

# SISTEM PERTAHANAN TANAMAN KEDELAI YANG MENDAPAT PERLAKUAN CEKAMAN KEKERINGAN

Violita<sup>\*)</sup> dan Hamim<sup>\*\*)</sup>

<sup>\*)</sup>Staf Pengajar Jurusan Biologi FMIPA UNP

<sup>\*\*)</sup>Penulis untuk korespondensi Jurusan Biologi FMIPA UNP

## ABSTRACT

*Defender system of plant to drought application were observed on 3 cultivated soy beans (Glycine max L.), and wild soybean (G. tomentella). The study was designed to examine relative water content (KAR) and antioxidant enzyme activity of soybean exposed to drought stress. Plants were grown in 8 kg pot containing soil and sand (1:1, v/v) in the greenhouse. Drought stress was provided by withholding water for 12 days (cultivated soybean) and 22 days (wild soybean). Observation was carried out by measuring media water content (KAM), KAR, and antioxidant enzymes activity. The drought caused decrease of KAM and KAR of all plants. Antioxidant enzyme activities generally increased in response to drought until 10 days of the treatment, and then decreased when leaf KAR dropped below 50% (12 days after drought stressed for cultivated soybean and 18 days for wild soybean).*

**Keyword:** drought, KAR, antioxidant enzyme

---

## PENDAHULUAN

Banyak tanaman yang tidak tahan terhadap cekaman kekeringan. Salah satu penyebab utamanya adalah kerusakan pada tanaman akibat tingginya produksi *reactive oxygen species* (ROS) selama cekaman kekeringan (Jiang dan Zhang, 2002). Produksi ROS yang tinggi ini diinduksi oleh foto oksidatif yang terjadi selama kekeringan berat. Fotooksidatif ini diawali dengan terjadinya fotoinhibisi pada awal cekaman kekeringan, yaitu ketika laju asimilasi CO<sub>2</sub> menurun dan dibawah kondisi cahaya berlebihan. Pada kondisi ini tanaman masih bisa menghambat atau menyelamatkan dari kerusakan aparatus fotosintesis. Namun jika kekeringan terus berlangsung, maka akan terjadi foto oksidatif yang mengakibatkan kerusakan permanen pada aparatus fotosintesis atau lebih dikenal dengan klorosis dan nekrosis. Hal ini terjadi karena tingginya produksi ROS pada daun tanaman yang diketahui sebagai stres oksidatif (Marschner, 1995).

ROS ini akan terus diproduksi selama cekaman kekeringan, karena aktivitas enzim siklus kalvin menurun dan produksi NADP<sup>+</sup> sebagai penerima elektron pada rantai transpor elektron fotosintesis terhambat, sehingga terjadi penyerapan energi oleh oksigen. Proses selanjutnya akan terbentuk senyawa radikal bebas seperti: Diantaranya meliputi molekul-molekul seperti: superoksida (O<sub>2</sub><sup>-</sup>), singlet oxygen (<sup>1</sup>O<sub>2</sub>), radikal hidroksil (OH) dan hidrogen peroksida (H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>) (McKersie dan Leshem, 1994), yang akan menimbulkan kerusakan pada tanaman. Pada tingkat yang lebih nama akan menimbulkan kematian pada tanaman (Apel dan Hirt, 2004).

Untuk meminimalisir stres oksidatif ini tanaman memiliki tiga mekanisme penyelamatan selama kekeringan yaitu; membuang kelebihan energi dari transpor elektron foto sintesis melalui pelepasan dalam bentuk panas yaitu adanya violaxanthin deepoksidasi, proses biokimia seperti fotorespirasi (Taiz dan Zeiger,

2002; Hamim, 2004), dan penyelamatan ROS dengan membentuk senyawa antioksidan (Marshner, 1995) dan enzim antioksidan (Apel dan Hirt, 2004).

Selain itu tanaman memiliki mekanisme penyelamatan ROS yang lain yang terkait dengan pencegahan kerusakan kloroplas, yaitu dengan adanya *water-water cycle* untuk mengurangi stres oksidatif (Asada, 2006; Rizhsky et al., 2003). *Water-water cycle* ini terkait dengan pengaturan aliran elektron fotosintesis, terutama pada kondisi kekurangan  $\text{NADP}^+$  sebagai penerima elektron fotosintesis, yaitu ketika fiksasi  $\text{CO}_2$  terbatas atau terhambat (Asada, 1999). Hal ini terjadi karena penurunan pembukaan stomata yang akan menghambat masuknya  $\text{CO}_2$  ke dalam daun sebagai adaptasi tanaman dalam menghadapi cekaman kekeringan (Berkowitz, 1998). Penyelamatan ROS dengan adanya *water-water cycle* ini melibatkan enzim-enzim antioksidan seperti; superoksida dismutase (SOD), askorbat peroksidase (APX), glutathion reduktase (GR) (Asada, 1999), catalase, dan MDA reduktase (Asada, 2006).

Kedelai yang termasuk tanaman  $\text{C}_3$  memiliki sifat yang sangat sensitif terhadap perlakuan cekaman kekeringan. Tanaman  $\text{C}_3$  cenderung mengalami penurunan pertumbuhan dan kerusakan selama cekaman kekeringan. Hal ini terkait dengan tipe kloroplas tanaman  $\text{C}_3$  yang hanya memiliki sel mesofil saja. Di dalam sel mesofil ini terdapat enzim rubisko yang dapat berikatan dengan  $\text{CO}_2$  dan  $\text{O}_2$  (bersifat karboksilase –oksigenase), sehingga ketika kekeringan terjadi maka pengurangan pembukaan stomata sebagai adaptasi tanaman dalam menghadapi kekeringan menjadi kendala bagi rubisko tanaman  $\text{C}_3$  untuk berikatan dengan  $\text{CO}_2$ , akibat persaingan dengan  $\text{O}_2$ , sehingga cenderung terjadi fotorespirasi (Taiz dan Zeiger, 2002). Selain itu kondisi ini juga akan memudahkan stimulasi pembentukan ROS akibat tingginya fotooksidatif yang terjadi (Marschner, 1995).

Pada penelitian ini digunakan empat tanaman kedelai yang memiliki respon berbeda terhadap kekeringan. Hasil penelitian yang diperoleh diharapkan dapat memberikan informasi tambahan tentang sistem pertahanan tanaman dalam menghadapi cekaman kekeringan. Selain itu diharapkan dapat memberikan informasi tambahan tentang usaha pemuliaan tanaman pada lahan kering, yaitu dengan mengamati aktivitas enzim antioksidan tanaman kedelai yang mendapat cekaman keke-riangan.

## METODE PENELITIAN

Dalam percobaan ini digunakan tiga varietas kedelai budidaya, yaitu: Tidar (toleran kekeringan), Burangrang (agak toleran), dan Panderman (peka), dan kedelai liar (*Glycine tometella*). Benih kedelai budidaya yang digunakan diperoleh dari Balai Penelitian Kacang-kacangan dan Umbi-umbian (Balitkabi) Malang, kedelai liar diperoleh dari Pusat Penelitian Bioteknologi IPB. Media tanam yang digunakan adalah campuran pasir dan tanah dengan perbandingan 1:1 (v/v).

Percobaan disusun dengan Rancangan Acak Lengkap Faktorial (2 faktor). Faktor pertama adalah jenis tanaman yang terdiri dari 4 faktor, yaitu 3 varietas kedelai budi daya, dan kedelai liar, sedangkan faktor kedua adalah cekaman kekeringan yang terdiri dari dua faktor yaitu mendapat cekaman kekeringan dan tidak mendapat cekaman kekeringan (kontrol).

Benih ditanam di dalam polybag ber kapasitas 8 kg media tanam yang telah disiapkan. Setiap polybag ditanami 4 benih yang kemudian djarangkan menjadi 2 tanaman setelah 1 minggu. Pada saat penanaman dilakukan pemupukan dasar dengan menggunakan NPK (15:15:15) dan TSP dengan dosis masing-masing 0,6 dan 0,4 g per polybag. Setelah berumur 4 minggu, tanaman diberi perlakuan kekeringan, yaitu dengan jalan menunda penyiraman selama 12 hari untuk kedelai budidaya dan 22 hari untuk kedelai liar, sedangkan sebagai kon

tolnya, tanaman disiram setiap hari hingga mendekati kapasitas lapang. Pemberian perlakuan cekaman kekeringan dilakukan dengan membiarkan tanaman sampai tanaman mengalami kelayuan berat, namun tidak sampai mati, karena tanaman akan disiram kembali untuk melihat kemampuannya sembuh dari cekaman.

Pengamatan dilakukan terhadap Kadar Air Media tanam (KAM), kadar air relatif (*Relative wáter content*, KAR), laju fotosintesis daun, tingkat kerusakan akibat *reactive oxygen species* (ROS), dan aktivitas enzim antioksidan (superoksida dismutase/SOD, askorbat peroksidase/APX dan glutati6n reduktase/GR). KAM ditentukan dengan metode penimbangan dan pengepungan dengan oven pada suhu 80 °C selama 2 hari. KAR diukur dengan mengambil 10 potongan sampel daun berdiameter 1 cm menggunakan cork borer. Sampel daun yang diperoleh ditimbang untuk mendapatkan berat segar (BS), kemudian dilakukan hidrasi selama 24 jam dalam botol kecil untuk mendapatkan berat jenuh (BJ). Sampel selanjutnya di oven pada suhu 80 °C selama 2 hari untuk memperoleh berat kering (BK), KAR didapat dengan rumus:

$$\text{KAR} = (\text{BS} - \text{BK}) / (\text{BJ} - \text{BK}) \times 100 \%$$

Persiapan ekstrak enzim. Daun diekstrak dengan menggunakan metode Jiang and Huang (2001). Sebanyak 0,2 g sampel daun digerus dengan 4 ml larutan yang mengandung 50 mM buffer fosfat PH 7,0, 1 % polyvinylpyrrolidone dan 0,2 mM asam askorbat. Hasil gerusan disentrifus pada 15000 g selama 30 menit dan supernatant diperoleh digunakan sebagai bahan untuk analisis enzim.

Aktivitas GR ditentukan berdasarkan penurunan absorban pada 340 nm selama 1 menit (Cakmak *et al.*, 1993). Campuran reaksi mengandung 1 mM EDTA, 0,5 mM GSSG, 0,15 mM NADPH, 100 mM buffer sodium phosphate (pH 7,8) dan 0,5 mL ekstrak enzim. Aktivitas enzim dinyatakan dalam per berat unit protein. Kandungan

protein diukur dengan menggunakan bovine serum albumin sebagai standar berdasarkan metode Bradford (1976).

Aktivitas SOD diukur dengan spektrofotometer. Pengukuran dilakukan dengan menghambat pembentukan blue diformazan dengan keberadaan riboflavin/nitroblue tetrazolium (NBT) dan cahaya. Ekstrak daun (30 µL) dimasukkan ke dalam tabung yang mengandung 1 mL sodium fosfat 50 mM (pH 7,8), EDTA 0,1 mM, riboflavin 0,3 mM. Setelah inkubasi selama 5 menit pada suhu kamar, ditambahkan (NBT) 0,03 mM. Larutan tersebut diberi cahaya lampu (75 W, 20 cm di bawah larutan) selama 3 menit dan diukur dengan spektrofotometer pada panjang gelombang 560 nm. Larutan tanpa ekstrak daun digunakan sebagai kontrol. Aktivitas enzim dinyatakan dalam unit mg<sup>-1</sup> protein; satu unit merupakan 50 % penghambatan pembentukan blue diformazan (Beauchamp dan Fridovich, 1971 *cit* Pritchard *et al.*, 2000).

Adapun aktivitas Askorbat peroksidase (APX) diukur berdasarkan penurunan absorban pada 290 nm selama 1 menit (Nakano dan Asada, 1981). Campuran reaksi mengandung 50 mM bufer fosfat (pH 7,0), 0,5 mM asam askorbat, 0,1 mM EDTA dan 0,1 mM hidrogen peroksida.

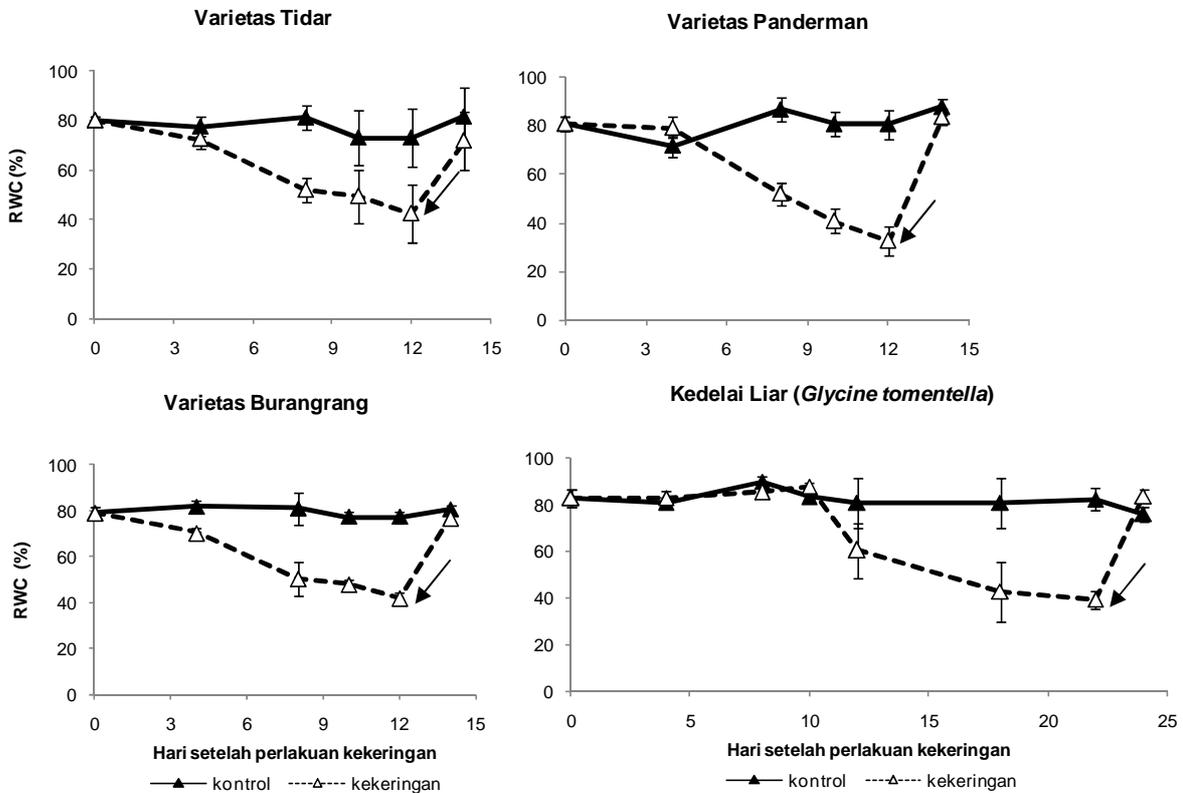
## HASIL DAN PEMBAHASAN

### Status air tanaman

Perlakuan cekaman kekeringan menyebabkan perubahan pada proses fisiologi tanaman. Hal ini terkait dengan kandungan air media (KAM) tanam. Penurunan KAM terjadi dengan semakin lamanya periode kekeringan. Penurunan KAM terjadi hingga 60 % dari media kontrol (data tidak diperlihatkan). Penurunan KAM ini berbanding lurus dengan penurunan kadar air relatif (KAR) daun. Penurunan KAR perlakuan dibawah KAR tanaman kontrol dimulai sejak 4 hari setelah pemberian perlakuan kekeringan. Penurunan terus berlanjut dengan semakin menurunnya KAM. Pada hari ke-12 setelah

perlakuan kekeringan, KAR daun menurun sampai dibawah 50 %. Berbeda dengan kedelai budidaya, kedelai liar masih memiliki KAR diatas 50 %. Penurunan

KAR dibawah 50 % baru terjadi pada hari ke-18 setelah perlakuan cekaman kekeringan pada Gambar 1.



Gambar 1. Kadar air relatif (KAR) tanaman kedelai, tanda panah menunjukkan titik *rewatering*

Jika diamati pada Gambar 1, terlihat bahwa varietas Tidar sebagai varietas toleran mengalami penurunan yang lebih rendah dari pada varietas Burangrang dan Panderman. Namun kedelai liar lebih bisa bertahan sampai hari ke-22 setelah cekaman kekeringan. Telah diketahui bahwa KAR daun merupakan parameter yang menggambarkan status air daun tanaman, sehingga penurunan nilai KAR yang tajam sering berakibat pada penurunan laju metabolisme sel daun.

*Rewatering* dapat meningkatkan KAR daun sampai pada tingkat yang sama dengan KAR daun tanaman kontrol setelah dua hari *recovery* (Gambar 1). Peningkatan KAR ini terjadi seiring dengan peningkatan KAM. Peningkatan KAR daun setelah *rewatering* ini diperlukan untuk perbaikan

tanaman dari kerusakan akibat perlakuan cekaman kekeringan.

#### Aktivitas enzim antioksidan

Enzim antioksidan dibentuk tanaman sebagai salah satu penyelamat dari stres oksidatif ini antara lain meliputi: glutathion reduktase (GR), superoksida dismutase (SOD) dan askorbat peroksidase (APX). Berikut ini akan dilihat respon masing-masing enzim tersebut selama mendapat cekaman kekeringan.

Aktivitas enzim menunjukkan perbedaan nyata antara perlakuan kekeringan dan kontrol. Pada stres ringan (4 hari setelah perlakuan kekeringan) tanaman kedelai budidaya maupun kedelai liar belum memperlihatkan kenaikan aktivitas GR. Kenaikan aktivitas GR mulai terjadi pada 8 hari setelah perlakuan kekeringan.

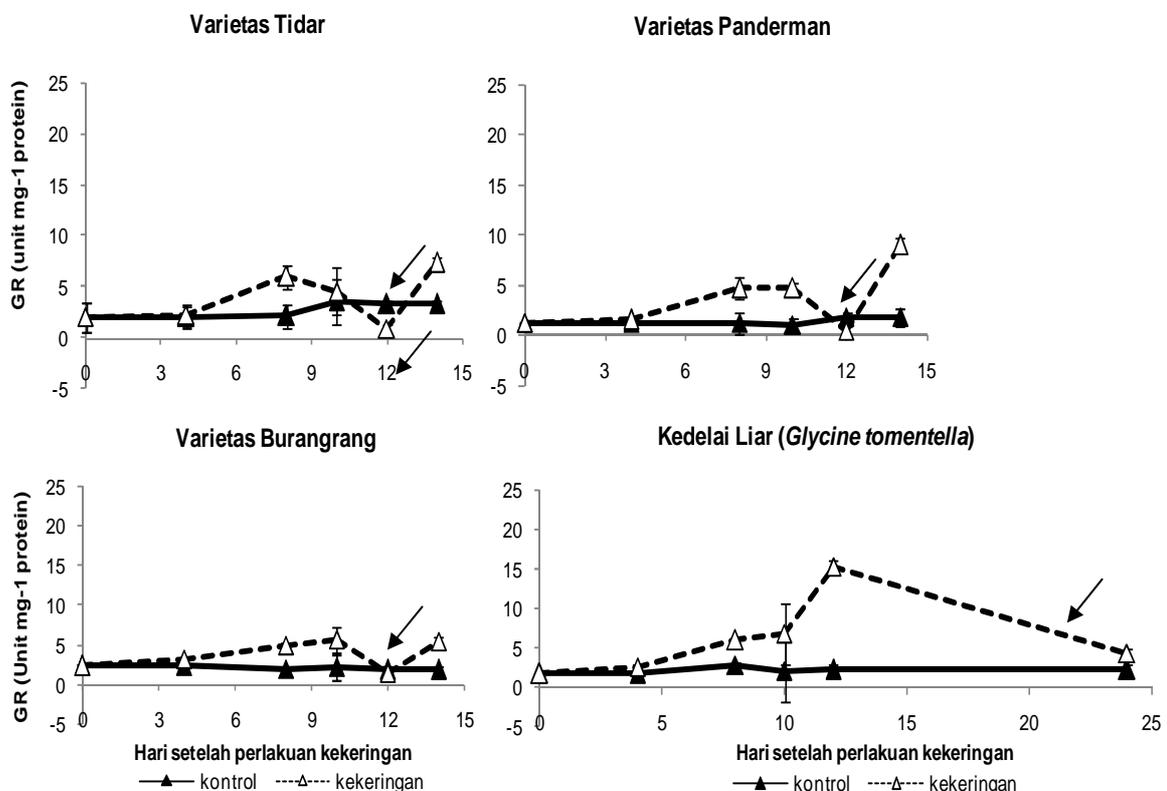
Kenaikan aktivitas GR ini umumnya terjadi kenaikan sampai 10 hari setelah perlakuan keke- rangan (Gambar 4), yaitu pada saat KAR daun masih  $\leq 50\%$ , penurunan GR terjadi pada 12 hari setelah perlakuan keke- rangan (stres sangat berat), yaitu ketika KAR daun lebih rendah dari  $50\%$  (Gambar 1). Namun pada kedelai liar yang dapat bertahan sampai 22 hari setelah perlakuan keke- rangan, peningkatan GR terjadi sampai 12 hari setelah perlakuan keke- rangan (Gambar 2), yaitu ketika KAR daun masih di atas  $50\%$ .

Hal yang sama juga terjadi pada SOD. Peningkatan umumnya sampai hari ke-10, kemudian menurun seiring dengan semakin beratnya stres air yang dialami tanaman. Ada sedikit perbedaan pada varietas Panderman dan Tidar, peningkatan akti- vitas SOD hanya sampai hari ke-8 setelah perlakuan keke- rangan, yaitu mencapai nilai  $1,24 \text{ unit mg}^{-1} \text{ protein}$  (varietas Tidar) dan  $0,97 \text{ unit mg}^{-1} \text{ protein}$  (varietas Panderman), kemudian mengalami penu-

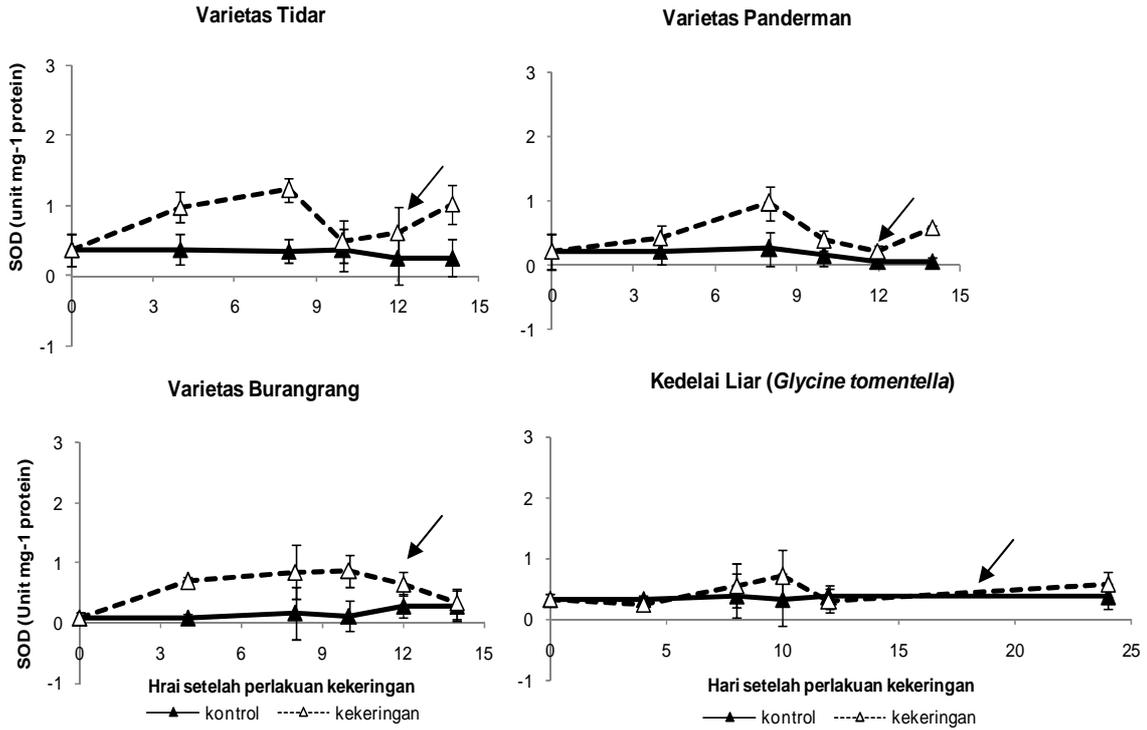
runan sampai hari terakhir cekaman keke- rangan (Gambar 3).

Pola yang sama juga ditunjukkan oleh aktivitas APX, namun terdapat sedikit perbedaan bahwa peningkatan APX pada tanaman umumnya pada 8 hari setelah perlakuan keke- rangan, baik kedelai budi daya maupun kedelai liar. Kemudian mulai menurun sampai 12 hari perlakuan keke- rangan (Gambar 4).

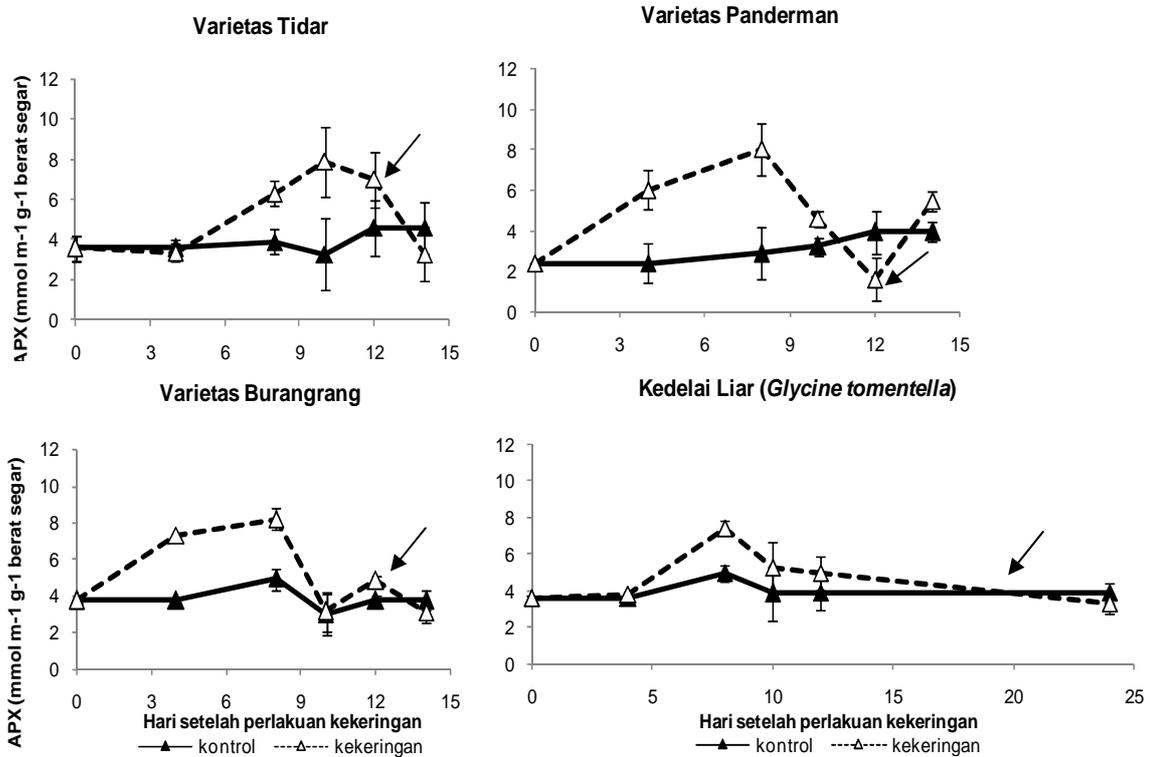
*Rewatering* pada tanaman umumnya dapat meningkatkan kembali aktivitas en- zim antioksidan, hal ini terjadi seiring de- ngan peningkatan KAR daun. Peningkatan aktivitas enzim antioksidan ini dibutuhkan tanaman dalam hal penyelamatan terhadap kerusakan akibat stres oksidatif yang dialami tanaman selama perlakuan cekam- an keke- rangan. Walaupun ada perbedaan pada beberapa tanaman, hal ini terkait dengan perbedaan respon tanaman dalam menghadapi stres oksidatif pada kondisi cekaman keke- rangan.



Gambar 2. Aktivitas Glutathione Reduktase (GR) tanaman kedelai, tanda panah menunjukkan titik *rewatering*.



Gambar 3. Aktivitas Supeoksida dismutase (SOD) tanaman kedelai, tanda panah menunjukkan titik *rewatering*.



Gambar 4. Aktivitas Askorbat Peroksidase (APX) tanaman kedelai, tanda panah menunjukkan titik *rewatering*.

Perlakuan cekaman kekeringan menimbulkan respon yang hampir sama pada tiap varietas tanaman. Perbedaannya terlihat pada kemampuan dalam mempertahankan KAR daun. Kemampuan mempertahankan nilai KAM ini dipengaruhi oleh faktor fisiologi tanaman. Tanaman toleran (Tidar) memiliki mekanisme tertentu dalam mempertahankan KAR daun dibandingkan tanaman peka (Panderman), sehingga lebih bisa bertahan pada kondisi kekeringan. Salah satunya terkait dengan enzim antioksidan yang dihasilkan selama perlakuan kekeringan (dibahas pada pembahasan berikutnya).

Sebagaimana terjadi pada tanaman umumnya, penurunan KAR daun ini diikuti oleh kehilangan turgor daun dan akhirnya terjadi kelayuan, penutupan stomata, penurunan fotosintesis dan mempengaruhi proses metabolisme dasar lainnya (Kramer, 1995). Kehilangan turgor akibat penurunan KAR daun berkaitan dengan kondisi air media tanam. Pada kondisi normal, dimana potensial air media lebih tinggi dari pada potensial air tanaman, tanaman akan dapat menyerap air dengan baik. Proses ini berlangsung hingga terjadi keseimbangan, yaitu potensial air sel tanaman akan meningkat sama dengan potensial air media sehingga tekanan turgor bernilai positif (Taiz dan Zeiger, 2002). Ketika cekaman kekeringan terjadi, dimana KAM rendah yaitu mencapai rata-rata nilai 10 %, laju penyerapan air oleh tanaman menurun, sehingga KAR daun juga ikut menurun dan akan menurunkan tekanan turgor sel (Marschner, 1995).

Penurunan KAR daun akan meningkatkan penurunan konduktansi stomata dan dengan perlahan akan menurunkan laju difusi CO<sub>2</sub> ke dalam daun. Penurunan konsentrasi CO<sub>2</sub> yang terjadi dengan sendirinya akan menurunkan laju fotosintesis (Lawlor, 2002). Penurunan konduktansi stomata ini umumnya terjadi pada tanaman untuk mengurangi kehilangan air yang berlebihan akibat stres air yang terjadi (Medrano *et al.*, 2002). Namun, dengan

menurunnya pembukaan stomata, tanaman akan mengalami perubahan fisiologi, diantaranya adalah mulai terjadi hambatan difusi CO<sub>2</sub> ke dalam sel daun. Proses selanjutnya akan mengakibatkan penurunan fiksasi CO<sub>2</sub> (Hamim, 2005) yang akan menginduksi terbentuknya senyawa oksidatif atau dikenal dengan *reactive oxygen species* (ROS). Jika kekeringan terus berlangsung lama, tanaman akan mengalami stres oksidatif, sehingga akan terjadi kerusakan pada tanaman (Blokchina *et al.*, 2003).

*Rewatering* dapat meningkatkan KAR daun sampai pada tingkat yang sama dengan RWC daun tanaman kontrol setelah dua hari *recovery*. Blanco *et al.* (2002) telah melakukan penelitian terhadap tanaman *Cistus albidus* dan *Cistus monspeliensis* diperoleh bahwa terjadi peningkatan KAR daun setelah 7 hari *rewatering*. Peningkatan KAR daun ini diperlukan untuk perbaikan tanaman dari kerusakan akibat perlakuan cekaman kekeringan. Air sebagai komponen utama tanaman dibutuhkan untuk berbagai proses metabolisme tanaman untuk pertumbuhan dan perkembangan tanaman termasuk transportasi air dan mineral. Pada kondisi ini tanaman telah mampu kembali menjaga keseimbangan gradien potensial osmotik antara media akar dan tajuk (Taiz dan Zeiger, 2002).

Cekaman oksidatif pada tanaman dapat menginduksi tanaman untuk membentuk sistem pertahanan melalui suatu mekanisme penyelamatan. Mekanisme penyelamatan ini antara lain melalui perubahan aktivitas enzim-enzim antioksidan, diantaranya adalah; glutathione reduktase (GR), superoksida dismutase (SOD) dan askorbat peroksidase (APX).

GR dapat merubah H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> melalui siklus glutathione untuk mengurangi tingginya tingkat penurunan askorbat pada kloroplas (Jiang dan Huang, 2001). Peningkatan sistem penyelamatan H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> seiring dengan peningkatan laju pembentukan H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>. Peningkatan GR dapat melindungi kompo

nen kloroplas melawan oksidasi oleh  $H_2O_2$  (Foster dan Hess, 1980). Beberapa peneliti juga melaporkan tentang peningkatan aktivitas GR selama cekaman kekeringan pada beberapa tumbuhan, sebagai contoh; Castillo (1996) menemukan bahwa aktivitas GR terus meningkat walaupun ketika defisit air yang berat (pada KAR 50%) yaitu pada tanaman CAM *Sedum album* L. Sedangkan Jiang dan Huang (2001) memperoleh hasil bahwa aktivitas GR menurun ketika KAR daun turun dibawah 50% ketika cekaman kekeringan. Perbedaan hasil ini terjadi kemungkinan karena adanya perbedaan jenis tanaman dan toleransi tanaman tersebut terhadap kondisi cekaman kekeringan.

*Rewatering* umumnya meningkatkan kembali aktivitas GR setelah mengalami penurunan pada akhir perlakuan kekeringan. Peningkatan aktivitas GR ini merupakan penyelamatan ROS yang dilakukan tanaman setelah mengalami periode cekaman kekeringan. Hal ini diduga terkait dengan KAR tanaman. Peningkatan KAR setelah *rewatering* diikuti oleh peningkatan aktivitas GR. Dimana mulai berfungsi kembali proses-proses fisiologi dan metabolisme dalam tanaman.

Peningkatan aktivitas SOD saat mengalami cekaman mencerminkan aktivitas metabolisme tanaman dalam mengurangi akumulasi  $O_2^-$  di dalam sel. Pengukuran aktivitas enzim merupakan hasil dari sintesis dan degradasi, maka penurunan yang terjadi pada aktivitas SOD saat kekeringan berat dapat dikatakan akibat dari penurunan sintesis atau peningkatan degradasi dari enzim tersebut. Selain itu akumulasi  $H_2O_2$  saat kekeringan juga dapat menurunkan aktivitas SOD (Zhang dan Kirkham 1994).

Aktivitas SOD terjadi pada transpor elektron PS II dengan triplet oksigen sebagai substratnya. Peningkatan SOD akan seiring dengan peningkatan triplet oksigen. Namun dengan semakin lamanya

kekeringan dan semakin berlimpahnya triplet oksigen, maka SOD tidak sanggup lagi untuk mereaksikan triplet oksigen yang berlimpah (McKersie dan Leshem, 1994). Pada kondisi ini, triplet oksigen yang memiliki afinitas tinggi terhadap ikatan rangkap asam lemak akan lebih cenderung untuk berikatan dengan rantai asam lemak tak jenuh pada membran tilakoid, sehingga terjadi peningkatan peroksidasi lipid (salah satunya menghasilkan MDA).

Menurut Wang dan Huang (2004) *rewatering* pada tanaman yang mendapat perlakuan stres kekeringan dan stres panas dapat meningkatkan aktivitas SOD, hal ini penting bagi tanaman untuk perbaikan dari kondisi stres oksidatif. Walaupun tidak semua tanaman mengalami peningkatan setelah *rewatering* (terlihat pada varietas Burangrang), hal ini diduga terkait dengan respon tanaman setelah mengalami periode cekaman kekeringan. Namun bisa dikatakan peningkatan aktivitas SOD meningkat setelah *rewatering*.

Sistem penyelamatan stres oksidatif yang terjadi akibat peningkatan stres oksidatif tidak hanya dari peningkatan level SOD saja, tetapi juga dari kombinasi peningkatan aktivitas SOD dan APX pada tanaman tembakau transgenik (*Nicotiana tabacum*) (Gupta *et al.*, 1993). Peningkatan aktivitas APX umumnya terjadi seiring dengan peningkatan aktivitas SOD. Telah diketahui bahwa APX merupakan enzim yang terkait dengan perubahan produk ( $H_2O_2$ ) yang direaksikan oleh SOD menjadi molekul air pada siklus askorbat-glutaion (Noctor dan Foyer, 1998). Sehingga bisa dikatakan bahwa peningkatan aktivitas SOD juga akan meningkatkan aktivitas APX.

*Rewatering* pada tanaman umumnya menurunkan aktivitas APX sampai pada tingkat yang sama dengan kontrol. Penurunan ini terjadi karena produksi ROS pada tanaman yang terkena cekaman kekeringan sudah mulai mengalami penurunan setelah pemberian air kembali pada tanaman.

## KESIMPULAN

Perlakuan kekeringan pada tanaman dapat menurunkan KAR daun. Sistem penyelamatan tanaman terhadap stres oksidatif dilakukan dengan meningkatkan aktivitas enzim antioksidan (GR, SOD, dan APX) khususnya pada saat tanaman mengalami stres kekeringan berat. Aktivitas enzim antioksidan ini umumnya mengalami peningkatan 2 sampai 9 kali pada hari ke-10 setelah perlakuan cekaman kekeringan yaitu pada batas nilai KAR sekitar 50 %.

## DAFTAR PUSTAKA

- Apel K dan Hirt H. (2004). **Reactive Oxygen Species: metabolism, oxydative stress, and signal transduction.** *Plant Biol* 55:373-399.
- Asada K. (1999). **The water-water cycle chloroplasts : scavenging of active oxygens and dissipation of excess photons.** *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol Biol* 50 : 601-639.
- Asada K. (2006). **Production and scavenging of reactive oxygen species in chloroplasts and their functions.** *Plant Physiol* 141: 391-396.
- Berkowitz GA. (1998). **Water and Salt Stress. In: Raghavendra AS (ed). Photosynthesis: A Comprehensive Treatise.** Cambridge: Cambridge University Pr; p. 226-237.
- Blokhina O, Virolainen E, Fagerstedt. (2003). **Antioxidant, oxidative damage and oxygen deprivation stress [review].** *Annals Bot* 91:179-194.
- Bradford M. (1976). **A rapid and sensitive method for quantitation of microgram quantities of protein utilizing the principle of proteindye binding.** *Analytical Biochemistry* 72: 248-254.
- Blanco-Shancez M, Rodrigues P, Morales MA, Ortuno MF, Torrecillas A. (2002). **Comparative growth and water relations of *Cistus albidus* and *Cistus monspeliensis* plants during water deficit conditions and recovery.** *Plant Sci* 162:107-113.
- Cakmak I, Strbac D, Marschner H. (1993). **Activities of hydrogen peroxide scavenging enzymes in germinating wheat seeds.** *J Exp Bot* 44:127-132.
- Castillo FJ. (1996). **Antioxidant protection in the inducible CAM plant *Sedum album* L. following the imposition of severe water stress and recovery.** *Oecologia* 107:469-477.
- Foster JG dan Hess JL. (1980). **Responses of superoxide dismutase and glutathione reductase activities in cotton leaf tissue exposed to an atmosphere of enriched oxygen.** *Plant Physiol* 66:482-487.
- Gupta AS, Webb RP, Holaday AS, Allen RD. (1993). **Overexpression of superoxide dismutase protects plants from oxidative stress.** *Plant Physiol* 103: 1067-1073.
- Hamim. (2004). **Underlying drought stress effects on plant: Inhibition of photosynthesis [ulasan].** *Hayati* 11(4):164-169.
- Jiang Y dan Huang B. (2001). **Drought and heat stress injury to two cool season turgrasses in relation to antioxidant metabolism and lipid peroxidation.** *Crop Sci* 41:436- 442.
- Jiang M dan Zhang M. (2002). **Water stress-induced abscisic acid accumulation triggers the increased generation of reactive oxygen species and up-regulates the activities of antioxidant enzymes in maize leaves.** *J Exp Bot* 53 (379) : 2401-2410.

- Kramer PJ dan Boyer JS. (1995). **Water Relations of Plants and Soils**. San diego: Academic Press.
- Lawlor DW. (2002). **Limitation to photosynthesis in water-stress leaves: stomata vs metabolism and the role of ATP**. *Annals Bot* 89: 871-885.
- Marschner H. (1995). **Mineral Nutrition of Higher Plants (ed 2)**. Academic press. Combridge. United kingdom. 889 p.
- McKersie BD dan Leshem YY. (1994). **Stress and Stress Coping in Cultivated Plants**. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Medrano H, Escalona JM, Bota J, Gulias J, Flexas J. (2002). **Regulation of photosynthesis of C<sub>3</sub> plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a reference parameter**. *Annals Bot* 89:895-905.
- Nakano Y dan Asada K. (1981). **Hydrogen peroxide is scavenged by ascorbate specific peroxidase in spinach chloroplasts**. *Plant and Cell Physiol* 22: 867-880.
- Noctor G dan Foyer GH. (1998). **Ascorbate and glutathione: Keeping active oxygen under control**. *Plant Physiol* 49:249-279.
- Pritchard GS, *et al.* (2000). **The influence of elevated CO<sub>2</sub> on the activities of antioxidative enzymes in two soy bean genotypes**. *Aust. J. Plant Physiol* 27: 1061-1068.
- Rizhsky L, Liang H, Mittler R. (2003). **The water-water cycle is essential for chloroplast protection in the absence of stress**. *Jour of Biological Chemistry* 278 (40) : 38921–38925.
- Taiz L dan Zeiger E. (2002). **Plant Physiology**. Sunderland: Sinauer Associates. 690 p.
- Zhang J dan Kirkham MB. (1994). **Drought-stress-induced changes in activities of superoxide dismutase, catalase, and peroxidase in wheat species**. *Plant cell Physiol* 35(5):785-791.
- \_\_\_\_\_. (2005). **Photosynthesis of C<sub>3</sub> dan C<sub>4</sub> species in response to increased CO<sub>2</sub> concentration and drought stress**. *Hayati* 12(4):131-138.