

**POLA PERTUMBUHAN AWAL TANAMAN KEDELAI PADA KONDISI CEKAMAN INTENSITAS CAHAYA RENDAH DAN PEMBERIAN INHIBITOR PLASTIDA (UJI CEPAT TOLERANSI KEDELAI TERHADAP CEKAMAN NAUNGAN)**  
*Seedling Growth Pattern of Soybean under Low Light Intensity Stress and Application of Plastid Inhibitors (Quick Test for Soybean Tolerance to Shade Stress)*

Kisman

**ABSTRAK**

Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui pola pertumbuhan awal tanaman kedelai pada kondisi cekaman intensitas cahaya rendah dan pemberian inhibitor plastida. Percobaan disusun berdasarkan rancangan acak lengkap pola faktorial dengan tiga faktor: faktor genotipe ( $G_1$  = genotipe toleran, varietas Ceneng;  $G_2$  = genotipe peka, varietas Godek), faktor jenis inhibitor plastida ( $I_1$  = kontrol/aquades,  $I_2$  = *lincomycin*, dan  $I_3$  = *chloramphenicol*), dan faktor cahaya ( $L_1$  = terang total dan  $L_2$  = gelap total). Dengan demikian terdapat 12 kombinasi perlakuan dan masing-masing perlakuan diulang tiga kali. Hasil penelitian menunjukkan bahwa: (i) Benih kedelai yang ditumbuhkan pada kondisi cahaya penuh menunjukkan perkembangan awal mengikuti pola fotomorfogenesis dengan ciri-ciri kandungan klorofil *a* dan *b* yang lebih tinggi, kotiledon dan hipokotil berwarna hijau, tumbuh bulu akar yang lebih banyak, hipokotilnya lebih pendek dan kuat, posisi kotiledon tegak dan kotiledon berkembang dengan baik dan terbuka. Sebaliknya, perkembangan kecambah kedelai pada kondisi gelap total mengikuti pola skotomorfogenesis dengan ciri-ciri kandungan klorofil *a* dan *b* rendah, kotiledon dan hipokotil berwarna pucat, tidak tumbuh bulu akar, hipokotilnya lebih panjang dan ramping, posisi kotiledon mernduk dan kotiledon tidak berkembang dengan baik dan masih tertutup. (ii) Pemberian inhibitor translasi plastida (*lincomycin* dan *chloramphenicol*) dapat menghambat pembentukan klorofil (khususnya klorofil *a*), keduanya tidak memberikan penghambatan yang berbeda. (iii) Kedelai toleran dan peka naungan tidak menunjukkan pola perkembangan awal yang berbeda pada kondisi cekaman cahaya dan jenis inhibitor plastida.

Kata kunci: kedelai, stress naungan, inhibitor plastida, fotomorfogenesis, skotomorfogenesis

**ABSTRACT**

*Aim of the study was to know the seedling growth pattern of soybean under the effect of low light intensity stress and plastid inhibitors. The study was conducted using factorial in completely randomized design (CRD) with three factors: soybean genotypes ( $G_1$  = tolerant genotype, Ceneng;  $G_2$  = sensitive genotype, Godek); plastid inhibitor ( $I_1$  = control/aquadest,  $I_2$  = *lincomycin*,  $I_3$  = *chloramphenicol*); and light ( $L_1$  = light,  $L_2$  = dark), each combination was in three replicates. Results of the study showed that: (i) seedling growth pattern of soybean germinated under fully light was in photomorphogenesis as indicated by higher contents of chlorophyll *a* and *b*, green color of cotyledons and hypocotyls, more root hairs, shorter and stronger hypocotyls, no apical hock, and well developed and opened cotyledons. Contrastly, under dark condition, growth pattern of soybean seedling was in scotomorphogenesis as indicated by lower contents of chlorophyll *a* and *b*, pale color of cotyledons and hypocotyls, less root hairs, longer and weaker hypocotyls, along with apical hock, and cotyledons were not develop and open. (ii) Application of plastid inhibitors (*lincomycin* and *chloramphenicol*) prevented the formation of chlorophyll (especially for chl *a*) though no significant different on both. (iii) No difference between tolerant genotype and sensitive genotypes of soybean on seedling growth pattern under low light intensity stress and the application of plastid inhibitors.*

*Keywords: soybean, shade stress, plastid inhibitor, photomorphogenesis, scotomorphogenesis*

<sup>1</sup> PS. Pemuliaan Tanaman, Fakultas Pertanian Universitas Mataram

**PENDAHULUAN**

Kedelai merupakan salah satu komoditi tanaman pangan yang mendapat perhatian serius untuk dikembangkan sebagai tanaman sela di bawah tegakan tanaman perkebunan, hutan tanaman industri atau ditumpangsarikan dengan tanaman semusim lainnya. Adanya naungan kanopi dari tanaman yang lebih tinggi menyebabkany cahaya menjadi kendala utama atau faktor pembatas bagi pertumbuhan dan perkembangan kedelai. Penelitian

aspek fisiologi seperti mekanisme adaptasi dan respon pertumbuhan dan perkembangan kedelai terhadap cekaman naungan sudah didokumentasikan dengan baik (Khumaida, 2002; Sopandie, *et al.*, 2006; Kisman, *et al.*, 2007; Muhuria, 2007). Hal yang belum banyak dilaporkan adalah respon tanaman kedelai terhadap cekaman naungan pada fase awal pertumbuhan.



Gambar 1. Penataan perlakuan genotipe dan inhibitor di dalam ruangan pertumbuhan dengan keadaan cahaya penuh (29.7 – 31.2 kilolux) ( $L_1$ ) dan tanpa cahaya (gelap total) ( $L_2$ )

Figure 1. Lay out of genotype and inhibitor treatments in growth room under fully light (29.7 – 31.2 kilolux) ( $L_1$ ) and dark ( $L_2$ ) conditions

Khusus pada tahap awal pertumbuhan tanaman, cahaya merupakan faktor penting, karena selain berperan dominan pada proses fotosintesis, juga sebagai pengendali, pemicu dan modulator respon morfogenesis (McNellis dan Deng, 1995). Dalam mempelajari pola perkembangan awal suatu tanaman tingkat tinggi terhadap kondisi cahaya penuh (*in light grown*) dan tanpa cahaya (*in dark grown*), McNellis dan Deng (1995) menjadikan tanaman kedelai sebagai tanaman contoh selain *Arabidopsis* karena tanaman tersebut memiliki tingkat kepekaan yang tinggi terhadap cahaya, memiliki ciri morfologi yang mudah diamati pada tahap awal perkembangannya dan yang tak kalah pentingnya adalah karena tanaman kedelai termasuk tanaman yang tidak efisien dalam penggunaan cahaya.

Berdasarkan ketergantungannya terhadap cahaya (*light dependent*), pola perkembangan suatu tanaman (tanaman tingkat tinggi) dapat digolongkan menjadi pola skotomorfogenesis dan fotomorfogenesis (Staub dan Deng, 1996; Sullivan dan Gray, 1999). Pola skotomorfogenesis (*etiolated*) merupakan pola perkembangan awal tanaman yang akibat tidak mendapatkan cahaya (*in dark-grown*) secara terus menerus selama perkecambahan, tanaman memiliki karakteristik: hipokotil panjang, apikal hook, kotiledon yang tertutup, kandungan klorofil rendah, dan tingkat ekspresi gen fotosintesis yang rendah. Hal ini karena terganggunya sistem kerja enzim NADPH-protoklorofil oksidoreduktase (POR), enzim yang sangat tergantung cahaya (*light-dependent enzyme*), yang mereduksi protoklorofil menjadi klorofil sehingga proses biosintesis klorofil menjadi terganggu (Holtorf, *et al.*, 1995; Sundqvist dan Dahlin, 1997). Pola fotomorfogenesis

(*deetiolated*) merupakan pola perkembangan awal tanaman yang selama perkecambahan mendapatkan cahaya penuh terus menerus (*in light-grown*). Pola perkembangan ini dicirikan antara lain hipokotil yang pendek, tidak mempunyai apikal hook, kedua kotiledon membuka dan berkembang dengan baik, kandungan klorofil tinggi, dan tingkat ekspresi gen fotosintesis yang tinggi.

Gen-gen fotosintetik yang berasal dari inti yang terkait dengan adaptasi tanaman terhadap naungan, pada saat menerima cahaya langsung memicu perubahan morfologi dan anatomi seperti merangsang pertumbuhan panjang hipokotil dan petiole, daun mengarah ke atas (*hyponasty*), penurunan perkembangan daun, pengurangan percabangan, percepatan pembungaan dan pengurangan sumber cadangan untuk disimpan dan reproduksi (Ballare, 1999; Morelli dan Ruberti, 2002).

Gen-gen inti mengatur jumlah ion dan asam amino tertentu pada sitoplasma yang dapat mempengaruhi kemampuan plastida untuk tumbuh dan berkembang. Pada tahap berikutnya, perkembangan dan diferensiasi plastida memerlukan enzim, enzim subunit, yang dikendalikan gen inti. Gen-gen inti ini mempengaruhi taraf transkrip gen kloroplas, transkripsi dan translasi gen kloroplas, dan stabilitas protein produk gen plastida (Hatchel, 1997).

Tingkat ekspresi gen inti untuk proses fotosintesis selain terkait erat dengan kloroplas juga ditentukan oleh ada tidaknya signal yang berasal dari plastida. Sebagaimana yang dilaporkan Sundqvist dan Dahlin (1997), proses fotosintesis yang terjadi di dalam kloroplast didukung oleh perkembangan struktur plastida yang berkorelasi erat dengan klorofil yang terbentuk dari rangkaian

Tabel 1. Hasil analisis ragam klorofil *a*, klorofil *b*, dan panjang hipokotil pada berbagai perlakuan genotipe (G), inhibitor (I), dan cahaya (L) dan interaksinya  
 Table 1. *Variance analysis of chlorophyll a, chlorophyll b, and length of hypocotyls of soybean based on single factor and their interactions*

Sumber Keragaman	Derajat bebas	Kuadrat Tengah		
		Klorofil a	Klorofil b	Panjang hipokotil
Genotipe (G)	1	0.0031 <sup>tn</sup>	0.00125 <sup>tn</sup>	14.567 <sup>tn</sup>
Cahaya (L)	1	0.0963**	0.06018**	103.023**
Inhibitor (I)	2	0.0056*	0.00087 <sup>tn</sup>	2.793 <sup>tn</sup>
G x L	1	0.0020 <sup>tn</sup>	0.00023 <sup>tn</sup>	0.014 <sup>tn</sup>
G x I	2	0.0041 <sup>tn</sup>	0.00130 <sup>tn</sup>	1.481 <sup>tn</sup>
L x I	2	0.0063*	0.00136 <sup>tn</sup>	1.672 <sup>tn</sup>
G x L x I	2	0.0045 <sup>tn</sup>	0.00156 <sup>tn</sup>	5.724 <sup>tn</sup>
Galat	24	0.0016	0.00054	4.640
Total	35	-	-	-

Keterangan: tn = berpengaruh tidak nyata, \* = berpengaruh nyata (taraf nyata 5%), dan \*\* = berpengaruh sangat nyata (taraf nyata 1%)

proses reduksi protoklorofilide menjadi klorofilide melalui tindak NADPH-protoklorofilide oksidoreduktase (POR).

Beberapa hasil penelitian juga menunjukkan bahwa proses sintesis signal plastida dipengaruhi oleh adanya senyawa-senyawa inhibitor, seperti *chloramphenicol*, *lincomycin*, dan *erythromycin*. Dilaporkan pula bahwa senyawa-senyawa tersebut efektif menghambat atau menurunkan tingkat ekspresi gen inti (melalui penurunan akumulasi transkrip) untuk proses fotosintesis manakala diaplikasikan pada awal perkecambahan yaitu dalam kurun waktu selama 3 sampai 5 hari sejak perkecambahan. Dengan demikian, maka cahaya dan perkembangan plastida keduanya merupakan faktor penting dalam ekspresi gen fotosintesis. Bahkan dilaporkan sebelumnya bahwa kedua faktor tersebut melakukan *merger* terlebih dahulu sebelum pengaturan ekspresi gen fotosintesis, kemudian melalui *trans-acting factor* dapat mempengaruhi ekspresi gen (Sullivan dan Gray, 1999).

Tujuan penelitian ini adalah untuk mengetahui pola pertumbuhan awal tanaman kedelai pada kondisi cekaman intensitas cahaya rendah dan pemberian inhibitor plastida.

## BAHAN DAN METODE

Bahan-bahan yang digunakan meliputi: benih kedelai, aquades, alkohol 70%, sodium hypochlorit 10%, lincomycin, chloramphenicol, aluminium foil, plat gabus, kertas saring, dan kapas. Alat-alat yang digunakan meliputi: cawan petri, tabung reaksi, gunting, pinset, *laminar air flow cabinet*, mortar, corong gelas, spektrofotometer, labu ukur, pengaduk, lampu neon 15 watt, dan kamera digital.

Percobaan disusun menggunakan rancangan acak lengkap (RAL) pola faktorial dengan tiga faktor. Faktor pertama adalah genotipe (G) terdiri dari dua taraf ( $G_1$  = genotipe toleran Ceneng dan  $G_2$  = genotipe peka Godek), faktor kedua adalah jenis inhibitor (I) terdiri dari tiga taraf ( $I_1$  = kontrol/aquades,  $I_2$  = *lincomycin*, dan  $I_3$  = *chloramphenicol*), dan faktor ketiga adalah cahaya (L) terdiri dari dua taraf ( $L_1$  = cahaya penuh dan  $L_2$  = gelap total). Dengan demikian terdapat 12 kombinasi perlakuan dan masing-masing perlakuan diulang tiga kali sehingga diperoleh 36 satuan percobaan.

Tabel 2. Pengaruh perlakuan cahaya terhadap klorofil *a*, klorofil *b* dan panjang hipokotil  
 Table 2. *Effect of light on contents of chlorophyll a, chlorophyll b, and length of hypocotyl*

Cahaya	Beda rata-rata		
	Klorofil <i>a</i> (mg/g)	Klorofil <i>b</i> (mg/g)	Pjg. Hipokotil (cm)
Cahaya penuh ( $L_1$ )	0.816 a	0.797 a	3.383 b
Gelap total ( $L_2$ )	0.712 b	0.715 b	6.787 a

Keterangan: Angka-angka pada kolom yang sama dan diikuti huruf yang sama, tidak berbeda nyata menurut uji Jarak Duncan pada taraf kepercayaan 95%

Tabel 3. Rata-rata kandungan klorofil *a* pada berbagai taraf perlakuan inhibitor (I)  
 Table 3. Means of chlorophyll *a* content on several levels of plastid inhibitor (I)

Inhibitor	Klorofil <i>a</i> (mg/g)
Kontrol (I <sub>1</sub> )	0.789 a
<i>Lincomycin</i> (I <sub>2</sub> )	0.751 b
<i>Chloramphenicol</i> (I <sub>3</sub> )	0.752 b

Keterangan: Angka-angka yang diikuti huruf yang sama, tidak berbeda nyata menurut uji Jarak Duncan pada taraf kepercayaan 95%

Benih kedelai toleran cahaya rendah (genotipe Ceneng) dan peka cahaya rendah (genotipe Godek) disterilkan dengan merendam benih di dalam alkohol 70% selama 5 menit kemudian di dalam *Na-hypochlorit* 10% selama 10 menit. Benih-benih tersebut kemudian diinkubasi ke dalam perlakuan jenis inhibitor (*lincomycin* 5.0 mM dan *chloramphenicol* 5.0 mM) dan kontrol (aquades) selama 4 jam. Selanjutnya, benih-benih dipindahkan ke cawan petri steril yang masing-masing dilapisi kertas saring steril dan diberikan 10 ml larutan inhibitor. Benih-benih dari kelompok yang sama juga dimasukkan ke dalam tabung reaksi steril yang telah berisi 10 ml larutan inhibitor kemudian ditutup dengan kapas. Cawan petri dan tabung reaksi berisi benih yang telah memperoleh perlakuan ini dipindahkan ke dalam perlakuan cahaya (Gambar 1) dan dikecambahkan selama 7 hari.

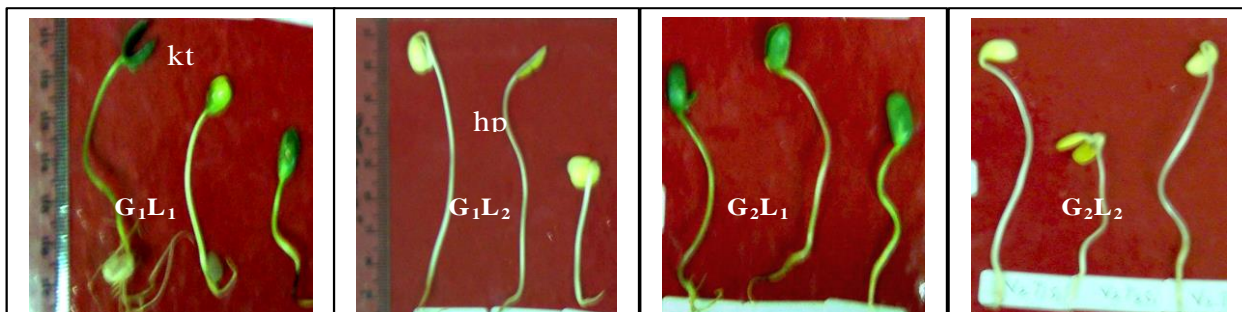
Untuk mengetahui pengaruh inhibitor dan cahaya terhadap genotipe kedelai yang dicobakan, dilakukan pengamatan yang meliputi: posisi kotiledon (terbuka/tertutup), tegak atau merunduk (*apical hock*), panjang hipokotil, kandungan klorofil *a* dan klorofil *b* pada kotiledon dan hipokotil.

Pengamatan dengan mendata atau mengukur langsung dilakukan terhadap posisi kotiledon (terbuka/tertutup), tegak atau merunduk kebawah (*apical hock*), dan panjang hipokotil. Kandungan klorofil *a* dan *b* dianalisis menggunakan metode Arnon (1949). Warna hipokotil diamati menggunakan Tabel *Colour Chart*. Hasil pengamatan kandungan klorofil selanjutnya dianalisis menggunakan analisis sidik ragam (anova). Uji lanjut beda perlakuan dilakukan menggunakan Uji Jarak Duncan pada taraf kepercayaan 95%.

#### HASIL DAN PEMBAHASAN

Hasil analisis ragam klorofil *a*, klorofil *b*, dan panjang hipokotil pada berbagai taraf perlakuan genotipe (G), inhibitor (I), dan cahaya (L) serta kombinasinya disajikan Tabel 1.

Terlihat pada Tabel 1 bahwa kandungan klorofil *a* dipengaruhi oleh faktor cahaya, inhibitor plastida, dan interaksi antara cahaya dan inhibitor. Sedangkan kandungan klorofil *b* dan panjang hipokotil hanya dipengaruhi oleh faktor cahaya saja. Hal ini menunjukkan bahwa faktor cahaya berperan sangat dominan terhadap kandungan klorofil maupun pertumbuhan panjang hipokotil selama pertumbuhan awal tanaman kedelai.



Gambar 2. Perbandingan warna kotiledon, warna hipokotil dan panjang hipokotil dari genotipe dan kondisi cahaya berbeda. (G1 = toleran, G2 = peka, L1 = cahaya penuh/terang, L2 = gelap total, hp = hipokotil, kt = kotiledon)

Figure 2. Comparison of cotyledon colour, length and colour of hypocotyls of soybean under light and dark conditions

Tabel 4. Rata-rata klorofil a pada berbagai taraf interaksi cahaya (L) dengan inhibitor plastida (I)

Table 4. Means of chlorophyll a content of soybean under light and plastid inhibitor interaction

Cahaya (L)	Inhibitor (I)	Rata-rata Klorofil a (mg/g)
Cahaya penuh (L <sub>1</sub> )	Kontrol (I <sub>1</sub> )	0.867 a
	<i>Lincomycin</i> (I <sub>2</sub> )	0.787 b
	<i>Chloramphenicol</i> (I <sub>3</sub> )	0.793 b
Gelap total (L <sub>2</sub> )	Kontrol (I <sub>1</sub> )	0.711 c
	<i>Lincomycin</i> (I <sub>2</sub> )	0.715 c
	<i>Chloramphenicol</i> (I <sub>3</sub> )	0.711 c

Keterangan: Angka-angka yang diikuti huruf yang sama, tidak berbeda nyata menurut uji Jarak Duncan pada taraf kepercayaan 95%

Tabel 5. Posisi kotiledon kecambah kedelai toleran dan peka cahaya rendah pada cahaya penuh dan gelap total, pemberian inhibitor plastida (I), dan interaksinya

Table 5. Position of cotyledon of shade tolerant and sensitive soybean in germination stage under light and dark conditions, application of plastid inhibitor, and their interactions

Genotipe (G)	Cahaya (L)	Inhibitor (I)		
		Kontrol (I <sub>1</sub> )	<i>Lincomycin</i> (I <sub>2</sub> )	<i>Chloramphenicol</i> (I <sub>3</sub> )
Ceneng (G <sub>1</sub> )	Cahaya penuh (L <sub>1</sub> )	Terbuka	Terbuka	Tertutup
	Gelap total (L <sub>2</sub> )	Terbuka	Terbuka	Tertutup
Godek (G <sub>2</sub> )	Cahaya penuh (L <sub>1</sub> )	Tertutup	Terbuka	Tertutup
	Gelap total (L <sub>2</sub> )	Tertutup	Tertutup	Tertutup

Hasil penelitian ini berbeda dengan yang dilaporkan Kisman *et al.* (2007), dimana genotipe toleran (Ceneng) dan peka naungan (Godek) memberikan respon yang berbeda terutama kandungan klorofil b terhadap cekaman intensitas cahaya rendah pada fase vegetatif. Pada kondisi gelap total, kandungan klorofil b lebih tinggi pada genotipe Ceneng dibanding genotipe peka Godek.

Perlakuan cahaya penuh dan perlakuan gelap total pada fase perkecambahan berpengaruh sangat nyata baik terhadap kandungan klorofil a, klorofil b, maupun panjang hipokotil (Tabel 1). Benih kedelai yang dikecambahkan pada kondisi cahaya penuh dapat meningkatkan kandungan klorofil a dan b, namun tidak mempercepat pertumbuhan panjang hipokotil. Panjang hipokotil lebih tinggi pada kondisi gelap total dibanding kondisi cahaya penuh (Tabel 2).

Pemberian inhibitor plastid (I) hanya berpengaruh nyata terhadap klorofil a (Tabel 1). Kandungan klorofil a tertinggi ditunjukkan pada perlakuan tanpa inhibitor (aquades = I<sub>1</sub>) dan berbeda nyata dengan perlakuan lainnya (Tabel 3). Pemberian inhibitor *lincomycin* (I<sub>2</sub>) dan *chloramphenicol* (I<sub>3</sub>) menghasilkan efek penghambatan klorofil yang sama. Hasil ini sesuai CropAgro, Vol 1 No 2 – Juli 2008

dengan hasil penelitian Sullivan dan Gray (1999) sebelumnya bahwa inhibitor translasi plastida seperti *lincomycin*, *erythromycin* dan *chloramphenicol* mampu menghambat atau menurunkan tingkat ekspresi (melalui penurunan akumulasi transkrip) gen inti untuk proses fotosintesis berupa klorofil a dan klorofil b apabila diberikan pada awal perkecambahan yaitu antara 3 sampai 5 hari sejak perkecambahan. Ini berarti bahwa inhibitor tersebut mampu menghambat kerja enzim NADPH-protoklorofilide oksidoreduktase (POR), enzim yang sangat tergantung cahaya (*light-dependent enzyme*), yang bekerja mereduksi protoklorofilide menjadi klorofilide sehingga proses biosintesis klorofil menjadi terganggu (Holtorf, *et al.*, 1995; Sundqvist dan Dahlin, 1997).

Interaksi antara cahaya dan inhibitor hanya berpengaruh nyata terhadap klorofil a (Tabel 1). Kandungan klorofil a (0.87 mg/g) tertinggi diperoleh pada kecambah yang ditumbuhkan pada kondisi cahaya penuh tanpa diberikan inhibitor, berbeda nyata dengan interaksi lainnya (Tabel 4). Kedelai yang dikecambahkan pada kondisi gelap total (L<sub>2</sub>) dengan pemberian inhibitor plastida menunjukkan kandungan klorofil a yang paling rendah (0.71 mg/g).



Posisi kotiledon (terbuka atau tertutup) mengindikasikan adanya pengaruh semua faktor baik faktor tunggal (genotipe, cahaya, inhibitor plastida) maupun interaksinya. Tabel 5 menunjukkan bahwa genotipe toleran cahaya rendah (Ceneng, G1) menghasilkan kecambah dengan kotiledon terbuka baik pada kondisi cahaya penuh ataupun gelap total, pemberian *lincomycin* atau kontrol, kecuali pemberian chloramphenicol. Genotipe peka cahaya rendah (Godek, G2) menghasilkan kecambah dengan kotiledon tertutup baik pada kondisi cahaya atau tanpa cahaya, pemberian inhibitor atau tidak (kontrol) kecuali pemberian *lincomycin*.

Kandungan klorofil *a* dan klorofil *b* tertinggi diperoleh pada perlakuan cahaya penuh, sedangkan hipokotil terpanjang diperoleh pada perlakuan tanpa cahaya (Tabel 3). Pada Tabel 4 juga terlihat peran cahaya terhadap pembentukan klorofil *a* sangat dominan pada interaksi antara inhibitor dan cahaya. Kotiledon terbuka diperoleh pada perlakuan cahaya penuh dan genotipe toleran (Ceneng) (Tabel 5). Pada perlakuan cahaya penuh, warna kotiledon dan hipokotil sebagian besar berwarna hijau (*green*), sedangkan untuk perlakuan gelap total, sebagian besar berwarna pucat (*pale*) (berdasarkan Tabel *Colour Chart*), sebagaimana disajikan pada Gambar 2.

Perlakuan cahaya penuh juga merangsang pembentukan akar dan bulu akar yang lebih banyak dari pada perlakuan gelap total (Gambar 2). Fenomena ini lebih mendekati pola perkembangan skotomorfogenesis dan fotomorfogenesis yang diusulkan McNellis dan Deng (1995); Staub dan Deng (1996); Sullivan dan Gray (1999). Menurut McNellis dan Deng (1995), cahaya selain berperan dominan pada proses fotosintesis, juga sebagai pengendali, pemicu dan modulator respon morfogenesis khususnya pada tahap awal pertumbuhan tanaman. Staub dan Deng (1996); Sullivan dan Gray (1999) menggolongkan pola perkembangan tanaman kedalam pola skotomorfogenesis dan fotomorfogenesis berdasarkan ketergantungannya terhadap cahaya (*light dependent*).

Pola skotomorfogenesis (*etiolated*) merupakan pola perkembangan awal tanaman tanpa cahaya (*in dark-grown*) secara terus menerus selama perkecambahan dengan ciri-ciri: tingkat ekspresi gen fotosintesis yang rendah, kandungan klorofil rendah, hipokotil panjang, posisi kotiledon merunduk (*apical hook*), dan kotiledon tertutup. Hal ini karena terganggunya sistem kerja enzim NADPH-protoklorofilide oksidoreduktase (POR), enzim yang sangat tergantung cahaya (*light-dependent enzyme*), yang mereduksi protoklorofilide menjadi klorofilide sehingga

proses biosintesis klorofil (*chl a/b*) menjadi terganggu (Holtorf, *et al.*, 1995; Sundqvist dan Dahlin, 1997). Menurut Lawlor (1987), penambahan H<sup>+</sup> pada *protochlorophyllide* menghasilkan *chlorophyllide a* kemudian menjadi klorofil *a*, proses ini sangat dipengaruhi oleh cahaya. Grant (1977) melaporkan bahwa tanaman yang tumbuh dalam kondisi gelap tidak mengandung klorofil *a*. Tumbuhan seperti ini biasanya berwarna kuning dan tumbuh memanjang dengan batang lemah, perkembangan daun yang tertekan. Tumbuhan dengan ciri-ciri tersebut disebut mengalami etiolasi. Menurut Schoefs dan Bertrand (1997), apabila tanaman dalam kondisi gelap, daun atau kotiledonnya mengakumulasi *Pchlide* dalam jumlah sedikit yang mengindikasikan bahwa seluruh enzim dalam proses biokimia bekerja secara aktif sehingga klorofil yang terbentuk juga sedikit dan kecambah tidak tampak hijau. Setelah kurang lebih 6 hari (untuk monokotiledon) atau 10 hari (untuk dikotiledon) pada kondisi gelap, terjadi penurunan akumulasi *Pchlide*.

Penurunan ini diduga akibat dari penghambatan balik dari sintesis asam  $\delta$ -amino-laevulinat ( $\delta$ -ALA) oleh *Pchlide*.

Pola fotomorfogenesis (*deetiolated*) merupakan pola perkembangan awal tanaman yang selama perkecambahan mendapatkan cahaya penuh terus menerus (*in light-grown*). Pola perkembangan ini dicirikan antara lain hipokotil yang pendek, tidak mempunyai apikal hook, kedua kotiledon membuka dan berkembang dengan baik, kandungan klorofil tinggi, dan tingkat ekspresi gen fotosintesis yang tinggi. Cahaya menstimulasi terekspresinya gen-gen yang aktif cahaya (*light-activated gene*) seperti gen-gen fotosintesis. Pada pola fotomorfogenesis, cahaya ditangkap fotoreseptor (berupa fitokrom) yang menonaktifkan kerja gen *DET* dan *COP* akibatnya gen-gen fotosintesis menjadi terekspresi dan produk akhirnya berupa pembentukan klorofil *a* dan *b*. Howel (1998) menjelaskan bahwa pada tanaman *Arabidopsis* terdapat gen *DET* dan *COP* yang mengatur alur (*pathway*) fotomorfogenesis. Pada kondisi cahaya penuh kedua gen tersebut tidak aktif sehingga cahaya dapat menstimulasi terekspresinya gen-gen fotosintesis yang aktif cahaya (*light-activated genes*). Sedangkan pada kondisi gelap total, kedua gen tersebut aktif sehingga *light-activated gene* tidak terekspresi.

## KESIMPULAN

Berdasarkan hasil dan pembahasan maka dapat dibuat beberapa kesimpulan sebagai berikut:

1. Benih kedelai yang ditumbuhkan pada kondisi cahaya penuh menunjukkan pertumbuhan awal mengikuti pola fotomorfogenesis dengan ciri-ciri kandungan

klorofil *a* dan *b* yang lebih tinggi, kotiledon dan hipokotil berwarna hijau, hipokotil lebih pendek dan kuat, kotiledon dengan posisi tegak, berkembang dengan baik dan terbuka. Sebaliknya, pertumbuhan awal kedelai pada kondisi gelap total mengikuti pola sktomorfogenesis dengan penampakan kandungan klorofil *a* dan *b* yang rendah, kotiledon dan hipokotil berwarna pucat, tidak tumbuh bulu akar, hipokotil lebih panjang dan ramping, kotiledon dengan posisi merunduk (*apical hook*), tidak berkembang dengan baik dan masih tertutup.

2. Pemberian inhibitor plastida (*lincomycin* dan *chloramphenicol*) dapat menghambat pembentukan klorofil (khususnya klorofil *a*), keduanya tidak memberikan penghambatan yang berbeda.
3. Kedelai toleran dan peka naungan tidak menunjukkan pola perkembangan awal yang berbeda terhadap kondisi cahaya dan jenis inhibitor plastida.

#### DAFTAR PUSTAKA

- Arnon, D.I. 1949. Cooper enzymes in isolated chloroplast, polyphenol oxidase in *Beta vulgaris*. *Plant Physiol* 24:1-15.
- Ballare, C.L. 1999. Keeping up with the neighbours: phytochrome sensing and other signalling mechanisms. *Trends Plant Sci* 4:97-102.
- Grant, R.H. 1997. Partitioning of biologically active radiation in plant canopies. *Int. J. Biometeorol.* 40:26-40
- Hachtel, W. 1997. DNA and gene expression in photosynthetic plastids (chloroplasts). Di dalam: Pessarackli, editor. *Hand Book of Photosynthesis*. New York: Marcel Dekker, Inc. hlm 331-348.
- Holtorf, H., S. Reinbothe, C. Reinbothe, B. Bereza, and K. Apel. 1995. Two routes of chlorophyllide synthesis that are differentially regulated by light in barley (*Hordeum vulgare* L.). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92:3254-3258.
- Howell, S.H. 1998. Molecular Genetics of Plant Development. Cambridge University Press. Pp 83-102
- Khumaida N. 2002. Studies on adaptability of soybean and upland rice to shade stress [dissertation]. The University of Tokyo, Tokyo.
- Kisman, N. Khumaida, Trikoesoemaningtyas, Sobir, D. Sopandie. 2007. Karakter Morfo-Fisiologi Daun, Penciri Adaptasi Kedelai terhadap Intensitas Cahaya Rendah. *Bul. Agron.* 35:96-102
- Lawlor, D.W. 1987. *Photosynthesis: Metabolism, Control and Physiology*. Singapore: Longman Singapore Publisher Ltd.
- McNellis, T.W. and X.W. Deng. 1995. Light control of seedling morphogenetic pattern. *The Plant Cell*, 7:1749-1761.
- Morelli, G., and I. Ruberti. 2002 Light and shade in the photocontrol of Arabidopsis growth. *Trends Plant Sci*, 7:399-404.
- Muhuria L. 2007. Mekanisme fisiologi dan pewarisan sifat toleransi kedelai (*Glycine max* L. Merrill) terhadap intensitas cahaya rendah [disertasi]. Program Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor. Bogor:
- Schoefs, B. and M. Bertrand. 1997. Chlorophyll Biosynthesis. P49-69 P241-256. in Pessarackli (ed). *Hand Book of Photosynthesis*. Marcel Dekker, Inc. New York
- Sopandie, D., Trikoesoemaningtyas, N. Khumaida. 2006. Fisiologi, genetik dan molekuler adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah: pengembangan varietas unggul kedelai sebagai tanaman sela. Laporan Akhir Penelitian Hibah Tim Pascasarjana Angkatan II 2004-2006. Lembaga Penelitian dan Pemberdayaan Masyarakat, IPB, Bogor.
- Staub, J.M. and X.W. Deng. 1996. Light signal transduction in plants. *Photochem Photobiol* 64: 897-905
- Sullivan, J.A. and J.C. Gray. 1999. Plastid translation is required for the expression of nuclear photosynthesis genes in the dark and in roots of the pea *lip1* mutant. *The Plant Cell*, 11:1-21.
- Sundqvist, C. and C. Dahlin. 1997. With chlorophyll pigments from prolamellar bodies to light-harvesting complexes. *Physiologia Plantarum*, 100:748-759.