

KESUBURAN TANAH DAN PEMUPUKAN



PENULIS:

- Synthia Ona Guserike Afner
- Kartika Utami
- Dyah Puspita Sari
- Adelina Siregar
- Jamilah
- Riza Syofiani
- Saida
- Ani Yuniarti
- Bohari M Yamin
- Sri Mulyani
- Ni Luh Kartini
- Dewa Oka Suparwata
- Desi Rahmawati



KESUBURAN TANAH DAN PEMUPUKAN

**Synthia Ona Guserike Afner
Kartika Utami
Dyah Puspita Sari
Adelina Siregar
Jamilah
Riza Syofiani
Saida
Anni Yuniarti
Bohari M Yamin
Sri Mulyani
Ni Luh Kartini
Dewa Oka Suparwata
Desi Rahmawati**



CV HEI PUBLISHING INDONESIA

KESUBURAN TANAH DAN PEMUPUKAN

Penulis :

Synthia Ona Guserike Afner
Kartika Utami
Dyah Puspita Sari
Adelina Siregar
Jamilah
Riza Syofiani
Saida
Anni Yuniarti
Bohari M Yamin
Sri Mulyani
Ni Luh Kartini
Dewa Oka Suparwata
Desi Rahmawati

ISBN : 978-623-89166-2-7

Editor : Ariyanto, M.Pd dan Muhammad Iklas Al Kutsi, S.Kom, S.Pd

Penyunting : Annisa, S.Pd. Gr

Desain Sampul dan Tata Letak : Lira Muhardi, S.P.

Penerbit : CV HEI PUBLISHING INDONESIA

Nomor IKAPI 043/SBA/2023

Redaksi :

Jl. Air Paku No.29 RSUD Rasidin, Kel. Sungai Sapih, Kec Kuranji
Kota Padang Sumatera Barat
Website : www.HeiPublishing.id
Email : heipublishing.id@gmail.com

Cetakan pertama, Mei 2024

Hak cipta dilindungi undang-undang
Dilarang memperbanyak karya tulis ini dalam bentuk
dan dengan cara apapun tanpa izin tertulis dari penerbit.

KATA PENGANTAR

Dengan mengucapkan puji syukur kehadiran Allah SWT, atas limpahan rahmat dan hidayahNya, maka Penulisan Buku dengan judul Kesuburan Tanah dan Pemupukan dapat diselesaikan. Buku ini berisikan bahasan tentang konsep kesuburan dan pemupukan, hubungan dan penyerapan tanah, dan unsur-unsur yang terdapat pada tanah.

Buku ini masih banyak kekurangan dalam penyusunannya. Oleh karena itu, kami sangat mengharapkan kritik dan saran demi perbaikan dan kesempurnaan buku ini selanjutnya. Kami mengucapkan terima kasih kepada berbagai pihak yang telah membantu dalam proses penyelesaian Buku ini. Semoga Buku ini dapat menjadi sumber referensi dan literatur yang mudah dipahami.

Padang, Mei 2024

Penulis

DAFTAR ISI

KATA PENGANTAR	i
DAFTAR ISI	ii
DAFTAR GAMBAR	vii
DAFTAR TABEL	xi
BAB 1 KONSEP KESUBURAN DAN PEMUPUKAN	1
1.1 Pendahuluan	1
1.2 Indikator Kesuburan Dari Sudut Pandang Media Tanam	4
1.3 Faktor Yang Mempengaruhi Kesuburan.....	11
DAFTAR PUSTAKA	15
BAB 2 HUBUNGAN TANAH DAN TANAMAN	17
2.1 Tanah sebagai media tanam	17
2.2 Unsur Hara Yang Dibutuhkan Oleh Tanaman	22
2.2.1 Peran Unsur Hara Bagi Tanaman	24
2.2.2 Karbon, Hidrogen, dan Oksigen (C, H, dan O)	26
2.2.3 Kategori Unsur Hara pada Tanaman	39
2.3 Penyerapan Unsur Hara oleh Tanaman	41
2.4 Proses Penyerapan Unsur Hara oleh Akar Tanaman.....	42
2.5 Mekanisme Penyerapan Hara oleh Akar	46
2.6 Proses Penyerapan Unsur Hara Oleh Daun Tanaman	50
2.7 Faktor Penentu Pertumbuhan Tanaman.....	51
DAFTAR PUSTAKA	54
BAB 3 PENYERAPAN DAN PENGANGKUTAN HARA	57
3.1 Pendahuluan.....	57
3.2 Organ Penyerap Hara pada Tanaman	58
3.3 Mekanisme Penyerapan Hara oleh Tanaman.....	64
3.3.1. Penyerapan Hara melalui Akar Tanaman	65

3.3.2. Penyerapan hara melalui Daun Tanaman	72
3.4 Dinamika Hara dalam Tanah	74
DAFTAR PUSTAKA.....	86
BAB 4 PERILAKU NITROGEN DI DALAM TANAH..	89
4.1 Peranan Nitrogen Dalam Tanaman	89
4.2 Proses kunci: Siklus Nitrogen pada Tanah Pertanian.....	91
4.3 Sumber Nitrogen Tanah	94
4.3.1 Penambahan N ₂ dari Atmosfer.....	95
4.3.2 Penambahan N ₂ Secara Biologi.....	95
4.3.3. Input Antropogenic (Pupuk Kimia dan Pupuk Organik)	104
4.4 Ketersediaan dan Transformasi Nitrogen Tanah	108
4.5. Kehilangan Nitrogen Tanah.....	113
4.6 Faktor-faktor yang Memengaruhi Ketersediaan Nitrogen Tanah	116
4.7 Strategi Pengelolaan Nitrogen untuk Meningkatkan Produktivitas Tanaman.....	120
DAFTAR PUSTAKA.....	123
BAB 5 PERANAN HARA N BAGI PERTUMBUHAN & HASIL TANAMAN	131
5.1 Unsur N Sebagai Hara Makro	131
5.2 Bentuk-Bentuk N Yang Diserap Oleh Tanaman	134
5.3. Metabolisme N Tanaman Sebagai Respon Terhadap Ketersediaan N Rendah Dan Pertumbuhan Tanaman	137
5.4 Peranan N Dalam Melindungan Tanaman Terhadap Cekaman Lingkungan.....	145
5.4.1 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Kemasaman Tanah	146
5.4.2 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Alkalinitas Tanah	151

5.4.3 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Ionik	152
5.4.4 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Kekeringan	159
5.5. Peranan Hara N Terhadap Pertumbuhan Tanaman	163
5.6 Peranan Hara N Terhadap Hasil Tanaman	168
5.6.1 Peranan N Terhadap Pembentukan Buah Dan Biji	169
DAFTAR PUSTAKA	177
BAB 6 UNSUR HARA P DALAM TANAH	199
6.1. Ketersediaan Unsur Hara P dalam Tanah	199
6.2. Peran Unsur Hara P	202
6.3. Sumber hara P	205
6.4 Defisiensi hara P	208
6.5 Siklus Fosfor	211
DAFTAR PUSTAKA	214
BAB 7 UNSUR HARA K DALAM TANAH	217
7.1 Pengantar <i>Kalium</i>	217
7.2 Sumber Kalium Dalam Tanah	218
7.3 Dinamika Kalium Dalam Tanah	223
7.4 Kalium Dalam Tanaman	231
DAFTAR PUSTAKA	237
BAB 8 KALSIMUM, MAGNESIUM DAN SULFUR	239
8.1. Kalsium	239
8.2. Magnesium	244
8.3. Sulfur	247
DAFTAR PUSTAKA	252
BAB 9 HARA MAKRO DAN HARA MIKRO	253
9.1 Pendahuluan	253
9.2 Analisis Unsur Hara Dalam Pokok	255

9.3 Kandungan Unsur Hara Dalam Pokok.....	256
9.4 Bahan Mentah(Murni) Sebagai Sumber Unsur Hara	257
9.5 Pembikinan Pupuk.....	259
9.6 Pupuk Cecair.....	263
9.7 Pupuk Suplemen Dan Organik.....	267
9.8 Dolomit.....	268
DAFTAR PUSTAKA.....	270
BAB 10 UJI TANAH DAN EVALUASI STATUS	
KESUBURAN TANAH	273
10.1 Uji Tanah.....	274
10.1.1 Pengambilan Sampel Tanah	274
10.1.2 Analisis tanah (Analisis Laboratorium)	281
10.1.3 Interpretasi Hasil Uji Tanah	282
10.2 Evaluasi Status Kesuburan Tanah	284
10.2.1 Uji Korelasi Di Rumah Kaca Dan Uji Kalibrasi Di Lapangan.....	284
10.2.3 Rekomendasi Pemupukan	287
DAFTAR PUSTAKA.....	289
BAB 11 KLASIFIKASI PEMUPUKAN.....	293
11.2 Pupuk Anorganik	294
11.3 Pupuk Kandang/Organik.....	295
11.4 Ciri Kimia Pupuk Langsung.....	299
11.5 Pupuk Fosfatik.....	301
11.6 Pupuk Potash.....	302
11.7 Komposisi pupuk.....	303
11.8 Aplikasi Pupuk Di Lahan	304
11.9 Rumusan	309
DAFTAR PUSTAKA.....	310

BAB 12 REAKSI PUPUK DALAM TANAH.....	313
12.1 Pendahuluan	313
12.2 Pupuk Organik Dan Anorganik.....	315
12.2.1 Kandungan Pupuk Organik dan Anorganik.....	316
12.2.2 Reaksi Pupuk Anorganik	320
12.2.3 Reaksi Pupuk Organik	323
12.2.4 Mekanisme Serapan Pupuk.....	327
12.3 Hubungan KTK Dengan Reaksi Pupuk Dalam Tanah	328
12.4 Efek Reaksi Pupuk Anorganik Pada Tanah.....	331
12.5 Efek Reaksi Pupuk Organik Pada Tanah	333
12.6 Interaksi Pupuk Organik Dan Anorganik.....	335
DAFTAR PUSTAKA	337
BAB 13 TUJUAN PEMUPUKAN	343
13.1 Kenapa Diperlukan Pemupukan?	344
13.2 Kehilangan Hara Sebagai Pedoman Pengelolaan Pemupukan.....	346
13.3 Pemupukan Untuk Peningkatan Ketersediaan Hara Tanah Bagi Tanaman.....	351
13.4 Pemupukan Untuk Peningkatan Produksi Tanaman	356
13.5 Pemupukan Mengatasi Tanah-Tanah Tidak Subur	359
13.6 Tujuan Pemupukan Spesifik Lokasi.....	361
DAFTAR PUSTAKA	363
BAB 14 CARA PEMBERIAN PUPUK.....	367
14.1 Dasar-dasar Pemupukan.....	367
14.2 Penyemprotan Pupuk Pada Permukaan Daun	375
14.3 Aplikasi Pupuk Organik	376
DAFTAR PUSTAKA	380
BIODATA PENULIS	381

DAFTAR GAMBAR

Gambar 1.1. Interaksi sifat fisik, kimia, dan biologi tanah dalam membentuk kesuburan ideal.....	8
Gambar 1.2 Ilustrasi pemberian pupuk.....	10
Gambar 2.1. Mekanisme penyerapan unsur hara pada tanaman.....	46
Gambar 3.1. Anatomi daun tanaman.....	59
Gambar 3.2. Anatomi akar tanaman.....	60
Gambar 3.3. Pergerakan hara dalam xylem.....	62
Gambar 3.4. Pergerakan hara dalam floem.....	63
Gambar 3.5. Proses intersepsi akar.....	66
Gambar 3.6. Proses aliran massa.....	68
Gambar 3.7. Proses masuknya hara ke dalam akar tanaman.....	69
Gambar 3.8. Ilustrasi difusi hara.....	71
Gambar 3.9. Penyerapan hara oleh daun tanaman.....	73
Gambar 3.10. Proses terbuka-tertutup stomata.....	74
Gambar 3.11. Dinamika hara dalam tanah.....	76
Gambar 3.12. Aminisasi dan amonifikasi nitrogen dalam tanah.....	77
Gambar 3.13. Siklus P dalam tanah.....	80

Gambar 3.14.	
Siklus K dalam tanah.....	82
Gambar 3.15.	
Siklus Ca dan Mg dalam tanah.....	83
Gambar 3.16.	
Siklus P dalam tanah.....	85
Gambar 4.1	
Struktur senyawa klorofil a dan klorofil b.....	89
Gambar 4.2	
Siklus nitrogen di alam.....	92
Gambar 4.3	
Bintil akar pada akar tanaman Kedelai.....	99
Gambar 5.1.	
Skema dari serapan hara Nitrat yang disederhanakan.....	135
Gambar 5.2.	
Serapan hara N dan asimilasi N di akar dan pada daun teh hitam.....	135
Gambar 5.3.	
Bintil akar pada tanaman Kedelai dan mekanisme fiksasi N pada perakaran tanaman.....	136
Gambar 5.4.	
Konsep Model Dari Metabolism N Pada Kondisi Ketersediaan N Rendah.....	140
Gambar 5.5.	
Pertumbuhan tanaman jagung saat 45 hst yang mendapatkan hara N dari berbagai sumber N pada hapludult.....	151
Gambar 5.6.	
Skema pengangkut membran yang terlibat dalam serapan akar nitrat dan amonium di <i>Arabidopsis thaliana</i>	162
Gambar 5.7.	
Perubahan warna daun akibat tanaman kekurangan unsur Nitrogen.....	165
Gambar 5.8.	
Asam amino dan protein.....	172
Gambar 6.1.	
Perbandingan daun sehat dengan kekurangan fosfor.....	209

Gambar 7.1.	
Tabel periodik unsur kimia, posisi dan konfigurasi electron dari K.....	218
Gambar 7.2.	
Hubungan bentuk Kalium tidak tersedia, Kalium lambat tersedia, dan Kalium segera tersedia.....	224
Gambar 7.3.	
Reaksi keseimbangan Kalium di dalam tanah.....	227
Gambar 9.1.	
Hutan Rimba Safari Bali.....	253
Gambar 9.2	
Pembersihan hutan untuk perladangan.....	254
Gambar 9.3.	
<i>Spektrometer XRF</i>	255
Gambar 9.4.	
Kilang penghancuran, pengadukan bahan murni dan pembentukan granul pupuk NPK di Selangor Malaysia.....	261
Gambar 9.5 .	
Pupuk NPK yang siap dipacking untuk pasaran.....	262
Gambar 9.6.	
Penanaman terung secara fertigasi menggunakan pupuk cecair AB.	266
Gambar 9.7.	
Konduktiviti meter yang mudah untuk kegunaan di lahan.....	266
Gambar 9.8.	
Pak Hishamuddin Muallim Hortiguard & Nursery Perak Malaysia di lahan tinnya menggunakan pupuk AB.....	267
Gambar 9.8.	
Spektrum XRF sampel dolomit dari Perlis Malaysia.....	269
Gambar 10.1.	
Metode pengambilan contoh komposit.....	280
Gambar 11.1	
Kelasifikasi pupuk anorganik.....	295
Gambar 11.2	
Pembikinan medium organik untuk penanaman anggur.....	298
Gambar 11.3.	
Anggur Tamaki asal Japan ditanam secara organic.....	298

Gambar 11.4.	
Perkebunan nenas MD2 di Sabak Bernam Selangor, Malaysia.....	305
Gambar 11.5.	
Pokok nenas mula berbunga.....	305
Gambar 11.6.	
Pupuk Anorganik lokal jenama Taaveekum Smart Blue mengandungi dolomit.....	306
Gambar 11.7.	
Pupuk jenama Nitrophoska.....	306
Gambar 11.8.	
Penutupan bahagian atas nenas dari cuaca panas.....	307
Gambar 11.9.	
Pengusaha nenas Pak Din menunggu kastomer datang mengambil nenas.....	308
Gambar 11.10.	
Pertumbuhan singkong.....	308
Gambar 13.1.	
Grafik isoterms penyerapan dua tanah yang berbeda pada kemampuan menyerap P.....	350
Gambar 13.2.	
Perencanaan pengelolaan dengan pertimbangan produktivitas tanah.....	353

DAFTAR TABEL

Tabel 4.1 Input N, Output N (kehilangan) dan siklus dalam sistem tanah-tanaman.....	93
Tabel 5.1. Susunan kimia dari bahan kompos yang digunakan sebagai pupuk organik.....	166
Tabel 5.2. Pengaruh jenis dan takaran kompos terhadap angkutan hara N tanaman padi per rumpun 45 HST.....	167
Tabel 6.1. Beberapa mineral P yang biasa dijumpai dalam tanah.....	209
Tabel 9.1 Senyawa murni unsur hara makro dan mikro.....	258
Tabel 9.2. Beberapa produk pupuk yang terdapat dalam pasaran.....	263
Tabel 9.3 . Senarai unsur murni dan contoh formulasi untuk penanaman cabai.....	264
Tabel 10.1. Perbandingan skala peta dan jarak antara grid.....	278
Tabel 10.2. Beberapa macam ekstrak untuk analisis tanah.....	281
Tabel 10.3. Kriteria penilaian hasil uji tanah.....	283
Tabel 13.1. Konsentrasi unsur-unsur hara esensial di dalam tanah mineral dan jumlah yang diangkut tanaman setiap tahun.....	348
Tabel 13.2. Hubungan laju serapan hara dengan jarak dari ujung akar tanaman.....	351
Tabel 13.3. Kadar dan serapan pada 9 jenis hara makro dan mikro pada tanaman jagung dan padi (Kg/ha)	354

Tabel 13.4.	
Harkat hara dalam tanah dan tanaman untuk produksi tanaman.....	356
Tabel 13.5.	
Pemupukan berimbang dengan indikator 4 tepat.....	360
Tabel 14.1.	
Jenis pupuk anorganik dan kandungan unsur hara.....	370

BAB 5

PERANAN HARA N BAGI PERTUMBUHAN & HASIL TANAMAN

Oleh : Jamilah

5.1 Unsur N Sebagai Hara Makro

Unsur hara N termasuk unsur yang dibutuhkan dalam jumlah paling banyak sehingga disebut unsur hara makro primer. Umumnya unsur Nitrogen menyusun 1-5% dari berat tubuh tanaman. N-Nitrat (NO_3^-) dan N-Amonium (NH_4^+) adalah dua bentuk utama N yang diserap tanaman; namun kedua bentuk tersebut tidak banyak tersedia di ekosistem pertanian dan alam (Crawford dan Forde 2002). Untuk mencapai tingkat produksi tanaman yang cukup dan memenuhi kebutuhan pangan global, aplikasi pupuk lebih dari 200 kg ha⁻¹ pupuk N diberikan setiap tahun pada tanaman. Oleh karena itu, permintaan global akan pupuk N terus meningkat (Schroeder et al. 2013). Sumber unsur N dapat diperoleh dari bahan organik, mineral tanah, maupun penambahan dari pupuk organik. Namun input pupuk N yang berlebihan dan penerapan metode pemupukan yang tidak tepat mengakibatkan rendahnya efisiensi penggunaan N (NUE), dimana 50–70% pupuk N yang diberikan hilang ke lingkungan sekitar sehingga menimbulkan permasalahan lingkungan yang serius, seperti kerusakan tanah, pengasaman dan eutrofikasi air (Guo et al. 2010; McAllister et al. 2012; Kissel et al. 2020).

Nitrogen adalah salah satu unsur hara esensial dalam fisiologi tumbuhan. Ini memainkan peran penting dalam berbagai aspek pertumbuhan dan perkembangan tumbuhan. Berikut adalah beberapa peran utama nitrogen dalam fisiologi tumbuhan antara lain;

1. Nitrogen adalah komponen utama dalam struktur protein. Protein adalah molekul yang sangat penting dalam sel tumbuhan, berperan dalam berbagai fungsi biologis seperti pembentukan enzim, pigmen, dan sebagainya. Tanpa nitrogen, tumbuhan tidak dapat mensintesis protein yang diperlukan untuk pertumbuhan dan perkembangannya.
2. Aktivitas Fotosintesis: Klorofil, pigmen hijau dalam tumbuhan yang mendukung proses fotosintesis, mengandung nitrogen dalam strukturnya. Klorofil memungkinkan tumbuhan untuk menangkap energi matahari dan mengubahnya menjadi makanan melalui fotosintesis. Oleh karena itu, nitrogen mendukung proses fotosintesis yang sangat penting dalam pertumbuhan tumbuhan.
3. Sintesis DNA dan RNA: Nitrogen juga diperlukan untuk sintesis asam nukleat, seperti DNA dan RNA. Asam nukleat ini adalah molekul penting dalam penyimpanan dan transmisi informasi genetik dalam tumbuhan. Tanpa nitrogen, tumbuhan tidak dapat menyusun materi genetik yang diperlukan untuk pertumbuhan dan perkembangannya.
4. Pembentukan Vitamin dan Hormon: Beberapa vitamin dan hormon tumbuhan, seperti sitokinin, mengandung

nitrogen dalam struktur mereka. Hormon-hormon ini memengaruhi pertumbuhan, pembungaan, dan perkembangan akar serta pertumbuhan tunas tumbuhan.

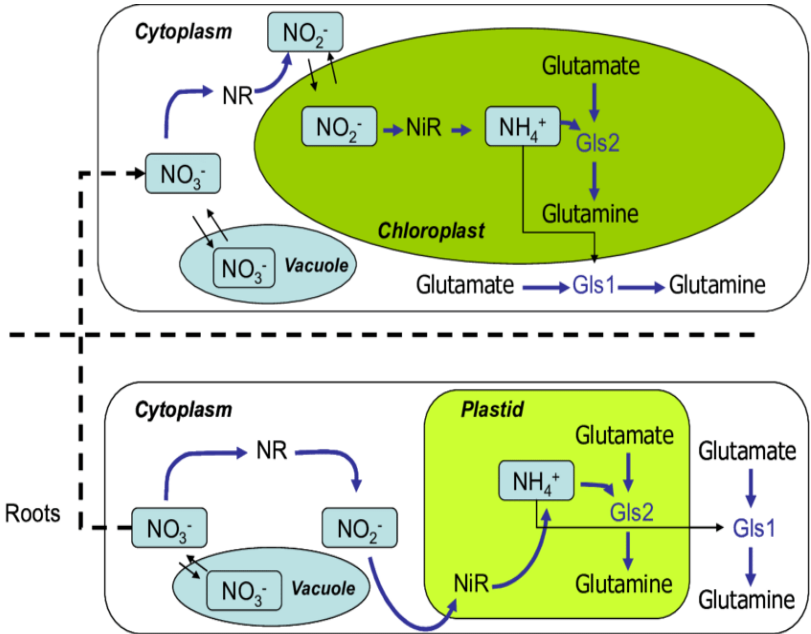
5. Penyimpanan Energi: Tumbuhan juga menggunakan nitrogen dalam pembentukan senyawa penyimpanan energi seperti amino dan nukleotida. Senyawa ini dapat digunakan untuk menyimpan energi yang akan digunakan untuk pertumbuhan masa depan atau dalam situasi ketika sumber daya eksternal terbatas.
6. Membentuk Pigmen dan Enzim: Nitrogen juga diperlukan dalam pembentukan berbagai pigmen dan enzim yang terlibat dalam proses biokimia tumbuhan. Misalnya, klorofil adalah pigmen yang mengandung nitrogen, dan enzim seperti nitrat reduktase terlibat dalam metabolisme nitrat.

Tanaman legume mampu mengambil N_2 dari atmosfer dengan bantuan *Rhizobia sp.* Hanya sedikit Nitrogen (N) tanah yang digunakan oleh tanaman legume. N-organik dalam tanaman akan segera diubah menjadi asam-asam amino dan akhirnya dirangkai menjadi protein. Protein sel-sel vegetative sebagian besar lebih bersifat fungsional daripada struktural dan bentuknya tidak stabil sehingga selalu mengalami pemecahan dan reformasi. Sebagai pelengkap bagi peranannya dalam sintesa protein. Nitrogen (N) merupakan bagian tak terpisahkan dari molekul klorofil dan oleh karenanya pemberian Nitrogen (N) yang cukup menghasilkan pertumbuhan vegetatif yang subur dan warna daun hijau gelap. Pemberian Nitrogen (N) yang berlebihan

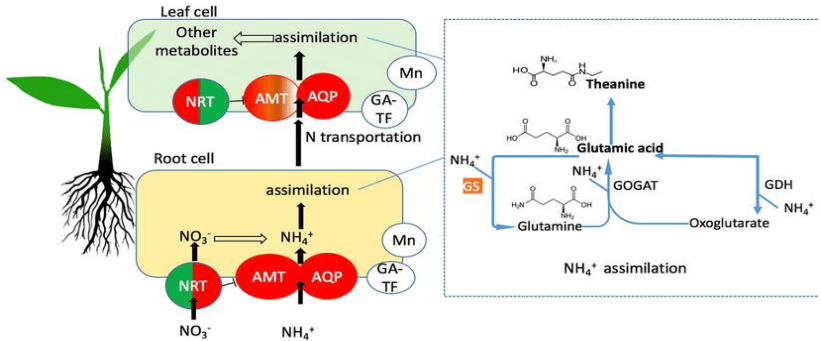
dalam lingkungan tertentu dapat menunda fase generatif tanaman dan bahkan tidak terjadi sama sekali. Secara fungsional, nitrogen juga penting sebagai penyusun enzim yang sangat besar perannya dalam proses metabolisme tanaman, karena enzimnya tersusun dari protein.

5.2 Bentuk-Bentuk N Yang Diserap Oleh Tanaman

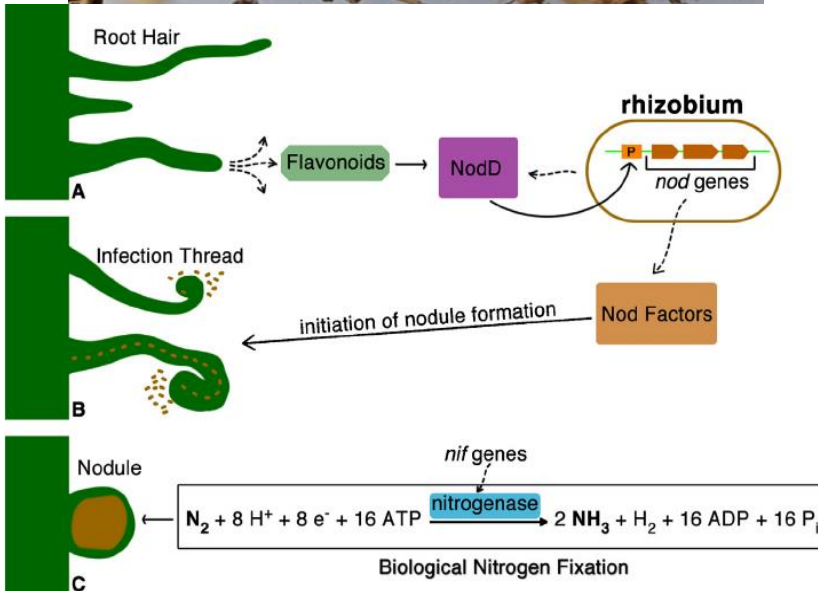
Nitrogen (N) yang merupakan penyusun utama protein, relative tidak tersedia bagi tanaman walaupun molekul nitrogen menduduki 80% dari total unsur di atmosfer. Pada umumnya, nitrogen di atmosfer secara kimiawi bersifat “innert” dan tidak bisa langsung digunakan oleh tanaman. Sebagai pengganti tanaman harus bergantung pada sejumlah kecil senyawa Nitrogen (N) yang terdapat dalam tanah, terutama yang berbentuk ion NO_3^- dan NH_4^+ (Gambar 5.1, 5.2), selanjutnya fiksasi hayati pada berbagai jenis organism, baik organism yang hidup bebas (free organism living) maupun simbiosis antara jasad renik dan tanaman tinggi terutama jenis legume (kacang-kacangan) (Gambar 5.3). Tanaman non-legume biasanya menyerap Nitrogen (N) dari dalam tanah dalam bentuk nitrat (NO_3^-) atau ammonium (NH_4^+), dimana pada kebanyakan tanah pertanian. Ion NO_3^- merupakan bentuk Nitrogen (N) yang paling banyak diserap tanaman, karena ion tersebut merupakan produk akhir dari perombakan nitrifikasi oleh mikroba di dalam tanah dalam suasana aerob.



Gambar 5.1. Skema dari serapan hara Nitrat yang disederhanakan



Gambar 5.2. Serapan hara N dan assimilasi N di akar dan pada daun teh hitam (Sumber: Li et al., 2017).



Gambar 5.3. Bintil akar pada tanaman Kedelai dan mekanisme fiksasi N pada perakaran tanaman (Sumber: Edi et al., 2023; Laranjo et al., 2014).

5.3. Metabolisme N Tanaman Sebagai Respon Terhadap Ketersediaan N Rendah Dan Pertumbuhan Tanaman

Pada tanaman, proses metabolisme N melibatkan penyerapan, transportasi, asimilasi, dan pemanfaatan untuk biosintesis asam amino dan pada akhirnya untuk pertumbuhan. Setiap langkah-langkah ini mungkin diatur sedikit berbeda, yang mengarah ke perbedaan metabolisme N dan kinerja tanaman dengan persyaratan ekologis yang berbeda. Pada tanaman herba, proses metabolisme N didokumentasikan dengan baik (Gambar 5.4), yang dapat berfungsi sebagai model konseptual untuk mengatasi metabolisme N spesies poplar yang berbeda sebagai respons terhadap ketersediaan N yang rendah. Pada proses serapan N, NH_4^+ dan NO_3^- dalam larutan tanah adalah dua bentuk N anorganik utama yang diserap tanaman. Meskipun kedua ion tersebut dapat digunakan oleh tanaman, ion energik, fitur biokimia, dan molekuler NH_4^+ dan NO_3^- adalah berbeda untuk metabolisme, menyebabkan fluks bersih yang berbeda kedua ion pada permukaan akar dan NH_4^+ atau NO_3^- preferensi tanaman (Jackson et al., 2008; Patterson et al., 2010).

Menggunakan Pelabelan ^{15}N , menunjukkan bahwa beberapa tanaman berkayu lebih memilih NH_4^+ (Rennenberg et al., 2009).; Luo et al., (2012), memberikan pemahaman yang lebih baik tentang proses elektrofisiologi NH_4^+ dan NO_3^- . Akuisisi. Fluks bersih NH_4^+ dan NO_3^- digabungkan dengan aktivitas membran plasma (PM) H^+ -ATPase pada akar halus *Populus popularis*. Namun, perbandingan fluks

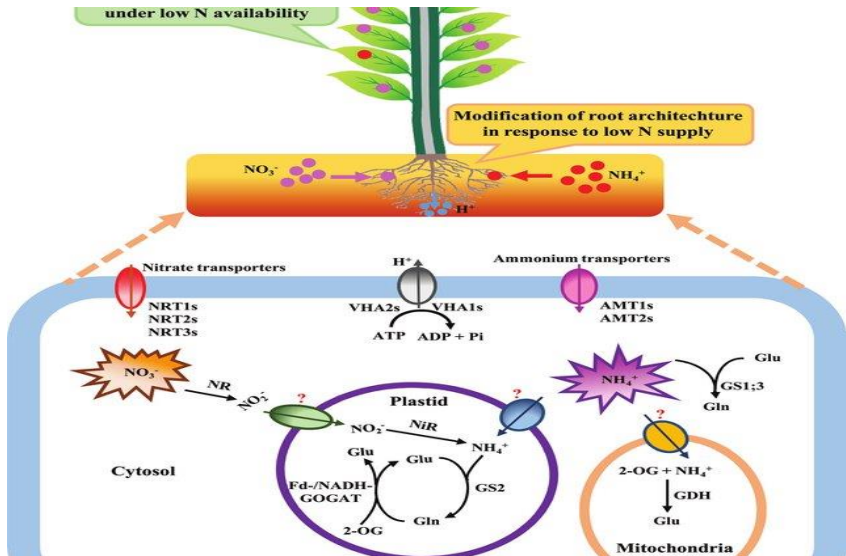
NH_4^+ dan NO_3^- pada permukaan akar spesies poplar dengan perbedaan besar pertumbuhan hilang. Fluks NH_4^+ dan NO_3^- dimediasi oleh berbagai pihak pengangkut amonium (AMT) dan nitrat (NRT). Beberapa AMT dan NRT telah dijelaskan secara fungsional di *Arabidopsis thaliana* (Wang et al., 2012). Misalnya, kelimpahan transkrip AtAMT1;1 sangat meningkat sebesar kelaparan N dan dikurangi pada pasokan NH_4^+ di akar Arabidopsis. Beberapa anggota NRT seperti AtNRT1;1, AtNRT1;2, AtNRT2;1, dan AtNRT3;1 memainkan peran penting dalam serapan dan sinyal NO_3^- . Di dalam genom *P. trichocarpa*, terdapat 14 (AMT) yang diduga didokumentasikan, sedangkan sedikit yang diketahui tentang anggota NRT. Beberapa penelitian menunjukkan bahwa transkrip pengangkut poplar yang diduga (mis. AMT1;2, AMT1;6, AMT2;1, NRT1;1, NRT1;2, NRT2;4B, NRT2;4C, NRT3.1B, dan NRT3.1C) responsif terhadap fluktuasi lingkungan dalam kondisi N yang tidak dibatasi (Li et al., 2014).

Namun, masih belum diketahui bagaimana regulasi transkripsionalnya pengangkut ini merespons pembatasan pasokan N pada spesies poplar yang berbeda. Setelah serapan ke akar, sejumlah besar NH_4^+ bisa berasimilasi secara lokal dan sisanya ditranslokasi ke daun atau bagian tanaman lainnya, padahal hanya dalam jumlah terbatas NO_3^- diasimilasi di akar dan sebagian besar NO_3^- diangkut ke daun. Dalam asimilasi proses, NO_3^- diubah menjadi NH_4^+ oleh nitrat reduktase (NR) dan nitrit reduktase (NiR). Kemudian, NH_4^+ dapat diasimilasi dengan glutamin yang dikatalisis oleh glutamin sintetase (GS).

Pembentukan glutamat membutuhkan glutamin dan 2-oksoglutarat dalam reaksi yang dikatalisis oleh glutamat sintase (GOGAT). Selain itu, glutamat dapat disintesis oleh glutamat dehidrogenase (GDH) di bawah konsumsi NH_4^+ dan 2-oksoglutarat (McAllister et al., 2012). Sangat sedikit yang diketahui mengenai tanggapan enzimnya terhadap pasokan N yang rendah pada spesies poplar yang berbeda. Meskipun tanaman hutan seringkali tumbuh di daerah yang miskin unsur hara tanah (Johnson, 2006; Rennenberg et al., 2009), terkait penelitian N pada pohon terutama membahas efek pemupukan tetapi kurang untuk mengungkap respons terhadap N-terbatas (Cooke dan Weih, 2005; Rennenberg et al., 2009; Lukac et al., 2010; Millard dan Grelet, 2010). Baru-baru ini, kami menemukan bahwa pertumbuhan, karbon, dan fisiologi N, dan sifat kayu dari *Populus alba* × *Populus glandulosa* (Pg) yang tumbuh cepat, yang umumnya tumbuh di tanah yang relatif subur, menunjukkan ketahanan yang lebih kuat terhadap kayu, responsif terhadap pemupukan N dibandingkan dengan pertumbuhan lambat *P. popularis* (Pp) yang sering dijumpai pada tanaman yang kekurangan unsur hara tanah (Li et al., 2014). Tanggapan yang berbeda dianggap berasal untuk memprioritaskan alokasi sumber daya pada daun dan mempercepat proses fisiologis N pada Pg yang tumbuh cepat di bawah level pemberian N yang lebih tinggi.

Nitrat merupakan sumber N yang dominan pada tanah dengan pH tinggi, sedangkan NH_4^+ dominan pada tanah dengan pH rendah. Di dalam tanah, konversi NH_4^+ menjadi NO_3^- melalui nitrifikasi, sebuah proses dua langkah,

dimediasi oleh mikroorganisme. Amonium dalam tanah awalnya dioksidasi menjadi hidrosilamina dan kemudian menjadi NO_2^- , umumnya oleh bakteri pengoksidasi amonia (BPA). Selanjutnya, NO_2^- dapat dioksidasi menjadi NO_3^- melalui aksi bakteri pengoksidasi nitrit (BPN). Spesies BPA seperti *Nitrosomonas sp.* dianggap sebagai mikroorganisme tanah utama yang memediasi langkah oksidasi pembatas laju awal, sementara *Nitrobacter sp.* dianggap sebagai organisme utama yang memfasilitasi konversi NO_2^- menjadi NO_3^- [Hayatsu et al., 2008; Coskun et al., 2017]. Pertumbuhan dan aktivitas bakteri nitrifikasi berkurang secara substansial pada pH rendah, dan sebagai hasilnya, sedikit nitrifikasi diperkirakan terjadi pada kondisi pH rendah seperti pada budidaya blueberry (Hu et al., 2014).



Gambar 5.4. Konsep Model Dari Metabolism N Pada Kondisi Ketersediaan N Rendah (Sumber: Luo Et Al., 2013)

Model konseptual metabolisme N pada tumbuhan. Dalam proses serapannya, NH_4^+ dan NO_3^- memasuki sitosol melalui amonium (AMTs) dan pengangkut nitrat (NRTs), masing-masing, digabungkan dengan membran plasma H^+ -ATPase (VHA). Setelah serapan di akar, NH_4^+ dan NO_3^- dapat ditranslokasi ke daun atau bagian lain tanaman. Dalam proses asimilasi, NO_3^- diubah menjadi NH_4^+ oleh sitosol nitrat reduktase (NR) dan reduktase nitrit plastida/kloroplastik (NiR). Selanjutnya, NH_4^+ dapat diasimilasi dengan glutamin (Gln) dikatalisis oleh isoenzim glutamin sintetase (GS) baik di plastid atau sitosol. Gln dalam plastid dengan 2-oxoglutarate (2-OG) selanjutnya dapat dikonversi menjadi glutamat (Glu) oleh glutamat sintase yang bergantung pada Fd atau NADH (Fd/NADH-GOGAT). Selain itu, di mitokondria, NH_4^+ dapat diasimilasikan ke Glu dengan glutamat dehidrogenase (GDH). Senyawa N yang disintesis menyediakan prekursor asam amino, protein, dan metabolit mengandung N lainnya yang dapat dimanfaatkan oleh pertumbuhan tanaman. Pada tingkat sel, N Metabolisme tanaman dapat dipengaruhi oleh rendahnya ketersediaan N dari luar. Pada tingkat tumbuhan, ciri-ciri akar, aktivitas fotosintesis, dan daun properti dapat diubah sebagai respons terhadap pasokan N yang rendah (gambar ini tersedia dalam warna di JXB online).

Baru-baru ini, beberapa organisme lain, terutama archaea pengoksidasi amonia (APA), telah terbukti memfasilitasi oksidasi NH_4^+ menjadi NO_2^- (Konneke et al., 2005). Faktanya, APA mungkin merupakan organisme dominan yang mampu mengoksidasi amonia di sebagian

besar tanah (Leininger et al., 2006; Lehtoveirta-Morley, 2011). Selain itu, rasio APA terhadap BPA lebih tinggi pada pH yang lebih rendah, dan kemungkinan besar mereka bersaing untuk mendapatkan ketersediaan amonia yang sangat terbatas [Hu et al., 2014)]. Akibatnya, telah diusulkan bahwa APA cenderung memainkan peran utama sebagai nitrifier pada tanah yang miskin unsur hara, serta tanah masam yang dilengkapi dengan urea. Secara keseluruhan, penelitian-penelitian ini menunjukkan bahwa nitrifikasi dapat terjadi dan berkontribusi terhadap ketersediaan NO_3^- di tanah masam, seperti yang digunakan untuk produksi blueberry. Misalnya, penerapan $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ pada 'Bluecrop' yang ditanam di tanah pada pH 4,8 menghasilkan nitrifikasi substansial yang berkurang secara signifikan namun hanya sementara dengan penerapan bersama inhibitor nitrifikasi, dicyandiamide (DCD), yang menghambat oksidasi NH_4^+ menjadi NO_2^- (Throop et al., 1998).

Pabrik telah mengembangkan dua sistem serapan NO_3^- agar dapat beradaptasi dengan lebih baik terhadap fluktuasi ketersediaan NO_3^- di dalam tanah: sistem transportasi afinitas tinggi (HATS) yang bekerja pada tingkat NO_3^- eksternal yang rendah, sedangkan sistem transportasi afinitas rendah (LATS) yang beroperasi pada tingkat NO_3^- yang tinggi (Crawford dan Forde, 2002). Uji sistem serapan tersebut telah dicobakan pada tanaman Arabidopsis. Pada Arabidopsis, ada dua famili pengangkut, yaitu pengangkut nitrat 1 atau pengangkut peptida (NRT1/PTR/NPF) dan pengangkut nitrat 2 (NRT2), berperan dalam serapan NO_3^- oleh akar (Wang et al. 2018). Pada tanaman Arabidopsis,

NRT1.1 (juga dikenal sebagai CHL1 atau NPF6.3), merupakan pengangkut pertama yang diidentifikasi dalam serapan NO_3^- oleh akar dan bertanggung jawab atas sebagian besar serapan NO_3^- dengan afinitas rendah pada kondisi pertumbuhan yang cukup NO_3^- . dari penelitian tersebut diketahui bahwa > 75% serapan NO_3^- dengan afinitas tinggi pada tanaman juga disumbangkan oleh NRT1.1. Perbedaan serapan NO_3^- antara mutan NRT1.1/2.1/2.2 dan NRT2.1/2.2 menunjukkan bahwa NRT1.1 berkontribusi ~ 12% serapan NO_3^- afinitas tinggi di *Arabidopsis* (Ye et al. 2019). Peralihan dari mode afinitas rendah ke mode afinitas tinggi NRT1.1 diatur oleh fosforilasi NRT1.1 pada residu T101 (Liu dan Tsay 2003). Ho et al. (2009) menemukan bahwa protein kinase yang berinteraksi seperti kalsineurin B, CIPK23, bertanggung jawab atas fosforilasi sebagai respons terhadap isyarat NO_3^- yang rendah, yang mana prosesnya memerlukan tindakan CBL9. NRT1.2 adalah pengangkut NRT1 lainnya yang diekspresikan dalam sel epidermis dan rambut akar; ia juga menyerap NO_3^- dari tanah, meskipun ia hanya terlibat langsung dalam serapan NO_3^- dengan afinitas rendah (Huang et al. 1999). Skema pengangkut membran yang terlibat dalam serapan akar nitrat dan amonium di *Arabidopsis thaliana*. Diagram tersebut mewakili sel akar yang diidealkan, dengan mengabaikan diferensiasi perkembangan. Jalur sinyal utama yang mengatur ekspresi dan aktivitas biokimia dari pengangkut ini juga disertakan. Protein dikelompokkan sebagai sistem transpor afinitas tinggi (HATS) atau sistem transpor afinitas rendah (LATS), berdasarkan afinitasnya terhadap substrat. Kontribusi pengangkut terhadap serapan

N digambarkan dengan lebar garis padat. NRT1.1 adalah HATS dan LATS, bergantung pada fosforilasi oleh kompleks CIPK23-CBL. Garis magenta menunjukkan regulasi negative (Lawlor et al., 2002).

Sebaliknya, pasokan NH_4^+ dilaporkan meningkatkan penyerapan Fe, karena penyerapan NH_4^+ menginduksi pelepasan H^+ dari sel dan mengasamkan rhizosfer (Mengel dan Geurtzen 1988; Kosegarten et al. 1999). Baru-baru ini, Coletto et al. (2021) melaporkan bahwa serapan kelebihan NH_4^+ oleh akar juga mempengaruhi homeostasis Fe di Arabidopsis melalui mekanisme yang tidak diketahui. Hal ini didasarkan pada perubahan ekspresi gen yang diamati sebagai respons terhadap penyerapan dan defisiensi Fe pada pasokan NH_4^+ yang tinggi dibandingkan dengan pasokan NO_3^- . Jika dampak ini ada, efek NH_4^+ pada homeostasis Fe mungkin sebagian tidak tergantung pada regulasi pH; Namun, penelitian lebih lanjut diperlukan untuk mendukung hipotesis ini.

Khususnya, beberapa penelitian menemukan bahwa konsentrasi Fe pada daun yang mengalami klorosis sama dengan atau (dalam beberapa kasus), lebih besar dibandingkan dengan konsentrasi pada daun hijau (Kosegarten et al. 1999; López-Millán et al. 2000). Hal ini menunjukkan bahwa selain pembatasan perolehan Fe oleh akar, mungkin ada mekanisme lain yang berperan dalam klorosis defisiensi Fe terkait NO_3^- . Sampai saat ini, berbagai penelitian telah menunjukkan bahwa efek NO_3^- yang menginduksi klorosis mungkin berhubungan dengan inaktivasi Fe fisiologis dalam apoplas daun, karena NO_3^-

menghasilkan pH apoplastik yang tinggi (Hoffmann et al. 1994; Kosegarten dan Englisch 1994; Mengel et al. 1994). Selain itu, klorosis defisiensi Fe tidak dapat diatasi dengan mengganti NO_3^- dengan NH_4^+ ; berbeda dengan NO_3^- , NH_4^+ mengasamkan apoplas daun tanpa pasokan Fe dari luar (Mengel dan Geurtzen 1988; Kosegarten et al. 1999; López-Millán et al. 2000). Oleh karena itu, pH apoplastik yang diatur oleh N mungkin memainkan peran penting dalam respon defisiensi Fe. Secara khusus, mungkin terdapat pusat yang mengatur pH apoplastik dengan memodulasi keseimbangan antara serapan NO_3^- dan NH_4^+ , sebagai respons terhadap defisiensi Fe. Penelitian lebih lanjut diperlukan untuk menguji hipotesis ini dan mengidentifikasi kandidat potensial yang terlibat dalam jalur ini.

5.4 Peranan N Dalam Melindungan Tanaman Terhadap Cekaman Lingkungan

Tumbuhan hidup di lingkungan yang dinamis dan kompleks yang seringkali mengandung sumber cekaman (Zhu 2016). Karena tumbuhan adalah organisme sesil, mereka tidak dapat memilih lingkungan pertumbuhannya, dan terbatas dalam beradaptasi dengan lingkungan tersebut. Meskipun N merupakan unsur hara makro yang penting bagi pertumbuhan dan perkembangan tanaman, N juga terkait erat dengan adaptasi tanaman terhadap berbagai pemicu cekaman abiotik. Misalnya, persaingan atau koordinasi antara $\text{NO}_3^-/\text{NH}_4^+$ dan ion lain di seluruh plasmalemma, mempengaruhi ketahanan tanaman terhadap pemicu

cekaman seperti garam, kekurangan (defisiensi) kalium (K), dan keracunan (toksisitas) logam berat; tanaman dengan ketahanan rendah memerlukan lebih banyak pupuk dibandingkan dengan tanaman dengan ketahanan tinggi (Zhu, 2016). Karena N dianggap sebagai unsur hara yang paling penting bagi pertumbuhan tanaman dari sudut pandang kuantitatif, tanaman telah mengembangkan strategi yang efisien untuk mengelola kadar N sebagai respons terhadap berbagai pemicu cekaman yang kompleks (Nacry et al. 2013). Memahami interaksi antara N dan cekaman abiotik pada tanaman sangat penting untuk mengoptimalkan penggunaan pupuk N, sekaligus menjaga keseimbangan antara penerapan dan dampak buruk dari cekaman abiotik. Pemahaman ini penting untuk meningkatkan sistem pertanian modern dan mengembangkan praktik pertanian berkelanjutan. Peran nitrogen dalam adaptasi tanaman terhadap cekaman kemasaman (H^+) dan alkali. Tinjauan ini secara singkat merangkum proses serapan NO_3^-/NH_4^+ pada tanaman dan membahas peran kedua bentuk N ini dalam kaitannya dengan berbagai pemicu cekaman abiotik, termasuk defisiensi unsur hara lainnya, pH yang tidak menguntungkan, cekaman ionik, dan kekeringan.

5.4.1 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Kemasaman Tanah

Tanah masam tersebar luas, mencakup sekitar setengah dari lahan subur di dunia (Kochian et al. 2015). Tanah masam dengan konsentrasi H^+ yang tinggi bersifat sangat beracun, sehingga menghambat pertumbuhan dan

perkembangan tanaman (Schubert dan Mengel 1990; Iuchi et al. 2007). Kandungan H^+ di tanah masam juga terkait dengan banyak faktor cekaman lainnya, seperti keracunan aluminium (Al^{3+}) dan defisiensi P-anorganik (Sawaki et al. 2009; Kochian et al. 2015). Aktivitas manusia selalu meningkatkan keasaman tanah, khususnya penggunaan pupuk N termasuk urea dan pupuk yang mengandung ammonium (NH_4^+) (Guo et al. 2010; Kissel et al. 2020). Alkalisasi rhizosfer akibat serapan nitrat (NO_3^-) sangat penting untuk melawan tekanan proton (H^+). Pendapat ini didukung oleh Fang et al. (2016) yang mengamati peningkatan serapan NO_3^- dengan cekaman H^+ melalui peningkatan regulasi spesifik aktivitas NRT1.1 (pengangkut nitrat 1); Hal ini pada gilirannya mengurangi tekanan H^+ dengan meningkatkan pH di rhizosfer. Sebaliknya, meskipun cekaman H^+ juga menstimulasi ekspresi NRT lain, fungsi penggangguannya gagal mengurangi toleransi terhadap cekaman H^+ . Hal ini mungkin terjadi karena NRT1.1 bertanggung jawab atas sebagian besar pengangkutan NO_3^- (Wang et al. 2018; Fang et al. 2021). Khususnya, pertumbuhan mutan *nlp7*, yang mengganggu deteksi NO_3^- sementara menunjukkan tingkat aktivitas penyerapan NO_3^- yang normal (Castaings et al. 2009; Marchive et al. 2013), serupa dengan pertumbuhan tanaman Col-0 pada pH rendah. Selain itu, pertumbuhan mutan *chl1-9*, yang mengganggu aktivitas serapan NO_3^- tetapi menunjukkan deteksi NO_3^- yang normal (Ho et al. 2009), jauh lebih rendah dibandingkan tanaman Col-0 dan mirip dengan NRT1.1-null. mutan (Fang et al. 2016). Temuan ini menunjukkan bahwa

aktivitas transpor NO_3^- , berlawanan dengan sinyal NO_3^- , menstimulasi resistensi H^+ . Baru-baru ini, Ye et al. (2021) menemukan bahwa pola ekspresi spasial NRT1.1 terkait pH rendah pada akar Arabidopsis memerlukan tindakan faktor transkripsi tipe C_2H_2 , STOP1. Mutan NRT1.1 dan stop1, dan mutan ganda NRT1.1 stop1, menunjukkan fenotip serupa yang hipersensitif terhadap pH rendah. Hal ini menunjukkan bahwa STOP1 dan NRT1.1 berfungsi pada jalur yang sama dalam toleransi H^+ . Uji molekuler menunjukkan bahwa STOP1 secara langsung mengaktifkan NRT1.1 dengan mengikat promotornya, sehingga meningkatkan serapan NO_3 pada NRT1.1. Hal ini meningkatkan NUE tanaman dan menciptakan pH yang menguntungkan di rhizosfer untuk pertumbuhan akar dengan menurunkan konsentrasi H^+ . CIPK23 yang mengatur afinitas serapan NO_3 pada NRT1.1 melalui fosforilasi pada residu T101 (Ho et al. 2009), juga merupakan gen target utama STOP1 (Tian et al. 2021). Selain itu, transpor NH_4^+ yang dikendalikan oleh STOP1-CIPK23 dapat mengasamkan rhizosfer jika hanya NH_4^+ yang disuplai. Namun, baik serapan NH_4^+ maupun NO_3^- yang dimediasi oleh STOP1-CIPK23, tidak menghasilkan perubahan signifikan dalam hal toleransi H^+ (Ye et al. 2021). Oleh karena itu, modul STOP1-NRT1.1 kemungkinan berfungsi sebagai mekanisme utama adaptasi tanaman terhadap lingkungan asam. Penelitian lebih lanjut diperlukan untuk menjelaskan bagaimana akar menghindari akumulasi H^+ berlebih di sitoplasma, setelah menstimulasi serapan NO_3^- yang digabungkan dengan H^+ oleh NRT1.1.

Cekaman keasaman selain disebabkan tingginya kandungan H^+ di dalam tanah juga disebabkan keberadaan kelarutan Al^{3+} dan Fe^{3+} yang tinggi. Ghulamahdi, et. al., (2023) membuktikan bahwa galur jagung yang toleran cekaman abiotis berupa pH rendah, kelarutan Al dan Fe tinggi hasil seleksi langsung di lahan pasang surut memiliki kemampuan yang baik untuk mempertahankan kandungan klorofil a, memiliki kadar CO_2 intraseluler yang tinggi, laju transpirasi tinggi, stomata yang lebih panjang, dan jumlah akar yang lebih banyak pada cekaman Fe menggunakan teknik kultur hara. Galur toleran dari hasil seleksi di lahan pasang surut sulfat masam memiliki ciri mampu mempertahankan kehijauan daun, memiliki pertambahan tinggi tanaman dan pertambahan panjang daun yang lebih panjang pada cekaman Al menggunakan teknik kultur hara. Galur toleran hasil seleksi langsung di lahan pasang surut memiliki kemampuan yang baik untuk mempertahankan kandungan klorofil a, memiliki kadar CO_2 intraseluler yang tinggi, laju transpirasi tinggi, stomata yang lebih panjang, dan jumlah akar yang lebih banyak pada cekaman Fe menggunakan teknik kultur hara. Galur toleran dari hasil seleksi di lahan pasang surut sulfat masam memiliki ciri mampu mempertahankan kehijauan daun, memiliki pertambahan tinggi tanaman dan pertambahan panjang daun yang lebih panjang pada cekaman Al menggunakan teknik kultur hara.

Jamilah (2006) telah membuktikan bahwa cekaman Al dan Fe pada lahan kering masam, Ultisol pada tanaman jagung yang diamati pada 45 hari setelah tanam. Pada

Gambar 5.5. menunjukkan bahwa serapan hara N tanaman jagung yang ditanam pada Ultisol mengalami cekaman. Sumber N yang digunakan sebagai pupuk pada tanaman jagung tersebut antara lain dari *Chormolaena odorata* (*C.odorata*), *Gliricidia sepium* (*G.sepium*), dan Urea. Dosis N yang diaplikasikan untuk tanaman jagung sama semua sebanyak 200 kg ha⁻¹ N. Akan tetapi karena gangguan fisiologi tanaman yang tumbuh pada Ultisol hapludult, mengakibatkan tanaman jagung tidak berkembang sempurna saat 45 hari setelah tanam. Cekaman Al³⁺ dan Fe³⁺ sangat dominan mempengaruhi metabolisme tanaman jagung tersebut. Pertumbuhan yang paling kerdil diumpai pada tanaman yang mendapatkan sumber N berasal 100% dari pupuk Urea (NH₂)₂CO (N₃) yang mengandung (46%N), nampak lebih kerdil dibandingkan tanaman jagung yang mendapat pupuk N dari berbagai sumber pupuk hijau atau kombinasi Urea dan pupuk hijau baik itu *C.odorata* maupun *G.sepium*. Bahkan pertumbuhan tanaman jagung lebih bagus apabila diberikan N berasal dari (N₁) 100% *C.odorata* atau (N₂) *G.sepium*, dibandingkan (N₄) 50% *C.odorata* + 50% Urea atau (N₅) 50% *G.sepium* +50% Urea. Tanaman yang mendapatkan perlakuan N₁, daun masih bertahan hijau mulai dari daun teratas hingga daun paling bawah, hal ini berbeda dibandingkan tanaman yang mendapatkan perlakuan N₄ dan N₅.



Gambar 5.5. Pertumbuhan tanaman jagung saat 45 hst yang mendapatkan hara N dari berbagai sumber N pada hapludult

Keterangan : N₁. N sumber *C.odorata*; N₂. N sumber *G.sepium*; N₃, N sumber Urea; N₄. 50% sumber *C.odorata* dan 50% N Urea; N₅. 50% N sumber *G.sepium* + 50% N Urea. (Sumber; Jamilah, 2006).

5.4.2 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Alkalinitas Tanah

Tanah yang mengalami alkalinisasi tersebar luas di seluruh bumi, dimana terdapat > 434 juta ha tanah alkalin di dunia (Wang et al. 2008) dan > 70% tanah di timur laut Tiongkok bersifat basa (Kawanabe dan Zhu, 1991). Cekaman alkali dapat menghambat serapan dan asimilasi NO₃ pada tanaman (Yang et al. 2007; Yang et al. 2008; Wang et al. 2011; Wang et al. 2012). Berdasarkan analisis proteomik berbasis tag massa fisiologis dan tandem, Zhao et al. (2019) menemukan bahwa peningkatan serapan dan asimilasi N meningkatkan toleransi tanaman terhadap cekaman alkali, namun mekanisme yang mendasarinya masih belum jelas.

Sampai saat ini, hanya ada sedikit penelitian mengenai mekanisme yang mendasari adaptasi tanaman terhadap cekaman asam atau basa. Hal ini mungkin terjadi karena kedua bentuk cekaman tersebut secara konsisten disertai dengan cekaman lain yang tidak menguntungkan, seperti keracunan Al^{3+} pada tanah masam dan cekaman garam pada tanah basa; inilah permasalahan yang menarik perhatian penelitian. Memang benar, cekaman asam dan basa, berbeda dengan cekaman yang menyertainya, terbukti mempunyai efek merusak pada tanaman (Yang et al. 2008; Wang et al. 2011; Ye et al. 2021). Oleh karena itu, menentukan mekanisme interaksi antara nutrisi N dan tekanan pH yang tidak menguntungkan mungkin sangat penting untuk meningkatkan pertumbuhan tanaman di bawah tekanan pH yang tidak menguntungkan dan membantu dalam memahami tekanan yang menyertainya.

5.4.3 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Ionik

1. Cekaman Amonium

Meskipun NH_4^+ merupakan salah satu sumber N yang dominan di banyak ekosistem alami, kelebihan NH_4^+ bersifat racun bagi tanaman (von Wirén et al. 2000; Britto dan Kronzucker 2002). Dibandingkan dengan tanaman yang tumbuh di lingkungan dengan kandungan NO_3^- yang tinggi, tanaman yang tumbuh dalam kondisi dengan kandungan NH_4^+ yang tinggi menunjukkan beberapa gejala toksisitas yang berbeda, seperti sistem perakaran yang terhambat dan klorosis daun (Britto dan Kronzucker

2002; Li et al. 2014). Penelitian sebelumnya telah menunjukkan bahwa ekskresi H^+ dan penekanan serapan kation secara umum merupakan kontributor utama terhadap gangguan pertumbuhan akibat konsentrasi NH_4^+ yang tinggi. Menariknya, gejala keracunan NH_4^+ dapat dikurangi melalui kehadiran sejumlah kecil NO_3^- secara bersamaan (Roosta dan Schjoerring 2007; Hachiya et al. 2011). Peran NO_3^- dalam mengurangi keracunan NH_4^+ sebagian disebabkan oleh peningkatan pH di rhizosfer dan stimulasi serapan kation selama serapan NO_3^- (Hachiya et al. 2011; Hachiya dan Noguchi 2011). Yang mengejutkan, mutan NRT1.1-null di Arabidopsis menunjukkan ketahanan yang lebih tinggi terhadap NH_4^+ tinggi dibandingkan tanaman tipe liar, hal ini menunjukkan bahwa NRT1.1 mengurangi toksisitas NH_4^+ , tidak bergantung pada serapan NO_3^- . Jian et al. (2018) mengusulkan bahwa toksisitas NH_4^+ terkait dengan proses pensinyalan yang dimediasi NRT1.1 (pengangkut nitrat 1) karena titik mutan NRT1.1P492L chl1-9 menunjukkan gejala yang mirip dengan tanaman tipe liar dalam kondisi NH_4^+ tinggi. Data eksperimen tambahan diperlukan untuk memperjelas sinyal pasti yang dikontrol oleh NRT1.1 dalam toleransi NH_4^+ . Penjelasan lain yang masuk akal mengenai peran NO_3^- dalam menangkal keracunan NH_4^+ adalah bahwa ia menghambat serapan klorida (Cl^-) melalui kompetisi antara NO_3^- dan Cl^- . Kehadiran NH_4^+ meningkatkan penyerapan Cl^- untuk menjaga keseimbangan muatan di akar; proses ini dihambat secara signifikan oleh NO_3^- (Liu et al. 2020). Selain sebagai

pengangkut NO_3^- , NRT1.1 juga menunjukkan permeabilitas Cl^- pada Arabidopsis dan sistem oosit *Xenopus* (Wen et al. 2017; Liu et al. 2020). Oleh karena itu, peningkatan toleransi NH_4^+ pada mutan NRT1.1 mungkin terkait dengan berkurangnya kapasitas serapan Cl^- pada kondisi NH_4^+ tinggi bila dibandingkan dengan tanaman tipe liar.

2. Cekaman Garam

Tingkat cekamans garam yang tinggi berdampak negatif pada pertumbuhan tanaman dan produktivitas tanaman. Dalam beberapa dekade terakhir, telah diketahui secara luas bahwa penghambatan penyerapan nutrisi melalui persaingan antara natrium dan ion nutrisi lainnya merupakan kontributor utama terhadap tingginya tekanan garam (Tang et al. 2011; Hessini et al. 2013). Aplikasi NO_3^- telah terbukti meningkatkan serapan akar dan pemuatan Na^+ di xilem, sehingga meningkatkan penghambatan akar akibat salinitas (Álvarez-Aragón et al. 2016; Álvarez-Aragón dan Rodríguez-Navarro 2017). Berdasarkan data kinetik serapan Na^+ yang bergantung pada NO_3^- pada berbagai konsentrasi Na^+ , Álvarez-Aragón dan Rodríguez-Navarro (2017) mengusulkan bahwa Na^+ dapat diangkut bersama dengan NO_3^- . Meskipun pengangkutan bersama Na^+ dan NO_3^- juga telah dijelaskan dalam *Zostera marina* dan *Suaeda physophora* (García-Sánchez et al. 2000; Yuan et al. 2010), pengangkut yang terlibat belum teridentifikasi. Pengangkut nitrat seperti NRT1.1 mungkin terlibat dalam jalur ini karena Na^+ kekurangan sebagian pada mutan NRT1.1-null hanya dengan adanya NO_3^- , jika

dibandingkan dengan tanaman tipe liar (Álvarez-Aragón dan Rodríguez-Navarro 2017) .

Beberapa penelitian menemukan bahwa NH_4^+ memperburuk cekaman garam lebih besar dari NO_3^- ; Hal ini hanya terlihat pada sejumlah spesies tertentu termasuk kacang polong (*Pisum sativum* L.), poplar (*Populus simonii*), dan gandum (*Triticum aestivum* L.) (Lewis et al. 1989; Frechilla et al. 2001; Meng et al. 2016). Dalam sebuah penelitian baru-baru ini, Liu et al. (2020) menemukan bahwa ketika NH_4^+ menjadi satu-satunya sumber N, hilangnya fungsi NRT1.1 meningkatkan toleransi cekaman garam pada tanaman. Penyelidikan lebih lanjut mengungkapkan bahwa kelebihan Cl^- , dibandingkan dengan Na^+ , mungkin bertanggung jawab atas hipersensitivitas terhadap garam pada Arabidopsis tipe liar, dengan NH_4^+ sebagai satu-satunya sumber N (Liu et al. 2020). Konsisten dengan temuan ini, AtNRT1.1 dan homolognya ZmNPF6.4 memiliki permeabilitas Cl^- dalam sistem oosit *Xenopus*; aktivitasnya diamati sangat dihambat oleh NO_3^- (Wen et al. 2017). Liu et al. (2020) juga menunjukkan bahwa fungsi mengganggu NRT1.1 pada mutan NRT1.1 mengurangi laju masuknya Cl^- transmembran pada Arabidopsis yang diberi perlakuan NH_4^+ . Oleh karena itu, peningkatan serapan Cl^- oleh NRT1.1 pada tanaman tipe liar mungkin merupakan mekanisme untuk menginduksi hipersensitivitas garam pada tanaman dalam kondisi NH_4^+ tinggi. Meskipun AtNRT1.1 secara spesifik mengenali NO_3^- dan khlorat (ClO_3^-) yang memiliki struktur serupa (Parker dan

Newstead 2014), hasil ini menimbulkan pertanyaan tentang bagaimana AtNRT1.1 mengenali substrat NO_3^- dan Cl^- yang berbeda secara struktural. Penelitian lebih lanjut diperlukan untuk menjelaskan sepenuhnya bagaimana NRT1.1 menyeimbangkan serapan NO_3^- dan Cl^- sebagai respons terhadap tekanan garam berdasarkan konsentrasi NO_3^- dan NH_4^+ di lingkungan.

3. Cekaman Logam Berat

Kontaminasi logam berat pada tanah telah menjadi masalah lingkungan yang kritis karena dampak ekologisnya yang merugikan. Kadmium adalah salah satu logam berat paling beracun di lingkungan. Penelitian telah menunjukkan bahwa penerapan NH_4^+ meningkatkan serapan Cd dibandingkan dengan penerapan NO_3^- ; hal ini mungkin disebabkan oleh penurunan pH tanah (Florjin et al. 1992; Sarwar et al. 2010; Zacheo et al. 2006). Peningkatan serapan Cd NH_4^+ juga dapat dikaitkan dengan interaksi NH_4^+ dengan pektat dan protein, serta polimerisasi dinding sel pada akar *Kandelia obovata* (Chai et al. 2018). Sebaliknya, beberapa penelitian lain menunjukkan bahwa serapan Cd ditingkatkan oleh NO_3^- pada banyak spesies, seperti Arabidopsis, padi, umbi kentang, dan lobak (Eriksson 1990; Maier et al. 2002; Hassan et al. 2008; Sarwar et al. .2010). Dalam sistem hidroponik, Xie et al. (2009) menemukan bahwa tanaman *Thlaspi caerulescens* yang diberi perlakuan NO_3^- mengakumulasi lebih banyak Cd dibandingkan tanaman yang diberi perlakuan NH_4^+ , meskipun pH larutan NH_4^+

lebih rendah. Luo et al. (2012) melaporkan bahwa dalam budidaya hidroponik dengan buffer pH, tanaman yang diberi perlakuan NO_3^- mengakumulasi lebih banyak Cd dibandingkan tanaman yang diberi perlakuan NH_4^+ , dimana peningkatan regulasi serapan Fe bertanggung jawab atas akumulasi Cd yang difasilitasi NO_3^- . Dalam sistem tanah, Jalloh et al. (2009) menunjukkan bahwa tanaman padi yang diberi NO_3^- memiliki konsentrasi Cd lebih tinggi dibandingkan tanaman yang diberi NH_4^+ . Temuan ini menunjukkan bahwa, selain mengubah pH di rizosfer, NO_3^- dapat mengatur serapan Cd pada tanaman, melalui pengangkut NO_3^- ; potensi ini telah didukung oleh bukti-bukti selanjutnya. Mao et al. (2014) mengungkapkan bahwa dengan adanya NO_3^- , gangguan fungsional NRT1.1 mengurangi serapan Cd melalui mekanisme sinergis yang melibatkan serapan NO_3^- secara simultan, sehingga meningkatkan toleransi Cd. Dalam sebuah penelitian baru-baru ini, Guan et al. (2021) menemukan bahwa NRT2.1 berkontribusi besar dalam memfasilitasi serapan Cd dalam kondisi NO_3^- rendah dengan mengendalikan serapan NO_3^- , lebih lanjut menyatakan bahwa serapan NO_3^- memperburuk dampak buruk cekaman Cd pada tanaman.

Selain serapan NO_3^- , resistensi Cd pada tanaman juga berhubungan dengan alokasi NO_3^- . Misalnya, NRT1.8, yang menghilangkan NO_3^- dari pembuluh xilem, sangat terstimulasi oleh cekaman Cd^{2+} ; gangguan NRT1.8 meningkatkan sensitivitas tanaman terhadap cekaman Cd^{2+} yang bergantung pada NO_3^- (Li et al. 2010).

Sebaliknya, NRT1.5 yang mengangkut NO_3^- ke dalam xilem, sangat diturunkan regulasinya oleh tekanan Cd^{2+} ; dengan demikian, ia mempertahankan NO_3^- di akar dan berkontribusi terhadap toleransi Cd^{2+} dalam mekanisme yang mirip dengan NRT1.8 (Chen et al. 2012). Hal ini menunjukkan bahwa toleransi tanaman terhadap cekaman Cd^{2+} diatur oleh realokasi NO_3^- ke akar, yang dimediasi oleh NRT1.8 dan NRT1.5. Pola ekspresi NRT1.8 dan NRT1.5 yang kontras sebagai respons terhadap cekaman mungkin disebabkan oleh persilangan antara jalur pensinyalan etilen (ET) dan asam jasmonat (JA) (Zhang et al. 2014). Ekspresi NRT1.5 dan NRT1.8 yang diatur oleh NRT1.1 pada akar juga dapat berkontribusi pada detoksifikasi Cd^{2+} (Gojon dan Gaymard 2010). Jian et al. (2019) menemukan bahwa NRG2 beroperasi di bagian hilir NRT1.1 untuk mengatur alokasi $\text{Cd}^{2+}/\text{NO}_3^-$ dan toleransi tekanan Cd. Faktor-faktor penting yang mengakibatkan kesenjangan yang dijelaskan oleh Mao et al. (2014) dan Jian et al. (2019) mungkin disebabkan oleh variabel konsentrasi NO_3^- dan Fe dalam media pertumbuhan, karena keduanya mempengaruhi serapan Cd (He et al. 2017).

Seng (Zn) merupakan nutrisi penting bagi organisme hidup, meskipun dapat menyebabkan fitotoksisitas bila konsentrasinya melebihi persyaratan. Penerapan NO_3^- meningkatkan serapan Zn pada akar gandum (Erenoglu et al. 2011; Kutman et al. 2011). Selain itu, Pan et al. (2020) menunjukkan bahwa gangguan pada NRT1.1 mengurangi akumulasi Zn di Arabidopsis; dengan demikian,

pertumbuhan mutan NRT1.1 meningkat di bawah tekanan Zn, menunjukkan bahwa jalur serapan NO_3^- yang dimediasi NRT1.1 mungkin memainkan peran penting dalam memodulasi akumulasi Zn dan toleransi terhadap tekanan Zn. Namun, peran NRT lain dalam akumulasi Zn yang diinduksi NO_3^- pada tanaman masih belum jelas. Sebaliknya, NO_3^- menurunkan serapan Pb di akar dan NRT1.1 meningkatkan resistensi Pb^{2+} di Arabidopsis (Zhu et al., 2019). Di bawah tekanan Pb^{2+} , NRT1.1 menginduksi serapan NO_3^- , yang menurunkan bioavailabilitas Pb dengan mencegah pengasaman di rhizosfer, sehingga mengurangi serapan Pb oleh akar.

5.4.4 Peranan N Tanaman Terhadap Gangguan Cekaman Kekeringan

Cekaman kekeringan merupakan ancaman serius terhadap kehidupan dan produktivitas tanaman (Ding et al. 2015; Saud et al. 2017). Konsentrasi NO_3^- dan NH_4^+ mempunyai pengaruh yang berbeda terhadap kinerja tanaman di bawah cekaman kekeringan; penerapan NH_4^+ mengurangi dampak kekeringan terhadap pertumbuhan tanaman, sedangkan NO_3^- mempunyai efek sebaliknya (Gao et al. 2010; Yang et al. 2012; Ding et al. 2015; Saud et al. 2017). Peran NH_4^+ dalam meningkatkan toleransi kekeringan pada padi dikaitkan dengan peningkatan penyerapan air karena peningkatan jumlah akar dan luas permukaan (Li et al. 2009). Penurunan pembentukan aerenkim juga dapat berkontribusi pada peningkatan toleransi kekeringan terhadap NH_4^+ (Yang et al. 2012). Ding et al., (2015)

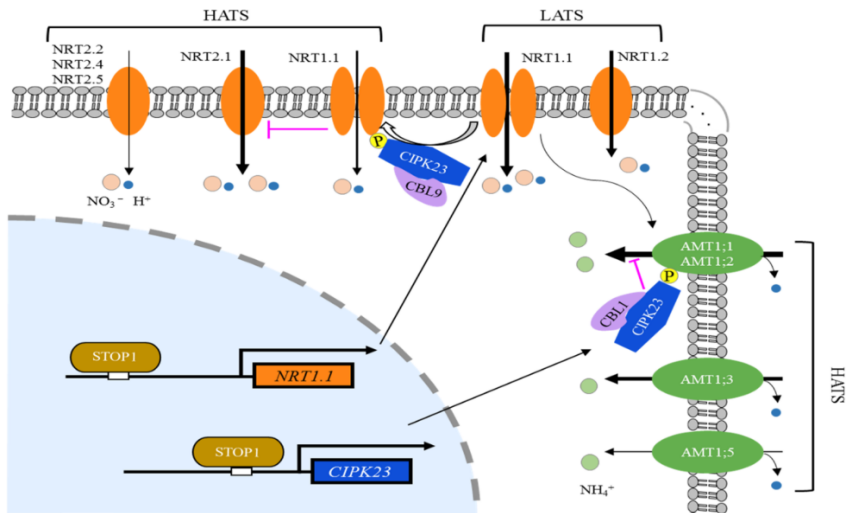
menunjukkan bahwa peningkatan ekspresi aquaporin akar juga berkontribusi terhadap peningkatan toleransi kekeringan pada tanaman padi dalam kondisi NH_4^+ tinggi. Saat ini, bukti bahwa serapan NH_4^+ secara langsung terlibat dalam respon kekeringan tanaman masih kurang.

Pengaruh NO_3^- terhadap respons tanaman terhadap kekeringan berhubungan dengan transpor/asimilasi NO_3^- . Di bawah tekanan kekeringan, banyak gen yang terlibat dalam transpor/asimilasi NO_3^- (termasuk NRT2.5, GOGAT, GS, dan AS), ditekan (Nagy et al. 2013; Singh dan Ghosh 2013; Goel dan Singh 2015; Singh dan Ghosh 2013; Goel dan Singh 2015; Duan et al. 2016). Fungsi gen yang mengganggu yang bertanggung jawab atas jalur serapan atau asimilasi NO_3^- meningkatkan respons tanaman terhadap kekeringan. Misalnya, Guo et al. (2003) menemukan bahwa NRT1.1 yang juga sangat diekspresikan dalam guard cell (sel penjaga), menurunkan ketahanan tanaman terhadap cekaman kekeringan. Khususnya, berkurangnya bukaan stomata pada mutan Arabidopsis NRT1.1 bukan merupakan akibat dari efek respon asam absisat (ABA), melainkan karena gangguan serapan NO_3^- oleh sel penjaga dan depolarisasi membran yang diinduksi NO_3^- (Guo et al. 2003). Selain itu, mutasi pada gen yang mengkode NR (NIA1 dan NIA2) juga menunjukkan fenotip tahan kekeringan; hal ini mungkin disebabkan oleh fungsi ganda dari mutan-mutan yang lebih kecil dan peningkatan kepekaan mereka terhadap ABA (Lozano-Juste dan León 2010; Chen et al. 2016). Penelitian juga melaporkan bahwa peran NO_3^- dalam menjaga stomata tetap terbuka untuk mengikat lebih banyak karbon dioksida

(CO₂) untuk asimilasi NO₃⁻ dapat berkontribusi terhadap laju transpirasi daun yang lebih tinggi pada kondisi kekeringan (Guo et al. 2007; Shi et al. 2014 ; Ren et al.2015). Baru-baru ini, Han et al. (2021) melaporkan bahwa mutasi OsNR1.2 yang kehilangan fungsi lebih toleran terhadap cekaman kekeringan dibandingkan padi liar dalam kondisi cukup NO₃. Hal ini menegaskan bahwa penekanan asimilasi N berkontribusi pada kelangsungan hidup tanaman padi di bawah cekaman kekeringan. Penyelidikan lebih lanjut mengungkapkan bahwa penghambatan ekspresi OsNR1.2 dan penekanan asimilasi N sebagai respons terhadap cekaman kekeringan dikaitkan dengan faktor transkripsi jari-seng C₂H₂, yang dikenal sebagai toleransi kekeringan dan garam (DST), yang berperan dalam H₂O₂. dan homeostasis sitokinin (Huang et al. 1999; Li et al. 2013). Di bawah tekanan kekeringan, ekspresi DST mengalami penurunan regulasi; tindakan ini secara langsung menghambat aktivasi DST ke gen targetnya, OsNR1.2 dan OsPrx24, sehingga memfasilitasi penutupan stomata melalui pencegahan asimilasi N dan menginduksi akumulasi H₂O₂ di peralatan stomata (Gambar 5.6).

Selain transportasi dan asimilasi NO₃⁻, sinyal NO₃⁻ juga berkontribusi terhadap toleransi terhadap cekaman kekeringan. Gangguan pada protein mirip NIN 7 (NLP7) pada mutan NLP7 menyebabkan gangguan transduksi sinyal NO₃⁻, sehingga transpirasi lebih rendah dan kelangsungan hidup lebih lama di bawah tekanan kekeringan (Castaings et al. 2009). Banyak gen yang bergantung pada NLP7 dan NRT1.1 diekspresikan secara berbeda sebagai respons

terhadap kekeringan atau pengobatan ABA. Hal ini menunjukkan bahwa gangguan pada sinyal NO_3^- dapat menyebabkan perubahan pada ekspresi gen yang responsif terhadap kekeringan (Araus et al. 2020). Hasil ini menunjukkan bahwa NO_3^- berperan dalam respons kekeringan dengan mengatur aktivitas gen yang terlibat dalam serapan/asimilasi dan pensinyalan NO_3^- , bertindak melalui atau independen dari jalur ABA.



Gambar 5.6. Skema pengangkut membran yang terlibat dalam serapan akar nitrat dan amonium di *Arabidopsis thaliana*.

Diagram tersebut mewakili sel akar yang diidealkan, dengan mengabaikan diferensiasi perkembangan. Jalur sinyal utama yang mengatur ekspresi dan aktivitas biokimia dari pengangkut ini juga disertakan. Protein dikelompokkan sebagai sistem transpor afinitas tinggi (HATS) atau sistem transpor afinitas rendah (LATS), berdasarkan afinitasnya

terhadap substrat. Kontribusi pengangkut terhadap serapan N digambarkan dengan lebar garis padat. NRT_{1.1} adalah LATS dan HATS, bergantung pada fosforilasi oleh kompleks CIPK₂₃-CBL. Garis magenta menunjukkan regulasi negatif.

5.5. Peranan Hara N Terhadap Pertumbuhan Tanaman

Unsur N berfungsi untuk menyusun asam amino (protein), asam nukleat, nukleotida, dan klorofil pada tanaman, sehingga dengan adanya N, tanaman akan merasakan manfaat sebagai berikut:

1. Membuat tanaman lebih hijau
2. Mempercepat pertumbuhan tanaman (tinggi, jumlah anakan, jumlah cabang)
3. Menambah kandungan protein hasil panen.

Tanaman yang kekurangan unsur hara N akan menunjukkan gejala :

1. Seluruh tanaman berwarna pucat kekuningan (klorosis) akibat kekurangan klorofil
2. Pertumbuhan tanaman menjadi kerdil, jumlah anakan atau jumlah cabang sedikit
3. Perkembangan buah menjadi tidak sempurna dan seringkali masak sebelum waktunya
4. Pada tahap lanjut, daun menjadi kering dimulai dari daun pada bagian bawah tanaman.

Pasokan N yang kurang akan menurunkan kandungan dan aktivitas klorofil, sehingga laju fotosintesis menurun

(Gambar 5.7). Penurunan laju fotosintesis akan menurunkan produksi sukrosa baik untuk metabolisme maupun untuk dipartisikan pada jaringan parenkim batang. pasokan N yang kurang akan menurunkan kandungan dan aktivitas klorofil, sehingga laju fotosintesis menurun. Penurunan laju fotosintesis akan menurunkan produksi sukrosa baik untuk metabolisme maupun untuk dipartisikan pada jaringan parenkim batang. Kekurangan N dapat menyebabkan pembentukan anakan terbatas dan perkembangan batang terganggu sehingga dapat menyebabkan penurunan produktivitas tanaman ((Syakir et al., 2015). (Tando, 2019) menyatakan bahwa bila tanah kurang mengandung Nitrogen (N) tersedia, maka seluruh tanaman akan berwarna hijau pucat atau kuning (klorosis). Hal ini dapat terjadi karena rendahnya produksi klorofil dalam tanaman. Daun tertua lebih dahulu menguning karena Nitrogen (N) dipindahkan dari bagian tanaman ini menuju ke daerah ujung pertumbuhan. Daun bagian bawah tanaman yang mengalami defisiensi pada awalnya menguning dibagian ujung dan gejala klorosisi cepat merambat melalui tulang tengah daun menuju batang. Daun tepi dapat tetap hijau untuk beberapa saat. Bila defisiensi menjadi semakin erat, daun tertua kedua dan ketiga mengalami pola defisiensi serupa dan daun tertua pada saat itu kan menjadi coklat sempurna. Bila defisiensi Nitrogen (N) dapat dilacak pada awal pertumbuhan, maka dapat diatasi dengan suatu penambahan pupuk yang mengandung Nitrogen (N) sedikit pengaruh pada hasil panen.



Gambar 5.7. Perubahan warna daun akibat tanaman kekurangan unsur Nitrogen (Sumber. Unsurtani.com)

Jamilah et al., (2009) telah membuktikan peranan N yang berasal dari kompos 2 jeins komponen yang berbeda, apabila diaplikasikan ke tanaman padi sawah pada 2 lokasi kegiatan yang berbeda yaitu di Kelurahan Koto Lalang dan Kelurahan Kampung Jua, Kota Padang, Sumatera Barat. Kompos tersebut dianalisis kandungan haranya disajikan pada (Tabel 5.1). Kemudian serapan hara N pada tanaman padi juga ditetapkan pada 2 lokasi kegiatan. Pada kompos terlihat tingginya kandungan bahan organik (C-organik) dan kandungan hara secara umum semuanya cukup rendah.

Berdasarkan hasil analisis kimia kompos, terbukti bahwa kompos jerami dan *Chromolaena odorata* (*C.odorata*) mengandung unsur N sebesar 1,63-2,14%. Unsur hara tersebut diserap tanaman dan digunakan untuk pertumbuhan dan pembentukan sel tanaman sebagai jaringan hidup. Kekurangan hara yang disumbangkan oleh pupuk kompos tersebut harus dicukupi melalui pemberian pupuk buatan seperti Urea untuk memenuhi kebutuhan hara

N, SP-36 untuk memenuhi kebutuhan hara P dan KCl untuk memenuhi kebutuhan hara K. Hubungan pupuk kompos yang telah diberikan pada tanaman padi pada 2 lokasi yang dianalisis serapan hara N disajikan pada Tabel 5.2. Hasil penetapan serapan hara N, terbukti tinggi pada pemberian 7,5 t ha⁻¹ kompos (*C.odorata* + pukan sapi) di Koto Lalang ataupun 7,5 t ha⁻¹ kompos (jerami+pukan sapi) di Kampung Jua. Hal ini menunjukkan bahwa pentingnya pemberian kompos untuk meningkatkan serapan hara N, karena boleh jadi unsur N bukan hanya diperoleh tanaman dari kompos, akan tetapi karena adanya pemberian kompos dapat meningkatkan serapan hara total N dari tanah yang berasal dari sumber pupuk maupun tanah. Serapan hara N yang tinggi tentu saja akan mempengaruhi pertumbuhan tanaman padi selanjutnya akan mempengaruhi produktivitas tanaman atau hasil padi.

Tabel 5.1. Susunan kimia dari bahan kompos yang digunakan sebagai pupuk organik

Ciri kimia kompos	Jenis kompos	
	Jerami (50%) + pukan (50%) (A)	<i>C.odorata</i> (50%) + pukan (50%)(B)
pH	8,85	8,57
C-organik (%)	35,21	26,65
Unsur P (%)	2,56	2,21
Unsur K (%)	1,26	1,55
N-total (%)	1,63	2,14
C/N	21,58	12,48
Asam-asam organik	Amina, dll	Amina, dll

Tabel 5.2. Pengaruh jenis dan takaran kompos terhadap angkutan hara N tanaman padi per rumpun 45 HST

Perlakuan	Koto Lalang		Kampung Jua	
	N-total (%)	serapan N (mg)	N-total (%)	serapan N (mg)
Jenis kompos				
Jerami (50%) + pukan (50%)(A)	0,084 A	514,96 A	0,2518 A	668,96 A
<i>C.odorata</i> (50%) + pukan (50%)(B)	0,110 B	556,04 A	0,3249 B	728,69 A
Takaran pada jenis;				
2,5 t ha ⁻¹ kompos (jerami + pukan sapi)	0,043 a	548,91 c	0,192 a	351,12 a
5,0 t ha ⁻¹ kompos (jerami + pukan sapi)	0,033 a	560,94 c	0,274 bc	663,99 c
7,5 t ha ⁻¹ kompos (jerami + pukan sapi)	0,178 c	435,03 a	0,289 bc	991,76 e
2,5 t ha ⁻¹ kompos (<i>C.odorata</i> + pukan sapi)	0,043 a	488,14 b	0,304 cd	439,60 b
5,0 t ha ⁻¹ kompos (<i>C.odorata</i> +pukan sapi)	0,153 b	551,79 c	0,263 b	823,85 d
7,5 t ha ⁻¹ kompos (<i>C.odorata</i> +pukan sapi)	0,138 b	628,21 d	0,409d	922,61 f
KK(%)	20,910	8,33	17,140	15,69
BNJ.05 K	0,026	-	0,063	-
BNJ.05 tdk	0,018	40,06	0,044	98,56

Keterangan : Angka angka yang diikuti huruf kecil atau huruf besar yang sama pada kolom yang sama tidak berbeda nyata menurut uji BNJ.05. (Sumber: Jamilah et al., 2009).

5.6 Peranan Hara N Terhadap Hasil Tanaman

Ketersediaan nitrogen yang cukup dalam tanaman berpengaruh signifikan pada perkembangan buah, dan ini dapat dijelaskan melalui beberapa peran utama nitrogen dalam proses pembentukan buah:

Pembentukan Protein: Protein adalah komponen utama dalam sel tanaman, dan mereka juga ditemukan dalam buah. Protein berperan penting dalam proses pembelahan sel, diferensiasi sel, dan pembentukan struktur seluler yang diperlukan dalam perkembangan buah.

Nitrogen adalah komponen utama protein, dan pasokan nitrogen yang cukup diperlukan untuk sintesis protein yang diperlukan dalam pembentukan buah.

Pembentukan Asam Amino: Nitrogen adalah komponen utama asam amino, yang merupakan blok bangunan protein. Asam amino seperti glutamin dan asam glutamat dapat berperan dalam pengaturan pertumbuhan buah dan akumulasi gula, yang pada gilirannya mempengaruhi rasa dan kualitas buah.

Produksi Hormon Tumbuhan: Hormon tumbuhan, seperti sitokinin, merupakan komponen penting dalam pengaturan pertumbuhan dan perkembangan buah. Sitokinin mempengaruhi pembelahan sel, pembesaran buah, dan perkembangan biji.

Produksi hormon tumbuhan memerlukan nitrogen.

Akumulasi Nutrisi dan Gula: Nitrogen juga diperlukan untuk penyerapan dan transportasi nutrisi lain seperti karbon, fosfor, dan kalium dalam buah. Selain itu, nitrogen juga berperan dalam akumulasi gula dalam buah. Gula adalah salah satu komponen utama yang memberikan rasa manis pada buah, dan ketersediaan

nitrogen yang cukup dapat meningkatkan akumulasi gula dalam buah. Warna dan Kualitas Buah: Nitrogen juga berperan dalam pengaturan warna dan kualitas buah. Dalam beberapa buah, seperti tomat, ketersediaan nitrogen yang tepat dapat mempengaruhi warna, tekstur, dan rasa buah. Jika nitrogen kurang, buah mungkin tidak mencapai kualitas yang diharapkan. Kekurangan atau kelebihan nitrogen dalam tanaman dapat memiliki dampak negatif pada pembentukan buah. Kekurangan nitrogen dapat menghambat pertumbuhan dan perkembangan buah, sementara kelebihan nitrogen dapat mengakibatkan pertumbuhan vegetatif yang berlebihan, dengan akibat kurangnya fokus pada pembentukan buah. Oleh karena itu, manajemen nutrisi yang tepat, termasuk pemupukan nitrogen yang bijaksana, adalah penting untuk mencapai hasil buah yang optimal dalam pertanian dan kebun.

5.6.1 Peranan N Terhadap Pembentukan Buah Dan Biji

Nitrogen memainkan peran penting dalam pembentukan protein karena protein terdiri dari rantai panjang asam amino, dan setiap asam amino mengandung atom nitrogen. Nitrogen diperoleh oleh tanaman dari tanah dalam bentuk senyawa nitrat (NO_3^-) atau amonium (NH_4^+), dan kemudian digunakan untuk mensintesis asam amino. Protein adalah molekul besar yang terdiri dari satu atau lebih rantai asam amino. Terdapat 20 jenis asam amino yang berbeda, dan pengaturan urutan asam amino dalam rantai protein menentukan struktur dan fungsi protein tersebut. Di

samping itu tumbuhan dapat mengandung 20 sampai dengan 40 macam asam amino tambahan yang ditemukan bebas dalam ekstrak tumbuhan, tetapi jarang ditemukan sebagai penyusun protein. Jumlah seluruh asam amino penyusun suatu protein sangat bervariasi dan berat molekul protein juga bervariasi. Sebagai salah satu macam makromolekul, berat molekul protein berkisar antara beberapa ribu hingga beberapa juta. Protein dengan berat molekul 5000 mengandung kira-kira 50 buah asam amino, sedangkan protein dengan berat molekul 100.000 dapat tersusun atas 1.000 buah asam amino. Sebagian besar protein yang terdapat pada tumbuhan mempunyai berat molekul kira-kira 40.000, tetapi ferredoksin yang terlibat dalam fotosintesis mempunyai berat molekul 11,5 dan ribulosa bifosfat karboksilase yang merupakan salah satu enzim dalam proses fotosintesis.

Tanaman mengambil nitrogen dari tanah dalam bentuk nitrat atau amonium dan menggunakannya untuk membangun asam amino melalui jalur biosintesis protein (Gambar 5.8). Hewan, termasuk manusia, mendapatkan nitrogen yang diperlukan untuk sintesis protein dari konsumsi tanaman atau konsumsi hewan yang telah mengonsumsi tanaman. Secara keseluruhan, hubungan antara nitrogen dan protein sangat penting dalam konteks nutrisi dan biosintesis biologis. Tanaman, hewan, dan mikroorganisme memerlukan nitrogen untuk menyusun protein yang penting untuk fungsi dan pertumbuhan sel. Berikut beberapa peran utama nitrogen dalam pembentukan

biji dan buah:

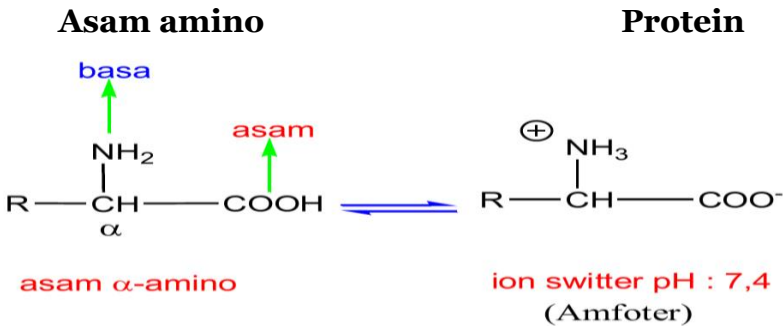
1. Pertumbuhan Vegetatif Awal:

Pada awal siklus hidup tanaman, nitrogen dibutuhkan untuk mendukung pertumbuhan vegetatif. Ini mencakup pembentukan daun, batang, dan akar yang kuat. Tanaman yang sehat pada fase vegetatif dapat menghasilkan sumber daya yang cukup untuk mendukung fase reproduksi, termasuk pembentukan biji dan buah.

2. Pembentukan Bunga: Fase reproduksi dimulai dengan pembentukan bunga. Proses ini memerlukan sintesis protein dan hormon, yang semuanya memerlukan nitrogen. Nitrogen membantu dalam pembentukan struktur bunga dan mendukung perkembangan organ reproduksi.
3. Pembentukan Polen dan Sel Telur: Untuk terjadinya pembuahan, polen (sel kelamin jantan) dan sel telur (sel kelamin betina) harus berkembang dengan baik. Proses ini melibatkan sintesis berbagai molekul organik, termasuk protein dan asam nukleat, yang semuanya membutuhkan nitrogen.
4. Pembuahan dan Pembentukan Bibit: Setelah proses penyerbukan, polen menyatukan dengan sel telur, dan embrio baru mulai berkembang. Proses ini juga memerlukan sumber daya nitrogen untuk memastikan pertumbuhan embrio yang sehat dan pembentukan biji yang baik.
5. Pembentukan Buah: Setelah pembuahan, biji berkembang menjadi buah. Buah adalah struktur yang melibatkan

pertumbuhan dan perkembangan jaringan tambahan, termasuk dinding buah. Nitrogen membantu dalam sintesis berbagai komponen sel dan molekul organik yang diperlukan untuk pembentukan buah yang sehat.

6. Aksara dan Transportasi Nutrisi: Nitrogen juga berperan dalam aksara dan transportasi nutrisi ke seluruh tanaman. Ini memastikan bahwa semua bagian tanaman, termasuk biji dan buah, menerima sumber daya yang cukup untuk pertumbuhan dan perkembangan optimal.



Gambar 5.8. Asam amino dan protein (Sumber: Rosana, 2019)

Protein memainkan peran krusial dalam pembentukan biji pada tanaman. Biji adalah struktur reproduksi tanaman yang mengandung embrio dan sumber daya yang diperlukan untuk pertumbuhan awal tanaman baru. Berikut adalah beberapa peran utama protein dalam pembentukan biji:

1. Pembentukan Jaringan Embriogenik: Protein merupakan komponen utama sel dan jaringan tanaman. Selama pembentukan embrio dalam biji, sintesis protein sangat aktif untuk membangun struktur jaringan embriogenik

yang akan menjadi bagian penting dari tanaman yang tumbuh.

2. Akumulasi Zat Gizi: Biji adalah sumber utama gizi untuk pertumbuhan awal tanaman. Protein dalam biji mengandung asam amino yang penting untuk perkembangan embrio dan pertumbuhan bibit. Protein juga dapat berfungsi sebagai sumber nitrogen untuk mendukung pertumbuhan tanaman pada tahap awal setelah perkecambahan.
3. Pembentukan dan Akumulasi Reservi: Beberapa jenis biji mengandung protein sebagai sumber energi dan nutrisi yang akan digunakan oleh embrio saat perkecambahan. Protein dalam biji sering kali disimpan dalam bentuk protein penyimpanan, seperti globulin, albumin, atau prolamin, yang dapat dihidrolisis menjadi asam amino untuk menyediakan energi selama perkecambahan.
4. Proteksi Terhadap Stres: Protein juga dapat berperan dalam melindungi embrio dan biji dari kondisi lingkungan yang merugikan. Beberapa protein dapat berfungsi sebagai enzim atau faktor perlindungan yang membantu melawan stres oksidatif atau serangan patogen selama perkembangan biji.
5. Pengaturan Pertumbuhan dan Pembentukan Jaringan: Protein juga terlibat dalam mengatur proses pertumbuhan dan diferensiasi sel selama pembentukan biji. Mereka dapat bertindak sebagai faktor pengatur pertumbuhan atau faktor transkripsi yang mengontrol aktivitas gen yang terlibat dalam pengembangan biji.

Ada banyak tanaman mengandung asam amino dan protein, diantaranya adalah Chia (*Salvia hispanica*). Chia adalah merupakan tanaman herba tahunan yang bijinya sudah dikonsumsi ribuan tahun yang lalu. Hasil penelitian

saat ini menunjukkan nilai gizi yang tinggi pada biji chia dan menegaskan khasiatnya yang bermanfaat bagi kesehatan. Komponen biji chia dianggap memiliki efek menguntungkan pada peningkatan profil lipid darah, melalui efek hipotensi, hipoglikemik, antimikroba, dan imunostimulator. Komposisi kimia biji chia khususnya komposisi asam amino disajikan pada Tabel 3.

Table 5.3. komposisi asam amino dari protein berasal dari biji Chia (*Salvia hispanica*) (Sumber: Killeit, 2019)

Amino Acid	Content (g/100g)	
	USDA	Nitrayova et al
Essential Amino Acids		
Arginine	2.14	2.00
Histidine	0.53	0.61
Isoleucine	0.80	0.74
Leucine	1.37	1.42
Lysine	0.97	0.93
Methionine	0.59	0.67
Phenylalanine	1.02	1.6
Threonine	0.71	0.54
Tryptophan	0.44	N/D
Valine	0.95	0.79
Non-Essential Amino Acids		
Cystine	0.41	0.42
Tyrosine	0.56	0.61
Alanine	1.04	0.94
Aspartic Acid	1.69	1.28
Glutamic Acid	3.50	2.87
Glycine	0.94	0.91
Proline	0.78	1.28
Serine	1.05	0.94

Nitrogen merupakan komponen utama dari asam amino, yang merupakan bahan bangunan protein. Protein adalah molekul penting yang terlibat dalam sejumlah fungsi biologis, termasuk struktur sel, enzim, dan molekul sinyal. Pembentukan biji melibatkan sintesis protein yang intensif, sehingga tanaman memerlukan nitrogen dalam jumlah yang cukup untuk memproduksi protein yang diperlukan untuk pertumbuhan dan perkembangan biji. Meskipun nitrogen tidak langsung terlibat dalam proses fotosintesis, namun peranannya sangat penting karena tanaman memerlukan klorofil untuk melakukan fotosintesis. Klorofil adalah pigmen hijau yang mengandung atom nitrogen dan memainkan peran kunci dalam menangkap energi matahari untuk menghasilkan glukosa dan oksigen. Glukosa yang dihasilkan oleh fotosintesis menjadi sumber daya yang mendukung pertumbuhan biji. Nitrogen juga merupakan komponen utama dari asam nukleat, seperti DNA dan RNA. Proses replikasi dan transkripsi DNA, yang terjadi selama pembentukan biji, memerlukan nitrogen untuk membangun rangkaian nukleotida. Oleh karena itu, keberadaan nitrogen sangat penting dalam menjaga integritas genetik dan pembelahan sel yang benar.

Nitrogen juga terlibat dalam regulasi berbagai jalur metabolisme dalam tanaman. Ini mencakup regulasi enzim dan reaksi biokimia yang memastikan bahwa proses-proses kunci, seperti pembelahan sel dan diferensiasi selama pembentukan biji, berlangsung dengan efisien. Sebelum pembentukan biji, tanaman melewati fase pertumbuhan vegetatif yang memerlukan nitrogen untuk menghasilkan

struktur vegetatif, seperti daun, batang, dan akar. Pertumbuhan vegetatif yang sehat memberikan dasar yang kuat bagi tanaman untuk memasuki fase reproduksi dan membentuk biji. Ketidalcukupan nitrogen dapat menghambat pertumbuhan tanaman dan mengurangi kualitas biji yang dihasilkan. Sebaliknya, pemupukan nitrogen yang tepat dapat meningkatkan hasil dan kualitas biji. Oleh karena itu, manajemen yang bijak terhadap nitrogen dalam pertanian sangat penting untuk memastikan pertumbuhan tanaman yang optimal dan produksi biji yang memuaskan.

DAFTAR PUSTAKA

- Álvarez-Aragón R, Haro R, Benito B, Rodríguez-Navarro A. 2016. Salt intolerance in Arabidopsis: shoot and root sodium toxicity, and inhibition by sodium- plus-potassium overaccumulation. *Planta* 243:97–114. <https://doi.org/10.1007/s00425-015-2400-7>.
- Álvarez-Aragón R, Rodríguez-Navarro A. 2017. Nitrate-dependent shoot sodium accumulation and osmotic functions of sodium in Arabidopsis under saline conditions. *Plant J* 91:208–219. <https://doi.org/10.1111/tpj.13556>
- Araus V, Swift J, Alvarez JM, Henry A, Coruzzi GM. 2020. A balancing act: how plants integrate nitrogen and water signals. *J Exp Bot* 71:4442–4451. <https://doi.org/10.1093/jxb/eraa054>
- Arnao, M. B., & Hernández-Ruiz, J. 2020. Melatonin in flowering, fruit set and fruit ripening. *Plant Reproduction*, 33, 77-87.
- Britto DT, Kronzucker HJ. 2002. NH₄⁺ toxicity in higher plants: a critical review. *J Plant Physiol* 159:567–584. <https://doi.org/10.1078/0176-1617-0774>
- Castangs L, Camargo A, Pocholle D, Gaudon V, Texier Y, Boutet-Mercey S, Tacconnat L, Renou J, Daniel-Vedele F, Fernandez E, Meyer C, Krapp A. 2009. The nodule inception-like protein 7 modulates nitrate sensing and metabolism in Arabidopsis. *Plant J* 57:426–435. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03695.x>

- Chai MW, Li RY, Shen XX, Tam NFY, Zan QJ, Li RL. 2018. Does ammonium nitrogen affect accumulation, subcellular distribution and chemical forms of cadmium in *Kandelia obovata*? *Ecotox Environ Safe* 162:430–437. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2018.07.031>
- Chen CZ, Lv XF, Li JY, Yi HY, Gong JM. 2012. Arabidopsis NRT1.5 is another essential component in the regulation of nitrate reallocation and stress tolerance. *Plant Physiol* 159:1582–1590. <https://doi.org/10.1104/pp.112.199257>
- Chen ZH, Wang Y, Wang JW, Babla M, Zhao C, Garcia-Mata C, Sani E, Differ C, Mak M, Hills A, Amtmann A, Blatt MR. 2016. Nitrate reductase mutation alters channels in Arabidopsis. *New Phytol* 209:1456–1469. <https://doi.org/10.1111/nph.13714>
- Coletto I, Bejarano I, Marin-Pena AJ, Medina J, Rioja C, Burow M, Marino D. 2021. Arabidopsis thaliana transcription factors MYB28 and MYB29 shape ammonium stress responses by regulating Fe homeostasis. *New Phytol* 229: 1021–1035. <https://doi.org/10.1111/nph.16918>
- Cooke JEK, Weih M. 2005. Nitrogen storage and seasonal nitrogen cycling in *Populus*: bridging molecular physiology and ecophysiology. *New Phytologist* 167, 19–30.
- Coskun, D.; Britto, D.T.; Shi, W.; Kronzucker, H.J. (2017). Nitrogen transformations in modern agriculture and the role of biological nitrification inhibition. *Nat.*

- Plants, 3, 17074. [CrossRef]
- Crawford NM, Forde BG. 2002. Molecular and developmental biology of inorganic nitrogen nutrition. *Arabidopsis Book* 1:e11. <https://doi.org/10.1199/tab.0011>
- Ding L, Gao CM, Li YR, Li YR, Zhu YY, Xu GH, Shen QR, Kaldenhoff R, Kai L, Guo SW. 2015. The enhanced drought tolerance of rice plants under ammonium is related to aquaporin (AQP). *Plant Sci* 234:14–21. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.01.016>
- Duan JF, Tian H, Gao YJ. 2016. Expression of nitrogen transporter genes in roots of winter wheat (*Triticum aestivum* L.) in response to soil drought with contrasting nitrogen supplies. *Crop Pasture Sci* 67:128–136. <https://doi.org/10.1071/CP15152>
- Edi, A., Jamilah, J., & Ernita, M. 2023. Arbuscular Mycorrhizal Fungi as Seed Coat of Soybean Grown on Ultisol Applied with Various Doses of Lime. *Planta Tropika*, 11(1), 25-32.
- Erenoglu EB, Kutman UB, Ceylan Y, Yildiz B, Cakmak I. 2011. Improved nitrogen nutrition enhances root uptake, root-to-shoot translocation and remobilization of zinc (Zn) in wheat. *New Phytol* 189:438–448. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03488.x>
- Eriksson JE. 1990. Effect of nitrogen-containing fertilizers on solubility and plant uptake of cadmium. *Water Air Soil Pollut* 49:355–368. <https://doi.org/10.1007/BF00507075>

- Fang XZ, Fang SQ, Ye ZQ, Liu D, Zhao KL, Jin CW. 2021. NRT1.1 dual-affinity nitrate transport/signalling and its roles in plant abiotic stress resistance. *Front. Plant Sci* 1817. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.715694>
- Fang XZ, Tian WH, Liu XX, Lin XY, Jin CW, Zheng SJ. 2016. Alleviation of proton toxicity by nitrate uptake specifically depends on nitrate transporter 1.1 in *Arabidopsis*. *New Phytol* 211:149–158. <https://doi.org/10.1111/nph.13892>
- Florjijn PJ, Nelemans JA, Van-Beusichem ML . 1992. The influence of the form of nitrogen nutrition on uptake and distribution of cadmium in lettuce varieties. *J Plant Nutrition* 15:2405–2416. <https://doi.org/10.1080/01904169209364483>
- Frechilla S, Lasa B, Ibarretxe L, Lamsfus C, Aparicio-Tejo P. 2001. Pea responses to saline stress is affected by the source of nitrogen nutrition (ammonium or nitrate). *Plant Growth Regul* 35:171–179. <https://doi.org/10.1023/A:1014487908495>
- Gao YX, Li Y, Yang XX, Li HJ, Shen QR, Guo SW. 2010. Ammonium nutrition increases water absorption in rice seedlings (*Oryza sativa* L.) under water stress. *Plant Soil* 331:193–201. <https://doi.org/10.1007/s1104-009-0245-1>
- García-Sánchez MJ, Jaime MP, Ramos A, Sanders D, Fernández JA. 2000. Sodium-dependent nitrate transport at the plasma membrane of leaf cells of the marine higher plant *Zostera marina* L. *Plant Physiol* 122:879–886. <https://doi.org/10.1104/pp.122.3.879>

- Ghulamahdi, M., Azrai, M., Sopandie, D., & Sulistiyono, E. 2023. *Adaptasi Genotipe Jagung pada Budi Daya Jenuh Air di Lingkungan Pasang Surut Bercekaman Fe, Al dan Genangan Sesaat* (Doctoral dissertation, IPB (Bogor Agricultural University)).
- Goel P, Singh AK . 2015. Abiotic stresses downregulate key genes involved in nitrogen uptake and assimilation in Brassica juncea L. PLoS ONE 10:143645. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0143645>
- Gojon A, Gaymard F. 2010. Keeping nitrate in the roots: an unexpected requirement for cadmium tolerance in plants. J Mol Cell Biol 2:299–301. <https://doi.org/10.1093/jmcb/mjq019>
- Guan MY, Chen MM, Cao ZZ. 2021. NRT2.1, a major contributor to cadmium uptake controlled by high-affinity nitrate transporters. Ecotox environ safe 218: 112269. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2021.112269>
- Guo FQ, Young J, Crawford NM. 2003. The nitrate transporter AtNRT1.1 (CHL1) functions in stomatal opening and contributes to drought susceptibility in Arabidopsis. Plant Cell 15:107–117. <https://doi.org/10.1105/tpc.006312>
- Guo JH, Liu XJ, Zhang Y, Shen JL, Han WX, Zhang WF, Christie P, Goulding WTG, Vitousek PM, Zhang FS. 2010. Significant acidification in major Chinese croplands. Science 327:1008–1010. <https://doi.org/10.1126/science.1182570>

- Guo SW, Kaldenhoff R, Uehlein N, Sattelmacher B, Brueck H. 2007. Relationship between water and nitrogen uptake in nitrate- and ammonium-supplied *Phaseolus vulgaris* L. plants. *J Plant Nutr Soil SC* 170:73–80. <https://doi.org/10.1002/jpln.200625073>
- Hachiya T, Mizokami Y, Miyata K, Tholen D, Watanabe CK, Noguchi K. 2011. Evidence for a nitrate-independent function of the nitrate sensor NRT1.1 in *Arabidopsis thaliana*. *J Plant Res* 124:425–430. <https://doi.org/10.1007/s10265-010-0385-7>
- Han ML, Lv QY, Zhang J, Wang T, Zhang CX, Tan RJ, Wang TL, Zhong LY, Gao YQ, Chao ZF, Li QQ, Chen GY, Shi Z, Lin HX, Chao DY. 2021. Decreasing nitrogen assimilation under drought stress by suppressing DST-mediated activation of nitrate reductase 1.2 in rice. *Mol Plant*. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.09.005>
- Hassan MJ, Shafi M, Zhang G, Zhu Z, Qaisar M. 2008. The growth and some physiological responses of rice to Cd toxicity as affected by nitrogen form. *Plant Growth Regul* 54:125–132. <https://doi.org/10.1007/s10725-007-9235-6>
- Hayatsu, M.; Tago, K.; Saito, M. 2008. Various players in the nitrogen cycle: Diversity and functions of the microorganisms involved in nitrification and denitrification. *Soil Sci. Plant Nutr.* 54, 33–45. [CrossRef]

- He XL, Fan SK, Zhu J, Guan MY, Liu XX, Zhang YS, Jin CW. 2017. Iron supply prevents cd uptake in Arabidopsis by inhibiting IRT1 expression and favoring competition between Fe and cd uptake. *Plant Soil* 416:453–462. <https://doi.org/10.1007/s11104-017-3232-y>
- Hessini K, Hamed KB, Gandour M, Mejri M, Abdelly C, Cruz C. 2013. Ammonium nutrition in the halophyte *Spartina alterniflora* under salt stress: evidence for a priming effect of ammonium? *Plant Soil* 370:163–173. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1616-1>.
- Ho CH, Lin SH, Hu HC, Tsay YF. 2009. CHL1 functions as a nitrate sensor in plants. *Cell* 138:1184–1194. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2009.07.004>
- Hoffmann B, Flänker R, Mengel K. 1994. Measurements of pH in the apoplast of sunflower leaves by means of fluorescence. *Physiol Plantarum* 84:146–153. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1992.tb08777.x>
- Hu, H.-W.; Xu, Z.-H.; He, J.-Z. 2014. Ammonia-oxidizing archaea play a predominant role in acid soil nitrification. *Adv. Agron.*,125, 261–302.
- Huang NC, Liu KH, Lo HJ, Tsay YF. 1999. Cloning and functional characterization of an Arabidopsis nitrate transporter gene that encodes a constitutive component of low-affinity uptake. *Plant Cell* 11:1381–1392. <https://doi.org/10.1105/tpc.11.8.1381>
- Iuchi S, Koyama H, Iuchi A, Kobayashi Y, Kitabayashi S, Kobayashi Y, Ikka T, Hirayama T, Shinozaki K, Kobayashi M. 2007. Zinc finger protein STOP1 is

- critical for proton tolerance in *Arabidopsis* and coregulates a key gene in aluminum tolerance. *PNAS* 104:9900–9905. <https://doi.org/10.1073/pnas.0700117104>.
- Jackson LE, Burger M, Cavagnaro TR. 2008. Roots nitrogen transformations, and ecosystem services. *Annual Review of Plant Biology* 59, 341–363.
- Jalloh MA, Chen JH, Zhen FR, Zhang GP. 2009. Effect of different N fertilizer forms on antioxidant capacity and grain yield of rice growing under Cd stress. *J Hazard Mater* 162:1081–1085. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2008.05.146>
- Jamilah, 2006. Pemberian pupuk N dari berbagai sumber dan Fosfat Alam terhadap tumpangsari Jagung dan Jahe pada Hapludult Limau Manis, Kota Padang. Disertasi S3 Universitas Andalas, 466 hal.
- Jamilah, W. Khatib; Nusyirwan dan Burbey. 2009. Pengaruh Bahan Organik *In Situ* Dan Perbaikan Teknik Budidaya Padi Sawah Intensifikasi Pada Lahan Dampak Limbah Tambang Semen. Laporan Penelitian Kerjasama KKP3T Kementerian Pertanian dan Universitas Tamansiswa Padang, 58 halaman.. <https://repository.unitas-pdg.ac.id/id/eprint/349/1/laporan%20kkp3t%202009.pdf>
- Jian SF, Liao Q, Song HX, Liu Q, Lepo JE, Guan CY, Zhang JH, Ismail AM, Zhang ZH . 2018. NRT1.1-related NH₄⁺ toxicity is associated with a disturbed balance between NH₄⁺ uptake and assimilation. *Plant Physiol* 178:1473–1488. <https://doi.org/10.1104/pp.18.00410>

- Jian SF, Luo JS, Liao Q, Liu Q, Guan CY, Zhang ZH. 2019. NRT1.1 regulates nitrate allocation and cadmium tolerance in Arabidopsis. *Front. Plant Sci* 10. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00384>
- Johnson DW. (2006). Progressive N limitation in forests: Review and implications for long-term responses to elevated CO₂. *Ecology* 87,64–75.
- Kawanabe S, Zhu T . 1991. Degeneration and conservational trial of *Aneurolepidium chinense* grassland in northern China. *J Japan Grassland Sci* 37:91–99. <https://doi.org/10.14941/grass.37.91>
- Killeit, U. 2019. The chemical composition and nutritional value of chia seeds – current state of knowledge. *Deutsche Lebensmittel-Rundschau*, 115(9), 1–16.
- Kissel DE, Bock BR, Ogles CZ . 2020. Thoughts on acidification of soils by nitrogen and sulfur fertilizers. *Agrosystems Geosciences Environ* 3. <https://doi.org/10.1002/agg2.20060>
- Ko, H. Y., Ho, L. H., Neuhaus, H. E., & Guo, W. J. 2021. Transporter S1SWEET15 unloads sucrose from phloem and seed coat for fruit and seed development in tomato. *Plant Physiology*, 187(4), 2230-2245.
- Kochian LV, Pineros MA, Liu J, Magalhaes JV. 2015. Plant adaptation to acid soils: the molecular basis for crop aluminum resistance. *Annu Rev Plant Biol* 66: 571–598. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-043014-114822>

- Könneke, M.; Bernhard, A.E.; José, R.; Walker, C.B.; Waterbury, J.B.; Stahl, D.A. 2005. Isolation of an autotrophic ammonia-oxidizing marine archaeon. *Nature*, 437, 543–546. [CrossRef]
- Kosegarten H, Englisch G. 1994. Effect of various nitrogen forms on the pH in leaf apoplast and on iron chlorosis of glycine max L. *J Plant Nutr Soil Sci* 157: 401–405. <https://doi.org/10.1002/JPLN.19941570602>
- Kosegarten HU, Hoffmann B, Mengel K. 1999. Apoplastic pH and Fe³⁺ + reduction in intact sunflower leaves. *Plant Physiol* 121:1069–1079. <https://doi.org/10.1104/pp.121.4.1069>
- Kutman UB, Yildiz B, Cakmak I. 2011. Effect of nitrogen on uptake, remobilization and partitioning of zinc and iron throughout the development of durum wheat. *Plant Soil* 342:149–164. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0679-5>
- Laranjo, M., Alexandre, A., & Oliveira, S. 2014. Legume growth-promoting rhizobia: an overview on the *Mesorhizobium* genus. *Microbiological research*, 169(1), 2-17.
- Lawlor, D. W., Lemaire, G., & Gastal, F. 2001. Nitrogen, Plant Growth and Crop Yield BT - Plant Nitrogen (P. J. Lea & J.-F. Morot-Gaudry (eds.); pp. 343–367). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-662-04064-5_13
- Lawlor DW. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of*

- Experimental Botany 53, 773–787.
- Lehtovirta-Morley, L.E.; Stoecker, K.; Vilcinskas, A.; Prosser, J.I.; Nicol, G.W. 2011. Cultivation of an obligate acidophilic ammonia oxidizer from a nitrifying acid soil. Proc. Natl. Acad. Sci. USA 108, 15892–15897. [CrossRef] [PubMed]
- Leininger, S.; Urich, T.; Schloter, M.; Schwark, L.; Qi, J.; Nicol, G.W.; Prosser, J.I.; Schuster, S.; Schleper, C. 2006. Archaea predominate among ammonia-oxidizing prokaryotes in soils. Nature, 442, 806–809.
- Lewis OAM, Leidi EO, Lips SH. 1989. Effect of nitrogen source on growth response to salinity stress in maize and wheat. New Phytol 111:155–160. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1989.tb00676.x>
- Li B, Li G, Kronzucker HJ, Baluška F, Shi W. 2014. Ammonium stress in Arabidopsis: signaling, genetic loci, and physiological targets. Trends Plant Sci 19:107–114. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.09.004>
- Li JY, Fu YL, Pike SM, Bao J, Tian W, Zhang Y, Chen CZ, Zhang Y, Li HM, Huang J, Li L, Schroeder JI, Gassmann W, Gong JM. 2010. The Arabidopsis nitrate transporter NRT1.8 functions in nitrate removal from the xylem sap and mediates cadmium tolerance. Plant Cell 22:1633–1646. <https://doi.org/10.1105/tpc.110.075242>
- Li SY, Zhao BR, Yuan DY, Duan MJ, Qian Q, Tang L et al. 2013. Rice zinc finger protein DST enhances grain production through controlling Gm1a/ OsCKX2

- expression. PNAS 110:3167–3172.
<https://doi.org/10.1073/pnas.13.00359110>
- Li Y, Gao YX, Ding L, Shen QR, Guo SW. 2009. Ammonium enhances the tolerance of rice seedlings (*Oryza sativa* L.) to drought condition. *Agric Water Manag* 96:1746–1750. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2009.07.008> Li Y,
- Li, W., Xiang, F., Zhong, M., Zhou, L., Liu, H., Li, S., & Wang, X. 2017. Transcriptome and metabolite analysis identifies nitrogen utilization genes in tea plant (*Camellia sinensis*). *Scientific reports*, 7(1), 1693.
- Liu KH, Tsay YF. 2003. Switching between the two action modes of the dual-affinity nitrate transporter CHL1 by phosphorylation. *EMBO J* 22:1005–1013. <https://doi.org/10.1093/emboj/cdg118>
- Liu XX, Zhu YX, Fang XZ, Ye JY, Du WX, Zhu QY, Lin XY, Jin CW. 2020. Ammonium aggravates salt stress in plants by entrapping them in a chloride over-accumulation state in an NRT1.1-dependent manner. *Sci Total Environ* 746:141244. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141244>
- López-Millán AF, Morales F, Abadía A, Abadía J. 2000. Effects of iron deficiency on the composition of the leaf apoplasmic fluid and xylem sap in sugar beet. Implications for iron and carbon transport. *Plant Physiol* 124(2):873–884. <https://doi.org/10.1104/pp.124.2.873>

- Lozano-Juste J, León J. 2010. Enhanced abscisic acid-mediated responses in *nia1nia2noa1-2* triple mutant impaired in NIA/NR- and AtNOA1-dependent nitric oxide biosynthesis in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 152:891–903. <https://doi.org/10.1104/pp.109.148023>
- Lukac M, Calfapietra C, Lagomarsino A, Loreto F. 2010. Global climate change and tree nutrition: effects of elevated CO₂ and temperature. *Tree Physiology* 30, 1209–1220.
- Lumbantoruan, S. M., Anggraini, S., & Siaga, E. 2021. Potensi pupuk hayati dalam optimalisasi pertumbuhan tanaman jagung di tanah gambut cekaman kekeringan. In *Seminar Nasional Lahan Suboptimal* (Vol. 9, No. 2021, pp. 162-171).
- Luo BF, Du ST, Lu KX, Liu WJ, Lin XY, Jin CW. 2012. Iron uptake system mediates nitrate-facilitated cadmium accumulation in tomato (*Solanum lycopersicum*) plants. *J Exp Bot* 63:3127–3136. <https://doi.org/10.1093/jxb/ers036>
- Maier NA, McLaughlin MJ, Heap M, Butt M, Smart MK. 2002. Effect of nitrogen source and calcitic lime on soil pH and potato yield, leaf chemical composition, and tuber cadmium concentrations. *J Plant Nutr* 25:523–544. <https://doi.org/10.1081/PLN-120003380>
- Mao QQ, Guan MY, Lu KX, Du ST, Fan SK, Ye YQ, Lin XY, Jin CW. 2014. Inhibition of nitrate transporter 1.1-controlled nitrate uptake reduces cadmium uptake in *Arabidopsis*. *Plant Physiol* 166:934–944. <https://doi.org/10.1104/pp.114.243766>

- Mastur, M., Syafaruddin, S., & Syakir, M. 2015. Peran dan pengelolaan hara nitrogen pada tanaman tebu untuk peningkatan produktivitas tebu. *Perspektif: Review Penelitian Tanaman Industri*, 14(2), 73-86.
- McAllister CH, Beatty PH, Good AG. 2012. Engineering nitrogen use efficient crop plants: the current status. *Plant Biotechnol J* 10:1011–1025. <https://doi.org/10.1111/j.1467-7652.2012.00700.x>
- Meng S, Su L, Li YM, Wang YJ, Zhang CX, Zhao Z. 2016. Nitrate and ammonium contribute to the distinct nitrogen metabolism of *Populus simonii* during moderate salt stress. *PLoS ONE* 11:150354. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150354>
- Mengel K, Geurtzen G. 1988. Relationship between iron chlorosis and alkalinity in Zeu mays. *Plant Physiol* 72:460–465. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1988.tb09151.x>
- Mengel K, Planker R, Hoffmann B. 1994. Relationship between leaf apoplast pH and iron chlorosis of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *J Plant Nutr* 17:1053–1065. <https://doi.org/10.1080/01904169409364787>
- Millard P, Grelet GA. 2010. Nitrogen storage and remobilization by trees: ecophysiological relevance in a changing world. *Tree Physiology* 30, 1083–1095.
- Millar, A. A., Lohe, A., & Wong, G. 2019. Biology and function of miR159 in plants. *Plants*, 8(8), 255.

- Nacry P, Bouguyon E, Gojon A 2013. Nitrogen acquisition by roots: physiological and developmental mechanisms ensuring plant adaptation to a fluctuating resource. *Plant Soil* 370:1–29. <https://doi.org/10.1007/s11104-013-1645-9>
- Nagy Z, Németh E, Guóth A, Bona L, Wodala B, Pécsváradi A. 2013. Metabolic indicators of drought stress tolerance in wheat: glutamine synthetase isoenzymes and rubisco. *Plant Physiol Bioch* 67:48–54. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2013.03.001>
- Pan W, You Y, Weng Y, Shentu J, Lu Q, Xu Q, Liu H, Du ST. 2020. Zn stress facilitates nitrate transporter 1.1-mediated nitrate uptake aggravating Zn accumulation in Arabidopsis plants. *Ecotox Environ Safe* 190:110104. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2019.110104>
- Patterson K, Cakmak T, Cooper A, Lager I, Rasmusson AG, Escobar MA. 2010. Distinct signalling pathways and transcriptome response signatures differentiate ammonium-and nitrate-supplied plants. *Plant, Cell and Environment* 33,1486–1501.
- Ren BB, Wang M, Chen YP, Sun GM, Li Y, Shen QR, Guo SW. 2015. Water absorption is affected by the nitrogen supply to rice plants. *Plant Soil* 396: 397–410. <https://doi.org/10.1007/s11104-015-2603-5>
- Rennenberg H, Dannenmann M, Gessler A, Kreuzwieser J, Simon J, Papen H. 2009. Nitrogen balance in forest soils: nutritional limitation of plants under climate change stresses. *Plant Biology* 11,4–23.

- Rodríguez-Celma J, Connorton JM, Kruse I, Green RT, Franceschetti M, Chen Y, Cui Y, Ling H, Yeh K, Balk J. 2019. Arabidopsis BRUTUS-LIKE E3 ligases negatively regulate iron uptake by targeting transcription factor FIT for recycling. *PNAS* 116:17584–17591. <https://doi.org/10.1073/pnas.1907971116>
- Roosta HR, Schjoerring JK. 2007. Effects of ammonium toxicity on nitrogen metabolism and elemental profile of cucumber plants. *J Plant Nutr* 30:1933–1951. <https://doi.org/10.1080/01904160701629211>
- Rosana, D. 2019. Struktur dan Fungsi Protein. *Universitas Terbuka*, 450.
- Sarwar N, Malhi SS, Zia MH, Naeem A, Bibi S, Farid G. 2010. Role of mineral nutrition in minimizing cadmium accumulation by plants. *J Sci Food Agric* 90:925–937. <https://doi.org/10.1002/jsfa.3916>
- Saud S, Fahad S, Yajun C, Ihsan MZ, Hammad HM, Nasim W, Amanullah J, Arif M, Alharby H. 2017. Effects of nitrogen supply on water stress and recovery mechanisms in Kentucky bluegrass plants. *Front Plant Sci* 8:983. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00983>
- Sawaki Y, Iuchi S, Kobayashi Y, Kobayashi Y, Ikka T, Sakurai N, Fujita M, Shinozaki K, Shibata D, Kobayashi M, Koyama H (2009). STOP1 regulates multiple genes that protect Arabidopsis from proton and aluminum toxicities. *Plant Physiol* 150:281–294. <https://doi.org/10.1104/pp.108.134700>

- Schroeder JI, Delhaize E, Frommer WB, Guerinot ML, Harrison MJ, Herrera-Estrella L, Horie T, Kochian LV, Munns R, Nishizawa NK, Tsay YF, Sanders D. 2013. Using membrane transporters to improve crops for sustainable food production. *Nature* 497:60–66. <https://doi.org/10.1038/nature11909>
- Schubert SSE, Mengel K. 1990. Effect of low pH of the root medium on proton release, growth, and nutrient uptake of field beans (*Vicia faba*). *Plant Soil* 124: 239–244. <https://doi.org/10.1007/BF00009266>
- Shi JC, Yasuor H, Yermiyahu U, Zuo Q, Ben-Gal A. 2014. Dynamic responses of wheat to drought and nitrogen stresses during re-watering cycles. *Agr Water Manage* 146:163–172. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2014.08.006>
- Singh KK, Ghosh S. 2013. Regulation of glutamine synthetase isoforms in two differentially drought-tolerant rice (*Oryza sativa* L.) cultivars under water deficit conditions. *Plant Cell Rep* 32:183–193. <https://doi.org/10.1007/s00299-012-1353-6>
- Syakir, M., Mastur, & Syafaruddin. 2015. Peran Dan Pengelolaan Hara Nitrogen Pada Tanaman Tebu Untuk Peningkatan Produktivitas Tebu. *Perspektif*, 14(2), 73–86.
- Tando, E. 2019. Upaya efisiensi dan peningkatan ketersediaan nitrogen dalam tanah serta serapan nitrogen pada tanaman padi sawah (*Oryza sativa* L.). *Buana Sains*, 18(2), 171-180.

- Tang ZH, Liu YJ, Guo XR, Zu YG. 2011. The combined effects of salinity and nitrogen forms on *Catharanthus roseus*: the role of internal ammonium and free amino acids during salt stress. *J Plant Nutr Soil Sci* 174:135. <https://doi.org/10.1002/jpln.200900354>
- Throop, P.A.; Hanson, E.J. 1998. Nitrification and utilization of fertilizer nitrogen by highbush blueberry. *J. Plant Nutr.*, 21,1731–1742. [CrossRef]
- Tian WH, Ye JY, Cui MQ, Chang JB, Liu Y, Li GX, Wu YR, Xu JM, Harberd NP, Mao CZ, Jin CW, Ding ZJ, Zheng SJ. 2021. A transcription factor STOP1-centered pathway coordinates ammonium and phosphate acquisition in *Arabidopsis*. *Mol Plant* 14(9):1554–1568. <https://doi.org/10.1016/j.molp.2021.06.024>
- von Wirén N, Gazzarrini S, Gojon A, Frommer WB. 2000. The molecular physiology of ammonium uptake and retrieval. *Curr Opin Plant Biol* 3:254–261. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(00\)80074-6](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(00)80074-6)
- Wang H, Wu Z, Chen Y, Yang C, Shi D. 2011. Effects of salt and alkali stresses on growth and ion balance in rice (*Oryza sativa* L.). *Plant Soil Environ* 57:286–294. <https://doi.org/10.17221/36/2011-PSE>
- Wang H, Wu Z, Han J, Zheng W, Yang C. 2012. Comparison of ion balance and nitrogen metabolism in old and young leaves of alkali-stressed rice plants. *PLoS ONE* 7:e37817. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0037817>

- Wang YC, Ma H, Liu GF, Xu CX, Zhang DW, Ban QY. 2008. Analysis of gene expression profile of *Limonium bicolor* under NaHCO₃ stress using cDNA microarray. *Plant Mol Biol Rep* 26:241–254. <https://doi.org/10.1007/s11105-008-0037-4>
- Wang YY, Cheng YH, Chen KE, Tsay YF. 2018. Nitrate transport, signaling, and use efficiency. *Annual Rev Plant Biol* 69:85–122. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040056>
- Wen ZY, Tyerman SD, Dechorgnat J, Ovchinnikova E, Dhugga KS, Kaiser BN. 2017. Maize NPF6 proteins are homologs of Arabidopsis CHL1 that are selective for both nitrate and chloride. *Plant Cell* 29:2581–2596. <https://doi.org/10.1105/tpc.16.00724>
- Xie HL, Jiang RF, Zhang FS, McGrath SP, Zhao FJ. 2009. Effect of nitrogen form on the rhizosphere dynamics and uptake of cadmium and zinc by the hyperaccumulator *Thlaspi caerulescens*. *Plant Soil* 318:205–215. <https://doi.org/10.1007/s11104-008-9830-y>
- Yang CW, Chong JN, Li CY, Kim CM, Shi DC, Wang DL. 2007. Osmotic adjustment and ion balance traits of an alkali resistant halophyte *Kochia sieversiana* during adaptation to salt and alkali conditions. *Plant Soil* 294:263–276. <https://doi.org/10.1007/s11104-007-9251-3>

- Yang CW, Shi DC, Wang D 2008. Comparative effects of salt and alkali stresses on growth, osmotic adjustment and ionic balance of an alkali-resistant halophyte *Suaeda glauca* (Bge.). *Plant Growth Regul* 56:179–190. <https://doi.org/10.1007/s10725-008-9299-y>
- Yang XX, Li Y, Ren BB, Ding L, Gao CM, Shen QR, Guo SW 2012. Drought-induced root aerenchyma formation restricts water uptake in rice seedlings supplied with nitrate. *Plant Cell Physiol* 53:495–504. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcs003>
- Ye JY, Tian WH, Zhou M, Zhu QY, Du WX, Zhu YX, Liu XX, Lin XY, Zheng SJ, Jin CW 2021. STOP1 activates NRT1.1-mediated nitrate uptake to create a favorable rhizospheric pH for plant adaptation to acidity. *Plant Cell* 33:3658–3674. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab226>
- Yuan LX, Loque D, Kojima S, Rauch S, Ishiyama K, Inoue E, Takahashi H, von Wieren N 2007. The organization of high-affinity ammonium uptake in *Arabidopsis* roots depends on the spatial arrangement and biochemical properties of AMT1-type transporters. *Plant Cell* 19:2636–2652. <https://doi.org/10.1093/plcell/koab226>
- Zaccheo P, Crippa L, Pasta VDM 2006. Ammonium nutrition as a strategy for cadmium mobilisation in the rhizosphere of sunflower. *Plant Soil* 283:43–56. <https://doi.org/10.1007/s11104-005-4791-x>
- Zhang GB, Yi HY, Gong JM 2014. The *Arabidopsis* ethylene/jasmonic acid-NRT signaling module coordinates nitrate reallocation and the trade-off

- between growth and environmental adaptation. *Plant Cell* 26:3984–3998.
<https://doi.org/10.1105/tpc.114.129296>
- Zhao T, Ling HQ 2007. Effects of pH and nitrogen forms on expression profiles of genes involved in iron homeostasis in tomato. *Plant Cell Environ* 30:518–527.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2007.01638.x>
- Zhu J, Fang XZ, Dai YJ, Zhu YX, Chen HS, Lin XY, Jin CW 2019. Nitrate transporter 1.1 alleviates lead toxicity in *Arabidopsis* by preventing rhizosphere acidification. *J Exp Bot* 70:6363–6374.
<https://doi.org/10.1093/jxb/erz374>
- Zhu JK. 2016. Abiotic stress signaling and responses in plants. *Cell* 167:313–324.
<https://doi.org/10.1016/j.cell.2016.08.029>

BIODATA PENULIS



Dr. Ir. Jamilah, MP

Dosen Program Studi Magister Agroteknologi
Fakultas Pertanian Universitas Tamansiswa Padang

Penulis dilahirkan di Medan tanggal 26 Februari 1965. Penulis adalah dosen tetap pada Program Studi Magister Agroteknologi Fakultas Pertanian Universitas Tamansiswa Padang. Menyelesaikan pendidikan S1 pada Jurusan Tanah Fakultas pertanian Universitas Sumatera Utara tahun 1989, pendidikan S2 pada Jurusan Tanah Fakultas Pertanian Universitas Andalas tahun 1996 dan, S3 pada Program Studi Ilmu-Ilmu Pertanian Konsentrasi Ilmu Tanah pada Universitas Andalas Padang tahun 2006.

Penulis memiliki link Scholar: <https://scholar.google.com/citations?user=2kSa5ToAA> AAJ&hl=id; Orcid Number: <https://orcid.org/0000-0002-2153-9596>; ID Scopus: 57200209563. Penulis telah banyak melakukan penelitian yang mendapat dana hibah dari kemristek Dikti sejak tahun 2004 penelitian dasar; 2014