

## TUMBUH-TUMBUHAN EMISI ISOPRENA SEBAGAI SUATU EVOLUSI MOLEKUL GEN DAN ADAPTASI FISILOGI

*Plants emit isoprene as a molecular genetic evaluation and physiological adaptation*

### Parlindungan Tambunan

Pusat Penelitian dan Pengembangan Hutan. Badan Penelitian, Pengembangan, dan Inovasi.  
Kementerian Lingkungan Hidup dan Kehutanan.  
Jl. Gunung Batu No. 5 Bogor 16610, Jawa Barat, Telp. 0251-631238 Fax. (0251) 7520005.

**ABSTRACT.** *Isoprene is one of volatile organic compounds (VOCs) that is emitted in large quantities by plants. Isoprene is an important in the plant for defence and communication. The plant is the largest emitted isoprene especially from the leaf. Isoprene is synthesized in chloroplast, and emitted to atmosphere through stomata. Isoprene can be emitted from plant leaves depend on many factors, such as gene, organism and micro organism interacted, and environmental conditions. Integrating these factors is a major challenge in the formation of molecular genetic, because gene is one of an important effect to more accurate description of isoprene function. By molecular genetic evolution, isoprene can be provided rise physiological adaptation of the plants in the global changes. This paper describe some experiment results which are related to regulation and mechanism of isoprene synthesis in the plants as molecular genetic evolution and physiological adaptation to the climate changes..*

**Keywords:** *VOCs; isoprene; chloroplast; gene; global changes.*

**ABSTRAK.** Isoprena adalah salah satu senyawa organik yang mudah menguap yang diemisikan sangat besar jumlahnya oleh tumbuh-tumbuhan. Isoprena perlu bagi tumbuhan untuk pertahanan dan komunikasi. Tumbuhan mengemisikan isoprenaterbanyak khususnya dari daun. Isoprenadisintesa di kloroplast, dan diemisikan ke atmosfer melalui stomata. Isoprena dapat teremisikan dari daun-daun tumbuhan tergantung pada banyak faktor, yakni gen, interaksi organisme dan mikroorganisme, dan kondisi-kondisi lingkungan. Keterpaduan faktor-faktor tersebut merupakan tantangan besar dalam pembentukan genetik molekuler, karena gen adalah salah satu pengaruh yang diperlukan untuk lebih akurat mendeskripsi fungsi isoprena. Dengan evolusi molekul gen, isoprena dapat memberikan peningkatan adaptasi fisiologi tumbuhan pada perubahan-perubahan global. Tulisan ini menggambarkan beberapa hasil-hasil penelitian yang berhubungan dengan regulasi dan mekanisme sintesa isoprena pada tumbuh-tumbuhan sebagai evolusi molekul gendan adaptasi fisiologi terhadap perubahan iklim.

**Kata-kata kunci:** Senyawa-senyawa organik yang mudah menguap (VOCs); isoprena; kloroplas; gen; perubahan-perubahan global.

**Penulis untuk korespondensi, surel:** ryu5athgo1234567@gmail.com

## PENDAHULUAN

Isoprena ( $C_5H_8$  or 2-methyl-1, 3-butadiene) adalah suatu senyawa hidrokarbon yang banyak diemisikan oleh tumbuh-tumbuhan ke atmosfer, isoprena mempunyai peran yang sangat penting di atmosfer dan juga bagi tumbuh-tumbuhan. Di atmosfer, isoprena sangat dibutuhkan dalam pembentukan ozon dan gas rumah kaca. Bagi tumbuh-tumbuhan, isoprena mempunyai peran sebagai pertahanan terhadap serangga perusak atau pengganggu, sebagai daya tarik penyerbuk (*pollinator*), dan sebagai alat untuk bersaing dengan tumbuhan lain (Harborne, 1988; Crutzen and Andrea, 1988; Penuelas and Llusia, 2003).

Sumber-sumber pembentukan dan emisi isoprena pada tumbuhan ditemukan pada organ, misalnya akar, batang, daun, dan bunga. Dari seluruh bagian organ tumbuhan, daun merupakan sumber emisi isoprena terbanyak, karena daun merupakan pusat reaksi karbon yang terjadi di kloroplas. Selain itu, daun mengemisikan isoprena penting untuk fiksasi karbon. Daun mengemisikan isoprena bergantung pada faktor lingkungan khususnya intensitas cahaya dan temperatur. Jumlah emisi isoprena bertambah secara dramatis dengan penambahan intensitas cahaya dan temperatur. Dengan kata lain, tumbuhan mengemisikan isoprena sebagai suatu adaptasi fisiologi untuk dapat tetap bertahan hidup, dan banyaknya isoprena diemisikan oleh tumbuhan melalui daun merupakan evolusi molekul gen. Dengan demikian, di sini sangat menarik dan penting untuk mengetahui regulasi dan mekanisme emisi isoprena tumbuh-tumbuhan khususnya pada level daun.

Dalam tulisan ini, penulis menggambarkan model emisi isoprena dari tingkat daun dari salah satu jenis tumbuhan "*Ficus virgata*" pada perubahan lingkungan khususnya intensitas cahaya dan temperatur, dan mekanisme regulasi sintesa isoprena pada tingkat daun. Dari data dan gambaran tersebut diharapkan dapat menambah pengetahuan dan pengalaman yang bermanfaat untuk dasar memodifikasi kimia atmosfer bumi dan mendesain ekosistem bumi secara terpadu dari skop yang relatif sederhana, yaitu pemilihan jenis tumbuhan yang toleran terhadap iklim panas.

## KERAGAMAN ALAMI EMISI ISOPRENA TUMBUH-TUMBUHAN

Tumbuh-tumbuhan mengandung sejumlah senyawa-senyawa organik termasuk isoprena, mono- dan sequiterpena, alkohol, aldehida, keton, dan ester (Meigh, 1955). Jumlah senyawa-senyawa tersebut tersebar di seluruh organ tumbuhan. Menurut hasil penelitian Croteau (1987), senyawa-senyawa organik tersebut terdapat pada tumbuh-tumbuhan tingkat tinggi, yaitu pohon. Secara alami, individu spesies tumbuhan mempunyai keunikan dan sangat spesifik beragam jumlah senyawa-senyawa organik. Pada skala global, banyaknya jumlah produksi atau emisi isoprena dari tumbuh-tumbuhan ke atmosfer sama dengan metana. Dari laporan hasil penelitian Sharkey (1996), global emisi isoprena ke atmosfer dari tumbuh-tumbuhan sekitar 100.000 kali jumlah isoprena yang diemisikan oleh manusia, atau diestimasi sekitar  $3 \times 10^{14}$  gram per tahun. Tingginya jumlah emisi isoprena dari tumbuh-tumbuhan ditemukan paling banyak pada tingkat pohon, dan sumber yang terbesar berasal dari organ tumbuhan, yaitu daun. Emisi isoprena dari daun bergantung pada evolusi gen dari suatu jenis tumbuhan, kondisi lingkungan, dan perkembangan daun.

Dari beberapa studi mengamati dan mengevaluasi, jumlah isoprena dan komposisi isoprena tingkat daun, jenis, taksonomi, dan ekosistem beragam. Salah satu contohnya adalah hasil studi Tambunan *et. al.* (2006). Tambunan *et. al.* (2006) menemukan dari 42 jenis atau 23 famili tumbuhan yang tumbuh di Okinawa – Jepang, jumlah emisi isoprena beragam pada setiap jenis tumbuhan, dan jenis tumbuhan yang terbanyak mengemisikan isoprena adalah *Ficus virgata*, yaitu sebesar 14,2  $\mu\text{g/g/jam}$ . Emisi isoprena dari 42 jenis tumbuhan pada Tabel 1.

Data pada Tabel 1 menunjukkan bahwa individu pada setiap jenis mempunyai keunikan dalam mengemisikan isoprena. Hal ini karena banyak faktor, termasuk diantaranya adalah lingkungan (khususnya intensitas cahaya dan

temperatur), perkembangan daun, genetik, dan lain-lain. Semua faktor menentukan bagi setiap individu ataupun jenis tumbuhan untuk mengemisi isoprena. Berdasarkan pengukuran pada tingkat daun, tampak bahwa tingginya intensitas cahaya mengenai daun khususnya yang terdapat di hutan tropis diestimasi sangat besar emisi isoprena, dan merupakan sumber isoprena. Selain daerah tropis intensitas cahaya atau temperatur tinggi, hutan tropis didominasi pohon dan jenisnya beragam

relatif emisi isoprena sangat banyak ke atmosfer.

Berdasarkan parameter-parameter pertimbangan tersebut, secara alami keragaman jumlah emisi isoprena setiap individu atau jenis tumbuhan mempunyai fungsi yang beragam secara fisiologis bagi tumbuhan untuk survive. Lepas dari peranan isoprena dalam proses kimia di atmosfer, keseimbangan jumlah isoprena di atmosfer harus tetap dijaga dan dikontrol berdasarkan data pengamatan dan penelitian yang up to date.

Tabel 1. Hasil Pengukuran Emisi Isoprena dari Tumbuh-Tumbuhan di Kampus Universitas Ryukyu, pulau Okinawa, Jepang.

No.	Keluarga	Jenis	Nama Lokal	Tipe Tumbuhan	Berat Daun (g)		MSD (g.m <sup>-2</sup> )	Light intens. (μmol/cm <sup>2</sup> /det)	Temp. daun (°C)	Emisi Isoprena	
					Wet	Dry				n mol/m <sup>2</sup> /det	μg/g/h
No.	Family	Species	Local Name	Plant Type	The weight of leaf (g)		SLM (g.m <sup>-2</sup> )	Light intensity (μmol cm <sup>-2</sup> det <sup>-1</sup> )	Leaf temp. (°C)	Isoprene Emission	
					Wet	Kering				n mol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup>	μg s <sup>-1</sup> h <sup>-1</sup>
1	Araucariaceae	<i>Arucaria heterophylla</i> (Salisb.) Franco.	Kobumayunagi	E	69.07	27.21	ND	1282	35.0	ND	0.2 ± 0.1
2	Cupressaceae	<i>Chamaecyparis obtusa</i> (S. & Z.) Endl.	Hinoki	E	11.22	6.83	ND	787	31.7	ND	0.4 ± 0.1
3		<i>Juniperus chinensis</i> L. var <i>turkistanica</i> Maxim.	Katjakabungi	E	32.8	13.91	ND	517	31.1	ND	0.3 ± 0.0
4	Pinaceae	<i>Pinus luchuanensis</i> Mayr.	Ryusukyananai	I	26.32	12.73	ND	1140	37.5	ND	0.1 ± 0.0
5	Podocarpaceae	<i>Podocarpus nurophylloides</i> (Thunb.) Sweet.	Inumaki	I	12.74	6.21	ND	223	31.5	ND	0.9 ± 0.1
6	Anacardiaceae	<i>Rhus succedanea</i> L.	Habinoki	E	4.65	2.23	142.0	760	32.6	1.3 ± 0.3	2.3 ± 0.4
7	Apocynaceae	<i>Nerium indicum</i> Mill.	Kyusochikutan	E	24.17	7.96	152.5	1190	33.8	0.2 ± 0.0	0.3 ± 0.0
8		<i>Fraxelopsis arboricola</i> var. <i>lakkianse</i> (Hats.) Hatanuma	Ryusukyanakamura	I	8.08	2.79	81.3	72	29.7	2.3 ± 0.4	7.0 ± 1.3
9	Araliaceae	<i>Schefflera arboricola</i> (Hayata) ex. Kambira	Yaderifukamaki	I	4.1	1.82	80.9	1619	35.5	0.7 ± 0.1	2.5 ± 0.2
10	Casuarinaceae	<i>Casuarina equisetifolia</i> J.B. et L.G. Forst.	Makunaa	E	10.89	5.1	ND	1118	35.5	ND	5.9 ± 1.5
11	Combrastaceae	<i>Fernandina catappa</i> L.	Momotama	I	9.23	3.14	163.8	1892	42.3	0.7 ± 0.2	1.1 ± 0.4
12	Ebenaceae	<i>Diospyros ephore-wolferi</i> Kosterm.	Ryusukyanokutan	I	5.29	0.79	18.2	1144	35.7	1.6 ± 0.7	22.1 ± 8.7
13	Elaeocarpaceae	<i>Elaeocarpus sphaerocarpus</i> (Lour.) Poir.	Horutsumaki	E	15.27	6.01	116.0	379	33.3	2.1 ± 0.3	4.5 ± 0.8
14	Euphorbiaceae	<i>Richeckia javanica</i> Bl.	Akagi	E	5.07	1.7	116.6	1540	30.7	0.6 ± 0.1	1.3 ± 0.1
15		<i>Macaranga sonarua</i> (L.) Merrill-Arg.	Osugi	I	5.09	1.88	82.7	1776	32.8	0.7 ± 0.1	2.1 ± 0.4
16	Fagaceae	<i>Castanopsis sieboldii</i> (Makino) Hatanuma.	Haji	I	9.90	4.45	264.0	1561	35.3	0.6 ± 0.0	0.5 ± 0.0
17	Guttiferaceae	<i>Callaphyllum inophyllum</i> L.	Terihabaku	I	23.78	5.03	225.2	1556	42.7	8.0 ± 1.8	8.7 ± 1.9
18		<i>Garcinia subcordata</i> Merr.	Fukagi	I	5.49	1.73	211	1732	37.7	8.4 ± 2.8	9.7 ± 3.2
19	Lauraceae	<i>Cinnamomum japonicum</i>	Yabuniki	I	4.15	2.65	115.9	596	28.2	0.6 ± 0.1	1.2 ± 0.1
20		<i>Hernandia myrsinifolia</i> (Presl.) Kubitzki.	Hasonohagiri	E	9.88	2.31	88.7	149	29.9	1.2 ± 0.2	3.4 ± 0.5
21		<i>Persea thunbergii</i> (S. & Z.) Kosterm.	Tabunoki	I	4.93	2.23	135.8	1587	33.1	0.5 ± 0.0	0.8 ± 0.1
22	Leguminosae	<i>Acacia confusa</i> Merr.	Natsuzye	E	4.08	1.61	114.8	292	31.3	0.7 ± 0.1	1.5 ± 0.2
23		<i>Bauhinia variegata</i> L.	Fuirishibika	E	2.58	0.94	52.7	1341	34.5	5.1 ± 0.8	24.8 ± 3.9
24		<i>Delonix regia</i> (Bojer ex. Hook.) Kalf.	Honoboku	E	5.33	2.2	ND	1104	35.2	ND	3.8 ± 1.2
25		<i>Erythrina orientalis</i> (L.) Merr.	Deigo	E	4.94	0.97	42.5	205	30.8	3.4 ± 0.3	19.3 ± 1.5
26		<i>Leucaena leucocarpa</i>	Ganema	E	1.18	0.84	ND	537	29.8	ND	3.1 ± 0.1
27		<i>Pongamia pinnata</i> (L.) Pierre.	Karuyama	I	4.08	1.61	68.2	314	29.7	2.4 ± 0.1	8.7 ± 0.4
28	Lythraceae	<i>Lagerströmia subcostata</i> Koehne.	Shimasaruberi	I	7.71	2.32	118.9	1890	35.0	0.5 ± 0.1	0.9 ± 0.1
29	Malvaceae	<i>Morus rufa-sinensis</i> L.	Hosozye	E	6.87	1.42	108.2	530	31.9	1.1 ± 0.1	2.6 ± 0.2
30		<i>Theophrasta populnea</i> (L.) Soland ex Correa.	Sakishinakamabou	I	6.22	1.82	83.6	218	35.5	0.8 ± 0.2	2.4 ± 0.4
31	Moraceae	<i>Ficus virens</i> Reinw. ex Bl.	Hamatubawa	I	2.98	0.80	97.0	1417	35.4	24.9 ± 1.8	62.8 ± 4.5
32		<i>Ficus erecta</i> Thunb. ex Kempt.	Inubwa	I	4.63	1.67	107.7	175	30.8	1.8 ± 0.0	4.2 ± 0.1
33		<i>Ficus microcarpa</i> L.f.	Gajimaru	I	12.85	4.03	53.1	871	31.8	2.1 ± 0.1	9.8 ± 0.3
34		<i>Ficus microcarpa</i> L.f. cv. Golden Leaves	Ougongoyomaru	E	6.19	1.73	109.3	1211	34.2	3.3 ± 0.3	7.5 ± 0.6
35		<i>Ficus optica</i> Burn. f.	Osabunabwa	I	4.38	1.51	115.8	1178	32.5	3.9 ± 0.4	8.1 ± 0.9
36		<i>Morus australis</i> Poir	Shimagawa	I	5.52	1.18	41.1	1075	35.4	0.8 ± 0.1	4.9 ± 0.4
37	Pittosporaceae	<i>Pittosporum robustum</i> (Thunb.) Dryand ex Aiton.	Tohwa	I	5.63	2.40	143.2	429	31.4	1.2 ± 0.0	3.7 ± 0.1
38	Rosaceae	<i>Prunus campanulata</i> Maxim.	Hikamakara	E	6.88	2.64	94.1	1985	34.5	0.8 ± 0.4	2.0 ± 0.9
39		<i>Rhamnolipis indica</i> sp. <i>umbellata</i> (Thunb. ex Merr.) Hatanuma.	Sharinui	I	1.86	0.56	113.6	225	30.9	1.6 ± 0.2	3.4 ± 0.4
40	Staphyleaceae	<i>Taepitia ternata</i> Nakai	Shoubonaki	I	6.67	1.82	91.7	604	32.7	1.6 ± 0.3	4.2 ± 0.8
41	Thraceae	<i>Schinus ssp. lakkianse</i> (Nakai) Blomemb.	Izo	I	5.08	1.97	99.1	1575	33.4	0.3 ± 0.0	3.5 ± 0.1
42		<i>Tournefortia grandiflora</i> (Wright & Arn.) Benth.	Matsukaku	I	8.39	3.31	222.8	1454	32.6	1.3 ± 0.3	1.2 ± 0.1

Catatan (Note):

I in Indigensae and E in Endogensae

SLM in Specific Leaf Mass; unitnya MSD adalah Massa Spesifik Daun

ND in Non Determined atau tidak diketahui

## I. EMISI ISOPRENA SEBAGAI SUATU EKSPRESI EVOLUSI MOLEKUL GEN

Isoprena adalah anggota famili isoprenoid yang sederhana, yang diperoleh dari lima atom karbon lanjutan *isopentenyl diphosphate* (IPP) or *dimethylallyl diphosphate* (DMAPP). IPP dan DMAPP sebagai perintis jalan (*precursor*) dan memberi jumlah anggota famili isoprenoid menjadi bertambah banyak (seperti monoterpena, sterol, caroten, karet, dan lain-lain).

Isoprenoid diemisi oleh tumbuh-tumbuhan dan dibentuk di kloroplas daun melalui dua jalur, yaitu

*Mevalonate acid* (MVA) dan *2C-methyl-D-erythritol 4-phosphate* (MEP). Menurut Lichtenthaler (1999) dalam Juan et. al. (2001), MVA terjadi di **sitoplasma** pada hewan dan jamur; IPP ditemukan membentuk sesquiterpena (C<sub>15</sub>) dan triterpena (C<sub>30</sub>), seperti sterol. MEP terjadi di **plastid** pada protozoa, bakteri, dan alga; IPP ditemukan membentuk isoprena (C<sub>5</sub>), monoterpena (C<sub>10</sub>), diterpena (C<sub>20</sub>), carotenoid, plastoquinon dan fitol, seperti *klorofil* dan *tokoferol*. Pada tumbuh-tumbuhan tingkat tinggi, antara sitoplasma dan plastid, IPP ditemukan dan dibentuk sangat terbatas. Jalur MVA dan MEP menghasilkan isoprenoid nampak sangat khas. Padahal semua gen

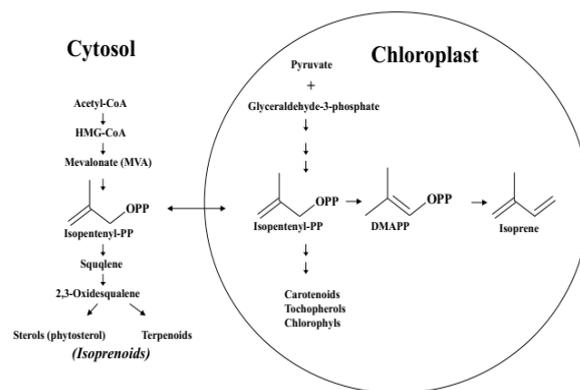
terlibat di jalur MVA dan MEP untuk mengidentifikasi isoprenoid. Pada jalur MEP isoprenoid diidentifikasi melalui tahap yang panjang, yaitu *pertama*; dari reaksi kondensasi *glyceraldehyde 3-phosphate* (GA-3P) dan *pyruvate* ke *1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate* (DXP) menghasilkan *1-Deoxy-D-xylulose 5-phosphate*, seperti *thiamin* dan *pyridoxol*. Tahap *kedua*; DXP diubah menjadi *2C-methyl-D-erythritol 4-phosphate* (MEP) dengan enzim *1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate reductoisomerase* (DXR). Kemudian tahap *ketiga*; MEP diubah menjadi *2C-methyl-D-erythritol 4-phosphate* dengan tiga aktivitas enzim berurutan, yaitu *2C-methyl-D-erythritol 4-phosphate*, *4-Diphosphocytidyl-2-C-methyl-D-erythritol*, dan *2C-methyl-D-erythritol 2,4-cyclophosphate*. Kadang-kadang tahap akhir sangat sulit diketahui enzim yang mempunyai peran sangat penting dalam pembentukan IPP. Identifikasi enzim pembentuk IPP untuk setiap jenis tumbuhan berbeda-beda, misalnya pada tumbuhan *Arabidopsisthaliana*; ekspresi enzim ditemukan tahap *1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate* menghasilkan *klorofil*, *tokoferol*, *karotenoid*, *ABA*, dan *GA* (Esteves *et. al.*, 2000). Perubahan atau perbedaan tahap pembentukan enzim tersebut, seperti enzim *1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate* menghasilkan *klorofil*, *tokoferol*, *karotenoid*, *ABA*, dan *GA* (Esteves *et. al.*, 2000). Perubahan atau perbedaan tahap pembentukan enzim tersebut, seperti enzim *1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate* menghasilkan hasil akhir isoprenoid yang berbeda.

Untuk melihat kepastian ini, Tambunan *et. al.* (2007) melakukan penelitian pada daun *Ficus virgata*. Karena pada kondisi alami perubahan intensitas cahaya dan temperatur, daun *Ficus virgata* mengemisi isoprena. Ini berarti daun *Ficus virgata* mengandung enzim. Namun ketika secara in-vivo dilakukan, daun *Ficus virgata* ditemukan hasil akhir karotenoid, tokoferol dan klorofil, bukan isoprena. Kemudian, Tambunan *et. al.* (2007) melakukan penelitian secara in-vivo lagi dengan menggabungkan enzim yang ada pada daun *Ficus virgata* dengan *dimethylallyl diphosphate* (DMAPP); hasil akhir adalah isoprena. Dari hasil tersebut Tambunan *et. al.* (2016) mengatakan bahwa hasil akhir reaksi "isoprena" ditentukan oleh komposisi konsentrasi akhir enzim dan bergantung pada ada

atau tidaknya *dimethylallyl pyrophosphate* (DMAPP) atau *isopentenyl diphosphate* (IPP) pada gambar 1.

Dari kedua ilustrasi tersebut dapat disimpulkan bahwa daun memproduksi isoprena dengan dua cara, yaitu *pertama* secara enzimatik (*enzimatization*), dan *kedua* secara pencahayaan (*illumination*). Secara pencahayaan (*illumination*), aktivitas enzim diekspresikan dalam evolusi struktur molekul gen dengan (adanya) DMAPP yang dapat menambah jumlah produksi dan emisi isoprena. Sedangkan, secara enzimatik (*enzimatization*), aktivitas enzim diekspresikan dalam evolusi struktur gen dengan (adanya) IPP dapat menambah rantai reaksi karbon yang panjang, seperti rantai reaksi yang mempunyai lima atom karbon (C<sub>5</sub>),

isoprena. Jadi, aktivitas enzim ditandai dengan adanya sintesa *isopentenyl diphosphate* (IPP) dan *dimethylallyl diphosphate* (DMAPP). Kemudian, adanya IPP dan DMAPP berarti struktur gen dapat berevolusi atau bertambah dengan produk akhir berupa beragam hemi-, mono-, sesqui-, di-, tri-, and tetra-terpenoid.



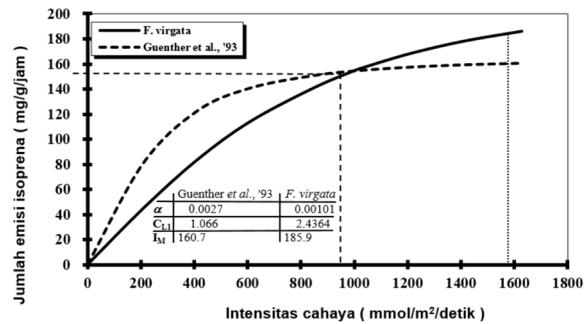
Gambar 1. Skema sintesa isoprena dari daun *Ficus virgata* (Sumber : Tambunan *et. al.*, 2007).

## EMISI ISOPRENA SEBAGAI SUATU ADAPTASI FISILOGI

Tumbuh-tumbuhan mengemisi isoprena signifikan dengan kapasitas tumbuhan dapat beradaptasi dengan lingkungannya. Pertimbangan ini dibuktikan melalui produksi metabolisme fotosintesis dan jalur suplai ATP/NADPH ke kloroplas. Emisi isoprena dari daun sangat

kuat bergantung pada intensitas cahaya dan temperatur. Ketergantungan temperatur dalam emisi jumlah isoprena secara *in-vivo* paralel dengan ketergantungan temperatur pada aktivitas pembentukan isoprena secara *in-vitro*. Namun, regulasi emisi isoprena daun paling utama melalui aktivitas enzim secara *in-vivo* (Monson *et. al.* 1992; Dani *et. al.* 2014). Ketergantungan jumlah emisi isoprena terhadap cahaya merefleksikan aktivitas enzim secara *in-vivo*. Pengaturannya mengalir lewat jalur *mevalonate acid* (MVA) yang mana enzim langsung diatur oleh pencahayaan. Dengan pencahayaan menyinari kloroplas katalis asam (*acid*) mengubah *dimethylallyl diphosphate* (DMAPP) menjadi isoprena. Mekanisme pengaturan lama atau cepat pembentukan isoprena dari DMAPP di kontrol oleh intensitas cahaya yang mengenai daun (diterima kloroplas). Penambahan intensitas cahaya diikuti dengan penambahan temperatur daun dan pembentukan isoprena banyak. Apabila konsentrasi isoprena internal daun tinggi secara fisiologi sangat relevan melindungi daun dari kerusakan akibat panas. Untuk mengetahui hal tersebut dapat dilakukan dengan tiga cara, yaitu: (1) pencahayaan klorofil daun dengan menggunakan cahaya lampu, (2) pencahayaan klorofil daun tanpa menggunakan cahaya lampu, (3) pengukuran pertukaran gas pada saat fotosintesis (Singsaas *et. al.*, 1997; Centritto, *et. al.* 2011).

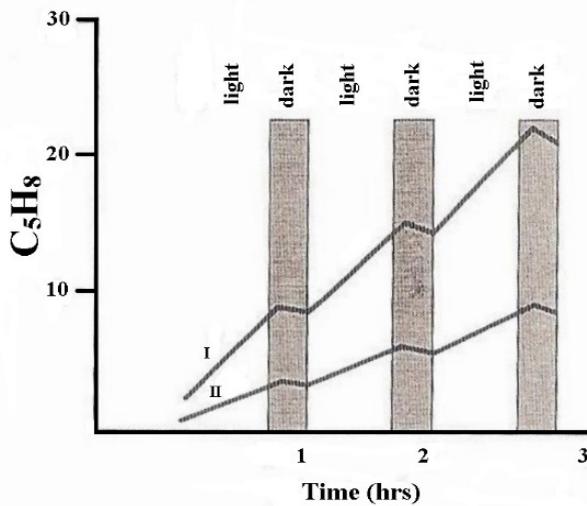
Pada cara (1), pencahayaan klorofil daun dengan menggunakan cahaya lampu telah dibuktikan oleh beberapa peneliti, diantaranya oleh Tambunan *et. al.* (2007) pada daun *Ficus virgata* dari tanaman hasil stek cabang dengan cara mengatur intensitas cahaya, temperatur dan kelembaban di dalam ruang tertutup "*phytotron*". Pengaturan intensitas cahaya dimulai dari 200 mmol/m<sup>2</sup>/detik sampai 1,800 mmol/m<sup>2</sup>/detik dengan interval 200 mmol/m<sup>2</sup>/detik, dan temperatur udara di dalam phytotron (tetap) 30°C, hasilnya pada Gambar 2.



Gambar 2. Kontrol intensitas cahaya (A) dan temperatur (B) terhadap emisiprena daun tanaman stek *Ficus virgata*.

Pada pengaturan penambahan intensitas cahaya di dalam phytotron bertahap naik yang dimulai dari 200 mmol/m<sup>2</sup>/detik sampai 1.800 mmol/m<sup>2</sup>/detik dengan interval 200 mmol/m<sup>2</sup>/detik dan temperatur udara di dalam phytotron tetap 30°C, emisi isoprena daun *Ficus virgata* maksimum rata-rata sebanyak 185,7mg/g/jam dengan intensitas cahaya maksimum 1.629 mmol/m<sup>2</sup>/detik. Kemudian, pada pengaturan penambahan temperatur udara di dalam phytotron bertahap naik yang dimulai dari 22°C sampai 40°C dengan interval 2°C dan intensitas cahaya di dalam phytotron tetap 1.000 mmol/m<sup>2</sup>/detik, emisi isoprena daun *Ficus virgata* bertambah (naik) secara eksponensial (maksimum) rata-rata sebanyak 479,1 mmol/m<sup>2</sup>/detik dengan temperatur daun maksimum rata-rata 43,9°C. Pertambahan temperatur hingga maksimum, dan stress panas akibat pencahayaan atau intensitas cahaya memberi respon terhadap degradasi enzim dan fisiologi, yang keduanya sekaligus mempengaruhi pola emisi isoprena daun. Emisi yang dihasilkan dari difusi isoprena yang panjang, sangat esensial dan relatif menghasilkan konsentrasi emisi isoprena yang tinggi atau banyak.

Kemudian cara (2) pencahayaan klorofil daun tanpa menggunakan cahaya lampu, daun tidak menghasilkan atau mengemisi isoprena. Ini telah dibuktikan oleh Sanadze dan Kursanov (1966), cahaya sangat diperlukan untuk mempertahankan tingkat pengeluaran atau emisi isoprena. Dalam prosesnya juga terjadi kejenuhan cahaya yang mirip dengan peristiwa fotosintesis (Gambar 3).



Gambar 3. Pengeluaran isoprena oleh daun *Populus nigra* selama pergantian cahaya dan tanpa cahaya (gelap) (I,  $5 \times 10^3$  lux; II,  $1,5 \times 10^6$  lux).

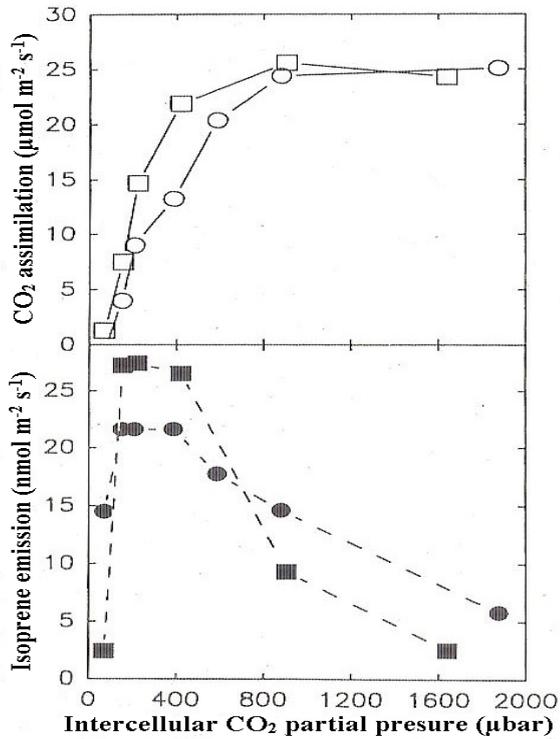
Dengan demikian, emisi isoprena dari daun tumbuhan berhubungan dengan fotosintesis karena keduanya bergantung pada cahaya. Oleh sebab itu, ketiga cara untuk mengetahui emisi isoprena sebagai suatu adaptasi fisiologi tumbuhan adalah dengan mengukur pertukaran gas pada saat fotosintesis. Hubungan antara fotosintesis dan isoprena adalah dalam metabolisme karbon, yaitu melalui pembentukan ATP dan NADPH. Proses pembentukan ATP (*adenosin triphosphate*) dan NADPH (*nicotinamide adenine dinucleotide phosphate*) menggunakan energi panas secara langsung yang terkandung dalam cahaya matahari yang diterima oleh tumbuhan pada siang hari, sehingga disebut reaksi terang cahaya (*light reaction*) atau disebut juga dengan reaksi fotokimia (*photochemical reaction*). Reaksi di sini terjadi elektronnya berenergi tinggi atau tereksitasi, karena ATP (senyawa) berenergi tinggi. Apabila cahaya matahari tidak cukup energi panas, ATP tidak terangsang bereaksi sama sekali. Namun, apabila cahaya matahari berenergi tinggi (cukup) terjadi proses oksidasi senyawa anorganik ADP (*adenosine diphosphate*) dan Pi (*phosphate*). Hasil proses oksidasi senyawa anorganik ADP dan Pi adalah ATP. ATP membangkitkan sistem transfer elektron (terbuka), dan memulai pembentukan NADPH dan oksigen (O<sub>2</sub>) dari NADP dan air (H<sub>2</sub>O). Dengan pekataan lain, pembentukan ATP

diikuti dengan pembentukan NADPH. Pada saat reaksi pembentukan ATP, NADPH dan O<sub>2</sub> sangat membutuhkan cahaya matahari langsung, dan tidak membutuhkan (terjadi reaksi pengurangan) CO<sub>2</sub> dari atmosfer. NADPH merupakan salah satu reduktor (akseptor elektron dan pensuplai ion hidrogen) yang sangat kuat dalam sistem biologi. Reaksi pembentukan ATP dan NADPH secara sederhana, sebagai berikut :



Apabila cahaya matahari berkurang terjadi penurunan reaksi pembentukan ATP, NADPH dan O<sub>2</sub>. Berkurangnya cahaya matahari (energi panas) disebut dengan reaksi gelap cahaya (*dark reaction*) atau reaksi non-fotokimia (*non-photochemical reaction*) atau disebut juga dengan kemosintesis (*chemosynthesis*). Maksudnya reaksi gelap cahaya bukan berarti reaksi terjadi pada waktu gelap atau malam hari, tetapi reaksi gelap cahaya terjadi ketika cahaya matahari (energi panas) berkurang (koefisien temperatur sama dengan nol).

Dengan penurunan reaksi pembentukan ATP, NADPH dan O<sub>2</sub>, terjadi reaksi penyerapan karbon dioksida (CO<sub>2</sub>) dari atmosfer. Emisi isoprena daun maksimum apabila CO<sub>2</sub> di atmosfer sekitar daun sangat banyak atau daun mendapat tekanan CO<sub>2</sub> antara 100 dan 500 μbar. Dengan kata lain, pengurangan oksigen (O<sub>2</sub>) menambah jumlah emisi isoprena, seperti pada Gambar 4 yang ditemukan oleh Loreto and Sharkey (1990).

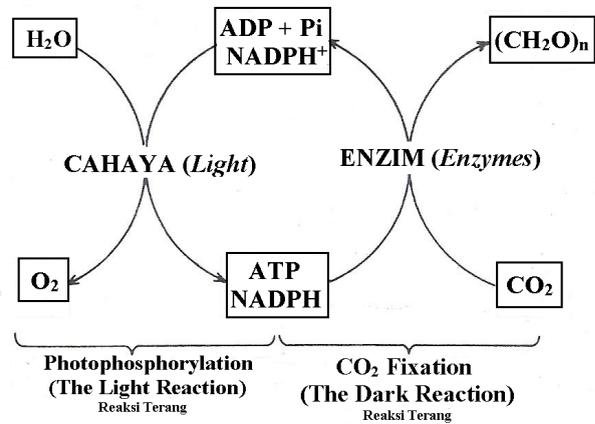


Gambar 4. Respon asimilasi CO<sub>2</sub> fotosintesis dan emisi isoprena daun Oak pada tekanan CO<sub>2</sub> di dalam sel. Tekanan O<sub>2</sub> sebesar 210 µbar (●) atau 0 (■). Intensitas cahaya 700 µmol m<sup>-2</sup> detik<sup>-1</sup>, dan temperatur daun 30°C (Source : Loreto and Sharkey, 1990).

Pada Gambar 4, CO<sub>2</sub> sangat menghambat emisi isoprena. Tekanan CO<sub>2</sub> antara 100 dan 500 µbar, dan O<sub>2</sub> rendah mendorong emisi isoprena. Jumlah emisi isoprena relatif konstan ketika mendapat tekanan CO<sub>2</sub> antara 200 dan 500 µbar, dan penambahan tekanan CO<sub>2</sub> lebih dari 500 µbar mengurangi jumlah emisi isoprena. Emisi isoprena terhambat ketika di atmosfer bebas CO<sub>2</sub>, dan kondisi tersebut konsisten untuk siklus karbon pada saat fotosintesis. Pembatas (turun) siklus karbon adalah O<sub>2</sub> rendah, karena fiksasi oksigen dapat mengganti fiksasi CO<sub>2</sub> sebagai sumber 3-phosphoglyceric acid (3-PGA) untuk penurunan siklus karbon pada saat fotosintesis. Fiksasi CO<sub>2</sub> menghasilkan dua molekul 3-PGA, sedangkan fiksasi O<sub>2</sub> menghasilkan satu dan satu-setengah molekul 3-PGA. Oleh sebab itu, perubahan udara bebas CO<sub>2</sub> pada saat adanya O<sub>2</sub> mengurangi produksi 3-PGA dan mengurangi emisi isoprena. Perubahan udara (atmosfir) bebas CO<sub>2</sub> dan O<sub>2</sub> rendah secara simultan (serentak) menghentikan pembentukan PGA dan secara dramatis mengurangi jumlah emisi isoprena.

Dengan demikian, tumbuhan mengemisi isoprena sebagai adaptasi fisiologi tumbuhan terhadap perubahan tekanan CO<sub>2</sub> di atmosfer, atau dengan kata lain perubahan iklim (khususnya intensitas cahaya dan temperatur).

Jadi, reaksi gelap cahaya ialah reaksi pembentukan bahan-bahan organik dan O<sub>2</sub> melalui jalan reduksi dengan menggunakan NADPH sebagai reduktor dan ATP sebagai energi pembangkit. Hal ini yang menyebabkan tercapainya keseimbangan jumlah oksigen di atmosfer secara alamiah. Bagan reaksi terang dan gelap cahaya seperti pada Gambar 5.



Gambar 5. Bagan reaksi terang dan gelap cahaya (Sumber: Gardner, Pearce and Mitchel, 1985)

## SIMPULAN DAN SARAN

### SIMPULAN

Tumbuh-tumbuhan mempunyai peranan penting dalam regulasi pertukaran gas di permukaan bumi, khususnya antara lapisan biosfir dan atmosfer. Kontrol fisiologi dan lingkungan terhadap pertukaran atau perubahan gas-gas yang berlebihan dari/antara tumbuh-tumbuhan mempengaruhi kimia atmosfer. Salah satu gas yang mempengaruhi kimia atmosfer adalah isoprena. Sumber isoprena yang terbanyak berasal dari tumbuh-tumbuhan, khususnya bagian daun. Isoprena dibentuk dan diemisi oleh tumbuh-tumbuhan di kloroplas daun. Jumlah emisi isoprena dari daun tumbuh-tumbuhan sangat bervariasi. Variasi jumlah emisi isoprena tersebut bergantung pada evolusi gen dari suatu

jenis tumbuhan, kondisi lingkungan, dan perkembangan daun.

Mekanisme kontrol pembentukan dan emisi isoprena adalah intensitas cahaya dan temperatur. Penambahan pencahayaan (*illumination*) atau intensitas cahaya menambah aktivitas enzim yang diekspresikan dalam evolusi struktur gen, berupa adanya DMAPP (*dimethylallyl diphosphate*) akan menambah jumlah produksi dan emisi isoprena, dan adanya IPP (*isopentenyl diphosphate*) akan menambah rantai reaksi karbon yang panjang, seperti isoprena (C<sub>5</sub>), monoterpena (C<sub>10</sub>), diterpena (C<sub>20</sub>), dan lain-lain.

Pada beberapa tumbuh-tumbuhan emisi isoprena merupakan suatu metabolisme yang utama, karena emisi isoprena memerlukan relatif besar intensitas cahaya. Produksi isoprena pada tumbuh-tumbuhan melindungi fotosintesis dari kerusakan yang disebabkan oleh tingginya temperatur daun atau intensitas cahaya. Oleh sebab itu, tumbuh-tumbuhan produksi dan emisi isoprena untuk mengurangi stress lingkungan khususnya terhadap perubahan iklim yang ekstrim panas, untuk melindungi dirinya dari persaingan tumbuhan lain, serangga perusak, dan untuk menarik simpatik serangga penyerbuk (*pollinator*).

Produksi dan emisi isoprena merupakan suatu sistem yang dinamis berhubungan dengan penerima dan kontributor karbon. Jumlah konsentrasi isoprena berdampak timbal balik bagi semua komponen lingkungan (biotik dan abiotik), untuk itu isoprena harus dikontrol secara terukur setiap saat.

## SARAN

Dari aspek fisiologi, isoprena mempunyai peranan sangat penting bagi tumbuh-tumbuhan sebagai adaptasi fisiologi terhadap stress lingkungan (abiotik dan biotik). Kemudian dari aspek lingkungan, isoprena berperan sebagai sumber emisi isoprena terbanyak adalah tumbuh-tumbuhan dan dapat mempengaruhi struktur dan fungsi atmosfer. Dari kedua aspek tersebut, maka inventarisasi produksi dan emisi isoprena khususnya dari tumbuh-tumbuhan perlu dilakukan

untuk mengontrol dan mengantisipasi berbagai dampak yang terjadi.

Hutan tropika Indonesia menyimpan beragam jenis tumbuh-tumbuhan dan keragaman jenis tumbuh-tumbuhan tersebut beragam jumlah produksi dan emisi isoprena. Keragaman jumlah emisi isoprena secara natural disebabkan oleh suksesi, kebakaran dan penyakit atau melalui intervensi aktivitas manusia. Dengan demikian, untuk program sektoral, regional dan nasional perbaikan lahan bekas tebangan atau kebakaran, HTI, penghijauan dan pertamanan perlu memilih jenis tanaman yang toleran terhadap perubahan iklim yang ekstrim panas, dan dapat meningkatkan biodiversiti lokal, seperti dapat mengurangi polusi udara, dapat digunakan sebagai bahan obat-obatan, dapat menahan erosi, dan sebagainya, atau dengan kata lain memilih jenis tanaman yang multi fungsi.

## DAFTAR PUSTAKA

- Croteau, R. 1987. Biosynthesis and Catabolism of Monoterpenoids. *Chemistry Review* 87 : 929 – 954.
- Crutzen, P. J., and Andrea, M. O. 1988. Atmospheric Chemistry. In “ Global Change” (T. F. Malone, and J. G. Rosderer, eds.) pp. 75 – 113. Cambridge University Press, Cambridge, England.
- Centritto, M., Brilli, F., Fodale, R., and Loreto, F. 2011. Different sensitivity of isoprene emission, respiration and photosynthesis to high growth temperature coupled with drought stress in black poplar (*Populus nigra*) saplings. *Tree Physiology* 31:275–286.
- Dani, K. G. S., Jamie, I. M., Prentice, I. C., and Atwell, B. J. 2014. Evolution of isoprene emission capacity in plants. *Trends Plant Science* 19: 439–446.
- Funk, J.L., Mak, J.E., and Lerdau, M.T. 2004. Stress-induced changes in carbon sources for isoprene production in *Populus deltoides*. *Plant, Cell and Environment* 27: 747 –755.

- Gardner, F.P., Pearce, R.B., and Mitchell, R.L. 1985. Physiology of Crop Plants. First Edition. The IOWA State University Press. Ames IOWA.
- Guenther, A. B., Monson, R. K., and Fall, R. 1991. Isoprene and monoterpene emission rate variability: observations with *Eucalyptus* and emission rate algorithm development. **Geophysical Research** 96: 10799–10808.
- Harbone, J. B. 1988. Introduction to Ecological Biochemistry. Academic Press, London.
- Loreto, F., and Sharkey, T. D. 1990. A gas-exchange study of photosynthesis and isoprene emission in *Quercus rubra* L. **Planta** 182: 523–531.
- Lichtenthaler, H. K. 1999. The 1-deoxy-D-xylulose-5-phosphate pathway of isoprenoid biosynthesis in plants. **Annual Review Plant Physiology Plant Molecular Biology** 50 : 47 – 65.
- Laothawornkitkul, J., Taylor, J.E., Paul, N.D., and Hewitt, C.N. 2009. Biogenic volatile organic compounds in the Earth system. **New Phytol** 183: 27–51.
- Li Z, Sharkey, T.D. 2013. Metabolic profiling of the methylerythritol phosphate pathway reveals the source of post-illumination isoprene burst from leaves. **Plant, Cell and Environment** 36: 429–437.
- Tambunan, P., Baba, S., Kuniyoshi, A., Iwasaki, H., Nakamura, T., Yamasaki, H., and Oku, H. 2006. Isoprene emission from tropical trees in Okinawa Island, Japan. **Chemosphere** 65 : 2138–2144.
- Meigh, D. F. 1955. Volatile alcohol, aldehydes, ketones and esters. In “Modern Methods of Plant Analysis” (M. Paech and M.V. Tracey, eds.), Vol. 2. Pp. 403–443. Springer-Verlag. Berlin.
- Monson, R.K., Jaeger, C.H., Adams III, W.W., Driggers, E.M., Silver, G.M., Fall, R. 1992. Relationships among isoprene emission rate, photosynthesis, and isoprene synthase activity as influenced by temperature. **Plant Physiology** 98 : 1175–1180.
- Peñuelas, J., and Llusà, J. 2003. BVOCs : plant defense against climate warming ? **Trends in Plant Science** 8 (3) : 105 – 109.
- Singsaas, E. I., Lerdau, M., Winter, K., and Sharkey, T. D. 1997. Isoprene increases thermotolerance of isoprene-emitting species. **Plant Physiology** 115 : 1413 – 1420.
- Sharkey, T. D. 1996. Isoprene synthesis by plants and animals. **Endeavor** 20 : 74 – 78.