

Respon Pertumbuhan Dan Perkembangan Cendawan Mikoriza Arbuskula Dan Tanaman Terhadap Salinitas Tanah

Delvian

**Jurusan Kehutanan
Fakultaas Pertanian
Universitas Sumatera Utara**

SALINITAS TANAH

Salinitas tanah akan menjadi masalah jika konsentrasi natrium klorida (NaCl), natrium karbonat (NaCO₃), natrium sulfat (Na₂SO₄) atau garam-garam dari magnesium (Mg) ada dalam jumlah yang berlebih (Poljakoff-Mayber dan Gale, 1975). Banyak faktor yang dapat menyebabkan tingginya tingkat salinitas pada suatu areal. Terjadinya evaporasi dalam keadaan murni biasanya meninggalkan garam-garam dan substansi lainnya. Dengan hilangnya air dari tanah akibat evapotranspirasi, kandungan garam-garam yang tertinggal dalam larutan tanah dapat mencapai 4-10 kali lebih tinggi pada tanah-tanah beririgasi (Poljakoff-Mayber dan Gale, 1975).

Jenis bahan induk pembentuk tanah juga akan menentukan tingkat salinitas tanah. Beberapa jenis tanah secara alami mempunyai kandungan garam yang sangat tinggi. Tanah-tanah ini umumnya berasal dari bahan induk salin, dan beberapa juga mempunyai deposit garam alami seperti yang terdapat di desa Labuie, Aceh Besar (Kompas, 26 September 2001).

Selain itu beberapa lokasi memperoleh garam dalam jumlah yang cukup tinggi dari limpasan air laut sehingga menjadi salin atau secara alami tingkat salinitas tanah akan menjadi tinggi. Kondisi ini dapat ditemukan pada daerah-daerah pantai, seperti hutan pantai.

Keberadaan garam-garam dalam jumlah yang berlebih ini juga menimbulkan masalah dalam hal pengendaliannya. Menurut Poljakoff-Mayber dan Gale (1975) ada tiga cara yang umumnya terjadi dalam tanaman untuk mengurangi kandungan garam dalam jaringannya. Pertama, mengeluarkan langsung garam-garam dari akarnya seperti yang terjadi pada jenis-jenis mangrove. Kedua, dengan mengembangkan jaringan penyimpan air untuk mengurangi tekanan osmotik yang tinggi. Ketiga, dengan cara menggugurkan organ-organ tanaman yang banyak mengandung garam.

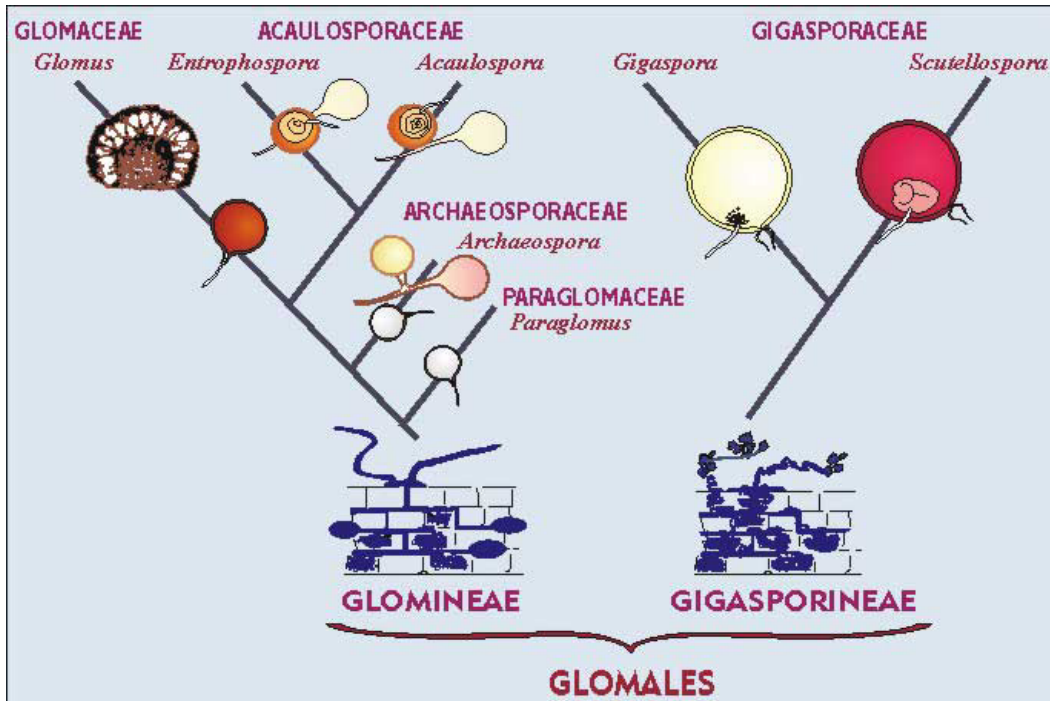
Membandingkan hasil-hasil penelitian salinitas tanah cukup rumit disebabkan adanya perbedaan dalam metode pengukuran salinitas tanah. Secara umum, pengukuran salinitas dilakukan dengan mengekstrak semua garam terlarut dalam larutan tanah dan salinitas dinyatakan sebagai konsentrasi ion spesifik atau total garam terlarut dalam tanah kering (Bernstein 1975). Namun, salinitas tanah tidak hanya tergantung pada konsentrasi garam dalam tanah kering tapi juga pada volume air dalam tanah. Tanah halus memiliki sampai lima kali kapasitas memegang air dibandingkan tanah kasar; sehingga pada kondisi tertentu larutan tanah kasar akan mengandung sampai lima kali konsentrasi garam yang terkandung dalam tanah halus (Bernstein 1975).

Tanah disebut bergaram jika ECs lebih dari 4 mmho.cm⁻¹. Secara alternatif, jika tanah dinyatakan dalam konteks konsentrasi garam, tanah bergaram adalah tanah yang mengandung garam lebih dari 0,1% (1000 ppm) (Tan, 1991).

Garam terlarut mungkin secara langsung mempengaruhi organisme tanah melalui pengaruh toksisitas spesifik dari ion-ion dalam konsentrasi yang tinggi seperti sodium atau klorida, atau oleh efek non spesifik zat terlarut terhadap potensial osmotik atau potensial air. Semakin rendah (lebih negatif) potensial air tanah, maka semakin sulit organisme untuk menyerap air dari dalam tanah (Poljakoff-Marber dan Gale, 1975).

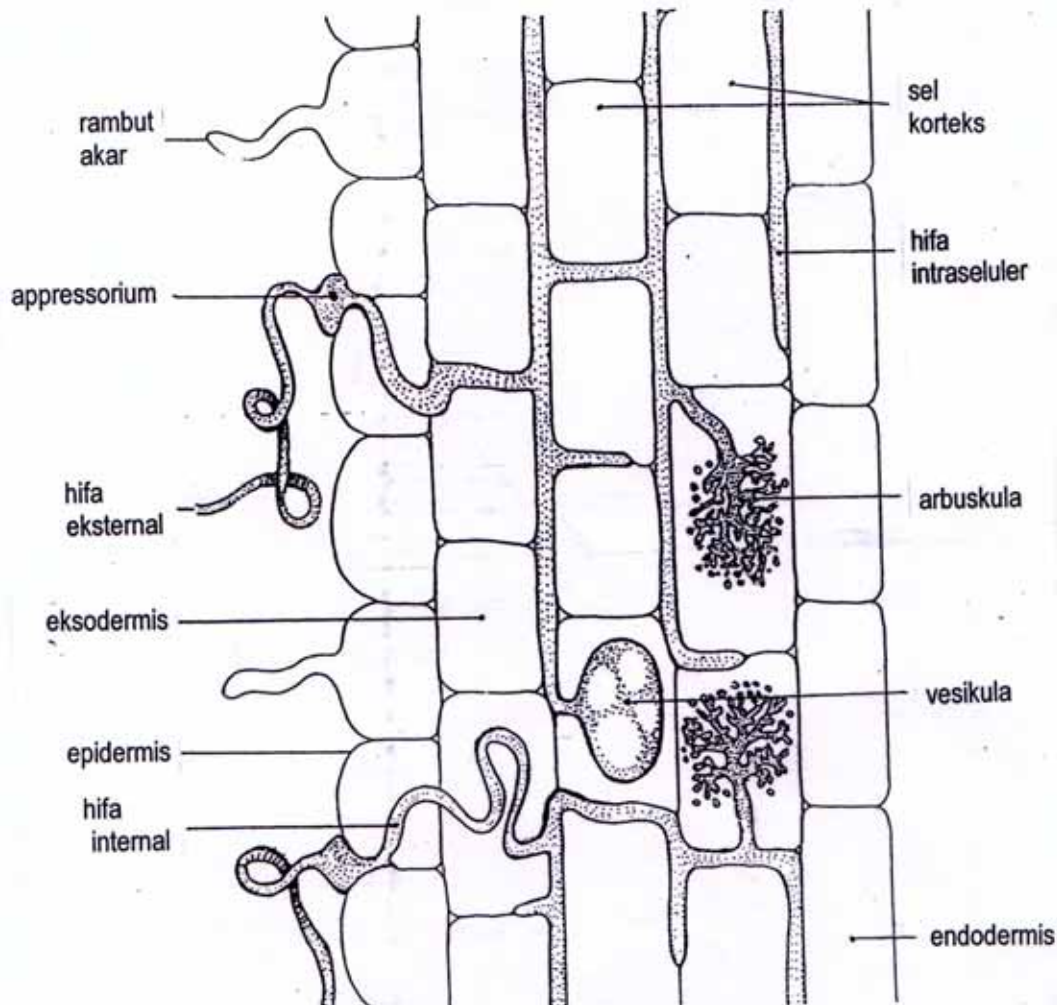
CENDAWAN MIKORIZA ARBUSKULA

Cendawan mikoriza arbuskula adalah salah satu tipe cendawan mikoriza dan termasuk ke dalam golongan endomikoriza. Cendawan mikoriza arbuskula termasuk ke dalam kelas Zygomycetes, dengan ordo Glomales yang mempunyai 2 sub-orde, yaitu Gigasporineae dan Glomineae. Gigasporineae dengan famili Gigasporaceae mempunyai 2 genus, yaitu *Gigaspora* dan *Scutellospora*. Glomaceae mempunyai 4 famili, yaitu famili Glomaceae dengan genus *Glomus* dan *Sclerocystis*, famili Acaulosporaceae dengan genus *Acaulospora* dan *Entrophospora*, Paraglomaceae dengan genus *Paraglomus*, dan Archaeosporaceae dengan genus *Archaeospora* (http://invam.caf.wvu.edu/Myc_info/Taxonomy/classification.htm) seperti tampak pada Gambar 1.



Gambar 1. Phylogeny perkembangan dan taksonomi ordo Glomales (sumber : http://invam.caf.wvu.edu/Myc_info/Taxonomy/classification.htm)

Scannerini dan Bonfante-Fosolo (1984) menggambarkan karakteristik CMA sebagai berikut, yaitu (a) sistem perakaran tanaman yang terinfeksi CMA tidak membesar, (b) cendawannya membentuk struktur lapisan hifa tipis dan tidak merata pada permukaan akar, (c) hifa masuk ke dalam individu sel jaringan korteks, dan (d) pada umumnya ditemukan struktur percabangan hifa yang disebut arbuskula (arbuscules) dan struktur khusus berbentuk oval yang disebut vesikula (vesicles). Anatomi sederhana dari CMA dapat dilihat pada Gambar 2.



Gambar 2. Penampang longitudinal akar yang terinfeksi CMA
(Sumber: Brundrett *et al.*, 1994)

Arbuskula adalah struktur yang paling berarti dalam kompleks CMA yang berfungsi sebagai tempat pertukaran metabolit antara cendawan dan tanaman. Adanya arbuskula sangat penting untuk mengidentifikasi bahwa telah terjadi infeksi pada akar tanaman (Scannerini dan Bonfante-Fosolo, 1983 ; Bonfante Fosolo, 1984). Selanjutnya dikatakan bahwa seluruh endofit dan yang termasuk genus *Gigaspora*, *Scutellospora*, *Glomus*, *Sclerocystis*, dan *Acaulospora* mampu membentuk arbuskula.

Vesikula menurut Abbot (1982), berbentuk globose dan berasal dari menggelembungnya hifa internal dari CMA. Vesikula ditemukan baik di dalam maupun di luar lapisan kortek parenkhim dan tidak semua CMA membentuk vesikula dalam akar inangnya, seperti *Gigaspora* dan *Scutellospora* vesikulanya ekstra-radikal dan tidak teratur. Banyak pendapat tentang fungsi dari vesikula ini, yaitu sebagai organ reproduktif atau organ yang berfungsi sebagai tempat penyimpanan makanan yang kemudian diangkut ke dalam sel dimana pencernaan oleh sel berlangsung. Pendapat lain menganggap vesikula sebagai organ istirahat, karena jumlahnya akan meningkat pada saat tanaman tua atau saat tanaman akan mati (Abbot, 1982 ; Bonfante-Fosolo, 1984).

Hetrick (1984) menyimpulkan bahwa kolonisasi akar dan produksi spora dipengaruhi oleh dua faktor, yaitu: spesies cendawan dan lingkungan. Faktor spesies cendawan dibedakan menjadi faktor kerapatan inokulum dan persaingan antar spesies cendawan. Peningkatan kadar inokulum dapat meningkatkan persentase kolonisasi akar sampai titik optimum tertentu (Daft dan Nicolson, 1972; Hayman, 1970). Akan tetapi tidak ada hubungan yang erat antara kolonisasi dengan produksi spora, sehingga tidak dapat dijadikan ukuran. Sedangkan pengaruh dari persaingan antar spesies CMA sulit ditentukan karena hanya diukur dalam hal perbedaan pertumbuhan tanaman inangnya saja.

Ada kecenderungan bahwa beberapa genus atau bahkan spesies CMA hanya membentuk sporokarp pada waktu tertentu. Faktor yang mempengaruhi hal ini menurut Kabir *et al.* (1998) adalah perubahan musiman, pengaruh pemupukan, pengaruh pengolahan tanah dan sebagainya. Hall (1984) menyatakan bahwa jumlah spora yang dihasilkan setiap tahunnya mungkin tidak sama dan ada kecenderungan satu atau beberapa genus CMA sangat terbatas penyebarannya. Oleh karena itu sporokarp atau spora yang terkumpul dari wilayah tertentu mungkin tidak mewakili seluruh spora yang ada dari jenis CMA yang ada.

Keanekaragaman CMA tidak mengikuti pola keanekaragaman tanaman, dan tipe CMA mungkin mengatur keanekaragaman spesies tanaman (Allen *et al.*, 1995; Merryweather dan Fitter, 1998). Sebagai contoh, pada hutan konifer terdapat lebih dari 1000 spesies ektomikoriza dimana dominansi spesies tanaman ber-ektomikoriza sedikit, akan tetapi terdapat kurang dari 25 spesies CMA pada hutan *tropical deciduous* dengan 100 spesies tanaman.

Adanya simbiosis mutualistik antara CMA dengan perakaran tanaman dapat membantu pertumbuhan tanaman menjadi lebih baik, terutama pada tanah-tanah marjinal. Hal ini disebabkan CMA efektif dalam meningkatkan penyerapan unsur hara makro dan mikro (Allsopp dan Stock, 1993; Karagiannidis *et al.*, 1995), meningkatkan daya tahan tanaman terhadap serangan patogen (Wani, 1991), meningkatkan ketahanan terhadap kekeringan (Davies *et al.*, 1992; Munyanziza *et al.*, 1997; Kling dan Jakobsen, 1998), dan dapat membantu pertumbuhan tanaman pada daerah yang tercemar logam berat (Munyanziza *et al.*, 1997).

Ada tiga alasan mengapa CMA dapat meningkatkan penyerapan hara dalam tanah (Abbott dan Robson, 1982), yaitu karena CMA dapat: (1) mengurangi jarak bagi hara untuk memasuki akar tanaman, (2) meningkatkan rata-rata penyerapan hara dan konsentrasi hara pada permukaan penyerapan dan (3) merubah secara kimia sifat-sifat hara sehingga memudahkan penyerapannya ke dalam akar tanaman. Menurut Karagiannidis *et al.* (1995), peningkatan penyerapan hara terutama disebabkan oleh

berkurangnya jarak penyerapan dari hara yang masuk dengan cara difusi ke dalam akar tanaman, dan ini lebih banyak terjadi pada tanaman yang mempunyai akar yang kasar, tersebar tipis dan sedikit rambut akarnya.

Menurut Abbot dan Robson (1984), akar yang bermikoriza dapat meningkatkan kapasitas pengambilan hara karena waktu hidup akar yang dikolonisasi diperpanjang dan derajat percabangan serta diameter akar diperbesar, sehingga luas permukaan absorpsi akar diperluas. Hal ini didukung oleh Imas *et al.* (1989) yang menyatakan, bahwa CMA dapat meningkatkan produksi hormon pertumbuhan seperti auksin, sitokinin dan gibberelin bagi tanaman inangnya. Auksin berfungsi memperlambat proses penuaan akar sehingga fungsi akar sebagai penyerap unsur hara dan air akan bertahan lebih lama.

Tanaman yang bermikoriza lebih tahan kekeringan daripada yang tidak bermikoriza dan akan cepat kembali pulih setelah periode kekeringan berakhir. Hal ini dimungkinkan karena hifa CMA masih mampu menyerap air pada pori-pori tanah pada saat akar tanaman sudah tidak mampu. Selain itu penyebaran hifa di dalam tanah sangat luas sehingga hifa dapat mengambil air relatif lebih banyak (Munyanziza *et al.*, 1997).

Akan tetapi adakalanya inokulasi CMA dapat mengakibatkan terhambatnya pertumbuhan tanaman yang dikolonisasi. Menurut Pang dan Paul (1980), kompetisi terhadap fotosintat mungkin merupakan keterangan mengapa terjadi hambatan terhadap pertumbuhan CMA dan pertumbuhan tanaman. Biomass CMA besarnya lebih dari 17% dari berat kering akar, sehingga akar bermikoriza memerlukan energi lebih banyak dibandingkan dengan akar yang tidak bermikoriza. Akan tetapi peningkatan kebutuhan energi dari tanaman bermikoriza sebenarnya telah dicukupkan dari hasil fotosintesis yang meningkat dari tanaman bermikoriza.

Spesies dan strain CMA mempunyai perbedaan dalam kemampuannya meningkatkan penyerapan hara dan pertumbuhan tanaman (Daniels dan Menge, 1981). Menurut Abbott dan Robson (1984), setiap spesies CMA mempunyai *innate effectiveness* atau kemempunan spesifik. Keefektivan (*effectiveness*) diartikan sebagai kemampuan CMA dalam meningkatkan pertumbuhan tanaman pada kondisi tanah yang kurang menguntungkan. Setidaknya ada empat faktor yang berhubungan dengan keefektivan dari suatu spesies CMA, yaitu: (a) kemampuan CMA untuk membentuk hifa yang ekstensif dan penyebaran hifa yang baik di dalam tanah, (b) kemampuan CMA untuk membentuk infeksi yang ekstensif pada seluruh sistem perakaran yang berkembang dari suatu tanaman, (c) kemampuan dari hifa CMA untuk menyerap fosfor dari larutan tanah, dan (d) umur dari mekanisme transpor sepanjang hifa ke dalam akar tanaman.

Setiap jenis CMA mungkin berbeda-beda dalam kemampuannya membentuk hifa di dalam tanah, baik distribusi maupun kuantitas hifa tersebut. Di samping itu sudah dipastikan bahwa perkembangan infeksi CMA berhubungan dengan kemampuan CMA untuk meningkatkan pertumbuhan tanaman. Namun belum diketahui secara pasti apakah pertumbuhan hifa eksternal adalah bersifat khusus, artinya tidak tergantung pada perkembangan infeksi di dalam akar.

CENDAWAN MIKORIZA ARBUSKULA DALAM TANAH SALIN

Pembahasan tentang ekologi CMA dalam lingkungan bergaram seringkali dibingungkan dalam membedakan pengaruh langsung dan tidak langsung terhadap penyebaran dan kelimpahan relatif dari CMA. Beberapa peneliti telah membuktikan bahwa CMA terdapat secara alami dalam lingkungan bergaram (Allen dan Cunningham 1983; Khan 1974; Kim dan Weber, 1985; Louis, 1990; Pond *et al.* 1984; Puppi *et al.*, 1986; Purwanto, 1999; Ragupathy and Mahadevan, 1991; Raman dan Elumalai, 1991; Siguenza *et al.*, 1996), meskipun menurut Brundrett (1991) afinitas CMA terhadap kebanyakan tanaman halofitik relatif rendah.

Hubungan antara salinitas tanah dan keberadaan CMA pada halofit telah diteliti oleh beberapa peneliti (Allen dan Cunningham, 1983; Kim dan Weber, 1985; Pond *et al.*, 1984). Kim dan Weber (1985) melakukan survey keberadaan CMA pada halofit sepanjang *transect* Danau Playa, Utah. Baik persentase kolonisasi maupun jumlah spora memiliki hubungan negatif dengan kandungan sodium dalam tanah yang berkisar antara 153 – 11600 ppm. Pada daerah yang sudah dikeringkan dengan kandungan sodium tanah yang relatif rendah (275 – 622 ppm) diperoleh jumlah spora dan persentase kolonisasi yang tinggi (di atas 80 %) dan tidak dipengaruhi oleh konsentrasi sodium dalam tanah.

Berdasarkan survey yang dilakukan Pond *et al.* (1984) pada tanah bergaram di California dan Nevada ditemukan bahwa akar tanaman yang mengandung CMA dan spora CMA terdapat pada habitat dan tingkat salinitas tanah yang mencapai lebih dari 185 mmho.cm⁻¹. Sampai saat ini masih sangat kurang penelitian yang mencoba untuk menghubungkan antara persentase kolonisasi atau jumlah spora dengan beberapa parameter tanah. Akan tetapi beberapa penelitian pada *Lycopersicon esculentum* (Al-Karaki, 2000), *Strophostyles helvola* (Tsang dan Maun, 1999), *Arachis hypogaea* (Gupta dan Krishnamurthy, 1996) *Lactuca sativa* (Ruiz-Lozano *et al.*, 1996), dan *Allium cepa* L. (Cantrell dan Linderman, 2001) menunjukkan hubungan yang negatif antara persentase kolonisasi dan konsentrasi sodium, ECs dan potensial osmotik tanah lapang. Hubungan ini mengindikasikan bahwa baik jumlah propagul dan infektivitas isolat cendawan menurun seiring dengan peningkatan kandungan garam.

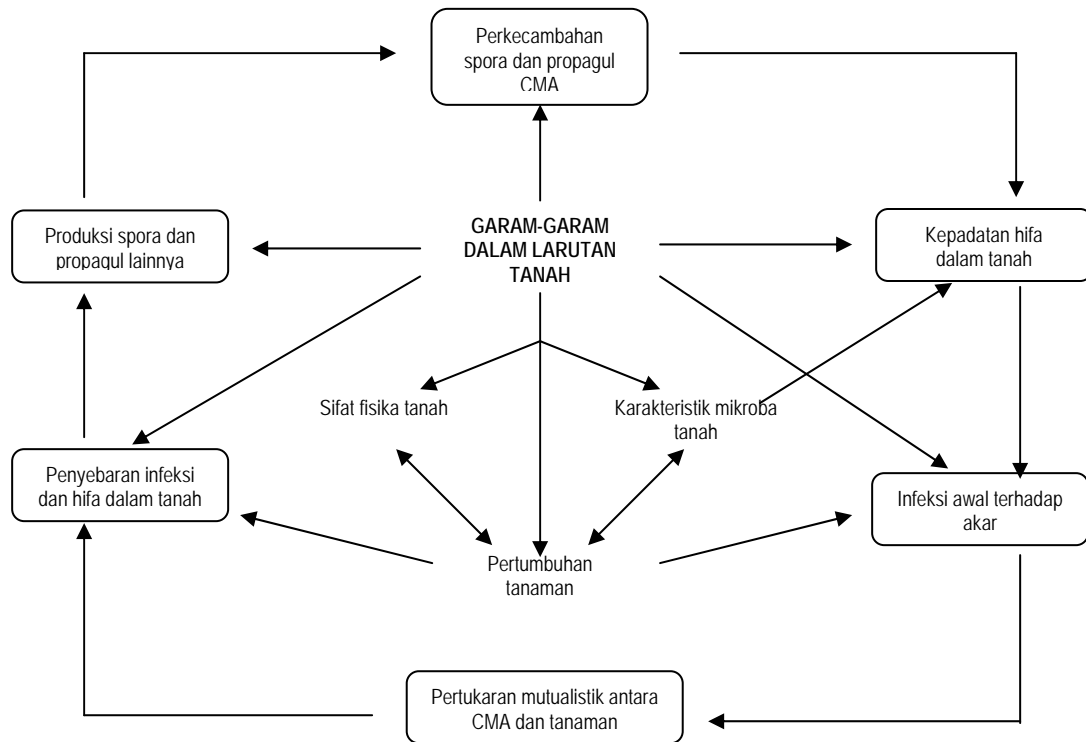
Survey yang dilakukan di tanah gurun alkali yang memiliki salinitas antara 1.26 dan 13.0 mmho.cm⁻¹ ditemukan bahwa terdapat kolonisasi CMA pada akar rumput yang toleran pada kondisi bergaram seperti *Festuca idahoensis* dan *Distichlis stricta*. Jumlah spora CMA berbanding terbalik dengan konsentrasi sodium dalam tanah tapi tidak dipengaruhi oleh parameter pengukuran yang lain seperti pH, konduktivitas dan konsentrasi kation lain, seperti Ca, Mg dan K (Siguenza *et al.*, 1996).

Beberapa peneliti melaporkan hasil identifikasi jenis CMA yang ditemukan di lokasi yang mereka survey. Menurut Allen dan Cunningham (1983), Pond *et al.* (1984) dan Siguenza *et al.* (1996), jenis CMA yang kebanyakan terdapat di tanah bergaram adalah *Glomus* spp..

Pengaruh Salinitas Tanah terhadap Cendawan Mikoriza Arbuskula

Juniper dan Abbott (1993) menyatakan, bahwa salinitas tanah mungkin mempengaruhi pertumbuhan dan aktifitas CMA melalui beberapa mekanisme, baik secara terpisah maupun interaktif seperti yang ditunjukkan pada Gambar 3. Cendawan

mikoriza arbuskula adalah simbios obligat, sehingga semua faktor lingkungan yang mempengaruhi fisiologi tanaman inang juga akan mempengaruhi simbiosis cendawan.



Gambar 3. Skema aktivitas CMA yang mungkin dipengaruhi oleh salinitas tanah

Di samping itu, karena untuk mengembangkan CMA dalam kultur murni masih merupakan suatu permasalahan, maka sangat sulit untuk membedakan antara pengaruh lingkungan secara langsung dan pengaruh melalui tanam terhadap biologi CMA. Salah satunya fase dalam siklus hidup CMA yang dapat diamati dalam isolasi dari interaksi kompleks dengan pertumbuhan tanaman adalah perkecambahan spora, karena terlepas dari keberadaan tanaman itu sendiri (Daniels dan Trappe, 1980).

Pengaruh Salinitas Tanah terhadap Perkecambahan Spora

Perkecambahan spora CMA dapat dibagi ke dalam 4 fase, yaitu hidrasi, aktivasi, pertumbuhan saluran kecambah, dan pertumbuhan hifa (Tommerup, 1984). Pada fase pertama, air masuk ke dalam spora sehingga komponen dalam spora menjadi terhidrasi. Setelah hidrasi sebagian atau seluruh organel dan makromolekul menjadi utuh, asam ribonukleat dan enzim menjadi aktif sehingga terjadi peningkatan aktivitas metabolisme. Dua sampai 10 hari setelah hidrasi spora menjadi aktif dan saluran kecambah mulai tumbuh yang kemudian diikuti dengan pertumbuhan hifa (Tommerup, 1984). Penundaan atau penghambatan semua atau salah satu fase perkecambahan spora akibat tingginya konsentrasi garam terlarut dalam larutan tanah akan menunda atau mencegah pertumbuhan hifa sehingga pada akhirnya akan menunda atau mencegah pula kolonisasi akar tanaman dan pembentukan simbiosis (Juniper dan Abbott, 1993).

Informasi tentang pengaruh salinitas terhadap perkecambahan spora CMA masih sangat terbatas. Akan tetapi, dari data yang tersedia menunjukkan terjadi penghambatan perkecambahan spora seiring dengan peningkatan konsentrasi NaCl (Hirrel, 1981; Juniper dan Abbott, 1993).

Belum dapat ditentukan secara pasti apakah pengaruh NaCl terhadap perkecambahan spora CMA disebabkan oleh pengaruh osmotik atau toksisitas ion tertentu. Hirrel (1981) telah melakukan percobaan untuk mengidentifikasi pengaruh ion spesifik Na dan Cl dari NaCl, KCl, CaCl₂, NaNO₃, dan Na₂SO₄ terhadap perkecambahan spora *Gigaspora margarita*. Akan tetapi hasilnya masih kurang jelas. Setelah 12 hari spora mulai berkecambah dan membentuk banyak hifa dan sekelompok *auxiliary cells*. Perkecambahan dan pembentukan *auxiliary cells* tidak dipengaruhi oleh konsentrasi sodium atau klorida di bawah 0.086 mol.l⁻¹ (4988 ppm). Jika konsentrasi larutan meningkat maka persentase perkecambahan dan laju perkecambahan akan menurun, terutama pada larutan yang mengandung klorida dan *auxiliary cells* tidak terbentuk.

Jika perkecambahan dihambat oleh penurunan kemampuan spora untuk menyerap air dalam larutan dengan potensial osmotik rendah, maka spora mungkin dapat dicegah untuk berkecambah dalam larutan dengan konsentrasi di atas level kritis. Pada kisaran konsentrasi marjinal di bawah level kritis, spora akan mengalami hidrasi dengan lambat, dan perkecambahan akan terjadi pada akhirnya. Telah terbukti bahwa setelah 12 hari dalam larutan 0.17 mol.l⁻¹ (9850 ppm), spora-spora yang semula tidak berkecambah akan mulai berkecambah (Hirrel, 1981). Hal ini mungkin tidak terjadi, jika yang membatasi perkecambahan adalah toksisitas ion dan bukan potensial osmotik. Dengan demikian jika pengaruh utama NaCl terhadap perkecambahan spora adalah karena perubahan osmotik sehingga akan mempengaruhi potensial air dari substrat pertumbuhan, maka pengaruh peningkatan konsentrasi NaCl mungkin akan sama dengan pengaruh penurunan potensial air karena sebab lain.

Beberapa peneliti telah melakukan penelitian tentang pengaruh potensial air terhadap perkecambahan spora dan pertumbuhan hifa CMA. Secara umum perkecambahan *Gigaspora gigantea* dalam larutan mengandung polyethylene glikol (PEG) dengan potensial air antara 0 dan -1 MPa (Koske, 1981), *Glomus epigaeus* pada potensial air antara -0.017 dan -3.1 MPa (Daniels dan Trappe, 1980) dan *G. clarum*, *G. etunicatum* dan *G. macrocarpum* (Sylvia dan Schenck, 1983) mengalami penurunan secara linier dengan penurunan potensial air. Penelitian-penelitian di atas menunjukkan bahwa rendahnya potensial air adalah pembatas yang sangat penting dalam perkecambahan spora.

Penelitian Koske (1981) menunjukkan bahwa rendahnya potensial air lebih bersifat menunda daripada menurunkan perkecambahan. Hasil ini juga didukung oleh penelitian Hirrel (1981) yang melaporkan terjadinya pemulihan kemampuan berkecambah dari spora-spora CMA setelah masa inkubasi yang diperpanjang. Akan tetapi karena hifa yang terbentuk masih berumur sangat muda sehingga kurang ekstensif dalam larutan dengan konsentrasi tinggi. Dengan demikian pertumbuhan hifa lebih dipengaruhi oleh potensial air daripada perkecambahan spora.

Ketersediaan air tanah dapat merubah durasi setiap fase perkecambahan spora *Acaulospora laevis* dan *Glomus caledonium* dan juga merubah jumlah perkecambahan dalam setiap waktu (Tommerup, 1984). Jangka waktu permulaan perkecambahan

meningkat dengan menurunnya potensial matrik substrat dan berhubungan dengan status hidrasi spora pada permulaan inkubasi. Spora yang mengalami prehidrasi akan berkecambah lebih dulu daripada spora yang kering. Perkecambahan tidak akan terjadi sampai semua bagian spora mengalami hidrasi. Namun, setelah perkecambahan berjalan, laju perkecambahan tidak akan terpengaruh oleh potensial matrik tanah antara -0.001 dan -1.5 MPa. Pada saat potensial matrik berada di bawah -1.5 MPa, laju perkecambahan dan penyebaran hifa akan berkurang. Tidak terdapat perkecambahan pada saat spora diinkubasikan selama 4 minggu pada -5.0 MPa (Tommerup, 1984).

Data yang disajikan di atas mengindikasikan bahwa perkecambahan spora dari beberapa jenis CMA akan tertunda pada saat potensial air substrat rendah dan akan terhambat pada potensial air sangat rendah, seperti pada tanah kering. Pengaruhnya hampir serupa pada kontrol osmotik dari potensial air dan mungkin berhubungan dengan kemampuan spora untuk menyerap dan mendapatkan kembali air dari substrat agar menjadi atau tetap dalam keadaan terhidrasi. Jadi pengaruh utama NaCl terhadap perkecambahan spora adalah karena gaya osmotik bukan karena toksisitas ion sodium maupun klorida. Pengaruh pembatasan terhadap perkecambahan spora adalah bersifat dapat balik. Spora yang dipindahkan dari perlakuan potensial air yang rendah ke potensial air yang cukup akan berkecambah secara normal.

Pengaruh Salinitas Tanah terhadap Pertumbuhan Hifa

Pada beberapa CMA, pertumbuhan saluran kecambah dari spora yang berkecambah mungkin dipengaruhi oleh eksudat akar, kesuburan tanah dan ketersediaan air tanah. Penelitian Juniper dan Abbott (1993) menunjukkan bahwa laju pertumbuhan hifa *Acaulospora trappei*, *Scutellospora calospora* dan *Gigaspora decipiens* menurun secara diferensial dengan bertambahnya konsentrasi NaCl dalam media tumbuh. Sedangkan Tommerup (1984) melaporkan bahwa pertumbuhan hifa *Acaulospora laevis* dan *Glomus caledonium* memerlukan banyak air dan menurun dalam kondisi ketersediaan air yang rendah.

Pengaruh potensial air dan salinitas terhadap pertumbuhan hifa ektomikoriza dan cendawan nonmikoriza telah dipelajari. Akan tetapi tidak diketahui secara pasti apakah proses fisiologi yang terjadi pada CMA juga sama. Penurunan potensial osmotik menyebabkan pengurangan laju pertumbuhan dan respirasi serta peningkatan kebutuhan oksigen untuk pertumbuhan dan peningkatan fase antara sebelum permulaan pertumbuhan koloni (Wilson dan Griffin, 1975). Adebayo *et al.* (1971) menunjukkan bahwa penurunan pertumbuhan hifa pada potensial air yang rendah tidak berhubungan dengan penurunan tekanan turgor pada hifa tetapi karena pengaruh pembatas dari potensial osmotik internal yang rendah. Penurunan potensial air internal mungkin akan menghambat reaksi biokimia intraseluler dan aktivitas enzim.

Adebayo *et al.* (1971) menyatakan bahwa energi yang digunakan untuk pertumbuhan hifa dialihkan untuk osmoregulasi dalam media dengan potensial osmotik yang rendah. Hal ini didukung dengan penelitian bahwa konsumsi oksigen per unit pertumbuhan akan meningkat dengan berkurangnya potensial air (Wilson dan Griffin, 1975). Namun, fenomena ini mungkin disebabkan oleh terganggunya proses oksidasi dalam sintesis ATP sehingga menurunkan efisiensi penggunaan oksigen pada potensial air yang rendah. Menurut Jennings dan Burke (1990), siklus substrat yang menghabiskan

banyak energi adalah proses penting pada saat cendawan mengalami tekanan osmotik atau stress air.

Bagaimana mekanisme osmoregulasi dalam CMA belum diketahui secara pasti. Dalam tanaman halofitik penyesuaian potensial osmotik dengan penyerapan ion sodium dan klorida telah banyak dilaporkan (Flowers *et al.*, 1977). Sedangkan pada kebanyakan cendawan osmofilik telah terbukti dapat mempertahankan potensial osmotik internal yang rendah dengan sintesis alkohol polyhedrik sederhana seperti gliserol, eritritol dan manitol daripada penyerapan ion (Flowers *et al.*, 1977). Polyols tidak ditemukan dalam CMA sampai sekarang, akan tetapi ditemukan sejumlah gliserol dalam isolat spora *Glomus etunicatum*, *G. intraradix* dan *Gigaspora margarita* (Becard *et al.*, 1991). Selain itu juga ditemukan keberadaan trehalose dalam ketiga jenis spora tadi.

Pengaruh Salinitas terhadap Pembentukan Mikoriza

Dalam pembahasan masalah proses pembentukan CMA, akan sangat berguna untuk membedakan antara infeksi primer yaitu titik masuk pertama pada akar oleh cendawan, dan infeksi sekunder, yang terjadi setelah hifa cendawan bercabang-cabang dari tempat atau kolonisasi primer (Wilson, 1984). Infeksi pertama dipengaruhi oleh: (1) perkecambahan spora-spora atau propagul cendawan lainnya, (2) pertumbuhan hifa dalam tanah, dan (3) titik masuk pada akar tanaman. Setiap tahap-tahap ini dapat merupakan tahap pembatas dalam proses pembentukan CMA. Infeksi sekunder sangat dipengaruhi oleh fisiologi tanaman inang, karena kebanyakan energi bagi penyebaran hifa diperoleh dari hasil fotosintesis yang ditranslokasikan dari tanaman ke cendawan, baik melalui arbuskula maupun melalui hifa internal.

Untuk mempelajari bagaimana pengaruh salinitas terhadap pembentukan CMA perlu juga diketahui bagaimana pengaruh salinitas terhadap pertumbuhan tanaman inang. Cendawan mikoriza arbuskula dalam simbiosisnya sangat tergantung pada nutrisi dari karbohidrat hasil fotosintesis tanaman inang, sehingga modifikasi ketersediaan produk fotosintesis akan mempengaruhi pembentukan dan perkembangan serta fungsi CMA. Hal ini telah diteliti dengan mengukur pengaruh ketersediaan cahaya pada tanaman yang bersimbiosis dengan CMA (Furlan dan Fortin, 1977). Aktivitas fotosintesis tanaman akan mempengaruhi status karbohidrat pada akarnya yang pada akhirnya akan mempengaruhi perkembangan CMA yang terdapat pada perakaran tanaman tersebut (Thomson *et al.*, 1990).

Penurunan persentase kolonisasi CMA pada perakaran tanaman dengan adanya peningkatan salinitas tanah mungkin disebabkan oleh perubahan fisiologi tanaman yang mungkin akan mempengaruhi simbiosisnya secara langsung, atau secara tidak langsung. Pada umumnya penelitian yang mempertimbangkan pengaruh salinitas tanah terhadap asosiasi tanaman dengan CMA akan mengidentifikasi pengaruh interaktif CMA dan salinitas tanah terhadap pertumbuhan tanaman daripada pengaruh salinitas terhadap pembentukan CMA. Desain penelitian yang sering dilakukan tidak dapat membedakan antara pengaruh yang dimediasi tanaman dengan pengaruh faktor tanah secara langsung terhadap kolonisasi dan aktifitas CMA.

Terlepas dari keterbatasan interpretasi, beberapa studi menyimpulkan bahwa pembentukan CMA akan menurun dengan bertambahnya salinitas tanah. Peningkatan level salinitas tanah akan menyebabkan terjadinya penurunan pertumbuhan tajuk sehingga mengakibatkan penurunan area fotosintesis pada tanaman (Hirrel dan

Gerdemann, 1980; Poss *et al.*, 1985). Hal ini mengakibatkan pertumbuhan tanaman dan cendawan simbiosis akan terhambat oleh penurunan ketersediaan fotosintat. Keadaan ini disebabkan oleh pengaruh cekaman air atau ion beracun terhadap pertumbuhan tanaman.

Perlakuan salinitas mencapai 0.15 mol.l^{-1} (8700 ppm) tidak mempengaruhi pertumbuhan akar maupun kolonisasi CMA pada tanaman jeruk dan bibit jeruk yang dinokulasikan *Glomus intraradices* (Hartmond *et al.*, 1987). Terdapat perbedaan antara hasil Hartmond *et al.* (1987) dan Duke *et al.* (1986). Hartmond *et al.* (1987) melaporkan bahwa peningkatan kandungan NaCl meningkatkan persentase kolonisasi akar sampai pada titik tertentu. Sebaliknya Duke *et al.* (1986) memperoleh penurunan persentase kolonisasi dengan adanya peningkatan kandungan NaCl. Hal ini menarik karena kedua penelitian ini menggunakan kisaran salinitas (0 – 10.000 ppm), tanaman dan isolat yang sama. Duke *et al.* memberikan perlakuan garam selama 8 minggu, dimulai pada saat bibit berumur 10 minggu. Sedangkan Hartmond *et al.* mempertahankan perlakuan garam selama 24 hari, dimulai pada saat bibit berumur 6 bulan.

Pengaruh salinitas terhadap intensitas kolonisasi dan keberadaan vesikula dan arbuskula telah dikuantifikasi pada suatu penelitian oleh Pfeiffer dan Bloss (1988) seperti yang disajikan pada Tabel 1. Perlakuan NaCl 750 ppm tidak mempengaruhi pertumbuhan tanaman. Pemberian NaCl akan menurunkan tumbuhnya vesikula dan arbuskula namun tidak mengurangi pertumbuhan hifa pada akar. Intensitas kolonisasi juga menurun dengan bertambahnya NaCl.

Penurunan pertumbuhan akar dengan bertambahnya salinitas tanah (Hirrel dan Gerdemann, 1980; Ojala *et al.*, 1983; Poss *et al.*, 1985) akan menurunkan peluang kontak antara akar dengan hifa cendawan yang akan menyebabkan penurunan tingkat kolonisasi. Pada awal siklus pertumbuhan CMA, persentase kolonisasi akar tidak tergantung pada kerapatan akar. Namun, setelah infeksi primer terbentuk, peluang hifa sekunder untuk masuk dan menginfeksi akar akan tergantung pada kerapatan akar (Abbott dan Robson, 1984).

Tabel 1. Pengaruh NaCl terhadap keberadaan struktur dan persentase panjang akar terkolonisasi oleh *Glomus intraradices*. Perlakuan NaCl : + NaCl (750 mg NaCl per kg tanah) dan – NaCl (tanpa penambahan NaCl).

Perlakuan	Keberadaan struktur CMA				% Kolonisasi
	Hifa	Arbuskula	Vesikula	Kosong	
-- NaCl	8,1	54,4	32,0	5,6	51,7
+ NaCl	14,8	37,7	10,6	36,9	33,4

Sumber : Pfeiffer dan Bloss (1988)

Terlepas dari penelitian yang ekstensif tentang pengaruh interaktif dari salinitas tanah dan CMA terhadap pertumbuhan tanaman, masih terdapat kekurangan pengetahuan kita tentang pengaruh salinitas terhadap pembentukan CMA. Penelitian lebih lanjut

diperlukan untuk mengetahui pertumbuhan dan fisiologi simbiosis cendawan dalam kondisi salin.

Pengaruh Salinitas terhadap Sporulasi

Jika salinitas tanah dapat menurunkan perkecambahan spora, pertumbuhan hifa dan pembentukan CMA, maka produksi spora total juga akan berkurang pada tanah relatif salin dibandingkan dengan tanah non-salin. Kondisi salinitas tanah akan sangat menentukan tingkat ketersediaan air bagi pertumbuhan dan perkembangan tanaman dan CMA. Terdapat beberapa penelitian tentang pengaruh ketersediaan air terhadap sporulasi CMA, akan tetapi melihat adanya indikasi perbedaan dalam kebutuhan air bagi setiap CMA, maka hasilnya tidak konklusif.

Produksi spora beberapa CMA akan meningkat pada kondisi kering. Sylvia dan Schenck (1982) menyimpulkan bahwa *Glomus mosseae* dan *Gigaspora margarita* menghasilkan spora 40% lebih banyak setelah 18 minggu dalam pot yang kemudian diinkubasi selama 9 hari tanpa pemberian air. Akan tetapi, produksi spora *Glomus clarum* tidak terpengaruh oleh perlakuan ini.

Sebaliknya Sieverding dan Toro (1988) melaporkan bahwa, sporulasi sejumlah CMA menurun akibat kekurangan air. Mereka mempelajari pengaruh regim air tanah terhadap pertumbuhan tanaman *Cassava* yang diinokulasi dengan 7 jenis CMA yang berbeda. Terdapat 2 perlakuan air: yaitu basah, dimana tanah dipertahankan pada kapasitas lapangan (kadar air 33%), dan kering, dimana pot diairi sampai kapasitas lapangan, lalu kadar airnya menurun sampai 15% dan kemudian diairi kembali sampai kapasitas lapangan. Jumlah total spora yang terbentuk dari semua jenis CMA yang digunakan secara signifikan akan menurun pada kondisi kering, kecuali pada *Scutellospora heterogama* yang relatif meningkat dengan perlakuan pengeringan. Hal ini terjadi karena perlakuan kering akan menurunkan produksi bahan kering tanaman, maka produksi spora CMA juga akan menurun dalam pot-pot ini.

Menurut Gazey *et al.* (1992), interpretasi data-data tentang jumlah spora dan tingkat kolonisasi CMA yang diperoleh membutuhkan pengetahuan tentang hubungan antara sporulasi dan tingkat kolonisasi akar dari tiap jenis CMA. Sayangnya belum ada percobaan yang dilakukan untuk membedakan antara spora yang ditempatkan dalam pot sebagai inokulum dengan spora yang dihasilkan selama percobaan.

SALINITAS DAN PERTUMBUHAN TANAMAN

Pengaruh Salinitas terhadap Pertumbuhan Tanaman

Tanaman yang tumbuh di tanah bergaram akan mengalami dua tekanan fisiologis yang berbeda. Pertama, pengaruh racun dari beberapa ion tertentu seperti sodium dan klorida, yang lazim terdapat dalam tanah bergaram, yang akan menghancurkan struktur enzim dan makromolekul lainnya, merusak organel sel, mengganggu fotosintesis dan respirasi, akan menghambat sintesis protein dan mendorong kekurangan ion (Marschner, 1995).

Kedua, tanaman yang dihadapkan pada potensial osmotik yang rendah dari larutan tanah bergaram akan terkena resiko "*physiological drought*" karena tanaman-tanaman tersebut harus mempertahankan potensial internal osmotik yang lebih rendah

dalam rangka untuk mencegah pergerakan air akibat osmosis dari akar ke tanah. Tanaman mungkin akan menyerap ion untuk mempertahankan potensial osmotik internal yang rendah, namun hal ini akan menyebabkan kelebihan ion yang pada akhirnya mengakibatkan terjadinya penurunan pertumbuhan pada beberapa tanaman (Greenway dan Munns, 1980). Sebagai tambahan, tingginya konsentrasi garam akan menyebabkan penurunan permeabilitas akar terhadap air dan mengakibatkan penurunan laju masuknya air ke dalam tanaman (Marschner, 1995).

Pengaruh salinitas terhadap fotosintesis berbeda antar jenis tanaman dan juga berbeda dalam satu tanaman pada tahap perkembangan yang berbeda. Pada umumnya fotosintesis glikofit akan menurun dengan peningkatan salinitas, mungkin karena terjadi perubahan konsentrasi osmotik dari cairan daun, potensial air dan pembukaan stomata (Gale *et al.*, 1967). Pada kebanyakan nonhalofit, tahap permulaan dari stress garam berhubungan dengan peningkatan konsentrasi sukrosa dan/atau pati dalam tajuk dan akar, karena gangguan yang diinduksi oleh NaCl terhadap metabolisme sukrosa (Greenway dan Munns, 1980). Pada tahap-tahap stress garam berikutnya, konsentrasi karbohidrat akan cenderung menjadi lebih rendah (Greenway dan Munns, 1980), mungkin karena gangguan terhadap proses fotosintesis oleh mekanisme yang dijelaskan oleh Gale *et al.* (1967) di atas.

Kadar garam yang tinggi dalam larutan tanah di daerah perakaran tanaman, menyebabkan tekanan osmotik yang tinggi dan berkurangnya ketersediaan unsur kalium bagi tanaman (Berstein, 1981). Salinitas tanah akan menghambat pembentukan akar-akar baru dan akar tanaman mengalami kesukaran dalam menyerap air karena tingginya tekanan osmotik larutan tanah. Keadaan ini selanjutnya akan menyebabkan terjadinya kekeringan pada tanaman (McGuire dan Dvorah, 1981).

Tanaman sampai batas-batas tertentu masih dapat mengatasi tekanan osmotik yang tinggi karena tingginya kandungan garam dalam tanah. Bumbla dan Abrol (1978) menyatakan bahwa titik kritis kandungan garam bagi tanaman di lapangan adalah jika permukaan air tanah sedalam 3 m mempunyai kandungan garam lebih dari 3.000 ppm. Sedangkan Bernstein (1981) menyatakan bahwa air irigasi dengan DHL 1 mmhos.cm⁻¹ akan mempengaruhi pertumbuhan tanaman yang peka, dan pada 6-8 mmhos.cm⁻¹ baru akan mempengaruhi pertumbuhan tanaman yang toleran terhadap salinitas.

Menurut Doorenbos dan Pruitt (1977) kemampuan tanaman menyerap air pada lingkungan bergaram akan berkurang sehingga gejala yang ditimbulkan mirip dengan gejala kekeringan. Gejala-gejala yang tampak seperti daun cepat menjadi layu, terbakar, berwarna biru kehijau-hijauan, pertumbuhan daun yang kecil, dan pada akhirnya tanaman akan mati kekeringan. Selain itu terjadi pula penurunan jumlah daun dan stomata per satuan luas daun, meningkatnya daun sukulen serta terjadinya penebalan lapisan kutikula dan lilin di permukaan daun (Stark dan Jarrell, 1980). Perubahan struktur ini disebabkan karena berkurangnya jumlah air yang dapat diserap oleh tanaman. Di samping itu transpirasi per unit luas daun pada kebanyakan tanaman menurun dengan meningkatnya salinitas tanah.

Salinitas tanah dapat menekan laju fotosintesis per satuan luas daun pada beberapa jenis tanaman, seperti onion, kacang-kacangan, kapas, tomat, barley, gandum, dan jagung. Secara umum fotosintesis berkurang sebanding dengan peningkatan salinitas tanah. Mekanisme utama penekanan laju fotosintesis terjadi karena menutupnya stomata sebagai akibat tidak seimbangya air. Sebaliknya peningkatan salinitas tanah akan

meningkatkan laju respirasi akar dan jaringan tanaman lainnya (Poljakoff-Mayber dan Gale, 1975).

Bilamana salinitas tanah meningkat secara tiba-tiba maka kemampuan akar tanaman untuk menyerap air akan berkurang karena tingginya tekanan osmotik larutan tanah. Dalam keadaan ini tanaman akan berusaha menyesuaikan tekanan osmotik selnya dengan maksud untuk mencegah dehidrasi dan kematian. Proses ini disebut penyesuaian osmotik (Yoshida, 1981).

Tanaman yang tumbuh pada tanah salin atau mendapat perlakuan NaCl akan mengakumulasi prolin, suatu asam amino yang dapat larut. Akumulasi prolin tersebut merupakan usaha tanaman untuk menyesuaikan tekanan osmotik. Penyesuaian tekanan osmotik ini membutuhkan energi sehingga akan mengurangi pertumbuhan tanaman (Bernstein, 1981).

Pada tanah-tanah salin, selain adanya masalah tekanan osmotik yang merugikan pertumbuhan tanaman seringkali juga terjadi ketidakseimbangan ketersediaan hara tanaman. Hal ini disebabkan karena kadar hara tertentu tersedia dalam jumlah yang tinggi dan dapat menekan ketersediaan unsur hara lainnya. Di samping itu adanya bahaya keracunan dari natrium, klorida dan ion-ion lainnya (Bernstein, 1981 ; Devitt *et al.*, 1984).

Toleransi Tanaman terhadap Salinitas

Toleransi tanaman terhadap salinitas dapat dinyatakan dalam berbagai cara, yaitu: (1) Kemampuan tanaman untuk hidup pada tanah salin; (2) Produksi yang dihasilkan pada tanah salin; (3) Hasil relatif pada tanah salin dibandingkan dengan hasil pada tanah normal; (4) Salinitas maksimum yang dapat dialami tanaman tanpa terjadi penurunan hasil; dan (5) Persentase penurunan hasil setiap unit peningkatan salinitas tanah (Maas dan Hoffman, 1977).

Levitt (1980) menyatakan bahwa mekanisme ketahanan tanaman terhadap salinitas dapat dibagi dua, yaitu: penghindaran dan toleransi. Untuk menghindari terjadinya dehidrasi karena tekanan osmotik yang tinggi, tanaman dapat mengakumulasi garam atau ion-ion dan senyawa organik yang dapat larut. IRRRI (1978) melaporkan bahwa tanaman padi yang toleran dapat mempertahankan keseimbangan antara tekanan osmotik dalam tajuk dan akar dengan media melalui akumulasi ion-ion dalam akar dan prolin dalam tajuk.

Tanaman dapat menghindari terjadinya keracunan atau ketidakseimbangan hara dengan empat cara, yaitu: eksklusi, eksresi, sekresi, dan dilusi (Levitt, 1980). Eksklusi terjadi secara pasif dengan adanya dinding sel yang tidak permeabel terhadap garam atau ion-ion dari garam tersebut. Eksresi dan sekresi merupakan pemompaan ion secara aktif masing-masing ke luar tanaman dan ke dalam vakuola. Sedangkan dilusi dapat terjadi dengan adanya pertumbuhan yang cepat. Hal ini disimpulkan dari hasil analisa bahwa bagian yang tumbuh cepat mengandung Na dan Cl lebih rendah dari bagian yang tumbuh lambat.

Tanaman dapat toleran terhadap NaCl karena mempunyai kemampuan menahan pengaruh racun dari NaCl dan ketidakseimbangan hara. Toleransi terhadap defisiensi K dapat dimiliki tanaman yang mampu memanfaatkan Na untuk menggantikan sebagian K yang dibutuhkan (Levitt, 1980).

Menurut Harjadi dan Yahya (1988) bentuk ketahanan tanaman terhadap cekaman lingkungan bersifat dapat balik, artinya tanaman akan tumbuh normal kembali apabila kondisi lingkungannya dikembalikan pada keadaan normal. Mekanisme ketahanan tanaman terhadap stress lingkungan, seperti salinitas, dapat dibedakan menjadi mekanisme morfologi dan mekanisme fisiologi.

Perubahan bentuk morfologi dan anatomi yang khas untuk memperbaiki status air tanaman, seperti ukuran daun lebih kecil, jumlah stomata lebih sedikit, penebalan kutikula, berkurangnya diferensiasi, perkembangan jaringan pembuluh, meningkatnya perkembangan tyloses, dan lignifikasi akar lebih awal, merupakan suatu mekanisme morfologi terhadap ketahanan salinitas. Sedangkan bentuk mekanisme fisiologi adalah kemampuan tanaman dalam menyesuaikan diri terhadap tekanan osmotik yang mencakup: penyerapan maupun akumulasi ion-ion dan sintesis senyawa organik, mengatur konsentrasi garam dalam sitoplasma melalui transpor membran dan kompartementasi, dan ketahanan relatif membran dalam mengatur transfer ion dan solut lainnya dari sitoplasma dan vakuola serta organel lainnya.

DAFTAR PUSTAKA

- Abbott LK and Robson AD. 1984. The Effect of mycorrhizae on plant growth. pp. 113-130. In : Powell CL and Bagyaraj DJ. (Eds). Vesicular-arbuscular mycorrhiza. CRC Press. Inc. Boca Raton. Florida.
- Abbott LK and Robson AD. 1982. The Role of VA mycorrhizae fungsi in agriculture and the selection of fungi for inoculation. Aust. J. Agric. Res. 33 : 389-395.
- Adebayo AA. and Harris RF. 1971. Fungal growth responses to osmotic as compared to matric water potential. Soil Sci. Soc. Am. Proc. 35 : 465-469.
- Al-Karaki GN. 2000. Growth of mycorrhizal tomato and mineral acquisition under salt stress. Mycorrhiza. 10 : 51-54
- Allen EB, Allen MF, Helm DJ, Trappe JM, Molina R, and Rincon E. 1995. Pattern and regulation of mycorrhizal plant and fungal diversity. Plant and Soil. Vol. 170 (1) : 47-62.
- Allen EB and Cunningham GL. 1983. Effects of vesicular-arbuscular mycorrhizae on *Distichlis spicata* under three salinity levels. New Phytol. 93 : 227-236.
- Allsopp N and Stock WD. 1993. Mycorrhizas and seedling growth of slow growing *Sclerophyllis* from nutrient poor environments. Acta Oecologica – International Journal of Ecology. Vol. 14 (5) : 577-587.
- Becard G, Doner LW, Rolin DB, Douds DD, and Pfeffer PE. 1991. Identification and quantification of trehalose in vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi by in vivo ¹³C NMR and HPLC analyses. New Phytol. 118 : 547-552.

- Bernstein L. 1975. Effects of salinity and sodicity on plant growth. *Annu. Rev. Phytopathol.* 13 : 295-312.
- Bonfante-Fosolo P. 1984. Anatomy and morphology of vesicular-arbuscular mycorrhizae. pp. 6-33. Dalam : Powell CL and Bagyaraj DJ. (Eds). *Vesicular-Arbuscular Mycorrhiza*. CRC Press. Inc. Boca Raton. Florida.
- Brundrett MC, Melville L and Peterson L. 1994. Practical methods in mycorrhiza research. *Mycologue Publications*. Ontario, Canada. 161 pp.
- Brundrett MC. 1991. Mycorrhizas in natural ecosystems. *Adv. Ecol. Res.* 21 : 171-313.
- Cantrell IC dan Linderman RG. 2001. Preinoculation of lettuce and onion with VA mycorrhizal fungi reduces deleterious effects of soil salinity. *Plant and Soil.* 233 : 269-281
- Daft MJ and Nicolson TH. 1979. Effect of endogone mycorrhiza on plant growth. IV. Quantitative relationships between the growth of the host and the development of the endophyte in tomato and maize. *New Phytol.* 71 : 287-293.
- Daniels BA and Menge J A. 1981. Evaluation of the commercial potential of the VAM fungus, *Glomus epigaeus*. *New Phytol.* 87 : 345-353.
- Daniels BA and Trappe JM. 1980. Factors affecting spore germination of Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungus, *Glomus epigaeus*. *Mycologi.* 72 : 457-463.
- Davies FT, Potter JR and Linderman RG. 1992. Mycorrhiza and repeated drought exposure affect drought resistance and extraradical hyphae development of pepper plants independent of plant size and nutrient content. *Journal of Plant Physiology.* Vol. 139 (3) : 289-294.
- Dorrenbos J dan Kassam AH. 1979. Yield response to water. *Food and Agriculture Organization of the United Nation*. Rome. 193 hal.
- Duke ER, Johnson CR and Koch KE. 1986. Accumulation of phosphorus, dry matter and betaine during NaCl stress of split-root citrus seedling Colonized with Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi on zero, one or two Halves. *New Phytol.* 104 : 583-590.
- Flowers TJ, Troke PF and Yeo AR. 1977. The Mechanism of salts tolerance in halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 28 : 89-121.
- Furlan V and Fortin JA. 1977. Effects of light intensity on the formation of Vesicular-arbuscular endomycorrhizas on *Allium cepa* by *Gigaspora calospora*. *New Phytol.* 79 : 335-340

- Gale J, Kohl HC and Hagan RM. 1967. Changes in water balance and photosynthesis on onion, bean and cotton plants under saline conditions. *Physiologia*. 20 : 408-420.
- Gazey C, Abbott LK and Robson AD. 1992. The rate of development of mycorrhizas affect the onset of sporulation and production of external hyphae by two species of *Acaulospora*. *Mycol. Res.* 96 : 643-650.
- Greenway H and Munns R. 1980. Mechanism of salt tolerance in non-halophytes. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 31 : 149-190.
- Gupta R dan Krisnamurthy KV. 1996. Response of mycorrhizal and nonmycorrhizal *Arachis hypogaea* to NaCl and acid stress. *Mycorrhiza*. 6 : 145-149
- Harjadi SS dan Yahya S. 1988. Fisiologi stres lingkungan. Pusat Antar Universitas. Institut Pertanian Bogor, Bogor. 236 hal.
- Hartmond U, Schaesberg NV, Graham JH, and Syvertsen JP. 1987. Salinity and flooding stress effects on mycorrhizal and non-mycorrhizal citrus rootstock seedling. *Plant Soil*. 104 : 37-43
- Hayman DS. 1970. Endogone spore numbers in soil and Vesicular-arbuscular mycorrhizal in wheat as influenced by season and soil treatment. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 54 : 53-60.
- Hetrick BAD. 1984. Ecology of Vesicular-arbuscular mycorrhiza fungi. pp. 35-56. Dalam : Powell CL and Bagyaraj DJ. (Eds). *Vesicular-arbuscular mycorrhiza*. CRC Press. Inc. Boca Raton. Florida.
- Hirrel MC. 1981. The Effect of sodium and chloride salts on the germination of *Gigaspora margarita*. *Mycologia*. 73 : 610-617.
- Hirrel MC and Gerdemann JW. 1980. Improved growth of onion and bell pepper in saline soils by two Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 44 : 654-655.
- Jennings DH and Burke RM. 1990. Compatible solute – the mycological dimension and their role as physiological buffering agents. *New Phytol.* 16 : 277-283.
- Juniper S and Abbott LK. 1991. The Effect of salinity on spore germination and hyphal extension of some VA mycorrhizal fungi. Abstracts, # rd European Symposium an Mycorrhizas, University of Sheffield, Sheffield, UK.
- Imas T, Hadioetomo RS, Gunawan AW, dan Setiadi Y. 1989. Mikrobiologi tanah II. Dirjen Dikti. PAU Bioteknologi IPB. 145 hal.

- Ikehashi H. 1979. Rice in saline and alkaline area. IRRI. Thursday Seminar. Januari 4, 1979. Los Banos, Philipphines. 19 hal.
- IRRI. 1978. Annual report for 1977. International Rice Research Institute. Los Banos, Philipphines. 548 hal.
- Kabir Z, Ohalloran IP, Fyles JW, and Hamel C. 1998. Dynamic of the mycorrhizal symbiosis of corn (*Zea mays* L.): effect of host physiology, tillage practice and fertilization on spatial distribution of extra-radical mycorrhizal hyphae in the field. *Agriculture Ecosystems & Environment*. Vol. 68 (1-2) : 151-163.
- Karagiannidis N, Nikolaou N and Mattheou A. 1995. Influence of 3 Vesicular-arbuscular mycorrhizal species on the growth and nutrinet uptake of 3 grapevine rootstocks and one table grape cultivar. *Vitis*. Vol. 34 (2) : 85-89.
- Khan AG. 1974. The Occurrence of mycorrhizas in halophytes, hydrophytes and xerophytes, and of endogone spore in adjacent Soils. *J. Gen Microbiol*. 81 : 7-14
- Kim CK and Weber DJ. 1985. Distribution of VA mycorrhiza on halophytes on inland salt playas. *Plant Soil*. 83 : 207-214.
- Kling M and Jakobsen I. 1998. Arbuscular mycorrhiza in soil quality assessment. *Ambio*. Vol. 27 (1) : 29-34.
- Koske RE. 1981. *Gigaspora gigantea*; observations on spore germination of a VA mycorrhizal fungus. *Mycologia*. 73 : 289-300.
- Levitt J. 1980. Responses of plant to environmental stresses. Vol. II. Academic Press. New York. 601 hal.
- Louis I. 1990. A Mycorrhizal survey of plant species colonizing coastal reclaimed land in Singapore. *Mycologia*. Vol. 82 (6) : 772-778.
- Marschner H. 1995. Mineral nutrition of higher plants. 2nd. Academic Press. Harcourt Brace & Company, Publishers. London. San Diego. New York. Boston. Sydney. Tokyo. Toronto. 889 p.
- Maas EV dan Hoffman. 1977. Crop salt tolerance-current assessment. *J Irrigation and Drainage Divison* 2 : 115-134
- Merryweather J and Fitter A. 1998. The Arbuscular mycorrhizal fungi of hyacinthoides non-scripta. I. Diversity of fungal taxa. *New Phytologist*. Vol 138 (1) : 117-129.

- Munyanziza E, Kehri HK and Bagyaraj DJ. 1997. Agricultural intensification, soil biodiversity and agro-ecosystem function in the tropic: the role of mycorrhiza in crops and trees. *Applied Soil Ecology*. Vol. 6 (1) : 77-85.
- Ojala JC, Jarrell WM, Menge JA, and Johnson ELV. 1983. Influence of mycorrhizal fungi on the mineral nutrition and yield of onion in saline soil. *Agron. J.* 75 : 255-259.
- Pang, PC and Paul EA. 1980. Effect of VAM on ¹⁴C and ¹⁵N distribution in nodulated fababeans. *Can. J. Soil. Sci.* 60 : 241-249.
- Pfeiffer CM and Bloss HE. 1988. Growth and nutrition of guayule (*Parthenium argentatum*) in a saline soil as influenced by Vesicular-arbuscular mycorrhiza and phosphorus fertilization. *New Phytol.* 108 : 315-321.
- Piche Y and Fortin JA. 1982. Development of mycorrhizae, extraradical mycelium and *Sclerotia* on *Pinus strobus* seedling. *New Phytol.* 91 : 211-220.
- Poljakoff-Mayber A dan Gale J. 1975. Morphological and anatomical changes in plants as a response to salinity stress. Dalam : Poljakoff-Mayber A dan Gale J (Eds). *Plants in saline environments*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg New York. Hal 97-117
- Poss JA, Pond E, Menge JA, and Jarrell WM. 1985. Effect of salinity on mycorrhizal onion and tomato in soil with and without additional phosphate. *Plant Soil.* 88 : 307-319.
- Puppi G, Tabacchini P, Riess S, dan Sanvito A. 1986. Seasonal pattern in mycorrhizal associations in maritime sand dune system (Castelporziano, Italy). Di Dalam : *Physiological and genetical aspect of mycorrhizae*. Proceeding of the 1st Europens Symposium on Mycorrhizae. Hal. 245-249
- Purwanto A. 1999. Studi hubungan salinitas dengan kelimpahan cendawan mikoriza arbuskula (CMA) pada lahan hutan pantai dan hutan mangrove di cagar alam Leuweung Sancang, Kabupaten Garut, Jawa Barat. Skripsi Jurusan Manajemen Hutan. Fakultas Kehutanan IPB. Bogor. 33 hal.
- Ragupathy S and Mahadevan A. 1991. VAM distribution influenced by salinity gradient in a coastal tropical forest. pp. 91-97. Dalam : Soerianegara and Supriyanto (Eds). *Proceeding of second Asian Conference on Mycorrhiza*. BIOTROP Special Publication. No. 42. SEAMEO BIOTROP. Bogor.
- Raman N dan Elumalai S. 1991. A Survey on Actinorhizal nodulation status and mycorrhizal association in *Casuarina equisetifolia* in coastal region of Madras, India. Dalam : Soerianegara and Supriyanto (Eds). *Proceeding of second*

Asian Conference on Mycorrhiza. BIOTROP Special Publication. No. 42. SEAMEO BIOTROP. Bogor.

- Rozema J, W. ARP, Van Esbroek M, Broekman R, Punte H, dan Schat H. 1986. Vesicular arbuscular mycorrhiza in salt marsh plants in response to soil salinity and flooding and the significance to water relations. Di Dalam : Physiological and genetical aspect of mycorrhizae. Proceeding of the 1st Europens Symposium on Mycorrhizae. Hal. 657-660.
- Ruiz-Lozano JM, Azcon R dan Gomez M. 1996. Alleviation of salt stress by arbuscular-mycorrhizal *Glomus* species in *Lactuca sativa* plants. *Physiologia Plantarum* 98 : 767-772
- Scannerini S and Bonfante-Fosolo P. 1983. Comparative ultrastructural analysis of mycorrhizal associations. *Can. J. Bot.* 61 : 917-922.
- Setiadi Y. 1998. Fungi mikoriza arbuskula dan prospeknya sebagai pupuk biologis. Prosiding Workshop Aplikasi Cendawan Mikoriza Arbuskula Pada Tanaman Pertanian, Perkebunan dan Kehutanan. Asosiasi Mikoriza Indonesia. PAU Bioteknologi IPB. The British Council.
- Sieverding E and Toro TS. 1988. Influence of soil water regimes on VA mycorrhiza. V. Performance of different fungal species with cassava. *J. Agron. Crop Sci.* 161 : 322-332.
- Siguenza C, Espejel I dan Allen EB. 1996. Seasonality of mycorrhizae in coastal sand dunes of Baja California. *Mycorrhiza* 6 ; 151-157
- Sylvia DM and Schenck NC. 1982. Effect of post-colonization treatments on sporulation of Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *Phytopathology.* 72 : 950-957.
- Tan KH. 1991. Principles of soil chemistry. Marcel Dekker. Madison Vanue New York Inc.
- Thomson BD, Robson AD and Abbott LK. 1990. Mycorrhizas formed by *Gigaspora calospora* and *Glomus fasciculatum* on subterranean clover in relation to soluble carbohydrate concentrations in roots. *New Phytol.* 114 : 217-225.
- Tommerup IC. 1984. Effect of soil water potential on spore germination by Vesicular-arbuscular fungi. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 83 : 193-202.
- Tsang A dan Maun MA. 1999. Mycorrhizal fungi increase salt tolerance of *Strophostyles helvola* in coastal foredunes. *Plant Ecology.* 144 : 159-166

- Wani SP, McGill WB and Tewari JP. 1991. Mycorrhizal and common root-rot infection and nutrient accumulation in barley grown on breton loam using N from biological fixation or fertilizer. *Biology and Fertility of Soils*. Vol. 12 (1) : 46-54.
- Wilson JM. 1984. Comparative development of infection by three Vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytol.* 97 : 413-426.
- Wilson JM and Griffin DM. 1975. Respiration and radial growth of soil fungi at two osmotic potentials. *Soil Biol. Biochem.* 7 : 269-274.