

Respon Genotipe Padi Gogo terhadap Defisiensi P

Tasliyah, Tintin Suhartini, Joko Prasetyono, Ida Hanarida Somantri, dan Masdiar Bustamam

Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumber Daya Genetik Pertanian
Jln. Tentara Pelajar No. 3 A Bogor

ABSTRACT. Response of Upland Rice Genotypes to P-deficiency. Insufficient P is a limiting factor for rice production. Tolerant varieties to deficiency P are very important to solve the problem. The objective of the experiment was to evaluate rice genotypes to P deficiency and its interaction to Al toxicity. The experiment was conducted at the green house of ICABIOGRAD (Indonesian Center for Agricultural Biotechnology and Genetic Resources Research and Development) in WS 2006, using Yoshida solution. Molecular analysis was conducted in 2010 to observe the effectiveness of gene *Pup1* segment in upland rice varieties to be compared with Kasalath tolerance variety from India. Plastic box of 10 ltr, containing solution as media was used in the experiment. The treatments were arranged in a split-split plot design with three replications. Treatments were two levels of Aluminum (0 and 45 ppm Al) as a main plot, and 4 levels application of P fertilizer (0, 0.5, 5.0, and 10 ppm P) as sub plots, and sixteen upland rice genotypes as sub-sub plots. Results showed that there were interactions between P, Al treatments and genotypes to characters which were observed. Application of P up to 10 ppm P increased plant height, number of tillers, shoot dry weight, and root dry weight significantly, but not for root length. The effects of aluminum were decreasing in plant height, shoot and root dry weight and root length significantly, but not for number of tillers. Evaluation of tiller number for P deficiency treatment showed three cultivars were tolerant to P deficiency, namely: Way Rarem, Limboto and Sentani, and five genotypes were moderately tolerant: Way Rarem, Jatiluhur, Sentani, K36-5-1-1, Limboto, dan NIL-C443. Genotypes indicated tolerant to both Al toxicity and P deficiency, were Way Rarem, Jatiluhur, Sentani, K36-5-1-1, Limboto, dan NIL-C443. There were no correlation between rice tolerance to P deficiency with rice tolerance to aluminum toxicity. Molecular analysis using *Pup1* spesifik primers showed fully *Pup1* segment on NIL-C443, K36-5-1-1, Jatiluhur, Limboto, Silugonggo, Way Rarem and those genotypes showed tolerance or moderately a tolerant to P deficiency, except for Silugonggo.

Key words: upland rice, P-deficiency, Al toxicity, *Pup1* locus.

ABSTRAK. Kekurangan hara P merupakan faktor pembatas produksi padi. Varietas toleran defisiensi P merupakan solusi yang baik dibandingkan dengan aplikasi pupuk P dengan biaya tinggi. Penelitian ini bertujuan untuk mengevaluasi respon genotipe padi gogo asal Indonesia terhadap defisiensi P dan interaksinya dengan Al. Penelitian dilakukan di rumah kaca BB Biogen pada MH 2006-2007 dengan metode larutan hara Yoshida. Analisis molekuler dilakukan pada tahun 2010 untuk melihat kemiripan segmen *Pup1* padi gogo Indonesia dengan Kasalath asal India. Pada pengujian larutan Yoshida digunakan bak plastik berisi 10 l larutan Yoshida, dengan rancangan percobaan petak terpisah tiga ulangan. Sebagai petak utama adalah dua taraf perlakuan Al (0 dan 45 ppm Al), sebagai anak petak empat taraf perlakuan P (0; 0,5; 5; dan 10 ppm P). Enam belas genotipe padi gogo digunakan sebagai anak-anak petak. Hasil penelitian menunjukkan adanya interaksi nyata antara perlakuan P, Al, dan genotipe padi gogo terhadap peubah yang diamati. Pemberian P hingga 10 ppm P nyata meningkatkan tinggi tanaman, jumlah anakan, bobot kering tajuk, bobot kering akar, kecuali panjang akar. Pemberian 45 ppm Al nyata menurunkan tinggi tanaman, bobot kering tajuk, bobot kering akar, panjang akar, kecuali jumlah anakan.

Hasil evaluasi terhadap defisiensi P melalui indikator jumlah anakan diperoleh tiga genotipe toleran, yaitu Way Rarem, Limboto dan Sentani, sedangkan yang bereaksi sedang adalah Batur, Singkarak, Jatiluhur, K36-5-1-1, dan NIL-C443. Genotipe yang menunjukkan toleran terhadap keracunan Al dan defisiensi P adalah Way Rarem, Jatiluhur, Sentani, K36-5-1-1, Limboto, dan NIL-C443. Analisis korelasi menunjukkan tidak ada hubungan toleransi genotipe padi terhadap defisiensi P dengan toleransi genotipe terhadap keracunan Al. Hasil analisis molekuler menggunakan primer spesifik untuk *Pup1* menunjukkan adanya segmen lokus *Pup1* penuh pada genotipe NIL-C443, K36-5-1-1, Jatiluhur, Limboto, Silugonggo, Way Rarem, dan menunjukkan reaksi sedang dan toleran defisiensi P, kecuali Silugonggo.

Kata kunci: padi gogo, defisiensi P, keracunan Al, lokus *Pup1*.

Kekurangan hara P merupakan faktor pembatas pertumbuhan padi di daerah tropis. Penambahan P mutlak dilakukan bila terjadi pengikatan P yang kuat oleh partikel-partikel dalam tanah. Diduga lebih dari 90% pemupukan P berubah ke dalam bentuk yang tidak mudah dimanfaatkan tanaman (Wissuwa and Noriharu 2001). Fosfor (P) merupakan unsur hara penting bagi tanaman sebagai sumber energi (ATP) yang berfungsi untuk proses metabolisme. Fosfor berperan dalam berbagai proses yang vital, yaitu untuk pertumbuhan maupun produksi, pembentukan anakan dan akar tanaman (Suhartati *et al.* 2006). Kekurangan P juga menurunkan tanggap tanaman terhadap pemupukan N. Selain itu, defisiensi P seringkali berasosiasi dengan meningkatnya kadar Fe hingga meracuni tanaman dan kekurangan Zn, terutama pada tanah ber-pH rendah (Sarlan dan Sembiring 2006). Defisiensi P pada tingkat sedang sulit dikenal di lapang, defisiensi P juga sering berhubungan dengan masalah hara lain seperti defisiensi Fe dan salinitas.

Pemberian pupuk P dapat mengurangi masalah tersebut, namun dibatasi oleh ketersediaan sumber P dan biaya yang tinggi. Perbaikan varietas yang mengarah pada kemampuan pemanfaatan P yang terfiksasi tinggi dalam tanah sangat menarik dan pilihan yang tepat, karena memiliki efek jangka panjang yang positif untuk pertanian berkelanjutan (Wissuwa and Noriharu 2001). Lahan untuk padi gogo umumnya ber-pH rendah, keracunan Al, dan ketersediaan P rendah. Beberapa faktor yang menghambat pengembangan padi gogo antara lain adalah keracunan Al dan kekurangan P (Nasution dan Suhartini 1991).

Pemberian pupuk pada tanah masam sering menghasilkan efisiensi yang rendah karena P sulit larut dan sebagian besar terikat melalui penyerapan dan presipitasi (Widodo 2004). Beberapa penelitian menunjukkan tanah Ultisol mempunyai kemampuan mengikat P yang tinggi, sehingga ketersediaan P bagi tanaman menjadi berkurang. Pemberian inokulasi mikoriza merupakan salah satu cara untuk meningkatkan efisiensi penggunaan P dalam tanah dan meningkatkan pengambilan P yang terfiksasi sehingga memperbaiki pertumbuhan tanaman (Zulaicha dan Gunawan 2006; Subiksa 2002). Genotipe padi gogo yang efisien P diperlukan untuk lahan yang demikian.

Salah satu cara mudah, cepat, dan relatif murah untuk menyaring galur-galur padi gogo yang efisien dalam menyerap P adalah dengan cara menggunakan media larutan hara. Sudarman (2004) telah menguji galur-galur padi gogo pada larutan Yoshida dengan P dosis 0,02, 0,20, dan 2,00 ppm. Kombinasi perlakuan P dan Al bisa mencerminkan kondisi riil di lapangan dimana P selalu terikat dengan unsur-unsur lain, salah satunya adalah Al. Defisiensi P pada larutan hara Yoshida juga dilaporkan oleh Ni *et al.* (1998), Hu *et al.* (2001), Ming *et al.* (2001), dan Shimizu *et al.* (2004). Peubah yang dapat digunakan sebagai indikator ketoleranan tanaman padi terhadap defisiensi P antara lain bobot kering tanaman (Sudarman 2004; Wissuwa 2003) dan komponen hasil lainnya seperti ukuran dan besar perakaran (Wissuwa 2003), namun jumlah anakan merupakan indikator yang paling sesuai (Wissuwa *et al.* 1998).

Beberapa genotipe padi diketahui toleran terhadap defisiensi P, antara lain padi lokal Hawara Bunar, Dukuh, Talang (Sudarman 2004), IR20, IR54, IR28, dan Mahsuri (Chaubey *et al.* 2004). Genotipe Kasalath asal India juga toleran defisiensi P. Genotipe toleran tersebut dapat dimanfaatkan untuk perbaikan varietas toleran defisiensi P. Hasil analisis genetik dengan menggunakan jumlah anakan relatif sebagai parameter toleran defisiensi P bersifat resesif sedangkan tetua yang moderat dan peka terhadap defisiensi P bersifat dominan. Pengaruh gen aditif dan dominan ikut berperan dalam pewarisan sifat toleran defisiensi P pada genotipe padi (Chaubey *et al.* 2004).

Beberapa marka molekuler yang bisa mendeteksi gen-gen yang toleran terhadap defisiensi P telah dipetakan pada Kasalath (Wissuwa 1998, 2002). Daerah tersebut yang selanjutnya disebut *Pup1* sudah lebih jauh dieksplorasi dan telah dibuat marka-marka spesifik yang bisa menunjukkan gen-gen yang mengatur toleransi terhadap defisiensi P (Collard *et al.* 2006; Heuer *et al.* 2009). Marka-marka ini bisa dimanfaatkan untuk mengetahui gen-gen serupa pada genotipe lain, terutama genotipe padi gogo. Tujuan penelitian ini adalah

untuk mengevaluasi respon beberapa genotipe padi gogo terhadap defisiensi P dan keracunan Al serta mengkonfirmasi molekuler terhadap genotipe yang diuji dengan marka spesifik untuk lokus *Pup1*.

BAHAN DAN METODE

Penelitian dilakukan di rumah kaca dan laboratorium biologi molekuler BB-Biogen, dari Nopember 2006 hingga Januari 2007, dengan metode larutan hara Yoshida (Yoshida *et al.* 1976) dan pada tahun 2010 untuk uji molekuler. Genotipe padi gogo yang diuji berjumlah 16 nomor, terdiri atas varietas unggul asal Indonesia, yaitu Batur, Dodokan, Situ Bagendit, Situ Gintung, Way Rarem, Sentani, Singkarak, Silugonggo, Limboto, Tondano, Jatiluhur, dan galur introduksi, yaitu *Oryzica Llanos5*, Kasalath dan tiga galur turunan Kasalath, yakni NIL-C443, K36-3-1-1, dan K36-5-1-1. Kasalath dan tiga genotipe turunannya mengandung lokus *Pup1* (lokus yang berisi pembawa sifat toleran defisiensi P) (Wissuwa *et al.* 2004).

Uji Larutan Hara Yoshida

Untuk pengujian larutan hara Yoshida digunakan rancangan petak petak terpisah dengan tiga ulangan. Sebagai petak utama adalah dua tingkat konsentrasi Al (0 dan 45 ppm), anak petak adalah empat taraf P (0; 0,5; 5; dan 10 ppm), dan sebagai anak anak petak adalah 16 genotipe padi gogo. Sebagai cek toleran Al digunakan genotipe Dupa dan sebagai cek peka digunakan ITA131. Tanaman cek tersebut tidak masuk ke dalam perhitungan statistik. Benih setiap genotipe ditanam di atas bahan stereoform yang dilapisi kain kasa, yang ditempatkan terapung pada bak plastik yang berisi 10 liter larutan hara Yoshida.

Pada perlakuan tanpa Al, pH dipertahankan pada angka 5,2-5,5, sedangkan dengan perlakuan Al, pH dipertahankan masam (pH $4 \pm 0,2$). Pengukuran pH setiap dua hari sekali dan setiap minggu seluruh larutan hara diperbarui. Penelitian dilakukan hingga tanaman berumur 10 minggu. Peubah yang diamati adalah tinggi tanaman, jumlah anakan, panjang akar, bobot kering tajuk dan bobot kering akar. Bobot kering diukur pada kondisi kering oven selama 4 hari pada suhu $\pm 50^{\circ}\text{C}$.

Kriteria defisiensi P mengikuti metode SES IRR1 (1996), berdasarkan peubah jumlah anakan untuk pengujian di rumah kaca dengan metode larutan hara. Jumlah anakan yang dihasilkan merupakan indikator toleransi tanaman terhadap defisiensi P (Wissuwa *et al.* 1998). Kriteria toleransi terhadap defisiensi P adalah sebagai berikut:

$$\text{Toleransi terhadap} = \frac{\text{Jumlah anakan pada 0,5 ppm P}}{\text{Jumlah anakan pada 1,0 ppm P}}$$

Skor defisiensi P: 0,8-1 = sangat toleran; 0,6-0,79 = toleran; 0,4-0,59 = sedang; 0,20-0,39 = peka; 0-0,19 = sangat peka (IRRI 1996)

Untuk seleksi toleransi varietas terhadap keracunan Al dihitung dengan RPA (relatif panjang akar) menurut Trikoesoemaningtyas *et al.* (1999), yang menggunakan nilai RPA > 0,5 = toleran, dan RPA < 0,5 peka.

Uji Molekuler

Untuk uji molekuler digunakan 16 genotipe ditambah padi Nipponbare sebagai cek negatif *Pup1*. Seluruh genotipe ditanam di media tanah dan pada umur dua minggu diambil daunnya untuk diisolasi DNA. Isolasi DNA menggunakan metode SDS (Sodium Dodecyl Sulfate) yang dideskripsikan oleh Dellaporta *et al.* (1983) yang telah dimodifikasi. DNA yang sudah dimurnikan dipakai sebagai cetakan (*template*) yang diamplifikasi menggunakan primer-primer spesifik untuk lokus *Pup1*. Primer-primer spesifik yang digunakan berjumlah lima primer dengan sekuen primer dapat dilihat pada Tabel 1.

Reaksi PCR dilakukan pada 20 μ l volume total yang mengandung 1 x bufer PCR (10 mM tris-HCl (pH 8,3), 50 mM KCl, 1,5 mM MgCl₂, 0,01% gelatin), 100 μ M dNTPs (dATP, dCTP, dGTP, dTTP), 0,5 μ M primer (F dan R), 100 ng DNA, dan satu unit taq DNA polimerase. Program PCR diimplementasikan 5 menit pada suhu 94°C untuk denaturasi permulaan, selanjutnya dilakukan 35 siklus yang terdiri atas 45 detik pada suhu 94°C untuk denaturasi, 45 detik pada suhu 55°C untuk penempelan primer, dan 90 detik pada suhu 72°C untuk perpanjangan primer. Perpanjangan primer terakhir selama 7 menit pada suhu 72°C. Hasil PCR kemudian dipisahkan menggunakan gel poliakrilamid 5% (*denaturing gel*).

Pewarnaan DNA dilakukan dengan metode *silver staining*. Skoring hasil PCR dilakukan dengan melihat

pola pita di atas kaca secara langsung, apakah mengikuti pola pita Kasalath atau Nipponbare. Apabila pita sama/sejajar dengan pita Kasalath diduga genotipe tersebut memiliki segmen lokus *Pup1*. Kalau pita sama/sejajar dengan Nipponbare diduga genotipe tersebut tidak memiliki segmen lokus *Pup1*. Genotipe yang memiliki segmen lokus *Pup1* diduga memiliki kemampuan menyerap P lebih baik dibandingkan dengan tidak memiliki segmen lokus *Pup1*.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Uji Larutan Yoshida

Hasil analisis statistik menunjukkan perlakuan P, Al, dan genotipe sangat nyata terhadap peubah yang diamati. Adanya interaksi yang nyata antara Al, P, dan genotipe terhadap peubah yang diamati menunjukkan bahwa antargenotipe mempunyai respon yang berbeda terhadap perlakuan P maupun Al. Oleh karena itu, dapat dibedakan genotipe yang toleran terhadap defisiensi P maupun keracunan Al.

Pengaruh perlakuan P dan Al terhadap pertumbuhan tanaman

Perlakuan 45 ppm Al sangat nyata menurunkan nilai peubah yang diamati, kecuali pada jumlah anakan yang merangsang pembentukan anakan dibanding peubah yang lain (Tabel 2). Pemberian P hingga 10 ppm dapat meningkatkan nilai peubah yang diamati, kecuali panjang akar. Terlihat perlakuan 5 ppm lebih baik dari 10 ppm P. Hal ini menunjukkan padi gogo yang diuji memiliki kemampuan memanfaatkan P yang lebih baik pada kondisi 5 ppm dibanding 10 ppm.

Respon genotipe tanpa memperhatikan Al dan P dapat dilihat dalam Tabel 3. Terlihat Kasalath lebih menonjol dibandingkan dengan genotipe lain dalam hal tinggi tanaman, panjang akar, bobot kering akar, bobot kering tajuk, dan bobot kering total. Hal ini menunjukkan Kasalath sebagai tanaman kontrol yang toleran terhadap defisiensi P memiliki figur yang lebih baik dibandingkan dengan genotipe yang lain. Kondisi daerah perakaran sebagai parameter penting lokus *Pup1* dapat dilihat pada Tabel 4.

Terdapat interaksi yang nyata antara perlakuan Al dengan genotipe padi gogo pada bobot kering akar. Pada perlakuan tanpa Al, bobot kering akar antargenotipe tidak berbeda nyata, hanya genotipe Kasalath yang berbeda nyata dengan beberapa genotipe lainnya. Genotipe dengan bobot kering akar terkecil adalah NIL-C443, berbeda nyata dengan Kasalath. Perlakuan 45

Tabel 1. Sekuen primer-primer spesifik untuk lokus *Pup1*.

Nama Primer	Sekuen Forward	Sekuen Reverse
Kas19-C2	CTTGATGCTGTA GGCCCTTA	ACGTTGAGAAAAA TGCGATG
Kas30n-2	CCCGTCTGCGTT CTACCTTA	CTCCCGTCAAGCA CAAATCT
Bb66P16-2258	CAATGGGCAT GTTCTTGA	CCCTGTTGCGT GCATAATTT
Primer 50	ACCGTTCCCAA CAGATTCCAT	CCCGTAATAGCAA CAACCCAA
Kas4n-C2	TCGGGTGAGTT TTGGATCAT	CCAAGAAACC TGCTCGACTC

Tabel 2. Pengaruh P dan Al terhadap pertumbuhan dan komponen hasil padi gogo pada larutan hara Yoshida. Rumah kaca BB Biogen, MH 2006-2007.

Perlakuan	Tinggi tanaman (cm)	Jumlah anakan	Panjang akar (cm)	Bobot kering akar (g)	Bobot kering tajuk (g)	Bobot kering total (gr)
Al (ppm)						
0	44,73 a	1,94 b	25,27 a	0,41 a	0,81 a	1,21 a
45	29,74 b	2,05 a	14,92 b	0,20 b	0,54 b	0,74 b
P (ppm)						
0	21,13 d	1,00 c	19,6 b	0,08 d	0,10 d	0,18 d
0,5	33,03 c	1,28 b	21,03 a	0,30 c	0,44 c	0,73 c
5	48,44 a	2,85 a	21,22 a	0,46 a	1,17 a	1,63 a
10	46,33 b	2,85 a	18,54 c	0,38 b	1,00 b	1,37 d

Angka selajur yang diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata pada taraf 0,05 BNT

Tabel 3. Pertumbuhan dan komponen hasil beberapa genotipe padi gogo pada larutan hara Yoshida. Rumah kaca BB Biogen, MH 2006-2007.

	Tinggi tanaman (cm)	Jumlah anakan	Panjang akar (cm)	Bobot kering akar (g)	Bobot kering tajuk (g)	Bobot kering total (g)
Batur	37,95 d	1,65 hi	22,61 d	0,27 defg	0,60 fgh	0,87 efg
Dodokan	34,87 e	2,31 cd	17,42 ghi	0,29 cdef	0,64 defg	0,93 def
Situ Bagendit	33,28 e	2,56 ab	17,45 ghi	0,31 cde	0,66 cdef	0,97 cde
Situ Gintung	37,91 d	1,94 efg	19,59 e	0,30 cdef	0,77 abc	1,07 bcd
Way Rarem	40,23 bc	1,69 h	18,47 efg	0,26 efg	0,59 fgh	0,85 efg
Singkarak	34,31 e	1,79 fgh	18,12 fgh	0,27 defg	0,53 ghi	0,80 fgh
Silugonggo	37,37 d	2,15 de	19,20 ef	0,35 abc	0,76 abcd	1,11 abc
Limboto	33,85 e	1,35 j	17,00 hi	0,24 fg	0,49 hi	0,73 gh
Tondano	30,43 f	2,71 a	18,00 fghi	0,33 bc	0,78 ab	1,11 abc
Jatiluhur	38,45 cd	1,75 gh	19,00 ef	0,33 bcd	0,74 bcde	1,07 bcd
Sentani	46,29 a	1,42 ij	25,63 ab	0,34 bc	0,82 ab	1,16 ab
Oryzica Llanos5	30,56 f	2,04 e	18,03 fghi	0,23 g	0,43 i	0,66 h
Kasalath	46,19 a	2,00 ef	26,65 a	0,40 a	0,86 a	1,26 a
K36-3-1-1	34,42 e	2,46 bc	16,74 i	0,30 cdef	0,63 efg	0,93 def
K36-5-1-1	41,36 b	1,96 efg	24,35 bc	0,37 ab	0,75 abcd	1,12 abc
NIL-C443	38,26 d	2,17 de	23,29 cd	0,26 efg	0,75 abcd	1,01 bcde

Angka selajur yang diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata pada taraf 0,05 BNT

ppm Al nyata menurunkan bobot kering akar pada hampir semua genotipe. Bobot kering akar tidak berbeda nyata antargenotipe pada perlakuan 45 ppm Al (Tabel 4).

Interaksi perlakuan P dengan genotipe sangat nyata terhadap bobot kering akar. Pada perlakuan tanpa P, hanya K36-5-1-1 yang memiliki bobot kering akar paling besar dan beda nyata dengan beberapa genotipe, tetapi tidak nyata dengan Kasalath, Sentani, NIL-C443, Silugonggo, dan K36-3-1-1. Pemberian P 0,5 ppm dan 5 ppm nyata meningkatkan bobot kering akar. Penambahan P hingga 10 ppm tidak nyata dengan 5 ppm (Tabel 4).

Respon genotipe padi terhadap defisiensi P

Seleksi genotipe padi terhadap defisiensi P dilakukan pada kondisi dengan dan tanpa Al. Untuk memperoleh hasil seleksi yang optimum, metode seleksi defisiensi P

tetap menggunakan sedikit P seperti yang digunakan oleh IRR1, yaitu 0,5 ppm. Pada konsentrasi 0,5 ppm P, beberapa genotipe mampu menghasilkan anakan, sedangkan tanpa P tanaman sulit berkembang dan tidak mampu menghasilkan anakan. Berdasarkan nilai rasio jumlah anakan relatif (JAR) diperoleh hasil seleksi sebagai berikut: pada rasio jumlah anakan 0,5 ppm P/ 10 ppm P diperoleh delapan genotipe peka, lima genotipe sedang, satu genotipe toleran, dan dua genotipe sangat toleran. Pada kondisi pengaruh Al, semua genotipe terbagi ke dalam dua bagian, toleran dan sangat toleran. Hal ini menunjukkan, pada kondisi adanya Al terjadi mekanisme mempertahankan diri dari masing-masing genotipe untuk melepaskan P dari Al, mengingat P pada kondisi riil selalu terikat dengan unsur lain, misalnya Al (Havlin *et al.* 1999). Kondisi yang sama juga terjadi pada peubah bobot kering total, dimana skor toleransi P lebih bervariasi pada kondisi tanpa Al dibanding ada Al (Tabel 5).

Tabel 4. Interaksi perlakuan AI dan P dengan beberapa genotipe padi gogo terhadap bobot kering akar pada larutan hara. Rumah kaca, BB Biogen, MH 2006-2007.

Genotipe	Perlakuan AI (ppm)		Perlakuan P (ppm)			
	0	45	0	0,5	5	10
Batur	0,40 b	0,15 d	0,06 d	0,24 c	0,41 b	0,38 b
Dodokan	0,38 bc	0,21 cd	0,06 d	0,29 bc	0,45 ab	0,37 b
Situ Bagendit	0,45 ab	0,17 d	0,07 d	0,25 c	0,48 ab	0,43 b
Situ Gintung	0,38 bc	0,21 cd	0,07 d	0,27 bc	0,50 ab	0,36 b
Way Rarem	0,33 bc	0,19 cd	0,05 d	0,21 c	0,49 ab	0,29 bc
Singkarak	0,35 bc	0,18 cd	0,07 d	0,27 bc	0,37 b	0,37 b
Silugonggo	0,48 ab	0,23 cd	0,09 cd	0,35 b	0,56 ab	0,41 b
Limboto	0,32 bc	0,17 d	0,06 d	0,25 c	0,40 b	0,27 bc
Tondano	0,47 ab	0,19 cd	0,08 d	0,29 bc	0,52 ab	0,44 ab
Jatiluhur	0,42 b	0,23 cd	0,08 d	0,27 bc	0,58 ab	0,38 b
Sentani	0,46 ab	0,22 cd	0,09 cd	0,37 b	0,52 ab	0,39 b
Oryzica Llanos5	0,32 bc	0,14 d	0,08 d	0,25 c	0,24 c	0,34 b
Kasalath	0,59 a	0,21 cd	0,09 cd	0,31 bc	0,65 a	0,56 ab
K36-3-1-1	0,42 b	0,18 cd	0,09 cd	0,29 bc	0,44 ab	0,37 b
K36-5-1-1	0,45 ab	0,29 c	0,17 c	0,52 ab	0,40 b	0,39 b
NIL-C443	0,30 c	0,22 cd	0,11 cd	0,33 bc	0,29 bc	0,31 bc

Angka selajur yang diikuti oleh huruf yang sama tidak berbeda nyata pada taraf 0,05 BNT

Tabel 5. Toleransi beberapa genotipe padi gogo terhadap defisiensi P pada kondisi tanpa dan dengan AI berdasarkan jumlah anakan relatif dan bobot kering total relatif. Rumah kaca BB Biogen, MH 2006-2007.

Genotipe	Skor P berdasar jumlah anakan relatif				Skor P berdasar bobot kering total relatif			
	0 ppm AI	Skor	45 ppm AI	Skor	0 ppm AI	Skor	45 ppm AI	Skor
Batur	0,40	S	0,77	T	0,34	P	0,77	T
Dodokan	0,29	P	0,76	T	0,41	S	0,76	T
Situ Bagendit	0,32	P	0,67	T	0,32	P	0,67	T
Situ Gintung	0,33	P	0,71	T	0,40	S	0,71	T
Way Rarem	0,67	T	0,66	T	0,30	P	0,66	T
Singkarak	0,58	S	0,67	T	0,73	T	0,67	T
Silugonggo	0,32	P	0,83	ST	0,44	S	0,83	ST
Limboto	0,83	ST	0,78	T	0,64	T	0,78	T
Tondano	0,25	P	0,68	T	0,38	P	0,68	T
Jatiluhur	0,50	S	0,64	T	0,40	S	0,64	T
Sentani	0,80	ST	1,26	ST	0,43	S	1,26	ST
Oryzica Llanos5	0,36	P	0,66	T	0,71	T	0,66	T
Kasalath	0,33	P	0,74	T	0,27	P	0,74	T
K36-3-1-1	0,37	P	0,83	ST	0,58	S	0,83	ST
K36-5-1-1	0,41	S	0,99	ST	0,71	T	0,99	ST
NIL-C443	0,42	S	0,98	ST	0,52	S	0,98	ST

SP =sangat peka, P = peka, S = sedang, T = toleran, ST = sangat toleran

Kasalath yang mempunyai gen-gen toleran defisiensi P (*Pup1*) tidak termasuk kelompok toleran pada kondisi tanpa AI. Hal ini mungkin disebabkan oleh adanya perbedaan kondisi lingkungan atau substrat tempat pengujian, sehingga gen toleran pada Kasalath tidak terekspresikan pada kondisi tersebut. Peneliti sebelumnya menunjukkan bahwa Kasalath tidak mampu menyerap P pada kondisi tergenang yang defisien P dibanding genotipe Nipponbare dan NIL-C443, yang ditunjukkan pula oleh bobot kering akar Kasalath

yang paling rendah (Wissuwa *et al.* 2001). Menurut Untung *et al.* (1991) defisiensi P lebih sering terjadi pada kondisi kering dibanding lahan tergenang, sehingga pengujian defisiensi P akan lebih kelihatan hasilnya pada kondisi tanah kering dibandingkan dengan kondisi tergenang seperti pada larutan hara Yoshida ini. Namun, penelitian pada larutan hara ini lebih sederhana dan lebih cepat. Untuk cekaman AI metode ini sudah sering digunakan (Lubis dan Suwarno 2000; Prasetyono *et al.* 2003), dan juga pada cekaman Fe (Purwati dan Marjani 2009).

Pada kondisi keracunan Al, seleksi genotipe padi toleran defisiensi P tidak dimungkinkan, karena perlakuan 45 ppm Al nyata menurunkan komponen hasil, terutama pada perlakuan 5 ppm dan 10 ppm, walaupun jumlah anakan tidak berbeda nyata. Oleh karena itu, akan diperoleh nilai rasio yang besar dengan skor umumnya toleran pada semua genotipe (Tabel 5).

Respon genotipe padi terhadap Al

Dalam penelitian ini, nilai relatif panjang akar (RPA) berdasarkan adanya perlakuan kurang P (sangat rendah), dengan asumsi bahwa di lapangan kejenuhan Al yang tinggi selalu diikuti oleh rendahnya hara P. Maka perlakuan P rendah dinilai paling tepat untuk menghitung nilai RPA. Dalam penelitian ini nilai RPA yang digunakan adalah rasio panjang akar pada 45 ppm Al/ 0 ppm Al pada perlakuan 0,5 ppm P. Hasil pengujian menunjukkan sembilan genotipe toleran keracunan Al, yaitu Situ Bagendit, Situ Gintung, Way Rarem, Silugonggo, Limboto, Jatiluhur, Sentani, K36-5-1-1, dan NIL-C443 (Tabel 6). Bila digunakan nilai ratio RPA pada perlakuan tanpa P, 5 ppm P, dan 10 ppm P akan diperoleh nilai RPA yang lebih besar, sehingga diperoleh lebih banyak genotipe toleran. Hal ini disebabkan oleh pengaruh perlakuan P sangat kecil pada panjang akar, sedangkan pengaruh Al yang sangat nyata dapat menurunkan panjang akar. Oleh karena itu, yang paling sesuai untuk evaluasi genotipe padi gogo terhadap keracunan Al menggunakan metode larutan hara adalah dengan perlakuan limit P (0,5 ppm).

Dengan metode yang sama pada perlakuan 30 ppm Al, varietas Sentani dan Singkarak peka terhadap

Tabel 6. Relatif panjang akar dan toleransi beberapa genotipe padi terhadap keracunan Al, dengan metode larutan hara di rumah kaca. MH 2006-2007.

Genotipe	RPA ¹⁾	Toleransi genotipe terhadap keracunan Al
Batur	0,45	P
Dodokan	0,45	P
Situ Bagendit	0,55	T
Situ Gintung	0,53	T
Way Rarem	0,50	T
Singkarak	0,41	P
Silugonggo	0,65	T
Limboto	0,55	T
Tondano	0,46	P
Jatiluhur	0,52	T
Sentani	0,50	T
Oryzica Llanos5	0,45	P
Kasalath	0,39	P
IR36-3-1-1	0,30	P
IR36-5-1-1-1	0,53	T
NIL-C443	0,81	T

¹⁾ nilai RPA > 0,5 = toleran, RPA < 0,5 peka. P = peka T= toleran

keracunan Al dengan nilai RPA lebih rendah dari genotipe toleran IAC3 dan Hawara Bunar (Nasution dan Suhartini 1991). Trikoesoemaningtyas *et al.* (1999) melaporkan IR64 dan Jatiluhur peka, sedangkan Way Rarem toleran terhadap keracunan Al pada perlakuan 0,2 mM Al (20 ppm). Genotipe Sentani, Way Rarem, dan Limboto bereaksi toleran, sedangkan Singkarak peka pada kondisi kejenuhan Al tinggi ($\pm 50\%$) di lapangan. Perbedaan hasil pengujian di antara peneliti bisa terjadi karena berbeda lama kegiatan, perlakuan, keadaan benih, dan tempat percobaan.

Berdasarkan pengelompokan genotipe menurut toleransinya terhadap defisiensi P dan keracunan Al diperoleh lima genotipe yang toleran, yaitu Way Rarem, Jatiluhur, Sentani, Limboto, K36-5-1-1, dan NIL-C443, sedangkan genotipe peka defisiensi P dan keracunan Al adalah Dodokan, Tondano, Oryzica Llanos5, Kasalath, dan K36-3-1-1 (Tabel 7).

Analisis Korelasi

Terdapat korelasi positif sangat nyata antara perlakuan P dengan tinggi tanaman, jumlah anakan, dan bobot kering tajuk. Tingginya kadar P meningkatkan tinggi tanaman, jumlah anakan, dan bobot kering tajuk. Korelasi perlakuan P dengan panjang akar tidak nyata, sedangkan dengan jumlah anakan memiliki nilai korelasi paling tinggi ($r = 0,74^{**}$). Keadaan ini menunjukkan bahwa P sangat berpengaruh terhadap peningkatan nilai peubah yang diamati, kecuali pada panjang akar. Untuk jumlah anakan, nilai r paling tinggi, hal ini menunjukkan bahwa jumlah anakan sangat ditentukan oleh ketersediaan P, sedangkan panjang akar tidak dipengaruhi oleh jumlah P yang tersedia (Tabel 8).

Korelasi antara perlakuan Al dengan semua peubah yang diamati memiliki nilai negatif sangat nyata, kecuali dengan jumlah anakan dengan nilai r kecil ($r = 0,05$). Nilai korelasi yang paling tinggi adalah dengan panjang akar ($r = - 0,74^{**}$). Perlakuan Al hingga 45 ppm nyata penurunan tinggi tanaman, bobot kering tajuk, bobot

Tabel 7. Pengelompokan genotipe padi berdasarkan toleransinya terhadap defisiensi P dan keracunan Al.

Toleran keracunan Al dan toleran hingga sedang terhadap defisiensi P	Way Rarem, Jatiluhur, Sentani, K36-5-1-1, Limboto, NIL-C443
Toleran keracunan Al dan peka defisiensi P	Situ Bagendit, Situ Gintung, Silugonggo,
Peka keracunan Al dan toleran hingga sedang terhadap defisiensi P	Batur, Singkarak
Peka keracunan Al dan peka defisiensi P	Dodokan, Tondano, Oryzica Llanos5, Kasalath, K36-3-1-1

Tabel 8. Nilai koefisien korelasi antarperlakuan P dan Al terhadap peubah padi gogo pada percobaan larutan hara di Rumah kaca. BB Biogen, 2007.

Perlakuan	Tinggi tanaman (cm)	Jumlah anakan	Panjang akar (cm)	Bobot kering akar (g)	Bobot kering tajuk (g)	Bobot kering total (g)
Al	-0,47**	0,05ns	-0,74**	-0,46**	-0,25**	-0,32**
P	0,64**	0,74**	0,05ns	0,52**	0,71**	0,67**

**) korelasi nyata pada taraf 0,01; *) korelasi nyata pada taraf 0,05, ns = tidak nyata

kering akar, dan memendekkan akar. Hal ini menunjukkan pengaruh Al terhadap penghambatan pertumbuhan tanaman sangat besar. Semakin tinggi kadar Al semakin menghambat pertumbuhan tanaman. Konsentrasi Al yang tinggi dapat mengganggu penyerapan unsur hara, karena keracunan Al yang merusak jaringan akar tanaman, terutama ujung akar (Khatiwada *et al.* 1996; Ryan *et al.* 1993). Gejala pertama yang tampak dari keracunan Al adalah sistem perakaran yang tidak berkembang (pendek dan tebal). Pengaruh buruk yang lain adalah terjadinya gangguan penyerapan hara mineral, pengikatan Al pada dinding sel, dan penghambatan pembelahan sel. Kekurangan unsur P pada umumnya dipicu oleh kandungan Al yang tinggi (seperti pada larutan hara Yoshida yang ditambah 45 ppm Al³⁺). Hal ini disebabkan oleh terbentuknya kompleks Al-P (di larutan tanah maupun sel akar, sehingga P tidak dapat digunakan oleh tanaman. (Ryan *et al.* 1997).

Bila dilihat dari perlakuan P dan Al, nampak ada keterkaitan erat antara jumlah anakan dan panjang akar. P sangat nyata pengaruhnya terhadap jumlah anakan dengan nilai korelasi paling tinggi, nilai kedua tertinggi adalah bobot kering tajuk ($r = 0.71^{**}$). Oleh karena itu, peubah yang kedua setelah jumlah anakan yang dapat digunakan untuk kriteria toleran defisiensi P adalah bobot kering tajuk.

Menurut Wissuwa (2003), ukuran dan sistem perakaran dapat menjadi kriteria dalam menentukan toleransi tanaman terhadap defisiensi P. Kenyataannya, analisis korelasi menunjukkan bahwa nilai korelasi bobot kering akar dengan perlakuan P lebih kecil ($r = 0,52^{**}$) dari nilai korelasi jumlah anakan dengan perlakuan P ($r = 0,74^{**}$) dan panjang akar memiliki nilai korelasi yang kecil tidak nyata dengan perlakuan P ($r = 0,05$), sehingga jumlah anakan lebih sesuai dijadikan sebagai kriteria toleransi genotipe terhadap defisiensi P daripada volume akar.

Nampaknya tidak ada hubungan langsung defisiensi P dengan keracunan Al pada genotipe padi. Perlakuan P mempunyai korelasi nyata positif dengan jumlah anakan. Penambahan P akan meningkatkan jumlah anakan dan tidak dipengaruhi langsung oleh

meningkatnya Al karena jumlah anakan tidak berkorelasi dengan meningkatnya Al.

Peningkatan dosis P tidak mempengaruhi panjang akar, namun meningkatkan volume akar (jumlah dan diameter akar). Keadaan ini ditunjukkan oleh korelasi nyata positif dengan bobot kering akar. Korelasi sangat nyata antara terjadi panjang akar dengan Al, bertambah tinggi konsentrasi Al bertambah pendek akar, artinya bertambah peka genotipe padi terhadap Al yang ditandai oleh memendeknya akar. Jumlah anakan dan panjang akar tidak berkorelasi nyata dengan nilai r sangat kecil ($r = -0,08$), artinya peningkatan jumlah anakan tidak diikuti oleh memanjangnya akar atau sebaliknya. Dalam kondisi keracunan Al, jumlah anakan tetap bertambah selama suplai P masih cukup. Dalam kondisi defisiensi P, genotipe toleran akan memiliki jumlah anakan lebih banyak walaupun dalam kondisi keracunan Al.

Keracunan Al dan defisiensi P merupakan gejala yang terpisah, masing-masing memiliki indikator (peubah) yang berbeda. Indikator defisiensi P adalah jumlah anakan, sedangkan indikator keracunan Al adalah panjang akar. Jumlah anakan tidak berkorelasi dengan panjang akar, keracunan Al tidak berkorelasi dengan jumlah anakan, dan penambahan P tidak berkorelasi dengan panjang akar. Kesimpulannya, toleransi genotipe padi terhadap defisiensi P tidak terkait dengan toleran genotipe terhadap keracunan Al. Hubungan keracunan Al dengan pemupukan P dapat dijelaskan bahwa lahan keracunan Al membutuhkan pupuk P lebih tinggi dari lahan subur, karena sebagian P diikat oleh Al menjadi Al-P yang tidak tersedia bagi akar. Oleh karena itu, lahan masam dengan tingkat keracunan Al tinggi membutuhkan P lebih banyak untuk mengimbangi jumlah P yang hilang karena diikat oleh Al.

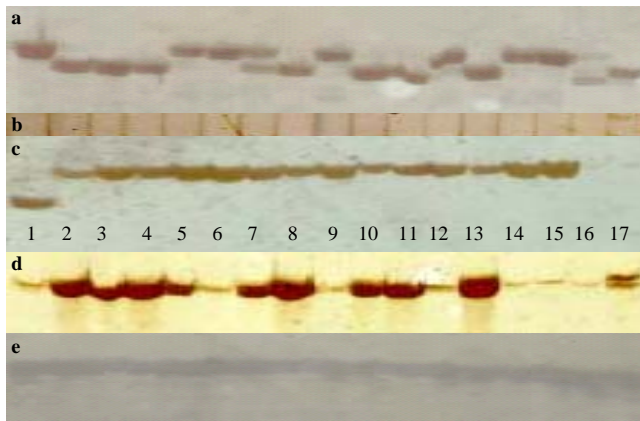
Uji Molekuler

Uji molekuler dilakukan pada beberapa primer spesifik *Pup1* seperti disajikan pada Gambar 1 dan hasil tabulasinya dapat dilihat dalam Tabel 9.

Dari lima primer spesifik gen *Pup1* yang diuji hanya tiga primer yang bisa digunakan. Satu primer menghasilkan pita monomorfis (Kas4n-C2) dan satu

primer lagi menghasilkan pita Kasalath untuk seluruh genotipe (Bb66-P16) sehingga sulit dianalisis. Berdasarkan analisis molekuler menggunakan tiga primer, genotipe padi gogo Indonesia bisa dikelompokkan ke dalam tiga bagian, yakni yang memiliki segmen lokus *Pup1* penuh, hanya sebagian (*partially*), dan tidak punya segmen lokus *Pup1* (Tabel 10).

Berdasarkan pengelompokan tersebut maka genotipe padi yang memiliki segmen lokus *Pup1* penuh mestinya toleran defisiensi P pada pengujian larutan Yoshida. Ternyata ada beberapa genotipe yang cocok,



Gambar 1. Profil PCR beberapa primer spesifik gen-gen *Pup1* pada padi-padi gogo Indonesia. Nama-nama pada gambar tertera pada Tabel 9. Nama-nama primer: a. Kas19-C2, b. Kas30n-2, c. Bb66P16-2258, d. Primer 50, dan e. Kas4n-C2.

Tabel 9. Tabulasi pola pita padi gogo Indonesia menggunakan primer spesifik *Pup1*.

Genotipe	Primer <i>Pup1</i>				
	Kas19-C2	Kas30n-2	Bb66-P16	Primer 50	Kas4n-C2
Nipponbare	Tanaman cek tanpa lokus <i>Pup1</i>				
Kasalath	Tanaman cek yang memiliki lokus <i>Pup1</i>				
NIL-C443	K	K	K	K	M
K36-5-1-1	K	K	K	K	M
K36-3-1-1	N	N	K	K	M
Oryzica Llanos5	N	N	K	N	M
Sentani	K/N	K/N	K	K	M
Jatiluhur	K	K	K	K	M
Tondano	N	N	K	N	M
Limboto	K	K	K	K	M
Silugonggo	K	K	K	K	M
Singkarak	N	N	K	N	M
Way Rarem	K	K	K	K	M
Situ Gintung	N	N	K	N	M
Situ Bagendit	N	N	K	N	M
Dodokan	K	K	-	N	M
Batur	K	K	-	K/N	M

misalnya Way Rarem, Jatiluhur, K36-5-1-1, Limboto, dan NIL-C443. Sentani yang termasuk toleran P dan AI ternyata memiliki segmen *Pup1* sebagian, sehingga kemungkinan toleran terhadap defisiensi P juga dibantu oleh gen-gen lain di luar lokus *Pup1*. Genotipe yang sama sekali tidak mengandung segmen lokus *Pup1* dan peka terhadap defisiensi P adalah Situ Bagendit, Situ Gintung, Tondano, Oryzica Llanos5. Sementara Silugonggo, K36-3-1-1, dan Dodokan, walaupun menurut uji Yoshida termasuk peka P, ternyata memiliki segmen lokus *Pup1*, namun gen-gen di dalam lokus *Pup1* pada genotipe ini tidak bisa terekspresi secara sempurna, seperti Kasalath. Varietas Singkarak yang diduga tidak memiliki lokus *Pup1* justru toleran defisiensi P, sehingga Singkarak memiliki mekanisme lain yang membuat genotipe tersebut bisa toleran terhadap defisiensi P.

Kondisi tersebut memberi gambaran bahwa penelitian defisiensi P akan lebih kelihatan bila hasilnya dilakukan pada kondisi aerobik, yakni di ahan kering (tidak tergenang). Pada kondisi tergenang ketersediaan P meningkat sementara *Pup1* akan terekspresi dengan baik pada kondisi aerobik. Oleh karena itu, pada kondisi tergenang Kasalath dan K36-3-1-1 menunjukkan reaksi peka walaupun mengandung segmen lokus *Pup1*. Hal ini didukung oleh penelitian Chin *et al.* (2009) yang membandingkan 159 aksesi padi sawah dan padi gogo, dimana segmen *Pup1* sebagian besar ditemukan pada padi gogo dan pada uji fenotipik menggunakan tanah, hasil yang didapatkan jauh lebih baik dan bervariasi dibandingkan dengan kondisi tergenang (larutan hara). Pada penelitian tersebut juga terlihat panjang akar bersifat independen, tidak terkait dengan lokus *Pup1*. Namun, pengujian menggunakan tanah sebagai media tumbuh mengalami banyak kesulitan karena tiap tanah pada daerah yang berbeda memiliki kandungan hara yang berbeda pula. Metode yang paling sederhana dan mudah dilakukan adalah metode larutan hara, tetapi masih diperlukan penelitian lebih lanjut untuk menentukan komposisi optimal agar penelitian defisiensi P memiliki hasil yang sama dengan penelitian P di lapangan.

Tabel 10. Pengelompokan genotipe padi gogo berdasarkan segmen lokus *Pup1*.

Pengelompokan	Genotipe
Segmen lokus <i>Pup1</i> penuh	NIL-C443, K36-5-1-1, Jatiluhur, Limboto, Silugonggo, Way Rarem
Segmen lokus <i>Pup1</i> sebagian	K36-3-1-1, Sentani, Dodokan, Batur
Tanpa gen <i>Pup1</i>	Oryzica Llanos5, Singkarak, Situ Gintung, Situ Bagendit, Tondano

KESIMPULAN

1. Penambahan pupuk P dapat meningkatkan komponen pertumbuhan tanaman, kecuali panjang akar.
2. Pemberian Al 45 ppm dapat menurunkan komponen pertumbuhan, kecuali jumlah anakan.
3. Berdasarkan peubah jumlah anakan dengan metode larutan hara pada rasio 0,5 ppm P/ 10 ppm P diperoleh delapan genotipe padi yang sangat toleran hingga sedang terhadap defisiensi P, yaitu Limboto, Sentani, NIL-C443, K36-5-1-1, Batur, Jatiluhur, Singkarak, dan Way Rarem.
4. Genotipe yang toleran keracunan Al dan defisiensi P adalah Way Rarem, Jatiluhur, Sentani, K36-5-1-1, Limboto, dan NIL-C443.
5. Toleransi genotipe padi terhadap defisiensi P nampaknya tidak terkait dengan toleransi genotipe terhadap keracunan Al.
6. Mekanisme toleransi terhadap defisiensi P bersifat poligenik dan tidak hanya diatur oleh lokus *Pup1*.

UCAPAN TERIMA KASIH

Penelitian ini dibiayai oleh Proyek Generation Challenge Program, yang berjudul: *Revitalizing marginal lands: discovery of genes for tolerance of saline and phosphorus deficient soils to enhance and sustain productivity*. Ucapan terima kasih disampaikan kepada Dr. Abdelbagi M. Ismail (Senior Scientist IRRI, dan PI proyek) yang telah memberi dana penelitian dan padi Kasalath, NIL-C443, K36-5-1-1, K36-3-1-1 sebagai sumber gen ketahanan terhadap defisiensi P.

DAFTAR PUSTAKA

- Chaubey C.N, D. Senadhira, and G.B. Gregorio. 2004. Analysis of tolerance for phosphorous deficiency in rice (*Oryza sativa* L.) Theor. Appl. Genet. 89(23):313-317.
- Chin, J.H., X. Lu, S.M. Haefe, R. Gamuyao, A.M. Ismail, M. Wissuwa, and S. Heuer. 2009. Development and application of gene-based markers for the major rice QTL Phosphorus uptake 1. Theor. Appl. Genet. DOI 10.1007/s00122-009-1235-7.
- Collard, B.C.Y., M. Thomson, M. Penarubia, X. Lu, S. Heuer, M. Wissuwa, A.M. Ismail, and D.J. Mackill. 2006. SSR analysis of near isogenic lines (NILs) for P deficiency tolerance. SABRO J. Breed. and Gen. 38(2):131-138.
- Dellaporta, S.L., J. Wood, and J.B. Hicks. 1983. A plant DNA miniprep: Version II. Plant. Mol. Biol. Rep. 1(4):19-21.
- Havlin, J.L., J.D. Beaton, S.L. Tisdale, and W.L. Nelson. 1999. Soil fertility and fertilizers. Sixth edition. Prentice Hall. New Jersey. 499 p.
- Heuer, S., X. Lu, J.H. Chin, J.P. Tanaka, H. Kanamon, T. Matsumoto, T.D. Leon, V.J. Ulat, A.M. Ismail, M. Yano, and M. Wissuwa. 2009. Comparative sequence analyses of the major quantitative trait locus phosphorus uptake 1 (*Pup1*) reveal a complex genetic structure. Plant Biotech. J. 7:456-471.
- Hu B., P. Wu, C.Y. Liao, W.P. Zhang WP, and J.J. Ni. 2001. QTLs and epistasis underlying activity of acid phosphatase under phosphorus sufficient and deficient condition in rice (*Oryza sativa* L.). Plant Soil 230:99-105.
- IRRI 1996. Standard Evaluation System for Rice. International Rice Testing Program. The 4th.Edition, July 1996. INGER. Genetic Resources Center.
- Khatiwada, S.P., D. Senadhira, A.L. Carpena, R.S. Zeigler, and P.G. Fernandez. 1996. Variability and genetics of tolerance for aluminum toxicity in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 93:738-744.
- Lubis, E., dan Suwarno. 2000. Seleksi padi gogo yang cocok untuk lahan masam. Bul Plasma Nutfah 6(1):47-52.
- Ming, F., X. Zheng, G. Mi, L. Zhu, and F. Zhang. 2001. Detection and verification of quantitative trait loci affecting tolerance to low phosphorus in rice. J. Plant. Nut. 24(9):1399-1408.
- Nasution, I. dan T. Suhartini. 1991. Evaluasi metode uji ketoleranan genotipe padi gogo terhadap tanah masam. Dalam: M. Machmud, M. Kosim Kardin, Lukman Gunarto (Eds.). Prosiding Lokakarya Penelitian Komoditas dan Studi Khusus. Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian. Jakarta.
- Ni, JJ, P. Wu, D. Senadhira, and N. Huang. 1998. Mapping QTLs for phosphorus deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet. 97:1361-1369.
- Prasetyono, J., Tasliah, H. Aswidinnoor, dan S. Moeljopawiro. 2003. Identifikasi marka mikrosatelit yang terpaut dengan sifat toleransi terhadap keracunan Al pada padi persilangan Dupa x ITA131. J. Biot. Pert. 8(2):35-48.
- Purwati, R.D. dan Marjani. 2009. Evaluasi ketoleranan plasma nutfah kenaf terhadap cekaman Fe pada pH masam. Bul. Tan. Tembakau, Serat dan Minyak Industri 1(1):28-40.
- Ryan, P.R., J.M. Ditomas, and L.V. Kochian. 1993. Aluminum toxicity in roots: An investigation of spatial sensitivity and the role of the root cap. J. Exp. Bot. 44 (259):437-446.
- Ryan, P.R., R.J. Reid, and F.A. Smith. 1997. Direct evaluation of the Ca²⁺-displacement hypothesis for Al toxicity. Plant. Physiol. 113:1351-1357.
- Suhartatik E, B . Abdullah, O. Sudarman, dan Pulung. 2006. Pemupukan NPK pada Padi Tipe baru. Dalam Inovasi Teknologi Padi, Buku 2. Pusat Penelitian dan Pengembangan Tanaman Pangan. p.339-352.
- Sarlan, A. dan H. Sembiring. 2006. Fosfat dalam tanah dan peranannya bagi pertumbuhan tanaman. Dalam Iptek Tanaman Pangan No. 1 – 2006) www.Puslittan.bogor.net/berkas_PDF/IPTEK/2006/Nomor-1/06.
- Shimizu, A., S. Yanagihara, S. Kawasaki, and H. Ikehashi. 2004. Phosphorus deficiency-induced root elongation and its QTL in rice (*Oryza sativa* L.). Theor. Appl. Genet 109:1361-1368.
- Sudarman, O. 2004. Teknik penyaringan galur padi gogo toleran terhadap defisiensi fosfat. Bul. Teknik Pertanian 9(2):50-52.
- Subiksa, I. 2002. Pemanfaatan mikoriza untuk penanggulangan lahan kritis. <http://rudyet.triped.com/sem²-012/igm-subiksa.htm>. diakses 20 Juli 2005.

- Trikoesoemaningtyas, Y. Jagau, E. Swasti, dan N. Farid. 1999. Evaluasi galur-galur padi gogo untuk sifat ketenggangan terhadap cekaman aluminium: percobaan di tanah masam podzolik merah kuning dan kultur hara. Final Report. University Research for Graduate Education. Graduate Team Research Grant. BATCH II. Bogor.
- Untung, K., H. Lanya, dan Y. Rusyadi. 1991. Permasalahan lapangan tentang padi di daerah tropika. (Field Problem, K.E. Mueller). Lembaga Penelitian Padi Internasional. 173 p.
- Widodo. 2004. Pertumbuhan dan hasil tanaman padi gogo IR64 pada pemberian batuan fosfat dan kedalaman air irigasi di tanah gambut. *Jurnal Ilmu-Ilmu Pertanian Indonesia* 6(1):43-49.
- Wissuwa, M. 2003. How Do Plants Achieve Tolerance to Phosphorus Deficiency? Small Causes with Big Effects. *Plant Physiology* 133:1947-1958.
- Wissuwa, M., M. Yano, and Noriharu Ae. 1998. Mapping of QTLs for phosphorus-deficiency tolerance in rice (*Oryza sativa* L.) *Theor Appl Genet* 97:777-783.
- Wissuwa, M., and Noriharu Ae. 2001. Genotypic variation for tolerance to phosphorus deficiency in rice and the potential for its exploitation in rice improvement. *Plant Breeding* 120: 43-48.
- Wissuwa, M., J.N. Wegner, Noriharu Ae, and M. Yano. 2002. Substitution mapping of Pup1: a major QTL increasing phosphorus uptake of rice from a phosphorus-deficient soil. *Theor. Appl. Genet.* 105:890-897.
- Wissuwa M., K. Gatdula, and A.M. Ismail. 2004 . Candidate gene characterization at the Pup1 locus: a major QTL increasing tolerance of phosphorus deficiency. *In* K. Toriyama, K.L. Heong, B. Hardy (*Eds.*): *Proceedings of the World Rice Research Conference*. Tsukuba, Japan, 4-7 November 2004.
- Yoshida, S., D.A. Forno, J. Cock, and K.A. Gomez. 1976. *Laboratory Manual for Physiological Studies of Rice*. IRRI. Los Banos, Philippines. 83 p.
- Zulaikha, S. dan Gunawan. 2006. Serapan fosfat dan respon fisiologis tanaman cabai merah cultivar Hot Beauty terhadap mikoriza dan pupuk fosfat pada tanah Ultisol. *Bioscientiae* 3(2). <http://www.unlam.ac.id/bioscientiae/>
-