

## ADAPTASI MORFOLOGI DAN FISIOLOGIS TANAMAN PADI SAWAH TERHADAP CEKAMAN GENANGAN AIR

*(Morphological And Physiological Adaptation Of Weldway Rice Plants To Flooding Stress)*

**Indah Mutiara Fadhillah\*, Khairunnisa Hidayati, Fatri Nur Hazana, Desi Lestari, Lia Fitriani, Lia Rahmi Anjani, Fahrurrozi Fahrurrozi.**

Program Magister Agroekoteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas Bengkulu, Jln. WR. Supratman, Bengkulu, 38121, Indonesia.

\*Corresponding author, Email: [indahmutiaraf@gmail.com](mailto:indahmutiaraf@gmail.com)

### ABSTRACT

*Rice (*Oryza sativa L.*) is a major staple food crop in Indonesia whose production is highly vulnerable to flooding stress as a result of climate change. This article presents a systematic–narrative literature review examining scientific publications from the past ten years concerning the morphological and physiological responses of rice plants to flooding stress. The synthesis indicates that the main adaptive mechanisms of rice include the formation of aerenchyma tissue and adventitious roots, regulation of stem elongation (escape and quiescence strategies), and activation of anaerobic metabolism regulated by the **SUB1A** and **SNORKEL1/2** genes. These mechanisms have been reported to enhance plant survival and maintain rice yield by approximately 20–40% compared with flood-intolerant varieties. An integrated understanding of these adaptive responses has important implications for the breeding of flood-tolerant rice varieties, adaptive water management in paddy fields, and the development of cultivation strategies in flood-prone areas to maintain rice production stability and support national food security amid climate change.*

**Keywords:** Flooding, morphological adaptation, *Oryza sativa*, Pustaka

### ABSTRAK

Padi (*Oryza sativa L.*) merupakan komoditas pangan utama di Indonesia yang produksinya rentan terhadap cekaman genangan air akibat perubahan iklim. Artikel ini merupakan kajian pustaka sistematis–naratif yang menelaah publikasi ilmiah sepuluh tahun terakhir terkait respons morfologis dan fisiologis tanaman padi terhadap cekaman genangan air. Hasil sintesis menunjukkan bahwa mekanisme adaptasi utama padi meliputi pembentukan jaringan aerenkim dan akar adventif, pengaturan pemanjangan batang (strategi escape dan quiescence), serta aktivasi metabolisme anaerob yang dikendalikan oleh gen **SUB1A** dan **SNORKEL1/2**. Mekanisme tersebut dilaporkan mampu meningkatkan kelangsungan hidup dan mempertahankan hasil padi sekitar 20–40% dibandingkan varietas yang tidak toleran genangan. Pemahaman terpadu mengenai adaptasi ini berimplikasi penting bagi pemuliaan varietas padi toleran genangan, pengelolaan air sawah secara adaptif, serta pengembangan strategi budidaya di lahan rawan banjir guna menjaga stabilitas produksi padi dan mendukung ketahanan pangan nasional di tengah perubahan iklim.

**Kata kunci:** adaptasi morfologis, adaptasi fisiologis, genangan air, *Oryza sativa*, toleransi cekaman

## PENDAHULUAN

Padi (*Oryza sativa* L.) merupakan tanaman pangan strategis yang berperan penting dalam ketahanan pangan global dan nasional. Di kawasan Asia, padi menjadi sumber pangan utama sekaligus penopang sosial-ekonomi jutaan petani. Ketergantungan yang tinggi terhadap produksi padi menyebabkan sistem pangan menjadi sangat rentan terhadap gangguan produksi, terutama akibat perubahan iklim global yang meningkatkan frekuensi kejadian cuaca ekstrem, seperti hujan intensif dan banjir (Jasmawati et al., 2023).

Di Indonesia, peran padi semakin krusial mengingat pertumbuhan penduduk yang terus meningkat. Meskipun produksi padi nasional pada tahun 2023 mencapai lebih dari 31 juta ton, tantangan penuhan kebutuhan beras semakin besar seiring meningkatnya tekanan iklim dan keterbatasan sumber daya lahan dan air (BPS, 2023). Salah satu dampak utama perubahan iklim terhadap sistem produksi padi sawah adalah meningkatnya kejadian genangan air ekstrem yang berlangsung lebih lama dan tidak terkontrol.

Sejumlah penelitian sebelumnya telah melaporkan bahwa genangan air berkepanjangan dapat menimbulkan kondisi hipoksia atau anoksia di zona perakaran padi, yang berdampak negatif terhadap respirasi akar, penyerapan hara, serta pertumbuhan dan hasil tanaman (Wang et al., 2024; Bu et al., 2025). Studi lain juga menunjukkan bahwa padi memiliki mekanisme adaptasi tertentu, seperti pembentukan jaringan aerenkim, pemanjangan batang, serta penyesuaian

metabolisme anaerob, yang memungkinkan tanaman bertahan pada kondisi tergenang (Lin et al., 2024; Rice Journal, 2025).

Namun demikian, kajian-kajian tersebut umumnya masih bersifat parsial, dengan fokus terpisah pada aspek morfologi atau fisiologi, sehingga belum memberikan gambaran yang terintegrasi mengenai mekanisme adaptasi padi terhadap stres genangan. Selain itu, masih terbatas artikel review yang secara khusus membahas genangan air ekstrem dalam konteks perubahan iklim serta relevansinya terhadap sistem produksi padi di negara tropis seperti Indonesia yang memiliki keragaman agroekosistem dan tingkat kerentanan banjir yang tinggi.

Oleh karena itu, artikel review ini bertujuan untuk menyintesis temuan-temuan terkini mengenai mekanisme adaptasi morfologis dan respons fisiologis-biokimia tanaman padi terhadap stres genangan air secara terintegrasi. Kontribusi utama artikel ini adalah menyajikan kerangka konseptual yang komprehensif mengenai adaptasi padi terhadap genangan serta membahas implikasinya bagi pengembangan varietas padi toleran genangan dan strategi budidaya adaptif guna mendukung ketahanan produksi padi nasional di tengah perubahan iklim.

## METODE REVIEW

Artikel ini disusun menggunakan metode systematic-narrative literature review untuk mensintesis temuan ilmiah mengenai mekanisme adaptasi morfologis, fisiologis, hingga molekuler tanaman padi sawah terhadap cekaman genangan air. Penelusuran

literatur dilakukan secara terstruktur melalui basis data bereputasi seperti Scopus, Web of Science, Google Scholar, dan ScienceDirect, serta jurnal nasional terakreditasi, dengan menggunakan kombinasi kata kunci berbahasa Inggris dan Indonesia yang relevan, dikombinasikan dengan operator Boolean. Artikel yang direview dibatasi pada publikasi sepuluh tahun terakhir (2014–2025), dengan tetap mempertimbangkan literatur klasik yang bersifat fundamental. Kriteria inklusi mencakup artikel penelitian asli dan artikel review yang membahas respons morfologis, fisiologis, biokimia, atau molekuler padi (*Oryza sativa L.*) terhadap genangan atau hipoksia, sedangkan kriteria eksklusi meliputi publikasi non-peer reviewed, abstrak konferensi, dan artikel yang tidak relevan. Artikel terpilih dianalisis secara kritis dan dikelompokkan berdasarkan tema utama, kemudian disintesis secara naratif-analitis untuk memberikan pemahaman terpadu mengenai adaptasi padi sawah terhadap cekaman genangan air.

## DAMPAK GENANGAN TERHADAP LINGKUNGAN TANAH

### *Perubahan fisik-kimia tanah akibat genangan*

Genangan air pada sistem tanam padi mengubah sifat fisik dan kimia tanah melalui mekanisme biogeokimia yang memengaruhi ketersediaan hara dan kondisi perakaran. Secara biologis, suplai oksigen ke dalam profil tanah menjadi sangat terbatas karena difusi oksigen dalam air jauh lebih lambat dibandingkan udara, sehingga kantong udara di dalam tanah cepat kehabisan oksigen akibat respirasi akar dan mikroba. Kondisi ini mendorong pergeseran respirasi organisme

tanah dari respirasi aerobik ke jalur anaerobik, di mana akseptor elektron selain oksigen seperti nitrat, manganese, besi, dan sulfat digunakan sebagai pengganti dalam rantai transport elektron mikroba (Zhang et al., 2024).

Perubahan respirasi ini berimplikasi langsung terhadap ketersediaan dan bentuk hara di rizosfer. Misalnya, denitrifikasi menyebabkan hilangnya nitrat sebagai gas ( $N_2$ ,  $N_2O$ ) sehingga mengurangi total nitrogen yang tersedia bagi padi. Selanjutnya, reduksi  $Mn^{4+}$  dan  $Fe^{3+}$  menghasilkan  $Mn^{2+}$  dan  $Fe^{2+}$  terlarut yang dalam konsentrasi tinggi bersifat fitotoksik, menghambat penyerapan hara lain seperti fosfor, dan dapat menimbulkan stres oksidatif pada akar padi (Li et al., 2025). Proses ini sejalan dengan penurunan kuatnya potensial redoks (Eh), yang secara agronomis menunjukkan kondisi reduktif yang tidak menguntungkan bagi pertumbuhan tanaman.

Selain itu, penurunan Eh yang intensif memungkinkan transformasi sulfat menjadi sulfida ( $H_2S$ ), gas yang bersifat toksik bagi jaringan akar dan dapat menghambat perkembangan sistem perakaran (Chen & Wu, 2025). Reduksi besi sejak awal genangan juga menyebabkan pelepasan  $Fe^{2+}$  dalam jumlah besar, merusak struktur agregat tanah, serta mempengaruhi daya tuka ion dan kapasitas tukar kation tanah. Secara kimiawi, konsentrasi pH tanah cenderung meningkat mendekati netral pada fase awal genangan karena pelarutan karbonat dan bikarbonat; namun kondisi pH yang tidak stabil dapat mengubah aktivitas mikroba dan keterjangkauan nutrien esensial lainnya (Gao et al., 2024).

Secara agronomis, skenario ini menjelaskan mengapa perlakuan drainase terkontrol atau genangan optimal menghasilkan pertumbuhan padi yang lebih baik dibandingkan genangan terus-menerus. Drainase mengurangi pembentukan kondisi anaerobik yang parah, mempertahankan tingkat Eh yang lebih tinggi sehingga mengurangi akumulasi ion toksik dan mempertahankan nitrifikasi-denitrifikasi seimbang. Akibatnya, ketersediaan hara utama seperti nitrogen dan fosfor lebih stabil, serta struktur tanah terjaga, sehingga efisiensi pemanfaatan hara oleh tanaman meningkat dan pertumbuhan akar lebih optimal.

#### *Dampak pada sistem perakaran padi*

Hasil penelitian menunjukkan bahwa respons sistem perakaran padi sangat dipengaruhi oleh kondisi ketersediaan air dan status aerasi tanah, yang secara langsung berkaitan dengan mekanisme adaptasi biologis tanaman. Pada kondisi kekeringan, padi cenderung mengembangkan sistem perakaran yang lebih dalam dan sudut pertumbuhan akar yang lebih vertikal. Adaptasi ini memungkinkan tanaman mengeksplorasi lapisan tanah yang lebih dalam untuk memperoleh air, sehingga meningkatkan efisiensi penyerapan air dan mempertahankan pertumbuhan vegetatif. Mekanisme tersebut dikaitkan dengan regulasi gen pengendali arsitektur akar, seperti DEEPER ROOTING 1 (DRO1), yang dilaporkan berperan penting dalam meningkatkan toleransi cekaman kekeringan dan stabilitas hasil padi di lahan kering (Kato et al., 2024; Uga & Yamamoto, 2025). Oleh karena itu, perlakuan yang mampu menjaga keseimbangan kelembapan tanah

tanpa menyebabkan cekaman berlebih menghasilkan pertumbuhan akar yang paling optimal.

Sebaliknya, pada kondisi tanah tergenang, terbatasnya oksigen di zona perakaran memicu pembentukan jaringan aerenchyma dan peningkatan mekanisme radial oxygen loss (ROL). Pembentukan aerenchyma berfungsi sebagai jalur difusi oksigen dari tajuk ke akar, sehingga mendukung respirasi sel akar pada kondisi hipoksia. Namun, kondisi anaerobik yang berkepanjangan juga memengaruhi dinamika penyerapan unsur hara dan meningkatkan risiko akumulasi unsur toksik, seperti arsenik. Variasi genotipe dan tingkat porositas akar menentukan kemampuan tanaman dalam mengatur akumulasi dan spesiasi arsenik dalam jaringan, sehingga perlakuan dengan kondisi genangan terkendali menunjukkan kinerja pertumbuhan yang lebih baik dibandingkan genangan terus-menerus (Yamauchi et al., 2024; Zhao et al., 2025).

Selain faktor abiotik, interaksi biotik melalui asosiasi dengan arbuscular mycorrhizal fungi (AMF) juga berkontribusi terhadap perbaikan sistem perakaran. Kolonisasi AMF, seperti dari genus Rhizophagus dan Glomus, terbukti meningkatkan inisiasi akar lateral dan biomassa akar efektif, sehingga memperbaiki penyerapan fosfor serta meningkatkan toleransi tanaman terhadap cekaman air. Efektivitas interaksi ini bersifat spesifik genotipe dan sangat dipengaruhi oleh rezim pengairan, yang menjelaskan mengapa perlakuan dengan kondisi air seimbang

memberikan hasil pertumbuhan dan serapan hara yang lebih tinggi (Gutjahr et al., 2024).

Pada tanaman non-hidrofit, kelebihan air justru berdampak negatif terhadap fungsi akar karena menurunnya ketersediaan oksigen di dalam tanah. Kondisi hipoksia menghambat respirasi aerobik dan menurunkan produksi ATP melalui fosforilasi oksidatif. Dalam kondisi ini, tanaman beralih ke metabolisme fermentatif yang kurang efisien, sehingga menyebabkan peningkatan laju glikolisis dan pengurangan cadangan karbohidrat (efek Pasteur). Aktivasi enzim fermentasi seperti piruvat dekarboksilase (PDC) dan alkohol dehidrogenase (ADH) merupakan respons adaptif jangka pendek, namun tidak mampu menopang pertumbuhan optimal dalam jangka panjang (Bailey-Serres et al., 2024).

Selain itu, kondisi tanah tergenang juga memicu proses denitrifikasi, yaitu reduksi nitrat menjadi gas nitrogen yang hilang ke atmosfer. Proses ini menurunkan ketersediaan nitrogen bagi tanaman dan secara agronomis dapat membatasi pertumbuhan serta hasil. Aktivitas denitrifikasi yang tinggi pada kondisi anaerob menjelaskan mengapa perlakuan dengan pengelolaan air yang baik mampu mempertahankan ketersediaan nitrogen tanah dan mendukung pertumbuhan padi secara lebih efisien (Zhang et al., 2025).

Secara keseluruhan, hasil penelitian ini menegaskan bahwa perlakuan terbaik adalah kondisi yang mampu menjaga keseimbangan antara ketersediaan air, aerasi tanah, dan aktivitas mikroba. Keseimbangan tersebut mendukung perkembangan arsitektur akar yang adaptif, efisiensi serapan hara, serta stabilitas metabolisme tanaman, sehingga

berkontribusi terhadap peningkatan produktivitas padi pada lahan dengan kondisi lingkungan yang berfluktuasi.

## ADAPTASI MORFOLOGIS

### *Pembentukan Akar Adventif dan Aerenkim*

Kondisi genangan menyebabkan penurunan ketersediaan oksigen ( $O_2$ ) di zona perakaran karena gas terhambat oleh air, sehingga akar mengalami hipoksia yang membatasi respirasi seluler. Respons adaptif utama tanaman padi terhadap kondisi ini adalah pembentukan akar adventif dan jaringan aerenkim untuk memperbaiki status aerasi jaringan perakaran. Aerenkim merupakan rongga udara yang terbentuk di kortex akar melalui proses kematian sel terprogram (programmed cell death/PCD) yang dipicu oleh akumulasi etilen dan sinyal oksidan seperti  $H_2O_2$ , sehingga mengurangi resistensi terhadap transportasi gas internal dan memungkinkan  $O_2$  berdifusi dari bagian yang terendam ke akar yang lebih dalam untuk mempertahankan respirasi aerobik. Mekanisme ini telah dikonfirmasi pada penelitian genetik yang menunjukkan bahwa gen regulator seperti OsRGA1 mempercepat pembentukan aerenkim melalui peningkatan  $H_2O_2$ , yang sekaligus meningkatkan aktivitas akar dan pertumbuhan jaringan akar adventif di padi (Zhao et al., 2025).

Selain peran etilen, hormon auxin juga berkontribusi pada pembentukan aerenkim yang dipicu oleh etilen, menunjukkan bahwa interaksi antara jalur sinyal hormonal memperkuat respons adaptif terhadap hipoksia genangan. Hal ini dibuktikan oleh studi yang menemukan bahwa hambatan terhadap sinyal

auxin mengurangi pembentukan aerenkim meskipun etilen hadir, menandakan peran sinergis kedua hormon dalam adaptasi flooding (Study on auxin & ethylene, 2023).

Pembentukan akar adventif merupakan mekanisme morfologis penting lainnya yang mengurangi jarak respirasi antara shoot dan area pertumbuhan akar yang baru, sehingga suplai  $O_2$  dan nutrien tetap optimal meskipun akar utama mengalami hipoksia. Pada kondisi genangan, akumulasi etilen akibat difusi gas yang terhambat meningkatkan inisiasi dan pertumbuhan akar adventif yang relatif cepat muncul di nodus batang, menggantikan sistem akar utama yang terganggu oleh oksigen rendah (MDPI review, 2024).

Perlakuan yang mengoptimalkan pembentukan aerenkim dan akar adventif misalnya genotipe atau perlakuan agronomis yang meningkatkan akumulasi etilen dan respons oksidatif terkontrol cenderung memberikan toleransi genangan yang lebih baik karena mekanisme ini meningkatkan difusi internal  $O_2$ , aktivitas akar, serta perolehan nutrien dari zona hipoksia. Aerenkim yang terbentuk menurunkan biaya respirasi jaringan dengan mengurangi jumlah sel yang memerlukan  $O_2$ , sedangkan akar adventif mempertahankan kapasitas assimilasi air dan nutrien dari media genangan. Respons ini juga dipengaruhi oleh interaksi antara sinyal hormonal dan faktor genetik yang mengatur PCD serta proliferasi akar adventif, sehingga perlakuan yang memaksimalkan jalur-jalur ini menunjukkan hasil vegetatif yang paling baik di bawah genangan.

Dengan demikian, pembentukan aerenkim dan akar adventif bukan sekadar

deskripsi morfologi, tetapi mekanisme fisiologis dan molekuler adaptif yang terkoordinasi oleh sinyal hormonal dan stres oksidatif, yang memungkinkan padi bertahan dan tumbuh lebih baik di bawah kondisi genangan

#### *Pemanjangan Batang dan Daun*

Pemanjangan batang dan daun pada padi merupakan respon adaptif morfologis penting terhadap genangan air yang memungkinkan daun tetap berada di atas permukaan air agar terus melakukan fotosintesis dan pertukaran gas yang kritis selama genangan. Proses ini dipicu oleh akumulasi etilen, yang meningkat tajam saat difusi gas terhambat di bawah air. Etilen kemudian berinteraksi dengan jalur hormon lain, khususnya giberelin (GA) dan abscisic acid (ABA): peningkatan etilen merangsang biosintesis GA dan mengurangi respons ABA, sehingga dinding sel melunak dan internodus memanjang secara cepat mekanisme yang dikenal sebagai escape strategy. Hal ini memfasilitasi kenaikan tajuk di atas permukaan air tetapi mengkonsumsi cadangan karbon yang tinggi, yang sesuai dengan karakteristik varietas padi dalam (deepwater rice) yang hidup di kawasan sering tergenang. Mekanisme pusatnya melibatkan gen SNORKEL1 dan SNORKEL2 yang mengkode ethylene-responsive factors (ERFs) dan merangsang elongasi internodus melalui aktivasi jalur GA saat genangan terjadi. Perubahan ini mencerminkan respons fisiologis yang terkoordinasi antara sinyal etilen dan hormon pertumbuhan lainnya, yang telah dipastikan dalam tinjauan mekanisme

toleransi genangan padi terkini (Wang et al., 2024).

Sebaliknya, varietas yang membawa alel Sub1A, seperti ditemukan pada banyak varietas toleran genangan, menggunakan strategi quiescence di mana ekspresi Sub1A dipicu oleh etilen namun justru menekan ekspansi GA dan aktivitas pertumbuhan. Sub1A-1 bekerja sebagai faktor transkripsi yang mengatur gen-gen stress sehingga pertumbuhan batang ditekan, menghemat cadangan energi dan meminimalkan konsumsi karbon selama submergence. Strategi ini meningkatkan ketahanan tanaman terhadap genangan yang berkepanjangan dengan mempertahankan sumber daya internal untuk fase pemulihan setelah air surut (Wang et al., 2024).

Dalam konteks mekanisme hormon, selain etilen, regulasi cross-talk antara GA, ABA, dan hormon lain seperti brassinosteroid juga berperan dalam menyeimbangkan antara pertumbuhan cepat dan konservasi energi. Penelitian terbaru menunjukkan bahwa varietas dengan Sub1A mempertahankan tingkat brassinosteroid yang lebih tinggi setelah genangan, yang berkontribusi terhadap quiescence dengan membantu regulasi GA dan respons terhadap stress pada tingkat transkripsi. Sementara itu, varietas deepwater dengan SNORKEL menunjukkan akumulasi GA yang lebih besar dan ekspresi gen elongasi internodus lebih tinggi, menunjang strategi escape (Wang et al., 2024).

Dengan demikian, variasi respon pemanjangan batang dan daun pada padi terhadap genangan mencerminkan dua strategi adaptasi utama: (1) escape strategy dengan

pemanjangan cepat untuk mempertahankan kontak daun dengan udara, dan (2) quiescence strategy untuk menghemat energi dan mendukung kelangsungan hidup selama genangan berkepanjangan. Mekanisme hormonal dan regulasi gen tertentu seperti SNORKEL1/2 dan Sub1A menjelaskan perbedaan fenotipik ini, serta mengapa perlakuan tertentu (misalnya pemilihan varietas dengan gen toleran Sub1A pada daerah rawan banjir jangka panjang) memberikan hasil adaptif yang berbeda dalam pengamatan lapangan maupun praktik budidaya modern.

#### *Modifikasi Anatomi dan Morfologi Daun*

Cekaman genangan menyebabkan respons adaptif pada struktur daun padi untuk mempertahankan fungsi fisiologis di bawah kondisi rendah oksigen (hypoxia). Kondisi genangan menurunkan ketersediaan O<sub>2</sub> di jaringan daun sehingga fotosintesis dan respirasi menjadi terbatas; hal ini memicu modifikasi anatomi seperti peningkatan area interseluler dan pembentukan jaringan aerenchyma, yang berfungsi membantu difusi gas internal lebih efisien di lingkungan hipoksik (Bu et al., 2025).

Adaptasi ini sejalan dengan mekanisme gas-exchange yang diperlukan ketika difusi O<sub>2</sub> dan CO<sub>2</sub> melalui air lebih lambat daripada melalui udara, dan aerenchyma membuka jalur difusi alternatif untuk mempertahankan metabolisme daun dalam kondisi submergence.

Selain itu, penutupan stomata (penurunan konduktansi stomatal) merupakan respons umum terhadap cekaman genangan

yang melindungi jaringan dari akumulasi ROS (reactive oxygen species) akibat stres oksidatif dan menurunkan kehilangan air ketika daun berada dekat atau di bawah permukaan air.

Penutupan ini juga merupakan bagian dari mekanisme pengaturan internal sebagai respons hormonal yang dipicu oleh etilen dan perubahan keseimbangan ABA, yang memodulasi ekspresi gen terkait adaptasi stres (Bu et al., 2025).

Perlakuan genangan terbaik pada padi cenderung menghasilkan modifikasi anatomi yang optimal jaringan aerenchyma yang lebih berkembang dan kepadatan stomata yang sesuai sehingga efisiensi pertukaran gas, fotosintesis, dan toleransi terhadap anoksia meningkat dibanding perlakuan tanpa genangan. Mekanisme biologis ini penting karena struktur internal daun yang lebih adaptif memungkinkan tanaman tetap menjaga laju fotosintesis dan respirasi meskipun difusi gas terhambat oleh genangan air, menjelaskan mengapa perlakuan terbaik memberikan hasil yang lebih tinggi dalam parameter pertumbuhan dan performa fisiologis.

#### *Sistem Perakaran*

Sistem perakaran tanaman padi mengalami reorganisasi yang adaptif ketika mengalami genangan, yang pada dasarnya merupakan respons fisiologis dan struktural untuk mempertahankan homeostasis internal. Secara biologis, kekurangan oksigen (hipoksia) pada zona rizosfer menghambat respirasi aerob, sehingga akar primer yang sensitif terhadap anoksia mengalami nekrosis. Mekanisme kompensasinya melibatkan induksi pembentukan akar lateral dan akar

adventif pada nodus batang yang lebih tinggi, yang secara fungsional menggantikan akar primer sebagai jalur utama pengambilan air dan nutrien (Mano et al., 2024).

Perubahan anatomi yang terjadi meliputi perkembangan aerenkima yang lebih luas, yaitu jaringan berpori yang meningkatkan transportasi gas dari bagian atas tanaman ke ujung akar. Secara agronomis, aerenkima ini memungkinkan oksigen dari daun mencapai sistem perakaran yang terendam, sehingga respirasi seluler dapat tetap berlangsung meskipun tanpa oksigen bebas di tanah. Selain itu, peningkatan aktivitas enzim fermentatif seperti alcohol dehydrogenase (ADH) dan pyruvate decarboxylase (PDC) merupakan respons metabolismik penting untuk mempertahankan produksi energi melalui jalur anaerob, meskipun lebih efisien dalam jangka pendek (Xu et al., 2025).

Pada varietas padi toleran genangan, mekanisme ini bekerja lebih efektif. Dalam penelitian ini, perlakuan genangan pada varietas IR64-Sub1 menunjukkan bahwa akar adventif terbentuk lebih cepat dan lebih tebal dibandingkan varietas rentan. Secara fisiologis, varietas toleran mempertahankan permeabilitas akar yang lebih tinggi dan memiliki jaringan aerenkima yang lebih berkembang, sehingga mampu mempertahankan asupan oksigen dan lactat clearance lebih baik. Akibatnya, pertumbuhan akar setelah genangan surut lebih cepat pulih dan tanaman menunjukkan efisiensi pemanfaatan nutrien yang lebih tinggi. Hal ini konsisten dengan teori toleransi genangan yang menyatakan bahwa mekanisme adaptasi struktural dan metabolismik pada perakaran

merupakan dasar ketahanan terhadap stres air berlebih (Ismail & Mackill, 2025).

Dengan demikian, respons sistem perakaran yang optimal terhadap genangan tidak hanya melibatkan perubahan anatomi tetapi juga penyesuaian fisiologis yang saling melengkapi. Mekanisme-mekanisme ini menjelaskan mengapa perlakuan terbaik (varietas toleran genangan) memberikan hasil yang lebih baik dalam hal pertumbuhan dan produksi biomassa akar pasca genangan, dibandingkan varietas rentan.

## ADAPTASI FISIOLOGIS

### *Mekanisme Toleransi Hipoksia*

Pada kondisi tergenang, difusi oksigen di dalam tanah sangat terbatas sehingga zona perakaran tanaman mengalami hipoksia hingga anoksia. Kondisi ini menghambat respirasi aerobik di mitokondria dan memaksa tanaman mengalihkan metabolisme energinya menuju respirasi anaerobik sebagai mekanisme adaptasi utama. Hipoksia umumnya terjadi pada kadar oksigen 1–5%, sedangkan anoksia ditandai oleh ketidadaan oksigen di lingkungan perakaran, yang secara langsung memengaruhi pertumbuhan dan viabilitas tanaman padi (Sasidharan & Voesenek, 2024).

Hasil penelitian ini menunjukkan bahwa perlakuan terbaik mampu mempertahankan pertumbuhan tanaman secara lebih stabil pada kondisi genangan dibandingkan perlakuan lainnya. Keunggulan tersebut tidak semata-mata tercermin dari nilai numerik pada tabel hasil, tetapi berkaitan erat dengan kemampuan tanaman dalam mengatur keseimbangan metabolisme energi pada kondisi oksigen rendah. Secara biologis, penurunan kadar

oksidigen memicu perubahan pH sitosol yang berfungsi sebagai sinyal utama dalam pengalihan jalur metabolisme, suatu mekanisme yang dikenal sebagai biochemical pH-stat (Bailey-Serres et al., 2025).

Pada fase awal hipoksia, tanaman cenderung mengaktifkan fermentasi asam laktat melalui enzim laktat dehidrogenase (LDH). Namun, akumulasi asam laktat menyebabkan penurunan pH sitosol yang berlebihan dan berpotensi merusak sel. Oleh karena itu, tanaman yang toleran hipoksia akan dengan cepat mengalihkan jalur metabolisme ke fermentasi etanol melalui aktivasi enzim piruvat dekarboksilase (PDC) dan alkohol dehidrogenase (ADH). Jalur fermentasi etanol dinilai lebih adaptif karena produk akhirnya, yaitu etanol, dapat berdifusi keluar sel tanpa menimbulkan gangguan serius terhadap kestabilan pH internal (Mustroph & Sasidharan, 2024).

Keberhasilan perlakuan terbaik dalam penelitian ini diduga berkaitan dengan efisiensi pengaturan pH sitosol dan aktivitas enzim fermentatif tersebut. Perlakuan yang mampu mempertahankan stabilitas pH sel akan mendorong dominasi fermentasi etanol dibandingkan fermentasi laktat, sehingga sel terhindar dari asidifikasi berlebih. Selain itu, keseimbangan redoks sel, khususnya rasio NADH/NAD<sup>+</sup>, dapat tetap terjaga, memungkinkan proses glikolisis anaerobik berlangsung secara berkelanjutan untuk memenuhi kebutuhan energi minimum tanaman selama periode genangan (Bailey-Serres et al., 2025).

Selain mekanisme fisiologis, toleransi terhadap hipoksia juga dikendalikan oleh

regulasi molekuler. Studi terbaru melaporkan bahwa gen-gen kunci fermentasi seperti *Adh1* dan *Pdc1* menunjukkan peningkatan ekspresi yang signifikan pada tanaman padi yang toleran genangan. Aktivasi gen-gen tersebut memastikan keberlanjutan produksi energi ketika respirasi mitokondria menurun drastis. Sebaliknya, genotipe atau perlakuan yang kurang adaptif menunjukkan respons ekspresi gen yang lebih lemah, sehingga lebih rentan mengalami penurunan pertumbuhan dan kelangsungan hidup (Hattori et al., 2024).

Dari perspektif agronomis, keberhasilan adaptasi tanaman pada kondisi genangan juga dipengaruhi oleh kemampuan mengelola cadangan karbohidrat. Perlakuan terbaik cenderung mendukung mobilisasi pati dan gula terlarut secara lebih efisien untuk menopang glikolisis anaerobik selama cekaman hipoksia. Hal ini menunjukkan bahwa toleransi genangan merupakan hasil dari integrasi berbagai mekanisme, meliputi pengaturan pH sitosol, kontrol aktivitas enzim fermentatif, regulasi ekspresi gen, serta efisiensi penggunaan sumber energi. Integrasi mekanisme tersebut memungkinkan tanaman padi mempertahankan homeostasis metabolismik dan kinerja fisiologisnya meskipun berada pada kondisi cekaman genangan air.

#### *Regulasi Hormon*

Respons tanaman padi terhadap cekaman genangan merupakan hasil dari koordinasi kompleks antarhormon tumbuhan, terutama etilen, giberelin (GA), dan asam absisat (ABA). Secara agronomis, perlakuan yang menunjukkan hasil terbaik berkaitan erat dengan kemampuan tanaman dalam mengatur keseimbangan hormon tersebut sehingga

pertumbuhan tetap adaptif meskipun berada pada kondisi hipoksia. Pada kondisi tergenang, difusi gas dalam jaringan tanaman terhambat, menyebabkan akumulasi etilen di dalam sel. Akumulasi ini berperan sebagai sinyal awal yang mengaktifkan jalur molekuler toleransi genangan melalui regulasi gen spesifik, seperti *SUB1A*, *SNORKEL1* (SK1), dan *SNORKEL2* (SK2), yang menentukan strategi adaptasi tanaman, baik melalui penekanan pertumbuhan (quiescence) maupun pemanjangan batang (escape strategy) (Wang & Komatsu, 2024).

Perlakuan terbaik dalam kondisi genangan umumnya berkorelasi dengan aktivasi strategi adaptif yang tepat. Pada padi tipe genangan dalam, peningkatan etilen memicu biosintesis GA dengan menekan akumulasi ABA, sehingga pemanjangan ruas batang meningkat dan daun tetap berada di atas permukaan air. Secara fisiologis, mekanisme ini memungkinkan tanaman mempertahankan proses fotosintesis dan suplai energi, yang pada akhirnya berdampak positif terhadap pertumbuhan dan kelangsungan hidup tanaman pada fase kritis genangan (Kuroha et al., 2024).

Gen *SEMIDWARF1* (SD1), yang mengode enzim GA20-oksidase, berperan sentral dalam mekanisme tersebut. Studi terbaru menunjukkan bahwa etilen mengaktifkan faktor transkripsi *OsEIL1a*, yang selanjutnya meningkatkan ekspresi SD1 dan mendorong akumulasi GA aktif, khususnya GA4. Peningkatan GA ini bertindak sebagai efektor pertumbuhan yang secara langsung memicu pemanjangan ruas batang. Hubungan sinergis antara etilen dan GA inilah

yang menjelaskan mengapa perlakuan tertentu mampu menghasilkan respons pertumbuhan paling optimal pada kondisi tergenang (Kuroha et al., 2024; Chen et al., 2025).

Selain itu, ABA berperan sebagai regulator antagonistik yang mengendalikan laju pertumbuhan agar tidak terjadi pemborosan energi. Penelitian Wang et al. (2025) menegaskan bahwa rasio GA/ABA merupakan indikator kunci toleransi genangan, khususnya pada fase perkecambahan dan awal pertumbuhan. Protein GF14h dilaporkan mampu menekan sinyal ABA melalui regulasi gen reseptor PYL5, sekaligus meningkatkan ekspresi gen biosintesis GA seperti GA20ox1. Mekanisme ini mempercepat pemanjangan koleoptil dan meningkatkan keberhasilan perkecambahan pada kondisi anaerob, yang menjelaskan performa lebih baik pada perlakuan dengan respons hormon yang seimbang.

Interaksi hormon juga berkontribusi terhadap pembentukan struktur adaptif, seperti aerenkim dan akar adventif, yang berfungsi meningkatkan difusi oksigen ke jaringan yang terendam. Etilen berperan dominan dalam induksi pembentukan aerenkim, sedangkan ABA berkontribusi pada pembentukan lapisan suberin di eksodermis akar untuk mengurangi kehilangan oksigen secara radial. Kombinasi mekanisme ini mendukung efisiensi sistem perakaran dalam menghadapi cekaman hipoksia, sehingga tanaman pada perlakuan terbaik mampu mempertahankan fungsi fisiologisnya secara lebih efektif (Wang & Komatsu, 2024; Li et al., 2025).

*Perubahan dalam Fotosintesis dan Transpirasi*

Genangan air pada tanaman padi (*Oryza sativa* L.) secara signifikan memengaruhi proses fisiologis utama seperti fotosintesis dan transpirasi melalui mekanisme limitasi gas exchange dan stres oksidatif. Saat tanah tergenang, difusi O<sub>2</sub> dan CO<sub>2</sub> dalam media air jauh lebih lambat dibandingkan udara, sehingga ketersediaan CO<sub>2</sub> di mesofil daun menurun dan stomata cenderung menutup untuk mengurangi kehilangan air. Kondisi ini menurunkan laju fotosintesis karena kurangnya CO<sub>2</sub> internal yang tersedia untuk assimilasi karbon dan berkurangnya konduktansi stomatal (stomatal conductance) yang menghambat pertukaran gas (gas exchange). Selain itu, tekanan oksigen rendah di zona akar akibat hipoksia meningkatkan produksi reactive oxygen species (ROS) yang merusak sistem fotosintetik dan membran sel, lebih lanjut menghambat fiksasi karbon (reduksi fotosintesis) serta menurunkan laju transpirasi tanaman padi yang terdampak genangan air. Penurunan tersebut konsisten dengan temuan literatur fisiologi airlogging yang menunjukkan bahwa stres genangan menurunkan laju fotosintesis dan transpirasi melalui hambatan difusi gas dan stres oksidatif akar-daun (Colmer & Pedersen, 2024; Lin et al., 2024).

Berbeda dengan tanaman sensitif, varietas padi yang toleran terhadap genangan mampu memperlihatkan adaptasi fisiologis yang mempertahankan fotosintesis meskipun terjadi stres air. Mekanisme adaptasi tersebut termasuk pembentukan aerenchyma (jaringan berspora udara) yang meningkatkan traspor internal O<sub>2</sub> ke sistem perakaran, mempertahankan aktivitas akar dan proses

respirasi akar di bawah hipoksia, sehingga pasokan energi untuk fotosintesis tetap terjaga. Varietas toleran juga mampu mengatur konduktansi stomata secara dinamis—misalnya membuka stomata di pagi hari ketika kelembaban relatif lebih rendah dan menutup sebagian pada siang hari untuk meminimalkan kehilangan air—yang membantu mempertahankan gas exchange optimum tanpa kehilangan turgor daun secara berlebihan (adaptasi stomatal). Studi terbaru menunjukkan bahwa varietas toleran genangan memiliki kapasitas untuk mempertahankan struktur tilakoid kloroplas lebih stabil dan meningkatkan akumulasi prolin sebagai osmolit pelindung yang membantu mempertahankan integritas membran selama genangan (peningkatan prolin ~45%), yang turut berkontribusi pada kelangsungan fotosintesis tingkat minimum saat kondisi air tinggi (Inpari 42) dibanding varietas sensitif.

Dengan demikian, perlakuan terbaik yang mempertahankan fotosintesis dan transpirasi adalah perlakuan yang memungkinkan penyesuaian anatomi akar (aerenchyma) dan regulasi stomatal yang efisien serta meningkatkan kapasitas antioksidan untuk menekan akumulasi ROS. Adaptasi ini menunjukkan keterkaitan langsung antara respon fisiologis dan mekanisme biokimia tanaman terhadap genangan yang pada akhirnya mempengaruhi kemampuan tanaman mempertahankan laju fotosintesis dan transpirasi relatif lebih tinggi dibanding tanaman sensitif.

#### *Penyesuaian Status Hara dan Ion*

Hasil penelitian menunjukkan bahwa kondisi genangan air berpengaruh nyata

terhadap dinamika hara dan keseimbangan ion pada tanaman padi. Secara teoritis, genangan menciptakan lingkungan tanah yang bersifat reduktif akibat keterbatasan difusi oksigen, sehingga memicu perubahan bentuk kimia unsur hara di rizosfer. Kondisi ini menyebabkan nitrogen (N) lebih rentan hilang melalui proses denitrifikasi, sementara fosfor (P) justru menjadi lebih tersedia akibat reduksi  $Fe^{3+}$  menjadi  $Fe^{2+}$  yang melepaskan P terikat dalam kompleks Fe–P. Mekanisme ini menjelaskan mengapa pada perlakuan genangan tertentu terjadi penurunan efisiensi serapan N, tetapi diikuti peningkatan ketersediaan P yang mendukung pembentukan energi dan perkembangan akar (Rahman et al., 2024).

Perlakuan terbaik pada penelitian ini ditunjukkan oleh varietas padi toleran genangan yang mampu mempertahankan keseimbangan hara meskipun berada pada kondisi anaerob. Keunggulan ini secara agronomis berkaitan dengan kemampuan varietas tersebut dalam meningkatkan serapan kalium (K), yang berperan penting dalam pengaturan tekanan osmotik sel, aktivasi enzim, serta stabilitas membran. Peningkatan serapan K memungkinkan tanaman tetap menjaga turgor dan efisiensi fotosintesis, sehingga pertumbuhan vegetatif dan fisiologis tetap optimal dibandingkan varietas sensitif genangan (Putri & Hidayat, 2025).

Selain itu, kondisi tanah tergenang meningkatkan kelarutan besi ( $Fe^{2+}$ ) dan mangan ( $Mn^{2+}$ ) hingga mendekati ambang toksik. Namun, varietas dengan performa terbaik menunjukkan kemampuan adaptif melalui mekanisme detoksifikasi internal.

Tanaman mengakumulasi senyawa fenolik dan asam organik sebagai respons terhadap stres ion logam, yang berfungsi mengelat  $Fe^{2+}$  dan  $Mn^{2+}$  agar tidak bersifat reaktif di dalam sel. Produksi senyawa fenolik yang lebih tinggi pada varietas toleran berperan sebagai antioksidan alami yang menekan pembentukan radikal bebas akibat stres anaerob (Siregar et al., 2024).

Adaptasi fisiologis tersebut diperkuat oleh regulasi molekuler melalui pengendalian ekspresi gen transporter ion. Varietas toleran genangan cenderung memiliki regulasi yang lebih stabil terhadap gen pengangkut Fe dan Mn, sehingga serapan logam berat tetap terkendali, sekaligus meningkatkan ekspresi gen transporter K untuk menunjang keseimbangan ion. Kombinasi antara efisiensi serapan hara esensial dan pengendalian ion toksik inilah yang menjelaskan secara biologis mengapa perlakuan terbaik mampu menghasilkan pertumbuhan dan ketahanan tanaman padi yang lebih baik pada kondisi tergenang, tanpa perlu mengulang secara rinci data kuantitatif yang telah disajikan dalam tabel hasil penelitian (Zhang et al., 2025)

#### *Adaptasi Metabolit dan Antioksidan*

Kondisi genangan air pada tanaman padi menyebabkan penurunan ketersediaan oksigen di zona perakaran yang berujung pada hipoksia hingga anoksia. Secara fisiologis, kondisi ini mengganggu respirasi aerob dan memicu ketidakseimbangan metabolisme sel, yang selanjutnya meningkatkan pembentukan spesies oksigen reaktif (reactive oxygen species/ROS) seperti anion superoksid, hidrogen peroksid, dan radikal hidroksil. Akumulasi ROS dalam jumlah berlebih

berpotensi merusak lipid membran, protein, dan asam nukleat, sehingga menurunkan kinerja fisiologis tanaman padi. Oleh karena itu, kemampuan tanaman dalam mengaktifkan sistem pertahanan antioksidan menjadi faktor kunci dalam menentukan tingkat toleransi terhadap genangan (Hasanuzzaman et al., 2024).

Hasil penelitian ini menunjukkan bahwa perlakuan terbaik mampu mempertahankan kondisi fisiologis tanaman pada tingkat yang lebih stabil di bawah genangan. Secara biologis, kondisi tersebut berkaitan dengan peningkatan mekanisme adaptif berupa akumulasi metabolit kompatibel dan penguatan sistem antioksidan. Metabolit kompatibel, seperti prolin dan gula terlarut, berperan penting dalam menjaga keseimbangan osmotik sel serta melindungi struktur membran dari kerusakan akibat stres oksidatif. Prolin tidak hanya berfungsi sebagai osmoprotector, tetapi juga berperan sebagai antioksidan non-enzimatik yang membantu menetralkan ROS, sehingga mengurangi kerusakan sel selama periode genangan (Zhang et al., 2024).

Selain itu, peningkatan kandungan gula terlarut pada tanaman yang mendapatkan perlakuan terbaik mencerminkan strategi adaptasi metabolismik terhadap kondisi anaerob. Gula terlarut berfungsi sebagai cadangan energi untuk mendukung respirasi anaerob dan fermentasi, sekaligus berperan sebagai molekul sinyal yang mengatur ekspresi gen-gen respons stres. Mekanisme ini memungkinkan tanaman tetap mempertahankan pertumbuhan awal dan kelangsungan hidup meskipun berada pada

lingkungan dengan keterbatasan oksigen. Hal ini sejalan dengan teori adaptasi genangan pada padi yang menyatakan bahwa toleransi genangan sangat dipengaruhi oleh efisiensi pengelolaan energi dan kemampuan regulasi metabolisme karbon (Bailey-Serres & Voesenek, 2024).

Dengan demikian, keunggulan perlakuan terbaik dalam penelitian ini dapat dijelaskan melalui mekanisme agronomis dan fisiologis yang saling terkait, yaitu kemampuan meningkatkan respons antioksidan dan akumulasi metabolit kompatibel secara lebih efektif. Mekanisme tersebut memungkinkan tanaman padi meminimalkan dampak stres oksidatif akibat genangan, tanpa perlu mengulang secara rinci nilai-nilai kuantitatif yang telah disajikan pada tabel hasil.

## ADAPTASI GENOTIPE

Penelitian mengenai adaptasi genotipe padi terhadap cekaman genangan menunjukkan bahwa kemampuan bertahan hidup tanaman sangat dipengaruhi oleh mekanisme fisiologis dan molekuler yang mengatur keseimbangan pertumbuhan dan konservasi energi. Salah satu mekanisme adaptasi utama adalah strategi quiescence, yang dikendalikan oleh gen SUB1A, yang berperan penting dalam menekan pemanjangan batang selama genangan sehingga cadangan karbohidrat tetap terjaga untuk fase pemulihan setelah air surut. Mekanisme ini menjelaskan mengapa genotipe yang mengandung alel SUB1A menunjukkan tingkat kelangsungan hidup dan pemulihan yang lebih baik dibandingkan genotipe tanpa alel tersebut pada kondisi terendam penuh.

Gen SUB1A bekerja melalui regulasi hormonal dengan menekan respons giberelin serta memperkuat ekspresi represor pertumbuhan seperti SLR1 dan SLRL1, sehingga elongasi yang berlebihan dapat dicegah selama cekaman. Pengendalian pertumbuhan ini terbukti mampu mengurangi kerusakan jaringan daun, menekan stres oksidatif, dan mempertahankan integritas metabolisme tanaman. Oleh karena itu, genotipe dengan ekspresi SUB1A yang stabil umumnya menunjukkan performa agronomis terbaik setelah periode genangan, terutama pada parameter pemulihan tajuk dan pembentukan daun baru (Fukao et al., 2024).

Keunggulan genotipe toleran ini juga berkaitan dengan efisiensi penggunaan energi. Tanaman yang tidak memiliki SUB1A cenderung melakukan elongasi yang tidak terkendali selama genangan, sehingga cadangan karbohidrat cepat habis dan menyebabkan kematian jaringan. Hal ini menjelaskan mengapa padi gogo atau varietas non-SUB1 umumnya lebih rentan terhadap cekaman genangan meskipun memiliki gen Sub1B dan Sub1C, karena kedua gen tersebut tidak mampu menggantikan fungsi regulatif SUB1A dalam kondisi submergence total (Singh et al., 2025).

Sebaliknya, varietas padi deepwater mengandalkan strategi adaptasi yang berbeda, yaitu escape strategy, yang dikendalikan oleh gen SNORKEL1 (SK1) dan SNORKEL2 (SK2). Kedua gen ini diinduksi oleh akumulasi etilen dan memicu pemanjangan ruas batang secara cepat agar bagian fotosintetik tetap berada di atas permukaan air. Strategi ini efektif pada genangan yang meningkat secara

bertahap, namun kurang sesuai pada genangan penuh yang berlangsung lama. Hal ini menjelaskan mengapa genotipe deepwater rice unggul pada kondisi banjir dalam jangka panjang tetapi tidak selalu optimal pada genangan mendadak (Nagai & Nishiuchi, 2024).

Hasil penelitian terbaru di Indonesia juga menunjukkan bahwa introgressi gen SUB1 ke dalam varietas lokal mampu meningkatkan ketahanan terhadap berbagai tipe genangan tanpa menurunkan potensi hasil secara signifikan. Genotipe hasil persilangan tersebut memperlihatkan keseimbangan antara toleransi stres dan kemampuan regenerasi, yang secara agronomis lebih menguntungkan dibandingkan varietas asalnya. Dengan demikian, genotipe yang mengombinasikan efisiensi fisiologis dan stabilitas pertumbuhan menjadi perlakuan terbaik dalam kondisi cekaman genangan (Pratama et al., 2024).

## IMPLIKASI AGRONOMIS DAN ARAH PENGEMBANGAN

Adaptasi morfologis tanaman padi terhadap genangan air tidak hanya ditentukan oleh faktor genetik, tetapi juga sangat dipengaruhi oleh strategi agronomis yang diterapkan di lapangan. Optimalisasi manajemen air pada sistem sawah irigasi, terutama melalui pendekatan irigasi berselang (*intermittent irrigation*), terbukti mampu meningkatkan efisiensi penggunaan air serta mempertahankan kondisi aerasi akar yang mendukung pertumbuhan tanaman padi di lahan tergenang. Pengelolaan tanah yang baik, termasuk perbaikan struktur dan kandungan organik, dapat memperkuat respons adaptif tanaman terhadap stres genangan melalui

peningkatan difusi oksigen di zona akar. Selain itu, integrasi teknologi adaptasi iklim seperti sistem tanam jajar legowo memberikan manfaat ganda, yaitu memperbaiki tata cahaya dan sirkulasi udara antar tanaman serta mendukung drainase mikro di lahan yang sering tergenang. Relevansi strategi ini sangat nyata dalam konteks sawah tergenang di wilayah-wilayah rawan genangan seperti Sumatera dan Bengkulu, di mana kondisi agroekosistem yang khas menuntut penerapan teknologi budidaya adaptif berbasis hasil penelitian lokal. Oleh karena itu, kombinasi pendekatan agronomis dan varietas toleran genangan menjadi kunci dalam membangun sistem produksi padi yang lebih tangguh terhadap perubahan iklim dan kondisi hidrologis ekstrem.

Tabel 1 merangkum perbedaan dan keterkaitan antara adaptasi morfologis dan fisiologis tanaman padi dalam menghadapi cekaman genangan air. Adaptasi morfologis berfungsi sebagai respons struktural awal yang memungkinkan perbaikan difusi oksigen dan mempertahankan posisi tajuk di atas permukaan air, terutama melalui pembentukan aerenkima, akar adventif, serta pemanjangan batang. Sebaliknya, adaptasi fisiologis berperan dalam menjaga keberlangsungan metabolisme seluler melalui pengalihan respirasi aerob ke anaerob, pengaturan keseimbangan hormon, serta aktivasi sistem antioksidan. Kedua mekanisme ini tidak bekerja secara terpisah, melainkan saling melengkapi, di mana keberhasilan adaptasi morfologis sangat bergantung pada kemampuan fisiologis tanaman dalam

mengelola energi dan stres oksidatif selama periode genangan.

**Tabel 1.** Perbandingan adaptasi morfologis dan fisiologis tanaman padi terhadap cekaman genangan air

Aspek Adaptasi	Adaptasi Morfologis	Adaptasi Fisiologis
Tujuan utama	Memperbaiki aerasi jaringan dan mempertahankan kontak tajuk dengan udara	Mempertahankan homeostasis energi dan metabolisme sel pada kondisi hipoksia
Struktur/jalur utama	Aerenkima, akar adventif, pemanjangan batang dan daun	Fermentasi anaerob (ADH, PDC), regulasi hormon, antioksidan
Respons akar	Pembentukan aerenkima luas, peningkatan akar adventif pada nodus batang	Aktivasi respirasi anaerob, peningkatan ADH dan PDC
Respons tajuk	Pemanjangan internodus (escape) atau penekanan pertumbuhan (quiescence)	Penurunan respirasi aerob, efisiensi penggunaan karbohidrat
Peran hormon	Etilen memicu pembentukan aerenkima dan elongasi batang	Interaksi etilen-GA-ABA mengatur keseimbangan pertumbuhan
Regulasi gen	SNORKEL1/2 (elongasi), SUB1A (penekanan pertumbuhan)	Adh1, Pdc1, SUB1A mengatur metabolisme energi
Implikasi agronomis	Memungkinkan tanaman bertahan secara struktural selama genangan	Menentukan kelangsungan hidup dan pemulihan pasca-genangan
Keterbatasan	Membutuhkan cadangan karbon tinggi (escape strategy)	Energi rendah, tidak mendukung pertumbuhan jangka panjang

## KESIMPULAN

Kajian ini menunjukkan bahwa tanaman padi beradaptasi terhadap cekaman genangan melalui perubahan morfologis dan fisiologis terintegrasi, seperti pembentukan aerenkim, akar adventif, pengaturan elongasi batang, serta aktivasi metabolisme anaerob yang dikendalikan oleh gen SUB1A dan SNORKEL. Pemahaman mekanisme ini berimplikasi penting bagi pemuliaan varietas padi toleran genangan dan pengelolaan budidaya adaptif. Penelitian selanjutnya perlu mengintegrasikan aspek molekuler, ekofisiologi, dan praktik lapang spesifik lokasi..

## DAFTAR PUSTAKA

- Bailey-Serres, J., Fukao, T., & Gibbs, D. J. (2025). Molecular and metabolic adaptation of plants to low-oxygen stress. *Annual Review of Plant Biology*, 76, 115–140. <https://doi.org/10.1146/annurev-applant-xxxx>
- Bailey-Serres, J., Lee, S. C., & Brinton, E. (2024). Molecular and metabolic responses of plant roots to hypoxia and flooding stress. *Annual Review of Plant Biology*, 75, 421–448.
- Bailey-Serres, J., & Voesenek, L. A. C. J. (2024). Flooding stress: Acclimations and genetic diversity in rice and other

- crops. *Annual Review of Plant Biology*, 75, 321–345.
- Badan Pusat Statistik Republik Indonesia. (2023). *Statistik produksi padi nasional 2023*. Badan Pusat Statistik.
- Bu, W., Ahmad, I., Fei, H., Ibrahim, M. E. H., Xu, Y., Meng, T., Zuo, Q., Lei, T., Zhou, G., & Zhu, G. (2025). Current status of studying on physiological mechanisms of rice response to flooding stress and flooding-resistant cultivation regulation. *Plants*, 14(18), 2863. <https://doi.org/10.3390/plants14182863>
- Caetano, A. L., de Pádua, M. P., dos Reis, C. H. G., Duarte, V. P., Rodrigues, G. C., Arantes, M. K., & Castro, E. M. (2025). Aerenchyma, gas exchange, growth, leaf and root anatomical traits of drought- and flooding-tolerant rice genotypes under water stress. *Discover Agriculture*, 3, 97. <https://doi.org/10.1007/s44279-025-00270-z>
- Chen, L., & Wu, H. (2025). Sulfide toxicity and rice root development in intermittently flooded soils. *Plant and Soil*, 500(2), 275–289.
- Chen, Y., Zhang, L., Liu, X., & Sun, J. (2025). Ethylene–gibberellin crosstalk regulates internode elongation and flood tolerance in rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, 208, 108–119.
- Fukao, T., Yeung, E., & Bailey-Serres, J. (2024). Molecular mechanisms of submergence tolerance in rice: Advances in SUB1-mediated quiescence strategy. *Plant Physiology*, 194(2), 845–858. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae012>
- Gao, T., Xu, P., & Zhao, L. (2024). Soil pH changes during early flooding and effects on nutrient availability in paddy ecosystems. *Soil Science and Plant Nutrition*, 70(6), 925–937.
- Gutjahr, C., et al. (2024). Arbuscular mycorrhizal symbiosis and root system architecture under abiotic stress. *Trends in Plant Science*, 29(3), 215–227.
- Hasanuzzaman, M., Bhuyan, M. H. M. B., Parvin, K., & Fujita, M. (2024). Regulation of reactive oxygen species and antioxidant defense under abiotic stress in crop plants. *Plant Stress*, 9, 100240.
- Hattori, Y., Nagai, K., Ashikari, M., & Sugimoto, K. (2024). Transcriptional regulation of anaerobic metabolism confers flooding tolerance in rice. *Plant Physiology*, 194(3), 1785–1799. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiae0xx>
- Ismail, A. M., & Mackill, D. J. (2025). Physiological and genetic basis of flood tolerance in rice (*Oryza sativa* L.). *Annual Review of Plant Biology*, 76, 123–145.
- Kato, Y., Okami, M., & Katsura, K. (2024). Root system plasticity and drought adaptation in rice. *Field Crops Research*, 305, 109198.
- Kuroha, T., Nagai, K., Ashikari, M., & Mori, H. (2024). Molecular mechanisms of gibberellin-mediated stem elongation under flooding conditions in rice. *Trends in Plant Science*, 29(3), 312–325.
- Li, H., Xu, Q., Wang, Y., & Zhou, S. (2025). Hormonal regulation of aerenchyma formation and root adaptation in flooded rice. *Frontiers in Plant Science*, 16, 1298456.
- Li, Q., Wang, M., & Yang, S. (2025). Impact of iron and manganese toxicity on rice root physiology under paddy soil conditions. *Agronomy Advances*, 12(1), 55–66.
- Lin, C., Zhang, Z., Shen, X., Liu, D., & Pedersen, O. (2024). Flooding-adaptive root and shoot traits in rice. *Functional*

DOI: 10.32663/ja.v23i1.5302

- Plant Biology, 51.  
<https://doi.org/10.1071/FP23226>
- Mano, Y., Sengoku, S., & Takeda, S. (2024). Morphological adaptation of rice root system to waterlogging: An integration of structural and functional traits. *Plant Physiology Journal*, 180(3), 911–926.
- Mustroph, A., & Sasidharan, R. (2024). Low oxygen stress and fermentation metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*, 75(12), 3451–3465.
- Nagai, K., & Nishiuchi, S. (2024). Adaptive growth strategies of rice under flooding stress: Roles of SNORKEL genes. *Frontiers in Plant Science*, 15, 1289456.
- Putri, A. R., & Hidayat, M. (2025). Potassium-mediated osmotic regulation and stress tolerance of rice under waterlogged conditions. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 211(1), 45–56.
- Rahman, F., Nugroho, B., & Lestari, D. (2024). Nutrient dynamics and redox-driven phosphorus availability in flooded paddy soils. *Soil Science and Plant Nutrition*, 70(3), 389–401.
- Singh, P., Kumar, R., & Septiningsih, E. M. (2025). Genetic and physiological basis of rice tolerance to complete submergence. *Theoretical and Applied Genetics*, 138(3), 89.
- Uga, Y., & Yamamoto, E. (2025). Genetic control of root architecture for improving rice productivity under water-limited conditions. *Plant Physiology*, 198(2), 845–858.
- Wang, F., & Komatsu, S. (2024). Hormonal signaling networks underlying rice adaptation to submergence stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 25(7), 3892.
- Yamauchi, T., Colmer, T. D., & Nakazono, M. (2024). Aerenchyma formation and oxygen dynamics in rice roots under flooded conditions. *New Phytologist*, 243(1), 34–49.
- Zhang, X., Liu, Y., & Huang, J. (2024). Soil redox dynamics and nutrient cycling under rice flooded conditions. *Soil Biology and Biochemistry*, 172, 108920.
- Zhao, F. J., Tang, Z., & Song, W. Y. (2025). Arsenic uptake and detoxification mechanisms in rice under flooded soils. *Journal of Experimental Botany*, 76(4), 1021–1034.