



TESIS - SB185401

**PENGARUH CEKAMAN GENANGAN PERIODIK  
TERHADAP MEDIA TUMBUH DAN RESPON  
FISIOLOGI VARIETAS TEMBAKAU LOKAL  
(*Nicotiana tabaccum*)**

**BYAN ARASYI ARRANIRY  
01311550012011**

Dosen Pembimbing  
Dr. Nurul Jadid S.Si., M.Sc.

**PROGRAM MAGISTER  
DEPARTEMEN BIOLOGI  
FAKULTAS SAINS DAN ANALITIKA DATA  
INSTITUT TEKNOLOGI SEPULUH NOPEMBER  
SURABAYA  
2020**



TESIS - SB185401

**PENGARUH CEKAMAN GENANGAN PERIODIK  
TERHADAP MEDIA TUMBUH DAN RESPON  
FISIOLOGI VARIETAS TEMBAKAU LOKAL  
(*Nicotiana tabaccum*)**

**BYAN ARASYI ARRANIRY  
01311550012011**

**Dosen Pembimbing  
Dr. Nurul Jadid S.Si., M.Sc.**

**PROGRAM MAGISTER  
DEPARTEMEN BIOLOGI  
FAKULTAS SAINS DAN ANALITIKA DATA  
INSTITUT TEKNOLOGI SEPULUH NOPEMBER  
SURABAYA  
2020**



**THESIS - SB185401**

**PERIODIC WATERLOGGING STRESS AFFECTS  
SOIL CHEMICAL PROPERTIES AND INTERFERES  
PHYSIOLOGICAL ASPECTS OF INDONESIAN  
TOBACCO VARIETIES**

**BYAN ARASYI ARRANIRY  
01311550012011**

**SUPERVISOR  
Dr. Nurul Jadid S.Si., M.Sc.**

**MASTER PROGRAM  
DEPARTEMENT OF BIOLOGI  
FACULTY OF SCIENCE AND DATA ANALYTICS  
INSTITUT TEKNOLOGI SEPULUH NOPEMBER  
SURABAYA  
2020**

***“Halaman ini sengaja dikosongkan”***

## LEMBAR PENGESAHAN TESIS

Tesis disusun untuk memenuhi salah satu syarat memperoleh gelar  
**Magister Sains (M.Si)**

di

**Institut Teknologi Sepuluh Nopember**

Oleh:

**BYAN ARASYI ARRANIRY**

**NRP : 01311550012011**

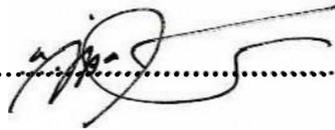
Tanggal Ujian : 3 Februari 2020

Periode Wisuda : September 2020

Disetujui oleh :

**Pembimbing:**

1. Dr. Nurul Jadid, S.Si, M.Sc.  
NIP: 198205122005011002



.....

**Penguji:**

1. Dr. Dewi Hidayati, S.Si, M.Si.  
NIP: 196911211998022001



.....

2. Dr. Tutik Nurhidayati, S.Si, M.Si.  
NIP : 197209101998022002



.....

Kepala Departemen Biologi  
Fakultas Sains dan Analitika Data



Dr. Dewi Hidayati, S.Si, M.Si.  
NIP : 196911211998022001

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

**PENGARUH CEKAMAN GENANGAN PERIODIK  
TERHADAP MEDIA TUMBUH DAN RESPON FISILOGI  
VARIETAS TEMBAKAU LOKAL (*Nicotiana tabaccum*)**

Nama mahasiswa : Byan Arasyi Arraniry  
NRP : 01311550012011  
Pembimbing : Dr. Nurul Jadid S.Si., M.Sc.

**ABSTRACT**

Tembakau (*Nicotiana tabaccum*) relatif mudah tumbuh, Ada beberapa kriteria untuk syarat tumbuh tembakau seperti: waktu tanam, kondisi tanah, suhu ideal dan curah hujan. Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui pengaruh cekaman genangan periodik pada komposisi unsur hara media pertumbuhan serta untuk mengetahui pengaruh cekaman genangan periodik terhadap parameter fisiologi beberapa varietas lokal tanaman tembakau. Pemberian cekaman secara berkala dilakukan selama 12 hari. Selanjutnya, Pengamatan dilakukan terhadap pengaruh cekaman genangan secara berkala meliputi laju fotosintesis dan transpirasi, kandungan klorofil serta etilen. Pengamatan juga dilakukan terhadap perubahan komposisi makronutrien, terutama nitrogen, fosfor dan kalium. Dari hasil pengamatan, didapati pengaruh signifikan pemberian cekaman terhadap kandungan klorofil, laju fotosintesis, laju transpirasi dan kandungan etilen. Selain itu, cekaman genangan mempengaruhi penurunan kandungan unsur hara nitrogen, fosfor dan kalium pada media tumbuh tembakau. Kandungan klorofil mengalami penurunan nilai rata – rata dari 52 mg.g-1 menjadi 5 mg.g-1 pada varietas Srumpung. Laju fotosintesis di hampir semua varietas mengalami penurunan nilai rata – rata dari 154  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  menjadi 49  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Laju transpirasi mengalami peningkatan di hampir semua varietas dengan nilai rata – rata paling tinggi adalah 3.8050  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  pada varietas Srumpung. Kadar etilen pada akar dengan peningkatan nilai rata – rata paling signifikan pada varietas Jepon Palakean (0.17 – 1.84 ppm), Somporis (0.14 - 0.36 ppm) dan Srumpung (0.16 – 0.56 ppm).

Kata kunci : Aspek fisiologi, cekaman genangan periodik, *Nicotiana tabacum*, senyawa kimia tanah

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

# SOIL PROPERTIES AND PHYSIOLOGICAL RESPON IN LOCAL TOBACCO (*Nicotiana tabaccum*) UNDER PERIODIC FLOODING STRESS

By : Byan Arasyi Arraniry  
Student Identity Number : 0131155001211  
Supervisor : Dr. Nurul Jadid S.Si., M.Sc.

## ABSTRAK

Tobacco (*Nicotiana tabaccum*) is relatively easy to grow, but some environmental conditions including growing season, soil conditions, temperature and sufficient water availability should be taken into consideration. This study aims to determine the physiological responses of some tobacco varieties and changes in the chemical properties of soil during periodic waterlogging stresses. Some local varieties of tobacco were treated by periodic waterlogging stress for 12 days. Subsequently, photosynthetic and transpiration rates, chlorophyll content and ethylene content as well as soil macronutrient content were measured. The result showed flooding stress significantly affect physiological aspect, chlorophyll content reported decreasing from 52 mg.g-1 to 5 mg.g-1 in Srumpung. Photosyntetic rates decreasing in all varieties from 154  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  to 49  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Transpiration rates increasing with the highest in Srumpung on average 3.8050  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Ethylene content also increasing in Jepon Palakean (0.17 – 1.84 ppm), Somporis (0.14 - 0.36 ppm) dan Srumpung (0.16 – 0.56 ppm).

Key words : Physiological aspects, periodic waterlogging stress, *Nicotiana tabacum*, soil chemical properties

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## KATA PENGANTAR

Puji syukur dipanjatkan kepada Allah SWT atas limpahan rahmat dan karunia-Nya sehingga penulis dapat menyelesaikan tesis yang berjudul; **Pengaruh Cekaman Genangan Periodik Terhadap Media Tumbuh dan Respon Fisiologi Varietas Tembakau Lokal (*Nicotiana tabaccum*)** di Departemen Biologi Fakultas Sains Institut Teknologi Sepuluh Nopember Surabaya.

Penyusunan laporan tesis ini tidak lepas dari bimbingan dan bantuan dari banyak pihak. Oleh sebab itu penulis menyampaikan terima kasih kepada pihak-pihak yang telah membantu yaitu:

1. Ketua Departemen Biologi ITS dan Ketua Program Studi S2 Biologi ITS atas dukungan dan arahan kepada penulis.
2. Dr. Nurul Jadid S.Si., M.Sc. sebagai dosen pembimbing yang selalu memberikan semangat, waktu, serta bimbingan dalam menyusun laporan tesis ini.
3. Dr. Dewi Hidayati S.Si., M.Si. dan Dr. Tutik Nurhidayati S.Si., M.Si. sebagai dosen penguji yang telah memberikan saran dan masukan untuk perbaikan penulisan laporan tesis ini supaya menjadi lebih baik.
4. Laboratorium Biosains dan Teknologi Tumbuhan yang telah memberikan sarana dan prasarana dalam penyelesaian laporan tesis ini.
5. Serta semua pihak yang mendukung lancarnya pelaksanaan penelitian tesis ini.

Penulis menyadari bahwa penulisan laporan tesis ini masih jauh dari sempurna. Kritik dan saran yang membangun sangat berarti bagi penulis. Penulis berharap proposal tesis ini dapat bermanfaat bagi semua pembaca. Akhir kata, semoga Allah SWT senantiasa memberikan rahmat dan hidayahNya kepada kita semua. Amin.

Surabaya, 1 Februari 2020

Byan Arasyi Arraniry

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## DAFTAR ISI

<b>LEMBAR PENGESAHAN TESIS</b> .....	v
<b>ABSTRACT</b> .....	vii
<b>ABSTRAK</b> .....	ix
<b>KATA PENGANTAR</b> .....	xi
<b>DAFTAR ISI</b> .....	xiii
<b>DAFTAR TABEL</b> .....	xv
<b>DAFTAR GAMBAR</b> .....	xvii
<b>DAFTAR LAMPIRAN</b> .....	xix
<b>BAB 1 PENDAHULUAN</b> .....	1
<b>1.1 Latar Belakang</b> .....	1
<b>1.2 Perumusan Masalah</b> .....	3
<b>1.3 Batasan Masalah</b> .....	3
<b>1.4 Tujuan Penelitian</b> .....	3
<b>1.5 Manfaat Penelitian</b> .....	3
<b>BAB 2 KAJIAN PUSTAKA DAN DASAR TEORI</b> .....	5
<b>2.1 Karakteristik Tembakau</b> .....	5
<b>2.2 Cekaman Genangan (Flooding/Waterlogging)</b> .....	6
<b>2.3 Pengaruh Cekaman Genangan Terhadap Tanaman</b> .....	8
<b>2.4 Pengaruh Cekaman Terhadap Tanah</b> .....	19
<b>BAB 3 METODA PENELITIAN</b> .....	25
<b>3.1 Waktu dan Tempat Penelitian</b> .....	25
<b>3.2 Persiapan, Penanaman, dan Pemeliharaan Bibit Tanaman Tembakau</b> .....	25
<b>3.3 Pemberian Cekaman Genangan (Waterlogging) Tahap 1</b> .....	26
<b>3.4 Pemberian Cekaman Genangan (Flooding) Tahap 2</b> .....	26
<b>3.5 Pengukuran Parameter Fisiologi Tanaman Tembakau</b> .....	26
<b>3.1 Analisa Kimia Tanah</b> .....	27
<b>3.7 Rancangan Penelitian</b> .....	29
<b>3.8 Analisa Data</b> .....	31
<b>BAB 4 PEMBAHASAN</b> .....	33
<b>4.1 Pengaruh Genangan Terhadap Sifat Fisika</b> .....	33
<b>4.2 Pengaruh Genangan Terhadap Perubahan Kimia</b> .....	35

<b>4.3 Pengaruh Cekaman Genangan Terhadap Respon Fisiologis Tembakau.....</b>	<b>42</b>
<b>BAB 5 KESIMPULAN DAN SARAN.....</b>	<b>49</b>
<b>5.1 Kesimpulan.....</b>	<b>49</b>
<b>5.2 Saran.....</b>	<b>49</b>
<b>DAFTAR PUSTAKA.....</b>	<b>51</b>
<b>LAMPIRAN .....</b>	<b>57</b>

## DAFTAR TABEL

	Halaman
Tabel 3.1 Tabel pengamatan cekaman tahap 1.....	29
Tabel 3.2 Tabel pengamatan cekaman tahap 2 .....	30
Tabel 4.1 Rata – rata hasil kandungan klorofil pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan .....	42
Tabel 4.2 Rata – rata hasil laju fotosintesis pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan .....	43
Tabel 4.3 Rata – rata hasil laju transpirasi pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan.....	45
Tabel 4.4 Rata – rata hasil kadar etilen pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan.....	46

***“Halaman ini sengaja dikosongkan”***

## DAFTAR GAMBAR

	Halaman
Gambar 2.1 Morfologi tanaman tembakau var. Srumpung.....	5
Gambar 2.2 Jenis cekaman genangan .....	7
Gambar 2.3 Jalur metabolisme dalam keadaan kekurangan O <sub>2</sub> .....	10
Gambar 4.1 Grafik perubahan kandungan nitrogen .....	35
Gambar 4.2 Siklus nitrogen pada tanah yang tergenang.....	36
Gambar 4.3 Grafik perubahan kandungan fosfor .....	37
Gambar 4.4 Grafik Perubahan kandungan kalium .....	39
Gambar 4.5 Grafik Perubahan kandungan kalium.....	40

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## DAFTAR LAMPIRAN

	Halaman
Lampiran 1 Hasil Analisa Kandungan Unsur Hara Tanah.....	57
Lampiran 2 Hasil Uji Statistik Kandungan Klorofil.....	59
Lampiran 3 Hasil Uji Statistik Laju Fotosintesis .....	61
Lampiran 4 Hasil Uji Statistik Laju Transpirasi .....	63
Lampiran 5 Hasil Uji Statistik Kandungan Etilen.....	65

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

# BAB 1 PENDAHULUAN

## 1.1 Latar Belakang

*Nicotiana tabacum* atau yang lebih dikenal dengan nama Tembakau merupakan salah satu tanaman budidaya yang memiliki nilai ekonomis yang tinggi dan sangat sensitif terhadap cara budidaya. Di Indonesia terdapat berbagai macam varietas tembakau dengan ciri khas berbeda di setiap daerah. Ada beberapa kriteria untuk syarat tumbuh tembakau seperti: waktu tanam, kondisi tanah, suhu ideal dan curah hujan. Secara umum, tembakau akan tumbuh secara optimal pada lahan yang memiliki kemampuan menahan air sekaligus memiliki sistem drainase yang baik sehingga kelebihan air bisa diminimalisir untuk mempertahankan produktivitas.

Kelebihan air (genangan air atau banjir) pada tanah merupakan cekaman abiotik yang mempengaruhi produktivitas tumbuhan secara umum di seluruh dunia (Voeselek et al., 2004) termasuk tanaman tembakau. Ciri khas dari cekaman genangan adalah terbatasnya kadar oksigen pada tanah yang cenderung dikenal dengan istilah *hypoksia* atau *anoksia* (Perata, 1993). Kondisi ini dikarenakan difusi oksigen melalui air menurun hingga  $10^4$  kali lipat (Armstrong dan Drew, 2002). Sesaat setelah terjadi genangan air, akar dan mikroorganisme tanah akan menggunakan oksigen yang tersisa (Ponnamperuma, 1972) sehingga mempercepat penurunan kadar oksigen dan nutrisi pada tanah (Yoshida, 1978, Watanabe dan Furusaka, 1980, Watanabe, 1984). Hal ini memberikan pengaruh yang cenderung merugikan terhadap pertumbuhan tanaman (Kawase, 1981, Kozlowski, 1985, Nash, 1993, Morard et al, 1996, Jackson dan Colmer, 2005).

Genangan air berdampak lain pada perubahan sifat fisika-kimia tanah. Meurant (2012) menjelaskan bahwa struktur agregat tanah akan berubah dari keadaan padat menjadi koloid sehingga tanah akan kehilangan kemampuan sebagai 'media tumbuh' hingga perubahan potensial redoks ( $E_h$ ) dan keasaman tanah (pH) yang mempengaruhi pertukaran ion di sekitar akar. Perubahan kimiawi akibat genangan air menghasilkan akumulasi  $CO_2$ , transformasi nitrogen dan Fe(III), Mn(IV), dan  $SO_4^{2-}$  (Ponnamperuma, 1972, Patrick dan Reddy, 1978). Sejalan dengan itu, produk metabolisme anaerob oleh mikroorganisme tanah (misalnya:  $Mn^{2+}$ ,  $Fe^{2+}$ ,  $S^{2-}$ ,  $H_2S$  dan asam karboksilat) dapat terakumulasi (Ponnamperuma, 1984, McKee dan McKevlin, 1993).

Perubahan sifat fisika-kimia pada tanah ini diterjemahkan oleh tanaman sebagai sinyal untuk melakukan perubahan fisiologi sebagai respon adaptasi terhadap cekaman genangan (Dat et al., 2004). Penurunan kadar oksigen merupakan sinyal awal bagi tanaman (Bailey-Serres dan Voeselek, 2008), kemudian perubahan komposisi nutrisi dalam tanah seperti: nitrogen, fosfor dan kalium menjadi sinyal lanjutan dalam perubahan jalur fisiologi (Ponnamperuma, 1972, Sanyal et al, 1991, Unger et al., 2009). Beberapa parameter fisiologi yang diukur

antara lain adalah kadar klorofil, laju fotosintesis dan respirasi dan kadar etilen. Selain itu, beberapa penelitian sebelumnya mengungkapkan bahwa setiap varietas tanaman tembakau memiliki respon morfologi, fisiologi dan molekuler yang berbeda terhadap cekaman abiotik seperti cekaman kekeringan dan genangan (Jadid et al., 2017; Purnobasuki et al., 2018). Penelitian yang dilakukan oleh Nurhidayati *et al.*, (2018) menjelaskan bahwa beberapa varietas tembakau mampu menumbuhkan akar adventif dan membentuk jaringan aerenkim pada akar sebagai respon terhadap cekaman genangan. Data yang lain menyebutkan adanya perubahan fisiologi pada tanaman tembakau yang tercekam genangan, hal ini erat kaitannya dengan meningkatnya ekspresi gen NtADH1 dan NtACS1 (Nurcahyani, 2017). Sedangkan pada penelitian lain dengan jenis cekaman yang berbeda, juga menunjukkan adanya peningkatan ekspresi gen NtABA2 and NtERD10B terjadi pada tembakau yang tercekam kekeringan (Jadid *et al.*, 2017).

Penelitian mengenai pengaruh cekaman genangan secara periodik terhadap komposisi zat hara dan faktor fisiologi tanaman tembakau varietas lokal masih sangat terbatas. Oleh karena itu, penelitian ini dilakukan untuk mengetahui respon fisiologi dan pengaruh cekaman genangan periodik terhadap faktor fisika-kimia tanah tanaman tembakau varietas lokal di Indonesia.

## **1.2 Perumusan Masalah**

Rumusan masalah dalam penelitian ini adalah sebagai berikut

1. Bagaimana pengaruh cekaman genangan periodik terhadap komposisi unsur hara media pertumbuhan beberapa varietas lokal tanaman tembakau?
2. Bagaimana pengaruh cekaman genangan periodik terhadap parameter fisiologi beberapa varietas lokal tanaman tembakau ?

## **1.3 Batasan Masalah**

Adapun batasan masalah dalam penelitian ini adalah sebagai berikut :

1. Parameter uji kimia tanah yang diukur adalah ketersediaan nitrogen, fosfor dan kalium.
2. Parameter fisiologi yang diukur adalah laju fotosintesis, laju transpirasi, kandungan klorofil dan kadar etilen.
3. Varietas lokal tanaman tembakau yang digunakan ialah varietas Jepon Palakean, Manilo, Somporis dan Srumpung.

## **1.4 Tujuan Penelitian**

Tujuan penelitian ini adalah:

1. Mengetahui pengaruh cekaman genangan periodik terhadap komposisi unsur hara dan perubahan struktur tanah beberapa varietas lokal tanaman tembakau.
2. Mengetahui pengaruh cekaman genangan periodik terhadap parameter fisiologi beberapa varietas lokal tanaman tembakau.

## **1.5 Manfaat Penelitian**

Penelitian ini diharapkan dapat memberikan kontribusi bagi program pemuliaan tanaman tembakau dengan menyediakan informasi mengenai respon fisiologi tanaman tembakau yang toleran terhadap cekaman genangan serta memberikan bahan kajian mengenai strategi untuk meningkatkan toleransi tanaman tembakau terhadap cekaman genangan.

*“Halaman ini sengaja dikosongkan.”*

## BAB 2 KAJIAN PUSTAKA DAN DASAR TEORI

### 2.1 Karakteristik Tembakau



Gambar 2.1 Morfologi tanaman tembakau var. Srumpung (PT. Sadhana, 2015)

Tanaman tembakau (*Nicotiana tabacum* L.) berupa semak, tegak, sedikit bercabang, dan mempunyai tinggi 0,5-2,5 meter. Daun tunggal, bertangkai pendek, memanjang, atau berbentuk lanset, dengan pangkal yang menyempit, sebagian memeluk batang dan ujung runcing. Kelopak bunga berbentuk tabung, yang memanjang tidak sama. Tabung bunga jantan 4 cm panjangnya dan berbentuk bintang. Benang sari bebas, yang satu lebih pendek dari yang lainnya. Buah bentuk telur memanjang, akhirnya coklat, dimahkotai oleh pangkal tangkai putih yang pendek, beruang-ruang. Biji berukuran kecil dan jumlahnya banyak sekali (Tjitrosoepomo, 2000). Tanaman tembakau merupakan tanaman semusim dari Spermathophyta dengan klasifikasi menurut Steenis (2005) sebagai berikut:

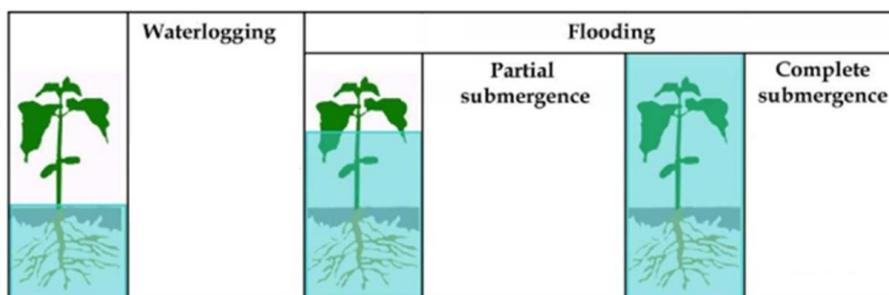
Kingdom : Plantae  
Divisio : Spermathophyta  
Class : Dicotyledonae  
Ordo : Solanales  
Family : Solanaceae  
Genus : Nicotiana  
Spacies : *Nicotiana tabaccum* L.  
var. Jepon Palakean  
var. Manilo  
var. Somporis  
var. Srumpung

## 2.2 Cekaman Genangan (Flooding/Waterlogging)

Genangan air (*waterlogging*) dan banjir (*flooding*) adalah cekaman abiotik yang memengaruhi komposisi spesies dan produktivitas pada banyak komunitas tumbuhan di seluruh dunia. Pola hidrologi dapat menentukan vegetasi di lahan basah alami dan buatan manusia karena hal ini bergantung pada respon ekofisiologis spesies terhadap banjir (mis. Voesenek et al., 2004). Ketika tanah tergenang air, pertukaran gas antara tanah dan udara berkurang secara drastis (Armstrong, 1979). Tak lama setelah tanah tergenang, mikroorganisme mengonsumsi hampir semua oksigen dalam air dan tanah. Aerasi tanah yang buruk tidak hanya terbatas pada tanah yang terendam air, tetapi bisa juga pada tanah yang tidak terendam air dan bertekstur halus-padat (Stolzy et al. 1975). Tanah seperti itu mengandung sedikit udara; dan pertukaran gas antara mereka dan atmosfer sangat lambat.

Aerasi tanah yang buruk terkait dengan banjir menginduksi sejumlah perubahan dalam tanah dan pada tanaman yang biasanya mempengaruhi pertumbuhan. Berbagai macam senyawa beracun terakumulasi di tanah yang tergenang air (Ponnamperuma, 1972). Tak lama setelah banjir, tanaman menunjukkan perubahan berurutan dalam proses metabolisme dan fisiologis. Pengurangan penyerapan air dan penutupan stomata yang mengarah ke tingkat fotosintesis yang lebih rendah adalah di antara respons tanaman awal terhadap banjir (Kozlowski, 1982). Perubahan selanjutnya meliputi penurunan kemampuan

akar (Kramer dan Jackson, 1954); serapan mineral berkurang (Greenwood, 1969; Epstein, 1972); perubahan keseimbangan hormon pertumbuhan (Reid, 1977); epinasti daun, klorosis, dan absisi (Reid, 1977); dan menahan pertumbuhan vegetatif dan reproduksi (Gill, 1970; Rowe dan Beardsell, 1973). Perubahan morfologis termasuk hipertrofi lentisel serta pembentukan jaringan aerenkim, akar adventif, dan akar lutut dan *pneumatophores* (Sena Gomes dan Kozlowski, 1980; Tang dan Kozlowski, 1982; Tang dan Kozlowski, 1982; Newsome et al. 1982; Kozlowski, 1982). Ketika terjadi banjir parah dan berkepanjangan, tanaman sering tidak bertahan dan mati (Whitlow dan Harris, 1979; Kozlowski, 1982). Karena toleransi banjir sangat bervariasi di antara spesies tanaman dan kultivar, banjir mungkin sangat mampu mengubah komposisi spesies di seluruh dunia (Buma dan Day, 1975).



Gambar 2.2 Jenis cekaman genangan (Striker, 2012)

Cekaman genangan dibedakan menjadi beberapa istilah umum yaitu *waterlogging* dan *flooding*. *Waterlogging* merupakan kondisi jenuh pada pori-pori tanah oleh air dan menutup seluruh permukaan tanah tanpa terlihat adanya lapisan air di atasnya. Pada kondisi ini hanya sistem akar dari tanaman yang berada dalam kondisi anaerob yang disebabkan oleh kekurangan oksigen, sedangkan tunasnya dalam kondisi normal atmosfer serta *flooding* adalah situasi di mana ada lapisan air di atas permukaan tanah, lapisan air ini bisa dangkal atau dalam, sehingga menimbulkan terendamnya sebagian atau lengkap bagian tanaman. Sedangkan pada kondisi *partial submergence*, selain akar mereka sepenuhnya terendam sebagian tunas tanaman juga terendam di dalam air. Kondisi *complete submergence*, tanaman menghadapi tahap paling stres karena keduanya, tunas dan akar tanaman berada di bawah air dan dalam hal ini kemungkinan untuk menangkap oksigen di atmosfer dan melanjutkan fiksasi karbon tidak dapat berlangsung (Vashist et al., 2011).

## 2.3 Pengaruh Cekaman Genangan Terhadap Tanaman

### 2.3.1 Perubahan Fisiologi

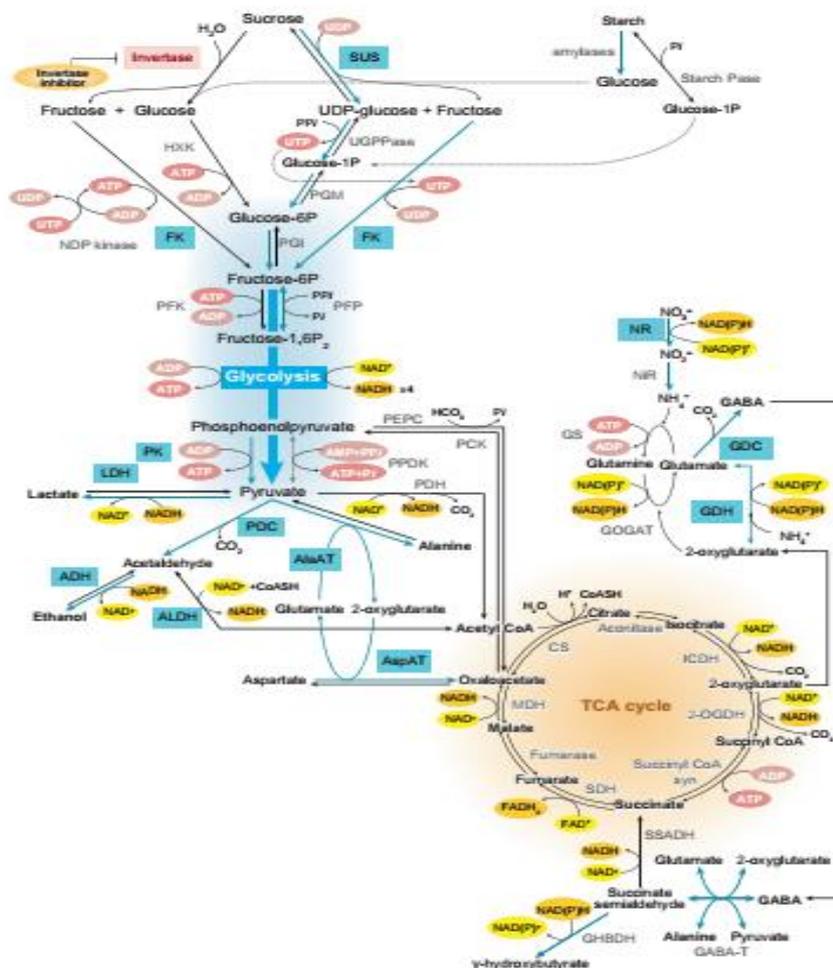
#### 2.3.1.1 Sensor Kekurangan Oksigen

Cekaman genangan harus diartikan sebagai sinyal kimiawi oleh tumbuhan untuk proses metabolisme dalam sel. Dengan kata lain, tanaman harus memiliki sensor untuk mengartikan cekaman genangan merupakan kondisi dimana keberadaan oksigen sangat terbatas. Pada hewan, persepsi kekurangan O<sub>2</sub> melibatkan protein pengikat O<sub>2</sub>, ROS, dan mitokondria. Prolyl hydroxylases (PHDs) yang membutuhkan O<sub>2</sub> adalah sensor dari ketersediaan O<sub>2</sub> dalam sel. Di bawah normoxia, PHD menargetkan degradasi proteosomal dari faktor yang terinduksi hipoksia 1 $\alpha$  (HIF1 $\alpha$ ), subunit faktor transkripsi heterodimerik yang mengatur aklimasi hipoksia. Penurunan bersamaan dalam aktivitas PHD menstimulasi peningkatan HIF1 $\alpha$  ketika O<sub>2</sub> menurun. Paradoksnya adalah produksi ROS di ubiquinone mitokondria: sitokrom c reduktase kompleks (Kompleks III) diperlukan untuk memulai respons kekurangan O<sub>2</sub>. Ada pemahaman terbatas tentang mekanisme di mana sel-sel tumbuhan merasakan dan memulai pensinyalan sebagai respons terhadap kekurangan O<sub>2</sub>. Tanaman tidak memiliki ortolog HIF1 $\alpha$ , meskipun mRNA PHD sangat dipengaruhi oleh kekurangan O<sub>2</sub> pada *Arabidopsis thaliana* dan padi. Selain itu, ada peningkatan yang signifikan pada enzim pengkodean mRNA yang terlibat dalam sinyal ROS dan bukti pembentukan ROS telah dilaporkan pada beberapa spesies tanaman setelah dicekam dengan kekurangan O<sub>2</sub>. Tantangan dalam memantau produksi ROS selama kekurangan O<sub>2</sub> adalah bahwa ROS diproduksi dengan mudah setelah reoksigenasi. Namun, etana, produk dari peroksidasi membran oleh ROS, berevolusi dari benih padi yang terendam dalam sistem tertutup karena kadar O<sub>2</sub> turun hingga 1%, memberikan bukti bahwa ROS terbentuk ketika kadar O<sub>2</sub> menurun. Dalam penelitian lain menunjukkan bahwa sebagai respons terhadap anoksia, H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> terakumulasi ke tingkat yang lebih tinggi di apoplast meristem akar gandum hipoksia (*Triticum aestivum*) daripada akar *Iris pseudacorus* yang toleran anoxia. Pada bibit *Arabidopsis*, kadar H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> meningkat sebagai respons terhadap kekurangan O<sub>2</sub> dengan cara yang bergantung pada ROP GTPase. Genotipe yang membatasi

pensinyalan ROP di bawah hipoksia menunjukkan tingkat akumulasi  $H_2O_2$  yang lebih rendah dan mengubah regulasi gen pada bibit yang tertekan. Indikasi bahwa mitokondria sangat penting untuk penginderaan  $O_2$  rendah pada tanaman berasal dari pelepasan  $Ca^{2+}$  dari mitokondria sel jagung berbudaya dalam beberapa menit transfer ke anoksia. Rilis ini dapat diaktifkan oleh produksi ROS mitokondria di Kompleks III mtETC. Sebuah lonjakan cepat dalam  $Ca^{2+}$  sitosolik juga diamati di kotiledon bibit Arabidopsis setelah transfer ke anoxia dan lagi pada amplitudo yang lebih tinggi setelah reoksigenasi. Transien  $Ca^{2+}$  ini diperlukan untuk perubahan dalam ekspresi gen yang meningkatkan fermentasi etanol dan manajemen ATP selama stres. Penelitian lebih lanjut diperlukan untuk mengkonfirmasi apakah pensinyalan mitokondrio-nukleus, yang dimediasi oleh produksi ROS dan pelepasan  $Ca^{2+}$  dari mitokondria, berkontribusi pada konfigurasi ulang metabolisme di bawah  $O_2$  rendah. Pemain tambahan dalam respon aklimasi dapat berupa pengurangan kadar ATP dan penurunan pH sitosol serta perubahan kadar metabolit seperti sukrosa dan piruvat. mRNA yang mengkode mitokondria alternatif oksidase (AOX) sangat diinduksi oleh stres  $O_2$  rendah. AOX mengalihkan ubiquinone dari Complex III; jika aktif ketika kadar  $O_2$  menurun, AOX akan secara paradoks mengurangi ketersediaan oksigen untuk COX dan menurunkan produksi ATP. Namun, jika aktif ketika kadar  $O_2$  naik setelah reoksigenasi, AOX dapat membatasi produksi ROS mitokondria (Bailey-Serres dan Voesenek, 2008).

### **2.3.1.2 Manajemen Krisis Energi**

Dalam beberapa menit setelah lingkungan kekurangan  $O_2$ , sel-sel bergantung pada proses eksternal dengan keterbatasan  $O_2$  yang sangat konsumtif terhadap energi dan mengubah metabolisme untuk meningkatkan produksi ATP anaerob oleh glikolisis sitosolik. Pergeseran ini diikuti oleh fermentasi piruvat ke produk akhir utama, etanol atau laktat dan menghasilkan  $NAD^+$  untuk mempertahankan metabolisme anaerob (Gambar 2.3).



Gambar 2.3. Jalur metabolisme dalam keadaan kekurangan O<sub>2</sub>. Tanaman memiliki banyak jalur katabolisme sukrosa, produksi ATP, dan regenerasi NAD<sup>+</sup> dan NAD(P)<sup>+</sup>. Panah biru menunjukkan reaksi yang terjadi selama cekaman. Metabolit yang ditunjukkan dalam huruf tebal adalah produk akhir utama atau minor dari metabolisme pada kondisi hipoksia (Bailey-Serres dan Voeselek, 2008).

Singkatan : 2-OGDH, 2-oxyglutarate dehydrogenase; ADH, alcohol dehydrogenase; AlaAT, alanine aminotransferase; ALDH, acetaldehyde dehydrogenase; AspAT, aspartate aminotransferase; CoASH, coenzyme A; CS, citrate synthase; FK, fructokinase; GABA-T, GABA transaminase; GDC, glutamate decarboxylase; GDH, glutamate dehydrogenase; GHBDH,  $\gamma$ -aminobutyrase dehydrogenase; GOGAT, NADPH-dependent glutamine: 2-oxoglutarate minotransferase; GS, glutamine synthase; HKK, hexokinase; ICDH,

isocitrate dehydrogenase; LDH, lactate dehydrogenase; MDH, malate dehydrogenase; NDP kinase, nucleoside diphosphate kinase; NiR, nitrite reductase; NR, nitrate reductase; PCK, phosphoenolpyruvate carboxylase kinase; PDC, pyruvate decarboxylase; PDH, pyruvate dehydrogenase; PEPC, phosphoenolpyruvate carboxylase; PFK, ATP-dependent phosphofructokinase; PFP, P<sub>Pi</sub>-dependent phosphofructokinase; PGI, phosphoglucoisomerase; PGM, phosphoglucomutase; PK, pyruvate kinase; PPDK, pyruvate P<sub>i</sub> dikinase; SDH, succinate dehydrogenase; SSADH, succinate semialdehyde dehydrogenase; Starch Pase, starch phosphorylase; SUS, sucrose synthase; UGPPase, UDP-glucose pyrophosphorylase.

Krisis dalam ketersediaan ATP terjadi karena glikolisis tidak efisien, menghasilkan 2 hingga 4 mol ATP per mol heksosa dibandingkan dengan 30 hingga 36 mol ATP oleh mtETC. Evaluasi transkrip gen, enzim, dan metabolit dalam berbagai spesies dan genotipe menunjukkan produksi produk akhir metabolisme minor yang juga penting untuk regenerasi NAD<sup>+</sup> dan NAD(P)<sup>+</sup>. Meskipun analisis mutan dengan beberapa spesies telah menunjukkan bahwa glikolisis dan fermentasi diperlukan untuk kelangsungan hidup sel di bawah kekurangan O<sub>2</sub>, peningkatan proses ini tidak berkorelasi dengan baik dengan daya tahan lama dari stres ini. Krisis energi anaerob mengharuskan perpaduan produksi ATP yang dioptimalkan dengan konsumsi energi yang terbatas. Proses-proses yang menuntut ATP seperti sintesis DNA dan pembelahan sel dibatasi, dan produksi rRNA berkurang secara dramatis. Dalam Arabidopsis dan tanaman lain, stres rendah O<sub>2</sub> secara nyata membatasi sintesis protein tetapi mempertahankan inisiasi terjemahan dari subset mRNA seluler, banyak di antaranya menyandikan enzim yang terlibat dalam metabolisme anaerob dan perbaikan ROS. Oleh karena itu, di bawah perampasan O<sub>2</sub>, mekanisme beroperasi yang menyerap mRNA yang tidak diterjemahkan dan mengurangi pengeluaran ATP, sehingga memungkinkan untuk pemulihan sintesis protein dalam beberapa menit reoksigenasi (Bailey-Serres dan Voeselek, 2008).

#### 2.3.1.4 Distribusi Karbohidrat dan Katabolisme Sukrosa

Respons metabolik terhadap kekurangan  $O_2$  diatur oleh ketersediaan dan mobilisasi karbohidrat. Pada beberapa tanaman dan jaringan, induksi amilase dengan  $O_2$  rendah atau banjir mendorong konversi pati menjadi glukosa (Gambar 2.3). Namun, mobilisasi pati selama perampasan  $O_2$  tidak universal. Baik umbi kentang dan rimpang dari tanaman rawa toleran banjir *Acorus calamus* L. memiliki cadangan karbohidrat yang cukup besar, tetapi rimpang *Acorus* lebih mampu memobilisasi pati menjadi gula yang dapat terserap di bawah anoxia. Penggunaan pati yang lambat ini memungkinkan rimpang untuk mempertahankan tingkat metabolisme yang rendah yang memberi ketahanan hidup untuk waktu lama perendaman. Biji-bijian padi, gulma padi (misal: Beberapa spesies *Echinochloa*), dan umbi-umbian *Potamogeton pectinatus* juga memobilisasi pati di bawah anoksia. Pada organ yang tidak memiliki cadangan pati atau mobilisasi pati yang efektif, kekurangan gula yang larut sebelum reoksigenasi cenderung mengakibatkan kematian sel. Tanaman memiliki dua rute independen untuk katabolisme sukrosa, sukrosa synthase (SUS) bergantung dua arah dan jalur invertase (INV) searah (Gambar 2.3). Kebutuhan pati untuk masuk ke dalam jalur glikolisis adalah satu mol pirofosfat (PPi) per mol sukrosa melalui rute SUS, jika UTP yang diproduksi oleh UDP-glukosa pirofosforilase (UGPPase) digunakan oleh fructokinase (FK) dalam konversi selanjutnya dari UDP glukosa menjadi glukosa-6P atau ATP yang dikonsumsi oleh FK didaur ulang oleh nukleosida difosfat (NDP) kinase. Sebaliknya, kebutuhan melalui jalur INV adalah dua mol ATP per mol sukrosa. Rute SUS diatur secara positif di bawah kekurangan  $O_2$  melalui peningkatan yang berlawanan dalam SUS dan represi ekspresi gen INV dan aktivitas enzimatis. Kehilangan energetik dari rute INV dikonfirmasi oleh ketidakmampuan umbi kentang transgenik dengan aktivitas INV tinggi untuk mempertahankan tingkat ATP di bawah 8%  $O_2$ . Jalur SUS ditingkatkan dalam berbagai spesies dengan peningkatan cepat dalam transkripsi SUS mRNA, yang kemungkinan besar didorong oleh kelaparan sukrosa. Reaksi glikolitik lainnya dapat menggunakan PPi yang tersedia selama kekurangan  $O_2$ , sehingga meningkatkan hasil bersih ATP per mol sukrosa dikatabolisme. Fosforilasi fruktosa-6P menjadi fruktosa-1,6P<sub>2</sub> oleh fosfofruktokinase dependen-PPi dua arah

(PFK) cenderung melalui mekanisme ini daripada fosfatruktokinase ATP searah (PFK), dan pi piruvat Pi dikinase (PPDK) dapat menjadi pengganti untuk molekul sitokrat (PKD) dalam bibit padi yang kekurangan O<sub>2</sub> (Bailey-Serres dan Voeselek, 2008).

### **2.3.1.5 Hasil Akhir Metabolisme**

Selama perampasan O<sub>2</sub>, piruvat dekarboksilase (PDC) mengubah piruvat menjadi asetaldehida, yang dimetabolisme oleh alkohol dehidrogenase (ADH) menjadi etanol, dengan regenerasi NAD<sup>+</sup> untuk mempertahankan glikolisis. Genotipe yang kekurangan PDC dan ADH mengkonfirmasi pentingnya fermentasi etanol dalam aklimasi terhadap banjir dan tekanan rendah O<sub>2</sub>. Pada bibit Arabidopsis, tingkat induksi ADH dikendalikan oleh aktivasi ROP GTPase. Perampasan O<sub>2</sub> mempromosikan peningkatan dan ROP aktif, yang mengarah pada peningkatan transkrip yang menyandikan ADH dan ROPGAP4, GTPase yang menonaktifkan ROP. Dalam mutan nol ropgap4, ADH mRNA dan ROS secara signifikan meningkat di bawah hipoksia, dan kelangsungan hidup bibit berkurang. Ini mengarah pada proposal bahwa rheostat ROP mengontrol regulasi temporal ekspresi ADH di bawah O<sub>2</sub> rendah. Produksi etanol tidak berbahaya karena difusi yang cepat dari sel, sedangkan asetaldehida antara bersifat toksik. Acetaldehyde dehydrogenase (ALDH) mengkatalisis konversi asetaldehida menjadi asetat, dengan reduksi NAD<sup>+</sup> menjadi NADH secara bersamaan. ALDH mitokondria secara signifikan diinduksi oleh anoxia pada coleoptiles padi, tetapi tidak pada bibit Arabidopsis. Aktivitas ALDH berkorelasi dengan kemampuan perkecambahan anaerobik Echinochloa crus-galli di bawah anoksia. Dalam kondisi pembatasan O<sub>2</sub>, ALDH mengkonsumsi NAD<sup>+</sup> dan dengan demikian dapat membatasi glikolisis, sedangkan pada reoksigenasi asetaldehida dikonversi menjadi asetat oleh mitokondria ALDH memasuki siklus asam tricarboxylic (TCA) (Gambar 2.3). Selain etanol, laktat diproduksi dalam sel tanaman di bawah kekurangan O<sub>2</sub>. Akumulasi laktat di bawah tekanan O<sub>2</sub> rendah telah menarik minat yang cukup besar sejak demonstrasi bahwa penampilan sementara mendahului etanol di ujung akar bibit jagung. PH sitosol ujung akar jagung menurun dari 7,5 menjadi kesetimbangan baru pada pH 6,8 setelah dipindahkan ke anoksia. Diperkirakan

bahwa transisi dari fermentasi laktat ke etanol dikendalikan oleh pH-stat. Penurunan 0,6 unit dalam pH sitosolik mendukung katalis optimum PDC dan dengan demikian membatasi laktat dan meningkatkan produksi etanol. Tip akar ADH defisiensi Anoksik terus menghasilkan laktat dan gagal menstabilkan pH sitosol, menghasilkan pengasaman sitosol yang cepat dan kematian sel. Dengan demikian, beralih dari fermentasi laktat ke etanol sangat penting untuk pemeliharaan pH sitosol. Usulan alternatif adalah bahwa saklar ini, dalam kondisi kekurangan O<sub>2</sub> dan dalam sel aerobik di mana etanol diproduksi, didorong oleh kenaikan piruvat daripada peningkatan laktat atau pengurangan pH sitosol. Ketika tingkat piruvat meningkat, Km rendah mitokondria piruvat dehidrogenase (PDH) dan Km tinggi PDC berfungsi untuk membatasi masuknya karbon ke dalam siklus TCA dan mempromosikan fermentasi etanol. Stres banjir kemungkinan melibatkan transisi bertahap dari normoksia ke hipoksia, memungkinkan sel untuk memulai proses yang mendukung kelangsungan hidup. Tanaman yang terpapar periode hipoksia selama 2 hingga 4 jam sebelum dipindahkan ke lingkungan anoksik lebih mampu menghindari kematian sel dibandingkan tanaman yang mengalami syok anoksik yang tiba-tiba. Pemaparan sebelumnya sampai 3% atau 4% O<sub>2</sub> mengurangi keparahan penipisan ATP, memungkinkan sintesis protein seluler yang diinduksi stres dan normal, dan mengaktifkan mekanisme penghabisan laktat. Penghapusan laktat dari sitoplasma dapat dilakukan oleh protein intrinsik nodulin yang diinduksi hipoksia (NIP2; 1), yang diidentifikasi dalam *Arabidopsis* sebagai protein terkait membran plasma yang mampu menggerakkan transportasi laktat dalam oosit *Xenopus*. Kemungkinan besar, penurunan pH sitosolik 0,2 ke 0,5 unit di bawah kekurangan O<sub>2</sub> membentuk titik set pH baru yang memengaruhi berbagai aspek metabolisme. Manajemen penurunan pH ini melibatkan fermentasi etanol dan diuntungkan oleh ketersediaan mekanisme penghabisan laktat dan aktivitas ATPase proton. Namun, beberapa spesies atau sistem organ, seperti pucuk umbi *Potamogeton pectinatus*, tidak menunjukkan penyesuaian dalam pH sitosol selama perampasan O<sub>2</sub>. Pemanjangan batang pada pucuk ini di bawah anoksia terjadi akibat ekspansi sel yang terjadi tanpa penyesuaian pH sitosol dan tampaknya dipertahankan oleh kendala ketat pada produksi dan konsumsi ATP. Selain produk akhir fermentasi utama, laktat dan piruvat, defisiensi O<sub>2</sub> dikaitkan dengan

peningkatan alanin, asam  $\alpha$ -aminobutyric (GABA), suksinat, dan kadang-kadang malat. Induksi yang kuat dari cytosolic dan mitochondrial alanine aminotransferase (AlaAT), aspartate aminotransferase, mitochondrial glutamate dehydrogenase (GDH), dan mitokondria yang diregulasi oleh glutamat yang diatur oleh glutamate decarboxylase (GAD67) mRNA dan / atau aktivitas enzim secara konsisten dengan aktivitas enzim (Gambar 2.3). GABA dapat dimetabolisme lebih lanjut melalui shunt GABA mitokondria menjadi  $\gamma$ -hidroksilbutirat dengan regenerasi NAD(P)<sup>+</sup>. Setelah reoksigenasi, alanin dapat didaur ulang kembali menjadi piruvat, dan GABA dapat dikonversi menjadi suksinat. Oksidasi asam amino dengan demikian dapat meminimalkan penurunan pH sitosolik dan mengurangi kehilangan karbon melalui etanol atau laktat. Sebuah apresiasi terhadap signifikansi relatif dari jalur utama dan minor dari metabolisme anaerob akan memerlukan profil metabolit dan studi fluks yang menyelesaikan aspek organ spesifik dan temporal produksi dalam hubungannya dengan perubahan dalam redoks dan status energi (Bailey-Serres dan Voeseek, 2008).

#### **2.3.1.6 Nitrit, Nitrogen Oksida, Mitochondria dan Hemoglobin.**

Nitrat dan nitrit juga terlibat dalam penyesuaian seluler terhadap kekurangan O<sub>2</sub>. Nitrat diasimilasi dan direduksi menjadi amonia melalui nitrat reduktase (NR) dan nitrit reduktase (NiR) (Gambar 2.3). NR tetapi mRNA NiR tidak meningkat secara signifikan sebagai respons terhadap hipoksia / anoksia pada Arabidopsis dan beras. Bahkan tanpa peningkatan kadar NR, pengurangan pH sitosol dapat meningkatkan produksi nitrit karena pH rendah yang optimal dari enzim ini. Akar tanaman tembakau yang direkayasa untuk mengurangi kadar NR menunjukkan beberapa anomali metabolik di bawah anoksia, termasuk kadar heksosa dan ATP yang lebih tinggi, peningkatan produksi etanol dan laktat, dan peningkatan pengasaman sitosol. Sebaliknya, bibit jagung yang disuplai dengan nitrat selama anoksia mempertahankan pH sitosol yang sedikit lebih tinggi daripada bibit kontrol. Khususnya, pemberian kadar mikromolar nitrit ke akar semai memiliki efek yang serupa pada penyesuaian pH sitosolik. Manfaat tak terduga dari kadar nitrit rendah ini tidak mungkin disebabkan oleh efek langsung pada regenerasi NAD(P)<sup>+</sup> dan dapat mengindikasikan peran nitrit dalam mekanisme

pengaturan yang menambah homeostasis di bawah  $O_2$  rendah. Hubungan spesifik tanaman telah muncul antara metabolisme nitrat / nitrit, sintesis ATP mitokondria, dan hemoglobin (HB) nonsymbiotic Kelas 1 yang diinduksi rendah. Mitokondria tanaman yang dilengkapi dengan tingkat mikromolar nitrit di bawah anoksia memiliki kapasitas untuk mengkoordinasikan oksidasi NADH dan NAD(P)H dengan tingkat produksi ATP yang rendah. Proses nitritepromotasi ini melibatkan evolusi nitrit oksida (NO) melalui jalur yang memerlukan aktivitas NAD(P)H yang tidak peka terhadap rotenone, Peptida dehidrogenase mtETC, Kompleks III (ubiquinone: sitokrom c reduktase), dan Kompleks IV (COX). Dalam jalur yang diusulkan, NAD(P)H yang dihasilkan selama defisit  $O_2$  dioksidasi oleh  $Ca^{2+}$ -sensitif NAD(P)H dehidrogenase pada permukaan membran mitokondria bagian dalam, yang menyediakan elektron ke kolam ubiquinone. Dengan tidak adanya  $O_2$ , nitrit dapat berfungsi sebagai akseptor elektron di Kompleks III atau IV, menghasilkan NO, yang dapat mengaktifkan transduksi sinyal dengan mempromosikan produksi ROS mitokondria dan pelepasan  $Ca^{2+}$ . Namun, sitosol HB yang terakumulasi di bawah perampasan  $O_2$ , memulung dan mendetoksifikasi NO di planta dengan mengubahnya menjadi nitrat dalam reaksi konsumsi NAD(P)H di atas pH optimum. Aktivitas gabungan dari HB dan sitosolik NR meregenerasi nitrit yang dapat memasuki mitokondria, di mana ia melanjutkan siklus produksi NO dan ATP. Tantangan utama adalah untuk mengkonfirmasi di planta bahwa konversi nitrit menjadi NO berfungsi sebagai akseptor elektron akhir pengganti. Meskipun demikian, skenario ini konsisten dengan laporan bahwa overekspresi HB pada beberapa spesies menurunkan tingkat fermentasi etanol, menambah pemeliharaan ATP, dan mendorong produksi NO di bawah hipoksia. Sebaliknya, penghambatan ekspresi HB meningkatkan rasio NAD(P)H : NAD(P)<sup>+</sup> dan mengurangi pH sitosolik. Khususnya, NO menghambat aktivitas COX dan dengan demikian mengurangi produksi ATP di bawah normoksia (Bailey-Serres dan Voeselek, 2008).

## **2.3.2 Perubahan Morfologi**

### **2.3.2.1 Pembentukan Akar Adventif**

Pertumbuhan akar adventif yang diinduksi submergen adalah proses kompleks yang dimediasi oleh pembelahan sel dalam meristem apikal akar dan pemanjangan sel basal pada primordia akar. Waktu munculnya akar adventif yang disebabkan oleh banjir adalah spesifik spesies dan tergantung pada tahap perkembangan tanaman, suhu air dan kedalaman (misalnya genangan air tanah, perendaman sebagian atau seluruhnya), dan durasi banjir. Pada tanaman padi, munculnya akar juga tergantung pada usia dan tahap perkembangan dari masing-masing nodul akar. Pada node ketiga dan keempat, munculnya akar adventif terjadi lebih awal daripada pada nodul yang lebih apikal, karena pada nodul yang lebih tua, hampir semua ujung primordia akar berhubungan langsung dengan epidermis, sedangkan pada nodul yang lebih muda, sel parenkim menutupi primordia akar. Akar adventif memfasilitasi transportasi gas dan penyerapan air dan nutrisi selama banjir. Setelah banjir mereka membantu mengambil nutrisi dan memastikan kelangsungan hidup tanaman (Steffens et al., 2016).

Selama terjadi genangan biosintesis etilen meningkat pada tanaman padi, dan karena merupakan gas, ia juga berakumulasi karena jebakan fisik. Etilen adalah hormon utama yang menginduksi pertumbuhan akar adventif dalam beras dan tomat. Produksi etilen meningkat pada tanaman tomat yang terendam karena peningkatan biosintesis etilen melalui enzim pembatas laju 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid synthase. Peningkatan etilen ini mendorong pembentukan akar adventif melalui NEVER-RIPE (NR), yang mengkode reseptor etilen LeETR3 dari sub-keluarga I dari LeETR1 untuk keluarga gen LeETR6. Tanaman tomat yang kekurangan NR tidak sensitif terhadap etilen dan menunjukkan berkurangnya jumlah akar adventif baik pada saat perendaman maupun setelah perlakuan etilen (Steffens et al., 2016).

Auksin dikenal untuk mengatur perkembangan akar adventif. Pada tanaman padi yang tergenang, studi penghambat yang menggunakan asam N-1-naphthylphthalamic menunjukkan bahwa pengangkutan auksin polar melalui PIN-FORMED (PIN) pembawa eflux auksin diperlukan untuk pertumbuhan akar

adventif baik pada tanaman dewasa dan pada bibit. OsPIN1 RNA gangguan tanaman transgenik menunjukkan jumlah yang sama primordia akar adventif tetapi menunjukkan lebih sedikit muncul akar adventif, menunjukkan bahwa PIN1 terlibat dalam munculnya akar tetapi tidak inisiasi. Selain itu, transportasi auksin merupakan prasyarat untuk pengembangan akar adventif pada tomat. Sejalan dengan etilen, auksin secara positif mengatur inisiasi akar adventif melalui DIAGEOTROPICA (DJP), yang mengkodekan SICYP1, protein tipe-A cyclophilin. SICYP1 mengubah banyak pembawa auksin eflux dari keluarga PIN di membran plasma dan, karenanya, memodulasi pengangkutan auksin polar. tanaman mutan dgt menunjukkan sensitivitas yang rendah terhadap auksin dan menghambat biosintesis etilen yang diinduksi submergensi, sehingga mengurangi jumlah akar adventif dibandingkan dengan jenis liar (Vidoz et al., 2010). Dalam beras, pengembangan primordia akar nodal adventif membutuhkan faktor transkripsi CROWN ROOTLESS5 (CRL5) dan ROOT-LESS1 YANG LUAR BIASA (ARL1 [juga bernama CRL1]). CRL5 termasuk dalam keluarga gen FAKTOR TANGGAPAN APETALA2 / ETHYLENE, dan ARL1 adalah gen yang responsif terhadap etilena dan auksin yang termasuk ke dalam ASYMMET-RIC LEAVES2 / LATERAL ORGAN BOUNDublic keluarga gen. Baik CRL5 dan ARL1 adalah target faktor transkripsi dari keluarga gen AUXIN RESPONSE FACTOR, yang menghubungkan pengembangan akar mahkota dengan pensinyalan auksin. Kelas hormon lain yang disarankan untuk memodulasi transpor auksin polar adalah strigolakton terpenoid lakton. Namun, keterlibatan strigolakton dalam perkembangan akar adventif yang disebabkan oleh perendaman belum ditentukan (Steffens et al., 2016).

Ethylene menginduksi pertumbuhan akar adventif pada tanaman padi dewasa setelah banjir dimediasi tidak hanya oleh sinyal hormon tetapi juga oleh spesies oksigen reaktif. Spesies oksigen reaktif seperti anion superoksida dan hidrogen peroksida dibuat sebagai bagian normal dari perkembangan, dan enzim antioksidan mempertahankan tingkat homeostatis yang normal. Anion superoksida dikonversi menjadi hidrogen peroksida oleh superoksida dismutase dan / atau enzim peroksidase. Catalase kemudian mendetoksifikasi hidrogen peroksida, yang terlibat dalam pensinyalan dan kematian sel terprogram. Dalam kondisi stres,

jumlah spesies oksigen reaktif berubah baik melalui peningkatan produksi spesies oksigen reaktif atau perubahan tingkat antioksidan. Pada tanaman padi yang tergenang, etilen meningkatkan pembentukan anion superoksida oleh membran plasma yang terletak NADPH oksidase. Akumulasi spesies oksigen reaktif endogen meningkatkan pertumbuhan akar melalui penghambatan enzim pemulung (dengan aminotriazole), sedangkan pemulung hidrogen peroksida (dengan kalium iodida) menghambat pertumbuhan ini menunjukkan pentingnya hidrogen peroksida dalam pertumbuhan akar (Steffens et al., 2016).

## **2.4 Pengaruh Cekaman Terhadap Tanah**

### **2.4.1 Perubahan Fisik**

#### **2.4.1.1 Terbatasnya Pertukaran Gas**

Sepuluh hingga enam puluh persen dari volume tanah yang mendukung tanaman lahan kering adalah gas. Proporsi gas-air-tanah sangat tinggi dalam keadaan tanah yang mudah mengering dan subur dengan struktur yang baik. Komposisi ini cukup stabil pada kondisi tanah yang dikeringkan, terlepas dari kebutuhan oksigen, produksi karbon dioksida, dan fiksasi nitrogen oleh organisme tanah, karena proses pertukaran gas yang cepat antara tanah dan udara. Pertukaran gas adalah hasil dari aliran massa yang disebabkan oleh variasi suhu, tekanan, kecepatan angin, atau curah hujan dan difusi gas. Difusi gas hampir berhenti ketika ruang pori gas turun menjadi sekitar 10%. Ini terjadi pada tegangan kelembaban tanah sekitar 20-30 cm. Banjir atau genangan air tanah secara virtual menghilangkan pori-pori berisi gas dan membatasi pertukaran gas antara tanah dan udara untuk difusi molekul dalam air tanah, proses ini  $10^4$  kali lebih lambat daripada di udara. Akibatnya, pasokan  $O_2$  tanah terputus, dan gas yang terbentuk oleh metabolisme mikroorganisme dalam tanah menumpuk. Dalam beberapa jam setelah banjir, mikroorganisme dan akar menghabiskan  $O_2$  yang ada di dalam air atau terperangkap di tanah dan membuat tanah yang terendam praktis tanpa gas. Bukti tidak adanya  $O_2$  di tanah dan sedimen yang tergenang telah dirangkum oleh Ponnampersuma (1972). Namun, tanah yang tergenang tidak mungkin berada pada kondisi seragam tanpa  $O_2$ . Konsentrasi  $O_2$  mungkin tinggi dalam lapisan atau permukaan film, tidak lebih dari beberapa milimeter tebal, dalam kontak dengan air

permukaan yang teroksigenasi. Ketebalan lapisan mewakili keseimbangan antara difusi O<sub>2</sub> ke dalam tanah dan kebutuhannya secara kimia dan biokimia. Lapisan teroksidasi memiliki karakteristik kimia tanah aerobik dan bertindak sebagai penampung untuk zat yang menyebar ke atas dari sebagian besar tanah anaerob. Lapisan aerobik-anaerobik memiliki implikasi penting bagi ketersediaan nitrogen tanah yang tergenang. Pembatasan pertukaran gas yang drastis antara tanah yang terendam air dan atmosfer menyebabkan penumpukan nitrogen, karbon dioksida, metana, dan hidrogen di tanah. Gas-gas menyebabkan tekanan dan keluar sebagai gelembung (Kozlowski, 1984).

#### **2.4.1.2 Perubahan Struktur Tanah**

Ketika tanah kering tergenang air, koloid tanah menyerap air dan tanah mengembang. Penyerapan air dan peningkatan volume mineral tanah tergantung pada kandungan tanah liat, jenis mineral tanah liat, dan sifat kation yang dapat ditukar. kondisi ini biasanya selesai dalam 1-3 hari. Semakin tinggi kandungan tanah liat, semakin besar proses pengembangan tanah. Faktor-faktor yang mendukung pergerakan air di tanah yang terendam air adalah tanah bertekstur kasar, struktur butiran, kepadatan rendah dengan rasio 1 : 1 terhadap lempung, saturasi kalsium, bahan organik, keretakan tanah, tidak adanya pengolahan tanah, dan permukaan air yang dalam. Banjir mengurangi pergerakan air di tanah dengan permeabilitas rendah karena dispersi partikel tanah, pengembangan kepadatan, penghancuran agregat, dan penyumbatan pori oleh lendir mikroba (Kozlowski, 1984).

#### **2.4.1.3 Perubahan Elektrokimia**

Tanah yang tergenang dan kemudian mengering menyebabkan perubahan elektrokimia secara langsung dan tidak langsung. Salah satu perubahan langsung dan hampir seketika adalah pengenceran larutan tanah. Ini meningkatkan pH, mengurangi konduktansi listrik, dan mengubah lapisan ganda partikel koloid. Tetapi perubahan ini tidak signifikan dibandingkan dengan perubahan drastis dalam potensi redoks, pH, konduktansi listrik, kekuatan ion, pertukaran ion, penyerapan, dan desorpsi yang disebabkan oleh reduksi tanah. Banjir memotong pasokan tanah. Setelah organisme aerobik menggunakan O<sub>2</sub> yang ada di dalam tanah, anaerob

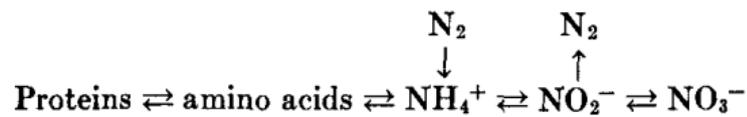
fakultatif dan obligat berkembang biak, menggunakan komponen tanah teroksidasi dan produk disimilasi bahan organik sebagai akseptor elektronik dalam respirasi mereka dan mengurangi tanah dalam urutan termodinamika. Keadaan negatif dari tanah yang tergenang ditunjukkan oleh potensi redoksnya yang rendah (0,2 hingga -0,4 V dibandingkan dengan 0,8-0,3 V untuk tanah aerobik), dengan tidak adanya  $\text{NO}_3^-$ , dan dengan adanya  $\text{Fe}_2^+$ ,  $\text{Mn}_2^+$ ,  $\text{NH}_4^+$ , dan  $\text{S}_2^-$  (Kozlowski, 1984).

#### **2.4.2 Pengaruh Cekaman Genangan Terhadap Komposisi Unsur Hara Tanah**

Banjir mempengaruhi nutrisi mineral tanaman sangat kompleks, ditentukan oleh beberapa efek banjir yang terjadi secara bersamaan pada tanah, kondisi tanah awal, dan mekanisme penyerapan nutrisi serta proses fisiologis lainnya dan respon dari spesies tanaman tertentu yang diteliti. Banyak penelitian telah menggunakan 'treatment' genangan air untuk memastikan respon nutrisi pada tanaman. Namun, karena banyak bukti menunjukkan bahwa disfungsi dalam penyerapan nutrisi oleh akar dalam kondisi banjir sebagian besar disebabkan oleh kurangnya  $\text{O}_2$  dan efek metabolik yang mengganggu, beberapa peneliti mensimulasikan banjir dengan memaksakan kondisi anaerob baik dengan mengubah komposisi gas yang dipasok ke tanah atau dengan menggelembungkan gas tanpa  $\text{O}_2$  atau kekurangan  $\text{O}_2$  melalui kultur larutan. Sistem yang terakhir ini telah mengurangi efek sekunder dari banjir, terutama yang terkait dengan penyakit dan akumulasi produk fitotoksik di tanah. Selain itu, karena ketersediaan hara dapat berubah secara terukur dengan penggenangan tanah, sistem anaerob seperti kultur in vitro memberikan cara yang mudah untuk mempelajari penyerapan mineral dan terhindar dari perubahan yang tidak terkendali dalam penyerapan nutrisi dari substrat ke akar (Mengel, 1985).

##### **2.4.2.1 Nitrogen**

Nitrogen terjadi dalam tanah dan sedimen terutama sebagai zat organik kompleks, amonia, nitrogen molekul, nitrit, dan nitrat. Transformasi yang mereka alami sebagian besar merupakan interkonversi mikrobiologis yang diatur oleh lingkungan fisik dan kimia. Interkonversi utama dapat digambarkan sebagai berikut:



Titik keseimbangan sistem ini dalam tanah tergantung pada sifat dan kandungan bahan organik, potensi reduksi oksidasi, pH, dan suhu. Pada tanah yang terendam, transformasi utamanya adalah akumulasi amonia, denitrifikasi, dan fiksasi nitrogen. Mineralisasi nitrogen organik dalam tanah yang terendam berhenti pada tahap amonia<sup>3</sup> karena kurangnya oksigen untuk membawa proses melalui nitrit ke nitrat. Amonia terakumulasi dalam tanah anaerob, air anoksik, dan dalam digester limbah anaerob, Amonia berasal dari deaminasi asam amino anaerob, degradasi purin, dan hidrolisis urea. Kurang dari 1% berasal dari reduksi nitrat. Nitrat mengalami dua transformasi di tanah terendam: asimilasi atau reduksi nitrat dengan memasukkan produk ke dalam substansi sel; dan disimilasi atau respirasi nitrat di mana nitrat berfungsi sebagai alternatif oksigen sebagai akseptor elektron. Suatu proporsi substansial dari nitrat tambahan dapat, di beberapa tanah yang terendam, berasimilasi, dan memasuki kumpulan bahan organik tanah, tetapi sebagian besar nitrat asli atau tambahan menghilang dalam beberapa hari di sebagian besar tanah sebagai hasil dari respirasi nitrat. Nicholas (1963) mendefinisikan denitrifikasi sebagai kasus khusus respirasi nitrat di mana nitrat, nitrit, atau beberapa penengah dikonversi menjadi nitrogen atau oksida. Denitrifikasi disebabkan oleh sejumlah besar bakteri dan jamur yang termasuk spesies heterotrofik dan autotrofik. Organisme fakultatif ini mengubah nitrat menjadi nitrogen dan oksida hanya pada konsentrasi oksigen yang sangat rendah. Fiksasi nitrogen secara biologis adalah pengurangan gas nitrogen menjadi amonia. Reaksi ini membutuhkan reduktor pada aktivitas elektron yang sangat tinggi atau pE yang sangat rendah. Fotosintesis dan respirasi anaerob adalah dua sumber alami utama reduktor ini. Tanah terendam dengan ganggang biru-hijau (dan kadang-kadang, bakteri fotosintetik pengikat nitrogen) di permukaan dan bakteri pengikat nitrogen di sebagian besar tanah dengan demikian ditempatkan dengan baik untuk fiksasi nitrogen (Ponnamperuma, 1972).

#### **2.4.2.2 Kalium**

Secara umum, banjir menyebabkan hambatan pada penyerapan kalium mirip dengan penyerapan unsur nitrogen. Hambatan penyerapan kalium secara khas mengikuti kelebihan air di tanah dan respons ini dapat membatasi pertumbuhan tanaman pada spesies tertentu yang tergenang air. Pengurangan penyerapan kalium kemungkinan besar disebabkan oleh efek anaerobiosis pada mekanisme penyerapan akar. Jika bahan organik tersedia dan kapasitas pertukaran kation tanah rendah, penggenangan dapat meningkatkan ketersediaan kalium larut dalam larutan tanah melalui perpindahan kalium yang didapat dari pertukaran ion kompleks (kemungkinan besar besi dan mangan yang baru terlarut). Namun, peningkatan kalium yang berhubungan dengan banjir untuk tanaman tampaknya terlalu kecil untuk mengatasi efek penghambatan besar dari kondisi anaerob pada penyerapan kalium (Mengel, 1985., Ponnampurema, 1972).

#### **2.4.2.3 Fosfor**

Fosfor, seperti nitrogen, ada dalam keadaan valensi dari +5 hingga -3. Meskipun secara termodinamik, fosfit, hipofosfit, dan fosfin dapat terbentuk dari fosfat dalam media anaerob, dan kehadiran mereka memang telah ditunjukkan, transformasi utama fosfor dalam media anaerob adalah pergerakan dari ion ortofosfat. Fosfor hadir dalam tanah, sedimen, dan perairan alami adalah fosfat yang larut, baik organik maupun anorganik, dan sebagai padatan yang sedikit larut. Zat padat termasuk (a) besi (III) dan aluminium fosfat, (b) fosfat teradsorpsi atau dihilangkan dengan Fe (III) dan Mn (IV) hidro oksida, (c) fosfat yang dipegang oleh pertukaran anion pada tanah liat dan hidro oksida, (d) kalsium fosfat, dan (e) fosfat organik. Fosfat yang terkait dengan besi (III) dan aluminium mendominasi tanah dan sedimen asam; kalsium fosfat mendominasi di tanah netral dan alkali. Pelepasan besi (III) dan aluminium fosfat ketika pH meningkat sementara kalsium fosfat membebaskan fosfat ketika pH menurun (Ponnampurema, 1972).

***“Halaman ini sengaja dikpsongkan”***

## **BAB 3 METODA PENELITIAN**

### **3.1 Waktu dan Tempat Penelitian**

Penelitian akan dilakukan pada bulan Januari sampai September 2019 di laboratorium Biosains dan Teknologi Tumbuhan Departemen Biologi ITS.

### **3.2 Persiapan, Penanaman, dan Pemeliharaan Bibit Tanaman Tembakau**

Bibit tanaman tembakau yang akan digunakan untuk seleksi terhadap cekaman genangan awalnya berupa benih. Dari benih dilakukan perkecambahan dengan cara disemai pada nampan kecil yang terdiri dari media tanam coco peat dan kompos (1:1). Kemudian ditambahkan pupuk NPK (5g/l media) dan disiapkan larutan Ridomil (0,5 g/l air). Semua bahan dicampur merata dan larutan Ridomil ditambahkan hingga media cukup lembab. Bibit yang telah mencapai umur 15-22 hari setelah sebar (HSS) dipindah ke dalam pottray yang berisi 72 lubang tanam. Bibit yang dipindah ke dalam pottray adalah bibit yang telah memenuhi kriteria, yaitu munculnya 3-4 daun. Daun tembakau yang diameternya sekitar 3cm dilakukan clipping dengan tujuan untuk memperkokoh batang maupun akar dan pemeratakan pertumbuhan. Bibit ditumbuhkan selama 20-25 hari dalam pottray untuk kemudian dilakukan penanaman pada polybag buntu berisi media tanam yang terdiri dari tanah kompos dan arang sekam dengan perbandingan 2:1 (berat media tanam sebesar 1,5 Kg). Setelah bibit selesai ditanam, dibuat 2 lubang sebagai tempat memasukkan pupuk NPK sebanyak 3 gr/ polybag.

Pemeliharaan meliputi aklimatisasi yang meliputi 7 hari tanpa penyiraman dan selanjutnya dengan penyiraman hingga bibit berumur 61 HSS atau 26 hari setelah tanam (HST) dengan dosis penyiraman air 50 ml/ polybag setiap hari. Selama aklimatisasi juga dilakukan pencabutan rumput yang tumbuh di polybag dan pengendalian hama penyakit dengan menggunakan insektisida organtrin 1,5 ml/L air.

### **3.3 Pemberian Cekaman Genangan (*Waterlogging*) Tahap 1**

Perlakuan cekaman genangan (*Waterlogging*) dilakukan selama 6 hari dalam container plastic berukuran 40cm x 30cm x 20cm. Perlakuan dilakukan saat tanaman berumur 26 HST di media tanam dengan morfologi 4-5 daun. Setiap varietas tanaman diberikan cekaman genangan dengan mengisi air pada container setinggi 13 cm hingga tercapainya kondisi bagian akar terendam dan tanah tersaturasi oleh air. Ketinggian air pada setiap perlakuan dijaga dan dipertahankan selama 6 hari perlakuan cekaman. Pengecekan volume air pada polybag dilakukan setiap harinya.

### **3.4 Pemberian Cekaman Genangan (*Flooding*) Tahap 2**

Setelah perlakuan genangan tahap pertama, perlakuan genangan tahap kedua dilakukan penambahan air pada container hingga merendam sebagian batang dan 1-2 daun pertama (*Flooding*). Tahap kedua ini juga dilakukan selama 6 hari, sehingga total pemberian cekaman genangan tahap 1 dan cekaman genangan tahap dua ialah selama 12 hari.

## **3.5 Pengukuran Parameter Fisiologi Tanaman Tembakau**

### **3.5.1 Laju Fotosintesis**

Laju Fotosintesis diukur dengan alat Photosintetic Analyzer LiCor-6400 Portable Photosyntetic System (Lincoln,NE,USA). Pengukuran dilakukan berdasarkan banyaknya CO<sub>2</sub> yang digunakan saat pengukuran pada daun tanaman yang dihubungkan dengan Leaf Chamber. Laju fotosintesis diukur langsung pada daun termuda yang terus berkembang (*Youngest fully expanded*) yaitu pada daun kedua dan dilakukan pada hari ke-0,2,4,6,8,10,12 setelah perlakuan. Dibawah intensitas cahaya sebesar 800  $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$  (Moradi, 2007).

### **3.5.2 Kandungan Klorofil**

Daun seberat 1gram dihomogenisasi dan dilarutkan dengan 20 mL *acetone* 80% di dalam mortar. Selanjutnya ekstrak disaring dengan kertas saring whatman No. 1 dan larutan dimasukkan dalam tabung reaksi dan ditutup dengan aluminium foil. Pengamatan menggunakan panjang gelombang 645 nm dan 663 nm. Kemudian

dimasukkan ke dalam kuvet dan diukur absorbansinya dengan spektrofotometer dengan persamaan yang digunakan ialah :

$$\text{Klorofil Total} = 8.02 \times (\text{Absorbansi Klorofil A}) + 20.2 \times (\text{Absorbansi Klorofil B}) \text{ mg/L}$$

Keterangan :

Absorbansi Klorofil A : 663

Absorbansi Klorofil B : 645

(Hu *et al*, 2013).

### 3.5.3 Kadar Etilen

Pengukuran kadar etilen dilakukan dengan cara mengekstrasi etilen pada akar. Hasil ekstraksi kemudian diuji menggunakan Gas Chromatograph. Total akar segar diambil dari leher akar sepanjang 1 cm dari tinggi genangan sebanyak 20 gram dan dimasukkan ke dalam vacuum aerated tube lalu diinkubasi selama 6 jam. Satu  $\mu\text{l}$  gas etilen diambil dengan syringe untuk diukur dengan kromatografi gas menggunakan detektor Flame Ionization Detector. Sampel dipisahkan dengan kolom gas kapiler (30 m x 0,25  $\mu\text{m}$ ). Suhu injektor, kolom, dan detektor masing-masing 110 °C, 70 °C, 110°C. Gas pembawa berupa He dengan laju aliran 27 ml/menit. Standar yang digunakan yaitu etilen 0,5% (Fatimah dan Saputro, 2016).

## 3.1 Analisa Kimia Tanah

### 3.6.1 Analisa nitrogen

Analisa kandungan nitrogen pada tanah dilakukan dengan metode Kjeldahl untuk memperoleh nilai dari nitrogen total yang terkandung dalam sample tanah. Timbang 0,500 g contoh tanah ukuran <0,5 mm, masukan ke dalam tabung digest. Tambahkan 1 g campuran selen dan 3 ml asam sulfat pekat, didestruksi hingga suhu 350 °C (3-4 jam). Destruksi selesai bila keluar uap putih dan didapat ekstrak jernih (sekitar 4 jam). Tabung diangkat, didinginkan dan kemudian ekstrak diencerkan dengan air bebas ion hingga tepat 50 ml. Kocok sampai homogen, biarkan semalam agar partikel mengendap. Pipet ke dalam tabung reaksi masing-masing 2 ml ekstrak

dan deret standar. Tambahkan berturut-turut larutan Sangga Tartrat dan Na-fenat masing-masing sebanyak 4 ml, kocok dan biarkan 10 menit. Tambahkan 4 ml NaOCl 5 %, kocok dan diukur dengan spektrofotometer pada panjang gelombang 636 nm setelah 10 menit sejak pemberian pereaksi ini. Perhitungan dilakukan berdasarkan formulasi dibawah ini :

#### **Kadar nitrogen (%)**

$$= \text{ppm kurva} \times \text{ml ekstrak} \times 1000 \text{ ml}^{-1} \times 100/\text{mg contoh} \times \text{fp} \times \text{fk}$$

$$= \text{ppm kurva} \times 50 \times 1.000^{-1} \times 100 \times 500^{-1} \times \text{fp} \times \text{fk}$$

$$= \text{ppm kurva} \times 0,01 \times \text{fp} \times \text{fk}$$

Keterangan:

ppm kurva = kadar contoh yang didapat dari kurva hubungan antara kadar deret standar dengan pembacaannya setelah dikoreksi blanko. 100 = konversi ke %

fp = faktor pengenceran (bila ada)

fk = faktor koreksi kadar air =  $100/(100 - \% \text{ kadar air})$

(Sulaeman et al., 2005)

#### **3.6.2 Analisa fosfor**

Analisa kandungan fosfor pada tanah dilakukan berdasarkan uji Morgan-Wolf. Sample tanah tanah halus <2 mm ditimbang 20,00 gr dalam botol kocok 100 ml, tambahkan 1 ml karbon aktif dan 40 ml pengekstrak Morgan Wolf. Kocok selama 5 menit dengan mesin pengocok pada minimum 180 goyangan menit<sup>-1</sup>. Saring dengan kertas saring Whatman No.1 untuk mendapatkan ekstrak yang jernih. Dipipet masing-masing 5 ml ekstrak contoh dan deret standar P ke dalam tabung kimia. Ditambahkan 1 ml pereaksi pewarna P. Kocok dengan pengocok tabung sampai homogen dan biarkan 30 menit. P dalam larutan diukur dengan alat spektrofotometer pada panjang gelombang 693 nm (Sulaeman et al., 2005).

#### **3.6.3 Analisa kalium**

Analisa kandungan kalium pada tanah dilakukan berdasarkan uji Morgan-Wolf. Sample tanah tanah halus <2 mm ditimbang 20,00 gr dalam botol kocok 100 ml, tambahkan 1 ml karbon aktif dan 40 ml pengekstrak Morgan Wolf. Kocok

selama 5 menit dengan mesin pengocok pada minimum 180 goyangan menit-1. Saring dengan kertas saring Whatman No.1 untuk mendapatkan ekstrak yang jernih. Dipipet 1 ml ekstrak dan deret standar masing-masing ke dalam tabung kimia dan ditambahkan 9 ml larutan La 0,25 %. Kocok menggunakan pengocok tabung sampai homogen. Ca & Mg diukur dengan AAS dan K diukur dengan alat Flamephotometer dengan deret standar sebagai pembanding (Sulaeman et al., 2005).

### 3.7 Rancangan Penelitian

Rancangan percobaan yang digunakan dalam penelitian ini adalah:

1. Rancangan Acak Lengkap (RAL) dengan 4 macam varietas uji terhadap cekaman genangan periodik pada cekaman *waterlogging* selama 6 hari yang masing-masing memiliki 2 kali ulangan.
2. Rancangan Acak Lengkap (RAL) dengan 4 macam varietas uji terhadap cekaman genangan periodik pada cekaman *flooding partial subemergence* selama 6 hari yang masing-masing memiliki 2 kali ulangan.

**Tabel 3.1** Pengamatan Cekaman Tahap 1

Sampel	Rerata Laju Fotosintesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Rerata Laju Transpirasi ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Rerata Kandungan Klorofil ( $\text{mg g}^{-1}$ )	Kadar Etilen ( $\mu\text{mol/g}$ )
W0V1				
W0V2				
W0V3				
W0V4				
W1V1				
W1V2				
W1V3				
W1V4				

Keterangan :

W0V1 : kontrol Jepon Palakean

W1V1 : Perlakuan Jepon Palakean

W0V2 : kontrol Manilo

W1V2 : Perlakuan Manilo

W0V3 : kontrol Somporis

W1V3 : Perlakuan Somporis

W0V4 : kontrol Srumpung

W1V4 : Perlakuan Srumpung

**Tabel 3.2** Pengamatan Cekaman Tahap 2

Sampel	Laju Fotosintesis ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Laju Transpirasi ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	Kandungan Klorofil ( $\text{mg g}^{-1}$ )	Kadar Etilen ( $\mu\text{mol/g}$ )
F0V1				
F0V2				
F0V3				
F0V4				
F1V1				
F1V2				
F1V3				
F1V4				

Keterangan :

F0V1 : kontrol Jepon Palakean

F0V2 : kontrol Manilo

F0V3 : kontrol Somporis

F0V4 : kontrol Srumpung

F1V1 : Perlakuan Jepon Palakean

F1V2 : Perlakuan Manilo

F1V3 : Perlakuan Somporis

F1V4 : Perlakuan Srumpung

### **3.8 Analisa Data**

Analisa data dilakukan dengan hipotesis sebagai berikut :

H0 : Cekaman genangan periodik tidak berpengaruh terhadap fisiologi tanaman tembakau dan komposisi unsur hara tanah

H1 : Cekaman genangan periodik berpengaruh terhadap fisiologi tanaman tembakau dan komposisi unsur hara tanah.

Pengamatan dilakukan pada akhir percobaan secara destruktif yang meliputi komposisi Nitrogen, Fosfor dan Kailum tanah yang dibahas secara deskriptif kuantitatif. Sedangkan hasil uji laju fotosintesis, laju transpirasi, kandungan klorofil daun, dan kadar Etilen diuji dengan Analisis Varian (ANOVA) Two Way (dua faktor) dengan taraf kepercayaan 95% dan dilanjutkan dengan uji Tukey untuk mengetahui perbedaan respon pada parameter setelah diberi perlakuan.

***“Halaman ini sengaja dikosongkan”***

## BAB 4 PEMBAHASAN

### 4.1 Pengaruh Genangan Terhadap Sifat Fisika

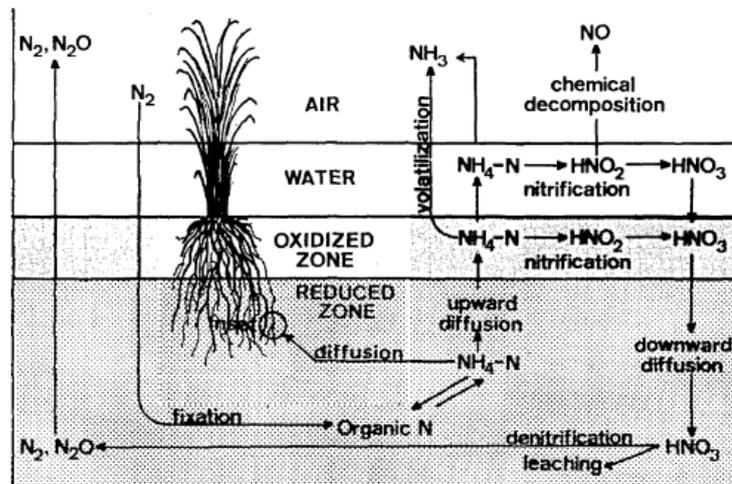
Ketika tanah mengalami genangan, terjadi beberapa perubahan pada sifat fisika dan kimia tanah. Perubahan pertama terjadi pada sifat fisika tanah, peningkatan kandungan air mengakibatkan perubahan agregat tanah. Hal ini disebabkan karena menurunnya daya kohesi seiring peningkatan kadar air dan pembentukan (flokulasi) agregat lempung. Akibatnya tanah kehilangan pori – pori yang seharusnya terisi oleh gas (udara). Sebagai konsekuensi, suplay gas oksigen ( $O_2$ ) dari permukaan tanah ke dalam tanah akan menurun karena kemampuan pertukaran molekul gas pada tanah dan permukaan tanah terbatas.

Disisi lain, genangan air pada tanah mengakibatkan perubahan elektrokimia tanah baik secara langsung ataupun tidak langsung. Salah satu perubahan yang terjadi secara langsung adalah perubahan derajat keasaman tanah (pH) dan perubahan potensial redoks (Eh). Perubahan pH tanah didasari oleh jenis tanah, pada tanah asam perubahan pH dipengaruhi oleh keberadaan senyawa Besi (Fe). Sedangkan pada tanah berkapur atau tanah yang mengandung garam, pH tanah dipengaruhi oleh akumulasi karbon dioksida ( $CO_2$ ). Selama beberapa hari pertama terjadinya genangan, pH akan mencapai nilai minimum dan kemudian meningkat secara asimptotik ke nilai yang cukup stabil yaitu 6,7-7,2. Meskipun kemungkinan pH tanah meningkat, sifat-sifat tanah sangat mempengaruhi perubahan nilai pH. Kandungan bahan organik, suhu dan keberadaan nitrat ( $NO_3^-$ ) memperbesar perubahan pH tanah. Pasangan asam-basa yang mempengaruhi perubahan pH antara lain :  $H_3O^+ - HCO_3^-$  dan  $H_2CO_3 - HCO_3^-$ , selain itu dalam keadaan spesifik  $NH_4^+ - NH_3$ ,  $H_2PO_4^- - HPO_4^{2-}$  dan  $H_2S - HS^-$  juga mempengaruhi nilai pH. Perubahan pH juga mungkin disebabkan oleh akumulasi  $CO_2$  yang dihasilkan oleh respirasi bakteri aerob. Perubahan lainnya pada tanah terjadi karena adanya reduksi tanah. Nilai pH tanah berkapur dan tanah *sodic* yang tergenang lebih rendah daripada tanah aerobik karena akumulasi  $CO_2$ . pH tanah alkali sangat sensitif terhadap perubahan kadar  $CO_2$ . Reaksi reduksi yang terjadi di alam melibatkan penggunaan ion  $H^+$  dan  $OH^-$ . Perubahan pH tidak ditentukan oleh jumlah ion  $H^+$  yang digunakan dalam reaksi ini atau ion  $OH^-$  yang dihasilkan, tetapi oleh rasio

keduanya. Nilai pH sangat mempengaruhi keseimbangan hidroksida, karbonat, sulfida, fosfat, dan silikat dalam tanah yang tergenang. Kesetimbangan ini mengatur pengendapan dan kelarutan, penyerapan dan pelepasan ion serta konsentrasi ion atau zat yang penting seperti aluminium ( $Al^{3+}$ ), besi ( $Fe^{2+}$ ), Hidrogen (H), Sulfur (S) dan asam organik yang tidak terdisosiasi (Ponnamperuma, 1972, Kozlowski *et al*, 1984, Kirk, 2004, Meurant 2012).

Perubahan potensial redox dipengaruhi ketersediaan oksigen ( $O_2$ ) pada tanah. Kandungan  $O_2$  pada tanah sangat dibutuhkan pada ekosistem dalam tanah untuk mencapai kesetimbangan reaksi kimia yang terjadi dalam tanah. Ketika terjadi genangan, hilangnya  $O_2$  harus bisa digantikan oleh senyawa oksidatif alternatif yang bisa berasal dari senyawa organik atau anorganik hasil proses fermentasi mikroorganisme anaerob. Penurunan potensial redoks (Eh) terjadi selama beberapa hari setelah tanah tergenang air, kemudian Eh akan meningkat mencapai maksimum dan kembali turun sesuai dengan karakteristik tanah. Pengaruh perubahan nilai Eh terjadi karena beberapa hal antara lain: kandungan nitrat tinggi, tanah yang memiliki kandungan bahan organik kurang dari 1,5% atau memiliki kandungan mangan (Mn) lebih dari 0,2%; tanah dengan kandungan Mn dan besi (Fe) (tanah berpasir) lebih dari 3%. Selanjutnya, terjadi perubahan derajat keasaman tanah (pH). (Kirk, 2004)

Ketika terjadi genangan, mikroorganisme tanah dan akar tanaman akan menggunakan sisa oksigen yang tersisa atau terperangkap pada kolom tanah. Hilangnya oksigen pada kolom tanah menyisakan lapisan tipis (zona oksidasi) pada permukaan tanah dimana terjadi kontak antara permukaan tanah dengan air yang mengandung oksigen (Gambar 4.1). Lapisan tipis ini memiliki karakteristik kimia yang sama seperti tanah aerobik dan berfungsi sebagai penahan substrat yang naik ke permukaan dari zona reduksi tanah (akumulasi gas tanah;  $N_2$ ,  $CO_2$ ,  $CH_4$ , H). Selain itu, zona oksidasi juga merupakan zona penting dalam siklus unsur hara. (Kozlowski *et al*, 1984, Reddy *et al*. 2009).

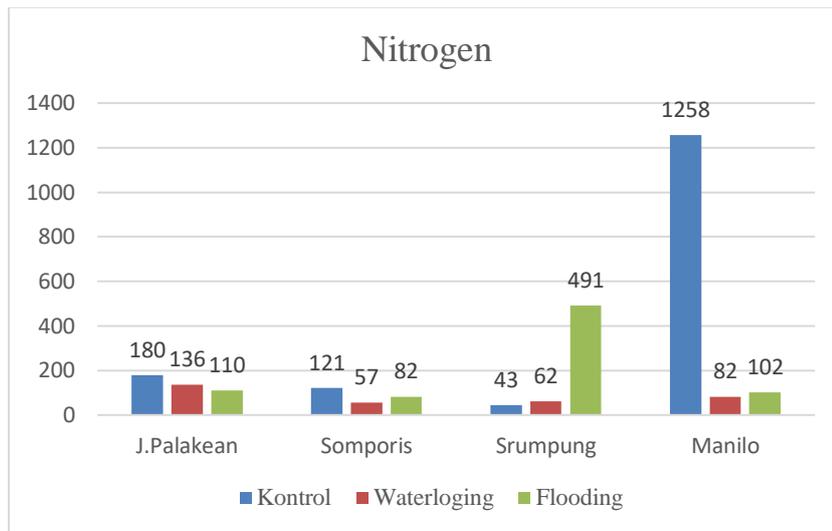


**Gambar 4.1** Zonasi pada tanah dan siklus nitrogen ketika tanah tergenang air (Reddy *et al.* 2009).

## 4.2 Pengaruh Genangan Terhadap Perubahan Kimia

### 4.2.1 Perubahan Kandungan Nitrogen

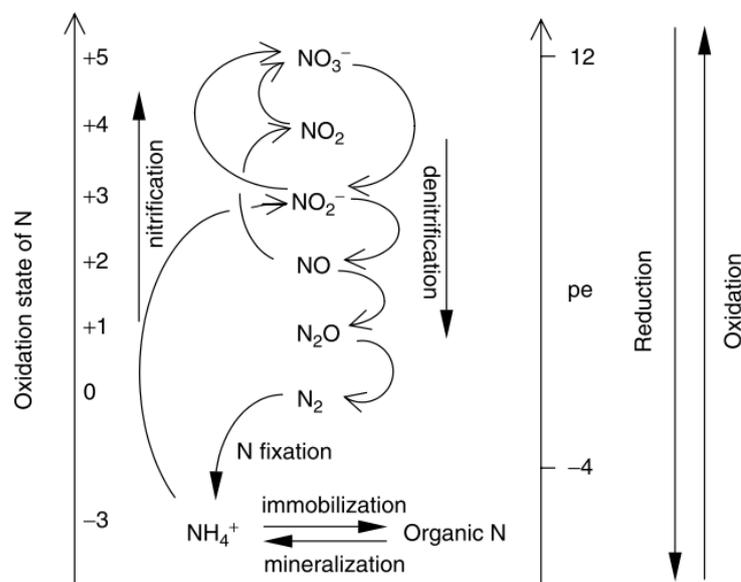
Hasil pengukuran unsur nitrogen total ( $N-NO_3$ ) pada tanah menunjukkan adanya perbedaan kandungan pada setiap perlakuan *waterlogging* dan *flooding*. Meskipun demikian, pada penelitian ini tampak bahwa terjadi penurunan kandungan nitrogen pada hampir semua perlakuan dibandingkan dengan kontrol (Gambar 4.2). Kandungan nitrogen pada media tumbuh varietas Jepon palakean menurun dari 180 ppm ke 136 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan menurun menjadi 110 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan nitrogen pada media tumbuh varietas Somporis menurun dari 121 ppm ke 57 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami kenaikan menjadi 82 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Sementara itu, kandungan nitrogen pada media tumbuh varietas Manilo menurun dari 1258 ppm ke 82 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami kenaikan pada 102 ppm setelah diberi perlakuan *flooding* (Gambar 4.2). Vourlitis *et al.* (2017) menjelaskan bahwa penurunan kandungan nitrogen pada tanah akibat cekaman genangan disebabkan oleh adanya *runoff* atau *leaching*.



**Gambar 4.2** Grafik Perubahan kandungan nitrogen

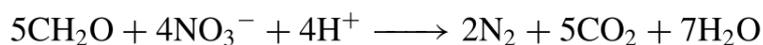
Hasil yang berbeda diamati pada media tumbuh varietas Srumpung. Kandungan nitrogen mengalami kenaikan dari 43 ppm (kontrol) menjadi 62 ppm setelah diberi perlakuan waterlogging dan naik secara drastis menjadi 491 ppm setelah diberi perlakuan flooding (gambar 4.2). Peningkatan kandungan nitrogen tersebut juga dialami pada beberapa penelitian sebelumnya. Ponumpurema (1972) menyebutkan bahwa cekaman genangan dapat menyebabkan perubahan transformasi nitrogen.

Perubahan utama pada senyawa Nitrogen (N) terjadi karena ketiadaan molekul Oksigen ( $O_2$ ) pada tanah sehingga senyawa N bertransformasi dari senyawa organik menjadi senyawa ionik ( $NH_4^+$ ,  $NO_2^-$ ,  $NO_3^-$ ). Perubahan ini melibatkan mikroorganisme tanah dan sangat bergantung pada kondisi fisik dan kimia tanah. Secara umum perubahan N pada saat terjadi genangan melibatkan proses nitrifikasi – denitrifikasi dan perubahan potensial redoks (gambar 4.3).



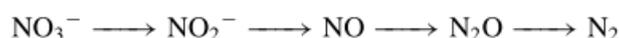
**Gambar 4.3** Proses perubahan unsur Nitrogen pada tanah yang tergenang (Kirk, 2004).

Proses transformasi dari senyawa organik menjadi ionik berhenti ketika N berubah menjadi amoniak ( $\text{NH}_4^+$ ).  $\text{NH}_4^+$  didapatkan dari deaminasi anaerob asam amino, degradasi purin dan hidrolisis urea. Selama tergenang, deaminasi anaerob terjadi lebih lambat dibandingkan dengan keadaan aerob, dalam proses ini beberapa asam amino terdekomposisi secara lambat. Meskipun demikian, nitrogen anorganik terbentuk lebih banyak dan cepat pada tanah anaerob ketimbang pada tanah aerob. Denitrifikasi melibatkan mikroorganisme tanah (bakteri dan fungi), organisme ini hanya merubah  $\text{NO}_3^-$  menjadi  $\text{N}_2$  pada kondisi kekurangan oksigen dalam reaksi sebagai berikut;



Perubahan selanjutnya terjadi antara air genangan, akar dan tanah dimana  $\text{NH}_4^+$  berdifusi dari tanah yang *anoxic* yang mungkin akan dinitrifikasi menjadi  $\text{N}_2$ . Dalam kondisi reduksi, volatilisasi N mungkin terjadi dalam dua proses :

Denitrifika



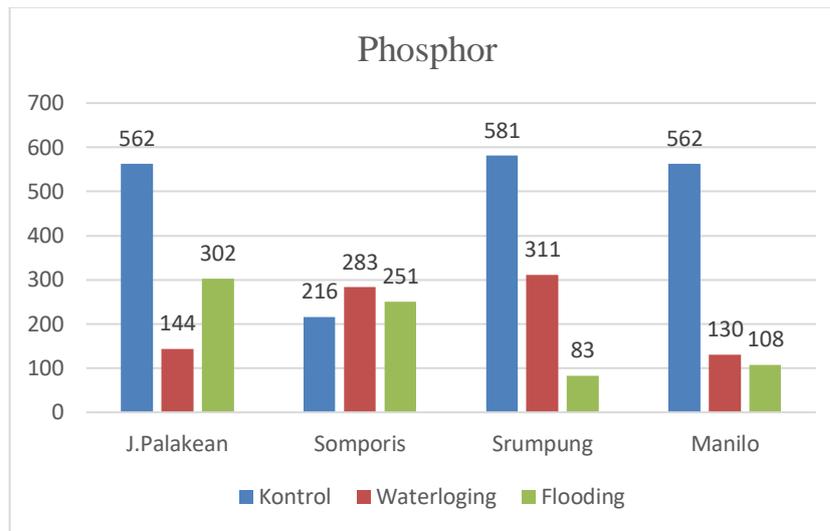
Reduksi  $\text{NH}_4^+$



Pada tanah yang tergenang proses reduksi disimilasi bergantung pada rasio ketersediaan senyawa karbon sebagai donor atau reseptor elektron. Reduksi menjadi  $\text{NH}_4^+$  menghasilkan lebih banyak elektron per unit dibanding  $\text{NO}_3^-$ . Tetapi, proses denitrifikasi ini cenderung terbatas oleh jumlah  $\text{NO}_3^-$  ketimbang jumlah karbon. Disisi lain, terjadi proses fiksasi N pada tanah. Proses ini menempatkan senyawa nitrogen pada agregat tanah terutama pada koloid tanah secara sementara. Genangan air dapat meningkatkan fiksasi  $\text{NH}_4^+$  melalui proses reduksi dan pelarutan senyawa  $\text{FeO}_3^+$ . Proses fiksasi sementara ini menghindarkan kehilangan N pada tanah yang sekaligus mampu menyuplai kebutuhan N untuk tanaman (Ponnamperuma, 1972, Kozlowski *et al*, 1984, Kirk, 2004, Meurant 2012, Buresh *et al*, 2008).

#### **4.2.2 Perubahan Kandungan Fosfor**

Hasil pengukuran unsur fosfor (P) tersedia pada tanah menunjukkan adanya perbedaan kandungan pada setiap perlakuan *waterlogging* dan *flooding*. Pada penelitian ini tampak bahwa terjadi penurunan kandungan fosfor pada hampir semua perlakuan dibandingkan dengan kontrol (Gambar 4.2). Kandungan fosfor pada media tumbuh varietas Japon palakean menurun dari 562 ppm ke 144 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami kenaikan menjadi 302 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan fosfor pada media tumbuh varietas Somporis naik dari 216 ppm ke 283 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami penurunan menjadi 251 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan fosfor pada media tumbuh varietas Srumpung mengalami penurunan dari 581 ppm ke 311 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan semakin menurun menjadi 83 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan fosfor pada media tumbuh varietas Manilo menurun dari 562 ppm ke 130 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami penurunan menjadi 108 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*.



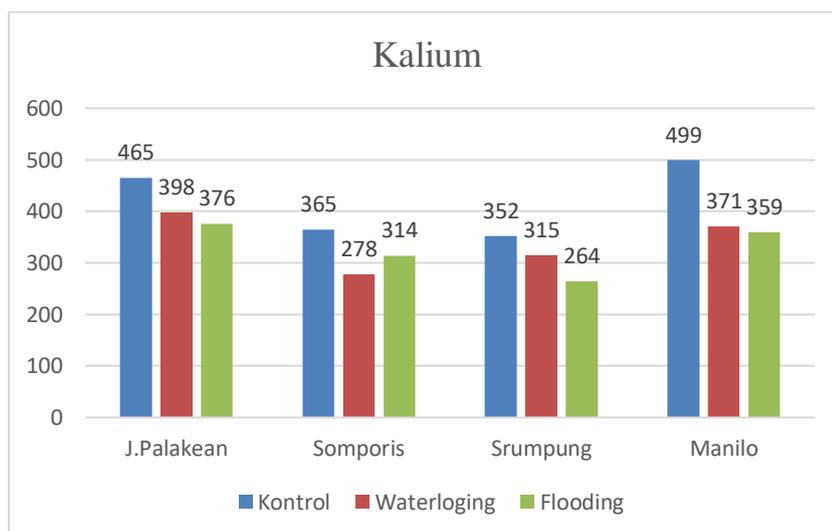
**Gambar 4.4** Grafik perubahan kandungan fosfor

Fluktuasi genangan air menyebabkan perubahan sifat kimia pada tanah yang berujung pada dinamika penambatan dan pelepasan (*sorption – desorption*) senyawa fosfor (P) dalam agregat tanah. Pada tanah yang tergenang secara periodik, pelepasan dan penambatan senyawa P erat kaitanya dengan perubahan pH dan Eh. Genangan air dapat menurunkan Eh yang berarti meningkatkan pelepasan P ketika terjadi reduksi senyawa Besi (Fe). Namun, reaksi kedua dari  $Fe^{2+}$  (yang dihasilkan dari reduksi  $Fe^{3+}$ ) dan P terlarut akan menurunkan tingkat kelarutan P dalam tanah. Ketika konsentrasi  $Fe^{3+}$  pada air yang menggenangi, senyawa  $Fe^{3+}$  dan  $Fe^{2+}$  dari ikatan  $Fe^{2+} - Fe^{3+}$  hidroksida akan meningkatkan penyerapan senyawa P terlarut. Selama terjadi genangan, pH tanah asam akan cenderung naik dan pH tanah alkali akan cenderung turun terhadap kondisi normal. Pada penelitian sebelumnya, Olila et al. (1997) menjelaskan bahwa jumlah P yang terlarut selama terjadi genangan periodik 2 – 4 kali lebih banyak dibanding dengan ketika terjadi cekaman secara menerus. Hal ini ditegaskan oleh Twinch et al. (1987) bahwa P yang berasal dari proses biologis menurun ketika terjadi pengeringan genangan (*leaching*). Secara detail dijelaskan bahwa ketika terjadi pengeringan genangan, beberapa mineral yang mengandung senyawa Fe akan mudah teroksidasi menjadi ion amorf hidrogen oksida yang berarti akan memperbesar absorpsi karena luas permukaan senyawanya. Selain itu terjadi perubahan konsentrasi Aluminium Phosphat (Al-P) dalam tanah yang cenderung menurun dan Ferum Phosphat (Fe-P) yang cenderung meningkat. Pada penelitian lain, didapati perubahan nilai kelarutan P organik dan

inorganik tergantung pada kondisi air pada saat terjadi genangan dan senyawa P yang terlarut akan terakumulasi pada substrat tanah bagian dalam (tian et al, 2017).

### 4.2.3 Perubahan Kandungan Kalium

Sejalan dengan pengukuran kandungan nitrogen dan fosfor, kandungan kalium juga mengalami penurunan disemua perlakuan dibandingkan dengan kontrol. Kandungan kalium pada media tumbuh varietas Japon palakean menurun dari 465 ppm ke 398 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan menurun menjadi 376 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan kalium pada media tumbuh varietas Somporis menurun dari 365 ppm ke 278 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami kenaikan menjadi 314 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan kalium pada media tumbuh varietas Srumpung mengalami penurunan dari 352 ppm ke 315 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan menurun menjadi 264 ppm setelah diberi perlakuan *flooding*. Kandungan kalium pada media tumbuh varietas Manilo menurun dari 499 ppm ke 371 ppm setelah diberi perlakuan *waterlogging* dan mengalami penurunan menjadi 359 ppm setelah diberi perlakuan *flooding* (Gambar 4.4).



**Gambar 4.5** Grafik Perubahan kandungan kalium

Senyawa kalium (K) pada tanah dikategorikan dalam empat bentuk; larutan (*solution*), ionik (*exchangable*), ionik tetap (*non-exchangable*) dan mineral (*structural*). Kuantitas dari setiap bentuk berbeda tergantung jenis tanah namun pada bentuk ioniknya, jumlah K relatif kecil dibanding jumlah total dalam tanah.

Kalium dalam bentuk mineral sangat dibutuhkan tanaman, unsur K berikatan dengan atom oksigen membentuk ikatan K-O dengan ikatan lemah. Senyawa K dengan polaritas tinggi cenderung akan mengalami reaksi pertukaran ion. Terdapat reaksi kinetik kesetimbangan antara empat bentuk K dalam tanah yang mempengaruhi tingkat larutan senyawa K pada waktu tertentu. Bentuk K dalam urutan ketersediaannya bagi tanaman dan mikroba adalah sebagai berikut; larutan – ionik dapat ditukar - ionik tetap (tidak dapat ditukar) - mineral (Sparks, 2000). Tingkat kelarutan K dipengaruhi oleh reaksi kinetik dan kesetimbangan yang terjadi antara bentuk K tanah, kadar air tanah, dan konsentrasi kation divalen dalam larutan dan pada fase pertukaran (Sparks, 2000).

Bentuk senyawa K ionik yang dapat bertukar ion adalah bagian dari K tanah yang terikat secara elektrostatis sebagai permukaan mineral agregat lempung dan zat humus. Bentuk ini mudah bertukar dengan kation lain dan juga tersedia untuk tanaman. Sedangkan senyawa K ionik yang tidak dapat bertukar ion atau tetap berbeda dari senyawa K berbentuk mineral karena tidak terikat di dalam struktur kristal partikel mineral tanah. Senyawa K ionik menjadi tetap karena ada daya ikatan antara K dan permukaan tanah liat yang lebih besar daripada daya hidrasi antar ion K. Hal ini mengakibatkan runtuhnya sebagian dari struktur kristal dan ion K + secara fisik terperangkap pada derajat yang berbeda-beda, membuat pelepasan K menjadi proses yang lambat dan terkontrol melalui difusi (Sparks, 2000). Bentuk yang paling akhir adalah bentuk mineral, bentuk utamanya K-bearing seperti pada kristal muscovite, biotite dan feldspar (Mouhammad *et al*, 2015).

Penyerapan senyawa K oleh tanaman dipengaruhi oleh beberapa faktor; pertama adalah kelembaban tanah yang lebih tinggi, peningkatan kelembaban tanah akan meningkatkan pergerakan K ke akar tanaman dan meningkatkan ketersediaan. Kedua, aerasi tanah dan kadar oksigen diperlukan untuk respirasi akar dan serapan K. Aktivitas akar tanaman dan serapan K selanjutnya akan menurun seiring dengan menurunnya kadar oksigen pada. Ketiga adalah temperatur tanah, proses fisiologis akan meningkat dengan meningkatnya suhu tanah. Suhu tanah yang optimal untuk penyerapan K adalah 60-80 ° F, sedangkan serapan K akan berkurang pada suhu rendah (Mouhammad *et al*, 2015).

### 4.3 Pengaruh Cekaman Genangan Terhadap Respon Fisiologis Tembakau

#### 4.3.1 Hasil pengukuran kadar klorofil

**Tabel 4.1** Rata – rata hasil kandungan klorofil pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan

Varietas	Perlakuan		
	Tanpa Perlakuan	Water Logging	Flooding
Srumpung	52 ± 18.385 <sup>abcd</sup>	20 ± 1.414 <sup>cd</sup>	5 ± 1.414 <sup>d</sup>
Somporis	78 ± 5.657 <sup>ab</sup>	47 ± 14.142 <sup>bcd</sup>	69.5 ± 3.536 <sup>abc</sup>
Manilo	3.5 ± 0.707 <sup>d</sup>	38.5 ± 10.607 <sup>bcd</sup>	98 ± 15.556 <sup>a</sup>
Jepon Palakean	70 ± 2.828 <sup>ab</sup>	46 ± 29.698 <sup>bcd</sup>	57.5 ± 6.364 <sup>abc</sup>

Keterangan : Angka dibelakang tanda ± merupakan Standard Deviasi (StDev). Notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perbaris menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0.05$ ) antara faktor varietas terhadap kandungan klorofil. Sedangkan notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perkolom menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0.05$ ) antara cekaman genangan terhadap kandungan klorofil.

Analisis statistika menggunakan ANOVA Two Way, menunjukkan bahwa interaksi faktor varietas dan cekaman genangan berpengaruh terhadap kandungan klorofil ( $p < 0,05$ ) (lampiran 1). Berdasarkan data pada tabel 4.1 dapat dilihat bahwa kandungan klorofil mengalami penurunan pada hampir semua perlakuan. Penurunan kandungan klorofil terbesar didapat dari varietas Srumpung dengan nilai rata – rata 52 mg.g-1 (sebelum diberi perlakuan) menjadi 5 mg.g-1 (setelah diberi perlakuan flooding). Meskipun demikian, kadungan klorofil pada varietas Manilo yang dicekam genangan secara periodic menunjukkan perbedaan yang nyata dibandingkan varietas yang lain (tabel 4.1). Kandungan klorofil varietas Manilo yang tidak diberi perlakuan dengan nilai rata – rata 3.5 mg.g-1 menjadi 98 mg.g-1 setelah diberi cekaman genangan periodik (waterlogging dan flooding). Peningkatan kandungan klorofil pada varietas Manilo diduga erat kaitannya dengan dengan usia daun dan waktu penuaan daun.

Perbedaan kandungan klorofil pada setiap perlakuan kombinasi antara varietas dan cekaman periodik menunjukkan bahwa setiap varietas tanaman tembakau memiliki mekanisme adaptasi yang berbeda. Perbedaan varietas menggambarkan diversitas genetik yang berbeda pula. Hal ini senada dengan penelitian Rakhman (2016) yang menyebutkan bahwa cekaman genangan periodik mengakibatkan penurunan kandungan klorofil pada beberapa varietas tembakau yang berbeda. Zhang dan Gan (2012) menjelaskan bahwa cekaman genangan mengakibatkan akumulasi hormon etilen. Akumulasi tersebut mempercepat terjadinya penuaan daun yang ditandai dengan degradasi klorofil. Hal ini didukung oleh penelitian Guo dan Gun (2006) yang menyatakan bahwa ekspresi gen EIN3 yang terlibat dalam biosintesis etilen menginduksi gen AtNAP yang meregulasi penuaan daun dan terlibat dalam jalur pensinyalan hormon asam absisat (ABA).

#### 4.3.2 Hasil pengukuran laju fotosintesis

**Tabel 4.2** Rata – rata hasil laju fotosintesis pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan

<b>Pengaruh cekaman genangan periodik terhadap laju fotosintesis</b>			
<b>(<math>\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}</math>)</b>			
<b>Varietas</b>	<b>Perlakuan</b>		
	<b>Tanpa Perlakuan</b>	<b>Water Logging</b>	<b>Flooding</b>
Srumpung	124 $\pm$ 8.485 <sup>abc</sup>	58.5 $\pm$ 3.536 <sup>d</sup>	49 $\pm$ 11.314 <sup>d</sup>
Somporis	77.5 $\pm$ 27.577 <sup>cd</sup>	85.5 $\pm$ 7.778 <sup>bcd</sup>	76 $\pm$ 12.728 <sup>cd</sup>
Manilo	141 $\pm$ 1.414 <sup>ab</sup>	77 $\pm$ 9.899 <sup>cd</sup>	50.5 $\pm$ 31.82 <sup>d</sup>
Jepon Palakean	154 $\pm$ 5.657 <sup>a</sup>	94 $\pm$ 9.899 <sup>bcd</sup>	90.5 $\pm$ 14.849 <sup>bcd</sup>

Keterangan : Angka dibelakang tanda  $\pm$  merupakan Standard Deviasi (StDev). Notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perbaris menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0,05$ ) antara faktor varietas terhadap laju fotosintesis. Sedangkan notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perkolom menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0,05$ ) antara cekaman genangan terhadap laju fotosintesis.

Analisis statistika menggunakan *ANOVA Two Way*, menunjukkan bahwa interaksi faktor varietas dan cekaman genangan berpengaruh terhadap kandungan klorofil ( $p < 0,05$ ) (lampiran 2). Berdasarkan data pada tabel 4.2 dapat dilihat bahwa laju fotosintesis mengalami penurunan pada hampir semua perlakuan dibandingkan

dengan kontrol. Hasil uji anova tersebut dilanjutkan dengan uji *Tukey* yang memberikan hasil bahwa faktor perlakuan cekaman genangan berpengaruh secara nyata pada laju fotosintesis pada keempat varietas tembakau. Nilai rata – rata laju fotosintesis tertinggi yang didapat adalah  $154 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  pada varietas Japon Palakean yang tidak diberi perlakuan (kontrol), sedangkan nilai rata – rata laju fotosintesis paling rendah terdapat pada varietas Srumpung yang diberi cekaman genangan (flooding) dengan nilai rata – rata  $49 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ . Penurunan laju fotosintesis disebabkan oleh sistem adaptasi pada tanaman. Dalam waktu singkat, fotosintesis dapat berkurang sebagai akibat dari keterbatasan penyerapan  $\text{CO}_2$  karena penutupan stomata (Striker, 2012). Penurunan laju fotosintesis pada semua perlakuan sejalan dengan penurunan kandungan klorofil di hampir semua varietas. Penelitian yang dilakukan oleh Manzur et al. (2009) menjelaskan bahwa kapasitas fotosintesis yang rendah berkaitan dengan rendahnya kandungan klorofil pada daun.

Penutupan stomata merupakan salah satu bentuk adaptasi tanaman dalam menghadapi cekaman genangan. Stomata yang tertutup menyebabkan berkurangnya asupan  $\text{CO}_2$  dari lingkungan kedalam sel – sel fotointetik. Berkurangnya  $\text{CO}_2$  menyebabkan terganggunya metabolisme di fotosistem. Hal tersebut berpotensi menimbulkan *reactive oxygen species* (ROS) yang dapat mengganggu stabilitas membran dan fungsi makro molekul penting yang lain (Makino, 2011). Tanaman memiliki mekanisme yang unik dalam menetralsir produksi ROS. Tanaman akan mensintesis beragam senyawa antioksidan seperti phenol, asam askorbat, *glutathione* dan *tocopherol*, dan beberapa enzim antioksidan seperti *peroksidase*, *superoksida dismutase*, *glutathione reduktase*, *katalase*.

### 4.3.3 Hasil pengukuran laju transpirasi

**Tabel 4.3** Rata – rata hasil laju transpirasi pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan.

<b>Pengaruh cekaman genangan periodik terhadap laju transpirasi</b>			
<b>(mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>)</b>			
<b>Varietas</b>	<b>Perlakuan</b>		
	<b>Tanpa Perlakuan</b>	<b>Water Logging</b>	<b>Flooding</b>
Srumpung	0.216 ± 0.102 <sup>d</sup>	1.93 ± 0.071 <sup>abcd</sup>	3.345 ± 0.46 <sup>ab</sup>
Somporis	0.555 ± 0.672 <sup>cd</sup>	2.915 ± 0.021 <sup>ab</sup>	3.805 ± 0.163 <sup>a</sup>
Manilo	1.805 ± 1.648 <sup>abcd</sup>	3.005 ± 0.078 <sup>ab</sup>	3.07 ± 0.028 <sup>ab</sup>
Jepon Palakean	1.4 ± 0.042 <sup>bcd</sup>	2.5 ± 0.057 <sup>abc</sup>	3.045 ± 0.163 <sup>ab</sup>

Keterangan : Angka dibelakang tanda ± merupakan Standard Deviasi (StDev). Notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perbaris menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0,05$ ) antara faktor varietas terhadap laju transpirasi. Sedangkan notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perkolom menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0,05$ ) antara cekaman genangan terhadap laju transpirasi.

Analisis statistika menggunakan *ANOVA Two Way*, menunjukkan bahwa interaksi faktor varietas dan cekaman genangan berpengaruh terhadap laju transpirasi ( $p < 0,05$ ) (lampiran 3). Berdasarkan data pada tabel 4.3 dapat dilihat bahwa laju transpirasi mengalami peningkatan pada hampir semua perlakuan dibandingkan dengan kontrol. Hasil uji anova tersebut dilanjutkan dengan uji *Tukey* yang memberikan hasil bahwa faktor perlakuan cekaman genangan berpengaruh secara nyata pada laju transpirasi pada keempat varietas tembakau. Laju transpirasi paling rendah didapat dari varietas Srumpung yang tidak diberi perlakuan (kontrol) dengan nilai rata – rata 0.216 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup> dan nilai paling tinggi didapat dari varietas Somporis yang diberi perlakuan flooding dengan nilai rata – rata 3.8050 mmol m<sup>-2</sup>s<sup>-1</sup>.

Dari hasil yang didapat pada penelitian ini terdapat perbedaan dengan penelitian yang dilakukan sebelumnya. Beberapa penelitian menjelaskan bahwa genangan mempengaruhi konduktansi stomata dan menurunkan laju transpirasi. Turunnya laju transpirasi juga sejalan dengan mekanisme stomata oleh tanaman pada saat tercekam genangan. Selain itu, penurunan laju transpirasi juga dapat dipengaruhi

oleh durasi genangan (Yordanova *et al.* 2005). Perbedaan hasil pengujian laju transpirasi yang berbeda dengan beberapa penelitian sebelumnya menunjukkan adanya diversitas mekanisme adaptasi tanaman terhadap cekaman genangan.

#### 4.3.4 Hasil pengukuran kadar etilen

**Tabel 4.4** Rata – rata hasil kadar etilen pada keempat varietas tembakau setelah diberi perlakuan cekaman genangan.

**Pengaruh cekaman genangan periodik terhadap kadar Etilen pada akar (ppm)**

Varietas	Perlakuan		
	Tanpa Perlakuan	Water Logging	Flooding
Srumpung	0.16 ± 0.028 <sup>d</sup>	0.36 ± 0.085 <sup>cd</sup>	0.56 ± 0.071 <sup>bc</sup>
Somporis	0.14 ± 0.042 <sup>d</sup>	0.18 ± 0.028 <sup>d</sup>	0.63 ± 0.057 <sup>b</sup>
Manilo	0.12 ± 0.014 <sup>d</sup>	0.24 ± 0.113 <sup>d</sup>	0.37 ± 0.071 <sup>bcd</sup>
Jepon Palakean	0.17 ± 0.014 <sup>d</sup>	0.53 ± 0.042 <sup>bc</sup>	1.84 ± 0.127 <sup>a</sup>

Keterangan : Angka dibelakang tanda ± merupakan Standard Deviasi (StDev). Notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perbaris menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0,05$ ) antara faktor varietas terhadap kandungan etilene. Sedangkan notifikasi huruf yang berbeda apabila dibaca perkolom menunjukkan bahwa terdapat perbedaan signifikan ( $p < 0,05$ ) antara cekaman genangan terhadap kandungan etilen.

Analisis statistika menggunakan *ANOVA Two Way*, menunjukkan bahwa interaksi faktor varietas dan cekaman genangan berpengaruh terhadap kadar etilen pada akar (lampiran 4). Berdasarkan data pada tabel 4.4 dapat dilihat bahwa kadar etilen mengalami peningkatan pada hampir semua perlakuan dibandingkan dengan kontrol. Hasil uji anova tersebut dilanjutkan dengan uji *Tukey* yang memberikan hasil bahwa faktor perlakuan cekaman genangan berpengaruh secara nyata terhadap kadar etilen pada keempat varietas tembakau.

Nilai rata – rata kadar etilen tertinggi yang didapat adalah 1.84 ppm pada varietas Jepon Palakean yang diberi perlakuan flooding, sedangkan nilai rata – rata kadar etilen paling rendah terdapat pada varietas Manilo yang tidak diberi cekaman genangan periodik dengan nilai rata - rata 0.12 ppm. Perbedaanya nyata yang paling

signifikan terlihat pada tiga varietas yaitu Jepon Palakean (0.17 – 1.84 ppm), Somporis (0.14 - 0.36 ppm) dan Srumpung (0.16 – 0.56 ppm) dimana ketiga varietas ini mengalami perbedaan kadar etilen sebelum dicekam dan sesudah dicekam.

Etilen merupakan salah satu hormon yang berperan penting dalam banyak aspek pertumbuhan dan perkembangan tanaman, termasuk pemasakan buah dan penuaan, serta dalam perkecambahan biji dan pemanjangan akar tanaman (Adams dan Yang, 1979). Selain itu, etilen juga menjadi marka atau penanda respon tanaman terhadap cekaman genangan. Peningkatan produksi etilen dapat menginduksi pembentukan jaringan aerenkim tanaman. Jaringan tersebut berfungsi untuk meningkatkan efisiensi pertukaran gas dalam sel tanaman pada saat kondisi anoksia. Hormon tersebut juga memiliki fungsi dalam menginduksi pembentukan akar adventif. Akar adventif berfungsi untuk penyerapan oksigen secara langsung dari lingkungan. Pertumbuhan pada akar dan pucuk pada tanaman yang mengalami anoksia atau hipoksia terjadi akibat produksi etilen didalam tanaman. Etilen terakumulasi pada bagian tanaman yang terendam air dan tanah yang tergenang. Hal ini menyebabkan perbedaan konsentrasi antara endogenous etilen dengan etilen yang berada di lingkungan. Mekanisme difusi etilen antara akar dan tanah yang tergenang terjadi dalam dua tahap, pertama difusi etilen dari akar ke dalam air adalah 10 kali lebih lambat daripada difusi ke udara, hal ini menyebabkan etilen dilepaskan ke saluran aerenchyma internal dan berdifusi dari akar ke tunas. Kedua, sintesis etilen dalam akar hipoksia dan dalam tunas aerobik meningkat. Peningkatan ini di promotori oleh asam 1-amino siklopropana 1-karboksilat (ACC), yang disintesis dalam akar (Liao *et al.* 2001).

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## **BAB 5**

### **KESIMPULAN DAN SARAN**

#### **5.1 Kesimpulan**

Berdasarkan hasil penelitian yang telah dilakukan, dapat disimpulkan bahwa :

1. Cekaman genangan periodik dapat mempengaruhi kandungan senyawa nitrogen, fosfor dan kalium pada keempat varietas dan media tanam dengan nilai rata – rata yang mengalami penurunan dibanding kontrol.
2. Cekaman genangan periodik dapat mempengaruhi kandungan klorofil dengan penurunan nilai rata – rata dari 52 mg.g<sup>-1</sup> menjadi 5 mg.g<sup>-1</sup> pada varietas Srumpung.
3. Cekaman genangan periodik dapat mempengaruhi laju fotosintesis di hampir semua varietas dengan penurunan nilai rata – rata dari 154  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  menjadi 49  $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ .
4. Cekaman genangan periodik dapat mempengaruhi laju transpirasi di hampir semua varietas dengan peningkatan nilai rata – rata paling tinggi adalah 3.8050  $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$  pada varietas Srumpung.
5. Cekaman genangan periodik dapat mempengaruhi kadar etilen pada akar dengan peningkatan nilai rata – rata paling signifikan pada varietas Jepon Palakean (0.17 – 1.84 ppm), Somporis (0.14 - 0.36 ppm) dan Srumpung (0.16 – 0.56 ppm).

#### **5.2 Saran**

Untuk penelitian selanjutnya sebaiknya dilakukan pengamatan secara mendalam terhadap serapan unsur hara pada media tumbuh yang tercekam genangan secara periodik.

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## DAFTAR PUSTAKA

- Armstrong, W. (1979), "Aeration in higher plants", *Adv. Bot. Res.*, Vol. 7, hal. 226-332.
- Armstrong, W. dan Drew, M.C. (2002), "Root growth and metabolism under oxygen deficiency" dalam Waisel, Y., Eshel, A. dan Kafkafi, U. "eds. *Plant roots: the hidden half*, 3rd edn." New York: Marcel Dekker, hal. 729-761.
- Badr, A., Bastien, G., Philippe, B., Marie-Laure, T., dan Pierre-Marie, B. (2005), "Influence of flooding on growth, nitrogen availability in soil, and nitrate reduction of young oak seedlings (*Quercus robur L.*)" Université de Franche-Comté – INRA.
- Bailey-Serres, J. dan Voesenek, L.A.C.J. (2008), "Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity", *Annual Review of Plant Biology*, Vol. 59, hal. 313-339.
- Bailey-Serres, J., dan Voesenek, L. A. C. J. (2008), "Flooding Stress: Acclimations and Genetic Diversity", *Annual Review of Plant Biology*, Vol. 59, hal. 313-339.
- Buma, P. G., dan Day, J. C. (1975), "Reservoir induced plant community changes: a methodological explanation", *J. Environ. Manage*, Vol. 3, hal 219-250.
- Buresh, R. J., Reddy, K. R., van Kessel, C., Schepers, J. S., and Raun, W. R. (2008): Nitrogen Transformations in Submerged Soils, 401-436.
- Buresh, R. J., Reddy, K. R., van Kessel, C., Schepers, J. S., dan Raun, W. R. (2008), "Nitrogen Transformations in Submerged Soils" hal. 401-436.
- Dat, J. F., Capelli, N., Folzer, H., Bourgeade, P., and Badot, P. M. (2004), "Sensing and signalling during plant flooding", *Plant Physiology and Biochemistry*, Vol 424, hal. 273-282.
- Donman, W. W., and Houston, C. E. (1967). Drainage related to irrigation management. In "Drainage of Agricultural Lands" (R. W. Hagan, H. R. Haise, and T. W. Edminster, eds.), pp. 974-987. Am. Soc. Agronomy, Madison, Wisconsin.
- Epstein, E. (1972). *Mineral Nutrition of Plants. Principles and Perspectives*, Wiley, New York.
- Erickson, A. E., dan Van Duren, D. M. (1960), "The relation of plant growth and yield to soil oxygen availability. *Trans. Int. Congr. Soil Sei*, Vol. 4, hal. 428-434.

- Fatimah, V.S, dan Saputro, T.B. (2016), “Respon Karakter Fisiologis Kedelai (Glycine max L.) Varietas Grobogan terhadap Cekaman Genangan” *Jurnal Sains dan Seni ITS*, Vol. 5, hal. 2.
- Foth, H. D. (2000), *Dasar – dasar ilmu tanah*. Gadjah Mada University Press, Yogyakarta.
- Gill, C. J. (1970), “The flooding tolerance of woody species—a review.” *For. Abstr*, Vol. 31, hal. 671-688.
- Greenwood, D. J. (1969). “Effect of oxygen distribution in the soil on plant growth” dalam *Root Growth* eds W. J. Whittington, Butterworth, London.
- Hu, X., Tanaka, A., dan Tanaka, R. (2013), “Simple Extraction Method that Prevent the Artifactual Conversion of Chlorophyll to Chlorophyllide During Pigment Isolation From Leaf Sample”, *Plant Method*, hal. 9-19.
- Irfan, M., Hayat, S., Hayat, Q., Afroz, S., dan Ahmad, A. (2010), “Physiological and biochemical changes in plants under waterlogging”, *Protoplasma*, Vol. 241, hal 3–17.
- Jackson, M.B., dan Colmer, T.D. (2005), “Response and adaptation by plants to flooding stress”, *Annals of Botany*, Vol. 96, hal. 501–505.
- Jadid, N., Estiasih, E., Saputro, T.B., Purwani, K.I., Hidayati, D., Permatasari, E.V., dan Kurniawan, W.D. (2018), “Expression pattern of drought-responsive genes in burley tobacco under in vitro water deficit”, *Journal of Physics: Conference Series*, hal. 1040-1041.
- Jahan, S., Bin Nordin, M., Bin Che Lah, M., and Khanif, Y. (2013), ”Effects of Water Stress on Rice Production Bioavailability of Potassium in Soil” *Journal of Stress Physiology & Biochemistry*, Vol. 9, hal 97–107.
- Kawase, M. dan Whitmoyer, R.E. (1980), “Aerenchyma Development in Waterlogged Plants”, *American Journal of Botany*, Vol. 67, hal. 18.
- Kirk, G. (2004), *The Biogeochemistry of Submerged Soils*, John Wiley & Sons, Chichester, UK
- Kirk, G. (2004): *The Biogeochemistry of Submerged Soils, The Biogeochemistry of Submerged Soils*.
- Kozlowski, T. T. (1982), “Water supply and tree growth. II” *Flooding. For. Abstr.* Vol. 43, hal 145-161.
- Kozlowski, T. T. (1984), *Flooding and Plant Growth*, Academic Press, New York

- Kozlowski, T.T. (1985), "Soil aeration, flooding, and tree growth", *J. Arboricult*, Vol. 11, hal. 85-95.
- Kramer, P. J., dan Jackson, W. T. (1954), "Causes of injury to flooded tobacco plants", *Plant Physiol*, Vol. 29, hal. 241-245.
- Letey, J., Stolzy, L. H., dan Kemper, W. D. (1967), "Soil aeration", dalam *Irrigation of Agricultural Lands*, eds R. M. Hagan, H. R. Haise, and T. W. Edminster, Am. Soc. Agronomy, Madison, Wisconsin.
- Liao, C. T., dan Lin, C. H. (2001), "Physiological adaptation of crop plants to flooding stress" Proceedings of the National Science Council, Republic of China. Part B, Life Sciences, Vol. 25, hal. 148–157.
- McKee, W.H. dan McKevlin, M.R. (1993), "Geochemical processes and nutrient uptake by plants dalam *hydric soils*, *Environmental Toxicology and Chemistry*, Vol. 12, hal. 2197–2207.
- Mengel, K. (1985), "Dynamics and availability of major nutrients in soils", *Advances in Soil Science*, Vol. 2, hal. 65–131.
- Meurant, G. (2012), "Flooding and Plant Growth Physiological Ecology", Elsevier Science.
- Meurant, G. (2012): *Flooding and Plant Growth (Physiological Ecology)*, Elsevier Science.
- Moradi, F. dan Ismail, A.M. (2007), "Responses Of Photosynthesis, Chlorophyll Fluorescence And Ros-Scavenging Systems To Salt Stress During Seedling And Reproductive Stages In Rice", *Ann Bot*, Vol. 99, hal. 1161–1173.
- Morard, P. dan Silvestre, J. (1996), "Plant injury due to oxygen deficiency in the root environment of soilless culture: A review", *Plant and Soil*, Vol. 184, hal. 243–254.
- Nash, L.J. dan Graves, W.R. (1993), "Drought and Flood Stress Effects on Plant Development and Leaf Water Relations of Five Taxa of Trees Native to Bottomland Habitats", *J. Amer. Soc. Hort. Sci*, Vol. 118, hal. 845-850.
- Neira, J., Ortiz, M., Morales, L., dan Acevedo, E. (2015), "Oxygen diffusion in soils: Understanding the factors and processes needed for modeling", *Chilean Journal of Agricultural Research*, hal. 35–44.
- Newsome, R. D., Kozlowski, T. T., and Tang, Z. C. (1982), "Responses of *Ulmus americana* seedlings to flooding of soil", *Can. J. Bot*, Vol. 60, hal. 1688-1695.

- Nurhidayati, T., Wardhani, S.P., Purnobasuki, H., Hariyanto, S., Jadid, N., dan Nurcahyani, D.D. (2017), "Response morphology and anatomy of tobacco (*Nicotiana tabacum* L.) plant on waterlogging", *AIP Conference Proceedings*, hal. 1908.
- Olila, O.G.; Reddy, K.R.; Stites, D.L. Influence of draining on soil phosphorus forms and distribution in a constructed wetland. *Ecol. Engn.* 1997, 9, 157–169.
- Patrick, W.H. dan Reddy, C.N. (1978), *Chemical changes in rice soils*, pp. 361-379. dalam *Soils and Rice*. IRRI, Los Banos, Philippines.
- Perata, P., dan Alpi, A. (1993), "Plant Responses to Anaerobiosis", *Plant Science*, Vol 931, hal. 1–17.
- Ponnamperuma, F. N. (1972). The chemistry of submerged soils. *Adv. Agron.* 24, 29-95. Reid, D. M. (1977). Crop response to water-logging. In "Physiological Aspects of Crop Nutrition and Resistance" (U. S. Gupta, ed.), pp. 251-287. Atma Ram, Delhi, India.
- Ponnamperuma, F. N. (1972): The Chemistry of Submerged Soils, *Advances in Agronomy*, 24(C), 29–96.
- Ponnamperuma, F.N. (1972), "The Chemistry of Submerged Soils", *Advances in Agronomy*, Vol. 24C, hal. 29–96.
- Ponnamperuma, F.N. (1984), *Effects of flooding on soils*. dalam Kozlowski, T.T., ed. *Flooding and plant growth*. Academic Press, New York.
- Purnobasuki, H., Nurhidayati, T., Hariyanto, S., dan Jadid, N. (2018), "Data of root anatomical responses to periodic waterlogging stress of tobacco (*Nicotiana tabacum*) varieties", *Data in brief*, 20, 2012-2016.
- Raghad Mouhamad, A. A. and M. I. (2016): Behavior of Potassium in Soil: A mini review, *Chemistry International* , 2(1), 47–58.
- Reddy, K. R., Patrick, W. H., and Broadbent, F. E. (n.d.): *C R C Critical Reviews in Environmental Control Nitrogen transformations and loss in flooded soils and sediments*, (May 2014), 37–41.
- Reddy, K. R., Patrick, W. H., dan Broadbent, F. E. (2009), *Nitrogen transformations and loss in flooded soils and sediments*.
- Reid, D. M. (1977), "Crop response to water-logging", dalam *Physiological Aspects of Crop Nutrition and Resistance*, eds U. S. Gupta, Atma Ram, Delhi, India.

- Rowe, R. N., dan Beardsell, D. V. (1973), "Waterlogging of fruit trees", *Hortic. Abstr.*, Vol. 43, hal. 533-548.
- Sanyal, S.K. dan De Datta, S.K. (1991), "Chemistry of Phosphorus Transformations in Soil", *Adv. Soil. Sci.*, Vol. 16, hal 1–120.
- Sena Gomes, A. R., dan Kozlowski, T. T. (1980), "Growth responses and adaptations of *Fraxinus pennsylvanica* seedlings to flooding", *Plant Physiol.*, Vol. 66, hal 261-21.
- Sestak, Z. (1985), *Photosynthesis during leaf development*, Academia, Prague.
- Souza, T.C., Castro, E.M., Pereira, F.J., Parentoni, S.N., dan Magalhães, P.C. (2009), "Morpho-anatomical characterization of root in recurrent selection cycles for flood tolerance of maize", *Plant Soil Environ.*, Vol. 55, hal. 504–510.
- Sparks, D.L., 2000. Bioavailability of soil potassium, D-38-D-52. In M.E. Sumner (ed.) *Handbook of Soil Science*, CRC Press, Boca Raton, FL.
- Steffens, B., dan Rasmussen, A. (2016), "The physiology of adventitious roots", *Plant Physiology*, Vol. 170, hal 603–617.
- Stolzy, L. H., Taylor, O. C , Dugger, W. M., Jr., dan Mersereau, J. P. (1964), "Physiological changes in the ozone susceptibility of the tomato plant after short periods of inadequate oxygen diffusion to the roots", *Soil Sei. Soc. Am. Proc.*, Vol. 28, hal. 305-308.
- Stolzy, L. H., Zentmyer, G. A., dan Rowlier, M. H. (1975). "Dynamics and measurement of oxygen diffusion and concentration in the root zone and other microsites" dalam *Biology and Control of Soil-Borne Pathogens* eds G. A. Bruehl Am. Phytopathol. Soc, St. Paul, Minnesota.
- Striker, G. G. (2012), "Flooding Stress on Plants : Anatomical , Morphological and Physiological Responses", *Botany*, hal. 3–28.
- Sulaeman, Suparto dan Eviati. (2005), *Analisis kimia tanah, tanaman, air dan pupuk*, Balai penelitian tanah dan pengembangan penelitian, Departemen Pertanian, Bogor.
- Tang, Z. C., dan Kozlowski, T. T. (1982), "Some physiological and growth responses oi *Betula papyrifera* seedlings to flooding", *Physiol. Plant*, Vol. 55, hal. 415-420.
- Tian, J., Dong, G., Karthikeyan, R., Li, L., and Harmel, R. D. (2017): Phosphorus dynamics in long-term flooded, drained, and reflooded soils, *Water* (Switzerland), 9(7).

- Tian, J., Dong, G., Karthikeyan, R., Li, L., dan Harmel, R. D. (2017), *Phosphorus dynamics in long-term flooded, drained, and reflooded soils*, Water, Switzerland
- Twinch, A.J. Phosphate exchange characteristics of wet and dried sediment samples from a hypereutrophic reservoir: Implications for the measurements of sediment phosphorus status. *J. Water Res.* 1987, 21, 1225–1230.
- Unger, I. M., Motavalli, P. P., dan Muzika, R. M. (2009), “Changes in soil chemical properties with flooding: A field laboratory approach”, *Agriculture, Ecosystems and Environment*, Vol. 1311, hal. 105–110.
- Voesenek, L.A.C.J., Rijnders, J.H.G.M., Peeters, A.J.M., Van de Steeg, H.M.V., dan De Kroon, H. (2004), “Plant hormones regulate fast shoot elongation under water: from genes to communities”, *Ecology*, Vol. 85, hal. 16–27.
- Watanabe, I. (1984), *Anaerobic Decomposition of Organic Matter in Flooded Rice Soils.*, Organic Matter and Rice. Proc., Los Banos 1982, IRRI, Los Banos.
- Watanabe, I., dan Furusaka, C. (1980), *Microbial Ecology of Flooded Rice Soils.*
- Whitlow, T. H., and Harris, R. W. (1979). *Flood tolerance in plants: a state of the art review.* U.S. Army Corps Eng. Tech. Rep. No. E-79-2. U.S.A.C.E. Waterways Exp. Stn. Environ. Lab., Vicksburg, Mississippi.
- Yoshida, T. (1978), *Microbial metabolism in rice soils.*In *Soils and rice*, IRRI, Los Baños.

## LAMPIRAN

### Lampiran 1. Hasil Analisa Kandungan Unsur Hara Tanah

Unsur Hara	Varietas Tembakau	Nilai Rata - rata (ppm)		
		Kontrol	Waterlogging	Flooding
Nitrogen				
	J.Palakean	180	136	110
	Somporis	121	57	82
	Srumpung	43	62	491
	Manilo	1258	82	102
Phosphor				
	J.Palakean	562	144	302
	Somporis	216	283	251
	Srumpung	581	311	83
	Manilo	562	130	108
Kalium				
	J.Palakean	465	398	376
	Somporis	365	278	314
	Srumpung	352	315	264
	Manilo	499	371	359

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## Lampiran 2

### Hasil Uji Statistik Kandungan Klorofil

#### General Linear Model: Klorofil versus Varietas, Perlakuan

Factor	Type	Levels	Values
Varietas	fixed	4	1, 2, 3, 4
Perlakuan	fixed	3	1, 2, 3

Analysis of Variance for Klorofil, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Varietas	3	5270.2	5270.2	1756.7	11.26	0.001
Perlakuan	2	1594.7	1594.7	797.4	5.11	0.025
Varietas*Perlakuan	6	11443.6	11443.6	1907.3	12.23	0.000
Error	12	1872.0	1872.0	156.0		
Total	23	20180.5				

S = 12.4900    R-Sq = 90.72%    R-Sq(adj) = 82.22%

Unusual Observations for Klorofil

Obs	Klorofil	Fit	SE Fit	Residual	St Resid
21	67.000	46.000	8.832	21.000	2.38 R
22	25.000	46.000	8.832	-21.000	-2.38 R

R denotes an observation with a large standardized residual.

Grouping Information Using Tukey Method and 95.0% Confidence

Varietas	Perlakuan	N	Mean	Grouping
3	3	2	98.000	A
2	1	2	78.000	A B
4	1	2	70.000	A B
2	3	2	69.500	A B C
4	3	2	57.500	A B C
1	1	2	52.000	A B C D
2	2	2	47.000	B C D
4	2	2	46.000	B C D
3	2	2	38.500	B C D
1	2	2	20.000	C D
1	3	2	5.000	D
3	1	2	3.500	D

Means that do not share a letter are significantly different.

***“Halaman ini sengaja dikosongkan”***

### Lampiran 3 Hasil Uji Statistik Laju Fotosintesis

#### General Linear Model: Fotosintesis versus Varietas, Perlakuan

Factor	Type	Levels	Values
Varietas	fixed	4	1, 2, 3, 4
Perlakuan	fixed	3	1, 2, 3

Analysis of Variance for Fotosintesis, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Varietas	3	4757.5	4757.5	1585.8	7.16	0.005
Perlakuan	2	14745.6	14745.6	7372.8	33.28	0.000
Varietas*Perlakuan	6	5784.4	5784.4	964.1	4.35	0.015
Error	12	2658.5	2658.5	221.5		
Total	23	27946.0				

S = 14.8843    R-Sq = 90.49%    R-Sq(adj) = 81.77%

Unusual Observations for Fotosintesis

Obs	Fotosintesis	Fit	SE Fit	Residual	St Resid
17	73.000	50.500	10.525	22.500	2.14 R
18	28.000	50.500	10.525	-22.500	-2.14 R

R denotes an observation with a large standardized residual.

Grouping Information Using Tukey Method and 95.0% Confidence

Varietas	Perlakuan	N	Mean	Grouping
4	1	2	154.00	A
3	1	2	141.00	A B
1	1	2	124.00	A B C
4	2	2	94.00	B C D
4	3	2	90.50	B C D
2	2	2	85.50	B C D
2	1	2	77.50	C D
3	2	2	77.00	C D
2	3	2	76.00	C D
1	2	2	58.50	D
3	3	2	50.50	D
1	3	2	49.00	D

Means that do not share a letter are significantly different.

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## Lampiran 4

### Hasil Uji Statistik Laju Transpirasi

#### General Linear Model: Transpirasi versus Varietas, Perlakuan

Factor	Type	Levels	Values
Varietas	fixed	4	1, 2, 3, 4
Perlakuan	fixed	3	1, 2, 3

Analysis of Variance for Transpirasi, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Varietas	3	2.0589	2.0589	0.6863	2.38	0.121
Perlakuan	2	22.5684	22.5684	11.2842	39.16	0.000
Varietas*Perlakuan	6	3.3731	3.3731	0.5622	1.95	0.153
Error	12	3.4575	3.4575	0.2881		
Total	23	31.4580				

S = 0.536774    R-Sq = 89.01%    R-Sq(adj) = 78.93%

Unusual Observations for Transpirasi

Obs	Transpirasi	Fit	SE Fit	Residual	St Resid
13	0.64000	1.80500	0.37956	-1.16500	-3.07 R
14	2.97000	1.80500	0.37956	1.16500	3.07 R

R denotes an observation with a large standardized residual.

Grouping Information Using Tukey Method and 95.0% Confidence

Varietas	Perlakuan	N	Mean	Grouping
2	3	2	3.8050	A
1	3	2	3.3450	A B
3	3	2	3.0700	A B
4	3	2	3.0450	A B
3	2	2	3.0050	A B
2	2	2	2.9150	A B
4	2	2	2.5000	A B C
1	2	2	1.9300	A B C D
3	1	2	1.8050	A B C D
4	1	2	1.4000	B C D
2	1	2	0.5550	C D
1	1	2	0.2160	D

Means that do not share a letter are significantly different.

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## Lampiran 5 Hasil Uji Statistik Kandungan Etilen

### General Linear Model: Etilen versus Varietas, Perlakuan

Factor	Type	Levels	Values
Varietas	fixed	4	1, 2, 3, 4
Perlakuan	fixed	3	1, 2, 3

Analysis of Variance for Etilen, using Adjusted SS for Tests

Source	DF	Seq SS	Adj SS	Adj MS	F	P
Varietas	3	1.35393	1.35393	0.45131	98.47	0.000
Perlakuan	2	2.13043	2.13043	1.06522	232.41	0.000
Varietas*Perlakuan	6	1.47797	1.47797	0.24633	53.74	0.000
Error	12	0.05500	0.05500	0.00458		
Total	23	5.01733				

S = 0.0677003    R-Sq = 98.90%    R-Sq(adj) = 97.90%

Grouping Information Using Tukey Method and 95.0% Confidence

Varietas	Perlakuan	N	Mean	Grouping
4	3	2	1.8400	A
2	3	2	0.6300	B
1	3	2	0.5600	B C
4	2	2	0.5300	B C
3	3	2	0.3700	B C D
1	2	2	0.3600	C D
3	2	2	0.2400	D
2	2	2	0.1800	D
4	1	2	0.1700	D
1	1	2	0.1600	D
2	1	2	0.1400	D
3	1	2	0.1200	D

Means that do not share a letter are significantly different.

*“Halaman ini sengaja dikosongkan”*

## BIODATA PENULIS



**Byan Arasyi Arraniry** lahir di Langsa pada tanggal 17 Juli 1990. Pada tahun 2007 menyelesaikan pendidikan menengah atas di SMA Negeri 4 Jember. Setelah lulus melanjutkan studi ke Intstitut Teknologi Sepuluh Nopember Surabaya untuk menempuh jenjang pendidikan S1 di Departemen Biologi, Fakultas Sains dan Analitika Data. Pada tahun 2015 melanjutkan studi S2 di departemen yang sama. Selama studi penulis fokus pada bidang botani dan melakukan riset sekaligus menjadi Thesis dengan judul “Pengaruh Cekaman Genangan Periodik Terhadap Media Tumbuh dan Respon Fisiologi Varietas Tembakau Lokal (*Nicotiana tabaccum*). Selain itu, selama studi penulis aktif dikegiatan luar bersama dengan UKM Teater Tiyang Alit ITS dan mendalami keahlian mikro-fotografi. Semoga dengan penulisan tesis ini mampu memberikan kontribusi positif terhadap dunia pendidikan. Apabila ada kepentingan penelitian dan diskusi, penuli dapat dihubungi melalui email; [byandalamberita@gmail.com](mailto:byandalamberita@gmail.com).