

ULASAN : POLITIK SIMBIOSIS FUNGI DAN TUMBUHAN

Ivan Permana Putra

Divisi Mikologi, Departemen Biologi, Institut Pertanian Bogor

Corresponding author: ivanpermanaputra@apps.ipb.ac.id

Abstract

Many mycologist believed that the successful history of plant invasion to the land was the result of co-evolutionary interaction between plant and fungi. The colonization of land by plants mainly depend on the fundamental biological evolution, among which was the symbiosis with fungi to enhance water and nutrient uptake. Untill today, most plants hold in symbioses with endophytic and mycorrhizal fungi in environment, and the consequences for plants vary broadly from mutualism to parasitism (plant fungal pathogen). Recently, scientist proved that some of those type of interactions poses dynamic situation which involving the agreement between host and its mycobion partner. Interestingly, the switching mechanism of the life style of the fungus from one state (mutualistic) to another (parasitic) and vice versa is potentially emerge. This review will highlight both the initial symbiosis process between plant and fungi, and how they maintain it.

Keywords: Fungi, plant, symbiosis, maintenance

PENDAHULUAN

Interaksi antara fungi dan tumbuhan telah terjadi sejak jutaan tahun yang lalu dalam berbagai bentuk simbiosis (Klings *et al.*, 2007). Endofit dan mikoriza merupakan bentuk interaksi yang saling menguntungkan baik untuk tumbuhan dan fungi, sementara beberapa kelompok fungi lainnya mengembangkan gaya hidup parasit terhadap tumbuhan. Endofit dan mikoriza telah diketahui memiliki banyak manfaat bagi tumbuhan, seperti jaminan ketersediaan hara-mineral-air, proteksi terhadap patogen, pemicu pertumbuhan, perbaikan sruktur tanah pada *rhizosfer*, resistensi terhadap kekeringan, dan lain sebagainya (Schulz & Boyle, 2005). Sebaliknya, sebagai organisme yang tidak memiliki perangkat fotosintesis, fungi mendapatkan pasokan karbon dari tumbuhan. Penelitian

sebelumnya menunjukkan bahwa setiap tumbuhan pasti memiliki setidaknya satu fungi endofit di dalam jaringannya (Petrini *et al.*, 1993; Gaylord *et al.*, 1996; Arnold & Lutzoni, 2007), sementara Read (1999) melaporkan bahwa hampir 80-90% tumbuhan di bumi bersimbiosis dengan mikoriza.

Putra *et al.* (2015) membuktikan bahwa perubahan lingkungan akibat aktivitas antropogenik menyebabkan pergeseran gaya hidup fungi endofit dan merupakan salah satu faktor pendorong munculnya parasit-parasit baru pada *Zingiberaceae*. Hal ini menunjukkan bahwa, interaksi yang terjadi antara tumbuhan dan fungi bersifat dinamis dan dipengaruhi oleh berbagai faktor, baik internal dari masing-masing organisme ataupun faktor yang berasal dari lingkungan.

Interaksi yang kompleks antara tumbuhan dan berbagai mikroorganisme pada daerah perakaran merupakan kunci awal terbentuknya simbiosis, baik yang menguntungkan ataupun yang merugikan untuk tumbuhan. Secara alami, tumbuhan secara konsisten mensekresikan polisakarida pada daerah *rhizosfer*nya. Hal ini bertujuan untuk memperbaiki struktur tanah sehingga memudahkan eksplorasi akar untuk mencari hara, air, dan nutrisi lainnya. Selain itu, polisakarida yang dihasilkan oleh tumbuhan juga merupakan *atraktan* untuk berbagai macam mikroba baik itu bakteri dan fungi yang juga diharapkan membantu siklus materi dan perbaikan struktur tanah. Beberapa fungi yang dianggap cocok serta kooperatif akan diseleksi dan diijinkan oleh tumbuhan untuk bersimbiosis mutualisme dengannya. Namun, sayangnya tidak semua mikroorganisme yang berada pada daerah perakaran tersebut bersifat menguntungkan bagi tumbuhan, beberapa fungi malah merupakan patogen yang mampu menginvasi jaringan tumbuhan dan mematikan inangnya.

Berbagai jenis molekul dan sinyal kimiawi yang kompleks menandai dimulainya seleksi dan kecocokan tumbuhan (yang dalam hal ini bertindak sebagai inang) terhadap calon *partner* mikobionnya. Beberapa tumbuhan bahkan

hanya mau bersimbiosis dengan fungi tertentu dan sebaliknya berlaku pula untuk fungi, hal inilah yang dikenal dengan istilah *obligat*. Sementara itu, beberapa tumbuhan ataupun fungi lainnya memiliki kisaran interaksi yang luas dan tidak terbatas pada satu atau dua *partner* tertentu saja. Oleh karena itu, tidak aneh jika di dalam jaringan tumbuhan bisa terdapat lebih dari satu mikobion, dan sebaliknya mikobion yang sama dapat ditemui pada berbagai inang tumbuhan dari spesies yang berbeda. Bentuk simbiosis menguntungkan yang ada pada interaksi tumbuhan dan fungi adalah endofit dan mikoriza. Secara umum, keduanya terspesialisasi menginvasi jaringan inang tanpa menyebabkan kerusakan ataupun gejala yang mengarah pada terbentuknya penyakit (Schulz & Boyle, 2005). Hubungan simbiosis yang stabil (homeostasis) antara tumbuhan dan fungi, serta kecocokan dan perjanjian wilayah kolonisasi fungi di dalam jaringan tumbuhan merupakan salah satu dinamika politik yang terjadi di antara kedua organisme ini.

Hingga saat ini sebagian besar ulasan mengenai interaksi antara fungi dan tumbuhan terutama yang ditulis dalam bahasa Indonesia lebih terfokus pada definisi dan manfaat mengenai endofit dan mikoriza untuk tumbuhan, serta penggunaannya sebagai agen biokontrol

untuk fungi patogen. Aspek-aspek terkait dinamika interaksi tumbuhan dan fungi masih jarang ditulis dalam sebuah ulasan. Oleh karena itu, tulisan ini akan mengulas bagaimana proses interaksi awal simbiosis tumbuhan dan fungi, bentuk interaksi yang terbentuk, aturan-aturan hak dan kewajiban yang harus ditaati bersama, bentuk-bentuk penyimpangan dari kesepakatan kedua belah pihak, serta dampaknya terhadap simbiosis tersebut.

METODE PENELITIAN

Informasi yang digunakan dalam penulisan ulasan ini diperoleh melalui studi pustaka publikasi sendiri dan peneliti lainnya. Penelusuran pustaka *online* dilakukan melalui laman akademik yang menyediakan jurnal ilmiah gratis dan berbayar, seperti *sciencedirect*, *researchgate*, *googlescholar*, dan lain-lain. Informasi dikumpulkan dengan menggunakan kata kunci yang berhubungan dengan penulisan ulasan ini, misalnya *plant-fungi symbiosis signalling*, *endophytic fungi*, *plant pathogenic fungi*, *mycorrhizal association*, *symbiosis maintenance*, *evolution* dan lain sebagainya.

Selanjutnya, informasi yang diperoleh kemudian dianalisis dan disintesis, serta disusun untuk menjelaskan pandangan penulis terkait dinamika interaksi tumbuhan dan fungi.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Dinamika Interaksi Fungi Endofit dan Tumbuhan

Fungi endofit dihipotesiskan telah bersimbiosis dengan tumbuhan sejak 400 juta tahun *yang* lalu (Krings *et al.*, 2007). Seperti halnya perkiraan jumlah total fungi yang ada di dunia, belum ada laporan yang komperhensif mengenai jumlah total dan persebaran endofit. Petrini (1991) mengestimasi terdapat lebih dari 1 juta spesies endofit yang ada berdasarkan perbandingan rasio tumbuhan dan fungi, dan kekayaan spesies endofit seharusnya lebih tinggi di negara tropis dibandingkan wilayah empat musim (Gamboa *et al.*, 2003). Fungi endofit diketahui menginfeksi tumbuhan melalui celah bukaan alami seperti stomata, mendegradasi dinding sel, ataupun masuk melalui luka pada jaringan inang (Porrás-Alfaro & Bayman, 2011). Endofit adalah fungi yang sebagian atau keseluruhan siklus hidupnya berada di dalam jaringan tumbuhan tanpa menyebabkan gejala penyakit. Sebagian besar endofit tidak membentuk spora ataupun sporokarp di dalam inangnya. Jika membentuk spora, umumnya stroma hanya dibentuk pada daerah bunga atau daun. Endofit bisa ditemukan pada organ akar, rimpang, batang, daun, bahkan bunga dari inangnya. Hal ini yang membedakan definisi endofit dan mikoriza (spesifik

hanya di akar). Sebagian besar laporan sebelumnya menunjukkan bahwa daun merupakan organ yang paling banyak mengandung endofit berdasarkan isolasi dengan menggunakan teknik sterilisasi permukaan (Glienne-Blanco *et al.*, 2002). Endofit sendiri memiliki kisaran inang yang luas dan bisa diisolasi dari lumut (Pressel *et al.*, 2008), paku (Olmo-Ruiz & Arnold, 2016), monokotiledon (Taylor *et al.*, 1999), konifer (Matjaz *et al.*, 2015), dan dikotiledon (Arnold *et al.*, 2001), serta bisa ditemukan pada berbagai macam tipe ekosistem, yaitu *Mangrove* (Kumaresan & Suryanarayanan, 2001), Hutan *Temperate* (Espinosa-Garcia & Langenheim 1990), daerah kering dan hutan tropis (Arnold *et al.*, 2001; Suryanarayanan *et al.*, 2003). Bahkan, beberapa peneliti melaporkan bahwa endofit juga bisa diisolasi dari liken (Suryanarayanan & Thirunavukkarasu, 2017), suatu bentuk simbiosis mutualisme antara alga dan fungi (terkadang alga, fungi, dan sianobakteria).

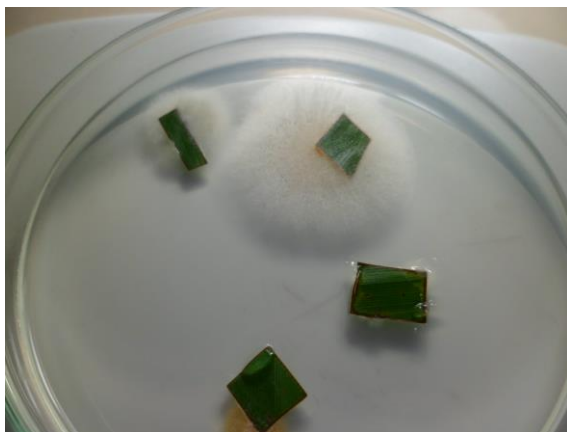
Fungi endofit umumnya membentuk infeksi sistemik dan mengkolonisasi jaringan secara intra dan *interseluler*. Sebagian besar endofit hanya membentuk hifa dalam jaringan inang, sehingga tidak memiliki struktur pembentuk spora yang mumpuni sebagai karakter identifikasi. Hal ini yang membuat inventarisasi karakter harus dilakukan dengan

mengisolasi endofit (**Gambar 1**) terlebih dahulu dari inangnya (Deckert *et al.*, 2001), walaupun faktanya tidak semua endofit bisa diisolasi pada media artifisial di laboratorium, sehingga munculah pendekatan metagenomik. Pada beberapa spesies endofit, inokulum diwariskan secara vertikal ke generasi berikutnya melalui biji. Endofit tumbuh di dalam jaringan inang dan mencapai ovul (bakal biji). Fungi endofit akan tumbuh ketika biji berkecambah.

Salah satu faktor kunci dalam keberhasilan pembentukam simbiosis endofit dan tumbuhan adalah kompatibilitas antara fungi dan inangnya. Hal ini melibatkan berbagai macam sinyal dan respon kemotaksis. Perbedaan mendasar antara endofit dan parasit berdasarkan wilayah kolonisasinya di dalam jaringan inang adalah endofit tidak pernah masuk ke wilayah endodermis ataupun *stele* (jaringan yang mengandung pembuluh) dari inangnya. Pertumbuhannya hanya sebatas pada daerah epidermis dan korteks dari jaringan tanaman saja. Hal ini sepertinya merupakan salah satu mekanisme inang dalam mengontrol *partner* simbiionnya. Daerah *stele* pada jaringan tumbuhan merupakan wilayah yang memiliki pembuluh angkut air dan hasil fotosintesis. Hampir bisa dipastikan bahwa fungi yang menerobos masuk dan

tumbuh pada daerah tersebut merupakan parasit. Fungi endofit juga tidak membentuk haustorium, yakni sejenis modifikasi hifa yang digunakan untuk menyerap nutrisi terutama pada fungi patogen.

Penelitian terbaru menunjukkan bahwa beberapa fungi endofit mampu merubah gaya hidupnya menjadi saprob (Promputtha *et al.*, 2010) dan juga parasit (Kogel *et al.*, 2006). Disisi lain, salah satu laporan dari Redman *et al.*, (1999) menunjukkan bahwa *Colletotrichum magna*, patogen pada tumbuhan *Cucurbitaceae*, menjadi fungi endofit pada tumbuhan non-*Cucurbitaceae*. Hal ini mengindikasikan adanya kondisi interaksi yang dinamis antara tumbuhan dan fungi. Fungi endofit merupakan organisme yang terkadang bersifat oportunis.



Gambar 1. Fungi endofit yang tumbuh dari jaringan sehat inang pada media PDA. Isolasi dilakukan dengan teknik sterilisasi permukaan

Sumber: Putra (2020) [Dokumentasi Penulis]

Manfaat yang diterima oleh kedua belah pihak akan terus terjaga jika dan hanya jika keseimbangan mengenai permintaan (*demand*) dari mikobion dan respon dari fitobion tetap terjaga (Kogel *et al.*, 2006). Jika keseimbangan tersebut berubah, maka gejala penyakit akan muncul dan tanaman menjadi sakit atau endofit akan dimatikan oleh sistem pertahanan inang jika inangnya kuat.

Dinamika Interaksi Tumbuhan dan Fungi Pembentuk Mikoriza

Mikoriza adalah istilah yang digunakan untuk menjelaskan keberadaan dua organisme berupa simbiosis antara akar tumbuhan dan fungi. Berdasarkan morfologi dan fisiologinya mikoriza dibedakan menjadi 7 (tujuh) kelompok (Brundrett, 2004). Namun, 2 (dua) kelompok besar yang umumnya dikenal adalah endomikoriza dan ektomikoriza. Tumbuhan pembentuk endomikoriza hampir seluruhnya bersifat obligat, berbeda halnya dengan fitobion ektomikoriza yang sebagian anggotanya bersifat fakultatif. Hal ini juga merupakan ciri dari cendawan pembentuk endomikoriza, dimana hampir seluruh anggotanya bersifat obligat, berbeda halnya dengan mikobion ektomikoriza dimana umumnya bersifat saprofit walaupun lemah, sehingga bisa hidup di luar inangnya. Karakteristik ini nampaknya merupakan produk dari hasil

evolusi simbiosis antara tumbuhan dan fungi yang telah berjalan dalam waktu yang lama bahkan sejak tumbuhan mulai mengkolonisasi daratan.

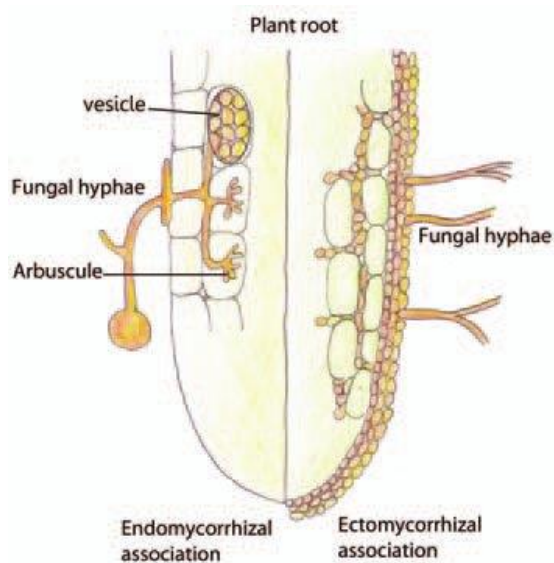
Fungi pembentuk endomikoriza mengkolonisasi jaringan akar inang secara intra dan interseluler, sedangkan ektomikoriza hanya interseluler (**Gambar 2**). Pada endomikoriza, fungi membentuk arbuskula sebagai tempat pertukaran nutrien dan air dari fungi dan gula hasil fotosintesis dari inang. Pada endomikoriza juga dibentuk struktur vesikula (**Gambar 3**), yakni modifikasi hifa yang berfungsi untuk menyimpan cadangan gula oleh fungi. Berbeda halnya dengan ektomikoriza, struktur modifikasi hifa yang digunakan untuk tempat pertukaran adalah Hartig net. Akar tumbuhan yang membentuk ektomikoriza juga mengalami perubahan menjadi lebih pendek, tebal, dan diselubungi hifa (dikenal dengan mantel). Fungi pembentuk ektomikoriza diketahui mampu membentuk tubuh buah di luar jaringan inang, seperti *Russula* dan *Lactarius*.

Secara umum, endofit, mikoriza, dan patogen masuk ke dalam jaringan tumbuhan melalui lubang alami dan atau menerobos dinding sel tumbuhan. Perbedaannya adalah pada respon inang terhadap keberadaan fungi tersebut. Jika inang memiliki kecocokan sinyal dengan calon mikobion mutualistiknya, maka

respon pertahanan inang akan ditekan untuk membiarkan fungi masuk. Namun, jika sistem pertahanan mendeteksi adanya fungi yang tidak dikehendaki (dalam hal ini patogen), maka tumbuhan umumnya memberikan respon pertahanan seperti membentuk kambium gabus pada daerah luka, memutus aliran air dan nutrisi di sekitar jaringan yang terinfeksi, hingga proses absisi atau kematian disengaja pada daerah yang terinfeksi. Namun, jika sistem pertahanan inang tidak mampu menghambat masuknya patogen, invasi akan terus berlangsung. Pada sebagian besar simbiosis mikoriza, terjadi pengenalan spesifik antara senyawa lektin dari cendawan dengan polisakarida dari akar tumbuhan. Baik pada mikobion mutualistik dan parasitik, kolonisasi dimulai ketika spora fungi berkecambah pada permukaan jaringan inang. Hifa yang muncul dari perkecambahan spora tersebut akan bermodifikasi menjadi struktur apresorium. Apresorium dengan kemampuannya menekan dinding sel tumbuhan secara fisik dan mekanis, serta dibantu oleh sekresi enzim yang mampu mendegradasi kutikula dan dinding sel inang, membuat hifa mampu masuk dan mulai mengkolonisasi jaringan tersebut. Pada endofit dan fungi pembentuk mikoriza, kolonisasi dibatasi oleh tumbuhan hanya sampai bagian korteks dalam, tanpa pernah mendekati daerah

endodermis dan jaringan pembuluh. Garcia-Garrido & Ocampo (2002) menjelaskan bahwa, bahkan pada kondisi simbiosis mutualistik pun, ekspresi dari gen sistem pertahanan inang tetap terjadi. Hal ini nampaknya dimaksudkan sebagai upaya dari inang untuk menjaga kestabilan interaksi yang ada.

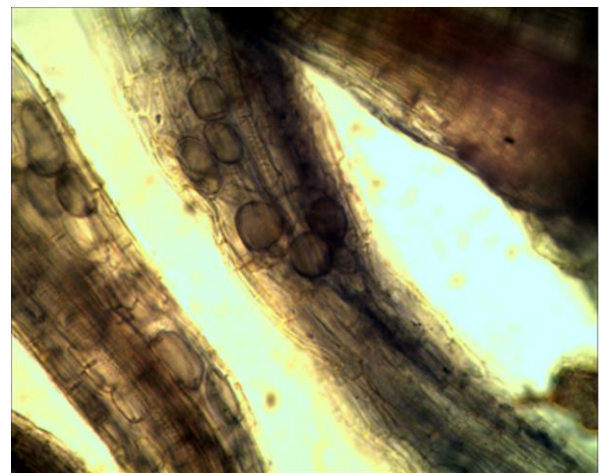
Endofit mengkolonisasi jaringan secara intra dan interseluler, sedangkan pada mikoriza bergantung pada tipenya, ada mampu mengkolonisasi secara interseluler saja, ataupun keduanya. Mekanisme pembagian kerja dalam interaksi inang dengan fungi pembentuk mikoriza pada prinsipnya tidak berbeda dengan endofit. Fungi membantu inang terutama untuk mensuplai air dan hara mineral dengan membuat struktur atau rizomorfe. Hal ini menjadi masuk akal



Gambar 2. Perbandingan kolonisasi fungi pembentuk endomikoriza dan ektomikoriza. **Sumber :** Taiz & Zeiger, Plant Physiology (2003).

modifikasi hifa *extraradical mycelium* karena perbandingan ukuran akar serabut dari tanaman yang paling kecil adalah hampir 100x lebih besar dari ukuran hifa fungi. Hal ini membuat eksplorasi nutrisi dan air oleh hifa menjadi sangat efektif. Sebagai kompensasi atas kerjanya, fungi mendapatkan tempat tinggal dan sumber karbon hasil fotosintesis sekitar 8-17% dari tanaman inangnya (Hobbie & Hobbie, 2006).

Menariknya, polisakarida yang diberikan oleh tumbuhan diubah oleh fungi menjadi bentuk yang tidak larut (manitol, trehalosa, dan glikogen) sehingga tidak bisa diambil lagi oleh tumbuhan dalam keadaan tertentu. Hal ini merupakan salah satu aspek penting untuk menghindari monopoli sumberdaya dan menjaga keberlanjutan simbiosis mikoriza.



Gambar 3. Vesikula dari mikoriza arbuskula yang diamati pada akar rumput-rumputan. Perbesaran 400x **Sumber:** Putra (2020) [Dokumentasi Penulis].

Berbagai penelitian membuktikan bahwa mikoriza merupakan simbiosis mutualisme yang akan berlangsung dalam jangka waktu yang lama dan stabil, meskipun beberapa peneliti mengklaim perubahan mikoriza arbuskula menjadi parasite tetapi hal tersebut nampaknya tidak memiliki data dan argumen yang kuat (Purin & Rilig, 2008). Hal ini juga sepertinya diperkuat dengan fakta bahwa beberapa tumbuhan merupakan fitobion obligat terhadap fungi pembentuk mikoriza, dan berlaku sebaliknya. Hal ini dapat membuat interaksi yang terbentuk lebih stabil dan konsisten dibandingkan dengan bentuk simbiosis endofit. Laporan terbaru dari Friede *et al.* (2016) menyimpulkan bahwa faktor nutrisi dan lingkungan tidak menyebabkan keseimbangan simbiosis mikoriza menjadi terganggu. Namun mereka berasumsi bahwa, kemungkinan perubahan gaya hidup fungi pembentuk mikoriza bisa terjadi jika lemahnya kontrol inang terhadap regulasi hak dan kewajiban yang telah disepakati bersama dengan mikobionnya. Hal ini diperkuat dengan adanya fakta dari *Rhizoctonia solani* yang merupakan fungi patogen pada gandum, tomat, dan berbagai tanaman pertanian lainnya, namun menjadi mikobion pembentuk mikoriza pada anggrek (Carling *et al.*, 1999). Diketahui anggrek menghasilkan senyawa fenolik, yakni

berupa bahan anti fungi yang mampu mengontrol pertumbuhan *R. solani* sehingga tidak menjadi patogen.

Dinamika Interaksi Fungi Parasit dan Tumbuhan

Di alam, telah diketahui bahwa sebenarnya tumbuhan memiliki mekanisme pertahanan yang mumpuni dalam menangkal berbagai macam patogen. Namun pengaturan mengenai ekspresi perangkat tersebut untuk membedakan simbiosis yang menguntungkan ataupun merugikan bagi tumbuhan masih menjadi hal yang terus diteliti hingga saat ini (Staskawicz, 2001). Kecocokan antara sekret metabolit dari tumbuhan dan reseptor spesifik dari fungi akan menentukan arah tipe interaksi yang akan terbentuk. Berdasarkan derajat ketergantungannya terhadap inang, patogen dapat dibedakan menjadi obligat dan fakultatif. Patogen obligat hanya mampu hidup di dalam jaringan inang, dan pada banyak kasus, inangnya tetap dibiarkan hidup. Sementara patogen fakultatif umumnya hidup sebagai saprob di tanah dan berubah menjadi parasit ketika menemukan inang yang rentan. Proses infiltrasi patogen ke dalam inang tidak jauh berbeda dengan endofit dan mikoriza. Patogen juga mampu masuk melalui lubang bukaan alami seperti stomata, lentisel, jaringan yang luka, dan termasuk jaringan yang sehat. Ketika telah

masuk ke dalam jaringan inang, fungi patogen akan membentuk haustorium, yakni modifikasi dari hifa untuk menyerap nutrisi dari inang, dan pada beberapa patogen juga membentuk struktur mikrosklerotia (**Gambar 4**) yakni struktur rehat yang memiliki peranan penting dalam mensuplai inokulum untuk menginfeksi tumbuhan.

Berdasarkan sumber dan cara memperoleh nutrisinya, patogen dibedakan menjadi saprotrof, biotrof, dan nekrotrof. Patogen saprotrof memperoleh bahan organik dari organisme yang telah mati, umumnya fungi tipe ini memiliki pola hidup yang fakultatif. Sementara itu patogen biotrof mendapatkan nutrisi dari jaringan inang yang hidup. Inangnya dibiarkan hidup untuk mensuplai nutrisi kepada patogen, dan nampaknya fungi dengan sengaja menjaga supaya inangnya tetap hidup dan bisa untuk terus dieksploitasi. Kelompok fungi ini tidak menghasilkan toksin, namun menghasilkan berbagai macam efektor untuk menekan mekanisme pertahanan inang (Perfect & Green, 2001). Patogen seperti ini umumnya merupakan kelompok patogen obligat. Jika pada akhirnya inang mati, maka fungi patogen juga akan mati atau berpindah ke fase dorman sampai menemukan inang berikutnya. Di sisi lain, patogen nekrotrof memperoleh nutrisi dari inang yang dibunuhnya dan kemudian

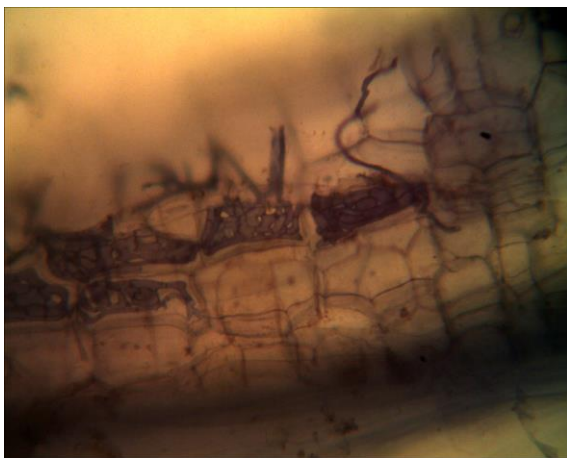
berperilaku sebagai saprofit. Kelompok fungi ini menggunakan kombinasi toksin, enzim pendegradasi dinding sel, dan *reactive oxygen species* (ROS) untuk membunuh inangnya (Wang *et al.*, 2014).

Ada jarak yang sangat sempit antara definisi fungi endofit dan parasit. Banyak penelitian telah membuktikan perubahan gaya hidup fungi endofit menjadi parasit, saprofit dan sebaliknya (Grigoriev, 2013). Endofit juga sering dimaknai sebagai patogen yang laten dikarenakan pada saat tidak menyebabkan gejala ataupun penyakit, fungi tersebut masih dikategorikan sebagai mikobion yang mutualistik. Namun, perubahan interaksi inang-fungi (faktor internal) dan faktor eksternal (lingkungan) diketahui menyebabkan ketidakseimbangan pada simbiosis yang terbentuk. Beberapa fungi mampu berubah menjadi parasit pada inang yang ditempatinya. Stracke *et al.* (2002) dan Giraldo & Valent (2013) melaporkan bahwa mutasi pada gen tertentu dari patogen ataupun reseptor dari tumbuhan akan merubah resistensi dari tumbuhan terhadap *partner* mikobionnya. Putra *et al.* (2015) membuktikan bahwa beberapa fungi yang dilaporkan sebelumnya sebagai patogen, juga merupakan endofit pada tanaman yang sehat.

Lebih lanjut, mereka juga mengkonfirmasi terjadinya perubahan

komunitas fungi endofit sebagai akibat proses domestikasi *Zingiberaceae* yang dilakukan. Beberapa spesies diketahui hilang dari inangnya saat dipindahkan ke tempat domestikasi. Namun di sisi lain, beberapa spesies baru yang tidak ditemukan pada inang liarnya, muncul pada tempat budidaya, dan menariknya spesies-spesies tersebut merupakan fungi patogen tumbuhan. Hal ini tentunya merupakan sesuatu yang harus dipertimbangkan dalam melakukan domestikasi tumbuhan (Putra *et al.*, 2015).

Interaksi dinamis antara tumbuhan dan fungi menandakan terjadinya koevolusi yang paralel diantara keduanya (Zelinger *et al.*, 2016). Patogen akan selalu mencari cara yang efektif untuk menginvasi inang dan sebaliknya tumbuhan mengembangkan sistem deteksi dan pertahanan diri yang mumpuni dari serangan patogen.



Gambar 4. Hifa internal dan mikrosklerotia dari fungi patogen pada akar rumput-rumputan. Perbesaran 400x

Sumber: Putra (2020) [Dokumentasi Penulis].

KESIMPULAN

Interaksi antara tumbuhan dan fungi bersifat dinamis. Bentuk simbiosis yang terbentuk ditentukan berdasarkan kompatibilitas dan kecocokan antara kedua belah pihak. Keberlanjutan, keseimbangan, dan perubahan simbiosis (mutualistik menjadi parasitik dan sebaliknya) bergantung kepada pengaturan mekanisme kontrol, hak, dan kewajiban dari tumbuhan sebagai inang dan fungi sebagai rekan mikobion, serta mekanisme koevolusi bersama yang paralel antara keduanya.

DAFTAR PUSTAKA

- Arnold AE & Lutzoni F. 2007. Diversity and host range of foliar fungal endophytes: are tropical leaves biodiversity hotspots? *Ecology*, 88(3): 541-549. <https://doi.org/10.1890/05-1459>
- Arnold AE, Maynard Z & Gilbert GS. 2001. Fungal endophytes in dicotyledonous neotropical trees: patterns of abundance and diversity. *Mycological Research*, 105(12): 1502-1507. <http://dx.doi.org/10.1017/s0953756201004956>
- Brundrett M. 2004. Diversity and classification of mycorrhizal associations. *Biological Reviews*, 79(3): 473-495. <http://dx.doi.org/10.1017/s1464793103006316>
- Carling DE, Pope EJ, Brainard KA, & Carter DA. 1999. Characterization of Mycorrhizal Isolates of *Rhizoctonia solaniformis* from an Orchid, Including AG-12, a New Anastomosis Group.

- Phytopathology*, 89(10): 942-946. doi:10.1094/phyto.1999.89.10.942
- Deckert RJ, Melville LH, & Peterson RL. 2001. Structural feature of a *Lophodesmium* endophyte during the cryptic life-cycle phase in the foliage of *Pinus strobus*. *Mycological Research*, 105: 991-997.
- Del Olmo-Ruiz M & Arnold AE. 2016. Community structure of fern-affiliated endophytes in three neotropical forests. *Journal of Tropical Ecology*, 33(1): 60–73. <http://dx.doi.org/10.1017/s0266467416000535>
- Espinosa-Garcia FJ & Langenheim JH. 1990. The endophytic fungal community in leaves of a coastal redwood population diversity and spatial patterns. *New Phytologist*, 116(1): 89-97. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00513.x>
- Friede M, Unger S, Hellmann C & Beyschlag W. 2016. Conditions Promoting Mycorrhizal Parasitism Are of Minor Importance for Competitive Interactions in Two Differentially Mycotrophic Species. *Frontiers in Plant Science*, 7. doi:10.3389/fpls.2016.01465.
- Gamboa MA, Laureano S, & Bayman P. 2003. Measuring diversity of endophytic fungi in leaf fragments: Does size matter? *Mycopathologia*, 156: 41-45. <https://doi.org/10.1023/A:1021362217723>
- Garcia-Garrido JM & Ocampo JA. 2002. Regulation of the plant defence response in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *JExpBot*, 53:1377–1386.
- Gaylord ES, Preszler RW & Boecklen WJ. 1996. Interactions between host plants, endophytic fungi, and a phytophagous insect in an oak (*Quercus grisea* x *Q. gambelii*) hybrid zone. *Oecologia*, 105(3): 336-342. <http://doi.org/10.1007/bf00328736>.
- Giraldo MC & Valent B. 2013. Filamentous plant pathogen effectors in action. *Nat Rev Microbiol*, 11:800-814.
- Glienke-Blanco C, Aguilar-Vildoso CI, Vieira M LC, Barroso PAV & Azevedo JL. 2002. Genetic variability in the endophytic fungus *Guignardia citricarpa* isolated from citrus plants. *Genetics and Molecular Biology*, 25(2): 251-255. <https://doi.org/10.1590/s1415-47572002000200021>
- Grigoriev IV. 2013. *Fungal Genomics for Energy and Environment. Genomics of Soil and Plant-Associated Fungi*. 11–27. New York : Springer. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-642-39339-6_2
- Hobbie JE & Hobbie EA. 2006. ¹⁵N in symbiotic fungi and plants estimates nitrogen and carbon flux rates in arctic tundra. *Ecology*, 87: 816-822. doi:10.1890/0012-9658(2006)87[816:NISFAP]2.0.CO;2
- Kogel KH, Franken P & Hückelhoven R. 2006. Endophyte or parasite – what decides? *Current Opinion in Plant Biology*, 9(4): 358–363. <http://dx.doi.org/10.1016/j.pbi.2006.05.001>
- Krings M, Taylor TN, Hass H, Kerp H, Dotzler N & Hermsen EJ. 2007. Fungal endophytes in a 400-million-year-old land plant: infection pathways, spatial distribution, and host responses. *New Phytologist*, 174(3): 648-657. doi:10.1111/j.1469-8137.2007.02008.x.
- Kumaresan V & Suryanarayanan TS. 2001. Occurrence and distribution of endophytic fungi in a *Mangrove* community. *Mycological Research*, 105(11): 1388–1391. <http://dx.doi.org/10.1017/s0953756201004841>
- Lazar T & Zeiger E. Plant physiology. 3rd edn. *Annals of Botany*, 91(6): 750-751.

- <http://dx.doi.org/10.1093/aob/mcg079>
- Matjaz R, Matic T, Damjan J, Borut S & Samo K. 2015. Antibacterial activity of endophytic fungi isolated from conifer needles. *African Journal of Biotechnology*, 14(10): 867-871. doi:10.5897/ajb2014.14387
- Perfect SE & Green JR. 2001. Infection structures of biotrophic and hemibiotrophic fungal plant pathogens. *Mol Plant Pathol*, 101-108
- Petrini O, Sieber TN, Toti L & Viret O. 1993. Ecology, metabolite production, and substrate utilization in endophytic fungi. *Nat. Toxins*, 1: 185-196. <https://doi.org/10.1002/nt.2620010306>
- Petrini O. 1991. *Fungal Endophytes of Tree Leaves*. In: Andrews J.H., Hirano S.S. (eds) *Microbial Ecology of Leaves*. Brock/Springer Series in Contemporary Bioscience. New York: Springer.
- Porras-Alfaro A & Bayman P. 2011. Hidden Fungi, Emergent Properties: Endophytes and Microbiomes. *Annual Review of Phytopathology*, 49(1): 291-315. doi:10.1146/annurev-phyto-080508-081831
- Pressel S, Ligrone R, Duckett JG & Davis EC. 2008. A novel ascomycetous endophytic association in the rhizoids of the leafy liverwort family, *Schistochilaceae* (*Jungermanniiidae*, *Hepaticopsida*). *American Journal of Botany*, 95(5): 531-541. doi:10.3732/ajb.2007171
- Prompttha I, Hyde KD, McKenzie EHC, Peberdy JF & Lumyong S. 2010. Can leaf degrading enzymes provide evidence that endophytic fungi becoming saprobes? *Fungal Diversity*, 41(1): 89-99. doi:10.1007/s13225-010-0024-6
- Purin S & Rillig MC. 2008. Parasitism of arbuscular mycorrhizal fungi: reviewing the evidence. *FEMS Microbiology Letters*, 279(1): 8–14. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.01007.x>
- Putra IP, Rahayu G & Hidayat I. 2015. Impact of domestication on the endophytic fungal diversity associated with wild *Zingiberaceae* at Mount Halimun Salak National Park. *HAYATI Journal of Biosciences*, 22(4): 157-162. <https://doi.org/10.1016/j.hjb.2015.10.005>
- Read DJ. 1999. Mycorrhiza- *The State of the Art*. *Mycorrhiza*, pp.3–34. http://dx.doi.org/10.1007/978-3-662-03779-9_1
- Redman RS, Ranson JC & Rodriguez RJ. 1999. Conversion of the pathogenic fungus *Colletotrichum magna* to a nonpathogenic, endophytic mutualist by gene disruption. *Mol Plant Microbe Interact*, 11:969-975.
- Schulz B & Boyle C. 2005. The endophyte continuum. *Mycological Research*, 109(6): 661-686. <https://doi.org/10.1017/S095375620500273X>
- Staskawicz BJ. 2001. Genetics of plant-pathogen interactions specifying plant disease resistance. *Plant Physiol*, 125:73-6.
- Stracke S, Kistner C, Yoshida S, Mulder L, Sato S, Kaneko T & Parniske M. 2002. A plant receptor-like kinase required for both bacterial and fungal symbiosis. *Nature*, 417(6892): 959-962. doi:10.1038/nature00841.
- Suryanarayanan TS & Thirunavukkarasu N. 2017. Endolichenic fungi: the lesser known fungal associates of lichens. *Mycology*, 8(3): 189–196. <http://dx.doi.org/10.1080/21501203.2017.1352048>
- Suryanarayanan TS, Govindan V & Murali Thokur Sreepathy. 2003. Endophytic fungal communities in leaves of tropical forest trees: Diversity and distribution patterns. *Current Science*, 85 (4) : 489-492.

- Taylor JE, Hyde KD & Jones EBG. 1999. Endophytic fungi associated with the temperate palm, *Trachycarpus fortunei*, within and outside its natural geographic range. *New Phytologist*, 142(2): 335-346. [http://dx.doi.org/10.1046-j.1469-8137.1999.00391.x](http://dx.doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00391.x)
- Wang X, Jiang N, Liu J, Liu W & Wang GL. 2014. The role of effectors and host immunity in plant-necrotrophic fungal interactions. *Virulence*, 5(7): 722-732. doi:10.4161/viru.29798.
- Zeilinger S, Gupta VK, Dahms TES, Silva RN, Singh HB, Upadhyay RS & Nayak SC. 2015). Friends or foes? Emerging insights from fungal interactions with plants. *FEMS Microbiology Reviews*, 40(2): 182-207. doi:10.1093/femsre/fuv045.