

Pengaruh Ketinggian Tempat terhadap Performa Fisiologis Tanaman Kelapa Sawit (*Elaeis Guineensis* Jacq.)

Effects of Altitude on Oil Palm (Elaeis Guineensis Jacq.) Physiological Performance

Eka Listia*, Iput Pradiko, Muhdan Syarovy, Fandi Hidayat, Eko Noviandi Ginting, dan Rana Farrasati

Peneliti Ilmu Tanah dan Agronomi Pusat Penelitian Kelapa Sawit (PPKS), Jl. Brigjen Katamso No.51, Medan 20158, Sumatera Utara

INFORMASI ARTIKEL

Riwayat artikel:

Diterima: 03 Desember 2018

Direview: 13 Desember 2018

Disetujui: 17 Maret 2019

Kata kunci:

Fotosintesis
Transpirasi
Karakteristik fisiologi
Kelapa sawit
Ketinggian tempat

Keywords:

Photosynthesis
Transpiration
Physiological characteristics
Oil palm
Altitude

Direview oleh:

Sudirman Yahya, Mudji
Santosa, Antonius Kasno

Abstrak. Saat ini, tercatat lebih dari 10.000 hektar tanaman kelapa sawit di Indonesia telah dikembangkan pada lahan dengan ketinggian tempat lebih dari 600 m di atas permukaan laut (dpl). Budidaya kelapa sawit di dataran tinggi dihadapkan pada beberapa faktor pembatas seperti rendahnya suhu, tingginya kelembaban dan curah hujan, serta terbatasnya lama penyinaran matahari. Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui karakteristik fisiologis tanaman kelapa sawit yang dibudidayakan di empat lokasi dengan ketinggian tempat yang berbeda yaitu: 50, 368, 693, dan >865 m dpl. Penelitian dilakukan pada tanaman kelapa sawit berumur 7-8 tahun. Peubah yang diamati adalah peubah lingkungan/iklim serta performa fisiologis tanaman. Hasil penelitian menunjukkan bahwa karakteristik fisiologis tanaman seperti laju fotosintesis, laju transpirasi, konsentrasi CO₂ inter seluler, dan dimensi stomata dari tanaman kelapa sawit yang dibudidayakan pada dataran tinggi lebih rendah dibanding proses fisiologis tanaman kelapa sawit yang dibudidayakan pada dataran yang lebih rendah. Akan tetapi tingkat prolin dan aktivitas enzim *nitrate reductase* yang lebih tinggi dimiliki oleh tanaman yang berada pada dataran tinggi. Penelitian ini menegaskan bahwa karakteristik fisiologi tanaman kelapa sawit yang optimum terdapat pada tanaman yang berada pada dataran dengan ketinggian kurang dari 600 m dpl.

Abstract. Nowadays, more than 10,000 hectares of oil palm plantations in Indonesia have been cultivated at the altitude of > 600 m above sea level (asl). The cultivation of oil palm in the higher altitude is subjected to several limiting factors such as low temperature, high humidity and rainfall, and also short daily duration of solar radiation. This study was conducted to evaluate the physiological characteristics of oil palm planted at four altitudes: 50, 368, 693, and 865 m asl. The study was employed for 7-8 years old oil palm. The environmental (climate) and physiological performance variables were measured. The results showed that oil palm planted at the higher altitudes had lower rates of photosynthesis, transpiration, lower intercellular CO₂ concentration and lower stomata dimension compared to oil palm cultivated at the lower altitudes. However, the proline level and the activity of nitrate reductase of palm cultivated on the higher altitudes were higher than that of the palm cultivated at the lower altitudes. This research results reconfirm that, the optimum physiological characteristics of oil palm were observed at the altitude of less than 600 m asl.

Pendahuluan

Secara umum, kelapa sawit dapat tumbuh secara optimal di daerah tropika basah (12° LU - 12° LS) pada ketinggian tempat 0-250 m di atas permukaan laut (dpl), lama penyinaran matahari cerah selama 5-7 jam hari⁻¹, CH sebesar 1.750-3.000 mm th⁻¹ yang merata sepanjang tahun, dan suhu rata-rata sebesar 25-28°C (Lubis 2008). Dalam kaitannya dengan ketinggian tempat, terdapat beberapa faktor yang berpengaruh terhadap pertumbuhan tanaman, seperti suhu, kelembaban, serta intensitas dan lama penyinaran matahari. Ketinggian tempat berkaitan erat dengan suhu, dimana semakin tinggi tempat maka semakin rendah suhu yang tentu saja akan berpengaruh terhadap proses fisiologis tanaman seperti bukaan stomata, laju transpirasi, laju fotosintesis, dan respirasi tanaman.

Tkemaladze dan Makhshvili (2016) menyatakan bahwa suhu terbaik untuk sebagian besar jenis tanaman adalah 10-35°C, sehingga aktivitas fotosintesis di luar batas suhu tersebut akan terganggu. Suhu rendah yang terjadi di dataran tinggi akan berpengaruh terhadap metabolisme dan pembungaan tanaman kelapa sawit serta memperpanjang masa pertumbuhan vegetatif (Paramanathan 2015).

Terjadinya perubahan iklim yang berakibat pada peningkatan suhu udara merupakan salah satu faktor pendorong pengembangan kelapa sawit di dataran tinggi (> 600 m dpl). Saat ini, lebih dari 10.000 hektar perkebunan kelapa sawit telah dikembangkan pada dataran tinggi yang tersebar di wilayah Sumatera Utara dan Jawa Barat (Darlan *et al.* 2009). Namun demikian, beberapa hasil penelitian menunjukkan adanya permasalahan yang ditemukan pada budidaya kelapa sawit di dataran tinggi.

* Corresponding author: ekalistia.iopri@gmail.com

Wagino (2007) melaporkan bahwa tanaman kelapa sawit di dataran tinggi menghasilkan produktivitas yang lebih rendah dibandingkan dengan dataran rendah. Darlan *et al.* (2017) menyatakan bahwa budidaya kelapa sawit di dataran tinggi dihadapkan pada beberapa faktor pembatas seperti suhu udara minimum tahunan $<18^{\circ}\text{C}$, lama penyinaran ≤ 4 jam hari⁻¹, dan curah hujan tahunan >2.500 mm tahun⁻¹. Tanaman kelapa sawit di dataran tinggi juga dilaporkan memiliki produktivitas yang lebih rendah dibandingkan tanaman kelapa sawit di dataran rendah (Darlan *et al.* 2014). Selanjutnya Darlan *et al.* (2015) juga menjelaskan bahwa tanaman kelapa sawit di dataran tinggi (>850 mdpl) memiliki laju fotosintesis 40% lebih rendah dibandingkan tanaman pada dataran rendah.

Di sisi lain, beberapa hasil penelitian menunjukkan adanya *trend* positif pertumbuhan kelapa sawit di dataran tinggi. Darlan *et al.* (2009) menambahkan bahwa komponen kualitas tandan seperti persentase mesokarp per biji, persentase minyak per tandan dan persentase rendemen minyak tidak berbeda nyata antara penanaman di dataran tinggi dengan penanaman di dataran rendah. Meskipun telah banyak penelitian yang membahas mengenai performa tanaman kelapa sawit di dataran tinggi, tetapi informasi mengenai performa fisiologis tanaman pada berbagai ketinggian tempat (khususnya pada dataran tinggi) masih belum dibahas secara mendalam. Penelitian ini bertujuan untuk mengetahui pengaruh ketinggian tempat terhadap performa fisiologis kelapa sawit (*Elaeis guineensis* Jacq.). Hasil penelitian ini diharapkan dapat menjadi acuan untuk budidaya dan pengembangan tanaman kelapa sawit di dataran tinggi.

Bahan dan Metode

Penelitian ini dilaksanakan di perkebunan kelapa sawit yang berada di wilayah Sumatra Utara. Pelaksanaan penelitian di 4 (empat) lokasi dengan ketinggian tempat yang berbeda, yaitu: 50, 368, 693, dan 865 m dpl. Luasan areal di setiap lokasi ketinggian tempat menggunakan satu blok pertanaman kelapa sawit sekitar 25 ha. Lokasi lahan yang dipilih relatif datar di masing-masing ketinggian tempat untuk mengurangi kemungkinan adanya keragaman tanaman jika menggunakan lahan yang bergelombang. Tanaman kelapa sawit yang digunakan adalah jenis tenera pada kelompok tanaman muda yang berumur 7 – 8 tahun.

Pengamatan parameter iklim seperti suhu udara ($^{\circ}\text{C}$), curah hujan (mm), hari hujan dan kelembaban (%) menggunakan *Automatic Weather Station* (AWS), intensitas matahari menggunakan *lux meter* sedangkan pengamatan parameter fisiologis seperti laju fotosintesis ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$), konsentrasi CO_2 interseluler ($\mu\text{mol CO}_2$), laju transpirasi ($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$), suhu permukaan daun ($^{\circ}\text{C}$), dan defisit tekanan uap (kPa)

dilakukan menggunakan *photosynthetic analyzer* tipe Li Cor 6400 di daun ke-17 pada pukul 08.00 pagi sampai pukul 12.00 siang. Sementara itu, pengukuran lama penyinaran dilakukan menggunakan Campbell Stokes.

Pengamatan kandungan klorofil daun dan morfologi stomata berupa panjang bukaan stomata dan lebar bukaan stomata dilakukan pada anak daun pelepah ke-17. Kandungan klorofil daun dianalisis menggunakan metode yang telah dikembangkan oleh Comb (1985) yang dikenal sebagai *Comb's method*. Kandungan klorofil a dan b dihitung menggunakan rumus :

Kandungan klorofil a = $0,0127 \times A_{663} - 0,00269 \times A_{645}$

Kandungan klorofil b = $0,0229 \times A_{645} - 0,00468 \times A_{663}$

Kandungan klorofil total = kandungan klorofil a + kandungan klorofil b

A645 = Absorban pada panjang gelombang 645 μm

A663 = Absorban pada panjang gelombang 663 μm .

Analisis kandungan prolin ditentukan dengan metode yang telah dikembangkan oleh Bates *et al.* (1973). Sementara itu, pengamatan Aktivitas Nitrat Reduktase (ANR) menggunakan spektrofotometer pada panjang gelombang 540 nm. Kadar ANR dihitung dengan persamaan:

$$\text{ANR} = \frac{AS}{A0} \times \frac{1000}{B} \times \frac{1}{T} \times \frac{500}{1000} \mu\text{mol NO}_2^- \text{ g}^{-1} \text{ jam}^{-1}$$

Keterangan:

AS = nilai absorbansi larutan; A0 = nilai absorbansi standar (0,0106 atau 0,0142); B = berat segar daun sampel; T = waktu inkubasi.

Data yang akan diperoleh selanjutnya dianalisis menggunakan Analisis Varian (ANOVA) pada level 5%, dan akan dilanjutkan dengan uji beda nyata terkecil (LSD) jika hasil analisis varian menunjukkan pengaruh perlakuan yang nyata. Selain itu, juga dilakukan uji korelasi (r) antara peubah-peubah lingkungan (kondisi iklim) dengan performa fisiologi tanaman serta laju fotosintesis dengan performa fisiologi lainnya.

Hasil dan Pembahasan

Kondisi Iklim

Tabel 1 menunjukkan bahwa semakin tinggi tempat maka rata – rata suhu maksimum, minimum dan harian semakin rendah. Persentase kelembaban menunjukkan peningkatan seiring dengan bertambahnya ketinggian tempat. Sementara itu, pada Tabel 2 dapat dilihat bahwa rata – rata jeluk hujan dan jumlah hari hujan per tahun menunjukkan peningkatan dengan bertambahnya ketinggian tempat. Selain itu, lama penyinaran dan intensitas matahari di dataran tinggi juga semakin menurun seiring dengan semakin banyaknya tutupan awan.

Tabel 1. Rata-rata suhu maksimum, suhu minimum, suhu rata-rata harian, dan kelembaban udara tahun 2012-2013

Table 1. Average maximum, minimum, and daily temperature, and air humidity in 2012 and 2013

Ketinggian tempat <i>m dpl</i>	Suhu Udara Rata-Rata			Kelembaban %
	Maks	Min	Harian	
50	33,3	24,0	27,5	82,2
368	30,5	21,2	25,3	84,0
693	28,6	18,8	24,4	85,5
865	27,3	18,2	23,1	86,7

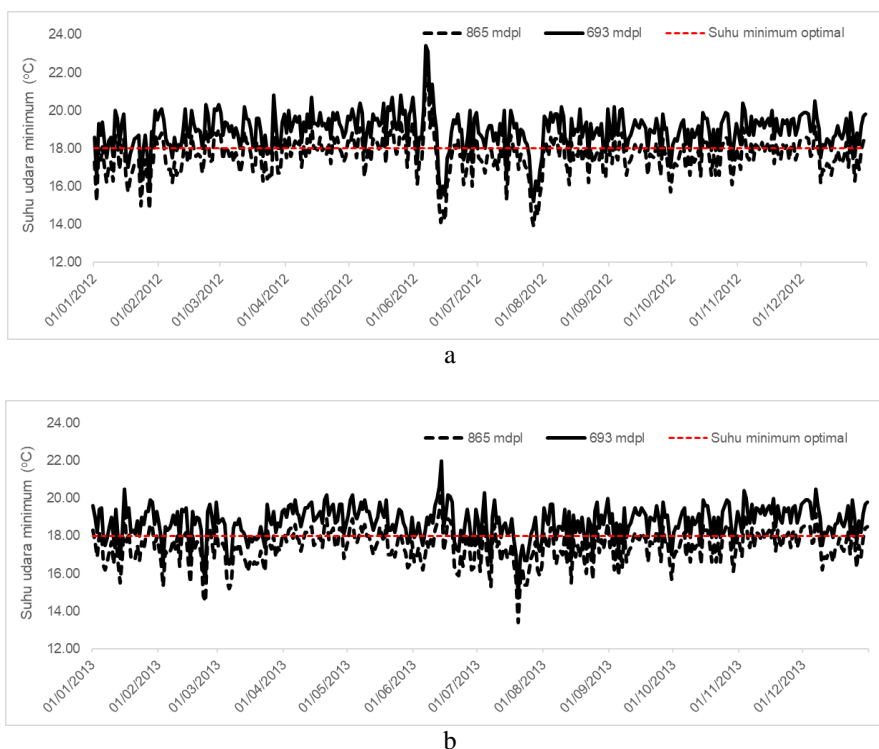
Tabel 2. Rata-rata jeluk hujan, jumlah hari hujan, defisit air, lama penyinaran, dan intensitas radiasi tahun 2012-2013

Table 2. Average rainfall, number of rainy days, water deficits, sunshine duration and irradiation in 2012 and 2013

Ketinggian tempat <i>m dpl</i>	Jeluk hujan <i>mm th⁻¹</i>	Hari hujan tahun ⁻¹	Lama Penyinaran		Intensitas Matahari	
			<i>jam</i>	%	Luar tajuk <i>lux</i>	Bawah tajuk
50	1.980	120	5,5	65,0	53.050	5.750
368	2.410	138	5,0	58,0	51.150	5.075
693	2.765	142	4,4	49,0	49.050	2.850
865	2.805	145	4,3	49,0	39.450	2.165

Penurunan suhu, lama penyinaran dan intensitas matahari dapat menjadi faktor pembatas bagi pertumbuhan dan hasil tanaman kelapa sawit. Khusus untuk kondisi suhu udara minimum, meskipun rata-rata pada wilayah dengan ketinggian > 600 m dpl memiliki suhu minimum > 18°C, tetapi jika dilihat lebih mendetail pada saat-saat tertentu suhu udara minimum masih sering mencapai < 18°C (Gambar 1.a dan 1.b).

Semakin tinggi tempat, maka kelembaban semakin tinggi dan suhu semakin rendah, kondisi ini menyebabkan tanaman mengalami hambatan dalam proses pertumbuhan dan penyerapan hara (Sinaga *et al.* 2015). Hal ini sesuai dengan pernyataan Darlan *et al.* (2017), faktor pembatas utama dalam budi daya kelapa sawit di dataran tinggi (> 600 m dpl) adalah suhu udara minimum < 18°C. Pertumbuhan kelapa sawit terhambat karena proses metabolisme dan pembungaan kelapa sawit terganggu akibat cekaman suhu rendah. Efek dari cekaman suhu udara rendah dapat dianalogikan dengan cekaman kekeringan yang dapat menyebabkan (i) peningkatan aborsi, (ii) tandan gagal atau busuk, (iii) produktivitas berfluktuasi, dan (iv) kematangan tandan yang lebih lama (8 - 9 bulan).



Gambar 1. Suhu udara minimum pada ketinggian 693 m dpl dan 865 m dpl pada tahun 2012 (a) dan 2013 (b)

Figure 1. Minimum air temperature at altitudes of 693 m and 865 m asl in 2012 (a) and 2013 (b)

Kondisi Lingkungan Mikro pada Daun Tanaman Kelapa Sawit

Suhu udara permukaan daun dipengaruhi secara nyata oleh tinggi tempat (Tabel 3.a). Lebih jauh lagi, suhu udara rata-rata merupakan peubah lingkungan yang paling berkorelasi dengan permukaan daun kelapa sawit (Tabel 3.b). Suhu permukaan daun di dataran rendah lebih tinggi dibandingkan dataran tinggi karena suhu udara di dataran rendah yang juga lebih tinggi dibandingkan dataran tinggi. Menurut Hong and Corley (1976), suhu permukaan daun tanaman kelapa sawit lebih tinggi dibandingkan suhu udara lingkungan, bahkan dapat mencapai + 12°C.

Tabel 3.a. Suhu permukaan daun kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat

Table 3.a. Leaf temperature of oil palm at different altitudes

Ketinggian tempat m dpl	Suhu permukaan daun °C
50	33,57 a
368	31,85 b
693	31,03 c
865	28,65 d

Keterangan: Angka yang diikuti oleh huruf yang sama pada grafik yang sama tidak berbeda nyata pada taraf nyata 5% ($\alpha = 5\%$) berdasarkan uji ANOVA.

Note: Numbers followed by the same letter are not significantly differences based on ANOVA test at the $\alpha = 5\%$

Tabel 3.b. Korelasi antara peubah lingkungan dengan suhu permukaan daun kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat

Table 3.b. Correlation between environment variables and leaf temperature of oil palm at different altitudes

Peubah lingkungan	Korelasi terhadap suhu permukaan daun
Suhu udara rata-rata	0.972
Kelembaban udara	-0.971
Jeluk hujan	-0.897
Hari hujan	-0.882
Intensitas matahari luar tajuk	0.960
Lama penyinaran	0.912

Keterangan: Nilai negatif (-) menunjukkan korelasi yang berkebalikan antara peubah lingkungan dengan suhu permukaan daun

Note: Negative (-) sign indicates that environmental variables increase as leaf temperature decrease, and vice versa

Implikasi dari semakin tingginya suhu permukaan daun adalah peningkatan laju fotosintesis akibat meningkatnya konduktansi stomata (Kulundžić *et al.* 2016 dan Soleh *et al.* 2017). Namun demikian, perlu diketahui bahwa korelasi antara suhu permukaan daun dengan laju fotosintesis bukanlah korelasi linear melainkan korelasi

kuadratik. Laju fotosintesis akan terus meningkat hingga suhu permukaan daun mencapai 30°C. Pada suhu permukaan daun lebih tinggi dari 30°C, laju fotosintesis akan semakin menurun (Hong dan Corley 1976; Greer 2012).

Aktivitas Fisiologis Tanaman Kelapa Sawit

Hasil pengamatan aktivitas fisiologis tanaman kelapa sawit yang meliputi laju fotosintesis; laju transpirasi; konsentrasi CO₂ interseluler; dan defisit tekanan uap pada berbagai *altitude* ditampilkan pada Tabel 4.a. Korelasi antara peubah lingkungan dengan aktivitas fisiologis tanaman kelapa sawit disajikan pada Tabel 4.b. Hasil pengamatan dimensi stomata; kadar klorofil a, klorofil b, prolin dan aktivitas nitrat reduktase pada beberapa ketinggian tempat ditampilkan pada Tabel 5 dan 6. Sementara itu, penjelasan mengenai masing-masing parameter aktivitas fisiologis tanaman kelapa sawit dijabarkan pada sub-bab 3.3.1 hingga 3.3.6.

A. Laju fotosintesis

Walaupun pertumbuhan tanaman dikendalikan oleh banyak proses fisiologis, biokimia, dan molekuler, namun fotosintesis merupakan kunci yang memberikan kontribusi besar terhadap pertumbuhan dan perkembangan tanaman (Hu *et al.* 2011; Jajoo 2014;; Jung *et al.* 2016, Apichatmeta *et al.* 2017, Lahive *et al.* 2017). Menurut Jaafar dan Ibrahim (2012), fotosintesis merupakan proses metabolisme di mana tanaman melalui klorofil mensintesis senyawa organik dari bahan baku organik dengan adanya sinar matahari. Proses ini merupakan proses konversi energi radiasi matahari menjadi energi kimia pada jaringan tanaman dalam bentuk molekul organik.

Data pada Tabel 4.a memberikan informasi bahwa tanaman kelapa sawit yang ditanam di dataran rendah (50 dan 368 m dpl) memiliki laju fotosintesis yang lebih tinggi jika dibandingkan dengan tanaman kelapa sawit yang ditanam di dataran tinggi (693 dan 865 m dpl). Peubah lingkungan yang paling berpengaruh dalam menentukan laju fotosintesis adalah intensitas matahari (Tabel 4.b).

Ruban (2009) menyatakan bahwa fotosintesis pada tanaman sangat dipengaruhi oleh cahaya matahari yang meliputi lama penyinaran dan besarnya intensitas cahaya matahari. Hal ini menunjukkan bahwa kebutuhan tanaman kelapa sawit akan radiasi matahari (dalam bentuk lama penyinaran dan intensitas radiasi) pada ketinggian tempat 368 m dpl lebih terpenuhi secara optimal sehingga mendukung proses fotosintesis yang maksimal pada tanaman kelapa sawit yang dibudidayakan pada ketinggian tersebut. Noor *et al.* (2011) menambahkan bahwa besarnya

Tabel 4.a. Laju fotosintesis, laju transpirasi, defisit tekanan uap, dan konsentrasi CO₂ interseluler tanaman kelapa sawit di beberapa ketinggian tempatTable 4.a. Photosynthesis rates, transpiration rates, vapour pressure deficit, and CO₂ intercellular concentrations at different altitudes

Ketinggian tempat	Laju fotosintesis	Laju transpirasi	Defisit tekanan uap	Konsentrasi CO ₂ interseluler
(m dpl)	($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$)	($\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	(kPa)	($\mu\text{mol CO}_2$)
50	10,64 b	0,38 ab	2,44 a	507,25 b
368	16,81 a	0,33 ab	2,17 b	568,68 c
693	7,24 c	0,42 a	2,10 b	351,18 a
865	5,38 d	0,31 b	1,77 c	465,97 ab

Keterangan: Angka yang diikuti oleh huruf yang sama pada kolom yang sama tidak berbeda nyata pada taraf nyata 5% ($\alpha = 5\%$) berdasarkan uji ANOVA.

Note: Numbers followed by the same letter have no significant difference at the $\alpha = 5\%$, based on ANOVA test

Tabel 4.b. Korelasi antara peubah lingkungan dengan laju fotosintesis, laju transpirasi, defisit tekanan uap, dan konsentrasi CO₂ interseluler di beberapa ketinggian tempatTable 4.b. Correlation between environmental variables and photosynthesis rates, transpiration rates, vapour pressure deficit, and CO₂ intercellular concentrations at different altitudes

Peubah lingkungan	Korelasi			
	vs laju fotosintesis	vs laju transpirasi	vs defisit tekanan uap	vs konsentrasi CO ₂ interseluler
Suhu udara rata-rata	0,504	0,369	0,975	0,394
Kelembaban udara	-0,608	-0,283	-0,965	-0,494
Jeluk hujan	-0,534	-0,132	-0,892	-0,577
Hari hujan	-0,324	-0,295	-0,895	-0,373
Intensitas matahari luar tajuk	0,673	0,543	0,950	0,667
Lama penyinaran	0,619	0,113	0,901	0,657

Keterangan: Nilai negatif (-) menunjukkan korelasi yang berkebalikan antara peubah lingkungan dengan peubah aktivitas fisiologis

Note: Negative (-) sign indicates that environmental variables increase as physiological activity variables decrease, and vice versa

intensitas cahaya secara simultan mempengaruhi proses inhibisi, mengurangi fotosintesis mesofil dan lebih jauh menyebabkan cekaman air pada tanaman.

B. Laju transpirasi

Tanaman kelapa sawit yang ditanam pada ketinggian 865 m dpl aktivitas transpirasinya berjalan lebih lambat jika dibandingkan dengan tanaman kelapa sawit yang ditanam pada ketinggian 50, 368 dan 693 m dpl (Tabel 4.a). Sama halnya dengan laju fotosintesis, peubah lingkungan yang memiliki korelasi tertinggi dengan laju transpirasi adalah intensitas radiasi matahari luar tajuk (Tabel 4.b).

Transpirasi merupakan proses hilangnya air dari jaringan tanaman menjadi uap air yang dimulai dari proses penyerapan air dari dalam tanah oleh akar tanaman, yang

kemudian diangkat menuju batang dan daun sampai dilepaskan sebagai uap air ke atmosfer (McDowell *et al.* 2008; Röhl *et al.* 2015; Prijono *et al.* 2016). Proses transpirasi akan menurunkan volume dan potensial air dari sel ke mesofil daun. Penurunan potensial air dimulai dari daun ke arah akar melalui jaringan pengangkut (*xylem*), sehingga mampu mendorong air dari dalam tanah beserta hara mineral yang terkandung di dalamnya masuk melalui akar ke bagian tanaman menuju daun untuk diuapkan. Hal ini berarti transpirasi bermanfaat sebagai tenaga penggerak penyerapan air maupun hara mineral yang dibutuhkan tanaman dari dalam tanah (Treshow 1970).

Aktivitas transpirasi juga penting kaitannya dengan difusi CO₂ masuk ke dalam mesofil daun. Keberadaan CO₂ yang tinggi dalam mesofil daun mutlak diperlukan untuk menjamin berlangsungnya aktivitas fotosintesis secara maksimal, khususnya pada tanaman kelapa sawit yang

merupakan kelompok tanaman tipe C3. Hal tersebut sesuai dengan hasil penelitian sebelumnya dimana tanaman kelapa sawit, kakao, barley dan tanaman C3 lainnya memiliki laju fotosintesis yang lebih besar serta efisiensi penggunaan air ketika kadar CO₂ meningkat (Wall *et al.* 2011; Ibrahim *et al.* 2017; Lahive *et al.* 2017). Aktivitas transpirasi yang semakin tinggi mampu meningkatkan laju difusi CO₂ masuk ke dalam mesofil daun sehingga laju fotosintesis dapat berlangsung lebih cepat.

C. Defisit tekanan uap

Hasil penelitian memperlihatkan bahwa semakin tinggi tempat maka semakin rendah defisit tekanan uap (Tabel 4.a). Defisit tekanan uap merupakan gambaran selisih antara tekanan uap jenuh dengan tekanan uap aktual, dimana tekanan uap jenuh bergantung pada suhu, bila suhu meningkat maka tekanan uap jenuh juga akan meningkat, dan sebaliknya. Defisit tekanan uap berkaitan dengan konduktansi stomata, dimana ketika defisit tekanan uap tinggi, tanaman akan meresponnya dengan menutup stomata sebagai upaya mencegah kehilangan air akibat transpirasi, sehingga mengurangi konduktansi stomata (Riverra-Mendes *et al.* 2016; Berg *et al.* 2017).

Hasil uji korelasi (Tabel 4.b) menunjukkan bahwa suhu udara merupakan peubah lingkungan utama yang menentukan nilai defisit tekanan uap pada tanaman kelapa sawit. Rendahnya defisit tekanan uap pada tanaman kelapa sawit di dataran tinggi merupakan implikasi dari rendahnya suhu udara. Suhu udara rendah menyebabkan tekanan uap jenuh tidak terlalu tinggi atau mendekati nilai tekanan uap aktual, sehingga defisit tekanan uap pada daerah dengan suhu udara yang lebih rendah akan lebih rendah dibandingkan daerah dengan suhu udara yang lebih tinggi.

D. Konsentrasi CO₂ interseluler

Tabel 4.a memberikan informasi bahwa konsentrasi CO₂ interseluler dipengaruhi secara nyata oleh ketinggian tempat. Peubah lingkungan yang memiliki korelasi tertinggi dengan konsentrasi CO₂ interseluler adalah intensitas radiasi matahari (Tabel 4.b). Lebih lanjut lagi, tanaman kelapa sawit yang ditanam di dataran rendah (50 dan 368 m dpl) memiliki konsentrasi CO₂ internal dalam mesofil yang jauh lebih tinggi jika dibandingkan dengan tanaman kelapa sawit yang ditanam di dataran lebih tinggi (693 dan 865 m dpl). Hal ini terjadi karena tanaman kelapa sawit yang ditanam di dataran rendah diduga memiliki bukaan stomata yang lebih lebar jika dibandingkan dengan tanaman kelapa sawit yang ditanam di dataran lebih tinggi, indikatornya adalah aktivitas transpirasi yang berlangsung lebih kuat pada tanaman kelapa sawit dataran rendah (50 dan 368 m dpl) jika dibandingkan dengan tanaman kelapa sawit dataran tinggi (693 dan 865 m dpl).

Menurut Sundari dan Rahmat (2011), Medlyn *et al.* (2013) dan Singh *et al.* (2013), konsentrasi CO₂ interseluler yang tinggi mampu meningkatkan laju fotosintesis. Pendapat tersebut terbukti pada penelitian ini dimana tanaman kelapa sawit dataran rendah (50 dan 368 m dpl) laju fotosintesisnya nyata lebih tinggi jika dibandingkan dengan kelapa sawit dataran tinggi (693 dan 865 m dpl) karena konsentrasi CO₂ internal pada kelapa sawit dataran rendah jauh lebih tinggi jika dibandingkan dengan kelapa sawit dataran tinggi. Ditambahkan oleh Joshi dan Palni (1998) bahwa pada suhu rendah, konsentrasi CO₂ di atmosfer juga rendah sehingga menyebabkan penurunan konsentrasi CO₂ interseluler pada tanaman kelapa sawit dataran tinggi. Menurut hasil penelitian Zakaria *et al.* (2007) konsentrasi CO₂ yang tinggi mampu mendorong peningkatan laju fotosintesis, begitu juga disampaikan oleh Salisbury dan Ross (1995) bahwa peningkatan konsentrasi CO₂ interseluler mampu meningkatkan laju fotosintesis jauh lebih tinggi pada suhu tinggi dibandingkan dengan pada keadaan intensitas cahaya rendah yang menyebabkan suhu permukaan daun menjadi lebih rendah.

E. Dimensi stomata: lebar dan panjang bukaan stomata

Tabel 5.a memberikan informasi bahwa tanaman kelapa sawit pada ketinggian tempat 368 m dpl memiliki stomata yang membuka lebih lebar jika dibandingkan dengan tinggi tempat lainnya yaitu 50, 693, dan 865 m dpl. Selain itu, panjang bukaan stomata juga menunjukkan *trend* yang sama seperti pada variabel lebar bukaan stomata. Semakin tinggi tempat, bukaan stomata tanaman kelapa sawit menjadi semakin sempit dan pendek. Sementara itu, berdasarkan hasil uji korelasi, diketahui bahwa peubah lingkungan yang paling mempengaruhi bukaan stomata adalah intensitas radiasi matahari (Tabel 5.b).

Tabel 5.a. Lebar dan panjang bukaan stomata kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat

Table 5.a. The width and length of oil palm stomata opening at different altitudes

Ketinggian tempat	Lebar bukaan stomata	Panjang bukaan stomata
m dpl	µm	µm
50	6,24 b	18,36 b
368	7,12 a	20,25 a
693	5,31 c	16,03 c
865	4,52 d	13,41 d

Keterangan: Angka yang diikuti oleh huruf yang sama pada grafik yang sama tidak berbeda nyata pada taraf nyata 5% ($\alpha = 5\%$) berdasarkan uji ANOVA.

Note: Numbers followed by common letters are not significantly different at the $\alpha = 5\%$, based on ANOVA test

Tabel 5.b. Korelasi antara peubah lingkungan dengan lebar dan panjang bukaan stomata kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat

Table 5.b. Correlation between environment variables and the width and length of oil palm stomata opening at different altitudes

Peubah lingkungan	Korelasi	
	vs lebar stomata	vs panjang stomata
Suhu udara rata-rata	0,676	0.716
Kelembaban udara	-0,758	-0,790
Jeluk hujan	-0,671	-0,691
Hari hujan	-0,500	-0,537
Intensitas matahari luar tajuk	0,823	0,873
Lama penyinaran	0,745	0.762

Keterangan: Nilai negatif (-) menunjukkan korelasi yang berkebalikan antara peubah lingkungan dengan lebar dan panjang bukaan stomata

Note: Negative (-) signs indicates that environment variables increase as the width and length of stomata opening decrease, and vice versa

Menurut Suresh *et al.* (2012), stomata merupakan organ tanaman pada kelapa sawit yang memiliki peranan penting dalam proses fotosintesis namun cenderung sensitif terhadap kondisi lingkungan. Selain intensitas radiasi matahari, bukaan stomata juga dipengaruhi secara nyata oleh suhu udara, kelembaban udara, dan defisit tekanan uap (Urban *et al.* 2017 dan Soleh *et al.* 2017). Daerah dengan suhu udara, intensitas radiasi matahari serta defisit tekanan uap yang lebih tinggi dan kelembaban udara lebih rendah menyebabkan stomata membuka lebih lebar dan panjang begitu pula sebaliknya. Dalam kaitannya dengan hasil penelitian ini, dataran tinggi memiliki suhu udara, intensitas radiasi matahari dan defisit tekanan uap lebih rendah serta kelembaban udara lebih tinggi jika dibandingkan dengan dataran yang lebih rendah. Hal ini menyebabkan tanaman merespon dengan melakukan bukaan stomata yang lebih sempit dan pendek.

F. Kadar klorofil a, klorofil b, prolin dan aktivitas nitrat reduktase

Klorofil menyerap sinar matahari dan menggunakan energi dari matahari untuk mensintesis karbohidrat dan air dari CO₂ melalui proses fotosintesis. Di dalam tanaman terdapat klorofil a dan klorofil b yang berperan dalam penyerapan sinar ultraviolet dan oksigen (He *et al.* 2009). Hasil analisis kadar klorofil, prolin serta aktivitas nitrat reduktase disajikan pada Tabel 6.a. Sementara itu, hasil uji korelasi antara peubah lingkungan dengan kadar klorofil, prolin dan ANR ditampilkan pada Tabel 6.b.

Klorofil a dan b tidak berbeda nyata secara statistik, meskipun terdapat *trend* bahwa kadar klorofil pada ketinggian tempat 865 m dpl lebih rendah dibandingkan yang lain. Kadar prolin dan ANR juga tidak berbeda nyata

secara statistik, namun memiliki *trend* yang semakin meningkat seiring pertambahan tinggi tempat. Dalam kaitannya dengan kondisi lingkungan, klorofil a dan b lebih dipengaruhi oleh intensitas radiasi matahari, sedangkan kadar prolin lebih dipengaruhi suhu udara. Adapun kadar ANR sangat dipengaruhi oleh jeluk hujan.

Tabel 6.a Kadar klorofil a, klorofil b, prolin dan aktivitas nitrat reduktase kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat

Table 6.a The concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, proline, and nitrate reductase of oil palm at different altitudes

Ketinggian Tempat (m dpl)	Klorofil a (mg/g)	Klorofil b (mg/g)	Prolin (μmol/g)	ANR (μmol/NO ₂ /jam)
50	0,47 ab	0,62 a	1,08 a	2,00 a
368	0,52 a	0,63 a	1,57 a	2,51 a
693	0,49 ab	0,63 a	1,69 a	2,75 a
865	0,43 b	0,56 a	2,07 a	2,82 a

Keterangan: Angka yang diikuti oleh huruf yang sama pada grafik yang sama tidak berbeda nyata pada taraf nyata 5% ($\alpha = 5\%$) berdasarkan uji ANOVA.

Note: Numbers followed by the same letter have no significant differences at the $\alpha = 5\%$, based on ANOVA test

Tabel 6.b. Korelasi antara peubah lingkungan dengan kadar klorofil a, klorofil b, prolin dan aktivitas nitrat reduktase kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat.

Table 6.b. Correlation between environment variables and the concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, proline, and nitrate reductase of oil palm at different altitudes

Peubah lingkungan	Korelasi			
	vs klorofil a	vs klorofil b	vs prolin	vs ANR
Suhu udara rata-rata	0,351	0,597	-0,995	-0,974
Kelembaban udara	-0,419	-0,612	0,981	0,964
Jeluk hujan	-0,235	-0,421	0,939	0,991
Hari hujan	-0,099	-0,385	0,949	0,993
Intensitas matahari luar tajuk	0,746	0,914	-0,898	-0,901
Lama penyinaran	0,326	0,478	-0,937	-0,974

Keterangan: Nilai negatif (-) menunjukkan korelasi yang berkebalikan antara peubah lingkungan dengan klorofil a, klorofil b, prolin dan ANR

Note: Negative values (-) show that environment variables increase as chlorophyll a, chlorophyll b, proline, and nitrate reductase decrease, and vice versa

Salah satu bentuk respon tanaman dalam menghadapi kondisi lingkungan yang kurang optimal adalah melalui sintesis dan akumulasi zat terlarut organik yang dikenal sebagai *osmoprotectants* atau zat terlarut yang kompatibel, salah satunya adalah prolin (Khan *et al.* 2013; Iqbal *et al.* 2014). Hasil penelitian menunjukkan bahwa kadar prolin

relatif meningkat seiring bertambahnya ketinggian tempat. Kadar prolin juga memiliki korelasi erat dengan suhu udara. Hasil penelitian ini sesuai dengan hasil penelitian Cao *et al.* (2011) yang menyatakan bahwa tanaman kelapa sawit yang mengalami perlakuan cekaman suhu rendah dan cekaman kekeringan memiliki kandungan prolin yang lebih tinggi bila dibandingkan dengan tanaman yang tidak mengalami cekaman kekeringan dan cekaman suhu rendah.

Nitrogen merupakan salah satu unsur hara yang berperan penting terhadap pertumbuhan vegetatif tanaman. Asimilasi N menjadi molekul organik tergantung dari reduksi NO_3^- oleh enzim *nitrat reductase* di dalam jaringan tanaman (Latifa dan Anggarwulan 2009). Nitrat yang diserap oleh tanaman direduksi oleh enzim *nitrat reductase* menjadi nitrit untuk selanjutnya menjadi amonium. Amonium akan bergabung dengan hasil fotosintesis untuk membentuk protein yang akan mempengaruhi pertumbuhan dan perkembangan tanaman (Fitriana *et al.* 2011).

Aktivitas Nitrat Reduktase (ANR) menunjukkan hasil yang tidak berbeda nyata pada keempat ketinggian tempat. Walaupun ANR menunjukkan hasil yang tidak berbeda nyata, tetapi terdapat kecenderungan bahwa ANR meningkat seiring dengan pertambahan tinggi tempat. Salisbury dan Ross (1995) menyatakan bahwa ANR menurun dengan cepat jika terjadi penurunan laju transpirasi, tetapi pada penelitian ini penurunan laju transpirasi tidak berbanding lurus dengan penurunan ANR. Hal ini kemungkinan disebabkan oleh adanya faktor-faktor penyebab lain yang belum bisa dijelaskan melalui hasil-hasil analisis dalam penelitian ini.

Kondisi dan aktivitas fisiologis yang mempengaruhi laju fotosintesis

Laju fotosintesis berbanding lurus dengan semua peubah aktivitas fisiologis dalam penelitian ini, kecuali laju transpirasi, kadar prolin dan ANR (Tabel 7). Laju fotosintesis sangat dipengaruhi oleh dimensi bukaan stomata. Lebar dan panjang bukaan stomata berkaitan erat dengan laju penyerapan CO_2 dari udara sebagai bahan baku fotosintesis. Semakin lebar dan panjang bukaan stomata akan diikuti oleh laju penyerapan CO_2 dari udara yang lebih kuat, sehingga konsentrasi CO_2 interسلuler daun menjadi lebih tinggi. Kondisi tersebut mengakibatkan peningkatan laju fotosintesis (Sundari dan Rahmat 2011; Medlyn *et al.* 2013; dan Singh *et al.* 2013).

Kadar klorofil, khususnya klorofil a juga memiliki korelasi yang cukup tinggi dengan laju fotosintesis. Klorofil, khususnya klorofil a merupakan pusat reaksi dari molekul-molekul pigmen yang berperan dalam proses

fotosintesis (Proklamasiningsih 2012). Sementara itu, peubah lain seperti suhu permukaan daun, defisit tekanan uap, laju tranpirasi, kadar prolin dan ANR hanya memiliki tingkat korelasi kurang dari 0,600.

Tabel 7. Korelasi antara laju fotosintesis dengan suhu permukaan daun, laju transpirasi, defisit tekanan uap, konsentrasi CO_2 interسلuler, lebar dan panjang bukaan stomata, kadar klorofil a dan b, prolin dan ANR kelapa sawit di beberapa ketinggian tempat

Table 7. Correlation between photosynthesis rates and leaf temperature, transpiration rates, vapour pressure deficit, CO_2 interسلular concentrations, the width and length of stomata opening, concentrations of chlorophyll a, chlorophyll b, proline, as well as nitrate reductase of oil palm at different altitudes

Peubah lingkungan	Korelasi terhadap Laju fotosintesis
Suhu permukaan daun	0,590
Laju transpirasi	-0,188
Defisit tekanan uap	0,534
Konsentrasi CO_2 interسلuler	0,754
Lebar bukaan stomata	0,973
Panjang bukaan stomata	0,948
Kadar klorofil a	0,809
Kadar klorofil b	0,612
Prolin	-0,484
ANR	-0,426

Keterangan: Nilai negatif (-) menunjukkan korelasi yang berkebalikan antara laju fotosintesis dengan peubah fisiologis lainnya

Note: Negative values (-) show that photosynthesis rate increases as other physiology variables decrease, and vice versa

Kesimpulan

Hasil penelitian menunjukkan bahwa tanaman kelapa sawit pada dataran tinggi (>600 m dpl) memiliki laju fotosintesis, laju transpirasi, konsentrasi CO_2 interسلuler, defisit tekanan uap, dimensi stomata, dan kadar klorofil a dan klorofil b lebih rendah dibanding dengan tanaman kelapa sawit di dataran rendah (<600 m dpl). Akan tetapi, kadar prolin dan aktivitas nitrat reduktase justru lebih tinggi dibandingkan tanaman kelapa sawit di dataran rendah. Penelitian lebih lanjut mengenai karakteristik morfologi tanaman pada berbagai ketinggian tempat perlu dilakukan untuk mengetahui potensi produktivitas tanaman kelapa sawit, termasuk dalam hubungannya dengan pemanasan global.

Ucapan Terimakasih

Ucapan terimakasih disampaikan kepada Pusat Penelitian Kelapa Sawit (PPKS) yang telah mendanai penelitian ini.

Daftar Pustaka

- Apichatmeta A, Sudsiri CJ, Ritchie RJ. 2017. Photosynthesis of Oil Palm (*Elaeis guineensis*). *Scientia Horticulturae* 214: 34 – 40.
- Bates LS, Waldren RP, Teare ID. 1973. Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant Soil* 39(1): 205 – 207.
- Berg A, Sheffield J, Milly PC. 2017. Divergent surface and total soil moisture projections under global warming. *Geophysical Research Letter* 44(1): 236–244.
- Cao HX, Sun CX, Shao HB, Lei XT. 2011. Effects of low temperature and drought on the physiological and growth changes in oil palm seedlings. *African Journal of Biotechnology* 10(14): 2630-2637.
- Darlan NH, Lamade E, Listia E, Pradiko I, Siregar HH. 2015. Respon ekofisiologi dan produktivitas tanaman kelapa sawit pada lahan dataran tinggi di Sumatera Utara. *Prosiding Pertemuan Teknis Kelapa Sawit*. P-20. Yogyakarta, 18 – 21 Mei 2015. ISBN 978-602-7539-24-2. Penerbit PPKS. Hal 395-402.
- Darlan NH, Listia E, Pradiko I, Sucipto T. 2017. Karakteristik tanaman kelapa sawit di dataran tinggi. *WARTA PPKS* 22(3): 122-129.
- Darlan NH, Siregar HH, Listia E, Sutarta ES. 2009. Recent Evaluation of Rising Temperature and Oil Palm Extension to Higher Elevation in North Sumatra. *Journal of Agrometeorology* 23(2): 112-122.
- Darlan NH, Pradiko I, Siregar HH. 2014. The first performance of oil palm in high altitude. In: *Proc. International Oil Palm Conference 2014: Green Palm Oil for Food Security and Renewable Energy: Agriculture*. Indonesian Oil Palm Research Institute, Medan.
- Fitriana J, Pukan KK, Herlina L. 2011. Aktivitas Enzim Nitrat Reduktase Kedelai Kultivar Burangrang akibat Variasi Kadar Air Tanah pada Awal Pengisian Polong. *Biosaintifika: Journal of Biology & Biology Education*. 1(1): 141-147.
- Greer DH. 2012. Modelling leaf photosynthetic and transpiration temperature-dependent responses in *Vitis vinifera* cv. Semillon grapevines growing in hot, irrigated vineyard conditions. *AoB PLANTS*. 2012: pls009.
- He W, Wang GX, Yang WB, Chen QM, Lu YC. 2009. Growth response of *Potamogeton crispus* to water depth gradient. *Chinese Journal of Ecology* 28: 1224–1228.
- Hong TK, Corley RHV. 1976. Leaf temperature and photosynthesis of a tropical C3 plant, *Elaeis guineensis*. *MARDI Research Bulletin* 4(1): 16-20.
- Hu E, Tong L, Hu D, Liu H. 2011. Mixed effects of CO2 concentration on photosynthesis of lettuce in a closed artificial ecosystem. *Ecological Engineering* 37(12): 2082–2086.
- Ibrahim MH, Jaafar HZE, Harun MH. 2017. Leaf Gas Exchange and Stomata Properties of Oil Palm Seedlings (*Elaeis guineensis* Jacq.) Progenies Exposed to Elevated Carbon Dioxide. *Annual Research and Review in Biology* 19(4):1 – 13.
- Iqbal N, Umar S, Khan NA, Khan MIR. 2014. A new perspective of phytohormones in salinity tolerance: regulation of proline metabolism. *Environmental Experimental Botany* 100: 34-42.
- Jaafar HZE, Ibrahim MH. 2012. Photosynthesis and quantum yield of oil palm juveniles to elevated carbon dioxide. In: Najafpour, M.M. (Ed.), *Advances Photosynthesis Fundamental Aspects*. Chapter 16 in Technical Publication, Rijeka Croatia, pp. 321–340. <http://dx.doi.org/10.5772/26167> (Diakses pada 7 Juni 2018).
- Jajoo A. 2014. Challenge of the present era is to have more and better crops for a dry, hot, hungry world, improving the process of photosynthesis may be one of the solutions. *Journal of Photochemistry and Photobiology B* 137: 1-3.
- Joshi SC, Palni LMS. 1998. Clonal variation in temperature response of photosynthesis in tea. *Plant Science* 13(7): 225 – 232.
- Jung DH, Kim D, Yoon HI, Moon TW, Park KS, Son JE. 2016. Modelling the canopy photosynthetic rate of romaine lettuce (*Lactuca sativa* L.) grown in a plant factory at varying CO2 concentrations and growth stages. *Hortic. Environ. Biotechnol* 57: 487–492.
- Khan MIR, Iqbal N, Masood A, Per TS, Khan NA. 2013. Salicylic acid alleviates adverse effects of heat stress on photosynthesis through changes in proline production and ethylene formation. *Plant Signal. Behavior* 8(11): e26374.
- Kulundžić AM, Kovačević J, Vuletić MV, Josipović A, Liović I, Mijić A, Lepeduš H, Kočar MM. 2016. Impact of abiotic stress on photosynthetic efficiency and leaf temperature in sunflower. *Poljoprivreda* 22(2) : 17 - 22.
- Lahive F, Hadley P, Daymond AJ. 2018. The Impact of elevated CO2 and Water Deficit Stress on Growth and Photosynthesis of Juvenile Cacao (*Theobroma cacao* L.). *Photosynthetica* 56 (10): 1 – 11.
- Latifa IC, Anggarwulan E. 2009. Nitrogen content, nitrate reductase activity, and biomass of kimpul (*Xanthosoma sagittifolium*) on shade and nitrogen fertilizer variation. *Nusantara Bioscience* 1: 65-71.
- Lubis, AU. 2008. Kelapa sawit (*Elaeis guineensis* Jacq) di Indonesia. Pusat Penelitian Kelapa Sawit. Medan.
- McDowell NG, White S, Pockman WT. 2008. Transpiration and stomatal conductance across a steep climate gradient in the southern Rocky Mountains. *Ecohydrology*. 1: 193-204.
- Medlyn BE, Duursma RA, De Kauwe MG, Pretince IC. The Optimal Stomatal Response to Atmospheric CO2 Concentration: Alternative Solutions, Alternative Interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology* 182: 200 – 203.
- Noor Md RM, Harun MH, Jantan NM. 2011. Physiological Plant Stress and Responses in Oil Palm. *Oil Palm Bulletin* 62, pp. 25 – 32.
- Paramanathan S. 2015. Oil palm plantings at high altitudes. *Planter* 91(1072): 443-459.
- Prijono S, Laksamana MPS. 2016. Studi Laju Transpirasi *Peltophorum dassyrachis* dan *Gliricidia sepium* pada Sistem Budi Daya Tanaman Pagar Serta Pengaruhnya Terhadap Konduktivitas Hidrolik Tidak Jenuh. *J-PAL* 7(1): 15-24.
- Proklamasiningsih E, Prijambada ID, Rachmawati D, Sancayaningsih RP. 2012. Laju Fotosintesis dan Kandungan Klorofil Kedelai pada Media Tanam Masam dengan Pemberian Garam Aluminium. *AGROTROP* 2(1): 17-24.
- Rivera-Mendes YD, Cuenca JC, Romero HM. 2016. Physiological Responses of Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) Seedlings Under Different Water Soil Conditions. *Agronomía Colombiana* 34(2):163 – 171.
- Röll A, Niu F, Mejjide A, Hardanto A, Hendrayanto, Knohl A, Hölscher D. 2015. Transpiration in an oil palm landscape: Effects of palm age. *Biogeosciences* 12: 5619–5633.

- Ruban, AV. 2009. Plants in Light. Communicative and Integrative Biology 2(1): 50-55.
- Salisbury FB, Ross CW. 1995. Fisiologi Tumbuhan Jilid 2. Penerjemah: Diah R. Lukman dan Sumaryono. Penerbit ITB. Bandung.
- Salisbury FB, Ross CW. 1995. Fisiologi Tumbuhan Jilid 3. Penerjemah: Diah R. Lukman dan Sumaryono. Penerbit ITB. Bandung.
- Sinaga MIA, Guchi H, Lubis AU. 2015. Hubungan ketinggian tempat dengan infeksi FAM pada perakaran tanaman kopi (*Coffea Sp*) di Kabupaten Dairi. J. Agroekoteknologi 3(4): 1575-1584.
- Singh SK, Badgujar G, Reddy VR, Fleisher DH, Bunce JA. 2013. Carbon Dioxide Diffusion Across Stomata and Mesophyll and Photo-biochemical Processes as Affected by Growth CO₂ and Phosphorus Nutrition in Cotton. Journal of Plant Physiology 170: 801 – 813.
- Soleh MA, Manggala R, Maxiselly Y, Ariyanti M, Anjarsari IRD. 2017. Respons konduktansi stomata beberapa genotipe tebu sebagai parameter toleransi terhadap stress. Abiotik. Jurnal Kultivasi 16(3):490 – 493.
- Sundari T, Atmaja RP. 2011. Bentuk sel epidermis, tipe dan indeks stomata 5 genotip kedelai pada tingkat naungan berbeda. Jurnal Biologi Indonesia 7(1): 67-79.
- Suresh K, Kumar MK, Kantha DL, Lakshmi RP, Kumar KS. 2012 Variations in photosynthetic parameters and leaf water potential in oil palm grown under two different moisture regimes. Indian Journal of Plant Physiology 17(3-4): 233–240.
- Tkemaladze GS, Makhshvili KA. 2016. Climate changes and photosynthesis. Annals of Agrarian Science 14(2): 119-126.
- Treshow M. 1970. Environment and Plant Response. McGraw-Hill. New York.
- Urban J, Ingwers MW, McGuire MA, Teskey RO. 2017. Increase in leaf temperature opens stomata and decouples net photosynthesis from stomatal conductance in *Pinus taeda* and *Populus deltoides x nigra*. Journal of Experimental Botany 68(7): 1757 – 1767.
- Wagino. 2007. Pertumbuhan dan Hasil Tanaman Kelapa Sawit pada Beberapa Lingkungan di Sumatra Utara. Thesis. Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta.
- Wall GW, Garcia RL, Wechsung F, Kimball BA. 2011. Elevated Atmospheric CO₂ and Drought Effects on Leaf Gas Exchange Properties of Barley. Agriculture, Ecosystems and Environment 144: 390 – 404.
- Zakaria, Badron, Darmawan, Kasim N. 2007. Penambahan CO₂ Internal Tanaman Kapas dengan Pemberian Metanol Guna Meningkatkan Produksi Melalui Deteksi ¹⁴C. Dalam: Prosiding Seminar Nasional Hasil Penelitian Hibah Kompetitif. Bogor. http://www.iaea.org/inis/collection/NCLCollectionStore/_Public/44/069/44069197.pdf?r=1 (2 September 2018).