

Hubungan antara Kerapatan Stomata dengan Ketahanan Kekeringan pada Somaklon Padi Gajahmungkur, Towuti, dan IR 64

The relation between stomata index and drought resistant at rice somaclones of Gajahmungkur, Towuti, and IR 64

ENDANG GATI LESTARI*

Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumberdaya Genetik Pertanian (Balitbiogen), Bogor 16111.

Diterima: 19 Juli 2005. Disetujui: 29 Agustus 2005.

ABSTRACT

Plant response to drought stress depends on the physiological and biochemical response of the individual plant. Plant resistant toward the drought stress is controlled by so many genes that identification toward the drought stress resistant plant could use one or several characters related to drought. In order to find out the relationship between stomata density and the drought stress resistant plant, observation on the stomata density at the lower leaf epidermis of various rice (*Oryza sativa* L.) somaclones originated from radiated callus using gamma ray. The observed varieties are Gajahmungkur, Towuti, and IR 64. The plant observed is the ones selected drought resistant by using PEG, root penetration test to paraffin layer, and proline content test. Stomata density observation on several somaclone shows that the radiation treatment to the three varieties may change the stomata width, length and density. Stomata with the lower density than the control shows the higher resistant to the drought viewed from the variable of filled grain, at the stress treatment given in the experiment. Gajahmungkur variety, which is basically higher land rice, has the lower density of stomata than that of Towuti and IR 64. In conclusion, the stomata density can be applied as one indicator on the stress resistant level of rice.

© 2006 Jurusan Biologi FMIPA UNS Surakarta

Key words: stomata, drought resistant, rice (*Oryza sativa* L.).

PENDAHULUAN

Air di dalam jaringan tanaman selain berfungsi sebagai penyusun utama jaringan yang aktif mengadakan kegiatan fisiologis, juga berperan penting dalam memelihara turgiditas yang diperlukan untuk pembesaran dan pertumbuhan sel (Kramer, 1963). Peranan yang penting ini menimbulkan konsekuensi bahwa secara langsung atau tidak langsung defisit air tanaman akan mempengaruhi semua proses metabolisme dalam tanaman yang mengakibatkan terganggunya proses pertumbuhan (Pugnaire dan Pardos, 1999). Menurut Kramer (1963) kekurangan air di dalam jaringan tanaman dapat disebabkan oleh kehilangan air yang berlebihan pada saat transpirasi melalui stomata dan sel lain seperti kutikula atau disebabkan oleh keduanya. Namun lebih dari 90% transpirasi terjadi melalui stomata di daun. Selain berperan sebagai alat untuk penguapan, stomata juga berperan sebagai alat untuk pertukaran CO₂ dalam proses fisiologi yang berhubungan dengan produksi. Stomata terdiri atas sel penjaga dan sel penutup yang dikelilingi oleh beberapa sel tetangga (Fahn, 1982). Mekanisme menutup dan membukanya stomata tergantung dari tekanan turgor sel tanaman, atau karena perubahan konsentrasi karbondioksida, berkurangnya cahaya dan hormon asam absisat (Lakitan, 1996).

Stomata berperan penting sebagai alat untuk adaptasi

tanaman terhadap cekaman kekeringan. Pada kondisi cekaman kekeringan maka stomata akan menutup sebagai upaya untuk menahan laju transpirasi. Senyawa yang banyak berperan dalam membuka dan menutupnya stomata adalah asam absisat (ABA). ABA merupakan senyawa yang berperan sebagai sinyal adanya cekaman kekeringan sehingga stomata segera menutup (Pugnaire dan Pardos, 1999). Beberapa tanaman beradaptasi terhadap cekaman kekeringan dengan cara mengurangi ukuran stomata dan jumlah stomata (Price dan Courtois, 1991). Mekanisme membuka dan menutup stomata pada tanaman yang toleran terhadap cekaman kekeringan sangat efektif sehingga jaringan tanaman dapat menghindari kehilangan air melalui penguapan (Price dan Courtois, 1991; Pugnaire dan Pardos, 1999).

Mekanisme toleransi pada tanaman sebagai respon adanya cekaman kekeringan meliputi (i) kemampuan tanaman tetap tumbuh pada kondisi kekurangan air yaitu dengan menurunkan luas daun dan memperpendek siklus tumbuh, (ii) kemampuan akar untuk menyerap air di lapisan tanah paling dalam, (iii) kemampuan untuk melindungi meristem akar dari kekeringan dengan meningkatkan akumulasi senyawa tertentu seperti glisin, betain, gula alkohol atau prolin untuk *osmotic adjustment* dan (iv) mengoptimalkan peranan stomata untuk mencegah hilangnya air melalui daun (Nguyen *et al.*, 1997). Dengan adanya *osmotic adjustment* tersebut memungkinkan pertumbuhan tetap berlangsung dan stomata tetap membuka.

Dari penghitungan kerapatan stomata pada somaklon padi (*Oryza sativa* L.) yang dianggap tahan kekeringan hasil seleksi *in vitro* ini diharapkan dapat diidentifikasi

▼ Alamat korespondensi:

Jl. Tentara Pelajar 3A Bogor 16111.
Tel. +62-251- 337975, Fax. +62-251-338820
e-mail: borif@indo.net.id

somaklon yang tahan kekeringan. Perbaikan genetik tanaman yang toleran kekeringan memerlukan identifikasi yang berhubungan dengan mekanisme ketahanan kekeringan yang bermanfaat untuk seleksi pada populasi yang besar (Blum dan Ebercon, 1981).

Tujuan penelitian adalah untuk melihat hubungan antara kerapatan stomata dengan ketahanan terhadap kekeringan pada somaklon padi hasil radiasi dan seleksi *in vitro*. Hasil penelitian diharapkan dapat memberikan informasi kriteria seleksi ketahanan tanaman padi terhadap kekeringan.

BAHAN DAN METODE

Bahan tanaman yang diamati adalah berbagai somaklon varietas Gajahmungkur, Towuti dan IR 64 hasil radiasi dan seleksi *in vitro*. Penelitian dilaksanakan di laboratorium Balai Besar Penelitian dan Pengembangan Bioteknologi dan Sumber daya Genetik Pertanian Bogor, dari bulan Januari s.d. Nopember 2004. Somaklon Gajahmungkur diamati sebanyak 5 nomor, Towuti 5 nomor dan IR 64 sebanyak 6 nomor, sebagai kontrol digunakan tanaman induk tanpa perlakuan radiasi dan seleksi.

Perlakuan radiasi yang diberikan pada eksplan kalus sebagai berikut: pada varietas Gajahmungkur dan Towuti sebesar 1000, 1500 dan 2000 rad sedangkan pada varietas IR 64 sebesar 300, 500, 700 rad, dan seleksi *in vitro* menggunakan (0, 5, 10 dan 15% PEG). Tunas yang didapatkan kemudian ditanam di rumah kaca untuk diseleksi yang tahan kekeringan.

Tanaman hasil seleksi *in vitro* tersebut diseleksi terhadap kekeringan dengan mengecambahkan benih menggunakan larutan PEG (BM 6000) 20% untuk memberikan stres osmotik. Benih yang berkecambah kemudian diseleksi lebih lanjut dengan uji daya tembus akar pada lapisan lilin. Somaklon yang dianggap mempunyai ketahanan terhadap kekeringan kemudian diuji kandungan prolina dan dilanjutkan dengan perlakuan cekaman kekeringan di rumah kaca. Dari seleksi tersebut didapatkan beberapa somaklon yang diduga tahan terhadap kekeringan. Beberapa nomor diambil sebagai sampel untuk diamati kerapatan stomatanya.

Pengamatan indeks stomata pada daun tersebut dilakukan dengan cara sebagai berikut: daun difiksasi dalam alkohol 70%, kemudian larutan fiksatif dibuang diganti dengan akuades. Selanjutnya direndam dalam larutan HNO₃ 25% selama 15-30 menit untuk menghancurkan jaringan mesofil. Sebelum disayat menggunakan silet, daun tersebut terlebih dahulu dicuci menggunakan akuades. Untuk menghilangkan klorofil dari mesofil yang terikat, sayatan epidermis direndam dalam larutan bayclin selama 1-5 menit kemudian dicuci menggunakan akuades. Sayatan epidermis yang telah didapatkan kemudian diwarnai dengan pewarna safranin selama satu menit kemudian dicuci menggunakan akuades. Sediaan berupa lapisan epidermis diletakkan di atas gelas obyek kemudian ditetesi gliserin 10% dan ditutup dengan gelas penutup.

Peubah yang diamati: jumlah stomata tiap bidang pandang, panjang serta lebar stomata. Penghitungan dilakukan pada 10 bidang pandang yang berbeda.

Berikut rumus penghitungan stomata:

$$\text{Kerapatan stomata} = \frac{\text{Jumlah stomata}}{\text{Satuan luas bidang pandang}}$$

$$\text{Indeks stomata} = \frac{\text{Jumlah stomata}}{\text{Jumlah stomata} + \text{sel epidermis}}$$

HASIL DAN PEMBAHASAN

Pengamatan pada epidermis daun bagian bawah dari varietas Gajahmungkur, Towuti dan IR 64, menunjukkan bahwa susunan epidermis permukaan bagian bawah daun terdiri atas stomata, sel panjang, sel silika, dan sel gabus. Sel penutup pada kedua permukaan berbentuk halter dan tersusun dalam deretan sejajar (Gambar 1). Varietas Gajahmungkur mempunyai stomata dengan kerapatan paling rendah, identifikasi yang telah dilakukan oleh Suardi (1998) menunjukkan bahwa Gajahmungkur termasuk dalam padi gogo yang tahan kekeringan. Kerapatan stomata pada suatu tanaman berhubungan dengan ketahanan tanaman terhadap kekeringan, demikian pernyataan Mc Cree dan Davis (1994) dan sesuai dengan hasil penelitian Sulistyarningsih *et al.* (1994) bahwa ukuran stomata dan kerapatan stomata berkaitan dengan ketahanan terhadap cekaman air. Pugnair dan Pardos (1999) menyatakan bahwa adaptasi tanaman terhadap cekaman kekeringan antara lain dengan modifikasi daun yaitu mengurangi luas daun.

Tanaman yang tahan kekeringan mengembangkan sejumlah strategi yang berhubungan dengan proses fisiologi. Mekanisme ketahanan kekeringan tersebut dibagi menjadi tiga kategori yaitu *escape*, *avoidan* dan *toleran*. Yang termasuk dalam *escape* meliputi perkembangan daun menjadi lebih sempit dan mempunyai lapisan kutikula tebal termasuk jumlah stomata pada epidermis bagian bawah, dan kemampuan stomata menutup dengan cepat (Courtois dan Lafitte, 1999). Daun genotipe padi gogo yang toleran terhadap keke-riangan berbeda dengan yang peka apabila dilihat dari warna kehijauan (*greenes*), luas, ketebalan, serta bentuknya (Soepandi *et al.*, 1999; Chozin *et al.*, 1999). Selain itu anatomi daun seperti ukuran palisade, klorofil dan stomata sangat menentukan efisiensi fotosintesis (Sahardi, 2000). Selain stomata dijumpai pula sel lain yaitu sel buliform yang berperan sebagai alat untuk adaptasi ter-hadap cekaman kekeringan, yang umumnya dijumpai pada Gramineae dan beberapa monokotil. Sel tersebut lebih besar dibandingkan sel epidermis, fungsi sel tersebut untuk beradaptasi dengan menggulung daun pada saat tanaman mengalami cekaman kekeringan (Price dan Courtois, 1991).

Hasil penelitian Poejiastuti (1994) pada studi komparatif anatomi daun beberapa genotipe kedelai yang peka dan yang toleran terhadap cekaman kekeringan menunjukkan adanya perbedaan kerapatan stomata pada genotipe yang tahan dan yang peka, adanya penyiraman atau sebaliknya pada perlakuan cekaman kekeringan tidak menimbulkan adanya perubahan kerapatan stomata. Penelitian Miskin *et al.* (1992) menunjukkan kerapatan stomata yang tidak berbeda pada tanaman yang tumbuh di dalam lingkungan yang berbeda. Sulistyarningsih *et al.* (1972) mengamati stomata dari beberapa anggota genus *Saccharum* yang tahan kekeringan, dan dapat disimpulkan bahwa ukuran stomata pada tanaman tersebut lebih kecil dengan kerapatan yang rendah, selain itu didapatkan adanya sel buliform berukuran besar dengan kerapatan lebih tinggi.

Pada penelitian ini stomata yang diamati diambil dari somaklon asal kalus yang telah diberi perlakuan radiasi dan seleksi *in vitro*. Radiasi menggunakan sinar gamma terbukti dapat menimbulkan perubahan baik pada tingkat jaringan maupun pada tingkat sel. Hal tersebut sesuai dengan pernyataan Dickison (2000) bahwa radiasi ionisasi dapat menyebabkan adanya perubahan pada sel palisade, sel spons atau peningkatan atau penurunan jaringan berkas pengangkut, adanya perubahan anatomi tersebut pada umumnya diikuti oleh perubahan aktivitas fisiologi.

Tabel 1. Kerapatan dan ukuran stomata pada beberapa somaklon Gajahmungkur, Towuti dan IR 64.

Perlakuan radiasi dan seleksi <i>in vitro</i>	Somaklon	Rerata kerapatan/mm ²	Rerata panjang (µm)	Rerata lebar (µm)
Gajahmungkur				
Kontrol (benih)	G0	132,91	26,07	16,42
1500 rad (20% PEG)	GM 9,1	121,15	25,71	15,35
1500 rad (20% PEG)	GM 14,3	277,42	22,5	17,08
0 rad (0% PEG)	GM 1,2	193,03	23,15	13,6
1500 rad (20%PEG))	GM 6,2	193,03	23,15	13,63
1500 rad (0% PEG)	GM 24,3	143,45	26,07	16,42
Towuti				
Kontrol (benih)	T 0	581,37	20,35	14,28
1000 rad (10%PEG)	T 19,1	397,67	22,5	15,83
(0 rad 0% PEG)	T 23	209,76	32,14	18,57
1500 rad (0% PEG)	T 4,2,2	275,31	26,66	16,66
!500 rad (15%PEG)	T 2	253,16	27,91	17,08
1000 rad (10%PEG)	T 21,2	175,10	27,91	17,08
IR 64				
Kontrol (benih)	IR 0	325,49	25,17	14,28
500 rad (0%PEG)	IR 13	418,77	23,75	17,5
700 rad (15% PEG)	IR 16	306,50	23,21	13,92
500 rad (0% PEG)	IR 11	277,57	21,07	13,57
700 rad (15%PEG)	IR 15	203,43	20,71	15
500 rad (0% PEG)	IR 3	225,73	27,91	17,08
500 rad (0% PEG)	IR 7,1	161,39	26,25	14,16

Keterangan: Gajahmungkur, T=Towuti, IR = IR 64.

Penghitungan jumlah stomata pada beberapa bidang pandang terhadap somaklon yang diamati menunjukkan bahwa kerapatan stomata pada Gajahmungkur paling rendah dibanding Towuti dan IR 64. Karakter genetik stomata yang menentukan tingkat adaptasi tanaman terhadap lingkungan kering dan kerapatan stomata yang rendah merupakan potensi untuk meningkatkan ketanggangan terhadap defisit air. Pada tanaman induk sebagai kontrol mempunyai kerapatan stomata sebesar 132,91/mm² sedang pada berbagai somaklon yang diamati mempunyai kerapatan stomata terendah sebesar 121,15/mm² dan tertinggi 277,42/mm² (Tabel 1).

Pada varietas Gajahmungkur tersebut perlakuan radiasi sampai 1500 rad tampaknya tidak menyebabkan kerapatan stomata menjadi lebih rendah dibanding dengan kontrol. Namun demikian kerapatan stomata sebesar 277,42/mm² masih dianggap rendah bila dibandingkan dengan somaklon asal Towuti dan IR 64, sehingga diduga penguapan melalui stomata dapat diminimalkan. Pengamatan terhadap panjang dan lebar stomata pada beberapa somaklon tersebut menunjukkan adanya perubahan menjadi lebih pendek dan lebih sempit dibandingkan tanaman induk seperti pada somaklon GM 14.3, GM 6.2 dan GM 24.3 yang dianggap tahan terhadap cekaman kekeringan berdasarkan uji cekaman kekeringan di rumah kaca (Lestari, 2005) mempunyai kerapatan stomata (per mm²) lebih rendah dan menjadi berkurang panjang dan lebarnya (Tabel 1).

Dari ketiga varietas yang diamati diperoleh bahwa kerapatan stomata tertinggi dijumpai pada somaklon varietas Towuti, pada varietas tersebut pada tanaman yang berasal dari benih tanpa perlakuan radiasi kerapatan stomata tiap mm² sebesar 581,37 sedang pada tanaman yang berasal dari kalus yang diradiasi pada umumnya mempunyai kerapatan yang lebih rendah. Kerapatan terendah sebesar 175,10/mm² pada somaklon T21.2 asal kalus diradiasi dengan dosis 1000 rad dan kerapatan tertinggi sebesar 397,67/mm² pada somaklon T19.1 asal kalus diradiasi dengan dosis 1000 rad (Tabel 1). Dengan demikian pada varietas Towuti tersebut menunjukkan adanya hubungan antara tanaman yang tahan terhadap

kekeringan dengan kerapatan stomata yang rendah. Pengamatan terhadap ukuran stomata (panjang dan lebar) tampaknya tidak ada penurunan ukuran yang nyata karena pada umumnya stomata menjadi lebih panjang atau menjadi lebih lebar.

Kerapatan stomata pada varietas IR 64 pada umumnya lebih rendah dibandingkan varietas Towuti namun lebih tinggi dibanding Gajahmungkur. Kerapatan stomata pada tanaman hasil seleksi *in vitro* terseleksi yang tahan kekeringan pada umumnya lebih rendah apabila dibandingkan dengan kontrol, hal ini menunjukkan bahwa induksi mutasi dapat menimbulkan perubahan anatomi antara lain kerapatan stomata menjadi lebih rendah.

Kerapatan stomata paling rendah sebesar 161,39/mm² dijumpai pada somaklon IR 7.1 dan tertinggi pada somaklon IR 13 sebesar 418,77/mm². Pada tanaman yang berasal dari benih, kerapatan stomatanya sebesar 325,48/mm². Pada Tabel 1 dapat dilihat bahwa pada umumnya panjang stomata pada beberapa somaklon IR 64 ini juga menurun bila dibandingkan dengan kontrol. Stomata terpanjang adalah 27,91 µm dan terpendek 20,71 µm.

Penghitungan indeks stomata yaitu jumlah stomata pada satu bidang pandang dibagi dengan jumlah stomata dan jumlah sel panjang menunjukkan angka yang bervariasi. Pada somaklon Gajahmungkur memberikan angka lebih tinggi dibandingkan dengan tanaman induk kecuali pada somaklon GM 9.1, stomata pada tanaman kontrol sebesar 0,44 sedangkan pada somaklon GM 9.1 hanya 0,22. Indeks stomata pada somaklon varietas Towuti juga bervariasi karena ada yang meningkat tetapi ada pula yang berkurang. Hasil yang berbeda dihasilkan pada varietas IR 64, somaklon varietas IR 64, pada umumnya lebih tinggi dibanding kontrol. Indeks stomata pada somaklon ketiga varietas tersebut dapat dilihat pada Tabel 2.

Tabel 2. Indeks stomata pada beberapa somaklon Gajahmungkur, Towuti, dan IR 64.

Perlakuan radiasi dan seleksi <i>in vitro</i>	Somaklon	Indeks stomata
Gajahmungkur		
Kontrol (benih)	Gajahmungkur	0,44
1500 rad (20% PEG)	GM 9.1	0,22
1500 rad (20% PEG)	GM 14.3	0,44
0 rad (0% PEG)	GM 1.2	0,46
1500 rad (20%PEG))	GM 6.2	0,55
1500 rad (0 PEG)	GM 24.3	0,51
Towuti		
Kontrol (benih)	Towuti	0,64
1000 rad (10%PEG)	T 19.1	0,80
0 rad (0%PEG)	T 23	0,53
1500 rad (0% PEG)	T 4.2.2	0,62
!500 rad (15%PEG)	T 2	0,64
1000 rad (10%PEG)	T 21.2	0,55
IR 64		
Kontrol (benih)	IR 64	0,43
500 rad (0%PEG)	IR 13	0,55
700 rad (15% PEG)	IR 16	0,59
500 rad (0% PEG)	IR 11	0,44
700 rad (15%PEG)	IR 15	0,59
500 rad (0% PEG)	IR 3	0,65
500 rad (0% PEG)	IR 7.1	0,50

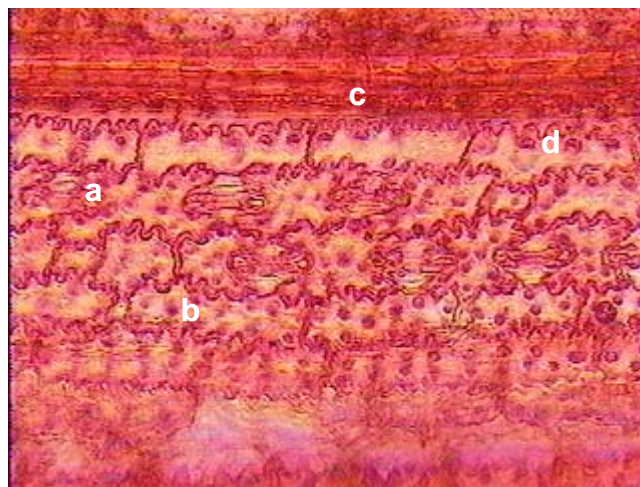
Indeks stomata pada ketiga varietas yang diuji menunjukkan pola yang sama dengan kerapatan stomata/mm² pada beberapa somaklon menunjukkan indeks stomata yang lebih rendah dibandingkan induknya. Somaklon yang mempunyai kerapatan/mm² lebih rendah dan indeks stomata lebih rendah dianggap lebih tahan terhadap kekeringan. Hasil yang berbeda dihasilkan pada penelitian Qosim *et al.*, 2005. Pada penelitian tersebut

didapatkan korelasi negatif antara kerapatan stomata dan trikomata dengan ketahanan penyakit karat pada beberapa kultivar krisan.

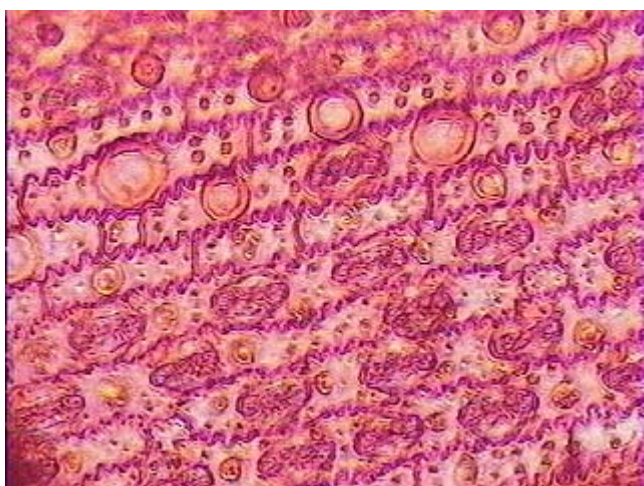
Sel stomata pada varietas IR64, nampak berderet deret rapat membentuk garis lurus sejajar dengan sel panjang, stomata tersebut memenuhi bidang pandang (Gambar 2). Perlakuan radiasi dan seleksi yang menimbulkan perubahan anatomi dapat dilihat pada Gambar 3, pada tanaman asal benih (Gambar 3A) stomata yang dihasilkan lebih banyak dibandingkan pada somaklon hasil radiasi dan seleksi *in vitro* (Gambar 3B). Stomata pada varietas Towuti tampak paling tinggi kerapatannya, bila dibandingkan dengan varietas Gajahmungkur dan IR 64. Stomata pada varietas Towuti berderet-deret beberapa lapis, dan memenuhi bidang pandang (Gambar 4B), namun pada beberapa somaklon menghasilkan stomata dengan kerapatan yang rendah (Gambar 4A).

Perlakuan radiasi dan seleksi dapat menimbulkan perubahan anatomi antara lain stomata yang dihasilkan lebih banyak dibandingkan pada somaklon hasil radiasi dan seleksi *in vitro*. Stomata pada varietas Towuti tampak paling tinggi kerapatannya, bila dibandingkan dengan varietas Gajahmungkur dan IR 64. Stomata pada varietas Towuti berderet-deret beberapa lapis, dan memenuhi bidang pandang, namun pada beberapa somaklon menghasilkan stomata dengan kerapatan yang rendah. Levit (1951) menyatakan bahwa banyak faktor yang mempengaruhi

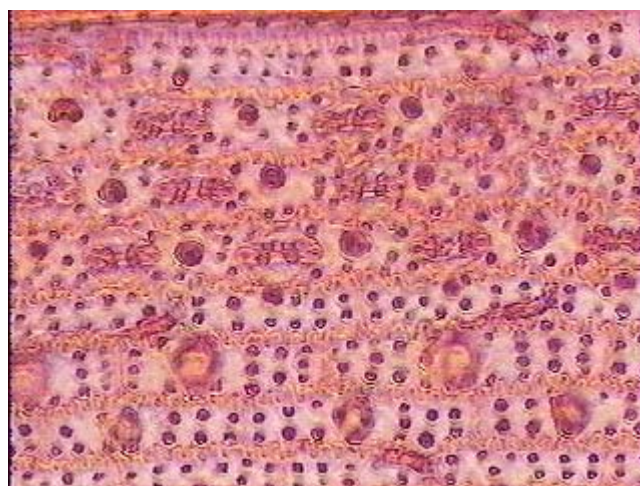
ketahanan tanaman terhadap kekeringan termasuk diantaranya kecenderungan untuk memperlambat dehidrasi seperti absorpsi air permukaan secara efisien dan sistem konduksi air, luas permukaan daun dan strukturnya.



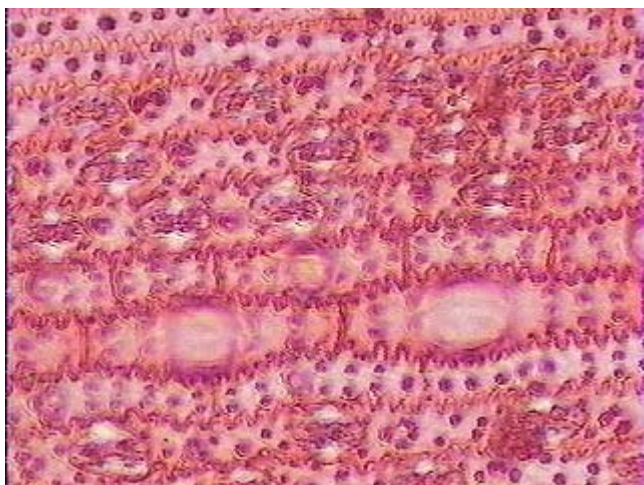
Gambar 1. Sayatan epidermis bawah daun, stomata berbentuk halter berderet-deret di antara sel tetangga. Perbesaran 40x10. Keterangan: a. Stomata, b. Sel panjang, c. Sel gabus, d. Sel silika.



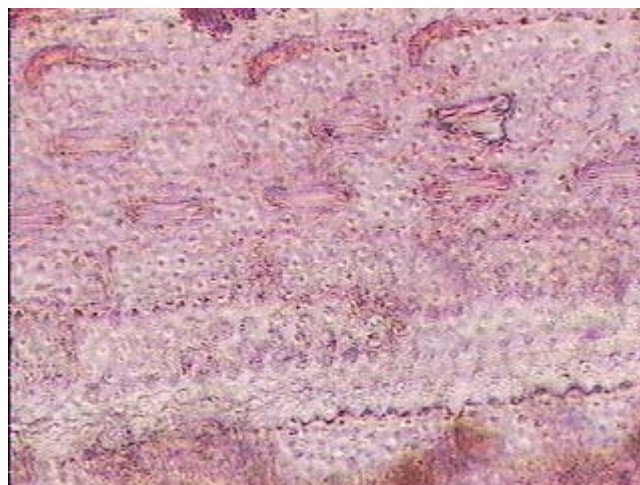
A
Gambar 2. Stomata varietas IR 64, kerapatan stomatanya cukup tinggi.



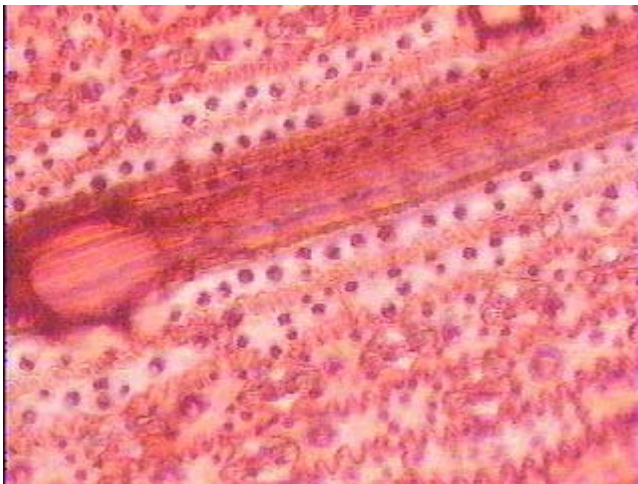
B



A
Gambar 3. Stomata Gajahmungkur dari tanaman kontrol (A) dan dari tanaman somaklon No 9.1(B).

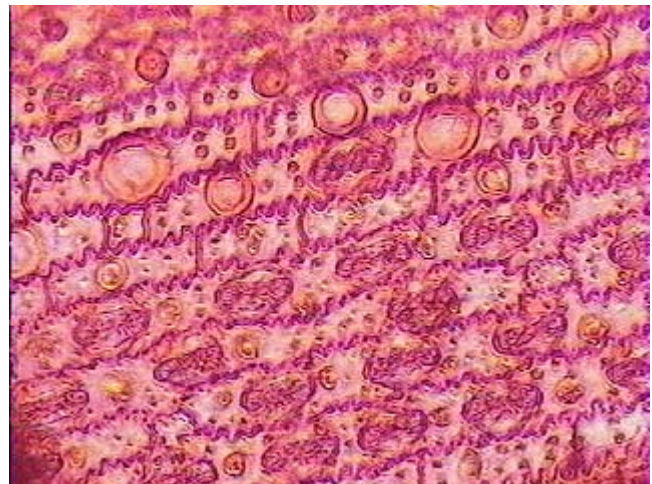


B



A

Gambar 4. Stomata varietas Towuti kerapatannya sangat tinggi.



B

Pendekatan anatomi ini penting dilakukan guna mendukung pendekatan fisiologi maupun morfologi dalam menentukan genotipe yang peka maupun yang mampu beradaptasi pada kondisi cekaman kekeringan. Korelasi antar karakter dapat dijadikan sebagai alat seleksi tidak langsung terhadap karakter utama. Seleksi tidak langsung akan berhasil jika karakter tersebut dapat diukur lebih cepat dan akurat dibandingkan karakter utama (Wricke dan Weber, 1986). Kerapatan stomata dapat mempengaruhi dua proses penting pada tanaman yaitu fotosintesis dan transpirasi. Menurut Miskin *et al.*, (1972) tanaman "barley" yang mempunyai kerapatan stomata yang tinggi akan memiliki laju transpirasi yang lebih tinggi daripada tanaman dengan kerapatan stomata yang rendah.

KESIMPULAN

Somaklon Gajahmungkur, Towuti, dan IR 64 yang dianggap tahan kekeringan pada umumnya mempunyai kerapatan stomata lebih rendah dibanding tanaman induknya. Tanaman yang dianggap tahan tersebut pada umumnya berasal dari kalus yang diinduksi mutasi menggunakan iradiasi sinar gamma.

DAFTAR PUSTAKA

- Blum, A., and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Science* 21:43-47.
- Chozin, M.A., D. Sopandie, S. Sastrosumarjo, and Suwarno. 1999. *Physiology and Genetic of Upland Rice Adaptation to Shade*. Final report of Graduate Team Research Grant. Jakarta: URGE Project. Directorate General of Higher Education. Ministry of Education and Culture
- Courtois, B., and R. Lafitte. 1999. Improving rice for drought-prone upland environments. In Ito-O'Toole, J. and B. Hardy (eds.) *Genetic Improvements*. Los Banos: International Rice Research Institute.
- Dickson, W.C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. New York: John Wiley & Sons.
- Fahn, A. 1982. *Anatomi Tumbuhan*. Penerjemah: Soudiarto, A., T.. Koesoemaningrat, M. Natasaputra, dan H. Akmal. Yogyakarta: Gadjah Mada University Press.
- Kramer, P.J. 1963. Water stress and plant growth. *Agronomic Journal* 55: 31-35.
- Lakitan, B. 1996. *Fisiologi Pertumbuhan dan Perkembangan Tanaman*. Jakarta: Rajawali Pers.
- Lestari, E.G. 2005. *Seleksi in Vitro untuk Ketahanan terhadap Kekeringan pada Tanaman Padi*. [Disertasi]. Bogor: Program Pascasarjana Institut Pertanian Bogor.
- Levit, J. 1951. Frost, drought and heat resistance. *Annual Review of Plant Physiology* 2: 245-268.
- Mc Cree, K.J. and S.D. Davis. 1994. Effect of water stress and temperature on leaf and on size and number of epidermal cells in grain sorghum. *Crop Science* 14: 751-705.
- Miskin, E.K., D.C. Rasmusson, and D.N. Moss. 1972. Inheritance and physiological effects of stomatal frequency in barley. *Crop Science* 12: 780-783.
- Nguyen, H.T., R.C. Babu, and A. Blum. 1997. Breeding for Drought Resistance in Rice Physiology and Molecular Genetic Considerative. *Crop Science* 37: 1426-1434.
- Poejiastuti, E. 1994. *Studi Komparatif Anatomi Daun beberapa Genotipe Kedelai (Glycine max L.) yang Peka dan Toleran terhadap Cekaman Kekeringan*. [Skripsi]. Bogor: Jurusan Biologi FMIPA Institut Pertanian Bogor.
- Price, A, and B. Courtois. 1991. *Mapping QTLs Associated with Drought Resistance in Rice; Progress Problem and Prospect*. Los Banos: International Rice Research Institute.
- Pugnaire, F.I., and J. Pardos. 1999. Constrains by water stress on plant growth. In Passarakli, M. (ed.) *Hand Book of Plant and Crop Stress*. New York: John Wiley & Sons.
- Qosim, W.A., M. Rachmadi, Hersanti, dan A. Suwanti. 2005. Korelasi antara karakter kerapatan trikoma dan stomata dengan ketahanan penyakit karat pada beberapa kultivar krisan pot. *Zuriat* 16 (1): 52-59.
- Sahardi. 2000. *Seleksi Plasmanutfah dan Karakter Morfologi dan Pola Pewarisan Sifat Toleransi terhadap Naungan pada Padi Gogo*. [Disertasi]. Bogor: Program Pascasarjana IPB.
- Soepandi, D.M., A. Chozin, Sastrosumarjo, Suwarno, A.P. Lontoh, and T. Takano. 1999. Upland rice tolerance to shade: field screening and preliminary study on physiological mechanism. *Proceeding of International Plant Breeding Symposium*. Okayama, Japan. September 25-26, 1999.
- Suardi, D. 1988. Pemilihan varietas padi tahan kekeringan. *Jurnal Litbang Pertanian* 7 (1): 1-9.
- Sulistyaningsih, Y.C, Dorly, dan A. Hilda. 1994. Studi anatomi daun *Saccharum* spp. sebagai induk dalam pemuliaan tebu. *Hayati* 1 (2): 32-35.
- Wricke, G, and W.F. Weber. 1986. *Quantitative Genetic and Selection in Plant Breeding*. New York: Walter de Gruyter.