

## **Respon Fisiologis Tanaman Tebu Terhadap Kekeringan** *Physiological Responses of Sugarcane Plant to Drought*

**Mastur**

Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumber Daya Genetik Pertanian  
Jln. Tentara Pelajar No. 3A, Bogor 16111)  
E-mail: mastur002@yahoo.com

*Diterima: 16 September 2015; direvisi: 1 Juli 2016; disetujui: 25 Agustus 2016*

### **ABSTRAK**

Produksi tebu nasional sering terhambat oleh adanya masalah kekeringan. Tujuan dari penulisan tinjauan ini adalah untuk membahas hasil-hasil penelitian tentang respon fisiologi tanaman tebu terhadap kekeringan sebagai dasar bagi pengelolaannya baik secara genetik maupun teknologi budi daya. Melalui tinjauan ini diharapkan kegiatan perakitan varietas unggul toleran kekeringan dan teknologi budi daya untuk penurunan dampak kekeringan lebih efektif. Kekeringan menyebabkan perubahan aktivitas fisiologis penting dimulai dari penutupan stomata untuk menekan transpirasi, penurunan input karbondioksida, penurunan jumlah klorofil, dan pada akhirnya penurunan laju fotosintesis netto. Akar merespon kekeringan dengan mensintesis dan mengirimkan sinyal asam absisat (ABA) yang mengakibatkan penutupan stomata sehingga menurunkan transpirasi dan serapan CO<sub>2</sub>. Kekeringan menyebabkan penurunan kandungan klorofil a, b, dan nisbah klorofil a/b. Penurunan laju fotosintesis dan kegiatan fisiologis lain menurunkan pertumbuhan tanaman tebu, dan akhirnya produktivitas gula. Genotipe yang toleran kekeringan menunjukkan kemampuan untuk meminimalkan pengaruh buruk kekeringan. Tingkat kerugian dari kekeringan paling besar pada fase perpanjangan, karena fase kebutuhan air yang besar untuk meningkatkan bobot tebu, terutama untuk pemanjangan batang. Fase pemasakan membutuhkan air paling sedikit, namun sangat penting karena menentukan rendemen gula. Konsentrasi senyawa osmoprotektan, yang membantu mengatasi peningkatan potensial osmosis sel, pada genotipe tanaman toleran kekeringan meningkat tinggi pada kondisi kekeringan. Senyawa osmoprotektan dapat berupa kelompok asam amino, gula atau amonium kuartar, seperti prolin, trehalosa, dan glisin betain. Senyawa lain untuk ketahanan kekeringan adalah larutan kompatibel yang memiliki bobot molekul rendah, mudah larut dan non-toksik dalam sitosol. Pemahaman biosintesis dan fungsi senyawa tersebut merupakan dasar dari upaya pemanfaatannya untuk penelitian dan pengelolaan kekeringan terutama melalui pemuliaan bioteknologi, konvensional, maupun produksi senyawa osmoprotek-tan untuk aplikasi eksogen.

Kata kunci: *Saccharum officinarum*, fotosintesis, kekeringan, osmoprotektan

### **ABSTRACT**

National sugarcane production is often inhibited by drought problem. The objective of this review is to discuss research findings on physiological responses of sugarcane to drought as a base for genetic and cultivation management. Through this review drought tolerance breeding activities and cultivation technology for mitigation impact will be coped with more effectively. Drought influenceses important physiological activities from stomata closure to minimize transpiration, reducing carbon dioxide input, chlorophyll and nett photosynthesis. Plant roots respond to drought throughtout biosynthesis and send signal to abscisic acid (ABA) for closing stomata to reduce transpiration and CO<sub>2</sub> absorption. Drought reduces chlorophyll a, b, and a/b ratio. Reducing photosynthesis rate and other physiological activities inhibit sugarcane growth, and finally sugar productivity. Drought tolerance genotype has ability to minimize these negative impacts. The most lost productivity caused by drought is taking place during elongation phase, especially stalk elongation. Ripening phase requires least water, but it is very important to sucrose accumulation. Concentration of osmoprotectant

compounds, which helps to cope with increasing cell osmosis potential on drought tolerance plant genotypes, increases during drought condition, however, it is high during drought, especially in tolerance genotype, Osmoprotectant compounds are amino acid, sugar, or quaternary ammonium, such as proline, trehalose, and glycine betaine. Other compounds for plant tolerance to drought is compatible solute which has low molecular weight, high soluble, and nontoxic cytosolic. Understanding on biosynthesis and function of osmoprotectant are required as a base for further research on drought tolerance mechanism and managing drought especially in biotechnology plant breeding, conventional, and production of osmoprotectant for exogenous application.

Keywords: *Saccharum officinarum*, photosynthesis, drought, osmoprotectant

## PENDAHULUAN

Pencapaian swasembada gula memerlukan dukungan teknologi pengelolaan air dalam budi daya tebu. Produksi gula yang tinggi memerlukan pasokan air yang tepat sesuai umur tanaman tebu. Kelebihan maupun kekurangan air menyebabkan pertumbuhan tanaman tebu tidak optimal dan produktivitas menurun. Kebutuhan air pada tanaman tebu dipengaruhi oleh fase pertumbuhan. Fase pertumbuhan cepat atau perpanjangan merupakan fase paling kritis, dengan kebutuhan air mencapai 0,75–0,85 cm/hari (P3GI 2008). Wahab (2006) juga menyebutkan fase tersebut sebagai fase paling kritis terhadap kekeringan, disusul fase sebelumnya yaitu fase awal dan perkembangan anakan. Fase akhir merupakan fase yang kurang sensitif terhadap kekeringan.

Pemahaman tentang kebutuhan air pada berbagai fase pertumbuhan sangat penting dan perlu dijadikan sebagai acuan dalam pengelolaan air. Pada fase awal pertumbuhan hingga pemanjangan kebutuhan air umumnya relatif tinggi, dan menurun dengan memasuki fase pemasakan. Kekeringan pada fase awal pertumbuhan hingga pemanjangan menyebabkan produktivitas tebu menurun. Pengembangan areal tebu baru yang memiliki curah hujan relatif rendah seperti di Blora, Rembang, Bojonegoro, Tuban, Lamongan, Dompu, dan Pulau Madura, rentan terhadap ancaman kekeringan. Kekeringan juga dapat terjadi akibat perubahan pola iklim. Menurut Winarsih (2015) tahun 2015 termasuk tahun kekeringan disebabkan adanya El Nino. Berdasar model yang dikembangkan, kekeringan tersebut menyebabkan penurunan produksi hablur

dibanding tahun normal (2009) 2,62 juta ton yang menurun menjadi 2,58 juta ton. Penurunan total produksi gula berasal dari penurunan produktivitas dari 76,10 pada tahun normal (2009) menjadi 68,06 ton/ha pada tahun 2015. Kenaikan rendemen rata-rata nasional dari 7,83% menjadi 8,07% besarnya tidak dapat mengimbangi penurunan karena produktivitas.

Pengertian kekeringan menurut Silva *et al.* (2011) dibedakan atas berbagai aspek. Kekeringan meteorologis berarti bila curah hujan tahunan atau musiman di bawah rata-rata. Kekeringan hidrologis bila kekeringan meteorologis lama dan menyebabkan kekurangan air tanah dan permukaan. Kekeringan sosial-ekonomis berarti intensitas kekeringan mempengaruhi sosial ekonomi daerah. Pengertian kekeringan menurut pertanian adalah *stress* air tanah dan penurunan hasil yang nyata. Dalam ilmu fisiologi dan pemuliaan tanaman, kekeringan dan pengaruh garam (salin), sama-sama menimbulkan peningkatan tekanan osmosis. Namun, perbedaannya pengaruh salinitas cekaman lebih berat karena pengaruh ion negatif garam Natrium yang berlebihan (Olivier 2013).

Strategi tanaman dalam menghadapi kekeringan dapat dilakukan melalui: 1) melepaskan diri, dengan cara mempercepat siklus hidup, antara lain dari gejala percepatan pembungaan, 2) menghindari kekeringan dengan cara seperti mempertahankan potensial air jaringan tetap tinggi dengan menekan kehilangan air, atau meningkatkan serapan air, serta 3) toleransi terhadap kekeringan melalui kemampuan bertahan dan pemulihan cepat akibat kekeringan melalui mekanisme perlin-

dungan seperti daun lebih kecil, perakaran lebih dalam, dan dormansi parsial (Daszkowska-Golec & Szarejko 2013b; Chaves *et al.* 2003; Farooq *et al.* 2009). Lebih lanjut, diterangkan lebih komprehensif oleh Farooq *et al.* (2009) yang menyebutkan tiga mekanisme ketahanan kekeringan tanaman yaitu: 1) mekanisme morfologi, 2) mekanisme fisiologis, serta 3) mekanisme molekular morfologi terhadap kekeringan, Mekanisme ketahanan kekeringan secara morfologi berlangsung dengan cara melepaskan diri, menghindar, dan fleksibilitas fenotipe. Mekanisme fisiologis kekeringan berlangsung melalui konservasi air, pemanfaatan antioksidan, stabilitas membran sel, peran zat pengatur tumbuh, serta respon osmosis dan larutan kompatibel. Selanjutnya, mekanisme ketahanan secara molekular terjadi melalui protein stress, akuaporin dan sinyal yang tersusun ion atau senyawa kimia.

Hasil penelitian Rinanto (2010) pada 14 genotipe tebu dengan perlakuan cekaman kekeringan menunjukkan keragaman respon terhadap kekeringan. Respon tanaman tebu terhadap kekeringan ditunjukkan dengan gejala daun menggulung untuk mengurangi transpirasi dan serapan sinar matahari dengan menurunkan luas, pemanjangan akar, dan penurunan kadar klorofil. Olivier *et al.* (2013) menunjukkan perlakuan defisit irigasi 50% menurunkan fraksi heksosa, hasil biomas, hasil etanol, efisiensi penggunaan air, dan radiasi, perubahan kandungan lignin dan selulosa. Kekeringan merugikan petani kerana mengakibatkan penurunan produktivitas dan pendapatan. Kekeringan juga menghambat target produksi pangan nasional.

Perakitan varietas unggul maupun teknologi budi daya tebu dan tanaman lain untuk mengatasi kekeringan memerlukan pemahaman mendalam tentang aspek fisiologi tanaman. Perakitan varietas unggul toleran kekeringan baik secara konvensional maupun bioteknologi memiliki keuntungan karena penerapan dan adopsinya lebih mudah, murah dan cepat. Perakitan teknologi budi daya untuk mengatasi kekeringan dapat dilakukan antara

lain dengan penerapan teknik konservasi air, maupun aplikasi senyawa terkait kekeringan khususnya osmoprotekan. Tujuan dari penulisan makalah ini adalah untuk mendiskusikan hasil-hasil penelitian tentang respon tanaman tebu terhadap kekeringan sebagai dasar bagi perakitan teknologi baik melalui pemuliaan maupun teknologi budi daya. Melalui tinjauan ini diharapkan kegiatan perakitan varietas unggul toleran dan teknologi budi daya untuk pengendalian kekeringan lebih efektif.

## ASPEK FISIOLOGIS KEKERINGAN

Penurunan pasokan air yang besar menyebabkan defisit air atau kekeringan. Respon tanaman yang banyak dipelajari terjadi pada organ daun. Kekeringan menyebabkan perubahan tekanan turgor, tekanan osmosis, dan potensial air (Basra *et al.* 1999). Kekeringan juga mengakibatkan penutupan stomata, dan pada akhirnya berpengaruh pada fotosintesis. Berikut akan disampaikan respon tanaman terhadap kekeringan.

### Respon Sel

Mahajan & Tuteja (2005) defisit air atau kekeringan yang lama menyebabkan sel mengkerut dan terjadi hambatan mekanis bagi membran. Dehidrasi menyebabkan penurunan volume sel dan meningkatnya kekentalan cairan sel yang mengakibatkan agregasi dan denaturasi protein-protein, serta kenaikan konsentrasi bahan terlarut yang bila berlebihan menjadi bersifat racun.

Arve *et al.* (2011) menyebutkan bahwa selama cekaman air kadar air tanaman menurun sehingga tekanan turgor menurun dan menghambat pertumbuhan. Pembesaran dan perpanjangan sel terganggu menyebabkan perluasan daun terhambat sehingga daun mengecil. Pada kondisi serapan air masih ada dan tekanan osmosis minimum, tanaman kekeringan akan meningkatkan pertumbuhan akar mendalam dan menyebar.

Lebih lanjut ketahanan kekeringan memiliki korelasi dengan hasil dan panjang akar, namun tidak terkait dengan berat akar. Pada tanaman sereal (*Poaceae* berbiji) memiliki anakan seperti padi, terdapat sifat konstitutif antara hasil dan jumlah anakan (Blum 2005). Tanaman sereal toleran kekeringan memiliki jumlah anakan lebih banyak sebagai akibat akar adventif yang meningkat dengan kedalaman akar. Karena itu, tanaman tebu (*Poaceae*, memiliki anakan) yang memiliki genotipe toleran kekeringan akan memiliki produktivitas lebih tinggi dibanding yang tidak toleran. Hal ini disebabkan sifat konstitutif antara hasil dan jumlah anakan pada genotipe tolean kekeringan.

### Penutupan Stomata

Chaves *et al.* (2003) menjelaskan penutupan stomata dan hambatan pertumbuhan daun sebagai respon paling awal kekeringan yang akan melindungi tanaman dari kehilangan air berlanjut yang dapat menyebabkan kematian. Cepat atau lambat kekeringan akan menimbulkan dehidrasi akar atau pucuk. Pembukaan dan penutupan stomata merupakan akibat perubahan tekanan turgor dan permeabilitas membran. Menurut Daszkowask-Golec & Szarejko (2013a) ABA merupakan salah satu fitohormon penting yang mengatur penutupan stomata melalui akumulasi ABA dalam sel pagar (*guard*). Selanjutnya, respon penting penerima sinyal adalah dengan penutupan stomata sebagai akibat dari akumulasi ABA dalam sel pagar (*guard*) sehingga terjadi penurunan transpirasi dan serapan CO<sub>2</sub>. Penutupan stomata juga sarana pertahanan terhadap patogen (Lim *et al.* 2015).

ABA merupakan fitohormon tumbuh penting yang menghasilkan sinyal untuk penurunan laju pertumbuhan daun akibat kekeringan. ABA disintesis di akar dan mesofil daun, kandungannya dalam daun dan akar meningkat. Peningkatan ABA pada daun berkaitan dengan penutupan stomata, dan peningkatan di akar akan meningkatkan serapan dan transportasi air. Kekeringan meningkat-

kan fitohormon ABA baik di bagian atas terutama daun, dan perakaran. ABA juga meningkatkan hidraulik konduktivitas akar dan xilem. Penutupan stomata akan menyebabkan serapan CO<sub>2</sub> menurun, fotosintesis, transpirasi pendinginan serta serapan hara menurun (Arve *et al.* 2011).

Daszkowska-Golec & Szarejko (2013b) menyatakan adanya kenaikan konsentrasi ABA endogenous pada kondisi tanaman mengalami kekeringan sebagai akibat biosintesis ABA. ABA memiliki pengaruh pada pengelolaan air dalam tanaman khususnya pengaturan tekanan osmosis sel, penutupan stomata, penerunan kanopi daun, kedalaman dan arsitektur perakaran. Hasil penelitian aplikasi eksogen ABA pada daun tanaman tebu menunjukkan adanya kenaikan konsentrasi ABA daun (Li *et al.* 2014). Hal serupa sebenarnya juga terjadi pada tanaman lain seperti gandum, padi, burley, sorghum, dan jagung. Aplikasi tanaman tebu meningkatkan konsentrasi prolin, yang berperan sebagai osmoprotektant.

Biosintesis dan katabolisme ABA endogen berasal dari gen penyandi NCED dan CYP707A (Lim *et al.* 2015). Kemampuan genotipe tanaman toleran kekeringan terhadap kekeringan antara lain ditandai dengan perubahan metabolisme tanaman untuk merespon kondisi ketika perakaran tanaman mengalami defisit air berlebih (kekeringan), sementara kehilangan air melalui stomata terus berlangsung. Akar tanaman yang mengalami kekeringan mengirim sinyal kimia dari akar ke stomata tempat keluarnya air (Zingaretti *et al.* 2012). Pada tanaman tebu dan tanaman lain umumnya sinyal kimia dimaksud terutama ABA.

### Degradasi Klorofil

Kekeringan selain menyebabkan penutupan stomata, juga mengakibatkan kerusakan pigmen klorofil dan kemunduran fungsi tillakoid (Ashraf & Harris 2013; Farooq *et al.* 2009). Kekeringan lebih banyak menurunkan klorofil b, dan penurunan nisbah fotosintesis dua terhadap fotosintesis satu. Cha-Um *et al.*

(2012) pada percobaan tanaman tebu dalam lingkungan kekeringan terkendali, dengan menggunakan 200 mM mannitol pada tujuh genotipe pengaruhnya pada klorofil a, klorofil b, dan total klorofil hampir seluruhnya menurun, kecuali peningkatan akibat kekeringan pada K84-209 klorofil b. Hampir semua nisbah klorofil a:b menurun kecuali pada galur K84-200.

Penurunan kandungan klorofil akibat kekeringan menurunkan kandungan klorofil (dinyatakan dalam indeks SPAD) juga dilaporkan Silva *et al.* (2010). Besarnya penurunan tergantung pada karakter suatu genotipe. Klon yang paling tidak tahan kering memiliki nilai SPAD 10,10 satuan. Kelompok klon yang toleran kekeringan memiliki nilai SPAD 35,50–41,73 satuan, dan yang sedang 17,25–26,33 satuan. Kekeringan menyebabkan penurunan jumlah klorofil a, klorofil b, nisbah klorofil a/b. Gen Chlorophyllide a oksigenase (CAO) memiliki peran dalam biosintesis klorofil (Biswal *et al.* 2012). Ekspresi lebih gen CAO meningkatkan biosintesis klorofil a, klorofil b, dan menurunkan nisbah klorofil a/b pada cahaya rendah maupun tinggi. Kekeringan lebih banyak menurunkan klorofil b, dan penurunan nisbah fotosintesis dua terhadap fotosintesis satu. Peningkatan klorofil b terhadap klorofil a sangat bermanfaat dalam meningkatkan panen energi surya dan rantai transport elektron fotosintesis I dan II.

### Fotosintesis

Cekaman kekeringan pada tebu menyebabkan penurunan konduktansi stomata, transpirasi, dan fotosintesis netto (Medeiros *et al.* 2013). Pada genotipe peka (RB867515) penurunan hingga pada hari ke empat, sedangkan pada genotipe toleran (RB96262) penurunan berlangsung lebih lambat hingga hari ke delapan. Klorofil a, b, dan total klorofil menurun dengan kekeringan. Kekeringan menyebabkan kandungan karbohidrat daun dan akar tebu meningkat nyata, namun pada varietas tahan kandungan karbohidrat dapat menurun kembali setelah pemberian air. Asam-

asam amino, prolin, protein pada daun dan akar meningkat dengan kekeringan, dan menurun setelah pemberian air baik pada varietas tahan maupun peka. Hasil penelitian menunjukkan adanya penurunan titik kompensasi secara konsisten dan penurunan laju asimilasi neto dengan kekeringan (Zao *et al.* 2013). Penutupan stomata menyebabkan penurunan transpirasi, fotosintesis, pertumbuhan daun, dan akhirnya menurunkan hasil tanaman (Arve *et al.* 2011). Pertumbuhan tajuk tebu dan pembukaan stomata terhambat pada potensial air -0,8–0,9 MPa dan akan terhambat sepenuhnya pada potensial air -1,3–1,7 MPa. Penutupan stomata merupakan respon cepat tanaman yang penting untuk menekan kehilangan air, dan peningkatan penggunaan air yang lebih efisien (Arve *et al.* 2011).

Pasokan CO<sub>2</sub> pada tebu dan tanaman C4 lainnya, tidak melalui aktivitas Rubisco, melainkan melalui aktivitas Posfoenol Piruvat (PEP) karboksilase, yang membentuk oksaloasetat, dan dilanjutkan pembentukan malat, sebelum akhirnya memasuki siklus Calvin. Penurunan laju fotosintesis tebu disebabkan oleh penurunan berbagai aktivitas enzim terkait. Laju pasokan CO<sub>2</sub> menurun akan menurunkan laju asimilasi. Menurut Ashraf & Harris (2013) penutupan stomata merupakan penyebab utama/besar penurunan laju fotosintesis. Kekeringan menyebabkan penurunan katalis PEPC, NADP-ME (NADP enzim malat), FBP (fruktosa-1,6-bisifosfatase), dan Rubisco, serta PPK (piruvat ortofosfat kinase). Karena itu, fotosintesis menurun drastis. Yordanov *et al.* (2003) meskipun kekeringan menyebabkan penutupan stomata, namun dapat dijumpai bahwa besarnya laju fotosintesis saat *stress*, lebih ditentukan oleh kapasitas klorofil memfiksasi CO<sub>2</sub> dibanding tahanan difusif. Respon fiksasi karbon non-stomata, seperti konversi energi pada PS2 dan fiksasi karbon Rubisco pada reaksi gelap, tahan terhadap stress air. Cekaman kekeringan menurunkan aktivitas rubisko, G3PDH, ribulosa 5 fosfat kinase, fruktosa -B-Pase dan meningkatkan

laju pertumbuhan (CGR) tebu tiga-empat bulan kemudian (Inman-Bamber, 1988).

## **PERTUMBUHAN TANAMAN TEBU**

Pertumbuhan tanaman tebu merupakan hasil interaksi faktor genetik tanaman dengan kondisi lingkungannya. Kondisi lingkungan abiotik berupa ketersediaan air yang terbatas atau kekeringan menimbulkan respon tanaman sesuai dengan faktor genotipe yang berinteraksi dengan tingkat dan waktu kekeringan. Kebutuhan air tanaman tebu berbeda-beda tergantung pada fase pertumbuhan. Kebutuhan air pada tanaman tebu paling sedikit pada fase pemasakan. Pada fase lainnya, terutama perpanjangan, kebutuhan air besar. Shomeili & Bahrani (2013) tanaman tebu menyerap air 75–85% dari lapisan atas tanah 0–66 cm, dan 10–15% pada lapisan 66–100 cm. Kondisi kekeringan menyebabkan penurunan panjang batang, berat batang, berat tajuk, panjang buku, panjang daun, dan indeks luas daun.

### **Komponen Pertumbuhan**

Kekeringan menyebabkan penurunan nyata panjang akar, luas permukaan akar, volume akar, dan bobot kering akar pada umur tebu 110 hari, dan penurunan tidak nyata pada umur 110 hari (Jangpromma *et al.* 2012). Hasil pengujian pada 10 galur, respon galur paling toleran kekeringan (Khon Khaen 3) ditunjukkan dengan panjang akar, luas permukaan akar, volume akar, berat akar, seta nisbah akar/tajuk nyata paling tinggi, dan pada genotipe paling tidak tahan (B34-164) nilai tersebut paling rendah. Galur toleran kekeringan memiliki nilai efisiensi penggunaan air pada kondisi kapasitas lapang dan kekeringan keduanya positif, sedang pada genotipe peka nilai tersebut keduanya negatif.

Selama cekaman kekeringan, kadar air tanaman menurun sehingga tekanan turgor menurun dan pertumbuhan terhambat. Pembesaran dan perpanjangan sel terganggu

menyebabkan luas dan jumlah daun berkurang. Pada kondisi serapan air masih ada dan tekanan osmosis minimum, tanaman kekeringan akan meningkatkan pertumbuhan akar mendalam dan menyebar (Arve *et al.* 2011). Berbagai hasil penelitian kekeringan pada beberapa tanaman disampaikan oleh Farooq *et al.* (2009) menunjukkan pengaruh kekeringan menyebabkan perkecambahan dan tegakan tanaman buruk, perpanjangan sel terhambat. Tanaman tritikale (sejenis gandum) yang kekeringan saat pra-anthesis menyebabkan waktu anthesis berkurang, dan pada pascaanthesis menyebabkan waktu pengisian biji pendek. Penurunan laju pengisian biji menyebabkan aktivitas sintesis sukrosa berkurang.

Lebih lanjut Farooq *et al.* (2009) menyebutkan pengaruh kekeringan pada tanaman barlei, menyebabkan jumlah anakan, malai, dan biji berkurang. Penurunan transpirasi menyebabkan penurunan serapan hara. Serapan hara berkurang merangsang peningkatan N, dan penurunan P. Menurut Silva *et al.* (2008) keunggulan tanaman toleran kekeringan dapat terlihat pada tanaman tahun pertama (RC = *plant cane*) dan tanaman *ra-toon* (RC) jumlah batang, tinggi batang, berat batang, dan diameter batang berkorelasi positif dengan produktivitas.

### **Interaksi Faktor Genetik dan Lingkungan**

Zao *et al.* (2010) menyampaikan pengaruh tipe tanah pada respon tebu terhadap kekeringan selama dua tahun (2009–2010). Pada tanah gambut (*muck*) laju perpanjangan batang, buku, anakan lebih tinggi dibanding pada tanah berpasir. Demikian halnya anakan besar (produktif), anakan kecil, dan luas daun. Pemberian defisit air pada kedua tanah menurunkan parameter morfologi tersebut, namun penurunan pada tanah berpasir lebih tinggi. Penelaahan lebih lanjut menunjukkan kekeringan meningkatkan jumlah anakan berkurang dan total anakan pada tanah gambut

saja. Dengan kata lain, anakan produktif meningkat pada tanah gambut.

Begum & Islam (2012) menunjukkan adanya interaksi antara faktor genetik (14 macam) dengan faktor lingkungan (2 lokasi) pada ketahanan terhadap kekeringan. Galur Isd 38 menunjukkan jumlah anakan dan produktivitas paling rendah di kedua lokasi. Demikian halnya galur I1137-03 di kedua lokasi menunjukkan produktivitas paling rendah. Galur yang brelatif unggul di kedua lokasi adalah I95-01 memiliki produktivitas tertinggi pada kondisi cukup air dan kekeringan di Rajshahi, sedangkan di lokasi Thakurgaon tersebut pada kondisi cukup air produktivitasnya tinggi (namun masih di bawah) bIi91-020), namun pada kondisi *stress* produktivitasnya paling tinggi.

Zao *et al.* (2013) menunjukkan respon terhadap kekeringan dipengaruhi oleh kondisi iklim. Pada tahun 2009, perbedaan antara stress air dengan tanpa stress kecil pada buku dan panjang batang tahun 2009, namun pada tahun 2010 perbedaannya terlihat besar. Jumlah anakan produktif tahun 2009 dan 2010 menurun dibawah kekeringan. Zao *et al.* (2013) Respon perbedaan genotipe nyata dan konsisten menurunkan perpanjangan batang, penambahan buku, dan pembentukan anakan. Anakan besar menurun dengan kekeringan, namun pada varietas yang kurang tahan (CP80-1743) jumlah anakan kecil pada tahun 2010 meningkat dengan kekeringan. Kekeringan menyebabkan daun hijau dan jumlah batang berkurang, daun cokelat bertambah.

### **Pengaruh Faktor Genotipe**

Khan *et al.* (2013) juga melaporkan hasil penelitian tentang perbedaan respon genotipe terhadap kekeringan. Terdapat 10 genotipe diberi perlakuan tingkat irigasi berbeda yaitu 30 (baik), 24 (sedang), dan 18 kali (kurang). Hasil penelitiannya menunjukkan pada irigasi 30 (baik) dari 10 genotipe yang diuji jumlah anakan tidak berbeda nyata, namun terdapat perbedaan nyata dalam berat batang, diameter. Penurunan tingkat irigasi menurun menu-

runkan jumlah anakan, berat batang, dan diameter. Diameter batang galur NIA86-328 secara konsisten pada berbagai tingkat irigasi memiliki diameter terbesar.

Galur AEC81-0819 dianggap paling baik karena pada irigasi sedang hingga rendah, jumlah anakan dan berat batang dianggap paling baik. Galur ini dianggap paling unggul selain berbagai komponen pertumbuhan, produktivitas, dan rendemen gula pada curah hujan terbatas relatif lebih tinggi dibanding galur lainnya. Galur ini juga memiliki kandungan sabut paling rendah. Stress air pada varietas-varietas tebu komersial menyebabkan penurunan yang nyata pada total bahan kering dan produktivitas, serta meningkatkan rendemen bervariasi (Basnayake *et al.*, 2012). Namun respon pada genotipe non-komersial sebagai hasil introgresi tebu dengan tebu liar, penurunan total bahan kering dan produktivitas lebih kecil dan rendemen juga meningkat. Hasil introgresi memiliki nilai rendemen sangat bervariasi (Basnayake *et al.* 2012).

Hasil penelitian Cha-Um *et al.* (2012) pada percobaan lingkungan terkendali kekeringan yang dihasilkan dari 200 mM mannitol pada tujuh genotipe, tinggi tanaman, panjang akar, berat basah, berat kering, dan luas daun secara konsisten menurun. Abayomi & Lawal (1998) stress air yang keras pengaruhnya tidak konsisten menurunkan laju perkembangan daun dan jumlah daun ke 8, 10, 12, dan 14 dari lima genotipe. Pengaruh dari kekeringan menurunkan hasil bahan basah dan kering tiga genotipe, namun genotipe BD 83/019 dan IB 85/43 tidak menurun nyata

Cha-Um *et al.* (2012) melaporkan pengaruh kekeringan pada percobaan lapang yang menurunkan tinggi tanaman, berat batang, jumlah batang/plot, berat batang tunggal, serta berat batang total/plot tanaman tebu. Respon tanaman tebu ternyata berbeda menurut genotipenya. Terdapat genotipe tebu yang relatif toleran terhadap kekeringan dan genotipe yang peka. Dari tujuh genotipe yang diuji ditemukan genotipe relatif toleran kekeringan yang ditunjukkan dengan penurunan

berat batang/plot tidak nyata yaitu K84-200 (5,43%), dan K97-32 (3,57%). Genotipe peka kekeringan mengalami penurunan paling besar yaitu K92-80 (61,72%) dan UT-94-2-483 52,42%.

## PRODUKTIVITAS TEBU

Farooq *et al.* (2012) menyebutkan beberapa akibat kekeringan yaitu: 1) peningkatan nikotinamin adenin dinuklotida fosfat, 2) peningkatan alokasi bahan kering untuk akar, dan 3) peningkatan peroksidasi lipid membran dan degradasi asam inti, serta protein struktural dan fungsional. Cekaman kekeringan selain merusak pigmen menurunkan laju fotosintesis, juga penurunan kandungan air relatif, penurunan perkembangan daun, senesen daun prematur, dan penurunan produksi (Fu & Huang 2001; Farooq *et al.* 2009). Cekaman berlanjut penutupan stomata dapat mengurangi kehilangan air, sehingga menurunkan turgor daun. Singels *et al.* (2000) menyatakan bahwa penurunan kadar air tanah di bawah 35% akan menyebabkan perubahan akumulasi biomas. Di bawah pengaruh kekeringan, dalam batang biomas akan dipartisikan menjadi sukrosa. Partisi *stalk* dan *non-stalk* tidak terpengaruh kekeringan dengan perbandingan 0,67, pada kondisi akumulasi biomas melampaui 4,3 ton/ha dan relatif tetap pada nilai sekitar 0,67.

### Kebutuhan Air

Tebu merupakan tanaman C4 yang memiliki kemampuan memanfaatkan radiasi surya dalam laju fotosintesa yang tinggi, namun memerlukan kecukupan air sesuai dengan fase

pertumbuhan, serta terbebas dari genangan. Menurut Prasanna & Pattar (2014) untuk umur tebu 360 hari, maka kebutuhan air kumulatif mencapai 2500 mm, dimana kebutuhan air tertinggi pada fase perpanjangan yaitu 8,00 mm/hari di Karnataka, India. Kebutuhan air fase tersebut di Indonesia menurut P3GI 7,5–8,5 mm/ha, dan menurut Wahab 4,6–8,7 mm/hari di Kenana, Sudan. Perhitungan kebutuhan air dan irigasi dapat dilakukan dengan pendekatan FAO-Penman-Monteith dibantu aplikasi CROPWAT (Wahab 2006; da Silva *et al.* 2013).

Penggunaan metode yang dikemukakan FAO perlu diperbaiki karena bersifat umum, khususnya daerah tropis. Koefisien tanaman banyak dipengaruhi oleh indeks luas daun (LAI). Beberapa pendapat menyatakan mengenai korelasi kuat koefisien tanaman dengan LAI, luas daun, dan penutupan lahan. Hasil penelitian da Silva *et al.* (2013) menunjukkan korelasi lebih kuat antara LAI dengan koefisien tanaman ( $R^2=0,8877$ ) dibanding korelasi antara LAI dengan evapotranspirasi ( $R^2=0,6721$ ). Berdasar hasil penelitian di Brazil, koefisien tanaman tebu saat fase awal pertumbuhan 0,18, fase perpanjangan 1,06, dan fase pemasakan 0,76.

### Defisit Air dan Kekeringan

Irigasi atau pengairan diharapkan dapat memenuhi kebutuhan air tanaman tebu. Hasil penelitian Wahab (2007a) menunjukkan bahwa pengairan dilakukan setelah kadar air tanah mencapai 75–80% air tersedia paling besar menurunkan komponen pertumbuhan yaitu tinggi tanaman dan sebaran akar, produktivitas tebu dan gula. Komponen pertum-

Tabel 1. Kebutuhan air pada berbagai fase pertumbuhan tanaman tebu

Fase	Umur		Kebutuhan air (mm)		
	Setelah tanam	Jumlah hari	Total	harian	harian**
Perkecambahan	0-45	45	300	6,67	3,0-3,1
Anakan	45-120	75	550	7,33	4,2-8,2
Perpanjangan	120-270	150	1200	8,00	4,6-8,7
Pemasakan	270-360	90	450	5,00	2,8-4,1
Total	360	-	2500	6,94	

Sumber: \* Prasanna & Pattar (2014) kecuali \*\* dari Wahab (2008)

buan dan produktivitas tertinggi diperoleh pada pengairan ketika defisit 55–60% kadar air tersedia. Defisit air yang lebih ringan yaitu 25–30% memberikan pertumbuhan dan produktivitas lebih rendah. Karena itu pengairan paling efisien dan menguntungkan perlu dilakukan ketika kadar air tersedia mencapai 55–60%. Produktivitas tebu dan gula paling tinggi dapat dilakukan dengan pemilihan varietas tebu yang sesuai. Peningkatan efisiensi penggunaan air juga dapat dilakukan dengan pengaturan interval. Dari beberapa kombinasi yang dicoba, interval pengairan 12 hari pada awal pertumbuhan, dan 17 hari saat pemasakan memberikan produktivitas tebu dan gula tertinggi dibanding kombinasi lain (Wahab 2009).

Shomeili & Bahrani (2013) menunjukkan penurunan produktivitas tebu dengan menurunnya jumlah air irigasi dari 155,42 ton/ha pada nilai IW:CPE (jumlah irigasi mm : evaporasi kumulatif pan)= 1,2 dan turun menjadi 76,8 ton/ha pada nilai 0,6. Penurunan produktivitas tebu sejalan dengan penurunan produksi biomas dari 397,4 ton/ha menjadi 207,4 ton/ha. Hasil pengukuran kandungan sukrosa ada kecenderungan meningkat dengan pengurangan jumlah irigasi dari 16,69% pada 1,2 menjadi 17,62 pada 0,6. Secara agregat, produktivitas hablur dengan irigasi 1,2 menghasilkan 15,89 ton/ha turun menjadi 8,23 pada 0,6. Dengan demikian meskipun rendemen meningkat, ternyata tidak menghasilkan kenaikan hablur disebabkan penurunan produktivitas tebu. Efisiensi penggunaan air irigasi baik berdasar pada kg tebu maupun kg gula juga menurun.

Medeiros *et al.* (2013) melaporkan bahwa bobot kering bagian atas pada genotipe peka (RB867515) menurun nyata, demikian pula bobot kering akar, dan biomas total, namun pada tanaman tebu genotipe toleran (RB96262) kekeringan tidak berpengaruh nyata. Pada kondisi stress air sedang nilai partisi sukrosa sekitar 33%. Menurut Inman-Bamber (1988) kenaikan biomass, meningkatkan rendemen baik pada tanaman PC maupun RC.

Rendemen tertinggi pada pengairan baik, sedang dan kurang 18 irigasi (kekeringan) dicapai galur AEC81-0819 yaitu 14,82%; 14,8%; dan 15,64%; dan GT-11 terendah 9,87%; 9,88%; dan 10,21%. Terlihat dari 10 genotipe ada kecenderungan konsisten bagi terbaik dan terburuk. Rendemen cenderung meningkat dengan kekeringan (Khan *et al.* 2013). Genotipe AEC81-0819 memiliki keunggulan produktivitas, dan sebaliknya untuk GT-11 paling rendah produktivitasnya.

### PERANAN OSMOPROTEKTAN DAN LARUTAN KOMPATIBEL

Respon cepat tanaman terhadap kekeringan adalah penutupan stomata (Arve *et al.* 2011). Selanjutnya, dalam jangka pendek stomata menutup, sedangkan jangka panjang terjadi perubahan pertumbuhan dengan meningkatkan pertumbuhan akar dan menurunkan jumlah dan luas daun serta batang, serta perubahan secara biokimia berupa: 1) produksi protein cekaman dan *chaperon*, 2) pengaturan antioksidan, serta 3) akumulasi senyawa kompatibel. menyebutkan ciri tanaman halofit yang adaptif pada lahan salin yang menjaga potensial osmosis selnya untuk dapat menyerap air, serta mampu mengeluarkan garam dari sel untuk menghindari terlalu tinggi konsentrasi garam.

Yordanov *et al.* (2003) mengemukakan bahwa kekeringan antara lain menyebabkan konduktansi stomata menurun, transpirasi menurun, potensial air dalam jaringan tanaman menurun, penurunan fotosintesis, peningkatan sintesa asam absisat (ABA), proline, mannitol, sorbitol, senyawa pengendali radikal (seperti askorbat, glutation,  $\alpha$ -tokoperol), serta sintesis protein baru dan mRNA. Kekeringan menimbulkan penutupan stomata karena penurunan tekanan turgor dan atau potensial air, atau kelembapan rendah atmosfer. Tanaman toleran kekeringan mampu mengendalikan fungsi stomata agar dapat memfiksasi karbon saat cekaman, memperbaiki efisiensi peng-

gunaan air, atau cepat membuka apabila defisit air pulih.

Selama kekeringan tanaman memiliki mekanisme untuk menahan atau beradaptasi terhadap cekaman tersebut melalui akumulasi senyawa osmoprotektan, yang berperan dalam mekanisme mitigasi dari pengaruh negatif kekeringan (Silva *et al.* 2011). Dedemo *et al.* (2013) menyampaikan penyebutan istilah larutan kompatibel. Untuk osmoprotektan tidak sepenuhnya tepat, karena larutan tersebut tidak hanya kompatibel (tidak membahayakan), namun juga melindungi, dan bertindak sebagai pengendali radikal bebas atau *chemical chaperones* dengan menstabilkan membran dan atau protein. Senyawa osmoprotektan berada dalam jumlah sedikit untuk mempertahankan sel dari kerusakan. Senyawa osmoprotektan jenisnya banyak diantaranya adalah asam amino seperti prolin dan hidrosiprolin, gula (mannitol, sorbitol, dan trehalosa), dan metabolit bermuatan seperti glisinbetain (Silva *et al.* 2011; Dedemo *et al.* 2013). Khan *et al.* (2015) membedakan osmoprotektan menjadi tiga kelompok yaitu: 1) asam amino seperti prolin, 2) poliol atau gula, seperti trehalosa, mannitol, fruktan, dan 3) amina kuartar yaitu glisin betain dan polya-min. Berikut disampaikan tiga senyawa utama kelompok osmoprotektan dan sekilas larutan kompatibel yang diharapkan penting untuk tanaman tebu:

### **Prolin**

Prolin merupakan asam amino protein esensial untuk metabolisme primer. Prolin dianggap sebagai osmolit atau osmoprotektan terpenting dan banyak terakumulasi saat stress kekeringan. Prolin dapat mempertahankan turgor agar pertumbuhan berlanjut baik tanaman maupun mikroorganisme dan organisme lain Silva *et al.* (2013). Hasil penelitian Rinanto (2010) pada 14 genotipe tebu diberi perlakuan cekaman kekeringan menunjukkan adanya kenaikan kandungan prolin dan sukrosa. Genotipe M442-51 memiliki kandungan prolin dan sukrosa tertinggi dibanding lainnya.

ditunjukkan dengan menggulungnya daun, kandungan klorofil turun, serta meningkatnya kandungan prolin meningkat 15 kali lebih besar selama cekaman kekeringan dari 4,038 mg./g.fw.(0 hari) menjadi 64,89 mg./g.fw.(10 hari).

Prolin terbentuk melalui reduksi berlanjut glutamat dengan P5CS dan P5CR atau ornithin d-aminotransferase (OAT). Reduksi glutamat berlangsung dua tahap yang pertama asam glutamat-5 semialdehid (GSA) oleh P5CS, selanjutnya GSA direduksi menjadi pirolin-5-karboksilat (P5C). Pada saat ini Dedemo *et al.* (2013) Prolin banyak dimanfaatkan berbagai tanaman pada berbagai cekaman baik biotik maupun abiotik. Prolin dijumpai pada kondisi kering, salin, panas, atau desikasi seperti saat pollen masak. Pada tanaman tebu prolin berkisar antar 0,4–1,6 ug/g berat basah pada kondisi air terbatas. Prolin memiliki bobot molekul rendah, tak bermuatan, pH netral, dan pada konsentrasi tinggi tidak berpengaruh pada interaksi pelarut dengan makromolekul. Prolin meningkat pada kondisi cekaman memicu atau mengaktifkan enzim terkait, dengan menurunkan oksidasi prolin ke glutamat. Penggunaan prolin untuk memperkuat toleransi tanaman tebu terhadap kekeringan dapat dilakukan dengan pendekatan molekular (transgenik) atau aplikasi eksogen prolin pada tanaman atau perlakuan benih. Perbedaan genotipe tanaman tebu berpengaruh pada akumulasi prolin indigenous (Medeiros *et al.* 2015). Tanaman toleran kekeringan mampu mengakumulasi prolin lebih banyak dibanding yang peka.

### **Glisin Betain**

Menurut Nuccio *et al.* (1999) glisin betain disintesis dari di kloroplas dalam dua tahap dari kholin dan dapat terakumulasi dalam jumlah banyak di tanaman seperti bayam dan bit gula pada saat cekaman osmosis tinggi. Silva *et al.* (2011) menggolongkan glisin betain (GB) merupakan senyawa amonium kuartar (OAC) yang disintesis oleh berbagai organisme tumbuhan, hewan dan organisme. GB

disintesis melalui dehidrogenasi atau oksidasi kholin atau metilasi N glisin. Sebagian besar sintesis GB dari glisin lebih dominan.

Glisin betain merupakan senyawa N, N-trimetil glisin merupakan senyawa amonium kuartar yang banyak dipelajari dan dapat diperoleh di tumbuhan, hewan, dan bakteri (Farooq *et al.* 2009). Senyawa ini berperan penting dalam meningkatkan toleransi tanaman terhadap kekeringan. Introduksi gen yang mensintesis glisin betain pada organisme non-akumulator terbukti dapat meningkatkan ketahanan. Rathinasabapathi (2000) glisin betain terbentuk melalui oksidasi dua tahap dari kholin melalui betain aldehyd. Oksidasi kholin pada bakteri dikatalisis oleh kholin oksidase. Pada tanaman seperti bayam dan bit, oksidasi kholin menjadi betain aldehyd dikatalisis kholin monooksigenase, suatu enzim besi-belerang. Oksidasi betain aldehyd menjadi glisin betain dikatalisis oleh betain aldehyd dehidrogenase. Kedua enzim terinduksi oleh cekaman. Beberapa hasil penelitian transgenik pada tanaman kentang, tembakau, Arabidopsis, dan Brassica napus ekspresinya kurang memuaskan, namun pada tanaman kapas ekspresinya cukup baik. Menurut Nuccio *et al.* (1999) ekspresi lintasan sintesis kholin jauh lebih aktif pada tanaman akumulator.

Rasheed *et al.* (2011) menguji pengaruh aplikasi eksogen prolin dan gisine betain dengan merendam pada larutan proline dan glisin betain. Perendaman prolin dan glisin betain mengurangi produksi  $H_2O_2$ , perbaikan akumulasi gula terlarut, melindungi jaringan tanaman dari cekaman panas. Perendaman osmoprotektan tersebut, menghambat  $H_2O_2$ , memperbaiki kandungan  $K^+$  dan  $Ca^{2+}$ , meningkatkan prolin bebas, glisin betain, dan gula larut. Perendaman bibit dalam 20 mM larutan osmoprotektan cukup menguntungkan. Hasil penelitian tersebut, menunjukkan pengaruh prolin lebih efektif dibanding glisin betain.

## Trehalosa

Almeida *et al.* (2007) menyebutkan akumulator trehalosa antara lain pada be-

berapa bakteri, kamir, dan tumbuhan. Trehalosa memiliki beberapa fungsi dalam pertumbuhan dan perkembangan tanaman, dan pengaturan metabolisme karbohidrat. Menurut Silva *et al.* (2011) trehalosa merupakan gula non-reduksi disakarida berupa  $\alpha$ - $\alpha$ -1,1-linked glukosa yang berfungsi sebagai sumber energi dan cadangan glukosa lebih aktif pada organisme rendah. Sintesis trehalosa dapat terjadi melalui tiga jalur yaitu pembentukan trehalosa-6-fosfat (T6P) dari UDP-glukosa dan glukosa-6-fosfat, dengan katalis trehalosa-6-fosfat sintase (TPS). T6P selanjutnya mengalami defosforilasi oleh trehalosa-6-fosfat (TPP) yang menghasilkan trehalosa bebas. Nuccio *et al.* (1999) menyampaikan kemampuan trehalosa dalam mendesikasi agar organisme resisten terhadap cekaman dehidrasi. Trehalosa disintesis dari glukosa-6-fosfat dan uridin-difosfoglukosa. Jumlah yang terakumulasi dalam organisme sangat kecil. Silva *et al.* (2011) melaporkan beberapa transformasi gen trehalosa sintase dan menunjukkan ekspresi dan efektivitasnya ketahanan pada osmosis. Pentingnya peranan trehalosa sehingga saat ini banyak tanaman transgenik banyak dilakukan penelitian untuk meningkatkan akumulasi trehalosa dalam tanaman dengan cara memblokir gen penghasil trehalase.

## Larutan kompatibel

Farooq *et al.* (2009) menyebutkan pentingnya respon fisiologis dari kekeringan terutama tentang peranan osmoprotektan sebagaimana disebutkan sebelumnya serta larutan kompatibel. Larutan kompatibel umumnya merupakan larutan senyawa organik dengan bobot molekul rendah, serta senyawa mudah larut dalam sitosol. Larutan kompatibel melindungi tanaman melalui beberapa mekanisme seperti pengendalian tekanan osmosis, detoksifikasi spesies oksigen.

## KESIMPULAN

Kekeringan sangat berpengaruh pada produksi tebu dan rendemen gula, sehingga

perkiraan akan adanya kekeringan perlu diantisipasi dan disiapkan teknologinya. Kekeringan menyebabkan perubahan aktivitas penting dimulai dari penutupan stomata untuk menekan transpirasi, penurunan input karbon-dioksida, serta berbagai aktivitas lanjutan dalam fotosintesis. Kandungan Senyawa osmoprotektan meningkat pada kondisi kekeringan terutama genotipe toleran kekeringan. Pengetahuan tentang senyawa osmoprotektan dan gen penyandinya dapat dimanfaatkan dalam perakitan varietas unggul toleran kekeringan. Pendekatan lain penanganan kekeringan adalah melalui teknik budi daya, dengan cara aplikasi senyawa osmoprotektan secara eksogen. Implikasi dari teknik ini adalah pentingnya produksi senyawa osmoprotektan khususnya melalui mikroba.

## UCAPAN TERIMA KASIH

Ucapan terima kasih disampaikan kepada berbagai pihak, terutama peneliti tebu di Balai Penelitian Tanaman Pemanis dan Serat, yang telah mendukung penulisan tinjauan ini baik melalui berbagai fasilitas, dan kesempatan diskusi dengan peneliti terkait.

## DAFTAR PUSTAKA

- Abayomi, YA & Lawal, OJ 1998, Effect of water stress on growth and biomass yield of contrasting genotypes of sugarcane (*Saccharum officinarum*), *Ghana Journal Agriculture Science*, 31:73–80.
- Abbas, SR, Ahmad, SD, Sabir, SM & Shah, AH 2014, Detection of drought tolerant sugarcane genotypes (*Saccharum officinarum*) using lipid peroxidation, antioksidant activity, glycinebetain and proline contents, *Journal of Soil Science Plant and Nutrition*, 14(1):233–243.
- Almeida, AM, Cardoso, LA, Santos, DM, Torne, JM & Fevereiro, PS 2007, Trehalosa and its application in plant biotechnology, *In Vitro Cell Dev. Biol. Plant*, 43:167–177.
- Arve, LE, Torre, S, Olsen, JE & Tanino, KK 2011, *Stomatal responses to drought stress and air humidity*, In *Abiotic Stress in Plants-Mechanisms and Adaptations*, Chapter 12, p. 267–280, diakses pada 9 Agustus 2015 (<http://www.intechopen.com/books/abiotic-stress-in-plants-mechanisms-and-adaptations/stomatal-responses-to-drought-stress-and-air-humidity>).
- Ashraf, M, & Harris, PJC 2013, Photosynthetic under stressful environments: An overview, *Photosynthetica*, 51(2):163–190.
- Basnayake, J, Jackson, PA, Inman-Bamber, NG & Lakshmanan, P 2012, Sugarcane for water-limited environments, genetic variation in cane yield and sugar content in response to water stress, *Journal of Experimental Botany*, 20:1–11.
- Basra, SMA, Ahmad, N & Khaliq, A 1999 Water relation studies in water stressed sugarcane (*Saccharum officinarum* L.), *International Journal of Agriculture and Biology*, 1(1/2):1–4.
- Begum, MK & Islam, MS 2012, Effect of drought stress on yield and yield components of sugarcane, *Journal Agrofor. Environ.*, 6(1): 105–109.
- Biswal, AK, Pattanayak, GK Pandey, SS, Leelavathi, S, Reddy, VS Govindjee, & Tripathy, BC 2012, Light intensity-dependent modulation of chlorophyll b biosynthesis and photosynthesis by over-expression of chlorophyllide a oxygenase in tobacco, *Plant Physiology*, 159:433–449.
- Blum, A 2005, Drought resistance, water use efficiency, and yield potential-are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Australian Journal of Agricultural Research*, 56:1159–1168.
- Cha-Um, S, Wangmoon, S, Mongkolsiriwatana, C, Ashraf, M & Kirdmanee, C 2012, Evaluating sugarcane (*Saccharum* sp.) cultivars for water deficit tolerance using some key physiological markers, *Plant Biotechnology*, 29:431–439.
- Chaves, MM, Maroco, JP & Pereira, JS 2003, Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant, *Functional Plant Biology*, 30:239–264.
- Da Silva, VPR, da Silva, BB, Albuquerque, WG, Borges, CJR, de Sousa, IF & Neto, JD 2013, Crop coefficient, water requirements, yield, and water use efficiency of sugarcane growth in Brazil, *Agricultural Water Management*, 128:102–109.
- Daszkowska-Golec, A & Szarejko, I 2013a, Open or close the gate-stomata action under the

- control of phytohormones in drought stress conditions, *Frontier in Plant Science*, 4:1–14.
- Daszkowska-Golec, A & Szarejko, I 2013b, The molecular basis of ABA-mediated plant response to drought, in *Abiotic Stress: Plant Responses and Applications in Agriculture*, Chapter 4, p. 103–133, diakses pada 9 Agustus 2015, (<http://creativecommons.org/licenses/by/3.0>).
- Dedemo, GC, Rodrigues, FA, Roberto, PG, Neto, CB, Franca, SC & Zingaretti, SM 2013, Osmoprotection in sugarcane under water deficit conditions, *Plant Stress*, 7(1):1–7.
- de Oliveira, AB 2013, Comparison between the water and salt stress effects on plant growth and development, in *Responses of Organism to Water Stress*, Chapter 4, p. 67–94, diakses pada 9 Agustus 2015 (<http://cdn.intechopen.com/pdfs-wm/41315.pdf>).
- Farooq, M, Wahid, A, Kobayashi, N, Fujita, D & Basra, SMA 2009, Plant drought stress: effects, mechanisms and management, *Agron. Sustainable Dev.*, 29:185–212.
- Fu, J & Huang, B 2001, Involvement of antioxidants and lipid peroxidation in the adaptation of two-cool season grasses to localized drought stress, *Environment. Exp. Bot.*, 45:105–114.
- Inman-Bamber 1988, Effect of water stress on sugarcane stalk growth and quality, *Proc. South. Sugar Technologist Association*, 140–144.
- Li, CN, Yang, LT, Srivasta, MK & Li, YR 2014, Foliar application of Absisic Acid improves drought tolerance of sugarcane plant under severe water stress, *IJAIR* 3(1):101–107.
- Lim, CW, Baek, W, Jung, J, Kim, JH & Lee, SC 2015, Function of ABA in stomatal defence against biotic and abiotic drought stress, *Int. J. Mol. Sci.*, 16:15251–15270.
- Jangpromma, N, Thammasirirak, S, Jaisil, P & Songsri, P 2012, Effect of drought and recovery from drought stress on above ground and root growth, and water use efficiency in sugarcane (*Saccharum officinarum* L.), *Australian Journal of Crop Science*, 6(8):1298–1304.
- Khan, IA, Bibi, S, Yasmin, S, Katri, A & Seema, N 2013, Phenotypic and genotypic investigations in sugarcane for drought tolerance and sucrose content, *Pak. J. Bot.*, 45(2):359–366.
- Khan, MS, Ahmad, D & Khan, MA 2015, Utilization of genes encoding osmoprotectants in transgenic plants for enhanced abiotic stress tolerance, *Electronic Journal of Biotechnology*, 18: 257–267, diakses pada 9 Agustus 2015 (<http://dx.doi.org/10.1016/c.cjbt.2015.04.002>).
- Mahajan, S & Tuteja, N 2005, Cold, salinity and drought stresses: An overview, *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 444:139–158.
- Medeiros, DB, daSilva, EC, Mansur, RJ, Nogueira, C, Teixeira, MT & Buckeridge, MS 2013, Physiological limitations in two sugarcane varieties under water suppression and after recovering, *Theoretical and Experimental Plant Physiology*, 25(3):213–222.
- Medeiros, MJL, Silva, de AMM, Granja, MMC, Silvia-Junior, GDSE, Camara, T & Willading, L 2015, Effect of exogenous proline in two sugarcane genotypes grown in vitro under salt stress, *Acta Biol. Colomb.*, 20(2):57–63.
- Nuccio, ML, Rhodes, D, McNeil, SD & Handson, AD 1999, Metabolic engineering of plants for osmotic stress resistance, *Current Opinion in Plant Biology*, 2:128–134.
- Olivier, FC, Singel, A & Eksteen, AB 2013, Re-source use efficiency and drought sensitivity of sugarcane for bioenergy production compared to other crops: preliminary findings, *Proc. S. Afr. Sug. Technol. Ass.*, 86:160–164.
- Prasanna, SM & Pattar, PS 2014, Successful ratoon management in sugarcane, Research and Reviewss, *Journal of Agriculture and Allied Sciences*, 3(4):39–47.
- Pusat Penelitian Perkebunan Gula Indonesia (P3GI) 2008, *Konsep peningkatan rendemen untuk mendukung program akselerasi industri gula nasional*, diakses pada 24 Agustus 2015. ([isri@telkom.net](mailto:isri@telkom.net)).
- Rasheed, R, Wahid, A & Farooq, M 2011, Role of proline and glycinebetain pretreatments in improving heat tolerance of sprouting sugarcane (*Saccharum* sp.) buds, *Plant Growth Regul.* 10 p.
- Rathinasabapathi, B 2000, Metabolic engineering for stress tolerance : installing osmoprotectant synthesis pathways, *Annals of Botany*, 86:709–716.
- Rinanto, Y 2010, Kandungan sukrosa dan prolin tebu (*Saccharum officinarum* L.) selama cekaman kekeringan, *Jurnal Biomedika*, 8(3):9, diakses pada 10 Agustus 2015 (<http://biomedika.setiabudi.ac.id/images/files/KANDUNGAN%20SUKROSA%20DAN%20PROLIN%20%20%20KULTIVAR%20TEBU.pdf>).

- Shomeili, M & Bahrani 2013, Effect of irrigation and nitrogen on sugarcane yield, water use efficiency, soil moisture depletion and nitrogen uptake in Iran, *Proc. Intl. Soc. Sugar Cane Technol.*, 28:1–10.
- Silva, MA, daSilva, JAG, Enciso, J, Sharma, V & Jifon, J 2008, Yield components as indicator of drought tolerance of sugarcane, *Sci. Agric (Piracicaba, Braz)*, 65(6):620–627.
- Silva, MA, Sharma, V, Jifon, JL & da Silva, JAG 2010, Assessment chlorophyll and leaf relative water content as indicator of drought tolerance on sugarcane initial growth, *Proc. Int. Soc. Sugar Cane Technol.*, 27:1–8.
- Silva, RLO, Netto, JRC, Pandolfi, V, Chabegras, SM, Burnquist, WL, Benko-Iseppon, AM & Kido, EA 2011, *Transcriptomics of sugarcane osmo-protectants under drought*, in *Plants and Environment*, Chapter 4, p. 89–106, diakses pada 10 Agustus 2015 (<http://cdn.intechopen.com/pdfs-wm/21732.pdf>).
- Singels, A, Kennedy, AJ & Bezeidenhout, CN 2000, The effect of water stress on sugarcane accumulation and partitioning, *Proc. S. Afr. Sug. Technol. Ass.*, 74:169–172.
- Wahab, DAMA 2006, Evaluation of deficit irrigation scheduling based on sugarcane growth stages, *Proceedings of the 41th Meetings of the National Crop Husbandry Committee–Sudan, National Crop Husbandry Committee*, p. 77–90).
- Wahab, DAMA 2007, Effect of irrigation at different soil moisture levels on yield of sugarcane at Kenana sugar scheme, *Sudan Journal of Agricultural Research*, 8:105–115.
- Wahab, DAMA 2009, Effects of differential practices on yield of sugarcane at Kenana Sugar Scheme, Sudan, *Proceedings of the Meetings of the National Crop Husbandry Committee 44th*, p. 62–76, diakses pada 10 Agustus 2015 (<http://arcsudan.sd/arc/conferences/meeting44/pdf/5.pdf>).
- Winarsih, S 2015, Dampak kemarau terhadap produksi dan produktivitas tebu tahun 2015 dan tahun 2016, Materi presentasi pada pertemuan taksasi dan prognosa produksi gula, Direktorat Jendral Perkebunan, Yogyakarta, 26–27 Agustus 2015.
- Yordanov, I, Velikova, V & Tsonev, T 2003, Plant responses to drought and stress tolerance, *Bulg. J. Plant Physiol.* Special Issue:187–206.
- Zao, D, Glaz, B & Comntock, JC 2010, Sugarcane response to water deficit stress during early growth on organic and sand soils, *American Journal of Agricultural and Biological Sciences*, 5(3):403–414.
- Zao, D, Glaz, B & Comntock, JC 2013, Sugarcane leaf photosynthesis and growth characters during development of water deficit stress, *Crop Science*, 80:1066–1075.
- Zingaretti, SM, Rodrigues, FA, daGracia, JP, Pereira, LdM, Lourenco, nadMV 2012, *Sugarcane responses at water deficit conditions, water stress*, in Rahman, IM (ed.) in Teh, diakses pada 18, Juni 2016 (<http://www.interchopen.com/books/water-stresss/sugarcane-responses-at-water-deficit-conditions>).