

PENGARUH TINGKAT KERACUNAN ALUMINIUM TERHADAP PERUBAHAN GULA YANG DIEKSUDASI OLEH PERAKARAN KEDELAI (*Glycine max* [L.] Merr.)

Paul Benyamin Timotiwu

Jurusan Budidaya Pertanian Fakultas Pertanian Universitas Lampung
Jl. Sumantri Brojonegoro 1 Bandar Lampung 35145

ABSTRACT

THE EFFECTS OF LEVELS OF ALUMINUM TOXICITY ON THE CONVERSION OF SUGAR EXUDED BY SOYBEAN (*Glycine max* [L.] Merr.) Roots. Around 7 – 30 % of photosynthate produced by plants was exuded through the plant roots. Compounds exuded were in forms of polysaccharides, polypeptides, enzymes, and several secondary metabolic compounds. The presence of aluminum may cause an obstruction on seedling growth and establishment and significantly relate with sugars excreted by the plant roots. The mechanisms of sugars excretion by the plants was one among several means of the plants to overcome environmental toxicity. This research intended to (1) find out kind of sugars exuded by the soybean roots when underwent an aluminum toxicity; and (2) understand the effects of the increase of aluminum concentration on sugars exuded by the soybean roots. The research utilized a technique of aeroponic mist system. The treatments were arranged in a 3X2 factorial; the first factor was the aluminum concentration consisted of 0, 0.5, and 1 mM AlCl₃. The second factor was the soybean varieties which were Slamet variety recommended resistant to Al and Burangrang variety susceptible to Al. The treatment combinations were applied in a split plot – randomized complete-block design. To understand the effects of the increase in Al concentration and the differences of kind of sugars on the varieties, standard error of mean (SEM) statistics were used. The results of this research indicated that sugars exuded from the roots of Slamet and Burangrang soybeans which experienced Al toxicity were glucose (Glc) and galactose (Gal). Total exuded Glc from Slamet variety was 639.23 µg, whereas Burangrang variety was 899.41 µg. Total exuded Gal from Slamet variety was 404.78 µg whereas Burangrang variety was 489.85 µg. The pattern of sugar exudation was different between Slamet and Burangrang with the increase of Al concentration. The Slamet variety confirmed more tolerant than the Burangrang variety since the Slamet variety increased the exudation of Glc and Gal in response to the increased of Al concentration. This phenomenon was strengthened by the parameter responses of a lower decrease on root fresh and dry weights, and a lower percentage of killed plants.

Key words: aeroponic mist system, aluminum, glucose, galactose, soybean

PENDAHULUAN

Pertumbuhan perakaran tanaman sangat tergantung pada lingkungan tumbuh tanaman dan perkembangan tanaman dikontrol oleh aktivitas tanaman. Faktor-faktor yang mempengaruhi lingkungan tanah antara lain faktor fisik, biologi, dan kimia tanah (Taiz dan Zeiger, 2006). Perumbuhan awal tanaman dimulai dari proses perkecambahan yang ditandai dengan munculnya akar. Bersamaan pembentukan perakaran tanaman juga menghasilkan senyawa kimia yang dieksudasi ke tanah dan dapat dimanfaatkan oleh mikroorganisme tanah maupun sebagai pelumas bagi akar untuk menembus lapisan tanah yang lebih dalam.

Jenis eksudat tanaman yang dihasilkan dalam berbagai bentuk senyawa organik dan dapat dimanfaatkan oleh mikroorganisme tanah. Eksudat perakaran dapat digolongkan menjadi 2 kelompok yaitu eksudat yang memiliki bobot molekul tinggi seperti musilase dan bobot molekul rendah seperti senyawa-senyawa organik (Walker *et al.* 2003).

Bentuk senyawa organik yang tereksudasi adalah gula, asam amino, dan senyawa metabolit

sekunder seperti flavanoid, asam-asam organik, enzim, lektin, dan glikoprotein (Fan *et al.*, 1997; Hale dan Moore, 1979; Curl dan Truelove, 1986; Roschina dan Roschina, 1993). Eksudat lainnya yang dikeluarkan secara berlebihan adalah gula (karbohidrat) dan protein (Jaeger *et al.*, 1999). Kehadiran senyawa-senyawa di atas secara langsung atau tidak langsung mempengaruhi jumlah dan kualitas mikroorganisme di sekitar akar (Lynch dan Whip, 1990; Meharg dan Killham, 1995). Selain itu fungsi lain dari eksudat akar yaitu (1) melindungi permukaan akar dari kondisi kering yang ekstrim (Oades, 1978), meningkatkan daya adaptasi terhadap tanah masam (Horst *et al.*, 1982), (3) sebagai substansi *adhesive* (Bacic *et al.*, 1996), dan (4) merupakan senyawa sinyal pada interaksi tanaman-mikroorganisme tanah khususnya untuk mekanisme pertahanan tanaman (Lamb *et al.*, 1989; Walton, 1994; Walker *et al.*, 2003). Walaupun eksudasi akar tidak banyak, namun dapat mempengaruhi keberadaan nutrisi dalam tanaman. Banyak peneliti yang menganalisis kadar gula dalam akar, namun jumlah senyawa yang tereksudasi secara tepat belum diketahui secara tepat. Faktor lain yang berperan

Timotiwu: Pengaruh keracunan alumunium terhadap eksudasi gula oleh perakaran kedelai

dalam terjadinya eksudasi oleh perakaran tanaman adalah faktor suhu, kelembaban, cahaya, media tanam, dan kerusakan akar (Rovira, 1970). Ketidakseimbangan faktor-faktor yang mempengaruhi terjadinya eksudasi perakaran tanaman dapat menyebabkan kondisi keracunan bagi tanaman itu sendiri.

Alumunium merupakan salah satu unsur yang dapat menyebabkan keracunan lingkungan sekitar perakaran tanaman dan menghambat pertumbuhan tanaman. Menurut Foy dalam Rout *et al.* (2001), Al menyebabkan terganggunya pembelahan sel pada tudung akar dan akar lateral dan menyebabkan peningkatan rigiditas sel melalui pembentukan ikatan silang pektin pada dinding sel, serta mereduksi replikasi DNA melalui peningkatan rigiditas rantai ganda. Minocha *et al.* dalam Rout *et al.* (2001) menyatakan bahwa aplikasi Al (0,2—1 mM) menyebabkan terhambatnya pembelahan sel.

Alumunium yang terdapat di dalam larutan tanah pada umumnya dijumpai dalam berbagai bentuk seperti $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ dan $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ pada pH tanah sekitar 4—5, Al_3^+ pada pH 5,5—7, dan $\text{Al}(\text{OH})_4^-$ pada pH 7—8. Kompleks ion lainnya seperti $\text{Al}_4\text{Al}_{12}(\text{OH})_{24}(\text{H}_2\text{O})_{12}^{7+}(\text{Al}_3)$ dan Al_3^+ hampir dipastikan selalu bersifat meracuni, namun tidak terdapat rhizotoksisitas akibat AlSO_4^+ dan $\text{Al}(\text{SO}_4)_2^-$ atau Al-F seperti AlF_2^+ dan AlF^{2+} . Status $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ dan $\text{Al}(\text{OH})_2^+$ tidak menentu pada setiap percobaan tapi berindikasi sebagai keracunan Al-OH (Kinraide, 1997). Jenis Al yang bersifat meracuni pada perakaran tanaman gandum dari hasil percobaan Pietraszewska (2001) menunjukkan bahwa $\text{AlF}^{2+} < \text{AlF}_2^+ < \text{Al}_3^+ < \text{Al}_3$. Selanjutnya Kochian (1995) berpendapat bahwa sifat racun hanya terdapat pada Al_3 dan Al_3^+ . Hal yang menarik dijumpai bahwa tanaman memiliki mekanisme sendiri dalam mengurangi pengaruh negatif Al. Berdasarkan analisis kimiawi pengaruh dari Al tersebut menyebabkan terjadinya peningkatan kandungan pektin dan hemiselulosa. Komponen utama dari pektin dan hemiselulosa adalah Glukosa, galaktosa, dan xylosa. Perubahan metabolisme polisakarida pada dinding sel mengakibatkan terjadinya reduksi pemanjangan akar atau terjadi sebaliknya yaitu pendegradasian polisakarida. Pektin secara umum dapat diklasifikasi dalam 3 kelas polisakarida yaitu (1) homogalakturonan (HGA), (2) rhamnogalakturonan I (RG I), dan (3) Rhamnogalakturonan II (RG II) (Mohnen, 2008).

Mekanisme eksudasi dimulai dengan pembentukan polisakarida yang disintesis oleh enzim-enzim pada membran badan golgi (Taiz dan Zeiger, 2006). Transpor material antarsel melibatkan dinding sel yaitu transpor apoplastik dan simplastik. Eksudat perakaran dikirim ke luar sel melalui apoplas (Sakurai, 1991; Brett dan Waldron, 1996;).

Mekanisme pergerakan eksudat keluar melalui apoplas belum jelas, meskipun dimungkinkan bobot molekul yang keluar melalui apoplas tersebut berkisar 104 dalton, tetapi beberapa protein atau proteoglikan kelihatannya mampu menetrasi dinding sel (Brett dan Waldron, 1996).

Eksudat tanaman terdiri dari asam polisakarida yang dihasilkan pada bagian ujung akar dan dikenal sebagai musilase “*mucilage*” (Bacic *et al.*, 1986). Komponen gula dari musilase yang diketahui selama ini adalah fukosa, arabinosa, silosa, manosa, galaktosa, Glukosa, dan asam uronat (Timotiwu, 2002). Jika dilihat dari komponen gula tersebut jelas terlihat bahwa musilase tersebut terdiri dari pektin dan hemiselulosa. Pektin merupakan komponen utama dinding sel primer tanaman (Carpita dan Gibeaut, 1993, Björn *et al.*, 2004) dan musilase pada benih arabidopsis (Björn *et al.*, 2004).

Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui jenis gula yang terekudasi oleh perakaran kedelai pada saat mengalami keracunan alumunium, dan mengetahui pengaruh peningkatan konsentrasi alumunium terhadap eksudasi perakaran kedelai. Teridentifikasinya gula yang terekudasi dari perakaran kedelai diharapkan diperoleh pengetahuan dasar mekanisme toleransi tanaman terhadap keracunan alumunium, proses simbiosis tanaman dengan mikroorganisme tanah, dan pengembangan pengetahuan mikroorganisme pada lingkungan tumbuh tanaman untuk pengendalian hama dan penyakit tumbuhan atau obat-obatan (biohayati).

BAHAN DAN METODE

Penelitian dilaksanakan di Laboratorium Benih dan Pemuliaan Tanaman, Fakultas Pertanian, Universitas Lampung dan Laboratorium Penelitian dan Pengujian Terpadu, Universitas Gadjah Mada dari bulan Februari hingga Oktober 2006.

Bahan yang digunakan dalam penelitian ini adalah kedelai varietas Slamet yang merupakan varietas yang tahan terhadap keracunan Al dan varietas Burangrang yang rentan terhadap cekaman Al. Konsentrasi Al dalam bentuk AlCl_3 terdiri dari 0 mM (kontrol atau tanpa keracunan), 0,5 mM; dan 1 mM yang berasal dari $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$. Seluruh taraf Al tersebut diterapkan pada kedua varietas kedelai. Bahan lain sebagai sumber pertumbuhan tanaman menggunakan larutan Hoagland, antibiotik berupa penisilin, akuabides, Benlate-T, dan pupuk pelengkap cair.

Untuk mencapai tujuan yang diharapkan, maka rancangan perlakuan disusun secara faktorial (3x2). Faktor pertama berupa perlakuan terstruktur bertingkat yang terdiri dari konsentrasi $\text{AlCl}_3 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ 0mM (A0); 0,5 mM (A1); dan 1,0 mM (A2). Faktor kedua berupa varietas kedelai Slamet (V1) dan

Timotiwu: Pengaruh keracunan aluminium terhadap eksudasi gula oleh perakaran kedelai

Burangrang (V2). Kombinasi perlakuan diterapkan dalam satuan percobaan berupa *mist culture box* dengan rancangan petak terbagi dalam rancangan kelompok teracak sempurna (RPT-RKTS).

Setiap konsentrasi Al diterapkan pada *mist culture box* sebagai petak utama yang ditanami benih kedelai varietas Slamet dan Burangrang masing-masing sebanyak 25 butir benih sebagai petak anak.

Agar memenuhi asumsi sebagai data yang sah, maka dilakukan pengujian terhadap homogenitas ragam dengan uji Bartlett, dan pengujian terhadap kementambahan data dengan uji Tukey. Setelah asumsi kesahihan data terpenuhi, maka dilakukan analisis ragam. Pengujian terhadap perbedaan hasil eksudat di antara kedua varietas menggunakan *standard error of means* (SE) dengan rumus:

$$SE = s / \sqrt{n}$$

Penelitian menggunakan teknik *aeroponic growth system* (Taiz dan Zeiger, 2006). Benih kedelai ditanam pada bak perkecambahan. Selanjutnya dari bawah bak perkecambahan dihembuskan secara berkala nutrisi tanaman yang telah ditambahkan Al sesuai dengan konsentrasi perlakuan yang diterapkan.

Benih kedelai disterilisasi dengan menggunakan 3 mg Benlate-T per 1 g benih. Kemudian benih dikedambakan pada kertas tisu yang dilembabkan dengan 60 ml air destilata dan disimpan dalam ruang gelap selama 2 hari. Benih yang berkecambah dipindahkan ke *mist culture box* berukuran 28x20x18 cm. Larutan Hoaglan yang diperkaya dengan 3 mg/l penisilin dalam *mist culture box* diembunkan dengan menggunakan *mist generator*. Benih kedelai tersebut tumbuh pada suhu ruang sekitar 25°C selama 15 hari dengan perbandingan pemberian cahaya dan gelap 16:8 jam.

Setelah 15 hari akar kedelai dipanen dan dicuci bersih menggunakan akuabides selama 15 menit dan hasil pencucian merupakan fraksi eksudat gula larut dalam air (gula netral) atau fraksi DW. Selanjutnya akar kedelai tersebut dicuci kembali menggunakan 300 ml larutan oksalat 30 mM (OXA) untuk mendapatkan gula bersifat asam seperti asam uronat selama 15 menit. Hasil pencucian merupakan fraksi OXA. Fraksi DW disaring menggunakan gelas filter lalu dipanaskan hingga 100°C selama 10 menit untuk menonaktifkan mikroorganisme dan enzim glikanase yang mungkin dikeluarkan akar. Volume fraksi DW dan OXA dibuat lebih konsentrat dengan cara *invacuoo*.

Jenis gula yang terekudasi di dalam kedua fraksi (DW dan OXA) dianalisis menggunakan HPLC dengan detektor refraktif index (RI detektor). Kolom pemisah yang digunakan adalah *sugar pack*

column. Gula kemudian dielusi dengan menggunakan akuabides sebagai fasa bergerak dengan kecepatan aliran 0,8 ml/menit. Sebelum sampel diinjeksikan ke HPLC terlebih dahulu disaring menggunakan kertas millipore no 42 (Whatman paper). Sampel sebanyak 2 ml dan disaring ulang dengan menggunakan millex 0,45 µm. Sampel yang diinjeksikan ke HPLC sebanyak 20 µl. Sebagai standar pembuktian gula yang terekudasi, maka digunakan pembandingan standar yaitu D-Glukosa dan D-Galaktosa (Sigma Aldrich).

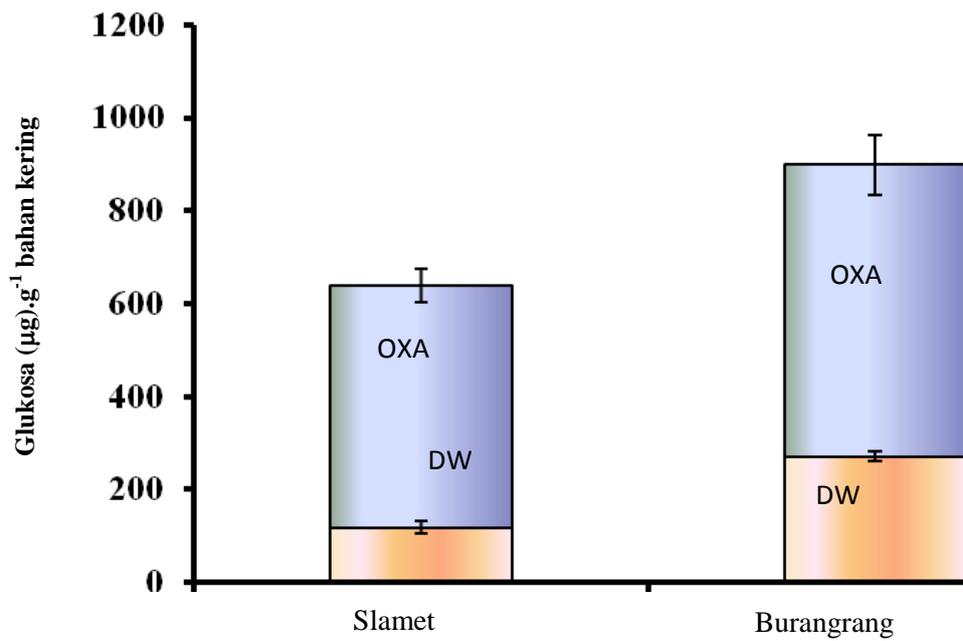
HASIL DAN PEMBAHASAN

Hasil penelitian memperlihatkan bahwa kedua varietas kedelai mengeksudasi gula netral seperti glukosa (Glc) dan galaktosa (Gal) dalam jumlah yang berbeda seiring dengan peningkatan konsentrasi aluminium di dalam larutan, sedangkan hasil pengujian terhadap gula netral lainnya seperti arabinosa, fukosa, silosa, ramnosa, dan manosa tidak terdeteksi.

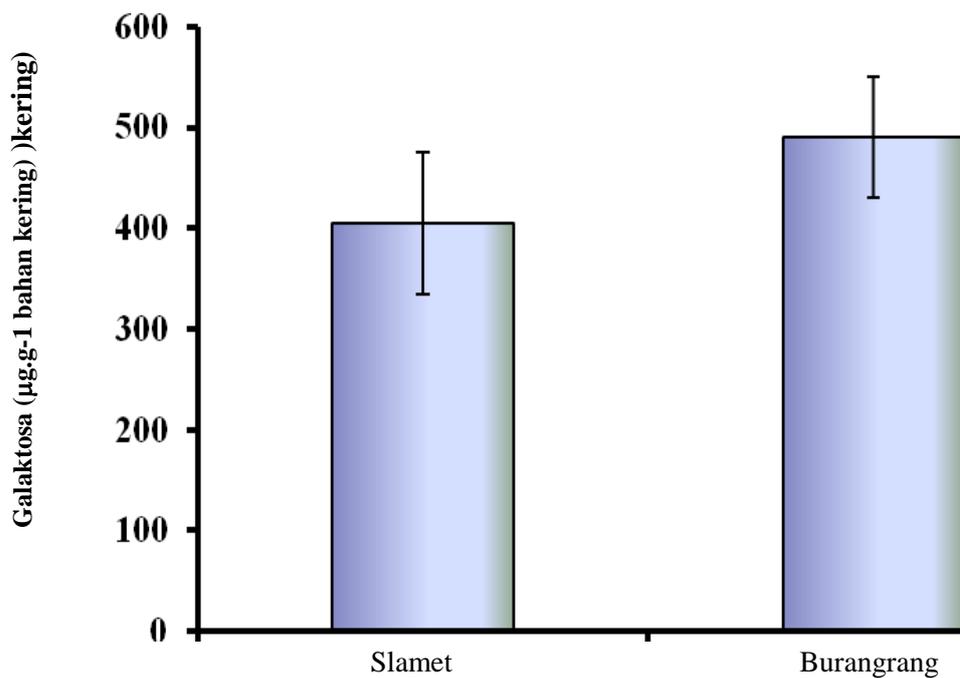
Total Glc yang terekudasi varietas Slamet sebesar 639,23 µg.g⁻¹ bahan kering, sedangkan varietas Burangrang sebesar 899,41 µg.g⁻¹ bahan kering pada kedua fraksi (DW dan OXA) (Gambar 1). Untuk fraksi DW, eksudat Glc yang terdeteksi hanya pada konsentrasi tanpa Al, sedangkan pada konsentrasi 0,5 dan 1,0 mM, eksudat Glc tidak terdeteksi. Gambar 1 memperlihatkan kandungan Glc pada eksudat varietas Slamet sebesar 118,73 µg.g⁻¹ bahan kering, sedangkan varietas Burangrang sebesar 271,01 µg.g⁻¹ bahan kering. Eksudat Gal terlihat pada fraksi OXA dan total galaktosa (Gal) yang dieksudasi perakaran kedelai varietas Slamet sebesar 404,78 µg dan varietas Burangrang sebesar 489,85 µg.g⁻¹ bahan kering. (Gambar 2).

Pencucian perakaran kedelai pada fraksi OXA memperlihatkan eksudat Glc dan Gal terdeteksi pada seluruh konsentrasi Al. Di samping itu, terdapat pola eksudasi Glc dan Gal yang berbeda antara varietas Slamet dan varietas Burangrang. Pada varietas Slamet, eksudasi Glc dan Gal terdapat peningkatan kuantitas eksudat seiring dengan meningkatnya konsentrasi Al, tetapi pada varietas Burangrang, Glc dan Gal yang terekudasi semakin menurun seiring dengan peningkatan konsentrasi Al (Gambar 3 dan 4).

Gambar 1—4 memperlihatkan pencucian permukaan akar dengan akuabides dan asam oksalat bertujuan untuk melarutkan gula terekudasi dalam bentuk yang tidak terikat (*loosely bound sugars*) maupun bentuk gula yang terikat secara ionik (*ionically bound sugars*). Hasil penelitian menunjukkan bahwa eksudat gula yang terdeteksi dengan menggunakan HPLC berupa Glc dan Gal. Eksudat Glc terdeteksi dalam larutan akuabides,



Gambar 1. Total Glukosa yang dieksudasi perakaran kedelai pada fraksi DW dan OXA untuk varietas Slamet dan Burangrang

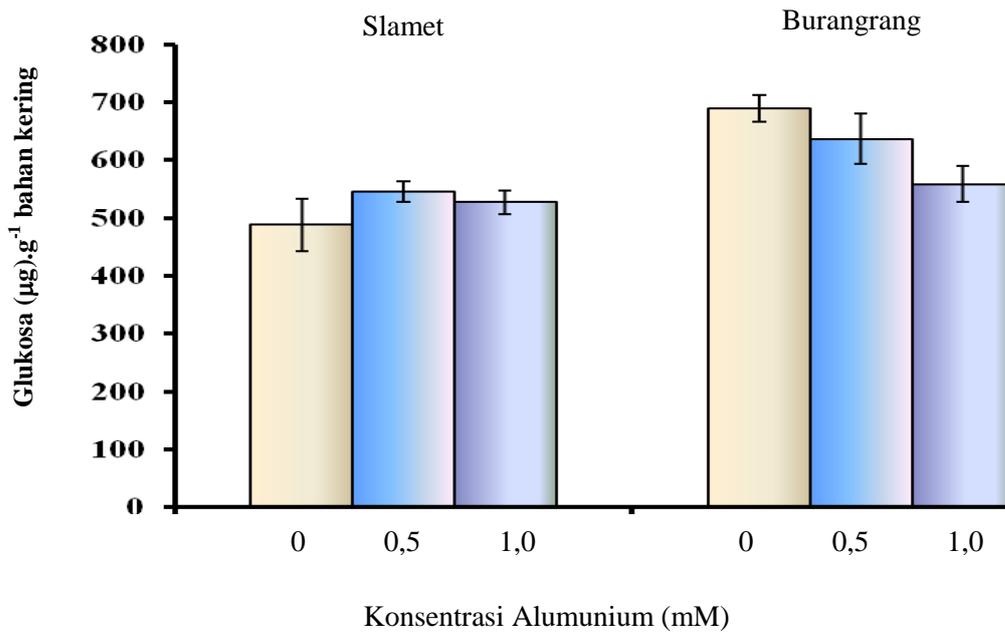


Gambar 2. Total Galaktosa yang dieksudasi oleh perakaran kedelai varietas Slamet dan Burangrang pada fraksi OXA

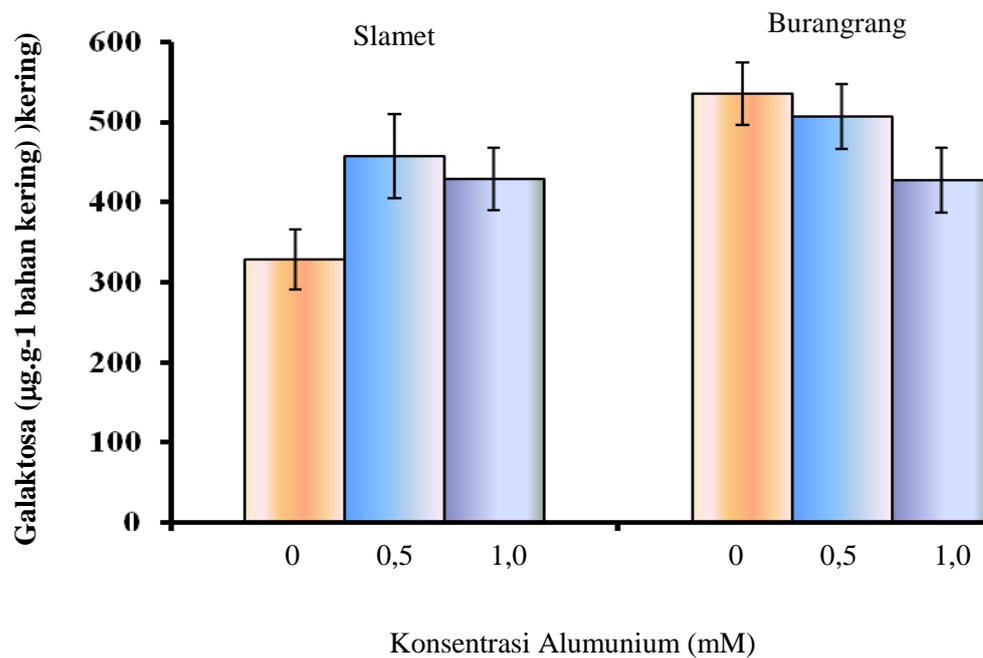
Gal tidak terdeteksi. Hal ini menunjukkan bahwa Glc yang terlarut dalam larutan akuabides merupakan gula tidak terikat dengan bobot molekul rendah maupun tinggi. Demikian juga dalam larutan 30 mM asam oksalat, terdapat kandungan Glc. Glc yang terdapat pada larutan oksalat merupakan Glc dalam bentuk terikat secara ionik dalam bentuk bobot molekul rendah maupun tinggi. Tidak terdeteksinya Gal dalam larutan akuabides membuktikan bahwa Gal yang terekudasi bukan dalam bentuk Gal yang bebas atau tidak terikat. Gal hanya terdeteksi dalam larutan asam oksalat berarti Gal terekudasi seluruhnya merupakan Gal yang terikat secara ionik. Kemungkinan besar eksudat Glc dan Gal berupa monomer. Hasil penelitian Timotiwu (2002) menggunakan GC-MS memperlihatkan bahwa kandungan Glc dan Gal yang dieksudasi dari perakaran kedelai didominasi oleh T-Glc (terminal Glukosa) dan T-Gal (terminal galaktosa). Kandungan Glc pada eksudat akar kedelai kemungkinan besar berasal dari hasil degradasi dinding sel primer yang kaya akan selulosa selama pertumbuhan akar. Keberadaan eksudat Glc dan Gal juga menggambarkan adanya pektin dan siloglukan, meskipun silosa tidak terdeteksi dalam penelitian ini. Brett dan Waldron (1996) menyatakan bahwa dinding sel primer gymnospermae dan dikotil mengandung polisakarida yang kaya akan pektin dan siloglukan. Berdasarkan laporan Cline dan Albersheim (1981) menyatakan bahwa dinding sel kedelai mengandung α -Glukosidase yang dapat mendegradasi glukukan. Di samping itu kemungkinan juga terjadi sekresi siloglukan. Tidak terdeteksinya gula selain Glc dan Gal disebabkan sistem penanaman dengan *mist culture* dapat mengurangi sekresi tanaman sehingga eksudat gula yang dikeluarkan tanaman juga sedikit.

Hal yang menarik dari penelitian ini adalah pengaruh Al dalam media terhadap eksudat Glc dan Gal yang dieksudasi perakaran kedelai dari masing-masing varietas. Ternyata semakin tinggi konsentrasi Al menyebabkan eksudat Glc dan Gal pada varietas Slamet semakin tinggi, sebaliknya pada varietas Burangrang semakin rendah. Hal ini menunjukkan bahwa varietas Slamet lebih toleran dibandingkan varietas Burangrang dan sesuai dengan deskripsi dari

kedua varietas tersebut. Dengan meningkatnya eksudat Glc dan Gal pada varietas Slamet mengindikasikan bahwa varietas Slamet masih melakukan proses pembelahan dan pemanjangan sel, sebaliknya semakin rendah eksudat Glc dan Gal yang terekudasi memperlihatkan terhambatnya proses pertumbuhan perakaran kedelai. Sesuai pendapat Samac dan Tesfaye (2003) bahwa ion-ion Al dalam konsentrasi mikromolar secara cepat menghambat pertumbuhan akar. Penelitian Hoa *et al.*, (1994) memperlihatkan bahwa Al menyebabkan perubahan metabolisme polisakarida dinding sel pada daerah pemanjangan dan bukan pemanjangan. Pada waktu pembentukan dinding sel baru terjadi pembentukan matriks polisakarida yang berasal dari penggabungan Glc dalam bentuk rantai panjang. Hal ini sesuai pendapat Foy dalam Rout *et al.*, (2001) bahwa terhambatnya pembelahan dan pemanjangan sel menyebabkan terjadinya peningkatan rigiditas sel melalui peningkatan pembentukan ikatan silang pektin pada dinding sel. Menurut Delhaize dan Ryan (1995) dan Kochian (1995), bentuk Al yang dapat menyebabkan penghambatan pertumbuhan akar adalah $Al(OH)_2^+$ dan $Al(H_2O)_3^+$. Penelitian lain yang menunjang hasil penelitian ini adalah penelitian Hoa *et al.*, (1994) yang memperlihatkan bahwa Al dapat menyebabkan peningkatan pektin, hemiselulosa, dan selulosa dinding sel setelah 3 jam perlakuan Al diterapkan. Selain itu pengaruh Al dalam peningkatan kandungan pektin dan hemiselulosa bisa melalui dua kemungkinan yaitu stimulasi pembentukan dan penghambatan degradasi polisakarida. Hambatan terhadap proses degradasi polisakarida menyebabkan akumulasi polisakarida non-selulosa seperti pektin dan hemiselulosa pada dinding sel. Degradasi pektin dan hemiselulosa merupakan prasyarat pembentukan auksin yang akan menstimulir pemanjangan sel (Sakurai, 1991). Terhambatnya degradasi polisakarida pada dinding sel menyebabkan eksudasi Glc dan Gal menurun, sedangkan pada varietas Slamet proses penghambatan degradasi polisakarida dapat. Bukti lain bahwa varietas Slamet lebih toleran terhadap penghambatan degradasi polisakarida non-selulosa yaitu pola eksudasi Glc dan Gal yang meningkat dengan meningkatnya konsentrasi Al.



Gambar 3. Perbedaan pola eksudasi Glukosa pada varietas Slamet dan Burangrang setelah dicuci dengan 30 mM OXA pada berbagai konsentrasi Al



Gambar 4. Perbedaan pola eksudasi Galaktosa pada varietas Slamet dan Burangrang setelah dicuci dengan 30 mM OXA pada berbagai konsentrasi Al

KESIMPULAN

Berdasarkan pengamatan, analisis data hasil penelitian, dan pembahasan, maka dapat disimpulkan sebagai berikut (1) gula terekudasi perakaran kedelai varietas Slamet dan Burangrang didominasi oleh glukosa dan galaktosa. Kedua jenis gula tersebut merupakan komponen utama polisakarida nonselulosa yang terdapat pada dinding sel, (2) pola eksudasi gula di antara kedua varietas berbeda. Varietas Slamet yang relatif toleran terhadap keracunan Al karena glukosa dan galaktosa terekudasi meningkat, sedangkan varietas Burangrang kurang toleran terhadap keracunan Al karena glukosa dan galaktosa terekudasi semakin menurun seiring dengan meningkatnya konsentrasi Al.

DAFTAR PUSTAKA

- Bacic, A., Harris, P.J. dan Stone, B.A. 1996. Structure and Function of Plant Cell Walls. In Preiss, J. eds., The Biochemistry of Plants. Academic Press Inc. San Diego, California. Pp. 297—358
- Björn, U., Anja, M. K., Rosso, M.G., Eckermann, N., dan Pauly, M. 2004. Rhm2 is involved in mucilage pectin synthesis and is required for the development of the seed coat in arabidopsis. *Plant Physiol.* 134(1): 286—295
- Brett, C.T. dan Waldron, K.W. 1996. *Physiology and Biochemistry of Plant Cell Walls*. Chapman and Hall. London
- Cline, K. dan Albersheim, P. 1981. Host-pathogen interaction. XVI. Purification and characterization of b-glucosyl hydrolase/ transferase present in the walls of soyben cells. *Plant Physiol.* 68:207—220.
- Curl, A.E. dan Truelove, B. 1986. *The Rhizosphere*. Springer-Verlag. Berlin. p. 288.
- Delhaize, E. dan Ryan, P.R. 1995. Aluminum toxicity and tolerance in plants. *Plant Physiol.* 107:315—321.
- Fan T.M.W., Lane, A.N, Pedller, J., Crowley, D., dan Higashi, R.M. 1997. Comprehensive analysis of organic ligand in whole root exudates using nuclear magnetic resonance and gas chromatography-mass spectrometry. *Anal. Biochem.* 251:57—68.
- Gibeaut D.M. dan Carpita N.C. 1993. Structural models of primary cell wall in flowering plants: consistency of molecular structure with the physical properties of the walls during growth. *Plant J.* 3(1): 1—30
- Hale, M.G. dan Moore, L.D. 1979. Factors affecting root exudates II. 1970—1978. *Adv. Agron.* 31:93—124
- Hoa-Le-Van, Kuraishi, S., dan Sakurai, N. 1994. Aluminum-induced rapid root inhibition and changes in cell wall components of squash seedlings. *Plant Physiol.* 106:971--976
- Horst, W.J. Wagner, A., dan Marschner, H. 1982. Mucilage protects root meristems from aluminum injury. *Z.Pflanzenphysiol.* 105:435 - 444
- Jaeger III, C. H., Lindow, S. E., Miller, W., Clark. E., dan Firestone, M.K. 1999. Mapping of sugar and amino acid availability in soil around roots with bacterial sensors of sucrose and tryptophan. *Appl. Environ.Microbiol.* 65:2685 - 2690
- Kinraide, T. B. 1997. Reconsidering the rhizotoxicity of hydroxyl, sulphate, and fluoride complexes of aluminum. *J.Exp.Bot.* 48:1115 - 1124
- Kochian, K.V. 1995. Cellular mechanisms of aluminum toxicity and resistance in plants. *Annu.Rev.Plant Physiol.Mol.Biol.* 46:237- 260
- Lamb, C. J., Lawton, M. A., Dron, M., dan Dixon, R. A. 1989. Signal and transduction mechanisms for activation of plant defense against microbial attack. *Cell* 56:215-234
- Lynch, J.M. dan Whipps, J. M. 1990. Substrate flow in the rhizosphere. *Plant Soil* 129:1-10
- Meharg, A. A. dan Killham, K. 1995. Loss of exudates from the roots of perenial ryegrass inoculated with a range of microorganism. *Plant Soil* 170:345-349
- D. Mohnen. 2008. Pectin structure and synthesis. *Curr. Opin. Plant Biology* 11: 266-277
- Oades, J. M. 1978. Mucilages at root surfaces. *J.Soil Sci.* 29:1-16.
- Pietraszwska, T. M. 2001. Effect of aluminum on plant growth and metabolism. *Acta Biochim. Polonika* 48(3):673--686
- Roschina, V. V. dan Roschina, V. D. 1993. *The Excretory Function of Higher Plants*. Springer-Verlag. Berlin-Heidelberg. p. 311
- Rout, G. R., Samantaray, S., dan Das, P. 2001. Aluminum toxicity in plants: A review. *Agronomie* 21. INRA, EDP Science. P. 3—21
- Rovira, A.D. 1970. Plant root exudates, *Bot.Rev.* 35:35—57
- Sakurai, N. 1991. Cell wall function in growth and development: A physical and chemical point of view. *Bot. Mag.* 104:235--251
- Samac, D. A. dan Tesfaye, M. 2003. Plant improvement for tolerance to aluminum in acid soils: A review. *Plant Cell Tissue and Organ Culture* 75:189--207
- Taiz, L. dan Zeiger, E. 2003. *Plant Physiology* 4th Ed. Sianuer Associates Inc., Pub. Sunderland, Massachusetts

Timotiwu: Pengaruh keracunan alumunium terhadap eksudasi gula oleh perakaran kedelai

- Timotiwu, P. B. dan Sakurai, N. 2002. Identification of mono-, oligo-, and polysaccharides secreted from soybean roots. *J. Plant Res.* 115:77--85
- Walker T.S., H. Pal Bais, E. Grotewold, dan J. M. Vivanco. 2003. Root Exudation and Rhizosphere Biology. *Plant Physiol.* 132:44—51.
- Walton, J.D. 1994. Deconstructing the cell wall. *Plant Physiol.* 104:1113—1118.

— o —