



Biogenerasi Vol 11 No 1, 2026

Biogenerasi: Jurnal Pendidikan Biologi

Universitas Cokroaminoto Palopo

<https://e-journal.my.id/biogenerasi>

e-ISSN 2579-7085



**GENOME EDITING BERBASIS *CRISPR-CAS9* UNTUK MENINGKATKAN
TOLERANSI STRES ABIOTIK PADA TANAMAN PADI (*ORYZA SATIVA*): A
SYSTEMATIC LITERATURE REVIEW**

¹Maya Putriwan, ²Sumarni, ³Rachmawaty

¹²Program Studi Magister Pendidikan Biologi, Fakultas MIPA, Universitas Negeri Makassar, Indonesia

³Jurusan Biologi, Fakultas MIPA, Universitas Negeri Makassar, Indonesia

*Corresponding author E-mail: rachmawaty@unm.ac.id

DOI : <https://doi.org/10.30605/ydmgry18>

Accepted : 10 Maret 2026 Approved : 24 Maret 2026 Published : 25 Maret 2026

Abstract

Abiotic stresses such as drought, salinity, extreme temperatures, and oxidative stress are major factors limiting the growth and productivity of rice plants. The development of CRISPR-Cas9-based genome editing technology provides a new, more precise approach to modifying genes that play a role in plants' adaptive responses to environmental stresses. This study aims to synthesize the development of genome editing research in rice plants, focusing on the identification of target genes, genome editing strategies, and their impact on increasing abiotic stress tolerance. The method used is a systematic literature review of research articles published in international scientific journals. A total of 31 articles were analyzed in the literature review process, and 22 articles that explicitly reported target genes and genome editing strategies were used in the main synthesis. The results of the analysis showed that most studies targeted regulatory genes that play a role in regulating stress responses, especially groups of transcription factors such as NAC, DREB, bZIP, MYB, and WRKY. In addition, several studies also targeted genes related to ion homeostasis, hormonal signaling pathways, secondary metabolism, and antioxidant systems. The most dominant genome editing strategy was gene knock-out through CRISPR-Cas9-based mutations, while several recent studies have begun to apply multiplex genome editing to target more than one gene simultaneously. Genome-edited rice plants generally show increased tolerance to various abiotic stresses through improved ion homeostasis, increased water use efficiency, cell membrane stability, and strengthened antioxidant systems. These findings indicate that CRISPR-Cas9 is a precision genome engineering approach with the potential to support the development of rice varieties that are more adaptive to environmental changes.

Keywords : *CRISPR-Cas9, Genome Editing, Abiotic Stress Tolerance, Oryza sativa, Systematic Literature Review*

PENDAHULUAN

Tanaman padi (*Oryza sativa* L.) merupakan sumber pangan utama bagi sebagian besar populasi dunia dan memiliki peranan strategis dalam ketahanan pangan global. Produktivitas padi semakin terancam oleh berbagai stres abiotik, seperti kekeringan, salinitas, dan suhu ekstrem, yang intensitas dan frekuensinya meningkat akibat perubahan iklim. Kondisi ini berdampak langsung pada pertumbuhan, perkembangan, dan stabilitas hasil tanaman padi, sehingga menuntut pengembangan varietas yang lebih adaptif terhadap tekanan lingkungan. Pemahaman terhadap respons molekuler padi terhadap stres abiotik menjadi penting untuk merancang strategi perbaikan genetik yang efektif.

Upaya peningkatan toleransi stres abiotik melalui pemuliaan konvensional telah dilakukan secara luas. Pendekatan ini umumnya memerlukan waktu yang panjang dan sering terkendala oleh kompleksitas sifat toleransi stres yang bersifat poligenik. Pendekatan bioteknologi transgenik, meskipun efektif, menghadapi tantangan berupa regulasi ketat dan penerimaan publik. Teknologi alternatif yang lebih presisi, efisien, dan berpotensi menghasilkan tanaman tanpa penyisipan gen asing menjadi kebutuhan penting. Teknologi *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* muncul sebagai inovasi penting dalam pemuliaan tanaman modern. Teknologi ini memungkinkan modifikasi gen secara spesifik dan terarah, sehingga dapat digunakan baik untuk mengungkap fungsi gen maupun meningkatkan sifat adaptif tanaman. Aplikasi *CRISPR-Cas9* pada padi telah berhasil meningkatkan toleransi terhadap berbagai stres abiotik melalui pengeditan gen-gen yang berperan dalam regulasi fisiologis dan molekuler respons stres.

Berbagai studi eksperimental melaporkan keberhasilan penerapan *CRISPR-Cas9* dalam meningkatkan toleransi padi terhadap stres abiotik tertentu. Pengeditan gen regulator negatif respons salinitas mampu meningkatkan ketahanan tanaman melalui perbaikan keseimbangan ion dan penurunan akumulasi spesies oksigen reaktif (X. Kuang et al., 2026; Z. Wang et al., 2025). Pengeditan gen yang mengatur homeostasis vakuolar dan transport proton berkontribusi terhadap peningkatan toleransi kekeringan dan stabilitas fisiologis tanaman (Wairich et al., 2025).

Strategi *multiplex genome editing* digunakan untuk menargetkan beberapa gen sekaligus, sehingga meningkatkan toleransi terhadap lebih dari satu jenis stres abiotik (Luo et al., 2026). Temuan ini menegaskan bahwa *CRISPR-Cas9* berperan tidak hanya sebagai alat validasi gen, tetapi juga sebagai pendekatan aplikatif dalam pengembangan varietas padi toleran stres abiotik.

Penelitian terkait *CRISPR-Cas9* pada padi masih tersebar dalam berbagai publikasi dengan variasi gen target, strategi *genome editing*, dan parameter evaluasi yang berbeda. Sebagian besar studi dilakukan pada kondisi terkontrol dan fase pertumbuhan awal tanaman. Efektivitas dan keterbatasan penerapan *CRISPR-Cas9* pada skala agronomis masih memerlukan sintesis dan evaluasi lebih lanjut. Selain itu, sebagian besar penelitian masih fokus pada aspek molekuler atau fisiologis, sehingga integrasi data agronomis yang relevan dengan produktivitas tanaman di lapangan belum optimal. Variasi genotipe padi dan kondisi lingkungan yang berbeda dapat mempengaruhi respons terhadap pengeditan gen, sehingga hasil laboratorium belum tentu sepenuhnya dapat direplikasi di lapangan. Oleh karena itu, kajian sistematis yang menyatukan berbagai hasil penelitian sangat penting untuk memberikan panduan aplikatif dalam pengembangan varietas padi toleran stres abiotik.

Systematic literature review (SLR) ini mensintesis hasil penelitian terkini terkait pemanfaatan *CRISPR-Cas9* dalam meningkatkan toleransi stres abiotik pada padi. Kajian ini diarahkan untuk menjawab empat pertanyaan penelitian utama: (1) tren dan arah pemanfaatan *CRISPR-Cas9* dalam peningkatan toleransi stres abiotik; (2) jenis stres abiotik yang paling banyak dikaji serta integrasi mekanisme molekuler dalam respons toleransi; (3) gen target dan strategi *genome editing* yang paling dominan serta pengaruhnya terhadap respons toleransi stres; dan (4) efektivitas, keunggulan, serta keterbatasan penerapan *CRISPR-Cas9* dibandingkan pendekatan pemuliaan dan bioteknologi lain. Hasil kajian ini diharapkan memberikan gambaran terstruktur mengenai capaian riset terkini sekaligus menjadi dasar pengembangan penelitian dan aplikasi lebih lanjut di bidang pemuliaan padi toleran stres abiotik.

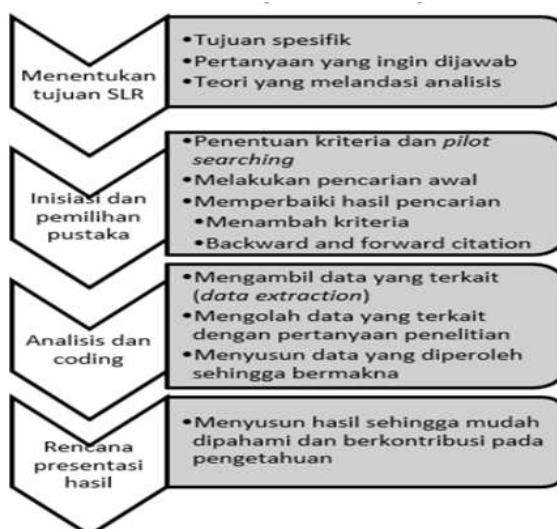
METODE

Penelitian ini menggunakan pendekatan *Systematic literature review* dengan mengacu pada pedoman PRISMA (*Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses*) dan pendekatan kualitatif deskriptif untuk mensintesis secara sistematis temuan-temuan ilmiah terkait pemanfaatan teknologi *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* dalam meningkatkan toleransi stres abiotik pada tanaman padi (*Oryza sativa*). Pendekatan SLR dipilih karena memungkinkan identifikasi, evaluasi, dan sintesis bukti ilmiah secara transparan dan terstruktur berdasarkan pertanyaan penelitian yang telah dirumuskan.

Menurut Priharsari (2022), proses SLR mencakup empat langkah utama. Pada tahap pertama, peneliti menetapkan fokus dan pertanyaan penelitian yang jelas sebagai dasar pencarian literatur. Tahap kedua dilakukan pencarian dan pemilihan literatur melalui database terpercaya dengan kriteria inklusi dan

eksklusi yang telah ditentukan sebelumnya. Selanjutnya, tahap ketiga adalah proses analisis yang mencakup pengkodean, kategorisasi, dan pemetaan tematik untuk menemukan pola serta tren penelitian. Tahap terakhir adalah penyusunan laporan hasil kajian yang disusun secara sistematis, transparan, dan dapat dipertanggungjawabkan secara ilmiah. Panduan ini sejalan dengan pedoman internasional seperti PRISMA, yang menekankan proses identifikasi, seleksi, evaluasi kualitas, ekstraksi data, dan sintesis temuan untuk memastikan kualitas dan keterlacakan hasil kajian (Moher et al., 2009).

Secara keseluruhan, SLR terdiri atas empat tahap utama, yaitu: (1) penetapan tujuan penelitian SLR, (2) proses pencarian dan seleksi literatur, (3) analisis serta proses pengodean data, dan (4) penyusunan serta perencanaan penyajian hasil penelitian (Priharsari, 2022). Tahapan tersebut divisualisasikan pada Gambar 1 di bawah ini.



Gambar 1. Langkah-langkah SLR

Strategi Pencarian Literatur

Pencarian literatur dilakukan menggunakan basis data Scopus, karena database ini menyediakan cakupan jurnal internasional bereputasi dan relevan di bidang bioteknologi tanaman dan pemuliaan padi. Proses pencarian dilakukan menggunakan kombinasi kata kunci yang disesuaikan dengan fokus penelitian, meliputi: *CRISPR-Cas9* AND rice AND abiotic stress tolerance untuk memperoleh artikel yang relevan. Pencarian dilakukan pada judul, abstrak, dan kata kunci

artikel (*title, abstract, and keywords*).

Pencarian dibatasi pada artikel yang dipublikasikan pada rentang tahun 2022–2026 untuk menjamin relevansi dan kemutakhiran studi dengan kategori subjek *Agricultural and Biological Sciences (AGRI)* dan *Biochemistry, Genetics and Molecular Biology (BIOC)*. Selain itu, hanya artikel penelitian (*document type: article*), tahap publikasi final (*publication stage: final*), sumber jurnal (*source type: journal*), berbahasa Inggris, serta berstatus *open access* yang disertakan dalam kajian ini.

Seleksi literatur juga dipersempit

menggunakan kata kunci spesifik (*exact keywords*), antara lain *Rice, Oryza, Abiotic Stress, CRISPR-Cas9 System, Gene Editing, Drought Stress/Tolerance, Salt Stress/Tolerance, Heat Stress, Gene Expression Regulation, Transcription Factors*, dan *Signal Transduction*. Pendekatan ini bertujuan untuk memastikan bahwa artikel yang dianalisis secara langsung membahas penerapan *CRISPR-Cas9* pada padi dalam konteks toleransi terhadap stres abiotik.

Susunan Boolean pencarian yang diterapkan adalah sebagai berikut:

TITLE-ABS-KEY (*CRISPR-Cas9* AND rice AND abiotic AND stress AND tolerance) AND PUBYEAR > 2021 AND PUBYEAR < 2027 AND (LIMIT-TO (SUBJAREA , "AGRI") OR LIMIT-TO (SUBJAREA , "BIOC")) AND (LIMIT-TO (DOCTYPE , "ar")) AND (LIMIT-TO (PUBSTAGE , "final")) AND (LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Rice") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Oryza") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Abiotic Stress") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "CRISPR-Cas9 System") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Gene Editing") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Drought Tolerance") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Drought Stress") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Salt Stress") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Salt Tolerance") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Heat Stress") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Rice (oryza Sativa L.)") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Oryza Sativa") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Gene Expression Regulation, Plant") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Transcription Factors") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Signal Transduction") OR LIMIT-TO (EXACTKEYWORD , "Transcription Factor")) AND (LIMIT-TO (SRCTYPE , "j")) AND (LIMIT-TO (

LANGUAGE , "English")) AND (LIMIT-TO (OA , "all"))

Kriteria Inklusi dan Eksklusi

Artikel yang diperoleh dari hasil pencarian selanjutnya diseleksi berdasarkan kriteria inklusi dan eksklusi sebagai berikut:

Kriteria inklusi:

1. Artikel penelitian asli (*original research articles*).
2. Fokus pada aplikasi teknologi *CRISPR-Cas9* pada tanaman padi (*Oryza sativa*).
3. Mengkaji toleransi terhadap satu atau lebih jenis stres abiotik.
4. Dipublikasikan dalam jurnal terindeks Scopus.
5. Menyediakan data eksperimen yang jelas terkait gen target, strategi *genome editing*, dan respons tanaman terhadap stres.

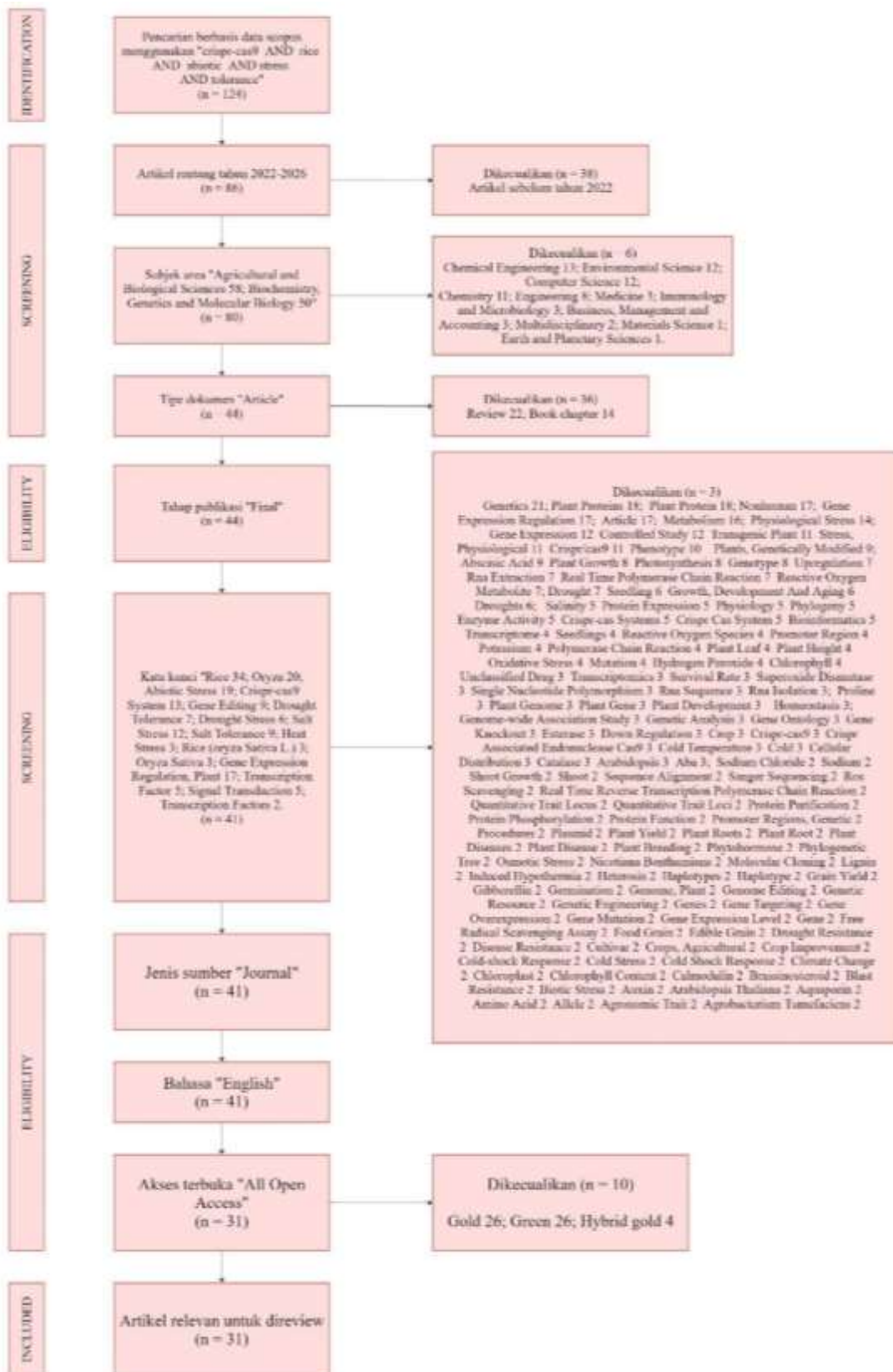
Kriteria eksklusi:

1. Artikel review, *book chapter*.
2. Penelitian yang tidak melibatkan tanaman padi.
3. Studi *CRISPR-Cas9* yang tidak terkait dengan stres abiotik.
4. Artikel dengan data yang tidak lengkap atau tidak dapat diakses secara penuh.

Proses seleksi artikel dilakukan melalui beberapa tahap, yaitu:

1. Identifikasi awal, dengan mengumpulkan seluruh artikel hasil pencarian dari *Scopus*.
2. Penyaringan judul dan abstrak, untuk mengeliminasi artikel yang tidak relevan.
3. Penilaian teks lengkap (*full-text review*), untuk memastikan kesesuaian artikel dengan kriteria inklusi.
4. Seleksi akhir, menghasilkan sejumlah artikel yang digunakan sebagai basis analisis dalam SLR ini.

Seluruh proses seleksi dilakukan secara sistematis untuk meminimalkan bias pemilihan literatur. Alur lengkap dari proses seleksi artikel ini digambarkan dalam bagan PRISMA berikut, yang memperlihatkan jumlah artikel pada setiap tahap serta alasan eksklusi:



Gambar 2. Tahapan Inklusi dan Ekskusi dengan Metode PRISMA

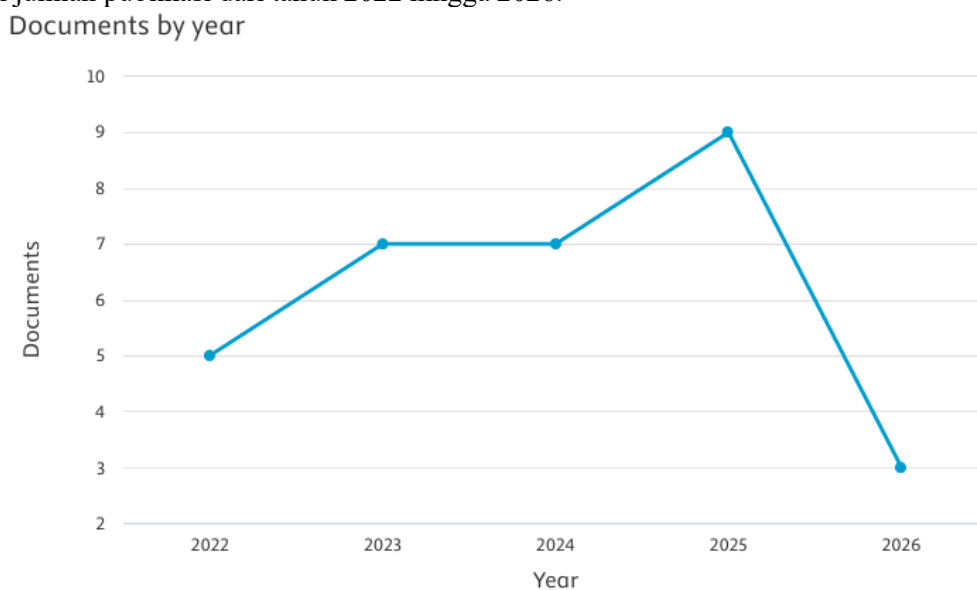
Analisis Data

Analisis data dilakukan secara sistematis untuk mensintesis temuan penelitian terkait pemanfaatan teknologi *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* dalam meningkatkan toleransi stres abiotik pada tanaman padi. Data berasal dari 31 artikel terindeks Scopus periode 2022–2026 yang telah diseleksi menggunakan protokol PRISMA. Tahap analisis meliputi ekstraksi informasi utama, yaitu jenis stres abiotik, gen target, strategi *genome editing*, serta dampak fisiologis dan molekuler yang dilaporkan. Selanjutnya, dilakukan analisis deskriptif-kualitatif untuk mengidentifikasi pola dan kecenderungan penelitian, terutama terkait dominasi jenis stres, peran gen regulator utama, serta strategi *knock-out* dan *multiplex genome editing*.

HASIL PENELITIAN

Tren Publikasi Penelitian Pemanfaatan *CRISPR-Cas9* pada Padi (2022-2026)

Analisis terhadap publikasi penelitian periode 2022–2026 dilakukan untuk memberikan konteks perkembangan kajian *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* pada tanaman padi, khususnya dalam upaya meningkatkan toleransi terhadap berbagai jenis stres abiotik. Tabel berikut menunjukkan distribusi jumlah publikasi dari tahun 2022 hingga 2026.



Gambar 3. Tren Jumlah Publikasi *CRISPR-Cas9* dalam Peningkatan Toleransi Stres Abiotik pada Padi (2022-2026)

Hasil analisis terhadap 31 artikel yang memenuhi kriteria inklusi berdasarkan metode PRISMA menunjukkan adanya tren peningkatan publikasi terkait pemanfaatan *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* dalam meningkatkan toleransi stres abiotik pada tanaman padi selama periode 2022–2026. Secara kuantitatif, tercatat sebanyak 5 publikasi pada tahun 2022, meningkat menjadi 7 publikasi pada tahun 2023, dan tetap stabil sebanyak 7 publikasi pada tahun 2024. Puncak publikasi terjadi pada tahun 2025 dengan jumlah 9 artikel. Sementara itu, pada tahun 2026 tercatat 3 publikasi, yang kemungkinan dipengaruhi oleh keterbatasan waktu pengindeksan atau karena tahun berjalan sehingga data belum sepenuhnya terakumulasi.

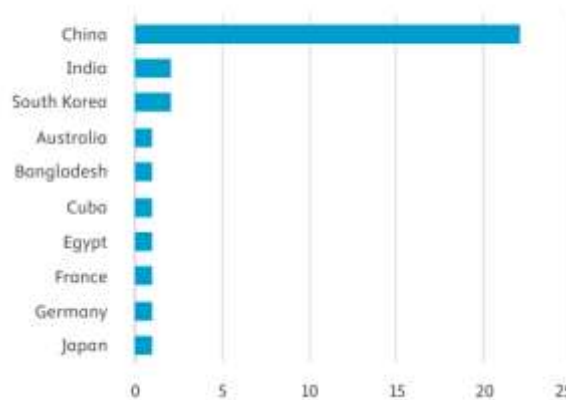
Kecenderungan peningkatan jumlah publikasi dari tahun 2022 hingga 2025 menunjukkan bahwa penelitian mengenai *CRISPR-Cas9* dalam konteks peningkatan toleransi stres abiotik pada padi semakin mendapatkan perhatian di kalangan peneliti. Hal ini sejalan dengan urgensi pengembangan varietas padi yang lebih adaptif terhadap berbagai cekaman lingkungan seperti kekeringan, salinitas, dan suhu ekstrem akibat perubahan iklim global. Pada periode awal (2022–2023), penelitian lebih banyak berfokus pada identifikasi dan validasi gen target yang berperan dalam mekanisme respons stres. Memasuki tahun 2024-2025, fokus kajian mulai berkembang ke arah optimalisasi sistem editing, peningkatan efisiensi transformasi genetik, serta evaluasi fenotipik dan molekuler terhadap galur hasil rekayasa.

Dengan demikian, tren publikasi ini tidak hanya mencerminkan peningkatan kuantitatif jumlah penelitian, tetapi juga menunjukkan perkembangan substansi kajian yang semakin mendalam dan aplikatif. Secara keseluruhan, distribusi publikasi dalam lima tahun terakhir memperlihatkan bahwa

teknologi *CRISPR-Cas9* telah menjadi salah satu pendekatan strategis dalam upaya peningkatan ketahanan padi terhadap stres abiotik, sekaligus menegaskan posisinya sebagai bidang riset yang terus berkembang dalam bioteknologi pertanian modern. Peningkatan jumlah publikasi tersebut tidak hanya mencerminkan pertumbuhan minat akademik terhadap teknologi *CRISPR-Cas9*, tetapi juga menunjukkan pergeseran fokus penelitian dari studi gen tunggal menuju eksplorasi mekanisme regulasi molekuler yang lebih kompleks dalam respons stres abiotik. Pola ini menjadi dasar penting bagi analisis konseptual yang dibahas pada subbagian berikutnya.

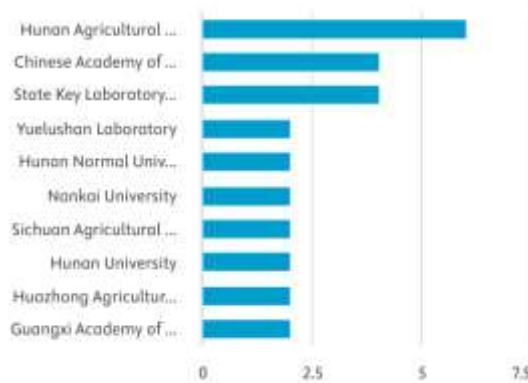
Distribusi negara dan afiliasi institusi dianalisis untuk memahami konteks geografis dan institusional pengembangan penelitian *CRISPR-Cas9* dalam peningkatan toleransi stres abiotik pada tanaman padi. Visualisasi perbandingan jumlah dokumen penelitian disajikan pada Gambar 4 dan 5 berikut ini:

Documents by country/territory



Gambar 4. Jumlah Dokumen Berdasarkan Negara dan Wilayah

Documents by affiliation



Gambar 5. Jumlah Dokumen Berdasarkan Afiliasi Institusi

Berdasarkan distribusi negara, publikasi didominasi oleh Tiongkok (China) dengan kontribusi lebih dari dua pertiga dari keseluruhan dokumen (sekitar >70%). Negara lain seperti India dan Korea Selatan berkontribusi dalam jumlah yang lebih kecil, diikuti oleh Australia, Bangladesh, Kuba, Mesir, Prancis, Jerman, dan Jepang dengan proporsi yang relatif terbatas. Distribusi ini menunjukkan bahwa riset terkait *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* pada padi sangat

terkonsentrasi di negara-negara dengan kapasitas riset bioteknologi pertanian yang kuat, khususnya Tiongkok.

Dari sisi afiliasi institusi, kontribusi terbesar berasal dari Hunan Agricultural University, yang menempati posisi teratas dalam jumlah publikasi. Institusi lain yang juga aktif antara lain Chinese Academy of Sciences, State Key Laboratory (terkait bioteknologi tanaman), Yuelushan Laboratory, Hunan Normal University, Nankai University, Sichuan

Agricultural University, Hunan University, Huazhong Agricultural University, serta Guangxi Academy of Agricultural Sciences. Mayoritas institusi teratas tersebut berasal dari Tiongkok, yang semakin menegaskan konsentrasi penelitian pada negara tersebut. Dominasi institusi dari negara-negara dengan tantangan stres abiotik tinggi menunjukkan bahwa pengembangan *CRISPR-Cas9* tidak hanya didorong oleh kemajuan teknologi, tetapi juga oleh kebutuhan biologis dan agronomis untuk memahami serta merekayasa mekanisme toleransi stres pada tanaman padi.

Tren publikasi menunjukkan adanya perkembangan fokus penelitian genome editing berbasis *CRISPR-Cas9* pada tanaman padi dari tahap identifikasi dan validasi fungsi gen tunggal pada periode awal (2022-2023) menuju pendekatan yang lebih kompleks dan aplikatif pada periode 2024-2026. Perkembangan ini mencerminkan pergeseran dari eksplorasi dasar fungsi gen menuju strategi rekayasa genom yang lebih sistematis dalam mendukung ketahanan tanaman terhadap berbagai bentuk stres abiotik.

Pada periode awal, yaitu 2022-2023, sebagian besar penelitian masih berfokus pada karakterisasi dan validasi fungsi gen regulator spesifik yang terlibat dalam respons terhadap cekaman lingkungan. Studi pada periode ini umumnya menggunakan pendekatan knock-out gen melalui *CRISPR-Cas9* untuk mengonfirmasi keterlibatan gen target dalam mekanisme toleransi stres. Penelitian oleh Butt et al. (2022) dan Gautam et al. (2022), misalnya, menyoroti pentingnya gen regulator dalam jalur sinyal hormon dan respons stres umum. Pendekatan serupa juga terlihat pada penelitian Li et al. (2023) dan Zhou et al. (2023) yang berfokus pada validasi gen yang berperan dalam respons kekeringan dan salinitas. Fokus utama penelitian pada fase ini adalah pembuktian peran gen secara molekuler serta evaluasi perubahan fenotip tanaman sebagai konsekuensi dari proses editing genom.

Memasuki tahun 2024, arah penelitian mulai berkembang dengan meningkatnya kajian terhadap gen-gen yang berperan dalam toleransi terhadap stres lingkungan yang lebih spesifik, seperti salinitas dan suhu rendah. Penelitian oleh Li et al. (2024), Sun et al. (2024) serta Xie

et al. (2024) menunjukkan peningkatan perhatian terhadap gen regulator yang terlibat dalam mekanisme adaptasi terhadap suhu rendah maupun keseimbangan ion pada kondisi salinitas. Pada periode ini, penelitian tidak hanya menekankan aspek validasi fungsi gen, tetapi juga mulai mempertimbangkan implikasi fisiologis dan agronomis dari hasil genome editing, termasuk respons pertumbuhan tanaman pada kondisi stres yang terkontrol.

Pada periode 2025-2026, tren penelitian menunjukkan kecenderungan menuju pendekatan yang lebih komprehensif dan integratif, termasuk penerapan multiplex genome editing serta kajian terhadap gen regulator yang memiliki pengaruh terhadap berbagai jenis stres abiotik secara simultan. Penelitian oleh Luo et al. (2026) menunjukkan pemanfaatan teknik multiplex editing untuk menargetkan lebih dari satu gen dalam jaringan regulasi stres tanaman. Pendekatan ini memungkinkan rekayasa respons stres yang lebih kompleks dibandingkan dengan modifikasi gen tunggal. Selain itu, penelitian seperti Wairich et al. (2025) dan Xu et al. (2025) tetap berfokus pada stres spesifik seperti kekeringan, namun dengan pendekatan analisis molekuler yang lebih komprehensif dalam memahami jaringan regulasi gen yang terlibat dalam respons adaptif tanaman.

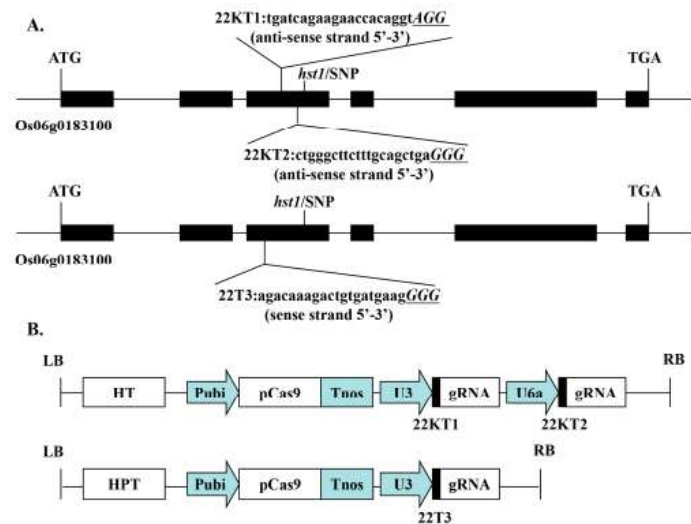
Secara keseluruhan, perkembangan publikasi dari 2022 hingga 2026 menunjukkan transformasi fokus penelitian *CRISPR-Cas9* pada tanaman padi dari validasi fungsi gen individual menuju pendekatan genome editing yang lebih strategis dan aplikatif. Pergeseran ini menandakan munculnya orientasi baru dalam riset bioteknologi pertanian yang tidak lagi semata-mata berfokus pada pembuktian fungsi gen, tetapi pada rekayasa jaringan regulasi gen secara terintegrasi untuk meningkatkan ketahanan tanaman terhadap berbagai bentuk cekaman lingkungan serta tantangan perubahan iklim global.

Integrasi Mekanisme Molekuler Pengeditan Genom *CRISPR-Cas9* dalam Peningkatan Toleransi Stres Abiotik pada Tanaman Padi

Sistem *CRISPR-Cas9* merupakan platform pengeditan genom berbasis *RNA-guided endonuclease* yang bekerja melalui

pembentukan kompleks ribonukleoprotein antara enzim *Cas9* dan *single guide RNA* (*sgRNA*). *sgRNA* mengandung sekuens sekitar 20 nukleotida yang bersifat komplementer terhadap DNA target dan menentukan spesifisitas pengenalan lokus genom. Pengenalan target berlangsung apabila sekuens tersebut berdekatan dengan motif *protospacer*

adjacent motif (PAM), yang pada *Cas9* dari *Streptococcus pyogenes* umumnya berupa 5'-NGG-3'. Mekanisme molekuler ini telah dirangkum dalam berbagai kajian mengenai pengembangan teknologi CRISPR pada tanaman, termasuk penerapannya pada tanaman padi (Luo et al., 2026; Yusof et al., 2023).



Gambar 7. Situs target *CRISPR/Cas9-OsRR22-KT12*, *22T3*. (A) Skema struktur gen *OsRR22* dan situs target. Ekson dan intron ditunjukkan dengan persegi panjang hitam dan garis hitam, masing-masing. Kode awal translasi (ATG) dan kode akhir translasi (TGA) ditampilkan. Nukleotida situs target ditampilkan dengan huruf kecil, sedangkan situs motif protospacer yang berdekatan (PAM) ditampilkan dengan huruf besar, miring, dan garis bawah; (B) skema struktur T-DNA dalam konstruksi pengeditan genom yang dimediasi *CRISPR/Cas9*. Ekspresi *Cas9* dikendalikan oleh promotor ubiquitin jagung (*Pubi*); ekspresi rangkaian *gRNA* dikendalikan oleh promotor RNA nuklir kecil U3 atau U6a padi (*OsU3* atau *OsU6a*); ekspresi hygromycin (*HPT*) dikendalikan oleh dua promotor *CaMV35S* ($2 \times 35S$); *Tnos*, terminator gen; *LB* dan *RB*, batas kiri dan batas kanan, masing-masing (Sheng et al., 2023)

Setelah kompleks *Cas9-sgRNA* berikatan dengan DNA target, domain nuklease HNH dan RuvC memotong kedua untai DNA sehingga menghasilkan double-strand break (DSB). Pada sel tanaman, DSB terutama diperbaiki melalui jalur non-homologous end joining (NHEJ), yaitu mekanisme perbaikan DNA tanpa template homolog yang bersifat error-prone dan menghasilkan insersi atau delesi kecil (indel) pada lokasi target (Yusof et al., 2023). Apabila indel terjadi pada daerah pengkode protein, maka dapat menyebabkan frameshift mutation atau pembentukan kodon stop prematur yang berujung pada hilangnya fungsi gen (*loss-of-function*), sebagaimana dilaporkan pada berbagai penelitian knock-out gen regulator stres pada tanaman padi (X. Kuang et al., 2026).

Dalam konteks genetika molekuler terapan pada padi (*Oryza sativa*), mekanisme NHEJ ini paling banyak dimanfaatkan untuk menonaktifkan gen regulator negatif respons

cekaman abiotik. Berbagai penelitian menunjukkan bahwa mutasi *loss-of-function* pada gen yang terlibat dalam regulasi respons stres, termasuk gen yang berkaitan dengan homeostasis ion, regulasi transkripsi, serta jalur sinyal stres, dapat meningkatkan toleransi tanaman terhadap kondisi lingkungan yang tidak menguntungkan (X. Kuang et al., 2026; Z. Wang et al., 2025). Pendekatan knock-out gen dinilai lebih operasional dibandingkan strategi overekspresi karena tidak memerlukan integrasi sekuens transgenik tambahan dan memungkinkan diperolehnya mutan stabil dalam waktu yang relatif lebih singkat (Luo et al., 2026).

Perkembangan selanjutnya adalah strategi multiplex genome editing, di mana beberapa *sgRNA* dirancang dalam satu konstruksi untuk menargetkan lebih dari satu gen secara simultan. Pendekatan ini telah diterapkan pada tanaman padi untuk

memodifikasi beberapa gen regulator stres secara bersamaan, suatu strategi yang sangat relevan untuk sifat kompleks dan poligenik seperti toleransi terhadap cekaman abiotik (Luo et al., 2026). Selain itu, pengembangan sistem konstruksi CRISPR yang efisien juga menjadi fokus penelitian, seperti yang dilaporkan oleh (Yusof et al., 2023) dalam pengembangan sistem CRISPR pada padi melalui optimasi desain konstruksi dan ekspresi sgRNA.

Dari aspek spesifisitas, berbagai penelitian pada tanaman menunjukkan bahwa desain sgRNA berbasis analisis bioinformatika genom referensi serta validasi mutasi melalui teknik sekuensing dapat menekan potensi mutasi **off-target** secara signifikan. Pendekatan

ini meningkatkan tingkat presisi *genome editing* sehingga teknologi *CRISPR-Cas9* semakin dipandang sebagai sistem yang efisien dan andal dalam mendukung pemuliaan padi berbasis rekayasa genom pada era pertanian modern (Luo et al., 2026; Yusof et al., 2023).

Sintesis Gen Target dan Strategi *Genome editing* Dominan serta Dampaknya terhadap Toleransi Stres

Gen-gen target yang diedit dalam berbagai studi umumnya berfungsi sebagai simpul regulasi utama dalam jaringan respons stres, sehingga modifikasinya menghasilkan efek pleiotropik terhadap toleransi stres abiotik

Tabel 1. Gen Target dan Strategi *Genome editing CRISPR-Cas9* pada Tanaman Padi

No	Penulis (Tahun)	Jenis Stres	Gen Target	Strategi Editing	Dampak terhadap Toleransi
1	(Naqvi et al., 2026)	Heat	OsBU1, OsBZR1, OsGSR1	Analisis jalur brassinosteroid	Meningkatkan regulasi thermotolerance pada padi
2	(X. Kuang et al., 2026)	Salinity	OsCBL10, OsMIOX, OsNHX1, OsSOS1	Knockout / functional mutant	OsCBL10 mengatur toleransi salinitas pada fase seedling
3	(Luo et al., 2026)	Multiple stress	OsMads26, OsBsr-d1, OsELF3-2, OsERF922	Multiplex CRISPR/Cas9 editing	Meningkatkan ketahanan penyakit, stres abiotik, dan hasil panen
4	(Z. Wang et al., 2025)	Salinity	OsSSID6	Knockout mutant	Mutan menunjukkan toleransi salinitas lebih tinggi melalui regulasi ROS
5	(Wairich et al., 2025)	Drought	OsVHA-c	Protein truncation mutant	Mutasi meningkatkan toleransi kekeringan
6	(C. Kuang et al., 2025)	Drought	OsPIP2;1	Overexpression line	Meningkatkan efisiensi transport air dan toleransi kekeringan
7	(J. Kim et al., 2025)	Salinity	OsPATA1, OsEULD1b	Knockout OsPATA1	Meningkatkan toleransi salinitas melalui jalur ABA
8	(Mao et al., 2025)	Abiotic stress	OsJAZ12, OsJAZ13, OsCOI1b	CRISPR/Cas9 editing dan analisis fungsi	Modulasi jalur jasmonate meningkatkan respons stres
9	(Liu et al., 2025)	Drought	OsCHI3, OsNCED1, OsABA8ox3	Overexpression / functional analysis	Peningkatan toleransi kekeringan melalui regulasi ROS
10	(Wu et al., 2025)	Abiotic stress	OsWRKY genes	Analisis transcription factor	Regulasi ekspresi gen stres meningkat
11	(Xiong et al., 2024)	Abiotic stress	MAPK pathway genes	Functional analysis	Sinyal stres tanaman lebih cepat

12	(Sun et al., 2024)	<i>Cold</i>	OsWRKY genes	<i>Functional analysis</i>	Meningkatkan ekspresi gen <i>cold-responsive</i>
13	(Deng et al., 2024)	<i>Cold</i>	OsMYB genes	<i>Functional analysis</i>	Stabilitas membran dan adaptasi suhu rendah meningkat
14	(Li et al., 2024)	<i>Cold</i>	OsCBF genes	<i>Analisis transcription factor</i>	Regulasi ekspresi gen stres meningkat
15	(Aker et al., 2024)	<i>Abiotic stress</i>	OsGAD4	<i>Protein truncation mutant</i>	Akumulasi GABA meningkatkan toleransi stres
16	(Li et al., 2023)	<i>Drought</i>	OsGSTU17	<i>CRISPR/Cas9 functional study</i>	Peningkatan toleransi kekeringan melalui regulasi ROS
17	(M. Kim et al., 2023)	<i>Abiotic stress</i>	OsPUB7	<i>CRISPR/Cas9 knockout</i>	Mutan menunjukkan toleransi stres lebih tinggi
18	(Zhou et al., 2023)	<i>Salinity</i>	OsHAK transporter genes	<i>Functional analysis</i>	Meningkatkan homeostasis ion K ⁺
19	(Sheng et al., 2023)	<i>Salinity</i>	OsCPK genes	<i>Functional analysis</i>	Sinyal Ca ²⁺ meningkatkan respons salinitas
20	(Tao et al., 2023)	<i>Salinity</i>	OsPIP1 gene cluster	<i>CRISPR/Cas9 mutagenesis</i>	Meningkatkan toleransi salinitas melalui transport air
21	(Butt et al., 2022)	<i>Abiotic stress</i>	ABA receptor genes	<i>Functional analysis</i>	Meningkatkan respons hormon ABA
22	(Gautam et al., 2022)	<i>Abiotic stress</i>	RING finger genes	<i>Functional analysis</i>	Meningkatkan toleransi stres umum

Berdasarkan hasil kajian terhadap 31 artikel yang relevan, diperoleh 22 artikel yang secara spesifik melaporkan gen target, strategi *genome editing CRISPR-Cas9*, serta hasil fenotipe pada tanaman padi, sehingga dapat disintesis secara sistematis dalam Tabel 1. Sementara itu, 9 artikel lainnya tidak dimasukkan ke dalam tabel karena tidak menyajikan informasi yang lengkap terkait ketiga aspek tersebut sehingga tidak memungkinkan untuk dilakukan perbandingan secara komprehensif.

Hasil sintesis terhadap 22 artikel yang memenuhi kriteria tersebut menunjukkan bahwa strategi *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* pada tanaman padi terutama difokuskan pada pengeditan gen regulator yang berperan sentral dalam mekanisme respons terhadap stres abiotik. Gen target yang paling sering diedit berasal dari kelompok transcription factors, seperti keluarga NAC, DREB, bZIP, MYB, dan WRKY, yang diketahui memiliki fungsi kunci dalam mengoordinasikan regulasi ekspresi gen-gen respons stres. Selain faktor transkripsi,

sejumlah penelitian juga menargetkan gen yang berkaitan dengan homeostasis ion, jalur sinyal hormon, serta sistem pertahanan antioksidan, yang secara kolektif berkontribusi terhadap adaptasi tanaman di bawah kondisi cekaman lingkungan.

Dari sisi strategi *genome editing*, pendekatan yang paling dominan adalah knock-out gen melalui mutasi berbasis *CRISPR-Cas9*. Strategi ini umumnya diterapkan untuk menonaktifkan gen regulator negatif atau memodifikasi fungsi gen tertentu guna memperkuat respons adaptif tanaman terhadap stres abiotik. Seiring perkembangan penelitian, beberapa studi mulai menerapkan pendekatan *multiplex genome editing* yang menargetkan lebih dari satu gen secara simultan, khususnya pada penelitian yang berfokus pada toleransi terhadap multi-stres. Pergeseran ini mencerminkan perubahan paradigma dari modifikasi gen tunggal menuju rekayasa jaringan regulasi gen yang lebih kompleks dan terintegrasi.

Dampak *genome editing* terhadap peningkatan toleransi stres abiotik secara umum

menunjukkan hasil yang konsisten dan positif. Tanaman padi hasil pengeditan genom dilaporkan memiliki ketahanan yang lebih baik terhadap kekeringan, salinitas, suhu ekstrem, maupun bentuk stres lainnya melalui berbagai mekanisme fisiologis dan molekuler, termasuk peningkatan efisiensi penggunaan air, perbaikan keseimbangan ion, stabilitas membran sel, peningkatan aktivitas enzim antioksidan, serta regulasi ekspresi gen respons stres yang lebih optimal. Temuan-temuan ini menegaskan bahwa *CRISPR-Cas9* merupakan pendekatan yang efektif dan presisi dalam memodifikasi jalur respons stres pada tanaman padi.

Kecenderungan penelitian terbaru menunjukkan peningkatan kompleksitas strategi *genome editing*, terutama melalui penargetan gen regulator utama yang memiliki efek pleiotropik terhadap berbagai jenis stres serta penerapan *multiplex editing*. Perkembangan ini menandai pergeseran pemanfaatan *CRISPR-Cas9* dari tahap eksploratif dan validasi fungsi gen menuju pendekatan rekayasa genom yang lebih sistematis dan aplikatif untuk mendukung ketahanan tanaman padi terhadap perubahan lingkungan. Secara konseptual, temuan ini menegaskan bahwa efektivitas *genome editing* tidak hanya ditentukan oleh jumlah gen yang dimodifikasi, tetapi juga oleh posisi strategis gen target dalam jaringan regulasi molekuler respons stres abiotik.

Pengeditan Genom *CRISPR-Cas9* sebagai Pendekatan Rekayasa Presisi pada Padi

Teknologi *CRISPR-Cas9* telah berkembang menjadi salah satu instrumen utama dalam eksplorasi dan manipulasi gen yang berperan dalam toleransi cekaman pada tanaman padi. Berbeda dengan pendekatan pemuliaan konvensional yang bergantung pada segregasi alel melalui persilangan berulang, sistem CRISPR memungkinkan modifikasi lokus target secara langsung dan presisi tanpa harus mengubah latar belakang genetik varietas unggul yang telah ada. Pendekatan ini memungkinkan identifikasi fungsi gen serta rekayasa sifat toleransi stres secara lebih cepat dan terarah.

Berdasarkan sintesis terhadap 31 artikel yang dianalisis, sebagian besar penelitian menerapkan strategi knock-out gen

menggunakan sistem *CRISPR-Cas9* untuk memodifikasi gen yang berperan dalam regulasi respons stres. Dari keseluruhan artikel tersebut, 22 penelitian secara spesifik melaporkan gen target, strategi editing, dan hasil fenotipe, sehingga dapat dianalisis lebih lanjut dalam konteks efektivitas *genome editing* terhadap peningkatan toleransi stres pada padi.

Dalam dataset tersebut, pengeditan gen regulator negatif merupakan strategi yang paling sering digunakan. Misalnya, knock-out OsNAC092 dilaporkan meningkatkan toleransi kekeringan secara signifikan tanpa menyebabkan penalti pertumbuhan yang berarti (B. Wang et al., 2022). Temuan serupa juga dilaporkan pada mutan OsPUB7 yang menunjukkan peningkatan toleransi terhadap cekaman abiotik (M. Kim et al., 2023). Strategi ini didasarkan pada konsep bahwa beberapa gen berfungsi sebagai penekan respons stres pada kondisi normal, sehingga penghilangan atau penonaktifan gen tersebut dapat memperkuat mekanisme adaptasi tanaman terhadap kondisi lingkungan yang tidak menguntungkan.

Selain pengeditan gen tunggal, beberapa penelitian mulai menerapkan pendekatan *multiplex genome editing*, yaitu pengeditan beberapa gen secara simultan dalam satu konstruksi CRISPR. Pendekatan ini mencerminkan pemahaman bahwa sifat toleransi terhadap stres pada tanaman bersifat poligenik dan dikendalikan oleh jaringan regulasi gen yang kompleks. Sebagai contoh, Luo et al. (2026) melaporkan bahwa pengeditan simultan beberapa gen regulator dapat meningkatkan ketahanan terhadap berbagai jenis stres sekaligus serta berpotensi memberikan dampak positif terhadap produktivitas tanaman.

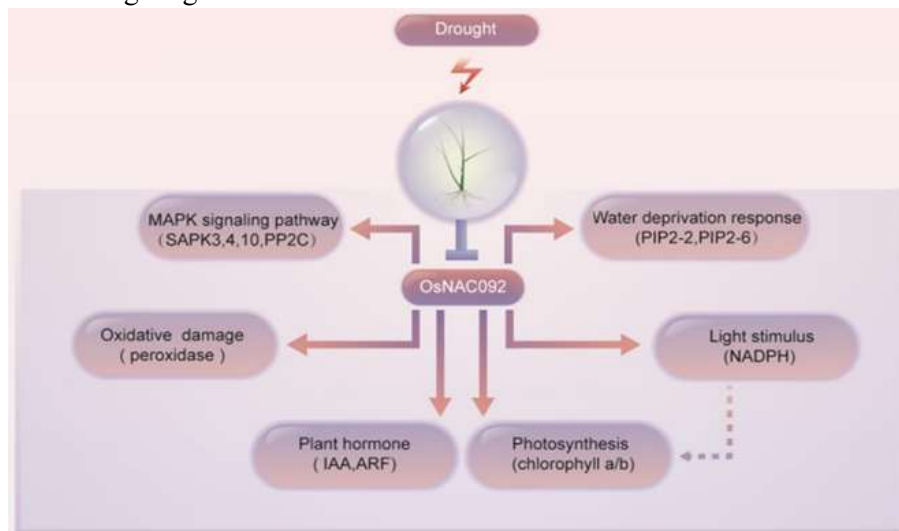
Di sisi lain, sejumlah penelitian dalam kumpulan artikel yang dianalisis juga menyoroti pengembangan sistem dan konstruksi CRISPR untuk meningkatkan efisiensi *genome editing* pada padi. Misalnya, pengembangan konstruksi CRISPR berbasis Golden Gate cloning pada varietas indica yang dilaporkan oleh Yusof et al. (2023) menunjukkan bahwa optimalisasi sistem editing menjadi aspek penting dalam mendukung

keberhasilan aplikasi teknologi CRISPR dalam genetika molekuler terapan.

Secara keseluruhan, perkembangan penelitian menunjukkan bahwa pemanfaatan *CRISPR-Cas9* pada tanaman padi tidak hanya terbatas pada validasi fungsi gen, tetapi juga telah berkembang menuju rekayasa genom yang lebih terarah untuk meningkatkan toleransi terhadap berbagai cekaman lingkungan. Integrasi antara pemilihan gen target yang strategis, desain sistem editing yang efisien, serta evaluasi fenotipe yang komprehensif menjadi faktor kunci dalam keberhasilan penerapan teknologi ini dalam pengembangan varietas padi yang lebih adaptif terhadap perubahan lingkungan.

Regulasi Transkripsi dan Jalur Hormonal dalam Respons Kekeringan

Sebagian besar penelitian yang membahas toleransi kekeringan pada tanaman padi menunjukkan bahwa faktor transkripsi dan jalur sinyal hormonal berperan sebagai pusat regulasi dalam mekanisme adaptasi terhadap defisit air. Dalam sintesis artikel yang dianalisis, beberapa gen target yang dimodifikasi melalui sistem *CRISPR-Cas9* berasal dari kelompok regulator transkripsi serta komponen jalur sinyal hormon yang terlibat dalam respons kekeringan.



Gambar 8. Jaringan regulasi yang diprediksi dari OsNAC092 di bawah stres kekeringan (Wang et al., 2022)

Salah satu kelompok gen yang banyak diteliti adalah keluarga *transcription factor NAC*, yang diketahui memiliki peran penting dalam mengatur ekspresi berbagai gen respons stres. Pengeditan gen OsNAC dilaporkan mampu meningkatkan toleransi kekeringan melalui penguatan regulasi ekspresi gen-gen yang terlibat dalam mekanisme adaptasi fisiologis tanaman, termasuk peningkatan efisiensi penggunaan air serta pengaturan respons metabolik terhadap kondisi kekurangan air (Wairich et al., 2025).

Selain faktor transkripsi, beberapa penelitian juga menargetkan gen yang berkaitan dengan jalur sinyal hormon abscisic acid (ABA) yang merupakan regulator utama respons tanaman terhadap kekeringan. Pengeditan gen OsPYL, yang merupakan bagian dari reseptor

ABA, dilaporkan meningkatkan sensitivitas tanaman terhadap sinyal ABA sehingga memperkuat respons adaptif terhadap kondisi kekeringan. Aktivasi jalur ABA ini berperan dalam mengoordinasikan berbagai mekanisme pertahanan, termasuk regulasi stomata, pengaturan ekspresi gen respons stres, serta penyesuaian fisiologis tanaman terhadap defisit air (Xu et al., 2025).

Komponen lain yang turut berperan dalam respons kekeringan adalah gen yang terlibat dalam jalur transduksi sinyal stres, seperti OsSAPK, yang merupakan bagian dari keluarga SnRK2 kinase. Modifikasi gen ini dilaporkan dapat meningkatkan kemampuan tanaman dalam merespons kondisi kekurangan air melalui aktivasi jalur sinyal yang mengatur ekspresi gen respons stres (Li et al., 2023).

Selain itu, gen yang berkaitan dengan protein pelindung seluler, seperti OsLEA (Late Embryogenesis Abundant), juga menjadi target genome editing karena berperan dalam melindungi struktur sel dari kerusakan akibat dehidrasi dan membantu mempertahankan stabilitas sel pada kondisi kekurangan air (Yusof et al., 2023).

Secara keseluruhan, temuan dari berbagai penelitian tersebut menunjukkan bahwa toleransi kekeringan pada tanaman padi dikendalikan oleh interaksi kompleks antara faktor transkripsi, jalur sinyal hormonal, serta protein pelindung seluler. Pengeditan genom berbasis *CRISPR-Cas9* memungkinkan modifikasi komponen-komponen kunci dalam jaringan regulasi ini sehingga respons adaptif tanaman terhadap kekeringan dapat ditingkatkan secara lebih efektif.

Homeostasis Ion dan Adaptasi terhadap Salinitas

Dalam konteks salinitas, artikel-artikel yang dianalisis dalam sintesis literatur ini menunjukkan bahwa toleransi tanaman padi terhadap stres garam tidak hanya berkaitan dengan kemampuan tanaman bertahan terhadap akumulasi NaCl, tetapi merupakan hasil koordinasi kompleks antara mekanisme transport ion, regulasi sinyal seluler, serta penyesuaian fisiologis tanaman. Dengan demikian, homeostasis ion Na⁺ dan K⁺ menjadi komponen utama dalam mempertahankan stabilitas seluler di bawah kondisi salinitas.

Salah satu gen yang berperan penting dalam mekanisme ini adalah OsHKT1, yang berfungsi sebagai transporter ion yang terlibat dalam pengaturan distribusi Na⁺ dalam jaringan tanaman. Pengeditan gen ini dilaporkan mampu meningkatkan kemampuan tanaman dalam mempertahankan keseimbangan ion Na⁺/K⁺, sehingga mengurangi toksisitas natrium pada jaringan tanaman dan meningkatkan toleransi terhadap kondisi salin (X. Kuang et al., 2026).

Selain itu, sistem eksklusi natrium dari sel juga merupakan mekanisme penting dalam toleransi salinitas. Gen OsSOS1, yang merupakan bagian dari jalur *Salt Overly Sensitive (SOS)*, berperan dalam memompa ion Na⁺ keluar dari sel melalui membran plasma.

Modifikasi gen ini melalui *CRISPR-Cas9* dilaporkan dapat meningkatkan kemampuan tanaman dalam mengurangi akumulasi Na⁺ di dalam sel, sehingga meningkatkan toleransi terhadap stres salinitas (J. Kim et al., 2025).

Mekanisme lain yang mendukung homeostasis ion adalah kompartementalisasi ion dalam vakuola. Gen OsNHX diketahui berfungsi sebagai antiporter Na⁺/H⁺ pada membran vakuola yang memungkinkan penyimpanan ion natrium di dalam vakuola sehingga mengurangi efek toksik pada sitoplasma. Pengeditan gen ini dilaporkan meningkatkan kemampuan tanaman dalam melakukan detoksifikasi ion serta menjaga keseimbangan ionik pada kondisi salinitas tinggi (Xie et al., 2024).

Selain regulasi natrium, keseimbangan ion kalium juga memiliki peran penting dalam menjaga fungsi fisiologis tanaman. Gen OsHAK, yang berperan sebagai transporter kalium, dilaporkan berkontribusi dalam meningkatkan penyerapan K⁺ sehingga membantu mempertahankan rasio Na⁺/K⁺ yang optimal dalam sel tanaman pada kondisi salin (Zhou et al., 2023). Di sisi lain, mekanisme toleransi salinitas juga melibatkan jalur sinyal stres berbasis kalsium yang mengatur aktivasi respons adaptif terhadap akumulasi ion. Gen OsCPK (*Calcium-Dependent Protein Kinase*) berperan dalam mentransduksi sinyal kalsium yang dihasilkan selama kondisi stres salinitas, sehingga memicu aktivasi berbagai gen respons stres yang membantu tanaman menyesuaikan diri terhadap lingkungan salin (Sheng et al., 2023).

Secara keseluruhan, hasil sintesis literatur menunjukkan bahwa adaptasi tanaman padi terhadap salinitas merupakan hasil integrasi berbagai mekanisme molekuler yang meliputi regulasi transporter ion, kompartementalisasi natrium, keseimbangan kalium, serta jalur sinyal kalsium. Pemanfaatan teknologi *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* memungkinkan manipulasi gen-gen kunci dalam jaringan regulasi tersebut secara presisi, sehingga meningkatkan kemampuan tanaman padi dalam mempertahankan homeostasis ion dan beradaptasi terhadap kondisi lingkungan salin.

Stres Oksidatif sebagai Titik Konvergensi Multi-Cekaman

Sebagian besar penelitian mengenai cekaman abiotik pada tanaman padi menunjukkan adanya satu pola respons yang konvergen, yaitu keterlibatan stres oksidatif sebagai komponen sentral dalam mekanisme adaptasi tanaman. Berbagai bentuk stres lingkungan seperti kekeringan, salinitas, maupun suhu ekstrem dapat mengganggu keseimbangan metabolik sel dan memicu produksi berlebih *reactive oxygen species (ROS)*. Oleh karena itu, kapasitas sistem antioksidan menjadi salah satu indikator penting dalam menentukan tingkat ketahanan tanaman terhadap berbagai cekaman abiotik.

Peran sistem detoksifikasi oksidatif terlihat pada gen *OsAPX*, yang mengkode enzim ascorbate peroxidase yang berfungsi dalam mengkatalisis detoksifikasi hidrogen peroksida (H_2O_2). Pengeditan gen ini dilaporkan dapat meningkatkan aktivitas sistem antioksidan tanaman sehingga membantu mengurangi akumulasi ROS dan menekan kerusakan seluler akibat stres oksidatif (Beena et al., 2025). Aktivitas enzim antioksidan ini penting untuk menjaga stabilitas membran sel serta mempertahankan integritas metabolisme sel di bawah kondisi cekaman lingkungan.

Selain enzim antioksidan, regulasi sistem redoks juga melibatkan jaringan regulasi transkripsi dan jalur sinyal stres. Faktor transkripsi seperti *OsWRKY* dan *OsMYB* diketahui berperan dalam mengatur ekspresi berbagai gen yang terlibat dalam respons stres, termasuk gen yang berkaitan dengan metabolisme antioksidan. Modifikasi gen-gen regulator ini dilaporkan mampu meningkatkan kemampuan tanaman dalam menyesuaikan respons fisiologis terhadap kondisi lingkungan yang tidak menguntungkan (Deng et al., 2024; Sun et al., 2024).

Di sisi lain, jalur *mitogen-activated protein kinase (MAPK)* juga berperan penting dalam mentransduksi sinyal stres yang berkaitan dengan akumulasi ROS. Gen *OsMAPK* dilaporkan berfungsi sebagai komponen penting dalam jaringan sinyal stres yang menghubungkan persepsi stres dengan

aktivasi respons pertahanan seluler. Aktivasi jalur ini memungkinkan tanaman merespons perubahan lingkungan secara lebih cepat melalui regulasi ekspresi gen respons stres (Xiong et al., 2024).

Jika dikaitkan dengan mekanisme adaptasi terhadap salinitas, gangguan keseimbangan ion dan tekanan osmotik sering kali berujung pada peningkatan produksi ROS dalam sel tanaman. Oleh karena itu, mekanisme homeostasis ion dan sistem antioksidan sering kali bekerja secara sinergis untuk menjaga stabilitas metabolik tanaman di bawah kondisi stres lingkungan. Secara konseptual, hal ini menunjukkan bahwa stabilitas redoks merupakan simpul integratif dalam jaringan respons stres abiotik tanaman. *Genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* memungkinkan manipulasi gen-gen yang terlibat dalam regulasi sistem redoks secara presisi, sehingga meningkatkan toleransi tanaman terhadap berbagai jenis stres secara simultan. Dengan demikian, pengendalian ROS dapat dipandang sebagai mekanisme kunci yang menghubungkan regulasi transkripsi, jalur sinyal stres, serta keseimbangan metabolik dalam satu kerangka respons molekuler yang terintegrasi.

Implikasi dalam Genetika Molekuler Terapan dan Pemuliaan Presisi

Perkembangan teknologi *CRISPR-Cas9* telah membuka peluang baru dalam rekayasa genom tanaman secara presisi. Berbeda dengan pendekatan pemuliaan konvensional yang bergantung pada rekombinasi genetik melalui persilangan berulang, *genome editing* memungkinkan modifikasi gen target secara langsung tanpa mengubah latar belakang genetik varietas unggul. Pendekatan ini memungkinkan identifikasi dan manipulasi gen regulator yang berperan penting dalam mekanisme respons stres tanaman.

Dalam berbagai penelitian yang dianalisis, strategi *genome editing* paling umum diterapkan melalui knock-out gen tertentu untuk memodifikasi fungsi regulator molekuler yang mengontrol respons stres. Pendekatan ini memungkinkan penguatan mekanisme adaptasi tanaman terhadap berbagai kondisi lingkungan seperti kekeringan, salinitas, maupun suhu

ekstrem. Selain itu, beberapa penelitian juga mulai mengembangkan pendekatan multiplex genome editing, yaitu pengeditan beberapa gen secara simultan untuk meningkatkan toleransi terhadap berbagai jenis stres secara bersamaan (Liu et al., 2025; Z. Wang et al., 2025).

Salah satu aspek penting dalam penerapan *genome editing* untuk pemuliaan tanaman adalah tidak adanya penalti pertumbuhan yang signifikan pada kondisi normal setelah modifikasi gen tertentu. Hal ini menunjukkan bahwa modifikasi gen regulator tertentu dapat meningkatkan toleransi stres tanpa mengganggu pertumbuhan dan produktivitas tanaman pada kondisi lingkungan yang optimal. Dengan demikian, teknologi *CRISPR-Cas9* memberikan peluang besar dalam pengembangan varietas padi yang lebih adaptif terhadap perubahan lingkungan.

Secara konseptual, perkembangan ini menandai pergeseran paradigma dalam genetika molekuler tanaman dari sekadar identifikasi gen kandidat menuju rekayasa jaringan regulasi gen yang lebih terintegrasi. *Genome editing* tidak hanya digunakan untuk memodifikasi satu gen tertentu, tetapi juga untuk mengoptimalkan interaksi antarjalur regulasi yang mengontrol respons stres tanaman. Oleh karena itu, penerapan *CRISPR-Cas9* dalam genetika molekuler terapan memiliki potensi besar dalam mendukung pengembangan varietas padi yang lebih tangguh terhadap tekanan lingkungan dan perubahan iklim.

Evaluasi efektivitas, keunggulan, dan keterbatasan *CRISPR-Cas9* dibandingkan pendekatan pemuliaan dan bioteknologi lainnya

Tabel 3. Evaluasi *CRISPR-Cas9* Dibanding Pendekatan Lain dalam Peningkatan Toleransi Stres Abiotik Padi

Aspek Evaluasi	Temuan pada <i>CRISPR-Cas9</i>	Perbandingan dengan Metode Lain	Sumber Artikel
Presisi modifikasi gen	<i>CRISPR-Cas9</i> memungkinkan modifikasi gen secara spesifik pada lokus target sehingga menghasilkan mutasi terarah yang stabil dan fenotipe yang konsisten pada tanaman padi	Pemuliaan konvensional mengandalkan rekombinasi alami sehingga perubahan genetik kurang spesifik dan memerlukan seleksi berulang	(Bang et al., 2022; Li et al., 2024; Wairich et al., 2025; Xu et al., 2025; Yan et al., 2023; Zhou et al., 2023)
Kecepatan pengembangan varietas	<i>Genome editing</i> memungkinkan perubahan langsung pada gen target tanpa memerlukan banyak generasi persilangan	Pemuliaan konvensional dapat membutuhkan 6–10 generasi untuk memperoleh varietas stabil	(Xu et al., 2025; Yusof et al., 2023; Zhou et al., 2023)
Efektivitas peningkatan toleransi stres	Editing gen yang terlibat dalam regulasi stres meningkatkan toleransi terhadap kekeringan, salinitas, dan suhu melalui perubahan jalur fisiologis dan molekuler	Pendekatan transgenik juga efektif tetapi biasanya melibatkan penyisipan gen asing	(Deng et al., 2024; J. Kim et al., 2025; X. Kuang et al., 2026; Sheng et al., 2023; Wu et al., 2025; Xie et al., 2024)
Multiplex genome editing	Sistem <i>CRISPR</i> memungkinkan pengeditan beberapa gen sekaligus sehingga dapat meningkatkan toleransi terhadap multi-stres	Pemuliaan konvensional sulit melakukan modifikasi multi-gen secara simultan	(Bao et al., 2024; Li et al., 2023; Liu et al., 2025; Tao et al., 2023; Z. Wang et al., 2025)
Dampak fisiologis tanaman	Editing gen meningkatkan homeostasis ion, efisiensi penggunaan air, aktivitas enzim antioksidan, dan stabilitas pertumbuhan tanaman pada kondisi stres	Marker Assisted Selection hanya memilih alel yang sudah ada tanpa mengubah struktur gen secara langsung	(Mao et al., 2025; Sun et al., 2024; Xiong et al., 2024)

Fleksibilitas target gen	CRISPR dapat menargetkan berbagai jenis gen seperti <i>transcription factor</i> , regulator metabolik, dan gen jalur signaling stres	Mutasi alami terbatas pada variasi genetik yang tersedia dalam populasi	(M. Kim et al., 2023; Liao et al., 2022; Luo et al., 2026; Mao et al., 2025)
Risiko off-target	Mutasi di luar target dapat terjadi tetapi dapat diminimalkan melalui desain gRNA yang tepat dan optimasi sistem editing	Pemuliaan konvensional tidak memiliki risiko off-target molekuler tetapi menghasilkan perubahan genom yang tidak terkontrol	(Bang et al., 2022; Butt et al., 2022; Gautam et al., 2022)
Kendala transformasi genetik	Efisiensi transformasi dan regenerasi tanaman masih menjadi tantangan dalam aplikasi CRISPR pada beberapa varietas padi	Pemuliaan konvensional tidak memerlukan kultur jaringan atau transformasi genetik	(Akter et al., 2024; Naqvi et al., 2026; Yusof et al., 2023)
Regulasi dan penerimaan publik	Regulasi <i>genome editing</i> berbeda antar negara sehingga mempengaruhi implementasi varietas hasil CRISPR	Varietas hasil pemuliaan konvensional umumnya lebih mudah diterima oleh regulator dan masyarakat	(Beena et al., 2025; C. Kuang et al., 2025)

Hasil sintesis terhadap 31 artikel menunjukkan bahwa teknologi genome editing berbasis *CRISPR-Cas9* memiliki potensi besar dalam meningkatkan toleransi stres abiotik pada tanaman padi melalui modifikasi gen yang presisi dan terarah. Berbagai penelitian melaporkan bahwa sistem ini memungkinkan manipulasi gen regulator yang terlibat dalam mekanisme respons stres, seperti faktor transkripsi, transporter ion, jalur sinyal hormonal, serta sistem antioksidan tanaman. Modifikasi gen-gen tersebut terbukti mampu meningkatkan toleransi terhadap berbagai jenis cekaman lingkungan seperti kekeringan, salinitas, suhu ekstrem, maupun kombinasi multi-stres (Bang et al., 2022; Wairich et al., 2025; Xu et al., 2025).

Salah satu keunggulan utama *CRISPR-Cas9* dibandingkan pemuliaan konvensional adalah presisi modifikasi gen. Genome editing memungkinkan mutasi spesifik pada lokus target tanpa mempengaruhi sebagian besar latar belakang genetik tanaman, sehingga hubungan antara gen target dan perubahan fenotip dapat dianalisis secara lebih jelas. Berbeda dengan metode pemuliaan konvensional yang bergantung pada rekombinasi alami dan seleksi berulang, pendekatan ini memberikan kontrol yang lebih terarah terhadap perubahan genetik tanaman (Li et al., 2024; Yan et al., 2023; Zhou et al., 2023). Teknologi *CRISPR-Cas9* juga memberikan efisiensi waktu dalam pengembangan varietas tanaman. Perubahan genetik dapat dilakukan langsung pada gen

target tanpa memerlukan proses persilangan selama beberapa generasi. Dengan demikian, pengembangan galur tanaman toleran stres dapat dilakukan dalam waktu yang lebih singkat dibandingkan pemuliaan konvensional yang umumnya memerlukan beberapa generasi seleksi untuk memperoleh varietas stabil (Xu et al., 2025; Yusof et al., 2023).

Selain itu, *CRISPR-Cas9* memiliki fleksibilitas tinggi dalam penargetan gen, karena dapat digunakan untuk memodifikasi berbagai jenis gen yang terlibat dalam regulasi stres, termasuk transcription factors, regulator metabolik, dan komponen jalur signaling stres. Fleksibilitas ini memungkinkan eksplorasi berbagai simpul regulasi dalam jaringan respons stres tanaman yang sulit dicapai melalui variasi genetik alami (M. Kim et al., 2023; Liao et al., 2022; Luo et al., 2026). Perkembangan teknologi ini juga memungkinkan penerapan multiplex genome editing, yaitu pengeditan beberapa gen secara simultan dalam satu tanaman. Pendekatan ini penting karena toleransi terhadap cekaman abiotik umumnya dikendalikan oleh jaringan gen yang kompleks dan bersifat poligenik. Beberapa penelitian menunjukkan bahwa pengeditan simultan beberapa gen regulator dapat meningkatkan toleransi tanaman terhadap berbagai jenis stres secara lebih komprehensif dibandingkan modifikasi gen tunggal (Bao et al., 2024; Liu et al., 2025; Z. Wang et al., 2025).

Dari sisi respons fisiologis, tanaman padi hasil genome editing menunjukkan peningkatan

kemampuan adaptasi terhadap stres, seperti perbaikan homeostasis ion, efisiensi penggunaan air, stabilitas membran sel, serta peningkatan aktivitas sistem antioksidan. Perubahan tersebut menunjukkan bahwa modifikasi gen melalui *CRISPR-Cas9* dapat mempengaruhi jaringan regulasi molekuler yang mengontrol respons stres tanaman secara lebih luas (Mao et al., 2025; Sun et al., 2024; Xiong et al., 2024). Meskipun demikian, penerapan teknologi ini masih menghadapi beberapa keterbatasan, terutama potensi efek off-target, yaitu kemungkinan terjadinya mutasi pada lokasi genom yang tidak diinginkan. Walaupun desain guide RNA yang lebih akurat dan optimasi sistem editing telah mampu menurunkan risiko tersebut, aspek ini tetap menjadi perhatian dalam pengembangan tanaman hasil genome editing (Bang et al., 2022; Butt et al., 2022; Gautam et al., 2022).

Selain itu, efisiensi transformasi genetik dan regenerasi tanaman masih menjadi kendala teknis dalam beberapa penelitian, terutama pada varietas padi yang memiliki kemampuan regenerasi jaringan yang rendah. Proses kultur jaringan yang digunakan dalam transformasi genetik dapat mempengaruhi keberhasilan penerapan genome editing pada tingkat pemuliaan tanaman (Aker et al., 2024; Naqvi et al., 2026; Yusof et al., 2023). Faktor lain yang perlu diperhatikan adalah aspek regulasi dan penerimaan publik terhadap tanaman hasil genome editing. Regulasi terkait organisme hasil genome editing masih berbeda antar negara, sehingga dapat mempengaruhi implementasi teknologi ini dalam program pemuliaan tanaman secara luas (Beena et al., 2025; C. Kuang et al., 2025).

Secara keseluruhan, sintesis literatur menunjukkan bahwa *CRISPR-Cas9* memiliki keunggulan signifikan dibandingkan pendekatan pemuliaan konvensional dalam hal presisi modifikasi gen, kecepatan pengembangan varietas, serta fleksibilitas dalam manipulasi jaringan regulasi gen. Namun demikian, optimalisasi teknologi, peningkatan efisiensi transformasi, serta harmonisasi regulasi masih diperlukan untuk mendukung penerapan genome editing secara lebih luas dalam pengembangan varietas padi toleran stres abiotik di masa depan.

SIMPULAN DAN SARAN

Penelitian ini mensintesis perkembangan pemanfaatan teknologi *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* dalam meningkatkan toleransi stres abiotik pada tanaman padi melalui pendekatan systematic literature review. Sebanyak 31 artikel penelitian dianalisis untuk memperoleh gambaran komprehensif mengenai arah perkembangan riset *genome editing* pada padi, dan 22 artikel yang secara eksplisit melaporkan gen target, strategi pengeditan genom, serta dampak fenotipik digunakan dalam sintesis utama. Kajian ini berfokus pada identifikasi gen-gen kunci yang dimodifikasi melalui *CRISPR-Cas9* serta implikasinya terhadap peningkatan ketahanan tanaman terhadap berbagai cekaman lingkungan.

Hasil sintesis menunjukkan bahwa penelitian *genome editing* pada padi terutama menargetkan gen regulator yang memiliki peran sentral dalam jaringan respons stres abiotik. Kelompok gen yang paling sering dimodifikasi adalah transcription factors seperti NAC, DREB, bZIP, MYB, dan WRKY, yang berfungsi mengoordinasikan ekspresi gen respons stres. Selain itu, sejumlah penelitian juga menargetkan gen yang terlibat dalam homeostasis ion, jalur sinyal hormonal, metabolisme sekunder, serta sistem pertahanan antioksidan. Strategi *genome editing* yang paling dominan adalah knock-out gen melalui mutasi berbasis *CRISPR-Cas9*, sementara beberapa studi terbaru mulai mengembangkan pendekatan multiplex *genome editing* untuk memodifikasi lebih dari satu gen secara simultan.

Secara umum, tanaman padi hasil pengeditan genom menunjukkan peningkatan toleransi terhadap berbagai stres abiotik, termasuk kekeringan, salinitas, suhu ekstrem, dan stres oksidatif. Peningkatan toleransi tersebut berkaitan dengan perbaikan mekanisme fisiologis dan molekuler seperti peningkatan efisiensi penggunaan air, keseimbangan ion seluler yang lebih stabil, perlindungan membran sel, serta peningkatan kapasitas sistem antioksidan. Temuan ini menegaskan bahwa *CRISPR-Cas9* tidak hanya berfungsi sebagai alat validasi fungsi gen, tetapi juga sebagai platform rekayasa genom presisi untuk memperkuat mekanisme adaptasi tanaman terhadap tekanan lingkungan.

Dengan demikian, *genome editing* berbasis *CRISPR-Cas9* memiliki potensi besar dalam mendukung pengembangan varietas padi yang lebih adaptif terhadap perubahan lingkungan dan kondisi cekaman yang semakin kompleks. Ke depan, integrasi pendekatan *genome editing* dengan pemuliaan tanaman modern serta

eksplorasi jaringan regulasi gen yang lebih luas diharapkan dapat mempercepat pengembangan varietas padi unggul yang memiliki ketahanan multi-stres sekaligus mempertahankan stabilitas produktivitas.

DAFTAR RUJUKAN

- Akter, N., Kulsum, U., Moniruzzaman, M., Yasuda, N., & Akama, K. (2024). Truncation of the calmodulin binding domain in rice glutamate decarboxylase 4 (OsGAD4) leads to accumulation of γ -aminobutyric acid and confers abiotic stress tolerance in rice seedlings. *Molecular Breeding*, *44*(3). <https://doi.org/10.1007/s11032-024-01460-1>
- Bang, S., Choi, S., Jin, X., Jung, S., Choi, J., Seo, J. S., & Kim, J. (2022). Transcriptional activation of rice CINNAMOYL-CoA REDUCTASE 10 by OsNAC5, contributes to drought tolerance by modulating lignin accumulation in roots. *Plant Biotechnology Journal*, *20*(4), 736–747. <https://doi.org/10.1111/pbi.13752>
- Bao, H., Cui, Y., Zheng, X., Luo, C., Li, Y., & Chen, L. (2024). Decoding the role of OsPRX83 in enhancing osmotic stress tolerance in rice through ABA-dependent pathways and ROS scavenging. *Plant Signaling and Behavior*, *19*(1). <https://doi.org/10.1080/15592324.2024.2391134>
- Beena, S., Palaniswamy, R., Ramasamy, S. P., Rathnasamy, S. A., Eswaran, K., Radhamani, S., Pushpam, R., Manickam, S., & Muthurajan, R. (2025). The SPL gene family in rice: Master regulators of abiotic stress tolerance and prospects for crop resilience. *Plant Science Today*, *12*(sp4), 1–11. <https://doi.org/10.14719/pst.11235>
- Butt, H., Bazin, J., Prasad, K. V. S. K., Awad, N., Crespi, M. D., Aqeedy, A. S. N., & Mahfouz, M. M. (2022). The Rice Serine/Arginine Splicing Factor RS33 Regulates Pre-mRNA Splicing during Abiotic Stress Responses. *Cells*, *11*(11). <https://doi.org/10.3390/cells11111796>
- Deng, H., Cao, S., Zhang, G., Xiao, Y., Liu, X., Wang, F., Tang, W., & Lu, X. (2024). OsVPE2, a Member of Vacuolar Processing Enzyme Family, Decreases Chilling Tolerance of Rice. *Rice*, *17*(1). <https://doi.org/10.1186/s12284-023-00682-9>
- Gautam, T., Dutta, M., Jaiswal, V., Zinta, G., Gahlaut, V., & Singh, S. K. (2022). Emerging Roles of SWEET Sugar Transporters in Plant Development and Abiotic Stress Responses. *Cells*, *11*(8). <https://doi.org/10.3390/cells11081303>
- Kim, J., Lee, D., Choi, S., & Jang, C. (2025). OsPATA1 deficiency enhances ABA-dependent salt tolerance by sequestering OsEULD1b in the cytosol of rice. *Crop Journal*, *13*(5), 1409–1419. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2025.07.007>
- Kim, M., Ko, S., Jung, Y., Kang, K., Lee, Y., & Cho, Y. (2023). Knockout Mutants of OsPUB7 Generated Using CRISPR/Cas9 Revealed Abiotic Stress Tolerance in Rice. *International Journal of Molecular Sciences*, *24*(6). <https://doi.org/10.3390/ijms24065338>
- Kuang, C., Han, Z., Zhang, X., Chen, X., Gao, Z., & Zhu, Y. (2025). OsPIP2;1 Positively Regulates Rice Tolerance to Water Stress Under Coupling of Partial Root-Zone Drying and Nitrogen Forms. *International Journal of Molecular Sciences*, *26*(19). <https://doi.org/10.3390/ijms26199782>
- Kuang, X., Liu, R., Jin, L., Wang, S., Gao, S., & Qiu, Y. (2026). OsCBL10 negatively regulates salt tolerance at seedling stage in rice. *Plant Physiology and Biochemistry*, *231*. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.110999>
- Li, J., Chen, Y., Zhang, R., Wang, R., Wu, B., Zhang, H., & Xiao, G. (2024). OsWRKY70 Plays Opposite Roles in Blast Resistance and Cold Stress Tolerance in Rice. *Rice*, *17*(1). <https://doi.org/10.1186/s12284-024-00741-9>
- Li, J., Meng, L., Ren, S., Jia, C., Liu, R., Jiang, H., & Chen, J. (2023). OsGSTU17, a Tau Class Glutathione S-Transferase Gene, Positively Regulates Drought Stress Tolerance in *Oryza sativa*. *Plants*, *12*(17). <https://doi.org/10.3390/plants12173166>
- Liao, Y., Ali, A., Xue, Z., Zhou, X., Ye, W., Guo, D., Liao, Y., Jiang, P., Wu, T., Zhang, H., Xu, P., Chen, X., Zhou, H., Liu, Y., Wang, W., & Wu, X. (2022). Disruption of LLM9428/OsCATC

- Represses Starch Metabolism and Confers Enhanced Blast Resistance in Rice. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(7). <https://doi.org/10.3390/ijms23073827>
- Liu, T., Liu, L., Zhou, T., Chen, Y., Zhou, H., Lyu, J., Zhang, D., Shi, X., Yuan, Di., Ye, N., & Duan, M. (2025). Chalcone isomerase gene (OsCHI3) increases rice drought tolerance by scavenging ROS via flavonoid and ABA metabolic pathways. *Crop Journal*, 13(2), 372–384. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2025.01.019>
- Luo, H., Zou, H., Lin, S., Liu, J., Zhou, G., Gao, L., Huang, J., Li, J., Gao, J., & Ma, C. (2026). Multiplex Editing of OsMads26, OsBsr-d1, OsELF3-2 and OsERF922 with CRISPR/Cas9 Confers Enhanced Resistance to Pathogens and Abiotic Stresses and Boosts Grain Yield in Rice (*Oryza sativa*). *International Journal of Molecular Sciences*, 27(2). <https://doi.org/10.3390/ijms27020781>
- Mao, Y., Xiong, Y., Jiang, F., Wang, N., Shen, L., Liu, Y., Hou, Y., Xu, Y., Sun, M., Huang, P., & Yuan, X. (2025). Modulation of jasmonate signaling in rice (*Oryza sativa* L.) under abiotic stress: functional divergence of OsJAZ12 and OsJAZ13 in stress and hormone responses. *Plant Growth Regulation*, 105(5), 1777–1787. <https://doi.org/10.1007/s10725-025-01379-3>
- Moher, D., Liberati, A., Tetzlaff, J., Altman, D. G., Antes, G., Atkins, D., Barbour, V., Barrowman, N., Berlin, J. A., Clark, J., Clarke, M., Cook, D., D'Amico, R., Deeks, J. J., Devereaux, P. J., Dickersin, K., Egger, M., Ernst, E., Gøtzsche, P. C., ... Tugwell, P. (2009). Preferred reporting items for systematic reviews and meta-analyses: The PRISMA statement. *PLoS Medicine*, 6(7). <https://doi.org/10.1371/journal.pmed.1000097>
- Naqvi, Z. B., Liu, Y., Meng, W., Yin, W., Dong, N., Wang, X., Li, X., Yang, Y., Liu, J., Ma, H., Geng, S., Qian, J., Tong, H., & Niu, M. (2026). Time dependent heat stress responses in rice and the role of brassinosteroids in regulating thermotolerance. *Plant Physiology and Biochemistry*, 231. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2025.110996>
- Priharsari, D. (2022). Systematic Literature Review di Bidang Sistem Informasi dan Ilmu Komputer. *Jurnal Teknologi Informasi Dan Ilmu Komputer*, 9(2), 263. <https://doi.org/10.25126/jtiik.2022923884>
- Sheng, X., Ai, Z., Tan, Y., Hu, Y., Guo, X., Liu, X., Sun, Z., Yu, D., Chen, J., Tang, N., Duan, M., & Yuan, Di. (2023). Novel Salinity-Tolerant Third-Generation Hybrid Rice Developed via CRISPR/Cas9-Mediated Gene Editing. *International Journal of Molecular Sciences*, 24(9). <https://doi.org/10.3390/ijms24098025>
- Sun, S., Liu, D., Luo, W., Li, Z., Feng, J., Guo, Y., Chong, K., & Xu, Y. (2024). Domestication-selected COG4-OsbZIP23 module regulates chilling tolerance in rice. *Cell Reports*, 43(11). <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2024.114965>
- Tao, L., Wang, B., Xin, S., Li, W., Huang, S., Liu, L., Cui, J., Zhang, Q., & Cheng, X. (2023). A cluster of mutagenesis revealed an osmotic regulatory role of the OsPIP1 genes in enhancing rice salt tolerance. *Crop Journal*, 11(4), 1204–1217. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.04.010>
- Wairich, A., Wu, L., & Frei, M. (2025). Truncated OsVHA-c promotes drought stress tolerance in rice. *Plant Stress*, 18. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2025.101021>
- Wang, B., Wang, Y., Yu, W., Wang, L., Lan, Q., Wang, Y., Chen, C., & Zhang, Y. (2022). Knocking Out the Transcription Factor OsNAC092 Promoted Rice Drought Tolerance. *Biology*, 11(12). <https://doi.org/10.3390/biology11121830>
- Wang, Z., Zan, X., Chen, H., Zhu, J., Zhao, X., Chen, M., Kong, Y., Yang, J., Jia, X., Ye, X., Liu, C., Chen, R., Zhu, J., Zhu, J., & Li, L. (2025). OsSSID6 Negatively Regulates Salt Stress Tolerance in Rice (*Oryza Sativa* L.) via Metabolic Pathways and ROS Scavenging. *Rice*, 18(1). <https://doi.org/10.1186/s12284-025-00868-3>
- Wu, S., Chen, Y., Li, J., Fu, C., Luo, X., Wang, J., Wan, X., Huang, K., Zhou, H., Xie, G., Wu, Z., & Wang, L. (2025). Genome-wide

- analysis of the C2H2-type zinc finger protein family in rice (*Oryza sativa*) and the role of OsC2H2.35 in cold stress response. *Plant Stress*, *15*. <https://doi.org/10.1016/j.stress.2025.100772>
- Xie, Q., Zhang, Y., Wu, M., Chen, Y., Wang, Y., Zeng, Q., Han, Y., Zhang, S., Zhang, J., Chen, T., & Cai, M. (2024). Identification and Functional Analysis of KH Family Genes Associated with Salt Stress in Rice. *International Journal of Molecular Sciences*, *25*(11). <https://doi.org/10.3390/ijms25115950>
- Xiong, J., Wen, G., Song, J., Liu, X., Chen, Q., Zhang, G., Xiao, Y., Liu, X., Deng, H., Tang, W., Wang, F., & Lu, X. (2024). Knockout of the Chlorophyll a Oxygenase Gene OsCAO1 Reduces Chilling Tolerance in Rice Seedlings. *Genes*, *15*(6). <https://doi.org/10.3390/genes15060721>
- Xu, Z., Yang, Y., Zhang, F., Li, H., Ma, H., Wu, W., & Ding, Y. (2025). OsbZIP27 coordinates with OsHUB1 and OsHUB2 to modulate drought tolerance in rice. *Journal of Genetics and Genomics*, *52*(2), 168–178. <https://doi.org/10.1016/j.jgg.2024.11.016>
- Yan, J., Ninkuu, V., Fu, Z., Yang, T., Ren, J., Li, G., Yang, X., & Zeng, H. (2023). OsOLP1 contributes to drought tolerance in rice by regulating ABA biosynthesis and lignin accumulation. *Frontiers in Plant Science*, *14*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1163939>
- Yusof, A. A. M., Tamizi, A. A., Mohd-Zim, N. A., Sattar, S. S. A., Salleh, M. S., Azmi, N. S. A., Zainal, Z. Bin, Zainuddin, Z., & Samsulrizal, N. H. (2023). Development of CRISPR/Cas9 Construct in Rice (*Oryza sativa* subsp. *indica*) Using Golden Gate Cloning Method Towards Drought Tolerance. *Journal of Tropical Life Science*, *13*(2), 257–276. <https://doi.org/10.11594/jtls.13.02.04>
- Zhou, Y., Zhang, Z., Zhao, X., Liu, L., Tang, Q., Fu, J., Tang, X., Yang, R., Lin, J., Liu, X., & Yang, Y. (2023). Receptor-Like Cytoplasmic Kinase STK Confers Salt Tolerance in Rice. *Rice*, *16*(1). <https://doi.org/10.1186/s12284-023-00637-0>