

Review Aktivitas Fotosintesis pada Tanaman Sorgum (*Sorghum bicolor*) dalam Kondisi Cekaman Kekeringan

Mukhamad Su'udi^{1*}, Arsetyo Rahardianto¹, Miatin Alvin Septianasari¹, Veren Yuliana Saputri¹
Dwi Setyati¹, Fuad Bahrul Ulum¹

¹Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam (FMIPA) Universitas Jember
Jl Kalimantan No 37 Krajan Timur Sumbersari Jember 68121 Jawa Timur

*msuudi52@gmail.com

DOI: <https://doi.org/10.21107/rekayasa.v15i2.9799>

ABSTRACT

Sorghum (Sorghum bicolor L. Moench) is a cereal crop that has the potential to be developed in Indonesia as a food, feed and industrial crop. Sorghum is a C4 plant that has the advantage of efficiency in hot and dry environments. Drought stress is one of the most limiting environmental factors for crop productivity worldwide, and can be caused by water deficits in the soil and in the atmosphere. On the decreasing leaf water status, the rate of CO2 assimilation and the conductance of stomata decreased rapidly. The CO2 concentration mechanism is able to saturate C4 photosynthesis under the relatively low intercellular CO2 concentration. In addition, CO2 photorespiration is likely to be repaired before it exits the bundle sheath cells. The effects of non-stomatal factors include reduced activity of photosynthetic enzymes, inhibition of nitrate assimilation, induction of premature aging, and changes in leaf anatomy. Photosynthesis in C4 plants, including sorghum, involves, others, the PEPC and Rubisco enzymes. Drought can also trigger oxidative stress, which is an environmental condition that has increased Reactive Oxygen Species (ROS) due to an over reduction of the photosynthesis process.

Key words : C₄ plant, drought stress, enzyme, photosynthesis, *Sorghum bicolor*

PENDAHULUAN

Kekeringan merupakan salah satu stres abiotik yang sangat penting untuk dipahami pada tanaman. Hal ini dikarenakan stres abiotik kekeringan berpengaruh pada pertumbuhan tanaman dan produktivitasnya (Ahuja *et al.*, 2010). Kekeringan juga menjadi penyebab umum banyak negara kekurangan bahan makanan akibat produktivitas tanaman yang menurun sehingga gagal panen (Kogan *et al.*, 2019). Umumnya tanaman mengalami tiga strategi dalam menghadapi kekeringan seperti *drought escape*, *drought avoidance* dan *drought tolerance* (Osmolovskaya *et al.*, 2018). Selama menghadapi kekeringan, tanaman akan mengalami beberapa perubahan sebagai upaya untuk dapat tetap bertahan di bawah kondisi kekeringan. Stres tersebut dapat berupa pada tingkat molekuler, biokimia dan fisiologi (Panahi *et al.*, 2014). Pada tingkat molekuler, respon terhadap cekaman

kekeringan meliputi mekanisme regulasi ekspresi gen saat transkripsi dan pasca transkripsi (Abdel-Ghany *et al.*, 2020; Ahuja *et al.*, 2010; Filichkin *et al.*, 2018; Takahashi *et al.*, 2018). Modulasi transkripsi dapat memicu ekspresi gen berbeda yang berfungsi dalam sejumlah jalur metabolisme dan perubahan fisiologi untuk melindungi tanaman dari kerusakan seluler akibat cekaman kekeringan (Abdel-Ghany *et al.*, 2020).

Sorghum (Gambar 1) merupakan tumbuhan C₄ dengan subtype NADP-ME dikenal dapat beradaptasi pada kondisi kekeringan dan suhu yang tinggi (Ghannoum, 2009). Hal tersebut didukung oleh karakter morfologi dan anatomi (seperti daunnya yang mengandung lapisan lilin yang tebal dan mempunyai sistem perakaran yang dalam), respon fisiologi (seperti penyesuaian tekanan osmotik) serta sejumlah mekanisme yang mendukung sorgum di bawah kondisi kekeringan

Cite this as:

Su'udi, M., Rahardianto, A., Septianasari, M.A, Saputri, V.Y, Setyawati, D & Ulum, F.B. (2022). Review Aktivitas Fotosintesis pada Tanaman Sorgum (*Sorghum bicolor*) dalam Kondisi Cekaman Kekeringan. *Rekayasa* 15 (2). 143-150 pp.
doi: <https://doi.org/10.21107/rekayasa.v15i2.9799>

Article History:

Received: Jan, 29th 2021; **Accepted:** July, 8th 2022

Rekayasa ISSN: 2502-5325 has been Accredited by Ristekdikti (Arjuna) Decree: No. 23/E/KPT/2019 August 8th, 2019 effective until 2023

ekstrim (Tari *et al.*, 2013). Produksi sorgum sekitar 70 juta ton dimanfaatkan oleh 500 juta orang di kurang dari 30 negara (Damardjati *et.al.*, 2013). Selain menjadi sumber penting pangan, sorgum juga dimanfaatkan untuk diversifikasi bahan pangan, dan biofuel (Efendi *et al.*, 2013; Suarni, 2009). Oleh karena itu, diharapkan sorgum memainkan peran yang semakin penting dalam memenuhi tantangan bahan pangan bagi populasi dunia yang terus berkembang di bawah ancaman perubahan iklim global (Tao *et al.*, 2020)



Gambar 1. Tanaman *Sorghum bicolor* Usia 4 Bulan

Faktor perubahan iklim (pemanasan global) mempengaruhi tumbuhan melalui beberapa cara yaitu pengaruh dari pemanasan global yang menyebabkan perubahan pola presipitasi yang cenderung mengekspos banyak ekosistem, termasuk didominasi tumbuhan C_4 , untuk meningkatkan cekaman air di tanah dan atmosfer (Reay *et al.*, 2007). Faktor lain yaitu dampak kenaikan atmosfer (konsentrasi CO_2) terhadap produktivitas tanaman C_4 sangat dipengaruhi oleh ketersediaan air tanah (Ghannoum, 2009). Pemanasan global dapat menyebabkan peningkatan proporsi luas lahan yang ditutupi oleh tanaman C_4 , terutama di padang rumput (Crimp *et.al.*, 2002). Oleh karena itu, penting untuk memahami bagaimana tekanan air mempengaruhi proses utama fiksasi CO_2 pada sistem tanaman C_4 .

Tanaman yang mengalami cekaman kekeringan akan menutup stomata daunnya yang mengakibatkan CO_2 tidak dapat masuk, sehingga

aktivitas fotosintesis tanaman terganggu atau terhambat. Ketika tercekam kekeringan, fotosintesis lebih dikendalikan oleh kapasitas kloroplas untuk memfiksasi CO_2 (Ashraf & Harris, 2013). Penurunan laju fotosintesis juga disebabkan oleh penurunan berbagai aktivitas enzim terkait. Fotosintesis pada tanaman C_4 , termasuk sorgum, melibatkan antara lain enzim *Phosphoenolpyruvate Carboxylase* (PEPC) dan *Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase oxygenase* (Rubisco) dalam konsentrasi rendah (Galyuon *et al.*, 2019) serta aktivitas enzim kunci jalur asimilasi nitrogen yaitu *nitrate reductase* (NR) termodulasi selama adanya cekaman kekeringan (Fresneau *et al.*, 2007).

Dalam artikel ini, diulas kondisi terkait dengan respon fotosintesis tanaman sorgum terhadap cekaman kekeringan baik dari morfologi yakni aktivitas stomata dan fisiologi yaitu yang berhubungan dengan enzim-enzim terkait fotosintesis antara lain *Phosphoenol pyruvate carboxylase* (PEPC) dan *Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase* (Rubisco). Selain itu, dalam tinjauan ini dibahas interaksi peningkatan konsentrasi CO_2 dengan efek tekanan air pada fotosintesis tanaman C_4 .

METODE PENELITIAN

Metode yang digunakan adalah dengan mengoleksi sumber referensi yang berasal dari artikel dan buku (10 tahun terakhir), serta situs resmi dari pemerintah. Artikel tersebut dapat berupa artikel nasional maupun internasional dengan kata kunci: *photosynthesis*, *photosynthesis of C_4 plant*, *drought stress*, translokasi asimilat, *Sorghum bicolor* dan kata kunci terkait lainnya.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Stomata dan Regulasinya

Tanaman dapat mengurangi kehilangan air dengan penutupan stomata yang cepat, pengguguran daun, peningkatan akumulasi lilin pada permukaan daun dan batang pada padi, sorgum dan jagung, serta meningkatkan penyerapan air dengan sistem akar yang banyak (Badigannavar *et al.*, 2018). Stomata adalah pori-pori yang ditemukan di epidermis daun yang dibentuk oleh pasangan sel pelindung untuk mengontrol pertukaran gas dengan atmosfer. CO_2 , O_2 , dan uap air adalah gas utama yang mengalir secara fisiologis ke dalam atau ke luar stomata (Badigannavar *et al.*, 2018).

Celah stomata berubah sebagai respon terhadap ketersediaan air, cahaya, suhu, dan CO₂. Perubahan ini sangat penting untuk adaptasi tanaman terhadap lingkungannya (Damour *et al.*, 2010). Proses pengendalian stomata meliputi: efisiensi penggunaan air (menyeimbangkan air yang hilang di tanaman terhadap karbon yang diperoleh), suhu daun dan serapan hara (Daszkowska-Golec & Szarejko, 2013; Pirasteh-Anosheh *et al.*, 2016). Penyesuaian celah stomata dicapai dengan transpor terkontrol ion osmoregulator melalui beberapa jenis saluran ion (Agurla *et al.*, 2018; Hetherington & Woodward, 2003; Kim, 2011). Cahaya biru mengaktifkan H⁺ATPase yang menginduksi hiperpolarisasi membran plasma untuk mendorong serapan K⁺ melalui salurannya, yang menyebabkan pembukaan stomata (Kinoshita & Hayashi, 2011). Sedangkan penutupan stomata terjadi karena adanya konsentrasi CO₂ yang tinggi di udara, sehingga menginisiasi tanaman untuk memproduksi Asam Absisat (ABA) endogen serta mengaktifkan saluran anion (Osakabe *et al.*, 2014). Pengeluaran anion ini nantinya akan menginduksi depolarisasi membran plasma yang akan mengaktifkan saluran K⁺ ke luar sehingga menyebabkan stomata menutup (Kim, 2011; Kollist *et al.*, 2011; Negi *et al.*, 2014).

Pengaruh Kekeringan pada Fotosintesis Sorgum

Tanaman yang mengalami cekaman kekeringan akan menutup stomata pada daunnya untuk mengurangi penguapan (Damour *et al.*, 2010). Cekaman kekeringan pada sorgum akan menimbulkan sejumlah dampak pada fisiologi tanaman sorgum, seperti fungsi metabolisme dan pertumbuhan tanaman sorgum. Dampak yang nantinya ditimbulkan akibat cekaman kekeringan bergantung pada fase pertumbuhan tanaman sorgum yang mengalami cekaman dan lama cekaman berlangsung (Zegada-Lizarazu & Monti, 2013). Cekaman kekeringan pada tanaman sorgum dapat menghambat difusi CO₂ oleh kloroplas melalui stomata yang menutup (Pinheiro & Chaves, 2011; Pons *et al.*, 2009; von Caemmerer & Evans, 2010; Zegada-Lizarazu & Monti, 2013). Menutupnya stomata daun sorgum diakibatkan kandungan air tanah yang terlalu rendah pada tanaman atau respon yang ditimbulkan karena adanya peristiwa evaporasi yang tinggi (Pandey *et al.*, 2017).

Menutupnya stomata daun juga menyebabkan sejumlah hambatan seperti ketidakmampuan

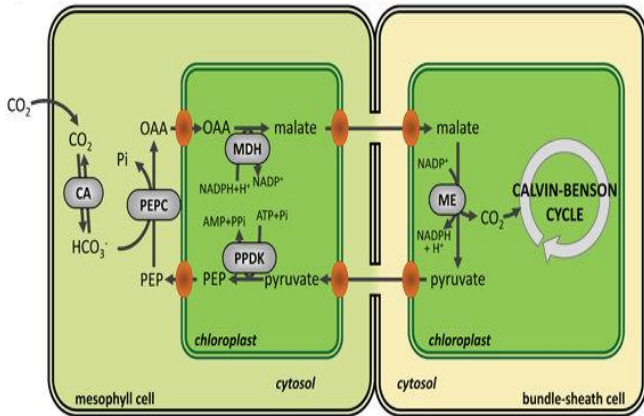
kloroplas dalam memanfaatkan energi matahari yang terserap, sehingga menghambat peristiwa transport elektron dalam membran tilakoid pada proses fotosintesis, sehingga laju fotosintesisnya akan menurun (Zegada-Lizarazu & Monti, 2013). Menurunnya difusi CO₂ pada saat stomata menutup juga menurunkan kemampuan daun untuk menghilangkan energi berlebih yang tergolong dalam *heat latent* (Agurla *et al.*, 2018). Namun, dalam kasus cekaman kekeringan pada tanaman sorgum, menutupnya stomata yang berpengaruh pada terhambatnya difusi CO₂ bukan penyebab utama laju fotosintesis yang menurun selama cekaman kekeringan. Hal ini dikarenakan cekaman kekeringan tidak mempengaruhi konsentrasi CO₂ pada tanaman C₄ termasuk sorgum. Respon tanaman sorgum saat cekaman kekeringan lebih menitikberatkan pada kemampuan Rubisco dalam fiksasi CO₂ yang mengalami penurunan, sehingga laju fotosintesisnya juga akan mengalami penurunan. Namun, hal ini tidak berlaku pada varietas *sweet sorghum*. Cekaman kekeringan tidak berpengaruh terhadap aktivitas fotosintesis *sweet sorghum*, sehingga peneliti beranggapan bahwa adanya proses sintesis gula berkorelasi positif terhadap mekanisme resistensi terhadap cekaman kekeringan pada sorgum, walaupun mekanismenya belum diketahui (Massacci *et al.*, 1996).

Aktivitas Enzim PEPC dan Rubisco

Penelitian sebelumnya telah membuktikan bahwa kekeringan menyebabkan terhambatnya fotosintesis. Namun, mekanisme penghambatan ini masih belum diketahui secara detail. Terdapat dua kemungkinan fotosintesis terhambat karena cekaman kekeringan, yaitu melibatkan stomata atau non-stomata (Chaves *et al.*, 2009). Non-stomata yang dimaksud yaitu aktivitas enzim intrasel. Fotosintesis pada tanaman C₄, termasuk sorgum, melibatkan antara lain enzim PEPC dan Rubisco. PEPC berperan dalam memompakan CO₂ ke *bundle sheath cell* sehingga konsentrasi CO₂ menjadi jenuh. Sedangkan Rubisco berfungsi mengikat CO₂ hasil dekarboksilasi dalam *bundle sheath cell* (Ghannoum, 2009).

Siklus asimilasi karbon pada tanaman C₄ (Gambar 2) terdiri dari empat tahap yaitu asimilasi CO₂, termasuk proses karboksilasi *phosphoenolpyruvate* dalam sel-sel mesofil membentuk asam C₄ (malat atau aspartat), kemudian transport asam C₄ menuju *bundle sheath*

cell. Selanjutnya dekarboksilasi asam C₄ dalam *bundle sheat cells* dan re-asimilasi CO₂ oleh Rubisco melalui siklus Calvin. Terakhir, regenerasi C₃ yang terbentuk melalui dekarboksilasi kembali menuju sel mesofil dan pelepasan *phosphoenolpyruvate* sebagai aseptor CO₂ (Michelet et al., 2013).



Gambar 2. Proses Asimilasi Karbon pada Tanaman C₄ (Michelet . et.al., 2013)

Pasokan CO₂ pada tanaman C₄ melalui aktivitas PEPC akan membentuk oksaloasetat, dan dilanjutkan pembentukan malate yang berdifusi ke dalam *bundle sheath cell* untuk dekarboksilasi, kemudian melepaskan CO₂ untuk difiksasi oleh Rubisco dan akhirnya memasuki siklus Calvin. Adanya laju fotosintesis yang mengalami penurunan disebabkan oleh perubahan berbagai aktivitas enzim-enzim terkait. Laju pasokan CO₂ yang menurun akan menurunkan laju asimilasinya (Galyuon et al., 2019). Dalam penelitian Caburatan & Park (2021) tanaman C₄ memiliki enzim PEPC yang lebih peka terhadap pengikatan CO₂ walaupun dalam kondisi CO₂ yang rendah, maka dimungkinkan aktivitas enzim PEPC tetap selama cekaman kekeringan agar asimilasi karbon terus berjalan. Peningkatan aktivitas PEPC dimungkinkan untuk menghasilkan gula yang lebih banyak selama terjadi cekaman kekeringan melalui asimilasi karbon oleh Rubisco. Gula yang dihasilkan dari asimilasi karbon akan membantu tanaman untuk lebih tahan terhadap kekeringan. Terhambatnya fotosintesis menyebabkan daun mengalami penuaan dan penurunan konsentrasi ATP (Tezara et al., 1999).

Daun yang terganggu akibat terhambatnya laju fotosintesis menyebabkan kloroplas, tilakoid dan stroma rentan terhadap kerusakan. Secara umum, kekeringan ringan sampai parah merusak fotosistem II (PSII) tetapi tidak pada fotosistem I

(Golding & Johnson, 2003). Fresneau et al., (2007) menghubungkan kerusakan parah pada PSII selama kekeringan sebagai efek langsung dari penurunan CO₂ dengan penutupan stomata. Aktivitas di dalam stroma, seperti penurunan serapan CO₂ dari kloroplas menyebabkan penurunan aktivitas enzim yang terlibat dalam siklus Calvin kecuali enzim *Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase*.

Kekeringan mengakibatkan menurunnya konsentrasi CO₂ intraseluler (C_i) yang berefek pada berkurangnya asimilasi CO₂ (Cousins & Bloom, 2003) dan juga mengakibatkan perubahan morfologi daun. Hal ini juga menyebabkan akumulasi ATP dan NADPH pada akumulasi plastoquinol tereduksi, sehingga mendorong pembentukan spesies oksigen reaktif - oksigen teroksidasi dalam PSII (Golding & Johnson, 2003).

Produksi Reactive Oxygen Species (ROS)

Selama cekaman kekeringan, tanaman mengalami difusi CO₂ ke lokasi karboksilasi yang disebabkan oleh penutupan stomata dan peningkatan resistensi mesofil. Hal tersebut dapat meningkatkan mekanisme hilangnya energi, sehingga menghambat transpor elektron yang dapat menyebabkan ketidakseimbangan antara laju transpor elektron dan laju fiksasi CO₂ (Zegada-Lizarazu & Monti, 2013). Pada tumbuhan C₄ seperti sorgum dilaporkan bahwa fotorespirasi memiliki kapasitas terbatas untuk bertindak sebagai penyerap elektron (Ghannoum, 2009). Kebocoran CO₂ dari *bundle sheath cell* dapat berkontribusi untuk memodulasi transpor elektron (Zegada-Lizarazu & Monti, 2013).

Zegada-Lizarazu & Monti, (2013) mengamati bahwa kebocoran CO₂ di sorgum cukup konstan di bawah kondisi air yang baik, tetapi meningkat selama mengalami kekeringan. Oleh karena itu, peningkatan kebocoran CO₂ dapat menjadi salah satu faktor yang diamati dalam transpor elektron, karena lebih banyak energi yang harus diberikan untuk mengatasi kebocoran CO₂ dan produksi fotosintat yang diperlukan. Kaitannya dengan mekanisme lain seperti reorganisasi metabolik, penyesuaian osmotik, pembentukan ROS, akumulasi zat terlarut yang sesuai mungkin memainkan peran penting dalam regulasi transpor elektron fotosintetik (Chaves et al., 2009; Muller et al., 2011).

Radikal bebas atau ROS adalah hasil dari berbagai reaksi degeneratif di dalam tubuh tanaman yang akan mempengaruhi metabolisme

normal tanaman dengan merusak komponen sel tanaman (Christine H. & Graham, 2000). Radikal bebas merupakan suatu senyawa kimia yang mempunyai satu atau lebih elektron yang tidak berpasangan. Senyawa ini memiliki sifat yang tidak stabil dan sangat reaktif. Untuk mencapai kestabilan, maka senyawa tersebut memerlukan pasangan yang berupa senyawa elektron yang lain, sehingga dalam proses bereaksinya dapat optimal. Reaksi tersebut nantinya akan membentuk radikal bebas pada tanaman, sehingga diperlukan suatu senyawa yang berperan dalam menangkap senyawa radikal bebas (Lestario *et al.*, 2018).

Pertumbuhan yang menurun pada tanaman dalam kondisi cekaman kekeringan dikaitkan dengan peningkatan sintesis ROS (Wang *et al.*, 2009). Produksi ROS yang berlebihan dapat menyebabkan stres oksidatif yang berpengaruh terhadap kerusakan tanaman dengan mengoksidasi pigmen fotosintesis, membran lipid, protein dan asam nukleat (Pinheiro & Chaves, 2011).

KESIMPULAN

Tanaman sorgum yang mengalami cekaman kekeringan akan memproduksi ABA untuk menginisiasi penutupan stomata daun. Tertutupnya stomata daun akan menghambat difusi CO₂ oleh stomata sehingga laju fotosintesis akan menurun. Namun menurunnya laju fotosintesis tidak serta merta karena stomata yang menutup, pemicu lain yang menyebabkan laju fotosintesis yang menurun yaitu kemampuan enzim Rubisco yang mengalami penurunan, sehingga CO₂ tidak terfiksasi oleh Rubisco dengan baik. Pada tanaman C₄, termasuk sorgum, juga melibatkan enzim PEPC dalam fiksasi CO₂ untuk menghindari terjadinya fotorespirasi. Namun dalam cekaman kekeringan yang parah konsentrasi CO₂ intraseluler akan rendah sehingga proses asimilasi CO₂ akan terganggu yang memicu terbentuknya ROS dan menyebabkan pertumbuhan tanaman sorgum menurun.

DAFTAR PUSTAKA

Abdel-Ghany, S. E., F. Ullah, A. Ben-Hur, & A. S. N. Reddy. 2020. Transcriptome analysis of drought-resistant and drought-sensitive sorghum (*Sorghum bicolor*) genotypes in response to peg-induced drought stress. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(3), 1–26.

- <https://doi.org/10.3390/ijms21030772>
- Agurla, S., S. Gahir, S. Munemasa, Y. Murata, & A. S. Raghavendra. 2018. Mechanism of stomatal closure in plants exposed to drought and cold stress. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 1081, 215–232. https://doi.org/10.1007/978-981-13-1244-1_12
- Ahuja, I., R. C. H. de Vos, A. M. Bones, & R. D. Hall. 2010. Plant molecular stress responses face climate change. *Trends in Plant Science*, 15(12), 664–674. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2010.08.002>
- Ashraf, M., & P. J. C. Harris. 2013. Photosynthesis under stressful environments: An overview. *Photosynthetica*, 51(2), 163–190. <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0021-6>
- Badigannavar, A., N. Teme, A. C. de Oliveira, G. Li, M. Vaksman, V. E. Viana, T. R. Ganapathi, & F. Sarsu. 2018. Physiological, genetic and molecular basis of drought resilience in sorghum [*Sorghum bicolor* (L.) Moench]. *Indian Journal of Plant Physiology*, 23(4), 670–688. <https://doi.org/10.1007/s40502-018-0416-2>
- Caburatan, L., & J. Park. 2021. Differential Expression, Tissue-Specific Distribution, and Posttranslational Controls of Phosphoenolpyruvate Carboxylase. *Plants (Basel, Switzerland)*, 10(9), 1887. <https://doi.org/10.3390/plants10091887>
- Chaves, M. M., J. Flexas, & C. Pinheiro. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: Regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of Botany*, 103(4), 551–560. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn125>
- Christine H., F., & N. Graham. 2000. Tansley Review No . 112 Oxygen processing in photosynthesis: regulation and signalling. *New Phytologist*, 146(112), 359–388.
- Cousins, A. B., & A. J. Bloom. 2003. Influence of elevated CO₂ and nitrogen nutrition on photosynthesis and nitrate photo-assimilation in maize (*Zea mays* L.). *Plant, Cell and Environment*, 26(9), 1525–1530. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2003.01075.x>
- Crimp, S. J., Flood, N. R., Carter, J. O., Conroy, J. P., & McKeon, G. M. (2002). Evaluation of the potential

- impacts of climate change on native pasture production: implications for livestock carrying capacity.
- Damour, G., T. Simonneau, H. Cochard, & L. Urban. 2010. An overview of models of stomatal conductance at the leaf level. *Plant, Cell and Environment*, 33(9), 1419–1438. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2010.02181.x>
- Daszkowska-Golec, A., & I. Szarejko. 2013. Open or close the gate - Stomata action under the control of phytohormones in drought stress conditions. *Frontiers in Plant Science*, 4(MAY), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00138>
- Efendi, R., M. Aqil, & M. Pabendon. 2013. Evaluasi Genotipe Sorghum Manis (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) Produksi Biomas Dan Daya Ratan Tinggi. *Jurnal Penelitian Pertanian Tanaman Pangan*, 32(2), 116–125. <http://ejurnal.litbang.pertanian.go.id/index.php/jpntp/article/view/2887/2514>
- Filichkin, S. A., M. Hamilton, P. D. Dharmawardhana, S. K. Singh, C. Sullivan, A. Ben-Hur, A. S. N. Reddy, & P. Jaiswal. 2018. Abiotic stresses modulate landscape of poplar transcriptome via alternative splicing, differential intron retention, and isoform ratio switching. *Frontiers in Plant Science*, 9(February), 1–17. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00005>
- Fresneau, C., J. Ghashghaie, & G. Cornic. 2007a. Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L.): role of leaf internal CO₂. 58(11), 2983–2992. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm150>
- Fresneau, C., J. Ghashghaie, & G. Cornic. 2007b. Drought effect on nitrate reductase and sucrose-phosphate synthase activities in wheat (*Triticum durum* L.): Role of leaf internal CO₂. *Journal of Experimental Botany*, 58(11), 2983–2992. <https://doi.org/10.1093/jxb/erm150>
- Galyuon, I. K., A. P. Gay, C. T. Hash, F. R. Bidinger, & C. J. Howarth. 2019. Full Length Research Paper A comparative assessment of the performance of a stay-green sorghum (*Sorghum bicolor* (L.) Moench) introgression line developed by marker-assisted selection and its parental lines. 18(26), 548–563. <https://doi.org/10.5897/AJB2019.16826>
- Ghannoum, O. 2009. C4 photosynthesis and water stress. *Annals of Botany*, 103(4), 635–644. <https://doi.org/10.1093/aob/mcn093>
- Golding, A. J., & G. N. Johnson. 2003. Down-regulation of linear and activation of cyclic electron transport during drought. *Planta*, 218(1), 107–114. <https://doi.org/10.1007/s00425-003-1077-5>
- Hetherington, A. M., & F. I. Woodward. 2003. The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(6951), 901–908. <https://doi.org/10.1038/nature01843>
- Kim. 2011. Guard Cell Signal Transduction Network. 561–591. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042809-112226.Guard>
- Kinoshita, T., & Y. Hayashi. 2011. New insights into the regulation of stomatal opening by blue light and plasma membrane H⁺-ATPase. In *International Review of Cell and Molecular Biology* (1st ed., Vol. 289). Elsevier Inc. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-386039-2.00003-1>
- Kogan, F., W. Guo, & W. Yang. 2019. Drought and food security prediction from NOAA new generation of operational satellites. *Geomatics, Natural Hazards and Risk*, 10(1), 651–666. <https://doi.org/10.1080/19475705.2018.1541257>
- Kollist, H., M. Jossier, K. Laanemets, & S. Thomine. 2011. Anion channels in plant cells. *FEBS Journal*, 278(22), 4277–4292. <https://doi.org/10.1111/j.1742-4658.2011.08370.x>
- Lestario, L. N., S. Sugiarto, K. H. Timotius, P. S. Kimia, F. Sains, U. Kristen, S. Wacana, & J. Diponegoro. 2018. AKTIVITAS ANTIOKSIDAN DAN KADAR FENOLIK TOTAL DARI GANGGANG MERAH (*Gracilaria verrucosa* L.) [Antioxidant Activity and Total Phenolic Content of Red Sea Weed (*Gracilaria verrucosa* L.)]. *Jurnal Teknologi Dan Industri Pangan*, 19(2), 131–139.
- Massacci, A., A. Battistelli, & F. Loreto. 1996. Effect of drought stress on photosynthetic characteristics, growth and sugar accumulation of field-grown sweet sorghum. *Australian Journal of Plant Physiology*, 23(3), 331–340. <https://doi.org/10.1071/PP9960331>
- Michelet, L., M. Zaffagnini, S. Morisse, F. Sparla, M.

- E. Pérez-Pérez, F. Francia, A. Danon, C. H. Marchand, S. Fermani, P. Trost, & S. D. Lemaire. 2013. Redox regulation of the Calvin-Benson cycle: Something old, something new. *Frontiers in Plant Science*, 4(NOV), 1–21. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00470>
- Muller, B., F. Pantin, M. Génard, O. Turc, S. Freixes, M. Piques, & Y. Gibon. 2011. Water deficits uncouple growth from photosynthesis, increase C content, and modify the relationships between C and growth in sink organs. *Journal of Experimental Botany*, 62(6), 1715–1729. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq438>
- Negi, J., M. Hashimoto-Sugimoto, K. Kusumi, & K. Iba. 2014. New approaches to the biology of stomatal guard cells. *Plant and Cell Physiology*, 55(2), 241–250. <https://doi.org/10.1093/pcp/pct145>
- Osakabe, Y., K. Osakabe, K. Shinozaki, & L. S. P. Tran. 2014. Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5(MAR), 1–8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Osmolovskaya, N., J. Shumilina, A. Kim, A. Didio, T. Grishina, T. Bilova, O. A. Keltsieva, V. Zhukov, I. Tikhonovich, E. Tarakhovskaya, A. Frolov, & L. A. Wessjohann. 2018. Methodology of drought stress research: Experimental setup and physiological characterization. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(12). <https://doi.org/10.3390/ijms19124089>
- Panahi, B., B. Abbaszadeh, M. Taghizadeghan, & E. Ebrahimie. 2014. Genome-wide survey of Alternative Splicing in Sorghum Bicolor. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 20(3), 323–329. <https://doi.org/10.1007/s12298-014-0245-3>
- Pandey, P., V. Irulappan, M. V. Bagavathiannan, & M. Senthil-Kumar. 2017. Impact of combined abiotic and biotic stresses on plant growth and avenues for crop improvement by exploiting physio-morphological traits. *Frontiers in Plant Science*, 8(April), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00537>
- Pinheiro, C., & M. M. Chaves. 2011. Photosynthesis and drought: Can we make metabolic connections from available data? *Journal of Experimental Botany*, 62(3), 869–882. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq340>
- Pirasteh-Anosheh, H., A. Saed-Moucheshi, H. Pakniyat, & M. Pessarakli. 2016. Stomatal responses to drought stress. *Water Stress and Crop Plants: A Sustainable Approach*, 1–2(June), 24–40. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch3>
- Pons, T. L., J. Flexas, S. Von Caemmerer, J. R. Evans, B. Genty, M. Ribas-Carbo, & E. Brugnoli. 2009. Estimating mesophyll conductance to CO₂: Methodology, potential errors, and recommendations. *Journal of Experimental Botany*, 60(8), 2217–2234. <https://doi.org/10.1093/jxb/erp081>
- Reay, D., C. Sabine, P. Smith, & G. Hymus. 2007. Intergovernmental Panel on Climate Change. Fourth Assessment Report. Geneva, Switzerland: Inter-governmental Panel on Climate Change. Cambridge; UK: Cambridge University Press; 2007. Available from: www.ipcc.ch. In *Intergovernmental Panel on Climate Change*. <https://doi.org/10.1038/446727a>
- Suarni. 2009. Potential of corn flour and sorghum as wheat substitution in processed products. *Iptek. Tan. Pang.*, 4(2), 181–193.
- Takahashi, F., T. Kuromori, H. Sato, & K. Shinozaki. 2018. Regulatory gene networks in drought stress responses and resistance in plants. *Advances in Experimental Medicine and Biology*, 1081, 189–214. https://doi.org/10.1007/978-981-13-1244-1_11
- Tao, Y., B. George-Jaeggli, M. Bouteillé-Pallas, S. Tai, A. Cruickshank, D. Jordan, & E. Mace. 2020. Genetic diversity of C4 photosynthesis pathway genes in sorghum bicolor (L.). *Genes*, 11(7), 1–15. <https://doi.org/10.3390/genes11070806>
- Tari, I., G. Laskay, Z. Takács, & P. Poór. 2013. Response of sorghum to abiotic stresses: A review. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 199(4), 264–274. <https://doi.org/10.1111/jac.12017>
- Tezara, W. M. V. J., Mitchell, V. J., Driscoll, S. D., & Lawlor, D. W. (1999). Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*, 401(6756), 914–917.
- von Caemmerer, S., & J. R. Evans. 2010. Enhancing C3 Photosynthesis. *Plant Physiology*, 154(2), 589–592. <https://doi.org/10.1104/pp.110.160952>

- Wang, W. Bin, Y. H. Kim, H. S. Lee, K. Y. Kim, X. P. Deng, & S. S. Kwak. 2009. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stresses. *Plant Physiology and Biochemistry*, 47(7), 570–577. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2009.02.009>
- Zegada-Lizarazu, W., & A. Monti. 2013. Photosynthetic response of sweet sorghum to drought and re-watering at different growth stages. *Physiologia Plantarum*, 149(1), 56–66. <https://doi.org/10.1111/ppl.12016>