



PROLIN SEBAGAI INDIKATOR KETAHANAN TANAMAN TERHADAP CEKAMAN KEKERINGAN

Indah Larasani, Violita
Biologi, FMIPA, Universitas Negeri Padang
Email: larasaniindah@gmail.com

ABSTRAK

Prolin adalah salah satu asam amino yang dihasilkan oleh tanaman saat mengalami stress abiotik, salah satu stress abiotik yang dimaksud adalah cekaman kekeringan. Tanaman yang mengalami cekaman kekeringan biasanya akan berusaha melakukan adaptasi fisiologi. Salah satu bentuk adaptasi fisiologi tersebut adalah menghasilkan prolin. Prolin disintesis sebagai senyawa yang dapat menjaga tanaman agar tetap mempertahankan turgor sel. Tujuan dari review ini adalah untuk mengetahui hubungan antara tanaman yang mengalami cekaman kekeringan dengan akumulasi prolin dan melihat berbagai perbedaan tanaman dalam mengakumulasi prolin. Berdasarkan data kajian yang diperoleh, diketahui bahwa adanya cekaman kekeringan meningkatkan kadar prolin. Semakin tinggi kandungan prolin maka semakin tahan tanaman tersebut terhadap cekaman kekeringan. Sehingga keberadaan prolin dapat dijadikan sebagai indikator ketahanan tanaman terhadap cekaman kekeringan. Peran prolin dalam menjaga tanaman pada kondisi tercekam salah satunya sebagai osmoregulator. Terdapat perbedaan jumlah akumulasi prolin pada berbagai jenis tanaman saat mengalami cekaman kekeringan tergantung dari karakteristik tanaman tersebut.

Kata kunci: prolin, cekaman kekeringan, tanaman

PENDAHULUAN

Kendala utama yang sering mengganggu dalam peningkatan produksi tanaman khususnya tanaman pertanian adalah kondisi cekaman kekeringan. Kekeringan memberikan dampak yang buruk terhadap produktivitas dan produksi pangan dunia. Kondisi seperti ini semakin sulit karena Indonesia memiliki lahan kering yang cukup luas dibandingkan lahan yang berpengairan. Faktor kekeringan diketahui merupakan faktor lingkungan utama yang akan menghambat pertumbuhan tanaman dan menurunkan produksi (Violita, 2007). Daya adaptasi tanaman terhadap kekeringan ini menyebabkan perubahan-perubahan fisiologis pada tanaman tersebut. Respon fisiologis tanaman terhadap cekaman kekeringan salah satunya dengan membentuk senyawa prolin. Prolin merupakan salah satu asam amino yang dihasilkan oleh tanaman saat mengalami stress abiotik berupa kekeringan (stress air).

Banyak penelitian yang menyatakan bahwa prolin merupakan indikator ketahanan tumbuhan terhadap cekaman kekeringan. Cekaman kekeringan meningkatkan kadar produksi prolin dalam tanaman. Salah satunya penelitian yang dilakukan Hamim, Soepandi dan Yusuf (1996) mengenai pengamatan terhadap karakteristik morfologi dan fisiologi kedelai toleran dan peka terhadap cekaman kekeringan, pada tanaman yang



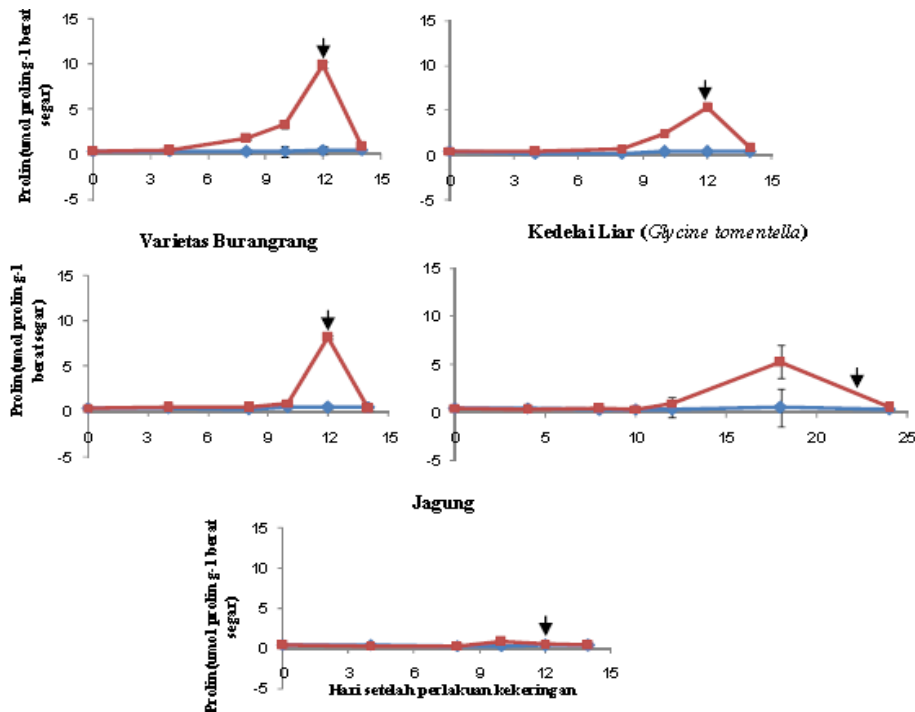
toleran, pengujian prolin menunjukkan peningkatan hingga 7 kali dari kondisi normal. Dari jumlah prolin yang dihasilkan tanaman dapat menjadi penanda seberapa besar toleransinya terhadap cekaman kekeringan. Prolin yang dihasilkan oleh masing-masing tanaman juga berbeda tergantung jenisnya. Menurut Badami & Amzeri (2011) menunjukkan adanya hubungan antara akumulasi prolin dengan tingkat toleransi terhadap cekaman kekeringan. Cekaman kekeringan yang terjadi pada tanaman dapat menyebabkan kandungan prolin meningkat.

Berdasarkan latar belakang diatas maka tujuan dari review ini adalah untuk mengetahui hubungan antara tanaman yang mengalami cekaman kekeringan dengan akumulasi prolin. Manfaat dari review jurnal ini adalah untuk memudahkan dalam memahami prolin sebagai indikator ketahanan tanaman terhadap cekaman kekeringan.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Hubungan prolin dengan cekaman kekeringan

Akumulasi prolin adalah suatu respon fisiologi yang biasa terjadi pada tanaman yang mengalami berbagai tekanan biotik maupun abiotik (Vebruggen, 2008). Peningkatan kandungan prolin pada tanaman berhubungan dengan peningkatan periode cekaman kekeringan. Penelitian yang dilakukan (Violita, 2007) menunjukkan terjadinya peningkatan prolin yang tajam pada berbagai jenis varietas kedelai hari ke 12 setelah perlakuan cekaman kekeringan. Hal ini terlihat pada Gambar 1, rewatering yang diberikan pada tanaman setelah 12 hari mendapatkan perlakuan kekeringan mengakibatkan penurunan drastis kandungan prolin tanaman.



Gambar 1. Data grafik konsentrasi prolin kedelai dan jagung pada 0 sampai 12 HSP (Violita,2007)

Hal ini berarti kandungan prolin akan menurun dengan cepat ketika tanaman tidak lagi mengalami cekaman kekeringan. Kadar prolin akan meningkat seiring dengan lamanya interval penyiraman. Dan ketika interval penyiraman dipersingkat, maka kadar prolin akan semakin sedikit. Kadar prolin secara nyata dipengaruhi oleh ketersediaan air pada tanaman.

Telah banyak peneliti yang menemukan bahwa tanaman yang mengalami cekaman kekeringan akan mengakumulasi prolin dalam jumlah tertentu dan tentunya masing-masing tanaman memiliki kandungan prolin yang berbeda tergantung jenisnya. Reaksi tanaman terhadap cekaman kekeringan berbeda tergantung intensitas, durasi cekaman, species tanaman, tingkat pertumbuhan dan sifat toleransi tanaman. Penanda yang dapat digunakan untuk menunjukkan ketahanan suatu tanaman terhadap cekaman kekeringan adalah peningkatan akumulasi prolin.

Cekaman kekeringan yang sedikit saja cukup menyebabkan lambat atau berhentinya pembelahan dan pembesaran sel (Harjadi dan Yahya, 1998). Terdapat korelasi positif antara akumulasi prolin dengan stress tanaman (Rana, 2017). Stress tanaman akibat cekaman kekeringan memang memiliki dampak besar terhadap kenaikan kandungan prolin. Akumulasi prolin merupakan akibat dari meningkatnya asam amino bebas ketika tanaman berada pada lingkungan tercekam (stress), seperti kekeringan, salinitas tinggi dan temperatur yang terlalu rendah atau terlalu tinggi. Tanaman aktif



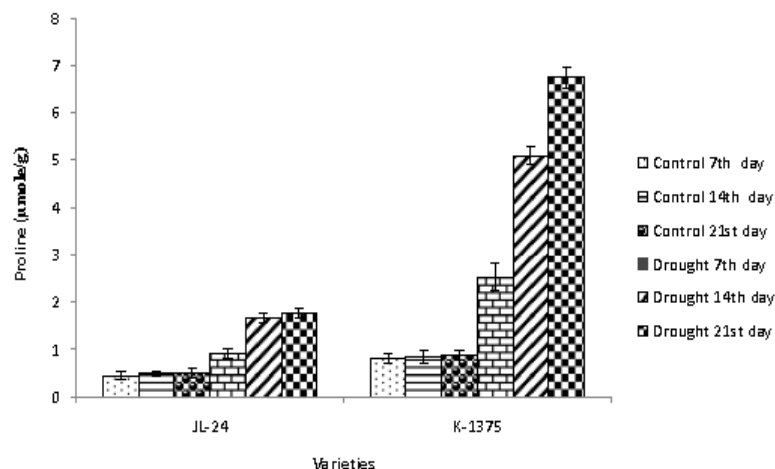
memproduksi berbagai macam metabolit dan sistem pertahanan untuk tetap bertahan hidup, contohnya osmopektan seperti prolin, glycine betaine, mannitol dan gula sebagai senyawa toleransi terhadap cekaman kekeringan dan salinitas (Tyas, 2010)

Berdasarkan penelitian Wahyu (2010) Penurunan potensial air akibat cekaman mampu meningkatkan akumulasi prolin dan gula total terlarut pada daun 5 genotip kedelai yang diuji dengan peningkatan yang bervariasi. Akumulasi prolin dapat digunakan sebagai indikator toleransi kekeringan. Varietas toleran mengalami peningkatan akumulasi prolin lebih tinggi dengan pola yang teratur, dibandingkan dengan varietas peka.

Tanaman yang toleran terhadap cekaman kekeringan memiliki akumulasi prolin yang lebih tinggi daripada tanaman yang peka terhadap cekaman kekeringan, dan tingginya akumulasi prolin menunjukkan adanya keterkaitan dengan ketahanan terhadap cekaman kekeringan (Palupi *et al.*, 2008) Semakin tinggi peningkatan kandungan prolin yang terdapat pada tanaman maka semakin toleran tanaman tersebut terhadap cekaman kekeringan (Nurmalasari, 2018). Prolin terakumulasi lebih banyak pada tanaman yang lebih toleran terhadap cekaman kekeringan dibandingkan dengan tanaman yang peka (Kirkham, 1990)

Kandungan prolin yang melimpah menjadi indikator toleransi cekaman kekeringan, karena prolin berfungsi sebagai penyimpan senyawa Nitrogen, osmoregulator dan protektor enzim tertentu. Sel, jaringan atau tanaman yang tinggi kandungan prolin dianggap mempunyai sifat toleransi terhadap kekeringan yang lebih baik. Selain sebagai osmoregulator, prolin berperan penting dalam menjaga turgor sel dan pertumbuhan akar pada kondisi potensial osmotik rendah (Ali, 2015).

Solanki (2014) menguji daun kacang tanah yang peka dan toleran terhadap kekeringan dalam berbagai durasi cekaman untuk melihat perubahan konsentrasi total protein, asam amino bebas dan prolin bebas.





Gambar 2. Konsentrasi prolin bebas pada daun kacang tanah yang peka dan toleran (Solanki,2014)

Terlihat pada Gambar 2 konsentrasi prolin ditemukan secara signifikan lebih tinggi pada varietas toleran (K-135) dibandingkan yang peka (JL-24). Peningkatan kandungan prolin dibawah cekaman kekeringan meningkat 2 kali lipat setelah 21 hari diberi cekaman. Sehingga dapat dikatakan tingkat kandungan prolin dapat digunakan sebagai indeks yang baik untuk menentukan tanaman yang toleran terhadap kekeringan. Semakin tinggi peningkatan kandungan prolin pada suatu tanaman maka semakin toleran tanaman tersebut terhadap cekaman kekeringan (Nurmalasari,2018) Akumulasi prolin lebih tinggi pada varietas toleran karena kemampuan yang lebih tinggi dalam menahan air dibandingkan varietas yang peka.

(Nowsherwan, 2018) menguji cobakan 16 genotip gandum pada cekaman kekeringan. Genotip signifikan untuk sifat fisiologis yang berbeda seperti KAR, prolin, stabilitas membran dan klorofil dibawah cekaman kekeringan yang mengindikasikan bahwa beberapa genotip lebih banyak toleran terhadap stress kekeringan dibandingkan yang lainnya. Dalam hal ini terlihat jelas bahwa cekaman kekeringan memberikan efek nyata terhadap kenaikan kandungan prolin pada tanaman. Tanaman yang toleran bisa menjadi indikasi tanaman yang unggul dibandingkan tanaman yang peka karena memiliki sifat yang tahan terhadap kekeringan.

Mekanisme kerja prolin pada tanaman tercekam

Mekanisme kerja prolin berawal dari adanya cekaman kekeringan yang mengakibatkan tanaman membentuk suatu adaptasi fisiologis agar tanaman tersebut tetap bisa bertahan dalam kondisi kekeringan. Bentuk adaptasi fisiologis tanaman tersebut dengan penyesuaian tekanan osmotik melalui peningkatan prolin (Hamim *et al.*,1996) Akumulasi prolin merupakan akibat dari meningkatnya asam amino bebas ketika tanaman berada pada lingkungan tercekam (stress), seperti kekeringan, salinitas tinggi dan temperatur yang terlalu rendah atau terlalu tinggi. Prolin dihasilkan segera setelah tanaman mengalami cekaman kekeringan dan akan berfungsi melindungi membran plasma serta protein sel. Prolin yang terakumulasi merupakan sebab dari aktivasi biosintesa prolin dan inaktivasi degradasi prolin (Liang,2013)

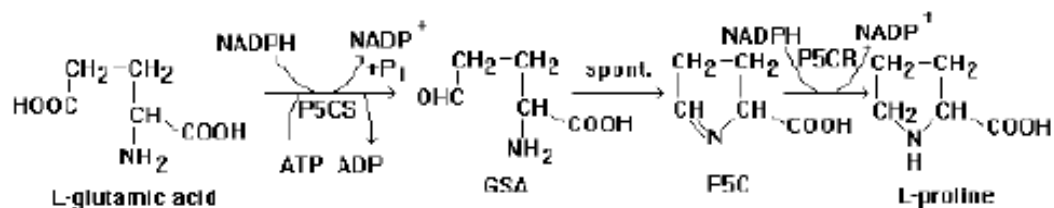
Respon molekuler pada saat cekaman diterima tanaman yaitu terjadinya perubahan dalam pola-pola ekspresi mulai dari gen yang produknya berperan dalam proses awal pensinyalan transduksi seperti transport air, keseimbangan osmotik, stress oksidatif dan perbaikan dari kerusakan (Shinozaki, 2000). Bioseintesis prolin pada tanaman tingkat tinggi terjadi pada jalur asam glutamat dan ornitin. Jalur asam glutamat adalah jalur utama dalam biosintesis prolin.



Prolin disintesis melalui dua senyawa intermediat yaitu glutamat semialdehid (GSA) dan prolin 5-carboxylate (P5C). Terdapat dua enzim dalam biosintesis prolin yaitu P5C Synthase (P5CS) pada tahap awal dan P5C reduktase (P5CR) pada tahap selanjutnya. Prolin dioksidasi kembali menjadi glutamat oleh prolin dehydrogenase (PRODH) dan P5C dehydrogenase (P5CDH) (Liang, 2013). Glutamat dihasilkan dari oksidasi prolin. Oksidasi satu molekul prolin dapat menghasilkan sekitar 30 ATP dengan demikian dapat menyediakan energi yang penting bagi sel terutama dibawah kondisi tercekam dan kekurangan nutrisi (Hare, 1997)

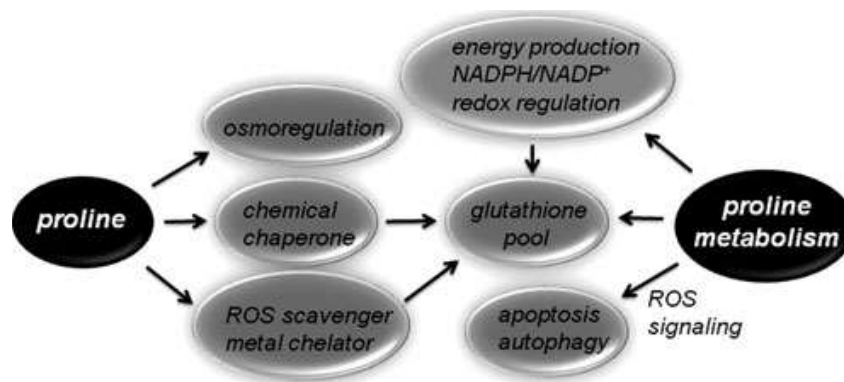
P5C synthesis (P5CS) adalah bentuk bifungsional dari ATP dan NADPH. Produk dari P5CS adalah P5C yang direduksi menjadi prolin oleh P5CR menggunakan NAD(P)H sebagai donor elektron. Pada tanaman, P5CR tidak hanya terdapat disitisol tetapi juga terbukti diekspresikan dalam kloroplas (Szabados,2010). Menurut (Hare,1999) dalam tembakau, ekspresi yang berlebihan dari P5CS menghasilkan lebih tinggi tingkat prolin, peningkatan osmotoleransi dan biomassa akar.

Jalur sintesis prolin ada dua yaitu melalui jalur asam glutamat dan jalur alternatif ornitin. Sintesis prolin melalui jalur asam glutamat menjadikan asam glutamat sebagai prekursor pembentukan prolin. Enzim glutamat kinase fosforilase mengubah asam glutamat menjadi glutamil fosfat, kemudian direduksi lebih lanjut menjadi glutamate semialdehid (GSA) dehidrogenase. Pada Gambar 3, melalui proses siklisasi yang terjadi secara spontan, terjadi perubahan glutamate semialdehid menjadi pyroline-5-karboksilat(P5C). Enzim pyroline-5-karboksilat reduktase (P5CR) mengubah pyroline-5- karboksilat menjadi prolin (Szekely,2004)



Gambar 3. Jalur sintesis prolin melalui jalur asam glutamate.

Sedangkan jalur alternatif sintesis prolin yaitu melalui jalur ornitin melibatkan perubahan ornitin menjadi P5C oleh Ornitin-amino-transferase (OAT). OAT merupakan salah satu enzim yang berperan dalam pembentukan prolin jalur ornitin (Rhodes,2009). Beberapa jaringan pada tanaman telah ditemukan untuk mempertahankan oksidasi prolin di bawah tekanan. Pada saat kekeringan, ekspresi PRODH1 ditemukan tetap tinggi pada ujung akar dan berkurang pada ujung daun. Jadi, transportasi dan pemanfaatan prolin dapat bervariasi diberbagai jaringan tergantung dari penggunaan energi dan ekspresi dari enzim tersebut (Sharma,2011)



Gambar 4. Fungsi potensial prolin dan metabolisme prolin pada saat cekaman (Liang, 2013)

Kemampuan prolin untuk melindungi tanaman dalam kondisi tercekam melibatkan sejumlah mekanisme molekuler, masing-masing memberikan kontribusi berbeda sesuai dengan respon fisiologisnya. Mekanisme dimana prolin dapat meredakan stress akibat cekaman kekeringan tak lepas dari peran prolin sebagai osmolit (Liang, 2013). Prolin sebagai osmolit adalah molekul penting yang digunakan berbagai organisme terutama tanaman untuk pada cekaman kekeringan

Peran prolin sebagai osmoregulator seperti pada Gambar 4 berarti prolin dapat mengatur tekanan osmotik sel. Dimana saat tanaman mengalami cekaman maka prolin akan mempertahankan tekanan turgor agar membran sel tidak rusak dan terjadi plasmolisis sel. Selain sebagai osmoregulator prolin juga berperan sebagai pendamping kimia protein dan untuk agregasi protein (Kumar, 1998) kandungan prolin yang tinggi mengurangi agregasi protein dan termodenaturasi. Dalam sebuah percobaan secara *in vitro*, prolin melindungi nitrat reduktase di bawah tekanan osmotik garam (Sharma, 2005). Ignatova *et al* melaporkan bahwa prolin dapat mencegah agregasi P39A protein pengikat asam retinoat dalam sel di bawah tekanan garam. Karena sifatnya sebagai pendamping kimia protein ini, perlindungan prolin terhadap cekaman dapat dijadikan sebagai peningkatan dan stabilitas enzim redoks. aplikasi eksogen dari prolin terhadap kultur sel telah ditemukan untuk meningkatkan aktivitas enzim antioksidan yang berbeda dibawah cekaman garam (Hoque, 2008)

Peran prolin lainnya adalah sebagai pengumpul ROS. Metabolisme prolin mendorong proses pensinyalan seluler dengan meningkatkan pembentukan reaktif oksigen species (ROS) dalam mitokondria melalui rantai transport elektron. Kemampuan prolin dalam mempengaruhi hasil seluler yang berbeda dapat diatur oleh tingkat ROS yang dihasilkan dalam mitokondria. ROS merupakan molekul pensinyalan fisiologis yang penting dalam adaptasi tanaman dalam bertahan hidup dengan mengatur kematian sel, proliferasi dan apoptosis (Finkel, 2000). Penambahan kadar prolin juga dapat meningkatkan kandungan glutathione. Kandungan prolin meningkat akibat cekaman,

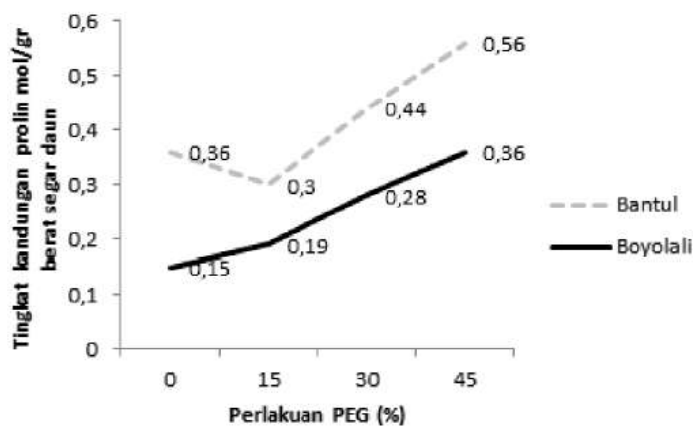


sehingga laju sintesis prolin pada lintasan glutamat juga meningkat (Nurmalasari, 2018). Cekaman kekeringan juga dapat mengakibatkan terhambatnya sintesis protein dan menyebabkan hidrolisis atau degradasi. Degradasi protein menghasilkan asam amino, senyawa volatile, amida, peptida dan amina (Novenda *et al.*, 2016).

Prolin dioksidasi kembali menjadi glutamat oleh prolin dehydrogenase (PRODH) dan P5C dehydrogenase (P5CDH). Jumlah ROS pada tanaman tergantung pada jumlah dan tingkat aktivitas PRODH di mitokondria. Peningkatan ROS akibat dari ekspresi PRODH yang tinggi akan menyebabkan apoptosis dan kematian sel. Produksi ROS terkait dengan prolin tidak hanya bergantung pada PRODH tetapi juga aktivitas P5CR dan P5CDH. Dengan demikian, mekanisme kerja prolin sangat ditentukan oleh aktivitas PRODH, P5CR dan P5CDH (Liang, 2013)

Keberagaman prolin pada tanaman

Kadar prolin pada setiap tanaman berbeda-beda yaitu tidak semua tanaman memproduksi prolin karena pada species yang berbeda jenis solute yang diproduksi dimungkinkan bisa berbeda pula misalnya, gula, glycin maupun betaine (Ashraf *et al.*, 2007). Pada tanaman padi hitam toleran, terjadi mekanisme pertahanan turgor agar tetap diatas nol, untuk menjaga potensial air jaringan tetap rendah dibandingkan potensial air eksternalnya, sehingga tidak terjadi plasmolisis (Nurmalasari, 2018). Varietas padi hitam Bantul dan Boyolali sama-sama mengalami peningkatan kadar prolin yang tajam pada konsentrasi PEG 40%. Dimana varietas bantul 0,44 mol/gram sedangkan boyolali 0,28 mol/gram berat segar daun. Hasil analisis pada Gambar 5 menunjukkan prolin yang paling rendah peningkatannya ditunjukkan padi hitam varietas Boyolali 0,15 mol/gram berat segar daun. Prolin tertinggi ditunjukkan varietas padi hitam Bantul.



Gambar 5. Pengaruh perlakuan konsentrasi PEG terhadap prolin tanaman padi varietas Bantul dan Boyolali (Nurmalasari, 2018)



Hal ini berarti kandungan prolin pada tiap tanaman mengalami tingkat toleransi yang beragam, disebabkan perbedaan sifat dan genetika masing-masing varietas tanaman. Varietas bantul mengandung prolin paling tinggi sehingga varietas ini lebih toleran terhadap cekaman kekeringan. Tanaman yang lebih toleran terhadap kekeringan akan menghasilkan pertumbuhan tanaman yang baik dibandingkan dengan yang peka. Namun, perlu diingat bahwa peningkatan prolin beragam berdasarkan karakter dari masing-masing varietas.

Tanaman kangkung (*Ipoema reptana Poir*) tergolong tanaman C3 sehingga dia membutuhkan prolin yang besar dalam rangka adaptasi terhadap cekaman air. Perlakuan analisis kandungan prolin pada jaringan tanaman ini memiliki kandungan prolin terbesar pada tanaman bayam (*Amaranthus spinosus*) sebesar 30,28 kemudian ketimun (*Cucumis sativus*, L) sebesar 27,01 dan yang terkecil kandungannya pada tanaman kangkung (*Ipoema reptana Poir*) (Novenda *et al.*, 2016)

Oliveira (2018) melakukan pengujian dengan tiga species *Saccharum*. Diantaranya *S. robustum*, *S. spontaneum*, *S. officinarum* pada cekaman secara in vitro. Didapatkan hasil bahwa *S.officinarum* mengakumulasi prolin lebih banyak daripada yang lain. Hal ini berarti bahwa setiap species yang sama pun memiliki perbedaan dalam akumulasi prolin walaupun dengan perlakuan yang sama.

Heerden (1996) gandum yang diuji coba kan sebelum berbunga dengan setelah berbunga menunjukkan perbedaan yang sangat nyata dalam akumulasi prolin. Cekaman yang diberikan setelah gandum sebelum berbunga menunjukkan akumulasi prolin yang signifikan setelah 4 hari pemberian cekaman kekeringan. Selama periode kekeringan varietas SST 44 dan Gamtoos mensintesis prolin paling banyak dibandingkan varietas Nantes dan SST 66

PENUTUP

Adanya cekaman kekeringan meningkatkan kadar prolin pada tanaman. Semakin tinggi kandungan prolin dalam kondisi tercekam semakin tahan tanaman tersebut. Prolin lebih banyak terakumulasi pada tanaman yang toleran dibandingkan dengan yang peka. Sehingga dapat diketahui bahwa keberadaan prolin dapat menjadi indikator ketahanan tanaman terhadap cekaman kekeringan. Mekanisme kerja prolin pada tanaman yang tercekam pada umumnya sebagai osmoregulator. Terdapat perbedaan jumlah akumulasi prolin pada berbagai jenis tanaman

REFERENSI

- Ali, M. 2015. Pengaruh dosis pemupukan Npk terhadap produksi dan kandungan Capsaicin pada buah tanaman cabe rawit (*Capsicum frutescens* L.). Jurnal Agrosains Karya Kreatif Dan Inovatif 2(2):171-78



- Ashari, A. 2018. Analisis kandungan prolin planlet jeruk keprok batu 55 (*Citrus reticulate* var. *crenatiifolia*) setelah diinduksi larutan atonik dalam kondisi cekaman kekeringan secara in vitro. Analytical and Environment Chemistry, E-ISSN 2540-8627
- Ashraf, M, M.R. Fooland. 2007. Roles of glycine betaine and proline in improving plant abiotic stress resistance. Enviromental and Experimental Botany, 59(2), 206-216
- Badami K, A .Azmeri. 2011. Identifikasi varian somaklonal toleran kekeringan pada populasi jagung hasil seleksi in vitro dengan PEG. Agrovior 4.1
- Finkel, T. 2000. Oxidant, oxidative stress and the biology of ageing. Nature. 408: 239-247
- Hamim, S.D dan Jusuf M. 1996. Beberapa karakteristik morfologi dan fisiologi kedelai toleran dan peka terhadap cekaman kekeringan. Hayati 1:30-34
- Hare PD and Cress WA. 1997. Metabolic implications of stressinduced proline accumulation in plants. Plant Growth Regul. 21: 79–102
- Hare PD, Cress WA, and Staden Jv. 1999. Proline synthesis and degradation: A model system for elucidating stress-related signal transduction. J Exp Bot 50: 413–434
- Harjadi, S.S.,S.Yahya. 1998. *Fisiologi Stress Lingkungan*. Bogor. PAU Bioteknologi Institusi Pertanian Bogor. Hal. 136-176
- Heerden, P.D.R. 1996. Evalution of proline accumulation as an indicator of drought tolerance in spring wheat cultivars. South African Journal of Plant and Soil
- Hoque MA, Banu MN, Nakamura Y, Shimoishi Y, and Murata Y. 2008. Proline and glycinebetaine enhance antioxidant defense and methylglyoxal detoxification systems and reduce NaCl-induced damage in cultured tobacco cells. J Plant Physiol 165: 813–824
- Kirkham. M.B. 1990. Plant responses to water deficit. P323-342. In B.A. Stewart and D.R .Nielsen (Ed) Irrigation of Agricultural Crops Madison, Winsconsin USA
- Kumar TK, Samuel D, Jayaraman G, Srimathi T, and Yu C. 1998. The role of proline in the prevention of aggregation during protein folding in vitro. Biochem Mol Biol Int 46: 509–517
- Lapanjang, I., B.S. Purwoko, S.W. hariyadi, Budi dan M. Melati. 2008. Evaluasi beberapa ekotip jarak pagar untuk toleransi tanaman kekeringan. Bulletin Agronomi, 36(3). 263-269
- Liang, X. 2013. Proline mechanism of stress survival. Discoveries Vol. 19 No. 9
- Nurmalasari, I. Rohma. 2018. Kandungan asam amino prolin dua varietas padi hitam pada kondisi cekaman kekeringan. Gontor Agrotech Journal Vol. 4 No. 1
- Novenda, I. Lia. 2016. Analisis kandungan prolin tanaman kangkung (*Ipoema reptana* Poir), bayam (*Amaranthus spinosus*) dan ketimun (*Cucumis sativus* L.) Pancaran Vol. 5, No. 4, Hal 223-234\
- Nowsherwan. 2018. Effect of drought stress on different physiological traits in bread wheat. SAARC J. Agri.,16(1):1-6
- Oliveira, L. 2018. Effect of in vitro drought stress on growth, proline accumulation and antioxidant defense in sugarcane. Journal of Agricultural Science; Vol. 10 No. 5



- Palupi E.R, Y. Dedywiryanto. 2008. Kajian karakter ketahanan terhadap cekaman kekeringan pada beberapa genotype bibit-bibit kelapa sawit. *Bul. Agron* (36)(1)24-32
- Rhodes, D. 2009. Proline, ornithine and arginine metabolism main pathway of proline synthesis in higher plants. Department of Horticulture and Landscape Architecture. Purdue University, West Lafayette
- Rana, V. 2017. Review proline biosynthesis and its role in abiotic stress. *International Journal Of Agricultural And Research* vol. 6 ISSN 2319-1473
- Solanki, J. 2014. Effect of drought stress on proline accumulation in peanut genotype. *International Journal Of Advanced Research*. Vol. 2 ISSN 10. 301-309
- Sharma P & Dubey RS. 2005. Modulation of nitrate reductase activity in rice seedlings under aluminium toxicity and water stress: role of osmolytes as enzyme protectant. *J Plant Physiol* 162: 854–864
- Sharma, S. 2011. Essential role of tissue specific proline synthesis and catabolism in growth and redox balance at low water potential. *Plant Physiol*. 157:292-304
- Shinozaki K. 2000. Molecular responses to dehydration and low temperature : difference and cross- talk between two stress signaling pathway. *Curr.Opin.PlanBiol* 3:217-223
- Szabados, L. 2010. Proline : A multifunctional amino acids. *Trends Plant* 15:88-89
- Szekely, G. 2004. The role of proline in *Arabidopsis thaliana* osmotic stress response. *Acta Biologica Szegediensis* 48:81
- Verbruggen, N. 2008. Proline accumulation in plants: A Review. DOI 10.1007
- Violita. 2007. Komparasi Respon Fisiologi Tanaman Kedelai Yang Mendapat Cekaman Kekeringan Dan Perlakuan Herbisida Paraquat. Thesis. Bogor: Institut Pertanian Bogor
- Wahyu, W. 2010. Pengaruh stress keringan pada fase vegetatif terhadap kandungan prolin, gula total terlarut pada beberapa genotype kedelai. *Jurnal Ilmu Ilmu Hayati*. Vol. 22 ISSN 1410-413