

## **Respons tanaman kelapa sawit (*Elaeis guineensis* Jacq) terhadap cekaman kekeringan**

*Respons of oil palm (Elaeis guineensis Jacq) to water stress*

Nurita TORUAN-MATHIUS<sup>1)</sup>, Gede WIJANA<sup>2)</sup>, Edi GUHARJA<sup>3)</sup>  
Hajrial ASWIDINNOOR<sup>3)</sup>, Sudirman YAHYA<sup>3)</sup> & SUBRANTO<sup>4)</sup>.

<sup>1)</sup> Unit Penelitian Bioteknologi Perkebunan, Bogor 16151, Indonesia

<sup>2)</sup> Jurusan Agronomi, Universitas Udayana, Denpasar.

<sup>3)</sup> Jurusan Biologi, Institut Pertanian Bogor, Bogor

<sup>4)</sup> Pusat Penelitian Kelapa Sawit, Medan

### **Summary**

*Water stress affect many physiological and biochemical processes of oil palm. A series of experiments were conducted to characterize the water stress-induced changes in physiological respons of oil palm to water stress, in glass house condition. The experiment consisted of (1) permanent leaf wilting point measured based on soil water content, leaf water content, specific leaf area and leaf water potential. Plants were conducted by termination of watering to the plants, and control plants were maintained well watered during 0,3,6,9,12,15,18 and 21 days of MK356 and MK365 clones. Experiment (2) effect of water stress on changes of leaf water potential, protein bands pattern, proline, glycine-betaine, osmotical sugar, and abscisic acid (ABA) of MK356 and MK365 clones. Water stress was induced by termination of watering to the plants and maintained well watered during 0, 7, 14, and 18 days. Experiment (3) changes of protein bands pattern by total protein and electrophoresis SDS-PAGE and SDS-PAGE 2D protein. of H2 (D10DxD8D)x(L9TxL2T); H12 (D8D Self) x (L9T x L2T). H3 and H9 (BJ028D x BJ2117P) hybrids. H2 and H12, H3 and H9 potentially tolerant and intolerant to water stress, respectively. The results showed that permanent wilting point reached in 18 days of water stress.*

*Water stress caused the decreased soil water content, leaf water potential, leaf water content, relative leaf water content, and relative leaf area of two clones. Water potential, leaf water content dan relative leaf water content of MK365 decrease faster compare with MK356. Soil water content sharply decrease after 6 hours and in 18 days of water stress leaf water potential value < - 2.55 Mpa. Proline, glycine-betaine and glucose content were affect by water stress. Interaction among water stress and clones were significantly appear in stachiose content. Leaf water potential values decrease, whereas proline, ABA and glycine-betaine contents increase during water stress especially in MK356. Generally showed that ABA content in MK356 higher than MK 365. The differences responses of MK356 with MK 365 obtained from prolin,xylose and ABA content. Induction of new protein pI 4.7-36 kDa, pI5.3-34 kDa, pI 4.6-32 kDa and pI 5.3-36 kDa obtained from hybrids potentially tolerant to water strees, none in intolerant hybrids.*

[Key words: *Elaeis guineensis*, water stress, proline, glycine-betaine, relative water-content, leaf-water potential, osmotical sugars, abscisic acid, SDS-PAGE protein, electrophoresis 2-D.]

### Ringkasan

Cekaman kekeringan mempengaruhi proses fisiologis dan biokimia tanaman kelapa sawit. Serangkaian percobaan bertujuan untuk mengkarakterisasi perubahan fisiologis tanaman kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan, dalam kondisi rumah kaca telah dilakukan. Percobaan terdiri atas (1) penetapan titik layu permanen, berdasarkan perubahan potensial air daun, kadar air daun, kadar air daun relatif, dan luas daun relatif dengan perlakuan tanpa dan dengan penyiraman selama 0, 3, 6, 9, 12, 15, 18 dan 21 hari. Percobaan (2) penetapan perubahan kadar prolin, glisin-betain, gula-gula osmotikal, dan asam absisik (ABA), terhadap cekaman kekeringan. Perlakuan adalah tanpa dan dengan penyiraman selama 0, 7, 14, dan 18 hari. Percobaan (3) analisis perubahan pola pita protein daun hibrida H2 (D10DxD8D)x(L9TxL2T); H12 (D8D Self) x (L9T x L2T). H3 dan H9 (BJ028D x BJ2117P) terhadap cekaman kekeringan dengan total protein, dan pola pita protein dengan SDS PAGE dan SDS-PAGE 2D. H2 dan H12 serta H3 dan H9 masing-masing berpotensi toleran dan peka terhadap cekaman kekeringan. Hasil yang diperoleh menunjukkan bahwa titik layu permanen dicapai pada hari ke 18 setelah diberi cekaman kekeringan. Cekaman kekeringan menurunkan kadar air tanah media tumbuh, potensial air daun, kadar air daun, kadar air daun relatif, dan luas daun relatif untuk kedua klon. Potensial air daun, kadar air daun dan kadar air daun relatif klon MK365 menurun lebih cepat dibandingkan dengan klon MK356. Kadar air tanah menurun tajam setelah 6 hari diberi cekaman air dan potensial air daun mencapai  $<-2.55$  MPa pada 18 hari setelah diberi cekaman. Cekaman kekeringan nyata berpengaruh terhadap kadar prolin, glisin betain dan glukosa. Interaksi antar lama cekaman kekeringan dan perbedaan klon diperoleh pada perubahan gula stahiosa. Tampak bahwa semakin menurun nilai potensial air daun menyebabkan kadar prolin semakin meningkat. Hal yang sebaliknya terjadi terhadap kadar glisin-betain yang mengalami penurunan terutama untuk klon MK356. Kadar ABA

MK356 dan MK365 meningkat sejalan dengan semakin lama diberi cekaman. Secara umum tampak bahwa kadar ABA pada MK356 lebih tinggi dibandingkan dengan MK 365. Perbedaan respons klon MK356 dengan MK 365 terjadi pada kadar prolin, gula silosa dan ABA. Hibrida berpotensi toleran memberikan respon terhadap cekaman kekeringan dengan menginduksi protein baru pI 4,7-36 kDa, pI5,3-34 kDa, pI 4,6-32 kDa dan pI 5,3- 36 kDa, sedangkan pada hibrida yang berpotensi peka protein tersebut tidak ditemukan.

### Pendahuluan

Cekaman kekeringan merupakan istilah untuk menyatakan bahwa tanaman mengalami kekurangan air akibat keterbatasan air dari lingkungannya yaitu media tanam. Menurut Levit (1980) dan Bray (1997) cekaman kekeringan pada tanaman dapat disebabkan kekurangan suplai air di daerah perakaran dan permintaan air yang berlebihan oleh daun akibat laju evapotransporasi melebihi laju absorpsi air walaupun keadaan air tanah tersedia cukup.

Tanaman kelapa sawit mempunyai tipe perakaran dangkal sehingga umumnya tidak toleran terhadap cekaman kekeringan, yang sangat membatasi pertumbuhan dan produksi. Cekaman kekeringan dapat menghambat pembukaan pelepah daun muda, merusak hijau daun yang menyebabkan daun tampak menguning dan mengering, pelepah daun terkulai dan pupus patah. Pada fase reproduktif cekaman kekeringan menyebabkan perubahan nisbah kelamin bunga, bunga dan buah muda mengalami keguguran, dan tandan buah gagal menjadi masak. Akhirnya, mengakibatkan gagal panen dan menurunkan produksi tandan buah segar

hingga 40% dan CPO hingga 21-65% (Calliman & Southworth, 1998; Siregar, 1998).

Mekanisme adaptasi tanaman untuk mengatasi cekaman kekeringan adalah dengan pengaturan osmotik sel. Pada mekanisme ini terjadi sintesis dan akumulasi senyawa organik yang dapat menurunkan potensial osmotik sehingga menurunkan potensial air dalam sel tanpa membatasi fungsi enzim serta menjaga turgor sel. Beberapa senyawa yang berperan dalam penyesuaian osmotikal sel antara lain gula osmotik (Wang *et al.*, 1995; Yakhushiji *et al.*, 1998), prolin dan betain (Maestri *et al.*, 1995), protein dehidrin (Close, 1997) dan asam absisik (ABA) yang berperan dalam memacu akumulasi senyawa tersebut (Dingkhun *et al.*, 1991).

Subronto *et al.* (2000) melaporkan bahwa 14 persilangan tanaman kelapa sawit (induk DA 10 DxDA 8 D; DA 8 *self*; bapak LM 9 T x LM 2 T) tanggap terhadap perlakuan cekaman kekeringan berdasarkan peubah fisiologis yang diukur. Untuk mengetahui lebih jauh repon tanaman kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan, perlu dilakukan penelitian khususnya pembentukan senyawa-senyawa osmotikal dan protein baru.

Tujuan penelitian ini adalah untuk mempelajari respons tanaman kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan.

### **Bahan dan Metode**

#### *Bahan tanam*

Bahan tanam yang digunakan adalah dua klon kelapa sawit yaitu MK 356 dan MK365 berasal dari Balai Penelitian Marihat, Pematang Siantar. Menurut Subronto *et al.* (2000) MK356 dan MK365

masing-masing klon yang relatif toleran dan moderat terhadap cekaman kekeringan di lapang. Tanaman berupa planlet ditanam di dalam pot plastik volume 5 kg berisi media campuran tanah, pasir dan kompos (v:v = 1:1:1). Tanaman diberi pupuk lengkap NPK Superstar 15:15:15 dengan dosis 1-5 g setiap bulan secara bertahap mengikuti pertambahan umur tanaman sampai tanaman berumur 14 bulan. Pada umur tersebut tanaman digunakan untuk percobaan (A) penetapan titik layu permanen dan (B) respons tanaman terhadap cekaman kekeringan.

#### *Penetapan titik layu permanen*

Perlakuan cekaman kekeringan diberi setelah media tanaman pada kondisi kapasitas lapang. Penetapan kapasitas lapang dilakukan dengan menyiramkan air pada media tanaman sampai jenuh. Perlakuan cekaman kekeringan berupa lama hari tidak dilakukan penyiraman setelah media tanam dalam keadaan kapasitas lapang, sedang kontrol adalah tanaman pada kondisi kapasitas lapang.

Percobaan menggunakan rancangan faktorial acak lengkap yang diulang tiga kali. Faktor pertama adalah jenis klon terdiri atas dua taraf yaitu klon MK356 dan MK365. Sedangkan faktor kedua adalah lamanya cekaman kekeringan yang terdiri atas delapan taraf yaitu 0 (kontrol), 3, 6, 9, 12, 15, 18, dan 21 hari. Peubah yang diukur adalah potensial air daun, kadar air daun, kadar air relatif (KAR), luas daun spesifik (LDS) dan kadar air tanah. Semua peubah diukur pada daun contoh dari dua lembar daun umur relatif sama yaitu daun nomor dua dan tiga dari daun tombak.

Potensial air daun diukur menggunakan alat *pressure chamber* (PC) seperti yang dilakukan Syarif & Naiola (1966). Kadar air relatif (KAR) diukur dengan menimbang bobot segar (bs) potongan daun menggunakan pelubang gabus, setelah itu segera direndam dalam akuades selama 24 jam untuk mendapatkan bobot turgid (bt). Selanjutnya potongan daun dikeringkan oven sehingga mendapat bobot kering (bk). Kadar air relatif dihitung dengan rumus  $(bs - bk) / (bt - bk) \times 100\%$ . Luas daun spesifik (LDS) merupakan nisbah antar luas permukaan daun (L) dengan bobot kering daun tersebut (bk). Pengukuran luas daun dilakukan dengan mengukur luas total potongan daun menggunakan pelubang gabus, yang kemudian dikering oven untuk mendapatkan bobot kering. Nilai LDS diperoleh dengan rumus  $L/bk$  yang dinyatakan dalam  $m^2/g$  basis kering. Kadar air tanah berbasis bobot kering yang dihitung berdasarkan (bobot basah - bobot kering) / bobot kering  $\times 100\%$ .

Data dianalisis menggunakan program *Statistical Analysis System*, dan uji beda nyata dengan uji Duncan. Selanjutnya ditetapkan titik layu permanen daun berdasarkan potensial airnya. Hasil penetapan ini digunakan sebagai acuan taraf lama cekaman kekeringan pada percobaan berikutnya.

#### *Respons tanaman terhadap cekaman kekeringan*

Bahan tanaman yang digunakan yaitu klon MK356 dan MK365 berumur 15 bulan, sedang lama cekaman kekeringan adalah 0 (kontrol), 7, 14, dan 18 hari. Percobaan menggunakan rancangan acak lengkap dan asing-masing perlakuan diulang sebanyak tiga kali.

Peubah yang diukur adalah potensial, air daun, kadar air daun, KAR, LDS, kadar prolin, glisin-betain, gula-gula osmotikal, dan asam absisik (ABA). Waktu panen, kriteria contoh daun diukur, prosedur pengukuran status air daun sama seperti percobaan sebelumnya.

#### *Analisis prolin*

Kadar prolin dianalisis berdasarkan metode Bates *et al.* (1973) dengan sedikit perubahan. Potongan daun yang telah dikeringkan secara dingin ditimbang sebanyak 0,5 g kemudian digerus dan dihomogenasi dengan 10 mL asam sulfo-salisilat 3%. Selanjutnya disentrifus pada 9.000xg selama 15 menit. Sebanyak 2 mL supernatan direaksikan dengan 2 mL asam ninhidrin dan 2 mL asam asetat glasial di dalam tabung reaksi dan dipanaskan dalam pengangas air pada temperatur 100° C selama 60 menit. Larutan kemudian didinginkan di dalam es selama 5 menit, larutan diekstraksi dengan 4 mL toluen sampai terbentuk kromofom. Untuk menetapkan kadar prolin, larutan yang berwarna diukur absorbansinya dengan Spectronic 20 Genesys pada panjang gelombang 5230 nm. Sedang sebagai standar digunakan DL-Proline(Sigma) 0,1-3,0 mM yang dilarutkan dalam asam sulfosalisilat 3%. Kadar prolin dinyatakan sebagai  $\mu\text{mol/g}$  daun basis kering.

#### *Analisis glisin-betain*

Kadar glisin betain ditetapkan berdasarkan metode Grieve dan Grattan (1983) dengan sedikit perubahan. Sebanyak 0,5 g potongan daun yang telah dikeringkan secara dingin digerus dan diekstraksi dengan 20 mL akuades bebas ion. Ekstrak disaring

### *Respons tanaman kelapa sawit ....*

dan diencerkan dengan 2 N H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> dengan perbandingan 1:1 (v:v) dan sebanyak 0,5 mL didinginkan selama 60 menit. Selanjutnya campuran direaksikan dengan 0,2 mL KI-I<sub>2</sub> dingin untuk pembentukan kristal periodida. Kristal yang terbentuk dilarutkan dalam 9 mL dikloroetan dan diukur absorbansinya dengan Spectronic 20 Genesys pada panjang gelombang 498 nm dengan standar glisin-betain (Sigma). Kadar glisin betain dinyatakan sebagai µmol/g daun basis kering.

#### *Analisis ABA*

Sebanyak 0,5 g daun yang telah dikeringkan secara dingin digerus dan diekstrak dengan 1 mL larutan metanol secara mekanik. Kadar ABA dianalisis secara ELISA menurut prosedur manual Agdia Phytodeek ABA (cat. No. PDK 09347/0096) menggunakan Sigma Diagnostica EIA *Multi-Well Reader* dengan standar (Sigma). Kadar ABA dinyatakan dalam µmol/g daun basis kering.

#### *Analisis gula osmotik*

Sebanyak 0,5 g daun yang telah dikeringkan secara dingin digerus dan diekstrak dengan 10 mL alkohol 80%, dan disentrifus pada 10.000 x g selama 15 menit. Jenis dan kadar gula osmotikal ditetapkan menggunakan HPLC Hitachi dengan kondisi kolom C18, untuk fase gerak menggunakan asetonitril:metanol dengan kecepatan alir 1µL/menit, volume 10 µL, panjang gelombang 254 nm. Standar sukrosa, glukosa, stahiosa, silosa, sorbitol, dan manitol (Sigma) masing-masing dengan

konsentrasi 200 µg/mL dalam etanol. Kadar masing-masing gula dinyatakan dalam persen.

#### *Analisis SDS-PAGE protein*

Ekstraksi protein dan elektroforesis gel mengikuti prosedur Laemmli (1970). Sebanyak 0,3 g daun segar digerus dalam lumpang proselein dengan memberikan nitrogen cair sampai menjadi tepung. Contoh diekstraksi dengan 1 mL bufer ekstrak (Tris HCL 0,1 M pH 7,2) dan 7,5 µL merkaptotanol. Kuantifikasi protein hasil ekstraksi ditetapkan menurut Bradford (1976).

Elektroforesis protein contoh dilakukan menggunakan gel akrilamida. Gel pemisah adalah 10% akrilamida (Tris-HCL 1,5 M pH 8,8; 10% SDS; 10% akrilamida/bis; 10% amonium persulfat dan 0,25 TEMED). Sedangkan *stacking gel* adalah 4% akrilamida (Tris HCL 0,5 pH 6,8; 10% SDS; 4% akrilamida/bis; 10% amonium persulfat dan 0,4% TEMED). Elektroforesis dijalankan pada Bio-Rad Power Pac 3000 dengan larutan bufer elektroda Tris base, glisin dan SDS pH 8,3 1 x konsentrasi pada 100 V selama 90 menit. Standar protein menggunakan MW-SDS-200 KIT Sigma. Pewarnaan gel menggunakan komasi biru, selanjutnya gel diawetkan menggunakan selopan.

Perbedaan respons tanaman terhadap cekaman kekeringan ditetapkan berdasarkan ada tidaknya pita protein yang dimiliki secara bersama

#### *Analisis protein dengan elektroforesis SDS-PAGE dua dimensi (SDS-PAGE 2D)*

Bahan tanam yang digunakan adalah 12 hibrida yang merupakan progeni dari tiga persilangan. Hibrida tersebut adalah H2 dari persilangan (D10DxD8D)x(L9TxL2T); H12 dari persilangan (D8D Self) x (L9T x L2T) keduanya berpotensi toleran terhadap cekaman kekeringan. H3 dan H9 yang merupakan hibrida hasil persilangan (BJ028D x BJ2117P) berpotensi peka terhadap cekaman kekeringan, sebagai pembanding. Tetua-tetua persilangan merupakan tanaman hasil penelusuran dan penyeleksian di lapang yang diduga menurunkan sifat toleran terhadap cekaman kekeringan dan berproduksi tinggi (Subronto *et al.*, 2000). Hibrida hasil persilangan tersebut berasal dari Balai Penelitian Marihat, Pematang Siantar berupa kecambah. Bibit tanaman dipelihara seperti dalam percobaan sebelumnya. Cekaman kekeringan diberikan dengan dan tanpa penyiraman selama 18 hari.

Analisis protein dengan SDS-PAGE 2D dilakukan dengan menetapkan konsentrasi protein dari ekstrak menurut Bradford (1976). Analisis protein dua dimensi dilakukan dalam dua tahap yaitu *Isoelectric focusing* dimensi pertama dan tahap SDS-PAGE sebagai dimensi kedua. Gel untuk *Isoelectric focusing* menggunakan 4% akrilamida (9,2 M Urea; 4% akrilamida/bis; 20% tritonX-100; 2% biolyte 3/10 amfolit; 0,01% amonium persulfat, dan 0,1% TEMED). Gel dibuat dalam tabung kapiler. Sebanyak 100 µg ekstrak protein elektroforesis pada gel tabung kapiler dan menggunakan *overly buffer* (9 M Urea; 1% biolyte 3/10 amfolit dan 0,05% bromofenol biru). Elektroforesis dijalankan pada bufer atas 100 mM NaOH dan bufer bawah 10 mM H<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> pada 500 V selama 10 menit pertama dan selanjutnya 750 V

selama 3,5jam (Bio-Rad Power PAC 3000).

Elektroforesis untuk dimensi kedua mengikuti prosedur Laemmli (1970). Gel pemisah menggunakan 10% akrilamida, sedangkan *stacking gel* menggunakan 4% akrilamida. Sebelum elektroforesis dilakukan, gel hasil elektroforesis dimensi pertama dikeluarkan dari tabung kapiler dan ditidurkan di atas *stacking gel*. Selanjutnya dilapisi dengan SDS bufer contoh berimbang. Elektroforesis dijalankan pada 100 V selama 90 menit. Gel hasil elektroforesis selanjutnya diwarnai dengan komasi biru dan diawetkan menggunakan selopan. Standar protein menggunakan SDS-PAGE 2-D standar, No.161-0320 Bio-Rad.

Perbedaan respons tanaman terhadap cekaman kekeringan didasarkan pada ada tidaknya perbedaan titik isofokusing dan bobot molekul protein tersebut. Di samping itu juga diamati tebal tipisnya bercak dan ada tidaknya bercak protein baru.

#### *Analisis data dan penetapan peubah terseleksi*

Analisis data dengan sidik ragam dan uji Duncan menggunakan program SAS. Selanjutnya dipilih beberapa peubah yang paling memberi respon terhadap cekaman kekeringan.

### **Hasil dan Pembahasan**

#### *Penetapan titik layu permanen*

Hasil yang diperoleh menunjukkan bahwa cekaman kekeringan menurunkan kadar air tanah media tumbuh pada kedua klon yang diuji, dengan tingkat penurunan antar keduanya tidak berbeda (Tabel 1). Lama cekaman kekeringan juga berpengaruh

*Respons tanaman kelapa sawit ....*

Tabel 1. Pengaruh cekaman kekeringan terhadap perubahan kadar air tanah dan status air pada klon MK 356 dan MK 365

Table 1. Effect of water stress on the differences of soil water content and water status of MK 356 and MK 365 clones.

Klon (Clones)	Lama cekaman kekeringan (hari) (The duration of water stress, days)							
	0	3	6	9	12	15	18	21
Kadar air tanah, % (Soil water content, %)								
MK356	32,49a	21,98b	11,98c	10,55c	10,52c	10,21c	10,36c	8,69d
MK365	29,74a	23,34ab	15,8c	11,97c	11,18c	11,73c	10,78c	7,72d
Potensial air daun, -mPa (Leaves water potential, -mPa)								
MK356	-0,75 i	-0,75 i	-1,55h	-1,90gh	-2,20de	-2,15de	-2,55bc	-2,75b
MK365	-0,75 i	-0,95 i	-1,75g	-2,00ef	-2,35cd	-2,55bc	-2,70b	-3,20a
Kadar air daun, % (Leaves water content, %)								
MK356	72,16a	71,39a	68,45a	68,59a	67,08ab	60,61bc	60,46bc	57,95c
MK365	69,49a	68,59a	70,23a	66,55ab	65,13ab	54,75cd	49,42d	33,19e
Kadar air relatif, % (Relative water content, %)								
MK356	89,81a	92,32 a	87,47ab	84,30abc	77,58bc	65,58de	66,64de	56,96e
MK365	94,79a	94,09a	87,09ab	74,93cd	66,77de	53,59 f	43,86 g	32,43h
Luas daun spesifik, m <sup>2</sup> /g bk (Specific of leaf area, m <sup>2</sup> /g dw)								
MK356	0,036b	0,036b	0,035b	0,036b	0,034b	0,033b	0,032b	0,033b
MK365	0,031b	0,037b	0,037b	0,036b	0,034b	0,037b	0,037b	0,049a

Keterangan : Angka yang diuji dengan huruf yang sama pada lajur atau baris pada peubah yang sama tidak berbeda nyata pada uji Duncan 0.05

Explanation : Numbers were tested with the same letters in the same rows or lines with the same parameters is not significantly different with Duncan test 0.05

pada penurunan potensial air daun, kadar air daun, KAR, dan LDS pada kedua klon. Potensial air daun MK 365 menurun lebih cepat dibandingkan dengan MK 356 demikian juga dengan kadar air daun dan KAR (Tabel 1). LDS berbeda setelah kedua klon mengalami cekaman kekeringan lebih

dari 21 hari. Klon MK 365 mengalami cekaman lebih berat dibandingkan dengan klon MK 356. Kadar air tanah menurun tajam setelah 6 hari selanjutnya menurun perlahan sampai 18 hari setelah diberi cekaman kekeringan. Sedang potensial air daun pada kedua klon menurun sekitar

-1,55 sampai -2,0 mPa setelah 6-9 hari dicekam kekeringan, dan terus mengalami penurunan dan mencapai < - 2,55 mPa setelah 18 hari dicekam kekeringan. Pada hari ke 21 setelah cekaman kekeringan, daun tanaman sudah mulai mengering atau sudah mengalami layu permanen sedangkan kadar air tanah sekitar 10%. Penyiraman berlebih yang dilakukan untuk menguji titik layu permanen menunjukkan bahwa tanaman tetap layu dan mengering. Hal ini menunjukkan bahwa titik layu permanen telah dimulai pada 18 hari cekaman kekeringan. Berdasarkan respons fisiologis tersebut, maka pada percobaan berikutnya perlakuan lama cekaman kekeringan ditetapkan empat taraf yaitu 0 (kontrol), 7, 14 dan 18 hari.

*Respons fisiologis tanaman kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan*

Cekaman kekeringan nyata berpengaruh terhadap potensial air daun, kadar air daun dan KAR (Tabel 2). Hal ini menunjukkan bahwa ditinjau dari status air daun, kedua klon memberi respons yang tidak berbeda terhadap cekaman kekeringan. Potensial air dan KAR serta kandungan air daun mengalami penurunan masing-masing sejak 7 dan 14 hari tanaman diberi cekaman kekeringan. Nilai potensial air daun mengalami penurunan dari -0,57 mPa (kadar air tanah 32,02%) menjadi -3,25 mPa pada 18 hari cekaman kekeringan, dengan kondisi tanaman menunjukkan gejala layu permanen. Diperoleh korelasi yang sangat erat antar peubah yang diukur.

Menurut Kirkham (1990) pengaruh fisiologis cekaman kekeringan pada tanaman adalah terjadinya perubahan potensial air, potensial osmotik, potensial turgor sel, yang dapat mempengaruhi perilaku stomata. Perubahan ini mempengaruhi absorpsi dan

translokasi hara mineral, transpirasi dan fotosintesis serta translokasi fotosintat. Savin & Nicolas (1996) menyatakan bahwa tanaman yang mengalami cekaman kekeringan, secara visual tampak daun mengalami kelayuan dan menggulung sehingga menghambat fotosintesis. Akibat lanjut dari cekaman kekeringan adalah menurunnya laju fotosintesis dan sering sekali mengakibatkan organ fotosintesis mengalami penuaan dini yang mengakibatkan menurunnya akumulasi fotosintat. Yu (1999) melaporkan bahwa akumulasi fotosintat yang terbatas atau terhenti mengakibatkan tanaman berada pada tingkat kekurangan karbohidrat. Di samping itu juga mengakibatkan terpacunya degradasi lemak dan protein, akumulasi asam amino, dan mengurangi aktivitas enzim glikolisis. Pada tanaman yang peka terhadap cekaman kekeringan, perubahan metabolisme tersebut akan mempercepat kerusakan sel-sel yang bersifat tidak dapat balik, sehingga mengakibatkan kematian.

Subronto *et al.* (2000) melaporkan bahwa peubah nisbah luas daun, limpasan metabolit, kadar P limpasan, pH limpasan, kadar K limpasan, nisbah tajuk-akar, turgiditas relatif, kadar air daun, bobot daun spesifik, defisit air jenuh, kapasitas penyimpanan air, persentase integritas absolut membran sel menunjukkan tanggap yang nyata atas perlakuan cekaman kekeringan terhadap 14 persilangan tanaman kelapa sawit (induk DA 10 DxDA 8 D; DA 8 *self*, bapak LM 9 T x LM 2 T).

Respons tanaman terhadap cekaman kekeringan adalah mengatur status air dalam tubuhnya. Kemampuan pengaturan status air sangat ditentukan oleh toleransi tanaman terhadap cekaman kekeringan yaitu melalui penyesuaian osmotik (Kirkham, 1990). Tanaman yang kurang toleran akan



*Respons tanaman kelapa sawit ....*

Tabel 2. Pengaruh cekaman kekeringan terhadap kadar air tanah dan status air daun klon MK356 dan MK 365.  
 Table 2. Effect of water stress on soil water content and leaves water status of MK 356 and MK 365 clones

Peubah (Parameters)	Klon (Clones)	Lama cekaman kekeringan (hari) (Duration of water stress, days)				Rataan (Average)
		0	7	14	8	
Kadar air tanah, % (Soil water content, %)	MK356	32,02	16,77	13,04	10,68	18,13a
	MK365	31,98	16,41	12,07	11,75	18,05a
	Rataan (Average)	32,02a	16,59b	12,56c	11,22c	
Potensial air daun, -mPa (Leaves water potential, -mPa)	MK 356	0,57	1,87	1,97	3,2	1,90a
	MK 365	0,57	1,87	2,3	3,3	2,01a
	Rataan (Average)	0,57d	1,87d	2,13b	3,25a	
Kadar air daun, % (Leaves water content, %)	MK 356	74,49	70,67	65,52	58,02	67,18a
	MK365	75,45	69,52	55,74	45,16	61,45b
	Rataan (Average)	74,97a	70,09a	60,63b	51,59c	
Kadar air relatif, % (Relative water content, %)	MK356	90,68	69,34	57,87	46,43	66,08a
	MK365	90,43	73,5	44,05	29,72	59,43b
	Rataan (Average)	90,55a	71,42b	50,96c	38,07d	
Luas daun spesifik, m <sup>2</sup> /g bk (Leaves area specific, m <sup>2</sup> /g dw)	MK 365	0,022	0,023	0,023	0,022	0,023a
	MK 365	0,024	0,023	0,022	0,024	0,023a
	Rataan (Average)	0,023a	0,023a	0,022a	0,023a	

Keterangan : Angka yang diikuti dengan huruf yang sama pada lajur atau baris pada peubah yang sama tidak berbeda nyata pada uji Duncan 0.05

Explanation : Numbers were tested with the same letters in the same rows or lines with the same parameters is not significantly different with Duncan test 0.05

Tabel 3. Pengaruh cekaman kekeringan terhadap kadar prolin, glisin-betain, dan gula osmotikal klon MK356 dan MK365

Table 3. Effect of water stress on proline, glycine-betain and osmotical sugar of MK 356 and MK 365 clones.

Klon (Clones)		0	Lama cekaman kekeringan (hari) (Duration of drought stress, days)			Rataan (Average)
			7	14	18	
Prolin, $\mu\text{mol/g}$ bk (Proline, $\mu\text{mol/g}$ dw)	MK356	2,49	6,95	27,68	53,46	22,64a
	MK365	2,10	4,67	45,13	63,06	22,65a
	Rataan (Average)	2,29c	5,81c	36,41b	58,26a	22,65a
Glisin-betain, $\mu\text{mol/g}$ bk (Glycine-betaine, $\mu\text{mol/g}$ dw)	MK356	14,57	19,09	27,37	13,81	18,71a
	MK365	16,49	20,07	28,87	8,27	18,24a
	Rataan (Average)	15,53c	19,58b	28,12a	11,04 d	18,57a
Sukrosa, % (Sucrose,%)	MK356	0,64	0,63	0,70	0,84	0,71a
	MK365	0,81	0,80	0,70	0,60	0,73a
	Rataan (Average)	0,73a	0,74a	0,70a	0,74a	0,72a
Glukosa, % (Glucose,%)	MK356	0,37	0,48	0,5	0,52	0,47a
	MK365	0,45	0,48	0,51	0,52	0,46a
	Rataan (Average)	0,49a	0,48a	0,47a	0,41b	0,46a
Stahiosa, % (Stachiosa,%)	MK356	0,44	0,46	0,50	0,44	0,46a
	MK365	0,53	0,51	0,35	0,40	0,45a
	Rataan (Average)	0,49a	0,50a	0,43b	0,42b	0,46a
Silosa, % (Xylose,%)	MK356	0,25	0,18	0,26	0,23	0,23a
	MK365	0,28	0,26	0,15	0,20	0,22a
	Rataan (Average)	0,26a	0,22a	0,21a	0,21a	0,22a
Sorbitol, % (Sorbitol,%)	MK356	0,14	0,18	0,15	0,26	0,18a
	MK365	0,11	0,14	0,17	0,16	0,15a
	Rataan (Average)	0,13b	0,16a	0,16a	0,21c	0,17a
Manitol, % (Mannitol,%)	MK356	0,19	0,26	0,17	0,23	0,19a
	MK365	0,18	0,17	0,25	0,22	0,20a
	Rataan (Average)	0,19a	0,22a	0,21a	0,23a	0,20a

Keterangan : Angka yang diikuti dengan huruf yang sama pada lajur atau baris pada peubah yang sama tidak berbeda nyata pada uji Duncan 0.05.

Explanation : Numbers were tested with the same letters in the same rows or lines with the same parameters is not significantly different with Duncan test 0.05

mengalami penurunan potensial air yang lebih rendah, penekanan potensial osmotik yang lebih tinggi dan tekanan turgor sel lebih rendah dibandingkan dengan tanaman yang lebih toleran. Pada penyesuaian osmotik melibatkan biosintesis akumulasi senyawa osmotik (Ingram & Bartles, 1996; Naiola, 1996).

*Pengaruh cekaman kekeringan terhadap prolin, glisin-betain, gula dan ABA*

Kadar prolin meningkat sejalan dengan semakin lama cekaman kekeringan diberikan dengan nilai korelasi dengan kadar air tanah adalah  $r = 0,74$ . Glisin-betain pada awal cekaman mengalami peningkatan, kemudian mengalami penurunan dengan semakin lama cekaman kekeringan diberikan. Diperoleh adanya perbedaan kadar ABA antar kedua klon yang diuji. Pada MK356 perubahan ABA mengikuti pola perubahan prolin, sedang pada MK 365 mengikuti pola perubahan glisin-betain.

Peningkatan akumulasi prolin sangat nyata terjadi setelah 14 hari dan terus mengalami peningkatan pada 18 hari tanaman dicekam kekeringan. Kadar prolin pada saat tanaman jenuh air hanya  $2,29 \mu\text{mol/g}$  bk, kemudian mengalami peningkatan sekitar 15 dan 24 kali berturut-turut pada cekaman kekeringan 14 dan 18 hari. Hal sebaliknya terjadi untuk kadar glisin betain yang mengalami peningkatan hingga 14 hari cekaman kekeringan, dan selanjutnya mengalami penurunan. Peningkatan prolin semakin besar dengan meningkatnya potensial air sampai di atas  $-2 \text{ MPa}$ . Pada nilai potensial air yang sama, hal yang sebaliknya terjadi terhadap kadar glisin-betain yang mengalami penurunan terutama untuk klon MK356 (Tabel 3).

Interaksi antar lama cekaman kekeringan dan perbedaan klon diperoleh pada perubahan gula stahiosa. Cekaman

kekeringan tidak banyak mempengaruhi perubahan kadar gula osmotikal pada kedua klon kelapa sawit yang diuji, kecuali untuk glukosa dan silosa. Semakin lama cekaman kekeringan diberikan, kadar glukosa semakin menurun. Sedang silosa pada awal cekaman mengalami penurunan, kemudian meningkat kembali pada cekaman yang lebih lanjut. Peningkatan silosa pada klon MK 356 terjadi lebih awal dibandingkan dengan klon MK 356. Pada umumnya kadar silosa lebih rendah dibandingkan dengan kontrol. Yu (1999) menyatakan bahwa tanaman yang mengalami cekaman kekeringan mengakibatkan terjadinya penurunan kandungan fotosintat karena laju fotosintesis yang rendah atau bahkan terhenti sehingga tanaman berada pada tingkat kelaparan karbohidrat.

Pola perubahan kadar ABA pada kedua klon yang mengalami cekaman kekeringan menunjukkan pola yang berbeda terutama pada 18 hari cekaman kekeringan. Kadar ABA pada MK356 dan MK365 meningkat sejalan dengan semakin lama diberi cekaman, namun pada 18 hari cekaman kekeringan kadar ABA pada klon MK 356 mengalami penurunan. Secara umum tampak bahwa kadar ABA pada MK356 lebih tinggi dibandingkan dengan MK 365.

Fernandez *et al.* (1997) juga menemukan pola respons yang sama pada tanaman apel. Menurut Kirkham (1990) dan Setiawan (1998) kadar ABA daun mengalami peningkatan segera setelah tanaman mengalami cekaman kekeringan. Kadar ABA pada tanaman yang toleran kekeringan umumnya berbeda dengan tanaman yang peka di antaranya pada apel (Fernandez *et al.*, 1997) dan kedelai (Setiawan, 1998). Montero *et al.* (1997) pada sejenis tanaman kacang menemukan bahwa apabila kandungan ABA melebihi batas kebutuhan akan berakibat negatif bagi

tanaman, yang menyebabkan daya adaptasinya terhadap cekaman kekeringan lebih rendah. Namun, sampai sejauh ini belum ditemukan kisaran kadar ABA yang memberi pengaruh terbaik sebagai penentu tingkat toleransi terhadap cekaman kekeringan.

Kadar prolin pada MK 356 dan MK 365 jauh lebih tinggi dibandingkan dengan glisin-betain. Prolin diduga selain berfungsi sebagai osmoprotektan dalam penyesuaian osmotik sel, juga sebagai penetralisasi sifat toksik amina. Hal ini menunjukkan bahwa MK 356 mempunyai respons yang relatif berbeda dengan MK 356 terhadap cekaman kekeringan, khususnya kadar ABA. Subronto *et al.* (2000) melaporkan bahwa induk klon MK 356 dan MK 365 ternyata mempunyai tingkat adaptasi yang berbeda di lapang, yaitu relatif toleran untuk MK 356 dan moderat untuk MK 365 terhadap cekaman kekeringan. Delauney & Verma (1993) menyatakan bahwa senyawa-osmoprotektan prolin, glisin betain dan osmotikum lainnya dapat digunakan sebagai pembeda tingkat toleransi tanaman terhadap cekaman kekeringan. Tanaman yang mempunyai tingkat peningkatan osmotikum yang lebih tinggi diduga lebih toleran dibandingkan dengan tanaman yang tingkat peningkatan osmotikurnya lebih rendah. Apabila terjadi penurunan, maka penurunan yang lebih sedikit dianggap yang toleran. Maestri *et al.* (1995) dan Siswanto *et al.* (1997) melaporkan bahwa pada tanaman kopi yang dicekam kekeringan terjadi akumulasi prolin dan juga betain yang

#### *Elektroforesis SDS PAGE protein*

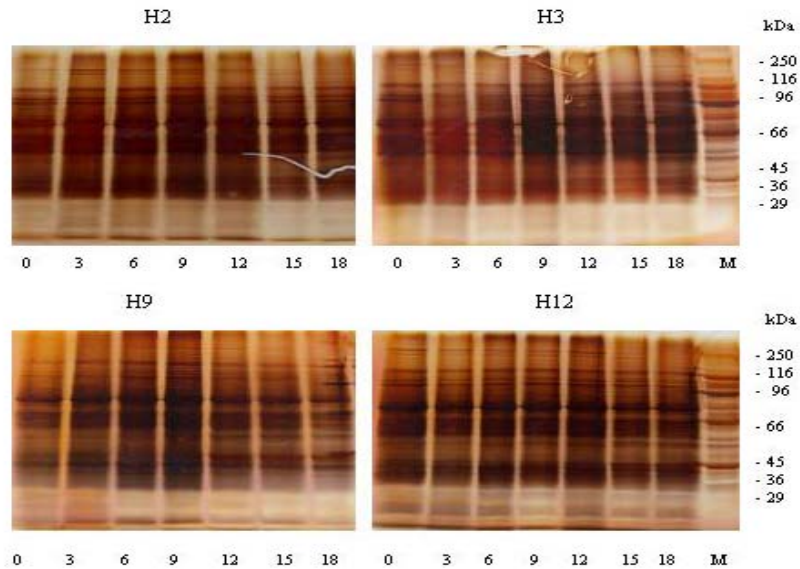
Respon kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan pada perubahan profil protein SDS-PAGE 1D beragam antar hibrid yang diuji. Secara umum tampak bahwa cekaman kekeringan mempengaruhi perubahan kon-

sentrası protein, tercermin dari perubahan tebal-tipisnya pita protein yang ditunjukkan pada elektroforegram (Gambar 1). Tampak bahwa cekaman kekeringan menyebabkan menurunnya konsentrasi protein, yang ditunjukkan oleh menipisnya pita protein terutama pada cekaman kekeringan 18 hari. Beberapa pita protein khususnya dengan bobot molekul di atas 66 kDa dan yang ber-bobot molekul sangat rendah di bawah 29 kDa mengalami degradasi. Terjadi induksi protein baru dengan BM 36 kDa pada hibrida yang berpotensi toleran (H6 dan H9), protein tersebut tidak ditemukan pada hibrida yang berpotensi tidak toleran (Gambar 1).

Girousse *et al.* (1996) menemukan terjadinya penurunan kadar protein pada tanaman alfalfa yang mengalami cekaman kekeringan. Cekaman kekeringan dapat mengakibatkan terhambatnya sintesis protein dan menyebabkan hidrolisis atau degradasi. Degradasi protein menghasilkan asam-asam amino, senyawa volatil, amida, peptida, dan amina. Amina (NH<sub>3</sub>) bersifat toksik bagi sel yang dapat dinetralisir oleh prolin. Dalam keadaan tanaman mengalami cekaman kekeringan, prolin merupakan asam amino yang paling banyak diakumulasi.

#### *Profil protein SDS-PAGE 2 D*

SDS-PAGE 2D protein hibrida yang diuji menunjukkan pada H2 dan H12 yang berpotensi peka protein tersebut tidak ditemukan pembentukan protein baru (Gambar 2). Sedangkan pada H9 (hibrida yang berpotensi toleran) setelah dicekam kekeringan selama 18 hari, terjadi induksi protein baru pI 4,7-36 kDa, pI 5,3-34 kDa dan pI 4,6-32kDa pada H3 dan pI 5,3- 36 kDa (Gambar 3). Terinduksinya protein baru tersebut menunjukkan bahwa hibrida yang



Gambar 1. Profil SDS-PAGE protein hibrida kelapa sawit H2, H3, H9 dan H12 akibat 0-18 hari pada kondisi cekaman air (M-marka protein)

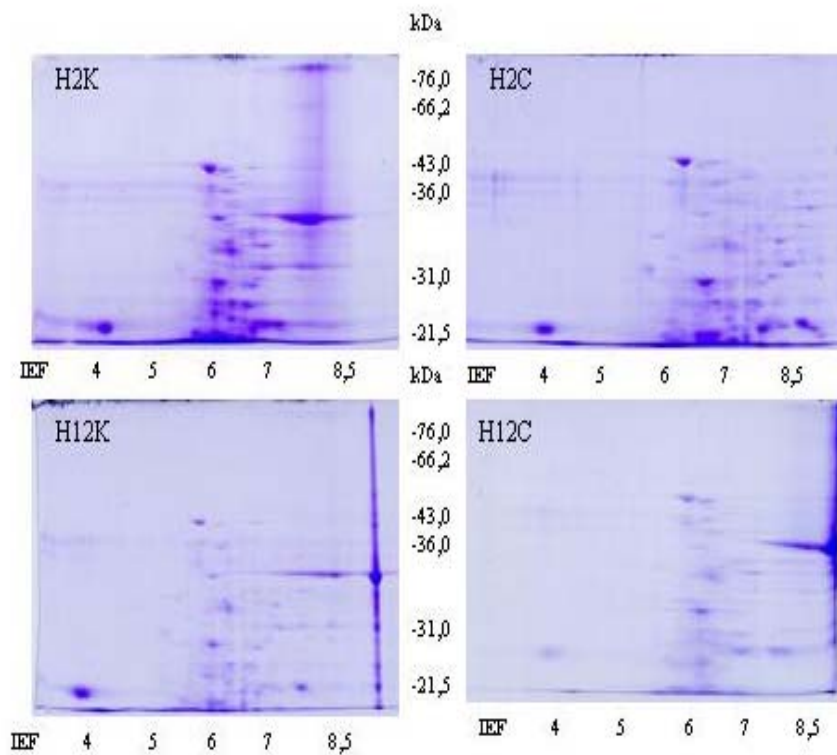
Figure 1. SDS-PAGE protein profile of H2, H3, H9 and H12 oil palm hybrids affect by 0-18 days in water stress conditions (M-protein marker)

berpotensi toleran memberikan respon yang berbeda dengan hibrida yang peka. Menurut Pelah *et al.* (1997) perbedaan induksi atau akumulasi protein pada tanaman yang dicekam berkorelasi dengan tingkat toleransi tanaman tersebut. Hal ini dibuktikan pada tanaman *Populus* yang lebih toleran terhadap cekaman kekeringan menginduksi protein lebih banyak dibandingkan dengan yang kurang toleran

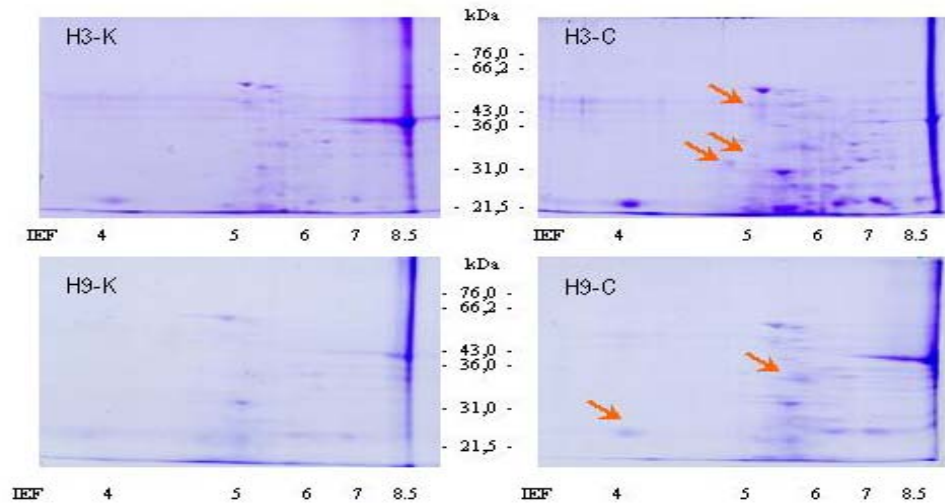
Pada tanaman yang toleran terjadi induksi protein baru sekitar 60 kDa dengan konsentrasi yang sangat tinggi setelah tanaman dicekam kekeringan, sedang pada tanaman kontrol protein tersebut tidak ditemukan. Sabehat *et al.* (1998), Viestra (1993) dan Pelah *et al.* (1997) menyatakan

bahwa umumnya ditemukan adanya peningkatan akumulasi protein dengan bobot molekul rendah apabila tanaman mengalami cekaman kekeringan. Namun, secara umum protein total mengalami penurunan. Pelah *et al.* (1997) menemukan bahwa *Populus popularis* yang lebih toleran kekeringan mengakumulasi protein 66 kDa lebih banyak, yang ditunjukkan dengan fragmen yang lebih tajam dibandingkan dengan *Populus tomentosa* yang kurang toleran, dengan fragmen yang kurang jelas ketika keduanya dicekam kekeringan. Pembentukan protein spesifik baru hanya muncul apabila tanaman dicekam kekeringan juga dipengaruhi spesies tanaman. Aurora *et al.* (1998) menemukan pada geranium yang

*Respons tanaman kelapa sawit ....*



Gambar 2. Elektrofogram protein SDS-PAGE 2-D hibrida H2 dan H12 (potensi peka cekaman kekeringan) yang tidak dicekam kekeringan (K) dan yang dicekam kekeringan 15 hari (C)  
Figure 2. Protein SDS-PAGE 2-D electrophogram of H2 and H12 hybrids (potential intolerant to drought) in without water stress (K) and in 15 days water stress (C).



Gambar 3. Profil SDS-PAGE 2-D protein hibrida H3 dan H9 (potensi toleran) yang tidak dicekam kekeringan (K) dan yang dicekam kekeringan 15 hari (C).  
(Tanda panah menunjukkan terjadi induksi protein baru)  
Figure 3. Protein SDS-PAGE 2-D electrophoregram of H3 and H9 hybrids (Potential toleran to drought) in unwater stress (K) and 15 days in water stress (C).  
(Arrows marker showed induction of new protein)

dicekam kekeringan tidak saja terjadi peningkatan akumulasi protein dengan berat molekul 26-70 kDa tetapi juga ditemukan protein 25 kDa yang tidak ditemukan pada tanaman kontrol, protein tersebut menghilang setelah tanaman yang semula dicekam disiram kembali. Kirkham (1990) menyatakan bahwa tanaman yang peka kekeringan akan mengalami kerusakan protein yang lebih banyak dibandingkan dengan tanaman yang lebih toleran.

### Kesimpulan

Respons tanaman kelapa sawit klon MK 356 dan MK 365 terhadap cekaman kekeringan ditunjukkan dengan adanya

perubahan kadar air daun, kadar air relatif, luas daun spesifik, potensial air daun, prolin, glisin betain, ABA, gula-gula osmotik terutama glukosa dan silosa, serta protein dengan bobot molekul rendah.

Perbedaan respons klon MK 356 dengan MK 365 terjadi pada kadar gula silosa, ABA, profil SDS-PAGE protein dan protein dengan berat molekul 36 kDa.

Hibrida berpotensi toleran memberikan respons terhadap cekaman kekeringan dengan menginduksi protein baru pI 4,7-36 kDa, pI 5,3-34 kDa, pI 4,6-32 kDa dan pI 5,3-36 kDa, sedangkan pada hibrida yang berpotensi peka tidak ditemukan adanya induksi protein baru.

**Daftar Pustaka**

- Aurora, R., D.S. Pitchay & B.C. Bearce (1998). Water-stress-induced heat in geranium leaf tissues: A possible linkage through stress proteins?. *Physiol. Plant.*, **103**, 24-34.
- Bates, L.S., R.P. Waldren & I.D. Teare (1973). Rapid determination of free proline for water stress studies. *Plant and Soil*, **39**, 205-207.
- Bradford, M.M. (1976). A rapid and sensitive method for the quantification of microgram quantities of protein utilizing the principal of protein-dye binding. *Anal. Biochem.*, **72**, 248-254.
- Bray, E.A. (1997). Molecular responses to water deficit. *Plant Physiol.*, **103**, 1035-1040.
- Bray, E.A. (1997). Plant responses to water deficit. *Trend Plant Sci.*, **2**(21), 48-54.
- Calliman, J.P. & A. Southworth (1998). Effect of drought and haze on the performance of oil palm. In *Proc.Int. Oil Palm. Conf.*, Bali, September 23-25, 1998. Medan, Indonesian Oil Palm Research Institute, 1999. p. 250-274.
- Close, T.J. (1997). Dehydrin: A commonly in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiol. Plant.*, **100**, 291-196.
- Delauney, A.J. & D.P.S. Verma (1993). Proline biosynthesis and osmo-regulation in plants. *The Plant J.*, **4**(2), 215-223.
- Dingkhun, M., R.T. Cruz, J.C. O'Toole, N.C. Turner & K. Doerffling (1991). Responses of seven diverse rice cultivars to water deficits. III. Accumulation of abscisic acid and proline in relation to leaf water-potential and osmotic adjustment. *Field Crops Res.*, **27**, 103-117.
- Fernandez, R.T., R.L. Perry & A. Flore (1997). Drought response of young apple trees on three rootstocks. II. Gas exchange, chlorophyll fluorescence, water relations, and leaf abscisic acid. *J. Amer. Hort. Sci.*, **122**(6), 841-848.
- Grieve, C.M. & S.R. Grattan (1983). Rapid assay for determination of water soluble quaternary ammonium compounds. *Plant and Soil*, **70**, 303-307.
- Girousse, C., R. Bournoville & J.L. Bonnemain (1996). Water deficit-induced changes in concentrations in proline and some other amino acids in phloem sap of alfalfa. *Plant Physiol.*, **111**, 109-113.
- Ingram, J., & D. Bartles (1996). The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Ann. Rev. Physiol. Mol. Biol.*, **47**, 377-403.
- Kirkham, M.B. (1990). Plant responses to water deficits. p.323-342. In B.A. Stewart and D.R. (Ed). *Irrigation of Agricultural Crops*. Madison, Wisconsin USA.
- Laemmli, U.K. (1970). Cleavage of structural proteins during the assembly of the head of bacteriophage T4. *Nature*, **227**, 680-685.
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses: Water, radiation, salt, and other stresses*. Vol. II. New York, Academic Press.
- Maestri, M., F.M. Da Matta, A.J. Regazzi & R.S. Barros (1995). Accumulation of proline and quaternary ammonium compounds in mature leaves of water stressed coffee plants (*Coffea arabica* and *C. canephora*). *J. Hort. Sci.*, **70**(2), 229-233.
- Montero, E., C. Cabot, J. Barcelo & C. Poschnrieder (1997). Endogenous abscisic acid levels are linked to decreased growth of bush bean plants treated with NaCl. *Physiol. Plant.*, **101**, 17-22.



- Naiola, P.(1996). Regulasi osmosis pada tumbuhan tinggi. *Hayati*, **3**(1),1-6.
- Pelah, D., W. Wang, A. Altman, O. Shoseyov & D. Bartles (1997). Differential accumulation of water stress-related proteins, sucrose synthase and soluble sugars in *Populus* species that differ in their water stress response. *Physiol. Plant.*, **99**, 153-159.
- Sabehat, A., D. Weiss & S. Lurie (1998). Heat-shock proteins and cross-tolerance in plants. *Physiol Plant.*, **103**, 437-441.
- Savin, R. & M.E.Nicolas (1996). Effect of short periods of drought and high temperature on grain growth and starch accumulation of two malting barley cultivars. *Aust. J. Plant Physiol.*, **23**, 201-210.
- Setiawan, K. (1998). *Study on varietal differences of drought tolerance in peanut*. (Thesis). Tokyo University of Agriculture.
- Siregar, H.H. (1998). *Model simulasi produksi kelapa sawit berdasarkan karakteristik kekeringan. Kasus kebun kelapa sawit di Lampung*. (Thesis Magister Sains) Bogor, Institut Pertanian Bogor.
- Siswanto, N.Toruan-Mathius & Tirtoboma (1997). Gene expression and signal transduction in water-stress response. *Plant Physiol.*,**115**, 327-334
- Subronto, I.Y. Harahap & Latif (2000). Penggunaan parameter fisiologis untuk mendapatkan bahan tanaman kelapa sawit yang toleran terhadap cekaman kekeringan. *J. Pen. Kelapa Sawit*, **8**(3), 153-165.
- Syarif, F. & P. Naiola (1996). Fluktuasi air musiman (*seasonal*) dan harian (*diurnal*) empat gulma lahan terdegradasi akibat penambangan emas di Cigaru, Pelabuhan Ratu, Sukabumi. *Dalam Pros. Konp. XIII HIGI*. p.55-60.
- Viestra, R.D. (1993). Protein degradation in plants. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.*, **44**, 385-410.
- Wang, Z., B. Quebedeaux & G.W. Stutte (1995). Osmotic adjustment: effect water stress on carbohydrates in leaves, streams and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol.*, **22**, 747-754.
- Yakhushiji, H., K. Morinaga & H. Nonami (1998). Sugar accumulation and partitioning in Satsuma Mandarin tree tissue and fruit in respons to drought stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.*, **123**(4), 719-726.
- Yu, S.M. (1999). Cellular and genetic response of plants to sugar starvation. *Plant Physiol.*, **121**, 687-693.