



Pengaruh Tingkat Naungan terhadap Kandungan Klorofil dan Kerapatan Stomata Spesies Invasif *Chromolaena odorata*

Devi Eka Lestari¹, Rohimatul Anwar², Nida Lidya Susanti^{1*}

¹Program Studi Biologi Terapan, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Lampung

²Program Studi Kimia, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Lampung

*Corresponding author: nidasusanti01@gmail.com

ABSTRACT

Chromolaena odorata is one of the most aggressive invasive plant species, capable of colonizing diverse habitats under contrasting light conditions. Its invasion success is associated with high ecophysiological plasticity, enabling adaptation to variations in light availability. This study aimed to evaluate the effects of shading on chlorophyll content and stomatal density of *C. odorata* growing under natural habitats. Leaf samples were collected from shaded (1,000–4,500 lux) and open (10,000–15,000 lux) habitats. Chlorophyll a, chlorophyll b, total chlorophyll, and stomatal density were analyzed using UV–Vis spectrophotometry and light microscopy, respectively. Data were analyzed using one-way ANOVA at a 5% significance level. Shading significantly increased chlorophyll a (22.94 vs. 16.68 mg L⁻¹; 37.5% increase, $p = 0.0011$), chlorophyll b (19.60 vs. 10.47 mg L⁻¹; 87.2% increase, $p = 0.0176$), and total chlorophyll (42.53 vs. 27.15 mg L⁻¹; 56.6% increase, $p = 0.0052$) compared with open habitats. In contrast, stomatal density significantly decreased by 39.4% under shaded conditions (12.73 vs. 21.00 stomata mm⁻², $p = 0.0022$). However, the chlorophyll a/b ratio was not significantly affected ($p = 0.0517$). These findings demonstrate that *C. odorata* exhibits coordinated physiological and anatomical acclimation to contrasting light environments, which may contribute to its high ecological adaptability and invasion success across diverse habitats.

Keywords: *Chromolaena odorata*, chlorophyll content, invasive species, light availability, stomatal density

PENDAHULUAN

Invasi biologis merupakan salah satu penyebab utama perubahan ekosistem global dan penurunan keanekaragaman hayati. Spesies tumbuhan invasif mampu mengubah struktur komunitas, menekan pertumbuhan spesies lokal, mengganggu proses suksesi, serta memengaruhi fungsi ekosistem dan jasa lingkungan. Keberhasilan suatu spesies invasif dalam mengkolonisasi habitat baru umumnya didukung oleh kemampuan reproduksi yang tinggi, daya saing yang kuat, serta kemampuan merespons variasi kondisi

lingkungan melalui plastisitas fenotipik yang tinggi (Shackleton dkk., 2017).

Salah satu spesies invasif yang termasuk dalam daftar 100 spesies invasif paling berbahaya di dunia karena kemampuannya membentuk tegakan monodominan yang padat, menghambat regenerasi vegetasi lokal, serta menurunkan keanekaragaman spesies pada habitat yang diinvasi adalah tanaman Kirinyuh (*Chromolaena odorata*). Kirinyuh termasuk tumbuhan semak dari famili Asteraceae yang berasal dari Amerika tropis dan saat ini telah menyebar

luas di kawasan Asia, Afrika, dan Oseania. *Chromolaena odorata* Selain mengganggu ekosistem alami, spesies ini juga menjadi gulma penting pada berbagai lahan pertanian dan perkebunan (Kato-Noguchi and Kato).

Keberhasilan invasi *C. odorata* diduga berkaitan erat dengan kemampuannya dalam memanfaatkan sumber daya lingkungan secara efisien. Salah satu faktor lingkungan yang berpengaruh besar terhadap pertumbuhan dan distribusi tumbuhan adalah ketersediaan cahaya. Intensitas cahaya menentukan laju fotosintesis, pertumbuhan biomassa, dan strategi alokasi sumber daya pada tumbuhan. Variasi Tingkat naungan dapat menyebabkan perubahan karakter fisiologis maupun anatomis daun sebagai bentuk respons terhadap kondisi lingkungan yang berbeda.

Pada lingkungan ternaungi, tumbuhan umumnya meningkatkan efisiensi penangkapan cahaya melalui perubahan kandungan pigmen fotosintetik dan karakteristik daun, sedangkan pada lingkungan terbuka tumbuhan harus mampu mengoptimalkan pemanfaatan cahaya yang melimpah sekaligus menghindari kerusakan akibat radiasi berlebih. Beberapa penelitian terdahulu menunjukkan bahwa *C. odorata* memiliki tingkat plastisitas fenotipik yang tinggi terhadap variasi lingkungan. Populasi invasif *C. odorata* dilaporkan menunjukkan respons yang lebih kuat terhadap perubahan intensitas cahaya dibandingkan populasi asalnya, termasuk perubahan biomassa, luas daun, dan efisiensi pemanfaatan cahaya. Tingginya plastisitas tersebut diduga menjadi salah satu faktor yang mendukung keberhasilan invasi spesies ini pada berbagai tipe habitat, mulai dari lahan terbuka hingga kawasan yang mengalami naungan vegetasi (Liao dkk, 2019).

Kandungan klorofil merupakan salah satu indikator fisiologis yang banyak digunakan untuk mengetahui respons tumbuhan terhadap perubahan lingkungan. Klorofil berperan penting dalam penyerapan energi cahaya selama proses fotosintesis, sehingga perubahan kandungan klorofil dapat menunjukkan kemampuan tumbuhan dalam

menyesuaikan diri terhadap variasi intensitas cahaya. Selain klorofil, karakteristik stomata, seperti kerapatan dan ukuran stomata dapat berubah sebagai respons terhadap kondisi lingkungan dan berpengaruh terhadap efisiensi fotosintesis serta penggunaan air oleh tumbuhan. Stomata merupakan struktur anatomis dalam mengatur pertukaran gas dan kehilangan air melalui proses transpirasi. Oleh karena itu, analisis kandungan klorofil dan karakteristik stomata dapat memberikan gambaran yang lebih komprehensif mengenai respons ekofisiologis tumbuhan terhadap kondisi habitat yang berbeda (Rindyastuti dkk., 2021).

Meskipun berbagai penelitian telah melaporkan bahwa *C. odorata* bersifat invasif dan memiliki kemampuan plastisitas fenotipik tinggi, namun penelitian yang secara khusus mengamati perbedaan kandungan klorofil dan kerapatan stomata *C. odorata* pada kondisi naungan yang berbeda, khususnya pada habitat lokal Indonesia, masih relatif terbatas. Sebagian besar penelitian sebelumnya lebih berfokus pada aspek pertumbuhan, biomassa, alelopati, atau karakteristik invasivitas secara umum (Kato-Noguchi and Kato, 2023).

Meskipun berbagai penelitian telah melaporkan pengaruh intensitas cahaya terhadap karakter fisiologis atau anatomi tumbuhan invasif, informasi mengenai respons *Chromolaena odorata* yang tumbuh pada habitat alami dengan tingkat naungan berbeda masih terbatas, khususnya penelitian yang mengkaji secara bersamaan kandungan klorofil dan karakteristik stomata sebagai indikator adaptasi terhadap variasi ketersediaan cahaya. Oleh karena itu, penelitian ini bertujuan untuk menganalisis kandungan klorofil dan kerapatan stomata *C. odorata* yang tumbuh pada kondisi ternaungi dan tidak ternaungi. Hasil penelitian ini diharapkan dapat memberikan informasi mengenai strategi adaptasi fisiologis dan anatomis *C. odorata* terhadap variasi intensitas cahaya serta memperkaya pemahaman tentang mekanisme yang mendukung keberhasilan invasinya pada berbagai tipe habitat.

METODE PENELITIAN

Penelitian ini dilakukan di laboratorium Botani, Jurusan Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Lampung. Penelitian dilakukan selama dua bulan (April-Mei) tahun 2026. Penelitian menggunakan Rancangan Acak Lengkap (RAL) dengan satu faktor, yaitu tingkat naungan yang terdiri atas dua taraf, yakni habitat ternaungi (N) dan habitat tidak ternaungi (TN). Sampel yang digunakan untuk uji kandungan klorofil dan kerapatan stomata pada penelitian ini berjumlah 36 daun yang di ambil dari 3 individu tanaman *Chromolaena odorata* pada kondisi ternaungi dan 3 individu tanaman *Chromolaena odorata* yang tidak ternaungi. Setiap taraf perlakuan terdiri atas tiga ulangan biologis, dan pada masing-masing ulangan dilakukan tiga kali pengukuran teknis (triplo).

Alat yang digunakan dalam penelitian ini meliputi spektrofotometer UV-Vis dengan rentang panjang gelombang 190–800 nm dan resolusi 1 nm, mikroskop cahaya binokuler dengan kemampuan pembesaran hingga 1000× (pengamatan dilakukan pada pembesaran 400×), serta neraca analitik dengan ketelitian 0,0001 g. Selain itu, digunakan pula peralatan gelas laboratorium standar seperti gelas ukur (kapasitas 10–100 mL), pipet volume (akurasi $\pm 0,01$ mL), tabung reaksi, flakon kuarsa untuk spektrofotometri, serta alat preparasi seperti mortar dan alu porselen, silet/stainless blade, kaca objek, dan kaca penutup. Bahan yang digunakan meliputi daun *Chromolaena odorata* yang diperoleh dari Kabupaten Pringsewu, etanol 95% dengan grade pro analysis (p.a.), akuades, larutan natrium hipoklorit komersial (Bayclin, $\pm 5\%$ NaOCl), larutan safranin 1%, gliserin, serta kertas saring Whatman No. 1.

Sampel daun *C. odorata* di ambil pada dua habitat yang berbeda yaitu pada habitat ternaungi dan tidak ternaungi. Pengambilan sampel dilakukan di wilayah Kabupaten Pringsewu, Lampung dengan suhu

lingkungan sekitar 26-28 °C. Pengambilan sampel daun dilakukan pada pukul 08.00-09.00 pada hari yang sama. Daun yang diambil merupakan daun ke 3-5 dari pucuk tanaman, karena daun pada posisi tersebut umumnya telah mencapai kematangan fisiologis (fully expanded leaves) sehingga kandungan klorofil, struktur stomata, dan aktivitas fotosintesis relatif stabil (Lichtenthaler dan Buschmann, 2001).

Analisis kandungan klorofil dilakukan dengan menimbang sampel daun sebanyak 0,1 gram digerus dengan menggunakan mortar dan alu yang telah diberi tambahan 10 ml alkohol 95%. Daun yang telah digerus kemudian disaring menggunakan kertas saring Whatman no.1 dan dimasukkan ke dalam flakon pada spektrofotometer, lalu ditutup rapat. Selanjutnya, filtrat yang diperoleh diukur absorbansinya pada panjang gelombang 648 nm dan 664 nm. Analisis kandungan klorofil dihitung dengan menggunakan rumus menurut Lichtenthaler dan Buschmann (2001), sebagai berikut.

$$\begin{aligned}\text{Klorofil a} &= 13,36 \lambda_{664} - 5,19 \lambda_{648} \text{ mg/l} \\ \text{Klorofil b} &= 27,43 \lambda_{648} - 8,12 \lambda_{664} \text{ mg/l} \\ \text{Klorofil total} &= 5,24 \lambda_{664} + 22,24 \lambda_{648} \text{ mg/l}\end{aligned}$$

Pengamatan stomata dilakukan dengan membersihkan permukaan daun dari debu dan kotoran menggunakan tisu, kemudian dilakukan penyayatan tipis secara melintang seluruh bagian daunnya menggunakan silet. Hasil sayatan direndam dengan kloroks (Bayclin) selama 5 menit dan dicuci dengan menggunakan aquades. Kemudian sayatan tersebut direndam dengan safranin 1% selama 1 menit untuk memberi warna dan dicuci kembali dengan aquades. Sayatan daun diletakkan kaca objek dan ditetesi gliserin untuk kemudian diamati di bawah mikroskop dengan pembesaran 400x. Pengamatan dibawah mikroskop bertujuan untuk mengetahui kerapatan stomata yang dihitung dengan rumus berikut:

$$\text{Kerapatan stomata} = \frac{\text{Jumlah stomata}}{\text{Luas bidang pandang stomata}}$$

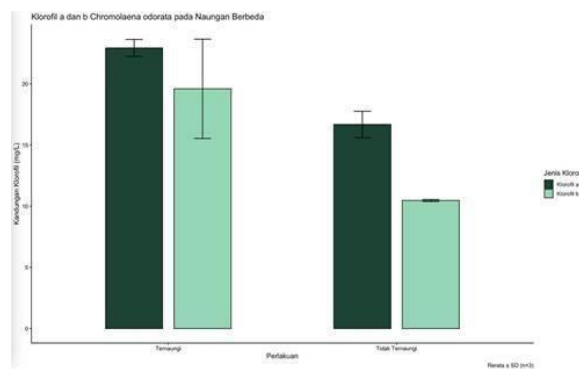
Bidang pandang yang digunakan pada perbesaran 400x dengan luas bidang pandang diukur menggunakan rumus:

$$\text{Luas bidang pandang} = \text{panjang} \times \text{lebar}$$

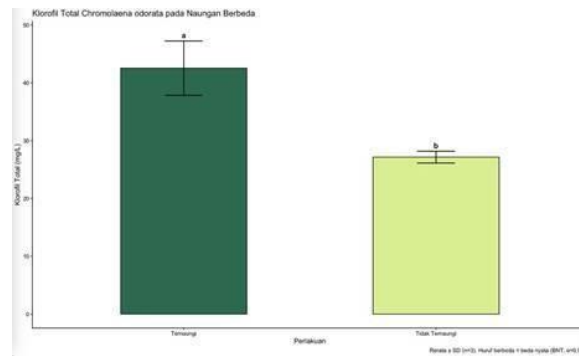
Data yang diperoleh selanjutnya dianalisis menggunakan analisis ragam (ANOVA) pada taraf signifikansi 5% dengan bantuan perangkat lunak R. HASIL DAN PEMBAHASAN

Berdasarkan hasil penelitian, kandungan klorofil *Chromolaena odorata* yang tumbuh pada kondisi ternaungi pada intensitas cahaya 1000-4500 Lux lebih tinggi dibandingkan tanaman yang tumbuh pada kondisi tidak ternaungi dengan intensitas cahaya 10.000-15.000 Lux. Hasil uji statistik menunjukkan bahwa perlakuan naungan berpengaruh nyata terhadap kandungan klorofil a ($p = 0,0011$), klorofil b ($p = 0,0176$), dan klorofil total ($p = 0,0052$). Sebaliknya, rasio klorofil a/b tidak berbeda nyata antarperlakuan ($p = 0,0517$), meskipun nilainya berada pada ambang batas

signifikansi. Berdasarkan uji BNT ($\alpha = 0,05$), tanaman pada kondisi ternaungi memiliki kandungan klorofil a, klorofil b, dan klorofil total yang secara nyata lebih tinggi, masing-masing sebesar 22,94 mg/L, 19,60 mg/L, dan 42,53 mg/L, dibandingkan tanaman pada kondisi tidak ternaungi yang masing-masing sebesar 16,68 mg/L, 10,47 mg/L, dan 27,15 mg/L (Gambar 1 dan Gambar 2). Sementara itu, rasio klorofil a/b pada kondisi ternaungi (1,20) tidak berbeda nyata dengan kondisi tidak ternaungi (1,59). Nilai koefisien keragaman (KK) berkisar antara 4,59%–19,09%, yang menunjukkan tingkat keragaman data dari sangat rendah hingga sedang. Nilai KK klorofil b yang relatif lebih tinggi (19,09%) mengindikasikan adanya variasi biologis antarulangan yang lebih besar pada parameter tersebut.



Gambar 1. Kandungan Klorofil a dan b *Chromolaena odorata* pada naungan yang berbeda



Gambar 2. Klorofil Total *Chromolaena odorata* pada naungan yang berbeda

Berdasarkan hasil analisis tersebut mengindikasikan bahwa peningkatan kandungan klorofil pada kondisi naungan merupakan respons fisiologis yang umum terjadi pada tumbuhan untuk meningkatkan efisiensi penangkapan cahaya ketika intensitas cahaya menjadi faktor pembatas. Pada kondisi ternaungi, tumbuhan cenderung mengalokasikan lebih banyak sumber daya pada pengembangan sistem pemanen cahaya sehingga efisiensi penangkapan foton dapat ditingkatkan (Schöttler dan Tóth, 2014).

Kandungan klorofil yang lebih tinggi pada habitat ternaungi mencerminkan kemampuan *C. odorata* dalam menyesuaikan sistem fotosintesisnya terhadap rendahnya ketersediaan cahaya. Salah satu bentuk penyesuaian tersebut adalah peningkatan kompleks antena fotosistem yang berfungsi menangkap energi cahaya secara lebih efisien. Dengan strategi ini, tumbuhan tetap mampu mempertahankan aktivitas fotosintesis meskipun intensitas cahaya yang diterima relatif rendah (Croce dan van Amerongen, 2020).

Berdasarkan gambar 1 juga diketahui bahwa peningkatan klorofil b relatif lebih besar dibandingkan peningkatan klorofil a. Hal itu dapat terjadi karena klorofil b merupakan komponen utama kompleks antena fotosintetik yang berfungsi memperluas spektrum cahaya yang dapat diserap oleh daun. Selain itu peningkatan kandungan klorofil b pada kondisi ternaungi juga merupakan mekanisme yang ditemukan pada tumbuhan yang mengalami keterbatasan cahaya karena dapat meningkatkan efisiensi pemanenan energi

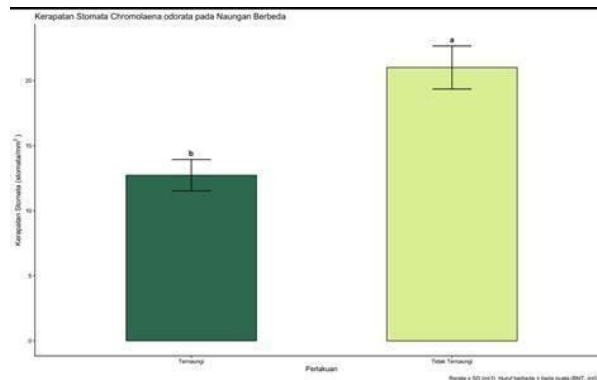
cahaya sebelum energi tersebut ditransfer ke klorofil a pada pusat reaksi fotosistem sehingga peningkatan klorofil b pada habitat ternaungi memungkinkan tumbuhan memanfaatkan cahaya secara lebih efisien dibandingkan apabila hanya mengandalkan klorofil a (Voitsekhovskaja dan Tyutereva, 2015).

Pola yang sama juga terlihat pada kandungan klorofil total. Hasil penelitian menunjukkan bahwa kandungan klorofil total pada habitat ternaungi mencapai sekitar 42,53 mg/L dan berbeda nyata dibandingkan habitat tidak ternaungi yang hanya sekitar 27,15 mg/L. Tingginya kandungan klorofil total pada habitat ternaungi menunjukkan bahwa *Chromolaena odorata* meningkatkan kapasitas fotosintetiknya melalui penambahan jumlah pigmen fotosintetik. Menurut Gommers dkk. (2013) peningkatan kandungan klorofil merupakan salah satu respons utama tumbuhan terhadap kondisi cahaya rendah karena cahaya menjadi faktor pembatas utama dalam fotosintesis. Dengan meningkatkan jumlah klorofil, daun mampu menyerap cahaya secara lebih efisien sehingga proses konversi energi dapat berlangsung secara optimal.

Kandungan klorofil total yang lebih tinggi menunjukkan kemampuan *Chromolaena odorata* dalam mengoptimalkan proses fotosintesis pada kondisi lingkungan yang berbeda. Fleksibilitas fisiologis tersebut memungkinkan spesies ini mempertahankan kemampuan pertumbuhan meskipun menghadapi variasi ketersediaan cahaya, sehingga berpotensi meningkatkan keberhasilannya dalam menginvasi berbagai tipe habitat.

Hal tersebut sejalan dengan penelitian Shi dkk. (2020) yang menyatakan bahwa *Chromolaena odorata* memiliki efisiensi pemanfaatan cahaya yang lebih tinggi dibandingkan beberapa spesies yang tumbuh bersamanya pada lingkungan bawah tegakan, sehingga mampu mempertahankan pertumbuhan meskipun intensitas cahaya berkurang. Selain itu, *Chromolaena odorata* juga diketahui memiliki mekanisme perlindungan terhadap intensitas cahaya tinggi sekaligus mampu beradaptasi pada kondisi naungan, menunjukkan tingkat plastisitas fisiologis yang tinggi (Huang dkk., 2024). Kemampuan meningkatkan kandungan klorofil pada

habitat ternaungi diduga menjadi salah satu faktor keberhasilan invasi *Chromolaena odorata*. Tingginya plastisitas fenotipik memungkinkan spesies ini tetap mempertahankan aktivitas fotosintesis dan pertumbuhan pada berbagai kondisi lingkungan (Richards dkk., 2006). Penelitian Quan dkk. (2011) menunjukkan bahwa populasi invasif *C. odorata* memiliki respons plastis terhadap perubahan intensitas cahaya melalui perubahan biomassa, luas daun, dan karakter fisiologis lainnya. Kemampuan tersebut memungkinkan spesies ini mengkolonisasi habitat terbuka maupun habitat dengan tingkat naungan yang relatif tinggi.

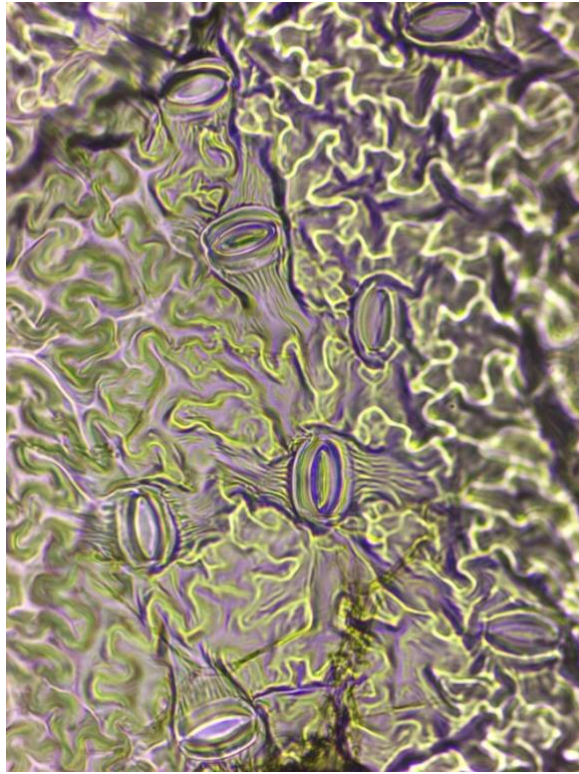


Gambar 3. Kerapatan stomata *Chromolaena odorata* pada naungan yang berbeda

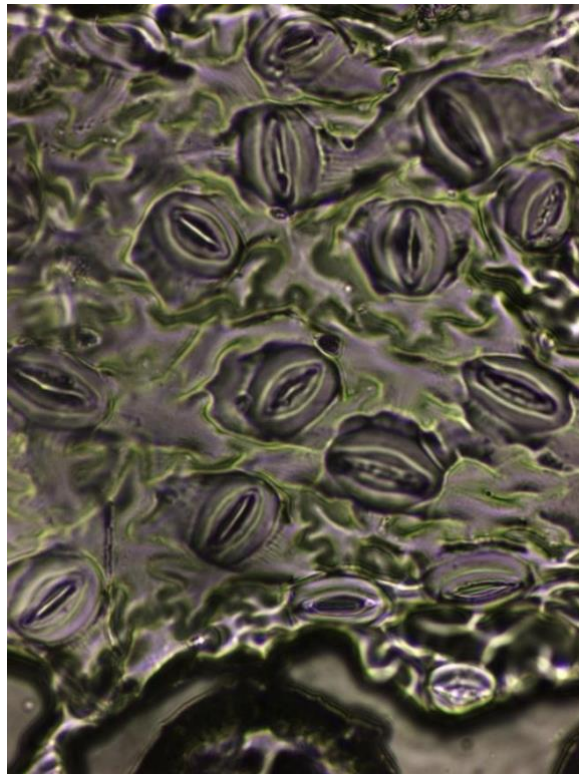
Perlakuan naungan berpengaruh sangat nyata terhadap kerapatan stomata daun *Chromolaena odorata* ($F = 49,052$; $p = 0,0022$) dengan koefisien keragaman (KK) sebesar 8,58%, yang menunjukkan keragaman data rendah. Berdasarkan hasil pengamatan (Gambar 3), tanaman pada kondisi tidak ternaungi memiliki kerapatan stomata sebesar 21,00 stomata/mm², yang nyata lebih tinggi dibandingkan tanaman pada kondisi stomata yang teramati relatif lebih sedikit. Kenampakan anatomi stomata daun pada kedua kondisi tersebut

ternaungi sebesar 12,73 stomata/mm². Dengan demikian, kondisi ternaungi menurunkan kerapatan stomata sebesar 39,39%.

Selain itu, variasi kerapatan stomata juga diikuti oleh perbedaan kenampakan anatomi stomata pada masing-masing kondisi. Pada kondisi tidak ternaungi, stomata tampak lebih banyak tersebar dalam bidang pandang, sedangkan pada kondisi ternaungi jumlah dapat diamati secara lebih jelas pada Gambar 4 (ternaungi) dan Gambar 5 (tidak ternaungi).



Gambar 4. Anatomi stomata daun *C. odorata* yang ternaungi



Gambar 5. Anatomi stomata daun *C. odorata* yang tidak ternaungi

Perbedaan tersebut menunjukkan bahwa *C. odorata* mampu melakukan penyesuaian anatomi daun sebagai respons terhadap variasi intensitas cahaya serta menunjukkan adanya pengaruh intensitas cahaya

terhadap pembentukan stomata. Peningkatan kerapatan stomata pada kondisi tidak ternaungi diduga berkaitan dengan pertukaran CO_2 yang lebih besar untuk mendukung laju fotosintesis pada intensitas cahaya yang lebih besar. Kondisi ternaungi cenderung mendorong

tanaman untuk mengurangi jumlah stomata sebagai bentuk efisiensi, karena laju fotosintesis relatif rendah dan kebutuhan CO₂ lebih sedikit. Hasil yang diperoleh sejalan dengan penelitian Bertolino dkk. (2019) yang menyatakan bahwa kerapatan stomata yang tinggi berkorelasi dengan kapasitas fotosintesis yang lebih besar pada lingkungan dengan intensitas cahaya tinggi.

Selain meningkatkan penyerapan CO₂, tingginya kerapatan stomata pada habitat terbuka juga berkaitan dengan kemampuan tumbuhan mengatur suhu daun melalui proses transpirasi. Pada kondisi radiasi matahari yang tinggi, suhu permukaan daun cenderung meningkat sehingga diperlukan mekanisme pendinginan untuk mencegah kerusakan fisiologis. Melalui pembukaan stomata, air dilepaskan ke atmosfer dalam bentuk uap air yang membantu menjaga suhu daun tetap berada pada kisaran optimum bagi aktivitas fotosintesis. Menurut Lawson dan Vialet-Chabrand (2019), hubungan antara kerapatan stomata, transpirasi, dan pengaturan suhu merupakan salah satu bentuk adaptasi penting tumbuhan terhadap lingkungan terbuka.

Dari perspektif ekologi invasif, kemampuan menyesuaikan kerapatan stomata terhadap kondisi habitat dapat menjadi salah satu faktor yang mendukung keberhasilan kolonisasi *C. odorata*. Pada habitat terbuka, peningkatan jumlah stomata mendukung laju fotosintesis yang tinggi dan pertumbuhan yang cepat. Sebaliknya, pada habitat yang lebih ternaungi, penurunan kerapatan stomata membantu mengoptimalkan penggunaan sumber daya tanpa mengorbankan efisiensi fisiologis. Fleksibilitas tersebut memungkinkan *C. odorata* tumbuh pada berbagai tipe habitat, mulai dari lahan terbuka hingga area yang mengalami naungan vegetasi (Kato-Noguchi dan Kato, 2023).

Berdasarkan perbedaan kandungan klorofil dan kerapatan stomata daun *C. odorata* pada kondisi

ternaungi dan tidak ternaungi menunjukkan bahwa adanya strategi untuk mengatasi kondisi lingkungan yang berbeda. Ketika cahaya menjadi faktor pembatas, investasi sumber daya lebih diarahkan pada pembentukan pigmen fotosintetik. Namun ketika cahaya tersedia melimpah, investasi lebih diarahkan pada peningkatan kapasitas difusi CO₂ melalui pembentukan stomata yang lebih banyak (Han dkk. 2021). Strategi semacam ini memungkinkan *C. odorata* mempertahankan efisiensi fotosintesis pada berbagai kondisi lingkungan. Kemampuan menyesuaikan kandungan klorofil dan kerapatan stomata sesuai kondisi habitat menunjukkan tingginya plastisitas ekofisiologis *C. odorata*. Plastisitas tersebut memungkinkan spesies ini tumbuh baik pada habitat terbuka maupun ternaungi, sehingga berpotensi menjadi salah satu mekanisme yang mendukung keberhasilan invasinya pada berbagai tipe ekosistem.

KESIMPULAN

Chromolaena odorata yang tumbuh pada habitat ternaungi menunjukkan kandungan klorofil a, klorofil b, dan klorofil total yang lebih tinggi dibandingkan habitat tidak ternaungi, sedangkan kerapatan stomata lebih rendah. Peningkatan kandungan klorofil pada kondisi ternaungi menunjukkan adanya strategi aklimasi fisiologis melalui optimalisasi sistem pemanen cahaya untuk meningkatkan efisiensi penangkapan energi pada kondisi cahaya terbatas. Sebaliknya, tingginya kerapatan stomata pada habitat terbuka menunjukkan penyesuaian anatomi yang mendukung peningkatan difusi CO₂ dan kapasitas fotosintesis pada intensitas cahaya yang lebih tinggi. Akan tetapi, parameter yang diamati hanya terbatas pada kandungan klorofil dan kerapatan stomata sehingga belum dapat menggambarkan secara menyeluruh respons ekofisiologis *Chromolaena odorata* terhadap variasi intensitas cahaya.

DAFTAR PUSTAKA

Bertolino, L. T., Caine, R. S., Gray, J. E. 2019. Impact

- of stomatal density and morphology on water-use efficiency in a changing world. *Front. Plant Sci.* 10: 1-11.
- Croce, R., dan van Amerongen, H. 2013. Light harvesting in photosystem II. *Photosynth. Res.* 116,(2-3).
- Gommers, C. M. M., Visser, E. J. W., St Onge, K. R., Voeseek, L. A. C. J., Pierik, R. 2013. Shade tolerance: when growing tall is not an option. *Trends Plant Sci.* 18(2): 65–71.
- Han, S.K., Kwang, J.M., Qi X. 2021. Stomatal Lineage Control by Developmental Program and Environmental Cues. *Front. Plant Sci.* 12:751852.
- Huang, L., Mengcheng, L., Liao, H., Liu, Z., Cai, H., Zhou, W., Xu, Z., Ouyang, K., Yang, W., Jian, S. 2024. High phosphorus availability and low light intensity reduce the competitive ability of the invasive plant *Chromolaena odorata* in tropical coral islands. *Biol. Invasions.* 26: 471-487.
- Kato-Noguchi, H., Kato, M. 2023. Evolution of the Secondary Metabolites in Invasive Plant Species *Chromolaena odorata* for the Defense and Allelopathic Functions. *Plants.* 12(3): 1-20.
- Lawson, T., & Violet-Chabrand, S. 2019. Speedy stomata, photosynthesis and plant water use efficiency. *New Phytology.* 221(1): 93–98.
- Liao, Z.Y., Scheepens J.F., Li, W.T., Wang, R.F., Zheng, Y.Z., Feng, Y.L. 2019. Biomass reallocation and increased plasticity might contribute to successful invasion of *Chromolaena odorata*. *Flora.* 256: 79-84.
- Lichtenthaler, H. K., Buschmann, C. 2001. Chlorophylls and Carotenoids: Measurement and Characterization by UV–VIS Spectroscopy. *Current Protocols in Food Analytical Chemistry.* 1(1): F2.1-F.26.
- Quan, G.M., Mao, D. J., Zhang, J. E., Xie, J.F. 2015. Response of invasive *Chromolaena odorata* and two coexisting weeds to contrasting irradiance and nitrogen. *Photosynthetica.* 53(3) :419-429.
- Richards, C.L., Bossdorf, O., Muth, N.Z., Gurevitch, J., & Pigliucci, M. 2006. Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. *Ecol. Lett.* 9(8): 981–993.
- Rindvastuti, R., Hapsari, L., Byun, C. 2021. Comparison of ecophysiological and leaf anatomical traits of native and invasive plant species. *Journal of Ecology Environment.* 45(4): 1-16.
- Schöttler, M. A., dan Tóth, S. Z. 2014.

