



MORFOLOGI PERMUKAAN DAUN TANAMAN TERUNG (*Solanum melongena* L.) SEBAGAI RESPONS TERHADAP CEKAMAN KEKERINGAN

MORPHOLOGICAL PERFORMANCE OF EGGPLANT (*Solanum melongena* L.) LEAF SURFACE AS RESPONSE TO WATER STRESS

Rizky Nanda Kurnia Ilahi^{1*}, Mayta Novaliza Isda¹, Rosmaina²

¹Program Studi Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Riau.

Kampus Bina Widya Km 12,5 Simpang Baru, Pekanbaru 28293

²Jurusan Agroteknologi, Fakultas Pertanian dan Peternakan, Universitas Islam Negeri Sultan Syarif Kasim Riau. Jl. Subrantas Km. 15, Pekanbaru 28293

*Corresponding author: rizkynandakurniaailahi@gmail.com

Naskah Diterima: 11 Juli 2017; Direvisi: 24 November 2017; Disetujui: 2 Januari 2018

Abstrak

Terung (*Solanum melongena* L.) tergolong tanaman yang sensitif terhadap kekeringan selama tahap pertumbuhan dan perkembangannya. Karakteristik stomata dan trikoma merupakan kriteria yang dapat digunakan untuk mengidentifikasi tanaman yang toleran terhadap kekeringan. Penelitian bertujuan menguji respons karakteristik anatomi daun berupa trikoma dan stomata tanaman terung terhadap cekaman kekeringan melalui empat taraf interval penyiraman. Penelitian menggunakan Rancangan Acak Lengkap melalui empat taraf interval penyiraman, yakni 3, 6, 9, dan 12 hari. Pengaruh cekaman kekeringan terhadap morfologi permukaan daun pada terung menyebabkan terjadinya peningkatan kerapatan trikoma tiga kali lebih banyak dibandingkan dengan kontrol, penurunan ukuran lebar trikoma mencapai 59,02%, penurunan ukuran lebar stomata mencapai 78,34%, dan penurunan ukuran lebar porus stomata mencapai 80,80%. Hasil penelitian menunjukkan bahwa peningkatan jumlah trikoma dengan ukuran trikoma yang semakin kecil diduga sebagai bentuk proteksi tanaman terhadap kerusakan jaringan dan mekanisme adaptasi tanaman untuk dapat memenuhi jumlah asimilasi CO₂ perluas daun yang dibutuhkan untuk fotosintesis pada kondisi kekeringan. Sensitifitas tanaman terhadap kondisi kekeringan berupa mekanisme adaptasi dengan cara memperkecil ukuran stomata dan bukaan lebar porus, sehingga laju fotosintesis tetap terjaga pada kondisi kekeringan dan mekanisme tanaman menjaga efisiensi penggunaan air dengan cara mengurangi ukuran stomata dan memperkecil bukaan porus stomata.

Kata kunci: Stomata; Terung; Trikoma

Abstract

Eggplant (*Solanum melongena* L.) belongs to a group of plants that are sensitive to drought (water stress) during their growth and development stages. Characteristics of stomata and trichomes are criteria that can be used to identify drought-tolerant plants. This study aims to determine the response of leaf anatomical characteristics of the eggplant as well as trichome and stomata to drought stress through four levels of watering interval. The research using completely randomized design with watering intervals of 3, 6, 9, and 12 days. The effect of drought stress on leaf surface morphology of the eggplant resulted in three times greater trichomes density than control, decreased trichomes width by 59.02%, stomata width by 73.84%, and size of stomata porch width by 80.80%. The result was showing that increasing number of trichome with smaller trichome size was thought to be a form of crop protection against tissue damage and plant adaptation mechanism in order to meet the amount of CO₂ leaf expansion assimilation required for photosynthesis in drought stress condition. The sensitivity of plants to drought stress conditions is the mechanism of adaptation by reducing the size of stomata and wide porous opening, so that the rate of photosynthesis has been maintaining in the dry conditions and the mechanism of the plant maintain the efficiency of water use by reducing the size of stomata and minimizing stomata porous opening.

Keywords: Eggplant; Stomata; Trichome

Permalink/DOI: <http://dx.doi.org/10.15408/kauniyah.v11i1.5667>

PENDAHULUAN

Perubahan iklim akan berimplikasi luas dan multidimensional khususnya pada skala pertanian baik pada siklus air, penggunaan air, dan kelebihan air (JICA, 2010). Umumnya sektor pertanian merupakan wilayah dengan penggunaan air terbesar, sehingga perlu dilakukan pengembangan cara pengelolaan air secara terpadu (Biswas, 2008). Produktivitas dalam pengelolaan air dalam skala pertanian ditingkatkan (Du *et al.*, 2015). Cekaman abiotik salah satunya cekaman kekeringan merupakan kendala lingkungan yang menyebabkan penyerapan air dari tanah lebih sulit diserap oleh tumbuhan (Embiale *et al.*, 2016). Kemampuan tanaman untuk beradaptasi pada kondisi kekeringan yakni dengan cara menjaga tekanan turgor pada kondisi potensial air jaringan yang rendah, penyesuaian osmotik, dan toleransi dehidrasi melalui protoplasma (Pessaraki, 2002).

Terung tergolong tanaman yang sangat sensitif terhadap kondisi kekeringan selama tahap pertumbuhan dan perkembangannya. Hal ini dikarenakan terung membutuhkan air dalam jumlah yang besar pada tahap pertumbuhan dan perkembangannya (Fu *et al.*, 2013). Jumlah stomata merupakan kriteria untuk mengidentifikasi serta memilih genotipe yang relatif toleran terhadap kekeringan (Khosroshahi *et al.*, 2014). Kerapatan stomata merupakan karakteristik yang mampu mempengaruhi pertukaran gas (Arzani *et al.*, 2013). Stomata berperan dalam proses transpirasi antara daun dan atmosfer (Fu *et al.*, 2010), sedangkan trikoma pada daun berperan sebagai proteksi tanaman terhadap kekeringan (Huttunen *et al.*, 2010). Kedua hal ini penting untuk diamati untuk mengetahui respons tanaman terhadap kekeringan.

Telah dilaporkan oleh Arzani *et al.* (2013) bahwa peningkatan kerapatan stomata terjadi seiring dengan peningkatan cekaman kekeringan. Hasil penelitian Fu *et al.* (2013), bahwa terjadi peningkatan jumlah stomata bagian abaksial mencapai 20,4% dan jumlah trikoma bagian abaksial 26,2% pada kondisi cekaman kekeringan. Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui respons anatomi daun (kerapatan stomata dan kerapatan trikoma) terhadap cekaman kekeringan, sehingga dapat diketahui toleransi tanaman terhadap

kekeringan dalam mempertahankan pertumbuhan, dan pengembangannya.

MATERIAL DAN METODE

Rancangan Penelitian

Penelitian ini merupakan penelitian eksperimen dengan menggunakan Rancangan Acak Lengkap (RAL) dengan perlakuan berupa interval waktu penyiraman yang terdiri dari kontrol (penyiraman setiap hari), interval penyiraman tiga hari sekali, interval penyiraman enam hari sekali, interval penyiraman sembilan hari sekali, dan interval penyiraman 12 hari sekali. Secara keseluruhan terdapat 5 perlakuan. Masing-masing perlakuan diulang sebanyak 5 kali sehingga dihasilkan 25 unit percobaan (polibag).

Perlakuan Cekaman Kekeringan

Perlakuan cekaman kekeringan dimulai pada tahap daun primer yakni tujuh hari setelah tanam (Wehner *et al.*, 2016). Pemberian air ditentukan berdasarkan kapasitas lapang 100% pada awal perlakuan yakni 1,85 L/8 kg tanah gambut dan 500 g pupuk kandang (Nugrahaeni, 2010). Metode cekaman kekeringan yang digunakan adalah metode lisimeter sederhana. Polibag berukuran 40×50 cm yang bagian dalam polibag dilapisi plastik yang berukuran sama besar dengan polibag, kemudian bagian dasar dilubangi untuk perkolasi air (Efendi & Azrai, 2010). Metode cekaman kekeringan mengacu kepada Embiale *et al.* (2016) dengan interval penyiraman tiga hari, interval penyiraman enam hari, interval penyiraman sembilan hari dan interval penyiraman 12 hari, pengamatan dilakukan pada 70 Hari Setelah Perlakuan (HSP).

Pengamatan Mikroskopis

Pengukuran lebar, panjang, dan persentase jumlah stomata dan trikoma dilakukan dengan menggunakan sampel daun ketiga hingga kelima dari pucuk (Yang *et al.*, 2014). Bagian bawah (*abaksial*) daun dilapiskan dengan pewarna kuku berwarna bening dan dikering anginkan selama 10 menit, bagian yang dilapisi kutek diangkat menggunakan selotip dengan ukuran 1,5 cm (Brewer, 1992), lalu tempelkan pada gelas objek dan diamati pada perbesaran 400x (Haryanti, 2010). Kerapatan stomata dan

trikoma yang terlihat dalam bidang dihitung berdasarkan persamaan (Wilmer, 1983):

$$\% \text{ Kerapatan Stomata} = \frac{\text{Jumlah stomata}}{\text{Luas bidang pandang}}$$

$$\% \text{ Kerapatan Trikoma} = \frac{\text{Jumlah trikoma}}{\text{Luas bidang pandang}}$$

Analisis Data

Data hasil pengamatan dianalisis secara kuantitatif menggunakan *Analysis Of Variance*, apabila terdapat pengaruh nyata dilanjutkan dengan uji Duncan's Multiple Range Test (DMRT) pada taraf 5% dengan menggunakan software *Statistical Package for Social Sciences* (SPSS) versi 17.0. Pengukuran lebar trikoma, lebar stomata, dan

lebar porus stomata menggunakan aplikasi Digimizer.

HASIL

Pengamatan Mikroskopis

Trikoma berperan dalam proses sekresi bahan organik (garam, gula, polisakarida) dan mengurangi laju penguapan (Fahn, 1995). Menurut Khaerana *et al.* (2008) respons tanaman terhadap cekaman kekeringan berupa perubahan-perubahan fisiologi yang merupakan bentuk adaptasi tanaman terhadap kekeringan. Berdasarkan hasil penelitian yang sudah dilakukan didapatkan hasil bahwa cekaman kekeringan berpengaruh nyata terhadap kerapatan trikoma, lebar trikoma, lebar stomata, dan lebar porus tetapi tidak berpengaruh nyata terhadap kerapatan stomata tanaman terung (Tabel 1).

Tabel 1. Pengaruh taraf interval penyiraman yang berbeda pada 70 Hari Setelah Perlakuan (HSP) terhadap anatomi daun terung

Interval penyiraman (hari)	Kerapatan trikoma (mm ²)	Kerapatan stomata (mm ²)	Lebar trikoma (µm)	Lebar stomata (µm)	Lebar porus (µm)
Kontrol	41,40 ^a	33,42	26,58 ^a	3,51 ^b	0,99 ^a
3	62,10 ^a	65,63	33,99 ^a	1,26 ^a	0,55 ^b
6	75,88 ^a	78,67	20,37 ^{ab}	0,94 ^a	0,25 ^c
9	121,66 ^{ab}	80,3	22,00 ^{ab}	1,49 ^a	0,38 ^{bc}
12	181,60 ^b	80,91	10,89 ^b	0,76 ^a	0,19 ^c

Keterangan: Angka yang diikuti oleh huruf yang berbeda pada kolom yang sama menunjukkan berbeda nyata ($P > 0,05$) pada uji DMRT taraf 5%

Karakteristik Trikoma

Cekaman kekeringan berpengaruh nyata terhadap kerapatan trikoma (Tabel 1). Kerapatan trikoma tertinggi pada interval penyiraman 12 hari berbeda nyata terhadap kontrol, interval penyiraman tiga hari, dan interval penyiraman enam hari, namun interval penyiraman 12 hari tidak berbeda nyata terhadap interval penyiraman sembilan hari. Cekaman kekeringan berpengaruh nyata terhadap lebar trikoma dengan ukuran lebar trikoma terbesar pada interval penyiraman tiga hari berbeda nyata terhadap interval penyiraman enam hari dan sembilan hari, namun interval penyiraman tiga hari tidak berbeda nyata terhadap kontrol (Tabel 1).

Semakin lama interval penyiraman maka kerapatan trikoma mulai mengalami peningkatan dengan persentase peningkatan tertinggi pada interval penyiraman 12 hari. Semakin lama interval penyiraman kerapatan

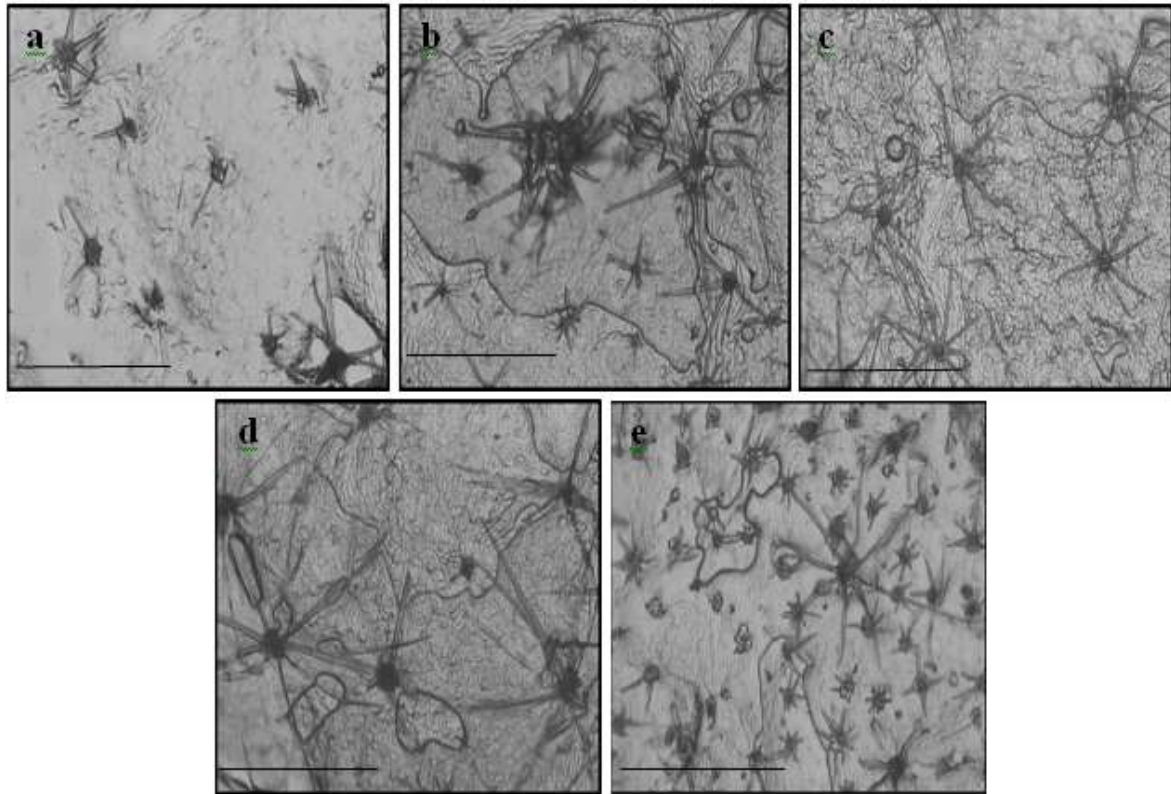
trikoma semakin meningkat tiga kali lebih banyak dibandingkan kontrol dengan ukuran trikoma yang semakin kecil, hal ini dapat dilihat secara visual pada Gambar 1 bahwa ukuran lebar trikoma pada interval penyiraman 12 hari sekali (Gambar 1e) semakin kecil dengan tingkat kerapatan yang lebih tinggi dibandingkan kontrol (Gambar 1a). Semakin lama interval penyiraman maka kerapatan trikoma semakin meningkat, dengan peningkatan trikoma tiga kali lebih banyak dibandingkan kontrol. Semakin lama interval penyiraman ukuran lebar trikoma semakin kecil dengan persentase penurunan ukuran lebar mencapai 59,02%.

Karakteristik Stomata

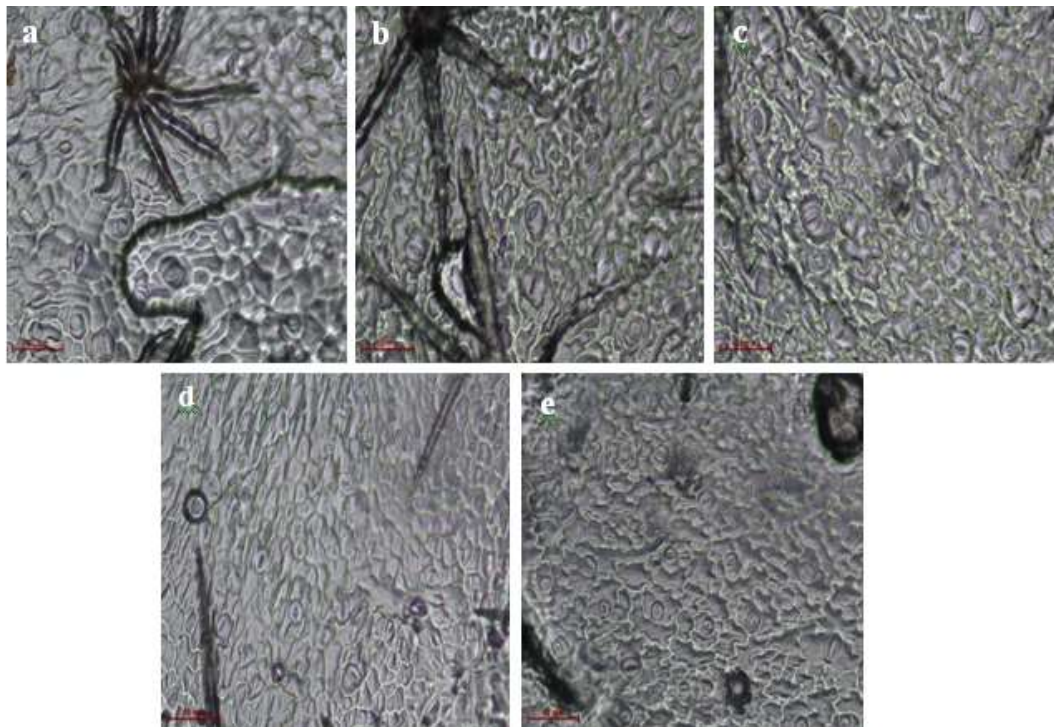
Hasil analisis varians untuk parameter kerapatan stomata menunjukkan bahwa interval penyiraman tidak berpengaruh nyata terhadap kerapatan stomata Tabel 1 menunjuk-

kan masing-masing perlakuan interval penyiraman berpengaruh nyata lebar stomata, dimana lebar stomata tanaman terung terlebar

pada kontrol berbeda nyata terhadap interval penyiraman tiga hari, enam hari, sembilan hari dan 12 hari.



Gambar 1. Trikoma tanaman terung pada kondisi cekaman kekeringan. (a) kontrol tanah mineral, (b) kontrol tanah gambut, (c) Interval penyiraman tiga hari, (d) interval penyiraman enam hari, (e) interval penyiraman enam hari, (f) interval penyiraman 12 hari. Skala 50 μm



Gambar 2. Stomata tanaman terung pada kondisi cekaman kekeringan. (a) kontrol (b) interval penyiraman tiga hari, (c) interval penyiraman enam hari, (d) interval penyiraman enam hari, (e) interval penyiraman 12 hari. Skala 50 μm

Tabel 1 menunjukkan masing-masing perlakuan interval penyiraman berpengaruh nyata lebar porus dengan lebar porus tertinggi pada kontrol berbeda nyata terhadap interval penyiraman tiga hari, enam hari, sembilan hari dan 12 hari.

Semakin lama interval penyiraman maka ukuran lebar stomata dan lebar porus stomata semakin kecil dengan persentase penurunan ukuran lebar stomata mencapai 78,34% dan ukuran lebar porus mencapai 80,80%. Hal ini dapat dilihat secara visual pada Gambar 2 bahwa pada interval penyiraman 12 hari ukuran lebar stomata semakin kecil dengan pembukaan porus yang juga semakin kecil dibandingkan kontrol (Gambar 2a).

PEMBAHASAN

Kerapatan stomata merupakan indikator tingkat transpirasi, metabolisme, penyerapan air, dan mineral (Munir *et al.*, 2011). Ukuran stomata dan lebar porus berhubungan dengan proses membuka dan menutup stomata. Peningkatan jumlah trikoma dengan ukuran trikoma yang semakin kecil dengan semakin lamanya interval penyiraman diduga sebagai bentuk proteksi tanaman terhadap kerusakan jaringan dan mekanisme adaptasi tanaman untuk dapat memenuhi jumlah asimilasi CO₂ perluas daun yang dibutuhkan untuk fotosintesis pada kondisi kekeringan. Sesuai dengan pendapat Fu *et al.* (2013) peningkatan jumlah trikoma yang menutupi permukaan organ tanaman berperan untuk melindungi jaringan dari kerusakan. Menurut Sutrian (2011) trikoma dapat memperluas fungsi epidermis sebagai jaringan pelindung dan mencegah penguapan yang berlebihan. Hal ini didukung oleh pendapat Ennajeh *et al.* (2010) bahwa peningkatan kerapatan trikoma menyebabkan peningkatan jumlah asimilasi CO₂ perluas daun, sehingga dapat mempertahankan konduktansi stomata yang rendah pada kondisi kekeringan. Trikoma pada daun berperan sebagai proteksi tanaman terhadap kekeringan (Huttunen *et al.*, 2010). Hasil penelitian ini sejalan dengan penelitian Fu *et al.* (2013) bahwa cekaman kekeringan menyebabkan peningkatan trikoma pada *Solanum melongena* L. mencapai 26,2%, Bosu dan Wagner (2007) pada *Ulmus*, dan Ennajeh *et al.* (2010) pada zaitun.

Hasil penelitian menunjukkan bahwa sensitifitas tanaman terhadap kondisi kekeringan menyebabkan kerapatan stomata tidak berpengaruh nyata namun tanaman memiliki mekanisme adaptasi dengan cara memperkecil ukuran stomata dan bukaan lebar porus, sehingga laju fotosintesis tetap terjaga pada kondisi kekeringan mekanisme tanaman menjaga efisiensi penggunaan air dengan cara mengurangi ukuran stomata dan memperkecil bukaan porus stomata. Hasil penelitian sejalan dengan penelitian Prabawardani *et al.* (2006) pada stomata ubi jalar dan Lestari (2005) stomata pada padi varietas Gajah mungkur bahwa cekaman kekeringan tidak berpengaruh nyata terhadap kerapatan stomata. Telah dilaporkan oleh Xu dan Zhou (2008) bahwa kerapatan stomata memiliki plastisitas yang lebih tinggi sebagai respons terhadap kondisi defisit air dan parameter ini berhubungan dengan laju fotosintesis dan efisiensi penggunaan air. Hasil penelitian ini sejalan dengan penelitian Zhou *et al.* (2017) bahwa kondisi kekeringan berpengaruh nyata terhadap lebar stomata dan lebar porus, cekaman kekeringan menyebabkan penurunan lebar stomata dan lebar porus stomata. Penurunan ukuran lebar porus stomata diduga pada kondisi defisit air, jumlah air didalam sel penjaga stomata tidak dapat memenuhi kemampuan sel untuk mengalami turgid. Menurut Sutrian (2011) pada kondisi defisit air tekanan turgor pada stomata berkurang, ini menyebabkan stomata tertutup. Menurut Armita *et al.* (2017) pembukaan dan penutupan stomata merupakan mekanisme adaptasi tanaman pada kondisi defisit air sehingga jumlah air yang keluar melalui transpirasi menjadi berkurang dan penggunaan air menjadi lebih efisien.

Penurunan ukuran lebar stomata dan penutupan stomata pada kondisi kekeringan merupakan mekanisme adaptasi tanaman terhadap kekeringan yang berkaitan dengan cara mengurangi laju kehilangan air melalui transpirasi dan menjaga efisiensi penggunaan air (Zhou *et al.*, 2017). Menurut Hetherington dan Woodward (2003); Belhadj *et al.* (2007) ukuran stomata pada kondisi kekeringan cenderung lebih kecil, hal ini bertujuan untuk mengendalikan proses transpirasi dan efisiensi penggunaan air. Penurunan besarnya ukuran

stomata pada kondisi defisit air ber-peran dalam kemampuan stomata untuk mem-buka dan menutup, apabila ukuran stomata lebih besar maka pembukaan stomata cende-rung lebih cepat dari pada yang berukuran lebih kecil, oleh karena itu ukuran stomata yang lebih besar cenderung lebih sensitif terhadap kekeringan (Tanaka *et al.*, 2005).

Menurut Sutrian (2011) bentuk efisiensi penggunaan air salah satunya adalah menjaga tekanan turgor, penyerapan air oleh sel penjaga menyebabkan tegangan turgor bertambah sehingga bukaan porus stomata menjadi lebih lebar pada tanaman dengan jumlah air yang sesuai dengan kebutuhan tanaman. Menurut Kim *et al.* (2010) ukuran lebar porus stomata ditentukan oleh tingkat tekanan turgor dan volume sel penjaga. Menurut Lakitan (2004) pembukaan stomata terjadi apabila tekanan turgor sel penjaga meningkat, hal ini terjadi apabila air masuk kedalam sel penjaga. Penutupan stomata dapat menyebabkan terhambatnya penyerapan CO₂, sedangkan penyerapan CO₂ dibutuhkan untuk sintesis karbohidrat dan kekurangan CO₂ menyebabkan penurunan laju fotosintesis (Lakitan, 2004). Menurut Sopandie (2014) kondisi defisit air menyebabkan penutupan stomata yang berdampak pada dehidrasi sel mesofil daun yang menyebabkan kerusakan organ-organ fotosintesis.

SIMPULAN

Semakin lama interval penyiraman menyebabkan peningkatan kerapatan trikoma tiga kali lebih banyak dibandingkan kontrol, penurunan ukuran lebar trikoma mencapai 59,02%, penurunan ukuran lebar stomata mencapai 78,34%, dan penurunan ukuran lebar porus mencapai 80,80%.

REFERENSI

- Armita D. E. A., Laras R & Mastuti. (2017). Tolerance level of three genotypes of Cayenne Pepper (*Capsicum frutescens* L.) toward drought stress of vegetative phase based on morphological and physiological responses. *International Journal of ChemTech Research*, 10(2),183-192.
- Arzani, K., Ghasemi, M., Yadollahi, A., & Hokmabadi, H. (2013). Study of foliar epidermal anatomy of four Pistachio Rootstocks under water stress. *Idesia (Chile)*, 31(1), 102-107.
- Belhadj, S., Derridj, A., Aigouy, T., Gers, C., Gauquelin, T., & Mevy, J. P. (2007). Comparative morphology of leaf epidermis in eight populations of Atlas pistachio (*Pistacia atlantica* Desf., Anacardiaceae). *Microscopy Research and Technique*, 70(10), 837-846.
- Biswas, A. K. (2008). Integrated water resources management: is it working?. *Water Resources Development*, (24), 19.
- Bosu, P. P., & Wagner, M. R. (2007). Effects of induced water stress on leaf trichome density and foliar nutrients of three elm (*Ulmus*) Species: implications for resistance to the elm leaf beetle. *Environmental Entomology*, 36(3), 595-601.
- Brewer, C. A. (1992). Responses by stomata on leaves to microenvironmental conditions. In C. A. Goldman (Ed.), *Tested studies for laboratory teaching*. Proceedings of the 13th Workshop/Conference of the Association for Biology Laboratory Education (ABLE).
- Du, T., Kang, S., Zhang, J., & Davies, W. J. (2015). Deficit irrigation and sustainable water-resource strategies in agriculture for China's food security. *Journal of Experimental Botany*, 66(8), 2253-2269.
- Efendi, R., & Azrai, M. (2010). Identifikasi karakter toleransi cekaman kekeringan berdasarkan respons pertumbuhan dan hasil genotipe jagung. *Widyaiset*, 13(3), 41-50.
- Embiale, A., Hussein, M., Husen, A., Sahile, S., & Mohammed, K. (2016). Differential sensitivity of *Pisum sativum* L. cultivars to water-deficit stress: changes in growth, water status, chlorophyll fluorescence and gas exchange attributes. *Journal of Agronomy*, 15,45-57.
- Ennajeh, M., Vadel, A. M., Cochard, H., & Khemira, H. (2010). Comparative impacts of water stress on the leaf anatomy of a drought-resistant and a drought-sensitive olive cultivar. *Journal of Horticultural Science & Biotechnology*, 85(4), 289-294.

- Fahn, A. (1995). *Anatomi Tumbuhan. Edisi ketiga*. Yogyakarta: UGM Press.
- Fu, Q., Yang, S. R. C., Wang, H. S., Zhao, B., Zhou, C. L., Ren, S. X., & Guo, Y. D. (2013). Leaf morphological and ultrastructural performance of eggplant (*Solanum melongena* L.) in response to water stress. *International Journal for Photosynthesis Research*, 51(1), 109-114.
- Haryanti, S. (2010). Jumlah dan distribusi stomata pada daun beberapa spesies tanaman dikotil dan monokotil. *Buletin Anatomi dan Fisiologi*, 18(2), 21-28.
- Hetherington, A. M., & Woodward, F. I. (2003). The role of stomata in sensing and driving environmental change. *Nature*, 424(6951), 901.
- Huttunen, P., Kärkkäinen, K., Løe, G., & Ågren, J. (2010). Leaf trichome production and responses to defoliation and drought in *Arabidopsis lyrata* (*Brassicaceae*). *Annales Botanici Fennici*, 47, 199-207.
- JICA [Japan International Cooperation Agency]. (2010). *Handbook on climate change adaptation in the water sector a resilient approach that integrates water management and community development*. [Disaster management and development: working to improve society's disaster management capacity]
- Kim, T., Bohmer, H. M., Hu, H. H., Nishimura N., & Schroeder, J. I. (2010). Guard cell signal transduction network: advances in understanding abscisic acid, CO₂, and Ca²⁺ signaling. *Annual Review of Plant Biology*, 61, 561-591.
- Khaerana, M., Ghulamahdi, & Purwakusumah E. D. (2008). Pengaruh cekaman kekeringan dan umur panen terhadap pertumbuhan dan kandungan xanthorrhizal temulawak (*Curcuma xanthorrhiza* roxb.). *Bulgarian Agronomy*, 36, 241-247.
- Khosroshahi, M. Z. M., Esna-Ashari, Ershad A., & Imani, A. (2014). Morphological changes in response to drought stress in cultivated and wild almond species. *International Journal of Horticultural Science and Technology*, 1(1), 79-92.
- Lakitan, B. (2004). *Dasar-Dasar Fisiologi Tumbuhan*. Jakarta: PT. Raja Grafindo Persada.
- Lestari, E. G. (2005). Hubungan antara kerapatan stomata dengan ketahanan kekeringan pada somaklon padi gajahmungkur, towuti, dan IR 64. *Biodiversitas*, 7(1), 44-48.
- Munir, M., Khan, M. A., Ahmed, M., Bano, A., Ahmed, S. N., Tariq, K., Tabassum S. T., Mukhtar, M., Ambreen, & Bashir, S. (2011). Foliar epidermal anatomy of some ethnobotanically important species of wild edible fruits of Northern Pakistan. *Journal of Medicinal Plants Research*, 5(24), 5873-5880.
- Nugraheni, W. (2010). Variasi pertumbuhan, kandungan prolin, dan aktivitas nitrat reduktase tanaman ganyong (*Canna edulis* Ker.) pada ketersediaan air yang berbeda. [Skripsi]. Jurusan Biologi Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam. Universitas Sebelas Maret, Surakarta.
- Pessaraki, M. (2002). *Handbook of plant and crop physiology* (2nd ed. revised and expanded). New York: Marcell Dekker.
- Prabawardani, S., Sarungallo, A., Mustamu, Y., & Luhulima, F. (2008). Tanggap klon lokal ubi jalar Papua terhadap cekaman kekeringan. *Penelitian Pertanian Tanaman Pangan*, 27(2), 113-119.
- Sopandie, D. (2014). *Fisiologi adaptasi tanaman terhadap cekaman abiotik pada agroekosistem Tropika*, Bogor: IPB Press.
- Sutrian, Y. (2011). *Pengantar anatomi tumbuh-tumbuhan: tentang sel dan jaringan (Edisi Revisi)*. Jakarta: Rineka Cipta.
- Tanaka, Y., Sano, T. M., Tamaoki, Nakajima, N., Kondo, N., & Hasezana, S. (2005). Ethylene inhibits abscisic acid-induced stomatal closure in arabidopsis. *Plant Physiology*, 138, 2337-2343.
- Wehner, G., Balko, C., & Ordon, F. (2016). Experimental design to determine drought stress response and early leaf senescence in Barley (*Hordeum vulgare* L.). *Bio-Protocol*, 6(5), 1-16.

- Wilmer, C. (1983). *Stomata*. Department of Biology University of Stirling, UK: Longman Group Limited.
- Xu, Z., & Zhou, G. (2008). Responses of leaf stomata density to water status and its relationship with photosynthesis in A Grass. *Journal of Experimental Botany*, 59(12), 3317-3325.
- Yang, Y. M., Tang, R., Sulpice, & Ban, Y. (2014). Arbuscular mycorrhizal fungi alter fractal dimension characteristics of *Robinia pseudoacacia* L. seedlings through regulating plant growth, leaf water status, photosynthesis, and nutrient concentration under drought stress. *Journal Plant growth Regulation*. 33(3), 612-625.
- Zhou, R. X., Yu, C., Ottosen, E., Rosenqvist L., Zhao, Y., Wang, W., Yu, T., Zhao., & Wu, Z. (2017). Drought stress had a predominant effect over heat stress on three tomato cultivars subjected to combined stress. *BMC Plant Biology*, 17(24), 2-13.