

ISBN 979-8287-16-9

PROSIDING

**SEMINAR DISERTASI DAN HASIL
PENELITIAN DOKTOR
UNIVERSITAS LAMPUNG**

Bandar Lampung, 24--25 September 1996



**UNIVERSITAS LAMPUNG
BANDAR LAMPUNG
1997**

PROSIDING

**SEMINAR DISERTASI DAN HASIL
PENELITIAN DOKTOR
UNIVERSITAS LAMPUNG**

Bandar Lampung, 24--25 September 1996

Penyunting:

Sutopo Ghani Nugroho

Muhajir Utomo

F.X. Susilo

Budi Kustoro

Muhammad Kamal

Erwanto

Slamet Budi Yuwono

**UNIVERSITAS LAMPUNG
BANDAR LAMPUNG
1997**

KATA PENGANTAR

Seminar Disertasi dan Hasil Penelitian Doktor dosen Universitas Lampung diselenggarakan pada tanggal 24 dan 25 September 1996. Seminar ini diselenggarakan sebagai sarana untuk mengkomunikasikan disertasi dan hasil-hasil penelitian doktor serta mengaktifkan komunikasi ilmiah di Universitas Lampung.

Iklim akademik yang sehat di suatu lembaga ilmiah perlu terus dikembangkan untuk mempercepat kemajuan ilmu pengetahuan dan teknologi. Salah satu aspek yang sangat strategis adalah dengan membangun dan mengembangkan komunikasi ilmiah melalui kegiatan seminar. Hasil seminar selanjutnya didokumentasikan dan dipublikasikan dalam bentuk prosiding ataupun jurnal ilmiah, sehingga dapat menjadi sumber informasi bagi kalangan yang lebih luas.

Hasil seminar dua hari tersebut disajikan dalam prosiding ini. Penyajian hasil seminar disusun berdasarkan kelompok bidang ilmu yang ada. Semoga hasil seminar ini dapat dimanfaatkan sebagai sumber informasi berharga dalam rangka pengembangan ilmu pengetahuan dan teknologi.

Bandar Lampung, Mei 1997

Penyunting

Kata Pengantar

Bidang Ilmu Agr

Evaluasi Laju Ak
Genotipe Jagung

Studi Tentang Si
officinalis L. dan

Keragaman Kual
(Soesiladi E. W)

Peningkatan Ak
Asam Absisat

Respirasi Gelap
Respons terhadap

Bidang Ilmu T

Emisi Gas M
Lampung Kr
Jerami (Sut

Dampak Pem
Kesuburan Ta

Status dan Pe
Pertanian di

Bidang Ilmu

Model Inter
rium (Rosn

Evaluasi Ef
(*Phytophth*
(Cipta Gint

DAFTAR ISI

Halaman

Kata Pengantar.....	iv
Bidang Ilmu Agronomi	
Evaluasi Laju Akumulasi Bahan Kering dan Lama Pengisian Efektif Genotipe Jagung Penguji (Saiful Hikam).....	1
Studi Tentang Sifat-Sifat yang Bermanfaat dari <i>Asparagus officinalis</i> L. dan Penampakkannya di Zuriat (Erwin Yuliadi).....	9
Keragaman Kualitas Buah Jeruk Masam dan Turunan F ₁ -nya (Soesiladi E. Widodo).....	19
Peningkatan Aktivitas "Sink" dan Hasil Kedelai dengan Aplikasi Asam Absisat (Muhammad Kamal).....	27
Respirasi Gelap pada Fase Reproduksi Tanaman Gandum Sebagai Respons terhadap Suhu Tinggi (Agus Karyanto).....	34
Bidang Ilmu Tanah	
Emisi Gas Metana dari Padi Sawah Berbagai Tipe Sawah di Lampung Karakter Tanah Yang Berbeda dan Akibat Perlakuan Pemberian Jerami (Sutopo Ghani Nugroho).....	41
Dampak Pemupukan N dan Sistem Olah Tanah Jangka Panjang terhadap Kesuburan Tanah dan Produksi Jagung (Muhajir Utomo).....	51
Status dan Perilaku Fosfor (P) pada Tanah-Tanah Asam Lahan Pertanian di Lampung, Indonesia (Sri Djuniwati).....	61
Bidang Ilmu Hama dan Penyakit Tanaman	
Model Interaksi Predator-Patogen-Inang pada Kondisi Laboratorium (Rosma Hasibuan).....	74
Evaluasi Efikasi Agrifos 400 AS terhadap Penyakit Busuk Hati (<i>Phytophthora nactotiana</i> var. <i>parasitica</i>) pada Tanaman Nenas (Cipta Ginting, J. Prasetyo, dan Mulyanto).....	83

Bidang Ilmu Teknologi Hasil Pertanian

Karakteristik Enzim γ -glutamyl Transpeptidase dan Alliinase, dan Peranannya dalam Meningkatkan Pembentukan Senyawa Sulfur Mudah Menguap dari Onion (Tirza Hanum)..... 88

Produksi Antibodi untuk Fumonisin B₁ dengan Menggunakan Keyhole Limpet Hemacyanin (Sutikno)..... 97

Bidang Ilmu Peternakan

Manipulasi Proses Nutrisi melalui Suplementasi Amonium Sulfat, Minyak Kelapa, Minyak Ikan, Serta Asam Amino Lusin dan Valin dalam Ransum Ternak Ruminansia (Erwanto)..... 104

Bidang Ilmu Kehutanan

Pendekatan Penilaian Tanpa Harga Pasar Ekoturisme di Taman Nasional Way Kambas, Lampung (Sugeng P. Harianto)..... 112

Bidang Ilmu Biologi

Pengaruh Suhu Imbibisi terhadap Perkecambahan dan Struktur Mitokondria Witerfat (*Ceratodes lanata* (Pursh) J.T. Howell) (Rochmah Agustrina)..... 118

Bidang Ilmu Sosial Ekonomi Pertanian

Studi Perilaku Organisasi Perkumpulan Petani Pemakai Air dan Pengaruhnya terhadap Tingkat Kemajuan Usahatani Padi Sawah (Irwan Effendi)..... 124

Kontroversi Program Konservasi Lahan (Bustanul Arifin)..... 134

Bidang Keguruan dan Ilmu Pendidikan

Pelaksanaan Pendidikan Kependudukan dan Lingkungan Hidup (PKLH) di Sekolah Dasar Jakarta (Yufiarti)..... 144

Pengaruh Komunikasi Interpersonal terhadap Partisipasi Pembangunan Masyarakat di Kalangan Partisipan Organisasi Kemasyarakatan (R. Margono SP)..... 150

Akreditasi Perguruan Tinggi dalam Rangka Pelaksanaan Peraturan Pemerintah (PP) Nomor 30 Tahun 1990. Kasus: Program S₁ Jurusan Manajemen PTN dan PTS Sumatera Bagian Selatan (Budi Koestoro)..... 156

Utilizing physiological t
prove yield. This study
accumulation rate (LAB
cence (SDAT) among in
inbred testers which we
the subpopulations. Th
on the physiological tra
14 selected inbred test
cal traits for the inbred
es. The study was do
indicated that inbred te
which possessed potent

Keywords: dry matter,

Hibrid jagung (*Zea m*
si dengan menggunakan
rendah (18,7%) (Hal
berkembangnya penel
untuk perbaikan hasil
belakangan ini menig
hasil (Poneleit dan E
lama periode pengis
tung, Poneleit, dan
akhir musim (Russ
atas heritabilitas da
heritabilitas yang le
dan memiliki kerag
pengisian efektif b
ukuran biji (Ponelei
pengisian yang pa
runan hasil per uni
biji dibatasi oleh u
biji. Penundaan p
jangnya masa peng

Seleksi dalam pen
merupakan suatu t
galur inbred seba

RESPIRASI GELAP PADA FASE REPRODUKTIF TANAMAN GANDUM SEBAGAI RESPON TERHADAP SUHU TINGGI

(Dark Respiration in Maturing Wheat Plants at Elevated Temperature)

Agus Karyanto ¹⁾

1) Staf Pengajar Jurusan Agronomi, Fakultas Pertanian Universitas Lampung
Jl. Prof. S. Brojonegoro No. 1. Bandar Lampung, 35145.

ABSTRACT

Respiration is strongly affected by high temperature. Understanding of the control of respiration in maturing wheat plants (*Triticum aestivum* L.) is, however, limited and the consequences of changes in respiratory parameters are likely to be unpredictable. Objectives were to investigate the relationship between the rate of respiratory oksigen uptake (in the dark), the involvement of the alternative pathway, and their interaction with growth and measurement temperatures. Plants were grown in controlled chambers and exposed to either 25/20°C or 35/30°C day/night temperatures just after anthesis. Respiration in intact tissues and mitochondria of leaves and roots was determined with selected substrates, inhibitors, and ranges of measurement temperatures to ascertain the relationship of respiration to various factors. Respiration rates in intact tissues were faster in plants grown at 35°C than 25°C when measured at 25°C. Increasing total respiration rates at high growth temperature was mainly due to enhanced rates of the cytochrome pathway since the alternative pathway was either constant or decreased under the same conditions. Both the cytochrome and alternative pathways gradually decreased from anthesis to maturity, whereas residual respiration slightly increased. Alternative pathway was engaged in both tissues, and the engagement was considerably lower in leaves than roots. Wheat mitochondria also displayed cyanide-resistant oksigen uptake, which was sensitive to salicylhydroxamic acid (SHAM). The level and type of respiratory substrates determine the rate of oksigen uptake and the contribution of the alternative path to oksigen uptake. As growth and measurement temperature increased, the ratio of respiration by the alternative pathway decreased in favor of the cytochrome pathway. Although alternative pathway activity was low at 40°C, the inactivation was reversible. Alternative pathway rate of mitochondria incubated at 40°C and measured at 25°C after being stored on ice was similar to when it was measured at 25°C directly. The stimulation of respiration by high temperature was mediated via the cytochrome pathway and residual respiration. The association between decreasing respiration rates through maturation and senescence suggests that temperature-dependent respiration is also regulated by the availability of substrates, which is limiting during post anthesis high temperature stress.

Keywords: dark respiration, wheat plants, temperature

PENDAHULUAN

Tanaman sering mengalami stres atau kombinasi dari berbagai stres yang membatasi pertumbuhannya. Namun demikian, adalah mustahil bahwa suatu stres akan berpengaruh pada salah satu aspek fisiologi tanaman saja, terisolasi dengan aspek lainnya (Amthor, 1989). Sebagai contoh, suatu faktor yang menurunkan laju fotosintesis, yang juga menghambat pertumbuhan tanaman, kemungkinan juga akan mengurangi laju respirasi. Salah satu faktor lingkungan yang paling signifikan adalah suhu. Karena suhu sangat bervariasi dari hari ke hari dan dari musim ke musim, pemahaman tentang pengaruhnya terhadap laju respirasi adalah penting untuk mengetahui hubungan antara respirasi dan produktivitas tanaman.

Selama fase reproduktif, tanaman gandum sering dihadapkan pada stres abiotik seperti suhu tinggi dan kekeringan. Suhu yang tinggi biasanya akan menurunkan hasil dengan cara memperpendek

g of the control of respiration in
and the consequences of
jectives were to investigate the
e dark), the involvement of the
ment temperatures. Plants were
5/30°C day/night temperatures
of leaves and roots was deter-
ment temperatures to ascertain
es in intact tissues were faster
creasing total respiration rates at
cytochrome pathway since the
ame conditions. Both the cyto-
is to maturity, whereas residual
n both tissues, and the engage-
ondria also displayed cyanide-
ic acid (SHAM). The level and
ike and the contribution of the
emperature increased, the ratio of
cytochrome pathway. Although
versible. Alternative pathway
er being stored on ice was simi-
respiration by high temperature
ation. The association between
uggests that temperature-depend-
which is limiting during post

nes yang membatasi pertumbu-
an berpengaruh pada salah satu
anthor, 1989). Sebagai contoh,
hambat pertumbuhan tanaman,
r lingkungan yang paling signi-
ari dan dari musim ke musim,
enting untuk mengetahui hubun-

stres abiotik seperti suhu tinggi
asil dengan cara memperpendek

masa pengisian biji (Sofield et al., 1977). Pengaruh suhu tinggi terhadap proses fotosintesis, atau secara lebih khusus pada rantai elektron transport dalam fotosintesis, telah banyak dipelajari dan kesimpulan yang muncul adalah bahwa Photosystem II ternyata sangat sensitif sedangkan Photosystem I cukup stabil pada suhu tinggi (Al-Khatib dan Paulsen, 1984; Weis dan Berry, 1988).

Pengaruh suhu tinggi terhadap respirasi, sebaliknya, kurang banyak mendapat perhatian pada fase reproduktif tanaman. Padahal, suhu yang tinggi menyebabkan tanaman untuk banyak menggunakan fotosintat yang seharusnya dialokasikan ke biji (Sofield et al., 1977; Amthor, 1989).

Respirasi pada tumbuhan tinggi dapat berlangsung melalui dua jalur atau "pathway" melalui rantai transport elektron dalam mitokondria. Elektron yang secara normal akan menuju jalur sitokrom oksidase, bercabang ke jalur non-sitokrom (alternatif) melalui **quinone pool** jika rantai sitokrom mengalami titik jenuh (Lambers, 1982; Siedow dan Berthold, 1986). Jalur alternatif *per se* adalah bukan **protonmotive**, jadi tidak berperan dalam pembentukan gradien elektrokimia pada inner-membran (Miller et al., 1974; Day et al., 1980; Lance et al., 1985). Karena jalur non-sitokrom tidak mengalami fosforilasi (Day et al., 1980; Laties, 1982; Lance et al., 1985), energi yang secara potensial dapat disimpan dalam bentuk ATP akan hilang dalam bentuk panas. Oleh karena itu, transport elektron dari "endogeneous" NADH ke oksigen melalui jalur alternatif hanya akan membentuk satu molekul ATP dibandingkan dengan tiga molekul ATP jika transfer elektron melalui jalur sitokrom.

Engagement dari jalur yang tidak berfosforilasi pada respirasi normal adalah pemborosan, jika peranan dari respirasi mitokondria dianggap sebagai konservasi energi yang berkaitan dengan oksidasi dari molekul organik (Lambers, 1982). Hal ini telah mendorong berbagai riset lanjutan tentang pentingnya (atau peranan) jalur alternatif secara fisiologis.

Penelitian ini secara umum bertujuan untuk mengevaluasi pengaruh suhu tinggi terhadap laju respirasi gelap pada fase reproduktif tanaman gandum.

BAHAN DAN METODE

Penelitian ini dilaksanakan di laboratorium ilmu agronomi di Kansas State University, Manhattan, Kansas, USA. Materi tanaman yang digunakan adalah "hard red spring wheat" (*Triticum aestivum* cv. Len). Benih disemai dan kemudian ditanam dalam pot secara hidroponik dengan larutan Hoagland (Hoagland dan Arnon, 1950) pada ruang tumbuh yang dapat diatur secara otomatis: fotoperiod 16-jam/8-jam siang/malam, cahaya 450 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{sec}^{-1}$ PAR (400-700 nm), suhu 25/20°C siang/malam selama fase vegetatif, kelembaban relatif 40-60% selama periode terang dan 60-70% selama periode gelap. Perlakuan suhu dimulai saat 7 hari setelah antesis (penyerbukan), dimana tanaman dipindahkan ke dalam ruang tumbuh dengan suhu 25/20 atau 35/30°C (siang/malam).

Sampel daun bendera dan akar yang sehat diambil pada siang hari, dicuci, dan kemudian direndam dalam larutan bufer sebelum dipotong atau diekstrak untuk diambil mitokondrianya. Ekstraksi mitokondria secara umum dimulai dengan pemotongan dan penggerusan sampel dengan suatu "homogenizer", purifikasi melalui berbagai tahap sentrifugasi, dan kemudian disimpan pada suhu -80°C sampai saatnya digunakan. Pada setiap tahap ekstraksi digunakan jenis bufer yang berbeda, dengan rata-rata pHnya sekitar 7.2. Selama sentrifugasi/ekstraksi mitokondria, suhunya dipertahankan antara 0-4°C. Kemurnian, keutuhan, dan aktivitas dasar mitokondria dites sesuai dengan standar yang ada dengan menggunakan spektrometer, demikian pula kandungan proteinnya.

Laju respirasi (konsumsi oksigen dalam gelap) diukur dengan Oksigen Elektrode (Hansatech, Ltd., Kings's Lynn, England). Penurunan konsentrasi oksigen secara linier diamati dalam sistem tertutup. Laju respirasi diamati pada jaringan utuh (ukuran 1-2 mm) dan juga pada mitokondria. Berbagai macam substrat ditambahkan baik sendiri-sendiri maupun merupakan kombinasi, demikian pula senyawa penghambat laju respirasi (KCN untuk jalur sitokrom dan SHAM untuk jalur non-sitokrom/alternatif), serta pada kisaran suhu pengukuran antara 20 s/d 40°C. Semua sampel

diletakkan pada suatu bufer tertentu, dan untuk mitokondria satuan pengukurannya adalah berdasarkan kandungan protein.

Pada prinsipnya percobaan dilakukan dengan model rancangan petak terbagi (split-plot), dimana suhu tumbuh sebagai petak utama dan berbagai perlakuan seperti jenis dan konsentrasi substrat, senyawa penghambat, dan lain-lain sebagai anak petak. Percobaan diulang tiga kali, dengan sekurangnya diambil lima pengamatan pada setiap pengukuran. Data diolah dengan menggunakan "Statistical Analysis System (SAS)" (Cary, NC).

HASIL DAN PEMBAHASAN

Hasil

Respirasi pada daun dan akar ternyata dipengaruhi oleh suhu tumbuh tanaman. Meskipun respirasi diukur pada suhu 25°C, laju respirasi tanaman yang ditumbuhkan pada suhu 35°C ternyata lebih tinggi dibandingkan dengan tanaman pada suhu 25°C. Naiknya laju respirasi pada 35°C terutama karena tingginya respirasi yang melalui sitokrom oksidase, sedangkan respirasi melalui non-sitokrom oksidase mengalami penurunan. Sejalan dengan berlangsungnya proses penuaan, laju respirasi menunjukkan penurunan.

Mitokondria yang diisolasi dari daun tanaman yang tumbuh pada suhu 25°C mengoksidasi suksinat, piruvat, dan malate lebih lambat dibandingkan dengan mitokondria dari tanaman yang tumbuh pada 35°C (Tabel 1). Oksidasi NADH pada "State 3" adalah sama pada kedua suhu namun pada "State 4" lebih tinggi pada suhu 35°C. Nilai RCI (S3/S4) hanya berbeda pada piruvat, dan rasionya sedikit lebih tinggi pada tanaman yang tumbuh pada 25°C daripada 35°C. Rasio ADP/O adalah lebih rendah pada suhu tanaman yang tinggi (Tabel 1). Dalam konteks produksi energi, mitokondria yang diisolasi dari tanaman yang tumbuh pada suhu 25°C nampaknya berrespirasi secara lebih efisien.

Oksidasi substrat TMPD (tetra methyl phenylene diaminodurin) juga lebih cepat pada suhu yang rendah. TMPD adalah elektron donor buatan yang dapat menyumbangkan elektron langsung ke sitokrom *c* dan *a* dari ruang intermembran (Douce, 1985). Hasil ini merupakan indikasi berkurangnya aktivitas sitokrom oksidase pada mitokondria dari tanaman yang tumbuh pada suhu 35°C. Namun demikian, oksidasi TMPD oleh akar tidak berbeda diantara kedua suhu.

KCN dan SHAM digunakan untuk menguji aktivitas jalur sitokrom dan/atau alternatif. Keberadaan KCN atau SHAM atau kombinasi keduanya menurunkan konsumsi oksigen apapun jenis substrat, asal mitokondria (daun atau akar), maupun tingkat suhu tumbuh dan pengukurannya.

Tabel 1. Respirasi mitokondria daun tanaman gandum yang tumbuh pada suhu 25 atau 35°C. Suhu pengukuran sama dengan suhu tumbuh tanaman.

Substrat	Sumber	S3	S4	RCI(S3/S4)	ADP/O
Suksinat	Daun 25°C	218 a	112 a	1.95 a	1.6 a
	Daun 35°C	263 b	167 b	1.58 a	1.3 a
Piruvat	Daun 25°C	162 a	84 a	1.93 a	1.8 a
	Daun 35°C	228 b	145 b	1.56 a	1.2 b
Malat	Daun 25°C	178 a	86 a	2.07 a	1.6 a
	Daun 35°C	248 b	199 b	1.65 a	1.2 b
NADH	Daun 25°C	297 a	153 a	1.94 a	0.9 a
	Daun 35°C	317 a	199 b	1.60 a	0.8 a

pengukurannya adalah berda-
 petak terbagi (split-plot), dimana
 jenis dan konsentrasi substrat,
 diulang tiga kali, dengan sekur-
 diolah dengan menggunakan

tanaman. Meskipun respirasi
 pada suhu 35°C ternyata lebih
 respirasi pada 35°C terutama
 respirasi melalui non-sitok-
 nya proses penuaan, laju respir-

suhu 25°C mengoksidasi suksi-
 mitokondria dari tanaman yang
 adalah sama pada kedua suhu
 (S4) hanya berbeda pada piruvat,
 pada 25°C daripada 35°C. Rasio
 (Tabel 1). Dalam konteks produksi
 pada suhu 25°C nampaknya berres-

lebih cepat pada suhu yang
 ambangkan elektron langsung ke
 ini merupakan indikasi berkun-
 yang tumbuh pada suhu 35°C.
 ra kedua suhu.

dan/atau alternatif. Kebera-
 konsumsi oksigen apapun jenis
 tumbuh dan pengukurannya.

tumbuh pada suhu 25 atau 35°C.

RCI(S3/S4)	ADP/O
1.95 a	1.6 a
1.58 a	1.3 a
1.93 a	1.8 a
1.56 a	1.2 b
2.07 a	1.6 a
1.65 a	1.2 b
1.94 a	0.9 a
1.60 a	0.8 a

Namun demikian, sensitivitas laju penurunan agak berbeda diantara masing-masing kombinasi substrat, misalnya mitokondria dari daun tanaman yang tumbuh pada suhu 25°C agak lebih tahan terhadap KCN daripada tanaman yang tumbuh pada suhu 35°C jika suksinat atau NADH dipakai sebagai substrat namun lebih peka terhadap SHAM dengan suksinat sebagai substrat. Rata-rata tingkat penghambatan laju respirasi pada daun akibat pemberian KCN adalah 60-80% (tergantung jenis substratnya), 20-30% akibat pemberian SHAM, dan 97-99% jika keduanya diberikan bersama (Tabel 2).

Tabel 2. Respirasi mitokondria daun gandum sebagai respon terhadap pemberian 2 mM KCN, 2 mM SHAM, atau keduanya. Substrat adalah 10-15 mM suksinat + 150 µM ATP, 30 mM malat + 30 mM glutamate, dan 2-5 mM NADH.

Laju Resp.	Suk + ATP		Mal + Glu		NADH	
	25°C	35°C	25°C	35°C	25°C	35°C
	nmol mg ⁻¹ protein menit ⁻¹					
Kontrol	213 a	253 b	225 a	244 a	297 a	318 a
	% penghambatan					
KCN	63 a	68 b	62 a	64 a	76 a	81 b
SHAM	31 a	26 b	34 a	34 a	19 a	18 a
KCN + SHAM	98 a	97 a	99 a	98 a	99 a	98 a

*Rena yang diikuti dengan huruf yang berbeda pada substrat yang sama adalah signifikan pada taraf 5 %.

Total respirasi gelap oleh mitokondria daun tidak dipengaruhi oleh suhu tumbuh, sedangkan pada akar laju respirasinya lebih tinggi pada tanaman yang tumbuh pada 35°C daripada 25°C jika suhu pengukurannya adalah 30°C atau lebih. Laju respirasi pada daun dan akar meningkat dengan naiknya suhu pengukuran dari 20-30°C dan kemudian konstan.

Aktivitas jalur sitokrom juga meningkat dengan naiknya suhu pengukuran dari 20 sampai 30°C. Pada kondisi yang sama, jalur non-sitokrom atau alternatif meningkat kapasitasnya, sedangkan aktivitasnya menurun dengan naiknya suhu pengukuran.

Sangat rendahnya kapasitas dan aktivitas dari jalur sitokrom pada suhu 40°C tidaklah permanen dan diduga dapat diaktifkan kembali (reversibel). Untuk mengetahui apakah inaktivasi dari jalur alternatif ini adalah reversibel, mitokondria yang diisolasi dari tanaman yang tumbuh pada 25°C diinkubasi pada suhu 25, 35, atau 40°C selama 0 sampai 30 menit, dan kemudian aktivitasnya diukur pada suhu 25°C. Aktivitas dari jalur alternatif setelah mengalami inkubasi pada suhu 40°C selama 30 menit menurun sekitar sepertiga dari laju semula (Tabel 3). Dengan masa inkubasi selama 20 menit atau lebih, aktivitas dari alternatif oksidase setelah diinkubasi pada suhu 40°C adalah lebih rendah daripada suhu 25°C. Hasil ini menunjukkan adanya inaktivasi yang reversibel dari alternatif oksidase pada suhu 35 dan 40°C sebagaimana ditunjukkan oleh laju yang sama selama 0 menit waktu inkubasi, dan akan kehilangan aktivitas secara irreversibel jika alternatif oksidase diukur segera setelah masa lama inkubasi berakhir.

Penambahan **uncoupler**, suatu senyawa yang dapat menggagalkan terbentuknya gradien elektro-
 tania di seberang inermembran mitokondria, FCCP (*p*-trifluoromethoxy carbonylcyanide phenyl-

Tabel 3. Aktivitas alternatif oksidase pada mitokondria daun tanaman gandum yang tumbuh pada suhu 25°C, diinkubasi dalam media reaksi pada suhu 25, 35, atau 40°C dengan lama inkubasi yang bervariasi, dan kemudian diukur pada suhu 25°C. Aktivitas setelah 1 jam dalam es adalah sama dengan 0 waktu.

Masa Inkubasi (menit)	Suhu Inkubasi		
	25°C	35°C	40°C
	% dari laju S3		
0	35 a	35 a	35 a
10	34 a	32 a	30 a
20	33 a	28 ab	26 b
30	30 a	25 ab	23 b

* Rerata laju S3 adalah 231 nmol mg⁻¹ protein min⁻¹.

** Rerata yang diikuti dengan huruf yang berbeda dalam masa inkubasi yang sama adalah signifikan pada taraf 5%.

hydrazone) dapat menggandakan laju konsumsi oksigen. Hal ini menunjukkan bahwa oksidasi substrat dibatasi oleh besarnya gradien elektrokimia.

Pembahasan

Analisis tentang fotosintesis, respirasi, dan pengisian biji pada tanaman gandum menunjukkan bahwa hasil (biji) akan meningkat dengan naiknya indeks luas daun pada saat antesis, laju fotosintesis, masa pengisian biji, dan berkurangnya respirasi (Austin, 1982; Wardlaw et al., 1980). Respon dari daun dan akar tanaman gandum terhadap suhu tinggi ditunjukkan dengan meningkatnya respirasi total. Naiknya suhu hanya meningkatkan laju respirasi melalui sitokrom oksidase, meskipun respirasi residu juga meningkat dalam kasus tertentu. Di lain pihak, aktivitas alternatif oksidase hampir selalu menurun pada kondisi yang sama. Naiknya suhu diduga menambah suplai substrat untuk respirasi dengan cara menstimulasi aktivitas glikolisis dan pentose fosfat oksidatif.

Respirasi gelap pada tanaman meningkat dengan meningkatnya suhu. Pada tanaman gandum, naiknya laju respirasi pada suhu tinggi dapat mengurangi hasil biji sampai 25% (Wardlaw et al., 1980). Untuk mencari jawaban tentang peranan naiknya respirasi dalam kaitannya dengan berkurangnya hasil tanaman adalah sulit karena adanya komplikasi tentang ketidakjelasan suplai substrat, kontribusi dari respirasi untuk pertumbuhan dan pemeliharaan, dan "uncoupling" dari fosforilasi oksidatif (Chowdhury and Wardlaw, 1978).

Hasil penelitian ini menunjukkan bahwa laju respirasi mitokondria sangat tergantung pada substratnya. Beberapa jenis substrat seperti malat, suksinat, NADH, glisin, dan piruvat akan dioksidasi dengan laju yang berbeda. Besarnya konsumsi oksigen selama proses respirasi dapat dibatasi oleh ketersediaan substrat, kapasitas transport dari masing-masing substrat, kapasitas dari enzim dehydrogenase yang terkait, kapasitas dari rantai elektron transport, atau oleh besarnya gradien elektrokimia (Elthon dan Stewart, 1983). Respirasi mitokondria pada kedua macam suhu tumbuh menunjukkan laju respirasi yang baik dengan indeks respirasi rasio (S3/S4) serta rasio ADP/O bervariasi menurut substrat.

Selama tahap awal dari pengisian biji, laju respirasi terbukti sudah maksimal, dan kemudian akan menurun sejalan dengan proses penuaan. Ketergantungan laju respirasi akan suhu tidak nampak pada mitokondria yang diambil pada akhir fase pengisian biji, yang mungkin dibatasi oleh ketersediaan substrat, adenilat, dan menurunnya aktivitas enzim yang terkait.

aktivitas yang reversibel pada suhu 35 atau 40°C kemungkinan merupakan membran yang lain mungkin karena denaturasi protein.

Dari penelitian ini dapat disimpulkan bahwa jika tanaman mengalami penurunan pertumbuhan karena kekurangan unsur hara, maka pemberian pemupukan keorganik akan meningkatkan pertumbuhan tanaman. Hal ini menunjukkan bahwa unsur hara yang lebih efektif, dan pada suhu tinggi umumnya fotosintesis, sedangkan respirasi yang sama.

Wilayah fotosintesis adalah wilayah laju fotosintesis yang seperti alokasi dan distribusi asimilasi biomasa (Rawson) dalam pada tanaman, asumsi pertumbuhan tanaman yang lebih positif. Di lain pihak penyerapan hara, jadi laju yang lebih efektif, dan pada suhu tinggi akan dengan mudah respirasi melalui sitokrom oksidase langsung berperan dalam aliran dari alternatif oksidase. Wilayahnya potensi terbentuk alternatif oksidase dan ketergantungan terhadap keseimbangan

Al-Khatib, K., dan G.M. ... development. *Physiol.*

Amthor, J.S. 1989. *Respir.*

Austin, R.B. 1982. *Crop* 453.

Austin-Biers, J., H. Lamb. status on respiration. *Plant Physiol.*

Chowdhury, S.I.C., dan I. cereals. *Aust. J. Ag.*

Dry, D.A., G.P. Arnon. plants: The inter. *Int.* 197-241. *Dun.* Press, New York.

James, R. 1985. *Minch* Press, New York.

gandum yang tumbuh pada 35°C atau 40°C dengan lama 5 jam. Aktivitas setelah 1 jam

basi

40°C

3

35 a

30 a

26 b

23 b

signifikan pada taraf 5%.

menunjukkan bahwa oksidasi

gandum menunjukkan pada saat antesis, laju respirasi 1982; Wardlaw et al., 1982. Naiknya suhu diduga aktivitas glikolisis dan pentose

Pada tanaman gandum, laju respirasi 25% (Wardlaw et al., 1982). Naiknya suhu diduga aktivitas glikolisis dan pentose

tergantung pada substrat, kapasitas dari enzim dan oleh besarnya gradien suhu tumbuh (3/5/4) serta rasio ADP/O

dan kemudian akan suhunya tidak nampak dapat dibatasi oleh keterse-

Inaktivasi yang reversibel pada alternatif oksidase yang terjadi jika mitokondria diinkubasi pada suhu 35 atau 40°C kemungkinan karena adanya disosiasi yang reversibel dari subunit protein dari komponen membran yang lain (Stewart et al., 1990), sedangkan inaktivasi yang tidak reversibel mungkin karena denaturasi protein. Hilangnya aktivitas alternatif oksidase dipercepat dengan suhu tinggi.

KESIMPULAN DAN SARAN

Dari penelitian ini dapat disimpulkan bahwa naiknya laju respirasi karena pengaruh suhu tinggi akan terjadi apabila tanaman memiliki persediaan substrat dan asam adenilat yang cukup serta ada permintaan pemenuhan kebutuhan energi dalam bentuk ATP atau reduktan NADH dan rangkaian molekul-molekul organik guna pembentukan senyawa lain seperti protein. Naiknya total respirasi pada suhu tinggi umumnya karena adanya stimulasi laju respirasi yang melalui jalur sitokrom oksidase, sedangkan respirasi yang melalui jalur non-sitokrom (alternatif) terhambat pada kondisi yang sama.

Walaupun fotosintesis adalah penentu utama dari produksi biomas pada tumbuhan tingkat tinggi, tingginya laju fotosintesis tidak selalu berkorelasi dengan hasil yang tinggi, karena faktor lain seperti alokasi dan distribusi asimilat dan kehilangan karena respirasi adalah juga penting dalam akumulasi biomas (Rawson et al., 1983). Karena respirasi sering dianggap sebagai hilangnya karbon pada tanaman, asumsi langsung adalah bahwa laju respirasi yang rendah akan menjadikan pertumbuhan tanaman yang cepat dan produktivitas yang tinggi akibat dari keseimbangan karbon yang lebih positif. Di lain pihak, respirasi sangat diperlukan untuk pertumbuhan, pemeliharaan, dan penyerapan hara; jadi laju respirasi yang tinggi dapat mempercepat pertumbuhan, pemeliharaan yang lebih efektif, dan penyerapan hara dan asimilasi yang lebih tinggi. Hal ini, sebagai lanjutannya, akan dengan mudah menuju produktivitas yang tinggi. Namun demikian, naiknya laju respirasi melalui sitokrom oksidase pada fase reproduktif selama stres suhu tinggi, mungkin secara tidak langsung berperan dalam menurunnya hasil biji. Masih perlu diteliti peran yang lebih signifikan dari alternatif oksidase dalam kondisi stres lingkungan, karena alternatif oksidase mewakili hilangnya potensi terbentuknya ATP. Meskipun berbagai faktor akan berpengaruh pada aktivitas alternatif oksidase dan keterkaitannya, masih belum jelas bagaimana peranan jalur respirasi alternatif terhadap keseimbangan karbon dalam tanaman.

DAFTAR PUSTAKA

- Al-Khatib, K., dan G.M. Paulsen. 1984. Mode of high temperature injury to wheat during grain development. *Physiol. Plant.* 61:363-368.
- Amthor, J.S. 1989. *Respiration and crop productivity*. Springer-Verlag, Berlin, 215 hal.
- Austin, R.B. 1982. Crop characteristics and the potential yield of wheat. *J. Agric. Sci.* 98:447-453.
- Baron-Bieto, J., H. Lambers., dan D.A. Day. 1983. Effect of photosynthesis and carbohydrate status on respiratory rates and the involvement of the alternative pathway in leaf respiration. *Plant Physiol.* 72:598-603.
- Chowdhury, S.I.C., dan I.F. Wardlaw. 1978. The effect of temperature on kernel development in cereals. *Aust. J. Agric. Res.* 29:205-223.
- Day, D.A., G.P. Arron, dan G.G. Laties. 1980. Nature and control of respiratory pathway in plants: The interaction of cyanide-resistant respiration with the cyanide sensitive pathway. hal. 197-241. *Dalam* D. Davies (editor). *The Biochemistry of Plants*. Vol. 2. Academic Press, New York.
- Demce, R. 1985. *Mitochondria in higher plants: Structure, function, and biogenesis*. Academic Press, New York. 327 hal.

- Elthon, T.E., dan C.R. Stewart. 1983. A chemiosmotic model for plant mitochondria. *Bioscience* 33:687-692.
- Hoagland, D.R., dan D.I. Arnon. 1950. The water-culture method for growing plants without soil. *Calif. Agr. Exp. Sta. Cir.* 347.
- Lambers, H. 1982. Cyanide-resistant respiration: A non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow. *Physiol. Plant.* 55:478-485.
- Lance, C., M. Chauveau, dan P. Dizengremel. 1985. The cyanide-resistant pathway of plant mitochondria. hal. 202-247. *Dalam* R. Douce dan D.A. Day (editor). *Encyclopedia of Plant Physiology. New Series. Vol. 18. Higher Plant Cell Respiration.* Springer-Verlag Berlin.
- Laties, G.G. 1982. The cyanide-resistant, alternative path in higher plant respiration. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 33:519-555.
- Miller, R.W., I. De La Roche, dan M.K. Pomeroy. 1974. Structural and functional response of wheat mitochondria to growth at low temperature. *Plant Physiol.* 53:246-433.
- Rawson, H.M., J.M. Hindmarsh, R.A. Fisher, and Y.M. Stockman. 1983. Changes in leaf photorespiration with plant ontogeny and relationships with yield per ear in wheat cultivars and 120 progeny. *Aust. J. Plant Physiol.* 10:503-514.
- Siedow, J.N., dan D.A. Berthold. 1986. The alternative oksidase: A cyanide-resistant respiratory pathway in higher plants. *Physiol. Plant.* 66:569-573.
- Sofield, I., L.T. Evans, M.G. Cook, dan I.F. Wardlaw. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Aust. J. Plant. Physiol.* 4:785-573.
- Stewart, C.R., B.A. Martin, V. Reding, dan S. Cerwick. 1990. Respiration and alternative oxidase in corn seedling tissues during germination at different temperatures. *Plant Physiol.* 92:755-760.
- Wardlaw, I.F., I. Sofield, dan P.M. Cartwright. 1980. Factors limiting the rate of dry matter accumulation in the grain of wheat grown at high temperature. *Aust. J. Plant Physiol.* 7:387-400.
- Weis, E., dan J.A. Berry. 1988. Plants and high temperature stress. *Soc. Expt. Biol.* 42:329-346.