

RESPON FISIOLOGIS DAN PRODUKTIVITAS JAGUNG (*Zea mays* L.) 'Sweet Boy-02' PADA PERBEDAAN INTENSITAS CAHAYA DAN PENYIRAMAN

Hafidha Asni Akmalia

Fakultas Tarbiyah dan Keguruan
Institut Agama Islam Negeri Antasari
Email: akmalia1003@gmail.com

E. Suharyanto

Fakultas Biologi Universitas Gadjah Mada
Email: haryanto@ugm.ac.id

ABSTRACT

Physiological response is one of adaptation in plant toward its environment. This is related to plant productivity because there is a different physiological mechanism playing an important role in phenotype and productivity. The aims of the research were (1) to evaluate physiological response of maize in different light and water treatment, and (2) to determine the right light and water treatment to increase maize productivity. This research used Randomized Completed Design with 3 regimes of light intensity (63694, 11408 dan 3897 Lux) and 3 regimes of watering (2 L/ 1,6 L/ and 1,2 L). Each combination was done with 3 replications. Maize was harvested in 75 days after the treatment and the measured physiological responses were chlorophyll content, proline content, and root length meanwhile the plant productivity was seen from the fruit. Data were analyzed by Anava and DMRT test with significance level of 5%. The results showed that the light intensity L1 (63694 Lux) and watering W1 (2 L) increased the chlorophyll content, and productivity while proline content and root length increased under high light intensity L1 (63694 Lux) and drought W2 (1,6 L)-W3 (1,2 L). The optimal productivity presented in treatment L1 (63694 Lux) and W1 (2 L) seen from the heaviest fruit.

Keywords: *Adaptation; Physiological response; Productivity; Sweet Boy-02.*

ABSTRAK

Respon fisiologis merupakan salah satu adaptasi tanaman terhadap lingkungannya. Hal ini sangat terkait dengan produktivitas tanaman karena terjadi perubahan mekanisme fisiologis yang akan menjadi kunci fenotipe dan produktivitas yang dihasilkan. Tujuan penelitian ini yaitu (1) untuk mengetahui respon fisiologis tanaman jagung 'Sweet Boy-02' pada perbedaan intensitas cahaya dan penyiraman serta (2) menentukan intensitas cahaya dan penyiraman yang tepat guna peningkatan produktivitas jagung. Rancangan penelitian yang digunakan adalah Rancangan Acak Lengkap dengan 3 faktor intensitas cahaya (63694, 11408 dan 3897 Lux) dan 3 faktor penyiraman (pemberian air sebanyak 2 L; 1,6 L; 1,2 L). Tiap kombinasi perlakuan dibuat tiga ulangan. Penanaman jagung dilakukan di lahan Sawitsari, Yogyakarta. Jagung dipanen saat berumur 75 hari dengan respon fisiologis yang diamati adalah kadar klorofil, kadar prolin, dan panjang akar sedangkan produktivitas jagung diukur dari berat buah tanpa kelobot. Data dianalisis menggunakan Analisis Sidik Ragam Varian (Anava) dilanjutkan dengan uji Duncan's Multiple Range Test (DMRT) pada tingkat signifikansi 5%. Kadar klorofil dan produktivitas tanaman meningkat pada intensitas cahaya L1 (63694 Lux) dan penyiraman W1 (2 L), sedangkan kadar prolin dan panjang akar meningkat pada intensitas cahaya L1 (63694 Lux) dengan penyiraman W2 (1,6 L) dan W3 (1,2 L). Produktivitas jagung paling optimal terdapat pada kombinasi perlakuan L1 (63694 Lux) dengan penyiraman W1 (2 L) ditandai dengan berat tongkol paling besar.

Kata Kunci: *Adaptasi; Respon fisiologis; Produktivitas; Sweet Boy-02.*

PENGANTAR

Iklim merupakan faktor penting penentu pertumbuhan tanaman dan dapat memperluas distribusi ataupun membatasi tingkat keberhasilan hidup tanaman (Larcher, 1995). Iklim di dunia mengalami perubahan yang cukup drastis dewasa ini karena pemanasan global. Menurut VijayaVenkata Raman et al. (2012), pemanasan global disebabkan oleh banyaknya emisi gas rumah kaca ke atmosfer sehingga panas dari cahaya matahari tertahan. Efek lebih lanjut, yaitu terjadi peningkatan suhu bumi yang mengakibatkan perubahan cuaca ekstrim di antaranya peningkatan permukaan air laut, curah hujan yang tidak menentu sehingga berpotensi menyebabkan kekeringan (UNEP, 2003), berpengaruh pada distribusi organisme, biodiversitas serta terjadi kerusakan ekosistem pesisir maupun terumbu karang (Watkiss et al., 2005; BBC, 2007).

Lingkungan sangat menentukan fenotip tanaman. Kondisi lingkungan yang tidak sama pada setiap daerah di permukaan bumi menyebabkan setiap tanaman akan mengembangkan mekanisme adaptasi yang berbeda. Tanaman sejenis yang hidup di daerah berbeda tentu memiliki karakteristik lingkungan yang berbeda pula sehingga upaya tanaman dalam mempertahankan kehidupannya juga tidak sama. Kemampuan suatu genotip untuk menampilkan fenotip yang berbeda karena pengaruh lingkungan yang berbeda disebut plastisitas fenotipik (Pligiucci, 2005; El-Soda et al., 2014).

Perubahan ekspresi gen dan mekanisme fisiologis tanaman menyebabkan perbedaan fenotip terjadi. Banyak faktor dapat menyebabkan terjadinya plastisitas fenotipik, salah satu diantaranya yaitu intensitas cahaya matahari dan ketersediaan air. Cahaya merupakan salah satu faktor penting yang mempengaruhi pertumbuhan dan perkembangan tanaman terkait penyediaan energi untuk proses fotosintesis, sedangkan air adalah sumber elektron dalam fotosintesis. Intensitas cahaya dan ketersediaan air yang berbeda dapat mengakibatkan respon tanaman yang berbeda (Liu et al., 2010; Wang et al., 2012).

Berdasarkan hal ini, kajian mengenai respon tanaman jagung terhadap intensitas cahaya dan ketersediaan air yang berbeda sangat menarik. Pengaruh kedua faktor ini terhadap pertumbuhan tanaman jagung dapat digunakan sebagai acuan untuk melihat seberapa jauh tanaman jagung dapat menghadapi perubahan lingkungan sekitarnya. Intensitas cahaya dan ketersediaan air merupakan kondisi abiotik yang sangat terpengaruh oleh perubahan iklim akibat pemanasan global. Intensitas cahaya yang terlalu tinggi diiringi ketersediaan air yang rendah membuat tanaman menghadapi cekaman kekeringan. Dampak lebih lanjut, cekaman kekeringan dapat menurunkan tingkat produktivitas tanaman (Edreira et al., 2012), baik secara kuantitas maupun kualitas (Jia et al., 2011; Mercer et al., 2012; Stagnari et al., 2014). Jagung 'Sweet Boy-02' merupakan varietas jagung manis yang memiliki keistimewaan dibandingkan dengan varietas jagung pipil biasa dari sisi umur produksi. Menurut Pangerteni (2006), jagung manis memiliki usia panen yang relatif singkat yaitu sekitar 75 hari. Salah satu varietas jagung manis yang banyak disukai petani maupun konsumen adalah Sweet Boy-02 karena ukuran tongkol yang sedang, biji berwarna kuning cerah, dan rasanya lebih manis. Selain dimanfaatkan biji dan tongkolnya yang masih muda, batang dan daun jagung manis juga dapat digunakan sebagai pakan ternak. Maka dari itu, budidaya jagung manis ini dapat menjadi sumber penghasilan yang menguntungkan bagi petani, terlebih masa pemanenannya yang relatif singkat. Melalui penelitian ini, digunakan jagung manis 'Sweet Boy-02' yang ditanam pada intensitas cahaya dan penyiraman yang berbeda untuk diketahui respon fisiologis dan produktivitas jagung yang optimal.

Metode

Bahan penelitian yang digunakan antara lain biji jagung 'Sweet Boy-02' produksi PT BISI International Tbk Jawa Timur dan media tanam (tanah dan pupuk kandang). Bahan untuk analisis kadar klorofil antara lain kertas saring, akuades dan aseton 80%; bahan untuk analisis prolin antara lain kertas saring Whatman

No.1, asam sulfosalisilat 3%, asam fosfat, asam ninhidrin, asam asetat glasial, dan toluene.

Alat yang digunakan dalam penelitian ini adalah polibag ukuran 10 x 10 cm dan 40 x 40 cm, paranet 50% berwarna hitam, bambu, plastik UV, meteran. Alat untuk mengukur kondisi abiotik meliputi luxmeter LX-107, pH meter model DM-15, altimeter Hattori. Alat untuk analisis kadar klorofil dan prolin meliputi mortar dan penumbuk, pipet ukur, pipet tetes, gelas ukur, kaca pengaduk, vortex, tabung reaksi, stirrer, kuvet, spektrofotometer Genesys 20, dan timbangan analitik GR-200. Alat dokumentasi berupa kamera digital CASIO tipe EX-Z35.

Rancangan Penelitian

Penelitian ini dilakukan pada bulan Desember 2014 sampai April 2015. Penanaman dilakukan di Sawit Sari, Yogyakarta. Rancangan penelitian yang digunakan adalah Rancangan Acak Lengkap pola faktorial dengan 3 faktor intensitas cahaya (L1 : 63694 Lux, L2 : 11408 Lux, dan L3 : 3897 Lux) dan penyiraman (W1 : 2 L, W2 : 1,6 L, dan W3 : 1,2 L).

Penanaman dan Perlakuan

Media tanam yang digunakan adalah campuran tanah dan pupuk kandang dengan perbandingan 3:1. Media tanam selanjutnya dimasukkan ke dalam polibag sebanyak 10 kg. Benih jagung berumur 6 hari (tinggi 7

cm dengan 2 helai daun) ditanam dan diberi perlakuan sampai tanaman berumur 75 hari.

Pengamatan Parameter Fisiologis dan Produktivitas Jagung

Parameter fisiologis yang diukur meliputi kadar klorofil, kadar prolin, dan panjang akar. Kadar klorofil daun dilakukan pada hari ke-45 setelah perlakuan menggunakan metode spektrofotometri yang dikembangkan Yoshida et al., (1976). Penentuan kadar prolin akar dilakukan pada hari ke-52 setelah perlakuan menggunakan metode Bates et al., (1973). Produktivitas jagung dilihat dari berat tongkol tanpa kelobot setelah dilakukan pemanenan pada saat jagung berumur 75 hari.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Klorofil merupakan pigmen utama penyerap cahaya yang berada pada membran tilakoid. Klorofil merupakan suatu kompleks molekul Mg^{2+} yang terdiri dari empat cincin pirol tersubstitusi (cincin keempat tereduksi) serta cincin kelima yang bukan merupakan pirol (Lehninger, 1982). Perbedaan intensitas cahaya dan penyiraman menjadi faktor yang mempengaruhi kadar klorofil total. Tabel 1 menunjukkan bahwa terdapat kecenderungan penurunan kadar klorofil total sejalan dengan penurunan intensitas cahaya kecuali kadar klorofil pada tanaman L2W1 dan L3W1 serta tanaman L1W2, L2W2, dan L3W2 tidak berbeda nyata satu sama lain.

Tabel 1.
Kadar Klorofil Total Daun (mg/g) Tanaman Jagung Akibat Perbedaan Intensitas Cahaya dan Penyiraman

Intensitas Cahaya	Penyiraman			Rata-rata
	W1	W2	W3	
L1	5.09 ^d	4.40 ^c	3.36 ^{ab}	4.28 ^a
L2	4.44 ^c	4.20 ^c	3.64 ^b	4.09 ^a
L3	4.13 ^c	4.12 ^c	3.17 ^a	3.81 ^p
Rata-rata	4.55 ^z	4.24 ^y	3.39 ^x	(+)

Keterangan: Angka yang diikuti huruf yang sama pada baris dan kolom setiap nomor yang sama menunjukkan tidak adanya perbedaan yang signifikan pada uji Duncan taraf 5%. (+) : ada interaksi antar perlakuan

Pada tanaman L2W1 dan L3W1 merupakan tanaman di bawah intensitas cahaya yang lebih redup dibandingkan L1. Kondisi ini

dapat melindungi tanaman dari kerusakan klorofil akibat intensitas cahaya yang tinggi. Begitu pula dengan tanaman L2W2 dan L3W2

yang juga berada pada intensitas cahaya lebih rendah daripada L1W2 dapat memiliki kadar klorofil yang mendekati kadar klorofil L1W2. Hal ini dapat disebabkan pada tanaman L2W2 dan L3W2 terhindar dari kisaran intensitas cahaya yakni L1 yang dapat menurunkan kadar klorofil dibandingkan dengan tanaman L1W2 pada intensitas cahaya tinggi disertai volume penyiraman sedikit yang membuat kadar klorofil menurun. Akibatnya, pada ketiga perlakuan ini menghasilkan kadar klorofil yang hampir sama. Kondisi ini juga terjadi pada tanaman W3 di bawah intensitas cahaya L2 dimana kadar klorofilnya justru lebih besar daripada tanaman W3 pada intensitas cahaya L1.

Penurunan intensitas cahaya menyebabkan penurunan kadar klorofil karena cahaya berperan dalam biosintesis klorofil pada tahap pembentukan Chlide dari Pchlide (Jones, 1976). Sementara itu, cekaman kekeringan juga menyebabkan penurunan kadar klorofil total kecuali pada L2W1 dengan L2W2 dan L3W1 dengan L3W2. Peningkatan intensitas cahaya disertai peningkatan volume air menyebabkan kadar klorofil total juga meningkat seperti pada perlakuan L1W1. Perlakuan L1W1 memiliki kadar klorofil total paling tinggi dibandingkan perlakuan lain, yakni 5.09 mg/g berat daun. Hal ini menunjukkan bahwa peningkatan volume air dan intensitas cahaya sejalan dengan peningkatan kadar klorofil.

Cahaya sangat penting untuk reaksi pembentukan klorofil. Biosintesis klorofil dimulai dari ALA (5-aminolevuliniuc acid) yang merupakan prekursor klorofil yang diturunkan dari asam amino glutamate (Reinbothe dan Reinbothe, 1996). Konversi ALA menjadi senyawa Protochlorophyllide (Pchlide) terjadi pada saat kondisi tanpa cahaya. Hal ini disebabkan karena enzim-enzim yang berperan dalam pembentukan senyawa Pchlide dari ALA aktif dalam gelap (Jones, 1976; Reinbothe dan Reinbothe, 1996). Tahap selanjutnya adalah tahap dimana cahaya dibutuhkan untuk membentuk Chlorophyllide (Chlide) dari Pchlide. Cahaya akan menyebabkan reduksi cincin ke-4 tetrapirrol Pchlide sehingga terbentuk senyawa Chlide (Jones, 1976), serta menyebabkan level mRNA yang mengkode

enzim untuk pembentukan tetrapirrol Chlide meningkat (Thomas, 1997). Chlide merupakan bentuk senyawa tidak aktif dari klorofil sehingga esterifikasi gugus phytol dengan Chlide akan membentuk klorofil yang fungsional.

Air diperlukan dalam peranannya menyediakan molekul oksigen yang penting untuk akumulasi dan konversi glutamate menjadi ALA (Beale dan Castelfranco, 1974; Chereskin dan Castelfranco, 1982) serta menciptakan kondisi aerob untuk konversi senyawa intermediet Mg-Proto menjadi Pchlide (Chereskin dan Castelfranco, 1982). Dengan kombinasi intensitas cahaya tinggi dan ketersediaan air yang cukup maka tanaman L1W1 mendapatkan kondisi yang maksimal untuk biosintesis klorofil. Kadar klorofil total terendah terdapat pada perlakuan L1W3 yakni 3.36 mg/g berat daun. Ketersediaan air yang minim disertai dengan intensitas cahaya tinggi berinteraksi untuk menimbulkan cekaman abiotik bagi tanaman sehingga sintesis klorofil tidak maksimal. Penutupan stomata akibat cekaman kekeringan menyebabkan molekul oksigen hasil fotosintesis tertahan dalam kloroplas, sementara itu tidak sedikit elektron yang berada di luar lintasan aliran elektron pada reaksi terang (Lerner, 1999). Elektron-elektron ini dapat berinteraksi dengan oksigen membentuk senyawa ROS yang dapat mendegradasi klorofil. Selain itu, intensitas cahaya tinggi mengandung sinar UV yang memiliki energi tinggi sehingga dapat menyebabkan reaksi pemisahan H_2O_2 menjadi 2 senyawa radikal hidroksil serta Cl_2 menjadi 2 radikal Cl. Maka dari itu, akibat cekaman kekeringan dan intensitas cahaya tinggi akan memicu terbentuknya ROS yang dapat mendegradasi klorofil sehingga kadar klorofil pada tanaman L1W3 paling rendah. Selain cahaya, kadar klorofil juga terpengaruh oleh adanya ketersediaan air. Pada Tabel 1 terlihat bahwa terjadi kecenderungan penurunan kadar klorofil total seiring dengan penurunan volume air yang diberikan. Hasil ini sejalan dengan penelitian Albarte dan Thornber (1977), Spyropoulos dan Mavrommatis (1978), Zlatev dan Yordanov (2004), serta Dalal dan Tripathy (2012) yang menyatakan bahwa cekaman

kekeringan menyebabkan berkurangnya kadar klorofil. Namun pada penelitian ini, terdapat perlakuan dengan hasil tidak beda nyata saat diberikan penurunan volume penyiraman yakni tanaman L2 pada penyiraman W1 dan W2 serta tanaman L3 pada penyiraman W1 dan W2. Hasil ini dapat dimungkinkan karena intensitas cahaya L2 yang relatif redup dibandingkan L1 akan menurunkan suhu lingkungan sehingga dapat mengurangi penguapan dan menjaga ketersediaan air dalam tanah. Maka dari itu, ketersediaan air pada tanaman L2 dengan penyiraman W2 tetap terjaga sehingga kadar klorofil daun yang dihasilkan tidak berbeda nyata dengan tanaman L2W. Begitu pula dengan kadar klorofil daun tanaman L3W1 dan L3W2 yang tidak signifikan. Walaupun begitu, tetap terdapat kecenderungan penurunan kadar klorofil saat volume penyiraman menurun dimana kadar klorofil L2W2 lebih rendah daripada L2W1 serta kadar klorofil L3W2 juga lebih rendah dari L3W1. Peningkatan cekaman kekeringan akan menurunkan kadar klorofil total karena keberadaan air sangat penting untuk kelarutan unsur hara dalam tanah. Tanah yang kering akan menurunkan kemampuan akar dalam menyerap ion-ion yang esensial bagi pertumbuhan tanaman (Lerner, 1999) seperti yang dikemukakan Xu dan Zhou (2005), bahwa cekaman kekeringan menurunkan kadar N total daun. Unsur seperti nitrogen, Mg, dan Fe sangat penting dalam biosintesis klorofil (Aronoff, 1950). Nitrogen

dan Mg merupakan unsur pembentuk struktur klorofil sementara Fe dibutuhkan sebagai kofaktor enzim yang penting untuk pembentukan klorofil. Defisiensi unsur Fe menyebabkan penurunan aktivitas enzim yang berperan dalam konversi protoporphyrin menjadi klorofil (Marsh et al., 1963), sedangkan defisiensi Mg dan nitrogen menyebabkan penurunan fungsi klorofil (Aronoff, 1950).

Kondisi kekeringan akibat intensitas cahaya dan air dapat mempengaruhi kadar prolin akar tanaman jagung 'Sweet Boy-02' (Tabel 2). Prolin adalah senyawa yang umum disintesis tanaman saat terjadi cekaman kekeringan dan berfungsi sebagai osmolit yang dapat meningkatkan potensial osmotik sehingga memperbesar kapasitas pengambilan air dari luar jaringan (Lisar et al., 2014). Selain itu senyawa ini juga berperan sebagai penangkap molekul radikal hidroksil serta meningkatkan aktivitas enzim pencegah ROS di antaranya superoksida dismutase, katalase, dan peroksidase (Hayat et al., 2012; Rejeb et al., 2014). Pada Tabel 2 dapat dilihat pola peningkatan kadar prolin seiring dengan cekaman kekeringan kecuali pada tanaman L2W2 dengan L2W3 serta tanaman L3 pada penyiraman W1, W2 dan W3. Selain cekaman kekeringan, kadar prolin juga terpengaruh oleh intensitas cahaya dimana semakin rendah intensitas cahaya maka terjadi penurunan kadar prolin kecuali pada tanaman W1 di bawah intensitas cahaya L1 dan L2 demikian pula tanaman W2 di bawah intensitas cahaya L1 dan L2.

Tabel 2.
Kadar Prolin Akar ($\mu\text{g/ml}$) Tanaman Jagung Akibat Perbedaan Intensitas Cahaya dan Penyiraman

Intensitas Cahaya	Penyiraman			Rata-rata
	W1	W2	W3	
L1	1.14 ^b	1.61 ^c	2.39 ^d	1.71^q
L2	1.14 ^b	1.58 ^c	1.61 ^c	1.44^q
L3	0.11 ^a	0.34 ^a	0.34 ^a	0.26^p
Rata-rata	0.80^y	1.18^x	1.45^x	(+)

Keterangan: Angka yang diikuti huruf yang sama pada baris dan kolom setiap nomor yang sama menunjukkan tidak adanya perbedaan yang signifikan pada uji Duncan taraf 5%. (+) : ada interaksi antar perlakuan

Peningkatan kadar prolin seiring dengan cekaman kekeringan merupakan adaptasi tanaman untuk mencegah kerusakan sel (Hayat et al., 2012), sementara itu penurunan kadar prolin akibat penurunan intensitas cahaya disebabkan intensitas cahaya yang berkurang dapat mempengaruhi kondisi lingkungan sekitar tanaman menjadi lebih lembap (kelembapan pada L1 : 73%, L2 : 74%, L3 : 75%).

Peningkatan kelembapan akan menurunkan laju penguapan air dalam tanah sehingga tanaman tidak tercekam kekeringan. Kombinasi peningkatan intensitas cahaya dan cekaman kekeringan menyebabkan kadar prolin meningkat seperti pada perlakuan L1W3. Interaksi intensitas cahaya tinggi dengan volume air yang rendah pada perlakuan L1W3 mengakibatkan tanaman akan mengurangi laju transpirasinya agar tidak kehilangan air terlalu banyak. Selain itu, tanaman akan mensintesis senyawa osmolit yakni prolin untuk meminimalisasi kerusakan sel akibat kekeringan (Yoshida et al., 1997). Hormon ABA berperan dalam regulasi kedua mekanisme tersebut yakni sebagai sinyal untuk penutupan stomata (Taiz dan Zeiger, 2002) dan juga menyebabkan peningkatan kadar prolin (Dallmeyer dan Stewart, 1992; Ober dan Sharp, 1994; Verslues dan Bray, 2006). Peningkatan ABA akan menginduksi perubahan glutamate menjadi prolin (Stewart, 1980) di mana ABA akan meningkatkan ekspresi gen P5CS sehingga aktivitas enzim P5C sintetase untuk sintesis prolin meningkat (Yoshida et al., 1997).

Pada tanaman jagung L3 dengan penyiraman W1 memiliki kadar prolin terendah, yakni 0.11 µg/ml. Hal ini diduga disebabkan intensitas cahaya yang rendah akan mengurangi baik laju transpirasi tanaman maupun laju penguapan air dalam tanah sehingga tanaman tidak memproduksi prolin cukup banyak seperti pada perlakuan lain.

Akar merupakan organ yang berfungsi untuk menyerap air dan unsur hara dari dalam tanah. Intensitas cahaya dan cekaman kekeringan dapat mempengaruhi pertumbuhan akar. Intensitas cahaya juga mempengaruhi pertumbuhan akar melalui fotosintat yang dapat digunakan sebagai energi pertumbuhan.

Tabel 3.

Panjang Akar (cm) Jagung Akibat Perbedaan Intensitas Cahaya dan Penyiraman

Intensitas Cahaya	Penyiraman			Rata-rata
	W1	W2	W3	
L1	55.00 ^{de}	56.50 ^e	69.5 ^g	60.33^r
L2	55.00 ^{de}	54.33 ^d	63.00 ^f	57.44^a
L3	24.50 ^a	17.00 ^a	32.50 ^c	24.67^p
Rata-rata	44.83^y	42.6^x	55.00^z	(+)

Keterangan: Angka yang diikuti huruf yang sama pada baris dan kolom setiap nomor yang sama menunjukkan tidak adanya perbedaan yang signifikan pada uji Duncan taraf 5%. (+) : ada interaksi antar perlakuan

Pertumbuhan batang dan daun terhambat pada kondisi kekeringan namun tidak demikian dengan pertumbuhan akar (Wu et al., 1996; Sharp et al., 2004). Cekaman kekeringan menyebabkan pertumbuhan bagian tajuk terhambat sebaliknya akar akan memanjang. Hal ini merupakan adaptasi tanaman terhadap kekeringan karena akar yang memanjang dapat menyerap air pada tanah yang lebih dalam (Wu dan Cosgrove, 2000; Zhu et al., 2007). Tabel 3 menunjukkan adanya penurunan intensitas cahaya yang cenderung menurunkan panjang akar kecuali tanaman L1W1 dengan L1W2.

Tanaman W1 di bawah intensitas L1 dan L2 tidak mengalami penurunan panjang akar secara signifikan. Kondisi ini menunjukkan bahwa intensitas cahaya L2 (11408 lux) dikombinasikan dengan penyiraman W1 masih dapat menyebabkan perumbuhan akar yang baik. Penurunan intensitas cahaya menyebabkan kondisi tanah semakin lembap dan suhu tanah menurun. Menurut Barber et al. (1988), suhu tanah yang baik untuk pertumbuhan akar jagung dimulai dari 9°C dan suhu 28°C merupakan suhu optimal untuk pertumbuhan akar. Suhu tanah yang rendah pada tanaman L3 akibat rendahnya intensitas cahaya dapat mengakibatkan akar tidak tumbuh maksimal ditandai dengan tanaman L3 memiliki akar paling pendek dibandingkan tanaman-tanaman L1 dan L2. Lambers dan Posthumus (1980) mengemukakan bahwa suplai fotosintat yang baik akan berefek positif pada laju pertumbuhan akar. Pendapat ini sesuai dengan penelitian

Webb (1976), pada *Acer saccharum* di mana laju pemanjangan akar menurun seiring dengan penurunan intensitas cahaya karena kurangnya karbohidrat yang dapat digunakan untuk pertumbuhan akar. Kurata dan Yamamoto (1997), menunjukkan akar *Arabidopsis thaliana* mengalami pemanjangan pada kondisi gelap setelah diberi sukrosa. Hasil ini menguatkan pendapat mengenai fotosintesis sebagai salah satu mekanisme yang berperan dalam menginduksi pertumbuhan akar melalui hasil fotosintesisnya, yaitu sukrosa yang ditranslokasikan ke akar untuk energi pertumbuhan maupun perannya sebagai molekul sinyal pertumbuhan akar (Kircher dan Schopfer, 2012).

Peningkatan cekaman kekeringan justru cenderung menginduksi pemanjangan akar kecuali pada tanaman L1, L2, L3 pada penyiraman W1 terhadap tanaman L1, L2, L3 pada penyiraman W2. Tanaman W3 mempunyai akar yang lebih panjang dibandingkan tanaman W1 maupun W2. Menurut Wu et al. (1994), pada jagung pemanjangan akar ini terjadi karena adanya peningkatan kerja enzim XET (*xyloglucan endotransglycosylase*) yang dapat memutus ikatan molekul xyloglucan dengan mikrofibril selulosa sehingga dinding sel menjadi regang. Jumlah molekul xyloglucan akibat kekeringan menurun sehingga mikrofibril selulosa lebih mudah bergeser kedudukannya dan dinding sel mudah meregang (Leucci et al., 2008). Selain enzim XET, penelitian Wu dan Cosgrove (2000) pada akar jagung menunjukkan bahwa enzim ekspansin juga berperan dalam pemanjangan sel akar. Ekspresi gen pengkode ekspansin menjadi tinggi saat tercekam kekeringan sehingga terjadi pelemahan ikatan adhesi matriks dinding sel dengan mikrofibril. Mikrofibril mengalami pergeseran kedudukan sehingga dinding sel pun memanjang akibat tekanan turgor sel. Selain karena aktivitas enzim-enzim tersebut, Sharp et al. (2004), juga mengungkapkan peran hormon ABA untuk menjaga laju pemanjangan sel akar jagung dengan cara menghambat biosintesis etilen. Etilen dapat menstabilkan protein DELLA yang menghambat kerja hormon GA (Achard et al., 2006; Jenks, 2007). Dengan adanya ABA yang terinduksi dalam kekekeringan maka ABA akan

menekan biosintesis etilen sehingga GA dapat berperan dalam pemanjangan akar dengan cara menstimulus degradasi protein DELLA. Adanya hambatan kerja etilen oleh ABA dapat mengakibatkan pemanjangan akar jagung. Pemberian fluridone yang dapat menghambat sintesis ABA serta penggunaan tanaman mutan vp5 (defisien ABA) pada benih jagung menunjukkan hambatan pada pemanjangan akar (Saab et al., 1990; dan Spollen et al., 2000).

Berdasarkan hasil yang diperoleh dapat diketahui bahwa peningkatan intensitas cahaya akan meningkatkan pertumbuhan dan pemanjangan akar. Cekaman kekeringan juga dapat menginduksi pemanjangan akar sebagai adaptasi untuk mencari air pada tanah yang lebih dalam. Pada penelitian ini, kombinasi perlakuan L1W3 menyebabkan akar tumbuh paling panjang. Kondisi ini dapat dipahami sebagai akibat paparan intensitas cahaya tinggi L1 serta cekaman kekeringan W3 yang membuat tanaman beradaptasi dengan memanjangkan akarnya.

Intensitas cahaya dan cekaman kekeringan merupakan faktor lingkungan yang dapat mempengaruhi produktivitas tanaman (Jatgap et al., 1998; Parry et al., 2002). Intensitas cahaya dapat mempengaruhi produktivitas lewat pengaruhnya terhadap klorofil (Jatgap et al., 1998), sementara cekaman kekeringan menurunkan produktivitas terutama pada fase awal pertumbuhan (Boyer dan Westgate, 2004). Tabel 4 menunjukkan pengaruh kedua faktor ini terhadap produktivitas jagung 'Sweet Boy-02' dilihat dari berat buah yang dihasilkan.

Tabel 4.
Berat Buah (kg) Jagung Akibat Perbedaan Intensitas Cahaya dan Penyiraman

Intensitas Cahaya	Penyiraman			Rata-rata
	W1	W2	W3	
L1	0.269 ^e	0.175 ^d	0.075 ^c	0.173^r
L2	0.075 ^c	0.050 ^b	0.050 ^b	0.058^a
L3	0.000 ^a	0.000 ^a	0.000 ^a	0.000^p
Rata-rata	0.172^y	0.112^{xy}	0.062^x	(+)

Keterangan: Angka yang diikuti huruf yang sama pada baris dan kolom setiap nomor yang sama menunjukkan tidak adanya perbedaan yang signifikan pada uji Duncan taraf 5%. (+) : ada interaksi antar perlakuan

Penurunan intensitas cahaya secara signifikan menurunkan berat buah jagung, sedangkan untuk perbedaan penyiraman terdapat perlakuan yang tidak signifikan yakni pada tanaman W2 dan W3 yang ditanam di bawah intensitas cahaya L2 serta tanaman W1, W2, dan W3 pada L3. Peran cahaya sangat penting bagi pembentukan fotosintat. Intensitas cahaya rendah menurunkan produksi fotosintat karena laju fotosintesis rendah (Yoshida dan Hara, 1977), sehingga fotosintat yang ditranslokasikan ke buah tidak maksimal. Campbell et al. (2001), menemukan bahwa pada tanaman persilangan *maize* dan *Triticum*, intensitas cahaya tinggi menyebabkan optimalnya pertumbuhan buluh serbuk sari sementara Sedgley dan Buttrose (1977), juga mendapatkan hasil yang sama dimana buluh serbuk sari memanjang seiring dengan peningkatan suhu akibat intensitas cahaya pada semangka. Kondisi tersebut akan mempercepat proses fertilisasi sehingga menginduksi perkembangan buah. Hal ini dapat menjelaskan mengapa berat buah lebih besar di bawah intensitas cahaya L1 daripada L2 seperti yang terlihat pada Tabel 4. Sementara itu, cekaman kekeringan juga menyebabkan berkurangnya fotosintat yang dapat ditranslokasikan ke buah (Mwanamwenge, et al, 1999). Pada Tabel 4 dapat diketahui bahwa berat buah semakin menurun seiring dengan penurunan volume penyiraman. Castro Nava et al. (2012), melaporkan bahwa pada *shorgum*, cekaman kekeringan juga menurunkan biomasa dan berat buah dikarenakan penurunan luas permukaan daun sehingga fotosintesis tidak maksimal. Hal ini memicu penurunan akumulasi gula sehingga produktivitas pun menurun. Cekaman kekeringan pada padi menurunkan berat buah karena terjadi penurunan jumlah sel endosperm dan akumulasi pati (Yang dan Zhang, 2005). Fase pengisian biji atau buah tergantung pada keberadaan fotosintat berupa sukrosa yang ditranslokasikan dari organ daun menuju buah. Sukrosa yang sampai pada buah akan didegradasi menjadi monomernya oleh enzim sucrose synthase atau invertase sehingga dapat disintesis menjadi pati.

Cekaman kekeringan mengurangi ekspresi gen pengkode enzim invertase sehingga aktivitas degradasi sukrosa menurun dan sintesis pati tidak maksimal (Ruan et al., 2010). Boyer dan Westgate (2004) dan Ruan et al. (2012), berpendapat bahwa cekaman kekeringan akan mengakibatkan polen menjadi steril dan terjadi kematian ovarium akibat turunnya level fotosintat. Peran fotosintat dalam bentuk sukrosa sangat penting pada pembentukan buah di bawah kondisi ketersediaan air yang optimal dan kurang. Pada ketersediaan air yang optimal, level sukrosa meningkat begitu pula dengan aktivitas enzim invertase untuk mendegradasi sukrosa menjadi glukosa. Keberadaan glukosa menginduksi aktivitas pembelahan sel sehingga buah terbentuk. Sebaliknya, pada ketersediaan air yang kurang, aktivitas enzim invertase menurun sehingga glukosa yang terbentuk tidak cukup untuk menginduksi pembelahan sel, justru akan meningkatkan ekspresi gen PCD yakni RIP2 dan PLD1 sehingga terjadi kematian ovarium (Ruan et al., 2012). Berdasarkan hal inilah, cekaman kekeringan dapat menurunkan jumlah buah yang terbentuk yang berimbas pada berat buah secara keseluruhan.

Dampak paling buruk dari semua perlakuan yang diberikan yakni tidak terbentuknya buah jagung pada tanaman W1, W2, dan W3 di bawah intensitas cahaya L3. Hal ini terutama dikarenakan intensitas cahaya yang paling rendah (3897 lux) sehingga tanaman tidak dapat mencapai fase generatif sampai akhir pemanenan. Intensitas cahaya berpengaruh secara langsung terhadap proses fotosintesis. Liu et al. (2014), melaporkan bahwa pada padi, intensitas cahaya rendah dapat menurunkan jumlah malai fertil dan biji padi yang terbentuk. Laju fotosintesis yang rendah mengakibatkan rendahnya fotosintat yang tidak cukup guna pembentukan dan perkembangan buah. Pada penelitian ini, semua tanaman W1, W2, dan W3 di bawah intensitas cahaya L3 tidak berbunga sehingga tidak mungkin terbentuk buah. Ini menunjukkan bahwa fotosintat yang dihasilkan tidak cukup untuk membentuk meristem bunga ditandai dengan pemanjangan fase vegetatif sampai pemanenan

tiba. Fotosintat yang ditranslokasikan ke SAM berada dalam bentuk sukrosa. Levy dan Dean (1998) mengemukakan bahwa sukrosa dari hasil fotosintesis akan ditranslokasikan ke SAM untuk menginduksi transisi fase vegetatif ke generatif dimana sukrosa bertindak sebagai sumber energi untuk pembelahan sel SAM guna menginduksi pembungaan (Bodson dan Outlaw Jr, 1985). Sukrosa pada tanaman L3W1, L3W2, dan L3W3 digunakan terlebih dahulu untuk pertumbuhan fase vegetatif sehingga fase generatif tidak tercapai sampai masa akhir panen.

SIMPULAN

Respon tanaman jagung terhadap intensitas cahaya dan penyiraman yakni kadar klorofil, tinggi, dan produktivitas tanaman meningkat pada intensitas cahaya L1 (63694 Lux) disertai penyiraman W1 (2 L), sedangkan kadar prolin dan panjang akar meningkat pada intensitas cahaya L1 (63694 Lux) dengan penyiraman W2 (1,6 L) dan W3 (1,2). Sementara itu, produktivitas jagung paling optimal terdapat pada kombinasi perlakuan L1 (63694 Lux) dengan penyiraman W1 (2 L) ditandai dengan berat tongkol paling besar.

UCAPAN TERIMAKASIH

Terimakasih ditujukan pada Direktorat Jenderal Pendidikan Tinggi atas dana penelitian yang diberikan melalui Beasiswa Pascasarjana. Selain itu terimakasih kepada laboran Laboratorium Fisiologi Tumbuhan, Fakultas Biologi, Universitas Gadjah Mada atas bantuannya selama penelitian ini.

DAFTAR PUSTAKA

- Achard, P., H. Cheng, L. De Grauwe, J. Decat, H. Schoutteten, T. Moritz, D. van Der Straeten, J. Peng, and N.P. Harberd. 2006. Integration of plant responses to environmentally activated phytohormonal signals. *Science*. 311 (5757): 91-94.
- Alberte, R.S., and J.P. Thornber. 1977. Water stress effect on the content and organization of chlorophyll in mesophyll and bundle sheath chloroplast of maize. *Plant Physiology*. 59 (3) : 351-353.
- Aronoff, S. 1950. *Chlorophyll*. Springer, New York Botanical Garden.
- BBC. 2007. *Major Impacts : Climate Change*. Mei. Compass Resource Management.
- Barber, S.A., A.D. Mackay, R.O. Kuchenbuch, and P.B. Barraclough. 1988. Effects of soil temperature and water on maize root growth. *Plant and Soil*. 111 (2) : 267-269.
- Beale, S.I., and P.A. Castelfranco. 1974. The biosynthesis of aminolevulinic acid in higher plants. *Plant Physiology*. 53 (2) : 291-296.
- Bodson, M., and W.H. Outlaw Jr. 1985. Elevation in the sucrose content of the shoot apical meristem of *Sinapis alba* at floral evocation. *Plant Physiol*. 79: 420-424.
- Boyer, J.S., and M.E. Westgate. 2004. Grain yields with limited water. *Journal of Experimental Botany*. 55 (470) : 2385-2394.
- Chereskin, B.M., and P.A. Castelfranco. 1982. Effects of iron and oxygen on chlorophyll biosynthesis. *Plant Physiology*. 69 (1) : 112-116.
- Campbell, A.W., W.B. Griffin, D.J. Burrit, and A.J. Conner. 2001. The importance of light intensity for pollen tube growth and embryo survival in wheat x maize crosses. *Annals of Botany*. 87 (4) : 517-522.
- Castro-Nava, S., J. Ortiz-Cereceres, M del C. Mendoza-Castillo, and A.J. Huerta. 2012. Biomass production and grain yield of three sorghum lines differing in drought resistance. *Pyton*. 81 : 149-156.
- Dalal, V.K., and B.C. Tripathy. 2012. Modulation of chlorophyll biosynthesis by water stress in rice seedlings during chloroplast biogenesis. *Plant Cell Environment*. 35 (9) :1685-703.
- Dallmier, K.A., and C.R. Stewart. 1992. Effect of exogenous abscisic acid on proline

- dehydrogenase activity in maize (*Zea mays* L.). *Plant Physiology*. 99 : 762-764.
- Edreira, J.I., and M.E. Otegui. 2012. Heat stress in temperate and tropical maize hybrids : Differences in crop growth, biomass partitioning and reserves use. *Field Crops Research*. 130 : 87-98.
- El-Soda, M., M. Malosetti, B.J. Zwaan, M. Koornneef, and M.G.M. Aarts. 2014. Genotype x environment interaction QTL mapping in plants : lessons from Arabidopsis. *Trends in Plant Science*. 19 (6) : 390-396.
- Hayat, S., Q. Hayat, M. N. Alyement, A.S. Wani, J. Pichtel, and A. Ahmad. 2012. Role of proline under changing environments. *Plant Signaling and Behaviour*. 11 : 1456-1466.
- Jagtap, V., S. Bhargava, P. Strep, and J. Feierabend. 1998. Comparative effect of water, heat and light stresses on photosynthetic reactions in sorghum. *Journal of Experimental Botany*. 49 (327) : 1715-1721.
- Jenks, M.A. 2007. *Advances in Molecular Breeding Toward Drought and Salt Tolerance Crops*. Springer.
- Jia, S., C. Li, S. Dong, and J. Zhang. 2011. Effects of shading at different stages after anthesis on maize grain weight and quality at cytology level. *Agricultural Sciences in China*. 10 (1) : 58-69.
- Jones, O.T.G. 1976. Chlorophyll biosynthesis. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 273 (924) : 207-225.
- Kircher, S., and P. Schopfer. 2012. Photosynthetic sucrose acts as cotyledon-derived long distance signal to control root growth during early seedling development in Arabidopsis. *Proceedings of the National Academy of Sciences* : 11217-11221.
- Kurata, T., and K.T. Yamamoto. 1997. Light stimulated root elongation in *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Plant Physiology*. 151 : 346-355.
- Lambers, H., and F. Posthumus. 1980. The effect of light intensity and relative humidity on growth and root respiration of *Plantago lanceolata* and *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany*. 31 (125) : 1621-1630.
- Larcher, W. 1995. *Physiological Plant Ecology*. Springer Verlag Berlin Heidelberg.
- Lehninger. 1982. *Principles of Biochemistry*. W. H. Freeman and Company. Terjemahan. M. Thenawidjaja. 2000. *Dasar-dasar Biokimia*. Erlangga. Jakarta.
- Lerner, H.R. 1999. *Plant Responses to Environmental Stresses : from Phytohormones to Genome Reorganization*. Marcel Dekker, Inc.
- Leucci, M.R., M.S. Lenucci, G. Piro, and G. Dalessandro. 2008. Water stress and cell wall polysaccharides in the apical root zone of wheat cultivars varying in drought tolerance. *Journal of Plant Physiology*. 165 : 1168-1180.
- Levy, Y.Y., and C. Dean. 1998. The transition to flowering. *The Plant Cell*. 10 (12) : 1973-1989.
- Lisar, S.Y.S., R. Motafakkerazad, M.M. Hossain, and I.M.M. Rahman. 2014. *Water Stress in Plants : Causes, Effects and Responses*. <http://www.intechopen.com/books/water-stress/water-stress-in-plants-causes-effects-and-responses>. 20 Desember 2014 (14.00)
- Liu, Q.H., X. Wu, B.C. Chen, J.Q. Ma, and J. Gao. 2014. Effects of low light on agronomic and physiological characteristic of rice including grain yield and quality. *Rice Science*. 21 (5) : 243-251.
- Liu, Y., S. Yang, X. Chen, and F. Chen. 2010. Growth and development of maize

- (*Zeamays L.*) in response to different field water management practices : Resource capture and use efficiency. *Agricultural and Forest Meteorology*. 150 : 606-613.
- Marsh Jr, H.V., H.J. Evans, and Matrone. 1963. Investigation of the role of iron in chlorophyll metabolism : I.Effect of iron deficiency on chlorophyll and heme content and on the activities of certain enzymes in leaves. *Plant Physiology*. 38 (6) : 632-638.
- Mercer, K.L., H.R. Perales, and J.D. Wainwright. 2012. Climate change and the transgenic adaptation strategy: Smallholder livelihoods, climate justice, and maize landraces in Mexico. *Global Environmental Change*. 22 : 495-504.
- Mwanamwenge, J., S.P. Loss, K.H.M. Siddique, and P.S. Cocks. 1999. Effect of water stress during floral initiation, flowering and podding on the growth and yield of faba bean (*Vicia faba L.*). *European Journal of Agronomy*. 11 : 1-11.
- Ober, E.S., and R.E. Sharp. 1994. Proline accumulation in maize (*Zeamays L.*) primary roots at low water potentials. *Plant Physiology*. 105 : 981-987.
- Pangerteni, D.S. 2006. Aplikasi irradiasi gamma pada daya simpan baby corn (*Zeamays*) segar. *Prosiding Pertemuan dan Presentasi Ilmiah BATAN* : 134-147.
- Parry, M.A.J., P.J. Andralojc, S. Khan, P.J. Lea, and A.J. Keys. 2002. Rubisco activity : Effects of drought stress. *Annals of Botany*. 89 : 833-839.
- Pligiucci, M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity : we are we going now. *Trends in Ecology and Evolution*. 20 (9) : 481-486.
- Reinbothe, S., and C. Reinbothe. 1996. Regulation of chlorophyll biosynthesis in angiosperms. *Plant Physiology*. 111 : 1-7.
- Rejeb, K.B., C. Abdelly, and A. Savoure. 2014. How reactive oxygen species and proline face stress together. *Plant Physiology and Biochemistry*. 80 : 278-284.
- Ruan, Y.L., Y. Jin, Y.J. Yang, G. J. Li, and J.S. Boyer. 2010. Sugar input, metabolism, and signaling mediated by invertase : Roles in development, yield potential, and reponse to drought and heat. *Molecular Plant*. 3 (6) : 942-955.
- Ruan, Y.L., J.W. Patrick, M. Bouzayen, S. Osorio, and A.R. Fernie. 2012. Molecular regulation of seed and fruit set. *Trends in Plant Science*. 17 (11) : 656-665.
- Saab, I.N., R.E.Sharp, J. Pritchard, and G.S. Voetberg. 1990. Increased endogenous abscisic acid maintains primary root growth and inhibits shoot growth of maize seedlings at low water potentials. *Plant Physiology*. 93 : 1329-1336.
- Sedgley, M., and M.S. Buttrose. 1977. Some effects of light intensity, daylength, and temperature on flowering and pollen tube growth in the watermelon (*Citrullus lannatus*). *Annals of Botany*. 42 (179) : 609-616.
- Sharp, R.E., V. Poroyko, L.G. Hejlek, W.G. Spollen, G.K. Springer, H.J. Bohnert, and H.T. Nguyen. 2004. Root growth maintenance during water deficits physiology to functional genomics. *Journal of Experimental Botany*. 55 (407) : 2343-2351.
- Spollen, W.G.G., M.E. LeNoble, T.D. Samuels, N. Bernstein, and R.E. Sharp. 2000. Absciscic acid accumulation maintains maize primary root elongation at low water potentials by restricting ethylene production. *Plant Physiology*. 122 (3) : 967-976.
- Spyropoulos, C.G., and M. Mavrommatis. 1978. Effect of water stress on pigment formation in *Quercus* species. *Journal*

- of *Experimental Botany*. 29 (109) : 473-477.
- Stagnari, F., A. Galieni, S. Specca, and M. Pisante. 2014. Water stress effects on growth, yield and quality traits of red beet. *Scientia Horticulturae*. 165 : 13-22.
- Stewart, C.R. 1980. The mechanism of abscisic acid-induced proline accumulation in barley leaves. *Plant Physiology*. 66 : 230-233.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology*. 3rd ed. Sinauer Associates, Inc. Publisher. Sunderland, Massachussets.
- Thomas, H. 1997. Chlorophyll : a symptom and a regulator of plastid development. *New Phytologist*. 136 (2) : 163-18
- UNEP. 2003. How Will Global Warming Affect My World. http://www.unep.org/delc/Portals/119/ipcc_wgii_guide-E.pdf. 8 September 2014 (09.35).
- Verslues, P.E., and E.A. Bray. 2006. Role of abscisic acid (ABA) and *Arabidopsis thaliana* ABA-insensitive loci in low water potential-induced ABA and proline accumulation. *Journal of Experimental Botany*. 57 (1) : 201-212.
- VijayaVenkataRaman, S., S. Iniyan, and R.Goic. 2012. A review of climate change, mitigation and adaptation. *Renewable and Sustainable Energy Reviews*. 16 : 878-897.
- Wang, X., T. Liu, C. Li, and H. Chen. 2012. Effects of soil flooding on photosynthesis and growth of *Zea mays* L., seedlings under different light intensities. *African Journal of Biotechnology*. 11 (30) : 7676-7685.
- Watkiss, P., T. Downing, C. Handley, and R. Butterfield. 2005. *The Impacts and Costs of Climate Change*. AEA Technology Environment.
- Webb, D.P. 1976. Root growth in *Acer saccharum* Marsh. Seedlings : Effects of light intensity and photoperiod on root elongation rates. *Botanical Gazette*. 137 (3) : 211-217.
- Wu, Y., W.G. Spollen, R.E. Sharp, P.R. Hetherington, and S.C. Fry. 1994. Root growth maintenance at low water potentials : Increase activity of xyloglucan endotransglycosylase and its possible regulation by abscisic acid. *Plant Physiology*. 106 : 607-615.
- Wu, Y., R.E. Sharp, D.M. Durachko, and D.J. Cosgrove. 1996. Growth maintenance of maize primary root at low water potentials involves increases in cell-wall extension properties, expansin activity, and wall susceptibility to expansins. *Plant Physiology*. 111 (3) : 765-772.
- Wu, Y., and Cosgrove, D.J. 2000. Adaptation of roots to low water potentials by changes in cell wall extensibility and cell wall proteins. *Journal of Experimental Botany*. 51 (350) : 1543-1553.
- Xu, Z.Z., and G.S. Zhou. 2005. Effects of water stress on photosynthesis and nitrogen metabolism in vegetative and reproductive shoots of *Leymus chinensis*. *Photosynthetica*. 43 (1) : 29-35.
- Yang, J., and J. Zhang. 2005. Grain filling of cereals under soil drying. *New Phytologist*. 169 (2) : 223-236.
- Yoshida, Y., T. Kiyosue, K. Nakashima, K. Yamaguchi-Shinozaki, and K. Shinozaki. 1997. Regulation of levels of proline as an osmolyte in plants under water stress. *Plant Cell Physiology*. 38 (10) : 1095-1102.
- Yoshida, S., and T. Hara. 1977. Effects of air temperature and light on grain filling of indica and a japonica rice (*Oryza sativa* L.) under controlled environmental conditions. *Soil Science and Plant Nutrition*. 23 (1) : 93-107.
- Zhu, J., S. Alvarez, E.L. Marsh, M.E. LeNoble, I.J. Cho, M. Sivaguru, S. Chen, H.T. Nguyen, Y. Wu, D.P. Schachtman,