

KAJIAN METABOLIT SEBAGAI PENDUKUNG PROGRAM PEMULIAAN KELAPA SAWIT

Arfan Nazhri Simamora dan Sri Wening

Abstrak - Metabolomik merupakan kajian mengenai metabolit yang diekspresikan oleh organisme sebagai respon pembacaan fisiologis akibat pengaruh genetik dan lingkungannya. Kajian tersebut memiliki manfaat yang luas pada program pemuliaan kelapa sawit, Program pemuliaan kelapa sawit memasuki era perakitan bahan tanaman resisten/toleran cekaman biotik dan abiotik sebagai karakter sekunder di samping karakter utama komponen produksi yang tinggi. Kajian metabolomik bisa digunakan untuk penapisan material-material genetik tanaman putatif resisten atau toleran terhadap cekaman biotik dan abiotik. Selain itu, kajian metabolit pada kultur *in vitro* kelapa sawit juga dapat digunakan untuk mengidentifikasi biomarka yang terkait proses pembentukan somatik embrio maupun profil metabolit/fitohormon pada kultur yang normal maupun abnormal. Tulisan ini mengulas metabolomik, meliputi jenis kajian, tahapan kajian, alat pendukung serta contoh aplikasinya pada pemuliaan kelapa sawit. Mengingat manfaatnya, metabolomik perlu dikembangkan untuk mendukung program pemuliaan kelapa sawit.

Kata kunci: cekaman lingkungan, *in vitro*, kelapa sawit, metabolomik

PENDAHULUAN

Kelapa sawit merupakan tanaman bernilai ekonomis tinggi dengan total areal penanamannya di seluruh dunia telah mencapai 22 juta ha (FAOSTAT, 2019). Sejarah menunjukkan bahwa pengujian-pengujian untuk seleksi kelapa sawit berkarakter terbaik sudah dimulai pada awal abad 19 dan semakin meluas sejak ditemukannya hibrida tenera hasil persilangan *dura x pisifera* (Corley & Tinker, 2015).

Tujuan utama pemuliaan kelapa sawit adalah peningkatan hasil panen tandan buah dan kandungan minyak daging maupun inti. Di samping itu, karakter sekunder juga dikembangkan seperti pertumbuhan meninggi lambat, *stalk* panjang, ketahanan terhadap cekaman, komposisi minyak daging dan inti, karoten tinggi, aktivitas lipase lambat dan lain sebagainya (Corley & Tinker, 2015). Program pemuliaan dilakukan melalui metode klasik dan menggunakan bioteknologi (kultur jaringan dan biologi molekuler) sebagai alat untuk akselerasi pencapaian tujuan.

Perakitan bahan tanaman yang adaptif di lahan marginal serta toleran terhadap cekaman biotik dan abiotik adalah hal yang penting. Faktor iklim seperti kekeringan berkepanjangan, suhu rendah-tinggi dan sebagainya menjadi faktor pembatas produktivitas kelapa sawit (Corley, Rao, Palat, & Praiswan, 2018; Rival, 2017). Ketahanan kelapa sawit terhadap serangan hama penyakit juga turut menjadi perhatian demi keberlangsungan kelapa sawit itu sendiri (Durand-Gasselini et al., 2011). Berbagai studi lapangan dan laboratorium maupun kombinasi keduanya dilakukan untuk memperoleh informasi material-material genetik yang akan dijadikan sebagai kandidat sumber genetik perakitan bahan tanaman adaptif dan toleran. Fenotipe organisme dekat dengan gambaran proses metabolismenya, sehingga pengukuran metabolit bisa menjelaskan karakter fenotipe yang muncul (Ellis, Dunn, Griffin, Allwood, & Goodacre, 2007). Hal ini bisa dimanfaatkan untuk tujuan program pemuliaan.

METABOLOMIK

Metabolomik dapat diartikan sebagai studi mengenai metabolit yang merupakan bentuk dari produk langsung hasil “pembacaan” status fisiologis sebuah organisme yang dipengaruhi oleh genetik dan

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

Arfan Nazhri Simamora (✉)
Pusat Penelitian Kelapa Sawit
Jl. Brigjen Katamso No. 51 Medan 20158, Indonesia

Email: arfan.nazhri@gmail.com

lingkungan (Gieger et al., 2008; Roessner & Bowne, 2009). Kajian metabolit yang berhasil mendefinisikan fenotipe tertentu pada program pengembangan bahan tanaman telah dicapai pada beberapa dekade lalu. Kombinasi metabolomik dengan beberapa ilmu –omik lainnya membantu dalam mengkarakterisasi dan menganotasi fungsi-fungsi gen baru yang ditemukan (Sharma et al., 2021). Salah satu kajian yang paling produktif dipublikasikan adalah studi metabolomik sebagai respon tanaman karena cekaman biotik maupun abiotik (Alseekh, Bermudez, de Haro, Fernie, & Carrari, 2018).

Metabolomik sering dikombinasikan dengan beberapa –omik lainnya, seperti transkriptomik dan proteomik. Transkriptomik bertujuan melihat profil ekspresi gen yang aktif pada waktu, kondisi dan bagian sel tertentu berdasarkan set mRNA-nya yang dijabarkan (Van Emon, 2016). Ekspresi mRNA akan menghasilkan sintesis protein yang sering disebut “proteome” protein yang berhasil diekspresikan oleh genom. Proteomik menggambarkan protein-protein yang disintesis saat organisme berada pada kondisi tertentu, seperti cekaman lingkungan. Protein-protein ini selanjutnya akan mengalami modifikasi melalui mekanisme proteolitik yang dikenal sebagai modifikasi pasca translasi (PTM) yang menjadi regulator dalam program perkembangan dan respon tumbuhan terhadap lingkungannya (Spoel, 2018). Metabolomik sendiri merupakan jembatan biokimia yang menghubungkan genotipe dan fenotipe. Protein-protein yang telah diproduksi/diekspresikan kemudian aktif pada proses metabolisme sehingga menghasilkan senyawa biokimia yang dinamis tergantung kondisi lingkungan internal dan eksternal (Aliferis & Chrysayi-Tokousbalides, 2011).

Studi metabolomik masih tertinggal dari studi –omik lainnya. Kendala dari studi metabolomik berasal dari sifat metabolit itu sendiri yang terdiri atas berbagai fisiokimia yang membentuk kompleks, tidak seperti DNA, RNA atau protein yang berasal dari nukleotida atau asam amino saja (de Souza, Borghi, & Fernie, 2020). Selain itu, metabolit tidak dapat diamplifikasi, hanya dapat diderivatisasi yang juga menjadikannya berbeda secara fisiokimia.

IDENTIFIKASI, PROFILING DAN SIDIK JARI METABOLIT

Persiapan sampel merupakan langkah awal dan penting dalam pengerjaan kajian metabolomik. Tahapan dalam mengkoleksi jaringan, pengeringan, ekstraksi dan purifikasi sampel dapat berbeda-beda sesuai jenis kajian dan turut menentukan akurasi hasil (Kim & Verpoorte, 2010). Tahapan koleksi jaringan dan pengeringan cenderung mirip untuk semua jenis kajian dan akan berbeda dalam metode ekstraksinya bergantung pada pemilihan pelarut maupun senyawa yang menjadi target amatan (Kim & Verpoorte, 2010).

Kajian metabolit paling awal adalah investigasi komponen yang terkandung di dalam ekstrak bahan segar sampel yang dianalisis. Kajian yang lebih kompleks yaitu analisis profil dan sidik jari metabolit.

Pendekatan metabolomik lanjut dibagi tiga oleh Putri dan Fukusaki (2016), yaitu *profiling* metabolit, sidik jari metabolit dan analisis metabolit target. *Profiling* dapat diartikan sebagai analisis metabolit berfokus pada satu atau lebih grup senyawa, (alkaloid, flavonoid, *etc.*) yang terkait jalur sintesis metabolit tertentu atau korelasinya dengan senyawa lain (hasil dari penyidik jarian). Sidik jari metabolit merupakan pendekatan berbasis *untargeted compound* yang mengklasifikasikan hasil deteksi ke dalam grup-grup senyawa tanpa mengidentifikasinya lebih jauh, sedangkan analisis metabolit target mengidentifikasi dan kuantifikasi metabolit tertentu untuk jalur sintesis tertentu (Putri & Fukusaki, 2016; Vargas et al., 2016). Barderas et al. (2011) menambahkan sidik jejak untuk metabolit yang disekresikan atau gagal dimanfaatkan sel atau jaringan.

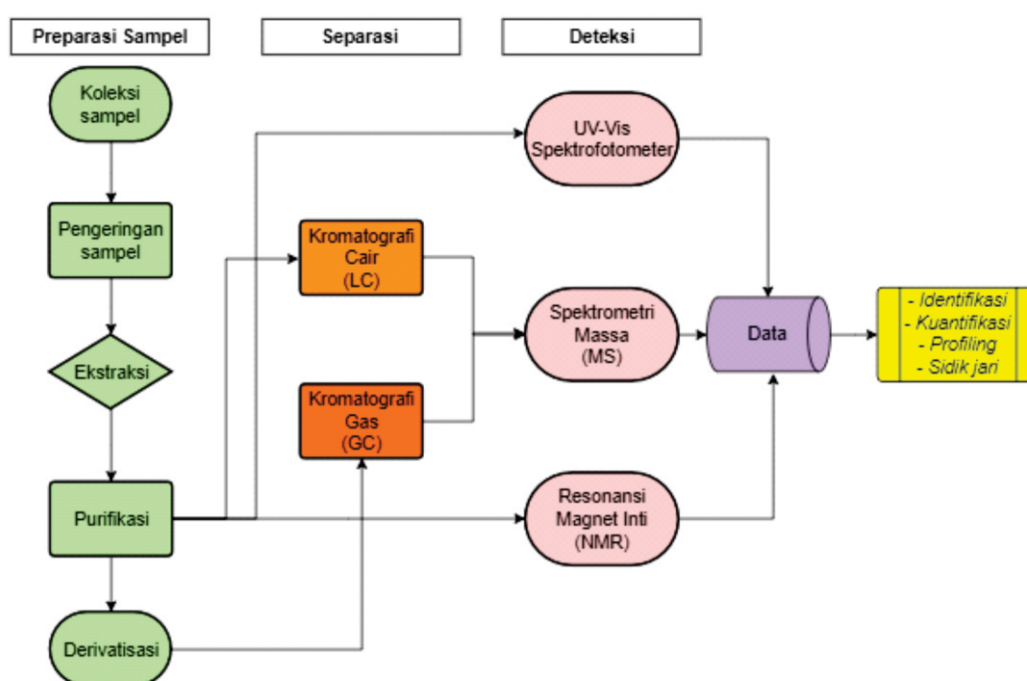
Hasil yang ingin diperoleh dari pengerjaan metabolomik akan bergantung pada pertimbangan penelitiannya. Seorang peneliti mungkin saja hanya ingin mengidentifikasi metabolit tertentu yang terkandung pada sampel. Lebih jauh metabolit dapat dibuat profilnya sehingga diketahui kuantitas golongan senyawa tertentu di sampel, atau peneliti ingin membandingkan pola metabolit antar dua atau lebih sampel sehingga diperoleh sidik jari yang menunjukkan karakteristik tertentu, misalnya pada penapisan tanaman toleran cekaman.

Identifikasi metabolit dilakukan Wulandari et al. (2018) terhadap alkaloid, flavonoid, tanin, terpenoid karbohidrat dan kumarin pada lima jenis tanaman dari genus *Litsea*. Uji kualitatif menggunakan pereaksi Dragendorff, NaOH + HCl, aseton + HCl, timbal asetat, *Liebermann-Burchard*, *Molisch* dan

kloroform + asam sulfat. Setelah identifikasi, uji lanjut dapat dilakukan dengan fraksinasi dan identifikasi struktur menggunakan spektrometer infra merah (FTIR) sehingga diperoleh golongan senyawa yang lebih akurat.

Sidik jari metabolit dilakukan untuk melihat perbedaan atau persamaan metabolit yang terekspresi pada komparasi dua atau lebih sampel yang memiliki perbedaan metabolisme akibat pengaruh seperti kondisi pertumbuhan, cekaman atau genotipe (Kruger, Troncoso-Ponce, & Ratcliffe, 2008). *Proton nuclear magnetic resonance* (1H-NMR) menawarkan kelebihan

dibandingkan spektrometer massa (MS) pada penggunaannya dalam sidik jari metabolit. 1H-NMR tidak selalu membutuhkan derivatisasi, separasi atau ekstraksi yang kompleks (Isha et al., 2019) dan independen tanpa harus menggunakan *High Performance Liquid Chromatography* (HPLC) atau *Gas Chromatography* (GC) (Nagana Gowda & Raftery, 2015). Kompleksitas senyawa biologis menjadi tantangan tersendiri bagi 1H-NMR karena sifatnya yang agak lemah pada sensitivitas dan resolusi pembacaan senyawa-senyawa berkonsentrasi kecil (Nagana Gowda & Raftery, 2015).



Gambar 1. Tahapan proses yang umumnya dilakukan pada kajian metabolomik

Pada tahap analisis data, kemometrik memainkan peranan penting dalam memisahkan set data yang besar dari hasil pembacaan 1H-NMR. Analisis komponen utama (PCA) dapat digunakan untuk mendiskriminasi kelompok-kelompok grup metabolit. Sementara itu, analisis lanjutan diskriminasi kuadrat terkecil parsial (PLS-DA) merupakan metode yang dapat digunakan dalam pembentukan model klasifikasi pada kelompok metabolit yang dianalisis (Rodrigues-Neto et al., 2018; Tharwat, 2016).

Profiling metabolit dapat dilakukan dengan menggunakan kromatografi cair atau gas yang ditandemkan dengan spektrometer massa. Penggunaan HPLC telah berhasil memisahkan dan mengkuantifikasi metabolit sekunder seperti flavonoid, alkaloid, fenilpropanoid, saponin, poliamin, glukosinat dan derivatnya (Dias, Urban, & Roessner, 2012). Preparasi sampel merupakan hal yang krusial dalam analisis menggunakan kromatografi. Hasil ekstraksi harus merepresentasikan keadaan material sampel

secara utuh (Abdelnur, Caldana, & Martins, 2014). Pelarut-pelarut yang digunakan harus sesuai dengan karakter polaritas metabolit target agar luaran analisis optimal. Derivatisasi juga menjadi penting terutama pada senyawa-senyawa yang cukup labil terhadap suhu tinggi pada analisis menggunakan kromatografi gas.

Pada kelapa sawit, dari hasil *profiling* daun menggunakan *Ultra-High Performance Liquid Chromatography-Mass Spectrometry* (UHPLC-MS) diperoleh 13 metabolit utama. Hanya 7 metabolit yang sama ditemukan pada kajian sebelumnya (Vargas et al., 2016). Studi komparatif dengan GCMS dan LCMS terhadap sawit berproduksi tinggi versus produksi rendah memperlihatkan bahwa sawit produksi tinggi memiliki nilai yang lebih tinggi pada asam amino yang terlibat dalam biosintesis lemak dan level gliserol 3-posfat terkait glikolisis serta rasio asam maleat/sitrat sebagai tanda pemanfaatan karbon (Teh et al., 2013).

KAJIAN METABOLIT PADA KELAPA SAWIT DAN TANAMAN LAINNYA

Tumbuhan merupakan organisme yang tidak dapat bergerak. Melalui evolusi jangka panjang, tumbuhan mengembangkan berbagai sistem imun yang terintegrasi dan saling terkait sebagai respon terhadap cekaman lingkungan maupun serangan penyakit (Meraj et al., 2020). Modulasi metabolit sekunder adalah salah satu cara tanaman untuk bertahan dari cekaman lingkungannya (Austen, Walker, Lake, Phoenix, & Cameron, 2019). Metabolit sebagai produk hasil integrasi dari ekspresi gen, interaksi protein dan proses-proses regulasi yang berbeda, lebih mendekati ekspresi fenotipik daripada hasil transkripsi mRNA ataupun protein saja (Arbona, Manzi, Ollas, & Gómez-Cadenas, 2013).

Karakterisasi, *profiling* maupun sidik jari metabolit-metabolit primer atau sekunder akan membantu pemulia dalam menyeleksi material-material genetik yang putatif toleran terhadap cekaman lingkungan, maupun yang memiliki karakter terkait produktivitas. Hal ini akan membantu pemulia untuk menemukan biomarka yang relevan pada program seleksi, maupun pada kegiatan yang mendukung program pemuliaan. Berikut ulasan mengenai kajian metabolit yang telah dilakukan pada kelapa sawit, atau pada tanaman lain yang

memiliki target seleksi karakter yang sama dengan kelapa sawit:

1. KAJIAN PADA KONDISI CEKAMAN ABIOTIK

Cekaman dapat diartikan sebagai perubahan akibat adanya faktor eksternal yang secara signifikan mempengaruhi kondisi optimal saat ini. Cekaman abiotik pada tanaman dapat didefinisikan sebagai faktor lingkungan sekitar yang memberikan pengaruh negatif sehingga mengakibatkan perubahan hingga ke tingkat fungsional (Ben-Ari & Lavi, 2012). Cekaman abiotik yang dapat mempengaruhi produktivitas tanaman di antaranya adalah kekeringan, salinitas dan suhu.

CEKAMAN KEKERINGAN

Keterbatasan air merupakan ancaman tak terlihat namun terus meningkat bagi seluruh organisme. Defisiensi air yang melewati batas kritis tanaman akan mendorong tanaman untuk memperlambat pertumbuhan sel dan fotosintesisnya (Mashilo et al., 2017). Selain itu, ditemukan bahwa tanaman akan memproduksi metabolit sekunder melalui penyediaan prekursor atau perantara dari proses metabolisme utama (Razzaq, Sadia, Raza, Hameed, & Saleem, 2019). Produksi metabolit sekunder ini seringkali diiringi dengan penurunan biomassa yang cukup signifikan (Niinemets, 2015). Pada kelapa sawit terjadi penurunan produksi mencapai 18% dari kontrol pada pengujian material toleran kekeringan (Corley et al., 2018).

Respon utama tanaman pada cekaman kekeringan adalah produksi berlebih *Reactive Oxygen Species* (ROS) yang menyebabkan penurunan aktivitas fotosintesis (Djoukeng, Arbona, Argamasilla, & Gomez-Cadenas, 2008). Hal ini akan mendorong tanaman untuk memproduksi antioksidan seperti asam askorbat, glutathione, polifenol, poliamine dan menumpuk beberapa asam amino seperti valin, leucin, isoleucin, agmatin dan prolin; yang terakhir diketahui sebagai osmoprotektor (Arbona et al., 2013; Urano et al., 2009). Pengujian pada tanaman penghasil minyak, yaitu wijen, menunjukkan bahwa gen terkait metabolisme asam amino dan penekanan ROS ekspresinya meningkat diikuti kenaikan level ABA, prolin, arginin, lisin, asam amino bercincin aromatik,

GABA, sakarofin, 2-aminoadipat dan allantoin pada genotipe toleran kekeringan (You et al., 2019). Pada pengujian tanaman penghasil minyak lainnya yaitu kelapa sawit yang toleran kekeringan secara *in vitro* juga diperoleh keberadaan prolin yang tinggi diikuti oleh kenaikan konsentrasi karotenoid (Turhadi, Minarsih, Riyadi, Priyono, & Budiani, 2020).

Penentuan metabolit yang akan menjadi basis indikator respon terhadap cekaman kekeringan seringkali sulit dilakukan. Regulasi produksi metabolit sekunder pelindung pada tanaman melibatkan jalur pensinyalan dan interaksi regulator yang rumit dan kompleks (Meraj et al., 2020). Hipotesis yang dikemukakan adalah bahwa akibat cekaman-cekaman lingkungan maka tanaman akan memproduksi bahan sekunder berbasis karbon (berperan sebagai pelindung) akibat pengalihan aktivitas fotosintesis (Peñuelas & Estiarte, 1998). Kenyataannya beberapa metabolit sekunder berbasis karbon seperti isoprenoid/terpenoid dan fenolik ada yang mengalami kenaikan, tidak berefek juga penurunan konsentrasi pada beberapa pengujian cekaman kekeringan di berbagai spesies (Niinemets, 2015).

Prolin dianggap paling dapat menggambarkan level toleransi tanaman terhadap cekaman osmotik kekeringan dan salinitas dibandingkan osmolit lainnya seperti glisin, betain atau gula alkohol (Khanna-Chopra, Kumar Semwal, Lakra, & Pareek, 2019). Level prolin dapat mencapai konsentrasi mM pada tanaman yang diberi perlakuan cekaman dan memiliki korelasi negatif yang kuat dengan parameter pertumbuhan di berbagai tanaman, terutama pada cekaman kekeringan (Arteaga et al., 2020; Delauney & Verma, 1993).

Analisis prolin bisa dilakukan dengan *Isatin paper assay*, *colorimetric assay* berbasis ninhidrin atau dengan HPLC (Ábrahám, Hourton-Cabassa, Erdei, & Szabados, 2010). Metode HPLC dianggap paling bermanfaat karena bisa mengidentifikasi asam-asam amino lainnya selain prolin. Ábrahám et al. (2010) menjabarkan metode analisis prolin dan hidrosiprolin menggunakan RP-HPLC kolom C18 yang dikombinasikan dengan detektor UV/fluoresen dan atau dengan spektroskopi massa (MS). Sampel sebelumnya diderivatisasi dengan *o*-ptalaldehid (OPA) dan merkaptotanol agar bereaksi dengan amino utama sehingga menghasilkan produk dengan deteksi yang kuat pada fluoresen.

CEKAMAN SALINITAS

Cekaman salinitas bisa berarti cekaman yang berefek pada tekanan osmotik tanaman, akibat tingginya konsentrasi garam ataupun sodisitas, yang berarti bahwa ion spesifik menjadi racun bagi tanaman maupun mengubah sifat tanah tempat tanaman tersebut tumbuh (Wallender & Tanji, 2011). Efek salinitas pada tanaman mempengaruhi kesegaran tanaman, stimulasi pertumbuhan terganggu dan peningkatan solid terlarut di buah. Selain itu, pengaturan tekanan osmotik tanaman ikut terganggu (Wallender & Tanji, 2011). Cekaman salinitas terdiri dari dua fase utama; efek pertama (yang berlangsung dalam hitungan menit atau hari) adalah tertutupnya stomata dan daun berhenti ekspansi. Efek kedua dapat berlangsung dalam kurun waktu yang cukup lama, yaitu beberapa ion terakumulasi mencapai level toksik mengakibatkan penuaan daun dini dan berakhir pada penurunan hasil ataupun kematian tanaman (Munns & Termaat, 1986; Munns & Tester, 2008). Pada tanaman kelapa sawit, efek salinitas menurunkan hasil TBS mencapai 30% dan minyak per tandan turun sekitar 4,7% dibandingkan area non-salin (Winner & Wan, 2012). Temuan lain menunjukkan bahwa laju fotosintesis bersih kelapa sawit meningkat pada kondisi cekaman salinitas dengan perlakuan peningkatan kadar CO₂ dan *photosynthetic photon flux density* (PPFD). Peningkatan laju fotosintesis diikuti peningkatan berat kering dan berat bahan kering serta efisiensi penggunaan air (Pascual, Mosaleeyanon, Romyanon, & Kirdmanee, 2012).

Metabolit yang jamak tereksresi pada cekaman salinitas adalah osmolit dan *osmoprotectant*. Cui et al. (2018) menemukan 34 metabolit yang turun konsentrasinya dan 25 metabolit yang naik konsentrasinya pada uji cekaman salinitas di tanaman kacang. Hanya histidine (asam amino) yang berkorelasi dengan cekaman salinitas, sedangkan lainnya berkorelasi dengan proses pemulihan pasca cekaman. Prolin, manitol dan putrescin terakumulasi di luar kloroplas dan di dalam kloroplas, putrescin paling banyak terakumulasi pada cekaman salinitas di tanaman bit (Hossain, Persicke, ElSayed, Kalinowski, & Dietz, 2017). Cekaman salin juga menghambat metabolisme karbon dan nitrogen di akar dan ditemukan bahwa allantoin terakumulasi dalam jumlah yang besar (Liu et al., 2020).

Respon tanaman terhadap cekaman kekeringan dan salinitas (fase pertama) cukup mirip karena terkait respon terhadap tekanan osmotik (Uddin, Hossain, & Burritt, 2016). Beberapa metabolit yang sering ditargetkan untuk dianalisis pada uji cekaman salinitas antara lain prolin, glisin-betain, poliamine, gula (manitol), sorbitol dan D-ononitol (Ahn et al., 2011; He et al., 2010; Kaya et al., 2013; Nounjan et al., 2012). Aspartat dan glutamat juga mengalami kenaikan konsentrasi mencapai 12,5 – 26,4 kali lipat saat diberi perlakuan cekaman salinitas (Zhang et al., 2019). Analisis metabolit terkait respon cekaman salinitas ditargetkan kepada golongan-golongan asam amino (prolin, aspartat, glutamat), alantoin, poliamin (putriscine atau spremidin) maupun gula dan derivat-derivatnya.

CEKAMAN SUHU

Kesesuaian suhu lingkungan penting bagi tanaman untuk dapat tumbuh secara optimal. Suhu ekstrim panas dan dingin akan menyebabkan tanaman mengalami perlambatan perkembangan vegetatif dan generatifnya dan akhirnya memicu penurunan produktivitas maupun kematian tanaman.

Beberapa penelitian tentang cekaman suhu menunjukkan bahwa tanaman menunjukkan mekanisme toleransi yang bervariasi. Cekaman suhu panas 40, 50 dan 60°C pada *Brassica oleracea* L. var. *capitata* L meningkatkan konsentrasi isotioanat dan glukosinolat serta peningkatan kapasitas ROS scavenging, peningkatan level asam askorbat dan total fenol (Yang, Guo, Wang, Wang, & Gu, 2017). Cekaman suhu panas sebesar 43°C pada *Rhazya stricta* Decne. menunjukkan terjadinya penutupan stomata dan penurunan transpirasi di siang hari. Respon tanaman juga menunjukkan adanya peningkatan mekanisme fotoproteksi (Lawson et al., 2014). Egigu et al. (2014) menemukan bahwa *Cordeauxia edulis* Hemsl. meningkatkan pembuangan isoprenoid dan total fenol daun pada cekaman panas di ruang kasa dengan suhu 32/23 (siang/malam), 37/27, 42/31 dan 27/19 °C (kontrol) dengan durasi perlakuan 7, 14 dan 15 hari. Sementara itu, cekaman suhu dingin mendorong tanaman untuk menjaga stabilitas membran sel dan kandungan sukrosa di sel pada tanaman persik pada perlakuan cekaman pada suhu 0 dan 5 °C (Wang et al., 2013). Tomat meningkatkan aktivitas enzim *nitrate reductase* (NR)

serta ekspresi gen NR relatif serta nitrat oksida, ABA dan poliamin pada cekaman suhu 4°C (Diao, Song, Shi, & Qi, 2017).

Kelapa sawit optimal di suhu 24 – 28°C dan masih bisa tumbuh di suhu < 20°C (Corley & Tinker, 2015). Frekuensi aborsi bunga yang tinggi, pertumbuhan vegetatif yang melambat serta pematangan buah yang lambat terjadi pada kelapa sawit yang ditanam di suhu rendah (Goh, 2000). Di sisi lain, Listia et al. (2016) mengemukakan bahwa pertumbuhan vegetatif kelapa sawit di dataran tinggi (suhu rendah) lebih tinggi dibandingkan tanaman di dataran rendah, meskipun produktivitas, rendemen minyak dan kandungan karoten semakin menurun seiring bertambahnya ketinggian permukaan dataran.

Li et al. (2019) menemukan bahwa cekaman suhu dingin pada kelapa sawit meningkatkan kandungan prolin dan sukrosa serta berkorelasi positif dengan ekspresi gen CBF1 dan CBF2. Akumulasi prolin pada suhu 4°C berkorelasi dengan adanya kebocoran elektrolit. Prolin juga meningkat pesat sebanyak 4 kali lipat pada bibit kelapa sawit dengan cekaman suhu dingin hanya dalam 7 hari perlakuan (Hong Xing, Cheng Xu, Hong Bo, & Xin Tao, 2011).

Selain cekaman suhu dingin, kenaikan suhu akibat perubahan iklim (bersamaan dengan kenaikan emisi karbon) juga menjadi cekaman bagi kelapa sawit. Perubahan suhu yang semakin menghangat menurunkan produksi hampir 30% dengan kenaikan suhu 2°C dan curah hujan menurun 10% (Paterson & Lima, 2018; Shanmuganathan, Narayanan, Mohamed, Ibrahim, & Khalid, 2014). Aktivitas infeksi mikoriza dan kesulitan kelapa sawit untuk menyerap nutrisi juga meningkat akibat kenaikan suhu lingkungan (Pilbeam, 2015). Dibutuhkan studi interaksi genotipe x lingkungan yang dapat mengatasi kendala akibat perubahan iklim yang semakin menghangat ini (Rival, 2017).

Cekaman-cekaman abiotik seperti kekeringan, salinitas dan suhu jelas mempengaruhi fisiologi tanaman. Karena sifat yang tidak dapat berpindah tempat, maka tanaman membangun sebuah sistem pertahanan yang rumit dan kompleks agar tetap bertahan hidup. Tanaman akan meregulasi fungsi-fungsi gennya serta terkadang mengubah mekanisme metabolismenya dengan memproduksi senyawa-senyawa pelindung. Akibatnya, metabolisme yang tadinya ditujukan untuk kebutuhan pertumbuhan dan

perkembangan dialihkan menjadi produksi senyawa yang bisa melindungi tanaman dari cekaman. Hal ini yang menyebabkan terjadinya penurunan produktivitas tanaman maupun perlambatan pertumbuhan. Seleksi untuk memperoleh material-material bahan tanaman yang dapat mengakomodasi cekaman tanpa penurunan hasil yang signifikan secara konsisten mesti dilakukan.

Hasil dari berbagai penelitian metabolomik terkait cekaman abiotik menunjukkan bahwa metabolit yang paling penting dan sering diproduksi tanaman adalah golongan *osmoprotectant*. Salah satu senyawa yang paling sering disintesis tanaman adalah prolin. Prolin bertindak multiaksi sebagai pelindung tekanan osmosis, antioksidan dan juga sumber energi yang mendorong pertumbuhan selama masa pemulihan pasca cekaman (Khanna-Chopra et al., 2019). Beberapa metabolit lain yang penting untuk dianalisis dalam uji cekaman abiotik adalah gula dan derivatnya, poliamin, glisin-betain serta golongan fenol atau isoprenoid (Diao et al., 2017; Egigu et al., 2014; Wahid & Close, 2007).

2. KAJIAN PADA KONDISI CEKAMAN BIOTIK

CEKAMAN *Fusarium* spp.

Fusarium spp. merupakan cendawan berfilamen yang menyerang hampir seluruh jenis tanaman dan dapat menjadi saprofit pada beberapa zona iklim (Stępień, Lalak-Kańczugowska, Witaszak, & Urbaniak, 2019). Serangan *Fusarium* pada tanaman ditandai dengan pertumbuhan yang terhambat, kuning layu pada daun, jaringan xilem yang kemerahan dan koloni berwarna putih, pink atau oranye di luar batang serta terjadi pembusukan batang atau akar (Okungbowa & Shittu, 2014). Pada kelapa sawit, serangan dapat berupa serangan akut, yaitu daun yang melayu dengan cepat diikuti kematian dalam waktu 2 – 3 bulan, atau serangan kronis, di mana tanaman tetap bertahan hingga tahunan dengan pertumbuhan yang kerdil (Flood, 2006).

Serangan infeksi patogen akan menstimulasi respon tanaman. Pada tanaman yang resisten, serangan segera dihalangi dengan mekanisme pertahanan yang telah dibangun, sedangkan pada tanaman toleran, mekanisme pertahanan diarahkan untuk meminimalisir efek serangan. Serangan *Fusarium* pada pisang meningkatkan produksi ROS,

sintesis peroksidase dan protein *pathogenesis-related* (PR) serta sintesis asam jasmonat (Swarupa, Ravishankar, & Rekha, 2014). Tanaman kacang arab yang resisten terhadap serangan *Fusarium* akan meningkatkan metabolisme karbon dan nitrogennya, diikuti peningkatan ROS, lignifikasi dan produksi fitoaleksin (Kumar et al., 2016). Infeksi *Fusarium* dan mikotoksin Deoxynivalenol (DON) pada gandum menghasilkan metabolit pertahanan asam ferulat dan ornithin yang terdeteksi dari kedua perlakuan, sedangkan pada infeksi *Fusarium* saja konsentrasi beberapa metabolit signifikan seperti inositol, phenilpropanoid dan poliamin (putrescin dan speramin) (Paranidharan et al., 2008). Diabate et al. (2009), menemukan bahwa infeksi inokulum *Fusarium* pada akar kelapa sawit menstimulasi senyawa fenolik lipofilik dan hidrofilik dalam jumlah yang signifikan pada genotipe yang toleran.

Secara umum, jalur sintesis metabolit yang banyak ditemukan pada tanaman akibat cekaman biotik adalah jalur sintesis etilen, asam salisilat, asam jasmonat dan asam absisat (Pusztahelyi, Holb, & Pocs, 2015). Tanaman membangun sistem resistensi terhadap serangan hama penyakit yang disebut *system acquired resistance* (SAR). Aktivasi SAR melibatkan sintesis asam salisilat diikuti beberapa metabolit sekunder kecil lainnya (Shah, Chaturvedi, Chowdhury, Venables, & Petros, 2014). Sinyal sintesis asam salisilat ini merupakan kunci utama untuk senyawa lainnya ikut disintesis. Metabolit seperti asam salisilat, asam jasmonat, senyawa fenolik, poliamin dan fitoaleksin bisa dijadikan target pengamatan pada pengujian-pengujian material toleran/resisten serangan *Fusarium*.

CEKAMAN *Ganoderma boninense*

Ganoderma boninense (selanjutnya disebut *Ganoderma*) merupakan cendawan dengan tubuh buah berbentuk seperti kipas, perenial, memiliki cangkang (*conks*) berkayu yang berlignin dan seperti kulit dengan dinding ganda serta kadang memiliki batang (Hushiarian, Yusof, & Dutse, 2013). Cendawan ini patogen terhadap tanaman berkayu dan menjadi musuh utama tanaman perkebunan kelapa sawit. Penyakit busuk pangkal atau ujung batang pada kelapa sawit merupakan penyakit yang khas akibat serangan cendawan ini. Gejala awal dari serangan hampir mirip dengan cekaman kekeringan, yaitu

ditandai dengan gagalnya daun muda membuka sehingga terlihat beberapa kumpulan daun muda yang tidak membuka tegak di tengah-tengah tajuk (Turner, 1965). Kerusakan akar yang masif akibat cendawan menyebabkan penyerapan air terbatas ditengarai penyebab utama kegagalan daun membuka (Turner, 1965).

Hasil analisis kromatografi gas menunjukkan bahwa senyawa steroid dan derivat asam lemak berlimpah pada akar kelapa sawit yang diinfeksi dengan isolat *Ganoderma* (Isha et al., 2020). Enzim-enzim antioksidan seperti β -1,3-glucanases, chitinase, peroxidase, dan phenylalanine ammonia-lyase juga ditemukan meningkat aktivitasnya selama infeksi *Ganoderma* (Sahebi et al., 2018). Nusaibah et al. (2016) mengkonfirmasi peningkatan level golongan lipid dan alkaloid tertentu pada akar bibit kelapa sawit yang resisten *Ganoderma*. Tiga senyawa metabolit yaitu gula, asam fenolik dan asam organik dianggap berpotensi sebagai marka metabolit untuk penapisan material resisten *Ganoderma* oleh Nurazah et al. (2017). Poliisoprenoid juga meningkat signifikan sebagai mekanisme pertahanan terhadap infeksi *Ganoderma* pada jaringan kelapa sawit yang diinfeksi (Afandi, Basyuni, Putri, Chalil, & Syahputra, 2018). Sahebi et al. (2015) menyoroti peran struktur dan komposisi lignin di dinding sel serta silikon (Si) sebagai bagian dari mekanisme pertahanan tanaman dari serangan *Ganoderma*.

Ganoderma merupakan patogen hemibiotrof yaitu menyerang inangnya melalui mekanisme biotrofik pada fase awal dan mengubah mekanismenya menjadi nekrotrofik di fase berikutnya (Bahari, Sakeh, Abdullah, Ramli, & Kadkhodaei, 2018). Bahari et al. (2018), menggambarkan fase serangan awal ditandai dengan pembentukan protein PR1, produksi enzim inhibitor protein cendawan, enzim peluruh dinding sel, menghentikan transportasi air dan gula serta melonggarkan dinding sel. Fase berikutnya (nekrotrofik) ditandai dengan pembentukan lilin dan suberin, aktivasi faktor transkripsi gen EgMYC2 dan EgERF113, penurunan ekspresi EgPR-1 dan induksi gen defisiensi Fe. Mekanisme pada seluruh fase terdiri atas modulasi metabolisme lemak, menekan tingkat auksin di sel, menghambat transportasi polar auksin ke akar dan menurunkan biosintesis dari JA, SA dan etilen. Mekanisme ini yang mungkin menjawab mengapa golongan lipid dan gula sering ditemukan pada analisis metabolit infeksi *Ganoderma*.

3. KAJIAN METABOLIT PADA KULTUR IN VITRO

Kultur *in vitro* merupakan teknik yang secara luas digunakan di dunia ilmu tumbuhan untuk mempelajari fisiologi, genetika, perakitan metabolit dan bioteknologi. Karena sifatnya yang aseptis dan dengan lingkungan terkontrol, teknik kultur *in vitro* bisa digunakan untuk menginvestigasi pengaruh beberapa faktor perlakuan sekaligus, termasuk interaksi antar faktornya.

Kajian metabolit pada kultur *in vitro* banyak digunakan dalam kajian metabolit sekunder spesial dan teknik elisitasi kandungannya di sel hasil kultur (Chandran, Meena, Barupal, & Sharma, 2020). Kombinasi teknik kultur *in vitro* dan *profiling* metabolit sekunder sering dipakai untuk penyelamatan tanaman-tanaman herbal yang terancam punah sekaligus mengkonfirmasi atau menguak kandungan metabolitnya yang bermanfaat bagi kesehatan (Oliveira et al., 2018). Kultur kalus dapat digunakan untuk memproduksi metabolit sekunder fitofarmaka (Ogita, 2015).

Penggunaan teknik metabolomik pada kultur *in vitro* tidak hanya terbatas pada kajian metabolit sekunder farmaka saja, namun juga sangat membantu dalam memahami kajian fisiologi dan biokimia tanaman. Kajian dalam lingkup *in vitro* memberikan keuntungan bagi peneliti karena lingkungan percobaan dapat dikontrol sedemikian rupa. Perlu diingat bahwa perubahan metabolit dapat berlangsung dengan cepat akibat pengaruh lingkungan (Aliferis & Chrysai-Tokousbalides, 2011). Kajian metabolomik pada kultur *in vitro* kelapa sawit bisa membantu dalam penapisan klon-klon unggul melalui biomarka ataupun mengatasi permasalahan pada mikropropagasi kelapa sawit. Perkembangan teknologi analisis metabolit semakin memberikan keleluasan dan sudut pandang yang lebih luas bagi pemulia kelapa sawit dalam mengembangkan arah program pemuliaan yang telah dicanangkan.

KESIMPULAN

Kajian metabolomik sangat bermanfaat bagi program pemuliaan kelapa sawit, misalnya untuk penapisan material genetik yang memiliki karakter sekunder unggul seperti tahan cekaman biotik dan abiotik maupun material dengan kandungan tinggi senyawa bermanfaat seperti vitamin dan metabolit

sekunder biofarmaka. Selain itu, kajian metabolit juga dapat dimanfaatkan untuk konstruksi biomarka yang terkait proses pembentukan somatik embrio maupun profil metabolit/fitohormon pada kultur yang normal maupun abnormal.

SARAN

Pengembangan kajian metabolomik perlu dilakukan agar manfaatnya dapat digunakan untuk akselerasi pencapaian tujuan program pemuliaan kelapa sawit.

DAFTAR PUSTAKA

- Abdelnur, P. V., Caldana, C., & Martins, M. C. M. (2014). Metabolomics applied in bioenergy. *Chemical and Biological Technologies in Agriculture*, 1(1), 22. <https://doi.org/10.1186/s40538-014-0022-0>
- Ábrahám, E., Hourton-Cabassa, C., Erdei, L., & Szabados, L. (2010). Methods for Determination of Proline in Plants. In R. Sunkar (Ed.), *Plant Stress Tolerance* (pp. 317–331). Totowa, NJ: Humana Press. https://doi.org/10.1007/978-1-60761-702-0_20
- Abu Bakar, D., Tahir, N. I., Ramli, U., Ong-Abdullah, M., & Hashim, A. T. (2019). *Metabolome characterization of three oil palm tissue culture-derived morphotypes*. Presented at the The 14th International Symposium on Biocatalysis and Agricultural Biotechnology, Kuala Lumpur. Retrieved from <http://rgdoi.net/10.13140/RG.2.2.34882.63688>
- Afandi, D., Basyuni, M., Putri, L. A. P., Chalil, D., & Syahputra, I. (2018). Expression of oil palm (*Elaeis guineensis*) polyisoprenoids in response to *Ganoderma boninense* infection. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 20(1), 68–76. <https://doi.org/10.13057/biodiv/d200109>
- Ahn, C., Park, U., & Park, P. B. (2011). Increased salt and drought tolerance by d-ononitol production in transgenic *Arabidopsis thaliana*. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 415(4), 669–674. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2011.10.134>
- Aliferis, K. A., & Chrysayi-Tokousbalides, M. (2011). Metabolomics in pesticide research and development: Review and future perspectives. *Metabolomics*, 7(1), 35–53. <https://doi.org/10.1007/s11306-010-0231-x>
- Alseekh, S., Bermudez, L., de Haro, L. A., Fernie, A. R., & Carrari, F. (2018). Crop metabolomics: From diagnostics to assisted breeding. *Metabolomics*, 14(11), 148. <https://doi.org/10.1007/s11306-018-1446-5>
- Arbona, V., Manzi, M., Ollas, C., & Gómez-Cadenas, A. (2013). Metabolomics as a Tool to Investigate Abiotic Stress Tolerance in Plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 14(3), 4885–4911. <https://doi.org/10.3390/ijms14034885>
- Aroonluk, S., Roytrakul, S., & Jantasuriyarat, C. (2019). Identification and Characterization of Phosphoproteins in Somatic Embryogenesis Acquisition during Oil Palm Tissue Culture. *Plants*, 9(1), 36. <https://doi.org/10.3390/plants9010036>
- Arteaga, S., Yabor, L., Díez, M. J., Prohens, J., Boscaiu, M., & Vicente, O. (2020). The Use of Proline in Screening for Tolerance to Drought and Salinity in Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Genotypes. *Agronomy*, 10(6), 817. <https://doi.org/10.3390/agronomy10060817>
- Austen, N., Walker, H. J., Lake, J. A., Phoenix, G. K., & Cameron, D. D. (2019). The Regulation of Plant Secondary Metabolism in Response to Abiotic Stress: Interactions Between Heat Shock and Elevated CO₂. *Frontiers in Plant Science*, 10, 1463. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01463>
- Bahari, M. N. A., Sakeh, N. M., Abdullah, S. N. A., Ramli, R. R., & Kadkhodaei, S. (2018). Transcriptome profiling at early infection of *Elaeis guineensis* by *Ganoderma boninense* provides novel insights on fungal transition from biotrophic to necrotrophic phase. *BMC Plant Biology*, 18(1), 377. <https://doi.org/10.1186/s12870-018-1594-9>
- Barderas, M. G., Laborde, C. M., Posada, M., de la Cuesta, F., Zubiri, I., Vivanco, F., & Alvarez-

- Llamas, G. (2011). Metabolomic Profiling for Identification of Novel Potential Biomarkers in Cardiovascular Diseases. *Journal of Biomedicine and Biotechnology*, 2011, 1–9. <https://doi.org/10.1155/2011/790132>
- Ben-Ari, G., & Lavi, U. (2012). Marker-assisted selection in plant breeding. In *Plant Biotechnology and Agriculture* (pp. 163–184). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-381466-1.00011-0>
- Carrera, F. P., Noceda, C., Maridueña-Zavala, M. G., García, J. A., Ruiz-Barzola, O., & Cevallos-Cevallos, J. M. (2021). Changes in the Metabolite Profile during Micropropagation of Normal and Somaclonal Variants of Banana Musa AAA cv. Williams. *Horticulturae*, 7(3), 39. <https://doi.org/10.3390/horticulturae7030039>
- Chandran, H., Meena, M., Barupal, T., & Sharma, K. (2020). Plant tissue culture as a perpetual source for production of industrially important bioactive compounds. *Biotechnology Reports*, 26, e00450. <https://doi.org/10.1016/j.btre.2020.e00450>
- Corley, R. H. V., Rao, V., Palat, T., & Praiswan, T. (2018). Breeding for Drought Tolerance in Oil Palm. *Journal of Oil Palm Research*, 30(1), 26–35. <https://doi.org/10.21894/jopr.2017.00011>
- Corley, R. H. V., & Tinker, P. B. (2015). *The Oil Palm: Fifth Edition*. Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118953297>
- Cui, F., Sui, N., Duan, G., Liu, Y., Han, Y., Liu, S., ... Li, G. (2018). Identification of Metabolites and Transcripts Involved in Salt Stress and Recovery in Peanut. *Frontiers in Plant Science*, 9, 217. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00217>
- de Souza, L. P., Borghi, M., & Fernie, A. (2020). Plant Single-Cell Metabolomics—Challenges and Perspectives. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(23), 8987. <https://doi.org/10.3390/ijms21238987>
- Delauney, A. J., & Verma, D. P. S. (1993). Proline biosynthesis and osmoregulation in plants. *The Plant Journal*, 4(2), 215–223. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3113.1993.04020215.x>
- Diabate, S., Franqueville, H., Adon, B., Coulibaly, O., & Ake, S. (2009). The role of phenolic compounds in the determination of wilt disease tolerance of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq). *African Journal of Biotechnology*, 8, 5679–5690.
- Diao, Q., Song, Y., Shi, D., & Qi, H. (2017). Interaction of Polyamines, Abscisic Acid, Nitric Oxide, and Hydrogen Peroxide under Chilling Stress in Tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) Seedlings. *Frontiers in Plant Science*, 8. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.00203>
- Dias, D. A., Urban, S., & Roessner, U. (2012). A Historical Overview of Natural Products in Drug Discovery. *Metabolites*, 2(2), 303–336. <https://doi.org/10.3390/metabo2020303>
- Djoukeng, J. D., Arbona, V., Argamasilla, R., & Gomez-Cadenas, A. (2008). Flavonoid Profiling in Leaves of Citrus Genotypes under Different Environmental Situations. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 56(23), 11087–11097. <https://doi.org/10.1021/jf802382y>
- Durand-Gasselín, T., de Franqueville, H., Breton, F., Jacquemard, J.-C., Syaputra, I., Cochard, B., & Nouy, B. (2011). *Breeding for sustainable palm oil. Breeding for Sustainability in Oil Palm*, 16. Kuala Lumpur: MPOB-ISOPB.
- Egigu, M. C., Ibrahim, M. A., Riikonen, J., Yahya, A., Holopainen, T., Julkunen-Tiitto, R., & Holopainen, J. K. (2014). Effects of Rising Temperature on Secondary Compounds of Yeheb (*Cordeauxia edulis*, Hemsley). *American Journal of Plant Sciences*, 05(05), 517–527. <https://doi.org/10.4236/ajps.2014.55066>
- Ellis, D. I., Dunn, W. B., Griffin, J. L., Allwood, J. W., & Goodacre, R. (2007). Metabolic fingerprinting as a diagnostic tool. *Pharmacogenomics*, 8(9), 1243–1266. <https://doi.org/10.2217/14622416.8.9.1243>
- Flood, J. (2006). A Review of Fusarium Wilt of Oil Palm Caused by *Fusarium oxysporum* f. Sp. *Elaeidis*. *Phytopathology*, 96(6), 660–662. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-96-0660>

- Gieger, C., Geistlinger, L., Altmaier, E., Hrabé de Angelis, M., Kronenberg, F., Meitinger, T., ... Suhre, K. (2008). Genetics Meets Metabolomics: A Genome-Wide Association Study of Metabolite Profiles in Human Serum. *PLoS Genetics*, 4(11), e1000282. <https://doi.org/10.1371/journal.pgen.1000282>
- He, C., Yang, A., Zhang, W., Gao, Q., & Zhang, J. (2010). Improved salt tolerance of transgenic wheat by introducing betA gene for glycine betaine synthesis. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 101(1), 65–78. <https://doi.org/10.1007/s11240-009-9665-0>
- Hong Xing, C., Cheng Xu, S., Hong Bo, S., & Xin Tao, L. (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. <https://doi.org/10.5897/AJB10.1272>
- Hossain, M. S., Persicke, M., ElSayed, A. I., Kalinowski, J., & Dietz, K.-J. (2017). Metabolite profiling at the cellular and subcellular level reveals metabolites associated with salinity tolerance in sugar beet. *Journal of Experimental Botany*, 68(21–22), 5961–5976. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx388>
- Hushiarian, R., Yusof, N., & Dutse, S. (2013). Detection and control of *Ganoderma boninense*: Strategies and perspectives. *Springer Plus*, 2(1), 555. <https://doi.org/10.1186/2193-1801-2-555>
- Isha, A., Akanbi, F. S., Yusof, N. A., Osman, R., Mui-Yun, W., & Abdullah, S. N. A. (2019). An NMR Metabolomics Approach and Detection of *Ganoderma boninense* -Infected Oil Palm Leaves Using MWCNT-Based Electrochemical Sensor. *Journal of Nanomaterials*, 2019, 1–12. <https://doi.org/10.1155/2019/4729706>
- Isha, A., Yusof, N. A., Shaari, K., Osman, R., Abdullah, S. N. A., & Wong, M.-Y. (2020). Metabolites identification of oil palm roots infected with *Ganoderma boninense* using GC–MS-based metabolomics. *Arabian Journal of Chemistry*, 13(7), 6191–6200. <https://doi.org/10.1016/j.arabjc.2020.05.026>
- Kaya, C., sonmez, O., Aydemir, S., Ashraf, M., & Dikilitas, M. (2013). Exogenous application of mannitol and thiourea regulates plant growth and oxidative stress responses in salt-stressed maize (*Zea mays* L.). *Journal of Plant Interactions*, 8(3), 234–241. <https://doi.org/10.1080/17429145.2012.725480>
- Khanna-Chopra, R., Kumar Semwal, V., Lakra, N., & Pareek, A. (2019). Proline – A Key Regulator Conferring Plant Tolerance to Salinity and Drought. In M. Hasanuzzaman, M. Fujita, H. Oku, & M. T. Islam (Eds.), *Plant Tolerance to Environmental Stress* (1st ed., pp. 59–80; By M. Hasanuzzaman, M. Fujita, H. Oku, & M. T. Islam) . CRC Press . <https://doi.org/10.1201/9780203705315-5>
- Kim, H. K., & Verpoorte, R. (2010). Sample preparation for plant metabolomics: Sample Preparation for Plant Metabolomics. *Phytochemical Analysis*, 21(1), 4–13. <https://doi.org/10.1002/pca.1188>
- Knight, H., & Knight, M. R. (2001). Abiotic stress signalling pathways: Specificity and cross-talk. *Trends in Plant Science*, 6(6), 262–267. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(01\)01946-X](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(01)01946-X)
- Kruger, N. J., Troncoso-Ponce, M. A., & Ratcliffe, R. G. (2008). ¹H NMR metabolite fingerprinting and metabolomic analysis of perchloric acid extracts from plant tissues. *Nature Protocols*, 3(6), 1001–1012. <https://doi.org/10.1038/nprot.2008.64>
- Kumar, Y., Zhang, L., Panigrahi, P., Dholakia, B. B., Dewangan, V., Chavan, S. G., ... Gupta, V. S. (2016). *Fusarium oxysporum* mediates systems metabolic reprogramming of chickpea roots as revealed by a combination of proteomics and metabolomics. *Plant Biotechnology Journal*, 14(7), 1589–1603. <https://doi.org/10.1111/pbi.12522>
- Lawson, T., Davey, P. A., Yates, S. A., Bechtold, U., Baeshen, M., Baeshen, N., ... Mullineaux, P. M. (2014). C₃ photosynthesis in the desert plant *Rhazya stricta* is fully functional at high temperatures and light intensities. *New Phytologist*, 201(3), 862–873. <https://doi.org/10.1111/nph.12559>

- Li, J., Yang, Y., Iqbal, A., Qadri, R., Shi, P., Wang, Y., ... Wu, G. (2019). Correlation analysis of cold-related gene expression with physiological and biochemical indicators under cold stress in oil palm. *PLOS ONE*, *14*(11), e0225768. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0225768>
- Listia, E., Indradewa, D., & Putra, E. T. S. (2016). Pertumbuhan, Produktivitas, dan Rendemen Minyak Kelapa Sawit di Dataran Tinggi. *Ilmu Pertanian (Agricultural Science)*, *18*(2), 77. <https://doi.org/10.22146/ipas.9087>
- Liu, J.-H. (2006). Polyamine biosynthesis of apple callus under salt stress: Importance of the arginine decarboxylase pathway in stress response. *Journal of Experimental Botany*, *57*(11), 2589–2599. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl018>
- Liu, L., Wang, B., Liu, D., Zou, C., Wu, P., Wang, Z., ... Li, C. (2020). Transcriptomic and metabolomic analyses reveal mechanisms of adaptation to salinity in which carbon and nitrogen metabolism is altered in sugar beet roots. *BMC Plant Biology*, *20*(1), 138. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02349-9>
- Mashilo, J., Odindo, A. O., Shimelis, H. A., Musenge, P., Tesfay, S. Z., & Magwaza, L. S. (2017). Drought tolerance of selected bottle gourd [*Lagenaria siceraria* (Molina) Standl.] landraces assessed by leaf gas exchange and photosynthetic efficiency. *Plant Physiology and Biochemistry*, *120*, 75–87. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2017.09.022>
- Meraj, T. A., Fu, J., Raza, M. A., Zhu, C., Shen, Q., Xu, D., & Wang, Q. (2020). Transcriptional Factors Regulate Plant Stress Responses Through Mediating Secondary Metabolism. *Genes*, *11*(4), 346. <https://doi.org/10.3390/genes11040346>
- Munns, R., & Termaat, A. (1986). Whole-Plant Responses to Salinity. *Functional Plant Biology*, *13*(1), 143. <https://doi.org/10.1071/PP9860143>
- Munns, Rana, & Tester, M. (2008). Mechanisms of Salinity Tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, *59*(1), 651–681. <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092911>
- Nagana Gowda, G. A., & Raftery, D. (2015). Can NMR solve some significant challenges in metabolomics? *Journal of Magnetic Resonance*, *260*, 144–160. <https://doi.org/10.1016/j.jmr.2015.07.014>
- Niinemets, Ü. (2015). Uncovering the hidden facets of drought stress: Secondary metabolites make the difference. *Tree Physiology*, tpv128. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpv128>
- Nounjan, N., Nghia, P. T., & Theerakulpisut, P. (2012). Exogenous proline and trehalose promote recovery of rice seedlings from salt-stress and differentially modulate antioxidant enzymes and expression of related genes. *Journal of Plant Physiology*, *169*(6), 596–604. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2012.01.004>
- Nurazah, Z., Idris, A. S., Kushairi, A., Din, A. M., Abrizah, O., & Ramli, U. S. (2017). Metabolomics unravel differences between Cameroon dura and Deli dura oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) genetic backgrounds against basal stem rot. *Journal of Oil Palm Research*, *29*(2), 227–241. <https://doi.org/10.21894/jopr.2017.2902.07>
- Nusaibah, S. A., Siti Nor Akmar, A., Idris, A. S., Sariah, M., & Mohamad Pauzi, Z. (2016). Involvement of metabolites in early defense mechanism of oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) against Ganoderma disease. *Plant Physiology and Biochemistry*, *109*, 156–165. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2016.09.014>
- Ogita, S. (2015). Plant Cell, Tissue and Organ Culture: The Most Flexible Foundations for Plant Metabolic Engineering Applications. *Natural Product Communications*, *10*(5), 1934578X1501000. <https://doi.org/10.1177/1934578X1501000527>
- Okungbowa, F., & Shittu, H. (2014). *Fusarium Wilts: An Overview*.
- Oliveira, J. P. S., Hakimi, O., Murgu, M., Koblitz, M. G. B., Ferreira, M. S. L., Cameron, L. C., & Macedo, A. F. (2018). Tissue culture and metabolome investigation of a wild endangered medicinal plant using high definition mass spectrometry. *Plant Cell, Tissue and Organ*

- Culture (PCTOC)*, 134(1), 153–162. <https://doi.org/10.1007/s11240-018-1408-7>
- Ooi, S.-E., Novák, O., Doležal, K., Ishak, Z., & Ong-Abdullah, M. (2013). Cytokinin Differences in In Vitro Cultures and Inflorescences from Normal and Mantled Oil Palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Journal of Plant Growth Regulation*, 32(4), 865–874. <https://doi.org/10.1007/s00344-013-9352-6>
- Paranidharan, V., Abu-Nada, Y., Hamzehzarghani, H., Kushalappa, A. C., Mamer, O., Dion, Y., ... Choiniere, L. (2008). Resistance-related metabolites in wheat against *Fusarium graminearum* and the virulence factor deoxynivalenol (DON). *Botany*, 86(10), 1168–1179. <https://doi.org/10.1139/B08-052>
- Pascual, P. R., Mosaleeyanon, K., Romyanon, K., & Kirdmanee, C. (2012). Response of in vitro Cultured Palm Oil Seedling Under Saline Condition to Elevated Carbon Dioxide and Photosynthetic Photon Flux Density. *Annals of Tropical Research*, 52–64. <https://doi.org/10.32945/atr3413.2012>
- Paterson, R. R. M., & Lima, N. (2018). Climate change affecting oil palm agronomy, and oil palm cultivation increasing climate change, require amelioration. *Ecology and Evolution*, 8(1), 452–461. <https://doi.org/10.1002/ece3.3610>
- Peñuelas, J., & Estiarte, M. (1998). Can elevated CO₂ affect secondary metabolism and ecosystem function? *Trends in Ecology & Evolution*, 13(1), 20–24. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(97\)01235-4](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(97)01235-4)
- Pilbeam, D. J. (2015). Breeding crops for improved mineral nutrition under climate change conditions: Fig. 1. *Journal of Experimental Botany*, 66(12), 3511–3521. <https://doi.org/10.1093/jxb/eru539>
- Pusztahelyi, T., Holb, I. J., & Pocs, I. (2015). Secondary metabolites in fungus-plant interactions. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00573>
- Putri, S. P., & Fukusaki, E. (Eds.). (2016). *Mass Spectrometry-Based Metabolomics: A Practical Guide* (0 ed.). CRC Press. <https://doi.org/10.1201/b17793>
- Razzaq, A., Sadia, B., Raza, A., Hameed, M. K., & Saleem, F. (2019). Metabolomics: A Way Forward for Crop Improvement. *Metabolites*, 9(12), 303. <https://doi.org/10.3390/metabo9120303>
- Rival, A. (2017). Breeding the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) for climate change. OCL, 24(1), D107. <https://doi.org/10.1051/ocl/2017001>
- Rodrigues-Neto, J. C., Correia, M. V., Souto, A. L., Ribeiro, J. A. de A., Vieira, L. R., Souza, M. T., ... Abdelnur, P. V. (2018). Metabolic fingerprinting analysis of oil palm reveals a set of differentially expressed metabolites in fatal yellowing symptomatic and non-symptomatic plants. *Metabolomics*, 14(10), 142. <https://doi.org/10.1007/s11306-018-1436-7>
- Roessner, U., & Bowne, J. (2009). What is metabolomics all about? *BioTechniques*, 46(5), 363–365. <https://doi.org/10.2144/000113133>
- Sahebi, M., Hanafi, M. M., Mohidin, H., Rafii, M. Y., Azizi, P., Idris, A. S., ... Moradpoor, M. (2018). Antioxidant Enzyme Activities and Secondary Metabolite Profiling of Oil Palm Seedlings Treated with Combination of NPK Fertilizers Infected with *Ganoderma boninense*. *BioMed Research International*, 2018, 1–18. <https://doi.org/10.1155/2018/1494157>
- Sahebi, M., Hanafi, M. M., Wong, M.-Y., Idris, A. S., Azizi, P., Jahromi, M. F., ... Mohidin, H. (2015). Towards immunity of oil palm against *Ganoderma* fungus infection. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(10), 195. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1939-z>
- Shah, J., Chaturvedi, R., Chowdhury, Z., Venables, B., & Petros, R. A. (2014). Signaling by small metabolites in systemic acquired resistance. *The Plant Journal*, 79(4), 645–658. <https://doi.org/10.1111/tpj.12464>
- Shanmuganathan, S., Narayanan, A., Mohamed, M., Ibrahim, R., & Khalid, H. (2014). A Hybrid Approach to Modelling the Climate Change Effects on Malaysia's Oil Palm Yield at the Regional Scale. In T. Herawan, R. Ghazali, & M. M. Deris (Eds.), *Recent Advances on Soft Computing and Data Mining* (pp. 335–345).

- Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-07692-8_32
- Sharma, V., Gupta, P., Priscilla, K., SharanKumar, S., Hangargi, B., Veershetty, A., ... Kumar, R. (2021). Metabolomics Intervention Towards Better Understanding of Plant Traits. *Cells*, 10(2), 346. <https://doi.org/10.3390/cells10020346>
- Sheveleva, E. V., Marquez, S., Chmara, W., Zegeer, A., Jensen, R. G., & Bohnert, H. J. (1998). Sorbitol-6-Phosphate Dehydrogenase Expression in Transgenic Tobacco: High Amounts of Sorbitol Lead to Necrotic Lesions. *Plant Physiology*, 117(3), 831–839. <https://doi.org/10.1104/pp.117.3.831>
- Spoel, S. H. (2018). Orchestrating the proteome with post-translational modifications. *Journal of Experimental Botany*, 69(19), 4499–4503. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery295>
- Stępień, Ł., Lalak-Kańczugowska, J., Witaszak, N., & Urbaniak, M. (2019). Fusarium Secondary Metabolism Biosynthetic Pathways: So Close but So Far Away. In J.-M. Mérillon & K. G. Ramawat (Eds.), *Bioactive Molecules in Food* (pp. 1–37). Cham: Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-76887-8_28-1
- Swarupa, V., Ravishankar, K. V., & Rekha, A. (2014). Plant defense response against Fusarium oxysporum and strategies to develop tolerant genotypes in banana. *Planta*, 239(4), 735–751. <https://doi.org/10.1007/s00425-013-2024-8>
- Teh, H. F., Neoh, B. K., Hong, M. P. L., Low, J. Y. S., Ng, T. L. M., Ithnin, N., ... Appleton, D. R. (2013). Differential Metabolite Profiles during Fruit Development in High-Yielding Oil Palm Mesocarp. *PLoS ONE*, 8(4), e61344. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061344>
- Termizi, Z. H., Sidik, N. J., Hashim, T. A., & Ahmat, N. (2014). The effects of different concentrations of NAA on oil palm (*Elaeis guineensis*) embryoid cultures and phytosterols production. *Australian Journal of Crop Science*, 8, 840–847.
- Tharwat, A. (2016). Principal component analysis—A tutorial. *International Journal of Applied Pattern Recognition*, 3(3), 197. <https://doi.org/10.1504/IJAPR.2016.10000630>
- Turhadi, ., Minarsih, H., Riyadi, I., Priyono, ., & Budiani, A. (2020). Physiological responses and P5CS gene expression of transgenic oil palm plantlet induced by drought stress. *E-Journal Menara Perkebunan*, 88(2). <https://doi.org/10.22302/iribb.jur.mp.v88i2.386>
- Turner, P. D. (1965). The incidence of Ganoderma disease of oil palms in Malaya and its relation to previous crop. *Annals of Applied Biology*, 55(3), 417–423. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1965.tb07954.x>
- Uddin, M. N., Hossain, M. A., & Burritt, D. J. (2016). Salinity and drought stress: Similarities and differences in oxidative responses and cellular redox regulation. In P. Ahmad (Ed.), *Water Stress and Crop Plants* (pp. 86–101). Chichester, UK: John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781119054450.ch7>
- Urano, K., Maruyama, K., Ogata, Y., Morishita, Y., Takeda, M., Sakurai, N., ... Shinozaki, K. (2009). Characterization of the ABA-regulated global responses to dehydration in Arabidopsis by metabolomics. *The Plant Journal*, 57(6), 1065–1078. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2008.03748.x>
- Van Emon, J. M. (2016). The Omics Revolution in Agricultural Research. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 64(1), 36–44. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.5b04515>
- Vargas, L. H. G., Neto, J. C. R., de Aquino Ribeiro, J. A., Ricci-Silva, M. E., Souza, M. T., Rodrigues, C. M., ... Abdelnur, P. V. (2016). Metabolomics analysis of oil palm (*Elaeis guineensis*) leaf: Evaluation of sample preparation steps using UHPLC–MS/MS. *Metabolomics*, 12(10), 153. <https://doi.org/10.1007/s11306-016-1100-z>
- Wahid, A., & Close, T. J. (2007). Expression of dehydrins under heat stress and their relationship with water relations of sugarcane leaves. *Biologia Plantarum*, 51(1), 104–109. <https://doi.org/10.1007/s10535-007-0021-0>
- Wallender, W. W., & Tanji, K. K. (Eds.). (2011). *Agricultural Salinity Assessment and Management* (Second Edition). Reston, VA:

- American Society of Civil Engineers.
<https://doi.org/10.1061/9780784411698>
- Wang, K., Shao, X., Gong, Y., Zhu, Y., Wang, H., Zhang, X., ... Lu, H. (2013). The metabolism of soluble carbohydrates related to chilling injury in peach fruit exposed to cold stress. *Postharvest Biology and Technology*, 86, 53–61.
<https://doi.org/10.1016/j.postharvbio.2013.06.020>
- Wulandari, I., Kusuma, I. W., & Kuspradini, H. (2018). Antioxidant and antibacterial activity of *Litsea garciae*. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 144, 012024.
<https://doi.org/10.1088/1755-1315/144/1/012024>
- Yang, R., Guo, L., Wang, J., Wang, Z., & Gu, Z. (2017). Heat shock enhances isothiocyanate formation and antioxidant capacity of cabbage sprouts: Heat shock improve the function of cabbage sprouts. *Journal of Food Processing and Preservation*, 41(4), e13034.
<https://doi.org/10.1111/jfpp.13034>
- You, J., Zhang, Y., Liu, A., Li, D., Wang, X., Dossa, K., ... Zhang, X. (2019). Transcriptomic and metabolomic profiling of drought-tolerant and susceptible sesame genotypes in response to drought stress. *BMC Plant Biology*, 19(1), 267.
<https://doi.org/10.1186/s12870-019-1880-1>
- Zhang, Y., Li, D., Zhou, R., Wang, X., Dossa, K., Wang, L., ... You, J. (2019). Transcriptome and metabolome analyses of two contrasting sesame genotypes reveal the crucial biological pathways involved in rapid adaptive response to salt stress. *BMC Plant Biology*, 19(1), 66.
<https://doi.org/10.1186/s12870-019-1665-6>

