

Respon Anatomi dan Fisiologi Akar Kedelai terhadap Cekaman Kekeringan

Anatomical and Physiological Responses of Soybean Root to Drought Stress

Pienyani Rosawanti^{1*}, Munif Ghulamahdi², dan Nurul Khumaida²

¹Jurusan Agroteknologi, Fakultas Pertanian dan Kehutanan, Universitas Muhammadiyah
Jl. RTA Milono Km 1.5 Palangkaraya, Kalimantan Tengah 73111, Indonesia

²Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian, Institut Pertanian Bogor
(Bogor Agricultural University), Jl. Meranti, Kampus IPB Darmaga, Bogor 16680, Indonesia

Diterima 11 Maret 2015/Disetujui 5 Agustus 2015

ABSTRACT

Drought stress in crop occurs due to imbalance between demand and supply of water. Crop responses to drought stress depend on their genotypes. Drought stress causes anatomical changes and root damage. The objective of this research was to study the effect of drought stress on anatomy and physiology of soybean root. The research was conducted at Laboratory of Microtechnique, Department of Agronomy and Horticulture, Bogor Agricultural University in November 2013. A Completely Randomized Design with two factors was used in the research i.e. soybean genotypes (Wilis, PG 57-1, SC 39-1) and PEG (0, 20%) with three replications. The result showed that genotype and PEG affected the size of the cortex, stele, and xylem. PG 57-1 genotype showed the decrease of cortical thickness, diameter of stele and the diameter of xylem, on the other hand, in SC 39-1, there was an increase. Drought stress (PEG 20%) could also cause damage to the root membrane as indicated by the occurrence of lipid peroxides. Wilis and PG 57-1 were tolerant while SC 39-1 was sensitive to drought stress.

Keywords: cortex, lipid peroxides, PEG, Schiff's reagent, xylem

ABSTRAK

Cekaman kekeringan pada tanaman dapat terjadi karena tidak seimbangnya antara ketersediaan air dengan kebutuhan air pada tanaman. Respon tanaman terhadap cekaman kekeringan tergantung pada genotipe tanaman. Cekaman kekeringan dapat menyebabkan perubahan anatomi dan kerusakan pada akar. Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui pengaruh cekaman kekeringan terhadap anatomi dan fisiologi akar kedelai. Penelitian dilakukan di Laboratorium Mikroteknik Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian IPB pada bulan Nopember 2013. Penelitian menggunakan Rancangan Acak Lengkap dengan 2 faktor perlakuan yaitu genotipe kedelai (Wilis, PG 57-1, SC 39-1) dan PEG (0, 20%) dengan tiga ulangan. Hasil percobaan menunjukkan bahwa genotipe dan PEG berpengaruh terhadap ukuran korteks, stele, dan xilem. PG 57-1 mengalami penurunan tebal korteks, diameter stele dan diameter xilem sebaliknya pada SC 39-1 terjadi peningkatan. Cekaman kekeringan (PEG 20%) juga dapat menimbulkan kerusakan pada membran akar yang ditunjukkan dengan terjadinya peroksida lipid. Wilis dan PG 57-1 merupakan genotipe toleran sedangkan SC 39-1 bersifat peka terhadap cekaman kekeringan.

Kata kunci: korteks, PEG, peroksida lipid, reagen Schiff's, xilem

PENDAHULUAN

Cekaman lingkungan merupakan tantangan utama dalam memproduksi tanaman secara berkelanjutan. Salah satunya adalah cekaman kekeringan yang dapat membatasi pertumbuhan dan perkembangan tanaman. Tanaman memberikan respon secara anatomi dan fisiologi, ketika menghadapi kondisi tercekam sebagai usaha untuk menerima, menghindari dan menetralsir pengaruh dari

cekaman. Respon anatomi dan fisiologi tanaman dalam menghadapi cekaman kekeringan berbeda-beda tergantung pada genotipe tanaman (Kalefetoglu dan Ekmekci, 2005).

Akar merupakan organ penting pada tanaman terutama untuk menyerap air dan unsur hara pada media tanam. Pada saat kekeringan dapat terjadi perubahan anatomi dan fisiologi pada tanaman terutama pada akar (Fenta *et al.*, 2014). Tanaman lebih banyak mengembangkan sistem perakaran dalam menanggapi kekurangan unsur hara dan kekeringan (Lynch dan Brown, 2012). Kemampuan tanaman untuk mengangkut air ke daun berhubungan dengan kelangsungan hidup tanaman. Penyediaan air ke daun tergantung pada

* Penulis untuk korespondensi. e-mail: pienyani@yahoo.com

keberadaan kolom air pada xilem dari akar ke pucuk (Prihastanti, 2010). Sel-sel akar mengalami perubahan antara lain dengan meningkatkan atau mengurangi jumlah maupun ukuran dalam menghadapi cekaman kekeringan. Akar tanaman kedelai mengalami pengurangan ukuran diameter stele dan xilem sebagai mekanisme toleransi tanaman dalam menghadapi cekaman kekeringan (Makbul *et al.*, 2011).

Cekaman kekeringan dapat menyebabkan terjadinya embolisme pada xilem. Embolisme adalah peristiwa terbentuknya gelembung-gelembung gas berupa uap air dan kemudian menjadi gelembung udara yang terperangkap dalam xilem (Sperry dan Tyree, 1988), dan hal ini akan membatasi aliran air yang melewatinya sehingga dapat menurunkan kapasitas tanaman untuk mengangkut air menuju kanopi. Embolisme terjadi saat tegangan air xilem naik pada saat terjadi transpirasi yang tinggi atau kondisi tanah yang kering. Embolisme dapat menghambat aliran air dalam kolom yang dapat menyebabkan kematian tajuk, cabang bahkan seluruh tanaman (Tyree *et al.*, 1999).

Cekaman kekeringan juga dapat menginduksi cekaman oksidatif yang disebabkan oleh adanya aktivitas ROS. *Reactive Oxygen Species* (ROS) merupakan radikal bebas yang sangat berbahaya. Peningkatan ROS menyebabkan kerusakan oksidatif pada lipid, protein dan DNA (Carvalho, 2008; Sharma *et al.*, 2012). Cekaman oksidatif merupakan suatu kondisi saat lingkungan seluler mengalami peningkatan produksi *Reactive Oxygen Species* akibat *overreduksi* dari sistem cahaya fotosintesis karena senyawa reduktan yang tidak termanfaatkan akibat terhambatnya CO₂ selama cekaman kekeringan, cekaman suhu, intensitas cahaya yang tinggi dan polusi (Borsani *et al.*, 2001). Salah satu komponen seluler utama yang rentan terhadap ROS adalah lipid. Peroksida lipid merupakan peristiwa auto oksidasi dimana lipid membran mengalami kelebihan oksigen radikal bebas (superoksida). Peroksidasi lipid merupakan gejala yang paling jelas dari cekaman oksidatif pada sel dan jaringan tanaman (El-Beltagi dan Mohamed, 2013).

Malondialdehyde (MDA) merupakan produk akhir dari peroksida lipid dan keberadaannya bisa menunjukkan tingkat cekaman oksidatif yang terjadi pada tanaman. Tingkat kerusakan sel akar akibat peroksida lipid berbeda untuk tiap spesies, bahkan tiap varietas dalam satu spesies. Varietas jagung yang peka terhadap cekaman kekeringan mengalami peroksidasi lipid lebih tinggi daripada varietas yang toleran (Valentovic *et al.*, 2006).

Penggunaan PEG (*poly-ethylene glycol*) untuk simulasi lingkungan cekaman kekeringan telah banyak dilakukan terutama pada kedelai (Husni *et al.*, 2006; Widoretno *et al.*, 2002). PEG merupakan bahan yang terbaik untuk mengontrol potensial air dan tidak dapat diserap tanaman sehingga tidak menyebabkan keracunan pada tanaman (Verslues *et al.*, 2006). Aplikasi PEG 6000 pada berbagai percobaan terbukti menyebabkan terjadinya peroksida lipid pada jagung (Mohammadkhani dan Heidari, 2007), kacang karas atau kekara (Murthy *et al.*, 2012) dan mentimun (Huai-Fu *et al.*, 2014). Tujuan penelitian adalah untuk mempelajari respon anatomi dan fisiologi akar kedelai pada saat terjadi cekaman kekeringan.

BAHAN DAN METODE

Penelitian dilakukan pada bulan Nopember 2013 di Laboratorium Mikroteknik Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian IPB dengan menggunakan rancangan acak lengkap yang disusun secara faktorial dengan 2 faktor. Faktor pertama adalah genotipe kedelai yaitu Wilis, PG 57-1, dan SC 39-1. Genotipe PG 57-1 merupakan hasil persilangan genotipe Pangrangro dan Godek sedangkan SC 39-1 persilangan genotipe Slamet dan Ceneng. Faktor kedua adalah konsentrasi PEG 6,000 yaitu 0% (aquades; tanpa larutan PEG = kontrol) dan 20% (200 g L⁻¹) yang masing-masing setara dengan potensial air 0 Mpa dan -0,67 Mpa (Mexal *et al.*, 1975). Kedua faktor dikombinasikan sehingga diperoleh 6 perlakuan dan diulang sebanyak tiga kali sehingga berjumlah 18 satuan percobaan. Satu satuan percobaan terdiri atas satu wadah, masing-masing terdapat 3 (tiga) tanaman sehingga jumlah keseluruhan tanaman adalah 54 tanaman. Pengamatan histokimia peroksida lipid, kombinasi perlakuan tidak diulang sehingga satu satuan percobaan terdiri atas satu wadah yang berisi tiga tanaman untuk masing-masing perlakuan.

Larutan PEG dibuat dengan melarutkan 200 g kristal PEG 6,000 dengan aquades sampai mencapai volume 1 L. Benih dikedambahkan dalam wadah gelas plastik yang telah dialasi dengan kapas basah selama 7 hari. Kecambah yang memiliki pertumbuhan seragam dipindahkan ke dalam wadah (gelas plastik diameter 6 cm) yang telah diberi perlakuan PEG masing-masing sebanyak 20 mL, kemudian pertumbuhannya diamati selama 3 hari. Setelah hari ke-3, dilakukan pengamatan anatomi akar dan histokimia peroksida lipid.

Pengamatan Anatomi Akar

Ujung akar dipotong melintang dengan menggunakan silet dari sepertiga panjang akar kemudian diamati dan diukur anatomi akar meliputi tebal korteks, diameter stele dan diameter xilem akar (metaxilem). Pengukuran korteks dan stele menggunakan mikroskop elektrik trinocular dengan kamera digital mikroskop (program DP25) pada skala 100 µm (perbesaran 100x) sedangkan pengukuran xilem pada skala 50 µm (perbesaran 200x). Satuan pengukuran nm dikonversi menjadi mm. Perlakuan diulang tiga kali, masing-masing tiga tanaman. Masing-masing tanaman diamati dua xilem sehingga ada dua belas xilem yang diamati tiap perlakuan. Pengukuran terhadap stele dan xilem meliputi diameter panjang (diameter paling panjang) dan diameter pendek (diameter paling pendek).

Peroksida Lipid

Uji peroksida lipid secara histokimia dilakukan mengikuti metode yang dilakukan pada akar tanaman ketimun (Kubis *et al.*, 2014) yang diberi cekaman kekeringan; akar tanaman kacang kapri (Yamamoto *et al.*, 2010), tembakau (Yin *et al.*, 2010) dan jarak pagar (Tistama *et al.*, 2012) yang diberi cekaman Al; dan akar tanaman lupin (Wojtyla *et al.*, 2013) yang diberi cekaman garam/NaCl. Ujung akar primer

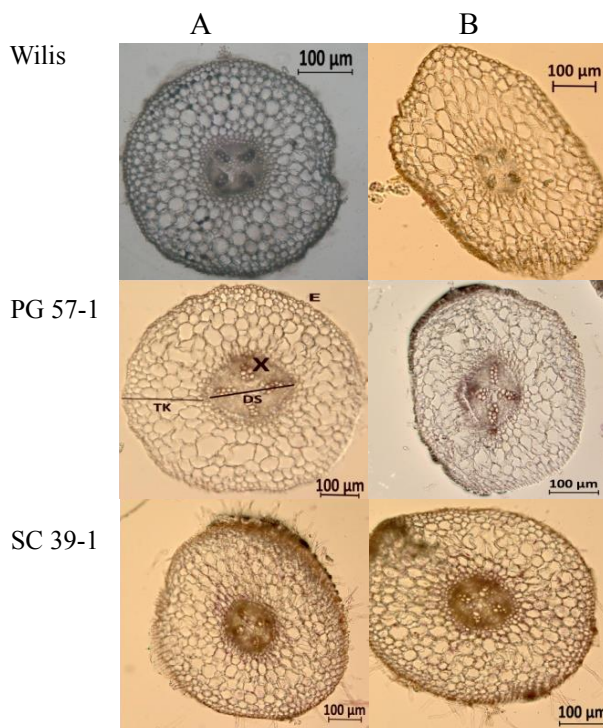
dipotong sepertiga dari panjang akar, kemudian direndam selama 15 menit dalam Schiff's reagent. Selanjutnya akar dibilas dengan larutan sulfat ($K_2S_2O_8$ 0.5% (w/v)) dalam 0.05 M HCl kemudian dipotong lagi sepanjang kurang lebih 1 cm dari ujung akar, kemudian diamati di bawah mikroskop dan difoto. Bila terdapat perubahan warna menjadi merah maka menunjukkan hasil positif adanya peroksida lipid.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Anatomi Akar

Tebal korteks, diameter stele dan diameter xilem bervariasi antar perlakuan. Penampang melintang akar tanaman normal berbentuk lingkaran sementara akar tanaman yang diberi perlakuan PEG 20% berbentuk pipih

(Gambar 1). Penurunan tebal korteks terjadi pada Wilis dan PG 57-1 masing-masing sebesar 3% dan 40.03% sedangkan SC 39-1 mengalami peningkatan tebal korteks sebesar 116.66% (Tabel 1). Korteks merupakan jaringan dasar yang berfungsi untuk penyimpanan hasil fotosintesis, air dan mineral. Penurunan tebal korteks yang terjadi pada Wilis dan PG 57-1 karena perlakuan cekaman kekeringan merupakan mekanisme toleransi kedua genotipe tersebut untuk mempersingkat jarak transportasi air ke dalam stele dan xilem sehingga akar lebih efektif mengangkut air. Pada kondisi kekeringan, tebal korteks kacang buncis budidaya menurun karena berkurangnya jumlah sel parenkim yang lebih besar dibandingkan dengan kacang buncis liar (Pena-Valdivia, 2010) Peningkatan ketebalan korteks yang terjadi pada SC 39-1 merupakan mekanisme genotipe untuk memperbanyak sel-sel dalam korteks sebagai upaya untuk



Gambar 1. Keragaan anatomi akar kedelai pada PEG 0% (A) dan PEG 20% (B); TK = tebal korteks; DS = diameter stele; X = xilem; E = epidermis

Tabel 1. Respon tebal korteks akar masing-masing genotipe terhadap perlakuan PEG

| Genotipe | PEG (%) | | Perubahan relatif tebal korteks terhadap kontrol (%) |
|----------|----------------|--------|--|
| | 0 | 20 | |
| |(mm)..... | | |
| Wilis | 0.24aA | 0.23bA | - 3.00 |
| PG 57-1 | 0.22aA | 0.13cB | - 40.03 |
| SC 39-1 | 0.12bB | 0.26aA | + 116.66 |

Keterangan: Angka yang diikuti huruf kecil pada kolom yang sama dan angka yang diikuti huruf besar pada baris yang sama menunjukkan hasil yang tidak berbeda nyata berdasarkan DMRT pada $\alpha = 5\%$; tanda (+) menunjukkan peningkatan; (-) penurunan

menyimpan lebih banyak air. Hal ini terjadi juga pada genotipe kedelai yang peka terhadap cekaman kekeringan (Makbul *et al.*, 2011), kopi (Melo *et al.*, 2014) dan jagung (Fraser *et al.*, 1990) yang mengalami kekeringan. Ketebalan korteks berhubungan dengan kapasitas penyimpanan air pada akar. Peningkatan jumlah sel yang terdapat dalam korteks meningkatkan toleransi tanaman terhadap cekaman kekeringan (Melo *et al.*, 2014).

Penurunan diameter pendek dan diameter panjang stele pada PG 57-1 masing-masing sebesar 52.56% dan 57.89%. Pada akar jagung terjadi penurunan diameter stele yang mengalami kekeringan (Fraser *et al.*, 1990). Sebaliknya SC 39-1 mengalami peningkatan diameter pendek stele sebesar 35.43% (Tabel 2) karena bertambahnya diameter xilem akar. Pada rumput Gajah peningkatan diameter stele karena adanya penambahan jumlah xilem dan diameter xilem (Sinaga, 2007).

Penurunan diameter pendek dan diameter panjang xilem pada PG 57-1 masing-masing sebesar 49.08% dan 49.84% (Tabel 3). Hal ini merupakan mekanisme toleransi genotipe tersebut untuk menjaga fungsi xilem pada kondisi

kekeringan. Penurunan diameter xilem akar sebagai respon terhadap kekeringan merupakan mekanisme untuk menghindari pengaruh embolisme pada xilem (Comas *et al.*, 2013) sebagaimana terjadi pada padi (Henry *et al.*, 2012), kacang buncis (Pena-Valdivia, 2010), kopi (Prihastanti, 2010) dan anggur (Lovisololo dan Schubert, 1998). Respon anatomi akar dalam menghadapi cekaman kekeringan berbeda-beda pada masing-masing genotipe. Perubahan anatomis akar tanaman kedelai (Makbul *et al.*, 2011) dan kacang buncis (Pena-Valdivia *et al.*, 2010) terutama xilem, dapat dijadikan sebagai variabel yang penting untuk menduga toleransi tanaman terhadap cekaman kekeringan.

Peroksida Lipid

Selain mempengaruhi anatomi akar, cekaman kekeringan juga dapat menyebabkan terjadinya peroksida lipid. Cekaman kekeringan menginduksi cekaman oksidatif yang disebabkan oleh ROS sehingga terjadi peningkatan peroksida lipid pada buncis (Svetleva *et al.*, 2012), jagung (Ti-da *et al.*, 2006), *alfalfa* (Wang *et al.*, 2009), *canola*

Tabel 2. Respon genotipe kedelai dengan perlakuan PEG terhadap peubah diameter pendek dan panjang stele

| Genotipe | PEG (%) | | Perubahan relatif terhadap kontrol (%) |
|-----------------------------|---------|--------|--|
| | 0 | 20 | |
| Diameter pendek stele (mm) | | | |
| Wilis | 0.15bA | 0.14bA | - 8.57 |
| PG 57-1 | 0.22aA | 0.10cB | - 52.56 |
| SC 39-1 | 0.14bB | 0.18aA | + 35.43 |
| Diameter panjang stele (mm) | | | |
| Wilis | 0.20bA | 0.17bA | - 14.66 |
| PG 57-1 | 0.28aA | 0.12cB | - 57.89 |
| SC 39-1 | 0.19bA | 0.20aA | + 7.54 |

Keterangan: Angka yang diikuti huruf kecil pada kolom yang sama dan angka yang diikuti huruf besar pada baris yang sama menunjukkan hasil yang tidak berbeda nyata berdasarkan DMRT pada $\alpha = 5\%$; tanda (+) menunjukkan peningkatan; (-) penurunan

Tabel 3. Respon genotipe kedelai dengan perlakuan PEG terhadap peubah diameter pendek dan panjang xilem

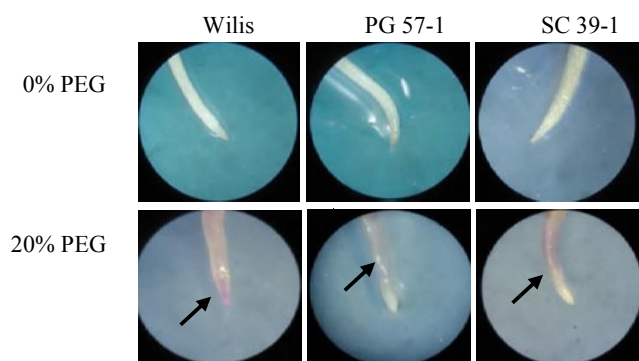
| Genotipe | PEG(%) | | Perubahan relatif terhadap kontrol (%) |
|-----------------------------|---------|---------|--|
| | 0 | 20 | |
| Diameter pendek xilem (mm) | | | |
| Wilis | 0.013aA | 0.012aA | - 3.68 |
| PG 57-1 | 0.015aA | 0.008bB | - 49.08 |
| SC 39-1 | 0.012aA | 0.013aA | + 2.96 |
| Diameter panjang xilem (mm) | | | |
| Wilis | 0.018aA | 0.017aA | - 6.33 |
| PG 57-1 | 0.017aA | 0.009bB | - 49.84 |
| SC 39-1 | 0.015aA | 0.017aA | + 16.49 |

Keterangan: Angka yang diikuti huruf kecil pada kolom yang sama dan angka yang diikuti huruf besar pada baris yang sama menunjukkan hasil yang tidak berbeda nyata berdasarkan DMRT pada $\alpha = 5\%$; tanda (+) menunjukkan peningkatan; (-) penurunan

(Mirzaee *et al.*, 2013) dan mentimun (Kubis *et al.*, 2014). Perlakuan cekaman kekeringan dengan PEG menyebabkan terjadinya perubahan warna yang lebih jelas dan merata pada genotipe SC 39-1 dibandingkan dengan Wilis dan PG 57-1. Hal ini ditunjukkan dengan penampilan akar yang berwarna lebih merah dengan area yang lebih luas setelah diwarnai dengan *Schiff's reagent* (Gambar 2). Adanya warna merah tersebut menunjukkan adanya kandungan *Malondialdehyde*. Persentase lipid peroksida pada genotipe Wilis, PG 57-1 dan SC 39-1 masing-masing adalah sepanjang 14.28%, 35.71%, dan 42.85% dari panjang akar.

Malondialdehyde (MDA) merupakan produk akhir dari peroksida lipid dan keberadaannya bisa menunjukkan tingkat cekaman oksidatif yang terjadi pada tanaman. Peroksida lipid pada SC 39-1 lebih tinggi pada perlakuan cekaman kekeringan dibandingkan Wilis dan PG 57-1 (Gambar 3). Keberadaan MDA sangat jelas tersebar pada bagian kortek dan stele. Tingkat kerusakan sel akar berbeda-beda pada beberapa genotipe kedelai. Respon tanaman terhadap cekaman oksidatif, tergantung pada jenis dan tingkat cekaman serta genotipe tanaman. Penelitian lain pada akar genotipe kacang karas atau kekara (Bhardwaj dan Yadav, 2012), gandum (Shahbazi *et al.*, 2012) dan tebu

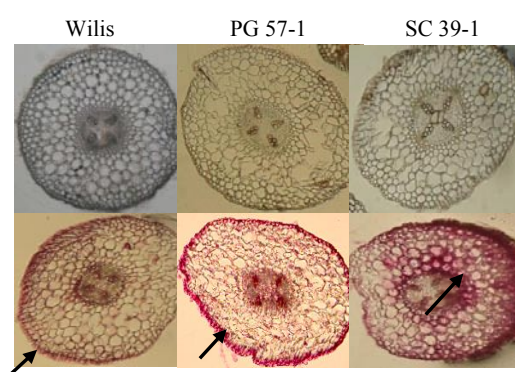
(Abbas *et al.*, 2014) menunjukkan bahwa tingkat cekaman kekeringan dan genotipe yang berbeda memiliki mekanisme fisiologis yang berbeda pula untuk menyesuaikan diri dengan perubahan cekaman kekeringan, termasuk terjadinya peroksida lipid. Tanaman yang peka terhadap cekaman kekeringan mengalami peroksidasi lipid yang lebih berat. Hal ini bisa terjadi karena cekaman oksidatif yang terjadi melebihi tingkat kapasitas antioksidan sehingga menyebabkan kerusakan oksidatif (Niki *et al.*, 2005). Pada tanaman *bentgrass* cekaman kekeringan menyebabkan terjadinya peningkatan peroksida lipid karena menurunnya aktivitas antioksidan (Costa dan Huang, 2007). Genotipe yang toleran memiliki aktivitas antioksidan yang lebih tinggi (Shahbazi *et al.*, 2012). Antioksidan dapat membatasi tingkat kerusakan seluler yang disebabkan oleh ROS pada saat terjadi cekaman kekeringan (Sofa *et al.*, 2005). Berbagai macam antioksidan dengan fungsi yang berbeda menghambat peroksidasi lipid dan efek buruk yang disebabkan oleh produk peroksidasi lipid (El-Beltagi dan Mohamed, 2013). Pembentukan peroksida lipid sebagai respon fisiologi akar pada masing-masing genotipe berbeda. Pada penelitian ini terdapat respon anatomi dan fisiologi pada akar tanaman kedelai pada saat terjadi cekaman kekeringan.



Gambar 2. Penampilan akar genotipe kedelai dengan perlakuan PEG 0% dan 20%. Tanda panah menunjukkan daerah akumulasi peroksida lipid. Pengamatan menggunakan mikroskop stereo (perbesaran 40x), sampel difoto menggunakan kamera digital Sony 14.1 MP, pewarnaan dengan *Schiff's reagent*

KESIMPULAN

Perlakuan cekaman kekeringan dengan simulasi PEG menyebabkan terjadinya perubahan tebal korteks, diameter stele dan diameter xilem. Dalam kondisi cekaman kekeringan, PG 57-1 dan Wilis mengurangi tebal korteks, diameter stele dan diameter xilem untuk mengurangi pengaruh cekaman kekeringan. Sebaliknya pada genotipe SC 39-1 terjadi peningkatan tebal korteks, diameter stele dan diameter xilem. Peroksida lipid pada genotipe SC 39-1 lebih besar dibandingkan dengan Wilis dan PG 57-1. Genotipe Wilis dan PG 57-1 toleran terhadap kekeringan sedangkan SC 39-1 tidak toleran terhadap kekeringan.



Gambar 3. Penampang melintang akar genotipe kedelai dengan perlakuan PEG 0% dan 20%. Tanda panah menunjukkan daerah akumulasi peroksida lipid. Pengamatan menggunakan mikroskop trinocular (perbesaran 100x), pewarnaan dengan *Schiff's reagent*

UCAPAN TERIMA KASIH

Ucapan terimakasih disampaikan kepada Laboratorium Pemuliaan Tanaman Fakultas Pertanian IPB yang telah menyediakan benih kedelai genotipe PG 57-1 dan SC 39-1.

DAFTAR PUSTAKA

- Abbas, S.R., S.D. Ahmad, S.M. Sabir, A.H. Shah. 2014. Detection of drought tolerant sugarcane genotypes (*Saccharum officinarum*) using lipid peroxidation, antioxidant activity, glycine-betaine and proline contents. JSSPN. 14:233-243.

- Bhardwaj, J., S.K. Yadav. 2012. Comparative study on biochemical parameters and antioxidant enzymes in a drought tolerant and a sensitive variety of horsegram (*Macrotyloma uniflorum*) under drought stress. *Am. J. Plant Physiol.* 7:17-29.
- Borsani, O., P. Diaz, M.F. Agius, V. Valpuesta, J. Monza. 2001. Water stress generates an oxidative stress through the induction of a specific Cu/Zn superoxide dismutase in *Lotus corniculatus* leaves. *Plant Sci.* 161:757-763.
- Carvalho, M.H.C. 2008. Drought stress and reactive oxygen species: production, scavenging and signaling. *Plant Signal. Behav.* 3:156-165.
- Comas, L.H., S.R. Becker, V.M.V. Cruz, P.F. Byrne, D.A. Dierig. 2013. Root traits and drought tolerance. *Plant Sci.* 4:1-16.
- Costa, M.D., B. Huang. 2007. Changes in antioxidant enzyme activities and lipid peroxidation for bentgrass species in response to drought stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 132:319-326.
- El-Beltagi, H.S., H.I. Mohamed. 2013. Reactive oxygen species, lipid peroxidation and antioxidative defense mechanism. *Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca* 41:44-57.
- Fenta, B.A., S.E. Beebe, K.J. Kunert, J.D. Burrige, K.M. Barlow, J.P. Lynch, C.H. Foyer. 2014. Field phenotyping of soybean roots for drought stress tolerance. *Agronomy.* 4:418-435.
- Fraser, T.E., K.S. Wendy, T.L. Rost. 1990. Effects of low water potential on cortical cell length in growing regions of maize roots. *Plant Physiol.* 93:648-651.
- Henry, A., A.J. Cal, T.C. Batoto, R.O. Torres, R.Serraj. 2012. Root attributes affecting water uptake of rice (*Oryza sativa*) under drought. *J. Exp. Bot.* 63:4751-4763.
- Huai-Fu, F., L. Ding, D. Chang-Xia, X. Wu. 2014. Effect of short-term water deficit stress on antioxidative systems in cucumber seedling roots. *Bot. Studies* 55:1-7.
- Husni, A.M., M. Kosmiatin, I. Mariska. 2006. Peningkatan toleransi kedelai Sindoro terhadap kekeringan melalui seleksi *in vitro*. *Bul. Agron.* 34:25-31.
- Kalefetoglu, T., Y. Ekmekci. 2005. The effects of drought on plants and tolerance mechanisms. *J. Sci.* 18:723-740.
- Kubis, J., J.F. Wiczorek, M.A. Jelonek. 2014. Polyamines induce adaptive responses in water deficit stressed cucumber roots. *J. Plant Res.* 127:151-158.
- Lovisollo, C., A. Schubert. 1998. Effects of water stress on vessel size and xylem hydraulic conductivity in *Vitis vinifera* L. *J. Exp. Bot.* 49:693-700.
- Lynch, J.P., K.M. Brown. 2012. New roots for agriculture: exploiting the root phenome. *Phil. Trans. R. Soc. B.* 367:1598-1604.
- Makbul, S., N.S. Guler, N. Durmus, S. Guven. 2011. Changes in anatomical and physiological parameters of soybean under drought stress. *Turk. J. Bot.* 35:369-377.
- Melo, E.F., C.N. Fernandes-Brum, F.J. Pereira, E.M. de Castro, A. Chalfun-Junior. 2014. Anatomical and physiological modifications in seedlings of *Coffea arabica* cultivar Siriema under drought conditions. *Cienc. Agrotec. Lavras.* 38:25-33.
- Mexal, J., J.T. Fisher, J. Osteryoung, C.P.P. Rei. 1975. Oxygen availability in *polyethylene glycol* solution and its implications in plant-water relation. *Plant Physiol.* 55:20-24.
- Mirzaee, M., A. Moieni, F. Ghanati. 2013. Effects of drought stress on the lipid peroxidation and antioxidant enzyme activities in two canola (*Brassica napus* L.) cultivars. *J. Agr. Sci. Tech.* 15:593-602.
- Mohammadkhani, N., R. Heidari. 2007. Effect of drought stress on protective enzyme activities and lipid peroxidation in two maize cultivars. *Pakistan. J. Biol. Sci.* 10:3835-3840.
- Murthy, S.M., V.R. Devaraj, P. Anitha, D.H. Tejavathi. 2012. Studies on the activities of antioxidant enzymes under induced drought stress in *in vivo* and *in vitro* plants of *Macrotyloma uniflorum* (Lam.) Verdc. *RRST.* 4:34-37.
- Niki, E., Y. Yoshida, Y. Saito, N. Noguchi. 2005. Lipid peroxidation: mechanisms, inhibition, and biological effects. *BBRC.* 338:668-676.
- Pena-Valdivia, C.B., A.B. Sanchez-Urdaneta, J.M. Rangel, J.J. Munoz, R. Garcia-Nava, R.C. Velazquez. 2010. Anatomical root variations in response to water deficit: wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Biol. Res.* 43:417-427.
- Prihastanti, E. 2010. Perubahan struktur pembuluh xilem akar kakao (*Theobroma cacao* L.) dan *Gliricidia sepium* pada cekaman kekeringan. *BIOMA.* 12:24-28.
- Shahbazi, H., E. Aalii, Seifollahi, R.A. Parchehbaf. 2012. Physiological traits related to yield of wheat under drought stress in early, mid and late stages of grain filling. *Ann. Biol. Res.* 3:2947-2952.

- Sharma, P., A.B. Jha, R.S. Dubey, M. Pessarakli. 2012. Reactive oxygen species, oxidative damage, and antioxidative defense mechanism in plants under stressful conditions. *J. Bot.* 2012:1-26.
- Sinaga, R. 2007. Analisis model ketahanan rumput gajah dan rumput raja akibat cekaman kekeringan berdasarkan respon anatomi akar dan daun. *J. Biologi Sumatera* 2:17-20.
- Sofo, A., B. Dichio, C. Xiloyannis, A. Masia. 2005. Antioxidant defences in olive trees during drought stress: changes in activity of some antioxidant enzymes. *Funct. Plant Biol.* 32:45-53.
- Sperry, J.S., M.T. Tyree. 1988. Mechanism of water stress-induced xilem embolism. *Plant Physiol.* 88:581-587.
- Svetleva, D., V. Krastev, D. Dimova, Z. Mitrovska, D. Miteva, P. Parvanova, S. Chankova. 2012. Drought tolerance of Bulgarian common bean genotypes, characterised by some biochemical markers for oxidative stress. *J. Central Eur. Agr.* 13:349-361.
- Ti-da, G., S. Fang-gong, B. Li-ping, L. Yin-yan, Z. Guang-sheng. 2006. Effects of water stress on the protective enzyme activities and lipid peroxidation in roots and leaves of summer maize. *Agric. Sci.* 5:101-105.
- Tistama, R., U. Widyastuti, D. Sopandie, A. Yokota, K. Akashi, Suharsono. 2012. Physiological and biochemical responses to aluminum stress in the root of a biodiesel plant *Jatropha curcas* L. *Hayati* 19:37-43.
- Tyree, M.T., S. Salleo, A. Nardini, M.A.L. Gullo, R. Mosca. 1999. Refilling of embolized vessels in young stems of laurel. Do we need a new paradigm?. *Plant Physiol.* 82:597-599.
- Valentovic, P., M. Luxova, L. Kolarovic, O. Gasparikova. 2006. Effect of osmotic stress on compatible solutes content, membrane stability and water relations in two *maize* cultivars. *Plant Soil Environ.* 52:186-191.
- Verslues, P.E., M. Agarwal, S.K. Agarwal, J. Zhu, J.K. Zhu. 2006. Methods and concepts in quantifying resistance to drought, salt and freezing, abiotic stresses that affect plant water status. *Plant J.* 45:523-539.
- Wang, W.B., Y.H. Kim, H.S. Lee, K.Y. Kim, X.P. Deng, S.S. Kwak. 2009. Analysis of antioxidant enzyme activity during germination of alfalfa under salt and drought stress. *Plant Physiol. Bioch.* 47:570-577.
- Widoretno, W., E. Guhardja, S. Ilyas, Sudarsono. 2002. Efektivitas *polyethylene glycol* untuk mengevaluasi tanggapan genotipe kedelai terhadap cekaman kekeringan pada fase perkecambahan. *Hayati.* 9:33-36.
- Wojtyla, L., M. Grabsztunowicz, M. Garnczarska. 2013. Ultrastructural and antioxidative changes in lupine embryo axes in response to salt stress. *Acta Soc. Bot. Pol.* 82:303-311.
- Yamamoto, Y., Y. Kobayashi, H. Matsumoto. 2010. Lipid peroxidation is an early symptom triggered by Aluminum, but not the primary cause of elongation inhibition in pea roots. *Plant Physiol.* 125:199-208.
- Yin, L., J. Mano, S. Wang, W. Tsuji, K. Tanaka. 2010. The involvement of lipid peroxide-derived aldehydes in aluminum toxicity of tobacco roots. *Plant Physiol.* 152:1406-1417.