

Memahami Komunikasi Tumbuhan-Tanah dalam Areal Rhizosfir untuk Optimasi Pengelolaan Lahan

Understanding Underground-Plants Communication to Optimize Land Management

Enny Widyati

Pusat Penelitian dan Pengembangan Hutan, Jl. Gunung Batu No. 5, Bogor 16610. Email: enny_widyati@yahoo.com

Diterima 1 Januari 2017; Direview 17 April 2017; Disetujui dimuat 7 Juli 2017

Abstrak. Seperti halnya dunia manusia, tumbuhan juga mengembangkan sistem komunikasi untuk mencapai kesejahteraan hidupnya. Bahasa yang digunakan adalah senyawa kimia yang diproduksi oleh eksudat akar. Tumbuhan merupakan inisiator karena mereka yang memiliki tujuan untuk apa komunikasi dibangun. Tumbuhan mengeluarkan eksudat akar untuk memanggil atau untuk mengusir mikroba yang diinginkan. Tumbuhan mengirim surat undangan pada beberapa mikroba dengan mensekresikan eksudat akar. Untuk membangun asosiasi mikoriza tumbuhan mengeluarkan gula, asam amino dan strigolakton. Hal tersebut akan dibalas oleh fungi dengan mengeluarkan senyawa flavonoid yang menunjukkan spesifikasi jenis inang-mikoriza. Hadirnya senyawa flavonoid merupakan undangan bagi rhizobium pada tanaman legum untuk membangun asosiasi. Tumbuhan akan menyeleksi rhizobium yang akan diajak berasosiasi dengan mensekresikan senyawa kanavanin yang bersifat toksik. Kesalahan dalam mengeluarkan eksudat akar merupakan surat undangan yang keliru bagi tumbuhan. Dosis senyawa strigolakton yang terlalu rendah tidak akan dapat membentuk asosiasi mikoriza tetapi yang berkembang adalah patogen. Walaupun tumbuhan menghasilkan senyawa fitoantispin untuk mencegah serangan patogen dan fitoaleksin ketika patogen sudah menginfeksi. Komunikasi akar dengan akar tumbuhan lain dilakukan dengan menghasilkan senyawa alelopati untuk membatasi pertumbuhan akar di sekelilingnya yang dianggap sebagai pesaing. Tanaman invasif atau gulma umumnya selain menghasilkan alelopati juga memproduksi katekin yang dapat membunuh mikroba menguntungkan pada tumbuhan setempat. Akibatnya tumbuhan lokal akan rentan terhadap serangan penyakit dan berujung pada kematian. Selain alelopati, untuk merespon kehadiran tetangganya tumbuhan juga menghasilkan senyawa glukosinolat yang jumlahnya makin meningkat sejalan dengan tingginya biodiversitas vegetasi. Senyawa ini merupakan senyawa beracun bagi patogen, sehingga tumbuhan yang dibudidayakan dengan pola monokultur menjadi rentan terhadap penyakit. Oleh karena itu agar tanah tetap memiliki kandungan senyawa glukosinolat yang memadai serta tetap memelihara kondisi rhizosfir yang dinamis perlu dilakukan pergiliran tanaman varietas lokal setelah beberapa rotasi tanaman.

Kata kunci: Eksudat Akar / Komunikasi / Mikroba / Perakaran / Tanaman Bertetangga

Abstract. Similar to human, plants also develop a communication system to achieve their prosperity. Plants utilize chemical compounds of their root exudates as the "language". Plants are the initiator of communications, since they define the purposes of building communication. Root exudates are released either to attract or to deminish the soil microbes target as an "invitation letter" to some microbes. To build a mycorrhizal association, for examples, plants issue sugars, amino acids and strygalactones to the rhizosphere. Fungi will reply the invitation by secreting flavonoid compounds that determine host-mycorrhizal specifications. The presence of flavonoids is another invitation to rhizobia to establish association in legume rhizosphere. Plants will select attracted bacteria to build the most host-specific rhizobium association by secreting canavanine compounds that are toxic to non-target rhizobia. Occasionally, an error happened in issuing invitation. When plant release strygalactone in a very low dosages, it will be failure to build mycorrhizal associations otherwise pathogen colonizations, although plants produce either phytoantispine to prevent pathogens infection or phytoalexin to counter infected pathogens. Communication among roots of neighboring plants is conducted by producing allelopathy compound to limit root growth of the competitors. Invasive plants or weeds generally also produce catechine compounds over the allelophaty that will eliminate soil beneficial microbes of the indigenous plants. As a result, the native plants will be vulnerable to disease and lead to distinct. Responding to the presence of neighboring roots, plants also produce glucosinolate compounds. Glucocynolate concentration will be increased in line with the richness of vegetation biodiversity. These compounds are toxic to the pathogen, which is why plants cultivated in monoculture become more susceptible to disease. Furthermore, to improve soil glucocynolate and to manage the dynamics in the rhizosphere, need to a shift cultivation after several rotations of a commodity with the local varieties.

Keywords: Exudates / Communication / Microbe / Roots / Neighboring Plants

PENDAHULUAN

Tumbuhan merupakan bagian yang sangat penting dalam ekosistem daratan. Sebagai produsen mereka merupakan penyedia makanan bagi kehidupan di muka bumi. Melalui tumbuhan, gas karbon dioksida dan larutan unsur hara dalam tanah diubah menjadi sumber makanan yang diperlukan oleh seluruh hewan dan manusia. Bagian tumbuhan yang memiliki peranan penting dalam proses penyediaan makanan adalah daun dan akar. Akar berfungsi untuk mengambil dan mengangkut air dan unsur hara dari dalam tanah, adapun daun merupakan tempat untuk memproses menjadi sumber makanan.

Selain berperan untuk mengambil unsur hara dan menjangkarkan tumbuhan ke dalam tanah, akar juga secara aktif mengeluarkan berbagai macam senyawa yang disebut eksudat akar ke lingkungan tanah. Jumlah dan macam eksudat akar yang dilepaskan ditentukan

oleh jenis, umur dan faktor luar baik biotik maupun abiotik (Badri dan Vivanco 2009) (Tabel 1). Dalam proses ini tumbuhan muda menyumbangkan 30-40% dari total fotosintatnya ke dalam tanah (Bais *et al.* 2006).

Seperti halnya organisme lainnya, tumbuhan juga berkomunikasi dengan makhluk hidup lain di sekelilingnya. Tumbuhan merupakan organisme yang tidak dapat berpindah tempat, akarlah yang mengembangkan mekanisme komunikasi dengan organisme lain di sekitarnya. Semua interaksi tersebut difasilitasi oleh pertukaran senyawa kimia antara tumbuhan dengan organisme lain di rhizosfir. Akar tumbuhan akan mempengaruhi lingkungan sekitarnya karena akar secara terus menerus mengeluarkan eksudat untuk berkomunikasi secara efektif dengan organisme tanah di sekelilingnya (Badri *et al.* 2009).

Mikroba merupakan komunitas terbesar di rhizosfir yang struktur dan komposisinya akan berbeda

Tabel 1. Senyawa organik dan enzim pada eksudat akar dan fungsinya di rhizosfir

Table 1. Content and function of organic compounds and enzymes in the rhizosphere

Kelompok senyawa	Komponen	Fungsi
Gula	arabinosa, deoksiribosa, fruktosa, galaktosa, glukosa, maltosa, oligosakarida, rafinosa, rhamnosa, ribosa, sukrosa, xilosa, manitol, polisakarida kompleks	Pelumas akar menembus tanah, melindungi dari serangan patogen, perangkap kimia (<i>chemoattractants</i>); pemacu pertumbuhan mikroba
Asam Amino dan Amida	20 asam amino proteogenik, γ -asam amino butirrat, sistasionin, sistin, homoserin, asam mugenat, ornitin, fitosiderofot, betain, stakidrin,	Menghambat pertumbuhan akar; memacu pertumbuhan mikroba; (<i>chemoattractants</i>), pelindung cairan sel akar (<i>osmoprotectants</i>); pengikat besi (<i>iron scavengers</i>).
Asam alifatik	asetat, asetonat, asonitat, aldolat, butirrat, sitrat, eritronat, formiat, fumarat, glukonat, glutarat, glikonat, isositrat, laktat, maleat, malat, malonat, oksalat, oksaloasetat, oksaloglutarat, piscidat, propionat, piruvat, sikimat, suksinat, tartrat, tetronat, valerat	Pengatur pertumbuhan tanaman, <i>chemoattractants</i> (pemerangkap kimia)
Fenol	Flavanol, flavon, flavanon, antosianin, isoflavonoid, asetosiringon	Pengatur pertumbuhan, interaksi alelopati, pertahanan tanaman, fitoaleksin, <i>chemoattractants</i> , inisiasi legum-rhizobium, interaksi mikoriza arbuskula, pemacu pertumbuhan mikroba
Asam lemak	linoleat, linolenat, oleat, palmitat, stearat	Pengatur pertumbuhan tanaman
Vitamin	Asam p-aminobenzoat, biotin, kolin, asam n-methionylnikotinat, niacin, pantotenat, piridoksin, riboflavin, tiamin	Pemacu pertumbuhan mikroba
Sterol	Kampestrol, kolesterol, sitosterol, stigmasterol	Pemacu pertumbuhan tanaman
Enzim dan protein	Amilase, invertase, fosfatase, poligalakturonase, protease, hidrolase, lectin	Pertahanan tanaman; <i>Nod factor degradation</i>
Hormon	auksin, etilen dan prekursoranya 1-asam aminosiklopropan-1- karboksilat (AAK), putreskin, jasmonat, asam salisilat	Pengatur pertumbuhan tanaman
Senyawa lain-lain	Saponin, skopoletin, nukleotida, kaistegin, trigonelin, santon, strigolakton	<i>quorum quenching</i> ; pengatur pertumbuhan tanaman, pertahanan tanaman, pemacu pertumbuhan mikroba, inisiator interaksi mikoriza arbuskula

Sumber : Lannuci *et al.* (2013)

pada setiap species tumbuhan karena interaksi tumbuhan-mikroba sangat beragam (Sharma *et al.* 2003). Eksudat akar memediasi terjadinya interaksi antara tumbuhan dengan mikroba di rhizosfir, baik yang bersifat positif maupun negatif. Interaksi positif misalnya simbiosis dengan mikroba tanah yang menguntungkan, seperti mikoriza, rhizobium dan *plant growth promoting rhizobacteria* (PGPR). Adapun interaksi negatif misalnya dengan parasit tanaman atau patogen (Badri dan Vivanco 2009). Penelitian tentang interaksi antara tanaman dengan komunitas mikroba di rhizosfir merupakan hal yang penting untuk pengembangan praktek pengelolaan lahan lestari dan peningkatan produktivitas pertanian dan kehutanan. Terkait dengan masalah tersebut, makalah ini me-review bagaimana mekanisme interaksi antara akar dengan akar tanaman dan antara akar dengan mikroba tanaman dari berbagai sumber yang komprehensif untuk mengoptimalkan pengelolaan lahan.

KOMUNIKASI TUMBUHAN-TANAH DI RHIZOSFIR

Menurut Prithiviraj *et al.* (2006) tumbuhan berkomunikasi dengan organisme lain di sekitarnya melalui pertukaran senyawa kimia yang dikeluarkan dalam bentuk eksudat akar sebagai alat komunikasi ("bahasa"). Baluska *et al.* (2006), menjelaskan bahwa walaupun tumbuhan merupakan organisme yang tidak dapat bergerak dan tidak memiliki aktivitas sistem otak, tetapi mereka menunjukkan tanda-tanda kecerdasan tingkah laku dan memiliki sistem keseimbangan setara dengan sistem syaraf. Data terbaru menunjukkan adanya kelompok spesialis sel yang terdapat di ujung akar, yang memiliki ciri-ciri dan kinerja sangat mirip dengan jaringan otak, menghasilkan senyawa auksin yang berperan sebagai *neurotransmitter-like* (Baluska *et al.* 2006).

Kehadiran akar benih yang berkecambah pada tanah memulai terbentuknya rhizosfir akan mengubah kondisi lingkungan akibat disekresikannya eksudat akar secara terus menerus yang awalnya ditujukan untuk mempermudah akar menembus tanah. Melimpahnya eksudat akar yang kaya akan karbon organik merupakan alat komunikasi untuk mengundang berbagai mikroba tanah untuk mengkoloni daerah tersebut. Eksudat akar merupakan sumber makanan dan energi yang utama bagi organisme yang hidup di rhizosfir (Zhuang *et al.* 2013).

Sejumlah besar senyawa organik dilepaskan oleh permukaan akar (Tabel 1) terakumulasi di rhizosfir disebut rhizodeposit, memiliki pengaruh yang besar

terhadap pertumbuhan tanaman dan ekologi tanah. Rhizodeposisi merupakan suatu proses dinamis yang dikendalikan oleh tingkat perkembangan dan jenis tanaman serta dipengaruhi oleh cekaman biotik dan abiotik (Zhuang *et al.* 2013). Di dalam rhizosfir selain berasal dari eksudat akar juga terdapat metabolit sekunder yang dihasilkan oleh bakteri, fungi, liken, invertebrata dan tumbuhan. Senyawa-senyawa tersebut secara aktif memodulasi proses-proses dalam ekosistem tanah, misalnya dengan menciptakan lingkungan atau dengan mengubah proses yang memungkinkan terjadinya interaksi antar dan inter spesies (Zhuang *et al.* 2013).

Dalam tanah terjadi komunikasi antara akar suatu tumbuhan dengan akar tumbuhan lain, antara akar dengan mikroba tanah, antara akar dengan hewan-hewan tanah. Komunikasi tersebut dapat memberi dampak positif maupun negatif bagi tumbuhan maupun lingkungan sekitarnya (Bais *et al.* 2006). Interaksi antara akar, tanah dan mikroba di rhizosfir secara signifikan mengubah sifat fisik dan kimia tanah yang selanjutnya dapat mengubah dinamika populasi mikroba di rhizosfir (Nihorimbere *et al.* 2011). Akar tanaman melepaskan berbagai macam senyawa kimia untuk mengundang dan untuk menyeleksi (*attract and select*) mikroba di rhizosfir (Bais *et al.* 2006). Dalam rhizosfir interaksi mikroba-tumbuhan memainkan peranan yang penting dalam banyak hal yang berkaitan dengan proses-proses vital di ekosistem, misalnya penyerapan karbon dan siklus nutrisi (Singh *et al.* 2004). Komunikasi terjadi pada proses pembentukan simbiosis (mutualisme atau parasitisme), metabolisme, pertukaran energi, pertukaran informasi yang memiliki peranan penting dalam ekosistem daratan (Bouwmeester *et al.* 2007). Interaksi positif antara tumbuhan-mikroba telah memberikan banyak keuntungan bagi tanaman, terutama meningkatkan ketersediaan dan serapan unsur hara (Morrissey *et al.* 2004), menekan penyakit (Mendes *et al.* 2011), dan meningkatkan ketahanan terhadap stres biotik (Selvakumar *et al.* 2012; Zolla *et al.* 2013) dan abiotik (Badri *et al.* 2013), sehingga mempengaruhi pertumbuhan dan kesehatan tanaman, akhirnya akan meningkatkan produktivitas tanaman (Berg dan Smala 2009).

Komunikasi Antar Akar Tumbuhan yang Bertetangga (Akar-Akar)

Perkembangan akar mudah terhambat karena hadirnya penghalang fisik misalnya batu padas, lapisan tanah yang keras atau akar tanaman yang berdekatan (Falik *et al.* 2005). Ketika terhalang benda mati akar

akan mengurangi difusi dan mengakumulasi eksudat akar di daerah sekitar penghambat. Ketika berdekatan dengan akar tumbuhan lain, akar membangun celah (*gap*) agar tidak terpengaruh oleh kompetitor. Callaway (2002) melaporkan bahwa tanaman kedelai yang ditanam secara berkelompok memiliki sistem perakaran lateral 85% lebih banyak dibanding yang ditanam secara tunggal. Hal ini menunjukkan adanya komunikasi dengan tetangganya, tanaman kedelai memacu pertumbuhan akar (bawah) sehingga meningkatkan pertumbuhan pucuk untuk memenangkan persaingan ruang (atas).

Keberhasilan suatu tanaman tumbuh di suatu tempat tergantung pada kemampuannya beradaptasi terhadap lingkungan barunya termasuk berkompetisi dengan tumbuhan lain. Tumbuhan harus mampu memahami komunikasi “isyarat” dari tetangganya di tempat baru dan mengurangi pengaruh negatif dari kompetisi tersebut (Ninkovic *et al.* 2006). Komunikasi yang dibangun adalah melalui pertukaran senyawa kimia di rhizosfir. “Perang kimia” tersebut dilakukan dengan mengeluarkan senyawa kimia non nutrisi ke dalam rhizosfir yang dapat mempengaruhi pertumbuhan bahkan membunuh tanaman pesaing. Menurut Ninkovic *et al.* (2006) senyawa tersebut disebut ‘allelopathy’ yang berasal dari bahasa Yunani “*allelon*” yang berarti saling dan “*pathos*” yang berarti untuk bertahan hidup. Menurut Falik *et al.* (2005) alelopati digunakan oleh tumbuhan untuk menghadapi hambatan baik akar pesaing maupun benda mati. Lannuci *et al.* (2013) menambahkan dampak dari alelopati terhadap pesaing tergantung pada konsentrasi dan kondisi lingkungan rhizosfir masing-masing tumbuhan.

Di alam, akar secara terus menerus berkomunikasi dengan sistem perakaran tumbuhan di sekelilingnya dan dengan cepat akan mengenali serta segera mencegah kehadiran akar tanaman pendatang melalui pesan kimiawi (Lannuci *et al.* 2013). Alelopati merupakan isu penting di sektor pertanian dan kehutanan terutama berkaitan dengan pengendalian gulma (Ninkovic *et al.* 2006) yang dapat mengganggu pertumbuhan dan produktivitas tanaman budidaya (Callaway dan Aschehoug 2000). Bais *et al.* (2002) menemukan senyawa katekin, suatu senyawa fitotoksin yang dihasilkan oleh gulma di rhizosfir. Katekin akan menghambat perkembangan bakteri menguntungkan di rhizosfir tanaman budidaya, sehingga akan menurunkan ketahanan tanaman dan dapat menyebabkan kematian.

Komunikasi Akar dengan Komunitas Mikroba (Komunikasi Akar-Mikroba)

Akar secara terus menerus mengeluarkan berbagai senyawa organik ke dalam rhizosfir yang secara intensif akan menarik kehadiran mikroba yang menguntungkan maupun patogen, sehingga memberikan dampak positif dan negatif bagi tanaman (Berg dan Smala 2009). Kemelimpahan (konsentrasi) dan komposisi eksudat akar akan menentukan struktur dan komposisi komunitas mikroba di rhizosfir (Cesco *et al.* 2012). Hal ini karena sebagian dari eksudat akar adalah senyawa kemoatraktan yang akan memfasilitasi mikroba untuk hidup di rhizosfir (Somers *et al.* 2004). Selanjutnya, komunitas mikroba tanah akan secara aktif mempengaruhi komposisi rhizosfir dengan mendegradasi sisa-sisa tumbuhan menjadi unsur-unsur hara sekaligus menghasilkan senyawa organik sederhana ke dalam rhizosfir (Somers *et al.* 2004). Faktor lingkungan seperti intensitas cahaya, berpengaruh penting terhadap komposisi populasi mikroba di rhizosfir (Marschner dan Timonen 2005). Cahaya mempengaruhi proses fotosintesis tumbuhan sehingga akan mempengaruhi jumlah dan macam eksudat akar yang dilepaskan ke rhizosfir.

Tumbuhan secara aktif menyeleksi dan menarik mikroba spesifik sehingga mengubah komposisi dan keragaman mikroba di rhizosfir sesuai dengan tujuan dari tumbuhan membangun asosiasi (Broeckling *et al.* 2008), dengan mensekresikan senyawa eksudat tertentu ke dalam rhizosfir (Bakker *et al.* 2012). Sebaliknya, kehadiran mikroba dalam rhizosfir juga dapat mempengaruhi eksudasi akar terutama protein. Komposisi protein yang disekresikan ke rhizosfir tanaman secara dinamis dipengaruhi oleh organisme di sekitarnya (De-la-Pena *et al.* 2008). Asosiasi menguntungkan yang sangat penting adalah mikoriza, rhizobia dan PGPR (Badri *et al.* 2009).

Seperti halnya tumbuhan, bakteri juga berkomunikasi satu sama lain melalui pertukaran sinyal molekul kimia (Waters dan Bassler 2005). Tumbuhan atau mikroba memproduksi sinyal melalui beberapa tahapan, sintesis, pelepasan dan transmisi, tanggapan dan umpan balik (Zhuang *et al.* 2013). Selama proses transfer tersebut akan mempengaruhi ekspresi gen baik tumbuhan maupun mikroba sehingga akan berdampak terhadap keragaan tumbuhan atau jumlah populasi mikroba.

Komunikasi antar mikroba dilakukan melalui sistem yang disebut *quorum sensing* (QS) yang selanjutnya akan digunakan selama proses simbiosis, pertahanan atau proses lain dalam interaksi antara

mikroba-tumbuhan (Zhuang *et al.* 2013). Menurut Fuqua *et al.* (2001), QS adalah mekanisme komunikasi antar sel bakteri melalui ikatan sinyal yang terlarut pada protein reseptor dalam suatu populasi. Komunikasi kimia QS terjadi melalui produksi dan pelepasan senyawa serupa hormon yang disebut *autoinducers*, yang berbeda antara bakteri gram negatif dan gram positif. Bakteri gram (+) menghasilkan molekul penanda peptida dan bakteri gram (-) menghasilkan asetil homo serlakton (AHL) sebagai senyawa *autoinducers*.

Dengan adanya QS akan memungkinkan bakteri mampu memonitor kondisi lingkungan bagi bakteri lain dan mengendalikan ukuran populasi bagi komunitas baru yang hadir di lingkungannya. Mekanisme QS tidak akan berfungsi pada bakteri dalam bentuk sel tunggal, tetapi memerlukan jumlah sel yang cukup (dalam bentuk koloni) (Waters dan Bassler 2005). Ketika suatu populasi bakteri mencapai ambang batas kepadatan sel yang memadai, konsentrasi senyawa-senyawa yang berfungsi sebagai sinyal QS akan cukup untuk menginduksi ekspresi gen baik secara langsung berinteraksi dengan suatu pengatur transkripsi (*transcriptional regulator*) atau secara tidak langsung dengan mengaktifkan aliran sinyal (*signal cascade*) (Fuqua *et al.* 2001). Komunikasi akar dengan mikroba dapat terjadi baik pada pembentukan simbiosis maupun patogen. Berikut akan dibahas komunikasi akar-tanaman pada pembentukan mikoriza, pada simbiosis rhizobium legum dan PGPR, serta pada serangan patogen.

Komunikasi Akar-Mikroba dalam Pembentukan Asosiasi Mikoriza Arbuskula (MA)

Pembentukan simbiosis MA dimulai dengan kolonisasi akar yang kompatibel oleh hifa yang berasal dari propagul fungi, spora aseksual atau akar bermikoriza. Selanjutnya diikuti dengan pembentukan apresorium sehingga hifa menembus korteks akar serta membentuk struktur yang disebut arbuskula. Sebelum terbentuknya kolonisasi telah diawali dengan “dialog” intensif antara akar dengan fungi MA tersebut melalui pertukaran sinyal kimiawi. Tanaman melepaskan senyawa gula dan asam amino, yang akan menstimulir fungi melepaskan senyawa fenol terutama flavonoid yang merupakan senyawa “kunci” pada sebagian besar interaksi mikroba-tanaman (Steinkellner *et al.* 2007). Flavonoid mempengaruhi pertumbuhan, diferensiasi dan kolonisasi hifa fungi MA pada akar (Steinkellner *et al.* 2007). Flavonoid juga dapat menunjukkan spesifisitas genus dan species pada fungi MA (Scervino

et al. 2006). Artinya suatu jenis/genus fungi hanya akan bersimbiosis dengan species/genus tumbuhan tertentu dan sebaliknya. Keberhasilan kolonisasi dipengaruhi oleh senyawa strigolakton yang merupakan turunan dari eksudat akar lakton (Akiyama *et al.* 2005). Strigolakton tidak hanya berperan pada sistem percabangan hifa fungi tetapi juga merupakan senyawa kemoatraktan bagi fungi MA di rhizosfir (Sbrana dan Giovanetti 2005).

Eksudat yang dikeluarkan oleh fungi MA juga akan mengundang komunitas mikroba lain di mikorizosfir (Tolijander *et al.* 2007), dan beberapa bakteri yang berasosiasi dengan MA dapat memperbaiki kolonisasi mikoriza, percabangan akar dan senyawa-senyawa antifungal yang baik untuk melawan patogen (Hartmann *et al.* 2009). Bakteri yang terlibat dalam pembentukan dan berfungsinya simbiosis mikoriza dikenal sebagai *mycorrhiza helper bacteria* (MHB; Garbaye, 1994). Keragaman MHB pada mikorizosfir (lingkungan mikoriza) memiliki spesifikasi antara bakteri dengan fungi dan dengan tumbuhan inang (Frey-Klett *et al.* 2007).

Beberapa jenis dapat memiliki fungsi ganda, berpengaruh baik terhadap asosiasi MA maupun terhadap tumbuhan. MHB menghasilkan senyawa pengatur tumbuh yang sekaligus akan membantu perkecambahan spora, pertumbuhan miselia, peningkatan percabangan akar menurunkan cekaman melalui detoksifikasi senyawa-senyawa merugikan serta menghambat pertumbuhan pesaing dan mikroba antagonis (Ma *et al.* 2002). Menurut Roesti *et al.* (2005) komunitas bakteri di mikorizosfir lebih dipengaruhi oleh MA daripada oleh tanaman inangnya. Simbiosis MA akan menjaga struktur komunitas mikroba tanah (Singh *et al.* 2008) efek dari MHB akan lebih signifikan ketika tanaman menghadapi cekaman, dari kekeringan sampai kontaminasi logam berat seperti Pb, Zn, dan Cd(II) (Kozdr'oj *et al.* 2007).

Komunikasi Akar-Mikroba dalam Pembentukan Simbiosis Rhizobium dan PGPR

Dalam pembentukan asosiasi dengan rhizobium, senyawa flavonoid berperan penting dalam inisiasi awal terjadinya interaksi (Faure *et al.* 2009). Dalam rhizosfir tanaman legum, flavonoid dan senyawa lain yang terkait akan mengundang kehadiran rhizobia. Selanjutnya rhizobia menghasilkan protein *NodD* untuk menanggapi flavonoid, diawali dengan transkripsi gen yang mengkode nodulasi yang disebut *Nod factor* (Reddy *et al.* 2007). *Nod factor* merupakan gugus senyawa liposito-oligosakarida yang memiliki susunan

senyawa berbeda tergantung pada strain rhizobia (D'Haese dan Holster 2005). Oleh tanaman isyarat *Nod factors* akan ditanggapi dengan infeksi pada rambut akar dan terbentuklah bintil akar. Cai *et al.* (2009) menerangkan bahwa tanaman legum akan mensekresikan eksudat akar yang bersifat toksik untuk menyeleksi rhizobia di rhizosfir yang disebut senyawa kanavanin. Hal ini mengakibatkan adanya spesifikasi antara jenis inang dengan jenis rhizobia di rhizosfir. Adanya kanavanin menunjukkan bahwa setiap rhizobacteria membutuhkan suatu sinyal spesifik untuk mengkoloni rhizosfir inangnya.

Komunikasi antara akar dengan kelompok mikroba *plant growth promotong rhizobacteria* (PGPR) juga dimediasi oleh flavonoid dan senyawa lain seperti eksudat akar yang terlibat dalam pembentukan simbiosis rhizobium (Raaijmakers *et al.* 2009). Aktivitas komunitas PGPR di rhizosfir telah banyak didokumentasikan, misalnya bakteri genus *Pseudomonas*, *Burkholderia* dan fungi genus *Trichoderma* dan *Gliocladium*. Seluruh PGPR memiliki dampak positif terhadap kesehatan tanaman baik secara tidak langsung dengan menghambat pertumbuhan patogen tanah melalui kompetisi dan antibiosis (Raaijmakers, 2009), maupun secara langsung dengan menginduksi sistem pertahanan tanaman (*inducing systemic resistance* (ISR) untuk mengantisipasi serangan patogen. PGPR juga dapat menghasilkan senyawa yang dapat membunuh patogen misalnya 2,3-butanediol, pyoverdin, dan surfaktan lipopeptida (Raaijmakers *et al.* 2009).

Komunikasi Akar-Mikroba dengan Patogen Tular Tanah

Tanaman memanfaatkan berbagai macam senyawa eksudat akar yang dihasilkannya untuk menarik mikroba yang menguntungkan dan untuk mengusir mikroba yang berbahaya (Bouwmeester *et al.* 2007). Namun demikian tidak jarang terjadi kesalahan dalam merekrut mikroba, undangan ditujukan bagi mikroba menguntungkan tetapi yang datang adalah mikroba jahat. Misalnya kesalahan tanaman dalam "mengundang" mikoriza menggunakan senyawa strigolakton dan turunannya. Kesalahan dosis senyawa tersebut dalam jumlah yang terlalu rendah tidak akan dapat membentuk asosiasi mikoriza tetapi yang akan terjadi adalah asosiasi dengan patogen (Awad *et al.* 2006). Hal ini karena rhizosfir juga merupakan taman bermain atau arena pertarungan infeksi (*playground and infection court*) bagi berbagai patogen tanah, sekaligus suatu ladang pertarungan (*battle field*) di mana mikroflora dan mikrofauna berinteraksi dengan

mikroba jahat golongan patogen dan mempengaruhi terjadinya infeksi oleh patogen (Raaijmakers *et al.* 2009).

Seperti halnya asosiasi mutualisme antara tanaman dengan mikroba tanah, patogen juga memanfaatkan sinyal kimia dari eksudat yang dikeluarkan akar sebagai isyarat awal untuk mengenali inang dan menginfeksinya. Sebelum terbentuk infeksi spora patogen umumnya datang ke rhizosfir tertarik oleh senyawa yang dikeluarkan oleh inangnya. Misalnya patogen pada tanaman kedelai *Phytoptora sojae* akan tertarik oleh senyawa daidzein dan genistein yang dihasilkan oleh akar kedelai (Bouwmeester *et al.* 2007).

Zhuang *et al.* (2013) melakukan penelitian untuk mengetahui pengaruh eksudat terhadap pertumbuhan dua varietas bit gula, menunjukkan bahwa gen ikut mengatur dalam interaksi mikroba-tanaman, sehingga akan mempengaruhi metabolime dan reaksi kemotaksis oleh mikroba. Pengaruh gen tanaman dapat bersifat negatif ketika eksudat akar membantu menentukan lokasi infeksi pada tanaman inang. Eksudat akar juga berperan untuk memberi sinyal antara parasit dengan tanaman inang, misalnya senyawa 2,6-dimethoxy-1,4-benzoquinone (DMBQ) dan *haustorium inducing factors* (HIFs), yang mempengaruhi perkecambahan spora dan pembentukan haustorium parasit pada inangnya.

Sebagian besar tanaman menghasilkan senyawa antimikroba baik untuk pertumbuhan ketika kondisi normal maupun untuk melawan serangan patogen (Zamioudis dan Pieterse 2012). Formulasi senyawa antifungal yang disebut fitoantispin biasanya dihasilkan oleh tumbuhan yang sehat dan berperan sebagai penghalang terhadap hadirnya fungi patogen. Namun demikian terdapat senyawa lain yang disebut fitoaleksin adalah senyawa antimikroba yang dihasilkan oleh tumbuhan ketika sudah terserang oleh patogen. Kedua senyawa tersebut dikenal sangat efektif untuk menghadapi berbagai macam serangan patogen.

KOMUNIKASI PADA LAHAN MONOKULTUR, HUTAN ALAM, DAN AGROFORESTRI

Seiring dengan meningkatnya jumlah populasi manusia menuntut pemenuhan akan produksi pangan dan bahan lain yang lebih banyak. Hal ini memerlukan pengelolaan lahan yang intensif, misalnya pemupukan, pengendalian hama dengan pestisida, dll. Sehingga memberi dampak terhadap komunitas rhizosfir dan interaksi antara tanaman dengan mikroba tanah. Perubahan dari pertumbuhan alami menjadi budidaya

disinyalir telah menghilangkan keanekaragaman di rhizosfir (Perez-Jaramillo *et al.* 2016).

Eksudat akar sangat tergantung pada jenis tanaman (*plant species-specific*), kemudian akan mempengaruhi komunitas mikroba spesifik bagi tanaman inangnya. Eksudasi akar bervariasi macam dan jumlahnya dipengaruhi oleh umur dan tingkat perkembangan tanaman serta genotip tanaman (Badri dan Vivanco 2009). Jenis tanaman yang berbeda akan menghasilkan macam dan jumlah eksudat akar yang berbeda, perbedaan tersebut akan makin besar ketika hubungan kekerabatan tanaman makin rendah (Hockenga *et al.* 2006). Perbedaan produksi eksudat akar tersebut akan mengakibatkan perbedaan interaksi dengan mikroba. Hal ini karena suatu komposisi eksudat akar akan membentuk komunitas rhizosfir yang berbeda juga.

Hutan Alam Versus Monokultur

Tumbuhan dapat mengubah lingkungan rhizosfirnya sesuai dengan kemauan tumbuhan tersebut (*host-dependent way*). Setiap species tumbuhan akan menciptakan masing-masing lingkungan rhizosfirnya sendiri (Ofek *et al.* 2014). Makin jauh jarak hubungan filogeninya komposisi mikroba di rhizosfir yang dibentuk akan makin jauh berbeda (Bouffaud *et al.* 2014). Bahkan tidak hanya perbedaan dalam spesies, perbedaan dalam genotip tanaman pada spesies yang sama akan mempunyai komposisi mikrobiom berbeda di rhizosfir.

Populasi mikro tanah yang terlibat dalam interaksi jejaring kerja mempengaruhi proses-proses biogeokimia kunci di lingkungan seperti siklus nutrisi, kesehatan tanaman dan kesuburan tanah. Ragam komunitas mikroba di rhizosfir ditentukan oleh jenis tanaman, umur tanaman dan jenis tanah (Badri dan Vivanco 2009). Hasil penelitian Broeckling *et al.* (2008) menunjukkan bahwa suatu jenis tanaman membiakkan sendiri keragaman dan komposisi komunitas fungi tanah dalam rhizosfirnya, dimana pembiakan tersebut dimediasi oleh eksudat akar. Akibatnya tanaman yang ditanam pada tanah yang bukan tempat habitat aslinya maka komunitas mikroba dalam rhizosfirnya akan merosot drastis. Ketika suatu tanaman ditanam di tempat baru akan menghilangkan mikroba tanah yang dibawa dari tempat asalnya karena akar akan mengeluarkan eksudat baru sehubungan dengan adaptasi dengan lingkungan. Eksudat yang dikeluarkan dapat bersifat anti mikroba atau merupakan sumber karbon yang tidak tepat bagi mikroba bawaan di lingkungan baru. Komunitas tersebut dalam periode

waktu tertentu akan mendekati kondisi stabil namun komunitas asli seperti ketika tanaman tumbuh di alam tidak mungkin dapat diduplikasi (Badri dan Vivanco 2009).

Menurut De-la-Pena *et al.* 2008 keberadaan mikroba di rhizosfir akan memodulasi eksudasi protein pada akar tanaman. Komposisi protein yang disekresikan berubah dengan kehadiran mikroba dari rhizosfir tumbuhan berbeda jenis di sekitarnya. Hal ini menunjukkan bahwa baik akar tanaman maupun bakteri di rhizosfir akan menghasilkan komposisi protein yang berbeda untuk menanggapi kehadiran akar tanaman yang bertetangga. Diduga tanaman dapat mengenali dan menanggapi kehadiran mikroba yang berasal dari jenis tanaman lain yang berbeda dengan mengubah sekresi protein untuk suatu tujuan, agar rhizosfirnya merupakan lingkungan paling kondusif untuk pertumbuhannya. Hal ini akan mengakibatkan terjadinya perubahan fisiologi dan biokimia sehingga tanaman dan tetangganya dapat hidup berdampingan secara optimal. Kehadiran tetangga dari jenis yang sama (monokultur) dapat mengubah keseimbangan sifat-sifat fisiologis akibat persamaan komposisi antara senyawa untuk pertahanan dan untuk pertumbuhan di dalam rhizosfir (Wentzell dan Kliebenstein 2008).

Tumbuhan juga mengembangkan kehidupan sosial di antara mereka melalui isyarat kimia antar sesama penghuni rhizosfir yang berbeda. Dicontohkan pada tanaman *Arabidopsis* akan menghasilkan senyawa glukosinolat yang berfungsi untuk merespon kehadiran tetangga. Jumlah glukosinolat akan makin meningkat ketika tetangga yang tumbuh di sekitarnya memiliki biodiversitas yang tinggi. Glukosinolat merupakan metabolit sekunder yang mengandung sulfur yang akan terhidrolisis oleh enzim mironase menjadi isthiosianat, thiosianat, nitril dan epitionitril yang sangat toksik terhadap patogen dengan daya tekan sesuai dengan komposisi kimia dan konsentrasinya (Hossain *et al.* 2014). Hal ini mengimplikasikan bahwa makin beragam jenis tumbuhan yang tumbuh pada suatu hamparan macam dan konsentrasi glukosinolat makin tinggi sehingga makin tahan terhadap kehadiran patogen. Oleh karena itu pada tanaman yang dibudidayakan secara monokultur pada rotasi yang kesekian kalinya akan menjadi mudah terserang penyakit. Budidaya tanaman monokultur akan secara drastis mengubah komposisi mikroba rhizosfir dibandingkan dengan lingkungan aslinya di alam yang memiliki keragaman yang tinggi. Rendahnya keragaman mikroba rhizosfir pada lingkungan monokultur akan membuat tanaman kurang kompetitif di lingkungan baru dan rentan terhadap kehadiran gulma, penyakit dan cuaca.

Komunikasi Akar pada Sistem Agroforestri

Sistem agroforestri merupakan pengelolaan lahan dengan menggabungkan komoditas kayu (kehutanan) dan tanaman pertanian dalam hamparan lahan yang sama. Komunikasi akar yang terdapat pada sistem agroforestri adalah saling mempermudah (fasilitatif) dan saling melengkapi (komplementer). Komunikasi fasilitatif terjadi akibat kinerja perakaran pohon mempengaruhi sifat-sifat tanah sehingga memperbaiki pertumbuhan tanaman pertanian. Akar pohon mengambil unsur hara dari lapisan tanah yang dalam kemudian mendeposisikan dalam bentuk bahan organik dalam jaringan, setelah menjadi serasah dan terurai akan merupakan sumber unsur hara bagi tanaman yang akarnya berada pada lapisan tanah yang dangkal. Hal ini dikenal sebagai *nutrient pumping and hydraulic lift* (Emerman dan Dawson 1996).

Komunikasi komplementer terjadi karena tanaman dalam sistem agroforestri akan membangun stratifikasi kedalaman akar, sehingga memungkinkan berbagai tanaman memanfaatkan unsur hara pada kedalaman tanah yang berbeda. Jenis-jenis pohon yang memiliki sistem perakaran yang dalam akan memanfaatkan unsur hara dan air pada lapisan bawah (*subsoil*) sehingga tidak akan mengurangi "jatah" unsur hara bagi tanaman pertanian yang terdapat pada lapisan atas (*topsoil*). Akar pohon yang dalam menggunakan unsur hara yang tidak mampu dijangkau oleh tanaman pertanian, sehingga dapat meningkatkan pemanfaatan sumberdaya tanah secara lebih optimal dalam sistem tersebut. Menurut Ramchandran Nair (1993) adanya stratifikasi sistem perakaran secara vertikal pada sistem agroforestri tersebut merupakan bentuk komunikasi tumbuhan yang dapat membentuk suatu jejaring yang aman (*safety net*). Karena masing-masing kelompok tanaman mendapatkan pasokan unsur hara yang diperlukan tanpa mengganggu kelompok lainnya.

Komunikasi Akar dengan Mikroba pada Rhizosfir Tumbuhan Invasif

Keberhasilan tumbuhan invasif mengkoloni daerah baru merupakan contoh komunikasi akar-akar negatif. Menurut Coats dan Rumpo (2014) tumbuhan disebut invasif apabila suatu jenis bukan asli pada suatu ekosistem mengakibatkan kematian massal bagi flora setempat. Hilangnya species asli karena tumbuhan invasif mengeluarkan senyawa alelopati yang akan mempengaruhi kinerja akar tumbuhan asli, serta

mengeluarkan eksudat akar dalam jumlah besar dengan komposisi yang berbeda dengan tumbuhan aslinya sehingga akan mengubah struktur komunitas rhizosfir setempat (Coats dan Rumpo 2014). Hal ini akan mengubah mekanisme siklus unsur hara, kemelimpahan patogen (Berendsen *et al.* 2012), immunitas tanaman lokal (Ronald dan Sirasu 2012), serta ketahanan tanaman terhadap cekaman (*stress tolerance*) (Doubkova *et al.* 2012). Sehingga populasi tumbuhan asli menjadi rentan terhadap kematian. Senyawa alelokimia dari akar tumbuhan invasif telah dianalisis menggunakan *gas chromatography-mass spectrometry* GCMS ditemukan mengandung 3-hidroksi hidrosinamat, benzoat, fenil asetat dan asam-asam hidroksinamat, yang merupakan senyawa utama di rhizosfir yang diketahui memiliki aktivitas sebagai penghambat pertumbuhan tanaman di sekitarnya.

PENUTUP

Dari uraian di atas, dapat diringkas bahwa sistem perakaran memegang peranan yang penting dalam mengoptimalkan produktivitas lahan dan konservasi sumberdaya tanaman. Oleh karena itu beberapa strategi yang dapat dilakukan untuk memajukan sistem usaha tani berkelanjutan diantaranya adalah: Melakukan pergiliran tanaman karena sistem budidaya monokultur yang awalnya ditujukan untuk mencapai produktivitas yang tinggi, disinyalir dapat menurunkan kesehatan tanaman karena berkurangnya produksi glukosinolat yang menentukan kekebalan alami tanaman. Budidaya tanaman campuran perlu digalakkan kembali, karena merupakan sistem pengelolaan lahan yang sudah lama dipraktekkan oleh nenek moyang kita dan terbukti paling optimal untuk menjaga kesehatan tanaman dan produktivitas lahan. Penggunaan varietas lokal perlu menjadi pertimbangan karena tanaman eksotik disinyalir akan membangun sistem perakaran yang berbeda dengan jenis lokal yang sudah teradaptasi dengan baik, sehingga dalam jangka panjang dapat mengubah komunitas di rhizosfir.

DAFTAR PUSTAKA

- Akiyama, K., K. Matsuzaki dan Y. Hayashi. 2005. Plant sesquiterpenes induce hyphal branching in arbuscular mycorrhizal fungi. *Nature*, 435:824-827.
- Awad, A.A., D. Sato, D. Kusumoto, H. Kamioka, Y. Takeuchi, dan K. Yoneyama. 2006. Characterization of strigolactones, germination stimulants for root parasitic plants *Striga* and *Orobanche*, produced by maize, millet and shorgum. *Plant Growth Regulation* 48: 221-227.

- Badri, D.V., L.W. Weir, D. van der Lelie, dan J.M. Vivanco. 2009. Rhizosphere chemical dialogues: plant-microbe interactions. *Current Opinion in Biotechnology* 2009, 20:642–650. Tersedia online: www.sciencedirect.com.
- Badri, D.V. dan J.M. Vivanco. 2009. Regulation and Function of Root Exudates. *Plants, Cells and Environment*. 32:666-681. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2009.01926.x
- Badri D.V., G. Zolla, M.G. Bakker, D.K. Manter, dan J.M. Vivanco. 2013. Potential impact of soil microbiomes on the leaf metabolome and on herbivore feeding behavior. *New Phytol.* 198 264–273. Doi: 10.1111/nph.12124.
- Bais, H.P., T.S. Walker, F.R. Stermitz, R.A. Hufbauer, dan J.M. Vivanco. 2002. Enantiomeric dependent phytotoxic and antimicrobial activity of catechin; a rhizosecreted racemic mixture from *Centaurea maculosa* (spotted knapweed). *Plant Physiol* 128: 1173–1179.
- Bais, H.P., T.L. Weir, L.G. Perry, S. Gilroy, dan J.M. Vivanco. 2006. The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57(1): 233–266. doi:10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159. PMID:16669762.
- Bakker, M., D. Manter, A. Sheflin, T. Weir, dan J.M. Vivanco. 2012. Harnessing the rhizosphere microbiome through plant breeding and agricultural management. *Plant Soil*, 360(1–2): 1–13. doi:10.1007/s11104-012-1361-x.
- Baluška, F., D. Volkman, A. Hlavacka, S. Mancuso, dan P.W. Barlow. 2006. Neurobiological View of Plants and Their Body Plan. Baluška, F., S. Mancuso, D. Volkman (Eds.). *Communication in Plants*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Berendsen R.L., C.M. Pieterse, dan P.A.H. Bakker. 2012. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci.* 17: 478-486. Doi. 10.1016/j.tplantssci.2012.04.001.
- Berg, G. dan K. Smalla. 2009. Plant species and soil type cooperatively shape the structure and function of microbial communities in the rhizosphere. *FEMS Microbiol. Ecol.* 68:1-13.
- Bouffaud, M.L., M.A. Poirier, D. Mülle, dan Y. Moënne-Loccoz. 2014. Root microbiome relates to plant host evolution in maize and other Poaceae. *Environ Microbiol* 16:2804-2814.
- Bouwmeester, H.J., C. Roux, J.A. Lopez-Raez, dan G. Becard. 2007. Rhizosphere communication of plants, parasitic plants and AM Fungi. *Trend in Plant Science* 12: 224-230.
- Broeckling, C.D., A.K. Broz, J. Bergelson, D.K. Manter, and J.M. Vivanco. 2008. Root exudates regulate soil fungal community: composition and diversity. *Applied Environment Microbiology* 74:738-744.
- Cai, T., W. Cai, J. Zhang, H. Zheng, A.M. Tsou, L. Xiao, Z. Zhong, dan J. Zhu. 2009. Host legume-exuded antimetabolites optimize the symbiotic rhizosphere. *Mol Microbiol.* 73:507-517. doi: 10.1111/j.1365-2958.2009.06790.x.
- Callaway, R.M. 2002. The detection of neighbors by plants. *Research update. TRENDS in Ecology & Evolution*. 17 (3): 104-105.
- Callaway, R.M. dan E.T. Aschehoug. 2000. Invasive plants versus their new and old neighbors: a mechanism for exotic invasion. *Science* 90: 521-523.
- Cesco, S., T. Mimmo, G. Tonon, N. Tomasi, R. Pinton, R. Terzano, G. Neumann, L. Weisskopf, G. Renella, L. Landi, dan P. Nannipieri. 2012. Plant-borne flavonoids released into the rhizosphere: impact on soil-bioactivities related to plants nutrition. *Review. Biol. Fertil. Soil.* 48: 123-149. Doi: 10.1007/s00374-011-0653-2.
- Coats, V.C. dan M.E. Rumpo. 2014. The rhizosphere microbiota of plant invaders: an overview of recent advances in the microbiome of invasive plants. *Frontiers in Microbiology.* 5(368):1-10. Doi: 10.3389/fmicb.2014.00368.
- D’Haeze, W. dan M. Holster. 2005. Surface polysaccharides enable bacteria to evade plant immunity. *Trend Microbiol.* 12:555-561.
- De-la-Pena, C., Z. Lei, B.S. Watson, L.W. Sumner dan J.M. Vivanco. 2008. Root-microbe communication through protein secretion. *J Biol Chem*, 283:25247-25255.
- Doubkova, P., J. Suda, dan R. Sudova. 2012. The symbiosis with arbuscular mycorrhizal fungi contributes to plants tolerance to serpentine edaphic stresses. *Soil Biol Biochem.* 44: 56-64. Doi: 10.1016/j.soilbio.2011.09.011.
- Emerman, S.H. dan T.E. Dawson. 1996. Hydraulic lift and its influence on the water contents of the rhizosphere: an example from sugar maple *Acer saccharum*. *Oecologia* 108:273-278.
- Falik, O., P. Reides, M. Gersani, dan A. Novoplansky. 2005. Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell and Environment* 28:562-569.
- Faure, D., D. Vereecke, dan J.H.J. Leveau. 2009. Molecular communication in the rhizosphere. *Plant Soil.* 321:279-303.
- Frey-Klett, P., J. Garbaye, dan M. Tarkka. 2007. The mycorrhiza helper bacteria revisited. *New Phytol.* 176:22-36.
- Fuqua, C., M.R. Parsek, dan E.P. Greenberg. 2001. Regulation of gene expression by cell-to-cell communication: Acyl-homoserine lactone quorum sensing. *Annu. Rev. Genet.* 35:439-468.
- Garbaye, J. 1994. Helper bacteria: a new dimension to the mycorrhizal symbiosis. *New Phytol.* 128:197-210.
- Hartmann, A., M. Schmid, D. van Tuinen, dan G. Berg. 2009. Plant-driven selection of microbes. *Plant Soil*, 321:235-257.
- Hockenga, M.A., L.G. Maron, dan M.A. Pinerós. 2006. AtAMLT1 which encodes a malate transporter as one of aluminum tolerance in Arabidopsis. *Plant Physiology* 132:936-948.
- Hossain, S., G. Bergkvist, K. Berglund, R. Glinwood, P. Kabouw, A. Mårtensson, dan P. Persson. 2014. Concentration and time dependent effects of isothiocyanates produced from Brassicaceae shoot tissues on the pea root rot pathogen *Aphanomyces euteiches*. *J Agric Food Chem* 62:4584-4591.
- Kozdrój, J., Z. Piotrowska-Seget, dan P. Krupa. 2007. Mycorrhizal fungi and ectomycorrhiza associated bacteria isolated from an industrial desert soil protect

- pine seedlings against Cd(II) impact. *Ecotoxicology* 6:449-456.
- Lannuci, A., M. Fragasso, C. Platani, dan R. Papa. 2013. Plants growth and Phenolic Compounds in The Rhizosphere Soil of wild Oats (*Avena fatua* L.). *Frontiers in Plants Science*. Doi:10.3389/fpls.2013.00509.
- Ma, W., D.M. Penrose and dan B.R. Glick. 2002. Strategies used by rhizobia to lower plant ethylene levels and increase nodulation. *Can. J. Microbiol.* 48:947-54.
- Marschner, P. dan S. Timonen. 2005. Interactions between plant species and mycorrhizal colonization on the bacterial community composition in the rhizosphere. *Appl. Soil Ecol.* 28:23-36.
- Mendes, R., M. Kruijt, I. de Bruijn, E. Dekkers, M. van der Voort, J.H. Schneider, Y.M. Piceno, T.Z. DeSantis, G.L. Andersen, P.A. Bakker, dan J.M. Raaijmakers. 2011. Deciphering the rhizosphere microbiome for disease suppressive bacteria. *Science*, 332(6033): 1097–1100. doi:10.1126/science.1203980. PMID:21551032.
- Morrissey, J.P., J.M. Dow, G.L. Mark, dan F. O’Gara. 2004. Are microbes at the root of a solution to world food production? *EMBO Rep.* 5(10): 922-926. doi: 10.1038/sj.embor.7400263. PMID:15459741.
- Nihorimbere, V., M. Ongena, M. Smargiassi, dan P. Thonart. 2011. Beneficial effect of the rhizosphere microbial community for plant growth and health. *Biotechnol. Agron. Soc.* 15:327-337.
- Ninkovic, V., R. Glinwood, dan J. Pettersson. 2006. Communication Between Undamaged Plants by Volatiles: the Role of Allelobiosis. *Entomol Exp Appl* 102:177-182.
- Ofek, M., M. Voronov-Goldman, Y. Hadar, dan D. Minz. 2014. Host signature effect on plant root-associated microbiomes revealed through analyses of resident vs. active communities. *Environ Microbiol* 16:2157–2167. doi:10.1111/1462-2920.12228.
- Perez-Jaramillo, J.E., R. Mendes, dan J.M. Raaijmakers. 2016. Impact of plant domestication on rhizosphere microbiome assembly and functions. *Plant Mol Biol.* 90:635–644. DOI 10.1007/s11103-015-0337-7.
- Prithiviraj, B., M. Paschke, dan J.M. Vivanco. 2006. Root Communication: the Role of Root Exudates. www.Researchgate.net/pdf.
- Raaijmakers, J.M., T.C. Paulitz, C. Steinberg, C. Alabouvette, dan Y. Moenne-Loccoz. 2009. The rhizosphere: a playground and battlefield for soilborne pathogens and beneficial microorganisms. *Plant Soil*, 321:341-361.
- Ramachandran Nair, P.K. 1993. *An Introduction to Agroforestry*. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Reddy, P.M., M. Rendon-Anaya, dan M. de los Dolores Soto del Rio. 2007. Flavonoids as signaling molecules and regulators of root nodule development. *Dynamic Soil Dyn Plant*, 1:83-94.
- Roesti, D., K. Ineichen, O. Braissant, D. Redecker, dan A. Wiemken. 2005. Bacteria associated with spores of the arbuscular mycorrhizal fungi *Glomus geosporum* and *Glomus constrictum*. *Appl. Environ. Microbiol.* 71: 6673-79.
- Ronald, P.C. dan K. Shirasu. 2012. Front-runners in plant-microbe interactions. *Curr. Opin. Plant Biol.* 15:345-348. doi: 10.1016/j.pbi2012.06.001.
- Sbrana, C.M. dan M. Giovannetti. 2005. Chemotropism in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae*. *Mycorrhiza* 15:539-545.
- Scervino, J.M., M.A. Ponce, R. Erra-Bassels, H. Vierheilig, J.A. Ocampo, dan A. Godeas. 2006. Glycosidation of apigenin results in a loss of activity on different growth parameters of arbuscular mycorrhizal fungi from the genus *Glomus* and *Gigaspora*. *Soil Biol Biochem.* 38:2919-2922.
- Selvakumar, G., P. Panneerselvam, dan A.N. Ganeshamurthy. 2012. Bacterial mediated alleviation of abiotic stress in crops. *In Bacteria in agrobiology: stress management*. Edited by D.K. Maheshwari. Springer Berlin Heidelberg. pp. 205-224.
- Sharma, A., M. Sahgal, dan B.N. Johri. 2003. Microbial communication in the rhizosphere: Operation of quorum sensing. *Current Science* 85:1164-1172.
- Singh, B.K., N. Nunan, K.P. Ridgway, J. McNicol, dan J.P. Young. 2008. Relationship between assemblages of mycorrhizal fungi and bacteria on grass roots. *Environ. Microbiol.* 10:534-41.
- Singh, B.K., P. Millard, A.S. Whiteley, dan J.C. Murrell. 2004. Unravelling rhizosphere–microbial interactions: opportunities and limitations. *Trends Microbiol.* 12(8): 386-393. doi:10.1016/j.tim.2004.06.008. PMID:15276615.
- Somers, E., J. Vanderleyden, dan M. Srinivasan. 2004. Rhizosphere bacterial signalling: a love parade beneath our feet. *Crit. Rev. Microbiol* 30:205-240 doi:10.1080/10408410490468786.
- Steinkellner, S., V. Lendzemo, I. Langer, P. Schweiger, T. Khaosaad, J.P. Toussaint, dan H. Vierheilig. 2007. Flavonoids and strigolactones in root exudates as signals in symbiotic and pathogenic plant–fungus interactions. *Molecules* 12:1290-1306.
- Tolijander, J.F., B.D. Lindahl, L.R. Paul, M. Elfstrand, dan R.D. Finlay. 2007. Influence of arbuscular mycorrhizal mycelial exudates on soil bacterial growth and community structure. *FEMS Microbiol Ecol.* 61:295-304.
- Waters, C.M. dan B.L. Bassler. 2005. QUORUM SENSING: Cell-to-Cell Communication in Bacteria. *Annual Review of Cell and Developmental Biology* 21:319-346. DOI: 10.1146/annurev.cellbio.21.012704.131001.
- Wentzell, A.M. dan D.J. Kliebenstein. 2008. Genotype, age, tissue and environmental regulate the structural outcome of glucosinolate activation. *Plant Physiology* 147:415-428.
- Zamioudis, C. dan C.M.J. Pieterse. 2012. Modulation of host immunity by beneficial microbes. *Mol. Plant–Microbe Interact.* 25(2): 139–150. doi:10.1094/MPMI-06-11-0179. PMID:21995763.
- Zhuang, X., J. Gao, M. Ma, S. Fu, dan G. Zhuang. 2013. Review Bioactive Molecules in Soil Ecosystems: Masters of the Underground. *Int. J. Mol. Sci.* 2013, 14, 8841-8868; www.mdpi.com/journal/ijms. doi:10.3390/ijms14058841
- Zolla, G., D.V. Badri, M.G. Bakker, D.K. Manter, dan J.M. Vivanco. 2013. Soil microbiomes vary in their ability to confer drought tolerance to *Arabidopsis*. *Appl. Soil Ecol.* 68:1-9. doi:10.1016/j.apsoil.2013.03.007.