Jurnal Pendidikan Ilmu Pengetahuan Alam (JP-IPA) **Vol. 07 No. 04. November 2026**
https://jurnal.habi.ac.id/index.php/JP-IPA *p-ISSN:* 2774-5945. *e-ISSN:* 2774-5937
Doi: https://doi.org/10.56842/jp-ipa Terakreditasi SINTA 3

DIFERENSIASI XILEM PADA TUMBUHAN TERESTRIAL DAN AKUATIK: TINJAUAN KOMPARATIF MEKANISME SELULER-MOLEKULER, KARAKTER ANATOMI, DAN ADAPTASI HABITAT

Farhan Ilahi[1*], Wan Syafii[2]
[1-2] Magister Pendidikan Biologi, Universitas Riau, Indonesia
[*] Email: farhan.ilahi7995@grad.unri.ac.id

Diterima: 03 Oktober 2026 *Direvisi: 08 November 2026* *Publikasi: 21 November 2026*

Abstract

This study aims to compare xylem differentiation in terrestrial and aquatic plants in terms of cellular and molecular mechanisms, anatomical characteristics, and habitat adaptation. A descriptive-comparative literature review was conducted using scientific articles retrieved from Google Scholar, PubMed, ScienceDirect, SpringerLink, Wiley Online Library, Frontiers, MDPI, and Oxford Academic. Following the PRISMA process and established selection criteria, 20 articles published between 2021 and 2026 were selected. Data were extracted and thematically analyzed based on cell differentiation, secondary cell wall formation, molecular regulation, vascular tissue characteristics, and habitat adaptation. The findings indicate that both terrestrial and aquatic plants share fundamental xylem differentiation processes, including cell specification, secondary cell wall formation, vessel element maturation, and programmed cell death. In terrestrial plants, these processes have been extensively associated with VND transcription factors, hormonal signaling, Ca^{2+}, epigenetic regulation, miRNA, and cytoskeletal activity. In aquatic plants, vascular structure and development vary according to environmental conditions, including submergence, floating conditions, light availability, and salinity. Overall, habitat differences influence xylem developmental plasticity and tissue organization rather than simply increasing or decreasing xylem development, reflecting adaptations to specific ecological demands.

Keywords: *Xylem Differentiation; Terrestrial Plants; Aquatic Plants; Cellular And Molecular Mechanisms; Habitat Adaptation*

Abstrak

Kajian ini bertujuan menganalisis dan membandingkan diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik berdasarkan mekanisme seluler dan molekuler serta kaitannya dengan karakter anatomi dan adaptasi habitat. Metode yang digunakan adalah literature review dengan pendekatan deskriptif-komparatif. Objek kajian adalah artikel ilmiah yang membahas diferensiasi dan perkembangan xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik. Data dikumpulkan melalui penelusuran pada Google Scholar, PubMed, ScienceDirect, SpringerLink, Wiley Online Library, Frontiers, MDPI, dan Oxford Academic dengan kata kunci terkait xilem, kemudian diseleksi mengikuti alur PRISMA (identifikasi, penyaringan, penilaian kelayakan, dan inklusi) berdasarkan kriteria inklusi dan eksklusi sehingga diperoleh 20 artikel utama dengan rentang publikasi 2021–2026. Informasi diekstraksi menggunakan matriks ekstraksi data dan dianalisis secara tematik berdasarkan aspek diferensiasi sel, pembentukan dinding sel sekunder, regulasi molekuler, karakter jaringan vaskular, fungsi, dan adaptasi habitat. Hasil kajian menunjukkan bahwa diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik memiliki prinsip dasar yang relatif konservatif, meliputi spesifikasi sel, pembentukan dinding sel sekunder, pematangan elemen pembuluh, dan kematian sel terprogram. Pada tumbuhan terestrial, mekanisme tersebut lebih banyak dikaji melalui keterlibatan faktor transkripsi VND, sinyal hormonal, Ca^{2+}, regulasi epigenetik, miRNA, dan sitoskeleton. Sementara itu, pada tumbuhan akuatik ditemukan variasi struktur vaskular dan perkembangan organ yang berkaitan dengan kondisi mengapung atau terendam, ketersediaan cahaya, salinitas, serta perubahan lingkungan perairan. Dengan demikian, perbedaan habitat tidak secara langsung menentukan reduksi atau peningkatan xilem, tetapi memengaruhi plastisitas struktur dan perkembangan jaringan sesuai tuntutan ekologis tumbuhan.

Kata kunci: *Diferensiasi Xilem; Tumbuhan Terestrial; Tumbuhan Akuatik; Mekanisme Seluler Dan Molekuler; Adaptasi Habitat*

PENDAHULUAN

Xilem merupakan jaringan vaskular yang berperan penting dalam transportasi air dan mineral pada tumbuhan berpembuluh. Jaringan ini tersusun atas beberapa tipe sel, seperti elemen pembuluh, trakeid, serat, dan parenkim, yang berkembang melalui proses diferensiasi untuk menghasilkan fungsi transportasi dan dukungan mekanis (Tung *et al*., 2023). Perkembangan xilem melibatkan perubahan morfologi dan struktur sel hingga terbentuk jaringan dengan karakteristik khusus sesuai fungsi fisiologisnya (Zhang *et al*., 2021).

Diferensiasi elemen xilem merupakan proses perkembangan yang melibatkan pembentukan dinding sel sekunder dan *programmed cell death* (PCD). Deposisi dinding sel berlangsung secara terarah sehingga menghasilkan pola penebalan yang berbeda pada elemen xilem dan mendukung fungsi transportasi air (Kamon *et al*., 2021). Proses tersebut dikendalikan oleh jaringan regulasi molekuler yang melibatkan faktor transkripsi *VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN (VND)* yang termasuk famili *NAC (NAM, ATAF1/2, and CUC2*), serta faktor transkripsi *MYB* (*myeloblastosis*) yang mengatur spesifikasi serta pematangan elemen xilem (Sun *et al*., 2022).

Regulasi diferensiasi xilem juga dipengaruhi oleh berbagai sinyal seluler. Aktivitas *VND* dapat dimodulasi oleh hormon, termasuk asam absisat (ABA), yang berhubungan dengan perubahan laju dan karakter diferensiasi xilem (Ramachandran *et al*., 2021). Selain itu, sinyal auksin melalui PIP5K1 dan PIP5K2 (*phosphatidylinositol 4-phosphate 5-kinase*) berperan dalam pengaturan awal diferensiasi xilem, sedangkan Ca^{2+} berhubungan dengan pengaturan diferensiasi elemen pembuluh dan pola dinding sel sekundernya (von der Mark *et al*., 2022; Kamon *et al*., 2021).

Diferensiasi xilem berlangsung melalui koordinasi berbagai tingkat regulasi, mulai dari ekspresi gen hingga perubahan metabolisme sel. Regulasi epigenetik melalui modifikasi histon serta regulasi pascatranskripsi oleh microRNA (miRNA) turut memengaruhi ekspresi gen yang terlibat dalam perkembangan xilem (Hirai *et al*., 2022; Wang *et al*., 2023). Pada tingkat metabolisme, diferensiasi elemen pembuluh disertai perubahan aliran karbon yang mendukung pembentukan komponen dinding sel sekunder (Tung Uy *et al*., 2023).

Pemahaman mengenai mekanisme diferensiasi xilem tersebut sebagian besar diperoleh dari penelitian pada tumbuhan terestrial. Sementara itu, tumbuhan akuatik hidup pada kondisi lingkungan yang berbeda sehingga dapat memiliki karakter jaringan vaskular yang berbeda pula. Penelitian pada tumbuhan berdaun mengapung menunjukkan adanya perbedaan hubungan antara jaringan xilem dan stomata dibandingkan pola pada tumbuhan terestrial, yang berkaitan dengan strategi transportasi air pada lingkungan perairan (Liu *et al*., 2023).

Karakter xilem pada tumbuhan akuatik juga berkaitan dengan bentuk pertumbuhan dan organisasi tubuh tumbuhan. Pada *Nymphaea alba*, misalnya, *rhizoma* memiliki sistem vaskular yang kompleks untuk menghubungkan organ-organ tumbuhan yang berkembang pada posisi berbeda di lingkungan perairan (Kraehmer *et al*., 2023). Variasi anatomi pada beberapa makrofita akuatik juga menunjukkan bahwa struktur internal tumbuhan dapat merespons kondisi lingkungan perairan yang berbeda (Dubey *et al*., 2022).

Perbedaan karakter tersebut tidak berarti bahwa tumbuhan akuatik memiliki mekanisme diferensiasi xilem yang sepenuhnya berbeda dari tumbuhan terestrial. Mekanisme dasar seperti spesifikasi sel xilem, regulasi faktor transkripsi, pembentukan dinding sel sekunder, dan pematangan elemen trakeal menunjukkan prinsip yang relatif konservatif, sementara karakter struktural dan fungsionalnya dapat mengalami penyesuaian sesuai kondisi habitat (Tung *et al*., 2023; Liu *et al*., 2023). Oleh karena itu, perbandingan kedua kelompok tumbuhan diperlukan untuk memahami keterkaitan antara mekanisme seluler-molekuler dan karakter adaptif xilem pada lingkungan yang berbeda.

Sejumlah penelitian terdahulu menunjukkan bahwa tumbuhan terestrial dan akuatik umumnya dikaji dengan fokus yang berbeda. Pada tumbuhan terestrial, kajian molekuler telah mengidentifikasi target ZjVND7 yang berkaitan dengan diferensiasi pembuluh dan toleransi kekeringan pada *Ziziphus jujuba* (Li *et al*., 2022), peran PagDET2 dalam pembelahan kambium

dan diferensiasi xilem pada poplar (Wang *et al*., 2022), serta perkembangan dan evolusi sel xilem melalui pendekatan *single-cell transcriptomics* (Tung *et al*., 2023). Diferensiasi sel pembuluh xilem juga telah diusulkan sebagai model yang baik untuk biologi sel integratif (Kamon & Ohtani, 2021). Sebaliknya, penelitian pada tumbuhan akuatik lebih banyak menelaah anatomi dan respons struktural terhadap lingkungan, misalnya karakter anatomi dan histokimia organ vegetatif *Eichhornia crassipes* (Zhou *et al*., 2021), respons anatomi makrofita akuatik terhadap pengayaan nutrien (Dubey *et al*., 2022), dan adaptasi anatomi serta homeostasis ion pada halofit akuatik *Cyperus laevigatus* di bawah salinitas tinggi (Mumtaz *et al*., 2021). Berdasarkan literatur yang ditelaah dalam kajian ini, kedua kelompok penelitian tersebut belum dibandingkan secara langsung pada tingkat mekanisme seluler dan molekuler diferensiasi xilem.

Berdasarkan uraian tersebut, kajian ini bertujuan menganalisis dan membandingkan diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik berdasarkan mekanisme seluler dan molekuler serta menghubungkannya dengan karakter anatomi dan fungsi xilem dalam kondisi habitat yang berbeda.

Pertanyaan penelitian dalam kajian ini adalah: (1) bagaimana perbandingan mekanisme seluler diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik? (2) bagaimana perbandingan mekanisme molekuler yang mengatur diferensiasi xilem pada kedua kelompok tumbuhan tersebut? dan (3) bagaimana keterkaitan kedua mekanisme tersebut dengan karakter anatomi, fungsi xilem, dan adaptasi habitat?

METODE PENELITIAN

Desain Penelitian

Penelitian ini menggunakan metode *literature review* dengan pendekatan deskriptif-komparatif untuk menganalisis perbandingan diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik berdasarkan mekanisme seluler dan molekuler. Proses pencarian dan seleksi literatur mengikuti alur PRISMA (*Preferred Reporting Items for Systematic Reviews and Meta-Analyses*) (Page *et al*., 2021).

Objek Penelitian

Objek penelitian adalah artikel ilmiah yang membahas diferensiasi dan perkembangan xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik. Seleksi literatur dilakukan berdasarkan kriteria inklusi dan eksklusi yang telah ditetapkan (Tabel 1). Kriteria tersebut digunakan untuk memastikan bahwa artikel yang dianalisis memiliki keterkaitan dengan diferensiasi, perkembangan, struktur, regulasi, fungsi, atau adaptasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik.

Tabel 1. Kriteria Inklusi Dan Eksklusi Literatur

Aspek	Kriteria inklusi	Kriteria eksklusi
Tahun publikasi	Artikel diterbitkan pada periode 2021–2026	Artikel diterbitkan sebelum 2021
Jenis publikasi	Artikel penelitian primer dan review ilmiah	Sumber nonilmiah, artikel populer, dan sumber yang tidak melalui proses publikasi ilmiah
Fokus kajian	Diferensiasi, perkembangan, anatomi, regulasi, fungsi, atau adaptasi xilem/jaringan vaskular	Tidak berkaitan dengan xilem atau jaringan vaskular
Objek penelitian	Tumbuhan terestrial dan akuatik	Objek yang tidak relevan dengan perbandingan habitat
Aspek yang dikaji	Mekanisme molekuler, seluler, anatomi, fisiologi, atau hidraulik yang berkaitan dengan xilem	Tidak menyediakan informasi yang dapat digunakan dalam analisis

Aspek	Kriteria inklusi	Kriteria eksklusi
Kesesuaian dengan tujuan	Memiliki temuan yang dapat digunakan untuk membandingkan tumbuhan terestrial dan akuatik	Tidak memberikan informasi yang relevan dengan tujuan perbandingan
Ketersediaan informasi	Teks lengkap atau informasi ilmiah yang memadai untuk diekstraksi	Informasi yang diperlukan tidak tersedia
Duplikasi	Artikel unik yang memenuhi kriteria	Artikel duplikat

Instrumen Penelitian

Instrumen penelitian berupa matriks ekstraksi data yang digunakan untuk menganalisis artikel yang telah memenuhi kriteria seleksi. Informasi yang dikumpulkan meliputi penulis dan tahun publikasi, spesies atau model tumbuhan, habitat, pendekatan penelitian, aspek diferensiasi xilem, mekanisme seluler, regulator molekuler, karakteristik anatomi, fungsi hidraulik, dan temuan utama.

Teknik Pengambilan Data

Penelusuran literatur dilakukan untuk mengidentifikasi artikel ilmiah yang membahas diferensiasi dan perkembangan xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik, khususnya yang berkaitan dengan mekanisme seluler, molekuler, anatomi, dan fungsi jaringan xilem. Penelusuran dilakukan melalui beberapa basis data ilmiah, yaitu *Google Scholar*, *PubMed*, *ScienceDirect*, *SpringerLink*, *Wiley Online Library*, *Frontiers*, *MDPI*, dan *Oxford Academic*.

Kata kunci yang digunakan disusun berdasarkan fokus kajian, yaitu "*xylem differentiation*", "*xylem development*", "*xylem vessel differentiation*", "*xylem molecular mechanism*", "*xylem cellular mechanism*", *"terrestrial plants xylem", "aquatic plants xylem", "aquatic macrophyte vascular tissue", dan "xylem adaptation aquatic plants".*

Seleksi literatur dilakukan melalui tahapan identifikasi, penyaringan, penilaian kelayakan, dan inklusi sesuai dengan alur PRISMA (Tabel 2). Pada tahap identifikasi, artikel dikumpulkan berdasarkan kombinasi kata kunci dari berbagai basis data ilmiah. Artikel yang ditemukan kemudian diperiksa untuk menghindari duplikasi.

Tahap penyaringan dilakukan dengan membaca judul dan abstrak untuk menilai kesesuaian awal artikel dengan fokus kajian. Artikel yang tidak relevan dikeluarkan. Artikel yang sesuai kemudian masuk ke tahap penilaian kelayakan melalui pembacaan teks lengkap. Pada tahap ini, artikel diperiksa berdasarkan kriteria inklusi dan eksklusi yang telah ditetapkan.

Artikel yang memenuhi seluruh kriteria kemudian dipilih sebagai sumber kajian. Berdasarkan hasil seleksi akhir, 20 artikel utama digunakan dalam proses analisis dan sintesis. Artikel tersebut mencakup penelitian mengenai tumbuhan terestrial serta tumbuhan akuatik dan lahan basah.

Tabel 2. Alur seleksi literatur berdasarkan PRISMA

Tahap PRISMA	Proses seleksi	Keterangan
Identification	Penelusuran literatur melalui *Google Scholar*, *PubMed*, *ScienceDirect*, *SpringerLink*, *Wiley Online Library*, *Frontiers*, *MDPI*, dan *Oxford Academic*	Mengumpulkan artikel yang berpotensi relevan dengan topik diferensiasi dan perkembangan xilem
Screening	Pemeriksaan judul dan abstrak	Mengeluarkan artikel yang tidak sesuai dengan fokus kajian
Eligibility	Pemeriksaan teks lengkap	Menilai kesesuaian artikel berdasarkan kriteria inklusi dan eksklusi

Tahap PRISMA	Proses seleksi	Keterangan
Included	Pemilihan artikel yang memenuhi seluruh kriteria	20 artikel utama digunakan dalam sintesis literatur
Data extraction	Ekstraksi informasi dari artikel terpilih	Mengidentifikasi objek, habitat, mekanisme seluler dan molekuler, karakteristik xilem, serta temuan utama
Synthesis	Perbandingan dan integrasi hasil penelitian	Membandingkan diferensiasi xilem tumbuhan terestrial dengan tumbuhan akuatik/lahan basah

Teknik Analisis Data

Analisis dilakukan secara deskriptif-komparatif melalui sintesis tematik. Hasil penelitian dari artikel terpilih dibandingkan berdasarkan beberapa aspek utama, meliputi spesifikasi dan diferensiasi sel xilem, pembentukan dinding sel sekunder, lignifikasi, *programmed cell death* (PCD), regulasi faktor transkripsi, regulasi miRNA, hormon dan sinyal seluler, karakteristik elemen pembuluh, fungsi hidraulik, serta adaptasi terhadap kondisi habitat.

Pada tumbuhan terestrial, analisis terutama mencakup mekanisme molekuler yang melibatkan faktor transkripsi VND/NAC, MYB, HD-ZIP (*homeodomain-leucine zipper*), dan LBD (*lateral organ boundaries domain*), regulasi oleh miRNA, serta keterlibatan sinyal hormonal seperti auksin dan asam absisat (ABA) dan sinyal Ca^{2+}. Pada tumbuhan akuatik, analisis diarahkan pada karakteristik jaringan vaskular yang berkaitan dengan kondisi lingkungan, seperti diameter pembuluh, ketebalan dinding sel, lignifikasi, pola vaskularisasi, perkembangan aerenkima, serta karakteristik hidraulik.

Selanjutnya, temuan dari kedua kelompok habitat dibandingkan untuk mengidentifikasi persamaan mekanisme dasar diferensiasi xilem serta variasi struktural, seluler, molekuler, dan fisiologis yang berkaitan dengan kondisi habitat. Hasil sintesis disajikan secara naratif dan dalam bentuk tabel komparatif untuk memperlihatkan keterkaitan antara mekanisme diferensiasi xilem dan karakteristik adaptif tumbuhan pada habitat yang berbeda.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Karakteristik Literatur yang Dikaji

Hasil seleksi literatur, diperoleh 20 artikel utama yang terdiri atas 10 artikel pada tumbuhan terestrial dan 10 artikel pada tumbuhan akuatik serta lahan basah. Artikel-artikel tersebut dipublikasikan pada periode 2021–2025, dengan jumlah terbanyak pada tahun 2022 (7 artikel). Karakteristik artikel yang dianalisis disajikan pada Tabel 3.

Tabel 3. Karakteristik 20 artikel

No.	Penulis (Tahun)	Tumbuhan/Objek	Habitat	Fokus Utama	Relevansi terhadap Review
1	Ramachandran *et al*. (2021)	*Arabidopsis*	Terestrial	ABA dan VND	Regulasi hormonal diferensiasi xilem
2	Kamon *et al*. (2021)	*Arabidopsis*	Terestrial	Ca^{2+} dan VND7	Sinyal seluler diferensiasi elemen pembuluh
3	Zhang *et al*. (2021)	*Populus tomentosa*	Terestrial	Transkriptomik dan proteomik	Perkembangan xilem
4	Hirai *et al*. (2022)	*Arabidopsis*	Terestrial	Histone deacetylation	Regulasi epigenetik diferensiasi xilem

No.	Penulis (Tahun)	Tumbuhan/Objek	Habitat	Fokus Utama	Relevansi terhadap Review
5	Li *et al*. (2022)	*Ziziphus jujuba*	Terestrial	Target ZjVND7	Regulasi molekuler diferensiasi pembuluh
6	Wang *et al*. (2022)	*Populus*	Terestrial	PagDET2 dan kambium	Diferensiasi xilem sekunder
7	von der Mark *et al*. (2022)	*Arabidopsis*	Terestrial	PIP5K dan auksin	Regulasi awal diferensiasi xilem
8	Sun *et al*. (2022)	Tumbuhan terestrial	Terestrial	TF dan miRNA	Jaringan regulasi perkembangan xilem
9	Wang *et al*. (2023)	*Populus* "84K"	Terestrial	Transkriptom dan miRNA	Regulasi xilem sekunder
10	Kijima *et al*. (2025)	*Arabidopsis*	Terestrial	Polimerisasi aktin	Pola dinding sel elemen xilem
11	Mumtaz *et al*. (2021)	*Cyperus laevigatus*	Akuatik	Anatomi dan salinitas	Adaptasi struktur jaringan
12	Zhou *et al*. (2021)	*Eichhornia crassipes*	Akuatik	Anatomi dan histokimia	Struktur jaringan vaskular
13	Dubey *et al*. (2022)	Makrofita akuatik	Akuatik	Anatomi dan pengayaan nutrien	Respons struktur jaringan
14	Xin *et al*. (2022)	*Vallisneria natans*	Akuatik	Morfologi dan fisiologi	Respons terhadap perubahan muka air
15	Liu *et al*. (2023)	31 tumbuhan berdaun mengapung	Akuatik	Xilem, petiol, dan stomata	Karakter xilem dan transportasi air
16	Kraehmer *et al*. (2023)	*Nymphaea alba*	Akuatik	Perkembangan dan vaskularisasi *rhizoma*	Organisasi jaringan vaskular
17	Guo *et al*. (2023)	*Hydrilla verticillata*	Akuatik	Morfologi dan transkriptomik	Respons perkembangan terhadap cahaya
18	Xiong *et al*. (2024)	*Vallisneria natans*	Akuatik	Sedimen dan cahaya rendah	Respons pertumbuhan dan adaptasi
19	Daumal *et al*. (2024)	*Potamogeton* spp.	Akuatik	Durasi kekeringan	Respons perkembangan terhadap ketersediaan air
20	Kaleem *et al*. (2024)	*Fimbristylis complanata*	Akuatik	Mikrostruktur dan salinitas	Modifikasi struktur sebagai respons lingkungan

Pola Diferensiasi Xilem pada Tumbuhan Terestrial

Hasil telaah terhadap 10 artikel menunjukkan bahwa diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial merupakan proses bertahap yang melibatkan penentuan identitas sel, pembentukan dinding sel sekunder, dan pematangan elemen pembuluh. Faktor transkripsi VND (VASCULAR-RELATED NAC-DOMAIN) berperan sebagai regulator penting yang mengarahkan diferensiasi elemen

pembuluh melalui aktivasi berbagai gen terkait perkembangan xilem (Sun *et al*., 2022). Analisis transkriptomik dan proteomik pada *Populus tomentosa* juga menunjukkan adanya perubahan ekspresi gen dan protein secara dinamis sepanjang tahapan perkembangan xilem (Zhang *et al*., 2021). Sintesis hasil telaah disajikan pada Tabel 4.

Tabel 4. Hasil sintesis penelitian mengenai diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial

No.	Aspek diferensiasi	Hasil utama	Mekanisme yang teridentifikasi
1	Spesifikasi sel xilem	VND berperan dalam menentukan identitas elemen pembuluh	Aktivasi jaringan gen diferensiasi xilem
2	Diferensiasi protoxilem dan metaxilem	Anggota VND menunjukkan fungsi berbeda dalam pembentukan karakter elemen xilem	Jalur ABA–VND
3	Regulasi target VND7	ZjVND7 mengatur sejumlah gen yang berhubungan dengan diferensiasi pembuluh (Li *et al*., 2022)	Regulasi transkripsi
4	Pembentukan dinding sel sekunder	Perkembangan xilem disertai perubahan ekspresi gen dan protein terkait dinding sel	Regulasi transkripsi dan metabolisme dinding sel
5	Sinyal Ca^{2+}	Ca^{2+} memengaruhi diferensiasi elemen pembuluh dan pola penebalan dinding sel	Regulasi kejadian hilir VND7
6	Sinyal auksin	PIP5K1 dan PIP5K2 berkontribusi terhadap pengaturan diferensiasi xilem	Modulasi pensinyalan auksin
7	Regulasi epigenetik	Histone deacetylation memengaruhi diferensiasi elemen pembuluh	Kompleks OFP1/4–MYB75–KNAT7–BLH6
8	Regulasi pascatranskripsi	miRNA berasosiasi dengan gen yang mengatur pembentukan xilem sekunder	Regulasi pascatranskripsi
9	Xilem sekunder	Aktivitas kambium berkaitan dengan diferensiasi xilem sekunder	Jalur brassinosteroid/PagDET2
10	Pola dinding sel	Organisasi aktin berperan dalam menentukan pola deposisi dinding sel elemen pembuluh	Regulasi sitoskeleton

Berdasarkan Tabel 4, regulasi diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial berlangsung pada beberapa tingkatan. Pada tahap awal, sinyal perkembangan menentukan identitas sel xilem melalui jaringan faktor transkripsi, terutama VND, NAC, dan MYB (Sun *et al*., 2022). Perbedaan fungsi anggota VND juga memungkinkan terbentuknya karakter elemen protoxilem dan metaxilem yang berbeda melalui respons terhadap sinyal ABA (Ramachandran *et al*., 2021).

Pada tingkat seluler, diferensiasi tersebut kemudian diterjemahkan menjadi perubahan struktur dinding sel. Sinyal Ca^{2+} berkontribusi terhadap pengaturan kejadian hilir VND7 dan pembentukan pola dinding sel elemen pembuluh (Kamon *et al*., 2021), sedangkan organisasi aktin pada membran plasma berperan dalam menentukan pola deposisi dinding sel selama perkembangan elemen xilem (Kijima *et al*., 2025). Dengan demikian, pembentukan struktur xilem merupakan hasil koordinasi antara regulasi genetik dan proses subseluler.

Regulasi diferensiasi juga melibatkan jalur hormonal dan mekanisme pengendalian ekspresi gen. Pensinyalan auksin melalui PIP5K1 dan PIP5K2 berhubungan dengan pengaturan awal diferensiasi xilem (von der Mark *et al*., 2022), sedangkan perubahan asetilasi histon dapat mengontrol ekspresi regulator yang terlibat dalam diferensiasi elemen pembuluh (Hirai *et al*., 2022). Pada pembentukan xilem sekunder, regulasi tersebut terintegrasi dengan aktivitas kambium melalui jalur yang melibatkan PagDET2 (Wang *et al*., 2022).

Secara keseluruhan, hasil penelitian pada tumbuhan terestrial menunjukkan bahwa diferensiasi xilem merupakan proses multilapis dan terkoordinasi, yang menghubungkan spesifikasi sel melalui faktor transkripsi dengan pengaturan hormonal, ionik, epigenetik, pascatranskripsi, serta organisasi dinding sel. Kompleksitas tersebut memungkinkan pembentukan elemen xilem dengan struktur dan fungsi yang sesuai dengan kebutuhan transportasi air dan perkembangan tumbuhan (Tung *et al*., 2023).

Pola Struktur dan Perkembangan Xilem pada Tumbuhan Akuatik

Hasil telaah terhadap 10 artikel menunjukkan bahwa tumbuhan akuatik memiliki variasi struktur jaringan vaskular yang berkaitan dengan kondisi lingkungan perairan. Perbedaan tersebut terutama terlihat pada organisasi jaringan, perkembangan organ, serta hubungan antara jaringan xilem dengan jaringan berongga yang mendukung pertukaran dan distribusi air dalam tubuh tumbuhan. Pada *Eichhornia crassipes*, misalnya, analisis anatomi menunjukkan adanya karakter struktural khusus pada organ vegetatif yang mendukung kehidupannya sebagai tumbuhan akuatik mengapung (Zhou *et al*., 2021).

Pada tumbuhan akuatik mengapung, perkembangan jaringan vaskular juga berkaitan dengan karakteristik petiolus dan daun. Analisis terhadap 31 tumbuhan berdaun mengapung menunjukkan bahwa hubungan alometrik antara luas daun, karakter petiolus, dan xilem berbeda dibandingkan tumbuhan terestrial, yang menunjukkan adanya pola adaptasi struktural khusus pada lingkungan perairan (Liu *et al*., 2023). Dengan demikian, struktur xilem pada tumbuhan akuatik tidak hanya berkaitan dengan transportasi air, tetapi juga dengan kebutuhan mekanik dan distribusi sumber daya pada organ yang berkembang di lingkungan dengan gaya apung. Ringkasan pola struktur dan perkembangan xilem pada tumbuhan akuatik disajikan pada Tabel 5.

Tabel 5. Pola Struktur dan Perkembangan Xilem pada Tumbuhan Akuatik

No.	Aspek Struktur dan Perkembangan	Hasil Utama	Implikasi terhadap Xilem dan Adaptasi
1	Organisasi jaringan vaskular	*Eichhornia crassipes* menunjukkan karakter anatomi dan histokimia khusus pada organ vegetatifnya (Zhou *et al*., 2021).	Menunjukkan adanya penyesuaian organisasi jaringan vaskular pada tumbuhan akuatik mengapung.
2	Hubungan xilem–petiolus	Tumbuhan berdaun mengapung memiliki hubungan alometrik antara xilem dan karakter petiolus yang berbeda dari tumbuhan terestrial (Liu *et al*., 2023).	Struktur xilem beradaptasi terhadap kebutuhan transportasi dan penopangan organ dalam kondisi mengapung.
3	Vaskularisasi *rhizoma*	*Nymphaea alba* memiliki sistem vaskular pada *rhizoma* yang berkembang secara kompleks dan terintegrasi dengan jaringan korteks yang memiliki ruang udara (Kraehmer *et al*., 2023).	Vaskularisasi mendukung transportasi internal sekaligus berhubungan dengan struktur berongga pada tumbuhan akuatik.

No.	Aspek Struktur dan Perkembangan	Hasil Utama	Implikasi terhadap Xilem dan Adaptasi
4	Respons anatomi terhadap lingkungan	Perubahan kondisi nutrien berkaitan dengan perubahan karakter anatomi beberapa makrofita akuatik, termasuk jaringan vaskular (Dubey *et al*., 2022).	Menunjukkan adanya plastisitas struktural jaringan dalam merespons kondisi lingkungan perairan.
5	Respons terhadap perubahan muka air	*Vallisneria natans* mengalami perubahan morfologi dan fisiologi sebagai respons terhadap perubahan tingkat muka air (Xin *et al*., 2022).	Perubahan lingkungan perairan dapat memengaruhi perkembangan organ dan kebutuhan sistem transportasi.
6	Respons terhadap intensitas cahaya	*Hydrilla verticillata* menunjukkan perubahan morfologi dan ekspresi gen selama kondisi cahaya rendah dan fase pemulihan cahaya (Guo *et al*., 2023).	Perkembangan jaringan dan fungsi organ akuatik bersifat plastis terhadap perubahan lingkungan.
7	Respons terhadap kondisi sedimen	Pertumbuhan *Vallisneria natans* dipengaruhi oleh kondisi sedimen dan ketersediaan cahaya rendah (Xiong *et al*., 2024).	Kondisi substrat dan cahaya dapat memengaruhi perkembangan organ bawah air dan sistem transportasi internal.
8	Respons terhadap kekeringan	Dua spesies *Potamogeton* menunjukkan respons yang berbeda terhadap durasi kekeringan (Daumal *et al*., 2024).	Perbedaan respons menunjukkan adanya variasi strategi struktural dan fisiologis dalam menghadapi perubahan ketersediaan air.
9	Adaptasi terhadap salinitas	*Cyperus laevigatus* mengalami perubahan anatomi dan pengaturan ion pada kondisi salinitas tinggi (Mumtaz *et al*., 2021).	Modifikasi anatomi mendukung pemeliharaan keseimbangan air dan ion pada lingkungan perairan bersalinitas tinggi.
10	Modifikasi mikrostruktur	*Fimbristylis complanata* menunjukkan perubahan mikrostruktur daun yang berkaitan dengan respons pertumbuhan dan fotosintesis pada kondisi salinitas temporal (Kaleem *et al*., 2024).	Perubahan mikrostruktur menunjukkan kemampuan tumbuhan akuatik menyesuaikan struktur organ terhadap tekanan lingkungan.

Temuan tersebut menunjukkan bahwa struktur xilem pada tumbuhan akuatik perlu dipahami dalam konteks keseluruhan organisasi tubuh tumbuhan. Pada *Nymphaea alba*, misalnya, vaskularisasi *rhizoma* berkembang bersama organisasi jaringan korteks dan ruang udara sehingga menunjukkan keterkaitan antara sistem transportasi dan struktur internal tumbuhan akuatik (Kraehmer *et al*., 2023).

Respons terhadap lingkungan juga memperlihatkan bahwa perkembangan struktur tumbuhan akuatik bersifat plastis. Perubahan cahaya pada *Hydrilla verticillata* berkaitan dengan perubahan morfologi dan regulasi transkriptomik (Guo *et al*., 2023), sedangkan perubahan sedimen dan kondisi cahaya memengaruhi pertumbuhan *Vallisneria natans* (Xiong *et al*., 2024). Hal ini menunjukkan bahwa perkembangan jaringan dan organ pada tumbuhan akuatik dapat menyesuaikan diri terhadap perubahan faktor lingkungan.

Pada kondisi salinitas, respons struktural juga menjadi bagian penting dari adaptasi. *Cyperus laevigatus* menunjukkan perubahan anatomi yang disertai pengaturan keseimbangan ion ketika menghadapi salinitas tinggi (Mumtaz *et al*., 2021). Sementara itu, perubahan mikrostruktur daun pada *Fimbristylis complanata* berkaitan dengan kemampuan mempertahankan pertumbuhan dan kinerja fotosintesis pada perubahan salinitas (Kaleem *et al*., 2024).

Secara keseluruhan, pola struktur dan perkembangan xilem pada tumbuhan akuatik menunjukkan adanya penyesuaian terhadap lingkungan yang berbeda dari kondisi terestrial. Namun, temuan tersebut tidak menunjukkan bahwa seluruh tumbuhan akuatik memiliki xilem yang lebih sederhana atau tereduksi. Sebaliknya, variasi struktur vaskular menunjukkan bahwa perkembangan xilem dan jaringan terkait bersifat plastis serta dipengaruhi oleh bentuk pertumbuhan, posisi organ di dalam air, dan tekanan lingkungan. Pola ini menjadi dasar untuk membandingkan mekanisme seluler dan molekuler diferensiasi xilem antara tumbuhan terestrial dan akuatik pada pembahasan berikutnya.

Perbandingan Mekanisme Seluler Diferensiasi Xilem

Diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik memiliki mekanisme dasar yang sama, yaitu perubahan sel prekursor menjadi elemen xilem melalui serangkaian perubahan morfologi, pembentukan dinding sel sekunder, dan pematangan sel. Pada tumbuhan terestrial, proses tersebut telah diketahui melibatkan perubahan identitas sel yang dikendalikan oleh faktor transkripsi VND, kemudian diikuti deposisi dinding sel sekunder dan kematian sel terprogram (Sun *et al*., 2022). Dengan demikian, diferensiasi xilem merupakan proses yang terkoordinasi antara perubahan struktur sel dan pemrograman perkembangan.

Pada tingkat seluler, pembentukan dinding sel sekunder merupakan salah satu tahapan penting dalam pematangan elemen xilem. Aktivitas Ca^{2+} diketahui berkontribusi terhadap diferensiasi elemen pembuluh dan pengaturan pola penebalan dinding sel melalui proses pascatranskripsi yang berkaitan dengan VND7 (Kamon *et al*., 2021). Selain itu, organisasi aktin pada membran plasma berperan dalam menentukan pola deposisi dinding sel pada elemen pembuluh, sehingga sitoskeleton menjadi bagian penting dalam pembentukan karakter anatomis xilem (Kijima *et al*., 2025).

Pada tumbuhan akuatik, bukti penelitian lebih banyak menunjukkan penyesuaian struktur jaringan dan perkembangan organ sebagai respons terhadap kondisi lingkungan perairan. Pada *Eichhornia crassipes*, karakter anatomi dan histokimia organ vegetatif menunjukkan adanya organisasi jaringan yang berkaitan dengan kehidupan mengapung (Zhou *et al*., 2021). Pada *Nymphaea alba*, perkembangan vaskularisasi *rhizoma* berlangsung bersama pembentukan jaringan internal yang memiliki ruang udara, menunjukkan adanya integrasi antara jaringan transportasi dan struktur tubuh yang sesuai dengan lingkungan akuatik (Kraehmer *et al*., 2023).

Perbandingan tersebut menunjukkan bahwa mekanisme dasar diferensiasi xilem bersifat konservatif, sedangkan hasil strukturalnya dapat bersifat plastis. Pada tumbuhan terestrial, penelitian molekuler memperlihatkan mekanisme seluler secara lebih terperinci, mulai dari spesifikasi sel, pengaturan dinding sel sekunder, hingga pematangan elemen pembuluh (Hirai *et al*., 2022). Sementara itu, penelitian pada tumbuhan akuatik lebih banyak memperlihatkan bagaimana struktur vaskular dan organ mengalami penyesuaian terhadap kondisi seperti ketersediaan cahaya, muka air, salinitas, dan karakter substrat (Guo *et al*., 2023; Xin *et al*., 2022). Perbandingan mekanisme seluler pada kedua kelompok tumbuhan disajikan pada Tabel 6.

Tabel 6. Perbandingan Mekanisme Seluler Tumbuhan Terestrial dan Akuatik

No.	Mekanisme Seluler	Tumbuhan Terestrial	Tumbuhan Akuatik	Pola Perbandingan
1	Spesifikasi sel xilem	Identitas elemen xilem dikendalikan oleh jaringan regulator seperti VND (Sun *et al*., 2022).	Bukti langsung mengenai regulator spesifik diferensiasi xilem masih lebih terbatas; penelitian lebih banyak mengamati perubahan struktur vaskular dan organ.	Mekanisme dasar kemungkinan tetap konservatif, tetapi bukti molekulernya belum seimbang.
2	Pembentukan dinding sel sekunder	Diferensiasi diikuti deposisi dinding sel sekunder yang terprogram (Hirai *et al*., 2022).	Karakter jaringan vaskular menunjukkan penyesuaian struktural terhadap habitat akuatik (Zhou *et al*., 2021).	Hasil akhir struktur dapat berbeda sesuai tekanan lingkungan.
3	Pola penebalan dinding sel	Ca^{2+} dan VND7 berperan dalam pengaturan diferensiasi serta pola dinding sel (Kamon *et al*., 2021).	Pola khusus dinding xilem belum banyak dikaji secara molekuler pada spesies akuatik yang ditelaah.	Regulasi seluler pada tumbuhan terestrial lebih terdokumentasi.
4	Sitoskeleton	Polimerisasi aktin berperan menentukan pola deposisi dinding sel elemen pembuluh (Kijima *et al*., 2025).	Struktur jaringan menunjukkan penyesuaian terhadap bentuk pertumbuhan dan kondisi perairan.	Keterkaitan sitoskeleton dengan diferensiasi xilem akuatik masih perlu dikaji lebih lanjut.
5	Organisasi jaringan vaskular	Diferensiasi xilem berkaitan dengan perkembangan jaringan vaskular dan pertumbuhan sekunder (Wang *et al*., 2022).	Vaskularisasi berkembang sesuai organisasi organ, seperti pada *rhizoma Nymphaea alba* (Kraehmer *et al*., 2023).	Keduanya mengintegrasikan perkembangan xilem dengan perkembangan organ.
6	Plastisitas perkembangan	Perubahan hormonal dan lingkungan dapat memodulasi proses diferensiasi xilem (Ramachandran *et al*., 2021).	Perubahan cahaya, muka air, salinitas, dan sedimen memengaruhi pertumbuhan dan struktur organ (Guo *et al*., 2023; Xiong *et al*., 2024).	Plastisitas merupakan karakter bersama, tetapi respons spesifik berbeda sesuai habitat.

Dari perbandingan tersebut terlihat bahwa perbedaan utama bukan terletak pada keberadaan atau ketiadaan proses diferensiasi xilem, melainkan pada cara struktur xilem terintegrasi dengan kebutuhan ekologis tumbuhan. Pada tumbuhan terestrial, pembentukan elemen xilem berkaitan erat dengan kebutuhan transportasi air dan penguatan mekanik tubuh tumbuhan. Pada tumbuhan akuatik, organisasi jaringan vaskular berkembang dalam konteks gaya apung, ketersediaan cahaya bawah air, perubahan muka air, dan kondisi kimia perairan.

Dengan demikian, diferensiasi xilem pada kedua kelompok dapat dipandang sebagai proses perkembangan yang memiliki dasar seluler konservatif tetapi menghasilkan karakter

struktural yang plastis. Temuan ini penting karena menunjukkan bahwa perbedaan habitat tidak harus menghasilkan mekanisme diferensiasi yang sepenuhnya berbeda, tetapi dapat memengaruhi regulasi dan hasil akhir perkembangan jaringan xilem. Perbandingan mekanisme regulasi pada tingkat molekuler selanjutnya dibahas untuk melihat bagaimana sinyal hormon, faktor transkripsi, regulasi epigenetik, dan jaringan gen mengontrol proses tersebut pada kedua kelompok tumbuhan.

Perbandingan Mekanisme Molekuler Diferensiasi Xilem

Pada tingkat molekuler, diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dikendalikan oleh jaringan regulasi yang melibatkan faktor transkripsi, hormon, sinyal ionik, regulasi epigenetik, dan mekanisme pascatranskripsi. Faktor transkripsi VND merupakan salah satu regulator utama yang mengarahkan identitas dan diferensiasi elemen pembuluh (Sun *et al*., 2022). Aktivasi VND selanjutnya berhubungan dengan ekspresi gen yang mengatur pembentukan dinding sel sekunder dan pematangan elemen xilem (Kamon & Ohtani, 2021)

Sinyal hormonal berperan dalam menentukan waktu dan arah diferensiasi xilem. Pensinyalan asam absisat (ABA), misalnya, dapat mengaktifkan VND tertentu dan memengaruhi diferensiasi protoxilem maupun metaxilem pada *Arabidopsis* (Ramachandran *et al*., 2021). Sementara itu, jalur auksin juga berperan dalam pengaturan diferensiasi xilem melalui modulasi pensinyalan yang melibatkan PIP5K1 dan PIP5K2 (von der Mark *et al*., 2022). Temuan tersebut menunjukkan bahwa diferensiasi xilem tidak dikendalikan oleh satu jalur molekuler tunggal, tetapi merupakan hasil integrasi berbagai sinyal perkembangan.

Regulasi molekuler juga berlangsung pada tingkat epigenetik dan pascatranskripsi. Histone deacetylation dapat memengaruhi diferensiasi elemen pembuluh melalui regulasi kompleks represor transkripsi yang berhubungan dengan jalur VND7 (Hirai *et al*., 2022). Selain itu, analisis transkriptomik dan miRNA pada poplar menunjukkan adanya jaringan regulasi pascatranskripsi yang berkaitan dengan pembentukan xilem sekunder (Wang *et al*., 2023). Hal ini menunjukkan bahwa ekspresi gen diferensiasi xilem dikontrol secara berlapis, mulai dari aktivasi faktor transkripsi hingga modifikasi aktivitas RNA.

Pada tumbuhan akuatik, bukti mengenai mekanisme molekuler yang secara langsung mengatur diferensiasi xilem masih lebih terbatas dibandingkan tumbuhan terestrial. Namun, penelitian pada *Hydrilla verticillata* menunjukkan bahwa perubahan kondisi cahaya diikuti perubahan ekspresi transkriptomik dan respons morfologis (Guo *et al*., 2023). Temuan tersebut memperlihatkan bahwa lingkungan perairan dapat memengaruhi regulasi molekuler perkembangan tumbuhan, meskipun hubungan spesifik antara perubahan ekspresi gen dan diferensiasi elemen xilem belum seluruhnya diketahui.

Respons molekuler terhadap lingkungan juga terlihat pada tumbuhan akuatik yang mengalami perubahan kondisi fisiologis. Pada *Vallisneria natans*, perubahan kondisi cahaya dan sedimen memengaruhi pertumbuhan tanaman bawah air (Xiong *et al*., 2024). Sementara itu, respons terhadap salinitas pada *Cyperus laevigatus* melibatkan perubahan anatomi dan homeostasis ion (Mumtaz *et al*., 2021). Kedua temuan tersebut menunjukkan adanya regulasi fisiologis dan struktural sebagai respons terhadap lingkungan, tetapi belum dapat digunakan untuk menyimpulkan adanya jalur molekuler spesifik yang mengatur diferensiasi xilem. Perbandingan mekanisme molekuler pada kedua kelompok tumbuhan disajikan pada Tabel 7.

Tabel 7. Perbandingan Mekanisme Molekuler Tumbuhan Terestrial dan Akuatik

No.	Komponen Molekuler	Tumbuhan Terestrial	Tumbuhan Akuatik	Perbandingan
1	Faktor transkripsi VND	VND berperan sebagai regulator utama identitas dan diferensiasi elemen pembuluh (Sun *et al*., 2022).	Bukti langsung mengenai peran VND dalam diferensiasi xilem tumbuhan akuatik masih terbatas.	Regulasi VND terdokumentasi kuat pada terestrial, sedangkan pada akuatik masih memerlukan pembuktian langsung.
2	Sinyal ABA	ABA mengaktifkan VND tertentu dan memengaruhi diferensiasi protoxilem serta metaxilem (Ramachandran *et al*., 2021).	Respons terhadap perubahan lingkungan telah diamati, tetapi hubungan ABA–diferensiasi xilem belum banyak diuji secara langsung.	Sinyal hormonal merupakan kandidat mekanisme konservatif, tetapi bukti pada akuatik masih terbatas.
3	Sinyal auksin	PIP5K1/PIP5K2 memodulasi pensinyalan auksin selama diferensiasi xilem (von der Mark *et al*., 2022).	Penelitian yang ditelaah belum memberikan bukti langsung mengenai jalur auksin dalam diferensiasi xilem.	Mekanisme auksin telah terkarakterisasi pada terestrial, tetapi belum dapat digeneralisasi pada akuatik.
4	Regulasi epigenetik	Histone deacetylation mengatur ekspresi gen yang berhubungan dengan diferensiasi elemen pembuluh (Hirai *et al*., 2022).	Belum terdapat bukti yang cukup dari artikel yang ditelaah mengenai regulasi epigenetik spesifik xilem.	Regulasi epigenetik merupakan mekanisme yang telah terbukti pada terestrial, sedangkan bukti akuatik masih terbatas.
5	miRNA	miRNA berhubungan dengan jaringan regulasi pembentukan xilem sekunder (Wang *et al*., 2023).	Perubahan transkriptomik telah diamati pada *Hydrilla verticillata* sebagai respons terhadap cahaya (Guo *et al*., 2023).	Regulasi RNA terdapat pada kedua kelompok, tetapi fungsi spesifiknya dalam diferensiasi xilem akuatik belum jelas.

No.	Komponen Molekuler	Tumbuhan Terestrial	Tumbuhan Akuatik	Perbandingan
6	Sinyal Ca^{2+}	Ca^{2+} berkontribusi terhadap regulasi kejadian hilir VND7 selama diferensiasi elemen pembuluh (Kamon *et al*., 2021).	Respons homeostasis ion telah ditemukan pada tumbuhan akuatik dalam kondisi salinitas tinggi (Mumtaz *et al*., 2021).	Sinyal ionik penting pada kedua kelompok, tetapi fungsi Ca^{2+} spesifik dalam diferensiasi xilem akuatik belum teridentifikasi secara jelas.
7	Regulasi metabolik	Perkembangan xilem berkaitan dengan perubahan metabolisme dan ekspresi gen selama pembentukan jaringan xilem (Zhang *et al*., 2021).	Respons transkriptomik dan fisiologis berubah mengikuti kondisi lingkungan perairan (Guo *et al*., 2023).	Metabolisme dan ekspresi gen sama-sama bersifat dinamis, tetapi konteks regulasinya berbeda sesuai habitat.

Berdasarkan perbandingan tersebut, mekanisme molekuler diferensiasi xilem menunjukkan tingkat konservasi pada komponen dasar, terutama dalam keterlibatan regulasi gen dan sinyal perkembangan. Pada tumbuhan terestrial, hubungan antara faktor transkripsi, hormon, regulasi epigenetik, dan pembentukan dinding sel telah dibuktikan melalui berbagai pendekatan molekuler. Sebaliknya, pada tumbuhan akuatik, penelitian yang ditelaah lebih banyak mengidentifikasi perubahan transkriptomik, fisiologis, dan anatomi sebagai respons terhadap lingkungan.

Perbedaan tingkat bukti tersebut penting untuk diperhatikan agar tidak menyamakan respons molekuler terhadap lingkungan dengan mekanisme molekuler diferensiasi xilem. Perubahan ekspresi gen pada *Hydrilla verticillata*, misalnya, menunjukkan adanya respons transkriptomik terhadap kondisi cahaya (Guo *et al*., 2023), tetapi belum secara langsung membuktikan bahwa gen tersebut mengendalikan diferensiasi elemen xilem.

Dengan demikian, hasil telaah menunjukkan bahwa diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial memiliki jaringan regulasi molekuler yang telah terkarakterisasi secara lebih rinci, sedangkan pada tumbuhan akuatik bukti yang tersedia lebih banyak menggambarkan respons molekuler dan struktural terhadap lingkungan.

Hubungan Diferensiasi Xilem dengan Adaptasi Habitat

Diferensiasi xilem tidak hanya menentukan kemampuan tumbuhan dalam mengangkut air, tetapi juga berhubungan dengan tuntutan lingkungan tempat tumbuhan hidup. Pada tumbuhan terestrial, xilem berfungsi dalam transportasi air dan mineral sekaligus memberikan dukungan mekanik melalui pembentukan dinding sel sekunder yang kuat. Pembentukan dinding tersebut merupakan bagian terintegrasi dari diferensiasi elemen xilem dan dikendalikan oleh jaringan regulasi perkembangan yang kompleks (Zhang *et al*., 2021).

Kondisi lingkungan terestrial dapat memberikan tekanan terhadap sistem transportasi air, terutama ketika ketersediaan air menurun. Pada *Arabidopsis*, aktivasi jalur ABA–VND dapat memengaruhi diferensiasi elemen xilem sebagai bagian dari respons perkembangan terhadap kondisi lingkungan (Ramachandran *et al*., 2021). Pada poplar, aktivitas brassinosteroid melalui PagDET2 juga berkaitan dengan aktivitas kambium dan diferensiasi xilem, sehingga perkembangan jaringan vaskular dapat

terintegrasi dengan pertumbuhan batang (Wang *et al*., 2022).

Pada tumbuhan akuatik, tuntutan lingkungan berbeda karena sebagian atau seluruh organ berkembang dalam medium air. Kondisi tersebut memengaruhi bentuk organ, organisasi jaringan, dan hubungan antara jaringan vaskular dengan jaringan berongga. Pada *Nymphaea alba*, perkembangan *rhizoma* menunjukkan organisasi vaskular yang kompleks dan keberadaan ruang udara pada jaringan internal, yang mencerminkan keterkaitan antara sistem vaskular dan struktur tubuh tumbuhan akuatik (Kraehmer *et al*., 2023).

Pada tumbuhan berdaun mengapung, struktur xilem juga berkaitan dengan karakteristik petiolus dan daun. Analisis terhadap 31 tumbuhan berdaun mengapung menunjukkan pola hubungan antara xilem dan karakter petiolus yang berbeda dari tumbuhan terestrial (Liu *et al*., 2023). Pola tersebut menunjukkan bahwa organisasi jaringan transportasi pada tumbuhan akuatik dapat disesuaikan dengan kebutuhan organ yang berkembang pada kondisi mengapung.

Adaptasi terhadap lingkungan akuatik juga terlihat melalui plastisitas perkembangan. Perubahan intensitas cahaya menyebabkan perubahan morfologi dan transkriptom pada *Hydrilla verticillata* (Guo *et al*., 2023), sedangkan perubahan kondisi sedimen dan cahaya memengaruhi pertumbuhan *Vallisneria natans* (Xiong *et al*., 2024). Respons tersebut menunjukkan bahwa perkembangan organ tumbuhan akuatik dapat berubah mengikuti kondisi lingkungan yang dinamis.

Salinitas merupakan tekanan lingkungan lain yang dapat memengaruhi struktur tumbuhan akuatik. Pada *Cyperus laevigatus*, peningkatan salinitas berkaitan dengan perubahan anatomi dan mekanisme homeostasis ion (Mumtaz *et al*., 2021). Perubahan mikrostruktur daun pada *Fimbristylis complanata* juga berkaitan dengan kemampuan mempertahankan pertumbuhan dan performa fotosintesis pada kondisi salinitas yang berubah (Kaleem *et al*., 2024). Hubungan antara diferensiasi xilem dan adaptasi habitat diringkas pada Tabel 8.

Tabel 8. Hubungan Diferensiasi Xilem dengan Adaptasi Habitat

Aspek	**Tumbuhan Terestrial**	**Tumbuhan Akuatik**	**Hubungan dengan Adaptasi**
Ketersediaan air	Menghadapi variasi ketersediaan air dan risiko kekeringan; perkembangan xilem dapat dimodulasi oleh sinyal seperti ABA (Ramachandran *et al*., 2021).	Air tersedia dalam jumlah besar, tetapi kondisi perairan dapat berubah secara temporal dan spasial (Daumal *et al*., 2024).	Diferensiasi dan organisasi xilem berkaitan dengan strategi menghadapi kondisi hidrologis habitat.
Dukungan mekanik	Dinding sel sekunder xilem berkontribusi terhadap kekuatan jaringan dan batang (Zhang *et al*., 2021).	Struktur organ dipengaruhi oleh kondisi mengapung atau terendam; hubungan xilem–petiolus menunjukkan pola khusus pada tumbuhan berdaun mengapung (Liu *et al*., 2023).	Kebutuhan mekanik berbeda sesuai keberadaan gaya apung dan posisi organ.

Aspek	Tumbuhan Terestrial	Tumbuhan Akuatik	Hubungan dengan Adaptasi
Organisasi jaringan	Xilem berkembang sebagai bagian dari sistem vaskular yang mendukung pertumbuhan primer dan sekunder (Wang *et al*., 2022).	Vaskularisasi dapat terintegrasi dengan jaringan berongga, seperti pada *rhizoma Nymphaea alba* (Kraehmer *et al*., 2023).	Organisasi vaskular menyesuaikan dengan arsitektur tubuh tumbuhan.
Cahaya	Perubahan lingkungan dapat memengaruhi pertumbuhan dan perkembangan jaringan.	Kondisi cahaya bawah air dapat membatasi pertumbuhan dan memicu perubahan morfologi serta transkriptom (Guo *et al*., 2023).	Plastisitas perkembangan memungkinkan penyesuaian terhadap ketersediaan energi.
Salinitas	Umumnya menghadapi tekanan osmotik terutama pada habitat dengan salinitas tinggi.	Tumbuhan akuatik tertentu menunjukkan perubahan anatomi dan homeostasis ion terhadap salinitas (Mumtaz *et al*., 2021).	Regulasi struktur dan keseimbangan ion mendukung keberlangsungan fungsi jaringan.

Secara keseluruhan, hubungan diferensiasi xilem dengan habitat menunjukkan bahwa fungsi dasar xilem tetap dipertahankan, tetapi karakter struktural dan pola perkembangannya dapat mengalami penyesuaian. Pada tumbuhan terestrial, penyesuaian terutama berkaitan dengan transportasi air, penguatan mekanik, pertumbuhan sekunder, dan respons terhadap keterbatasan air. Pada tumbuhan akuatik, penyesuaian lebih berkaitan dengan organisasi tubuh dalam air, kondisi mengapung atau terendam, perubahan cahaya, salinitas, serta dinamika lingkungan perairan.

Dengan demikian, habitat tidak harus menghasilkan mekanisme diferensiasi xilem yang sepenuhnya berbeda. Sebaliknya, mekanisme perkembangan yang bersifat konservatif dapat menghasilkan karakter xilem yang berbeda melalui perubahan regulasi, perkembangan organ, dan respons terhadap lingkungan. Perspektif tersebut memperkuat bahwa perbedaan tumbuhan terestrial dan akuatik lebih tepat dipahami sebagai interaksi antara mekanisme perkembangan yang konservatif dan plastisitas struktural yang dipengaruhi habitat.

Sintesis Perbandingan Tumbuhan Terestrial dan Akuatik

Hasil telaah menunjukkan bahwa diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik memiliki prinsip perkembangan yang mendasar dan tetap dipertahankan, tetapi menghasilkan karakter struktural yang berbeda sesuai kondisi habitat. Pada tumbuhan terestrial, proses diferensiasi telah dikaji secara lebih rinci melalui pendekatan molekuler, terutama berkaitan dengan penentuan identitas sel, pembentukan dinding sel sekunder, dan pematangan elemen pembuluh (Sun *et al*., 2022). Sementara itu, penelitian pada tumbuhan akuatik lebih banyak menggambarkan organisasi vaskular, perkembangan organ, serta plastisitas struktur sebagai respons terhadap kondisi perairan.

Perbandingan pada tingkat seluler menunjukkan adanya keterkaitan antara spesifikasi sel, deposisi dinding sel sekunder, dan pematangan elemen xilem pada tumbuhan terestrial. Aktivitas VND menjadi salah satu pengendali penting dalam proses tersebut (Ramachandran *et al*., 2021), sedangkan Ca^{2+} dan sitoskeleton berkontribusi terhadap pengaturan pola dinding sel selama diferensiasi elemen pembuluh (Kamon *et al*., 2021; Kijima *et*

al., 2025). Pada tumbuhan akuatik, pola struktural yang diamati menunjukkan bahwa perkembangan jaringan vaskular terintegrasi dengan bentuk dan fungsi organ, seperti terlihat pada *rhizoma Nymphaea alba* (Kraehmer *et al*., 2023).

Pada tingkat molekuler, tumbuhan terestrial menunjukkan jaringan regulasi yang melibatkan interaksi faktor transkripsi, hormon, epigenetik, dan regulasi RNA. Jalur ABA–VND berperan dalam pengaturan diferensiasi elemen xilem (Ramachandran *et al*., 2021), sementara pensinyalan auksin turut memengaruhi proses tersebut melalui modulasi PIP5K1 dan PIP5K2 (von der Mark *et al*., 2022). Regulasi epigenetik juga berkontribusi terhadap diferensiasi elemen pembuluh melalui pengaturan ekspresi gen yang terkait dengan VND7 (Hirai *et al*., 2022).

Sebaliknya, artikel yang dikaji pada tumbuhan akuatik menunjukkan bukti molekuler yang lebih banyak berupa perubahan ekspresi gen dan respons fisiologis terhadap faktor lingkungan. *Hydrilla verticillata*, misalnya, menunjukkan perubahan transkriptomik selama kondisi cahaya rendah dan pemulihan cahaya (Guo *et al*., 2023). Temuan tersebut memperlihatkan adanya kemampuan regulasi molekuler dalam merespons lingkungan, tetapi belum dapat disamakan dengan bukti langsung mengenai mekanisme molekuler diferensiasi xilem.

Perbedaan tersebut memperlihatkan bahwa konservasi mekanisme tidak berarti keseragaman struktur. Mekanisme dasar pembentukan xilem dapat dipertahankan, sedangkan karakter jaringan yang dihasilkan dapat mengalami penyesuaian berdasarkan tuntutan habitat. Pada tumbuhan terestrial, perkembangan xilem berkaitan erat dengan transportasi air dan penguatan mekanik, sedangkan pada tumbuhan akuatik organisasi jaringan vaskular berkembang dalam konteks gaya apung, kondisi terendam, ketersediaan cahaya, dan karakteristik lingkungan perairan. Sintesis perbandingan kedua kelompok tumbuhan disajikan pada Tabel 9.

Tabel 9. Sintesis Perbandingan Diferensiasi Xilem pada Tumbuhan Terestrial dan Akuatik

Aspek	Tumbuhan Terestrial	Tumbuhan Akuatik	Sintesis
Identitas sel xilem	Dikendalikan oleh jaringan regulator, terutama VND (Sun *et al*., 2022).	Bukti langsung mengenai regulator spesifik xilem masih terbatas dalam artikel yang ditelaah.	Mekanisme dasar kemungkinan bersifat konservatif, tetapi bukti molekuler pada akuatik belum sekuat terestrial.
Diferensiasi elemen pembuluh	Melibatkan VND, ABA, Ca^{2+}, dan berbagai regulator perkembangan (Ramachandran *et al*., 2021; Kamon *et al*., 2021).	Lebih banyak dikaji melalui karakter anatomi dan respons perkembangan terhadap lingkungan.	Diferensiasi berlangsung melalui regulasi perkembangan yang terintegrasi dengan kondisi habitat.
Dinding sel sekunder	Pembentukan dinding sel sekunder merupakan bagian penting pematangan elemen xilem (Hirai *et al*., 2022).	Karakter jaringan vaskular menunjukkan penyesuaian struktural terhadap bentuk pertumbuhan akuatik (Zhou *et al*., 2021).	Fungsi struktural xilem dipertahankan, tetapi hasil akhirnya dapat berbeda.
Regulasi molekuler	Melibatkan faktor transkripsi, hormon, epigenetik, miRNA, dan regulasi metabolik (Wang *et al*., 2023; Zhang *et al*., 2021).	Bukti lebih banyak berupa perubahan transkriptomik dan respons fisiologis terhadap lingkungan (Guo *et al*., 2023).	Komponen regulasi dapat bersifat konservatif, tetapi karakterisasi pada akuatik masih terbatas.

Aspek	Tumbuhan Terestrial	Tumbuhan Akuatik	Sintesis
Organisasi vaskular	Berkaitan dengan pertumbuhan primer dan sekunder serta kebutuhan transportasi dan mekanik (Wang *et al*., 2022).	Terintegrasi dengan organisasi organ dan jaringan berongga, seperti pada *Nymphaea alba* (Kraehmer *et al*., 2023).	Organisasi vaskular menyesuaikan arsitektur tubuh dan kondisi habitat.
Plastisitas	Diferensiasi dapat dipengaruhi oleh sinyal hormonal dan kondisi lingkungan.	Respons struktural dan fisiologis terlihat terhadap cahaya, salinitas, muka air, dan sedimen (Guo *et al*., 2023; Mumtaz *et al*., 2021).	Plastisitas merupakan komponen penting dalam penyesuaian perkembangan terhadap lingkungan.
Fungsi adaptif	Mendukung transportasi air dan mineral serta penguatan mekanik.	Mendukung transportasi internal dan perkembangan organ dalam kondisi mengapung atau terendam.	Fungsi dasar xilem dipertahankan, sedangkan karakter struktural disesuaikan dengan habitat.

Berdasarkan sintesis tersebut, perbedaan utama antara tumbuhan terestrial dan akuatik bukan terletak pada ada atau tidaknya diferensiasi xilem, tetapi pada tingkat karakterisasi mekanisme dan bentuk adaptasi struktural yang dihasilkan. Pada tumbuhan terestrial, hubungan antara regulasi molekuler dan diferensiasi xilem telah dibuktikan melalui penelitian yang secara langsung mengidentifikasi faktor transkripsi, hormon, sinyal ionik, dan regulator epigenetik. Pada tumbuhan akuatik, bukti yang tersedia lebih banyak menghubungkan perubahan lingkungan dengan perubahan struktur, pertumbuhan, dan ekspresi gen.

Dengan demikian, hasil *literature review* ini mendukung konsep bahwa diferensiasi xilem merupakan proses perkembangan yang memiliki mekanisme dasar konservatif dan respons struktural yang plastis. Perbedaan habitat dapat memengaruhi bagaimana jaringan xilem berkembang dan terintegrasi dengan organisasi tubuh tumbuhan tanpa harus mengubah prinsip dasar diferensiasinya. Kerangka ini menempatkan xilem sebagai hasil interaksi antara program perkembangan internal dan tuntutan ekologis lingkungan tempat tumbuhan hidup.

Implikasi dari kajian ini bagi bidang keilmuan adalah perlunya perluasan kajian molekuler pada tumbuhan akuatik dengan menganalisis secara langsung peran faktor transkripsi, hormon, sinyal Ca^{2+}, miRNA, dan regulator pembentukan dinding sel dalam diferensiasi xilem. Pendekatan integratif melalui analisis ekspresi gen, *single-cell transcriptomics*, histokimia, mikroskopi, dan analisis anatomi dengan parameter yang seragam antara tumbuhan terestrial dan akuatik dapat dilakukan untuk memperjelas hubungan antara mekanisme molekuler, perubahan seluler, organisasi jaringan, serta adaptasi xilem terhadap habitat.

KESIMPULAN

Berdasarkan hasil *literature review*, diferensiasi xilem pada tumbuhan terestrial dan akuatik memiliki mekanisme dasar yang konservatif, meliputi spesifikasi sel, pembentukan dinding sel sekunder, pematangan elemen pembuluh, dan kematian sel terprogram. Pada tumbuhan terestrial, mekanisme tersebut telah dikaji secara lebih rinci melalui keterlibatan faktor transkripsi VND, hormon, Ca^{2+}, regulasi epigenetik, miRNA, dan sitoskeleton, sedangkan pada tumbuhan akuatik penelitian lebih banyak menunjukkan plastisitas struktur vaskular dan perkembangan organ sebagai respons terhadap kondisi lingkungan. Dengan demikian, perbedaan habitat tidak secara sederhana menentukan peningkatan atau reduksi xilem, tetapi memengaruhi organisasi dan karakter jaringan sesuai tuntutan ekologis, sehingga diferensiasi xilem dapat dipahami sebagai hasil interaksi antara mekanisme perkembangan yang

konservatif dan plastisitas struktural yang dipengaruhi habitat.

DAFTAR PUSTAKA

Daumal, M. M., Oosterhuis, D., Verhofstad, M. J., Erkens, R. H., & Peeters, E. T. (2024). The impact of drought duration on two *Potamogeton* species with different growth forms. *Aquatic Sciences*, *86*(3), 73. https://doi.org/10.1007/s00027-024-01089-4

Dubey, D., Kumar, S., & Dutta, V. (2022). In-situ anatomical and elemental response of aquatic macrophytes against nutrient enrichment in freshwater tropical lakes. *Applied Water Science*, *12*(7), 163. https://doi.org/10.1007/s13201-022-01681-9

Guo, Q., Gao, Y., Song, C., Zhang, X., & Wang, G. (2023). Morphological and transcriptomic responses/acclimations of erect-type submerged macrophyte *Hydrilla verticillata* both at low-light exposure and light recovery phases. *Ecology and Evolution*, *13*(10), e10583. https://doi.org/10.1002/ece3.10583

Hirai, R., Wang, S., Demura, T., & Ohtani, M. (2022). Histone deacetylation controls xylem vessel cell differentiation via transcriptional regulation of a transcription repressor complex OFP1/4–MYB75–KNAT7–BLH6. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 825810. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.825810

Kaleem, M., Hameed, M., Ahmad, M. S. A., Ahmad, F., Iqbal, U., Asghar, N., Ameer, A., Mehmood, A., Shehzadi, N., Chishti, M. S., Hashem, A., & Abd-Allah, E. F. (2024). Role of leaf micro-structural modifications in modulation of growth and photosynthetic performance of aquatic halophyte *Fimbristylis complanata* (Retz.) under temporal salinity regimes. *Scientific Reports*, *14*(1), 26442. https://doi.org/10.1038/s41598-024-77589-y

Kamon, E., & Ohtani, M. (2021). Xylem vessel cell differentiation: A best model for new integrative cell biology? *Current Opinion in Plant Biology*, *64*, 102135. https://doi.org/10.1016/j.pbi.2021.102135

Kamon, E., Noda, C., Higaki, T., Demura, T., & Ohtani, M. (2021). Calcium signaling contributes to xylem vessel cell differentiation via post-transcriptional regulation of VND7 downstream events. *Plant Biotechnology*, *38*(3), 331–337. https://doi.org/10.5511/plantbiotechnology.21.0519a

Kijima, S. T., Sasaki, T., Kikushima, Y., Inoue, D., Sakamoto, S., Kondo, Y., Inagaki, S., Yamaguchi, M., Mitsuda, N., & Oda, Y. (2025). Control of plasma membrane-associated actin polymerization specifies the pattern of the cell wall in xylem vessels. *Nature Communications*, *16*, 1921. https://doi.org/10.1038/s41467-025-56866-y

Kraehmer, H., Bonsels-Klein, K., & Claßen-Bockhoff, R. (2023). Rhizome architecture, development and vascularization in the water lily *Nymphaea alba*. *Annals of Botany*, *131*(5), 851–866. https://doi.org/10.1093/aob/mcad049

Li, M., Hou, L., Zhang, C., Yang, W., Liu, X., Zhao, H., Pang, X., & Li, Y. (2022). Genome-wide identification of direct targets of ZjVND7 reveals the putative roles of whole-genome duplication in sour jujube in regulating xylem vessel differentiation and drought tolerance. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 829765. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.829765

Liu, Y., Liu, H., Baastrup-Spohr, L., Li, Z., Li, W., Pan, J., & Cao, Y. (2023). Allometric relationships between leaf and petiole traits across 31 floating-leaved plants reveal a different adaptation pattern from terrestrial plants. *Annals of Botany*, *131*(3), 545–552. https://doi.org/10.1093/aob/mcad007

Mumtaz, S., Saleem, M. H., Hameed, M., Batool, F., Parveen, A., Amjad, S. F., Mahmood, A., Arfan, M., Ahmed, S., Yasmin, H., Alsahli, A. A., & Alyemeni, M. N. (2021). Anatomical adaptations and ionic homeostasis in aquatic halophyte *Cyperus laevigatus* L. under high salinities. *Saudi Journal of Biological Sciences*, *28*(5), 2655–

2666. https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.03.002

Page, M. J., McKenzie, J. E., Bossuyt, P. M., Boutron, I., Hoffmann, T. C., Mulrow, C. D., Shamseer, L., Tetzlaff, J. M., Akl, E. A., Brennan, S. E., Chou, R., Glanville, J., Grimshaw, J. M., Hróbjartsson, A., Lalu, M. M., Li, T., Loder, E. W., Mayo-Wilson, E., McDonald, S., . . . Moher, D. (2021). The PRISMA 2020 statement: An updated guideline for reporting systematic reviews. *BMJ*, *372*, n71. https://doi.org/10.1136/bmj.n71

Ramachandran, P., Augstein, F., Mazumdar, S., Nguyen, T. V., Minina, E. A., Melnyk, C. W., & Carlsbecker, A. (2021). Abscisic acid signaling activates distinct VND transcription factors to promote xylem differentiation in *Arabidopsis*. *Current Biology*, *31*(14), 3153–3161.e5. https://doi.org/10.1016/j.cub.2021.04.057

Sun, P., Wang, H., Zhao, P., Yu, Q., He, Y., Deng, W., & Guo, H. (2022). The regulation of xylem development by transcription factors and their upstream microRNAs. *International Journal of Molecular Sciences*, *23*(17), 10134. https://doi.org/10.3390/ijms231710134

Tung Uy, A. L., Yamamoto, A., Matsuda, M., Arae, T., Hasunuma, T., Demura, T., & Ohtani, M. (2023). The carbon flow shifts from primary to secondary metabolism during xylem vessel cell differentiation in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*, *64*(12), 1563–1575. https://doi.org/10.1093/pcp/pcad130

Tung, C.-C., Kuo, S.-C., Yang, C.-L., Yu, J.-H., Huang, C.-E., Liou, P.-C., Sun, Y.-H., Shuai, P., Su, J.-C., Ku, C., & Lin, Y.-C. J. (2023). Single-cell transcriptomics unveils xylem cell development and evolution. *Genome Biology*, *24*, 3. https://doi.org/10.1186/s13059-022-02845-1

von der Mark, C., Cruz, T. M. D., Blanco-Touriñan, N., & Rodriguez-Villalon, A. (2022). Bipartite phosphoinositide-dependent modulation of auxin signaling during xylem differentiation in *Arabidopsis thaliana* roots. *New Phytologist*, *236*(5), 1734–1747. https://doi.org/10.1111/nph.18448

Wang, H., Zhao, P., He, Y., Su, Y., Zhou, X., & Guo, H. (2023). Transcriptome and miRNAs profiles reveal regulatory network and key regulators of secondary xylem formation in "84K" poplar. *International Journal of Molecular Sciences*, *24*(22), 16438. https://doi.org/10.3390/ijms242216438

Wang, Y., Hao, Y., Guo, Y., Shou, H., & Du, J. (2022). PagDET2 promotes cambium cell division and xylem differentiation in poplar stem. *Frontiers in Plant Science*, *13*, 923530. https://doi.org/10.3389/fpls.2022.923530

Xin, K.-J., Cao, Y., Xie, Q.-Z., Liang, R.-H., Huang, H.-X., Chen, Y.-T., & Qi, J.-J. (2022). Effects of water level changes on the morphological and physiology of the submerged macrophyte *Vallisneria natans*. *Journal of Freshwater Ecology, 37*(1), 405–424. https://doi.org/10.1080/02705060.2022.2105966

Xiong, W., Ma, X., Xie, Y., & Zeng, W. (2024). Effects of modified sediments on the growth of submerged macrophyte *Vallisneria natans* under low light conditions. *Frontiers in Plant Science*, *15*, 1450786. https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1450786

Zhang, C., Zhang, J., Liu, Y., Liu, X., Guo, X., Li, H., Liu, D., & Lu, H. (2021). Integrated transcriptomic and proteomic analysis in the roadmap of the xylem development stage in *Populus tomentosa*. *Frontiers in Plant Science*, *12*, 724559. https://doi.org/10.3389/fpls.2021.724559

Zhou, C., Zhang, X., Guo, Y., Hu, S., Tang, Y., Li, T., Wang, T., Ma, G., & Yang, C. (2021). Structural and histochemical analyses of the vegetative organs of *Eichhornia crassipes*. *Botany Letters*, *168*(3), 458–466. https://doi.org/10.1080/23818107.2021.1902389