

ASAM ABSISIK SEBUAH MEKANISME ADAPTASI TANAMAN TERHADAP CEKAMAN KEKERINGAN

Oleh: Soaloon Sinaga

Staf Pengajar Fak. Manajemen Agribisnis Universita Mercu Buana

Abstract

The dynamics of rapid urban growth has led to the depreciation of fertile agricultural land by the conversion of agricultural land into non-agricultural use. Extension to compensate for the depreciation was mainly directed to the development of marginal land, such as dry land. To boost the productivity of land, one of the strategies that can be developed is to use adaptive crop varieties. Absisik acid, (ABA), one of the osmotic potential compounds used as biochemical markers of drought stress. These bookmarks help plant breeding programs to select varieties adapted to drought conditions. Absisik acids increased immediately when the plants experienced drought stress. ABA levels in tolerant plants is higher than the sensitive, so that the ABA is always associated with the nature of plants tolerant to drought stress.

PENDAHULUAN

Dinamika pertumbuhan perkotaan yang pesat telah menyebabkan penyusutan lahan pertanian yang subur oleh adanya konversi lahan pertanian ke penggunaan non pertanian. Dalam kurun waktu 1999-2001, areal penanaman padi di Indonesia telah mengalami penyusutan seluas 549.420 ha. Guna memenuhi kebutuhan pangan, sandang dan komoditi lain yang semakin meningkat perlu dilakukan ekstensifikasi pertanian. Perluasan lahan pertanian untuk mengimbangi penyusutan tersebut terutama diarahkan kepada pengembangan lahan marjinal yang banyak tersebar di Sumatera, Kalimantan, Sulawesi, Maluku, Nusa Tenggara dan Irian Jaya.

Lahan kering adalah salah satu areal potensial untuk dikembangkan sebagai lahan pertanian ditinjau dari luasannya. Lahan yang tersedia siap untuk dikembangkan mencapai 17,1 juta ha yang tersebar di Sumatera, Kalimantan, Sulawesi, dan Irian Jaya. Selain itu masih terdapat lahan kering marjinal bertopografi curam potensial seluas 88.173 juta ha yang tersebar di Jawa, Bali, Sumatera, Sulawesi, Maluku, Nusa Tenggara dan Irian Jaya.

Lahan marjinal didefinisikan sebagai lahan yang mempunyai potensi rendah sampai sangat rendah untuk dimanfaatkan sebagai lahan pertanian, namun dengan penerapan suatu teknologi dan sistem pengelolaan yang tepat potensi lahan tersebut dapat ditingkatkan menjadi lebih produktif dan berkelanjutan. Untuk memacu produktivitas, strategi yang dapat dikembangkan di lahan kering adalah (1) memberikan input yang tinggi dengan memanipulasi lahan sehingga menjadi sesuai untuk

pertumbuhan tanaman (*high input approach*) dan (2) menggunakan varietas tanaman yang adaptif terhadap kondisi lahan kering (*low input approach*). Pertimbangan-pertimbangan untuk memuliakan sumberdaya alam, menekan biaya pelestarian lingkungan hidup, kendala yang besar dan seringnya kegagalan dengan pendekatan input tinggi memicu kepada pendekatan input rendah (*low input approach*) melalui program pemuliaan.

Penggunaan penanda morfologi, biokimia dan molekuler merupakan salah satu metode yang dapat membantu program pemuliaan untuk menyeleksi varietas-varietas adaptif terhadap kondisi kekeringan. Pada tulisan ini dibahas tentang asam absisik, salah satu senyawa osmotik yang potensial dijadikan sebagai penanda biokimia terhadap cekaman kekeringan. Sebelumnya dibahas juga peranan air bagi tanaman dan respon tanaman terhadap kondisi kekeringan.

PERANAN AIR BAGI TANAMAN

Air adalah salah satu komponen fisik yang sangat vital dan dibutuhkan dalam jumlah besar untuk pertumbuhan dan perkembangan tanaman. Sebanyak 85-90 % dari bobot segar sel-sel dan jaringan tanaman tinggi adalah air (Maynard dan Orcott, 1987). Noggle dan Fritz (1983) menjelaskan fungsi air bagi tanaman yaitu : (1) sebagai senyawa utama pembentuk protoplasma, (2) sebagai senyawa pelarut bagi masuknya mineral-mineral dari larutan tanah ke tanaman dan sebagai pelarut mineral nutrisi yang akan diangkut dari satu bagian sel ke bagian sel lain, (3) sebagai media terjadinya reaksi-reaksi metabolik, (4) sebagai reaktan pada sejumlah reaksi metabolisme seperti siklus asam trikarboksilat, (5) sebagai penghasil hidrogen pada proses fotosintesis, (6) menjaga turgiditas sel dan berperan sebagai tenaga mekanik dalam pembesaran sel, (7) mengatur mekanisme gerakan tanaman seperti membuka dan menutupnya stomata, membuka dan menutupnya bunga serta melipatnya daun-daun tanaman tertentu, (8) berperan dalam perpanjangan sel, (9) sebagai bahan metabolisme dan produk akhir respirasi, serta (10) digunakan dalam proses respirasi.

Kehilangan air pada jaringan tanaman akan menurunkan turgor sel, meningkatkan konsentrasi makro molekul serta senyawa-senyawa dengan berat molekul rendah, mempengaruhi membran sel dan potensi aktivitas kimia air dalam tanaman (Mubiyanto, 1997). Peran air yang sangat penting tersebut menimbulkan konsekuensi bahwa langsung atau tidak langsung kekurangan air pada tanaman akan mempengaruhi semua proses metabolisme sehingga dapat menurunkan pertumbuhan tanaman.

RESPON TANAMAN TERHADAP KEKERINGAN

Air yang tersedia dalam tanah adalah selisih antara air yang terdapat pada kapasitas lapang dan titik layu permanen. Diatas kapasitas lapang air akan meresap ke bawah atau menggenang, sehingga tidak dapat dimanfaatkan oleh tanaman. Di bawah titik layu permanen tanaman tidak mampu lagi menyerap air karena daya adhesi air dengan butir tanah terlalu kuat dibandingkan dengan daya serap tanaman. Cekaman kekeringan pada tanaman disebabkan oleh kekurangan suplai air di daerah perakaran dan permintaan air yang berlebihan oleh daun dalam kondisi laju evapotranspirasi melebihi laju absorpsi air oleh akar tanaman. Serapan air oleh akar tanaman

dipengaruhi oleh laju transpirasi, sistem perakaran, dan ketersediaan air tanah (Lakitan, 1996).

Respon tanaman yang mengalami cekaman kekeringan mencakup perubahan ditingkat seluler dan molekuler seperti perubahan pada pertumbuhan tanaman, volume sel menjadi lebih kecil, penurunan luas daun, daun menjadi tebal, adanya rambut pada daun, peningkatan ratio akar-tajuk, sensitivitas stomata, penurunan laju fotosintesis, perubahan metabolisme karbon dan nitrogen, perubahan produksi aktivitas enzim dan hormon, serta perubahan ekspresi gen (Kramer, 1980; Pennypacker Pugnaire, Serrano dan Pardos, 1990; Mullet dan Whissit, 1996; Navari-Izzo dan Rascio, 1999; Pugnaire *et al*, 1999).

Secara umum tanaman akan menunjukkan respon tertentu bila mengalami cekaman kekeringan. Respon tanaman terhadap stres air sangat ditentukan oleh tingkat stres yang dialami dan fase pertumbuhan tanaman saat mengalami cekaman. Bila tanaman dihadapkan pada kondisi kering terdapat dua macam tanggapan yang dapat memperbaiki status air, yaitu (1) tanaman mengubah distribusi asimilat baru untuk mendukung pertumbuhan akar dengan mengorbankan tajuk, sehingga dapat meningkatkan kapasitas akar menyerap air serta menghambat pemekaran daun untuk mengurangi transpirasi; (2) tanaman akan mengatur derajat pembukaan stomata untuk menghambat kehilangan air lewat transpirasi (Mansfield dan Atkinson, 1990).

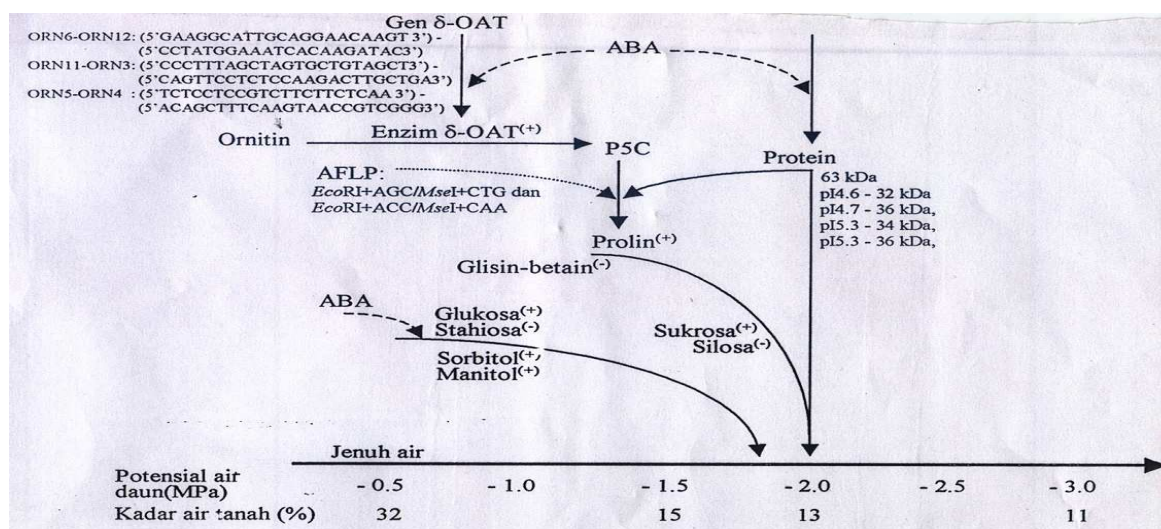
Menurut Pugnaire *et al* (1999), bergantung responnya terhadap kekeringan, tanaman dapat diklasifikasikan menjadi (1) tanaman yang menghindari kekeringan (*drought avoiders*) dan (2) tanaman yang mentoleransi kekeringan (*drought tolerators*). Tanaman yang menghindari kekeringan membatasi aktivitasnya pada periode air tersedia atau akuisisi air maksimum antara lain dengan meningkatkan jumlah akar dan modifikasi struktur dan posisi daun. Tanaman yang mentoleransi kekeringan mencakup penundaan dehidrasi atau mentoleransi dehidrasi. Penundaan dehidrasi mencakup peningkatan sensitivitas stomata dan perbedaan jalur fotosintesis, sedangkan toleransi dehidrasi mencakup penyesuaian osmotik.

Senyawa biokimia yang dihasilkan tanaman sebagai respon terhadap kekeringan dan berperan dalam penyesuaian osmotik bervariasi, antara lain gula-gula, asam amino, dan senyawa terlarut yang kompatibel (Ingram dan Bartels, 1996; Nguyen, Babu dan Blum, 1997). Senyawa osmotik yang banyak dipelajari pada toleransi tanaman terhadap kekeringan antara lain prolin, asam absisik, protein dehidrin, total gula, pati, sorbitol, vitamin C, asam organik, asparagin, glisin-betain, serta superoksida dismutase dan K^+ yang bertujuan untuk menurunkan potensial osmotik sel tanpa membatasi fungsi enzim (Venekamp, 1989; Gosset *et al.*, 1994; Santos-Diaz dan Ochoa-Alejo, 1994; Savin dan Nicolas, 1996; Close, 1997; Nottle Hanson dan Gage, 1997; Yoshida *et al.*, 1997; Yakushiji, Morinaga dan Nonami, 1998; Zushi dan Matsuzoe, 1998; dan Xiong, Ishitani dan Zhu, 1999). Menurut Amthor dan McCree (1990) peningkatan alokasi relatif substrat yang tersedia ke akar yang selanjutnya menyebabkan produksi daun menurun, merupakan salah satu akibat perubahan konsentrasi antar bagian dalam sistem metabolisme tanaman yang mengalami cekaman air. Peristiwa tersebut sering diinterpretasikan sebagai mekanisme adaptasi terhadap kondisi langka air.

AKUMULASI ASAM ABSISIK

Asam absisik (ABA) merupakan salah satu hormon tumbuh yang banyak kaitannya dengan kondisi cekaman lingkungan pada tanaman termasuk cekaman kekeringan (Bianco-Trinchant dan Le page-Degivry, 1998; Xiong *et al.*, 1999). Asam absisik meningkat dengan segera ketika tanaman mengalami cekaman kekeringan sebagai respon terhadap kondisi cekaman kekeringan (Kirkham, 1990; Setiawan, 1998; Leung dan Giraudat, 1998).

Terdapat perbedaan tingkat kadar ABA yang terbentuk antara tanaman yang toleran terhadap cekaman kekeringan dibanding dengan tanaman yang peka. Kadar ABA pada tanaman yang toleran lebih tinggi dibandingkan dengan tanaman yang peka, sehingga ABA selalu dikaitkan dengan sifat toleran tanaman terhadap cekaman kekeringan (Kirkham, 1990; Olsen *et al.*, 1992; Farran *et al.*, 1996; Fernandez, Perry dan Flore, 1997; Carrier *et al.*, 1997; Setiawan, 1998).

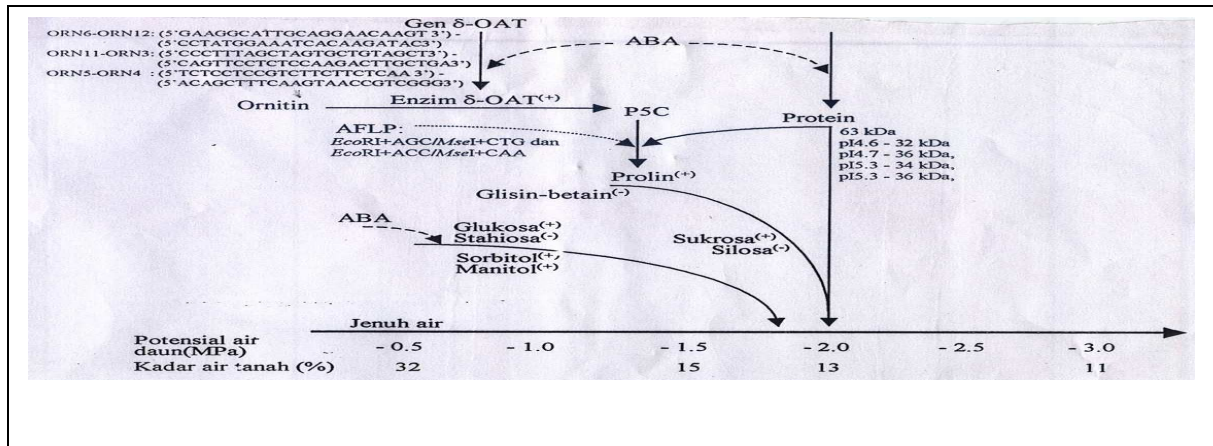


Gambar 1. Mekanisme Respon Tanaman terhadap Cekaman Kekeringan ((+) selanjutnya konsentrasi meningkat; (-) selanjutnya konsentrasi menurun pada cekaman berat; ---- diduga ABA berperan dalam transduksi gen; Diduga merupakan bagian sekuen gen lain yang berperan dalam mekanisme toleransi terhadap cekaman kekeringan; δ -OAT-ornithine- δ -aminotransferase; P5C-pyroline-5-carboxylate; ORN-primer ornithine; ABA-absisic acid) (Wijana, 2001)

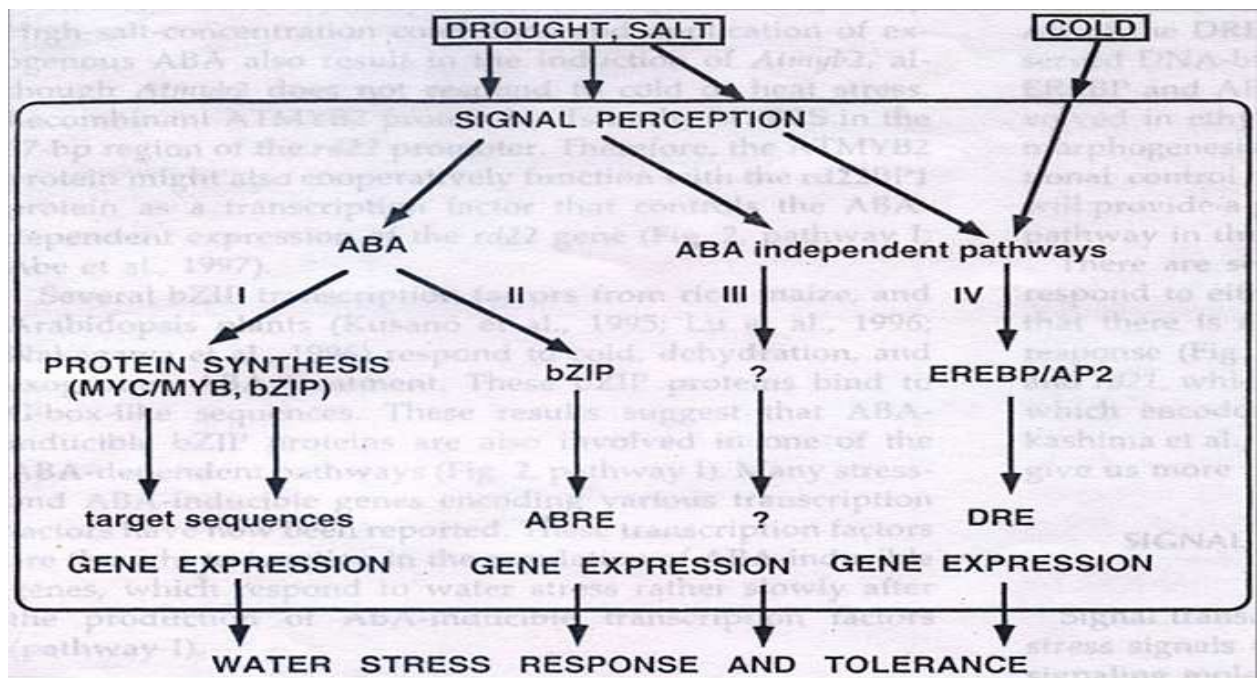
Gambar 1. Mekanisme Respon Tanaman terhadap Cekaman Kekeringan ((+) selanjutnya konsentrasi meningkat; (-) selanjutnya konsentrasi menurun pada cekaman berat; ---- diduga ABA berperan dalam transduksi gen; Diduga merupakan bagian sekuen gen lain yang berperan dalam mekanisme toleransi terhadap cekaman kekeringan; δ -OAT-ornithine- δ -aminotransferase; P5C-pyroline-5-carboxylate; ORN-primer ornithine; ABA-absisic acid) (Wijana, 2001)

Aplikasi ABA secara oksogen menunjukkan terinduksinya penutupan stomata, peningkatan konduktivitas air pada akar dan menginduksi akumulasi prolin (Dingkuhn *et al.*, 1991). Fernandez *et al* (1997) mengamati pada tanaman apel, ABA merupakan implikasi pada tanaman sebagai tanggap cekaman terhadap kekeringan. ABA dibiosintesis di akar selanjutnya ABA ditranspor dan diakumulasi di daun yang menyebabkan penurunan konduktan stomata dan fotosintesis (Kirkham *et al.*, 1990; Fernandez *et al.*, 1997; Hartung, Pauke dan Davies, 1999).

Kemampuan akumulasi ABA berbeda tergantung pada spesies dan kultivar tanaman, sebagaimana berbeda ditemukan pada tanaman padi, kedelai, kacang tanah, dan apel (Dingkuhn *et al.*, 1991; Hamim, 1995; Setiawan, 1998; Fernandez *et al.*, 1999). Fernandez *et al* (1997) menemukan bahwa kadar ABA lebih tinggi pada daun yang diperlakukan cekaman kekeringan dibandingkan dengan tanaman kontrol (tanpa perlakuan cekaman kekeringan).



Gambar 1. Mekanisme Respon Tanaman terhadap Cekaman Kekeringan ((+) selanjutnya konsentrasi meningkat; (-) selanjutnya konsentrasi menurun pada cekaman berat; ---- diduga ABA berperan dalam transduksi gen; Diduga merupakan bagian sekuen gen lain yang berperan dalam mekanisme toleransi terhadap cekaman kekeringan; δ -OAT-ornithine- δ -aminotransferase; P5C-pyroline-5-carboxylate; ORN-primer ornithine; ABA-absisic acid) (Wijana, 2001)



Gambar 2. Konsep Hipotetik Persepsi Selluler Cekaman Kekeringan dan Ekspresi Gen (Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1996)

Hal serupa dilaporkan Setiawan (1998) bahwa kadar ABA pada daun tanaman kacang tanah lebih tinggi dibandingkan dengan pada akar tanaman yang diperlakukan cekaman kekeringan. Varietas US-605 yang toleran terhadap cekaman kekeringan mengandung ABA paling tinggi pada daun dan sebaliknya paling sedikit pada akar dibandingkan dengan varietas Lamongan yang moderat dan PI-337409 yang peka terhadap kekeringan. Selanjutnya Setiawan (1998) menyatakan bahwa ABA yang diproduksi di akar ditranslokasikan ke daun segera setelah tanaman mengalami cekaman kekeringan, sehingga kandungan ABA pada akar menjadi berkurang pada tanaman yang toleran, sebaliknya pada tanaman yang peka cekaman kekeringan kadar ABA yang ditranslokasikan ke daun dari akar lebih sedikit. Menurut Setiawan (1998) kadar ABA pada tanaman kacang tanah yang toleran lebih tinggi dibandingkan dengan tanaman yang peka, baik pada bagian akar maupun pada daun. Temuan Setiawan (1998) tersebut sama seperti yang ditemukan Fernandez *et al* (1997), Olsen *et al* (1992), Farrant *et al* (1996 dan Carrier *et al* (1997).

Pada Gambar 1 disajikan mekanisme respon bibit kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan menurut Wijana (2001). Diperlihatkan adanya peranan protein dan prolin pada penyesuaian osmotik yang diduga dikendalikan oleh kehadiran ABA memberi petunjuk adanya keterlibatan ABA pada mekanisme ini. Hal ini berarti bahwa sebenarnya ABA berperan secara langsung pada mekanisme tanaman dalam menghadapi cekaman kekeringan. Costi *et al* (1996) menemukan bahwa beberapa gen yang mengendalikan respon tanaman terhadap cekaman diawali oleh ABA, namun beberapa gen tidak dipengaruhi ABA. Menurut Luchi *et al* (2000) peranan ABA sebagai signal transduksi sangat kompleks dan ekspresi gen dapat terjadi secara bebas (*ABA-independent*) dan tidak bebas (*ABA-dependent*).

PERANAN ABA DALAM EKSPRESI GEN

Analisis ekspresi gen dengan mutan *Arabidopsis* ABA deficient atau ABA-insensitive menunjukkan beberapa gen penginduksi cekaman tidak memerlukan akumulasi ABA eksogen pada kondisi kering atau dingin (Ingram dan Bartels, 1996; Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1996; Bray, 1997). Ini menunjukkan bahwa tidak hanya jalur ABA dependent yang terlibat dalam respon terhadap cekaman air, tetapi juga jalur ABA independent. Analisis ekspresi gen induksi ABA yang menunjukkan bahwa beberapa gen memerlukan biosintesis protein untuk induksinya oleh ABA, memberi kesan bahwa jalur independent hadir antara produksi ABA eksogen dan ekspresi gen selama cekaman.

Pada Gambar 2 disajikan hubungan hipotetik keempat jalur yang berfungsi mengaktifkan gen induksi cekaman dalam kondisi dehidrasi (Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1996). Jalur I dan II adalah jalur ABA dependent dan jalur III dan IV adalah ABA independent.

Pada jalur I, faktor biosintesis protein penting untuk ekspresi gen induksi cekaman air. Induksi gen kekeringan *Arabidopsis*, rd22, dimediasi oleh ABA dan memerlukan biosintesis protein untuk ekspresi ABA dependent (Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1996). A67-bp bagian dari promotor rd22 esensial untuk ekspresi ABA dan mengandung beberapa protein pengikat DNA seperti MYC dan MYB, tetapi bagian ini tidak memiliki ABREs (Iwasaki *et al*, 1995).

Jalur II tidak memerlukan biosintesis protein untuk mengekspresikan gennya. Gen induksi dehidrasi mengandung ABREs (PyACGTGGC) potensial pada bagian promotornya yang berfungsi sebagai element DNA cis-action yang terlibat dalam ekspresi gen. C-DNA untuk ABRE dan G-box pengikat protein telah diisolasi dan memiliki bagian dasar yang berbatasan dengan Leu-zipper motif (bZIP) (Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1997).

Beberapa gen, antara lain rd29A, kin1,kin2, dan rd17, tidak memerlukan ABA untuk ekspresinya pada kondisi kekeringan tetapi berespon terhadap ABA eksogen (Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1996; Bray, 1997). Sekuens 9-bp, TACCGACAT, disebut DRE, adalah esensial untuk regulasi induksi rd29A dalam kekeringan, suhu rendah dan kadar garam tinggi, tapi tidak berfungsi sebagai ABRE (jalur IV). Promotor rd29A mengandung ABRE, diduga berperan dalam ekspresi gen. Beberapa gen induksi kekeringan tidak berespon terhadap perlakuan dingin dan ABA (jalur III). Gen-gen tersebut adalah rd19 dan rd21 yang menyandikan thiol protease, dan erd1 yang menyandikan subunit regulator Clp protease (Nakashima *et al*, 1997 in Shinozaki dan Yamaguchi-Shinozaki, 1997)

PENUTUP

Mekanisme adaptasi tanaman terhadap cekaman kekeringan antara lain dengan melakukan penyesuaian osmotik membentuk senyawa osmotikum. Asam absisik adalah salah satu senyawa osmotik yang berperan dalam mekanisme toleransi terhadap cekaman kekeringan. Studi yang telah dilakukan menunjukkan ABA berperan langsung dalam mengekspresikan toleransi tanaman terhadap kekeringan. Hal ini menunjukkan ABA adalah salah satu penanda biokimia potensial untuk mendeteksi tanaman toleran kekeringan.

PUSTAKA

- Amthor, J. and K. J. McCree. 1990. Carbon balance of stressed plants : a conceptual model for integrating research result. P 1-15. In Alscher and Cumming (Ed). Stress responses in plant : adaptation and acclimation mechanisms. Wiley-Liss, Inc., New York.
- Bianco-Trinchant, J. and M. Th. Le page-Degivry. 1998. ABA synthesis in protoplasts of different origin in response to osmotic stress. Plant Growth Reg. 25 : 135-148.
- Bray, E. A. 1997. Plant responses to water deficit. Trend in plant Sci. 2(2) : 48-54.

- Carrier, D. J., C. A. Bock, J. E. Cunningham, D.R. Cyr and D.I. Dustan. 1997. ABA content and deposition in interior spruce somatic embryos. *In Vitro Cell. Dev. Biol. Plant.* 32 : 236-239.
- Close, T. J. 1997. Dehydrin: Accomonaly in the response of plants to dehydration and low temperature. *Physiol. Plant.* 100: 191-196.
- Costi, F. N. Bertauche, N. Vernanian and J. Giraudt. 1995. Absisic acid dependent and independent regulation of gene expression by progression by progressive drought in *Arabidopsis thaliana*. *Mol. Gen. Genet.* 246:10-18.
- Dingkuhn, M., R.T. Cruv, J.C. Otoole and K. Doerffling. 1991. Responses of senen diverse ricecultivars to water deficit. III. Accumalation of absisic acid and proline in relation to leaf water-potential and osmotic adjustment. *Field Crops Res.* 27:103-117.
- Farrant, J. M., N. W. Pammenter, P. Berjak, E. J. Farnsworth and C. W. Vertucci. 1996. Presence of dehydrinlike proteins and levels of absisic acid in recalsitrant (desiccation sensitive) seeds may be related to habitat. *Seed Sci. Res.* 6 : 175-182.
- Fernandez, R. T., R. L. Perry and A. Flore. 1997. Drought response of young apple tress on tree root-stocks. II. Gas exchange, chlorophyll fluorecence, water relations, and leaf absisic acid. *J. Amer. Hort. Sci.* 122 (6) : 841-848.
- Gossett, D. R., E. P. Mihollon, M.C. Lucas, S. W. Bankas and M.M. Marney. 1994. The effect of NaCl antioxidant enzyme activities in callus tissue of salt tolerant and salt-sensitive cotton cultivars. *Plant Cell Rep.* 13:303-307.
- Hamim. 1995. Toleransi kedelai terhadap cekaman kekeringan: pendekatan morfologi dan fisiologi. Tesis. IPB. Bogor.
- Hartung, W., A.D. Peuke and W.J. Davies. 1999. Absisic acid-a hormonal long-distance stress signal in plants under drought and salt stress. P 731-747. *In* M. Pessarakli(Ed.). *Handbook of plant and crop stress.* 2nd. Marcell Dekker. New York.
- Ingram, J. and D. Bartels. 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Ann. Rev. Physiol. Mol. Biol.* 47:377-403.
- Iuchi, S., M. Kobayasi, K. Yamaguchi-Shinozaki and K. Shinozaki. 2000. A stress-inducible gene for 9-cisepoxycarotenoid dioxygenase in-volved in absisic acid biosynthesis under water stress in drought-tolerant cowpea. *Pant Physiology* 123:553-562.
- Iwasaki, T., K. Yamaguchi-Shinozaki, K. Shinazaki. 1995. Identification of a cis-regulatory region of a gene in *Arabidopsis thaliana* whose induc-tion by dehydration is mediated by absisic acid and requires protein synthesis. *Mol. Gen. Genet.* 247: 391-398.
- Kirkham, M. B. 1990. Plant responses to water deficit. P 323-342. *In* B. A. Stewart and D. R. Nielsen (Ed.) *Irrigation of agricultural crops.* Madison, Winsconsin USA.
- Kramer, P. J. 1980. Plant and soil water relationship. A Modern synthesis. Tata Mc Graw-Hill Publ. Co. Ltd., New York. 449 p.
- Lakitan, B. 1996. Fisiologi pertumbuhan dan perkembangan tanaman. Rajawali Pers. Jakarta. 203 hal.
- Leung, J. and J. Giraudat. 1998. Absisic acid signal transduction. *Ann. Rev.of. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49:199-222.
- Mansfield., T.A. and C. J. Atkinson. 1990. Stomatal behavior in water stressed plants. P. 241-246. *In* Alscher ang Cumming (Ed.). *Stress respons in plant: adaptation and acclimation mechanisms.* Wiley-Liss, Inc., New York.
- Maynard, G.H. and D.M. Orcott. 1987. The physiology of plants under stress. John Wiley & Sons, Inc. New York. 206 p.
- Mubiyanto, B.M. 1997. Tanggapan tanaman kopi terhadap cekaman air. *Warta Puslit Kopi dan Kakao* 13(2): 83-95.
- Mullet, J.E. and M.S. Whitsitt. 1996. Plant cellular responses to water deficit. *Plant Growth reg.* 20: 119-124.
- Navari-Izzo, F. and N. Rascio. 1999. Plant response to water-defisit conditions. P 231-270. *In* M. Pessarakli (Ed.). *Handbook of plant and crop stress.* 2bd. Marcell Dekker. New York.
- Nguyen, H.T., T. Babu and A. Blum. 1997. Breeding for drought resistance in rice: Physiology and molecular genetics considerations. *Crop Sci.* 37: 1426-1434.
- Noggle, G. R. and G. J. Fritz. 1983. *Introductory plant physiology.* Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs. New Jersey. 627p.
- Notle, K. D., A. D. Hanson and D. A. Gage. 1997. Prolin accumulation and methylation to proline betaine in citrus: implication for genetics engineering of stress resistance. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 122(1): 8-13.
- Olsen, F. L., K. Skriver, F. M. Uri, N. V. raikhel, J. C. Rogers and J. Mundy. 1992. ABA and GA responsive gene expression. P. 139-153. *In* J. L. Wray (Ed). *Inducible plant protein.* Cambridge University Press.

- Pennypacker, B. W., K. T. Leath, W. L. Stout and R. R. Hill Jr. 1990. Technique for simulation field drought stress in the green house. *Agron. J.* 82 (5) : 951-229.
- Pugnaire, F. I., L. Serrano and J. Pardos. 1999. Constraints by water stress on plant growth. p 271-283. *In* M. Pessarakli (Ed.). Handbook of plant and crop stress. 2nd. Marcell Dekker. New York.
- Santos-Diaz, M. S. and N. Ochoa-Alejo. 1994. PEG-tolerant cell clones of chili pepper : growth, osmotic potentials and solute accumulation. *Plant Cell, Tissue Org. Cult.* 37 : 1-8.
- Savin, R. and 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 of drought tolerance in peabut. Tesis. University of Agriculture. Tokyo.
- Shinozaki, K and Yamaguchi-Shinozaki, K. 1996. Molecular response to drought and cold stress. *Curr. Opin. Plant Biol.* 7 : 161-167.
- _____. 1997. Gene expression and signal transduction in water stress response. *Plant Physiol.* 115 : 327-334.
- Venekamp, J. H. 1989. Regulation of cytosol acidity in plants under conditions of drought. *Plant Physiol.* 76 : 112-117.
- Wijana, I. G. 2001. Analisis biokimia dan molekuler sifat toleran tanaman kelapa sawit terhadap cekaman kekeringan. Disertasi. IPB. Bogor.
- Xiong, L, M. Ishitani and J.K.Zhu. 1999. Interaction of osmotic stress, temperature and abscisic acid in regulation of gene expression in *Arabidopsis*. *Plant Physiol.* 199 : 205-211.
- Yakushiji, H., K. Morinaga and H. Nonami. 1998. Sugar accumulation and partitioning in Satsuma Mandarin tree tissue and fruit in response to drought stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 123(4) : 719-726.
- Yoshihara, Y., T. Kiyosue, K. Nakashima and K. Shinozaki. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plant under water stress. *Plant Cell Physiol.* 38(10) : 1095-1102.
- Zushi, K. and N. Matsuzoe. 1998. Effect of soil water deficit on vitamin C, sugar, organic acid, amino acid, and carotene contents of large-fruit tomatoes. *J. Japan. Soc. Hort. Sci.* 67(6) : 927-933.