

Respon Pertumbuhan Spesies C3 dan C4 terhadap Cekaman Kekeringan dan Konsentrasi CO₂ tinggi

Hamim

Departemen Biologi, Fakultas MIPA, Institut Pertanian Bogor.
Jl. Raya Pajajaran Bogor 16144. Telpon/fax: (0251) 346390
email: hamim@ipb.ac.id

Diterima Februari 2005 disetujui untuk diterbitkan September 2005

Abstract

Growth response of two C3 (wheat and kale) and two C4 species (Echinochloa crusgallii and Amaranthus caudatus) were analyzed in response to drought stress under different CO₂ concentrations, i.e. ambient (350 ppm) and double ambient (700 ppm). Drought was given by withholding water for several days until the plants were wilted. Drought stress reduced relative water content (RWC), water potential (Ψ_w), osmotic potential (Ψ_s), net photosynthesis (Pn) and plant growth of all species. During moderate drought Pn of C3 species decreased considerably, while that of C4 species was still sustained, suggesting that C4 cycle is important to sustain Pn during the beginning of the drought. Doubled [CO₂] enhanced growth of all species indicated by increase of plant height and leaf area, but the growth of C3 species was higher than that of C4 one. Increase of growth due to high [CO₂] was associated with an increase of Pn in C3 species but not in C4 species. High [CO₂] caused C4 species had RWC, Ψ_w and Ψ_s higher than C3 species during drought stress. Increase of growth in C4 species may be associated by an increase of plant water status due to high [CO₂].

Key words : drought, high CO₂, C3 and C4 crops, growth

Pendahuluan

Sejak revolusi industri telah terjadi peningkatan kadar CO₂ atmosfer yang tajam akibat penggunaan bahan bakar dari fosil dan penebangan hutan yang terus meningkat (Joos *et al.*, 2001). Oleh karenanya, kadar CO₂ di udara diprediksi akan meningkat hingga dua kali lipat dari konsentrasinya sekarang (350 ppm), yaitu lebih kurang akan mencapai 700 ppm pada akhir abad ke 21 (IPCC, 2001). Selain permasalahan peningkatan CO₂ global, suhu udara atmosfer juga terus meningkat sehingga diduga akan sangat mempengaruhi iklim global dunia seperti kemungkinan akan meningkatnya frekuensi dan tingkat kekeringan di beberapa belahan bumi, khususnya di sebagian Asia dan Afrika (Pitelka dan Rojas, 2001). Keadaan ini dengan sendirinya akan mempengaruhi pertumbuhan tanaman bahkan mungkin juga penyebarannya di dunia (Manabe dan Wetherald, 1987).

Telah diketahui bahwa kekeringan merupakan salah satu faktor lingkungan yang besar pengaruhnya terhadap penurunan produksi tanaman. Bahkan kekeringan terhitung sebagai penyebab terbesar penurunan produksi dunia bila dibandingkan dengan faktor lingkungan lain (Boyer, 1985). Selain menurunkan laju fotosintesis, kekeringan juga menyebabkan terjadinya penurunan laju pertumbuhan akibat rendahnya potensial air dan turgor tumbuhan. Bahkan dalam keadaan cahaya yang tinggi, kekeringan mungkin juga bisa mengakibatkan terjadinya *stress* oksidatif (Niyogi, 1999) karena dalam keadaan cahaya tinggi akan terjadi kelebihan energi dari proses reaksi terang, sedangkan laju reduksi CO₂ fotosintesis menurun drastis akibat penutupan stomata selama cekaman (Hamim, 2004).

Pada tumbuhan C3, ketika stomata menutup sebagian akibat kekeringan, fotosintesis neto akan menurun dengan cepat, sedangkan fotorespirasi akan meningkat (Morison dan Lawlor, 1999; Hamim, 2003; Hamim, 2004). Hal ini berkaitan dengan karakteristik pada enzim fotosintetik, RuBP karboksilase (Rubisco) yang selain mengikat

CO₂ juga dapat berikatan dengan oksigen dalam proses fotorespirasi; dan keadaan ini terjadi khususnya ketika rasio CO₂/O₂ menurun akibat penutupan stomata.

Peningkatan konsentrasi CO₂ di udara secara global mungkin akan menguntungkan, khususnya bagi tumbuhan C3, karena dapat meningkatkan laju fotosintesis. Apabila [CO₂] di udara meningkat, maka akan dapat terjadi peningkatan konsentrasi gas tersebut di dalam ruang antarsel dan sisi aktif pada Rubisco yang berakibat pada penurunan laju fotorespirasi sehingga laju fotosintesis neto meningkat (Morison, 1985; Morison dan Lawlor, 1999). Konsentrasi CO₂ tinggi juga menyebabkan peningkatan efisiensi penggunaan air (*water use efficiency*) pada tumbuhan secara umum (Wullschleger *et al.*, 2002; Hamim, 2003). Akan tetapi, tumbuhan C4 memiliki metabolisme reduksi CO₂ yang berbeda dengan C3 karena pada tumbuhan ini yang mengikat CO₂ dari udara bebas di ruang mesofil daun adalah enzim PEP karboksilase yang tidak berikatan dengan O₂ (Kanai dan Edwards, 1999). Sementara itu, aktivitas Rubisco terjadi di dalam sel seludang pembuluh yang kadar CO₂-nya lebih tinggi. Oleh karenanya, fotorespirasi pada tumbuhan C4 sangat rendah walaupun ada dalam keadaan rasio CO₂/O₂ yang sangat rendah seperti ketika terjadi *stress* air (Kanai dan Edwards, 1999) sehingga tumbuhan C4 relatif lebih tahan dengan kondisi cekaman kekeringan daripada C3. Karena mekanisme C4 tersebut, peningkatan CO₂ di udara secara teoretis mungkin tidak berpengaruh terhadap fotosintesis dari jenis tumbuhan ini (von Caemmerer *et al.*, 1997) walaupun ada dugaan bahwa efek positif CO₂ tinggi pada tumbuhan C4 juga terjadi ketika tumbuhan mengalami cekaman kekeringan (Seneweera *et al.*, 1998). Namun, beberapa penelitian membuktikan bahwa tumbuhan C4 menunjukkan respon positif pada CO₂ tinggi yang dibuktikan dengan peningkatan pertumbuhan dan produksi (Wand *et al.*, 1999). Hal ini menunjukkan bahwa efek CO₂ tinggi pada tumbuhan C3 dan C4 mungkin tidak hanya dapat dilihat dari aspek fotosintesis saja, tetapi juga faktor lain seperti status air tumbuhan dan suhu (Hamim, 2003). Oleh karenanya, penelitian-penelitian yang berkaitan dengan respon kedua tipe tumbuhan ini terhadap peningkatan kadar CO₂ udara dan faktor-faktor lingkungan lain masih sangat dibutuhkan untuk mengantisipasi perubahan-perubahan besar dan global di masa yang akan datang.

Percobaan ini bertujuan untuk melihat respon, khususnya respon pertumbuhan, pada tumbuhan C3 dan C4 terhadap cekaman kekeringan dan CO₂ tinggi. Selain itu, juga diamati perbedaan fotosintesis dan status air tumbuhan selama mendapatkan perlakuan cekaman kekeringan dalam konsentrasi CO₂ yang berbeda.

Materi dan Metode

Penelitian ini dilakukan di Laboratorium John Tabor, University of Essex, Colchester, United Kingdom, dari bulan Nopember 2001 hingga September 2002. Tumbuhan yang digunakan adalah gandum (*Triticum aestivum* var. IMP) dan kale (*Brassica oleraceae* L. var. Kestrel) untuk spesies C3, dan *Amaranthus caudatus* dan *Echinochloa crusgallii* untuk spesies C4. Biji-biji tumbuhan tersebut disemaikan dalam tempat tumbuh dengan media campuran kompos dan perlit dengan perbandingan 1:1 (v/v). Setelah kecambah berumur lebih kurang satu minggu, semai dipindahkan ke dalam pot 15 cm (diameter) dan ditempatkan di kabinet penumbuh (*growth cabinet*) yang terkontrol kadar CO₂, suhu dan pencahayaannya. Empat kabinet diatur sehingga kadar CO₂-nya 350 μmol mol⁻¹ (kadar CO₂ normal) sementara empat kabinet lainnya diatur pada kadar CO₂ 700 μmol mol⁻¹ (kadar CO₂ tinggi). Pada setiap kabinet ditempatkan 64 pot tanaman yang separuhnya (32) mendapatkan perlakuan cekaman kekeringan dan 32 sisanya adalah kontrol.

Perlakuan kekeringan diberikan setelah tumbuhan berumur 1 bulan dengan menunda penyiraman selama beberapa periode hingga tanaman menjadi layu berat (9 hingga 16 hari, bergantung kepada jenis tanaman). Sejak penanaman hingga dimulainya perlakuan cekaman (lebih kurang 1 bulan), tumbuhan disiram setiap hari, dipupuk dengan larutan Hoagland 2 kali seminggu dan diamati pertumbuhannya. Selama perlakuan kekeringan, tumbuhan tidak mendapatkan pemupukan.

Pengamatan terhadap status air tumbuhan dilakukan pada akhir periode cekaman kekeringan, yang meliputi pengukuran kadar air media tanaman (KAM), kadar air relatif daun (KAR), potensial air (Ψ_w), dan potensial osmotik daun (Ψ_s). Pengamatan fotosintesis tumbuhan dilakukan pada saat *stress* sedang, yaitu saat tumbuhan mengalami layu daun pada tengah hari, dan pada saat akhir periode perlakuan kekeringan, yaitu saat seluruh daun tanaman layu sejak pagi hari (*stress* berat). Pengukuran fotosintesis dilakukan dengan alat *photosynthetic gas exchange analyser* (CIRAS 1 Combined Infrared Gas Analysis System, PP System, Hitchin Herts, UK).

Pengamatan pertumbuhan dilakukan sejak awal penanaman hingga akhir perlakuan cekaman kekeringan dengan mencatat tinggi tanaman. Selain itu, juga diukur luas daun total untuk *A. caudatus* dan kale, dan luas daun termuda yang telah berkembang secara penuh untuk gandum dan *E. crusgallii*.

Hasil dan Pembahasan

Selama perlakuan cekaman kekeringan, kadar air media tanam terus mengalami penurunan, baik yang berada pada CO₂ normal maupun CO₂ tinggi. Cekaman kekeringan menyebabkan kelayuan pada semua tanaman dan penurunan kadar air media tanam (KAM) pada gandum, kale dan *A. caudatus* hingga mencapai 20 hingga 25%, sedangkan kadar air pada *E. crusgallii* masih 40% (Gambar 1). Walaupun secara umum tanaman yang mendapatkan perlakuan CO₂ tinggi kehilangan air lebih sedikit berdasarkan atas data penimbangan (data tidak ditunjukkan), media tanam tetap dipertahankan sama antara perlakuan CO₂ normal dan CO₂ tinggi dengan jalan memberikan tambahan air pada media secara perlahan hingga 3 hari menjelang akhir *stress* (Gambar 1).

Perlakuan CO₂ tinggi tidak mempengaruhi status air tumbuhan dalam keadaan cukup air sehingga kadar air relatif daun (KAR), potensial air (Ψ_w) ataupun potensial osmotik (Ψ_s) tidak berbeda antara CO₂ normal dan tinggi (Gambar 1 dan 2). Namun, dalam keadaan cekaman kekeringan, spesies C3 umumnya memiliki KAR, Ψ_w dan Ψ_s yang lebih rendah daripada tumbuhan C4. Hal ini mungkin terkait dengan karakteristik tumbuhan C4 yang cukup efisien dalam pemanfaatan air (Long, 1999) selain konduktansi stomatanya yang lebih rendah dari tumbuhan C3 (Hamim, 2002) sehingga mampu mempertahankan status air tanaman. Walaupun pada tumbuhan gandum dan *A. caudatus* nilainya sama, KAR tumbuhan kale dan *E. crusgallii* nilainya lebih tinggi pada CO₂ tinggi bila dibandingkan dengan pada CO₂ normal (Gambar 1). Fenomena ini diduga sebagai akibat adanya peningkatan pengaturan osmotik (*osmotic adjustment*) akibat CO₂ tinggi pada kedua tanaman tersebut, seperti yang dilaporkan oleh Pospisilova dan Catsky (1999).

Sama halnya dengan KAR, nilai Ψ_w dan Ψ_s pada gandum, kale, dan *E. crusgallii* juga lebih tinggi pada perlakuan CO₂ tinggi daripada CO₂ normal pada saat akhir masa cekaman kekeringan (Gambar 1 dan 2). Hanya tumbuhan *A. caudatus* yang tidak mengalami perbedaan status air antara kedua perlakuan konsentrasi CO₂. Memang salah satu faktor penting pengaruh positif CO₂ tinggi pada tumbuhan adalah efisiensi penggunaan air (Morison dan Lawlor, 1999). Hal itu karena peningkatan CO₂ akan menyebabkan penurunan pembukaan stomata sehingga berakibat pada pengurangan transpirasi. Selain itu, CO₂ tinggi juga dapat meningkatkan laju fotosintesis sehingga efisiensi penggunaan air (*water use efficiency*) akan meningkat (Morison, 1985)

Pengukuran laju fotosintesis (*Pn*) dengan sistem pertukaran gas CO₂ (*gas exchange*) menunjukkan bahwa dalam keadaan cukup air perlakuan CO₂ tinggi meningkatkan fotosintesis tumbuhan C3 hingga 25%, sedangkan fotosintesis tumbuhan C4 tidak meningkat (Gambar 3). Hal ini sejalan dengan konsepsi bahwa peningkatan CO₂ menekan fotorespirasi tumbuhan C3 akibat peningkatan konsentrasi CO₂ di ruang antarsel sehingga fotosintesis neto meningkat (Morison dan Lawlor, 1999). Pada beberapa percobaan lain pada tumbuhan C3 yang mendapatkan perlakuan CO₂ 700 ppm,

peningkatan P_n bahkan dapat mencapai 50% (Drake *et al.*, 1997). Efek positif CO_2 tinggi terhadap fotosintesis pada tumbuhan C3 ini akan berimplikasi pada pertumbuhan dan aspek-aspek lain pada metabolisme tumbuhan seperti akumulasi senyawa-senyawa osmotik aktif yang berperan dalam pengaturan osmotik (*osmotic adjustment*) saat tumbuhan mengalami cekaman kekeringan (Pospisilova dan Catsky, 1999)

Adapun tumbuhan C4, pada konsentrasi udara normal, mungkin telah mengalami kejenuhan CO_2 sehingga pada perlakuan CO_2 tinggi P_n tidak mengalami peningkatan (von Caemmerer *et al.*, 1997). Tumbuhan C4 telah diketahui memiliki mekanisme pemekatan konsentrasi CO_2 (*CO_2 concentrating mechanism, CCM*) yang menyebabkan tumbuhan C4 mampu meningkatkan kadar CO_2 di sel seludang pembuluh 5 hingga 10 kali lebih tinggi dari kadar di dalam sel mesofil (Kanai dan Edwards, 1999) sehingga peningkatan CO_2 di udara tidak terlalu besar pengaruhnya pada fotosintesis tumbuhan ini. Berdasarkan atas grafik respon fotosintesis terhadap konsentrasi CO_2 di ruang dalam stomata (kurva A/Ci), pada konsentrasi CO_2 saat ini fotosintesis tumbuhan C4 sudah tidak responsif terhadap perubahan konsentrasi CO_2 , sedangkan fotosintesis pada tumbuhan C3 masih responsif hingga di atas konsentrasi 700 ppm (Long, 1999). Percobaan ini juga memberikan hasil yang serupa dengan hal di atas yang mengisyaratkan bahwa dalam keadaan cukup air, tumbuhan C3 memperoleh lebih banyak keuntungan daripada tumbuhan C4 akibat peningkatan CO_2 atmosfer di masa yang akan datang.

Di sisi lain, cekaman kekeringan secara drastis menyebabkan penurunan P_n semua spesies hingga hampir mencapai titik nol, kecuali pada tumbuhan *E. crusgallii* (Gambar 3). Penurunan laju fotosintesis ini terutama disebabkan oleh penurunan konsentrasi CO_2 setelah stomata mengalami penutupan yang ditandai dengan rendahnya nilai CO_2 dalam stomata (Ci) (Lawlor, 1995). Hal ini dapat dilihat dari perbedaan respon kedua tipe tumbuhan, yaitu pada stres sedang P_n pada tumbuhan C4 (AS dan ES pada Gambar 3) masih cukup tinggi, sedangkan P_n pada tumbuhan C3 sudah menurun drastis (Gambar 3). Seperti telah diketahui bahwa pada tumbuhan C4 enzim yang berperan dalam mengikat CO_2 di udara, yaitu dalam *siklus C4*, adalah PEP karboksilase yang dalam keadaan rasio CO_2/O_2 rendah sekalipun tetap mampu mengikat CO_2 dengan baik (Kanai dan Edwards, 1999) sehingga penutupan stomata sebagian tidak menyebabkan penurunan fotosintesis yang cukup berarti (Long, 1999). Namun, pada tumbuhan C3 penurunan rasio CO_2/O_2 akibat penutupan stomata menyebabkan peningkatan fotorespirasi sehingga fotosintesis neto menurun secara tajam.

Pengamatan pertumbuhan dilakukan berdasarkan atas tinggi tanaman, luas daun dan jumlah tunas (khusus pada gandum dan *E. crusgallii*). Pada awal penanaman dan pertumbuhan hingga 3 minggu setelah penanaman, laju pertumbuhan yang didasarkan atas tinggi tanaman tidak dipengaruhi oleh perlakuan CO_2 . Namun, saat perlakuan cekaman kekeringan diberlakukan, yaitu ketika tumbuhan berumur 1 bulan, spesies C3 (gandum dan kale) yang tumbuh pada CO_2 tinggi lebih tinggi daripada CO_2 normal (Gambar 4). Sementara itu, tinggi *A. caudatus* dan *E. crusgallii* (C4) yang tumbuh di kedua perlakuan CO_2 yang diberikan tidak berbeda. Terjadinya peningkatan pertumbuhan tanaman C3 adalah karena peningkatan laju fotosintesis yang dipacu oleh konsentrasi CO_2 yang tinggi (Gambar 3; Morison dan Lawlor, 1999; Ghannoum *et al.*, 2000). Peningkatan laju pertumbuhan spesies C3 sebagai respon terhadap konsentrasi CO_2 tinggi juga terjadi pada banyak tumbuhan, baik tumbuhan setahun seperti bunga matahari (Sims *et al.*, 1999), *Brassica juncea*, *B. carinata*, *B. campestris* dan *B. niger* (Mishra *et al.*, 1999), padi (Baker *et al.*, 1997) dan kedelai (Frederick *et al.*, 1990) maupun tanaman tahunan seperti *Eucalyptus cladocalyx* (Palanisamy, 1999), pohon oak (Heath dan Kerstiens 1997), dan pohon willow (Johnson *et al.*, 2002).

Dengan berjalannya waktu pengaruh konsentrasi CO_2 semakin terlihat sehingga di akhir perlakuan cekaman kekeringan semua tumbuhan yang mendapat perlakuan CO_2 tinggi memiliki pertumbuhan yang lebih besar daripada tumbuhan yang mendapatkan perlakuan CO_2 normal (Gambar 4). Konsentrasi CO_2 tinggi juga menyebabkan

peningkatan luas daun total pada kale dan *A. caudatus* dan meningkatkan luas daun gandum, tetapi tidak mempengaruhi luas daun *E. crusgallii* (Gambar 5). Dari data ini terlihat bahwa semakin besar pertumbuhan tanaman dan semakin lama perlakuan, CO₂ tinggi tidak hanya dapat meningkatkan laju pertumbuhan C3 tetapi juga tanaman C4. Hal ini menimbulkan pertanyaan karena secara teoretis fotosintesis tumbuhan C4 telah mengalami kejenuhan dengan konsentrasi CO₂ seperti sekarang (von caemmerer *et al.*, 1997). Walaupun demikian, ada beberapa alasan yang telah dikemukakan menyangkut hal ini, antara lain (1) fotosintesis tumbuhan C4 tersebut mungkin masih belum sepenuhnya jenuh pada konsentrasi CO₂ tinggi yang diberikan, tetapi CO₂ tinggi hanya dapat meningkatkan sedikit saja laju fotosintesis tumbuhan C4 tersebut dan tidak terlihat nyata sehingga pada kurun yang lama pertumbuhannya terlihat meningkat, (2) CO₂ tinggi mungkin menyebabkan tumbuhan mengalami peningkatan status air akibat penurunan pembukaan stomata sehingga memacu pertumbuhan, (3) penutupan stomata sebagian akibat CO₂ tinggi mungkin menyebabkan peningkatan suhu daun tumbuhan sehingga memacu laju fotosintesis (Ghannoum *et al.*, 2000). Beberapa penelitian terdahulu juga telah mencatat bahwa selain pada tumbuhan C3, pertumbuhan tanaman C4 ternyata juga mengalami peningkatan akibat CO₂ tinggi (Ghannoum *et al.*, 1997; Wand *et al.*, 1999; Ghannoum *et al.*, 2000).

Perlakuan cekaman kekeringan menyebabkan penurunan laju pertumbuhan semua spesies (Gambar 4). Penurunan laju pertumbuhan ini sejalan dengan penurunan laju fotosintesis akibat cekaman kekeringan (Gambar 3; Hamim dan Morison, 2002). Selain itu, penghambatan pertumbuhan mungkin juga disebabkan oleh penurunan turgor tanaman akibat kekeringan yang diindikasikan dengan penurunan Ψ_w dan Ψ_s karena tekanan turgor merupakan faktor penting dalam mendorong pembesaran sel dan jaringan (Taiz dan Zeiger, 2002).

Spesies C4 baik yang tumbuh pada konsentrasi CO₂ normal maupun CO₂ tinggi mengalami penghambatan tinggi tanaman akibat cekaman kekeringan, sedangkan tumbuhan C3 (gandum) hanya yang tumbuh pada CO₂ normal yang terhambat pertumbuhannya. Perlakuan dengan CO₂ tinggi mengurangi efek buruk cekaman kekeringan terhadap pertumbuhan tanaman, khususnya pada kedua tumbuhan monokotiledon (gandum dan *E. crusgallii*), sedangkan pada kale dan *A. caudatus* tidak. Hal ini mungkin terkait dengan bentuk dan luas daun pada tumbuhan dikotiledon yang menjadi semakin lebar akibat CO₂ tinggi sehingga berimplikasi pada semakin besarnya energi panas yang diterima tumbuhan dan semakin banyaknya kehilangan air. Seperti diketahui bahwa salah satu faktor yang mempengaruhi laju transpirasi adalah bentuk daun, orientasi, struktur dan karakteristik permukaan daun (Kramer dan Boyer, 1995). Dengan demikian, bentuk dan peningkatan luas daun pada tumbuhan dikotil pada konsentrasi CO₂ tinggi mungkin akan berimplikasi pada semakin besarnya cekaman akibat penguapan yang makin besar sehingga CO₂ tinggi tidak dapat mengurangi efek buruk kekeringan.

Kesimpulan

Tumbuhan C3 dan C4 memiliki respon yang berbeda terhadap perlakuan cekaman kekeringan dan konsentrasi CO₂ tinggi. Konsentrasi CO₂ tinggi menyebabkan peningkatan fotosintesis neto (P_n) pada tumbuhan C3 tetapi tidak pada C4. Hal ini menunjukkan bahwa fotosintesis tumbuhan C4 telah mengalami kejenuhan pada konsentrasi CO₂ udara normal. Walaupun demikian, konsentrasi CO₂ tinggi meningkatkan pertumbuhan (tinggi tanaman dan luas daun) baik pada tumbuhan C3 maupun C4. Diduga peningkatan pertumbuhan spesies C4 pada CO₂ tinggi disebabkan oleh peningkatan status air tumbuhan.

Walaupun stres berat menyebabkan penurunan pertumbuhan dan fotosintesis pada kedua tipe spesies, fotosintesis neto pada tumbuhan C4 tidak mengalami penurunan pada stres ringan. Hal ini menunjukkan bahwa mekanisme pemekatan konsentrasi CO₂

(CO₂ concentrating mechanism) yang terjadi pada spesies C₄ mungkin dapat mempertahankan fotosintesis dalam tanaman tersebut saat mengalami cekaman kekeringan. Konsentrasi CO₂ tinggi hanya dapat menunda pengaruh buruk cekaman kekeringan, tetapi tidak dapat meniadakannya.

Daftar Pustaka

- Baker, J.T., L.H. Allen, K.J. Boote, and N.B. Pickering. 1997. Rice responses to drought under CO₂ enrichment: 2. Photosynthesis and evapotranspiration. *Agric Forest Meteorol.* 83: 37-48.
- Boyer, J.S. 1985. Water transport. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 36:473-516.
- Drake, B.G., M.A. Gonzalez-Meler, and S.P. Long. 1997. More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48:609-639.
- Frederick, J.R., D.M. Alm, J.D Hesketh, and F.E. Below. 1990. Overcoming drought-induced decreases in soybean leaf photosynthesis by measuring with CO₂-enriched air. *Photosyn. Res.* 25:49-57.
- Ghannoum, O., S. van Caemmerer, E.W.R. Barlow, and J.P. Conroy. 1997. The effect of CO₂ enrichment and irradiance on the growth, morphology and gas exchange of a C₃ (*Panicum laxum*) and a C₄ (*Panicum antidotale*) grass. *Aust. J. Plant Physiol.* 24:227-237.
- Ghannoum, O., S. von Caemmerer, L.H. Ziska, and J.P. Conroy. 2000. The growth response of C₄ plants to rising atmospheric CO₂ partial pressure: a reassessment. *Plant, Cell Environ.* 23:931-942.
- Hamim, 2003. Will the Increasing Atmospheric CO₂ Concentration Change the Effect of Drought on C₃ and C₄ Species?. Ph.D. Thesis. University of Essex. Colchester. United Kingdom.
- Hamim, 2004. Underlying drought stress effects on plant: Inhibition of photosynthesis. *Hayati.* 11:164-169.
- Hamim, H and J.I.L. Morison. 2002. Does osmotic adjustment increase in high CO₂ and affect the response of leaf photosynthesis to drought. *Comp. Biochem. Physiol.* 132/A: S156-S157.
- Heath, J. and G. Kerstiens. 1997. Effect of elevated CO₂ on leaf gas exchange in beech and oak at two levels of nutrient supply: consequences for sensitivity to drought in beech. *Plant, Cell Environ.* 20:57-67.
- IPCC, 2001. Summary for policymakers. Pp:1-20. In: Houghton, J.T., Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Mashell and C.A. Johnson (Eds.). *Climate Change 2001: The Scientific Basis.* Cambridge University Press. Cambridge.
- Johnson, J.D., R. Tognetti, and P. Paris. 2002. Water relation and gas exchange in poplar and willow under water stress and elevated CO₂. *Physiol. Plant.* 115:93-100.

- Joos, F., A. Ramirez-Rojas, J.M.R.Stone, and J. Zillman. 2001. Technical summary of the working group I report. Pp. 21-83. *In: Houghton, J.T., Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Mashell and C.A. Johnson (Eds.). Climate Change 2001: The Scientific Basis. Cambridge University Press. Cambridge.*
- Kanai, R. and G.E. Edwards. 1999. The biochemistry of C4 photosynthesis. Pp. 49-87. *In: Sage, R.F. and R.K. Monson. C4 Plant Biology. Academic Press. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto.*
- Kramer, P.J. and J.S Boyer. 1995. *Water Relations of Plants and Soils.* London: Academic Press.
- Lawlor, D.W. 1995. The effects of water deficit on photosynthesis. Pp.129-160. *In. N. Smirnoff (Ed). Environment and Plant Metabolism, Flexibility and Acclimation. Bios Scientific Publishers. Oxford.*
- Long, S.P. 1999. Environmental responses. Pp.215-249. *In: Sage, R.F. and R.K. Monson. C4 Plant Biology. Academic Press. San Diego, London, Boston, New York, Sydney, Tokyo, Toronto.*
- Manabe, S. and R.T. Watherald. 1987. Large-scale changes of soil wetness induced by an increase in atmospheric carbon dioxide. *J. Atmos. Sci.* 44:1211-1235.
- Mishra, R.S., M.Z Abdin, and D.C Uprety. 1999. Interactive effects of elevated CO₂ and moisture stress on the photosynthesis, water relation and growth of *Brassica* species. *Agron. Crop Sci.* 182:223-229.
- Morison, J.I.L 1985. Sensitivity of stomata and water use efficiency to high CO₂. *Plant, Cell Environ.* 8:467-474.
- Morison, J.I.L. and D.W. Lawlor. 1999. Interaction between increasing CO₂ concentration and temperature on plant growth. *Plant, Cell Environ.* 22:659-682.
- Niyogi, K.K. 1999. Photoprotection revisited: Genetic and molecular approaches. *Ann. Rev. Plant Physiol.Plant Mol.Biol.* 50:333-359.
- Palanisamy, K. 1999. Interactions of elevated CO₂ concentration and drought stress on photosynthesis in *Eucalyptus cladocalyx* F-Muell. *Photosynthetica.* 36:635-638.
- Pitelka, L and A. Ramirez-Rojas. 2001. The carbon cycle and atmospheric carbon dioxide. Pp. 184-237. *In: Houghton, J.T., Y. Ding, D.J. Griggs, M. Noguer, P.J. van der Linden, X. Dai, K. Mashell and C.A. Johnson (Eds.). Climate Change 2001: The Scientific Basis. Cambridge University Press. Cambridge.*
- Pospisilova, J. and J. Catsky 1999. Development of Water Stress under Increased Atmospheric CO₂ Concentration. *Biol. Plant.* 42 (1):1-24.
- Seneweera, S.P., O. Ghannoum, and J Conroy. 1998. High vapour pressure deficit and low soil water availability enhance shoot growth responses of a C4 grass (*Panicum coloratum* cv. Bambatsi) to CO₂ enrichment. *Aust. J. Plant Physiol.* 25:287-292.
- Sims, D., W. Cheng, Y. Lu,. and J. Seemann. 1999. Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in a sunflower canopy. *J. Exp. Bot.* 50:645-653.

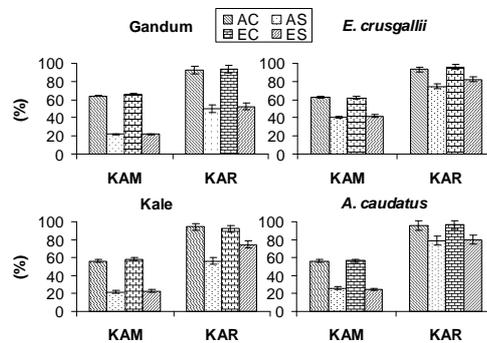
Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology* (3rd Edition). Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers. 690p.

von Caemmerer, S., M. Ludwig, A. Milgate, G.D. Farquhar, D. Price, M.R. Badger, and R.T. Furbang. 1997. Carbon isotope discrimination during C₄ photosynthesis: insights from transgenic plants. *Aust. J. Plant Physiol.* 24:487-493.

Ward, J.K., D.T Tissue, R.B. Thomas, and B.R Strain. 1999. Comparative responses of model C₃ and C₄ plants to drought in low and elevated CO₂. *Glob. Change Biol.* 5:857-867.

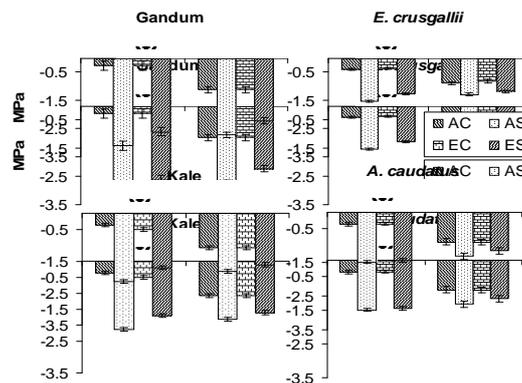
Wullschlegel., S.D., T.J. Tschaplinski, and R.J Norby. 2002. Plant water relation at elevated CO₂ – implications for water-limited environments. *Plant, Cell Environ.* 25:319-331.

Lampiran



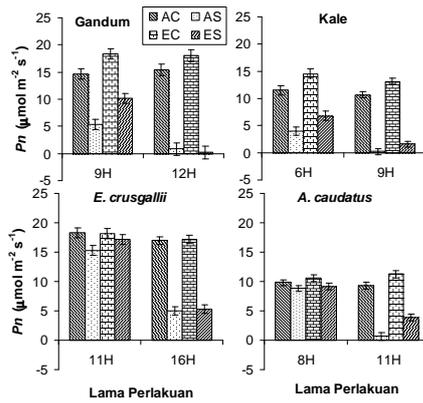
Gambar 1. Kadar air media tanam (KAM) dan kadar air relatif daun (KAR) dari gandum, kale, *E. crusgallii* dan *A. caudatus* pada akhir periode cekaman kekeringan. (AC: CO₂ normal kontrol; AS: CO₂ normal stres; EC: CO₂ tinggi kontrol; ES: CO₂ tinggi stress)

Figure 1. Water content of growth media and relative water content of leaves of wheat, *kale*, *E. crusgallii* and *A. caudatus* at the end of water stress period (AC: normal CO₂ control; AS: normal CO₂ stressed; EC: high CO₂ control; ES: high CO₂ stressed)



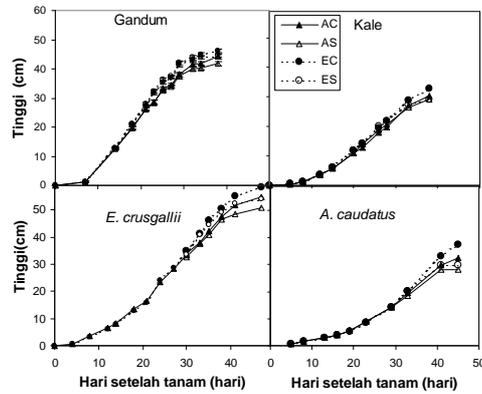
Gambar 2. Nilai potensial air (Ψ_w) dan potensial osmotic (Ψ_s) dari gandum, kale, *E. crusgallii* dan *A. caudatus* pada akhir periode cekaman kekeringan. (AC: CO₂ normal kontrol; AS: CO₂ normal stres; EC: CO₂ tinggi kontrol; ES: CO₂ tinggi stress)

Figure 2. Water potential (Ψ_w) and osmotic potential (Ψ_s) of wheat, *kale*, *E. crusgallii* and *A. caudatus* at the end of water stress period (AC: normal CO₂ control; AS: normal CO₂ stressed; EC: high CO₂ control; ES: high CO₂ stressed)



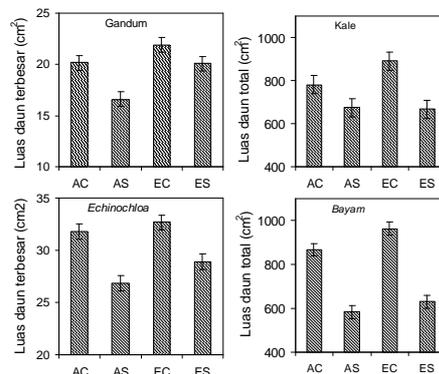
Gambar 3. Laju fotosintesis neto (P_n) dari gandum, kale, *E. crusgallii* dan *A. caudatus* pada saat mendapat cekaman kekeringan sedang (grafik sebelah kiri) dan pada akhir periode cekaman kekeringan (grafik sebelah kanan). Angka-angka menunjukkan lama waktu mendapat kekeringan (dalam satuan hari). (AC: CO₂ normal kontrol; AS: CO₂ normal stres; EC: CO₂ tinggi kontrol; ES: CO₂ tinggi stress)

Figure 3. Net photosynthetic rate (P_n) of wheat, kale, *E. crusgallii* and *A. caudatus* at the end of water stress period (AC: normal CO₂ control; AS: normal CO₂ stressed; EC: high CO₂ control; ES: high CO₂ stressed)



Gambar 4. Tinggi tanaman gandum, kale, *E. crusgallii* dan *A. caudatus* mulai dari kecambah sampai akhir periode cekaman kekeringan. (AC: CO₂ normal kontrol; AS: CO₂ normal stres; EC: CO₂ tinggi kontrol; ES: CO₂ tinggi stress).

Figure 4. Plant height of wheat, kale, *E. crusgallii* and *A. caudatus* up to the end of water stress period (AC: normal CO₂ control; AS: normal CO₂ stressed; EC: high CO₂ control; ES: high CO₂ stressed)



Gambar 5. Luas daun termuda yang berkembang penuh dari gandum dan *E. crusgallii* dan luas total daun dari kale dan *A. caudatus* pada akhir perlakuan cekaman kekeringan. (AC: CO₂ normal kontrol; AS: CO₂ normal stres; EC: CO₂ tinggi kontrol; ES: CO₂ tinggi stress)

Figure 5. Youngest leaf area of wheat, kale, *E. crusgallii* and *A. caudatus* fully developed at the end of water stress treatment (AC: normal CO₂ control; AS: normal CO₂ stressed; EC: high CO₂ control; ES: high CO₂ stressed)