

Kendali Genetik Toleransi Kekeringan pada Padi Sawah (*Oryza sativa* L.)

*Genetic Control of Drought Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.)*

Punjung Medaraji Suwarno^{1*}, Desta Wirnas², dan Ahmad Junaedi²

¹Program Studi Pemuliaan dan Bioteknologi Tanaman, Sekolah Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor

²Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian, Institut Pertanian Bogor (Bogor Agricultural University), Jl. Meranti, Kampus IPB Darmaga, Bogor 16680, Indonesia

Diterima 19 Maret 2014/Disetujui 31 Maret 2015

ABSTRACT

Drought has become a main barrier of rainfed rice in dry climate and short wet season areas. Growing drought-tolerance varieties is a practical approach to minimize yield lost of rice by the drought stress condition. The aims of this research were to examine the inheritance of drought tolerance character, to identify selection traits, and to estimate genetic gain for drought tolerant on lowland rice. Four rice varieties, i.e., Jatiluhur, Mentik Wangi, IR64, Way Apo Buru, were fully diallel crossed. The parent varieties and the F_1 's were grown at Sawah Baru, Dramaga experimental field in two irrigation treatments, optimum and sub optimum where irrigation was applied until three weeks after transplanting. A randomized complete block design with three replications for each irrigation treatment was applied to the experiment. The results showed that there is a significant maternal effect on tiller number. The values of additive variance were higher than the dominance for all other characters except tiller number and grain weight per plant. The highest value for narrow sense heritability was achieved by panicle length.

Keywords: diallel, drought, genetic, rice

ABSTRAK

Kekeringan menjadi pembatas utama dalam produktivitas padi pada lahan sawah tadah hujan. Penanaman varietas padi toleran kekeringan merupakan pendekatan praktis untuk meminimalisir penurunan hasil akibat kondisi cekaman kekeringan. Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui pola pewarisan sifat toleransi terhadap kekeringan pada tanaman padi, memilih karakter seleksi untuk toleransi terhadap kekeringan pada tanaman padi. Empat varietas padi: Jatiluhur, Mentik Wangi, IR64, Way Apo Buru, disilangkan menggunakan metode full dialel. Varietas tua beserta F_1 ditanam di kebun percobaan Sawah Baru, Dramaga pada dua kondisi perlakuan irigasi: optimum dan sub optimum dimana irigasi diaplikasikan hingga tiga minggu setelah tanam. Rancangan yang digunakan dalam penelitian ini adalah Rancangan Kelompok Lengkap Teracak dengan 3 ulangan pada masing-masing lingkungan. Hasil penelitian menunjukkan bahwa efek maternal tidak nyata untuk semua karakter kecuali jumlah anakan. Nilai ragam aditif lebih tinggi dari ragam dominan untuk seluruh karakter selain jumlah anakan dan bobot biji per tanaman. Nilai heritabilitas arti sempit tertinggi terdapat pada karakter panjang malai.

Kata kunci: dialel, genetik, kekeringan, padi

PENDAHULUAN

Kekeringan menjadi pembatas utama dalam produktivitas padi pada lahan sawah tadah hujan (Hadiarto dan Tran, 2011; Peleg *et al.*, 2011) dengan iklim kering dan periode hujan yang pendek. Dalam siklus hidup tanaman, mulai dari perkecambah sampai panen, tanaman selalu membutuhkan air. Tidak satupun proses metabolisme tanaman dapat berlangsung tanpa air. Besarnya kebutuhan air setiap fase pertumbuhan selama siklus hidupnya tidak

sama. Hal ini berhubungan langsung dengan proses fisiologi, morfologi dan kombinasi kedua faktor tersebut dengan faktor-faktor lingkungan (Ai *et al.*, 2010).

Fang dan Xiong (2015) menyatakan bahwa tanaman memiliki serangkaian mekanisme untuk mengatasi kekeringan baik dari segi morfologis, fisiologis, biokimia, seluler dan molekuler. Mekanisme tersebut tampak pada karakter akar dan daun, kemampuan penyesuaian tekanan osmotik, potensial air, kandungan ABA, dan stabilitas membran sel. Karakter-karakter tersebut digunakan sebagai indikator untuk mengevaluasi ketahanan kekeringan pada tanaman.

Respon awal tanaman padi terhadap cekaman kekeringan ditandai dengan penggulungan daun yang

* Penulis untuk korespondensi. e-mail: ewjim020282@yahoo.com

merupakan bentuk mekanisme tanaman dalam menghindari cekaman kekeringan. Mekanisme ini berkaitan dengan kemampuan tanaman menyesuaikan laju transpirasi sehingga potensial air didalam daun tetap tinggi pada kondisi kekeringan (Tubur *et al.*, 2012). Tanaman harus mempertahankan potensial air dengan mekanisme penutupan stomata atau daun menggulung untuk melangsungkan pertumbuhannya (Hirayama *et al.*, 2006). Salah satu upaya untuk mempertahankan produktivitas pada kondisi cekaman kekeringan adalah menggunakan varietas toleran. Perakitan varietas padi toleran kekeringan akan menjadi lebih efisien apabila tersedia informasi tentang kendali genetiknya. Rancangan persilangan yang tepat juga penting, salah satu rancangan yang umum digunakan untuk mengetahui kendali genetik terhadap suatu sifat adalah rancangan persilangan dialel. Rancangan persilangan ini dapat juga digunakan untuk menilai keragaan tetua dan mengidentifikasi kombinasi persilangan yang potensial sebagai bahan seleksi, yang dalam penelitian ini ditujukan untuk pembentukan populasi dasar. Persilangan dialel dapat dibagi menjadi tiga tipe persilangan yaitu (1) dialel penuh (*full diallel*), (2) setengah dialel (*half diallel*), dan (3) dialel parsial (*partial diallel*) (Singh dan Chaudhary, 1979).

Penelitian ini bertujuan untuk (1) mengetahui pola pewarisan sifat toleransi terhadap kekeringan pada tanaman padi, (2) memilih karakter seleksi untuk toleransi terhadap kekeringan pada tanaman padi, (3) menduga kemajuan genetik (*genetic gain*) untuk toleransi terhadap kekeringan tanaman padi pada populasi dialel penuh.

BAHAN DAN METODE

Penelitian ini dilaksanakan di kebun percobaan Sawah Baru IPB, Darmaga mulai bulan Agustus sampai dengan November 2012. Bahan tanaman yang digunakan untuk metode persilangan dialel penuh adalah 4 varietas padi (Jatiluhur, Mentik Wangi, IR64, Way Apo Buru) sebagai tetua serta 12 genotipe F1 hasil persilangan antar empat tetua. Rancangan percobaan yang digunakan dalam penelitian ini adalah rancangan kelompok lengkap teracak dengan 3 ulangan pada masing-masing lingkungan (optimum dan sub optimum).

Benih dikecambahkan selama tiga hari pada cawan petri kemudian dipindahkan pada *tray* persemaian. Setelah berumur tiga minggu, bibit tanaman dipindahkan ke lahan tanam yang terletak dalam rumah plastik sesuai dengan kondisi pertanaman. Satuan percobaan berupa baris tunggal yang terdiri atas 12 tanaman, dan tiap petakan tanam terdiri dari 8 genotipe. Kondisi sub optimum yang diterapkan adalah selama tiga minggu pertama setelah tanam diirigasi secara teratur selanjutnya irigasi dihentikan, sedangkan untuk kondisi optimum tanaman, air tersedia dalam jumlah yang cukup. Pengamatan dilakukan terhadap 5 tanaman contoh acak pada tiap satuan percobaan untuk karakter-karakter kuantitatif sebagai berikut: panjang daun bendera (cm), tinggi tanaman (cm), jumlah anakan, panjang malai (cm), jumlah gabah isi per malai (bulir), jumlah gabah hampa per malai (bulir), jumlah gabah total per tanaman

(bulir), bobot biji (g/tanaman), dan persentase gabah bernas (%). Pengamatan pada karakter-karakter kualitatif meliputi: indeks penggulungan daun (skor 0 yaitu tidak menggulung sampai 9 yaitu menggulung penuh), indeks kekeringan daun (skor 0 yaitu tidak ada gejala kekeringan sampai 9 yaitu seluruh permukaan daun tampak kering, kehijauan daun (skor 2 untuk hijau muda sampai 5 untuk hijau tua), dan posisi daun bendera (skor 1 untuk posisi tegak sampai 7 untuk posisi terkulai). Tanaman toleran cekaman kekeringan ditunjukkan oleh daun tidak menggulung, indeks kekeringan rendah, warna daun hijau tua, dan atau posisi daun bendera tegak (Tubur *et al.*, 2012).

Analisis ragam dilakukan bertahap pada tiap lingkungan, kemudian dilakukan analisis gabungan bila asumsi statistik terpenuhi. Uji perbedaan antar nilai tengah genotipe dilakukan dengan metode Duncan's Multiple Range Test (DMRT). Analisis daya gabung umum dan daya gabung khusus menggunakan metode I Griffing (Singh dan Chaudhary, 1979). Program aplikasi yang digunakan adalah SAS versi 9.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Keragaan Genotipe Padi Sawah

Analisis ragam dapat dilakukan apabila memenuhi tiga syarat berikut yaitu: galat menyebar normal dan independen serta ragam homogen. Hasil pengujian atas ketiga syarat tersebut menunjukkan bahwa keseluruhan karakter kuantitatif yang diamati lulus uji sehingga pengolahan data dapat dilanjutkan dengan analisis ragam.

Hasil analisis ragam gabungan menunjukkan bahwa genotipe berpengaruh nyata terhadap karakter panjang daun bendera, tinggi tanaman, jumlah anakan, panjang malai, jumlah gabah isi, jumlah gabah hampa, jumlah gabah total dan bobot biji per tanaman kecuali untuk karakter persentase gabah bernas. Pengaruh lingkungan nyata untuk semua karakter yang diamati (Tabel 1).

Pengaruh interaksi genotipe x lingkungan tidak nyata ($P > 0.05$) untuk seluruh karakter yang diamati (Tabel 1). Interaksi yang tidak nyata ini menunjukkan ranking genotipe pada kondisi optimum tidak jauh berbeda dengan ranking genotipe pada kondisi sub optimum. Hal ini mengindikasikan adanya genotipe yang terbaik untuk di kedua lingkungan sehingga memudahkan dalam proses seleksi.

Uji lanjut DMRT dilakukan untuk rataan karakter-karakter pada dua lingkungan yang berbeda nyata untuk faktor genotipe pada Uji F dengan taraf nyata $\alpha = 0.05$. Keragaan tetua, F1 dan resiprokal hasil persilangan dialel yang diberi perlakuan kekeringan menunjukkan tingkat pertumbuhan yang lebih rendah dibandingkan kontrol untuk hampir keseluruhan karakter pengamatan. Menurut Tubur *et al.* (2012), cekaman kekeringan berpengaruh nyata menurunkan tinggi tanaman, jumlah daun, jumlah anakan, panjang malai, bobot 1,000 butir, bobot kering tajuk dan indeks panen, serta meningkatkan persentase gabah hampa.

Genotipe Jatiluhur memiliki keragaan yang signifikan terhadap karakter jumlah gabah isi per malai. Genotipe

Tabel 1. Rekapitulasi sidik ragam pengaruh genotipe, lingkungan serta interaksi genotipe x lingkungan padi sawah dalam persilangan dialel penuh pada kondisi lingkungan optimum dan sub optimum

Karakter	Kuadrat tengah sumber keragaman				Galat
	Lingkungan	Ulangan /lingkungan	Genotipe	Genotipe x lingkungan	
Panjang daun bendera	3737.9*	103.7*	30.1*	12.9	9.0
Tinggi tanaman	1,6259.3*	87.6	328.5*	107.7	76.1
Jumlah anakan	82.8*	5.3	6.5*	6.5	2.9
Panjang malai	551.4*	45.3*	11.6*	4.8	2.9
Jumlah gabah isi per malai	15,564.1*	7,743.3*	1,809.9*	414.6	468.7
Jumlah gabah hampa per malai	57,755.1*	2,309.5*	1,316.3*	602.7	694.5
Jumlah gabah total per malai	133,282.6*	15,968.2*	5,179.7*	1,216.5	1,165.9
Bobot biji per tanaman	560.0*	56.3*	20.2*	11.5	8.0
Persentase gabah bernas	1,459.8*	3,997.8*	250.7	133.8	220.6

Keterangan: * = nyata berdasarkan uji F pada taraf $\alpha = 5\%$

ini juga memiliki nilai keragaan relatif lebih tinggi dibandingkan genotipe-genotipe tetua lainnya pada kedua lingkungan untuk karakter agronomi dan daya hasil. Hal ini menunjukkan genotipe Jatiluhur yang merupakan tetua masih relatif lebih unggul daripada dan dibandingkan genotipe-genotipe lainnya untuk keseluruhan karakter yang diamati (Tabel 2 dan 3).

Daya Gabung Umum

Genotipe-genotipe yang mempunyai nilai daya gabung umum positif diharapkan mempunyai kemampuan bergabung umum yang baik untuk menghasilkan genotipe dengan karakter-karakter yang lebih baik. Informasi daya gabung umum akan sangat membantu pemulia

Tabel 2. Keragaan genotipe padi dalam persilangan dialel penuh untuk karakter panjang daun bendera, tinggi tanaman, jumlah anakan dan panjang malai

Genotipe	Panjang daun bendera (cm)	Tinggi tanaman (cm)	Jumlah anakan	Panjang malai (cm)
Jatiluhur X Mentik Wangi	28.1bcde	91.3ab	7.6abc	24.4ab
Jatiluhur X IR64	28.1bcde	91.7ab	7.1abc	23.8abc
Jatiluhur X Way Apoburu	24.8de	83.4bcde	7.1abc	23.4abc
Jatiluhur	29.5abc	99.8a	7.4abc	23.7abc
Mentik Wangi X IR64	30.1abc	84.3bcde	7.4abc	24.5ab
Mentik Wangi X Jatiluhur	27.8bcde	78.0cdef	5.8c	24.6ab
Mentik Wangi X Way Apoburu	29.2abcd	89.4abc	7.6abc	24.6ab
Mentik Wangi	31.3ab	81.2bcde	9.4a	25.0a
IR64 X Way Apoburu	24.2e	74.8ef	9.4a	21.0c
IR64 X Jatiluhur	25.8cde	84.8bcde	6.9abc	22.0bc
IR64 X Mentik Wangi	33.0a	88.0abcd	5.5c	23.0abc
IR64	24.6de	75.3def	7.6abc	21.1c
Way Apoburu X Jatiluhur	25.5cde	75.8def	6.6bc	22.1bc
Way Apoburu X Mentik Wangi	29.0bcde	78.7cdef	7.4abc	25.0a
Way Apoburu X IR64	27.7bcde	71.5f	5.9c	23.5abc
Way Apoburu	25.6cde	92.3ab	8.7ab	22.6bc

Keterangan: Angka pada kolom yang sama yang diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata berdasarkan uji DMRT pada taraf $\alpha = 5\%$

Tabel 3. Keragaan karakter komponen hasil padi sawah pada tetua, F1 dan resiprokal hasil persilangan dialel penuh

Genotipe	Jumlah gabah isi per malai	Jumlah gabah hampa per malai	Jumlah gabah total per malai	Bobot biji per tanaman (g)	Persentase gabah bernas (%)
Jatiluhur X Mentik Wangi	65.2b	93.3a	158.5ab	6.1ab	40.1ab
Jatiluhur X IR64	65.0b	75.6abcd	140.6abc	4.9b	38.1ab
Jatiluhur X Way Apoburu	37.8bc	56.0abcd	93.8cdef	3.9b	28.3b
Jatiluhur	96.8a	84.7ab	181.5a	9.6a	51.2a
Mentik Wangi X IR64	48.8bc	68.2abcd	117.0bcdef	5.1b	40.5ab
Mentik Wangi X Jatiluhur	41.7bc	60.9abcd	102.5cdef	3.0b	31.3ab
Mentik Wangi X Way Apoburu	54.5bc	80.9abc	135.4abcd	6.0ab	34.7ab
Mentik Wangi	56.0bc	62.1abcd	118.1bcdef	6.2ab	41.7ab
IR64 X Way Apoburu	33.2bc	64.5abcd	97.7cdef	2.8b	31.6ab
IR64 X Jatiluhur	48.0bc	80.9abc	128.9bcde	5.9ab	30.4ab
IR64 X Mentik Wangi	36.5bc	48.0bcd	84.5ef	5.3b	40.9ab
IR64	30.3bc	44.0cd	74.3f	2.8b	30.5ab
Way Apoburu X Jatiluhur	40.8bc	55.6abcd	96.4cdef	3.1b	33.6ab
Way Apoburu X Mentik Wangi	48.1bc	46.5cd	94.6def	6.0ab	38.1ab
Way Apoburu X IR64	44.2bc	43.3d	87.5f	3.4b	38.4ab
Way Apoburu	29.1c	66.1abcd	95.2def	3.0b	24.3b

Keterangan: Angka pada kolom yang sama yang diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata berdasarkan uji DMRT pada taraf $\alpha = 5\%$

dalam menyeleksi tetua-tetua yang layak dan berpotensi untuk digunakan dalam program pemuliaan dalam usaha pengembangan kultivar yang mempunyai karakter lebih baik. Menurut Daryanto *et al.* (2010) genotipe yang memiliki nilai daya gabung umum tinggi dapat digunakan sebagai tetua pembentuk populasi dasar.

Hasil analisis pengaruh daya gabung menunjukkan bahwa genotipe tetua Jatiluhur memiliki pengaruh daya gabung umum yang nyata untuk karakter bobot biji per tanaman, jumlah gabah isi per malai, jumlah gabah hampa per malai, jumlah gabah total per malai dan persentase

gabah bernas. Karakter jumlah gabah total per malai yang ada pada genotipe Jatiluhur menunjukkan nilai daya gabung umum yang paling tinggi dibandingkan karakter-karakter lainnya (Tabel 4). Meskipun demikian, penggunaan Jatiluhur sebagai tetua dalam pembentukan populasi dasar padi toleran kekeringan juga akan meningkatkan persentase gabah hampa per malai (Tabel 4), sehingga perlu kehati-hatian dalam menentukan indeks seleksi saat melakukan seleksi untuk karakter gabah hampa pada populasi yang terbentuk.

Tabel 4. Daya gabung umum empat tetua yang digunakan dalam persilangan dialel penuh

Karakter	Tetua			
	Jatiluhur	Mentik Wangi	IR64	Way Apoburu
Panjang daun bendera	0.04	2.15	-0.49	-1.70
Tinggi tanaman	5.90*	1.12	-2.32	-4.71
Jumlah anakan	-0.32	0.17	-0.16	0.31
Panjang malai	0.35	1.10*	-0.97*	-0.48
Jumlah gabah isi per malai	1.21*	0.56	-0.78	-0.98
Jumlah gabah hampa per malai	15.57*	1.20	-7.90*	-8.68*
Jumlah gabah total per malai	11.03*	0.57	-6.12	-5.49
Bobot biji per tanaman	26.60*	1.78	-14.03*	-14.35
Persentase gabah bernas	5.43*	0.21	-1.95	-3.69

Keterangan: * = berbeda nyata terhadap nilai nol berdasarkan uji T pada taraf $\alpha = 5\%$

Respon Kekeringan pada Persilangan Diallel

Respon tanaman terhadap cekaman kekeringan dapat berupa penggulungan daun, mengeringnya daun dan posisi sudut daun bendera. Indikator mengeringnya daun diukur berdasarkan luas daerah kekeringan pada daun. Semakin luas daerah kekeringan pada daun menunjukkan semakin tidak tahan genotipe tersebut terhadap cekaman kekeringan. Posisi daun bendera pada padi juga mengindikasikan ketahanan terhadap cekaman kekeringan. Semakin kecil sudut daun bendera terhadap malai menunjukkan semakin tahan genotipe tersebut terhadap cekaman kekeringan (Tubur *et al.*, 2012).

Hasil penelitian menunjukkan skor rata-rata penggulungan daun terendah terdapat pada genotipe Way Apo Buru x Jatiluhur sedangkan untuk nilai indeks kekeringan daun terendah terdapat pada genotipe Mentik Wangi x Jatiluhur yang menunjukkan kedua genotipe tersebut toleran kekeringan (Tabel 5).

Warna daun dapat dijadikan indikator kebutuhan nitrogen pada tanaman, semakin muda warna hijau pada daun padi mengindikasikan semakin besar kebutuhan tanaman tersebut terhadap nitrogen untuk dapat berdaya hasil maksimal (Lee dan Lee, 2013). Genotipe Way Apo Buru (warna daun hijau tua) cenderung lebih toleran kekeringan dibandingkan dengan genotipe lainnya; sebaliknya genotipe IR64 x Mentik Wangi (warna daun hijau muda), cenderung lebih peka kekeringan.

Genotipe kombinasi persilangan Mentik Wangi x Jatiluhur memiliki daun bendera tegak yang mengindikasikan

genotipe tersebut secara morfologis memiliki sifat toleransi yang baik terhadap cekaman kekeringan (Tabel 5). Hasil ini didukung pengamatan karakter indeks kekeringan daun, dimana peningkatan indeks kekeringan daun relatif diikuti oleh peningkatan nilai karakter posisi daun bendera (Tabel 5). Tanaman padi yang memiliki posisi daun bendera terkulai lebih banyak menyerap panas sinar matahari, sehingga cenderung lebih peka kekeringan dibandingkan tanaman padi yang memiliki posisi daun bendera yang lebih tegak. Biswal dan Kohli (2013) menyatakan sudut daun bendera yang tegak pada tanaman padi merupakan karakter yang direkomendasikan untuk toleransi kekeringan.

Ragam Daya Gabung Umum, Daya Gabung Khusus dan Heritabilitas

Analisis genetik dilanjutkan untuk karakter-karakter genotipe yang memiliki nilai kuadrat tengah yang nyata pada taraf 5%. Nilai kuadrat tengah daya gabung umum memiliki pengaruh yang nyata untuk karakter bobot gabah isi per tanaman, jumlah gabah isi per malai, jumlah gabah hampa per malai dan jumlah gabah total per malai, sedangkan daya gabung khusus berpengaruh nyata untuk karakter bobot biji per tanaman, jumlah gabah isi per malai, dan jumlah gabah total per malai (Tabel 6).

Pengaruh tetua betina (*maternal effect*) adalah kondisi ketika fenotipe dari tanaman ditentukan tidak hanya dari lingkungan dan genotipenya, melainkan juga dari lingkungan dan genotipe tetua betinanya. Hasil penelitian menunjukkan pengaruh dari tetua betina nyata terlihat pada

Tabel 5. Nilai tengah skor penggulungan daun, indeks kekeringan daun, kehijauan daun, dan posisi daun bendera pada genotipe-genotipe persilangan diallel kondisi kekeringan

Genotipe	Penggulungan daun	Kekeringan daun	Kehijauan daun	Posisi daun bendera
Jatiluhur x Mentik Wangi	3.38	4.69	2.23	3.08
Jatiluhur x IR64	3.75	3.00	2.50	2.75
Jatiluhur x WAB	3.69	2.09	3.00	2.08
Jatiluhur	2.54	4.08	3.46	3.77
Mentik Wangi x IR64	5.77	6.69	3.00	5.77
Mentik Wangi x Jatiluhur	2.45	2.08	2.27	1.73
Mentik Wangi x WAB	4.54	4.23	3.46	2.08
Mentik Wangi	4.62	5.85	2.08	4.38
IR64 x WAB	6.00	4.17	4.17	2.17
IR64 x Jatiluhur	5.15	4.00	3.92	5.08
IR64 x Mentik Wangi	7.00	6.15	2.00	5.00
IR64	7.11	8.44	2.11	6.00
WAB x Jatiluhur	2.33	3.17	4.00	2.50
WAB x Mentik Wangi	4.00	4.40	2.80	3.80
WAB x IR64	7.00	7.67	3.67	6.00
WAB	3.92	4.85	4.38	3.08

Keterangan: Skor penggulungan daun 0 = tidak menggulung sampai 9 = menggulung penuh; skor kekeringan daun 0 = tidak ada gejala kekeringan sampai 9 = seluruh permukaan daun tampak kering; skor kehijauan daun 2 = hijau muda sampai 5 = hijau tua; skor posisi daun bendera 1 = posisi tegak sampai 7 = posisi terkulai

Tabel 6. Nilai kuadrat tengah daya gabung umum dan daya gabung khusus persilangan dialel penuh pada kondisi lingkungan optimum dan sub optimum

Karakter	Kuadrat tengah		
	Daya gabung umum	Daya gabung khusus	Resiprokal
Panjang daun bendera	106.22*	13.01	4.67
Tinggi tanaman	954.75*	220.41*	261.59
Jumlah anakan	3.78	6.26	8.76*
Panjang malai	35.80*	1.53	5.98
Jumlah gabah isi per malai	5,732.64*	1,227.81*	796.73
Jumlah gabah hampa per malai	2,811.23*	702.67	1,770.15
Jumlah gabah total per malai	16,555.35*	2,716.78*	4,191.99
Bobot biji per tanaman	50.74*	19.86*	6.77

Keterangan: * = nyata berdasarkan uji F pada taraf $\alpha = 5\%$

karakter jumlah anakan, sehingga pemilihan genotipe yang dijadikan tetua betina menjadi penting untuk meningkatkan nilai karakter ini (Tabel 6). Pengaruh tetua betina tidak terlihat pada karakter-karakter pengamatan lainnya. Tidak adanya pengaruh tetua betina merupakan indikasi bahwa karakter dikendalikan oleh gen-gen di dalam inti (Silfianah *et al.*, 2012).

Perbedaan yang nyata pada kuadrat tengah daya gabung umum mengindikasikan adanya aksi gen aditif pada karakter yang diamati, sedangkan pengaruh daya gabung khusus mengindikasikan adanya aksi gen dominan (Hafsah *et al.*, 2007; Rahimi *et al.*, 2010). Pengaruh aditif dan dominan terkait dengan interaksi antar alel dalam lokus yang sama, namun perbedaannya adalah pengaruh aditif terekspresikan pada gen dalam keadaan homozigot sedangkan pengaruh dominan terekspresikan pada gen dalam keadaan heterozigot. Dengan demikian, dalam proses seleksi untuk menghasilkan galur murni, pengaruh aditif lebih penting daripada pengaruh dominan.

Ragam aditif menunjukkan seberapa besar keragaman gen-gen homozigot diwariskan oleh tetua pada keturunannya. Padi merupakan tanaman menyerbuk sendiri secara alami sehingga ragam aditif memiliki peranan penting dalam pemuliaan padi. Nilai ragam aditif tertinggi terdapat pada karakter daya hasil yaitu jumlah gabah total

per malai (3,504.4) (Tabel 7). Hal ini menunjukkan besarnya keragaman gen-gen homozigot yang mengendalikan karakter jumlah gabah total per malai, sehingga proses seleksi dapat dilakukan pada karakter tersebut dalam upaya meningkatkan kemajuan genetik. Nilai ragam aditif yang relatif lebih tinggi dibanding ragam dominan sesuai dengan nilai ragam daya gabung umum yang lebih tinggi terhadap ragam daya gabung khusus. Program pemuliaan padi toleran kekeringan dinilai lebih tepat diarahkan untuk menghasilkan varietas galur murni, bukan varietas hibrida, sesuai dengan Tabel 7 bahwa $V_A > V_D$ untuk semua karakter selain jumlah anakan dan bobot biji per tanaman.

Nilai heritabilitas arti sempit merupakan nilai yang dapat digunakan untuk menduga kemajuan seleksi yang akan diperoleh. Proporsi ekspresi dari ragam genetik digambarkan pada nilai heritabilitas arti sempit. Berdasarkan hasil perhitungan keseluruhan parameter ragam genotipe, ragam fenotipe *plot basis*, heritabilitas arti luas *plot basis*, dan *genetic gain* tertinggi untuk keseluruhan karakter pengamatan terdapat pada karakter jumlah gabah total per malai (Tabel 7).

Nilai dugaan kemajuan genetik tertinggi terdapat pada karakter jumlah gabah total per malai (92.4), heritabilitas arti sempit (h^2_{ns}) tertinggi berdasarkan metode Verhalen dan Murray (1969) terdapat pada karakter panjang malai. Nilai

Tabel 7. Nilai ragam genotipe (V_G), ragam fenotipe *plot basis* (V_p), ragam aditif (V_A), ragam dominan (V_D), heritabilitas arti luas (h^2_{bs}) dan arti sempit (h^2_{ns}) *plot basis*, dan kemajuan genetik (R)

Karakter	V_G	V_p	V_A	V_D	h^2_{ns}	h^2_{bs}	R
Panjang daun bendera	29.7	38.7	23.5	6.2	0.61	0.77	7.8
Tinggi tanaman	307.3	383.4	187.3	120	0.49	0.80	19.7
Jumlah anakan	3.3	6.2	0.0	3.3	0.00	0.53	0.0
Panjang malai	8.9	11.8	8.6	0.3	0.73	0.75	5.2
Jumlah gabah isi per malai	1,806.2	2,274.9	1,146.8	659.4	0.50	0.79	49.5
Jumlah gabah hampa per malai	817.9	1,512.4	535.9	282.0	0.35	0.54	28.4
Jumlah gabah total per malai	4,937.1	6,103.0	3,504.4	1,432.7	0.57	0.81	92.4
Bobot biji per tanaman	18.6	26.6	8.0	10.6	0.30	0.70	3.2

ini mengindikasikan bahwa proporsi ragam aditif dalam menentukan karakter panjang malai cukup tinggi. Hal ini dapat dipahami karena pengaruh aditif berperan nyata dan juga berarti keragaman sebagian besar dipengaruhi oleh faktor genetik.

Efisiensi seleksi sangat ditentukan oleh karakter seleksi yang digunakan. Karakter seleksi dipilih berdasarkan nilai heritabilitas tertinggi dari keseluruhan karakter pengamatan. Karakter panjang malai memiliki nilai yang relatif tinggi pada nilai heritabilitas arti sempit, menjadikan karakter ini baik untuk dipilih sebagai karakter seleksi untuk mengidentifikasi genotipe-genotipe toleran kekeringan.

KESIMPULAN

Genotipe berpengaruh nyata terhadap karakter panjang daun bendera, tinggi tanaman, jumlah anakan, panjang malai, jumlah gabah isi, jumlah gabah hampa, jumlah gabah total dan bobot biji per tanaman. Panjang malai dapat dijadikan sebagai karakter seleksi untuk mengidentifikasi genotipe-genotipe toleran kekeringan. Nilai kemajuan genetik tertinggi berada pada karakter jumlah gabah total per malai sedangkan nilai dugaan heritabilitas arti sempit (h^2_{ns}) tertinggi terdapat pada karakter panjang malai. Program pemuliaan padi toleran kekeringan dinilai lebih tepat diarahkan untuk menghasilkan varietas galur murni, bukan varietas hibrida.

DAFTAR PUSTAKA

- Ai, N.S., S.M. Tondais, R. Butarbutar. 2010. Evaluasi indikator toleransi cekaman kekeringan pada fase perkecambahan padi (*Oryza sativa* L.). J. Biologi 14:50-54.
- Biswal, A.K., A. Kohli. 2013. Cereal flag leaf adaptations for grain yield under drought: knowledge status and gaps. Mol. Breeding 31:749-766.
- Daryanto, A., S. Sujiprihati, M. Syukur. 2010. Heterosis dan daya gabung karakter agronomi cabai (*Capsicum annum* L.) hasil persilangan *half diallel*. J. Agron. Indonesia 38:113-121.
- Fang, Y., L. Xiong. 2015. General mechanism of drought response and their application in drought resistance improvement in plants. Cell. Mol. Life Sci. 72:673-689.
- Hadiarto, T., L.S.P. Tran. 2011. Progress studies of drought-responsive genes in rice. Plant Cell Reports. 30:297-310.
- Hafsah, S., S. Sastrosumarjo, S. Sujiprihati, Sobir, S.H. Hidayat. 2007. Daya gabung dan heterosis ketahanan pepaya (*Carica papaya* L.) terhadap penyakit antraknosa. Bul. Agron. 35:197-204.
- Hirayama, M., Y. Wada, H. Nemoto. 2006. Estimation of drought tolerance based on leaf temperature in upland rice breeding. Breeding Sci. 56:47-54.
- Lee, K.J., B.W. Lee. 2013. Estimation of rice growth and nitrogen nutrition status using color digital camera image analysis. Europ. J. Agron. 48:57-65.
- Peleg, Z., M. Reguera, E. Tumimbang, H. Walia, E. Blumwald. 2011. Cytokinin-mediated source/sink modifications improve drought tolerance and increase grain yield in rice under water-stress. Plant Biotechnol J. 9:747-758.
- Rahimi, M., B. Rabiei, H. Samizadeh, A.K. Ghasemi. 2010. Combining ability and heterosis in rice (*Oryza sativa* L.) cultivars. J. Agr. Sci. Tech. 12:223-231.
- Silfianah, H., Z. Millah, R.F. Yenny. 2012. Pengaruh tetua betina pada pewarisan ketahanan cabai terhadap *chili veinal mottle virus* dalam populasi persilangan PBC495XPBC275. J. Ilmu Pert. Perikanan 1:43-47.
- Singh, R.K., R.D. Chaudhary. 1979. Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis. Kalyani Publishers. New Delhi.
- Tubur, H.W., M.A. Chozin, E. Santosa, A. Junaedi. 2012. Respon agronomi varietas padi terhadap periode kekeringan pada sistem sawah. J. Agron. Indonesia 40:167-173.
- Verhalen, L.M., Murray J.C. 1969. A diallel analysis of several fibre property traits in upland cotton (*Gossypium hirsutum* L.) Crop Sci. 11:92-96.