

Suhu Tinggi Berpengaruh Negatif pada Perkembangan Polen Cabai (*Capsicum annum* L.) cv. Tanjung-2

(High Temperature Has Negative Impact on Pollen Development in Chili Pepper (*Capsicum annum* L.) cv. Tanjung-2)

Iriawati, Isqim Oktaviani, Ahmad Faizal*

(Diterima April 2018/Disetujui November 2019)

ABSTRAK

Perkembangan organ reproduksi jantan pada tumbuhan merupakan tahapan yang sangat rentan terhadap berbagai cekaman abiotik. Pada penelitian ini, tanaman cabai (*Capsicum annum*) cv. Tanjung-2 umur reproduktif didedahkan pada suhu tinggi (rata-rata siang/malam = 36/33°C) untuk melihat pengaruh suhu pada perkembangan polen, khususnya pada tahapan mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis. Pengamatan dilakukan pada sampel antera dari kuncup bunga cabai berukuran <2,5 mm; 3–4,5 mm; 4,5–7 mm; dan 7–11 mm. Hasil penelitian menunjukkan bahwa tahapan awal mikrosporogenesis sangat sensitif terhadap perlakuan suhu tinggi yang ditunjukkan dengan penurunan persentase pembelahan sel pada tahap meiosis. Selain itu, perlakuan suhu tinggi menghambat perkembangan tetrad hingga 2%. Mikrospora dan polen yang dihasilkan juga berukuran lebih kecil dengan lapisan eksin yang lebih tipis yang menyebabkan penurunan viabilitas polen hingga 90%. Berdasarkan hasil tersebut dapat disimpulkan bahwa suhu tinggi berpengaruh negatif pada perkembangan organ reproduksi jantan pada cabai, termasuk mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis. Dengan demikian, perlu pengembangan strategi yang diharapkan dapat mengatasi masalah cekaman suhu tinggi pada tanaman sehingga tidak berdampak pada penurunan produktivitas tanaman cabai.

Kata kunci: *Capsicum annum*, mikrogametogenesis, mikrosporogenesis, suhu tinggi

ABSTRACT

The development of male reproductive organ in plants is seriously affected by the adverse abiotic stresses. In this study, we investigated pollen development, particularly at microsporogenesis and micro gametogenesis stages of chili pepper (*Capsicum annum*) cv. Tanjung-2 upon exposure with high temperature (day/night = 36/33°C). For this objective, anther of different flower sizes ranging from <2.5 mm; 3–4.5 mm; 4.5–7 mm; to 7–11 mm from treated and non-treated plants were collected. The results revealed that the early microsporogenesis stage was highly sensitive to high temperature indicated by a low progression of cells into subsequent process in meiotic division. This result was followed by the inhibition of tetrad formation up to 2%. Consequently, plant produced smaller microspores and pollens with thin exin that resulted in the decreased pollen viability to 90%. In conclusion, high temperature has negative impact on the development of male reproductive program in chili pepper, including microsporogenesis and micro gametogenesis. Extending approach should be allocated to overcome this problem so that such environmental stress would not decrease the productivity of chili pepper.

Keywords: *Capsicum annum*, high temperature, microgametogenesis, microsporogenesis

PENDAHULUAN

Cekaman lingkungan merupakan faktor yang sangat berpengaruh pada produksi tanaman budi daya di seluruh belahan dunia dan cekaman suhu tinggi memegang peranan yang krusial di antara cekaman-cekaman lingkungan yang lainnya. Cekaman suhu tinggi merupakan bentuk cekaman yang kompleks, yang meliputi durasi, fluktuasi, dan intensitas suhu di atas suhu yang optimal untuk pertumbuhan. Suhu tinggi juga diketahui sebagai salah satu faktor utama

yang membatasi pertumbuhan dan perkembangan pada beberapa tanaman budi daya di Asia, antara lain padi, gandum, kentang, tomat, dan cabai (Paupière *et al.* 2014). Pengaruh pemanasan global dengan prediksi kenaikan suhu 1–3°C selama abad 21 berpotensi menurunkan hasil pertanian yang disebabkan oleh cekaman kenaikan suhu dalam jangka panjang dan akan memengaruhi tingkat kelulushidupan dan produksi tanaman budi daya (Irenaeus & Mitra 2014).

Cabai adalah salah satu tanaman budi daya yang tumbuh terutama di negara beriklim tropis. Tanaman cabai memiliki bunga dengan tipe kasmogami atau penyerbukan terjadi pada saat bunga mekar. Dengan demikian, penyerbukan silang pada cabai sangat mudah terjadi (Putra *et al.* 2016). Pendedahan suhu tinggi pada tanaman cabai dapat menyebabkan

Kelompok Keilmuan Sains dan Bioteknologi Tumbuhan,
Sekolah Ilmu dan Teknologi Hayati, Institut Teknologi
Bandung, Ganesha 10 Bandung 40132

* Penulis Korespondensi: Email: afaizal@sith.itb.ac.id

gangguan pada setiap tahapan perkembangan bunga, baik sebelum maupun sesudah polinasi, sehingga menurunkan produktivitas buah yang dihasilkan. Perkembangan setiap tahapan sebelum terjadinya polinasi, yang meliputi mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis, menjadi hal yang paling krusial karena tahapan ini yang akan menentukan keberhasilan polinasi dan fertilisasi (Erickson & Markhart 2002). Studi sebelumnya menunjukkan bahwa mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis merupakan tahapan yang paling rentan terhadap cekaman lingkungan seperti suhu tinggi (Storme & Geelen 2014; Mesihovic *et al.* 2016; Santiago & Sharkey 2019).

Pengaruh suhu tinggi pada proses mikrosporogenesis telah dipelajari pada beberapa jenis tanaman budi daya. Pada beberapa tanaman, seperti kacang-kacangan dan serelia, suhu yang tinggi dapat menyebabkan perkembangan mikrospora yang kurang baik setelah fase perkembangan tetrad menjadi mikrospora (Porch & Jahn 2001; Djanaguiraman *et al.* 2017). Hal ini berpengaruh pada pembentukan polen yang tidak normal dan menurunkan tingkat viabilitas polen. Perlakuan suhu tinggi pada tanaman jagung dan tomat juga menurunkan viabilitas polen dan jumlah polen yang berdampak pada penurunan kuantitas dan kualitas buah yang dihasilkan (Erickson & Markhart 2002; Irenaesus & Mitra 2014; Sage *et al.* 2015). Dengan demikian, penelitian mengenai pengaruh pendedahan suhu tinggi pada perkembangan organ reproduksi jantan tanaman cabai, khususnya pada fase perkembangan mikrospora dan polen, diharapkan dapat mengatasi masalah dalam budi daya cabai di Indonesia yang erat kaitannya dengan fenomena peningkatan suhu akibat pemanasan global.

METODE PENELITIAN

Studi Pendahuluan

Studi pendahuluan dilakukan untuk memastikan apakah ukuran atau panjang kuncup bunga memiliki korelasi dengan setiap tahapan mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis tanaman cabai. Studi pendahuluan diawali dengan memisahkan kuncup bunga dengan panjang yang berbeda-beda dari mulai panjang kuncup <2,5 mm; 3–4,5 mm; 4,5–7 mm; dan 7–11 mm. Panjang kuncup diukur mulai dari dasar perhiasan bunga (reseptakel). Berbagai ukuran kuncup bunga tersebut selanjutnya difiksasi yang diawali dengan perendaman antera ke dalam vial yang berisi larutan Farmer (alkohol absolut:asam asetat glasial = 3:1) selama 3 jam. Antera kemudian diinkubasi ke dalam campuran larutan HCl 1 N: asam asetat (3:1) selama 15 menit, kemudian dibilas dengan air mengalir selama 15 menit. Sampel diwarnai dengan pewarna asetokarmin 1% selama 1 jam pada suhu 60°C, selanjutnya dibilas dan direndam dengan asam asetat 45% selama 12 jam pada suhu ruang. Antera diamati dengan metode *squash* di bawah mikroskop cahaya Nikon Eclipse E800.

Pendedahan Suhu Tinggi

Tanaman dibagi menjadi tanaman kontrol dan perlakuan. Suhu rata-rata siang dan malam untuk tanaman kontrol masing-masing sebesar 27 dan 24°C. Tanaman perlakuan didedahkan pada suhu siang/malam (36/33°C) selama 14 hari menggunakan pemanas ruangan dari fase awal mikrosporogenesis sampai fase akhir mikrogametogenesis atau sebelum bunga antesis.

Pengamatan Mikrosporogenesis dan Mikrogametogenesis

Hasil dari studi pendahuluan tentang korelasi ukuran kuncup bunga dengan tahapan mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis digunakan sebagai acuan waktu pengambilan kuncup bunga. Masing-masing 9 sampel bunga dengan ukuran berbeda diambil secara acak baik dari tanaman yang telah didedahkan suhu tinggi, maupun dari tanaman kontrol. Pengamatan kemudian dilakukan pada tiap tahapan mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis dengan metode yang sama seperti yang dilakukan pada studi pendahuluan.

Pengamatan Viabilitas Polen

Pengamatan viabilitas polen dilakukan dengan cara memanen polen dari bunga yang sudah antesis dipilih 9 sampel bunga secara acak dari masing-masing perlakuan. Sampel kemudian diletakkan di kaca objek, ditetesi FDA 0,1% dan diamati dengan mikroskop fluoresens.

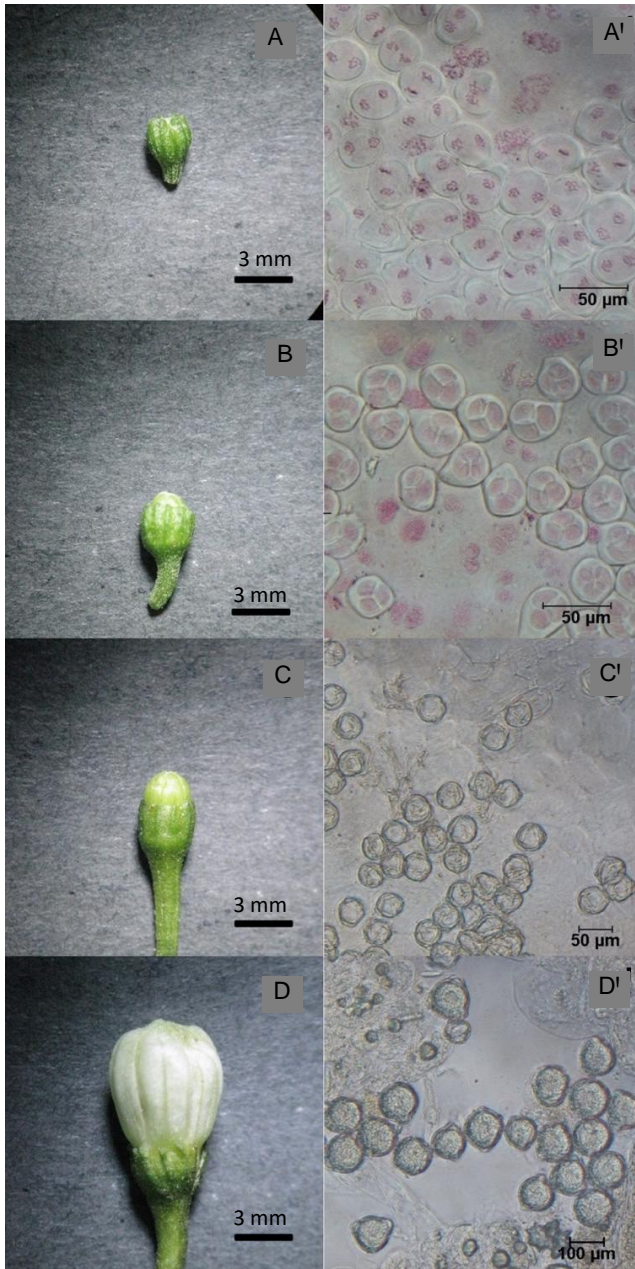
Analisis Statistik

Persentase keberhasilan pembentukan tetrad pada mikrospora tanaman perlakuan dan kontrol, dihitung pada stadium tetrad dari mikrosporogenesis. Hasil yang diperoleh kemudian dianalisis dengan uji statistik menggunakan *Independent T-Test* ($P < 0,05$). Uji statistik yang sama dilakukan pada diameter mikrospora, diameter polen, dan persentase viabilitas polen pada tanaman kontrol dan perlakuan.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Tahapan awal mikrosporogenesis adalah fase meiosis yang bersesuaian dengan kuncup bunga berukuran <2,5 mm dengan ciri-ciri kelopak masih tertutup, belum ada mahkota, dan kuncup masih hijau (Gambar 1A). Tahapan ini merupakan tahap sebelum dan selama pembelahan meiosis. Tahapan selanjutnya ialah ketika kuncup bunga berukuran 3–4,5 mm dengan ciri-ciri kelopak yang sudah memulai pemisahan dan mahkota mulai terlihat. Pada ukuran tersebut, tanaman berada pada tahap pembentukan tetrad (Gambar 1B). Selanjutnya mikrospora sudah memasuki tahap *young microspore* dan bebas antara satu dengan lainnya. Pada tahap ini, kuncup bunga memiliki panjang sekitar 4,5–7 mm dengan ciri-ciri mahkota sudah mulai terlihat jelas (Gambar 1C).

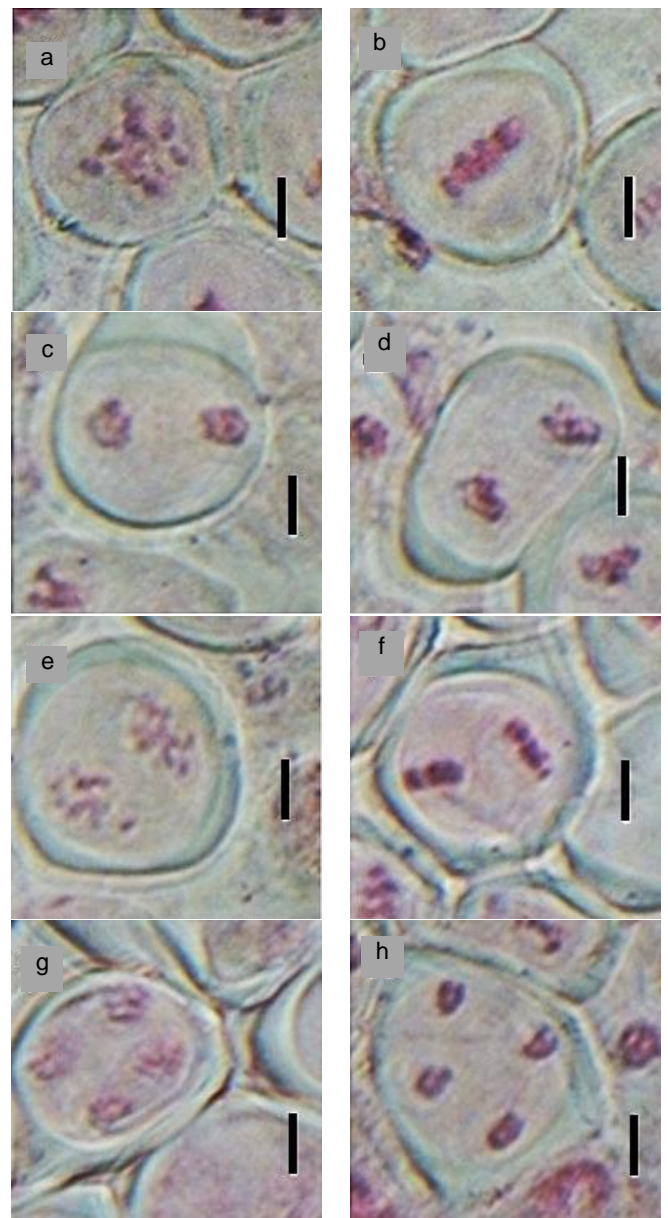
Tahap terakhir ialah tahap polen terjadi ketika panjang kuncup bunga mencapai 7–11 mm dan mahkota yang berkembang sempurna atau pada saat 1 hari sebelum bunga antesis (Gambar 1D). Penelitian yang dilakukan pada 3 kultivar *C. annuum* yang berbeda oleh Parra-Vega *et al.* (2013) juga menunjukkan bahwa ukuran kuncup bunga dan ukuran antera berkorelasi dengan urutan perkembangan organ bunga pada tanaman



Gambar 1 A–D menunjukkan representasi dari ukuran kuncup yang digunakan pada penelitian ini. A <2,5 mm; B 3–4,5 mm; C 4,5–7 mm; dan D 7–11 mm. A'–D' menunjukkan adanya hubungan tahapan perkembangan mikrospora dan polen dengan panjang kuncup bunga seperti ditunjukkan pada Gambar A–D. A' meiosis; B' tetrad; C' *young microspore*; dan D' *mature pollen*.

cabai. Ukuran antera yang berbeda menunjukkan tahapan mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis yang berbeda-beda pula (Guo *et al.* 2015; Walbot & Egger 2016).

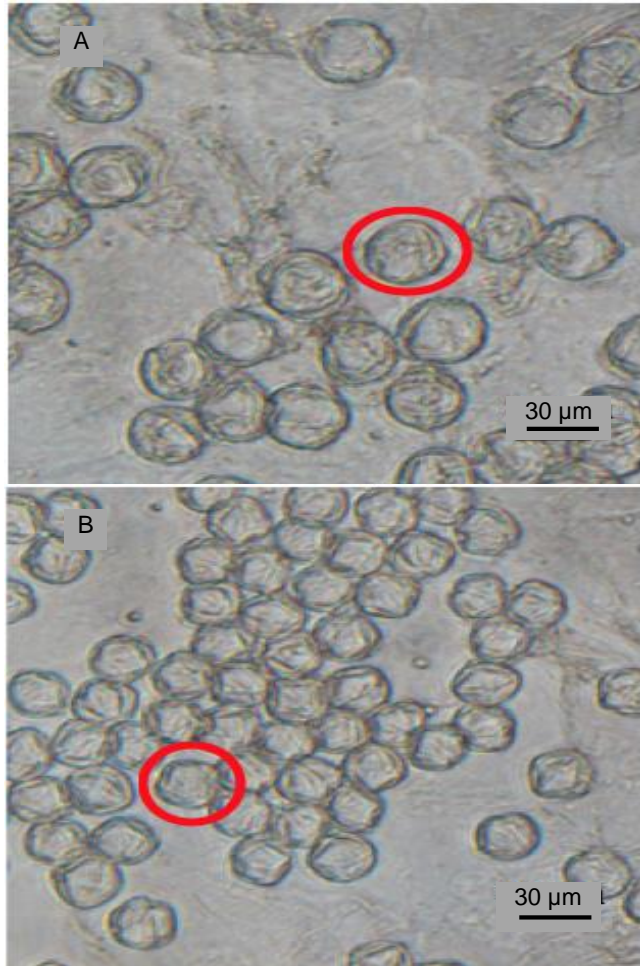
Tanaman kontrol maupun tanaman perlakuan secara keseluruhan dapat melalui semua tahapan proses meiosis sampai akhirnya masuk ke tahap pembentukan tetrad (Gambar 2). Namun demikian, pada awal tahapan mikrosporogenesis, yaitu meiosis, suhu tinggi menghambat proses meiosis yang ditunjukkan dengan persentase tahapan meiosis II yang lebih rendah pada tanaman perlakuan dibandingkan dengan tanaman kontrol (Tabel 1). Hal ini kemungkinan terjadi karena suhu tinggi dapat



Gambar 2 Tahapan meiosis pada tanaman cabai; a) Profase I, b) Metafase I, c) Anafase I, d) Telofase I, e) Profase II, f) Metafase II, g) Anafase II, dan h) Telofase II. Bar = 10 µm.

menghambat proses kondensasi kromosom dan laju sintesis DNA pada tahap meiosis (Storme & Geelen 2014). Hal ini juga berpengaruh pada perkembangan selanjutnya ketika tanaman perlakuan memiliki persentase kegagalan dalam membentuk tetrad mencapai 2% dibandingkan tanaman kontrol yang 100% menghasilkan tetrad (Gambar 3). Kondisi serupa juga diamati pada tanaman tomat yang didedahkan pada suhu tinggi (40°C) selama tahap meiosis yang berdampak pada gangguan perkembangan tetrad (Snider & Oosterhuis 2011). Perlakuan suhu tinggi dapat menyebabkan perubahan orientasi spindle pada meiosis II yang diatur oleh γ -tubulin pada *microtubule-organizing centre* (Storme & Geelen 2014). Perubahan orientasi spindle dapat mengakibatkan kesalahan pada pembelahan meiosis sehingga menyebabkan kegagalan pembentukan tetrad dan menghasilkan sel dalam bentuk monad, dyad, atau triad. Mason *et al.* (2011) melaporkan hal yang sama pada 3 spesies *Brassica* yang menghasilkan bentuk dyad dan triad yang disebabkan oleh pembentukan spindle yang abnormal.

Perbedaan juga terlihat jelas pada tahap mikrospora. Mikrospora tanaman cabai yang terdedah suhu tinggi umumnya gagal berkembang mencapai ukuran normal. Mikrospora tanaman yang terdedah suhu tinggi mempunyai ukuran yang lebih kecil dan berbeda signifikan dibandingkan dengan ukuran mikrospora pada tanaman kontrol (Gambar 4). Rata-rata ukuran diameter mikrospora pada tanaman kontrol dan mikrospora hasil pendedahan suhu tinggi masing-masing sebesar 37,88 dan 28,57 μm (Tabel 2). Suhu tinggi kemungkinan dapat menyebabkan terhambatnya suplai nutrisi ke mikrospora sehingga mikrospora tidak berkembang layaknya mikrospora normal, yang terlihat dengan parameter ukuran yang lebih kecil. Selain itu,



Gambar 4 (A) Tahap mikrospora dengan ukuran normal pada tanaman kontrol dan B) Dibandingkan dengan ukuran mikrospora yang lebih kecil pada tanaman perlakuan.

Tabel 1 Evaluasi pengaruh suhu tinggi pada persentase pembelahan meiosis I dan II pada tanaman cabai cv. Tanjung

Sampel	Meiosis I				Meiosis II			
	Profase (%)	Metafase (%)	Anafase (%)	Telofase (%)	Profase (%)	Metafase (%)	Anafase (%)	Telofase (%)
Kontrol	3,0 ± 2,3	5,0 ± 3,4	2,0 ± 1,9	4,0 ± 2,8	18,0 ± 5,9	28,0 ± 5,3	33,0 ± 6,9	7,0 ± 4,4
Perlakuan	6,0 ± 4,2	32,0 ± 6,8	8,0 ± 4,0	15,0 ± 4,2	23,0 ± 4,3	7,0 ± 3,8	5,0 ± 2,9	4,0 ± 2,9



Gambar 3 A) Tanaman kontrol 100% membentuk tetrad, B) Temperatur tinggi mengakibatkan sebagian sel gagal membentuk tetrad menghasilkan monad (lingkaran merah), dan C) Juga terlihat dalam bentuk dyad dan triad (lingkaran merah).

suhu tinggi juga dapat memengaruhi sintesis β -1,3-glucanase yang merupakan enzim untuk mendegradasi dinding sel kalose pada tetrad sehingga mikrospora bebas antara satu dengan lainnya. Dinding sel kalose pada tetrad yang tidak terdegradasi dapat menyebabkan aborsi mikrospora (Storme & Geelen 2014; Rieu *et al.* 2017).

Suhu tinggi juga berpengaruh pada kondisi polen yang diproduksi oleh tanaman. Polen pada tanaman perlakuan memperlihatkan ciri-ciri abnormal, yaitu ukurannya yang mengecil, tampak kosong, dan lapisan eksin tipis, sedangkan polen normal pada tanaman kontrol mempunyai warna yang lebih pekat dan eksin yang tebal (Gambar 5). Rata-rata ukuran diameter polen normal hasil perlakuan adalah 73,16 μ m, atau jauh lebih kecil dibandingkan dengan ukuran diameter polen normal, yaitu sebesar 97,89 μ m (Tabel 2). Ukuran polen yang lebih kecil pada tanaman perlakuan dan lapisan eksin yang lebih kecil kemungkinan disebabkan karena suhu tinggi menghambat suplai nutrisi dan menyebabkan kegagalan sintesis sporo-

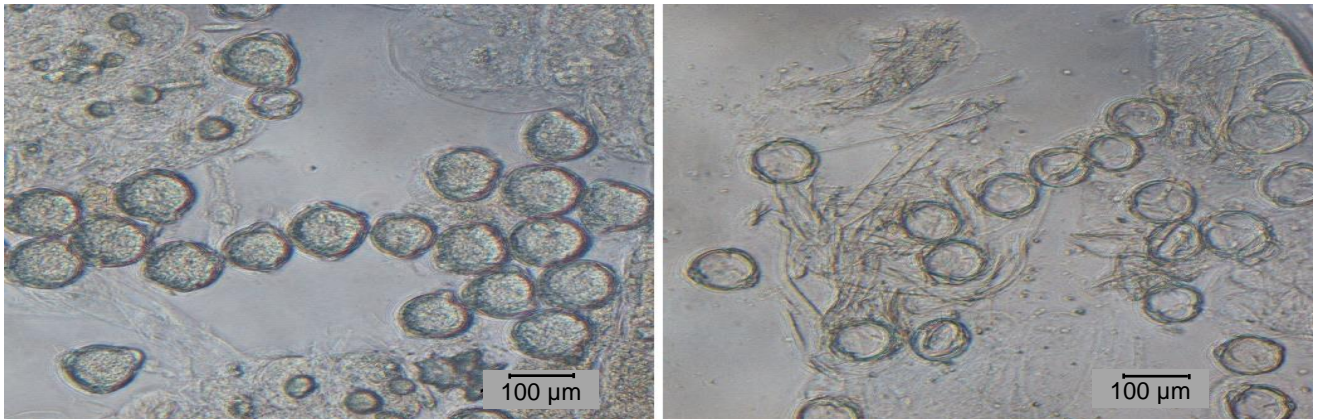
pollenin yang merupakan bahan baku utama untuk pembentukan eksin polen (Rieu *et al.* 2017). Polen yang kosong umumnya menandakan bahwa polen tersebut tidak viabel. Uji viabilitas polen menunjukkan bahwa polen yang viabel berpendar ketika direaksikan dengan FDA (Gambar 6). Hal ini berdampak pada penurunan viabilitas polen cabai hingga 90% (Tabel 2).

Penurunan viabilitas polen akibat pendedahan suhu tinggi telah dilaporkan pada berbagai tanaman budidaya, seperti tanaman padi, jagung, dan gandum (Giorno *et al.* 2013). Penurunan viabilitas ini berhubungan dengan metabolisme karbohidrat dan pati selama perkembangan antera (Bhandari *et al.* 2016; Müller & Rieu 2016). Pada suhu lingkungan yang optimal, akumulasi pati akan meningkat terutama pada sitoplasma sel vegetatif pada tahap awal perkembangan polen (polen mitosis I). Namun, kandungan pati akan menurun seiring dengan peningkatan kandungan gula terlarut yang berasal dari hidrolisis pati dan mencapai maksimal pada saat antesis (Dwivedi *et al.* 2017).

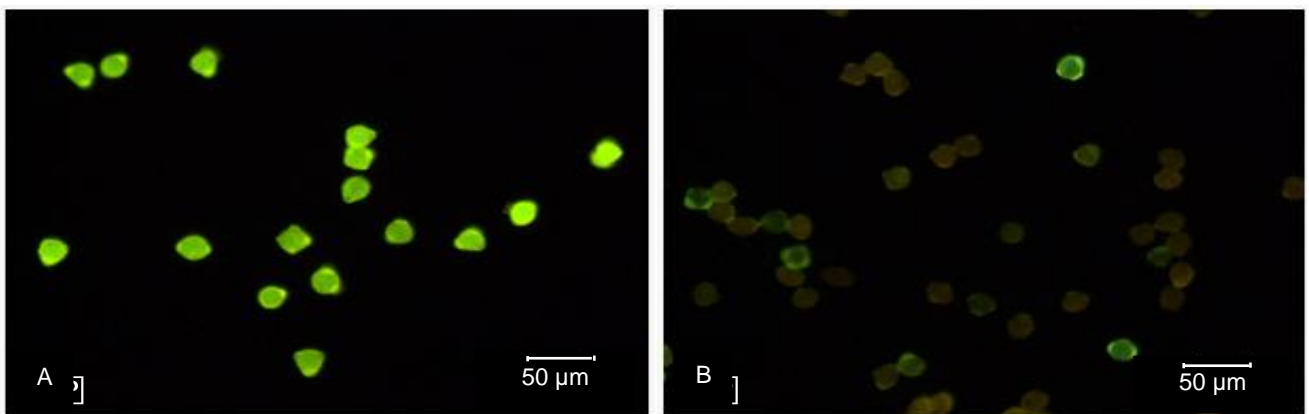
Tabel 2 Pengaruh suhu tinggi pada perkembangan mikrospora dan polen tanaman cabai cv. Tanjung

Sampel	Pembentukan tetrad (%)	Diameter mikrospora (μ m)	Diameter polen (μ m)	Viabilitas polen (%)
Kontrol	100,0 \pm 0,0	37,8 \pm 2,1	97,9 \pm 5,0	100,0 \pm 0,0
Perlakuan	98,6 \pm 1,7	28,6 \pm 0,9	73,2 \pm 3,0	10,8 \pm 9,3
Signifikasi	*	*	*	*

Keterangan: * = Perbedaan signifikan ($P < 0,05$) berdasarkan uji *Independent T-test*.



Gambar 5 A) Polen dengan ukuran dan karakter normal dari sampel tanaman normal dan B) Dibandingkan dengan polen yang dihasilkan pada tanaman perlakuan yang berukuran lebih kecil, eksin lebih tipis, dan kosong.



Gambar 6 A) Viabilitas polen pada tanaman kontrol dan perlakuan dan B) Polen yang berpendar menunjukkan viabilitas.

Suhu tinggi dapat menghambat akumulasi pati selama perkembangan polen. Suhu tinggi juga menyebabkan penurunan jumlah heksosa pada tahap akhir perkembangan polen. Hal tersebut berkaitan dengan inhibisi aktivitas enzim *acid invertase* pada antera. Enzim ini berperan dalam hidrolisis sukrosa menjadi heksosa yang berdampak pada pengurangan suplai heksosa dari antera ke polen (García *et al.* 2015; Müller & Rieu 2016). Hal ini yang menjadi penyebab utama penurunan viabilitas polen karena karbohidrat diketahui sebagai sumber energi untuk pematangan dan pembentukan tabung polen. Pada akhir perkembangan bunga, suhu tinggi pada beberapa spesies anggota famili Solanaceae menginduksi pembentukan etilen dengan cara akumulasi 1-amino cloropropane-1-carboxylic (ACC) dan induksi aktivitas ACC oxidase pada bunga. Peningkatan konsentrasi etilen diketahui dapat mempertahankan kualitas polen akibat efek yang ditimbulkan oleh cekaman suhu tinggi (Paupière *et al.* 2014; Storme & Geelen 2014; Solankey *et al.* 2015).

KESIMPULAN

Suhu tinggi berpengaruh negatif pada perkembangan organ reproduksi jantan termasuk setiap tahapan mikrosporogenesis dan mikrogametogenesis. Hal ini juga berdampak pada penurunan viabilitas polen yang dihasilkan tanaman cabai cv. Tanjung-2.

DAFTAR PUSTAKA

- Bhandari K, Siddique KHM, Turner NC, Kaur J, Singh S, Agrawal SK, Nayyar H. 2016. Heat stress at reproductive stage disrupts leaf carbohydrate metabolism, impairs reproductive function, and severely reduces seed yield in lentil. *Journal of Crop Improvement*. 30: 118–151. <https://doi.org/10.1080/15427528.2015.1134744>
- Djanaguiraman M, Perumal R, Jagadish SVK, Ciampitti IA, Welti R, Prasad PVV. 2017. Sensitivity of sorghum pollen and pistil to high-temperature stress. *Plant, Cell & Environment*. 1–18. <https://doi.org/10.1111/pce.13089>
- Dwivedi SK, Basu S, Kumar S, Kumar G, Prakash V, Kumar S, Mishra JS, Bhatt BP, Malviya N, Singh GP, Arora A. 2017. Heat stress induced impairment of starch mobilisation regulates pollen viability and grain yield in wheat: study in Eastern Indo-Gangetic Plains. *Field Crops Research*. 206: 106–114. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.03.006>
- Erickson AN, Markhart AH. 2002. Flower developmental stage and organ sensitivity of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) to elevated temperature. *Plant, Cell & Environment*. 25: 123–130. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00807.x>
- García CC, Guarnieri M, Pacini E, Arroyo J. 2015. Carbohydrate metabolism before and after dehiscence in the recalcitrant pollen of pumpkin (*Cucurbita pepo* L.). *Plant Biology*. 17: 734–739. <https://doi.org/10.1111/plb.12279>
- Giorno F, Wolters-Arts M, Mariani C, Rieu I. 2013. Ensuring reproduction at high temperatures. The heat stress response during anther and pollen development. *Plants*. 2: 489–506. <https://doi.org/10.3390/plants2030489>
- Guo Z, Chen D, Schnurbusch T. 2015. Variance components, heritability and correlation analysis of anther and ovary size during the floral development of bread wheat. *Journal of Experimental Botany*. 66: 3099–3111. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv117>
- Irenaeus T, Mitra SK. 2014. Understanding the pollen and ovule characters and fruit set of fruit crops in relation to temperature and genotype—a review. *Journal of Applied Botany and Food Quality*. 187: 157–167.
- Mason AS, Nelson MN, Yan G, Cowling WA. 2011. Production of viable male unreduced gametes in *Brassica* interspecific hybrids is genotype specific and stimulated by cold temperatures. *BMC Plant Biology*. 11: 103. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-11-103>
- Mesihovic A, Iannaccone R, Firon N, Fragkostefanakis S. 2016. Heat stress regimes for the investigation of pollen thermotolerance in crop plants. *Plant Reproduction*. 29: 93–105. <https://doi.org/10.1007/s00497-016-0281-y>
- Müller F, Rieu I. 2016. Acclimation to high temperature during pollen development. *Plant Reproduction*. 29: 107–118. <https://doi.org/10.1007/s00497-016-0282-x>
- Parra-Vega V, González-García B, Seguí-Simarro JM. 2013. Morphological markers to correlate bud and anther development with microsporogenesis and microgametogenesis in pepper (*Capsicum annuum* L.). *Acta Physiologiae Plantarum*. 35: 627–633. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1104-x>
- Paupière M, van Heusden A, Bovy A. 2014. The metabolic basis of pollen thermo-tolerance: perspectives for breeding. *Metabolites*. 4: 889–920. <https://doi.org/10.3390/metabo4040889>
- Porch TG, Jahn M. 2001. Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant, Cell & Environment*. 24: 723–731. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00716.x>
- Putra DP, Dahelmi, Salmah S, Swasti E. 2016. Pollination in chili pepper (*Capsicum annuum* L.) by

- Trigona laeviceps* and *T. minangkabau* (Hymenoptera, Mliponinin). *Journal of Entomology and Zoology Studies*. 4: 191–194
- Rieu I, Twell D, Firon N. 2017. Pollen development at high temperature: from acclimation to collapse. *Plant Physiology*. 173: 1967–1976. <https://doi.org/10.1104/pp.16.01644>
- Santiago JP, Sharkey TD. 2019. Pollen development at high temperature and role of carbon and nitrogen metabolites. *Plant, Cell & Environment*. 42: 2759–2775. <https://doi.org/10.1111/pce.13576>
- Sage TL, Bagha S, Lundsgaard-Nielsen V, Branch HA, Sultmanis S, Sage RF. 2015. The effect of high temperature stress on male and female reproduction in plants. *Field Crops Research*. 182: 30–42. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2015.06.011>
- Sneider JL, Oosterhuis DM. 2011. How does timing, duration, and severity of heat stress influence pollen-pistil interactions in angiosperm?. *Plant Signal Behavior*. 6: 930–933. <https://doi.org/10.4161/psb.6.7.15315>
- Solankey SS, Singh RK, Baranwal DK, Singh DK. 2015. Genetic expression of tomato for heat and drought stress tolerance: an overview. *International Journal of Vegetable Science*. 21: 496–515. <https://doi.org/10.1080/19315260.2014.902414>
- Storme ND, Geelen D. 2014. The impact of environmental stress on male reproductive development in plants: biological processes and molecular mechanisms. *Plant, Cell & Environment*. 37: 1–18. <https://doi.org/10.1111/pce.12142>
- Walbot V, Egger RL. 2016. Pre-meiotic anther development: cell fate specification and differentiation. *Annual Review of Plant Biology*. 67: 365–395. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043015-111804>