

**Adaptasi Ekofisiologi Terhadap Iklim Tropis Kering: Studi Anatomi Daun Sepuluh Jenis Tumbuhan Berkayu**  
**(Ecophysiological adaptation to dry tropical climate: a study of foliar anatomic structure of ten woody plant species)**

**Ridesti Rindyastuti\* & Lia Hapsari**

Unit Pelaksana Teknis Balai Konservasi Tumbuhan Kebun Raya Purwodadi-LIPI,  
Jl. Surabaya – Malang Km 65. Pasuruan, Jawa Timur 67163. **Email:** ride17@gmail.com

**Memasukkan:** Februari: 2016, **Diterima:** Mei 2016

**ABSTRACT**

Study on foliar anatomic structure of tropical plants are useful to study various aspects of plant life related to photosynthetic, productivity, carbon sequestration, adaptation to environmental stresses as the results of global climate change, etc. This study was conducted to investigate foliar anatomic structure of ten tropical woody plant species including *Barringtonia asiatica*, *Dracontomelon dao*, *Heritiera littoralis*, *Diospyros discolor*, *Calophyllum inophyllum*, *Antidesma bunius*, *Schleichera oleosa*, *Syzygium cumini*, *Madhuca longifolia* dan *Adenanthera pavonina*; also to discuss its implication to ecophysiological adaptation to tropical dry climate. The results showed that ten woody plant species studied had variation of adaptation pattern to dry tropical climate, exposure to high light intensity or open shade and photosynthesis activity. Plant species in Group II (*Antidesma bunius*, *Madhuca longifolia* and *Adenanthera pavonina*) has relatively higher adaptation compared to Group I (*Diospyros discolor*, *Calophyllum inophyllum*, *Dracontomelon dao*, *Schleichera oleosa*, *Heritiera littoralis*, *Barringtonia asiatica* and *Syzygium cumini*). Some foliar anatomic structures including palisade shape and size, stomatal index, stomatal density, spongy mesophyll thickness, the ratio of P/T and P/S are important characters that can be used as indicator of changes in environmental factors; particularly the density of stomata as indicators of climate change in dry tropic area.

**Keywords:** adaptation, dry climate, eco-physiology, foliar anatomy, woody plant

**ABSTRAK**

Penelitian terhadap struktur anatomi daun pada tumbuhan tropis bermanfaat untuk mempelajari berbagai aspek kehidupan tumbuhan yang berkaitan dengan fotosintesis, produktivitas, sequestrasi karbon, adaptasi tumbuhan terhadap stres lingkungan akibat perubahan iklim, dll. Penelitian ini dilakukan untuk mempelajari struktur anatomi daun sepuluh tumbuhan tropis berkayu meliputi *Barringtonia asiatica*, *Dracontomelon dao*, *Heritiera littoralis*, *Diospyros discolor*, *Calophyllum inophyllum*, *Antidesma bunius*, *Schleichera oleosa*, *Syzygium cumini*, *Madhuca longifolia* dan *Adenanthera pavonina*; serta membahas implikasi adaptasi ekofisiologinya terhadap iklim tropis kering. Hasil penelitian ini mengungkapkan bahwa sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti menunjukkan variasi pola adaptasi terhadap iklim tropis kering, paparan terhadap intensitas cahaya dan aktivitas fotosintesis. Jenis-jenis tumbuhan di dalam kelompok II (*Antidesma bunius*, *Madhuca longifolia* dan *Adenanthera pavonina*) memiliki adaptasi yang relatif lebih tinggi dibandingkan dengan kelompok I (*Diospyros discolor*, *Calophyllum inophyllum*, *Dracontomelon dao*, *Schleicheraoleosa*, *Heritiera littoralis*, *Barringtonia asiatica* and *Syzygium cumini*). Beberapa struktur anatomi daun meliputi bentuk dan ukuran jaringan palisade, indeks stomata, densitas stomata, ketebalan spons mesofil, rasio P/T dan P/S merupakan karakter penting yang dapat digunakan sebagai indikator perubahan lingkungan; khususnya densitas stomata sebagai indikator perubahan iklim di area tropis kering.

**Kata kunci :** adaptasi, iklim kering, ekofisiologi, anatomi daun, tumbuhan berkayu

**PENDAHULUAN**

Karakter anatomi merupakan karakter yang baik untuk studi identifikasi dan perbandingan antar taksa maupun inter taksa tumbuhan (Datta & Dasgupta 1977; Bercu dkk. 2010; Güvenç dkk. 2011). Menurut Castro-Díez dkk. (2000), variasi struktur anatomi daun memiliki dasar genetik dan evolusi yang kuat. Karakter anatomi

daun sudah terekspresi sejak perkembangan awal semai. Dalam perkembangannya, struktur anatomi daun menunjukkan respon tumbuhan terhadap faktor lingkungan seperti cahaya, kadar air, suhu dan CO<sub>2</sub> melalui respon perkembangan bagian-bagian fotosintetik daun (Kim dkk. 2005; Terashima dkk. 2001). Oleh sebab itu, variasi struktur anatomi yang berkaitan dengan fungsi daun sebagai organ fotosintetik mampu

menjelaskan fungsi fisiologi-ekologi jenis-jenis tumbuhan.

Dari luar ke dalam, daun tersusun oleh jaringan pelindung, jaringan mesofil, jaringan penguat dan jaringan pengangkut. Struktur anatomi yang berhubungan dengan lingkungan seperti kutikula, hipodermis dan derivat epidermis menunjukkan identitas taksonomi dan adaptasi tumbuhan terhadap lingkungan sehingga sangat baik digunakan untuk perbandingan jenis tumbuhan secara ekologi (Fahn 1982; Fontenelle 1994). Jaringan mesofil merupakan jaringan fotosintetik yang terdiri dari dua macam sel yaitu parenkim bunga karang (spons) dan palisade. Pada jaringan tersebut banyak terdapat klorofil terutama di sel-sel palisade. Sel palisade yang lebih terspesialisasi memiliki tingkat efisiensi fotosintesis lebih tinggi (Wallis & Forsdike 1938; Fahn 1982). Jaringan bunga karang terdiri dari sel-sel parenkimatis dengan ruang antar sel yang berfungsi memudahkan pertukaran gas sehingga dapat meningkatkan efisiensi fotosintesis. Ketebalan jaringan bunga karang juga menunjukkan adaptasi daun terhadap cahaya (Kim dkk. 2005; Terashima dkk. 2001; Abrams dkk. 1994). Hal ini menunjukkan bahwa jaringan mesofil sangat baik untuk menggambarkan perbandingan karakter ekofisiologi antar jenis tumbuhan.

Berdasarkan aktivitas fotosintesisnya, pada mulanya semua tumbuhan darat merupakan tumbuhan tipe C3. Adaptasi tumbuhan terhadap faktor suhu, ketersediaan air dalam tanah dan CO<sub>2</sub> melalui mekanisme fotosintesisnya menghasilkan 3 tipe tumbuhan yaitu C3, C4 dan CAM serta beberapa tipe antara seperti C3-C4 dan C4-like. Tipe antara C3-C4 dijumpai pada beberapa jenis tumbuhan dari marga *Flaveria* (*F. linearis* dan *F. pubescens*) (Ku dkk. 1983; Hopkins 1995). Tumbuhan C3 memiliki satu macam enzim katalisator fiksasi CO<sub>2</sub> yaitu *Rubisco* (*RuBP carboxylase oxygenase*). Pada kondisi panas dan CO<sub>2</sub> terbatas, tumbuhan C3 beradaptasi dengan memiliki dua macam enzim katalisator yaitu *PEP carboxylase* dan *Rubisco* di dua sel fotosintetik yaitu mesofil dan *bundle sheath* yang tampak pada struktur anatominya yang disebut *Kranz anatomy*. *Bundle sheath* merupakan selapis sel yang mengelilingi berkas pengangkut dan mengandung klorofil. Tumbuhan yang memiliki

struktur tersebut digolongkan ke dalam tipe tumbuhan C4 (Edwards & Walker 1983; Lack & Evans 2001; Nelson & Cox 2004).

Jenis tumbuhan di habitat tropis kering menarik untuk dipelajari karena struktur anatomi daun yang berhubungan dengan fotosintesis diduga menunjukkan mekanisme khusus untuk beradaptasi terhadap musim kering yang memiliki suhu dan intensitas cahaya tinggi, air terbatas dan faktor CO<sub>2</sub> sebagai penyebab perubahan iklim (Whitten dkk. 1987; Scheiter & Higgins 2009). Pada penelitian ini dilakukan penelusuran struktur anatomi daun pada sepuluh jenis tumbuhan berkayu dataran rendah kering dengan kisaran distribusi lokal maupun cukup luas di Asia Tenggara.

Tujuan penelitian ini yaitu: 1) mendeskripsikan struktur anatomi daun pada sepuluh jenis tumbuhan berkayu dataran rendah kering, 2) mengidentifikasi tipe fotosintesisnya, 3) menganalisis pola pengelompokan adaptasi ekofisiologis sepuluh jenis tumbuhan berdasarkan struktur anatomi daun, dan 4) membahas implikasi adaptasi ekofisiologisnya terhadap iklim kering. Penelitian ini bermanfaat untuk mempelajari aspek kehidupan tumbuhan yang berkaitan dengan fotosintesis, respon dan adaptasi tumbuhan terhadap kondisi habitat dan perubahan iklim, serta pendugaan indikator perubahan iklim dengan mengelompokkan jenis-jenis tumbuhan berdasarkan adaptasi ekofisiologis yang terlihat pada karakter anatominya.

## BAHAN DAN CARA KERJA

Bahan yang digunakan dalam penelitian ini adalah semai sepuluh jenis tumbuhan lokal Indonesia dari habitat dataran rendah kering yang dikembangkan oleh UPT BKT Kebun Raya Purwodadi, Pasuruan, Jawa Timur (Tabel 1). Sepuluh jenis tumbuhan tersebut disemai dan ditumbuhkan dalam *polybag* berdiameter 10 cm, kemudian saat berumur 14 bulan dipindahkan ke dalam *polybag* berdiameter 20 cm. Kegiatan persemaian tumbuhan dilakukan di Rumah Kaca Unit Pembibitan, Kebun Raya Purwodadi.

Pengamatan struktur anatomi daun dilakukan pada semai tumbuhan berumur 20 bulan. Preparat anatomi daun dibuat dengan metode irisan segar sebanyak tiga ulangan. Sampel daun yang digunakan terdiri dari tiga macam daun yaitu

**Tabel 1.** Sepuluh jenis tumbuhan dataran rendah kering yang diteliti

No.	Nama jenis	Nama lokal	Suku	Persebaran *)
1.	<i>Barringtonia asiatica</i> (L.) Kurtz	Keben	Lecythidaceae	Afrika Timur, Asia Selatan, Asia Tenggara, Australia bagian utara hingga Kepulauan Pasifik.
2.	<i>Dracontomelon dao</i> (Blanco) Merr. dan Rolfe	Dau	Anacardiaceae	Asia Selatan, Asia Tenggara hingga Kepulauan Pasifik.
3.	<i>Heritiera littoralis</i> Aiton	Dungun	Sterculiaceae	Afrika Timur, Asia Selatan, Asia Tenggara, Australia bagian Utara hingga Kepulauan Pasifik.
4.	<i>Diospyros discolor</i> Willd.	Bisbul	Ebenaceae	Asia Tenggara, Taiwan, dan di daerah beriklim tropis.
5.	<i>Calophyllum inophyllum</i> L.	Nyamplung	Clusiaceae	Afrika Timur, Asia Selatan, Asia Tenggara, Australia bagian Utara hingga Kepulauan Pasifik.
6.	<i>Antidesma bunius</i> (L.) Spreng.	Buni, Wuni	Euphorbiaceae	Asia Selatan, Asia Tenggara hingga Australia bagian Utara.
7.	<i>Schleichera oleosa</i> (Lour.) Merr.	Kesambi	Sapindaceae	Himalaya, Srilanka, India dan China. Terintroduksi di Malaysia dan ternaturalisasi di Indonesia
8.	<i>Syzygium cumini</i> (L.) Skeels	Duwet, Juwet	Myrtaceae	Asia Selatan, Asia Tenggara hingga Australia. Saat ini banyak dibudidayakan di daerah beriklim tropis hingga subtropis.
9.	<i>Madhuca longifolia</i> (J.Koenig ex L.) J.F. Macbr.	Nyatoh	Sapotaceae	India, dan ternaturalisasi di beberapa negara di Asia Tenggara
10.	<i>Adenanthera pavonina</i> L.	Saga	Fabaceae	Asia Selatan, Asia Tenggara hingga Kepulauan Pasifik. Ternaturalisasi dan banyak dibudidayakan di Afrika.

\*) Verheij & Coronel (1992); Soerianegara dan Lemmens (1994); Lemmens dkk. (1995); Sosef dkk. (1998); Kundu (2011); Sikarwar (2002).

daun tua, sedang dan muda dari cabang utama (daun ke-2, ke-8 dan ke-15). Untuk semai yang memiliki jumlah daun yang berbeda diberlakukan urutan dengan interval yang sama disesuaikan dengan jumlah daun.

Daun dipotong pada bagian helai dan cabang tulang daun yang pertama dengan luas sekitar 1 cm<sup>2</sup>. Potongan daun direndam dalam alkohol 70 % selama 3 hari di dalam botol flakon untuk melarutkan klorofil. Potongan daun disisipkan di tengah irisan wortel yang berbentuk kotak. Wortel yang berisi potongan daun diiris tipis menggunakan *sliding microtome* dengan ketebalan 10-15 mm. Preparat irisan daun direndam di dalam larutan Kloral hidrat (C<sub>2</sub>H<sub>3</sub>Cl<sub>3</sub>O<sub>2</sub>) 50% untuk melarutkan sisa klorofil di dalam irisan daun selama 24 jam. Untuk jenis-jenis tumbuhan yang memiliki klorofil yang sulit larut, preparat direndam di dalam Kloral hidrat dan dipanaskan di atas *hot plate* selama 5-10 menit. Preparat anatomi kemudian diamati

di bawah mikroskop dengan perbesaran 10x10 dan difoto menggunakan *Optilab advance*. Program *Optilab Image Raster* digunakan untuk pengukuran ketebalan lapisan dan sel serta luas ruang antar sel.

Sampel daun yang digunakan untuk pembuatan preparat stomata sama dengan daun yang digunakan untuk pembuatan preparat melintang. Cetakan stomata diperoleh menggunakan lem *Alteco* yang dioleskan di permukaan bawah dan atas daun. Setelah lem *Alteco* mengering kemudian dilepaskan dari permukaan daun dengan hati-hati. Lapisan lem *Alteco* kering diletakkan pada gelas benda kemudian ditutup dengan gelas penutup. Preparat diamati di bawah mikroskop cahaya dengan perbesaran 10x10 dan 10x40 kemudian difoto menggunakan *Optilab advance*.

Laju transpirasi, konduktansi stomata dan laju fotosintesis tiap jenis tumbuhan diukur menggunakan alat *Portable Infrared Gas Exchange System* (LICOR 6400XP) di Laboratorium Ilmu

Tanaman, Fakultas Pertanian, Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta. Pengukuran dilakukan sebanyak satu kali, pada waktu siang hari antara pukul 10.00-12.00 WIB dengan mengambil 3 data dari 3 semai pada kondisi terpapar sinar matahari penuh. Tiga semai digunakan sebagai ulangan untuk masing-masing jenis (LI-COR Biosciences 2013).

Preparat anatomi melintang daun diamati karakternya mulai dari bagian paling luar ke dalam meliputi jaringan pelindung, jaringan penguat dan jaringan pengangkut sehingga diperoleh struktur penampang melintang daun. Struktur penampang melintang daun dideskripsikan secara kualitatif dan kuantitatif meliputi bentuk, tipe dan ukuran. Karakter ukuran berupa ketebalan, indeks, densitas, rasio dan luas. Karakter rasio palisade dengan ketebalan daun dan palisade dengan spons mesofil (P/T dan P/S) juga digunakan dalam penelitian ini untuk menggambarkan adaptasi jenis tumbuhan terhadap faktor-faktor lingkungan. Untuk menentukan tipe fotosintesis jenis tumbuhan, diamati ada tidaknya *bundle sheath* di sekeliling berkas pengangkutnya (Brown & Hattersley 1989; Terashima dkk. 2001; Fontenelle 1994).

Karakter kualitatif pada preparat stomata daun yang diamati yaitu posisi stomata dan bentuk stomata, sedangkan karakter kuantitatif yang diamati meliputi jumlah stomata, indeks stomata (IS) dan densitas stomata (D). Jumlah stomata dihitung dengan *counter* pada *Optilab Image Raster* yaitu rata-rata dari jumlah stomata pada 3 bidang pandang. Indeks stomata dan densitas stomata dihitung menggunakan rumus Royer (2001), sebagai berikut:

$$IS = \frac{\text{Jumlah stomata /mm}^2}{\text{Jumlah stomata /mm}^2 + \text{jumlah sel epidermis/mm}^2}$$

$$D = \text{Jumlah stomata/mm}^2$$

Data yang diperoleh dari pengamatan preparat anatomi daun baik kualitatif maupun kuantitatif dianalisis secara deskriptif untuk menjelaskan variasi karakter anatomi daun dan tipe fotosintesis antar jenis semai. Keseluruhan data tersebut kemudian dilakukan analisis pengelompokan (*clustering analysis*) dan analisis koordinat utama (*Principal Coordinates/PCo*) menggunakan software *Paleontological Statistics* (PAST) versi 1.94b.

Data karakter kualitatif dikuantifikasi terlebih dahulu melalui pemberian skor. Karakter dengan skala data biner diberikan skor (0=tidak ada, 1=ada); karakter dengan data nominal dan ordinal diberikan skor (0, 1, 2, 3, hingga ke-n). Data karakter kuantitatif diubah menjadi data skala interval (0, 1, 2, 3, hingga ke-n). Tidak ada pembobotan dalam pemberian skor dan skala interval (*unweighted*). Prosedur analisis pengelompokan menggunakan algoritma kelompok berpasangan (*paired group*) dengan koefisien persamaan Jaccard (Real & Vargas 1996). Prosedur analisis PCo menggunakan koefisien persamaan Jaccard, transformasi eksponen  $c=2$  (*default*) pada hubungan koordinat 1 terhadap koordinat 3. Nilai similaritas pengelompokan berkisar antara 0 hingga 1 (Hammer dkk. 2001).

Laju transpirasi, konduktansi stomata dan laju fotosintesis dianalisis untuk mengetahui beda nyata antar jenis menggunakan ANOVA dan uji lanjut Tukey pada tingkat kepercayaan 95%. Karakter-karakter anatomi penting yang muncul pada dendrogram dengan nilai IS tinggi dianalisis korelasinya dengan parameter laju transpirasi, konduktansi stomata dan laju fotosintesis pada tingkat kepercayaan 95%. Korelasi nyata pada nilai  $P<0,05$ .

## HASIL

### Struktur anatomi melintang daun

Sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti, masing-masing memiliki struktur anatomi daun yang khas. Beberapa jenis memiliki struktur yang tidak dimiliki oleh jenis yang lain diantaranya yaitu selubung sklerenkim, saluran dan sel sekretori serta kristal oksalat. Seluruh jenis tumbuhan yang diteliti tidak memiliki *bundle sheath* yang berupa selapis sel yang biasanya berukuran besar di sekeliling berkas pengangkut. Selain ada dan tidaknya struktur-struktur tertentu, karakter pada struktur yang dimiliki jenis tumbuhan yang diteliti bervariasi baik tipe, bentuk dan ukurannya (Tabel 2, Tabel 3, Gambar 1 & 2).

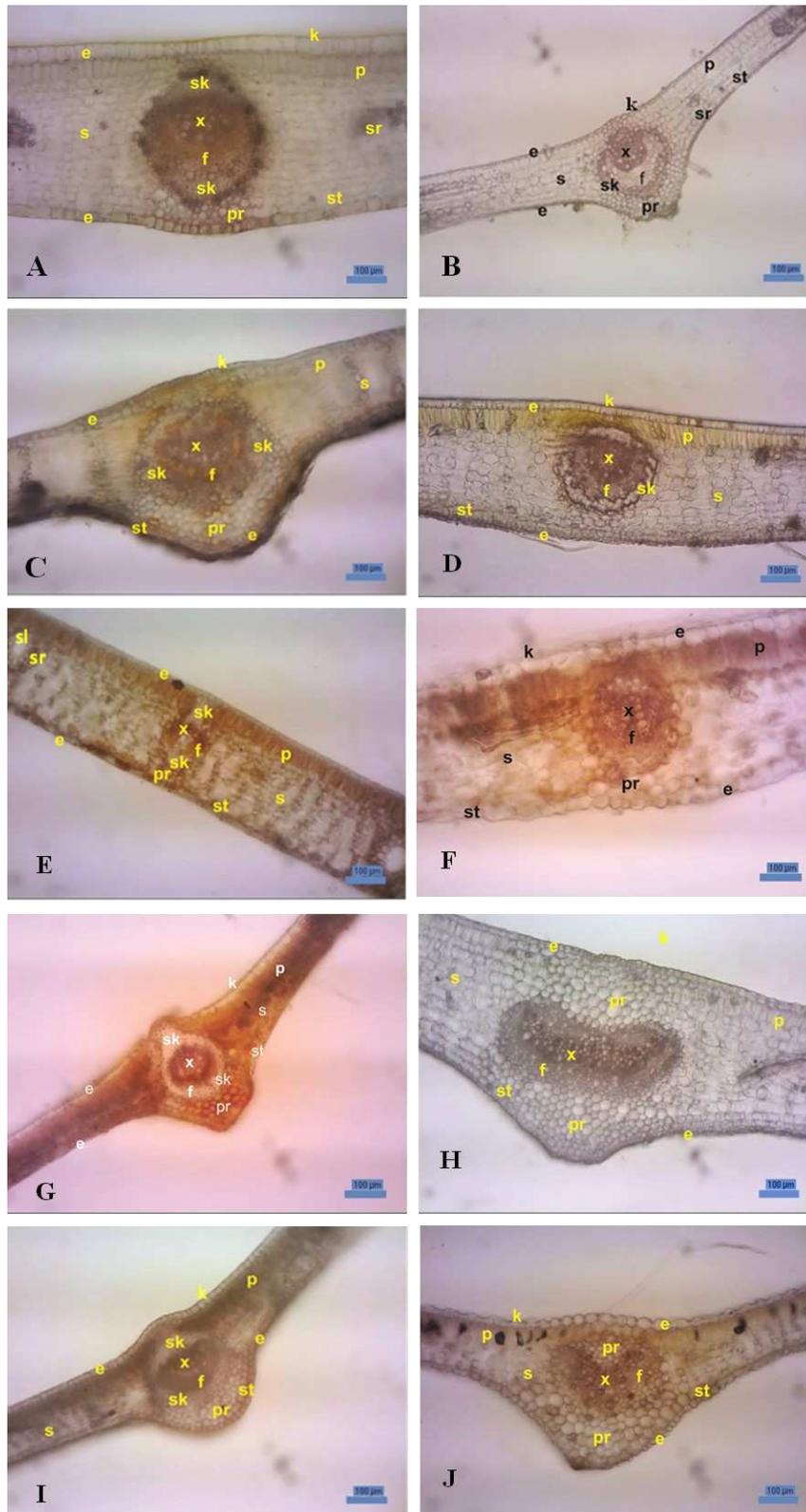
Sel epidermis pada sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti memiliki variasi bentuk yang cukup banyak, dari mulai pipih sampai membulat (Gambar 1). Hipodermis merupakan sel-sel yang terletak di sisi dalam jaringan epidermis. Pada

**Tabel 2.** Variasi karakter kualitatif struktur anatomi daun pada sepuluh jenis tumbuhan dataran rendah kering

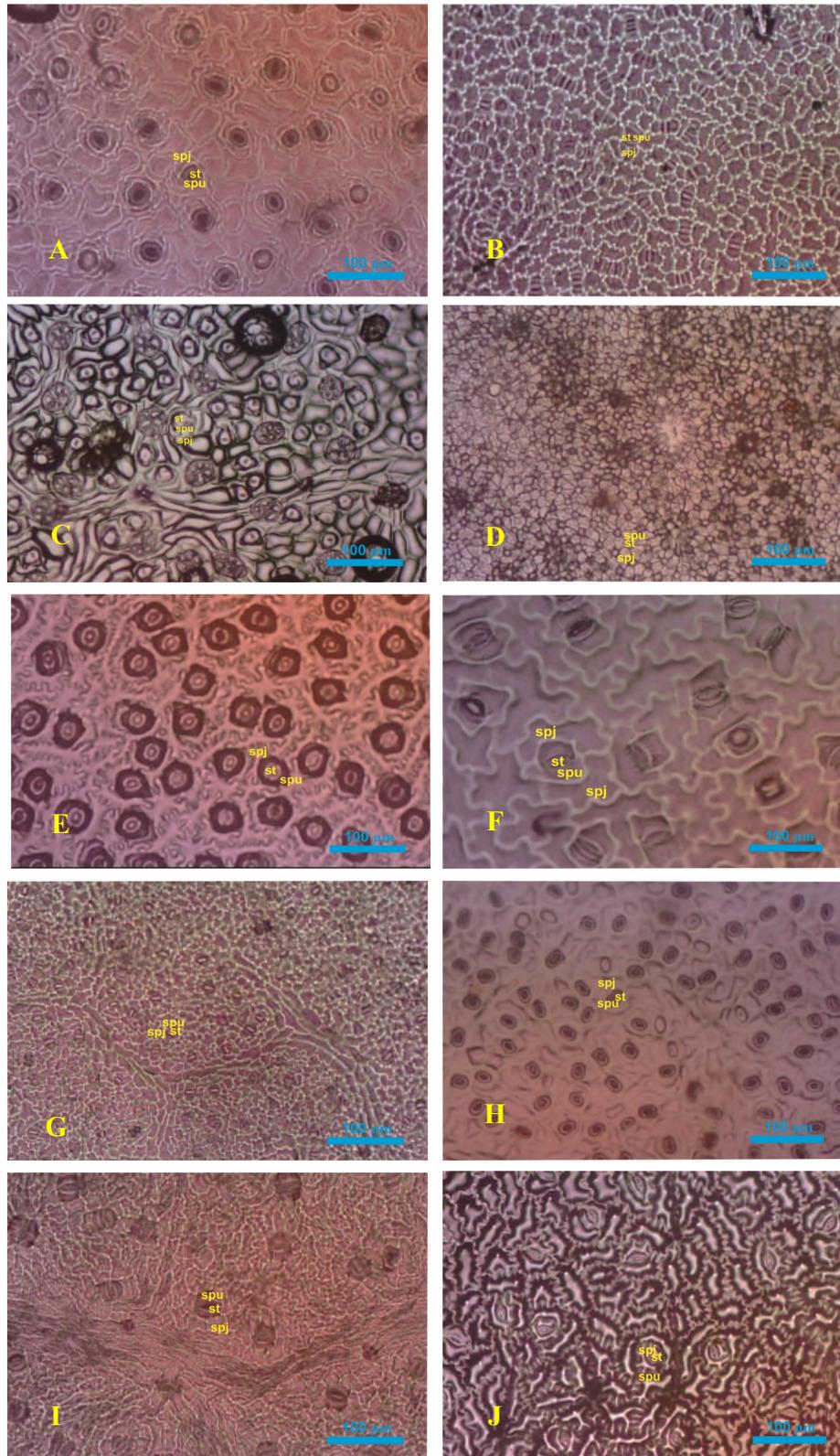
Karakter pembeda	<i>Barringtonia asiatica</i>	<i>Dracontomelon dao</i>	<i>Heritiera littoralis</i>	<i>Diospyros discolor</i>	<i>Calophyllum inophyllum</i>	<i>Antidesma bunius</i>	<i>Schleichera oleosa</i>	<i>Syzygium cumini</i>	<i>Madhuca longifolia</i>	<i>Adenantha pavonina</i>
<b>Stomata</b>	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik	Hipostomatik
<b>Tipe stomata</b>	Anisositik	Anomositik	Anisositik	Siklositik	Anomositik	Parasitik	Anomositik	Anisositik	Anomositik	Parasitik
<b>Hipodermis</b>	Tidak ada	Tidak ada	Ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada
<b>Jumlah lapis palisade</b>	Satu	Satu	Satu	Satu	Dua	Satu	Dua	Dua tidak lengkap	Satu	Dua tidak lengkap
<b>Bundle sheath</b>	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada
<b>Jumlah lapisan sklerenkim</b>	Dua	Dua	Tiga	Dua	Satu	Dua	Tiga	Tidak ada	Tiga	Tidak ada
<b>Sel sekretori</b>	Ada	Ada	Tidak ada	Ada	Ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Ada
<b>Kristal oksalat</b>	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada	Ada	Ada	Tidak ada	Ada	Tidak ada	Tidak ada	Tidak ada
<b>Posisi jaringan pengangkut</b>	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem	Xilem dikelilingi floem	Xilem di atas floem	Xilem di atas floem
<b>Ukuran sel epidermis atas terhadap bawah</b>	atas > bawah	atas = bawah	atas > bawah	atas > bawah	atas = bawah	atas > bawah	atas = bawah	atas > bawah	atas = bawah	atas > bawah
<b>Bentuk sel epidermis</b>	Persegi	Pipih	Bulat	Bulat	Prisma	Bulat	Prisma	Pipih	Prisma	Bulat
<b>Bentuk sel palisade</b>	Kecil	Kecil	Kecil	Kecil	Kecil	Besar	Besar	Kecil	Besar	Besar
	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang	memanjang

**Tabel 3.** Variasi karakter kuantitatif struktur anatomi daun pada sepuluh jenis tumbuhan dataran rendah kering

Karakter pembeda	<i>Barringtonia asiatica</i>	<i>Dracontomelon dao</i>	<i>Heritiera littoralis</i>	<i>Diospyros discolor</i>	<i>Calophyllum inophyllum</i>	<i>Antidesma bunius</i>	<i>Schleichera oleosa</i>	<i>Syzygium cumini</i>	<i>Madhuca longifolia</i>	<i>Adenantha pavonina</i>
<b>Ketebalan epidermis (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	47,84	10,59	18,43	20,78	11,96	45,49	12,16	29,41	13,33	20,39
<b>Ketebalan daun (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	443,14	109,8	215,69	301,96	266,67	392,16	121,57	333,33	168,63	152,94
<b>Ketebalan palisade (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	49,02	34,9	32,16	45,1	41,96	96,08	47,06	70,59	50,59	56,86
<b>Rasio palisade/total (P/T)</b>	11,08	31,81	14,94	14,94	15,7	24,58	38,94	21,12	30	37,18
<b>Ketebalan spons mesofil (<math>\mu\text{m}</math>)</b>	313,73	82,35	92,16	192,16	186,27	203,92	172,55	276,47	56,86	74,51
<b>Luas ruang intraselular (<math>\mu\text{m}^2</math>)</b>	0,33	0,21	16,67	10,67	5,5	18,33	0,32	4,3	12,33	10,67
<b>Indeks stomata</b>	0,22	0,18	0,21	0,32	0,22	0,18	0,13	0,26	0,06	0,15
<b>Densitas stomata (Stomata/<math>\text{mm}^2</math>)</b>	119,16	211,7	228,81	1068,01	115,36	50,71	280,15	285,86	50,71	76,06
<b>Rasio Palisade/spons (P/S)</b>	0,16	0,43	0,25	0,23	0,23	0,47	0,63	0,26	0,89	0,77



**Gambar 1.** Penampang melintang cabang tulang daun: A) *Barringtonia asiatica*, B) *Dracontomelon dao*, C) *Heritiera littoralis*, D) *Diospyros discolor*, E) *Calophyllum inophyllum*, F) *Antidesma bunius*, G) *Schleichera oleosa*, H) *Syzygium cumini*, I) *Madhuca longifolia*, J) *Adenantha pavonina*. Keterangan: k=kutikula, e=epidermis, st=stomata, p=palisade, s=jaringan spons, x=xilem, f=floem, sk=selubung sklerenkim, pr= parenkim, sr=sel sekretori, sl=saluran sekretori. Bar=100 µm



**Gambar 2.** Karakter stomata: A) *Barringtonia asiatica*, B) *Dracontomelon dao*, C) *Heritiera littoralis*, D) *Diospyros discolor*, E) *Calophyllum inophyllum*, F) *Antidesma bunius*, G) *Schleichera oleosa*, H) *Syzygium cumini*, I) *Madhuca longifolia*, J) *Adenanthera pavonina* L. Keterangan: spj= sel penjaga, spu= sel penutup, st= celah stomata. Bar=100  $\mu$ m

sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti, hanya jenis *Heritiera littoralis* yang memiliki hipodermis pada sisi adaksial dengan bentuk memanjang sampai membulat (Gambar 1 C).

Delapan jenis tumbuhan yang diteliti memiliki selubung sklerenkim yang terdiri dari sel-sel yang mengalami penebalan dinding (lignifikasi) dan memiliki lumen. Dua jenis lain, *Syzygium cumini* dan *Adenanthera pavonina* tidak memiliki selubung sklerenkim. Menurut Carlquist (1995), jaringan sklerenkim menunjukkan karakter tumbuhan berkayu yang memiliki daun *non-succulent* sehingga kedua jenis tersebut diindikasikan memiliki daun *succulent*. Selain itu, semakin banyak jumlah lapis sel sklerenkim maka kepadatan kayu semakin keras misalnya pada *Heritiera littoralis*, *Schleichera oleosa*, dan *Diospyros discolor* (Verheij & Coronel 1992).

Bentuk epidermis, ketebalan epidermis, ketebalan daun dan karakter-karakter terkait palisade mesofil dan spons mesofil memiliki keterkaitan dengan adaptasi tumbuhan terhadap naungan (*shade-adapted*) (Kim dkk. 2005; Terashima dkk. 2001; Wallis dan Forsdike 1938). Jenis-jenis *Barringtonia asiatica*, *Antidesma bunius* dan *Syzygium cumini* memiliki daun tebal dan jaringan mesofil yang terspesialisasi sehingga jenis-jenis tersebut teradaptasi pada lingkungan yang tidak teraungi (*sun-adapted*). Sedangkan, jenis *Dracontomelon dao* dan *Schleichera oleosa* memiliki daun tipis dan ruang antar sel sempit. Hal ini menunjukkan bahwa dua jenis tersebut teradaptasi pada naungan (*shade-adapted*).

Jenis *Adenanthera pavonina* memiliki daun relatif tipis, namun memiliki ruang antar sel yang luas. Ruang antar sel mendukung pertukaran gas pada proses fotosintesis. Hal inilah yang diduga mendukung jenis ini memiliki laju pertumbuhan cepat (*fast growing plant*) karena dengan memiliki kapasitas fotosintesis besar, produktivitas tumbuhan meningkat. Namun, hubungan ruang antar sel dengan kecepatan pertumbuhan perlu diuji melalui pola adaptasi karakter anatomi dengan laju fotosintesis dan kecepatan pertumbuhan relatif pada semua jenis tumbuhan yang diteliti.

### Struktur stomata daun

Stomata daun pada sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti bersifat hipostomatik, hanya terdapat di

permukaan bawah daun/abaksial (Gambar 2). Pada jenis tersebut, stomata tipe tenggelam dan menonjol tidak ditemukan. Tipe stomata sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti memiliki variasi yang tinggi (Gambar 2) dikarenakan berasal dari suku yang beragam (Tabel 1). *Barringtonia asiatica* memiliki tipe stomata anisositik, *Dracontomelon dao* anomositik, *Heritiera littoralis* anisositik, *Diospyros discolor* siklositik, *Calophyllum inophyllum* anomositik, *Antidesma bunius* parasitik, *Schleichera oleosa* anomositik, *Syzygium cumini* anisositik, *Madhuca longifolia* anomositik, dan *Adenanthera pavonina* parasitik. Tipe stomata menunjukkan karakter yang bersifat genetik dan evolutif. Jenis tumbuhan dalam satu suku tumbuhan memiliki tipe stomata tertentu, walaupun beberapa pengecualian ditemukan pada tumbuhan yang memiliki variasi tipe stomata dalam satu jenis (Fontenele 1994; Lack & Evans 2001).

Indeks stomata dan densitas stomata pada sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti bervariasi (Tabel 3). Indeks stomata dan densitas stomata menunjukkan adaptasi tumbuhan terkait dengan transpirasi dan aktivitas fotosintesis. Jenis yang memiliki densitas stomata yang tinggi mengalami kehilangan air yang tinggi melalui transpirasi sehingga kurang efisien dalam adaptasinya terhadap iklim kering. Berdasarkan hasil penelitian ini, jenis tumbuhan dengan transpirasi dan aktivitas fotosintesis paling efisien dengan indeks stomata dan densitas stomata paling rendah adalah *Madhuca longifolia* dan *Antidesma bunius* sedangkan yang paling kurang efisien adalah *Diospyros discolor*.

## PEMBAHASAN

### Tipe fotosintesis

Sepuluh jenis tumbuhan berkayu yang diteliti seluruhnya tergolong dalam tumbuhan bertipe fotosintesis C3 dikarenakan tidak ditemukan *bundle sheath* pada struktur anatomi daunnya (Tabel 2). Tumbuhan dengan tipe fotosintesis C3 lebih tidak efektif dalam fiksasi CO<sub>2</sub> dan memiliki produktivitas lebih rendah pada suhu udara tinggi dibandingkan dengan tumbuhan C4. Pada tumbuhan C4, fiksasi CO<sub>2</sub> yang dikatalisis oleh *PEP carboxylase* 30% lebih efektif dibandingkan dengan *Rubisco* pada tumbuhan C3. Selain mengkatalisis fiksasi CO<sub>2</sub>, *Rubisco* juga mengkatalisis

fiksasi O<sub>2</sub> (fotorespirasi) yang dapat menurunkan efektivitas fiksasi CO<sub>2</sub> dan produktivitas tumbuhan. Tumbuhan C3 yang mengalami fotorespirasi pada suhu udara tinggi akan menurun produktivitasnya. Tumbuhan yang memiliki tipe fotosintesis C4 diantaranya yaitu beberapa jenis tumbuhan dari suku Amaranthaceae, Asteraceae, Euphorbiaceae, Poaceae, Nyctaginaceae, Sapindaceae dan jenis *Shorea acuta* (Jack & Evans 2001; Solis & Ferruci 2006; Kenzo dkk. 2007 ).

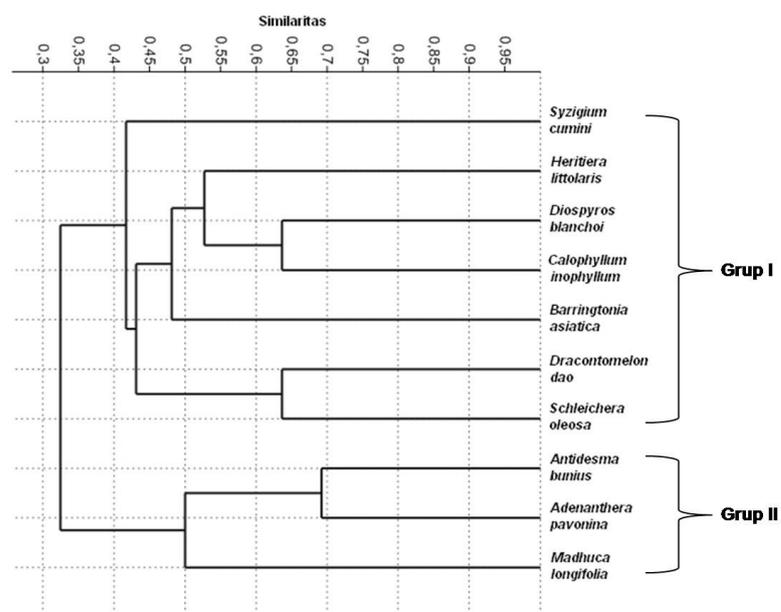
**Pola pengelompokan berdasarkan struktur anatomi daun**

Hasil analisis pengelompokan berdasarkan persamaan dan perbedaan karakter anatomi daun dari sepuluh jenis tumbuhan berkayu yang diteliti mengelompok ke dalam dua kelompok besar yang terpisah pada nilai similaritas 38%. Kelompok besar pertama (Grup I) terdiri dari 7 jenis yaitu *Syzygium cumini*, *Heritiera littoralis*, *Diospyros discolor*, *Calophyllum inophyllum*, *Barringtonia asiatica*, *Dracontomelon dao* dan *Schleichera oleosa* yang bergabung dengan nilai similaritas 49%. Pada Grup I, terdapat dua sub-grup yang memiliki nilai similaritas tinggi, yaitu *Diospyros discolor* dengan *Calophyllum inophyllum* (67,5%) dan *Dracontomelon dao* dengan *Schleichera oleosa* (67,5%). *Syzygium cumini*

tergabung dengan sub-grup kedua pada Grup I dengan nilai similaritas yang paling rendah (49% - 67,5%). Kelompok besar kedua (Grup II) terdiri dari 3 jenis yaitu *Antidesma bunius*, *Adenanthera pavonina* dan *Madhuca longifolia* dengan nilai similaritas 50% - 71%. *Antidesma bunius* dan *Adenanthera pavonina* membentuk sub-grup dengan nilai similaritas yang tinggi yaitu 71% (Gambar 3).

Tiga koordinat pertama dari hasil analisis koordinat utama (Pco) memiliki *eigenvalues* bervariasi dari 0,24 hingga 0,75 untuk 42,61%, 21,64% dan 13,52% dari total varian (kumulatif 77,77%). Hasil analisis PCo menunjukkan pola yang sama dengan analisis pengelompokan dua dimensi (Gambar 3) dimana sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti terbagi menjadi 2 kelompok besar (Grup I dan Grup II) pada ruang koordinat PCo. Hasil analisis PCo memberikan gambaran pola pengelompokan sepuluh jenis tumbuhan berdasarkan variasi set data karakter struktur anatomi daun dengan hubungan antar jenis yang lebih jelas pada lebih dari dua dimensi (Gambar 4).

Analisis pengelompokan juga dilakukan secara *two way* terhadap karakter anatomi daun yang kemudian dikaitkan dengan pola adaptasi ekofisiologisnya terhadap iklim kering, suhu dan intensitas cahaya yang cukup tinggi. Hasil

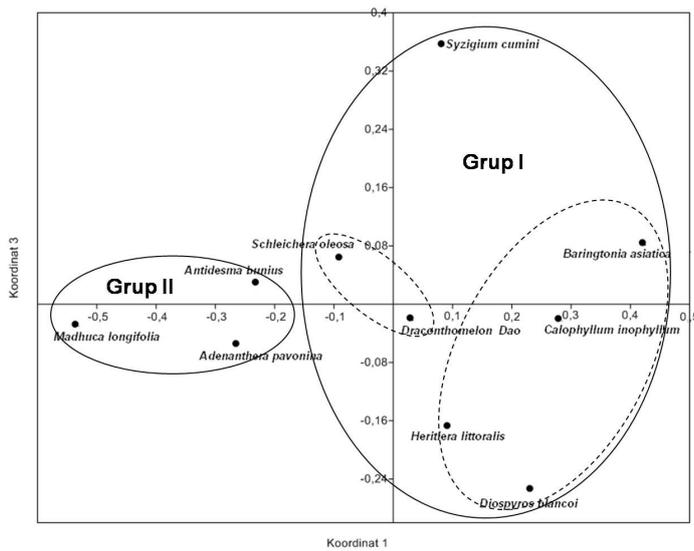


**Gambar 3.** Hasil analisis pengelompokan 10 jenis tumbuhan berkayu dataran rendah kering berdasarkan karakter anatomi daun

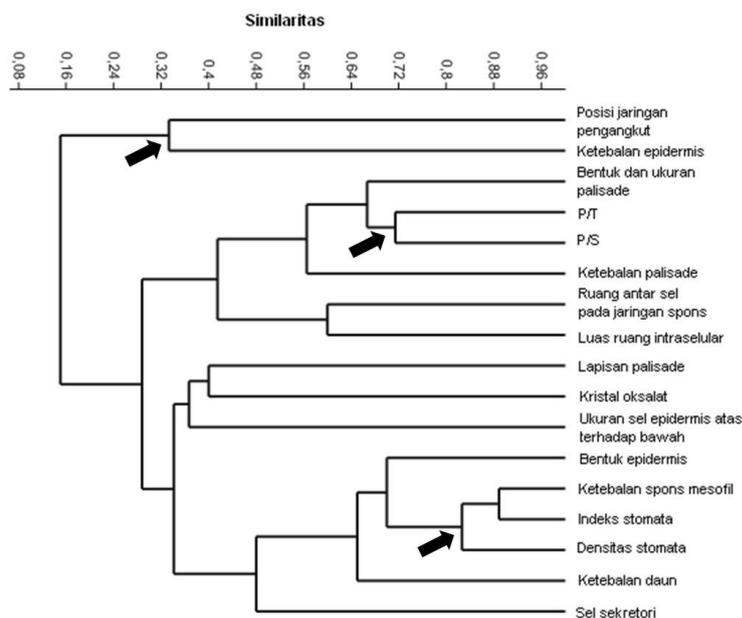
pengelompokan karakter menunjukkan bahwa karakter-karakter anatomi daun tertentu memiliki pengaruh yang lebih besar terhadap perbedaan pola adaptasi sepuluh jenis tumbuhan berkayu yang diteliti (Gambar 5).

Karakter posisi jaringan pengangkut dan ketebalan epidermis mengelompok dan terpisah

jauh dengan karakter lain dengan indeks Jaccard paling rendah (30%). Hal ini menunjukkan bahwa karakter-karakter tersebut pada jenis yang diteliti kurang berpengaruh terhadap pola pengelompokan jenis. Karakter ketebalan spons mesofil, indeks stomata dan densitas stomata mengelompok dengan indeks Jaccard yang paling tinggi (82%). Hal



**Gambar 4.** Hasil analisis koordinat utama (PCo) 10 jenis tumbuhan dataran rendah kering berdasarkan karakter anatomi daun



**Gambar 5.** Hasil analisis pengelompokan *two way* karakter anatomi daun pada 10 jenis tumbuhan berkayu dataran rendah kering

tersebut mengindikasikan bahwa ketiga karakter tersebut paling berpengaruh terhadap pola pengelompokan jenis pada sepuluh jenis tumbuhan berkayu yang diteliti. Indeks stomata dan densitas stomata serta adanya spesialisasi jaringan spons mesofil yang bervariasi berkaitan dengan adaptasinya terhadap iklim tropis kering terutama ke-mampuannya dalam mengurangi transpirasi akibat suhu dan intensitas cahaya tinggi.

Kelompok karakter lain yang memiliki indeks Jaccard tinggi adalah rasio P/T, rasio P/S dan bentuk serta ukuran palisade (66%). Rasio P/T dan rasio P/S menggambarkan tingkat spesialisasi jaringan palisade. Semakin tinggi nilai rasio maka palisade lebih terspesialisasi. Palisade yang terspesialisasi menunjukkan efektivitas tumbuhan dalam melakukan fotosintesis karena klorofil banyak terdapat pada jaringan palisade. Spesialisasi tersebut juga menunjukkan adaptasi tumbuhan terhadap paparan intensitas cahaya tinggi/tanpa naungan. Daun yang lebih banyak terpapar sinar matahari, memiliki jaringan palisade yang lebih terspesialisasi (Kim dkk. 2005 ; Rizki dkk. 2015). Jenis tumbuhan yang lebih adaptif terhadap paparan intensitas cahaya tinggi dengan nilai P/T tertinggi adalah *Madhuca longifolia* sedangkan yang paling kurang adaptif adalah *Barringtonia asiatica*. Jenis tumbuhan yang lebih adaptif terhadap paparan intensitas cahaya tinggi dengan nilai rasio P/S tertinggi adalah *Schleichera oleosa* sedangkan yang paling kurang adaptif adalah *Barringtonia asiatica*.

#### **Implikasi adaptasi terhadap iklim tropis kering**

Berdasarkan hasil analisis pengelompokan (Gambar 3 & Gambar 4) dan analisis koordinat utama (Gambar 5) diketahui bahwa karakter struktur anatomi daun dapat digunakan untuk menduga pola adaptasi tumbuhan terhadap faktor-faktor lingkungan. Sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti memiliki pola variasi dalam adaptasinya terhadap iklim tropis kering, paparan intensitas cahaya tinggi/tanpa naungan dan aktivitas fotosintesis. Jenis-jenis yang diteliti melakukan adaptasi terhadap iklim tropis kering yang terlihat pada karakter bentuk dan ukuran palisade, indeks stomata dan densitas stomata;

sedangkan karakter ketebalan spons mesofil, rasio P/T dan rasio P/S mengindikasikan adaptasi jenis tumbuhan terhadap paparan sinar matahari dan aktivitas fotosintesis untuk mempertahankan produktivitasnya.

Hasil analisis korelasi karakter densitas stomata dengan parameter yang menggambarkan tingkat kehilangan air melalui daun (tingkat kepercayaan 95%) menunjukkan bahwa tidak ada hubungan antara densitas stomata dengan konduktansi stomata, namun densitas stomata memiliki hubungan positif dengan laju transpirasi (Tabel 4). Hal ini menunjukkan bahwa semakin rendah densitas stomata, laju transpirasi semakin rendah dan air yang hilang dari daun semakin sedikit. Jenis tumbuhan yang mampu meminimalkan kehilangan air memiliki peran penting dalam konservasi air.

Grup II yang terdiri atas jenis *Antidesma bunius*, *Madhuca longifolia* dan *Adenantha pavonina* memiliki adaptasi yang cukup tinggi terhadap iklim tropis kering. Ketiga jenis tumbuhan tersebut memiliki densitas stomata rendah yaitu masing-masing 50,71; 50,71 dan 76,06 /mm<sup>2</sup> lebih rendah dari densitas stomata jenis-jenis yang tumbuh di lingkungan semi gurun, *Artemisia ordosica* dan *A. sphaerocephala* (86,8/mm<sup>2</sup>). Hasil ini didukung oleh nilai laju transpirasi yang menggambarkan kehilangan uap air setiap mm<sup>2</sup> ketiga jenis yang rendah (Dong & Zhang 2001). Jenis yang memiliki laju transpirasi rendah dan luas daun sempit memiliki adaptasi yang lebih baik terhadap iklim tropis kering. Berdasarkan penelitian ini dapat disimpulkan bahwa *Antidesma bunius* memiliki tingkat kehilangan air paling rendah dan memiliki peran baik dalam konservasi air.

Jenis-jenis yang mengelompok dalam Grup I memiliki pola kurang adaptif terhadap iklim tropis kering. Berdasarkan karakter anatomi daunnya jenis *Diospyros discolor* memiliki kesamaan yang tinggi dengan *Calophyllum inophyllum* (Sub-grup I) serta dimungkinkan memiliki pola adaptasi terhadap kondisi naungan dan peningkatan efektivitas fotosintesis dengan memiliki karakter ketebalan daun, spons mesofil dan rasio P/T serta rasio P/S yang hampir sama. *Dracontomelon dao* memiliki kesamaan struktur anatomi yang tinggi dengan *Schleichera oleosa* (Sub-grup II). Karakter ketebalan daun dan luas ruang intraseluler dua jenis tersebut hampir sama yang

mengindikasikan bahwa dua jenis tersebut memiliki kesamaan pola adaptasi terhadap naungan dan efektifitas fotosintesis. Hasil tersebut didukung dengan nilai laju fotosintesis dua jenis tersebut yang tinggi dan berada pada kisaran yang sama (223,67 dan 224  $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{dtk}$ ). Jenis *Heritiera littoralis* dan *Barringtonia asiatica* (Sub-grup II) memiliki kesamaan pola adaptasi terhadap iklim tropis kering ditunjukkan oleh indeks stomata yang berada pada kisaran yang sama. *Syzygium cumini* memiliki jarak yang paling jauh, namun memiliki kemiripan pola adaptasi tergabung dengan jenis-jenis di dalam Grup I. *Syzygium cumini* memiliki densitas stomata tinggi yang menunjukkan bahwa jenis ini tidak beradaptasi dengan baik terhadap iklim kering dan kurang baik untuk konservasi air.

Hasil analisis korelasi karakter anatomi yang menggambarkan adaptasi tumbuhan terhadap naungan dengan laju fotosintesis menunjukkan tidak adanya hubungan yang nyata (Tabel 5). Struktur anatomi sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti memiliki pola adaptasi terhadap iklim tropis kering namun kurang beradaptasi dengan kondisi lingkungan lain seperti naungan dan peningkatan aktivitas fotosintesis. Pola peningkatan aktivitas fotosintesis yang berhubungan dengan

struktur anatomi daun hanya terlihat pada beberapa jenis tertentu seperti *Dracontomelon dao* dan *Schleichera oleosa*.

Densitas stomata merupakan salah satu karakter fenotipik yang plastis. Karakter ini dapat berubah seiring perubahan kondisi lingkungan. Semakin tinggi suhu lingkungan dan menurunnya kadar air maka densitas stomata akan semakin rendah. Sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti memiliki stomata abaksial saja (banyak jenis tumbuhan lainnya yang memiliki stomata abaksial dan adaksial), hal ini menunjukkan adaptasi tumbuhan untuk meminimalkan kehilangan air melalui transpirasi.

Pada kisaran geografi lain, karakter ini dapat saja berbeda. Senada dengan hasil penelitian terdahulu, hasil penelitian ini menunjukkan bahwa struktur anatomi khususnya densitas stomata memiliki arti penting untuk melihat peran tumbuhan dalam mengkonservasi air terutama di lingkungan tropis kering dimana ketersediaan air terbatas dan temperatur cenderung tinggi tiap tahun. Karena plastisitasnya, karakter ini juga dapat dijadikan indikator perubahan iklim karena dapat menunjukkan respon nyata pada perubahan lingkungan yang kecil (Redmann 1985; Xu & Zhou 2008).

**Tabel 4.** Laju transpirasi, konduktansi stomata, laju fotosintesis dan luas daun 10 jenis tumbuhan berkayu beserta hasil analisis ANOVA dan uji lanjut Tukey pada tingkat kepercayaan 95%

Jenis tumbuhan	Laju transpirasi (mmol H <sub>2</sub> O/m <sup>2</sup> /dtk)	Konduktansi stomata (mol H <sub>2</sub> O/m <sup>2</sup> /dtk)	Laju fotosintesis ( $\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{dtk}$ )	Luas daun (cm <sup>2</sup> )
<i>Barringtonia asiatica</i>	0,00117±0,00077 b	1,23x10 <sup>-5</sup> ± 1,7x10 <sup>-5</sup> c	229±11,14 ab	497,49 d
<i>Dracontomelon dao</i>	0,00367±0,00118 a	8,09 x10 <sup>-5</sup> ±0,1 x10 <sup>-5</sup> ab	223,67±6,6 ab	2008 bc
<i>Heritiera littoralis</i>	0,0031±0,00042 ab	3,82x10 <sup>-6</sup> ±0,1 x10 <sup>-7</sup> c	248,33±18,2 a	3218,3 ab
<i>Diospyros discolor</i>	0,00394±0,00013 a	4,7 x10 <sup>-6</sup> ±0,1 x10 <sup>-7</sup> c	105,77±9,9 c	1066,16 c
<i>Calophyllum inophyllum</i>	0,00144±0,00076 b	4,44 x10 <sup>-5</sup> ±2,1x10 <sup>-6</sup> bc	215±30,4 ab	1146,93 c
<i>Antidesma bunius</i>	0,00126±9,78 x10 <sup>-5</sup> b	3,42 x10 <sup>-5</sup> ± 2,1x10 <sup>-6</sup> bc	235,33±2,5 a	947,91 c
<i>Schleichera oleosa</i>	0,0039±0,00064 a	1,29 x10 <sup>-5</sup> ± 2,9x10 <sup>-5</sup> a	224±36,75 ab	1130,13 c
<i>Syzygium cumini</i>	0,0026±0,00067 ab	6,73 x10 <sup>-5</sup> ±1,52x10 <sup>-5</sup> b	228,33±1,15 ab	455,75 d
<i>Madhuca longifolia</i>	0,00117±0,00028 b	7,91 x10 <sup>-5</sup> ± 2,8x10 <sup>-5</sup> ab	90,3±15,6 c	2814,2 ab
<i>Adenanthera pavonina</i>	0,00252±0,0012 ab	4,97 x10 <sup>-5</sup> ±3,1x10 <sup>-6</sup> bc	195±24,3 b	4610,67 a

**Tabel 5.** Hasil analisis korelasi karakter anatomi yang berhubungan dengan adaptasi jenis-jenis tumbuhan pada tingkat kepercayaan 95% (Beda nyata pada P<0,05).

Karakter yang dianalisis	Nilai kemungkinan (P)	Hubungan
Densitas stomata dan konduktansi stomata	0,178	Tidak beda nyata
Densitas stomata dan laju transpirasi	0,0001	Korelasi positif
Indeks stomata dan laju transpirasi	0,196	Tidak beda nyata
Ketebalan spons mesofil dan laju fotosintesis	0,38	Tidak beda nyata
Rasio P/T dan laju fotosintesis	0,858	Tidak beda nyata
Rasio P/S dan laju fotosintesis	0,836	Tidak beda nyata

## KESIMPULAN

Sepuluh jenis tumbuhan yang diteliti memiliki pola variasi dalam adaptasinya terhadap iklim tropis kering, paparan intensitas cahaya tinggi/tanpa naungan dan aktivitas fotosintesis. Jenis tumbuhan pada Grup II (*Antidesma bunius*, *Madhuca longifolia* dan *Adenanthera pavonina*) memiliki pola adaptasi terhadap iklim tropis kering yang relatif lebih tinggi dibandingkan Grup I (*Diospyros discolor*, *Calophyllum inophyllum*, *Dracontomelon dao*, *Schleichera oleosa*, *Heritiera littoralis*, *Barringtonia asiatica* dan *Syzygium cumini*). Beberapa karakter struktur anatomi daun meliputi bentuk dan ukuran palisade, indeks stomata, densitas stomata, ketebalan spons mesofil, rasio P/T dan rasio P/S merupakan karakter penting yang dapat digunakan sebagai indikator perubahan faktor lingkungan; terutama densitas stomata sebagai indikator perubahan iklim tropis kering.

## DAFTAR PUSTAKA

- Abrams, MD., ME. Kubiske & SA. Mostoller. 1994. Relating wet and dry year ecophysiology to leaf structure in contrasting temperate tree species. *Ecology* 75 (1): 123-133.
- Bercu, R., L. Broasca & R. Popoviciu. 2010. Comparative anatomical study of some Gymnospermae species leaves. *Botanica Serbica* 34 (1): 21-28.
- Brown, RH & PW. Hattersley. 1989. Leaf anatomy of C3-C4 species as related to evolution of C4 photosynthesis. *Plant Physiol.* 91: 1543-1550.
- Castro-Díez, P., JP. Puyravaud & JHC. Cornelissen. 2000. Leaf structure and anatomy as related to leaf mass per areavariation in seedlings of a wide range of woody plant species and types. *Oecologia* 124:476-48.
- Carlquist, S. 1995. Wood anatomy of caryophyllaceae: ecological, habital, systematic, and phylogenetic implications. *Aliso* 14(1): 1-17.
- Dong, X. & X. Zhang. 2001. Some observations of the adaptations of sandy shrubs to the arid environment in the Mu Us Sandland: leaf water relations and anatomic features. *Journal of Arid Environment.* 48: 41-48.
- Datta, PC. & A. Dasgupta . 1977. Comparison of vegetative anatomy of Piperales. II. Leaf. *Acta Biologica Academiae Scientiarum Hungaricae* 28(1):97-110.
- Edwards, G. & DA. Walker. 1983. C3, C4: Mechanism Cellular and Environmental Regulation of photosynthesis. University of California Press. Los Angeles.
- Fahn, A . 1982. Plant anatomy, 3rd edn. Pergamon Press. Oxford. pp 75-288.
- Fontenelle, GB. 1994. Foliar anatomy and micro-morphology of eleven species of *Eugenia* L. (Myrtaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society* (1994) 115: II 1-133.
- Güvenç, A., MM. Hürkul & A. Erdem. 2011. The leaf anatomy of naturally distributed *Juniperus* L. (Cupressaceae) species in Turkey. *Turkish Journal of Botany* 35: 251-260.
- Hammer, Ø., DAT. Harper & PD. Ryan. 2001. PAST: Palentological Statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologica Electronica* 4(1): 1-9.
- Hopkins, WG. 1995. *Introduction to Plant Physiology* 2nd edition. John Wiley dan Sons, Inc. Pp: 255-265.
- Jack, AJ & DE. Evans. 2001. Instant Notes Plant Biology. BIOS Scientific Publishers Ltd. Oxford. Pp: 135-154.
- Kenzo, T., Ichie, T., Watanabe, Y. & Hiromi, T. 2007. Ecological distribution of homobaric and heterobaric leaves in tree species of Malaysian lowland tropical rainforest. *American Journal of Botany* 94(5): 764-775.
- Kim, G-T, S.Yano, T. Kozuk & H. Tsukaya. 2005. Photomorphogenesis of leaves: shade-avoidance and differentiation of sun and shade leaves. *Photochemical and Photobiological Science.* 4:7 70-774.
- Ku, MSB., RK. Monson, RO. Littlejohn JR., H. Nakamoto, DB. Fisher & GE. Edwards. 1983. Photosynthetic Characteristics of C3-C4 Intermediate Flaveria Species. *Plant Physiol.* 71: 944-948.
- Kundu, M. 2011. *Schleichera oleosa* (Lou.) Oken.. Seed Leaflet [http://curis.ku.dk/ws/files/34317454/Schleichera\\_oleosa](http://curis.ku.dk/ws/files/34317454/Schleichera_oleosa)

- \_.pdf. Diakses tanggal 13 April 2016.
- Lack, AJ. & DE. Evans. 2001. *Instant Notes of Plant Biology*. BIOS Scientific Publishers Limited. Oxford.
- Lemmens, RHMJ., I. Soerianegara & WC. Wong. 1995. *Plant Resources of South-East Asia No. 5(2)*. Timber trees: Minor commercial timbers. Prosea Foundation. Bogor.
- LI-COR Biosciences. 2013. *LI-6400XT System, Photosynthesis, Fluorescence, Respiration*. www.licor.com/6400XT. Diakses tanggal 24 Agustus 2014.
- Nelson, DL. & MM. Cox. 2004. *Lehninger Principles of Biochemistry* Fourth Edition. www.whfreeman.com/lehninger4e.
- Real, R. & JM. Vargas. 1996. The propalistic of Jaccard's index of similarity. *Systematic Biology* 45(3): 380-385.
- Redmann, RE. 1985. Adaptation of grasses to water stress-leaf rolling and stomate distribution. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 72: 833-842.
- Rizki, FS., T. Chikmawati & Rugayah. 2015. *Freycinetia* of Mount Nyiut and Palung, West Kalimantan based on Leaf Anatomical Characters. *Jurnal Biologi Indonesia* 11 (1):155-162.
- Royer, DL. 2001. Stomatal density and stomatal index as indicators of paleoatmospheric CO<sub>2</sub> concentration. *Review of Palaeobotany and Palynology* 114: 1-28.
- Scheiter, S. & SI. Higgins. 2009. Impacts of climate change on the vegetation of Africa: an adaptive dynamic vegetation modelling approach. *Global Change Biology* 15: 2224-2246.
- Sikarwar, RLS. 2002. Mahua [*Madhuca longifolia* (Koen) MacBride]- A paradise tree for the tribals of Madhya Pradesh. *Indian Journal of Traditional Knowledge* 1(1): 87-92.
- Soerianegara, I. & RHMJ. Lemmens. 1994. *Plant Resources of South-East Asia No. 5 (1)*. Timber trees: Major commercial timbers. Prosea Foundation. Bogor.
- Solis, SM. and Ferrucci, MS. 2006. Comparative leaf morpho-anatomical studies of two south american species of cardiospermum (Sapindaceae) with special reference to adaxial domatia. *BLUMEA* 51: 153-164.
- Sosef, MSM., LT. Hong & S. Prawirohatmodjo. 1998. *Plant Resources of South-East Asia No. 5(3)*. Timber trees: lesser-known timbers. Backhuys Publisher. Leiden.
- Terashima, I., S-I Miyazawa & YT. Hanba. 2001. Why are sun leaves thicker than shade leaves?- Consideration based on analyses of CO<sub>2</sub>, diffusion in the leaf. *Journal Plant Res.* 114: 93-105.
- Verheij, EWM. & RE. Coronel. 1992. *Plant Resources of South-East Asia No. 2*. Edible fruit and nuts. Prosea Foundation. Bogor.
- Wallis, TE. & JL. Forsdike. 1938. Palisade ratio. Its value for detecting certain adulterants of Belladonna leaf and Stramonium, especially *Scopolia carniolica* and *Solanum nigrum*. *Quarterly Journal of Pharmacy and Pharmacology*. 11: 700-8.
- Whitten, AJ., M. Mustafa & GS. Henderson. 1987. *Ekologi Sulawesi*. Gadjah Mada University Press. Hal 366-538.
- Xu, Z. & G. Zhou. 2008. Responses of leaf stomatal density to water status and its relationship with photosynthesis in a grass. *Journal of Experimental Botany* 59: 3317-3325.