

LITERATUR REVIEW: MEKANISME DAN PENGARUH IKLIM TROPIS TERHADAP FAKTOR DEGRADASI KLOROFIL TANAMAN KELAPA SAWIT

Icaq Dwi Prasetyo¹ dan Sumaryanto

Abstrak - Proses fotosintesis pada tanaman berperan penting dalam menghasilkan oksigen dan glukosa sebagai sumber energi atau penyusun struktur sel tanaman. Pada proses fotosintesis, klorofil memiliki peran yang krusial sebagai penerima energi cahaya, transfer energi, dan transfer elektron. Konsentrasi klorofil yang tinggi dapat meningkatkan respon fotosintesis dan hal ini menjadi penting khususnya pada tanaman kelapa sawit sebagai tanaman C3. Tanaman dengan karakter C3 ini memiliki korelasi yang positif antara hasil tandan dengan intersepsi radiasi matahari per kelapa sawit karena adanya korelasi langsung dengan radiasi yang diintersepsi untuk memproduksi gula melalui siklus Calvin. Oleh karena itu, konsentrasi klorofil dan karakter klorofil pada tanaman kelapa sawit menjadi penting untuk dipahami. Pada tulisan ini dikaji mengenai karakter klorofil, karakter fotosintesis tanaman kelapa sawit, mekanisme degradasi klorofil dan faktor-faktor yang berpengaruh. Beberapa faktor yang dikaji mengenai proses degradasi klorofil mencakup penuaan daun, kekeringan, defisiensi nitrogen, dan suhu lingkungan. Karena pentingnya kajian mengenai karakter klorofil dalam proses fotosintesis dan dalam hal ini sangat diperlukan maka dengan tulisan ini diharapkan dapat memberikan pandangan baru dalam memahami metabolisme dan pengaruh lingkungan khususnya iklim tropis terhadap degradasi klorofil tanaman kelapa sawit.

Kata kunci: iklim, kelapa sawit, klorofil

PENDAHULUAN

Organisme fotosintetik adalah organisme yang mampu melakukan fotosintesis dengan memanfaatkan karbon dioksida (CO₂) sebagai sumber karbon melalui reaksi reduksi karbon sebagai energi dan sumber makanan sehingga disebut juga sebagai organisme *autotrof*. Organisme fotosintetik mencakup tanaman, alga, dan beberapa jenis bakteri yang tumbuh dan berkembang dengan menghasilkan senyawa organik sebagai bahan makanan. Proses reaksi fotosintetik didorong oleh adanya energi cahaya sehingga setiap organisme fotosintetik memiliki pigmen organik sebagai penerima energi cahaya (Chandra et al., 2019; Ak et al., 2022). Organisme fotosintetik menggunakan klorofil untuk menangkap energi cahaya yang dibawa oleh foton tunggal dan kemudian diteruskan ke dalam biosfer untuk mendorong elektron mengalami eksitasi serta mendorong terjadinya sintesis senyawa organik

dengan produk akhir berupa oksigen dan glukosa. Secara garis besar proses tersebut dikenal sebagai fotosintesis (Pollard et al., 2016).

Proses fotosintesis berperan krusial dalam glukosa sebagai sumber energi atau penyusun struktur sel dan menghasilkan oksigen yang dibutuhkan oleh makhluk hidup di bumi. Pada proses fotosintesis, klorofil berperan sebagai antena penerima energi cahaya, transfer energi, dan transfer elektron. Klorofil bekerja dengan menyerap panjang gelombang merah (*long wavelength*) dan biru (*short wavelength*) dari cahaya putih yang menyebabkan klorofil terlihat berwarna hijau. Warna tersebut didasari oleh struktur molekul cincin tetrapirrol yang terikat dengan atom pusat magnesium dan terhubung dengan rantai samping panjang (Virtanen et al., 2020).

Tanaman kelapa sawit (*Elaeis guineensis* Jacq.) tergolong sebagai tanaman C3 yang berarti pada proses fotosintesis akan menghasilkan 3-fosfoglisarat dengan tiga atom karbon sebagai produk awal asimilasi CO₂ dengan bantuan enzim rubisco (Liang & Xi, 2012). Lebih lanjut, penelitian terdahulu menunjukkan bahwa tanaman kelapa sawit memiliki korelasi positif antara hasil tandan dengan intersepsi

Penulis yang tidak disertai dengan catatan kaki instansi adalah peneliti pada Pusat Penelitian Kelapa Sawit

Icaq Dwi Prasetyo¹ (✉)
¹Gadjah Mada University, Yogyakarta 55281, Indonesia
Email: icaq.d.p@mail.ugm.ac.id

radiasi matahari untuk produksi gula melalui fotosintesis dan siklus Calvin (Neoh et al., 2019).

Proses fotosintesis tanaman C₃ bergantung dan dipengaruhi oleh beberapa faktor lingkungan seperti intensitas cahaya, konsentrasi CO₂, dan suhu. Ketika suhu lingkungan meningkat akan berakibat pada afinitas enzim terhadap CO₂ menurun, kelarutan CO₂ menurun, dan deaktivasi rubisco terjadi lebih cepat (Crafts-Brandner & Salvucci, 2000; Taylor et al., 2022). Selain itu, klorofil yang berperan utama dalam proses fotosintesis dapat mengalami degradasi molekul baik karena pengaruh faktor enzimatik atau non-enzimatik seperti kondisi lingkungan, pH, atau bahkan suhu sehingga terjadi degradasi klorofil dengan produk akhir katabolik berupa *fluorescent* dan *nonfluorescent catabolites* (Heaton & Marangoni, 1996; Hörtensteiner & Kräutler, 2011).

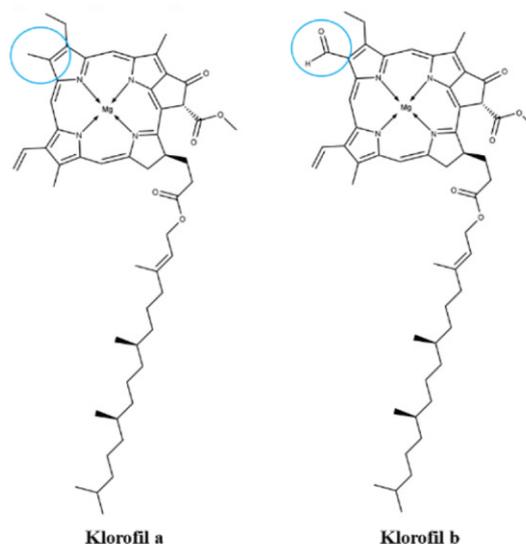
Atas dasar tersebut ketersediaan klorofil pada tanaman kelapa sawit menjadi krusial. Karakter klorofil dalam tanaman kelapa sawit menjadi penting untuk dipahami dan dalam tulisan ini dikaji mengenai kestabilan klorofil yang berhubungan dengan mekanisme dan pengaruh beberapa faktor terhadap degradasi klorofil khususnya pada iklim tropis. Tulisan ini diharapkan dapat memberikan pandangan baru dalam memahami metabolisme dan faktor terjadinya

degradasi klorofil pada daun tanaman kelapa sawit.

KARAKTER KLOORIFIL

Penyerapan cahaya terdiri dari proses reaksi fotofisika dan fotokimia yang terbagi dalam tiga tahap meliputi: (i) penyerapan cahaya, (ii) pemanfaatan energi untuk sintesis ATP, reduksi energi, reduksi feredoksin (Fd) dan NADPH, serta (iii) absorpsi dan reduksi CO₂ di atmosfer menjadi karbon (Guidi et al., 2017). Secara umum terdapat lima jenis klorofil yang mencakup klorofil a, b, c, d, dan e. Akan tetapi penelitian terakhir juga mengungkap adanya jenis klorofil f yang hanya ditemukan pada *cyanobacteria* di lingkungan basah seperti air dan tanah yang lembab sedangkan untuk tanaman tingkat tinggi klorofil a dan b dijumpai secara melimpah (Behrendt et al., 2015).

Perbedaan antara klorofil a dan klorofil b terletak pada cincin pirol posisi C-7 dimana klorofil a memiliki gugus metil sedangkan klorofil b memiliki gugus formil sehingga bersifat sedikit lebih polar dengan model struktur molekul yang ditunjukkan pada Gambar 1. Sementara itu, klorofil c memiliki asam propionat pada posisi C-17 dan hanya dibentuk oleh porphyrin macrocycle tidak jenuh. Selanjutnya, klorofil d memiliki struktur yang mirip dengan struktur klorofil a tetapi memiliki gugus formil pada C-3 (Singh et al., 2020).



Gambar 1. Perbandingan struktur molekul klorofil a dan klorofil b

Mustafa et al., (2015) menjelaskan bahwa daun tanaman kelapa sawit mengandung pigmen pokok klorofil a dan b dengan kandungan yang bervariasi sesuai dengan usia tanaman. Klorofil a menjadi pigmen primer dan fundamental dengan peran signifikan dalam proses fotosintesis karena terlibat langsung dalam konversi energi cahaya (foton) menjadi energi kimia. Klorofil dan pigmen organik lain digolongkan sebagai pigmen aksesoris yang membantu klorofil a dalam penyerapan radiasi cahaya tampak pada panjang gelombang yang berbeda (Ritchie, 2006).

Klorofil a tidak lepas dari beberapa kelemahan seperti yang dijelaskan oleh Berg et al., (2002). Sistem penerimaan cahaya yang hanya dilakukan oleh klorofil a dianggap tidak efisien karena dua hal. Pertama, klorofil a hanya menyerap radiasi matahari pada panjang gelombang tertentu sehingga terdapat celah besar pada daerah cahaya tampak antara 450 dan 650 nm yang didasari oleh puncak iradiasi spektrum cahaya. Kedua, klorofil a tidak mampu menyerap banyak foton walaupun berada pada daerah spektrum yang sesuai sehingga foton akan melaluinya tanpa diserap karena densitas klorofil a yang rendah pada pusat reaksi. Oleh karena itu, pigmen aksesoris, baik itu klorofil maupun kelas molekul lain yang terkait dengan proses fotosintesis dapat membantu menyerap energi cahaya dengan panjang gelombang yang berbeda seperti spektrum UV-A atau daerah biru.

Pigmen aksesoris yang penting dalam proses fotosintesis tanaman meliputi klorofil b, *karotenoid*, *xantofil*, dan *antosianin* (Ritchie, 2006). Pigmen aksesoris tersebut tidak dapat melakukan transfer energi langsung ke proses fotosintesis namun meneruskan energi yang diserap ke klorofil a karena perbedaan serapan panjang gelombang. Ketersediaan klorofil b berasal dari sintesis atau interkonversi klorofil a melalui oksidasi pada gugus *metil* menjadi gugus *formil*. Proses interkonversi tersebut mengacu pada siklus klorofil sedangkan kadar klorofil b ditentukan oleh aktivitas tiga enzim yang berpartisipasi dalam siklus klorofil meliputi *chlorophyllide a oxygenase*, *chlorophyll b reductase*, dan *7-hydroxymethyl-chlorophyll reductase* (Berg et al., 2002; R. Tanaka & A. Tanaka, 2011). Akan tetapi penelitian untuk meninjau kandungan pigmen organik khususnya pigmen aksesoris masih sukar ditemui, khususnya yang secara spesifik ditemui pada daun kelapa sawit. Oleh karena itu, penelitian lebih lanjut

perlu dilakukan untuk memperdalam karakteristik atau kromatografi dari pigmen organik daun tanaman kelapa sawit.

Pada tanaman kelapa sawit ketersediaan klorofil a dapat dipengaruhi oleh beberapa faktor seperti usia yang ditunjukkan oleh penelitian (Mustafa et al., 2015). Konsentrasi klorofil a pada tanaman kelapa sawit berdasarkan umur 4-25 tahun dan umur >25 tahun menunjukkan kuantitas yang berbeda. Hasil penelitian menunjukkan konsentrasi klorofil a pada seluruh sampel untuk usia 4-25 tahun (0.33 mg/mL, 0.32 mg/mL, dan 0.18 mg/mL) lebih tinggi daripada umur >25 tahun (0.22 mg/mL, 0.18mg/mL, dan 0.06mg/mL) sehingga terdapat korelasi antara usia tanaman dengan ketersediaan klorofil a pada tanaman kelapa sawit. Akan tetapi penelitian tersebut dinilai masih kurang rinci dalam mendeskripsikan rentang usia tanaman kelapa sawit sehingga diharapkan adanya penelitian lebih lanjut untuk meninjau kandungan klorofil a pada daun kelapa sawit dengan rentan usia yang lebih rinci. Lebih lanjut, penelitian tersebut dipertegas dengan tinjauan lain yang menjelaskan bahwa tanaman kelapa sawit pada fase pembibitan (6 bulan) memiliki konsentrasi klorofil a sebesar $242.8 \pm 23.38 \text{ mg/m}^2$ dan pada tanaman umur 1-2 tahun memiliki konsentrasi klorofil a sebesar $154.4 \pm 15.22 \text{ mg/m}^2$. Nilai konsentrasi klorofil a tersebut dinilai lebih rendah jika dibandingkan dengan tanaman umur 5-10 tahun sebesar $474.0 \pm 43.52 \text{ mg/m}^2$. Hal ini didasari karena perbedaan morfologi daun seperti juvenile dan tanaman umur 1-2 tahun yang secara morfologi bersifat tipis, venasi paralel pada seluruh daun, dan berbentuk lanset ($\pm 30\text{cm}$) dengan petiol kecil, sedangkan pada tanaman kelapa sawit umur 5-10 tahun daun berbentuk majemuk menyirip (*pinnate*) dengan petiol yang panjang (3-4 meter) (Apichatmeta et al., 2017).

FOTOSINTESIS TANAMAN KELAPA SAWIT

Kelapa sawit memiliki korelasi yang setara antara interpretasi cahaya dengan produksi gula melalui fotosintesis dan siklus Calvin (Neoh et al., 2019). Proses fotosintesis pada tanaman kelapa sawit bergantung pada beberapa faktor seperti intensitas iradiasi, konsentrasi CO_2 , nutrisi, ketersediaan air (Woittiez et al., 2017). Tanaman C3 umumnya memiliki efisiensi fotosintesis yang rendah karena adanya proses fotorespirasi dimana enzim rubisco

terikat pada oksigen daripada karbon dioksida. Akan tetapi penelitian Apichatmeta et al., (2017) dengan data yang lebih detail pada Tabel 2 menunjukkan bahwa tanaman kelapa sawit memiliki efisiensi fotosintesis yang tinggi pada tingkat iradiasi yang tinggi dengan *photoinhibition* lebih rendah jika dibandingkan dengan tanaman nanas atau teratai. Lebih lanjut, nilai *Maximum Quantum Yield Photosystem II* (Y_{max}) atau estimasi fotosintesis berdasarkan rasio foton yang diserap untuk mendorong terjadinya proses fotokimia dalam

fotosintesis untuk fase tanaman kelapa sawit bibit (6 bulan) dan tanaman umur 5-10 tahun tidak memiliki perbedaan yang signifikan. Hal tersebut menunjukkan efisiensi penyerapan emisi foton dari rasio foton teremisi dan foton terserap tidak dipengaruhi oleh fase tanaman dan relatif sama walaupun pada fase tanaman umur 5-10 tahun sedikit lebih tinggi dan bibit kelapa sawit membutuhkan lebih sedikit iradiasi Photosynthetic Photon Flux Density (PPFD) dibanding tanaman umur 5-10 tahun (Villamena, 2017).

Tabel 1. Ringkasan estimasi parameter fotosintesis pada tanaman kelapasawit dengan metode *Pulse Amplitude Modulation Fluorometry* (PAM) (Villamena, 2017)

Parameter Fotosintesis	Bibit	Tanaman Umur	Unit
	6 bulan	5-10 tahun	
<i>Maximum quantum yield of photosystem II</i> (Y_{max})	0.62 ± 0.04	0.63 ± 0.03	
<i>Optimum irradiance</i> (E_{opt})	320.5 ± 47.6	590.0 ± 33.2	μ mol photon m ⁻² s ⁻¹
<i>Maximum Electron Transfer Rate</i> (ETR _{max})	24.06 ± 1.69	58.97 ± 2.07	μ mol e ⁻ m ⁻² s ⁻¹
<i>Maximum Photosynthetic Oxygen Evolution Rate</i> (POER _{max})	89.21 ± 6.25	305.3 ± 10.7	μmol O ₂ mg Chl a ⁻¹ h ⁻¹
<i>Photosynthetic Efficiency</i> (α_0)	0.204 ± 0.034	0.272 ± 0.018	e ⁻ photon ⁻¹
	0.757 ± 0.124	1.406 ± 0.093	photon ⁻¹ m ² g Chl a ⁻¹
<i>Photosynthetic Efficiency at Optimum Irradiance</i> (α_{opt})	0.0750 ± 0.0125	0.1000 ± 0.00662	e ⁻ photon ⁻¹
	0.278 ± 0.0456	0.517 ± 0.0342	photon ⁻¹ m ² g Chl a ⁻¹

Penelitian Apichatmeta et al., (2017) juga menunjukkan adanya perilaku berbeda antara fase bibit dan tanaman umur 5-10 tahun dalam penerimaan *optimum irradiance* dalam satu hari dan adanya efek diurnal. *Optimum irradiance* memberikan gambaran jumlah foton dalam panjang gelombang 400-700 nm (*Photosynthetically active radiation* (PAR)) per satuan waktu dan permukaan (vegetasi kanopi) yang sampai pada tanaman (PPFD). *Optimum irradiance vs time* untuk tanaman umur 5-10 tahun menunjukkan nilai *optimum irradiance* tertinggi pada tengah hari dan terendah pada pagi atau sore hari sedangkan pada bibit, nilai *optimum irradiance* terjadi pada pagi hari dan

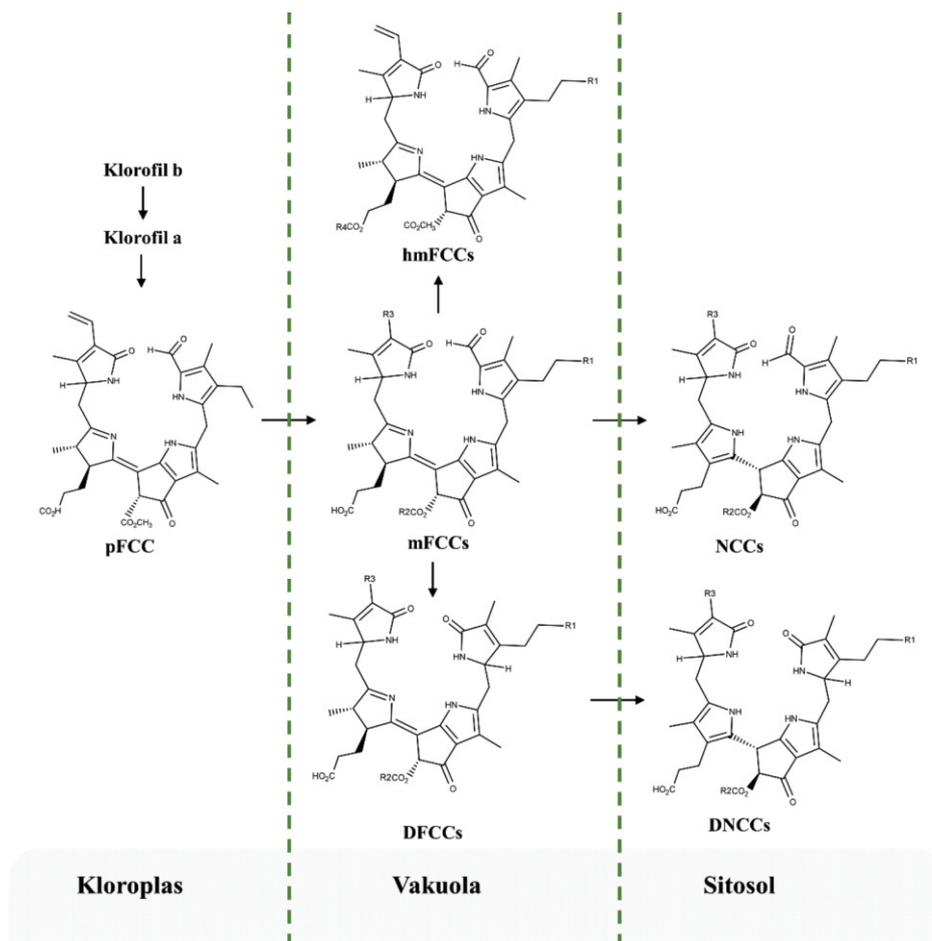
menurun seiring waktu menuju sore hari (Apichatmeta et al., 2017).

Photosynthetic Oxygen Evolution Rate (POER) diestimasi sebagai nilai *gross photosynthesis* (P_g) yang menghitung reaksi cahaya tanpa melibatkan estimasi oksigen karena fotorespirasi atau reaksi Mehler. Nilai POER diperoleh dari nilai *Electron Transfer Rate* (ETR) melalui estimasi elektron yang melalui Photosynthesis II ke Photosynthesis I dimana 4 elektron setara terhadap produksi 1 mol O₂ (Apichatmeta et al., 2017). Nilai POER *max* yang ditemui pada bibit kelapa sawit lebih rendah daripada

tanaman umur 5-10 tahun yang berkorelasi dengan konsentrasi klorofil a pada permukaan luas serta perbedaan morfologi daun. Estimasi terhadap nilai POER dan ETR dapat memberikan gambaran nilai *photosynthetic efficiency* (α_0) yang menunjukkan adanya pengaruh diurnal seperti *optimum irradiance* atau POER *max. Photosynthetic efficiency at optimum irradiance* (α_{opt}) menunjukkan bibit sebesar 0.0750 ± 0.0125 atau 7.5% sedangkan pada tanaman umur 5-10 tahun sebesar 0.1000 ± 0.00662 atau 10%. Nilai efisiensi fotosintesis tersebut tergolong tinggi yang menunjukkan kemampuan tanaman kelapa sawit dapat melakukan fotosintesis pada kondisi iradiasi yang tinggi melalui mekanisme fotosintesis yang tidak mengalami gangguan atau kerusakan. Di samping itu juga memiliki kemampuan dalam mengoptimalkan iradiasi yang tinggi untuk mendorong efisiensi fotosintesis (Apichatmeta et al., 2017).

MEKANISME DEGRADASI KLOROFIL PaO Pathway/Phyllobilin

Klorofil a/b pada daun kelapa sawit dapat mengalami degradasi sebagai bagian dari proses katabolik penting yang dikatalisis melalui beberapa tahap dan terjadi selama penuaan daun atau pemasakan buah. Proses dari degradasi klorofil ini akan menghasilkan produk akhir berupa *Non-Fluorescent Chl Catabolites* (NCCs) (Zhang et al., 2014). Hörtensteiner, (1999) menjelaskan bahwa hancurnya klorofil terjadi melalui beberapa tahapan yang bertujuan untuk meningkatkan kelarutan pigmen dan menghilangkan sifat fotodinamik dari klorofil dengan mengacaukan sistem konjugasi π -electron. Lebih lanjut, proses katabolik tersebut melalui enam tahap reaksi dengan empat reaksi pertama berperan dalam konversi klorofil menjadi *Primary Fluorescent Chl-Catabolite* (pFCC) (Hörtensteiner, 1999).



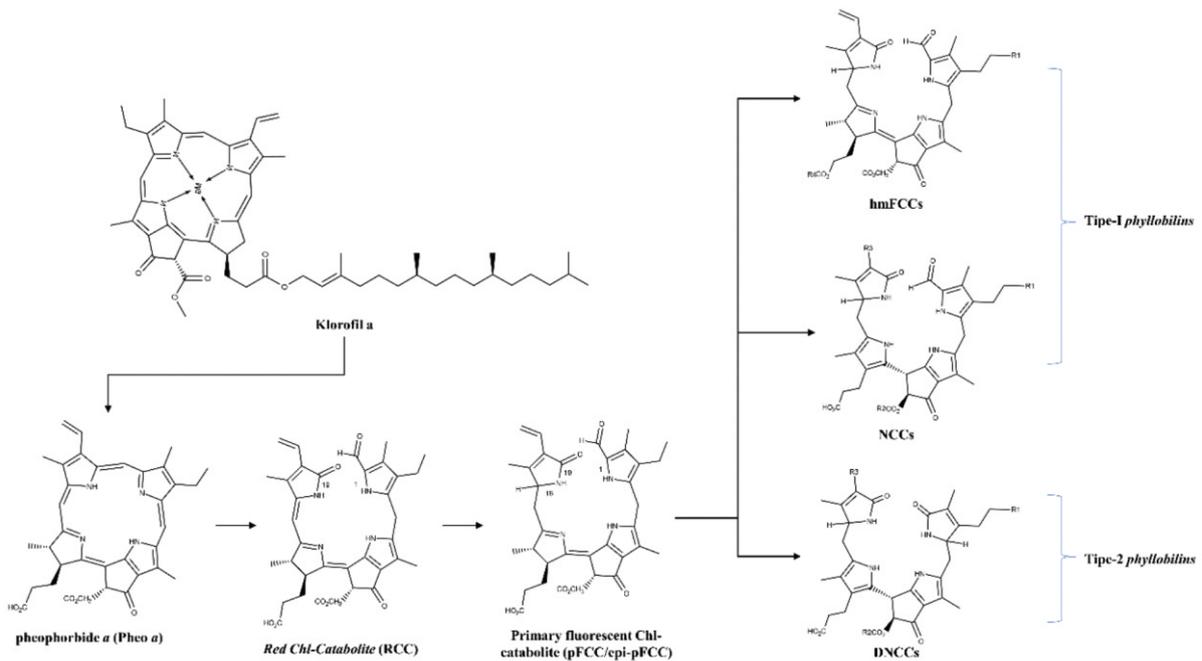
Gambar 2. Garis besar proses katabolik degradasi klorofil

Pada tahap awal dibutuhkan interkonversi klorofil b menjadi klorofil a sehingga seluruh klorofil a/b akan mengalami proses katabolik pertama menjadi pheophorbide a (Pheo a). Proses interkonversi klorofil (Chl cycle) tersebut terjadi melalui reduksi C2-formyl group pada klorofil b dan melibatkan 7-hydroxy-Chl a sebagai zat antara (Folly & Engel, 1999).

Proses katabolik degradasi klorofil selanjutnya adalah reaksi klorofil a menjadi Pheo a yang memiliki dua cabang katabolik berbeda (Schelbert et al., 2009 & Yilmaz & Gökmen, 2015). Pertama, proses katabolik dimulai dari hidrolisis atau tahap pemutusan gugus fitol (rantai samping dari klorofil) yang dikatalisis oleh klorofilase menjadi chlorophyllide (chlide) dan dilanjutkan dengan penghilangan ion Mg oleh Mg dechelatase menjadi Pheo a (Yilmaz & Gökmen, 2015). Cabang katabolik kedua terjadi ketika penghilangan ion Mg terjadi lebih dahulu membentuk Pheophytin a (Pheo a) kemudian disusul oleh pemutusan gugus fitol secara hidrolisis membentuk

Pheo a. Cabang katabolik pertama ditemui terjadi pada pematangan buah citrus namun proses tersebut tidak fungsional pada penuaan beberapa jenis daun seperti *A. thaliana* (Schelbert et al., 2009). Produk katabolik Pheo a menjadi molekul metabolit terakhir yang memiliki warna hijau dalam proses degradasi klorofil (Hörtensteiner, 1999; Kuai et al., 2018).

Selanjutnya, Pheo a akan bereaksi menjadi Fluorescent Chl-Catabolite (FCC) melalui Red Chl-Catabolite (RCC) sebagai zat antara. Proses tersebut dimulai oleh pembukaan cincin makrosiklik pada posisi meta oleh enzim Pheophorbide a Oxygenase (PaO). PaO menjadi enzim kunci dalam proses degradasi klorofil melalui mekanisme PaO atau Phyllobilin dan umum terjadi pada tanaman tingkat tinggi. Zat antara RCC akan tetap terikat dengan PaO membentuk PaO-bound RCC yang akan langsung mengalami reduksi pada posisi C15-meso oleh enzim RCC-reductase (RCCR) membentuk fluorescent Chl-catabolite (FCC) (Pružinská et al., 2007).



Gambar 3. Proses katabolik dari Chl a menjadi pFCC atau epi-pFCC dan tiga cabang proses katabolik pFCC atau epi-pFCC menjadi tipe-1 dan tipe-2 *phyllobilins*

Reaksi reduksi RCC oleh RCCR dapat terjadi melalui dua skema yang berbeda dengan produk akhir berupa 'primary' FCC (pFCC) atau C16-epimer (epi-

pFCC). Hal tersebut didasari oleh RCCR yang merupakan enzim berbasis *ferredoxin* (*ferredoxin-dependent enzyme*) yang *homologous* dengan

ferredoxin-dependent bilin reductases (FDBRs), sebuah enzim yang menghasilkan beragam bilin tereduksi (Kräutler, 2014; Rockwell & Lagarias, 2017). Produk pFCC atau epi-pFCC menunjukkan penambahan hidrogen pada posisi C-15 dan C-16. Akan tetapi, sampai sekarang konfigurasi atau stereoselektivitas dari C-16 pada FCCs belum diketahui dengan pasti dan disimbolkan sebagai n atau epi (Hörtensteiner, 1999).

PFCC/epi-pFCC memiliki 3 cabang proses katabolik lebih lanjut dalam proses penghancuran klorofil diantaranya *phylobilins* tipe-I mencakup NCCs dan *hypermodified* FCCs (hmFCCs) yang dibentuk oleh *1-formyl-19-oxophyllobilins* sedangkan *phylobilin* tipe-II merupakan *Dioxobilin-type* NCCs (DNCCs) yang tidak memiliki gugus *1-formil* (Kräutler, 2014). FCC pada kloroplas akan menuju sitosol membentuk FCCs termodifikasi atau *Modified* FCCs (mFCCs) dan tiga cabang proses katabolik dimulai oleh molekul ini di antaranya: (i) mFCCs dapat menuju vakuola dan mengalami *acid-catalyzed isomerization* secara cepat membentuk NCCs yang bersifat polar, (ii) mFCCs pada sitosol kehilangan karakter gugus *formil* membentuk *dioxobilin-type fluorescent Chl catabolites* (DFCCs) yang bertanggung jawab dalam pembentukan *dioxobilin-type nonfluorescent Chl catabolites* (DNCCs) pada vakuola, dan (iii) *hypermodified* FCCs (hmFCCs) yang terakumulasi pada daun atau buah (seperti daun tanaman pisang yang memberi warna biru (Christ et al., 2013; Süssenbacher et al., 2015).

Kräutler (2016) menjelaskan bahwa studi lebih lanjut dalam beberapa dekade menunjukkan *1-formyl-19-oxophyllobilanes* (NCCs) memiliki relevansi penting sebagai produk akhir yang tidak berwarna dari proses katabolik degradasi klorofil pada proses penuaan daun banyak jenis tanaman. Struktur dari NCCs atau *16,19-dihydro-1-formyl-19-oxophyllobilanes* merupakan *flexible linear tetrapyrroles* yang terhubung dengan *unconjugated pyrrolic*. Lebih lanjut, NCCs memiliki beragam konfigurasi yang berbeda dan bersifat spesifik untuk setiap spesies khususnya pada beberapa gugus terikat dan konfigurasi C16 (n atau epi) yang berasal dari turunan pFCC atau epi-pFCC (Kräutler, 2014). Selain itu, produk katabolik akhir juga didominasi oleh DNCCs atau *1,19-dioxobilin-type* Chl catabolites tidak berwarna yang terakumulasi pada penuaan daun. DNCCs tidak memiliki gugus *1-formyl* seperti NCCs

namun memiliki variasi yang beragam pada gugus terikat dan konfigurasi C16 seperti NCCs (Kräutler, 2014).

FAKTOR DAN PENGARUH TERHADAP DEGRADASI KLOORIFIL

Penuaan Daun

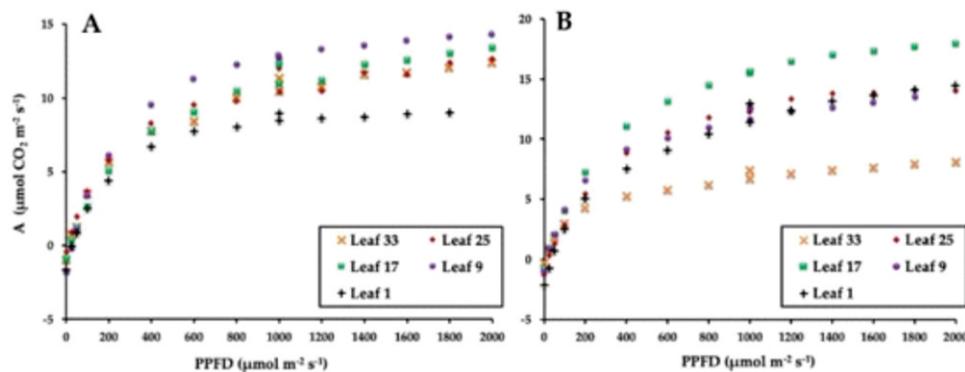
Daun tua adalah hal yang terjadi secara alamiah dan unik yang berakhir pada kematian sel melalui proses penuaan yang secara aktif dan hati-hati membongkar sel. Pemahaman terhadap gen atau proses penuaan daun dapat menjadi kunci penting dalam meningkatkan budidaya pertanian karena penuaan yang terjadi secara prematur dapat berakibat pada penurunan hasil produksi tanaman serta penuaan yang terjadi setelah proses panen dapat berakibat pada kualitas produksi baik karena keragaan atau nutrisi (Buchanan-Wollaston, 2003).

Proses penuaan daun umumnya terjadi karena usia tanaman namun dapat juga terjadi karena dipengaruhi oleh beberapa faktor lain seperti lingkungan, nutrisi, tingkat stres karena pengaruh biotik dan abiotik, reaksi gelap, fitohormon, dan oksidan (Mayta et al., 2019). Karakter daun tua dapat diketahui pada hilangnya klorofil, daun menjadi kuning, degradasi protein, membrane lipids, serta RNA, dan recycling process (translokasi nutrisi ke daun muda serta jaringan penyimpanan) (Hörtensteiner & Feller, 2002).

Proses degradasi klorofil karena penuaan daun terjadi dengan mekanisme *PaO pathways/Phyllobilin* dengan mekanisme yang dijelaskan pada sub-bab sebelumnya (Kräutler, 2016; Schelbert et al., 2009). Pada kondisi normal, sintesis dan degradasi klorofil berjalan seimbang dan level ketersediaan dari klorofil bersifat relatif stabil. Di samping itu, degradasi klorofil bertujuan untuk detoksifikasi dari potensi *photoxic pigments* (Hörtensteiner & Kräutler, 2011; Wang et al., 2018). Tanaman kelapa sawit juga tidak lepas dari penuaan daun yang berakibat pada berkurangnya kemampuan fotosintesis pada setiap daun. Hal tersebut didasari oleh pengamatan pada kurva respon cahaya (Gambar 4) pada tanaman kelapa sawit umur 6 dan 14 tahun yang menunjukkan bahwa laju fotosintesis dinilai rendah pada daun ke-1 sebagai daun muda dan akan meningkat seiring bertambahnya angka daun hingga mencapai puncak pada daun ke-

17 dan ke-25. Setelahnya laju fotosintesis akan berkurang selaras dengan bertambahnya umur daun (Romero et al., 2022). Pengamatan pada tanaman kelapa sawit umur 14 tahun menunjukkan daun paling akhir yakni ke-33 memiliki kemampuan fotosintesis paling rendah karena mengalami tanda-tanda penuaan (Romero et al., 2022). Jika dibandingkan dengan daun nomor 9 dan seterusnya yang cenderung

stabil dalam melakukan proses fotosintesis, puncak tertinggi respon fotosintesis diamati pada daun ke-17 dan sedikit terjadi penurunan pada daun ke-25. Daun ke-17 tidak hanya memberikan puncak respon fotosintesis paling tinggi tetapi juga nilai *quantum yield of photosynthesis* paling tinggi, hal tersebut berkorelasi dengan pematangan dan stabilitas metabolik dari daun pada kanopi kelapa sawit (Romero et al., 2022).



Gambar 4. Fotosintesis respon terhadap pada beberapa daun dengan variasi umur tanaman (A) 6 tahun dan (B) 14 tahun di bawah konsentrasi optimal CO_2 dengan PPFD yang berbeda (Romero et al., 2022)

Penuaan daun secara prematur dapat dipicu oleh beberapa hal seperti tingginya stres karena suhu, intensitas cahaya, kekeringan, salinitas tanah, ketidakseimbangan mineral, hingga serangan patogen yang menyebabkan pertumbuhan tanaman tidak optimal sehingga terjadi akumulasi nutrisi karena berkurangnya aktivitas tanaman (Miryeganeh, 2021). Kenaikan suhu atau *heat stress* menjadi faktor lingkungan yang paling sering dijumpai dalam penuaan daun secara prematur karena memicu degradasi protein dan berakibat terhadap penuaan atau kematian jaringan (He et al., 2021).

Cekaman kekeringan (*Water stres/water deficit*)

Water stres dapat disebabkan oleh beberapa hal seperti defisit air, kekeringan, salinitas yang tinggi dsb. Perubahan iklim karena peningkatan suhu global dapat memicu intensitas, frekuensi, dan durasi dari *Water Deficit* (WD) di seluruh dunia terutama di daerah seperti Afrika, Asia, Amerika Tengah, dan Amerika Selatan (IPCC, 2014). *Water deficit* dapat mengurangi proses fotosintesis karena tertutupnya stomata, mengurangi efisiensi fiksasi karbon, menekan

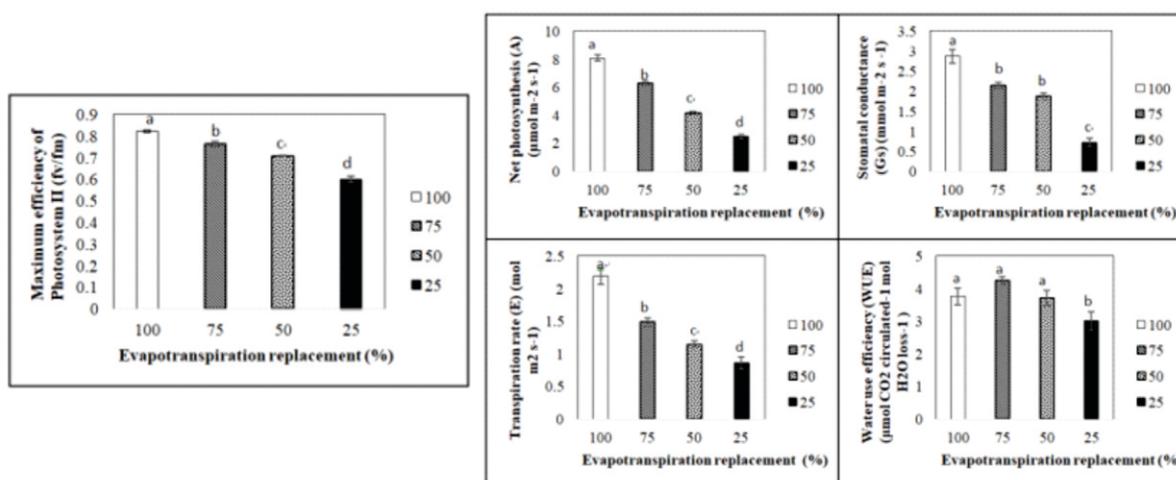
pembentukan dan perluasan daun, dan mendorong kerontokan daun.

Penelitian sebelumnya menunjukkan bahwa dehidrasi air dapat menjadi salah satu faktor penyebab terjadinya degradasi klorofil melalui proses *PaO pathways/phyllobilins* secara ezimatik seperti pada proses penuaan daun walaupun tujuan dari proses degradasi tersebut adalah bertahan hidup bukan mobilisasi nutrisi seperti pada proses penuaan daun (Christ et al., 2014). Degradasi klorofil selama kekeringan (*desiccation*) dilakukan sebagai bentuk perlindungan dari kerusakan oksidatif oleh reduksi berlebihan *electron transport chain* (Christ et al., 2014).

Tan (2011) menjelaskan defisiensi tidak hanya berdampak pada kelapa sawit usia dewasa tetapi juga pada tahapan pembibitan. *Water deficit* dapat berakibat pada terhambatnya pertumbuhan dan perkembangan tanaman kelapa sawit serta berkurangnya produksi tandan (Culman et al, 2019; Putra & Purwanto, 2015; Silva et al., 2016). Penelitian yang dilakukan oleh Najihah et al., (2019) seperti ditunjukkan pada Gambar 5 mengenai efek tingkat

water stress terhadap fisiologi tanaman kelapa sawit tenera dengan usia bibit (3 bulan) dan empat tingkat regim irigasi di antaranya 100% ER (*evapotranspiration replacement; well-watered*), 75% ER (*moderate water stress*), 50% ER (*high water stress*) and 25% ER (*severe water stress*). Penelitian menunjukkan bahwa nilai *maximum efficiency of photosystem II* yang mengindikasikan

kapasitas *photosystem II* dalam transfer elektron pada stomata dan berkorelasi dengan *quantum efficiency* dari net *photosynthesis* menurun seiring dengan kadar air yang menurun. Hal tersebut mempertegas bahwa *water stress* dan kekeringan dapat mengganggu atau bahkan merusak pusat reaksi *photosystem II* (Li Y et al., 2017; Zargar et al., 2017).



Gambar 5. Pengaruh perbedaan tingkat *water stress* terhadap beberapa parameter pengamatan (Najihah et al., 2019)

Defisiensi Nitrogen (N)

Defisiensi nitrogen atau kurangnya suplai nitrogen pada tanaman menjadi masalah yang umum pada komoditas pertanian yang ditunjukkan dengan perubahan warna daun menjadi kuning dan umumnya digunakan pupuk nitrogen pada tanah sebagai nutrisi tambahan untuk tanaman (Biswas et al, 2021). Defisiensi N menjadi penting dalam kajian karena sifat N yang larut di bawah zona akar pada sistem irigasi atau pemberian air yang tidak tepat akan mengganggu perkembangan tanaman (Pantazi et al, 2020). Mu & Chen, (2021) menjelaskan bahwa nitrogen sebagai makro-nutrien pada tanaman memiliki pengaruh yang penting pada pertumbuhan tanaman dan defisiensi nitrogen dapat berakibat pada produktivitas tanaman termasuk berkurangnya fotosintesis, area daun, hingga umur hidup daun hijau. Selain itu, defisiensi nitrogen dapat berakibat pada menurunnya sintesis asam amino penyusun protein yang berakibat pada terhambatnya pertumbuhan, terjadi akumulasi

metabolit non-nitrogen, hingga naiknya photoassimilates pada sintesis senyawa metabolik sekunder (Maia et al., 2020; Taiz et al., 2015).

Lebih lanjut Mu & Chen, (2021) menjelaskan bahwa defisit nitrogen berat akan berpengaruh langsung terhadap proses fotosintesis karena beberapa alasan diantaranya menurunkan konduktansi stomata yang berpengaruh terhadap konsentrasi CO₂ antar sel, mengurangi kandungan bioenergi dan *light-harvesting* protein yang berpengaruh terhadap transfer elektron dan menaikkan *light energy* yang terbuang sia-sia, serta mereduksi kandungan dan/atau aktivitas enzim fotosintetik yang juga berpengaruh terhadap laju karboksilasi.

Sampai saat ini belum ada penelitian yang menjelaskan secara spesifik bahwa defisiensi nitrogen menyebabkan degradasi klorofil melalui mekanisme yang spesifik, akan tetapi defisiensi nitrogen diketahui berpengaruh terhadap level konsentrasi klorofil dan penuaan daun secara prematur yang mungkin

berkorelasi dengan mekanisme degradasi klorofil melalui mekanisme PaO *pathways/Phyllobilins* (Chen et al., 2022; Zakari et al., 2021). Wen et al., (2020) menjelaskan bahwa penuaan daun secara prematur karena defisiensi nitrogen disertai dengan perubahan ekspresi gen, metabolisme, pertumbuhan, perkembangan, dan sifat fisiologis dan biokimia tanaman untuk meningkatkan efisiensi daur ulang nitrogen dan tingkat toleransi tanaman terhadap tingkat nitrogen yang rendah. Oleh karena itu, penuaan daun secara prematur menjadi bagian dari proses tanaman untuk bertahan hidup dengan melakukan degradasi klorofil seperti pengaruh *water deficit* dengan mekanisme degradasi klorofil yang belum diketahui atau diduga melalui mekanisme PaO *pathways/phyllobilins*.

Sebagai penyusun klorofil, defisiensi dari nitrogen akan berkorelasi secara langsung dengan sintesis klorofil. Pada sintesis klorofil sendiri, 15 enzim dari 27 gen yang turut berperan dalam prosesnya telah diketahui namun mekanisme mengenai enzim apa yang terlibat, didorong, atau dihambat karena nitrogen masih belum jelas diketahui (Wen et al., 2020). Pada tanaman kelapa sawit, defisit nitrogen ditandai dengan daun tua yang berubah warna dari hijau gelap menjadi hijau terang dan perlahan menyebar ke daun muda hingga warna hijau menghilang dan terlihat kuning.

Pemanasan (suhu)

Hu et al., (2020b) menjelaskan bahwa heat stress atau kenaikan suhu dapat berdampak langsung pada proses fotosintesis di kloroplas termasuk biosintesis klorofil, reaksi fotokimia, transfer elektron dan asimilasi CO₂. Respons kloroplas tersebut dilakukan sebagai upaya menekan kerusakan dan bertahan hidup di bawah kenaikan suhu. Hu et al., (2020b) juga menjelaskan bahwa tanaman pertanian sensitif terhadap kenaikan suhu sehingga tanaman menyediakan dan meregulasi berbagai gen dan/atau protein untuk melindungi fungsi/proses yang normal pada kloroplas untuk meningkatkan tingkat toleransi tanaman terhadap *heat stres*.

Klorofil sebagai pigmen utama dalam proses fotosintesis dapat hancur atau terdegradasi karena sifatnya yang sensitif terhadap panas, asam, dan enzim yang mengkatalisis degradasi terjadi

(*chlorophyllase*). Pemahaman mengenai mekanisme pengaruh *heat stress* terhadap berkurangnya level klorofil masih belum diketahui dengan pasti antara menghambat sintesis klorofil dan/atau meningkatkan degradasi klorofil pada daun tanaman (Wang et al., 2018). Pada tanaman *Arabidopsis*, ketersediaan klorofil berkurang secara drastis pada *heat stress* terjadi karena aktivitas *chlorophyllase* yang meningkat. Penelitian yang dilakukan oleh Rossi et al., (2017) terhadap tanaman *bentgrass* kondisi *heat stress* menunjukkan aktivitas dari enzim yang berperan sebagai kunci dalam sintesis klorofil *porphobilinogen deaminase* tidak menunjukkan adanya perbedaan signifikan sedangkan aktivitas enzim yang menyebabkan degradasi klorofil seperti *chlorophyllase* dan *chlorophyll-degrading peroxide* naik secara drastis sehingga menjelaskan bahwa *heat stress* menyebabkan akselerasi degradasi klorofil pada *bentgrass* (*Heat stress*: 38/33°C, siang/malam, suhu optimal 22/18°C, siang/malam).

Pada tanaman kelapa sawit belum ada studi yang menjelaskan apakah faktor suhu berpengaruh terhadap terhambatnya sintesis klorofil atau justru menyebabkan/memicu degradasi klorofil, serta sejauh mana *heat stress* dapat berpengaruh terhadap *photosystem* dan/atau toleransi *heat stress* pada tanaman kelapa sawit belum diketahui. Akan tetapi sebagai tanaman C₃, kelapa sawit dapat mengalami penurunan laju fotosintesis, tidak aktifnya Rubisco, reduksi Plastoquinone (PQ), dan meningkatnya *cyclic electron flow* (CEF) pada *photosystem I* (PSI) ketika terjadi kenaikan suhu (Sharkey, 2005). Selain itu, dalam cakupan yang lebih luas kenaikan suhu karena perubahan iklim yang disebabkan oleh global warming dapat memicu turunnya produktivitas tanaman kelapa sawit. Hal tersebut karena terjadinya peningkatan penguapan air yang membentuk awan lebih banyak sehingga mereduksi radiasi matahari yang dapat diterima oleh tanaman kelapa sawit (Sarkar et al., 2020).

Kesimpulan dan Perspektif

Pada tanaman kelapa sawit, proses fotosintesis memiliki peran penting dalam pertumbuhan dan perkembangan tanaman serta berkorelasi secara langsung terhadap produksi gula melalui siklus Calvin. Klorofil sebagai pigmen utama dalam proses fotosintesis dapat mengalami degradasi baik itu

sebagai bagian dari proses yang normal atau adaptasi terhadap faktor tertentu di lingkungan. Banyak pemahaman mengenai mekanisme termasuk enzim yang berperan, percabangan dalam jalannya reaksi, toleransi, dan sejauh mana faktor berpengaruh dalam proses degradasi klorofil khususnya kelapa sawit harus dipahami lebih lanjut.

Pada penuaan daun, klorofil terdegradasi secara alamiah melalui mekanisme *PaO pathways/Phyllobilins* namun level ketersediaan klorofil bersifat relatif stabil atau seimbang dengan sintesis klorofil. Pada tanaman kelapa sawit dewasa, pelepah akhir yang menunjukkan tanda penuaan memberikan nilai respons fotosintesis paling rendah dan jelas berkorelasi dengan ketersediaan dan degradasi klorofil. Faktor abiotik seperti *water deficit* diketahui berpengaruh terhadap degradasi klorofil pada tanaman sebagai bentuk perlindungan atau bertahan hidup dari kerusakan oksidatif oleh reduksi berlebihan *electron transport chain*. Pada tanaman kelapa sawit faktor *water deficit* menunjukkan nilai *maximum efficiency of photosystem II* yang menurun selaras dengan kadar air yang menurun atau meningkatnya *water stress*. Faktor abiotik seperti defisiensi nitrogen berat belum diketahui apakah berpengaruh secara langsung terhadap degradasi klorofil dan mekanisme seperti apa yang terjadi, akan tetapi defisiensi nitrogen dapat memicu terjadinya penuaan daun secara *premature* yang diduga berkorelasi dengan mekanisme degradasi klorofil melalui *PaO pathways/Phyllobilins*. Selain itu, nitrogen sebagai penyusun klorofil ketika mengalami defisiensi berat akan berdampak terhadap level konsentrasi klorofil.

Faktor terakhir pada *review* ini adalah *heat stress* dimana faktor ini terjadi ketika kenaikan suhu terjadi secara signifikan, namun belum diketahui dengan pasti pada tanaman kelapa sawit, apakah *heat stress* menghambat terjadinya sintesis klorofil atau menyebabkan/memicu terjadinya degradasi klorofil dengan peningkatan enzim *chlorophyllase* secara signifikan. Selain itu, belum ada studi yang menjelaskan mengenai seberapa signifikan faktor *heat stress* terhadap *photosystem* atau toleransi dari tanaman kelapa sawit, hal ini berkaitan dengan kondisi panas ekstrem di lahan kelapa sawit adalah hal yang jarang ditemui namun pemanasan global dapat memicu penurunan produktivitas tanaman kelapa sawit karena penurunan radiasi matahari yang

diterima akibat terbentuknya lebih banyak awan. Sebagai tambahan, pemahaman yang lebih baik tentang mekanisme dan beberapa faktor yang terlibat dalam degradasi klorofil terutama daun kelapa sawit sangat berharga dan penting untuk dikaji lebih lanjut sebagai bentuk pengembangan strategi baru yang diarahkan pada peningkatan hasil panen di bawah karakter klorofil dan mekanisme fotosistem.

DAFTAR PUSTAKA

- Ak, İ., Koru, E., Türker, G., Çankırılıgil, E. C., & Dereli, M. G. (2022). Biochemical compounds of algae: sustainable energy sources for biofuel production. *Handbook of Algal Biofuels*, 57–78. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-823764-9.00026-1>
- Apichatmeta, K., Sudsiri, C. J., & Ritchie, R. J. (2017). Photosynthesis of Oil Palm (*Elaeis guineensis*). *Scientia Horticulturae*, 214, 34–40. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2016.11.013>
- Behrendt, L., Brejnrod, A., Schliep, M., Sørensen, S. J., Larkum, A. W. D., & Kühl, M. (2015). Chlorophyll f-driven photosynthesis in a cavernous cyanobacterium. *The ISME Journal*, 9(9), 2108–2111. <https://doi.org/10.1038/ISMEJ.2015.14>
- Berg, J. M., Tymoczko, J. L., & Stryer, L. (2002). *Biochemistry, Fifth Edition* (5th ed.). New York: W.H. Freeman And Company.
- Biswas, S., Srivastava, A., Yadav, S., & Mishra, Y. (2021). Evolution of Genetically Modified (GM) Crops and The Scared World. *Policy Issues in Genetically Modified Crops: A Global Perspective*, 317–334. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-820780-2.00014-5>
- Buchanan-Wollaston, V. (2003). POSTHARVEST PHYSIOLOGY | Senescence, Leaves. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 808–816. <https://doi.org/10.1016/B0-12-227050-9/00078-8>
- Chandra, R., Castillo-Zacarias, C., Mancera-Andrade, E. I., Mohan, S. V., & Parra-Saldívar, R. (2019). Fundamentals of Biophotovoltaics for Conversion of Solar Energy to Bioelectricity.

- Biomass, Biofuels, Biochemicals: Microbial Electrochemical Technology: Sustainable Platform for Fuels, Chemicals and Remediation*, 503–523. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-64052-9.00020-0>
- Chen, L.-H., Cheng, Z.-X., Xu, M., Yang, Z.-J., & Yang, L.-T. (2022). Effects of Nitrogen Deficiency on the Metabolism of Organic Acids and Amino Acids in *Oryza sativa*. *Plants*, 11(19), 2576.
- Christ, B., Egert, A., Süßenbacher, I., Kräutler, B., Bartels, D., Peters, S., & Hörtensteiner, S. (2014). Water deficit induces chlorophyll degradation via the 'PAO/phyllobilin' pathway in leaves of homoio- (*Cratogeomys pumilus*) and poikilochlorophyllous (*Xerophyta viscosa*) resurrection plants. *Plant Cell and Environment*, 37(11), 2521–2531. <https://doi.org/10.1111/PCE.12308/SUPPINFO>
- Christ, B., Süßenbacher, I., Moser, S., Bichsel, N., Egert, A., Müller, T., ... Hörtensteiner, S. (2013). Cytochrome P450 CYP89A9 is involved in the formation of major chlorophyll catabolites during leaf senescence in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 25(5), 1868–1880.
- Crafts-Brandner, S. J., & Salvucci, M. E. (2000). Rubisco activase constrains the photosynthetic potential of leaves at high temperature and CO₂. *PNAS*, 97(24). Retrieved from www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.230451497
- Culman, M., de Farias, C. M., Bayona, C., & Cruz, J. D. C. (2019). Using agrometeorological data to assist irrigation management in oil palm crops: A decision support method and results from crop model simulation. *Agricultural Water Management*, 213, 1047–1062.
- Folly, P., & Engel, N. (1999). Chlorophyll b to chlorophyll a conversion precedes chlorophyll degradation in *Hordeum vulgare* L. *Journal of Biological Chemistry*, 274(31), 21811–21816. <https://doi.org/10.1074/jbc.274.31.21811>
- Guidi, L., Tattini, M., & Landi, M. (2017). How does chloroplast protect chlorophyll against excessive light. *Chlorophyll*, 21, 21–36.
- He, Y., Zhang, X., Shi, Y., Xu, X., Li, L., & Wu, J. L. (2021). PREMATURE SENESCENCE LEAF 50 Promotes Heat Stress Tolerance in Rice (*Oryza sativa* L.). *Rice*, 14(1). <https://doi.org/10.1186/S12284-021-00493-W>
- Heaton, J. W., & Marangoni, A. G. (1996). Chlorophyll degradation in processed foods and senescent plant tissues. *Trends in Food Science & Technology*, 7(1), 8–15. [https://doi.org/10.1016/0924-2244\(96\)81352-5](https://doi.org/10.1016/0924-2244(96)81352-5)
- Hörtensteiner, S. (1999). Chlorophyll breakdown in higher plants and algae. *Cellular and Molecular Life Sciences CMLS*, 56(3), 330–347.
- Hörtensteiner, Stefan, & Feller, U. (2002). Nitrogen metabolism and remobilization during senescence. *Journal of Experimental Botany*, 53(370), 927–937.
- Hörtensteiner, Stefan, & Kräutler, B. (2011). Chlorophyll breakdown in higher plants. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1807(8), 977–988. <https://doi.org/10.1016/J.BBABIO.2010.12.007>
- Hu, S., Ding, Y., & Zhu, C. (2020a). Sensitivity and Responses of Chloroplasts to Heat Stress in Plants. *Frontiers in Plant Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.00375/FULL>
- Hu, S., Ding, Y., & Zhu, C. (2020b). Sensitivity and Responses of Chloroplasts to Heat Stress in Plants. *Frontiers in Plant Science*, 11, 375. <https://doi.org/10.3389/FPLS.2020.00375/BIBTEX>
- IPCC. (2014). Climate Change 2014.
- Keat Neoh, B., Ching Wong, Y., Fang Teh, H., Lee Mei Ng, T., Huat Tiong, S., Eng Keong Ooi, T., ... Carey, P. (2019). Diurnal biomarkers reveal key photosynthetic genes associated with increased oil palm yield. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213591>
- Kräutler, B. (2014). Phyllobilins—the abundant bilin-type tetrapyrrolic catabolites of the green plant pigment chlorophyll. *Chemical Society Reviews*, 43(17), 6227–6238.
- Kräutler, B. (2016). Breakdown of Chlorophyll in Higher Plants—Phyllobilins as Abundant, Yet Hardly Visible Signs of Ripening, Senescence, and Cell Death. *Angewandte Chemie (International Ed. in English)*, 55(16), 4882. <https://doi.org/10.1002/ANIE.201508928>

- Kuai, B., Chen, J., & Hörtensteiner, S. (2018). The biochemistry and molecular biology of chlorophyll breakdown. *Journal of Experimental Botany*, 69(4), 751–767. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx322>
- Li, Y., Li, H., Li, Y., & Zhang, S. (2017). Improving water-use efficiency by decreasing stomatal conductance and transpiration rate to maintain higher ear photosynthetic rate in drought-resistant wheat. *The Crop Journal*, 5(3), 231–239.
- Liang, S., & Xi, L. (2012). *Chapter 16-Vegetation Production in Terrestrial Ecosystems*. In "Advanced Remote Sensing"(S. Liang, X. Li and J. Wang, eds.). Academic Press, Boston.
- Maia, V. M., Pegoraro, R. F., Aspiazú, I., Oliveira, F. S., & Nobre, D. A. C. (2020). Diagnosis and management of nutrient constraints in pineapple. *Fruit Crops: Diagnosis and Management of Nutrient Constraints*, 739–760. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-818732-6.00050-2>
- Mayta, M. L., Hajirezaei, M. R., Carrillo, N., & Lodeyro, A. F. (2019). Leaf Senescence: The Chloroplast Connection Comes of Age. *Plants*, 8(11). <https://doi.org/10.3390/PLANTS8110495>
- Miryeganeh, M. (2021). Senescence: The Compromised Time of Death That Plants May Call on Themselves. *Genes*, 12(2), 1–15. <https://doi.org/10.3390/GENES12020143>
- Mu, X., & Chen, Y. (2021). The physiological response of photosynthesis to nitrogen deficiency. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*, 158, 76–82. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2020.11.019>
- Mustafa, N., Ya'acob, N., Latif, Z. A., & Yusof, A. L. (2015). QUANTIFICATION OF OIL PALM TREE LEAF PIGMENT (CHLOROPHYLL A) CONCENTRATION BASED ON THEIR AGE. *Jurnal Teknologi*, 75(11), 129–134. <https://doi.org/10.11113/JT.V75.5341>
- Najihah, T. S., Ibrahim, M. H., Razak, A. A., Nulit, R., & Megat, P. E. W. (2019). Effects of water stress on the growth, physiology and biochemical properties of oil palm seedlings. *AIMS Agriculture and Food*, 4(4), 854–868.
- Neoh BK, Wong YC, Teh HF, Ng TLM, Tiong SH, Ooi TEK, et al. (2019) Diurnal biomarkers reveal key photosynthetic genes associated with increased oil palm yield. *PLoS ONE* 14(3): e0213591. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213591>
- Pantazi, X. E., Moshou, D., & Bochtis, D. (2020). Utilization of multisensors and data fusion in precision agriculture. *Intelligent Data Mining and Fusion Systems in Agriculture*, 103–173. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814391-9.00003-0>
- Pollard, T. D., Earnshaw, W. C., Lippincott-Schwartz, J., & Johnson, G. T. (2016). *Cell Biology: Third Edition*. Cell Biology: Third Edition. Elsevier Inc. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com:5070/book/9780323341264/cell-biology>
- Pružinská, A., Anders, I., Aubry, S., Schenk, N., Tapernoux-Lüthi, E., Müller, T., Kräutler, B., & Hörtensteiner, S. (2007). In Vivo Participation of Red Chlorophyll Catabolite Reductase in Chlorophyll Breakdown. *The Plant Cell*, 19(1), 369–387. <https://doi.org/10.1105/TPC.106.044404>
- Putra, E. T. S., & Purwanto, B. H. (2015). Physiological responses of oil palm seedlings to the drought stress using boron and silicon applications. *Journal of Agronomy*, 14(2), 49–61.
- Ritchie, R. J. (2006). Consistent sets of spectrophotometric chlorophyll equations for acetone, methanol and ethanol solvents. *Photosynthesis Research*, 89(1), 27–41.
- Rockwell, N. C., & Lagarias, J. C. (2017). Ferredoxin-dependent bilin reductases in eukaryotic algae: Ubiquity and diversity. *Journal of Plant Physiology*, 217, 57–67.
- Romero, H. M., Guataquira, S., & Forero, D. C. (2022). Light Interception, Photosynthetic Performance, and Yield of Oil Palm Interspecific OxG Hybrid (*Elaeis oleifera* (Kunth) Cortés x *Elaeis guineensis* Jacq.) under Three Planting Densities. *Plants* 2022, Vol. 11, Page 1166, 11(9), 1166. <https://doi.org/10.3390/PLANTS11091166>
- Rossi, S., Burgess, P., Jespersen, D., & Huang, B.

- (2017). Heat-induced leaf senescence associated with chlorophyll metabolism in bentgrass lines differing in heat tolerance. *Crop Science*, 57, S-169-S-178. <https://doi.org/10.2135/CROPSCI2016.06.0542>
- Sarkar, M. S. K., Begum, R. A., & Pereira, J. J. (2020). Impacts of climate change on oil palm production in Malaysia. *Environmental Science and Pollution Research*, 27(9), 9760–9770. <https://doi.org/10.1007/S11356-020-07601-1/TABLES/7>
- Schelbert, S., Aubry, S., Burla, B., Agne, B., Kessler, F., Krupinska, K., & Hörtensteiner, S. (2009). Pheophytin Pheophorbide Hydrolase (Pheophytinase) Is Involved in Chlorophyll Breakdown during Leaf Senescence in Arabidopsis. *The Plant Cell*, 21(3), 767–785. <https://doi.org/10.1105/TPC.108.064089>
- Sharkey, T. D. (2005). Effects of moderate heat stress on photosynthesis: importance of thylakoid reactions, rubisco deactivation, reactive oxygen species, and thermotolerance provided by. *Wiley Online Library*, 28(3), 269–277. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01324.x>
- Silva, P. A., Oliveira, I. v., Rodrigues, K. C. B., Cosme, V. S., Bastos, A. J. R., Detmann, K. S. C., ... Pinheiro, H. A. (2016). Leaf gas exchange and multiple enzymatic and non-enzymatic antioxidant strategies related to drought tolerance in two oil palm hybrids. *Trees*, 30(1), 203–214.
- Singh, A. K., Rana, H. K., & Pandey, A. K. (2020). Analysis of chlorophylls. In *Recent Advances in Natural Products Analysis* (pp. 635–650). Elsevier.
- Süssenbacher, I., Hörtensteiner, S., & Kräutler, B. (2015). A Dioxobilin-Type Fluorescent Chlorophyll Catabolite as a Transient Early Intermediate of the Dioxobilin-Branch of Chlorophyll Breakdown in Arabidopsis thaliana. *Angewandte Chemie - International Edition*, 54(46), 13777–13781. <https://doi.org/10.1002/ANIE.201506299>
- Taylor, S. H., Page, R., Parry, M. A., & Long, S. P. (2022). Faster than expected Rubisco deactivation in shade reduces cowpea photosynthetic potential in variable light conditions. *Nature Plants*, 8(2), 118–124. <https://doi.org/10.1038/s41477-021-01068-9>
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). *Plant physiology and development*. Sinauer Associates Incorporated.
- Tan, C. C. (2011). Nursery practices for production of superior oil palm planting materials. *Agronomic Princ Pract Oil Palm Cultiv*, 145–169.
- Tanaka, R., & Tanaka, A. (2011). Chlorophyll cycle regulates the construction and destruction of the light-harvesting complexes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - Bioenergetics*, 1807(8), 968–976. <https://doi.org/10.1016/J.BBABIO.2011.01.002>
- Villamena, F. A. (2017). Fluorescence Technique. *Reactive Species Detection in Biology*, 87–162. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-420017-3.00003-7>
- Virtanen, O., Constantinidou, E., & Tyystjärvi, E. (2020). Chlorophyll does not reflect green light—how to correct a misconception. *Journal of Biological Education*. https://doi.org/10.1080/00219266.2020.1858930/SUPPL_FILE/RJBE_A_1858930_SM4194.PPTX
- Wang, Q. L., Chen, J. H., He, N. Y., & Guo, F. Q. (2018). Metabolic Reprogramming in Chloroplasts under Heat Stress in Plants. *International Journal of Molecular Sciences* 2018, Vol. 19, Page 849, 19(3), 849. <https://doi.org/10.3390/IJMS19030849>
- Wen, B., Xiao, W., Mu, Q., Li, D., Chen, X., Wu, H., ... Peng, F. (2020). How does nitrate regulate plant senescence? *Plant Physiology and Biochemistry*, 157, 60–69. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2020.08.041>
- Woittiez, L. S., van Wijk, M. T., Slingerland, M., van Noordwijk, M., & Giller, K. E. (2017). Yield gaps in oil palm: A quantitative review of contributing factors. *European Journal of Agronomy*, 83, 57–77. <https://doi.org/10.1016/J.EJA.2016.11.002>
- Yilmaz, C., & Gökmen, V. (2015). Chlorophyll. *Encyclopedia of Food and Health*, 37–41.

- <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-384947-2.00147-1>
- Zakari, S. A., Zaidi, S. H. R., Sunusi, M., & Dauda, K. D. (2021). Nitrogen deficiency regulates premature senescence by modulating flag leaf function, ROS homeostasis, and intercellular sugar concentration in rice during grain filling. *Journal of Genetic Engineering and Biotechnology*, 19(1), 1–14.
- Zargar, S. M., Gupta, N., Nazir, M., Mahajan, R., Malik, F. A., Sofi, N. R., ... Salgotra, R. K. (2017). Impact of drought on photosynthesis: Molecular perspective. *Plant Gene*, 11, 154–159.
- Zhang, W., Liu, T., Ren, G., H€artensteiner, S., Zhou, Y., Cahoon, E. B., & Zhang, C. (2014). Chlorophyll Degradation: The Tocopherol Biosynthesis-Related Phytol Hydrolase in Arabidopsis Seeds Is Still Missing. *Plant Physiology*, 166(1), 70–79. <https://doi.org/10.1104/PP.114.243709>

