

Fisiologi Tanaman

J. Wargiono dan A.G. Manshuri

PENDAHULUAN

Setelah ubijalar berkembang selama evolusi pilogenetik dari genus *Ipomoea* lahir tanaman berubi dengan karakteristik *Ipomoea batatas*. Evolusi tersebut berlanjut sejalan dengan berkembangnya budi daya yang didukung oleh ketersediaan varietas dan klon ubijalar modern di negara-negara produsen utama. Budi daya tersebut kini berkembang di seluruh dunia beriklim tropis dan subtropis (Wilson 1982).

Proses biologis dalam pertumbuhan ubijalar meliputi awal pertumbuhan organ tanaman di atas permukaan tanah yang terdiri atas batang, daun, bunga, dan buah serta organ tanaman di dalam tanah yang terdiri atas akar (*fibrous roots*), akar pensil (*pencil roots*), dan ubi (*tuberous roots*). Organ-organ tersebut tumbuh dalam suatu siklus hingga masak fisiologis (*mature*).

Secara garis besar siklus pertumbuhan ubijalar terdiri atas tiga fase, yaitu fase awal terdiri dari pertumbuhan batang, daun, dan akar sejak tanam sampai umur 6 minggu setelah tanam (MST), fase antara pada umur 7-12 MST yang terdiri dari pertumbuhan batang, daun, akar, dan pada medium fase tersebut adalah fase awal pertumbuhan ubi yang tumbuh-kembang secara simultan, serta fase final yaitu perkembangan cepat dari ubi. Pertumbuhan awal lambat untuk batang dan daun, tetapi cepat untuk akar (*fibrous roots*), fase berikutnya (antara) cepat untuk pertumbuhan batang dan daun tetapi lambat untuk ubi karena merupakan fase awal pertumbuhannya. Fase final pertumbuhan semakin lambat untuk batang, daun, dan akar, tetapi cepat untuk pertumbuhan ubi (Edmon 1971, Hozyo *et al.* 1986). Fase pertumbuhan tersebut dapat diilustrasikan secara fisiologis termasuk faktor internal dan eksternal yang mempengaruhinya.

Secara faktual para fisiologis jarang yang menemukan inovasi baru yang mengarah langsung kepada peningkatan hasil kecuali fotoperiodisitas (Gardner 1920). Bila agronomis dan pemulia tanaman menemukan inovasi yang dapat memperbaiki hasil, maka para fisiologis tanaman berusaha mencari penjelasan mengapa demikian (Acock 1980). Menurut Kramer (1980), varietas unggul tanaman mampu berdaya hasil tinggi karena mempunyai karakter morfologi yang sesuai dengan lingkungannya, sehingga menghasilkan proses fisiologi yang optimal. Salah satu peranan penting fisiologi tanaman adalah menyediakan informasi tentang karakter morfologi dan proses fisiologi tanaman yang menjadi latar belakang

mengapa potensi hasil genotipe tertentu lebih tinggi dibandingkan yang lain pada kondisi lingkungan tertentu. Dengan pemahaman ini, maka seleksi tetua pada program pemuliaan dan pengelolaan tanaman dapat ditujukan bagi karakter morfo-fisiologi tertentu yang telah diketahui menyebabkan peningkatan hasil (Rasmusson and Gengenbach 1983).

PERTUMBUHAN ORGAN TANAMAN

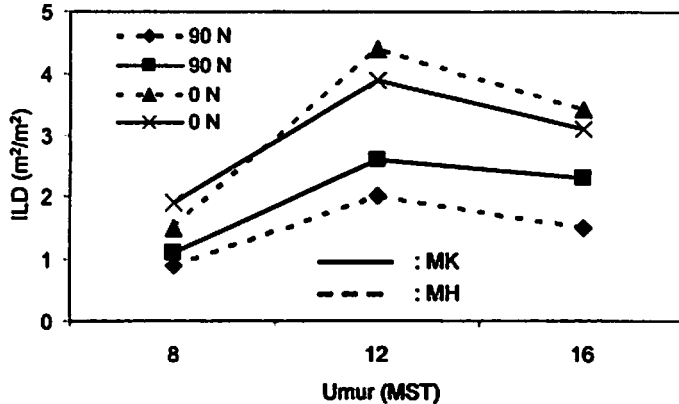
Organ tanaman secara umum terdiri atas daun, tangkai daun, batang, akar (*fibrous roots*), dan ubi (*tuberous roots*). Pola pertumbuhan dan fungsi fisiologi masing-masing organ selama siklus hidupnya berbeda (Edmond 1971).

Sistem Pertumbuhan Daun

1. Helaian daun

Ubijalar berkembang dari daun dengan variasi mulai dari yang sederhana sampai moderat, baik luas dan morfologi maupun tangkai yang menyangga serta laju pertumbuhannya. Secara morfologis, bentuk daun dapat dibedakan menjadi tiga kelompok, yaitu bulat, lonjong, dan runcing dengan tepi daun rata, berlekuk dangkal, dan dalam (Edmond 1971, Wargiono 1980). Pandey (1985) mendeskripsikan karakter morfologi tanaman sebagai ciri kualitatif dan terpisah dari fungsi fisiologi. Namun faktanya secara fisiologis sulit memisahkan antara ciri morfologi dengan fungsi fisiologi suatu tanaman. Perbedaan morfologi akan mengakibatkan perbedaan fungsi fisiologi. Misal bentuk daun lebar (morfologi) akan berfungsi meningkatkan kemampuan menyerap cahaya (fisiologi). Secara fisiologi ILD dan arsitektur tajuk sangat penting sebab berkaitan dengan kemampuan tanaman menyerap cahaya yang dicirikan dari nilai koefisien pepadaman cahaya (K_c). Semakin tinggi K_c semakin tinggi cahaya yang dapat diserap tajuk. Penelitian keragaman K_c perlu dilakukan guna mendapatkan karakter tanaman yang mampu menyerap radiasi lebih tinggi.

Pertumbuhan daun dipengaruhi oleh waktu dan lingkungan tumbuh. Pertumbuhan daun berdasarkan indikator indeks luas daun (ILD) meningkat cepat sampai umur 16 minggu dan selanjutnya menurun. Luas daun dapat ditingkatkan melalui penggunaan pupuk N dan populasi tanaman optimal (Hozyo *et al.* 1986, Wargiono *et al.* 1986). Penggunaan pupuk N dapat meningkatkan ILD dari $2,0 \text{ m}^2$ menjadi $4,4 \text{ m}^2/\text{m}^2$ pada musim hujan, dan dari $2,6 \text{ m}^2$ menjadi $3,9 \text{ m}^2/\text{m}^2$ pada musim kemarau (Gambar 1). ILD optimal adalah $3,5 \text{ m}^2/\text{m}^2$, dengan demikian peningkatan ILD sampai $4,4 \text{ m}^2/\text{m}^2$



Gambar 1. Pengaruh pemupukan N terhadap ILD ubijalar. (Tuherkih dan Warglono 1986)

menyebabkan terjadinya kompetisi cahaya matahari, sehingga laju asimilasi bersih (NAR) menurun 17%. Akibat penurunan NAR, hasil maksimal yang dapat dicapai hanya 21 t/ha. Pada musim kemarau, penggunaan dosis N yang sama, ILD meningkat dari 2,6 m² menjadi 3,9 m²/m², sehingga dapat meningkatkan NAR sebesar 34%. Peningkatan NAR berdampak terhadap peningkatan yang mencapai 34 t/ha (Hozyo *et al.* 1986, Tuherkih dan Warglono 1986).

Secara fisiologis, fungsi daun adalah mengubah energi primer yang berasal dari radiasi matahari menjadi energi kimia yang tersimpan pada bahan organik karbohidrat pada proses fotosintesis. Seringkali fotosintesis disebut juga proses asimilasi karbon dioksida dan dinyatakan dengan persamaan: $6(\text{H}_2\text{O} + \text{CO}_2) \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$ (karbohidrat) + 6 O₂ (Jain 1983). Karbohidrat merupakan unsur pokok dari ubi, yaitu sekitar 35% dari bobot kering, 30% di antaranya adalah karbohidrat yang terdiri atas glukosa (0,8%), sukrosa (4,4%), maltosa (5,5%), dekstrin (0,5%), fruktosa (0,9%), dan pati (27,0%). Unsur-unsur tersebut berhubungan dekat dan dapat diubah dari yang satu ke yang lainnya. Sebagai contoh, pada saat ubi sedang tumbuh sebagian besar pati disimpan di dalam jaringan tanaman. Rentetan proses terjadinya perubahan di dalam organ tanaman adalah: pati diproses di dalam ubi dari glukosa, glukosa diproses dan diubah menjadi sukrosa di dalam daun, sukrosa tersebut ditranslokasi ke ubi, sukrosa diubah menjadi glukosa, dan glukosa diubah menjadi pati. Perubahan-perubahan tersebut dapat diilustrasikan sebagai berikut:

- Dalam daun: glukosa → sukrosa Translokasi ke ubi glukosa
- Dalam ubi: glukosa → maltosa → dekstrin → pati

Pada saat regenerasi, yaitu tunas tumbuh pada ubi dan berkembang menjadi calon bibit, terjadi perubahan: pati → dekstrin → maltosa → glukosa pada tunas sebagai energi untuk tumbuh menjadi batang dan daun (Edmond 1971).

2. Tangkai Daun

Panjang tangkai daun bervariasi antara 7-25 cm, dan besarnya berkorelasi positif dengan besar batang, demikian juga warnanya. Oleh karena itu, pertumbuhan tangkai daun mempunyai pola yang relatif tidak berbeda dengan batang. Pertumbuhan tangkai daun berdasarkan indikator akumulasi bahan kering meningkat cepat sampai umur 16 minggu dan cenderung stabil sampai tanaman berumur 20 minggu, kemudian mulai menurun sampai umur 24 minggu, karena gugurnya tangkai dan helaian daun (Wargiono dan Tuherkih 1986).

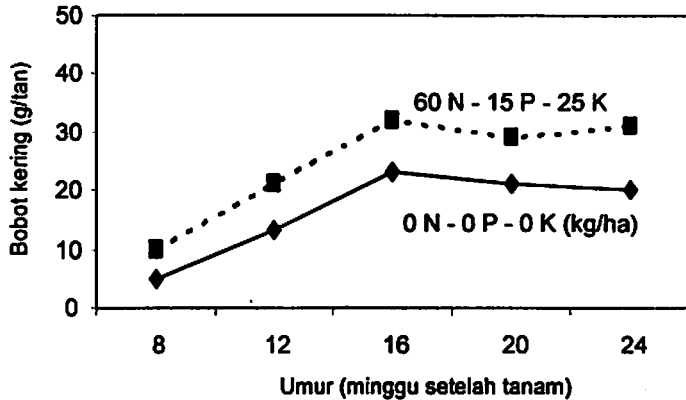
Fungsi tangkai daun berdasarkan kemampuannya adalah untuk menyangga helaian daun berkaitan dengan kemampuan menangkap cahaya matahari secara maksimal dalam waktu selama mungkin dalam siklus hidupnya. Besar kecilnya tangkai daun mempengaruhi susunan jaringan yang sel-selnya mengangkut fotosintetat dari helaian daun ke batang untuk diteruskan ke organ tanaman, baik yang berada di dalam tanah maupun di atas tanah (Edmond 1971).

Sistem Pertumbuhan Batang

Sistem pertumbuhan batang yang berkaitan dengan aspek fisiologi adalah laju pertumbuhan dan durasi, jumlah ruas, jumlah cabang lateral, dan panjang batang.

Panjang batang utama bervariasi antara 2-3 m untuk varietas semi menjalar, dan panjang ruasnya antara 1-3 cm. Varietas dengan pertumbuhan batang yang panjang dengan jarak antar ruas pendek akan memiliki daun relatif lebih banyak dibandingkan dengan yang berbatang pendek tetapi memiliki jarak antara ruas lebih panjang, karena daun tumbuh pada setiap ruas. Jumlah cabang lateral pertama dan jumlah cabang lateral dari cabang pertama bervariasi masing-masing adalah 6-13 dan 1-8 (Wargiono 1980).

Laju pertumbuhan batang berdasarkan indikator akumulasi bahan kering dipengaruhi oleh musim walaupun polanya tidak berbeda. Pada musim hujan, durasi batang utama dan cabang lateral relatif lebih pendek dibandingkan dengan musim kemarau. Akumulasi bahan kering maksimal dicapai pada umur 20 minggu, baik pada musim hujan maupun kemarau, namun akumulasi bahan kering maksimal untuk musim hujan lebih rendah 20% dibanding musim kemarau. Hal ini disebabkan oleh batang utama dan



Gambar 2. Pola akumulasi bahan kering batang ubijalar (Wargiono *et al.* 1986).

cabang lateral yang mati pada musim hujan lebih banyak daripada musim kemarau (Gambar 2).

Batang yang masih muda pada tanaman ubijalar memiliki keistimewaan, antara lain jaringan epidermis mempunyai stomata dan sel-sel pengiring, sedangkan jaringan kortek memiliki sel-sel klorenkhima yang mengandung klorofil, sehingga mempunyai kemampuan melakukan proses fotosintesis. Demikian juga pada endodermis terdapat sel-sel periskel yang aktif, sehingga mempunyai kemampuan melakukan proses fotosintesis untuk menghasilkan karbohidrat dan unsur penting lainnya. Pada batang muda juga terdapat endodermis dan perisikel yang aktif, sehingga stek dan tunas pada ubi/akar/batang cepat berakar bila ditanam pada kondisi lingkungan yang lembab. Pada bagian dalam batang muda dan tua terdapat phloem, sehingga translokasi fotosintat dari daun ke ubi memiliki efisiensi yang tinggi (Edmond 1971).

Fungsi batang cukup strategis tetapi umurnya pendek pada musim hujan. Hal tersebut mengindikasikan perlu adanya upaya untuk mengatasi masalah tersebut baik melalui rekayasa genetik maupun agronomis.

Sistem Pertumbuhan Akar dan Ubi

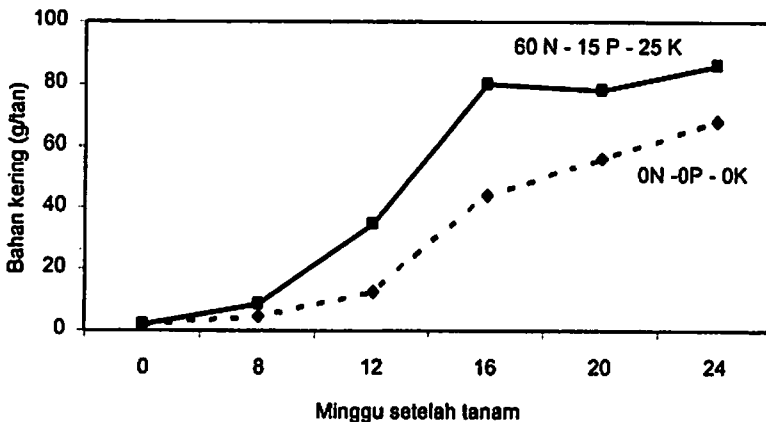
Akar yang tumbuh setelah stek atau tunas ditanam (Wilson 1982) adalah (1) akar yang tumbuh pada stek yang terdiri atas (a) akar-akar geografis positif yang meliputi akar kecil, akar rambut, akar besar, akar pensil, dan akar yang akan tumbuh menjadi ubi, dan (b) akar-akar permukaan yang terdiri atas akar kecil dan besar; (2) akar cabang lateral, dan (3) akar yang tumbuh pada ubi, baik di ujung maupun permukaan kulit ubi.

Fungsi akar yang tidak tumbuh menjadi ubi adalah menyerap air dan larutan hara esensial dari dalam tanah. Pada kondisi kering, akar tersebut tumbuh memanjang ke lapisan tanah yang basah pada kedalaman hingga 3 m untuk mendapatkan air. Kemampuan akar untuk mendapatkan air pada kedalaman 3 m menjadikan ubijalar toleran terhadap kekeringan (Edmond 1971, Wargiono 1980).

Pertumbuhan akar besar yang akan menjadi ubi berbeda dengan akar kecil, yaitu meristem apikal yang letaknya dekat buku batang tumbuh cepat ke samping sebagai wujud dari pertumbuhan awal ubi. Pertumbuhan tersebut dimulai pada umur 4-8 minggu dan bila terjadi lignifikasi pada jaringan stele sekunder akan terbentuk akar pensil, yang terus tumbuh ke arah lateral dan longitudinal menjadi ubi (Wilson 1982, Wargiono 1980).

Pertumbuhan ubi dalam periode 8-16 minggu berlangsung cepat, selanjutnya lambat, yaitu 2,6-8,3 mm/minggu dan 0,0-0,1 mm/minggu untuk pertumbuhan longitudinal, sedang pertumbuhan lateral cenderung meningkat, yaitu 1,1-2,3 mm dan 1,1-3,3 mm/minggu (Wilson 1982).

Pertumbuhan ubi berdasarkan indikator bobot bahan kering terus meningkat sejalan dengan umur, namun laju pertumbuhan (*crop growth rate/CGR*) berlangsung cepat sampai umur 16 minggu, dan selanjutnya lambat (Gambar 3). Lambatnya laju pertumbuhan setelah umur 16 minggu karena indeks luas daun menurun yang disebabkan oleh gugurnya daun yang tidak seimbang dengan daun baru yang tumbuh. Tingginya jumlah daun yang mati disebabkan oleh matinya beberapa batang utama dan cabang lateral, luas helaian daun juga semakin sempit sejalan dengan umur tanaman (Hozyo *et al.* 1986, Wargiono *et al.* 1986).



Gambar 3. Pola akumulasi bahan kering ubi. (Wargiono dan Tuherkih 1986).

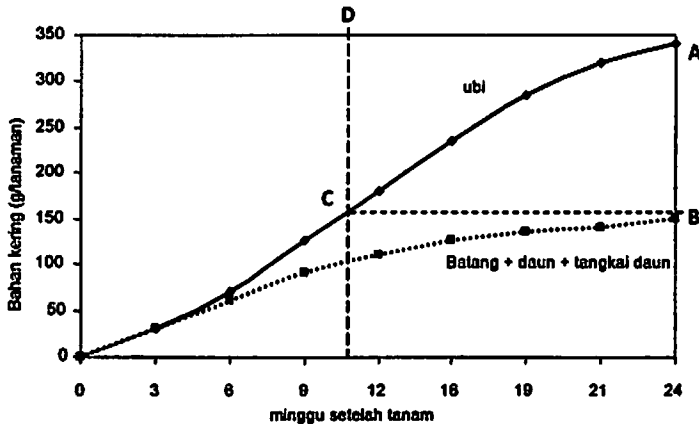
POLA FOTOSINTESIS

Laju fotosintesis bersih (*net photosynthetic rate/NPR*) pada ubijalar memperlihatkan suatu siklus dengan pola spesifik selama periode penyinaran matahari normal, yaitu tinggi antara pagi sampai siang kemudian menurun. NPR tersebut sekitar $12 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{jam}$ antara pukul 09.00-13.00, kemudian menurun hingga $2 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{jam}$ pada pukul 17.00 di daerah subtropis (Fujise and Tsuno 1962).

Laju fotosintesis/asimilasi bersih (NAR) dengan penyinaran artifisial biasanya $20\text{-}30 \text{ mg CO}_2/\text{dm}^2/\text{jam}$, dengan demikian akan diperoleh bahan kering $108 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ bila seluruh permukaan helaian daun dapat menerima sinar matahari secara normal selama 10 jam/hari, atau $76 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ bila 20-30% dari fotosintat tersebut digunakan untuk respirasi. Hasil penelitian di Bogor, Jawa Barat, menunjukkan NAR maksimal hanya $74,7 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ dengan rata-rata $30\text{-}60 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ (Hozyo *et al.* 1986, Wargiono dan Tuherkih 1986). Kondisi tersebut menggambarkan bahwa fotosintat yang digunakan untuk respirasi di daerah tropis sekitar 50% dari NAR maksimal. NAR maksimal dipengaruhi oleh elevasi, yaitu antara $40\text{-}50 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ di dataran rendah dan $50\text{-}70 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ di dataran tinggi (Hozyo *et al.* 1986, Wargiono *et al.* 1986, Tuherkih dan Wargiono 1986). Artinya, fotosintat yang digunakan untuk respirasi di dataran tinggi lebih rendah dibandingkan dengan dataran rendah.

Produksi biomas dan pertumbuhan ubi bergantung pada CGR yang diekspresikan dalam bentuk produksi bahan kering yang bergantung pada kinerja fotosintesis atau NAR. Pola CGR dan NAR dalam satu siklus hidup tanaman ubijalar memperlihatkan tren yang sama dengan dua puncak, masing-masing pada umur 7-10 minggu untuk CGR dan 19-21 minggu untuk NAR.

Sebagian besar fotosintat disimpan di ubi, sehingga pola perkembangan ubi juga mempunyai dua puncak, yaitu pada umur 10-13 minggu dan 19-21 minggu. Bila proses produksi bahan kering tersebut dipetakan dalam model T, maka waktu yang dibutuhkan untuk mengakumulasi bahan kering ke dalam ubi sampai panen lebih dari 50% umur tanaman (Gambar 4). Nisbah bahan kering yang diakumulasi oleh tiap organ tanaman bila dipetakan dalam suatu skema perkembangan antara bahan kering dengan pertumbuhan tanaman ternyata lebih dari 60% fotosintat ditranslokasikan ke ubi selama proses berkembang aktif. Bila ditarik hubungan antara CGR, hasil ubi, dan nilai dalam skema model T dapat diprediksi bahwa untuk mendapatkan hasil lebih tinggi dari 40 t/ha diperlukan CGR minimal $80 \text{ g/m}^2/\text{minggu}$ dan tanaman dipanen pada umur lebih dari 14 minggu (Hozyo *et al.* 1986).



Gambar 4. Proses produksi ubi dan brangkasan ubijalar. (Hozyo *et al.* 1986).

CGR, NAR, dan indeks luas daun (LAI) tiap varietas akan berbeda bila ditanam pada musim hujan dan kemarau, baik di dataran rendah maupun di dataran tinggi (Wargiono *et al.* 1986, Tuherkih dan Wargiono, 1986, Hozyo *et al.* 1986). Perbedaan tersebut mengindikasikan adanya faktor internal dan eksternal yang mempengaruhi proses perkembangan ubi.

Faktor Internal

1. Laju Fotosintesis Bersih

Pada kondisi penyinaran matahari normal, kegiatan fotosintesis bersih dalam satu siklus mempunyai pola yang dipengaruhi oleh indeks luas daun (ILD) dan NAR daun yang secara individual dipengaruhi oleh letak daun pada batang maupun fase pertumbuhannya. Oleh karena luas helaian daun dan laju pertumbuhannya berbeda untuk tiap varietas pada tiap tipe agroekologi (Kato *et al.* 1979, Wargiono dan Tuherkih 1986), maka NAR dapat digunakan sebagai salah satu indikator dalam pemilihan varietas di setiap tipe agroekologi.

Daun sebagai sumber fotosintat (*source*) yang tinggi perlu didukung oleh ubi yang kemampuannya menyimpan fotosintat (*sink*) juga tinggi agar diperoleh hasil yang tinggi. Tipe varietas dengan limbung (*sink*) yang potensial relatif lebih terbatas dibandingkan dengan tipe varietas dengan sumber (*source*) yang potensial (Kato *et al.* 1979), sehingga rekayasa genetik untuk mendapatkan tipe varietas dengan limbung potensial perlu diprioritaskan dalam upaya peningkatan produktivitas.

2. Cara dan Arah Translokasi Fotosintat

Proses translokasi fotosintat dari daun ke ubi berdasarkan pemuatan ploem (*phloem loading*) bertahap. Fotosintat yang sudah diubah menjadi sukrosa untuk diangkut ke ubi disintesis terlebih dahulu di kloroplast oleh sel klorensima daun. Proses translokasi tahap awal adalah fotosintat menembus lapisan plasmolema menuju ke dalam apoplas. Tahap berikutnya adalah difusi nukleus sukrosa ke dalam larutan apoplastik ke sel-sel ploem, selanjutnya diangkut menyeberang plasmolema melewati suatu konsentrasi yang pekat ke dalam sel ploem.

Arah translokasi (aliran) fotosintat dari tiap helaian daun ke ubi dikendalikan oleh dua faktor, yaitu letak tiap helaian daun (baik pada batang maupun cabang) dan hierarki permintaan fotosintat di dalam tanaman pada berbagai momen yang biasa terjadi. Pengendalian akar utama dan akar samping (*lateral*) serta daun dan batang terhadap perkembangan (*partitioning*) fotosintat dalam rantai hierarki permintaan fotosintat jauh lebih rendah dibandingkan dengan ubi. Posisi daun pada batang dari pangkal sampai pucuk permintaannya terhadap fotosintat relatif statis. Dengan demikian, arah aliran karbon dapat berubah secara radikal pada saat tanaman merespon perubahan kondisi lingkungan (Kato *et al.* 1979).

Susunan helaian daun berdasarkan indeks posisi daun (LPI: 4-19), persentasi besarnya karbon yang difiksasi untuk ditranslokasi ke ubi semakin bawah posisi helaian daun semakin besar dan arahnya basipetal. Walaupun arah aliran karbon dikendalikan oleh tipe limbung ubi, namun arah aliran karbon pada helaian daun berdasarkan LPI tidak dikendalikan oleh tipe limbung pada ubi (Kays *et al.* 1982). Di samping itu, pergerakan lateral karbon sangat terbatas, sehingga sebagian besar kehilangan karbon adalah melalui daun gugur dan naungan/kompetisi cahaya matahari. Dalam hal ini diperlukan rekayasa genetik untuk mendapatkan varietas dengan limbung ubi potensial, daun tidak cepat gugur, dan mencegah terjadinya kompetisi antar daun melalui pembalikan batang secara periodik agar translokasi karbon dapat maksimal.

Kuantitas dan kecepatan transportasi fotosintat dari daun ke ubi berpengaruh terhadap pertumbuhan ubi. Peningkatan produksi fotosintat di daun dan dengan cepat diangkut ke ubi menjadi lebih penting dibandingkan dengan peningkatan luas daun dalam proses pertumbuhan ubi. Kecepatan translokasi fotosintat ke organ tanaman bagian atas (batang dan daun) pengaruhnya tidak sekuat ke perakaran atau bagian tanaman di dalam tanah, khususnya bila permintaan fotosintat untuk ubi berubah yang disebabkan oleh perubahan lingkungan, baik biotik maupun abiotik. Semakin besar permintaan limbung (ubi) terhadap fotosintat atau semakin potensial ubi untuk berkembang semakin cepat aliran fotosintat dari sumber

ke limbung (Kato and Hozyo 1974). Dengan demikian, penggunaan varietas unggul yang memiliki potensi perkembangan ubi tinggi dan teknologi pengelolaan yang dapat mengatasi cekaman lingkungan biotik dan abiotik merupakan pilihan dalam meningkatkan produktivitas.

3. Potensi Limbung (*Sink*)

Faktor yang berkontribusi langsung terhadap hasil ubijalar berkisar di sekitar hubungan antara aktivitas organ tanaman yang berfungsi sebagai sumber fotosintat (*source*) dengan organ tanaman yang berfungsi sebagai limbung fotosintat (*sink*). Hubungan antara *source* dengan *sink* tereksresi dalam *net assimilation rate* (NAR) yang lajunya bergantung pada kapasitas limbung (ubi) untuk menerima/menyimpan fotosintat (Spence and Humphries 1974). Tingginya kapasitas ubi untuk menyimpan fotosintat dapat diukur melalui banyaknya ubi berukuran besar per tanaman pada setiap tipe agroekologi (Hozyo *et al.* 1986). Jumlah ubi besar per tanaman merupakan karakter tetap, sehingga dapat digunakan sebagai salah satu komponen hasil yang digunakan oleh pemulia ubijalar dalam memilih calon varietas unggul.

Penimbunan karbon dalam ubi. Penimbunan karbon di limbung utama (ubi) yang mendorong peningkatan hasil (ubi) menunjukkan bahwa kekuatan limbung utama untuk menimbun karbon untuk meningkatkan produktivitas lebih lemah dibandingkan dengan laju sumber (*source*) dalam menghasilkan fotosintat. Proses selanjutnya yang terkait dengan penimbunan karbon dalam ubi adalah *phloem unloading*, transfer karbon ke bagian polimerisasi, dan sintesis pati.

Penurunan penimbunan karbon pada saat tanaman masak fisiologis merefleksikan tahap penyampaian karbon ke ubi cukup akurat untuk menggambarkan proses translokasi fotosintat dari daun ke ubi. Proses karbon mencapai limbung melalui sistem akuisisi transpor karbon, di antaranya bila laju muatan sudah konstan dan laju koefisien pembongkaran naik, kemudian kecepatan aliran sukrosa langsung ke limbung naik. Selanjutnya, konsentrasi sukrosa pada seluruh pembuluh ayak menurun. Oleh karena itu, pertumbuhan ubi termasuk perkembangbiakan sel digerakkan oleh aktivitas kambium vaskuler merismatik yang terlokalisasi dan aktivitas kambium anomalous (Wilson 1972).

Pada fase pertumbuhan aktif ubi, kambium vaskuler menempati 50% dari besar ubi, dan pati terkumpul pada jaringan kortek. Sebaliknya, pada fase ubi relatif tidak lagi berkembang, kontribusi jaringan kortek primer hampir tidak ada (Indira and Kurian 1972). Aktivitas kambium vaskuler versus kambium anomalous yang terefleksi pada ukuran (besarnya) ubi berdasarkan hasil studi anatomi perbandingan merupakan sifat tetap dari suatu varietas (Wilson and Lowe 1972).

Pati merupakan komponen utama pada ubi, yaitu sekitar 27% berbasis bobot kering, dan berada di parenkim penyimpan yang terdiri dari ikatan pembuluh parenkim normal yang berkadar pati tinggi di mana sel-selnya merupakan produk dari kambium dan parenkim intersisial (pembuluh pengisi antar pembuluh parenkim yang kadar patinya rendah). Karbohidrat diakumulasi terutama di dalam sel-sel baru yang berasal dari kambium sub-epidermis, oleh karena itu ubi berkembang ke lapisan luar (membesar dan memanjang).

Hirarki limbung pati. Mekanisme penimbunan karbon dapat dipengaruhi oleh preferensi pergerakan karbon dari satu limbung ke limbung lainnya. Variasi kemampuan dari satu limbung untuk menghabiskan ketersediaan fotosintat di ploem (*unloading coeficient*) menyebabkan pergerakan konsentrasi karbon pada ploem menjadi tinggi sehingga dapat meningkatkan pergerakan karbon ke limbung berikutnya. Variasi kronologi permintaan karbon oleh limbung pada permulaan pergerakan karbon juga merupakan faktor yang mempengaruhi mekanisme pergerakan karbon antar limbung. Oleh karena itu, ubi yang besar mempunyai sel yang jumlahnya lebih banyak, sehingga dapat meningkatkan kemampuannya untuk mengosongkan level karbon di ploem dalam sistem rantai hirarki penyimpanan pati pada ubi. Dengan demikian posisi limbung terhadap sumber fotosintat relatif menjadi jelas. Akhirnya koneksi vaskular dan potensi transpor lateral/cabang juga menjadi penting dan bersifat kompetitif dalam perkembangan suatu hirarki alokasi karbon antar limbung pati ubi. Implikasi dari hirarki tersebut adalah program pemuliaan perlu diarahkan kepada pembentukan varietas dengan ubi berukuran besar dengan jumlah yang banyak dan seragam. Perbaikan faktor internal tersebut perlu didukung oleh faktor eksternal agar tujuan peningkatan produktivitas dapat tercapai.

Faktor Eksternal

Faktor eksternal yang mempengaruhi induksi dan tumbuh-kembangnya ubi terdiri dari faktor yang berpotensi tidak mudah dikendalikan, yaitu radiasi, suhu dan konsentrasi CO₂, serta faktor yang pengendaliannya bersifat substansial dan harus dengan upaya keras seperti status hara tanah, kondisi fisik dan kelembaban tanah, serta status aerasi tanah.

Suhu berpengaruh terhadap proses fotosintesis, formasi, dan pertumbuhan ubi. Idealnya suhu tanah 30°C dan suhu udara pada siang hari 29°C dan pada malam hari 25°C. Bila suhu ideal tersebut terpenuhi selama siklus hidup tanaman, maka ukuran ubinya lebih besar dan jumlahnya banyak, sehingga produktivitasnya lebih tinggi dibandingkan dengan pertanaman pada kondisi suhu udara siang dan malam hari konstan. Kondisi suhu tanah rendah ($\pm 15^\circ\text{C}$) atau tinggi (35°C) dapat menghambat

proses formasi ubi (Spence and Humpries 1972). Produktivitas ubijalar yang ditanam pada musim kemarau lebih tinggi dibandingkan dengan musim hujan, karena pada musim kemarau terdapat perbedaan suhu antara siang dan malam, sedangkan suhu antara siang dan malam pada musim hujan konstan.

Pada kondisi konsentrasi CO₂ rendah, proses lignifikasi sel stele meningkat dan aktivitas kambium terhambat, terutama pada tanah yang kaya hara N (baik alamiah maupun dipupuk), sedangkan kadar K sebaliknya. Pada kondisi tersebut, akar cenderung membesar, berserat, dan sebagian menjadi akar pensil. Sebaliknya, sangat sedikit akar yang dapat berkembang menjadi ubi yang normal dan besar (Kays *et al.* 1982). Oleh karena itu, produktivitas dan kualitas ubi menjadi rendah bila tanaman ternaungi oleh tanaman lain dalam sistem tumpangsari maupun antartanaman ubijalar akibat pertumbuhan daun yang lebat. Cara untuk mengatasi kekurangan CO₂ akibat naungan dalam sistem tumpangsari adalah dengan memperpendek periode ternaungi, yaitu ubijalar ditanam sekitar sebulan sebelum tanaman yang menaungi tersebut dipanen. Untuk mengatasi naungan antartanaman ubijalar yang daunnya lebat adalah dengan cara memangkas daun pada umur 2 bulan.

Aerasi tanah yang buruk di zona perakaran dapat menghambat induksi dan pertumbuhan ubi. Pada kondisi perakaran tergenang, tidak terbentuk ubi karena kekurangan O₂ (Chua and Kays 1982). Salah satu solusi untuk mengatasi masalah tersebut adalah penanaman ubijalar pada guludan, terutama pada musim hujan.

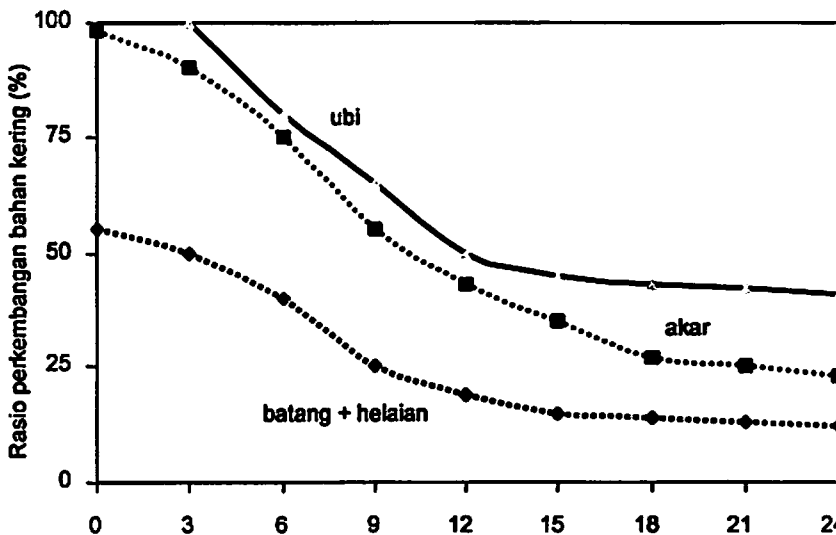
Aerasi tanah terkait dengan kelembaban dan kepadatan tanah (struktur), sehingga pengaruhnya terhadap pertumbuhan tanaman menjadi lebih kompleks. Baik pada tanah yang tergenang maupun padat/keras dan kering, kondisinya sama kekurangan O₂ pada zona perakaran.

Kelembaban tanah yang rendah (kering) menyebabkan kekurangan O₂ karena H₂ yang mengikat O₂ sangat terbatas. Kelembaban tanah yang rendah menghambat alokasi karbon, sehingga pembentukan formasi ubi dan pertumbuhan tanaman akan terhambat. Idealnya, keberadaan O₂ di zona perakaran sekitar 21%. Kekurangan O₂ berpengaruh terhadap produktivitas. Jumlah ubi dan bobot ubi/tanaman masing-masing menurun 87% dan 97% bila O₂ di daerah perakaran hanya 2,5% (Chang and Kays 1981).

Pada tanah yang kompak/padat, pertumbuhan ubi ke samping (membesar) terhambat, akibatnya ubi tumbuh memanjang dan kadar seratnya meningkat. Dengan demikian, selain produktivitasnya rendah, kualitas ubi juga rendah yang berarti pula harga jualnya rendah. Kondisi

tersebut ditemui pada pertanaman ubijalar pada tanah berat bukan pada guludan. Hal ini memberikan gambaran bahwa guludan pada tanaman ubijalar berfungsi memperbaiki fisik/struktur tanah agar tidak padat, sehingga dapat mencegah terhambatnya ekspansi ubi tumbuh ke samping. Penggunaan guludan pada pertanaman ubijalar juga berfungsi mencegah munculnya ubi di atas permukaan tanah dan terkena cahaya matahari. Kondisi tersebut dapat menyebabkan terjadinya penurunan kadar pati yang dimulai dari jaringan kortek, selanjutnya terjadi lignifikasi pada sel-sel parenkimatis, diikuti oleh peningkatan jumlah pembuluh xilem di sekitar kambium vaskuler, dan penurunan jumlah jaringan parenkimatis pada stele. Bila ubi yang muncul tersebut segera ditimbun melalui pembumbunan/perbaikan guludan, kadar pati akan naik lagi sejalan dengan pertumbuhan ubi yang normal (Chung and Kays 1981).

Pola pertumbuhan tanaman secara relatif (RGR) berdasarkan akumulasi bahan kering pada kondisi tidak ada hambatan baik oleh faktor internal maupun eksternal disajikan pada Gambar 5. Pada fase awal pertumbuhan (sejak stek ditanam), nisbah daun, batang + tangkai daun, akar dan ubi masing-masing 56%, 44%, 0%, dan 0%. Pada umur 6 MST organ tanaman di atas tanah yang terdiri atas daun dan batang + tangkai daun (*shoots*) tumbuh cepat sampai umur 12 MST untuk daun dan 16 MST untuk batang + tangkai daun. Pertumbuhan terus menurun hingga menjadi konstan sejak 20 MST. Pertumbuhan ubi dimulai pada umur 3 MST dan tumbuh cepat sampai 20



Gambar 5. Pertumbuhan organ tanaman ubijalar berdasarkan nisbah produksi bahan kering (Hozyo et al. 1986).

MST dengan laju 60-100 g/m²/minggu, dan terus menurun hingga 5-30 g/m²/minggu. Oleh karena itu, nisbah daun dan batang + tangkai daun dari 80% pada umur 3 MST menjadi 28% pada umur 24 MST, sedangkan nisbah ubi meningkat dari 20% pada umur 3 MST menjadi 60% pada umur 24 MST (Wargiono *et al.* 1986, Hozyo *et al.* 1986).

DAFTAR PUSTAKA

- Chang, L.A. and S.J. Kays. 1981. Effect of low oxygen storage on sweetpotato. M.S. Thesis. Univ. Of Georgia. 43 p.
- Edmond, J.B. 1971. Physiology, biochemistry and ecology. Sweetpotatoes: production, processing, marketing. p. 30-57.
- Fujese, K. And Y. Tsuno. 1962. Study on dry matter production of sweetpotato. I. Photosynthesis in the sweetpotato with special reference to measuring of intact leaves under natural conditions. Proc. Crop. Sci. Soc. Japan 13: 145-149.
- Hozyo, Y., M. Megawati, and J. Wargiono. 1986. Plant production and potential productivity of weepotato. Lap. Kem. Penel. Agro. Ubi-ubian Puslitbangtan 12: 99-112.
- Indira, P. and T. Kurian. 1973. A comparative of the areatomical changes associated with tuberization in the roots of cassava and sweetpotato. Proc. 3rd. Symp. Internat. Soc. Trop. Root Crops. 76-80.
- Jain, V.K. 1983. Fundamental of Plant Physiology. S. Chand & Company Ltd, Ram Nagar, New Delhi-110055.
- Kato, S., Y.Y. Hozyo, and K. Shimotsubo. 1979. Translocation of ¹⁴C-photosynthate from the leaves at different stages of development in *Ipomea grafts*. Jap. J. Crop. Sci. 48: 254-259.
- Kays, S.J., C.E. Magnuson, and Y. Fares. 1982. Assimilation of carbon in developing sweetpotatoes using ¹¹C and ¹⁴C. Proc. of the first Internat. Symp. p. 95-118.
- Kramer, J.K. 1980. Drought, stress and origin of adaptations. p. 7-9. In N.C. Turner and P.J. Kramer (*eds*). Adaptations of plant to water and hight temperature stress. A Willey-intersciences Publications. John Wiley and Sons. New York. Chchester. Brisbane. Singapore.
- Pandey, R.K. 1985. Breeding and selction for droughresistance in cowpea and soybean. Paper presented at the workshop on varietal improvement for rice-based farming systems held at Phitsanuloke, Thailand.

- Rasmusson, D.D. and B.B. Gengenbach. 1984. Genetics and the use of physiological variability in crop breeding. p. 237-241. In N.B. Tesar (Ed). Physiological basis of crop growth and development. American Society of Agronomy, Inc. Crop Science Society, Inc. Madison. Wisconsin. USA.
- Spence, J.A. and F.C. Humphries. 1972. Effect of moisture supply, root temperature, and growth regulators on photosynthesis of isolated rooted leaves of sweetpotato. *Ann. Bot.* 36: 115-121.
- Spitters, C.F.T. 1987. An analysis of variation in yield among potato cultivars in term of light absorption, light utilization and drymatter partitioning. Foundation for Agricultural Breeding. SVP 6700 AC Wageningen, the Netherland.
- Wargiono, J. 1980. Ubijalar dan cara bercocok tanamnya. *Bul. Tek. Puslitbangtan* 5. 37p.
- Wargiono, J., E. Tuherkih, dan Sumaryono. 1986. Pengaruh umur panen dan waktu pemberian pupuk terhadap pertumbuhan dan hasil ubijalar pada lahan dataran rendah. *Lap. Kem. Agro. Puslitbangtan* 12:125-155.
- Wargiono, J. dan E. Tuherkih. 1986. Pengaruh pemupukan NK dan pembenaman jerami terhadap hasil ubijalar. *Lap. Kem. Agro. Puslitbangtan* 12: 89-98.
- Wilson, L.A. 1982. Tuberization in sweetpotato. *Proc. of the First Symp. AVRDC.* p. 79-94.
- Wilson, L.A. and S.B. Lowe. 1973. The anatomy of the root system in West Indian sweetpotato cultivars. *Ann. Bot. (London)* NS 37. p. 633-643.