi</b>		
Tinggi tanaman (cm)	119.21a (1.21)	117.30a (1.10)
Jumlah anakan/rumpun	15.21a (0.46)	8.05b (0.32)
Jumlah anakan produktif/rumpun	12.45a (0.64)	6.11b (0.36)
Jumlah daun/rumpun	75.20a (0.62)	31.20b (0.34)
Luas daun/rumpun (cm <sup>2</sup> )	1839.10a (1.07)	686.90b (0.54)
Luas daun bendera (cm <sup>2</sup> )	33.96b (1.34)	51.60a (1.76)
Sudut anakan terluar (°)	22.42b (0.55)	38.29a (0.92)
Diameter batang (cm)	0.54a (0.98)	0.54a (1.03)
Panjang ruas batang (cm)	13.54a (1.30)	10.53b (0.97)
<b>Anatomi</b>		
Ketebalan daun (µm)	32.00b (0.86)	46.01a (0.96)
Ketebalan mesofil (µm)	23.20b (0.82)	33.93a (0.90)
Kerapatan stomata/mm	306.20a (0.93)	289.90a (0.85)
<b>Agronomi</b>		
Umur berbunga (hari)	74.43a (0.99)	69.38b (0.99)
Umur panen (hari)	105.00a (0.99)	99.55b (0.99)
Panjang malai (cm)	25.90a (1.03)	24.24b (0.98)
Jumlah gabah/malai	159.93a (1.01)	123.80b (0.84)
Persentase gabah hampa (%)	21.61b (1.25)	44.25a (2.50)
Bobot 1000 gabah (g)	26.47a (0.99)	25.29a (0.96)
Bobot biji/tanaman (g)	32.14a (0.76)	15.56b (0.42)

Angka pada baris yang sama dan diikuti oleh huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata pada uji t ( $\alpha = 0.05$ ), angka dalam tanda kurung adalah nilai relatif terhadap kontrol pada Tabel 2

**Kandungan Klorofil Daun.** Adaptasi yang lebih baik terhadap naungan 50% ditunjukkan oleh lebih tingginya klorofil a pada genotipe toleran (Tabel 4). Genotipe peka menunjukkan kenaikan klorofil b jauh lebih tinggi pada kondisi naungan 50% (Tabel 4) yang menurunkan nisbah klorofil a/b yang lebih besar pada kelompok ini (Tabel 5).

**Total Protein dan Aktivitas Spesifik Rubisco.** Pada kedua fase (vegetatif aktif dan pengisian biji), perlakuan naungan menurunkan aktivitas total, total protein (Tabel 6), dan aktivitas spesifik Rubisco (Tabel 7) pada kedua genotipe, terutama pada genotipe peka Kalimutu. Pada fase pengisian biji perbedaan antara kedua genotipe ini terlihat lebih jelas (Tabel 6 dan 7).

Tabel 4. Kandungan klorofil a dan b pada genotipe padi gogo toleran dan peka naungan

Genotipe	Tingkat naungan	
	Kontrol	50%
<b>Klorofil a (mg/g daun segar)</b>		
<b>Toleran</b>		
Jatiluhur	1.38	1.51 (1.09)
TB177E-TB-30-B-2	1.37	1.52 (1.10)
S3613F-PN-1-1	1.28	1.49 (1.16)
S38B-2-2-3	1.30	1.34 (1.03)
Rataan	1.33a	1.46a (1.10)
<b>Peka</b>		
Kalimutu	1.24	1.32 (1.02)
IRAT 379	1.21	1.25 (1.03)
Rataan	1.22a	1.28b (1.04)
<b>Klorofil b (mg/g daun segar)</b>		
<b>Toleran</b>		
Jatiluhur	0.38	0.43 (1.11)
TB177E-TB-30-B-2	0.39	0.43 (1.11)
S3613F-PN-1-1	0.34	0.40 (1.15)
S38B-2-2-3	0.40	0.48 (1.19)
Rataan	0.38a	0.43b (1.13)
<b>Peka</b>		
Kalimutu	0.40	0.51 (1.28)
IRAT 379	0.38	0.53 (1.37)
Rataan	0.39a	0.52a (1.33)

Angka rata-rata pada satu kolom sama dan diikuti oleh huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata pada uji kontras ( $\alpha = 0.05$ ), angka dalam tanda kurung adalah nilai relatif terhadap kontrol

Tabel 5. Nisbah klorofil a/b pada genotipe padi gogo toleran dan peka naungan yang ditanam pada kontrol dan naungan 50%

Genotipe	Tingkat naungan	
	Kontrol	50%
<b>Nisbah klorofil a/b</b>		
<b>Toleran</b>		
Jatiluhur	3.64	3.50 (0.96)
TB177E-TB-30-B-2	3.54	3.42 (0.97)
S3613F-PN-1-1	3.72	3.67 (0.98)
S38B-2-2-3	3.26	2.82 (0.87)
Rataan	3.54a	3.40a (0.96)
<b>Peka</b>		
Kalimutu	3.28	2.61 (0.80)
IRAT 379	3.16	2.37 (0.75)
Rataan	3.22b	2.49b (0.77)

Angka rata-rata pada satu kolom yang sama yang diikuti huruf yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata pada uji kontras ( $\alpha = 0.05$ ), angka dalam tanda kurung adalah nilai relatif terhadap kontrol

Tabel 6. Aktivitas total dan total protein Rubisco pada daun padi gogo toleran dan peka naungan yang ditanam pada kontrol dan naungan 50%

Genotipe	Aktivitas total ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{menit}$ )		Total protein (mg)	
	Kontrol	50%	Kontrol	50%
Fase vegetatif aktif				
Jatiluhur (T)	0.76b	0.59a (0.77)	1.55b	1.48a (0.65)
Kalimutu (P)	0.87a	0.62a (0.71)	1.77a	1.64a (0.60)
Fase pengisian biji				
Jatiluhur (T)	1.27a	0.89a (0.70)	2.12a	1.76a (0.67)
Kalimutu (P)	0.94b	0.56b (0.42)	1.86b	1.64b (0.59)

Angka pada kolom yang sama untuk masing-masing fase dan diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata pada uji kontras ( $\alpha = 0.05$ ). T: toleran, P: peka. Sampel telah dipurifikasi pada Sephadex G-25. Angka dalam tanda kurung adalah nilai relatif terhadap kontrol

Tabel 7. Aktivitas spesifik Rubisco pada daun padi gogo toleran dan peka naungan yang ditanam pada kontrol dan naungan 50%

Genotipe	Aktivitas spesifik ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{mg protein}/\text{menit}$ )*	
	Kontrol	Naungan 50%
Fase vegetatif aktif		
Jatiluhur (T)	0.50a	0.43a (0.86)
Kalimutu (P)	0.49a	0.38b (0.77)
Fase pengisian biji		
Jatiluhur (T)	0.60a	0.51a (0.85)
Kalimutu (P)	0.51b	0.34b (0.67)

Angka pada kolom yang sama untuk masing-masing fase dan diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata pada uji kontras ( $\alpha = 0.05$ ). T: toleran, P: peka. Sampel telah dipurifikasi pada Sephadex G-25. \* Aktivitas spesifik = aktivitas total/total protein. Angka dalam tanda kurung adalah nilai relatif terhadap kontrol

## PEMBAHASAN

**Pola Adaptasi Tanaman.** Terdapat pola adaptasi yang sangat berbeda antara genotipe toleran dan peka terhadap perlakuan cahaya. Pada kondisi normal, genotipe toleran padi gogo sudah menunjukkan tingkat efisiensi penerimaan cahaya yang lebih tinggi seperti ditunjukkan oleh luas daun yang lebih besar dan ketebalan daun yang lebih tipis. Pada kondisi naungan 50%, genotipe toleran memberikan respons terhadap defisit cahaya dengan meningkatkan panjang ruas batang sehingga tinggi tanaman bertambah. Luas daun per rumpun genotipe toleran relatif tidak berubah, walaupun jumlah daun menurun 48% pada kondisi naungan. Strategi mempertahankan luas daun per rumpun ini dicapai melalui peningkatan luas per individu daun (contohnya ditunjukkan oleh daun bendera) dan penurunan ketebalan daun. Perubahan morfologi yang ditunjukkan oleh genotipe toleran tersebut bertujuan meningkatkan penerimaan cahaya serta mengurangi jumlah cahaya yang ditransmisikan (Hale & Orcutt 1987). Perubahan anatomi dan morfologi daun menjadi lebih tipis dan lebih lebar merupakan adaptasi yang umum dijumpai pada tanaman yang ditanam pada intensitas cahaya rendah (Anderson 1986, Evans 1988) yang terkait dengan pengurangan lapisan palisade dan sel-sel mesofil.

Naungan menyebabkan klorofil a sedikit meningkat, sedangkan klorofil b naik secara tajam yang menyebabkan turunnya nisbah klorofil a/b, terutama pada genotipe peka. Peningkatan klorofil sangat penting bagi daya adaptasi terhadap naungan, yaitu dapat dicapai melalui peningkatan

jumlah kloroplas per luas daun (Hale & Orcutt 1987) yang diikuti oleh peningkatan jumlah klorofil pada kloroplas (Okada *et al.* 1992). Hidema *et al.* (1992) melaporkan bahwa penurunan nisbah klorofil a/b, yang disebabkan oleh meningkatnya klorofil b pada tanaman yang dinaungi, berkaitan dengan peningkatan protein klorofil a/b pada *light harvesting complex II*. Membesarnya kompleks antena untuk fotosistem II ini akan mempertinggi efisiensi pemanenan cahaya (Tanaka *et al.* 1998). Pada penelitian ini dapat disimpulkan bahwa lebih tingginya nisbah klorofil a/b pada genotipe toleran tampaknya menentukan daya toleransi yang tinggi terhadap naungan. Dibandingkan dengan klorofil b, klorofil a berperan lebih besar pada kualitas cahaya mendekati 700 nm (peran maksimum pada 670 nm) yang merupakan kualitas cahaya untuk kondisi naungan. McNellis dan Deng (1995) menyatakan bahwa kualitas cahaya pada kondisi naungan menyerupai cahaya putih yang kontinyu dengan nisbah foton cahaya merah/merah jauh mendekati 700 nm.

Studi terhadap aktivitas spesifik Rubisco adalah langkah awal untuk mengetahui mekanisme fisiologi toleransi terhadap naungan karena Rubisco mempunyai peran sentral dalam fotosintesis yang diregulasi cahaya. Rubisco memegang peranan penting dalam fotosintesis, yaitu yang mengikat  $\text{CO}_2$  dan ribulosa 1.5 bifosfat (RuBP) dalam siklus Calvin yang menghasilkan 3-PGA. Intensitas cahaya mempengaruhi aktivitas Rubisco (Portis 1992), seperti ditunjukkan bahwa naungan menyebabkan rendahnya aktivitas Rubisco (Bruggeman & Dunborn 1993). Holbrook *et al.* (1994) menyatakan bahwa naungan meningkatkan pembentukan karboksil arabinol-1-fosfat (CAIP), suatu inhibitor gula fosfat pada Rubisco yang menyebabkan penurunan aktivitasnya pada daun. Pada penelitian ini dapat ditunjukkan bahwa genotipe toleran memiliki aktivitas spesifik Rubisco yang lebih stabil pada kondisi naungan, walaupun terjadi penurunan. Diperkirakan hal ini berkaitan dengan kemampuannya membentuk 3-PGA yang lebih tinggi, yang berlanjut pada pembentukan karbohidrat yang lebih baik dibandingkan dengan yang peka seperti ditunjukkan oleh lebih tingginya bobot biji per tanaman (Tabel 1). Lauth *et al.* (2000) melaporkan pula bahwa genotipe toleran naungan Jatiluhur memiliki kandungan karbohidrat di dalam daun dan batang lebih stabil pada kondisi naungan dibandingkan dengan genotipe peka.

Reaksi pembentukan pati dikatalisis oleh enzim ADP-glukosa pirofosforilase yang mengatur aliran karbon, tempat enzim ini diatur secara alosterik oleh produk dari siklus *photosynthetic carbon reduction* (PCR). Intensitas cahaya yang rendah menyebabkan rendahnya pembentukan 3-PGA sehingga menghambat kerja enzim ADP-glukosa pirofosfatase karena adanya fosfor anorganik yang berinteraksi dengan 3-PGA. Lauth *et al.* (2000) menunjukkan bahwa naungan menurunkan kandungan pati pada daun padi gogo, terutama pada genotipe yang peka, sementara sukrosa mengalami peningkatan sejalan dengan naiknya aktivitas enzim sukrosa fosfat sintase (SPS).

Pada penelitian ini ditunjukkan bahwa adaptasi genotipe toleran terhadap naungan merefleksikan efisiensi fotosintesis

yang tinggi. Penelitian Sahardi (2000) juga menunjukkan bahwa genotipe toleran memiliki tingkat efisiensi respirasi yang tinggi melalui pengujian bibit padi pada kondisi gelap. Santosa *et al.* (2000) memperkuat pendapat sebelumnya bahwa genotipe toleran naungan tersebut juga memiliki efisiensi respirasi yang tinggi, terutama pada nilai *photosynthetically active radiation* (PAR) yang rendah. Tampaknya toleransi terhadap naungan harus dicapai melalui stabilitas tingkat efisiensi fotosintesis dan respirasi yang tinggi.

### UCAPAN TERIMA KASIH

Penelitian ini dapat dilaksanakan dengan menggunakan sebagian dana dari Riset Hibah Tim Pascasarjana (*Graduate Team Research Grant, URGE*) dari Dikti.

### DAFTAR PUSTAKA

- Anderson JM. 1986. Photoregulation of composition, function and structure of thylakoid membranes. *Annu Rev Plant Physiol* 33:93-136.
- Aron DI. 1949. Copper enzymes in intact chloroplast. Polyphenoloxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol* 24:1-15.
- Bradford MM. 1976. A rapid and sensitive method for the quantitative of microgram quantities of protein utilizing the principle of protein-dye binding. *Anal Biochem* 72:248-254.
- Bruggeman W, Dunborn B. 1993. Long term chilling of young tomato plants under low light. III. Leaf development as reflected by photosynthesis parameters. *Plant Cell Physiol* 73:507-510.
- Chaturvedi GS, Ram PC, Singh AK, Ram P, Ingram KT, Singh BB, Singh RK, Singh VK. 1994. Carbohydrate status of rainfed lowland rice in relation to submergence, drought and shade tolerance. Di dalam: Lucknow VP (ed). *Physiology of Stress Tolerance in Rice*. Los Banos: IRRRI Philippines. hlm 104-122.
- Chozin MA, Sopandie D, Sastrosumarjo S, Suwarno. 1999. Physiology and genetic of upland rice adaptation to shade. Final Report of Graduate Team Research Grant, URGE Project. [Laporan]. Jakarta: Directorate General of Higher Education, Ministry of Education and Culture.
- Evans JR. 1988. Acclimation by the thylakoid membranes to growth irradiance and partitioning of nitrogen between soluble and thylakoid proteins. *Aust J Plant Physiol* 15:93-106.
- Hale MG, Orcutt DM. 1987. *The Physiology of Plants under Stress*. New York: Wiley.
- Hidema J, Makino A, Kurita Y, Mae T, Ohjima K. 1992. Changes in the level of chlorophyll and light-harvesting chlorophyll a/b protein of PS II in rice leaves agent under different irradiances from full expansion through senescence. *Plant Cell Physiol* 33:1209-1214.
- Holbrook GP, Campbell WJ, Bamford AR, Bowes G. 1994. Intraspecific variation in the light/dark modulation of ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase-oxygenase activity in soybean. *J Exp Bot* 45:1119-1126.
- Hudson GS, Evan JR, Von Caemmerer S, Arvidson YBC, Andrews TJ. 1992. Reduction of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase content by antisense RNA reduces photosynthesis in transgenic tobacco plants. *Plant Physiol* 98:294-302.
- Janardhan KV, Murty KS. 1979. Effect of low light during vegetative stage on photosynthesis and growth attributes in rice. *Indian J Plant Physiol* 23:156-162.
- Jiao DM, Tong HY, Zhang JX. 1993. Identification of photosynthetic characteristics adapted to wide range of light intensities in rice varieties. *Chinese J Rice Sci* 7:243-246.
- Kephart KD, Buxton DR, Taylor SE. 1992. Growth of C3 and C4 perennial grasses in reduced irradiance. *Crop Sci* 32:1033-1038.
- Lautt BS, Chozin MA, Sopandie D, Darusman LK. 2000. Perimbangan pati-sukrosa dan aktivitas enzim sukrosa fosfat sintase pada padi gogo yang toleran dan peka terhadap naungan. *Hayati* 7:31-34.
- Levitt J. 1980. *Response of Plants to Environmental Stress*. New York: Academic Pr.
- Makino A, Mae T, Ohira K. 1983. Purification and storage of ribulose 1,5-bisphosphate carboxylase from rice leaf. *Plant Cell Physiol* 24:1169-1173.
- Mawaki M, Morita S, Suga T, Iwata T, Yamazaki K. 1990. Effects of shading on root system morphology and grain yield of rice: an analysis on root length density. *Japan J Crop Sci* 59:89-94.
- McNellis T, Deng XW. 1995. Light control of seedling morphogenic pattern. *Plant Cell* 7:1749-1761.
- Murty KS, Dey SK, Swain P, Baig MJ. 1992. Low light adapted restorers of different maturity durations for hybrid rice breeding. *Int Rice Res Newsletter* 17:6-7.
- Okada K, Yasunori I, Kazuhiko S, Tadahiko M, Sakae K. 1992. Effect of light on degradation of chlorophyll and proteins during senescence of detaches rice leaves. *Plant Cell Physiol* 33:1183-1191.
- Portis AR. 1992. Regulation of ribulose 1,5 bisphosphate carboxylase/oxygenase activity. *Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 43:415-437.
- Sage RF, Sharkey TD, Seeman JR. 1990. Regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to light intensity and CO<sub>2</sub> in the C3 annual *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris* L. *Plant Physiol* 94:1735-1742.
- Sahardi. 2000. Studi karakteristik anatomi dan morfologi serta pewarisan sifat toleransi terhadap naungan pada padi gogo (*Oryza sativa* L.). [Disertasi]. Bogor: Program Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor.
- Santosa E, Sopandie D, Chozin MA, Harran S. 2000. Adaptasi fisiologi tanaman padi gogo terhadap naungan: Laju pertukaran karbon, respirasi dan konduktansi stomata. *Comm Ag* 6:1-7.
- Tanaka AH, Ito H, Tanaka R, Tanaka NK, Yoshida K, Okada K. 1998. Chlorophyll a oxygenase (CAO) is involved in chlorophyll b formation from chlorophyll a. *Proc Natl Acad Sci USA* 95:12719-12723.
- Vijayalakshmi C, Radhakrishnan R, Nagarajan M, Rajendran C. 1991. Effect of solar irradiation deficit on rice productivity. *J Agron Crop Sci* 167:184-187.
- Watanabe N, Fujii C, Shirota M, Furuta Y. 1993. Changes in chlorophyll, thylakoid proteins and photosynthetic adaptation to sun and shade environments in diploid and tetraploid *Oryza punctata* Kotschy and diploid *Oryza eichingeri* Peter. *Plant Physiol Biochem Paris* 31:469-474.