

POLA RESPON LAJU FOTOSINTESIS KELAPA SAWIT TERHADAP PERUBAHAN MIKROKLIMAT

Iman Yani Harahap

ABSTRAK

Kajian mengenai aspek fotosintesis merupakan landasan di dalam pemodelan tanaman, karena fotosintesis merupakan sumber penghasil energi dan biomasa bagi pertumbuhan tanaman. Tulisan ini bertujuan untuk membahas pola respon atau tanggapan laju fotosintesis kelapa sawit dan pengaruh perubahan lingkungan mikroklimat pertanaman kelapa sawit terhadap aktivitas fotosintesis tersebut. Penelitian dilakukan di plot pengujian tanaman klon Pusat Penelitian Kelapa Sawit No. BJ 26 S, kebun Bah Jambi, PTPN IV, Kabupaten Simalungun, Sumatera Utara, pada tanaman menghasilkan asal klon MK 60, tahun tanam 1990. Alat yang digunakan dalam penelitian ini adalah seperangkat penganalisis gas infra merah tipe PORTABLE ADC-LCA4 untuk mengukur laju fotosintesis dan seperangkat porometer Automatic Null-Balance Steady State System tipe Licor-1600 untuk mengukur laju transpirasi dan konduktans stomata permukaan daun. Dari pengukuran laju fotosintesis daun tunggal kelapa sawit harian diperoleh nilai parameter potensial efisiensi fotosintesis (α) 0,010 - 0,013 $\text{mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ dan laju fotosintesis pada cahaya jenuh (P_{maks}) 0,82 - 1,09 $\text{mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$. Parameter fotosintesis harian tersebut memiliki selang estimasi yang lebar, karena sangat peka terhadap perubahan unsur-unsur iklim mikro di lingkungan tanaman. Unsur-unsur iklim mikro yang mempengaruhi laju fotosintesis adalah suhu dan kelembaban udara, yang bersama-sama menentukan perubahan defisit tekanan uap. Peningkatan defisit tekanan uap menyebabkan penurunan konduktans stomata, laju fotosintesis, laju transpirasi, dan efisiensi penggunaan air oleh tanaman.

Kata kunci: kelapa sawit, pola respon fotosintesis, parameter fotosintesis, iklim mikro

PENDAHULUAN

Kajian mengenai fotosintesis merupakan landasan di dalam pemodelan tanaman, karena fotosintesis merupakan sumber penghasil energi dan biomasa bagi pertumbuhan tanaman. Parameter fotosintesis yang sering diperhatikan adalah efisiensi fotosintesis dan laju fotosintesis pada cahaya jenuh. Efisiensi fotosintesis (α) merupakan nisbah penambahan fluks CO_2 yang masuk ke stomata daun terhadap peningkatan intensitas radiasi surya yang diterima permukaan daun yang diukur pada skala daun tunggal (6). Sedang laju fotosintesis pada cahaya jenuh (P_{maks}) merupakan laju fotosintesis maksimum atau tertinggi yang dapat dicapai, sehingga

peningkatan intensitas radiasi surya tidak dapat meningkatkan laju fotosintesis. Laju fotosintesis daun tunggal tersebut (P_l , $\text{g CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$) dimodelkan sebagai (6).

$$P_l = (\alpha I P_{\text{maks}}) / (\alpha I + P_{\text{maks}}) \quad (1)$$

α : Efisiensi fotosintesis ($\text{g CO}_2 \text{ J}^{-1}$),

I : Intensitas cahaya ($\text{J m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$),

P_{maks} : Laju fotosintesis pada fluks cahaya jenuh ($\text{kg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$).

Faktor-faktor abiotik seperti cahaya, suhu, konsentrasi CO_2 , defisit tekanan uap dan keadaan hara merupakan faktor utama yang mempengaruhi laju fotosintesis dan juga pertumbuhan dan produktivitas. Semua kondisi lingkungan yang mengurangi laju fotosintesis (cahaya rendah, suhu ren-

dah dan hara miskin) akan menurunkan perolehan karbon fotosintesis. Hasil pengukuran laju fotosintesis pada cahaya jenuh selama ini menunjukkan variasi yang besar. Variasi tersebut disebabkan oleh berbagai faktor seperti umur tanaman, posisi daun, dan faktor lingkungan (4). Penelitian pengaruh faktor lingkungan terhadap fotosintesis tanaman kelapa sawit dewasa ini lebih banyak menyoroti aspek iklim dan neraca air, hal ini dikarenakan iklim dan penyediaan air merupakan faktor yang sulit dikendalikan dibanding faktor hara, bahan tanaman maupun teknik budi daya lainnya. Penelitian aspek cuaca dan air menekankan pada mekanisme fungsi stomata di dalam mengendalikan pertukaran gas pada proses fotosintesis. Pada beberapa kasus, laju fotosintesis (resolusi waktu di bawah 1 hari) berkorelasi rendah atau negatif terhadap laju pertumbuhan dan korelasi positif didapatkan antara kapasitas fotosintesis pada skala tajuk dan laju pertumbuhan atau produktivitas tanaman kelapa sawit (2).

Tulisan ini bertujuan untuk membahas pola respon atau tanggapan laju fotosintesis kelapa sawit terhadap perubahan lingkungan mikroklimat pertanaman kelapa sawit.

BAHAN DAN METODE

Penelitian dilakukan pada plot program pengujian tanaman klon Pusat Penelitian Kelapa Sawit No. BJ 26 S di kebun Bah Jambi, PT. Perkebunan Nusantara (PTPN) IV, Kabupaten Simalungun, Sumatera Utara (2° LU, 99° BT, 369 m dpl). Lokasi penelitian memiliki tipe iklim Af (klasifikasi Koppen), dengan jenis tanah termasuk dalam ordo Ultisol. Bahan tanaman yang digunakan adalah tanaman yang sudah menghasilkan asal klon MK 60, ta-

hun tanam 1990 (umur 6 - 7 tahun), yang ditanam dengan jumlah populasi 130 pohon ha⁻¹.

Bahan dan alat penelitian yang digunakan dalam penelitian ini adalah seperangkat penganalisis gas infra merah tipe PORTABLE ADC-LCA4 untuk mengukur laju fotosintesis dan seperangkat porometer *Automatic Null-Balance Steady State System* tipe Licor-1600 untuk mengukur laju transpirasi dan konduktans stomata permukaan daun.

Pengamatan laju fotosintesis, transpirasi, dan konduktans stomata daun tunggal dilakukan pada pelepah 9, 17, dan 25 setiap 2 minggu sekali mulai pukul 7.00 sampai pukul 14.00. Bersamaan dengan pengukuran tersebut juga diamati aspek mikroklimat yang tercatat pada alat PORTABLE ADC-LCA4. Unsur mikroklimat tersebut meliputi suhu udara (°C), kelembaban udara (%), dan intensitas radiasi surya (J m⁻²). Penetapan waktu pengukuran tersebut bertujuan untuk mendapatkan kondisi mikroklimat yang beragam, yaitu mulai intensitas radiasi surya yang rendah, suhu udara rendah, dan kelembaban yang tinggi pada pagi hari hingga intensitas radiasi surya yang relatif tinggi, suhu udara relatif tinggi, dan kelembaban udara relatif rendah pada siang hari. Sehingga dari hasil pengukuran tersebut diperoleh pola tanggapan (respon) laju fotosintesis terhadap perubahan kondisi mikroklimat lingkungan tanaman. Untuk mengetahui pola respon fotosintesis terhadap perubahan unsur suhu udara dan kelembaban, maka digunakan satuan defisit tekanan uap (*vapor pressure deficit*, VPD), yang dihitung dari kondisi suhu udara dan kelembaban udara. Penggunaan nilai VPD lebih lazim digunakan untuk menggambarkan derajat pengering atmosfer (4). Pengukuran dan perhitungan laju fotosintesis,

transpirasi, dan stomata konduktans pada daun tunggal tersebut didasarkan metode Caemmerer dan Farquhar (1).

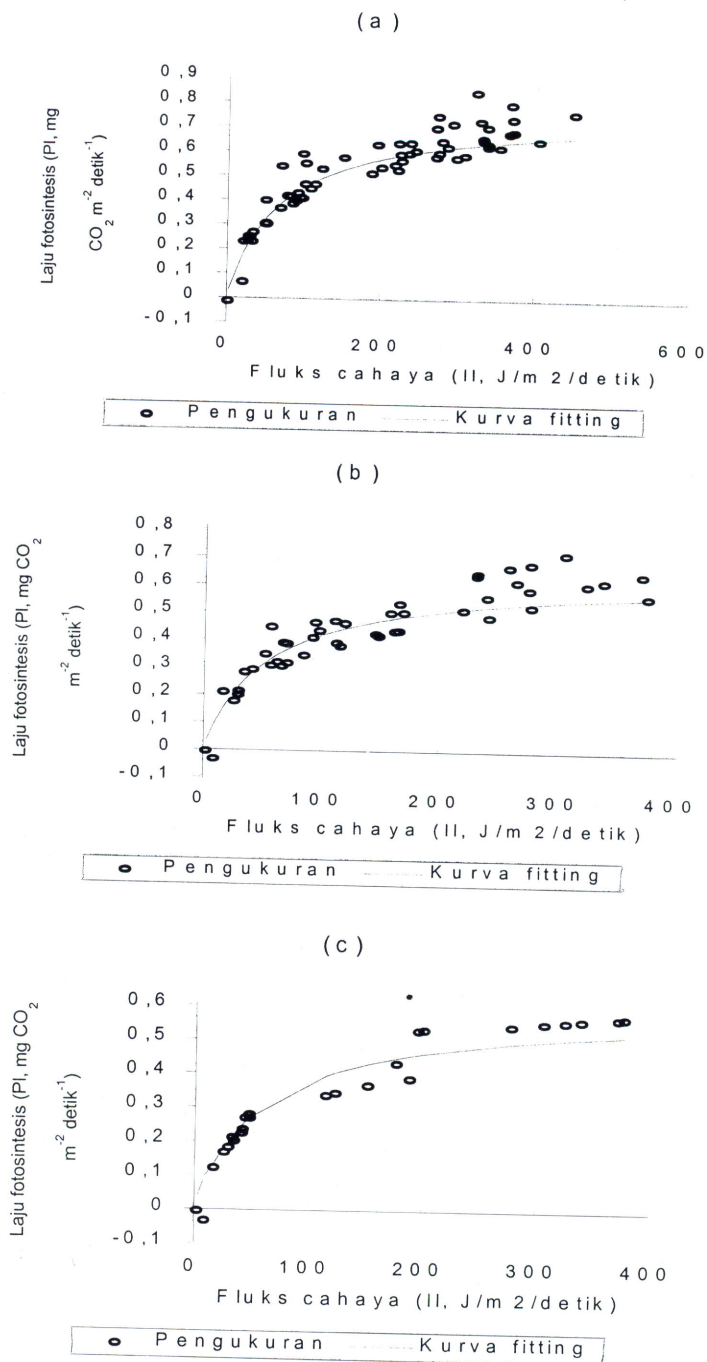
HASIL DAN PEMBAHASAN

Pola tanggapan laju fotosintesis

Pola tanggapan laju fotosintesis kelapa sawit klon MK 60 terhadap fluks spektrum radiasi cahaya aktif fotosintesis (*photosynthetic active radiation*, PAR) disajikan pada Gambar 1. Dari Gambar 1, terlihat bahwa laju fotosintesis tanaman kelapa sawit meningkat cepat dengan peningkatan fluks cahaya sampai pada $240 \text{ J m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$. Di atas fluks cahaya $240 \text{ J m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$, Laju fotosintesis memperlihatkan laju fotosintesis yang cenderung konstan. Tanggapan laju fotosintesis terhadap peningkatan fluks cahaya matahari tersebut memiliki pola yang sama pada berbagai kedudukan pelepah daun (Gambar 1a, 1b, dan 1c). Menurut Gerritsma, Goudriaan, dan Bink (7) dan Van Kraalingen, Breure, dan Spitters (10), laju fotosintesis di atas $240 \text{ J m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$ merupakan laju fotosintesis cahaya jenuh (P_{maks}) sedang rasio laju fotosintesis terhadap penambahan fluks cahaya pada fluks cahaya rendah (di bawah $30 \text{ J m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$) merupakan nilai efisiensi fotosintesis (α). P_{maks} dan α adalah parameter fotosintesis yang menentukan pola tanggapan tanaman dalam aktivitas fotosintesis terhadap fluks cahaya, yang digambarkan oleh France dan Thornley (6) pada persamaan (1).

Penurunan parameter fotosintesis kelapa sawit dilakukan dengan menggunakan teknik analisis regresi (kurva fitting) terhadap persamaan (1). Teknik analisis regresi tersebut mendapatkan nilai parameter α berkisar $0,011 - 0,012 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ dan P_{maks} berkisar $0,60 - 0,77 \text{ mg CO}_2$

$\text{m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$ dengan nilai rerata α dan P_{maks} masing-masing adalah $0,011 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ dan $0,72 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$ (Tabel 1). Variasi nilai parameter tersebut disebabkan perbedaan umur pelepah, yang terindikasi dari hasil uji homogenitas parameter fotosintesis pada pelepah ke-9, 17, dan 25, sehingga dapat dikemukakan bahwa semakin tua umur pelepah akan menurunkan kemampuan aktivitas fotosintesis. Perbedaan aktivitas fotosintesis tersebut bukan disebabkan perbedaan efisiensi fotosintesis (nilai selang estimasi di antara kedudukan pelepah bertumpang/overlapping) tetapi disebabkan perbedaan tanggapan (respons) terhadap cahaya jenuh (nilai selang estimasinya tidak bertumpang/overlapping) terutama pelepah ke-9 terhadap pelepah ke-1 dan ke-25. Nilai parameter fotosintesis tersebut diturunkan dari hasil pengukuran rerata laju fotosintesis pada berbagai fluks radiasi surya, sedang nilai tertinggi hasil pengukuran laju fotosintesis pada berbagai fluks radiasi surya digunakan untuk menduga nilai potensi parameter fotosintesis, yang berturut-turut nilai parameter potensi α dan P_{maks} adalah $0,13 \text{ mg CO}_2 \text{ J}^{-1}$ dan $1,09 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$ (Tabel 1). Kurva tanggapan laju fotosintesis potensial terhadap fluks cahaya lebih tinggi dibanding kurva tanggapan aktualnya dan merupakan gambaran laju fotosintesis maksimum yang dapat dicapai tanaman pada suatu lingkungan yang diasumsikan tidak memiliki faktor pembatas. Sehingga nilai parameter potensial tersebut dapat digunakan sebagai dasar prediksi terjadinya variasi parameter fotosintesis sebagai akibat pengaruh dari berbagai faktor lingkungan (6, 8). Umumnya hasil pengukuran tersebut relatif tidak berbeda dengan hasil yang dilaporkan beberapa peneliti yang menggunakan alat pengukur dengan metode gas infra merah dan penanda radioisotop $^{14}\text{CO}_2$, tetapi jauh



Gambar 1. Tanggapan laju fotosintesis terhadap fluks cahaya spektrum radiasi fotosintesis aktif pada kedudukan pelepah daun ke-9 (a), daun ke-17 (b), dan daun ke-25 (c).

Tabel 1. Parameter fotosintesis daun tunggal kelapa sawit klon MK 60

Kedudukan daun	Efisiensi fotosintesis (α , mg CO ₂ J ⁻¹)			Fotosintesis cahaya jenuh (P _{maks} , mg CO ₂ m ⁻² detik ⁻¹)		
	Estimasi	Selang kepercayaan 95 %		Estimasi	Selang kepercayaan 95 %	
		Bawah	Atas		Bawah	Atas
Pelepah 9	0,011	0,010	0,012	0,77	0,73	0,82
Pelepah 17	0,011	0,010	0,014	0,64	0,58	0,72
Pelepah 25	0,010	0,008	0,012	0,60	0,54	0,67
Rerata	0,011	0,010	0,012	0,72	0,67	0,78
Potensial	0,011	0,010	0,013	0,94	0,82	1,09

keterangan : Bawah = Estimasi - ($t_{\text{tabel}} (n - 2) ; (0,975)$). Std. error (Estimasi)

Atas = Estimasi + ($t_{\text{tabel}} (n - 2) ; (0,975)$). Std. error (Estimasi)

Tabel 2. Nilai estimasi parameter fotosintesis tanaman kelapa sawit dan tanaman C3 umumnya dari berbagai hasil penelitian.

No	Efisiensi fotosintesis (α , mg CO ₂ J ⁻¹)	Fotosintesis cahaya jenuh (P _{maks} , mg CO ₂ m ⁻² detik ⁻¹)	Metode	Peneliti
<u>A. Tanaman kelapa sawit</u>				
1.	-	0,28	analisis biokimia	Bolle-Jones (1968)
2	-	0,42	analisis biokimia	Odetola (1969)
3	0,0041	0,45	analisis biokimia	Corley (1976)
4	-	0,88	radioisotop ¹⁴ CO ₂	Corley (1983)
5	0,0048 - 0,0119	0,62 - 0,74	gas infra merah	Gerritsma (1988)
6	0,0087 - 0,0143	0,92 - 1,13	gas infra merah	Dufrene (1989)
7	0,0100 - 0,0110	0,97 - 1,59	gas infra merah	Lammade dan Setiyo (1996)
<u>B. Tanaman C3 umumnya</u>				
8	0,0100	0,80	gas infra merah	Ehleringer dan Pearcy (1983)

berbeda dengan hasil pengukuran menggunakan metode analisis biokimia (Tabel 2). Pengukuran dilakukan berdasarkan metode biokimia tersebut menghasilkan nilai yang rendah, hal tersebut disebabkan pengukuran yang dilakukan di laboratorium tidak representatif untuk kondisi cahaya jenuh yang alami dan tidak diperimbangkannya translokasi gula secara

simultan baik ke dalam maupun keluar jaringan daun menyebabkan menurunnya presisi pengukuran (3). Berdasar hasil pengukuran yang dilaporkan oleh Ehleringer dan Pearcy (5), maka terlihat hasil pengukuran tanaman kelapa sawit masih dalam kisaran parameter laju fotosintesis pada berbagai tanaman C-3 umumnya.

Laju fotosintesis harian

Hasil pengamatan laju fotosintesis harian menunjukkan bahwa nilai parameter α dan P_{maks} tidak menunjukkan variasi yang pasti pada hari pengamatan yang berbeda (Tabel 3). Ketidak-pastian adanya variasi parameter laju fotosintesis harian disebabkan lebarnya selang nilai estimasi parameter fotosintesis, terutama nilai P_{maks} . Hal tersebut disebabkan pengamatan sesaat dengan resolusi dalam satuan waktu detik sehingga sangat peka terhadap perubahan unsur-unsur iklim mikro di lingkungan tumbuh tanaman. Tidak seperti parameter α , yang nilai estimasinya menunjukkan tidak ada variasi harian, maka nilai estimasi P_{maks} memperlihatkan kecenderungan adanya variasi terhadap fraksi air yang dapat terekstraksi sampai kedalaman 1800 mm (fw_{1800}). Nilai fw merupakan indikasi ketersediaan air tanah yang dapat dimanfaatkan tanaman, yang

nilainya didapatkan berdasar persamaan (2).

$$fw = (\theta - \theta_{wp}) / (\theta_{fc} - \theta_{wp}) \quad (2)$$

θ : Kadar air tanah (mm),

θ_{wp} : Kadar air tanah pada titik layu permanen (mm),

θ_{fc} : Kadar air tanah pada kapasitas lapang (mm).

Nilai α , relatif konstan dan tidak terpengaruh oleh faktor lingkungan, hal ini disebabkan nilai tersebut ditentukan pada kondisi fluks cahaya rendah dimana aktivitas fotosintesis masih rendah sehingga dinamika stomatik belum mempengaruhi laju fotosintesis. Sebaliknya nilai P_{maks} ditentukan pada kondisi fluks cahaya tinggi dimana aktivitas fotosintesis tinggi sehingga faktor stomatik yang berhubungan dengan pertukaran gas di atmosfer mempengaruhi laju mempengaruhi fotosintesis.

Tabel 3. Parameter fotosintesis harian daun tunggal kelapa sawit klon MK 60

Tanggal	Efisiensi fotosintesis (α , mg CO ₂ J ⁻¹)			Fotosintesis cahaya jenuh (P _{maks} , mg CO ₂ m ⁻² detik ⁻¹)			Fraksi air yang dapat diekstraksi (fw)
	Estimasi	Selang kepercayaan 95 %		Estimasi	Selang kepercayaan 95 %		
		Bawah	Atas		Bawah	Atas	
8 - 11 April	0,011	0,009	0,015	0,50	0,41	0,66	0,35
23 - 25 April	0,010	0,009	0,013	0,55	0,47	0,66	0,45
12 - 13 Juni	0,011	0,009	0,016	0,51	0,41	0,68	0,50
15 - 18 Juli	0,011	0,009	0,014	0,51	0,43	0,63	0,50
24 - 27 juli	0,010	0,008	0,014	0,53	0,42	0,70	0,43
8 - 11 Agst	0,010	0,008	0,01	0,75	0,60	0,99	0,75
11 - 12 Sept	0,011	0,008	0,014	0,39	0,31	0,54	0,45
5 - 7 Des	0,011	0,008	0,016	0,49	0,39	0,67	0,47

Keterangan : Bawah = Estimasi - ($t_{tabel} (n - 2) ; (0,975)$). Std. error (Estimasi)
 Atas = Estimasi + ($t_{tabel} (n - 2) ; (0,975)$). Std. error (Estimasi)

Pada lahan areal penelitian yang diasumsikan hara tanah dalam kondisi optimal, maka kecenderungan variasi P_{maks} berhubungan dengan faktor iklim dan ketersediaan air tanah.

Pada kondisi intensitas cahaya jenuh (di atas $240 \text{ J m}^{-2} \text{ detik}^{-1}$), suhu dan kelembaban udara merupakan unsur-unsur iklim mikro yang berpengaruh terhadap perubahan keadaan stomatik daun. Interaksi kedua unsur iklim tersebut dapat menunjukkan derajat kekuatan pengeringan udara di atmosfer yang digambarkan oleh kondisi defisit tekanan uap udara (*vapour pressure deficit*, VPD).

Untuk mengetahui pengaruh perubahan VPD terhadap laju fotosintesis melalui karakter stomatik, maka dipilih pengamatan pada kondisi cahaya jenuh, sehingga dapat diasumsikan laju fotosintesis tidak terbatas oleh intensitas cahaya dan hanya dikendalikan oleh pertukaran gas antara permukaan daun dan atmosfer di lingkungan tanaman. Sedang untuk mengetahui pengaruh derajat kekuatan pengeringan tersebut terhadap parameter fisiologis tanaman, maka dilakukan analisis regresi yang hasilnya disajikan pada Tabel 4. Hasil pengamatan tersebut menunjukkan bahwa peningkatan VPD secara langsung menu-

runkan konduktans stomata, laju fotosintesis, laju transpirasi, dan efisiensi penggunaan air

Pengaruh pengeringan udara terhadap laju fotosintesis bersifat mekanistik. Peningkatan VPD di atas 10 mbar menstimulasi penutupan stomata, sehingga tahanan stomata meningkat dan sebaliknya konduktans stomata menurun. Menurut Dufrene dan Saugier (4), penurunan konduktans stomata menghambat pertukaran gas baik CO_2 maupun H_2O dari udara ke permukaan daun, sehingga laju transpirasi dan laju fotosintesis menurun. Hasil penelitian Setiyo *et al.* (9), juga menunjukkan bahwa pada cahaya jenuh, laju fotosintesis menurun dengan tajam dengan meningkatnya VPD di atas 18 mbar sebagai akibat menurunnya konduktans stomata. Fenomena tersebut secara jelas memperlihatkan bahwa peningkatan laju transpirasi dan fotosintesis berhubungan secara linear dengan peningkatan konduktans stomata (Tabel 5). Peningkatan konduktans stomata juga meningkatkan efisiensi penggunaan air (*water use efficiency*, WUE), yang merupakan nisbah antara jumlah CO_2 yang diikat sistem fotosintesis tanaman terhadap kehilangan air melalui stomata akibat transpirasi.

Tabel 4. Ringkasan sidik ragam analisis regresi hubungan defisit tekanan uap (VPD) dan berbagai parameter fisiologis (gs, konduktans stomata; Pl, laju fotosintesis; Tr, laju transpirasi; dan WUE, efisiensi penggunaan air)

Persamaan regresi	Jumlah Pengamatan	F-tabel _{0.05(1.53)}	F- hitung	R ²
gs = 5.05 - 0.145 VPD	55	4.06	174*	0.77
Pl = 0.91 - 0.026 VPD	55	4.06	66.87*	0.56
Tr = 57.95 - 1.021 VPD	55	4.06	26.17*	0.33
WUE = 20.24 - 0.50 VPD	55	4.06	29.34*	0.36

Keterangan: * nyata pada jenjang 5 %

Tabel 5. Ringkasan sidik ragam analisis regresi hubungan konduktans stomata (gs) dan berbagai parameter fisiologis (Pl, laju fotosintesis; Tr, laju transpirasi; dan WUE, efisiensi penggunaan air)

Persamaan regresi	Jumlah Pengamatan	F-tabel _{0,05(1,53)}	F- hitung	R ²
Tr = 18.73 + 8.88 gs	55	4.06	116.92*	0.69
Pl = 0.037 + 0.161 gs	55	4.06	71.92*	0.60
WUE = 4.9 + 2.41 gs	55	4.06	15.65*	0.23

Keterangan: * nyata pada jenjang 5 %

KESIMPULAN

Hasil pengamatan pada aspek fotosintesis diperoleh nilai parameter fotosintesis potensial kelapa sawit α 0.013 mg CO₂ J⁻¹ dan P_{maks} 1.09 mg CO₂ m⁻² detik⁻¹. Nilai parameter fotosintesis tersebut memiliki selang estimasi lebar. Selang nilai estimasi yang lebar disebabkan nilai tersebut diturunkan dari hasil pengamatan-pengamatan sesaat dengan resolusi waktu yang sangat pendek (detik), sehingga sangat peka terhadap unsur-unsur iklim mikro di lingkungan tanaman. Unsur-unsur iklim mikro yang dengan jelas memperlihatkan pengaruhnya terhadap laju fotosintesis tersebut adalah suhu dan kelembaban udara yang bersama-sama menentukan perubahan defisit tekanan uap (VPD). Perubahan VPD mempengaruhi laju fotosintesis secara mekanistik melalui penutupan stomata. Penurunan stomata konduktans tersebut dengan jelas menurunkan laju transpirasi, laju fotosintesis, dan efisiensi penggunaan air (WUE). Fenomena penurunan efisiensi penggunaan air akibat penurunan konduktans stomata merupakan dasar untuk memasukkan faktor ketersediaan air dalam menghitung jumlah asimilat harian yang dihasilkan tanaman dalam proses fotosintesis. Nilai konduktans stomata

tergantung dari ketersediaan air tanah. Peningkatan ketersediaan air tanah akan meningkatkan konduktans stomata daun dan sebaliknya keterbatasan ketersediaan air menyebabkan penurunan konduktans stomata daun.

DAFTAR PUSTAKA

1. CAEMMERER, S. VON and G.D. FARQUHAR. 1981. Some relationship between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153 : 376 - 387.
2. CEULMANS, R.J. and B. SAUGIER. 1991. Photosynthesis, p. 21-50. *In* Raghavendra (Ed.) *Physiology of Trees*. John Wiley and Sons, New York.
3. CORLEY, R.H.V. 1976. Yield and yield components, p. 77 - 85. *In* R.H.V. Corley, J.J. Hardon, and B.J. Wood (Ed.) *Oil Palm Research*. Elsevier, Amsterdam.
4. DUFRENE, E. and B. SAUGIER. 1993. Gas exchange of oil palm in relation to light, vapour pressure deficit, temperature and leaf age. *Functional Ecology* 7: 97 - 104.
5. EHLERINGER, J. and R.W. PEARCY. 1983. Variation in quantum yield for CO₂ uptake among C3 and C4 plants. *Plant Physiol.* 73: 555 - 559.
6. FRANCE, J. and J.H.M. THORNLEY. 1984. *Mathematical Model in Agriculture. A Quantitative Approach to Problem in Agriculture and Related Sciences*. Butterworth, London-Boston. 355 p.

7. GERRITSMA, W., J. GOUDRIAAN, and J.P.M. BINK . 1988. Light interception, leaf photosynthesis and sink-source relations in oil palm. Dept. of Theoretical Production Ecology, Agricultural University Wageningen. 74 p.
8. HANDOKO. 1992. Analysis and simulation of water-nitrogen interactions of wheat crop. The University of Melbourne. Ph. D thesis. 210 p.
9. SETIYO, I.E., SUBRANTO, and E. LAMADE. 1996) Photosynthetic Rate of Three Different DxP Clones: The Sensitivity to Vapour Pressure Deficit in North Sumatera. Paper presented at PORIM international Oil Palm Congress (PIPOC), 1996, Kuala Lumpur, Malaysia. p: 421-426.
10. Van KRAALINGEN, D.W.G., C.J. BREURE, and T. SPITTERS. 1989. Simulation of oil palm growth and yield. Agric. and Forest Meteorol. 46: 227 - 244.

