

**INKOMPATIBILITAS SENDIRI PADA TANAMAN KELAPA SAWIT  
(*Elaeis guineensis* Jacq.)**

**SELF INCOMPATIBILITY ON OIL PALM (*Elaeis guineensis* Jacq.) SEEDS**

**Renica Nurhermawati<sup>1)</sup>, Nanang Supena<sup>1)</sup>, Mohamad Arif<sup>1)</sup>**

<sup>1)</sup>Pusat Penelitian Kelapa Sawit, Jl. Brigjend Katamso No.50, Medan, Sumatera Utara.

Korespondensi: renicanurhermawati@gmail.com

DOI: <https://doi.org/10.51978/agro.v13i2.824>

**ABSTRACT**

Self-incompatibility (SI) is a genetic mechanism which prevents self-pollination and encourages plant cross-pollination, but the mechanism has not been studied on oil palm. The article examines possibilities of SI mechanisms on oil palm which cause pollination failure. References which were published nationally (S2-S3) and internationally (Q1-Q4) were utilized. In general, plants have two types of SI: heteromorphic self-incompatibility (HetSI) and homomorphic self-incompatibility (HomSI). HetSI is caused by plants having morphologically different flower types, while HomSI occurs when plants have morphologically similar flowers. However, an SI mechanism is still regulated at the genetic level. Homomorphic SI can also be divided into two types based on the genetic determinants of pollen incompatibility: Gametophytic Self Incompatibility (GSI) and Sporophytic Self Incompatibility (SSI). In GSI, the SI mechanism is controlled by the genotype of the pollen itself, which is haploid, while in SSI, it is determined by the genotype of the plant tissue (sporophyte) that produces the pollen and is diploid. The S-locus regulates both types of SI with different mechanisms. In seedless oil palm plants, S-RNase was found to play a role in the degradation of pollen tubes, SRK (S-receptor kinase), and SLG (S-locus glycoprotein), which are genes that regulate the HomSI mechanism in several plants. The presence of S-RNase and genes in the S-locus raises the possibility of an SI mechanism in oil palms that produce seedless fruit. In addition, a mechanism of stenosperry and endosperm tissue abnormalities is thought to produce fruit with sterile seeds (without embryos) in oil palms. However, it is still being determined whether both are part of the SI response or not. So, further studies are needed to confirm this and give the new perspectives.

Keywords: *gametophytic, heteromorphic, homomorphic, sporophytic, S-locus.*

**ABSTRAK**

Self incompatibility (SI) merupakan bentuk mekanisme genetik yang mencegah penyerbukan sendiri dan mendorong penyerbukan silang pada tanaman, namun belum ada kajian mekanisme ini pada tanaman kelapa sawit. Tujuan penelitian ini untuk mengkaji kemungkinan adanya mekanisme SI pada kelapa sawit yang menyebabkan kegagalan penyerbukan menggunakan beberapa referensi penelitian yang telah dilakukan sebelumnya pada beberapa komoditas

tumbuhan. Artikel ini ditulis dengan metode studi literatur dari beberapa publikasi dengan variasi kategori Q1-Q4 (Internasional) dan S2-S3 (Nasional). Secara umum terdapat 2 tipe SI pada tanaman, yaitu heteromorphic self incompatibility (HetSI) dan homomorphic self incompatibility (HomSI). HetSI disebabkan karena tanaman memiliki tipe bunga yang berbeda secara morfologis, sementara HomSI terjadi ketika tanaman memiliki bunga yang serupa secara morfologis, namun tetap terdapat mekanisme SI yang diatur pada tingkat genetik. SI homomorfik juga dapat dibedakan menjadi 2 tipe berdasarkan penentu genetik inkompatibilitas dari polen, yaitu Gametophytic Self Incompatibility (GSI) dan Sporophytic Self Incompatibility (SSI). Pada GSI, mekanisme SI dikontrol oleh genotipe serbuk sari itu sendiri yang bersifat haploid, sedangkan pada SSI ditentukan oleh genotipe jaringan dari tanaman (sporofit) yang memproduksi serbuk sari tersebut dan bersifat diploid. Kedua tipe SI ini diatur oleh S-locus dengan mekanisme yang berbeda. Pada tanaman kelapa sawit tanpa biji, ditemukan adanya S-RNase yang berperan dalam degradasi tabung serbuk sari, SRK (S-receptor kinase), dan SLG (S-locus glikoprotein) yang merupakan gen pengatur mekanisme HomSI pada beberapa tanaman. Keberadaan S-RNase dan gen-gen pada S-locus tersebut menimbulkan kemungkinan adanya mekanisme SI pada kelapa sawit yang menghasilkan buah tanpa biji. Disamping itu, terdapat mekanisme stenospermy dan abnormalitas jaringan endosperma yang diduga menghasilkan buah dengan biji yang steril (tanpa embrio) pada kelapa sawit. Namun belum dapat dipastikan apakah keduanya merupakan bagian dari respon SI atau bukan. Sehingga diperlukan sebuah penelitian untuk mengonfirmasi hal ini dan membuat kajian lanjutan.

Kata Kunci : gametofitik, heteromorfik, homomorfik, sporofitik, lokus S.

## PENDAHULUAN

Benih memiliki peran yang sangat penting untuk siklus dan kelangsungan hidup tanaman, berfungsi sebagai sarana utama reproduksi dan penyebaran populasi (Huss & Gierlinger, 2021). Benih mengandung informasi genetik yang diperlukan untuk pengembangan tanaman baru (Moles & Westoby, 2004). Dalam produksi benih, penyerbukan merupakan kebutuhan yang mendasar sebagai syarat keberhasilan reproduksi pada sebagian besar Angiospermae untuk menjamin kelangsungan generasi populasi tanaman (Meena *et al.*, 2021).

Pada produksi benih kelapa sawit dengan tujuan memperbanyak bahan tanam, penyerbukan dibantu oleh polinator (assisted pollination), sedangkan pada perkebunan komersial dengan tanaman menghasilkan tandan buah untuk kepentingan industri, penyerbukan yang terjadi merupakan penyerbukan terbuka (open pollination) oleh serangga penyerbuk. Menurut Auffray *et al.* (2017), penyerbukan terbuka pada kelapa sawit bergantung pada hubungan mutualisme dengan serangga penyerbuk *Elaeidobius kamerunicus*. Li *et al.* (2019) menambahkan, semakin banyak populasi polinator akan meningkatkan persentase

keberhasilan penyerbukan yang pada akhirnya meningkatkan produksi buah dan atau benih. Hal ini mengindikasikan bahwa keberhasilan penyerbukan dianggap sebagai langkah awal dari keberhasilan produksi benih dan buah.

Produksi benih dalam populasi tanaman memiliki banyak aspek dan implikasi yang signifikan terhadap proses ekologi, evolusi, dan konservasi. Produksi benih sangat penting untuk menjaga keragaman genetik dalam populasi tanaman dan berkontribusi terhadap keberhasilan program restorasi ekologi (Pedrini *et al.*, 2020). Pada tanaman kelapa sawit, keragaman genetik sangat diperlukan dalam kegiatan pemuliaan tanaman dan telah dipelajari secara ekstensif untuk mengatasi terbatasnya diversifikasi produksi benih kelapa sawit (Cochard *et al.*, 2009). Disamping itu alam telah menghadirkan sebuah mekanisme pada tanaman yang dapat mencegah perkawinan sedarah (inbreeding), mendorong terjadinya persilangan, dan meningkatkan keragaman genetik dalam suatu populasi (Cropano *et al.*, 2021), mekanisme tersebut dikenal dengan self incompatibility (SI).

SI adalah sebuah mekanisme pada tanaman berupa pencegahan pembuahan yang berasal dari penyerbukan sendiri (selfing) karena kesamaan genetiknya (Montalt *et al.*, 2022) dengan membedakan antara serbuk sari yang berasal dari tanaman itu sendiri dan tanaman yang lain (Ahmad *et al.*, 2022), sehingga dengan adanya mekanisme ini, benih tidak dapat dihasilkan. Pada keluarga Brassicaceae, SI mendorong penolakan serbuk sari dengan mencegah hidrasi serbuk sari setelah kontak dengan permukaan stigma (Indriolo & Goring, 2014). Mekanisme SI pada tanaman adalah respons yang dikendalikan secara genetik dan melibatkan serangkaian interaksi seluler yang kompleks antara serbuk sari dan putik dari tanaman yang sama (Bedinger *et al.*, 2017). Belum banyak yang membahas mengenai SI pada tanaman kelapa sawit. Tujuan penulisan artikel ini adalah mengkaji kemungkinan adanya mekanisme SI pada tanaman kelapa sawit yang belum banyak dikaji sebelumnya.

## **BAHAN DAN METODE**

Artikel ini ditulis menggunakan metode studi literatur. Literatur yang ditinjau merupakan hasil penelitian terdahulu mengenai hal-hal yang berkaitan dengan SI, tidak hanya dari kelapa sawit, tetapi juga komoditas lainnya. Artikel yang dipilih merupakan publikasi dari jurnal yang terindeks Scopus (Internasional) dan Sinta (Nasional). Literatur yang digunakan adalah jurnal dengan kategori Q1 (68%), Q2-Q4 (24%), dan S2-S3 (8%). Artikel-artikel tersebut diterbitkan dalam 10 tahun (71%) atau lebih dari 10 tahun terakhir (29%). Penulis kemudian mengintegrasikan dan mengelaborasi poin-poin penting dari literatur-literatur yang digunakan untuk membuat

suatu artikel yang utuh. Gambar yang disajikan dalam artikel ini merupakan gambar yang diambil dari beberapa referensi yang pernah melakukan penelitian mengenai SI pada beberapa komoditas.

## **HASIL DAN PEMBAHASAN**

### **Konsep dan Mekanisme *Self Incompatibility***

Terdapat 2 tipe SI yang ditemukan di alam, yaitu heteromorfik (HetSI) dan homomorfik (HomSI). Perbedaan dari keduanya terletak pada morfologi bunga. HetSI disebabkan karena tanaman memiliki tipe bunga yang berbeda secara morfologis. Disamping itu HomSI terjadi ketika tanaman memiliki bunga yang serupa secara morfologis, namun tetap terdapat mekanisme SI yang diatur pada tingkat genetik (Sehgal & Singh, 2018). HomSI dapat dibedakan menjadi 2 tipe berdasarkan penentu genetik inkompatibilitas dari polen, yaitu Gametophytic Self Incompatibility (GSI) dan Sporophytic Self Incompatibility (SSI). Pada GSI, mekanisme SI dikontrol oleh genotipe serbuk sari itu sendiri yang bersifat haploid, sedangkan pada SSI ditentukan oleh genotipe jaringan dari tanaman (sporofit) yang memproduksi serbuk sari tersebut dan bersifat diploid (Fujii *et al.*, 2016). HetSI dan HomSI memiliki tujuan yang sama yaitu untuk mencegah terjadinya silang-dalam dan mendorong penyerbukan silang (Qosim, 2013), namun dalam menunjukkan respon inkompatibilitas, keduanya mempunyai mekanisme yang berbeda yang akan dijelaskan pada subbab berikut.

### ***Heteromorphic Self Incompatibility* (HetSI)**

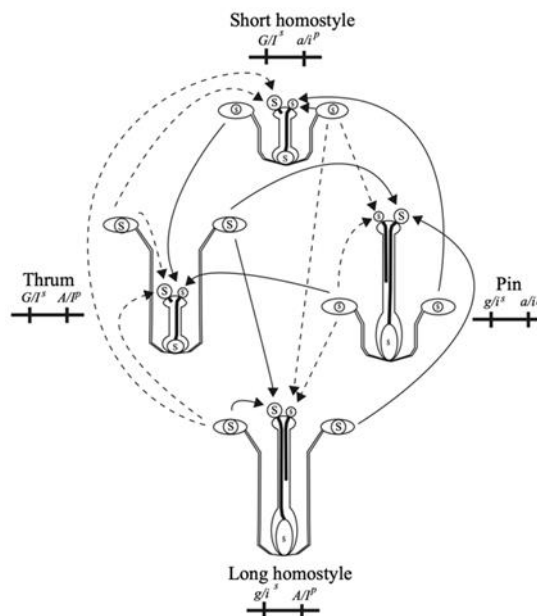
*Heteromorphic self incompatibility* (HetSI) adalah jenis mekanisme SI yang ditemukan pada spesies tanaman tertentu yang ditandai dengan adanya jenis bunga yang berbeda secara morfologis. Pada HetSI, morfologi bunga yang berbeda dalam suatu spesies menunjukkan reaksi SI satu sama lain, sehingga mendorong terjadinya persilangan (Gibbs, 2014). Misalnya pada *Fagopyrum esculentum*, terdapat tipe bunga pin yang memiliki *style* panjang, antera pendek, dan serbuk sari yang besar, dan tipe bunga thrum dengan *style* pendek, antera panjang, dan serbuk sari yang kecil (Gambar 1A dan 1B) (Matsui & Yasui, 2020).

Morfologi bunga yang berbeda pada HetSI dikendalikan oleh lokus gen tunggal yang disebut lokus S. Tanaman thrum bersifat heterozigot (Ss) dan tanaman pin bersifat homozigot resesif (ss) (Matsui & Yasui, 2020). Gibbs (2014) menambahkan bahwa persilangan antara bunga yang memiliki morfologi yang sama bersifat saling tidak kompatibel (Gambar 2). Sehingga sangat membutuhkan penyerbuk seperti lebah dan lalat untuk penyerbukan silang

antara tanaman pin dan thrum, dan produksi benih sangat dipengaruhi oleh aktivitas penyerbuk (Galletto *et al.*, 2018). Meskipun begitu, galur yang memiliki sifat *self compatible* (SC) dapat dibentuk melalui persilangan interspesifik dengan spesies SC, contohnya *Fagopyrum homotropicum* yang akan menghasilkan bentuk bunga *homostyle* panjang (Gambar 1C) (Takeshima *et al.*, 2019).



Gambar 1. Contoh morfologi bunga pin (A), thrum (B), *homostyle* panjang (C), dan *homostyle* pendek (D) pada *Fagopyrum esculentum* (Matsui & Yasui, 2020)



Gambar 2. Interaksi kompatibilitas antara tanaman pin, thrum, homostyle panjang, dan homostyle pendek. *Persilangan yang ditunjukkan oleh anak panah dengan garis yang tidak terputus adalah persilangan yang kompatibel dan anak panah dengan garis yang terputus menunjukkan persilangan yang tidak kompatibel* (Matsui *et al.*, 2007).

Pada genus *Primula*, lokus S memiliki 5 gen ( $GI^{SI^P}PA$ ) yang mengatur kompatibilitas tanaman sehingga disebut juga dengan *S supergene complex locus*.  $GI^{SI^P}PA$  tersebut adalah gen panjang *style* (G untuk *style* pendek, g untuk *style* panjang), gen inkompatibilitas *style* ( $I^S$  untuk inkompatibilitas *style* pendek,  $i^s$  untuk inkompatibilitas *style* panjang), gen inkompatibilitas serbuk sari ( $I^P$ ) untuk inkompatibilitas serbuk sari antera pendek,  $i^p$  untuk inkompatibilitas serbuk sari antera panjang), gen ukuran serbuk sari (P untuk butiran serbuk sari besar, p untuk butiran serbuk sari kecil), dan gen tinggi antera (A untuk antera panjang, dan a untuk antera pendek (Pamela & Dowrick, 1956). *S supergene complex locus* ini juga ditemukan pada *Fagopyrum esculentum*. Pada tanaman tersebut ditemukan gen yang S-ELF3 yang mengatur sifat pembungaan dan pertumbuhan hipokotil yang responsif terhadap suhu pada *Arabidopsis* (Box *et al.* 2015), sehingga gen ini dikaitkan dengan kontrol panjang *style* dan inkompatibilitas serbuk sari (Matsui & Yasui, 2020).

Selain *S supergene complex locus*, Takeshima *et al.* (2019) menemukan bahwa terdapat protein yang spesifik pada tanaman *thrum* dan tanaman *homostyle* pendek (Gambar 1D), yaitu poligalakturonase yang merupakan bagian dari enzim hidrolitik pektin yang terlibat dalam pemanjangan dan pembelahan sel (Babu & Bayer, 2014), perkembangan biji, akar, daun, dan bunga (Xiao *et al.*, 2014), serta pelunakan buah (Yahia *et al.*, 2019). FePG1 yang merupakan gen pengkode poligalakturonase ditemukan berada di luar lokus S, bertindak di hilir lokus S untuk mengontrol panjang *style* yang kemudian juga mempengaruhi adanya mekanisme HetSI (Takeshima *et al.*, 2019). Gen ini banyak ditemukan pada tanaman Pennline 10 yang dianggap sebagai mutasi karena menghasilkan tipe bunga *homostyle* pendek (Gambar 1D) dan bersifat SC (Matsui *et al.*, 2007). Tanaman pin dianggap dapat mengembangkan *style* pendek dan karakter SC ketika mengekspresikan FePG1 yang melimpah (Takeshima *et al.*, 2019).

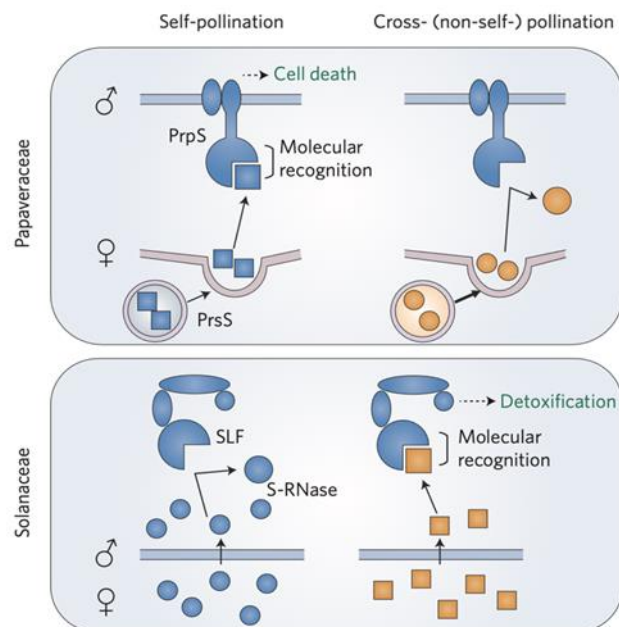
### ***Homomorphic Self Incompatibility (HomSI)***

#### **a. *Gametophytic Self Incompatibility (GSI)***

Skema GSI telah ditemukan pada famili Solanaceae, Rosaceae, Plantaginaceae, Poaceae, Fabaceae, Onagraceae, Campanulaceae, dan Papaveraceae (Koh *et al.*, 2016). Mekanisme GSI yang ditemukan pada Papaveraceae menunjukkan bahwa pengenalan terjadi ketika gametofit serbuk sari bertemu dengan jaringan putik dari individu yang sama (Fujii *et al.*, 2016) (Gambar 3). Protein S yang disekresikan oleh putik berperan sebagai reseptor untuk berinteraksi dengan protein S serbuk sari yang tidak kompatibel. Pada Papaveraceae, glikoprotein *Papaver rhoeas stigma S* (PrsS) pada putik dan *Papaver rhoeas stigma S determinant* (PrpS) pada serbuk sari

mengenal satu sama lain, mendorong masuknya  $\text{Ca}^{2+}$  ekstraseluler ke dalam tabung serbuk sari yang tidak kompatibel, mengganggu gradien ion  $\text{Ca}^{2+}$  di ujung tabung serbuk sari, dan menghambat pertumbuhan tabung serbuk sari (Guo & Qu, 2022). Mekanisme tersebut menyebabkan beberapa perubahan termasuk perubahan pada sitoskeleton, peningkatan ROS (*Reactive Oxygen Species*) dan oksida nitrat (NO), dan aktivasi beberapa aktivitas seperti caspase yang akhirnya membuat serbuk sari mengalami kematian (Eaves *et al.*, 2014).

Mekanisme GSI lainnya ditemukan pada Solanaceae, pengenalan terjadi ketika gametofit serbuk sari masuk ke dalam jaringan putik dari asal yang berbeda (Fujii *et al.* 2016) (Gambar 3). SI dikontrol oleh gen S pada putik yang dikodekan oleh S-RNase dan protein S-*Locus F-box* (SLF) pada serbuk sari. Serbuk sari yang tidak kompatibel dan yang kompatibel dapat dikenali dari interaksi antara protein pada putik dan serbuk sari. Jika terjadi ketidakcocokan, S-RNase akan mendegradasi RNA serbuk sari untuk mencegah pembuahan (Guo & Qu, 2022). Seperti pada mekanisme sebelumnya, pada mekanisme ini pun  $\text{Ca}^{2+}$  sangat diperlukan dalam transduksi sinyal serbuk sari dan pengenalan putik serta pertumbuhan tabung serbuk sari. Pada *Pyrus pyrifolia*, S-RNase dapat menekan masuknya  $\text{Ca}^{2+}$  dengan mengganggu gradien  $\text{Ca}^{2+}$  di ujung tabung serbuk sari sebelum menghentikan pertumbuhan tabung serbuk sari melalui degradasi RNA (Qu *et al.*, 2016).



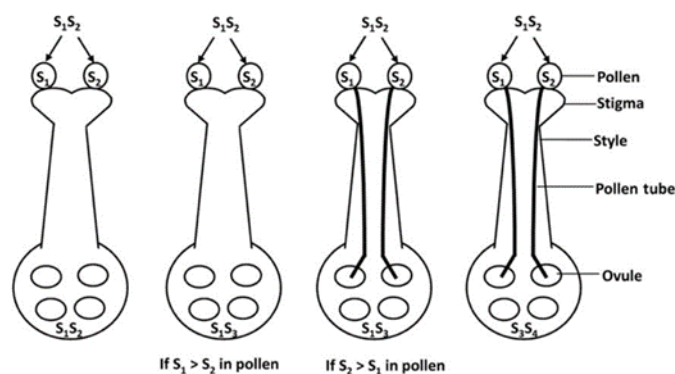
Gambar 3. Mekanisme pengenalan serbuk sari dan kepala putik dalam SI (Fuji *et al.* 2016)

#### b. *Sporophytic Self Incompatibility* (SSI)

Skema SSI telah ditemukan pada famili Asteraceae, Betulaceae, Brassicaceae, Geraniaceae, Carophyllaceae, dan Polemoniaceae (Koh *et al.*, 2016), namun karakterisasi dan eksploitasinya

banyak dilakukan pada famili Brassicaceae (Sehgal & Singh, 2018). Pada SSI interaksi dominasi berpotensi terjadi, seperti pada Gambar 4. Hal ini terjadi karena alel S dalam sistem SSI diekspresikan oleh sel sporofit diploid dan bukan oleh butiran serbuk sari haploid seperti pada GSI. Serbuk sari yang membawa alel S resesif akan kompatibel pada tanaman yang membawa alel S yang sama jika alel S dominan menutupi keberadaan alel S resesif pada serbuk sari (Koh *et al.*, 2016).

Pengenalan serbuk sari pada permukaan kepala putik dikendalikan oleh lokus S setelah kontak serbuk sari dan kepala putik yang mengakibatkan terjadi kegagalan hidrasi dan perkecambahan serbuk sari serta pertumbuhan tabung serbuk sari ke dalam putik (Nasrallah, 2019). Lokus S bertanggung jawab terhadap kemampuan kepala putik untuk membedakan serbuk sari sendiri (yang mengekspresikan haplotipe S yang sama) dan serbuk sari dari luar (yang mengekspresikan haplotipe S yang berbeda) (Indriolo & Goring, 2014). Studi genetik molekuler dari lokus S Brassica telah mengungkapkan adanya tiga lokus yang terkait erat, yaitu *S-receptor kinase* (SRK) *S-locus cysteine rich protein/S-locus protein 11* (SCR/SP11), dan *S locus glikoprotein* (SLG) (Yamamoto *et al.*, 2022). Selain itu, terdapat *arm-repeat-containing protein 1* (ARC1), *M-locus protein kinase* (MLPK), dan *exocyst complex subunit* (Exo70A1) yang telah ditemukan memiliki peran penting dalam mekanisme SSI (Sehgal & Singh, 2018).



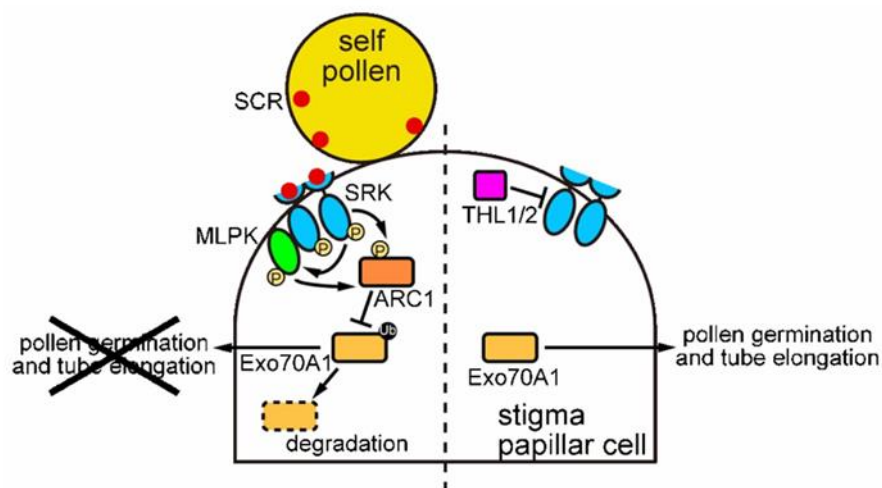
Gambar 4. Kontrol genetik SSI. Fenotipe SI ditentukan oleh genom diploid tanaman induk tempat serbuk sari diproduksi. Semua serbuk sari dari individu S1S2 akan ditolak oleh putik S1S3. Jika alel S2 lebih dominan daripada S1 pada serbuk sari, maka akan kompatibel dengan putik S1S3 (Koh *et al.*, 2016)

SRK diekspresikan pada epidermis kepala putik dan menjadi faktor penentu SI pada induk betina (female SI determinant), sementara itu SCR/SP11 diekspresikan di tapetum pada antera dan menjadi faktor penentu SI dari induk jantan (male SI determinant). SCR/SP11 menghasilkan protein yang terlokalisasi pada lapisan serbuk sari yang berfungsi sebagai ligan SRK, dan menentukan spesifisitas SI pada serbuk sari (Yamamoto & Nishio, 2014). Selain itu



terdapat SLG yang juga merupakan famale SI determinant, namun pada dasarnya protein ini memiliki peran sebagai aksesoris (bisa meningkatkan meningkatkan respon SI atau tidak berperan sama sekali) (Koh *et al.*, 2016).

Mekanisme SSI secara umum ditunjukkan pada Gambar 5. Proses penolakan serbuk sari dimulai dari interaksi SRK dan SCR/SP11. Sebelum berikatan dengan SCR/SP11, SRK berada dalam keadaan tidak aktif di membran plasma dan menempel dengan MLPK membentuk oligomer. Aktivasi SRK dicegah oleh thioredoxin-h-like protein (THL) yang berikatan dengan SRK dan pengikatan SCR/SP11 menyebabkan THL terlepas dari SRK, sehingga SRK menjadi aktif (Yamamoto & Nishio, 2014). Dalam kondisi aktif, SRK memulai pensinyalan yang menekan perkecambahan dan pertumbuhan tabung serbuk sari dengan memfosforilasi ARC1. ARC1 adalah ubiquitin ligase, yaitu enzim yang dapat membawa ubiquitin untuk menandai protein yang tidak diinginkan. Salah satu target ARC1 EXO70A1, sebuah protein yang ditemukan dalam kompleks eksokista (Koh *et al.*, 2016). Penghambatan EXO70A1 yang dimediasi oleh ubiquitin akan mengakibatkan vesikula sekretori terdegradasi. Hal ini menyebabkan serbuk sari tidak akan menerima sumber daya yang dibutuhkan untuk hidrasi dan perkecambahan, sehingga terjadi penolakan serbuk sari (Indriolo & Goring, 2014).



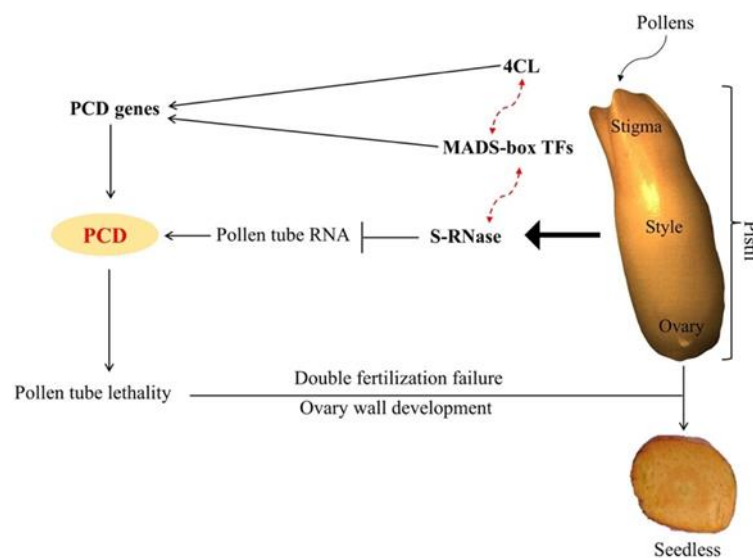
Gambar 5. Model pensinyalan SSI pada Brassica (Yamamoto & Nishio, 2014)

### Apakah Kelapa Sawit Memiliki Mekanisme *Self Incompatibility*?

Kelapa sawit merupakan tumbuhan berumah satu (*monoecious*) yang memiliki bunga jantan dan betina dalam 1 pohon yang sama dan kemunculannya di waktu yang berbeda bergantung pada siklus dari masing-masing individu dan keadaan lingkungan (Tregear *et al.*, 2022). Pada umumnya tanaman ini merupakan tanaman *self compatible* atau dapat menyerbuk dengan dirinya sendiri, tentunya dengan dibantu oleh palinator (*assisted pollination*). Hal ini

didukung dengan fakta bahwa salah satu metode untuk memperbanyak pohon induk adalah dengan melakukan *selfing* (Faizah *et al.*, 2016). Namun pada percobaan perkecambahan benih hasil *selfing* pohon Pisifera yang dilakukan di Pusat Penelitian Kelapa Sawit (PPKS), dari 57 buah yang dihasilkan, terdapat 34 buah yang tidak memiliki kernel, 19 buah dengan kernel namun tanpa embrio di dalamnya, dan 4 buah dengan kernel dan embrio (data internal PPKS dan tidak dapat ditunjukkan). Hal ini menimbulkan sebuah pertanyaan tentang kemungkinan mekanisme SI di pada tanaman kelapa sawit.

Pada umumnya SI sering terjadi pada tanaman yang memiliki bunga hermafrodit (putik dan benang sari di dalam 1 bunga) (Saumitou-Laprade *et al.*, 2018), namun menurut Ramírez & Hokche (2019), mekanisme SI juga dapat dimiliki oleh tanaman berumah satu (bunga jantan dan bunga betina di dalam pohon yang sama). Hal ini mengindikasikan bahwa kelapa sawit mungkin memiliki mekanisme tersebut. Tidak banyak literatur yang membahas terkait hal ini, terutama mekanisme SI seperti yang terjadi pada famili Brassicaceae, Papaveraceae, maupun Solanaceae yang telah dibahas sebelumnya. Namun Htwe *et al.* (2022) melakukan penelitian mengenai kemungkinan adanya fenotip tanaman kelapa sawit tanpa biji yang melibatkan mekanisme kematian sel terprogram (*Programmed Cell Death/PCD*). Hal ini mirip dengan yang terjadi pada benih Pisifera yang dihasilkan melalui *selfing*.



Gambar 6. Mekanisme PCD pada tanaman kelapa sawit tanpa biji. *Garis solid menunjukkan fungsi gen diketahui, sementara garis putus-putus merah menunjukkan fungsi yang diprediksi dari penelitian Htwe et al. (2022)*

Melalui penelitian Htwe (2022), diketahui bahwa pada tanaman kelapa sawit tanpa biji, terdapat gen 4-coumarate-CoA ligase (4CL) yang jika ekspresinya berlebihan maka dapat menekan perkembangan bunga dan menurunkan kesuburan serbuk sari yang mengakibatkan

PCD (Liu *et al.* 2017). 4CL merupakan gen yang terlibat dalam jalur biosintesis fenilpropanoid yang berfungsi dalam perkembangan benih lewat penyerbukan (Liunokas & Karwur, 2020). Selain itu, ditemukan juga gen MADS-box yang merupakan gen berperan dalam pembuahan serbuk sari dan perkembangan buah tanpa biji. Yang menarik adalah pada tanaman kelapa sawit tanpa biji juga ditemukan S-RNase, yang memiliki homologi yang kuat dengan sekuens S-RNase yang ada pada tanaman SI berbasis S-RNase, begitu juga dengan SRK dan SLG. Seperti yang diketahui bahwa gen-gen pada *S-locus* berperan menjadi penentu dalam mekanisme SI pada beberapa tanaman (Koh *et al.*, 2016). Adanya gen-gen pada *S-locus* tersebut memungkinkan bahwa pada kelapa sawit mungkin memiliki mekanisme SI walaupun tidak sering terjadi. Baik 4CL, gen-gen *S-locus*, dan MADS-box, keseluruhannya menunjukkan ekspresi yang lebih tinggi pada stigma dan *style* dibandingkan pada ovarium yang menginduksi mekanisme PCD. PCD menyebabkan kematian tabung serbuk sari, kegagalan pembuahan ganda, dan memunculkan fenotip tanaman kelapa sawit tanpa biji (Gambar 6).

Pada dasarnya selain partenokarpi, buah tanpa biji dapat diperoleh melalui mekanisme stenospermy, dimana penyerbukan dan pembuahan terjadi, namun embrio mengalami degenerasi sebelum pembentukan biji selesai. Hal ini menggambarkan apa yang terjadi pada benih Pisifera yang didapatkan melalui *selfing* dimana kebanyakan buah yang terbentuk tidak memiliki biji, atau berbiji namun tidak memiliki embrio. Pada *Annona squamosa*, mekanisme stenospermy ini mengarah pada pembentukan biji yang steril (tanpa embrio) (dos Santos *et al.*, 2014). Pada *Solanum* hal ini juga terjadi, meskipun tidak menggunakan istilah stenospemy. Absennya embrio pada benih *Solanum* terjadi karena malnutrisi pada embrio akibat abnormalitas pada endosperma. Pertumbuhan endosperma lebih lambat dibandingkan pertumbuhan embrio, sehingga sebagai jaringan sumber energi, endosperma tidak dapat menyediakan suplai nutrisi yang dibutuhkan untuk pertumbuhan embrio. Hal ini yang mengakibatkan embrio mati dan terdegradasi (Lester & Kang, 1998). Namun tidak dapat dipastikan apakah stenospermy dan abnormalitas jaringan endosperma ini termasuk kedalam respon SI pada tanaman.

### **Keuntungan dan Kerugian Adanya Mekanisme SI**

Pada dasarnya penyerbukan sendiri dapat menyebabkan depresi silang-dalam (*inbreeding depression*) pada tanaman, karena dapat memunculkan ekspresi alel resesif yang kurang menguntungkan dan berkurangnya keragaman genetik dalam populasi (Baldwin & Schoen, 2019). *Inbreeding depression* dapat menekan sifat-sifat kebugaran individu dan

mempengaruhi kelangsungan hidup populasi tanaman (Trask *et al.*, 2021). Adanya mekanisme SI yang mendorong tanaman untuk menyerbuk silang (Cropano *et al.*, 2021) mencegah *inbreeding depression*. Mekanisme ini membawa keuntungan terutama dalam peningkatan keragaman genetik yang sangat penting dalam pengembangan plasma nutfah dengan populasi yang beragam (Thapa & Blair, 2018). Tidak hanya pengembangan plasma nutfah, keragaman genetik juga memainkan peran penting dalam proses ekologi, evolusi, dan konservasi tanaman (Leimu *et al.*, 2006). Tingginya keragaman genetik memungkinkan tanaman untuk beradaptasi dengan berbagai kondisi lingkungan, yang berkontribusi pada kemampuan untuk merespons perubahan iklim (Onda & Mochida, 2016).

Keberhasilan reproduksi tanaman yang tidak kompatibel dengan dirinya sendiri sangat bergantung pada keberadaan penyerbuk untuk transfer serbuk sari yang efektif antar individu (Rodger & Ellis, 2016), sehingga pada tanaman dengan mekanisme SI, keberhasilan penyerbukan dan pembentukan *fruitset* sangat bergantung pada keberadaan penyerbuk. Jika polinator tidak tersedia, ini dapat mengurangi tingkat keberhasilan penyerbukan (Abrahamczyk, 2019). Memastikan keberadaan polinator baik hewan ataupun manusia tentunya dapat menambah biaya produksi dalam budidaya. Selain itu dalam pemuliaan tanaman, SI merupakan salah satu hambatan untuk mendapatkan galur murni, karena tidak dapat dilakukan *selfing* pada tanaman (Matsui & Yasui, 2020). Padahal pembentukan galur murni penting sebagai dasar untuk pengembangan kultivar baru dengan sifat-sifat yang diinginkan, seperti ketahanan terhadap penyakit, hasil panen yang tinggi, buah yang besar, dan lain-lain (Yan *et al.*, 2017). Sehingga hal ini dapat menjadi contoh kerugian dari adanya mekanisme SI pada tanaman.

## **KESIMPULAN**

Gen-gen pengatur SI pada komoditas lain banyak ditemukan terekspresi pada stigma dan *style* bunga betina kelapa sawit tanpa biji. Hal ini mengindikasikan kemungkinan adanya mekanisme SI pada kelapa sawit yang menyebabkan kegagalan penyerbukan atau tidak terbentuknya embrio. Namun belum banyak literatur yang mendukung pendapat ini, sehingga penelitian lebih lanjut perlu dilakukan untuk mempelajari mekanisme SI pada kelapa sawit dan kaitannya dengan *stenospermy* serta abnormalitas pada jaringan endosperma yang keduanya menghasilkan biji steril (tanpa embrio).

**DAFTAR PUSTAKA**

- Abrahamczyk S. 2019. Comparison of the ecology and evolution of plants with a generalist bird pollination system between continents and islands worldwide. *Biological Reviews*, 94(5): 1658–1671.
- Ahmad MH., Rao MJ., Hu J., Xu Q., Liu C., Cao Z., Larkin RM., Deng X., Bosch M., Chai L. 2022. Systems and breakdown of self-incompatibility. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 41(3): 209–239.
- Auffray T., Frérot B., Poveda R., Louise C., Beaudoin-Ollivier L. 2017. Diel patterns of activity for insect pollinators of two oil palm species (Arecales : Areaceae). *Journal of Insect Science*, 17(2): 1-6.
- Babu Y. & Bayer M. 2014. Plant polygalacturonases involved in cell elongation and separation—the same but different?. *Plants*, 3(4): 613–623.
- Baldwin SJ. & Schoen DJ. 2019. Inbreeding depression is difficult to purge in self-incompatible populations of *Leavenworthia alabamica*. *New Phytologist*, 224(3): 1330–1338.
- Bedinger PA., Broz AK., Tovar-Mendez A., McClure B. 2017. Pollen-pistil interactions and their role in mate selection. *Plant Physiology*, 173(1): 79–90.
- Box MS., Huang BE., Domijan M., Jaeger KE., Khattak AK., Yoo SJ., Sedivy EL., Jones DM., Hearn TJ., Webb AAR., Grant A., Locke JCW., Wigge PA. 2015. ELF3 controls thermoresponsive growth in *Arabidopsis*. *Current Biology*, 25(2): 194–199.
- Cochard B., Adon B., Rekima S., Billotte N., De Chenon RD., Koutou A., Nouy B., Omoré A., Purba AR., Glazsmann JC., Noyer JL. 2009. Geographic and genetic structure of African oil palm diversity suggests new approaches to breeding. *Tree Genetics and Genomes*, 5(3): 493–504.
- Cropano C., Place I., Manzanares C., Do Canto J., Lübberstedt T., Studer B., Thorogood D. 2021. Characterization and practical use of self-compatibility in outcrossing grass species. *Annals of Botany*, 127(7): 841–852.
- Dos Santos RC., Ribeiro LM., Mercadante-Simões MO., Costa MR., Nietzsche S., Pereira MCT. 2014. Stenospermy and seed development in the “Brazilian seedless” variety of sugar apple (*annona squamosa*). *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 86(4): 2101–2108.
- Eaves DJ., Flores-Ortiz C., Haque T., Lin Z., Teng N., Franklin-Tong VE. 2014. Self-incompatibility in Papaver: Advances in integrating the signalling network. *Biochemical Society Transactions*, 42(2): 370–376.
- Faizah R., Wening S., Rahmadi HY., Purba AR. 2016. Dura Deli the suspect symptoms of inbreeding depression and the homozygosity level of fourth generation of SP450T and fifth generation of Dura Deli oil palm selfing population. *Jurnal Penelitian Kelapa Sawit*, 24(2): 55-65.
- Fujii S., Kubo KI., Takayama S. 2016. Non-self- and self-recognition models in plant self-incompatibility. *Nature Plants*, 2(9): 1-9.

- Galetto L., Araujo FP., Grilli G., Amarilla LD., Torres C., Sazima M. 2018. Flower trade-offs derived from nectar investment in female reproduction of two nicotiana species (Solanaceae). *Acta Botanica Brasilica*, 32(3): 473–478.
- Gibbs PE. 2014. Late-acting self-incompatibility - the pariah breeding system in flowering plants. *New Phytologist*, 203(3): 717–734.
- Guo Y. & Qu H. 2022. Research Progress on Calcium Ion in Gametophytic Self-Incompatibility. *Journal of Horticultural Research*, 30(2): 13–22.
- Htwe YM., Shi P., Zhang D., Li Z., Xiao Y., Yang Y., Lei X., Wang Y. 2022. Programmed Cell Death May Be Involved in the Seedless Phenotype Formation of Oil Palm. *Frontiers in Plant Science*, 13: 1-17.
- Huss JC. & Gierlinger N. 2021. Functional packaging of seeds. In *New Phytologist*, 230(6), 2154–2163.
- Indriolo E. & Goring DR. 2014. A conserved role for the ARC1 E3 ligase in Brassicaceae self-incompatibility. *Frontiers in Plant Science*, 5(181): 1-7.
- Koh JCO., Hoebee SE., Newbigin EJ. 2016. Sporophytic Self-Incompatibility. *Encyclopedia of Applied Plant Sciences*, 2: 334–340.
- Leimu R., Mutikainen P., Koricheva J., Fischer M. 2006. How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation?. *Journal of Ecology*, 94(5): 942–952.
- Lester RN. & Kang JH. 1998. Embryo and Endosperm Function and Failure in Solanum Species and Hybrids. *Annals of Botany*, 82: 445-453.
- Li K., Tschardt T., Saintes B., Buchori D., Grass I. 2019. Critical factors limiting pollination success in oil palm: A systematic review. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 280: 152–160.
- Liu H., Guo Z., Gu F., Ke S., Sun D., Dong S., Liu W., Huang M., Xiao W., Yang G., Liu Y., Guo T., Wang H., Wang J., Chen Z. 2017. 4-Coumarate-CoA ligase-like gene OsAAE3 negatively mediates the rice blast resistance, floret development and lignin biosynthesis. *Frontiers in Plant Science*, 7(2041): 1-13.
- Liunokas AB. & Karwur FF. 2020. Pala (*Myristica fragrans* Houtt) sebagai bioreaktor hayati senyawa fenilpropanoid: suatu kajian pustaka. *Jurnal Biologi Udayana*, 24, 96-106.
- Matsui K. & Yasui Y. 2020. Buckwheat heteromorphic self-incompatibility: Genetics, genomics and application to breeding. *Breeding Science*, 70(1): 32–38.
- Matsui K., Nishio T., Tetsuka T. 2007. Use of Self-Compatibility and Modifier Genes for Breeding and Genetic Analysis in Common Buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *JARQ*, 41: 1-5.
- Meena NK., Kant K., Meena RS., Meena RD. 2021. Pollinators' community of ajwain (*Trachyspermum ammi*) and their role in reproductive success of quality production. *Indian Journal of Agricultural Sciences*, 91(12): 1758–1762.

- Moles AT. & Westoby M. 2004. Seedling survival and seed size: A synthesis of the literature. *Journal of Ecology*, 92(3): 372–383.
- Montalt R., Prósper L., Vives MC., Navarro L., Ollitrault P., Aleza P. 2022. Breakdown of Self-Incompatibility in Citrus by Temperature Stress, Bud Pollination and Polyploidization. *Agriculture (Switzerland)*, 12(2): 273.
- Nasrallah JB. 2019. Self-incompatibility in the Brassicaceae: Regulation and mechanism of self-recognition. *Current Topics in Developmental Biology*, 131: 435–452.
- Onda Y. & Mochida K. 2016. Exploring genetic diversity in plants using high-throughput sequencing techniques. *Current Genomics*, 17: 358–367.
- Pamela V. & Dowrick J. 1956. Heterostyly and homostyly in *Primula obconica*. *Heredity*, 10: 219-236.
- Pedrini S., Gibson-Roy P., Trivedi C., Gálvez-Ramírez C., Hardwick K., Shaw N., Frischie S., Laverack G., Dixon K. 2020. Collection and production of native seeds for ecological restoration. *Restoration Ecology*, 28(S3), S228–S238.
- Qosim WA. 2013. Mekanisme self-incompatibility tipe gametofitik dan sporofitik dan aplikasinya dalam pemuliaan tanaman. *Jurnal Kultivasi*, 12(1): 21 – 27.
- Qu H., Zhang Z., Wu F., Wang Y. 2016. The role of  $Ca^{2+}$  and  $Ca^{2+}$  channels in the gametophytic self-incompatibility of *Pyrus pyrifolia*. *Cell Calcium*, 60(5), 299–308.
- Ramirez N. & Hokche O. 2019. Outbreeding and inbreeding strategies in herbaceous-shrubby communities in the Venezuelan Gran Sabana Plateau. *AoB Plants*, 11(4): 1-15.
- Rodger JG. & Ellis AG. 2016. Distinct effects of pollinator dependence and self-incompatibility on pollen limitation in South African biodiversity hotspots. *Biology Letters*, 12(6): 1-4.
- Saumitou-Laprade P., Vernet P., Dowkiw A., Bertrand S., Billiard S., Albert B., Gouyon PH., Dufay M. 2018. Polygamy or subdioecy? The impact of diallelic self-incompatibility on the sexual system in *Fraxinus excelsior* (Oleaceae). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1873).
- Sehgal N. & Singh S. 2018. Progress on deciphering the molecular aspects of cell-to-cell communication in Brassica self-incompatibility response. *3 Biotech*, 8(8): 1-17.
- Takeshima R., Nishio T., Komatsu S., Kurauchi N., Matsui K. 2019. Identification of a gene encoding polygalacturonase expressed specifically in short styles in distylous common buckwheat (*Fagopyrum esculentum*). *Heredity*, 123(4): 492–502.
- Thapa R. & Blair MW. 2018. Morphological assessment of cultivated and wild amaranth species diversity. *Agronomy*, 8(11): 1-13.
- Trask AE., Ferrie GM., Wang J., Newland S., Canessa S., Moehrenschrager A., Laut M., Duenas LB., Ewen JG. 2021. Multiple life-stage inbreeding depression impacts demography and extinction risk in an extinct-in-the-wild species. *Scientific Reports*, 11(1): 1-10.

- Tregear JW., Richaud F., Collin M., Esbelin J., Parrinello H., Cochard B., Nodichao L., Morcillo F., Adam H., Jouannic S. 2022. Micro-RNA-Regulated squamosa-promoter binding protein-like (SPL) gene expression and cytokinin accumulation distinguish early-developing male and female inflorescences in oil palm (*Elaeis guineensis*). *Plants*, 11(5): 1-16.
- Xiao C., Somerville C., Anderson CT. 2014. Polygalacturonase involved in expansion1 functions in cell elongation and flower development in Arabidopsis. *Plant Cell*, 26(3): 1018–1035.
- Yahia EM., Carrillo-López A., Bello-Perez LA. 2019. Carbohydrates. In Yahia EM. (Ed). *Postharvest Physiology and Biochemistry of Fruits and Vegetables* (175–205). Elsevier, Mexico.
- Yamamoto M., Kitashiba H., Nishio T. 2022. Generation of Arabidopsis thaliana transformants showing the self-recognition activity of Brassica rapa. *Plant Journal*, 111(2): 496–507.
- Yamamoto M. & Nishio T. 2014. Commonalities and differences between Brassica and Arabidopsis self-incompatibility. *Horticulture Research*, 1: 1-4.
- Yan G., Liu H., Wang H., Lu Z., Wang Y., Mullan D., Hamblin J., Liu C. 2017. Accelerated generation of selfed pure line plants for gene identification and crop breeding. *Frontiers in Plant Science*, 8: 1-14.