



GULMA PASIR PANTAI DAN BAKTERI ENDOFIT:

*Ekologi Simbiosis, Mekanisme Adaptasi,
dan Aplikasi Bioteknologi Pertanian*

Prof. Dr. Ir. Paiman, M.P
Dr. Argawi Kandito, S.P., M.Sc
Dharend Lingga Wibisana, S.P., M.P
Dr. Ir. Kristantini, M.Si.
Dr. Ir. Rohani Cinta Badia Br Ginting, M.Si

2026

GULMA PASIR PANTAI DAN BAKTERI ENDOFIT: Ekologi Simbiosis, Mekanisme Adaptasi, dan Aplikasi Bioteknologi Pertanian

Penulis:

Prof. Dr. Ir. Paiman, M.P
Dr. Argawi Kandito, S.P., M.Sc
Dharend Lingga Wibisana, S.P., M.P
Dr. Ir. Kristamtini, M.Si.
Dr. Ir. Rohani Cinta Badia Br Ginting, M.Si

UP
Press

GULMA PASIR PANTAI DAN BAKTERI ENDOFIT: Ekologi Simbiosis, Mekanisme Adaptasi, dan Aplikasi Bioteknologi Pertanian

Penulis : Prof. Dr. Ir. Paiman, M.P
Dr. Argawi Kandito, S.P., M.Sc
Dharend Lingga Wibisana, S.P., M.P
Dr. Ir. Kristamtini, M.Si.
Dr. Ir. Rohani Cinta Badia Br Ginting, M.Si
Editor : Reza Diapratama, S.Kom
Layout : Prayitno
Cover : Reza Diapratama, S.Kom

Cetakan Pertama, Juli 2026
17 cm x 23 cm + viii + 122
ISBN : 978-623-8551-58-3

Penerbit :
UPY Press
Lembaga Penelitian dan Pengabdian Masyarakat
Unit 4 Lantai 4
Jl. PGRI I Sonosewu No. 117 Yogyakarta
Telp (0274) 376808, 373198, 418077, Fax (0274) 376808
Email: upypress@gmail.com
Web: upypress.upy.ac.id

®Hak cipta dilindungi oleh Undang-Undang
Dilarang memperbanyak karya tulisan ini tanpa izin tertulis dari Penerbit

Cetakan I, Juli 2026

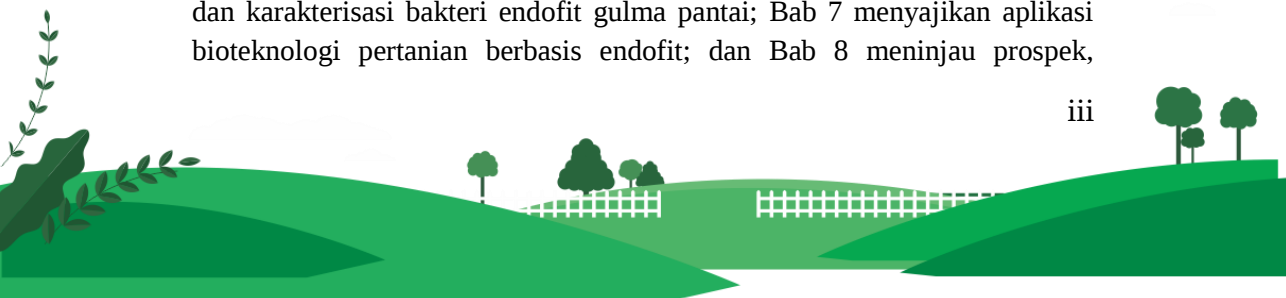
KATA PENGANTAR

Puji syukur penulis panjatkan ke hadirat Tuhan Yang Maha Esa, karena atas rahmat dan karunia-Nya, buku *“Gulma Pasir Pantai dan Bakteri Endofit: Ekologi Simbiosis, Mekanisme Adaptasi, dan Aplikasi Bioteknologi Pertanian”* ini dapat diselesaikan dan diterbitkan. Salam hormat penulis sampaikan kepada seluruh pembaca, khususnya akademisi, peneliti, mahasiswa, dan praktisi pertanian. Buku ini hadir sebagai upaya untuk memperkuat pemahaman ilmiah mengenai interaksi antara gulma pasir pantai dan bakteri endofit serta relevansinya dalam inovasi bioteknologi pertanian.

Gulma pasir pantai memegang peran penting dalam ekosistem pesisir, mampu bertahan dan beradaptasi pada kondisi lingkungan yang ekstrem, seperti kadar garam tinggi, fluktuasi suhu, dan rendahnya kesuburan tanah. Kemampuan adaptasi ini sebagian besar didukung oleh simbiosis dengan bakteri endofit yang hidup di jaringan tanaman. Interaksi ini tidak hanya penting dari perspektif ekologi, tetapi juga memberikan peluang pemanfaatan dalam bioteknologi pertanian untuk meningkatkan kesuburan tanah, ketahanan tanaman, dan keberlanjutan sistem pertanian.

Buku ini disusun dengan tujuan memberikan referensi ilmiah yang komprehensif mengenai gulma pasir pantai dan bakteri endofit, menjelaskan mekanisme adaptasi dan simbiosis tanaman–mikroba, serta menyoroti potensi aplikasinya dalam bioteknologi pertanian. Dengan demikian, buku ini diharapkan menjadi panduan bagi peneliti, akademisi, mahasiswa, dan praktisi yang tertarik pada pemanfaatan mikroba dan gulma untuk inovasi pertanian berkelanjutan.

Ruang lingkup buku mencakup delapan bab yang tersusun sistematis: Bab 1 membahas gulma pasir pantai dalam perspektif ekologi dan pertanian; Bab 2 menguraikan konsep, keanekaragaman, dan ekologi bakteri endofit; Bab 3 menjelaskan interaksi simbiotik gulma–endofit; Bab 4 menyoroti mekanisme molekuler dan fisiologis simbiosis; Bab 5 mengulas peran simbiosis dalam ketahanan lingkungan ekstrem; Bab 6 membahas eksplorasi dan karakterisasi bakteri endofit gulma pantai; Bab 7 menyajikan aplikasi bioteknologi pertanian berbasis endofit; dan Bab 8 meninjau prospek,



tantangan, dan arah riset masa depan. Pendekatan sistematis ini mengintegrasikan teori dan praktik untuk memudahkan pemahaman pembaca terhadap kompleksitas interaksi tanaman–mikroba dan relevansinya dalam inovasi pertanian.

Penulis berharap buku ini dapat memberikan manfaat nyata, memperluas wawasan ilmiah, dan menjadi sumber inspirasi bagi penelitian lanjutan di bidang ekologi tanaman, mikrobiologi, dan bioteknologi pertanian. Harapan lain adalah buku ini turut mendukung pengembangan pertanian berkelanjutan yang adaptif terhadap perubahan lingkungan dan tantangan global.

Ucapan terima kasih penulis sampaikan kepada seluruh institusi yang telah mendukung, rekan, mahasiswa yang berpartisipasi, serta pihak penerbit yang memfasilitasi proses publikasi. Penghargaan khusus juga disampaikan kepada para reviewer dan kolega yang telah memberikan masukan konstruktif sehingga buku ini dapat terselesaikan dengan baik.

Akhir kata, semoga buku ini bermanfaat, menambah wawasan ilmiah, dan dapat menjadi referensi yang berharga bagi pengembangan ilmu pengetahuan dan praktik pertanian berkelanjutan.

Yogyakarta, Juni 2026

Penulis



DAFTAR ISI

HALAMAN JUDUL	i
HALAMAN BALIK JUDUL	ii
KATA PENGANTAR.....	iii
DAFTAR ISI.....	v
BAB 1 GULMA PASIR PANTAI DALAM PERSPEKTIF EKOLOGI DAN PERTANIAN.....	1
1.1 Karakteristik Ekosistem Pasir Pantai	1
1.2 Definisi dan Konsep Gulma Pasir Pantai	2
1.3 Klasifikasi dan Keanekaragaman Gulma Pantai	3
1.4 Adaptasi Morfologi dan Fisiologi Gulma Pantai	4
1.5 Peran Gulma Pantai dalam Stabilitas Ekosistem Pesisir.....	5
1.6 Gulma Pantai sebagai Sumber Daya Hayati Potensial	6
1.7 Tantangan dan Peluang Pemanfaatan Gulma Pantai dalam Pertanian	7
1.8 Simpulan dan Implikasi Konseptual	8
BAB 2 BAKTERI ENDOFIT: KONSEP, KEANEKARAGAMAN, DAN EKOLOGI	11
2.1 Definisi dan Sejarah Konsep Bakteri Endofit	11
2.2 Habitat dan Niche Ekologi Bakteri Endofit	12
2.3 Keanekaragaman Taksonomi Bakteri Endofit Tanaman	13
2.4 Pola Kolonisasi Endofit pada Jaringan Tanaman	14
2.5 Faktor Lingkungan yang Mempengaruhi Populasi Endofit.....	16
2.6 Interaksi Endofit dengan Mikroba Lain	17
2.7 Signifikansi Ekologis Bakteri Endofit	18
2.8 Simpulan dan Perspektif Konseptual	19



BAB 3 INTERAKSI SIMBIOTIK GULMA PASIR PANTAI- BAKTERI ENDOFIT	21
3.1 Konsep Simbiosis Mutualisme pada Tanaman Liar	21
3.2 Jalur Masuk dan Kolonisasi Endofit pada Gulma Pantai.....	22
3.3 Dinamika Populasi Endofit pada Berbagai Organ Gulma	23
3.4 Spesifisitas Inang–Endofit	24
3.5 Pengaruh Stres Abiotik terhadap Hubungan Simbiotik	26
3.6 Adaptasi Ko-evolusioner Gulma dan Endofit.....	27
3.7 Model Interaksi Simbiotik di Ekosistem Pasir Pantai.....	29
3.8 Simpulan dan Perspektif Konseptual	31
BAB 4 MEKANISME MOLEKULER DAN FISIOLOGIS SIMBIOSIS.....	33
4.1 Sinyal Molekuler dalam Pengenalan Inang–Endofit	33
4.2 Regulasi Gen Toleransi Stres pada Gulma Pantai	35
4.3 Produksi Fitohormon oleh Bakteri Endofit.....	35
4.4 Peran Endofit dalam Peningkatan Penyerapan Hara	36
4.5 Mekanisme Ketahanan terhadap Salinitas dan Kekeringan.....	38
4.6 Antioksidan dan Sistem Pertahanan Tanaman.....	39
4.7 Interaksi Metabolit Sekunder Gulma–Endofit	40
4.8 Simpulan dan Perspektif Konseptual	41
BAB 5 PERAN SIMBIOSIS DALAM KETAHANAN LINGKUNGAN EKSTREM.....	43
5.1 Cekaman Salinitas pada Ekosistem Pantai	43
5.2 Cekaman Kekeringan dan Suhu Tinggi	44
5.3 Logam Berat dan Stres Oksidatif.....	46
5.4 Peran Endofit dalam Stabilisasi Rhizosfer.....	47
5.5 Simbiosis sebagai Strategi Bertahan Hidup Tanaman Liar	49



5.6 Implikasi bagi Adaptasi Tanaman Budidaya	50
5.8 Simpulan dan Konseptual	53
BAB 6 EKSPLORASI DAN KARAKTERISASI BAKTERI ENDOFIT GULMA PANTAI.....	55
6.1 Teknik Isolasi dan Sterilisasi Permukaan Jaringan.....	55
6.2 Metode Identifikasi Morfologi dan Biokimia	56
6.3 Pendekatan Molekuler (16S rRNA dan Metagenomik).....	58
6.4 Uji Fungsional Bakteri Endofit (PGPR)	59
6.5 Analisis Toleransi Stres Abiotik	61
6.6 Penyimpanan dan Koleksi Kultur Endofit	62
6.7 Etika dan Keamanan Hayati dalam Eksplorasi Mikroba	64
6.8 Simpulan dan Perspektif Konseptual	66
BAB 7 APLIKASI BIOTEKNOLOGI PERTANIAN BERBASIS ENDOFIT GULMA PANTAI.....	67
7.1 Endofit sebagai Biofertilizer pada Lahan Marginal.....	67
7.2 Endofit untuk Peningkatan Toleransi Cekaman Tanaman Pangan.....	68
7.3 Pengembangan Biostimulan dan Bioprotektan	70
7.4 Integrasi Endofit dalam Sistem Pertanian Berkelanjutan	71
7.5 Pemanfaatan pada Reklamasi dan Restorasi Lahan.....	73
7.6 Tantangan Implementasi Lapang.....	74
7.7 Studi Kasus Aplikasi Endofit Pantai pada Pertanian	75
BAB 8 PROSPEK, TANTANGAN, DAN ARAH RISET MASA DEPAN.....	79
8.1 Gulma Pantai sebagai Sumber Inovasi Bioteknologi.....	79
8.2 Integrasi Pendekatan Ekologi–Bioteknologi.....	80
8.3 Skala Produksi dan Komersialisasi Endofit.....	81
8.4 Regulasi dan Aspek Sosial–Lingkungan	82



8.5 Peluang Riset Interdisipliner.....	83
8.6 Kontribusi terhadap Ketahanan Pangan dan Iklim	83
8.7 Roadmap Pengembangan Endofit Gulma Pantai.....	84
8.8 Simpulan dan Konseptual	86
GLOSARIUM	87
DAFTAR PUSTAKA.....	99
BIODATA PENULIS.....	123



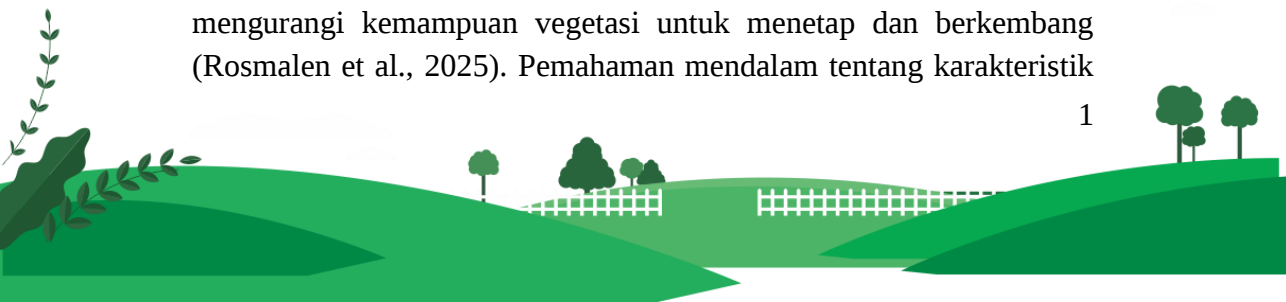
BAB 1

GULMA PASIR PANTAI DALAM PERSPEKTIF EKOLOGI DAN PERTANIAN

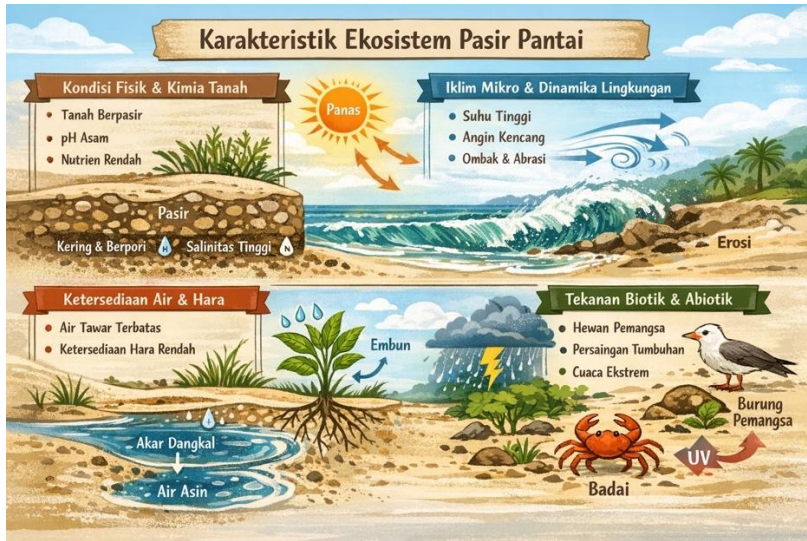
1.1 Karakteristik Ekosistem Pasir Pantai

Ekosistem pasir pantai merupakan lingkungan pesisir yang dinamis dan unik, dicirikan oleh kondisi fisik ekstrem yang membentuk komunitas tumbuhan khusus (Laporte-Fauret et al., 2024). Substrat pasir yang lepas, laju infiltrasi tinggi, dan penghilangan nutrisi yang cepat melalui perkolasi menciptakan kondisi edafik yang sangat berbeda dari ekosistem terestrial umumnya. Vegetasi yang mendominasi ekosistem pasir pantai memainkan peran krusial dalam pembangunan bukit pasir (dune building) dan stabilisasi geomorfologi pesisir (Laporte-Fauret et al., 2024). Spesies-spesies rumput yang dominan seperti *Ammophila arenaria*, *Ammophila breviligulata*, dan *Leymus mollis* menunjukkan karakteristik morfologi khusus yang memungkinkan mereka menangkap dan mengikat sedimen aeolian dengan efisiensi yang berbeda-beda.

Dalam konteks ekosistem pesisir yang lebih luas, pasir pantai berfungsi sebagai zona transisional yang menghubungkan lingkungan akuatik dan terestrial. Ekosistem ini mengalami fluktuasi kondisi lingkungan yang ekstrem, mulai dari salinitas tinggi, defisit air, stress osmotik, hingga tekanan mekanis dari angin dan gelombang laut (Sapiña-Solano et al., 2024). Kestabilan ekosistem pasir pantai sangat dipengaruhi oleh dinamika sedimen, pola inundasi, dan ketersediaan nutrisi yang terbatas. Tekanan rekreasionis dan aktivitas antropogenik lainnya semakin mengancam integritas ekosistem ini, mengurangi kemampuan vegetasi untuk menetap dan berkembang (Rosmalen et al., 2025). Pemahaman mendalam tentang karakteristik



fisik, kimia, dan biologi pasir pantai menjadi fondasi esensial untuk strategi konservasi dan pemanfaatan berkelanjutan.



Gambar 1. Karakteristik Ekosistem Pasir Pantai

1.2 Definisi dan Konsep Gulma Pasir Pantai

Gulma (weeds) secara tradisional didefinisikan sebagai tumbuhan yang tidak diinginkan dalam konteks pertanian atau manajemen lahan, namun dalam konteks ekosistem pesisir, definisi ini memerlukan perspektif yang lebih nuansa. Gulma pasir pantai adalah tumbuhan yang tumbuh secara alami di habitat pasir pantai tanpa intervensi manusia, tetapi sering dianggap sebagai spesies yang kompetitif atau mengganggu dalam konteks pertanian dan pengelolaan pesisir (Fekete et al., 2021). Spesies seperti *Plantago coronopus* mendemonstrasikan kapasitas adaptif yang luar biasa, mampu berkembang tidak hanya di habitat pesisir asalnya tetapi juga di lingkungan terestrial melalui pemanfaatan garam jalan yang digunakan dalam pemeliharaan infrastruktur (Fekete et al., 2021).

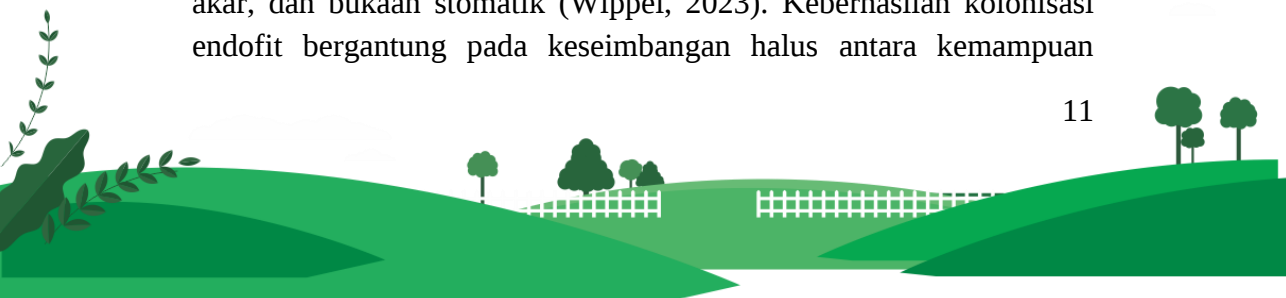
BAB 2

BAKTERI ENDOFIT: KONSEP, KEANEKARAGAMAN, DAN EKOLOGI

2.1 Definisi dan Sejarah Konsep Bakteri Endofit

Bakteri endofit didefinisikan sebagai mikroorganisme yang hidup di dalam jaringan tanaman tanpa menimbulkan gejala penyakit yang merugikan inang tanaman mereka (Partida-Martínez & Heil, 2011). Konsep organismal ini berkembang menjadi pemahaman bahwa tanaman sebenarnya merupakan sistem holistik yang terdiri dari organisme inang dan komunitas mikroba yang berasosiasi, yang dikenal sebagai "holobiont" (Partida-Martínez & Heil, 2011). Sejarah penelitian tentang endofit menunjukkan bahwa fossil record endofit berasal lebih dari 400 juta tahun yang lalu, mengimplikasikan bahwa mikroorganisme ini telah memfasilitasi adaptasi tanaman selama transisi habitat yang signifikan (Card et al., 2016). Pandangan tradisional tentang tanaman bebas mikroba telah ditinggalkan, dan penelitian kontemporer mengakui bahwa kolonisasi internal oleh bakteri endofit merupakan norma biologi daripada pengecualian (Lin et al., 2024). Pengakuan ini telah mengubah paradigma dalam biologi tanaman, menyebabkan para ilmuwan untuk mempertimbangkan peran integral endofit dalam kesehatan, pertumbuhan, dan adaptasi tanaman terhadap berbagai tekanan lingkungan.

Definisi bakteri endofit yang komprehensif mencakup kemampuan mereka untuk berkolonisasi jaringan internal tanpa menyebabkan penyakit, sambil sering memberikan manfaat pada inang mereka (Afzal et al., 2019). Bakteri ini memasuki jaringan tanaman melalui berbagai rute penetrasi, termasuk luka alami, celah akar, dan bukaan stomatik (Wippel, 2023). Keberhasilan kolonisasi endofit bergantung pada keseimbangan halus antara kemampuan

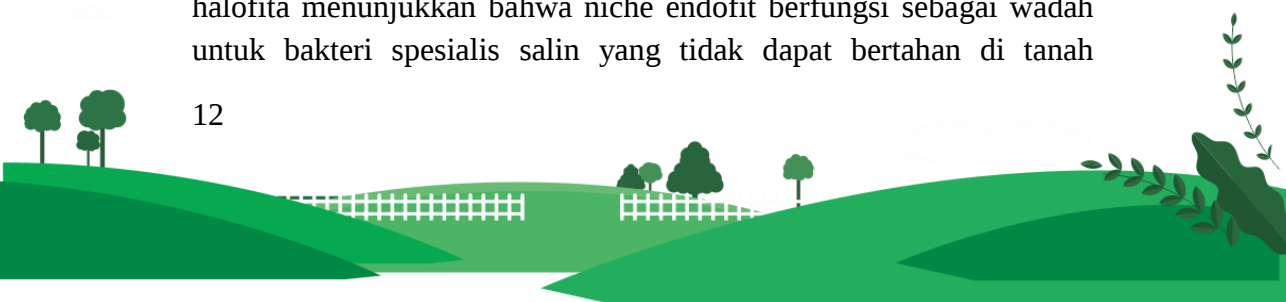


bakteri untuk menembus pertahanan tanaman dan kapasitas tanaman untuk mengenali dan mentoleransi mikroorganisme tertentu (Wippel, 2023). Fenomena ini memiliki implikasi penting bagi tanaman pesisir yang tumbuh dalam kondisi lingkungan yang ekstrem, di mana asosiasi dengan bakteri endofit khusus dapat meningkatkan resiliensi mereka terhadap stres salinitas dan abiotik lainnya.

2.2 Habitat dan Niche Ekologi Bakteri Endofit

Bakteri endofit menempati niche ekologi yang sangat spesifik di dalam jaringan tanaman, dengan distribusi yang bervariasi tergantung pada jenis jaringan, organ, dan keadaan lingkungan (Harrison & Griffin, 2020). Penelitian menyeluruh menunjukkan bahwa akar umumnya memiliki populasi endofit yang lebih tinggi dibandingkan dengan jaringan di atas permukaan tanah (Harrison & Griffin, 2020). Dalam konteks tanaman pesisir, niche endofit mencakup berbagai kompartemen: akar, batang, daun, dan bahkan benih, masing-masing dengan komunitas mikrobial yang unik (Lengrand et al., 2025). Penelitian pada tanaman halofita menunjukkan bahwa endofit akar lebih beragam daripada di daun atau batang (Majeed et al., 2024). Niche ekologi endofit menciptakan lingkungan mikro yang berbeda secara signifikan dari lingkungan eksternal, dengan kondisi oksigen terbatas, kadar gula tinggi, dan konsentrasi nutrisi yang berfluktuasi (Wippel, 2023).

Dalam ekosistem pesisir, niche endofit memiliki relevansi khusus karena bakteri dalam kompartemen ini terlindungi dari salinitas ekstrem dan radiasi ultraviolet (Majeed et al., 2024). Tanaman yang tumbuh di lingkungan salin merekrut bakteri endofit dengan toleransi garam tinggi yang berkontribusi pada penyesuaian osmotik dan pemeliharaan homeostasis ion (He et al., 2026). Pengalaman dari halofita menunjukkan bahwa niche endofit berfungsi sebagai wadah untuk bakteri spesialis salin yang tidak dapat bertahan di tanah



sekitarnya (Ferreira et al., 2021). Diversifikasi niche ini mencerminkan strategi koevolusi jangka panjang antara tanaman pesisir dan komunitas bakteri endofit mereka, di mana presesi selektif tanaman membentuk komposisi mikrobial yang mendukung ketahanan tanaman terhadap cekaman lingkungan yang ekstrem.

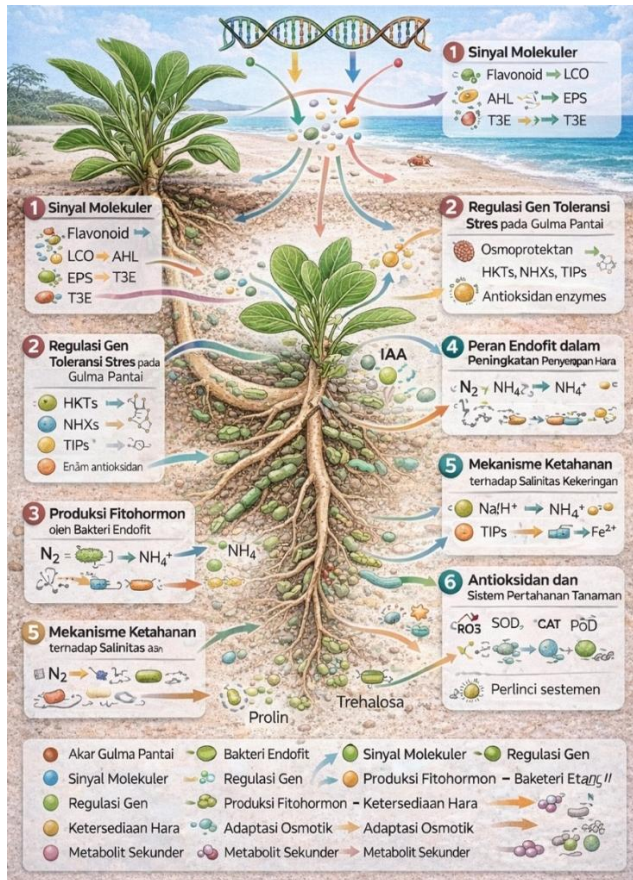
2.3 Keanekaragaman Taksonomi Bakteri Endofit Tanaman

Keanekaragaman taksonomi bakteri endofit mencakup berbagai filum bakteri, dengan Firmicutes, Proteobacteria, Actinobacteria, dan Bacteroidetes menjadi kelompok dominan di sebagian besar sistem tanaman (Sen et al., 2026). Dalam penelitian sistematis pada benih gandum, Firmicutes menunjukkan dominansi tertinggi dengan genus *Bacillus* paling berlimpah (30,7%), diikuti oleh *Streptomyces* (18,4%) dan genera lainnya seperti *Stenotrophomonas*, *Paenibacillus*, *Enterobacter*, dan *Micrococcus* (Sharma et al., 2023). Keanekaragaman ini menunjukkan bahwa tanaman mengakumulasi komunitas endofit yang kompleks secara taksonomi, dengan beberapa genera tersebut hadir secara konsisten di berbagai tanaman inang dan lingkungan.

Dalam konteks tanaman pesisir dan halofita, keanekaragaman taksonomi menunjukkan pola yang menarik berkaitan dengan adaptasi garam (Gao et al., 2024). Penelitian pada halofita dari Aral Sea mengungkapkan bahwa *Bacillota*, *Pseudomonadota*, *Actinomycetota*, dan *Bacteroidota* mendominasi komunitas endofit, dengan distribusi genus yang mencerminkan tekanan seleksi salinitas (Gao et al., 2024). Genus *Bacillus*, yang dikenal karena kemampuannya menghasilkan spora tahan terhadap kondisi ekstrem dan berbagai metabolit sekunder, muncul sebagai kelompok dominan dalam endofit halofita (Gao et al., 2021). Selain itu, penelitian mengidentifikasi bahwa tanaman pesisir merekrut bakteri dengan toleransi salin spesifik seperti *Halomonas*, *Oceanobacillus*, dan



jaringan internal tanaman. Dalam konteks gulma pantai yang menghadapi salinitas tinggi, sinyal quorum sensing juga membantu bakteri endofit mengekspresikan gen-gen yang terlibat dalam toleransi stres salinitas dan produksi fitohormon yang mendukung adaptasi inang.



Gambar 3. Mekanisme simbiosis antara gulma pasir pantai dan bakteri endofit

4.2 Regulasi Gen Toleransi Stres pada Gulma Pantai

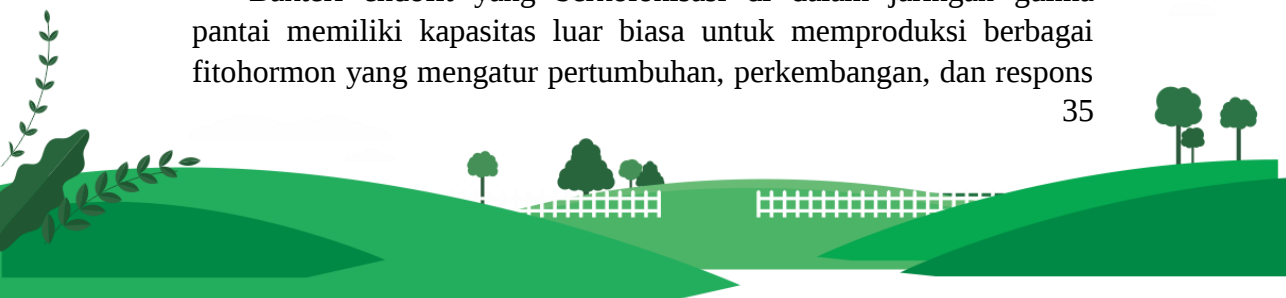
Gulma pantai telah mengembangkan mekanisme regulasi genetik canggih untuk mengatasi stres salinitas dan kekeringan yang ekstrem, suatu adaptasi yang diperkuat melalui kehadiran bakteri endofit simbiosis. Bakteri endofit memicu ekspresi gen toleransi stres pada tanaman inang melalui aktivasi jalur sinyal yang melibatkan faktor transkripsi kunci seperti WRKY, NAC, dan bZIP yang merespons tekanan osmotik dan tegangan oksidatif (Kumawat et al., 2023). Regulasi diferensial dari gen-gen ini memungkinkan gulma pantai untuk mengaktifkan mekanisme perlindungan seperti akumulasi osmolit dan peningkatan sintesis antioksidan ketika menghadapi kondisi salin yang intens.

Penelitian metatranskriptomik mengungkapkan bahwa inokulasi dengan bakteri endofit seperti *Burkholderia seminalis* dan *Nocardia* secara signifikan mengubah pola ekspresi gen pada tanaman inang, terutama gen yang terkait dengan transduksi sinyal fitohormon dan metabolisme reaktif oksigen (Hwang et al., 2025). Bakteri endofit menginduksi modifikasi epigenetik pada tanaman inang, termasuk perubahan metilasi DNA dan asetilasi histon, yang mengatur aktivitas gen-gen terlibat dalam toleransi stres (Sahoo et al., 2025). Dalam gulma pantai yang hidup di tepi pantai, adaptasi genetik ini dikombinasikan dengan mekanisme fisiologis yang diinduksi endofit menciptakan fenotipe yang sangat toleran terhadap salinitas ekstrem.

Jalur sinyal ABA (asam absisat) memainkan peran sentral dalam koordinasi respons stres, dan bakteri endofit dapat memodulasi jalur ini melalui produksi atau derivatisasi ABA (Liu et al., 2024). Ketika gulma pantai mengalami stres salin, ABA terakumulasi dan mengaktifkan faktor transkripsi yang merespons stress seperti AREB dan CBF, yang selanjutnya meningkatkan ekspresi gen protektif termasuk aquaporin, transporter ion, dan gen yang mengkode antioksidan enzimatis dan non-enzimatis.

4.3 Produksi Fitohormon oleh Bakteri Endofit

Bakteri endofit yang berkolonisasi di dalam jaringan gulma pantai memiliki kapasitas luar biasa untuk memproduksi berbagai fitohormon yang mengatur pertumbuhan, perkembangan, dan respons



stres tanaman (Hwang et al., 2025). Auksin (asam indol-3-asetat/IAA) merupakan hormon pertumbuhan utama yang disintesis oleh mayoritas bakteri endofit melalui jalur triptofan-dependen dan jalur independen (Mahmoud et al., 2025). Produksi auksin yang ditingkatkan oleh bakteri endofit seperti *Klebsiella variicola* menstimulasi pemanjangan sel dan diferensiasi akar, memungkinkan gulma pantai untuk mengembangkan sistem akar yang lebih luas untuk akuisisi air dan nutrisi dalam kondisi stres (Qin et al., 2024).

Giberelin dan sitokinin juga diproduksi oleh bakteri endofit dan bekerja sinergis dengan auksin untuk mempromosikan pertumbuhan vegetatif dan meningkatkan biomassa tanaman inang (Etminani & Harighi, 2018). Di bawah kondisi salinitas tinggi, produksi sitokinin oleh endofit membantu memanfaatkan senesens prematur sel dan mempertahankan kapasitas fotosintesis, fenomena yang sangat penting bagi gulma pantai yang perlu memaksimalkan produksi biomassa dalam musim terbatas. Polyamine seperti putresin, spermina, dan spermidina dihasilkan oleh bakteri endofit melalui jalur biosintesis yang tergantung pada gen yang terkandung dalam genom bakteri, dan molekul-molekul ini memainkan peran krusial dalam stabilisasi membran sel dan detoksifikasi spesies reaktif oksigen (Qin et al., 2024).

Etilen, hormon stres, diproduksi dalam jumlah yang dapat dimonitalisasikan oleh tanaman yang mengalami stres salin, namun bakteri endofit menghasilkan enzim ACC deaminase yang memecah prekursor etilen 1-aminosiklopropan-1-karboksilat (ACC), sehingga mengurangi kadar etilen tanaman dan memitigasi efek inhibitif stres pada pertumbuhan (Kumawat et al., 2023). Mekanisme ini sangat penting untuk mempertahankan elastisitas pertumbuhan gulma pantai bahkan ketika kondisi lingkungan sangat tidak menguntungkan.

4.4 Peran Endofit dalam Peningkatan Penyerapan Hara

Bakteri endofit memainkan peranan transformatif dalam meningkatkan akuisisi nutrisi pada gulma pantai melalui berbagai



mekanisme fisiologis dan biokimia yang tersinergi dengan mekanisme tanaman inang (Shahzad et al., 2025). Pelarutan fosfat merupakan salah satu kontribusi paling penting dari bakteri endofit untuk kesehatan tanaman, khususnya dalam tanah pesisir yang sering mengalami pengikatan fosfat berlebih yang membuat nutrisi ini tidak tersedia bagi tanaman. Bakteri pengsolubilisasi fosfat menghasilkan asam organik rantai pendek seperti asam sitrat, asam malat, dan asam glikolat yang menurunkan pH lokal di sekitar partikel mineral fosfat, dengan demikian meningkatkan pelarutan fosfat anorganik dan membuat fosfat tersedia untuk penyerapan akar (Huang et al., 2024).

Fiksasi nitrogen oleh bakteri endofit nitrogen-fiksasi menyediakan nitrogen biasanya terbatas yang dikombinasikan dengan reduksi nitrogenase membentuk amonium yang dapat langsung digunakan oleh tanaman inang (Shahzad et al., 2025). Dalam gulma pantai yang tumbuh di tanah pesisir dengan konten nitrogen rendah, fiksasi nitrogen oleh endofit nitrogen-fiksasi memberikan keuntungan kompetitif yang signifikan, mengurangi ketergantungan pada nitrogen mineral yang jarang tersedia. Penelitian menunjukkan bahwa inokulasi dengan bakteri pengsolubilisasi kalium seperti strain yang dipilih dapat meningkatkan tinggi tanaman hingga 45% dan bobot kering hingga 83%, dengan perubahan serentak dalam struktur komunitas bakteri akar yang mendukung nutrisi yang lebih efisien (Shahzad et al., 2025).

Siderofora, ligand organik kompleks dengan afinitas tinggi untuk besi, diproduksi oleh bakteri endofit untuk memobilisasi besi terjerap dalam tanah (Shahzad et al., 2025). Besi merupakan unsur krusial untuk sintesis klorofil, sitokrom, dan protein yang terlibat dalam respirasi mitokondria dan fotosintesis, sehingga peningkatan ketersediaan besi melalui siderofora endofit meningkatkan efisiensi fotosintesis gulma pantai. Selain itu, endofit menghasilkan enzim fosfatase yang memecah ikatan fosfat organik kompleks menjadi bentuk yang dapat diserap, memperluas pool fosfor yang tersedia dalam tanah pesisir (Huang et al., 2024).

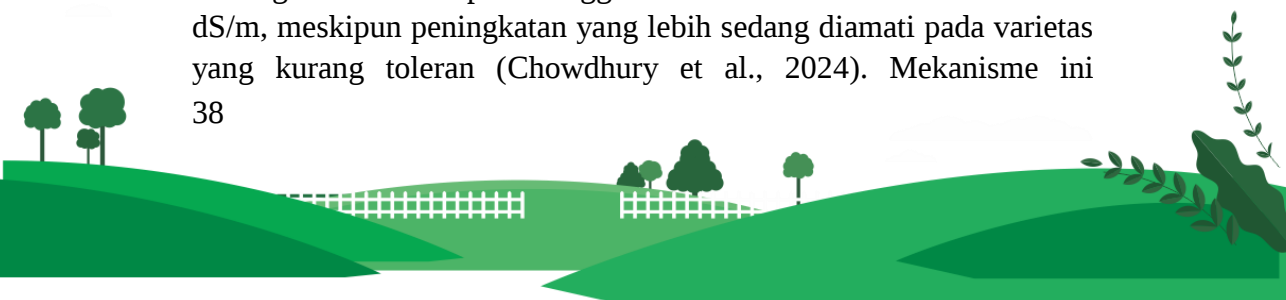


4.5 Mekanisme Ketahanan terhadap Salinitas dan Kekeringan

Ketahanan terhadap salinitas dan kekeringan pada gulma pantai dibangun melalui mekanisme multifaset yang koordinasi hormon, transportasi ion, dan biosintesis osmolit yang semua diaktifkan atau diperkuat oleh bakteri endofit (Witzel et al., 2025). Homeostasis ion merupakan tantangan terbesar bagi tanaman yang tumbuh dalam lingkungan dengan konsentrasi garam tinggi, karena akumulasi Na^+ dan Cl^- dalam sel dapat mengganggu proses enzimatik fundamental dan menyebabkan ketidakseimbangan osmotik (Székely & Barta, 2025). Bakteri endofit membantu gulma pantai mengatasi tantangan ini dengan meningkatkan ekspresi transporter ion selektif seperti HKT (High-affinity K^+ Transporter) dan NHX (Na^+/H^+ Exchanger) yang secara aktif mengkompilasi Na^+ keluar dari sitoplasma atau membawanya ke vakuola untuk kompartementalisasi (Mutungi et al., 2024).

Akumulasi osmolit organik seperti prolin, glisin betain, dan sorbitol memainkan peran penting dalam penyesuaian osmotik, yang memungkinkan sel tanaman mempertahankan turgor sel dan fungsi fisiologis normal dalam lingkungan hipersalin (Kumawat et al., 2023). Bakteri endofit meningkatkan konten prolin pada tanaman inang melalui upregulasi gen biosintesis prolin dan pengurangan degradasi prolin, dengan mekanisme yang melibatkan modulasi sinyal ABA (Hwang et al., 2025). Untuk kekeringan, mekanisme serupa berlaku, dengan bakteri endofit meningkatkan transpirasi tanaman yang terukur dan retensi air melalui peningkatan kadar polyamine dan osmolit, serta perbaikan arsitektur akar untuk akuisisi air yang lebih dalam (Chattaraj et al., 2025).

Dalam konteks pertanian pantai, penelitian menunjukkan bahwa fungus endofit dari tanaman yang tahan garam seperti *Aspergillus welwitschiae* yang diperkaya dari padi liar *Oryza coarctata* dapat meningkatkan hasil padi hingga 3080% dalam kondisi salinitas 6 dS/m, meskipun peningkatan yang lebih sedang diamati pada varietas yang kurang toleran (Chowdhury et al., 2024). Mekanisme ini



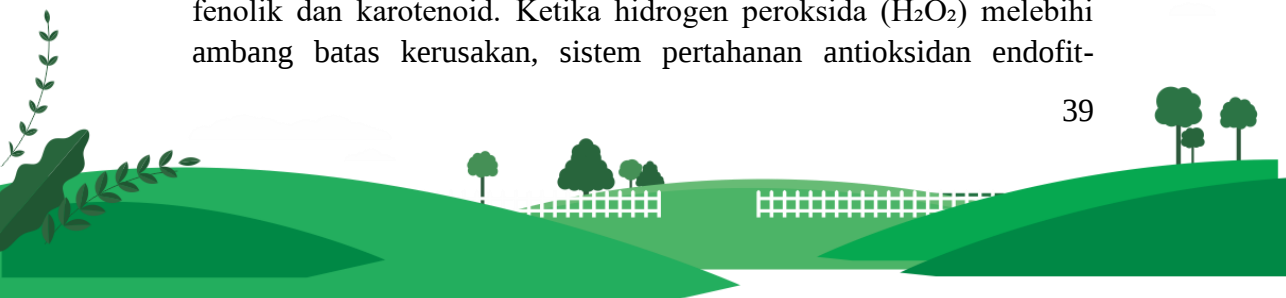
melibatkan kombinasi peningkatan penyerapan nutrisi, penurunan akumulasi Na^+ dalam jaringan pengangkutan, dan peningkatan keseimbangan osmotik internal.

4.6 Antioksidan dan Sistem Pertahanan Tanaman

Stres salin dan kekeringan secara inheren menginduksi akumulasi spesies reaktif oksigen (ROS) seperti radikal superoksid, hidrogen peroksida, dan radikal hidroksil yang dapat merusak lipid membran, protein, dan DNA. Sistem pertahanan antioksidan gulma pantai melibatkan enzim pertahanan enzimatik seperti superoksida dismutase (SOD), katalase (CAT), peroksidase (POD), dan askorbat peroksidase (APX) yang bekerja secara terkoordinasi untuk menurunkan ROS ke tingkat yang dapat ditoleransi (Goszcz et al., 2025). Bakteri endofit secara signifikan meningkatkan aktivitas enzim-enzim antioksidan ini, suatu peningkatan yang terdeteksi melalui analisis biokimia dan konfirmasi melalui analisis ekspresi gen menggunakan qRT-PCR (Mutungi et al., 2024).

Antioksidan non-enzimatik seperti asam askorbat, glutathion, flavonoid, dan fenol lainnya juga meningkat dalam jaringan tanaman yang dikolonisasi endofit, menyediakan lapisan pertahanan kedua terhadap stres oksidatif. Flavonoid yang terakumulasi dalam vakuola tidak hanya bertindak sebagai peredam ROS tetapi juga memiliki sifat sitoprotektor dan penghambatan jalur pensinyalan stres melalui interaksi dengan reseptor. Dalam penelitian dengan inokulasi bakteri endofit, akumulasi antosianin yang dimediasi oleh upregulasi gen sintesis antosianin secara dramatis meningkatkan kapasitas penyisihan ROS dan mempertahankan integritas membran di bawah tegangan (Mahmoud et al., 2025).

Bakteri endofit menginduksi akumulasi antioksidan non-enzimatik melalui aktivasi jalur biosintesis fenilalanin, triptofan, dan asam α -linolenik, jalur-jalur yang mencakup produksi senyawa fenolik dan karotenoid. Ketika hidrogen peroksida (H_2O_2) melebihi ambang batas kerusakan, sistem pertahanan antioksidan endofit-



diperkuat dapat mengurangi H_2O_2 dan konten malondialdehida (MDA, penanda peroksidasi lipid) dalam kondisi stres salin (Mutungi et al., 2024). Koordinasi antara sistem antioksidan enzimatis dan non-enzimatis yang ditingkatkan oleh endofit menciptakan ketahanan oksidatif yang komprehensif pada gulma pantai yang memungkinkan kehidupan di lingkungan pesisir yang bermusim tinggi.

4.7 Interaksi Metabolit Sekunder Gulma–Endofit

Interaksi antara metabolit sekunder yang diproduksi oleh gulma pantai dan komponen metabolik yang dihasilkan oleh bakteri endofit simbiosis menciptakan jaringan biokimia kompleks yang mendukung simbiosis dan ketahanan tanaman terhadap stres dan penyakit. Metabolit sekunder alkaloid, terpenoid, fenol, dan glikosida yang dihasilkan oleh gulma pantai berfungsi sebagai sinyal kimia yang menarik dan mengaktifkan gen-gen bakteri endofit yang terlibat dalam respons stres (Alhaddad et al., 2025). Sebaliknya, bakteri endofit menghasilkan metabolit sekunder mereka sendiri termasuk lipopeptida, polipeptida siklik, dan volatil organik yang mempromosikan pertumbuhan tanaman, melindungi terhadap penyakit, dan memperkuat mekanisme pertahanan tanaman (Marks et al., 2025).

Metabolit sekunder dari endofit memainkan peran penting dalam membentuk komunitas mikroba rhizosfer dan endofit akar, mekanisme yang dikenal sebagai "efek selectan perakaran" (Wankhade et al., 2025). Dalam gulma pantai, eksudat akar yang kaya akan asam fenat dan turunan asam sinamat mengatur kehadiran dan aktivitas endofit, menciptakan komunitas simbiosis yang stabil dan fungsional. Penelitian metabolomik integrasi dan transkriptomik mengungkapkan bahwa ekspresi dari jalur biosintesis metabolit sekunder seperti jalur fenil-propanoid secara dinamis diatur oleh interaksi dengan endofit, suatu regulasi yang meningkatkan akumulasi senyawa bioaktif dengan fungsi antimikroba dan antioksidan (Chen et al., 2024).

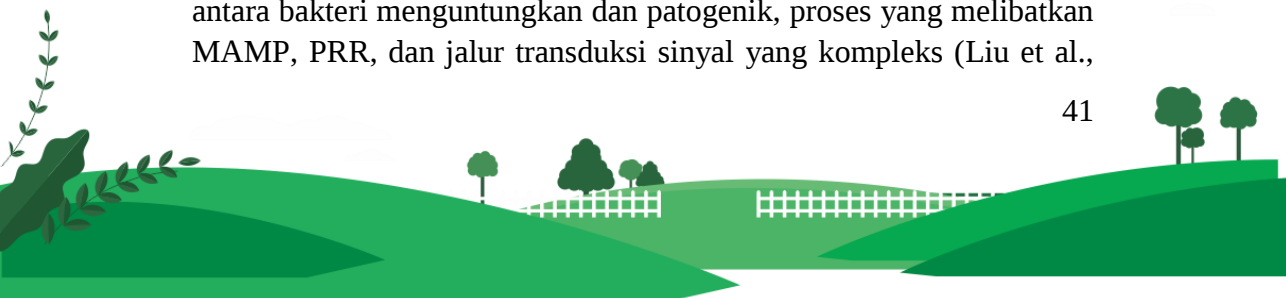


Lipokitoliosakarida (LCO) yang diproduksi oleh bakteri nitrogen-fiksasi dan bakteri lainnya berfungsi sebagai sinyal yang sangat kuat yang mengaktifkan gen tanaman yang terlibat dalam pengakuan simbiosis, pembentukan struktur simbiosis, dan upregulasi metabolisme nutrisi (Marks et al., 2025). Metabolit sekunder gulma pantai yang diinduksi oleh stres seperti proline betain dan polyamine berfungsi sebagai cofactor dan proton donor yang mendukung aktivitas enzimatik dari berbagai enzim bakteri yang terlibat dalam fiksasi nitrogen, transportasi nutrisi, dan detoksifikasi (Chen et al., 2024). Sinergi metabolik ini mengoptimalkan pemanfaatan substrat energi dan memaksimalkan efisiensi simbiosis, suatu efisiensi yang tercermin dalam peningkatan biomassa dan daya tahan tanaman yang teramati dalam kondisi lapangan.

Produksi volatil organik (VOC) oleh endofit berkontribusi pada pertahanan tanaman terhadap hama herbivora dan patogen jamur, sementara juga memperkuat sistem pertahanan tanaman terhadap stres abiotik melalui aktivasi jalur-jalur sinyal pertahanan spesifik (Ehinmitan et al., 2024). Dalam gulma pantai yang hidup di habitat pesisir yang kompleks dengan tekanan herbivora dan patogen yang beragam, VOC yang dihasilkan oleh endofit memberikan manfaat perlindungan yang signifikan, terutama ketika dikombinasikan dengan metabolit sekunder organik yang dihasilkan oleh tanaman inang sendiri.

4.8 Simpulan dan Perspektif Konseptual

Mekanisme molekuler dan fisiologis simbiosis antara gulma pantai dan bakteri endofit merupakan contoh luar biasa dari co-evolusi plant-mikrob yang telah menghasilkan kemitraan yang sangat efektif untuk mengatasi tantangan lingkungan ekstrem (Chattaraj et al., 2025). Pada tingkat molekuler, proses dimulai dengan sinyal-sinyal kimia spesifik yang memfasilitasi pengenalan dan diferensiasi antara bakteri menguntungkan dan patogenik, proses yang melibatkan MAMP, PRR, dan jalur transduksi sinyal yang kompleks (Liu et al.,



2024). Ketika symbiosis terbentuk, bakteri endofit mengaktifkan jalur regulasi genetik tanaman yang meningkatkan produksi fitohormon, antioksidan, dan osmlit, yang secara kolaboratif meningkatkan ketahanan terhadap stres salin dan kekeringan (Kumawat et al., 2023).

Pada tingkat fisiologis, peningkatan penyerapan nutrisi yang dimediasi oleh endofit dalam bentuk fiksasi nitrogen, pelarutan fosfat, dan mobilisasi mineral mendasari peningkatan produktivitas tanaman dan ketahanan terhadap defisiensi nutrisi yang umum terjadi di tanah pesisir (Shahzad et al., 2025). Sistem antioksidan yang ditingkatkan, dikombinasikan dengan akumulasi osmlit dan regulasi homeostasis ion, memungkinkan gulma pantai untuk mempertahankan fungsi fisiologis normal bahkan dalam kondisi salinitas dan kekeringan yang ekstrem (Goszcz et al., 2025). Interaksi berkelanjutan antara metabolit sekunder yang dihasilkan oleh kedua mitra menciptakan jaringan biokimia yang kompleks dan adaptif yang merespons perubahan dalam kondisi lingkungan (Chen et al., 2024).

Pemahaman mendalam tentang mekanisme-mekanisme ini memiliki implikasi penting untuk pertanian berkelanjutan di kawasan pesisir dan lahan salin (Sahoo et al., 2025). Inokulasi dengan bakteri endofit simbiosis dapat meningkatkan produktivitas tanaman budidaya dalam tanah pesisir sambil mengurangi ketergantungan pada input agrokimia yang berkelanjutan (Chowdhury et al., 2024). Penelitian lebih lanjut harus fokus pada karakterisasi isolat endofit spesifik yang paling efektif untuk berbagai kultivar tanaman dan kondisi tanah, serta optimisasi protokol inokulasi untuk memaksimalkan penyerapan endofit dan keberhasilan simbiosis di lapangan. Integrasi penelitian mekanistik tingkat molekuler dengan percobaan lapangan yang ketat akan membuka jalan menuju praktik pertanian yang lebih berkelanjutan dan produktif di lingkungan pesisir yang menantang.



BAB 5

PERAN SIMBIOSIS DALAM KETAHANAN LINGKUNGAN EKSTREM

5.1 Cekaman Salinitas pada Ekosistem Pantai

Salinitas merupakan salah satu stres abiotik paling signifikan yang membatasi produktivitas pertanian global. Ekosistem pantai dan zona pesisir secara alami mengalami tingkat salinitas yang ekstrem, menciptakan lingkungan yang hanya dapat ditoleransi oleh spesies tanaman khusus yang disebut halofita (L. Zhang et al., 2026). Halofita, seperti *Aeluropus sinensis* dan *Limonium sinense*, telah mengembangkan strategi adaptasi kompleks yang melibatkan perubahan fisiologis, morfologis, dan ekologis untuk bertahan dalam kondisi salinitas tinggi (Qin et al., 2018). Komunitas bakteri yang terkait dengan akar dan jaringan daun halofita pantai menunjukkan komposisi yang berbeda dari tanaman yang ditanam di lahan normal, mencerminkan tekanan selektif lingkungan salin terhadap struktur dan fungsi mikrobiota (Majeed et al., 2024).

Stres garam menginduksi ketidakseimbangan ion dalam jaringan tanaman, dehidrasi fisiologis, dan pembentukan spesies reaktif oksigen (ROS) yang merusak. Endofit yang berasosiasi dengan halofita pantai memainkan peran penting dalam melampaui pembatasan ini melalui produksi berbagai senyawa protektif dan modulasi respons fisiologis tuan rumah (Qin et al., 2018). Penelitian pada *Limonium sinense* menunjukkan bahwa inokulasi dengan *Glutamicibacter halophytocola* KLBMP 5180 meningkatkan konsentrasi klorofil total, prolin, enzim antioksidan, flavonoid, K⁺, dan Ca²⁺ dalam daun, sambil secara bersamaan mengurangi konsentrasi malondialdehida (MDA) dan Na⁺. Mekanisme ini menunjukkan bahwa endofit berfungsi sebagai "perpanjangan



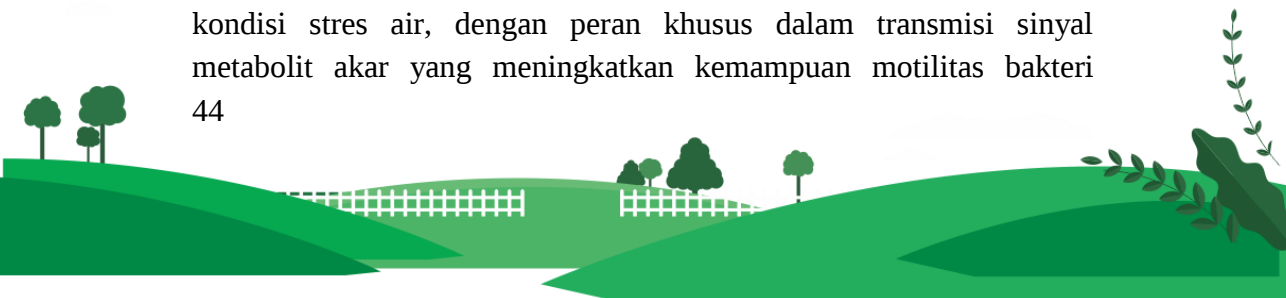
genetik" dari tuan rumah, memberikan kapabilitas detoksifikasi dan osmoproteksi yang meningkatkan toleransi garam (Yuan et al., 2016).

Bakteri endofit yang diisolasi dari halofita pantai, seperti *Cakile maritima*, *Matthiola tricuspidata*, dan *Crithmum maritimum*, menunjukkan kemampuan untuk tumbuh dalam konsentrasi NaCl yang tinggi dan memproduksi zat-zat yang mempromosikan pertumbuhan tanaman sekaligus menekan pertumbuhan patogen (Christakis et al., 2021). Penelitian pada *Sesuvium portulacastrum* mengidentifikasi strain bakteri halotoleran yang menghasilkan tingkat tinggi asam indol-3-asetat (IAA) dan aktivitas dekarboksilase 1-aminosiklopropan-1-karboksilat (ACC), sehingga meningkatkan toleransi garam pada kacang hijau (*Vigna mungo*) di bawah kondisi salinitas 2% NaCl (John et al., 2023). Endofit ini mengurangi aktivitas enzim katalase dan superoksida dismutase, yang mengindikasikan bahwa mereka secara aktif meregulasi metabolisme oksidatif tuan rumah untuk mencegah stres oksidatif berlebihan.

5.2 Cekaman Kekeringan dan Suhu Tinggi

Kekeringan dan suhu tinggi merupakan stres lingkungan yang saling terkait dan semakin sering terjadi bersamaan dalam skenario perubahan iklim global. Tanaman gulma pantai, khususnya spesies yang hidup di area dengan curah hujan terbatas dan paparan sinar matahari intensif, telah mengembangkan microbiome yang sangat terspesialisasi untuk menghadapi stres ganda ini. Endofit dalam komunitas ini memicu jalur sinyal yang meningkatkan akumulasi osmoleit organik, memperkuat sistem antioksidan, dan mengoptimalkan penggunaan air untuk mempertahankan fungsi fisiologis di bawah tekanan air rendah.

Penelitian pada kedelai liar dan sorgum menunjukkan bahwa bakteri rhizosfer yang kaya akan *Pseudomonas* spp. diperkaya dalam kondisi stres air, dengan peran khusus dalam transmisi sinyal metabolit akar yang meningkatkan kemampuan motilitas bakteri



melalui regulasi gen yang terkait dengan kemotaksis dan perakitan flagella. Bakteri *Pseudomonas* ini memproduksi biofilm yang mengandung polisakarida ekstraseluler (EPS) pelindung, seperti alginat dan Psl, yang berkontribusi pada ketahanan stres dan membantu melindungi koloni bakteri dari efek osmotik parah. Di tingkat tanaman, inokulasi dengan endofit toleran kekeringan menghasilkan peningkatan signifikan dalam aktivitas fotosintesis, kandungan klorofil, dan akumulasi prolin, sambil mengurangi kebocoran elektrolit dan konten malondialdehid.

Endofit gelap berseptum (DSE) seperti *Piriformospora indica*, *Acrocalymma vagum*, dan *Paraboeremia putaminum* telah ditunjukkan untuk meningkatkan toleransi kekeringan dan suhu tinggi secara signifikan. Dalam pengujian kombinasi stres kering-panas berturut-turut, spesies pohon yang diinokulasi dengan endofit menunjukkan tingkat kelangsungan hidup yang lebih tinggi, kandungan klorofil yang meningkat, dan nilai parameter fluoresensi klorofil Fv/Fm yang lebih tinggi, menunjukkan pemulihan fotosintesis yang lebih cepat setelah stres. Mekanisme yang mendasari ketahanan yang dipromosikan DSE melibatkan peningkatan pengembangan akar dan efisiensi penyerapan air, peningkatan aktivitas enzim antioksidan seperti superoksida dismutase dan peroksidase, dan pembentukan struktur melanisasi dalam sel akar yang melindungi dari penetrasi toksin dan stres oksidatif.

Bakteri rhizosfer *Bacillus* spp., khususnya yang menunjukkan kombinasi unik dari fitur toleransi stres dan promosi pertumbuhan tanaman, menunjukkan kemampuan untuk meningkatkan resistansi tanaman. Inokulasi dengan konsorsium bakteri ini pada padi di bawah kondisi kekeringan meningkatkan kandungan klorofil total, prolin, dan gula terlarut dalam daun, serta meningkatkan komponen hasil



panen seperti jumlah malai, jumlah spikelet, dan berat gabah kering (Rafedzi et al., 2024).

5.3 Logam Berat dan Stres Oksidatif

Polusi logam berat di zona pesisir sering terjadi karena aktivitas industri, pertambangan, dan deposisi atmosfer, menciptakan kombinasi stres yang melibatkan toksisitas ion logam dan produksi ROS berlebihan (Liu et al., 2024). Halofita pantai seperti *Spinifex littoreus* dan *Calotropis gigantea* secara alami mengakumulasi logam berat melalui mekanisme toleransi yang diatur oleh bakteri endofit spesifik (Vu et al., 2022). Analisis korelasi linear dari komunitas bakteri yang terkait dengan akar gulma pantai menunjukkan hubungan kuat antara keragaman bakteri endofit dan konten mineral tanah, terutama kalsium, titanium, tembaga, dan seng, mengindikasikan bahwa komposisi bakteri diatur oleh ketersediaan elemen dan tingkat salinitas.

Bakteri endofit seperti *Bacillus idriensis* dan *Kibdelosporangium aridum*, yang diisolasi dari akar gulma pantai, menunjukkan potensi untuk meningkatkan ketahanan terhadap stres logam berat dan kemampuan fitoekstraksi (Vu et al., 2022). Mekanisme toleransi logam berat pada bakteri endofit melibatkan pembentukan biofilm, pembentukan nanopartikel logam, upregulasi gen yang terlibat dalam imobilisasi periplasma, dan penggunaan pompa efluks RND untuk mengekstraksi ion logam berlebihan (Y. Zhang et al., 2024). Pada kasus *Cupriavidus metallidurans* CML2, endofit ini menunjukkan ketahanan terhadap kadmium hingga 2400 mg/L dan mampu menghasilkan IAA pada tingkat 0,93 mg/L dan siderofora pada 22,67%, sambil mengurangi laju translokasi kadmium dari 43% menjadi 31% pada bibit padi.

Endofit bakteri yang toleran terhadap logam berat secara dramatis mengurangi akumulasi ROS dalam jaringan tanaman melalui



peningkatan aktivitas enzim antioksidan. Penelitian pada tomat yang diinokulasi dengan *Bacillus siamensis* di bawah stres kadmium menunjukkan peningkatan signifikan dalam aktivitas katalase dan peroksidase guaiakol, sambil konten hidrogen peroksida dan malondialdehid berkurang secara substansial (Khan et al., 2025). Konsorsium bakteri hipertoleran logam berat yang dikombinasikan dengan tanaman hiperaksumulator menunjukkan efisiensi remediasi yang ditingkatkan; misalnya, inokulasi ganda dengan *Acinetobacter* sp. ME1 dan *Kosakonia* sp. W18 mencapai efisiensi pengurangan lebih dari 30% untuk semua empat logam berat (Cr, Zn, Cd, Pb) pada rumput tinggi (Lee et al., 2026).

Tanaman halofita pantai yang mengalami stres logam berat mengaktifkan produksi senyawa detoksifikasi sekunder seperti fenol, flavonoid, dan asam organik, yang dimodulasi oleh endofit (Shahzad et al., 2024). Bakteri endofit *Stenotrophomonas maltophilia* SaRB5, yang diisolasi dari *Sedum alfredii*, memfasilitasi peningkatan pelepasan asam organik, asam amino, dan asam salisilat dari tanaman ke zona rhizosfer, mengubah komposisi komunitas bakteri rhizoplane dan meningkatkan mobilisasi kadmium terikat oksida besi-mangan (Lin et al., 2025). Peningkatan dalam konten flavonoid dan polifenol total dalam jaringan tanaman berkontribusi pada peningkatan kapasitas antioksidan dan ketahanan terhadap peroksidasi lipid membran yang diinduksi logam (Eser et al., 2025).

5.4 Peran Endofit dalam Stabilisasi Rhizosfer

Rhizosfer adalah zona sempit di sekitar akar tanaman di mana berlangsung interaksi kompleks antara akar, tanah, dan komunitas mikrob yang sangat beragam. Untuk tanaman yang tumbuh di lingkungan ekstrem seperti pantai berpasir dan zona pesisir salin, stabilisasi rhizosfer oleh endofit adalah kunci untuk pemeliharaan struktur tanah dan ketersediaan nutrisi (L. Zhang et al., 2026). Bakteri



endofit yang dominan dalam komunitas rhizosfer halofita pantai adalah *Proteobacteria*, yang menunjukkan adaptasi metabolik khusus untuk memanfaatkan root exudate dalam lingkungan salin.

Analisis koeksistensi pada komunitas rhizosfer *Aeluropus sinensis* mengungkapkan bahwa bakteri kemoheterotrof dalam rhizosfer menggunakan strategi adaptif yang berbeda di sepanjang gradien lingkungan, dengan bakteri oksidasi amonia (AOB) yang mendukung siklus nitrogen dalam ekosistem salin-alkalin. Endofit bakteri dalam rhizosfer menghasilkan polisakarida ekstraseluler (EPS) yang menstabilkan agregat tanah, meningkatkan kapasitas penyimpanan air, dan menciptakan lingkungan mikro yang melindungi dari stress osmotik. Produksi EPS oleh bakteri halotoleran dapat mencapai tingkat yang signifikan, memberikan perlindungan fisik dan biokimia terhadap stres garam dan kekeringan.

Proses siklus nutrisi dalam rhizosfer dimodulasi secara dinamis oleh endofit. Bakteri seperti *Halomonas* spp., yang diisolasi dari halofita, menunjukkan kemampuan untuk melakukan fiksasi nitrogen potensial, solubilisasi fosfat, dan produksi amonia, bahkan pada salinitas 5% NaCl (Mapelli et al., 2013). Kolonisasi akar oleh endofit ini meningkatkan ketersediaan nutrisi penting (nitrogen, fosfor, kalium, magnesium, dan kalsium) sambil mengurangi akumulasi ion natrium dan klorid yang merusak (Hashem et al., 2016). Bakteri endofit juga mensekresikan berbagai enzim ekstraseluler yang meningkatkan degradasi materi organik dan pelepasan nutrisi yang terikat dalam fraksi tanah yang tidak tersedia.

Stabilisasi rhizosfer melalui simbiosis endofit juga melibatkan kompetisi untuk ceruk ekologis dan pencegahan kolonisasi oleh patogen (Christakis et al., 2021). Isolat endofit yang diuji untuk kemampuan antagonistik terhadap patogen fitopatogenik penting menunjukkan penghambatan pertumbuhan yang signifikan terhadap *Verticillium dahliae*, *Ralstonia solanacearum*, dan *Clavibacter*



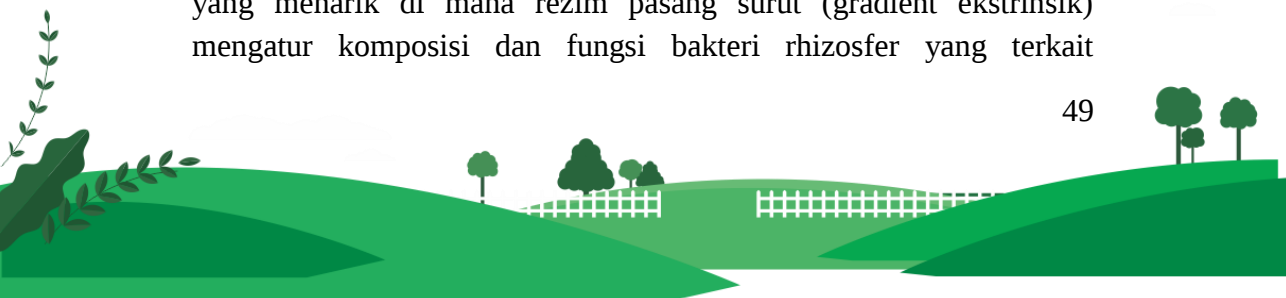
michiganensis, dengan tiga isolat menunjukkan penekanan pertumbuhan *Verticillium* in planta. Mekanisme pengendalian hayati melibatkan produksi siderofora yang mengikat besi (mengurangi ketersediaan besi untuk patogen), produksi antibiotik volatil dan non-volatil, dan pembentukan biofilm kompetitif yang mengecualikan penetrasi patogen.

5.5 Simbiosis sebagai Strategi Bertahan Hidup Tanaman Liar

Tanaman liar yang tumbuh di lingkungan pantai ekstrem telah berkembang untuk mengandalkan simbiosis obligat dengan komunitas endofit khusus untuk bertahan hidup dan reproduksi (Yuan et al., 2016). Hipotesis "microbiome-as-phenotype" menyarankan bahwa toleransi halofita yang unggul tidak terbatas pada gen tanaman sendiri tetapi merupakan hasil dari interaksi erat antara genotip tanaman dan genotip komunitas mikrob yang terkait. Bukti untuk hipotesis ini datang dari pengamatan bahwa mentransfer mikrobiota dari halofita yang toleran garam dapat meningkatkan pertumbuhan tanaman yang sensitif terhadap garam dalam kondisi salin (Yuan et al., 2016).

Proses rekrutmen bakteri endofit oleh tanaman di bawah stres garam menunjukkan spesialisasi tinggi yang dipandu oleh signal quorum sensing dan metabolit akar (Li et al., 2021). Penelitian menunjukkan bahwa meskipun tanaman sensitif dan tanaman toleran garam merekrut bakteri akar yang berbeda dalam merespons salinitas, fungsi mereka tetap konsisten dalam memberikan promosi pertumbuhan terlepas dari kapasitas toleransi awal tanaman. Ini menunjukkan bahwa strategi rekrutmen mikrob dapat berfungsi sebagai mekanisme adaptasi cepat yang melengkapi toleransi genetik lambat (Li et al., 2021).

Gulma pantai seperti *Salicornia* spp. menunjukkan fenomena yang menarik di mana rezim pasang surut (gradient ekstrinsik) mengatur komposisi dan fungsi bakteri rhizosfer yang terkait

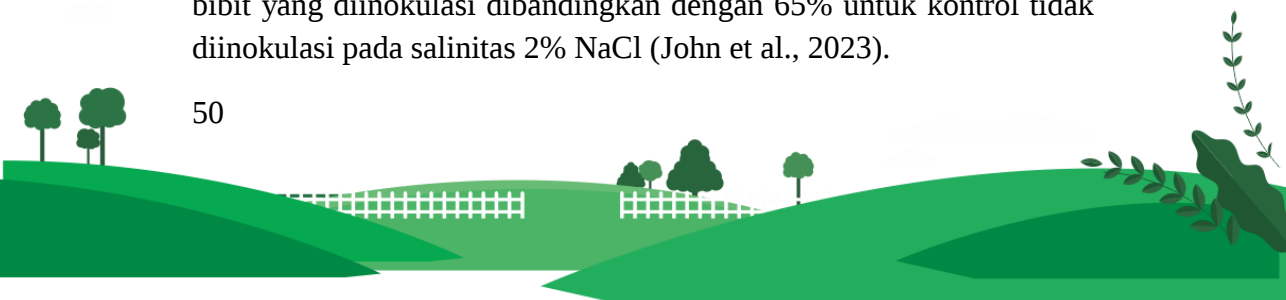


(Marasco et al., 2016). Meskipun total hitungan bakteri yang dapat dikultivasi tidak berubah di sepanjang gradient pasang, keragaman komunitas bakteri yang tidak dapat dikultivasi menunjukkan perbedaan signifikan, menunjukkan bahwa rezim pasang berkontribusi pada seleksi spesies dalam rhizosfer. Strain bakteri yang diisolasi dari zona pesisir ini menunjukkan potensi promosi pertumbuhan tanaman yang sama di seluruh gradient pasang, mengindikasikan bahwa versatilitas fungsional bakterial mendukung kelangsungan hidup di berbagai rezim fisik (Marasco et al., 2016).

Endofit yang diisolasi dari gulma pantai menunjukkan profil gen yang meningkat untuk kontribusi pada perolehan nutrisi dan peningkatan toleransi abiotik (Yuan et al., 2016). Analisis genomik dari endofit yang terkait dengan *Suaeda salsa* mengungkapkan gen yang diperkaya untuk solubilisasi nutrisi, kolonisasi kompetitif, dan aklimatisasi garam, yang sebagian besar tidak hadir dalam bakteri non-halofita. Ini menunjukkan bahwa evolusi adaptif endofit telah menciptakan peralatan genetik yang sangat dikurasi untuk mendukung kehidupan dalam lingkungan salin.

5.6 Implikasi bagi Adaptasi Tanaman Budidaya

Pemahaman tentang simbiosis endofit dalam gulma pantai memiliki implikasi praktis yang signifikan untuk meningkatkan ketahanan tanaman budidaya terhadap stres abiotik yang semakin parah. Halofita merupakan reservoir berharga dari bakteri hipertoleran dan endofit yang dapat ditambang untuk isolasi strain dengan potensi promosi pertumbuhan tanaman tinggi dan toleransi stres ganda. Penelitian menunjukkan bahwa isolat bakteri endofit dari *Sesuvium portulacastrum* meningkatkan toleransi garam pada kacang hijau non-halofita, dengan peningkatan persentase perkecambahan 89% pada bibit yang diinokulasi dibandingkan dengan 65% untuk kontrol tidak diinokulasi pada salinitas 2% NaCl (John et al., 2023).



Aplikasi praktis dari pemahaman simbiosis endofit melibatkan pengembangan bioformulasi multi-strain yang menggabungkan beberapa strain bakteri dengan keahlian fungsional yang saling melengkapi. Strain konsorsium yang kompatibel satu sama lain menunjukkan efektivitas yang ditingkatkan dalam meningkatkan ketahanan garam dan hasil panen dibandingkan dengan inokulasi strain tunggal; misalnya, inokulasi dengan konsorsium dari dua strain yang kompatibel meningkatkan tingkat fotosintesis 12%, konten klorofil 22%, panjang pucuk 5,7%, dan hasil biji 33% pada kacang hijau di bawah stres garam (John et al., 2023).

Mekanisme PGPR dalam pengurangan stres garam pada tanaman budidaya melibatkan modulasi keseimbangan hormon, penyerapan nutrisi, dan sintesis metabolit. Bakteri yang memproduksi ACC-deaminase dengan tingkat tinggi mengurangi produksi etilen yang diinduksi stres, sehingga mengurangi defoliiasi, senescensi daun, dan kegagalan reproduksi. Produksi volatile organic compounds (VOC) oleh endofit juga memicu jalur respons sistemik yang menginduksi peningkatan dalam aktivitas antioksidan dan akumulasi osmoleit di seluruh tanaman.

Untuk pertanian di lahan salin yang terdegradasi, strategi inokulasi PGPR dikombinasikan dengan manajemen tanah berkelanjutan (seperti amandemen dengan bahan organik dan Technosol) menunjukkan hasil yang menjanjikan. Pendekatan terintegrasi ini menggabungkan fitoremediasi oleh halofita untuk pemulihan tanah, inokulasi dengan bakteri halotoleran untuk peningkatan nutrisi dan perolehan air, dan aplikasi amandemen untuk perbaikan sifat fisiko-kimia tanah. Strategi ini tidak hanya meningkatkan produktivitas tanaman dalam jangka pendek tetapi juga memulihkan kesehatan tanah untuk mendukung produktivitas jangka panjang.

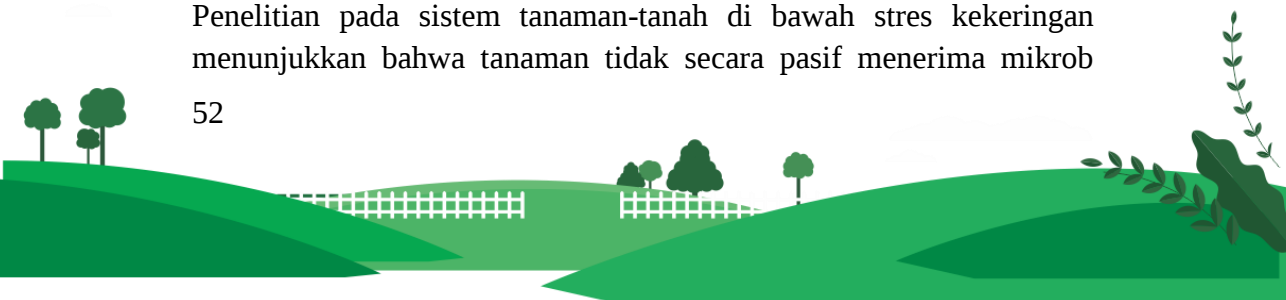


5.7 Pembelajaran Ekologi dari Gulma Pantai

Gulma pantai berfungsi sebagai model ekologis yang menginformasikan pemahaman kami tentang bagaimana tanaman mengatur dan memanfaatkan komunitas mikrob mereka untuk adaptasi terhadap stres ekstrem. Pendekatan multi-omik (genomik, transkriptomik, proteomik, metabolomik) diterapkan pada sistem tanaman-endofit pantai mengungkapkan tingkat kerumitan yang sebelumnya tidak terlihat dalam dinamika ekologi dan regulasi gen yang mengontrol interaksi plant-microbe. Studi transkriptomik pada *Limonium sinense* yang diinokulasi dengan *G. halophytocola* KLBMP 5180 mengidentifikasi ribuan gen yang diekspresikan secara diferensial, dengan jalur yang paling diaktifkan terkait dengan biosintesis fenil propanoida dan flavonoid serta transportasi dan metabolisme ion (Qin et al., 2018).

Jaringan koeksistensi mikrob dalam rhizosfer gulma pantai mengungkapkan pola konservasi taksonomi tetapi fleksibilitas fungsional tinggi. Meskipun komunitas endofit yang berbeda dari spesies tumbuhan menunjukkan diferensiasi komposisi berdasarkan spesies inang, mereka berbagi jalur fungsional umum yang terkait dengan perbaikan DNA, perputaran protein, dan sintesis metabolit stres. Konvergensi fungsional ini menunjukkan bahwa tekanan selektif lingkungan ekstrem telah mendorong evolusi paralel dalam komunitas mikrob yang tidak terkait, menghasilkan "blueprint" mikrob bersama yang mendukung ketahanan tanaman di lingkungan ekstrem.

Pembelajaran ekologis paling penting dari gulma pantai adalah konsep "kelolahan mikrob" (*microbiome plasticity*)—kapasitas tanaman untuk menyesuaikan komposisi dan fungsi komunitas endofit mereka dalam merespons kondisi lingkungan yang berubah. Penelitian pada sistem tanaman-tanah di bawah stres kekeringan menunjukkan bahwa tanaman tidak secara pasif menerima mikrob



yang tersedia tetapi secara aktif merekrut dan menyeleksi strain yang paling menguntungkan melalui modifikasi komposisi dan konsentrasi root exudate. Metabolit akar khusus dalam tanaman yang tertekan air meningkatkan motilitas dan chemotaksis bakteri bermanfaat, memfasilitasi kolonisasi akar.

Pola pemindahan dari dominasi strain tertentu dalam sistem berakar yang sehat menuju peningkatan strain lain dalam sistem yang bertahan terhadap kekeringan menunjukkan bahwa tanaman secara aktif merekrut "tim respons krisis" ketika menghadapi stres berat. Penelitian genomik menunjukkan bahwa pengayaan yang terkait dengan kekeringan bukanlah sifat genus yang konservatif tetapi heterogen di tingkat strain, dengan variabilitas tinggi dalam toleransi stres osmotik, produksi siderofora, dan kemampuan pemanfaatan karbon. Ini menekankan perlunya menyelesaikan sifat fungsional pada tingkat strain untuk memahami interaksi microbe-host-lingkungan yang kompleks di bawah stres abiotik.

5.8 Simpulan dan Konseptual

Simbiosis antara gulma pantai dan komunitas endofit mereka merepresentasikan salah satu strategi adaptasi paling canggih yang telah berevolusi dalam sistem pertanian dan ekologi terrestrial. Melalui kombinasi mekanisme fisiologis (osmoproteksi, detoksifikasi logam, perlindungan antioksidan), mekanisme ekologis (stabilisasi rhizosfer, pencegahan patogen, siklus nutrisi yang ditingkatkan), dan mekanisme genetik (rekrutmen mikro yang diatur, plastisitas proteom, regulasi gen responsif stres), simbiosis ini memungkinkan tanaman untuk bertahan dan berkembang dalam lingkungan pantai yang secara inheren ekstrem.

Prinsip-prinsip ekologis yang terbukti dalam sistem gulma pantai-endofit dapat diterapkan langsung untuk meningkatkan ketahanan tanaman budidaya di lahan marginal yang mengalami



salinitas, kekeringan, polusi logam berat, atau kombinasinya. Pengembangan bioformulasi bertarget yang menggabungkan endofit yang diisolasi dari halofita lokal dengan tanaman budidaya atau spesies pioner remediasi menawarkan solusi berkelanjutan dan hemat biaya untuk pertanian di daerah yang terdegradasi. Strateginya melibatkan pemilihan strain dengan toleransi multi-stres, kemampuan promosi pertumbuhan yang robust, dan kecocokan genetic dengan genotip tanaman target.

Penelitian masa depan harus memprioritaskan: (1) karakterisasi fungsi dan diversitas endofit dari gulma pantai lokal di berbagai iklim dan tipe tanah, (2) penyelesaian mekanisme molekuler di tingkat sistem yang mendasari pengaturan respons stres melalui sinyal plant-microbe, (3) pengujian lapangan ekstensif dari konsorsium PGPR di bawah kombinasi stres multi-faktor untuk memvalidasi efektivitas di luar kondisi terkontrol, dan (4) pengembangan platform bioinformatika untuk memprediksi potensi promosi pertumbuhan dan toleransi stres berdasarkan genomik bakteri.

Dengan mengadopsi pendekatan holistik yang menggabungkan prinsip ekologi evolusioner, teknologi omik, dan rekayasa sistem tanah-mikrob, kita dapat mengoptimalkan kekuatan simbiosis alami untuk menciptakan pertanian yang tahan terhadap perubahan iklim, berkelanjutan, dan produktif di lingkungan di mana kesuksesan tanaman sebelumnya dianggap mustahil.



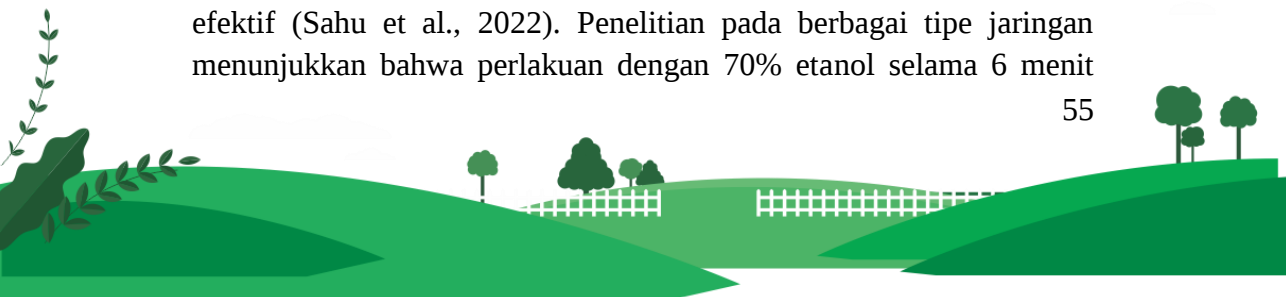
BAB 6

EKSPLORASI DAN KARAKTERISASI BAKTERI ENDOFIT GULMA PANTAI

6.1 Teknik Isolasi dan Sterilisasi Permukaan Jaringan

Isolasi bakteri endofit yang berhasil dimulai dari penerapan prosedur sterilisasi permukaan yang tepat untuk menghilangkan mikroorganisme epifitik tanpa merusak komunitas endofit dalam jaringan tanaman. Sterilisasi permukaan merupakan langkah krusial yang menentukan keberhasilan isolasi bakteri endofit sejati dari gulma pantai, memisahkan antara apa yang harus tumbuh dan apa yang tidak boleh tumbuh dalam kultur berikutnya (Sahu et al., 2022). Jaringan gulma pesisir yang dikumpulkan dari lingkungan lapangan harus terlebih dahulu dicuci dengan air mengalir untuk menghilangkan partikel tanah dan debris organik, kemudian diproses dalam lemari aseptik dengan prosedur sterilisasi bertingkat (Sari et al., 2025).

Protokol sterilisasi permukaan yang optimal untuk jaringan gulma pantai umumnya melibatkan serangkaian perlakuan kimiawi dalam urutan spesifik. Pertama, jaringan dicuci dengan etanol 70% selama 1-6 menit untuk menghilangkan lapisan lipofilik, diikuti dengan perendaman dalam larutan natrium hipoklorit (NaOCl) dengan konsentrasi bervariasi (2–5%) selama periode tertentu tergantung pada tipe jaringan, kemudian diakhiri dengan pencucian etanol 70% sekali lagi selama 30 detik (Prasgi et al., 2025; Srivastava et al., 2024). Konsentrasi dan waktu paparan agen sterilisasi harus dioptimalkan karena konsentrasi terlalu tinggi dapat merusak jaringan tanaman dan menghilangkan endofit yang sensitif, sementara konsentrasi terlalu rendah tidak akan menghilangkan epifita secara efektif (Sahu et al., 2022). Penelitian pada berbagai tipe jaringan menunjukkan bahwa perlakuan dengan 70% etanol selama 6 menit

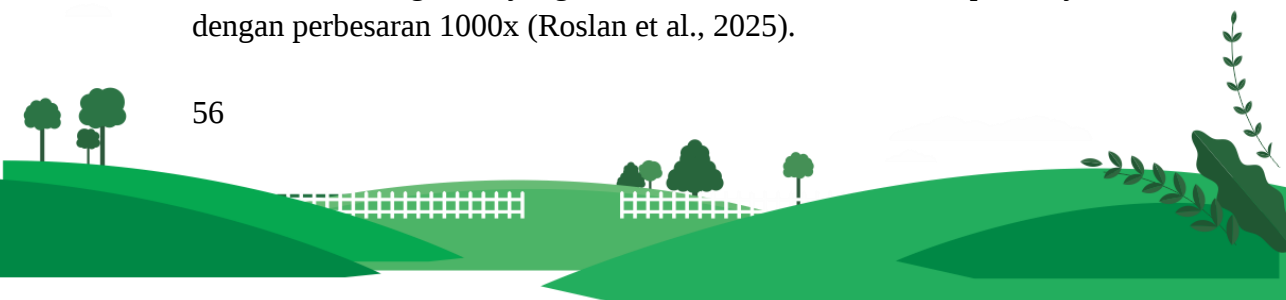


diikuti NaOCl 2-3% selama 1 menit memberikan hasil optimal untuk daun dan batang gulma pesisir (Srivastava et al., 2024).

Setelah perlakuan kimiawi, jaringan harus dibilas dengan air steril suling minimal tiga kali berturut-turut untuk menghilangkan residu agen sterilisasi, karena residu kimia dapat menghambat pertumbuhan bakteri endofit (Sari et al., 2025). Jaringan kemudian dikeringkan di atas kertas filter steril dalam kondisi aseptik sebelum dipotong menjadi segmen kecil (5–10 mm) untuk inokulasi pada medium kultur. Validasi efektivitas sterilisasi permukaan dapat dilakukan dengan menempelkan jaringan yang telah disterilasi pada medium selektif dan mengamati pertumbuhan untuk memastikan tidak ada kontaminan epifitik (Gitte et al., 2025). Penting untuk dicatat bahwa proses sterilisasi permukaan mempengaruhi diversitas bakteri endofit yang dapat diisolasi, sehingga optimisasi kondisi sterilisasi merupakan bagian integral dari desain protokol isolasi (Yu et al., 2022).

6.2 Metode Identifikasi Morfologi dan Biokimia

Karakterisasi morfologi awal dari isolat bakteri endofit yang diperoleh dilakukan melalui observasi makroskopis dan mikroskopis untuk memberikan identifikasi presiptif sebelum analisis molekuler yang lebih detail. Koloni bakteri yang muncul dari jaringan gulma pesisir yang disterilasi dipindahkan ke medium agar murni dan diamati untuk karakter makroskopis seperti warna koloni, tekstur (smooth, mucoid, atau wrinkled), tepi koloni (entire, undulate, atau irregular), dan pigmentasi balik (Cao et al., 2026). Persiapan preparat Gram merupakan langkah diagnostik utama yang memungkinkan diferensiasi awal antara bakteri Gram-positif dan Gram-negatif berdasarkan struktur dinding sel, hasil yang kemudian dikonfirmasi melalui morfologi sel yang diamati di bawah mikroskop cahaya dengan perbesaran 1000x (Roslan et al., 2025).



Serangkaian uji biokimia konvensional diterapkan untuk mengkarakterisasi sifat-sifat fungsional dari isolat bakteri endofit dan membantu dalam identifikasi genus atau spesies. Uji katalase dilakukan dengan menambahkan hydrogen peroksida pada koloni bakteri untuk mengamati pembentukan gelembung gas, yang mengindikasikan kehadiran enzim katalase yang mendetoksifikasi peroksida (Aini et al., 2022). Uji oksidase menggunakan reagen tetrametil-p-fenilendiamin untuk mengidentifikasi kehadiran sitokrom c oksidase, yang penting untuk diferensiasi berbagai genus bakteri gram-negatif (Muhtari et al., 2024). Uji fermentasi gula dilakukan dengan menginokulasikan bakteri pada medium yang mengandung gula spesifik (glukosa, fruktosa, laktosa) dan mengamati perubahan pH yang diindikasikan oleh perubahan warna indikator pH dalam medium, karakteristik ini membantu dalam identifikasi spesies seperti *Enterobacter* dan *Pseudomonas* (Shukla et al., 2025).

Uji nitrogen dan protein seperti produksi indol dari triptofan dilakukan dengan reagen Kovac atau Ehrlich, hasil positif ditunjukkan dengan pembentukan cincin merah pada lapisan alkohol setelah penambahan reagen (Aini et al., 2022). Kemampuan untuk menggunakan sitrat sebagai satu-satunya sumber karbon (uji sitrat Simmons) menunjukkan ada tidaknya enzim yang diperlukan untuk metabolisme sitrat, yang berguna untuk membedakan *Escherichia coli* (negatif) dari *Enterobacter* dan *Klebsiella* (positif) (Muhtari et al., 2024). Uji motilitas dilakukan dengan mengamati pola penyebaran bakteri dalam medium semi-solid atau dengan mengamati kehadiran flagella di bawah mikroskop setelah pewarnaan khusus (Aini et al., 2022). Kolaborasi antara berbagai uji biokimia ini menciptakan profil biokimia yang khas untuk setiap isolat, memungkinkan klasifikasi preliminary berdasarkan karakter yang dapat diamati secara konvensional sebelum prosedur identifikasi molekuler yang lebih definitif diterapkan.



6.3 Pendekatan Molekuler (16S rRNA dan Metagenomik)

Identifikasi spesies bakteri endofit secara akurat dan definitif dilakukan melalui amplifikasi dan sekuensing gen 16S rRNA, yang mengkode for ribosomal RNA dan mengandung region yang sangat konservatif serta region yang variabel yang memungkinkan diferensiasi hingga tingkat spesies. Prosedur isolasi DNA genomik dari kultur bakteri melibatkan lisis sel mekanis atau kimiawi untuk membebaskan DNA, diikuti dengan purifikasi menggunakan protokol fenol-kloroform atau kit komersial yang memisahkan DNA dari protein dan lipid kontaminan (Roslan et al., 2025). Gen 16S rRNA diamplifikasi menggunakan primer universal yang dirancang untuk mengenali region konservatif pada kedua ujung gen, primer 27F (melawan) dan 1492R (maju) adalah pilihan standar yang menghasilkan amplicon sekitar 1500 bp (Ritwik et al., 2025). Amplifikasi dilakukan menggunakan polimerase chain reaction (PCR) dengan suhu denaturasi 94°C, annealing 50–55°C, dan elongasi 72°C dalam siklus berulang, produk PCR divisualisasikan pada gel elektroforesis agarosa dan disemurnikan sebelum dikirim untuk sekuensing (Roslan et al., 2025).

Sekuensing DNA dilakukan menggunakan teknologi Sanger yang memberikan urutan nukleotida dengan akurasi tinggi, urutan yang diperoleh kemudian di-BLAST (Basic Local Alignment Search Tool) terhadap database NCBI untuk menemukan kecocokan dengan strain referensi yang diketahui (Ekhaise & Eghosasere, 2024). Kecocokan 98% atau lebih pada panjang urutan yang signifikan (umumnya lebih dari 1400 bp) biasanya dianggap identifikasi pada tingkat spesies yang andal (Roslan et al., 2025). Analisis filogenetik dilakukan dengan menyelaraskan sekuens 16S rRNA dari isolat dengan sekuens referensi menggunakan CLUSTAL W atau algoritma alignment lainnya, kemudian pohon filogenetik dibangun menggunakan metode



neighbor-joining atau maximum likelihood untuk menetapkan hubungan evolusioner (Ritwik et al., 2025).

Pendekatan metagenomik yang lebih canggih memungkinkan identifikasi komunitas bakteri endofit tanpa memerlukan isolasi budaya individual, metode ini mencakup ekstraksi DNA total dari jaringan tanaman (ekstraksi komunitas), amplifikasi region 16S rRNA atau gen lainnya, dan sekuensing high-throughput menggunakan platform seperti Illumina MiSeq (Alshammari et al., 2024). Analisis metagenomik menghasilkan jutaan read yang dapat diklasifikasikan menggunakan database taksonomi seperti Greengenes atau RDP (Ribosomal Database Project), memungkinkan profiling komprehensif dari diversitas bakteri dengan tingkat resolusi tinggi (Beaudry et al., 2020). Keuntungan pendekatan metagenomik adalah kemampuan untuk mendeteksi bakteri yang sulit dikultur yang mungkin luput dalam analisis berbasis kultur, namun memerlukan infrastruktur bioinformatik yang lebih kompleks untuk processing dan interpretasi data (Lamoureux et al., 2022). Kombinasi dari metode berbasis kultur untuk isolasi dan identifikasi 16S rRNA dengan metagenomik memberikan gambaran paling lengkap tentang komunitas bakteri endofit gulma pesisir.

6.4 Uji Fungsional Bakteri Endofit (PGPR)

Karakterisasi fungsional dari isolat bakteri endofit melibatkan serangkaian uji *in vitro* untuk mengevaluasi kemampuan mereka mempromosikan pertumbuhan tanaman (Plant Growth-Promoting Rhizobacteria, PGPR) dan toleransi terhadap stres abiotik yang merupakan dasar untuk aplikasi bioteknologi pertanian. Produksi asam indol asetat (Indole-3-Acetic Acid, IAA) yang merupakan hormon tanaman auxin dievaluasi dengan menumbuhkan isolat bakteri dalam medium cair yang mengandung triptofan (prekursor IAA), setelah inkubasi kultur disaring dan filtrat diuji dengan reagen Salkowski yang memberikan warna merah muda bila IAA hadir,



konsentrasi IAA ditentukan melalui spektrofotometri pada panjang gelombang 530 nm (Aini et al., 2022; Hwang et al., 2025). Kapasitas untuk melarutkan fosfat yang tidak tersedia bagi tanaman melalui produksi asam organik dievaluasi dengan menumbuhkan bakteri pada medium Pikovskaya yang mengandung fosfat trikal yang tidak larut dalam air, pembentukan zona jernih di sekitar koloni mengindikasikan pelarutan fosfat, diameter zona dibandingkan dengan diameter koloni untuk menghitung indeks pelarutan fosfat (Roslan et al., 2025).

Produksi siderofor yang merupakan molekul pengikat besi untuk meningkatkan ketersediaan besi tanaman dievaluasi menggunakan assay spektrometrik berbasis chrome azurol S (CAS), bakteri dikultivasi dalam medium dengan CAS, sampel disaring, dan absorbansi dibaca pada 630 nm, perubahan warna dari biru ke kuning mengindikasikan produksi siderofor (Shahid et al., 2022). Aktivitas ACC (1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid) deaminase yang menurunkan prekursor etilen mengurangi stres pada tanaman dievaluasi dengan mendeteksi ammonia yang dilepaskan selama reaksi katalis ACC menjadi ammonia dan alpha-ketobutirat, metode Nessler dapat digunakan untuk kuantifikasi ammonia yang diproduksi (Aini et al., 2022). Potensi fiksasi nitrogen diuji dengan menumbuhkan bakteri pada medium Burk yang bebas nitrogen, dapat tidaknya bakteri tumbuh pada medium ini menunjukkan adanya sistem nitrogenase yang aktif, yang selanjutnya dapat dikonfirmasi melalui uji reduksi asetilen (Acetylene Reduction Assay, ARA) yang mengukur aktivitas nitrogenase (Nguyen & Tran, 2026).

Aktivitas antibiotik potensial dari isolat endofit diuji melalui uji difusi cakram (disk diffusion assay) melawan patogen bakteri model seperti *Bacillus subtilis* dan *Escherichia coli*, atau melalui metode well-diffusion menggunakan filtrat budaya bakteri, diameter zona inhibisi diukur untuk mengevaluasi kekuatan aktivitas antagonis



(Muhtari et al., 2024). Kemampuan untuk menghasilkan enzim hidrolisis yang merusak dinding sel patogen (seperti protease, selulase, amilase, lipase, dan pektinase) dievaluasi dengan menumbuhkan bakteri pada medium yang mengandung substrat spesifik (skim milk untuk protease, CMC untuk selulase, pati untuk amilase) dan mengobservasi zona jernih yang menunjukkan aktivitas enzim (Shahid et al., 2022). Melalui kombinasi uji-uji fungsional ini, profil PGPR yang lengkap dapat ditetapkan untuk setiap isolat, memungkinkan pemilihan strain terbaik untuk pengembangan lebih lanjut sebagai inokulum biologis dalam aplikasi pertanian pesisir.

6.5 Analisis Toleransi Stres Abiotik

Karakterisasi toleransi terhadap stres abiotik merupakan aspek penting dalam evaluasi potensi bakteri endofit gulma pesisir untuk aplikasi dalam pertanian berkelanjutan di lingkungan ekstrem, karena gulma ini alami beradaptasi dengan kondisi salinitas tinggi, kekeringan, dan tekanan lingkungan lainnya. Toleransi salinitas diuji dengan menumbuhkan isolat bakteri dalam medium nutrisi agar atau cair yang diperkaya dengan berbagai konsentrasi natrium klorida (NaCl) mulai dari 2% hingga 10% atau lebih, bergantung pada tingkat halotoleransi yang diharapkan, pertumbuhan bakteri dimonitor melalui pengukuran optical density (OD) pada 600 nm pada interval waktu reguler (Aini et al., 2022). Bakteri yang menunjukkan pertumbuhan optimal pada konsentrasi NaCl tinggi dianggap sebagai isolat halotoleran yang potensial untuk aplikasi di tanah salin (Shahid et al., 2022).

Toleransi terhadap tekanan osmotik diuji dengan menumbuhkan bakteri dalam medium yang mengandung polietilen glikol (PEG) dengan berat molekul 6000, yang mensimulasikan kondisi kekeringan dan defisit air pada tanaman, konsentrasi PEG bervariasi (5–15%) dan pertumbuhan bakteri diamati sama seperti dalam uji salinitas (Shahid et al., 2022). Kapasitas untuk bertahan pada berbagai pH diuji dengan

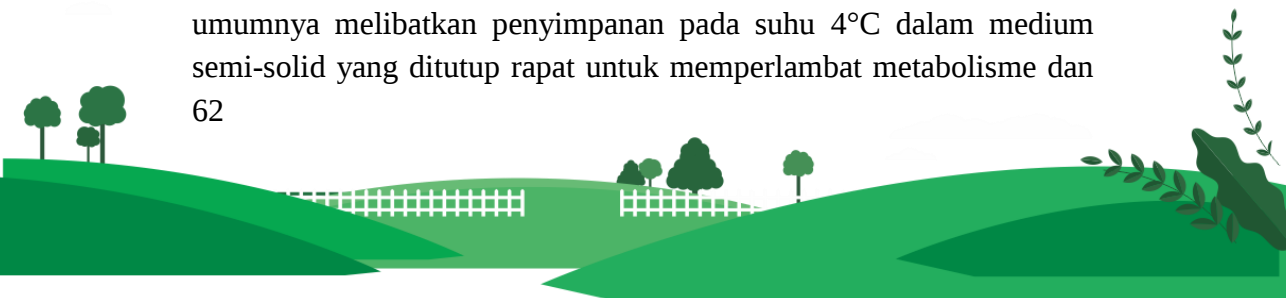


menumbuhkan isolat dalam medium dengan pH yang disesuaikan dari asam (pH 5) hingga basa (pH 8–9) menggunakan buffer kimia, pertumbuhan yang konsisten di berbagai nilai pH menunjukkan adaptabilitas metabolik yang luas (Nguyen & Tran, 2026). Toleransi terhadap suhu ekstrem dievaluasi dengan menumbuhkan bakteri pada suhu yang berbeda, misalnya 4°C, 15°C, 37°C, 45°C, dan 50°C, bakteri dari gulma pesisir yang alami mengalami fluktuasi suhu ekstrem sering menunjukkan toleransi terhadap rentang suhu yang luas (Aini et al., 2022).

Kapasitas untuk mengakumulasi osmolite protektif seperti prolin dan betain yang membantu menjaga integritas sel di bawah stres diuji melalui analisis kimia dari kultur bakteri yang ditanam dalam kondisi stres, menggunakan teknik spektroskopi atau kromatografi cair tinggi presisi tinggi (Shahid et al., 2022). Pengukuran tingkat kebocoran ion dan kerusakan membran sel di bawah stres dapat dilakukan melalui conductivity assay, yang mengukur leakage ion dari sel yang terkena stres (Jangra et al., 2024). Data toleransi stres abiotik ini dikombinasikan dengan data fungsional PGPR untuk mengidentifikasi isolat "super-strain" yang menggabungkan kemampuan promosi pertumbuhan dengan ketahanan terhadap kondisi lingkungan ekstrem, strain-strain ini menjadi kandidat terbaik untuk pengembangan sebagai bioinokulan dalam sistem pertanian pesisir yang berkelanjutan.

6.6 Penyimpanan dan Koleksi Kultur Endofit

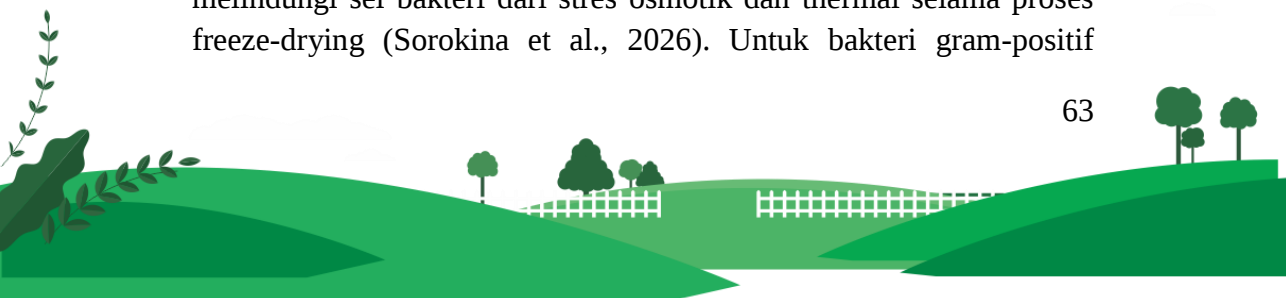
Pemeliharaan viabilitas jangka panjang dari isolat bakteri endofit yang berharga memerlukan protokol penyimpanan yang tepat untuk menjaga sifat-sifat biologis dan genetik mereka, serta membangun koleksi budaya yang dapat diakses untuk penelitian dan aplikasi masa depan. Metode penyimpanan jangka pendek (hingga beberapa bulan) umumnya melibatkan penyimpanan pada suhu 4°C dalam medium semi-solid yang ditutup rapat untuk memperlambat metabolisme dan



desikasinya sel, atau dalam minyak mineral steril di atas agar miring dalam botol yang disegel secara hermetik (Sorokina et al., 2026). Metode ini sederhana dan hemat biaya tetapi tidak menjamin viabilitas jangka panjang karena tingkat kelangsungan hidup bakteri secara bertahap menurun seiring waktu (Manni et al., 2026).

Penyimpanan jangka panjang yang paling andal melibatkan kriopreservasi pada suhu ultra-rendah (-80°C atau -196°C dalam nitrogen cair) dengan penambahan krioprotektan yang melindungi sel dari kerusakan kristal es. Gliserol 10-20% atau dimetil sulfoksida (DMSO) adalah krioprotektan yang paling umum digunakan karena mereka penetrat sel dan mengurangi suhu pembentukan kristal es (Sorokina et al., 2026). Protokol kriopreservasi standar melibatkan pemanenan sel bakteri pada fase pertumbuhan eksponensial, suspensi dalam medium yang mengandung krioprotektan, distribusi ke dalam vial penyimpanan steril, pra-pembekuan pada -20°C atau -80°C untuk memungkinkan pendinginan gradual, dan akhirnya penyimpanan dalam tangki nitrogen cair atau freezer -80°C (Bircher et al., 2018). Kelangsungan hidup bakteri setelah kriopreservasi umumnya 50–80% tergantung pada spesies bakteri dan kondisi penyimpanan (Bogdan-Golubi & Slanina, 2022).

Liophilisasi (freeze-drying) menawarkan keuntungan penyimpanan dalam bentuk kering yang stabil pada suhu ruangan untuk periode yang sangat lama (10–30 tahun atau lebih) dengan viabilitas yang dapat diprediksi, metode ini melibatkan pembekuan suspensi bakteri, diikuti dengan penghilangan es sublimasi dalam vakum rendah, dan penjegasan produk kering dalam vial yang disegel (Sorokina et al., 2026). Penambahan lioprotektan seperti sukrosa, trehalosa, atau susu skim bubuk meningkatkan viabilitas bakteri setelah liophilisasi, trehalosa menunjukkan efektivitas tertinggi dalam melindungi sel bakteri dari stres osmotik dan thermal selama proses freeze-drying (Sorokina et al., 2026). Untuk bakteri gram-positif

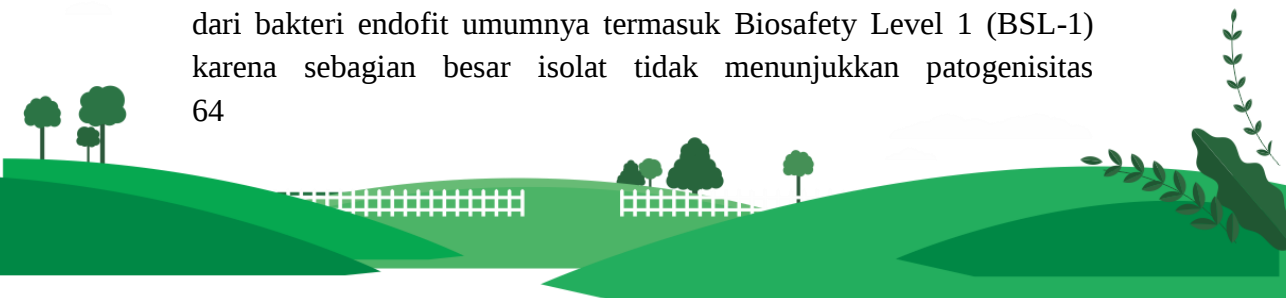


penghasil spora seperti *Bacillus*, viabilitas after liophilization dapat mencapai 70–90%, sementara bakteri gram-negatif umumnya menunjukkan viabilitas lebih rendah (Bogdan-Golubi & Slanina, 2022).

Alternatif inovatif untuk penyimpanan jangka panjang termasuk penyimpanan dalam pasir steril yang dicuci, metode sederhana ini mempertahankan viabilitas bakteri pada suhu ruangan selama bertahun-tahun dengan efektivitas biaya yang sangat tinggi, cocok untuk laboratorium dengan sumber daya terbatas (Manni et al., 2026). Koleksi budaya yang terbentuk dari isolat-isolat endofit terpilih harus dikelola sesuai dengan standar praktik terbaik termasuk dokumentasi yang akurat dari setiap isolat (misalnya tanggal isolasi, sumber host, karakteristik fenotipik dan genotipik), pengujian berkala untuk viabilitas dan kemurnian, dan penyimpanan duplikat di lokasi terpisah untuk mitigasi risiko kehilangan koleksi (Smith & Ryan, 2012). Database digital yang terhubung dengan koleksi fisik memfasilitasi penelusuran cepat dan manajemen efisien sumber daya biologis yang berharga ini.

6.7 Etika dan Keamanan Hayati dalam Eksplorasi Mikroba

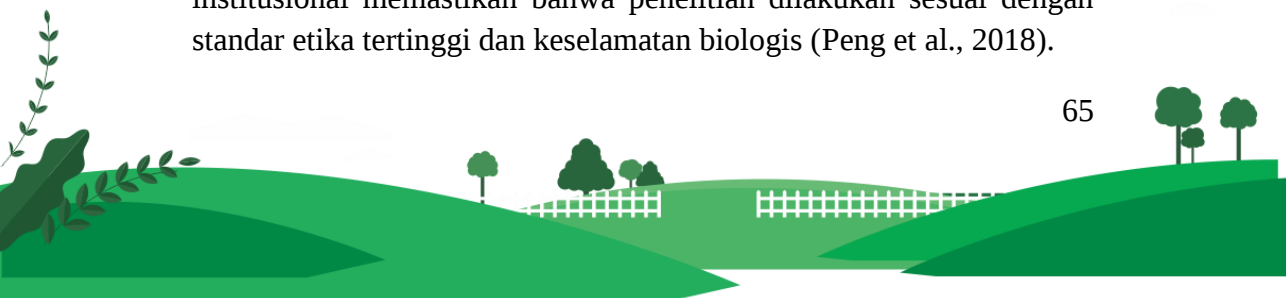
Eksplorasi mikroba endofit dari gulma pesisir pesisir melibatkan pertimbangan etika dan keamanan hayati yang penting untuk melindungi peneliti, lingkungan, dan masyarakat dari risiko potensial yang terkait dengan manipulasi organisme mikroba. Semua prosedur yang melibatkan penyimpanan, pemeliharaan, dan manipulasi budaya mikroba harus mematuhi standar keselamatan biologis yang ditetapkan oleh lembaga regulasi nasional dan internasional, termasuk Pedoman Keselamatan Biologis untuk Laboratorium Mikrobiologis dan Biomedis (BMBL) yang diterbitkan oleh Centers for Disease Control and Prevention (Alrasheed et al., 2024). Klasifikasi biosafety dari bakteri endofit umumnya termasuk Biosafety Level 1 (BSL-1) karena sebagian besar isolat tidak menunjukkan patogenisitas



terhadap manusia atau hewan, namun laboratorium harus memiliki dokumentasi risiko assessment spesifik untuk setiap isolat (Sanders, 2012).

Praktik microbiological yang baik meliputi penggunaan teknik aseptik yang ketat selama isolasi dan manipulasi budaya untuk mencegah kontaminasi silang dan penyebaran organisme yang tidak diinginkan, penggunaan biosafety cabinet Class II ketika manipulating strain potensial berbahaya, dan pelatihan komprehensif untuk semua personil laboratorium tentang potensi bahaya dan prosedur keselamatan (Sanders, 2012). Decontaminasi peralatan dan area kerja harus dilakukan menggunakan agen sterilisasi yang tepat seperti etanol 70%, hipoklorit (bleach), atau quaternary ammonium compounds, efektivitas agen decontaminasi harus divalidasi dalam kondisi penggunaan spesifik laboratorium (Uy et al., 2022). Pembuangan limbah biologis dari penelitian bakteri endofit harus mematuhi peraturan lokal, umumnya melibatkan autoclaving limbah yang mengandung organisme sebelum disposal melalui jalur limbah medis yang sesuai (Alrasheed et al., 2024).

Pertimbangan etika dalam eksplorasi endofit termasuk akuisisi yang bertanggung jawab dari spesimen tanaman dari lingkungan alami, kepatuhan terhadap peraturan perlindungan biodiversity lokal dan internasional (seperti Konvensi tentang Diversitas Biologis), dan pembagian manfaat yang adil jika organisme endofit digunakan untuk pengembangan produk komersial (Hoffmann et al., 2023). Dokumentasi dan transparansi dalam penelitian memastikan bahwa hasil dapat diulang oleh peneliti lain dan berkontribusi pada basis pengetahuan ilmiah global tentang mikrobial endofit dalam agroekosistem pesisir (Peng et al., 2018). Kolaborasi dengan institusi biosafety yang berwenang dan persetujuan dari komite review institusional memastikan bahwa penelitian dilakukan sesuai dengan standar etika tertinggi dan keselamatan biologis (Peng et al., 2018).



6.8 Simpulan dan Perspektif Konseptual

Eksplorasi dan karakterisasi bakteri endofit dari gulma pantai merepresentasikan frontier yang menjanjikan dalam pemahaman simbiosis mikroba dan aplikasi bioteknologi pertanian untuk sistem pertanian berkelanjutan di lingkungan ekstrem. Integrasi berbagai teknik isolasi, karakterisasi morfologi dan biokimia, identifikasi molekuler, dan uji fungsional menghasilkan pemahaman holistik tentang komunitas bakteri endofit dan potensi mereka sebagai agen biologis promotif pertumbuhan tanaman. Ketahanan endofit gulma pesisir terhadap kondisi salinitas tinggi, kekeringan, dan stres abiotik lainnya merefleksikan proses adaptasi evolusioner yang berlangsung ribuan tahun, pengetahuan tentang mekanisme adaptasi ini dapat diinformasikan strategi pembentukan mikrobiom tanaman (phytomicrobiome engineering) untuk mengembangkan bioinokulan yang lebih efektif (Hakim et al., 2021).

Pengakuan akan peran penting bakteri endofit dalam ketahanan lingkungan ekstrem membuka peluang baru untuk konservasi tanaman pesisir yang terancam punah, pemulihan ekosistem pantai yang terdegradasi, dan pengembangan strategi pertanian adaptif menghadapi perubahan iklim global. Kolaborasi multidisiplin yang menggabungkan ekologi mikrobial, genetika, biokimia tanaman, dan agronomispada adalah kunci untuk mentranslasikan penemuan penelitian ini menjadi aplikasi praktis yang bermanfaat bagi petani pesisir dan masyarakat lokal. Standar keselamatan biologis yang ketat dan pertimbangan etika memastikan bahwa eksplorasi dan aplikasi mikroba endofit dilakukan dengan tanggung jawab, melindungi kesehatan manusia, integritas lingkungan, dan kesesuaian jangka panjang ekosistem pesisir sebagai sumber keanekaragaman biologis dan layanan ekosistem bagi masyarakat manusia.



BAB 7

APLIKASI BIOTEKNOLOGI PERTANIAN BERBASIS ENDOFIT GULMA PANTAI

7.1 Endofit sebagai Biofertilizer pada Lahan Marginal

Lahan marginal pesisir yang didominasi salinitas tinggi dan kesuburan rendah merepresentasikan tantangan signifikan bagi sistem pertanian global. Endofit yang diisolasi dari gulma pantai menunjukkan potensi luar biasa sebagai biofertilizer untuk mengatasi keterbatasan ini. Bakteri endofit dapat meningkatkan ketersediaan nutrisi melalui mekanisme solubilisasi fosfat, fiksasi nitrogen biologi, dan produksi siderophore yang memfasilitasi akuisisi nutrisi esensial di lingkungan yang terbatas (Debnath et al., 2025; Ultanbekova et al., 2025). Mekanisme ini sangat relevan bagi gulma pesisir seperti *Limonium* dan *Salicornia* yang telah berkembang dalam ekosistem bernutrien rendah.

Penelitian menunjukkan bahwa konsorsium bakteri endofit yang ditanam pada lahan marginal meningkatkan hasil panen hingga 166% dalam kondisi tanah steril dan 116% dalam tanah non-steril dibandingkan kontrol tidak diinokulasi (Debnath et al., 2025). Peningkatan ini dicapai melalui modifikasi profil eksudat akar yang meningkatkan konsentrasi asam lemak, triterpena, dan ester metil, menciptakan lingkungan rhizosphere yang mendukung proliferasi mikroba menguntungkan. Dalam uji lapang di lima lokasi berbeda, aplikasi konsorsium endofit meningkatkan pH tanah, karbon organik (16%), nitrogen (6,5%), fosfor (8%), dan aktivitas enzimatis, menghasilkan hasil panen butir mencapai 1.168 kg/ha tanpa penggunaan pupuk kimia sintetis. Strategi ini beradaptasi dengan konsep pertanian berkelanjutan yang meminimalkan ketergantungan

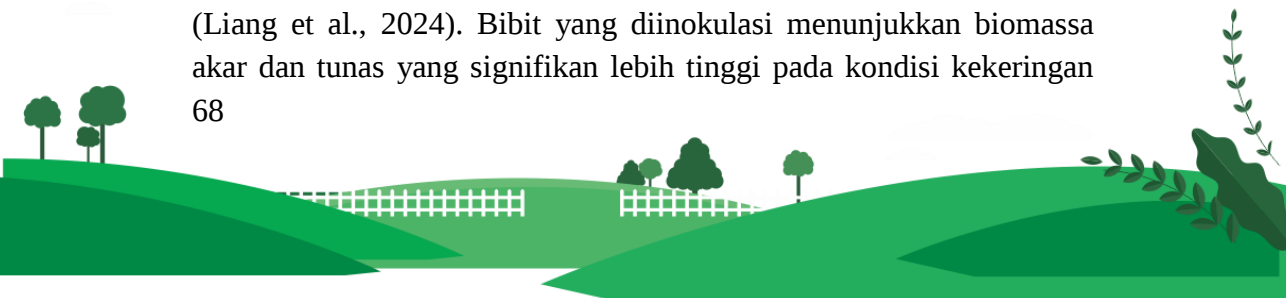


pada input kimia sekaligus memaksimalkan produktivitas pada lahan yang sebelumnya dianggap tidak produktif.

Adaptasi ekofisiologis gulma pesisir terhadap lingkungan stres bergaram dan kering memberikan keuntungan intrinsik untuk digunakan sebagai sumber endofit. Bakteri seperti *Bacillus megaterium* yang diisolasi dari rhizosphere kapas pada tanah salin-alkali di Kazakhstan menunjukkan toleransi terhadap NaCl hingga 10% (w/v) dan menghasilkan asam indol-3-asetat (IAA) sebesar 895 mg/L secara *in vitro* (Ultanbekova et al., 2025). Ketika diterapkan sebagai biofertilizer pada benih kapas di lahan bergaram, strain ini meningkatkan tinggi tanaman (18%), jumlah bolls (22%), dan hasil panen (25%) relatif terhadap kontrol, sambil meningkatkan ketersediaan nutrisi tanah: nitrogen (+4,3%), fosfor (+15,1%), kalium (+26,8%), dan konten humus (+29,3%). Mekanisme ini termasuk reduksi etilen melalui aktivitas ACC deaminase dan penyisihan ROS melalui aktivitas superoxide dismutase, menunjukkan bahwa endofit dari gulma pesisir memiliki kapasitas multi-fungsional untuk mendukung pertumbuhan tanaman di bawah kondisi stres berganda.

7.2 Endofit untuk Peningkatan Toleransi Cekaman Tanaman Pangan

Perubahan iklim global meningkatkan intensitas dan frekuensi cekaman abiotik yang mempengaruhi tanaman pangan utama. Endofit yang diisolasi dari halofita pesisir telah terbukti meningkatkan toleransi tanaman pangan terhadap salinitas, kekeringan, dan cekaman kombinasi melalui mekanisme fisiologis yang kompleks. *Bacillus paralicheniformis* yang diisolasi dari akar *Avicennia germinans* (pohon mangrove pesisir) menunjukkan peningkatan potensi perkecambahan benih jagung dan indeks perkecambahan di bawah kondisi kekeringan yang dipicu polietilen glikol (PEG) sebesar 40% (Liang et al., 2024). Bibit yang diinokulasi menunjukkan biomassa akar dan tunas yang signifikan lebih tinggi pada kondisi kekeringan



sedang hingga berat (15-20% PEG), dengan kemampuan untuk menahan kondisi kekeringan berat (40% PEG). Mekanisme peningkatan toleransi melibatkan produksi IAA, aktivitas proteolitik, dan kapasitas penghambatan jamur ftopatogen, menunjukkan bahwa endofit pantai memiliki sifat multifungsional yang beradaptasi dengan berbagai cekaman lingkungan.

Penelitian komprehensif tentang endofit dari tumbuhan halofitik yang beradaptasi dengan salinitas ekstrem mengungkapkan bahwa endofit dapat mengatasi cekaman salinitas melalui akumulasi osmolyte organik, aktivasi sistem pertahanan antioksidan, modulasi profil fitohormon, stimulasi lapisan lipidik bakteri Gram-negatif, dan interaksi konsorsium bakteri (Hwang et al., 2025). Regulasi transkrip kunci untuk toleransi salinitas, yang diungkapkan melalui analisis genomik dan transkriptomik, menunjukkan bahwa simbiosis endofit-tanaman mengaktifkan jalur sinyal yang kompleks termasuk regulasi kanal ion, homeostasis osmotik, dan metabolisme energi. Integrasi mekanisme ini memungkinkan tanaman non-halofitik untuk mencapai toleransi yang sebanding dengan halofita alami ketika diinokulasi dengan endofit yang tepat.

Endofit jamur menunjukkan keunggulan dalam meningkatkan pertumbuhan padi komersial baik di bawah kondisi kontrol tanpa garam maupun cekaman salinitas (Chen et al., 2026). Pada tahap reproduksi, tanaman yang terinokulasi menunjukkan peningkatan persentase kesuburan, anakan, jumlah malai, dan jumlah gabah terisi dengan perbedaan hasil panen yang signifikan dibandingkan kontrol yang tidak diinokulasi. Temuan ini menunjukkan bahwa endofit dari padi halofitik dapat menjadi biofertilizer yang efektif untuk memperbaiki hasil padi di wilayah pesisir yang berkadar garam tinggi.



7.3 Pengembangan Biostimulan dan Bioprotektan

Biostimulan berbasis endofit merepresentasikan kategori inovasi bioteknologi pertanian yang menarik karena kemampuannya untuk meningkatkan pertumbuhan tanaman dan ketahanan terhadap penyakit melalui mekanisme yang tidak melibatkan zat hara langsung. Bakteri endofit menghasilkan metabolit sekunder dengan spektrum luas aktivitas biologis, termasuk sifat antimikroba, antijamur, dan anti-alga, yang memberikan kontribusi signifikan untuk mengurangi ketergantungan pada input pertanian kimia (Nimbulkar et al., 2025). Biosintesis metabolit sekunder melibatkan jalur penting termasuk mekanisme quorum-quenching yang mengganggu komunikasi bakteri patogen, produksi enzim litik yang mendegradasi dinding sel patogen, dan jalur induced systemic resistance (ISR) yang mempersiapkan pertahanan tanaman terhadap berbagai cekaman lingkungan.

Bacillus amyloliquefaciens yang diisolasi dari cabai menunjukkan sifat promosi pertumbuhan tanaman yang komprehensif termasuk solubilisasi fosfat (65,9 µg/ml), fiksasi nitrogen, produksi IAA (9,77-24,45 µg/ml), produksi amonia, aktivitas ACC deaminase, dan sintesis siderophore (Santhosh et al., 2024). Analisis LC-MS mengungkapkan bahwa strain ini memproduksi lipopeptida surfaktin, iturin, dan basilysin yang memiliki efek antagonis kuat terhadap *Agroathelia rolfsii* dengan deformasi miselia dan kematian sel. Upregulasi gen pertahanan terkait (CaPR1, CaPR2, CaPR4) setelah perlakuan bakteri mengkonfirmasi induksi resistensi sistemik, menunjukkan bahwa endofit tidak hanya menekan patogen secara langsung tetapi juga mengaktifkan sistem pertahanan tanaman. Mekanisme ganda ini meningkatkan efektivitas endofit sebagai bioprotektan yang berkelanjutan.

Endofit bakteri dari anggur menunjukkan potensi bioprotektan yang signifikan melalui produksi kultur-bebasnya yang menghambat biofilm dan motilitas patogen (Etminani et al., 2024). Kultur

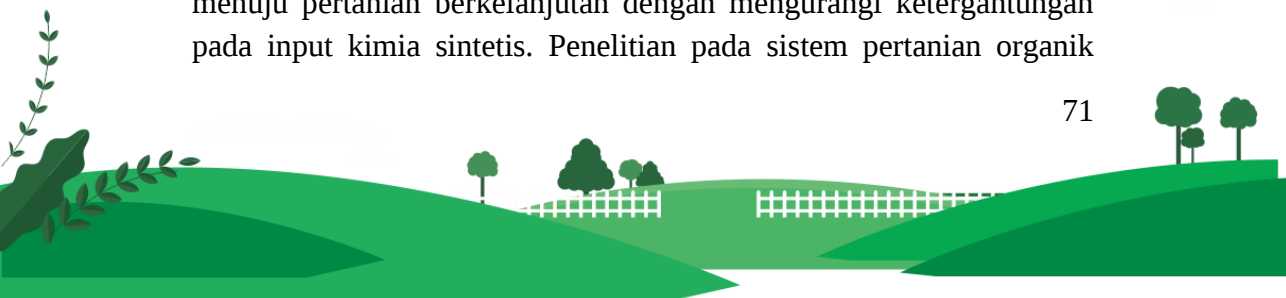


supernatant bebas sel (CFCS) secara signifikan mengurangi motilitas berenang, twitching, dan swarming patogen, yang mengindikasikan bahwa endofit menghasilkan metabolit yang mengganggu sistem komunikasi dan virulensi patogen. Perlakuan dengan strain Ba47 secara dramatis meningkatkan ekspresi gen pertahanan termasuk PR1, PR2, VvACO1, dan GAD1 yang terkait dengan jalur sinyal SA dan JA, meningkatkan aktivitas pertahanan antioksidan dan mengurangi insiden penyakit. Strategi bioproteksi multifaset ini menunjukkan bahwa endofit pantai dapat diintegrasikan ke dalam sistem manajemen penyakit tanaman yang berkelanjutan.

Biofilm yang terbentuk oleh *Bacillus subtilis* meningkatkan ketahanan tanaman pak choi terhadap cekaman kekeringan dan banjir melalui produksi ACC deaminase, eksopolisakarida (EPS), dan γ -polyglutamic acid (γ -PGA) (Chen et al., 2026). Strain penghasil biofilm secara signifikan meningkatkan kelangsungan hidup tanaman, pertumbuhan, pemulihan setelah cekaman kekeringan atau banjir, dengan peningkatan nilai Fv/Fm yang menunjukkan kerusakan photosystem II yang lebih rendah. Penggunaan limbah pertanian (pomace buah) sebagai media kultur berkelanjutan memperkaya produksi EPS dan γ -PGA, yang memperbaiki retensi air dan mitigasi cekaman abiotik. Integrasi limbah pertanian dalam produksi inokulum endofit menawarkan strategi ekonomi dan lingkungan untuk mengembangkan biostimulans yang efektif dengan harga terjangkau.

7.4 Integrasi Endofit dalam Sistem Pertanian Berkelanjutan

Sistem pertanian berkelanjutan memerlukan pendekatan holistik yang mengintegrasikan manajemen tanah, nutrisi, air, dan kesehatan tanaman dalam kerangka yang kohesif. Endofit dari gulma pesisir menawarkan alat bioteknologi yang adaptif untuk mendukung transisi menuju pertanian berkelanjutan dengan mengurangi ketergantungan pada input kimia sintetis. Penelitian pada sistem pertanian organik



yang mengintegrasikan pupuk kandang, bakteri promosi pertumbuhan tanaman (PGPR), dan semprotan foliar menunjukkan peningkatan signifikan dalam karbon organik tanah, bahan organik tanah, nutrisi tersedia, populasi mikroba, dan aktivitas enzim tanah (Pérez-Montaño et al., 2025). Sistem terintegrasi ini hanya menyebabkan penurunan hasil minimal dibandingkan sistem berbasis pupuk kimia, sambil memberikan manfaat jangka panjang untuk kesehatan tanah dan keberlanjutan.

Diversifikasi sistem pertanian melalui pertanian terintegrasi yang menggabungkan berbagai komponen menghasilkan hasil gabah setara yang signifikan lebih tinggi dari sistem monokultur (Çakmakçı et al., 2025). Integrasi endofit dalam sistem ini dapat dimaksimalkan melalui inkulasi pada berbagai komponen sistem untuk memastikan sinergi mikrobial dan efisiensi nutrisi. Teknologi presisi pertanian yang mengintegrasikan remote sensing, metagenomics tanah, dan AI menawarkan platform untuk mengoptimalkan aplikasi endofit di tingkat lapang. Pendekatan terintegrasi ini memungkinkan identifikasi komunitas mikroba lokal yang beradaptasi dengan kondisi pedoklimatik spesifik, fasilitasi seleksi endofit yang komplementer dengan mikrobiota alami tanah, dan pemantauan real-time terhadap efektivitas inokulasi.

Rotasi tanaman yang strategis dengan padi dan legum meningkatkan pembalikan mikrobiota rhizosphere yang unik dan menekan penyakit patogen yang diwariskan (Ramírez-López et al., 2025). Isolat terbaik dari genera *Bacillus* dan *Pseudomonas* menunjukkan aktivitas suppresif tinggi terhadap penyakit melalui volatile organik dan produksi antibiotik, sambil meningkatkan pertumbuhan tanaman secara signifikan. Strategi rotasi tanaman yang menggabungkan endofit spesifik dapat memperkuat peran rotasi dalam mengelola penyakit patogen sambil meningkatkan produktivitas dan keberlanjutan sistem.



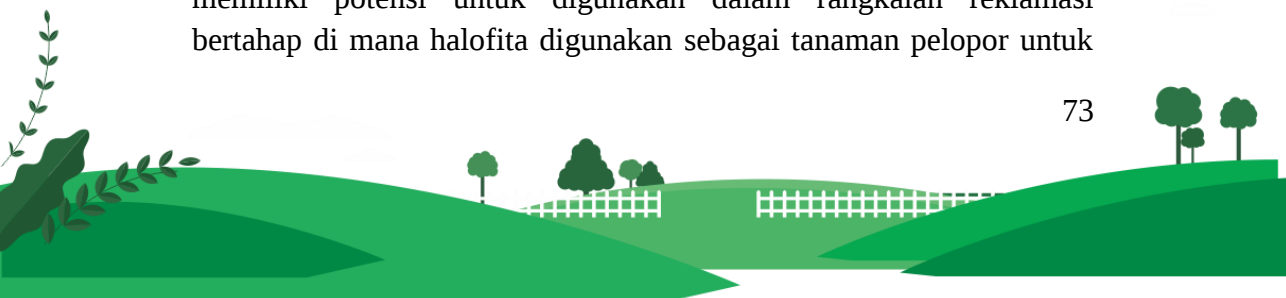
7.5 Pemanfaatan pada Reklamasi dan Restorasi Lahan

Lahan pesisir yang terdegradasi akibat salinisasi, pengurukan (land reclamation), atau penggunaan air tawar untuk restorasi memerlukan pendekatan inovatif untuk memulihkan fungsi ekosistem dan produktivitas pertanian. Halofita menunjukkan potensi bioremedial yang luar biasa dalam pengurangan salinitas tanah melalui akumulasi garam dan peningkatan organik tanah (Bhardwaj et al., 2025). Penyerapan garam yang sangat tinggi menghasilkan perbaikan signifikan dalam karakteristik tanah dengan penurunan pH, electrical conductivity (EC), dan sodium adsorption ratio (SAR).

Endofit yang diisolasi dari tumbuhan pesisir dapat mempercepat proses reklamasi melalui peningkatan fitoekstraksi garam dan pemulihan mikrobiota tanah yang fungsional. Bakteri endofit yang tahan terhadap logam berat dapat hidup bersama dengan tanaman dalam lingkungan tercemar sambil meningkatkan sifat fotosintesis dan efisiensi penggunaan air (Rani et al., 2025). Meskipun endofit tidak secara langsung meningkatkan akumulasi logam berat, mereka meningkatkan pertumbuhan tanaman yang sehat dan produktivitas biomassa, yang penting untuk kesuksesan jangka panjang dalam operasi restorasi.

Penggunaan biochar dalam kombinasi dengan endofit meningkatkan efektivitas reklamasi lahan tercemar garam. Aplikasi biochar meningkatkan kapasitas menahan air, agregat stabil, dan konten karbon organik tanah, sambil secara signifikan mengurangi EC tanah (Senevirathne & Kaparaju, 2025). Integrasi endofit dalam protokol amandemen biochar dapat memaksimalkan efektivitas dengan memanfaatkan porositas biochar sebagai platform untuk kolonisasi endofit dan peningkatan ketersediaan nutrisi.

Halofita asli yang berkembang dalam kondisi salinitas tinggi memiliki potensi untuk digunakan dalam rangkaian reklamasi bertahap di mana halofita digunakan sebagai tanaman pelopor untuk



mengurangi salinitas tanah, diikuti oleh tanaman pangan tradisional setelah kondisi tanah membaik (Khaitov et al., 2025). Endofit dari tanaman-tanaman ini dapat diisolasi dan digunakan untuk mempercepat adaptasi dan kolonisasi halofita pada lahan terdegradasi, serta untuk memfasilitasi transisi ke sistem pertanian yang lebih konvensional setelah keseimbangan salinitas pulih.

7.6 Tantangan Implementasi Lapang

Meskipun potensi endofit untuk aplikasi pertanian berkelanjutan sangat menjanjikan, berbagai tantangan praktis menghambat adopsi skala penuh di lapang. Variabilitas dalam performa endofit antara kondisi laboratorium dan lapang merupakan tantangan signifikan yang disebabkan oleh faktor-faktor lingkungan yang kompleks dan dinamis. Ketahanan inokulum dalam sistem produksi dan penyimpanan, kompatibilitas strain dengan mikrobiota lokal tanah, dan stabilitas yang dapat disimpan dalam bentuk yang siap pakai tetap menjadi area penelitian yang memerlukan perhatian (Ramírez-López et al., 2025). Protokol bioformulasi yang lebih baik, termasuk pengembangan carrier yang kompatibel dengan manajemen pertanian lokal (seperti benih berlapis, granul tanah, atau formulasi cairan) diperlukan untuk meningkatkan efektivitas lapang dan adopsi petani.

Spesifikasi strain dan konsorsium mikrobial yang disesuaikan dengan agroekologi spesifik sangat penting untuk kesuksesan implementasi. Penelitian menunjukkan bahwa efektivitas endofit sangat bergantung pada genotip tanaman host, kondisi tanah (pH, kandungan organik, tekstur, salinitas), dan kondisi cuaca lokal (Pérez-Montaña et al., 2025). Pengembangan konsorsium multi-strain yang rasional, berdasarkan pemahaman mendalam tentang interaksi sinergistik dan antagonistik antara strain, dapat meningkatkan persistensi, efektivitas, dan stabilitas dalam aplikasi lapang. Kerangka biosafety yang jelas dan protokol uji keamanan yang komprehensif



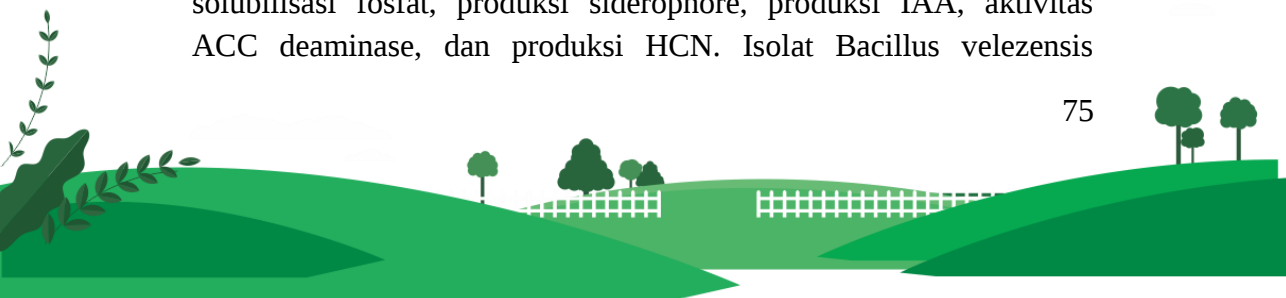
diperlukan untuk memastikan bahwa penggunaan endofit tidak menimbulkan dampak negatif pada ekosistem lokal atau kesehatan manusia.

Biaya produksi dan harga akhir produk biofertilizer berbasis endofit tetap menjadi hambatan ekonomi untuk adopsi luas, terutama oleh petani skala kecil di negara-negara berkembang. Pengembangan sistem produksi terdesentralisasi yang memanfaatkan limbah pertanian lokal sebagai media fermentasi dapat mengurangi biaya produksi secara signifikan (Chen et al., 2026). Pelatihan teknis, dukungan kebijakan, dan mekanisme insentif keuangan diperlukan untuk memfasilitasi adopsi teknologi endofit oleh petani lokal dan mengintegrasikan endofit ke dalam praktik pertanian tradisional.

Pemahaman mendalam tentang mekanisme penetrasi endofit, kolonisasi jaringan tanaman, dan induksi respons pertumbuhan tanaman masih memerlukan penelitian lebih lanjut. Integrasi analisis genomik, proteomik, dan metabolomik dari interaksi endofit-tanaman-tanah dapat mengungkapkan jejaring regulasi yang kompleks dan memungkinkan desain strain yang lebih efektif dengan fenotipe yang dipilih untuk meningkatkan produktivitas tanaman dan ketahanan stres.

7.7 Studi Kasus Aplikasi Endofit Pantai pada Pertanian

Penelitian komprehensif pada endofit yang diisolasi dari halofita pesisir seperti *Limonium axillare* mengidentifikasi strain bakteri endofit yang dominan dari genera *Bacillus* dan *Staphylococcus*, menunjukkan bahwa halofita memiliki komunitas endofit yang sangat terspesialisasi untuk adaptasi lingkungan yang ekstrem (Alhaddad et al., 2024). Dari isolat yang diuji, mayoritas menunjukkan sifat promosi pertumbuhan tanaman yang komprehensif termasuk solubilisasi fosfat, produksi siderophore, produksi IAA, aktivitas ACC deaminase, dan produksi HCN. Isolat *Bacillus velezensis*



menunjukkan efek paling kuat sebagai agen promosi pertumbuhan dan biocontrol terhadap patogen pada bibit tomat dalam uji rumah kaca. Studi kasus ini menunjukkan bahwa sistem informasi yang komprehensif tentang keragaman dan fungsi endofit dari halofita pesisir dapat memandu pengembangan biofertilizer yang lebih efektif.

Halofita dari tanah salin ekstrem menunjukkan keragaman luar biasa dari isolat bakteri halofitik dan halotoleran yang diperoleh dari rhizosphere *Salicornia* spp., dengan strain *Halomonas* menunjukkan kemampuan promosi pertumbuhan tanaman yang kuat bahkan pada salinitas tinggi (Mapelli et al., 2013). Strain *Halomonas* menunjukkan aktivitas produksi ammonia, IAA, solubilisasi fosfat, dan potensi fiksasi nitrogen, dengan kemampuan kolonisasi akar yang diverifikasi melalui strain berlabel dalam kondisi laboratorium. Penelitian lapang menggunakan bioformulasi dari isolat ini menghasilkan peningkatan pertumbuhan tanaman dan hasil panen pada tanah salin, menunjukkan bahwa halofita pesisir dari wilayah arid merupakan sumber endofit yang sangat berharga untuk pengembangan biofertilizer yang disesuaikan dengan agroekologi spesifik.

Endofit bakteri dari tanaman pesisir termasuk genera *Bacillus*, *Serratia*, dan *Pseudomonas* menunjukkan kemampuan yang meningkatkan pertumbuhan padi di bawah cekaman salinitas (Sulastri, Wiyono, Sopandie, et al., 2018). Dari isolat yang diperoleh dari tanaman pesisir yang berbeda, isolat bakteri menunjukkan kemampuan promosi pertumbuhan padi seedling, dengan isolat menunjukkan vigor index lebih tinggi. Pada konsentrasi NaCl lebih tinggi, isolat bakteri meningkatkan vigor index padi hingga 50% dibandingkan kontrol tidak diinokulasi, dengan karakterisasi menunjukkan bahwa isolat mendegradasi pektin, memproduksi IAA, mensolubilisasi fosfat, dan menunjukkan aktivitas ACC deaminase. Studi lanjutan menggunakan sistem gnotobiotic untuk isolat terbaik pada tiga varietas padi berbeda mengidentifikasi strain paling menjanjikan dengan peningkatan signifikan pada parameter pertumbuhan tanaman (Sulastri, Wiyono, Soepandie, et al., 2018).

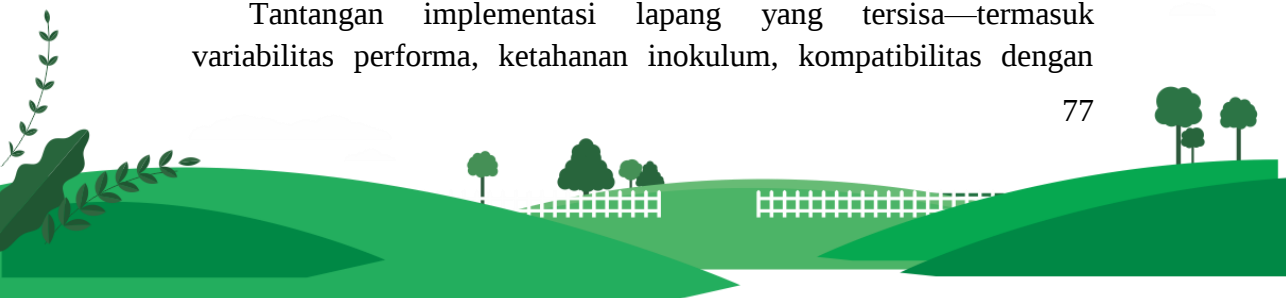


7.8 Simpulan dan Konseptual

Integrasi endofit dari gulma pantai dalam sistem pertanian berkelanjutan merepresentasikan paradigma baru dalam bioteknologi pertanian yang menggabungkan pengetahuan tentang adaptasi ekofisiologis halofita dengan kemajuan dalam mikrobiologi molekuler dan bioteknologi fermentasi. Endofit dari gulma pesisir memiliki sifat unik yang dikembangkan melalui koevolusi jangka panjang dengan tumbuhan host yang tahan terhadap stres lingkungan ekstrem, menjadikan mereka kandidat ideal untuk mendukung pertumbuhan tanaman di lahan marginal yang ditandai oleh salinitas tinggi, defisiensi nutrisi, dan variabilitas iklim. Mekanisme fisiologis dan biokimia yang digunakan endofit—termasuk solubilisasi nutrisi, produksi fitohormon, sintesis metabolit bioaktif, dan induksi resistensi sistemik—bekerja secara sinergis untuk meningkatkan pertumbuhan tanaman, ketahanan stres, dan produktivitas panen tanpa ketergantungan pada input kimia sintetis yang mahal dan merusak lingkungan.

Pengembangan biostimulan dan bioprotektan berbasis endofit menawarkan solusi inovatif untuk mengatasi tantangan ganda peningkatan produktivitas pertanian sambil mempertahankan keberlanjutan lingkungan dan kesehatan tanah jangka panjang. Penggunaan endofit dalam protokol reklamasi lahan dan restorasi ekosistem pesisir dapat mempercepat pemulihan tanah tercemar dan degraded, sambil memfasilitasi transisi dari halofita pelopor ke sistem pertanian konvensional setelah kondisi tanah membaik. Integrasi endofit dalam sistem pertanian terintegrasi dan rotasi tanaman yang dinamis dapat memaksimalkan sinergi mikrobial, efisiensi nutrisi, dan ketahanan penyakit sambil mengurangi keperluan untuk input eksternal yang mahal.

Tantangan implementasi lapang yang tersisa—termasuk variabilitas performa, ketahanan inokulum, kompatibilitas dengan



mikrobiota lokal, biaya produksi, dan kerangka biosafety—dapat diatasi melalui penelitian kolaboratif yang terintegrasi, pelatihan teknis untuk petani, dukungan kebijakan yang konsisten, dan pengembangan sistem produksi terdesentralisasi yang memanfaatkan sumber daya lokal. Kemajuan dalam teknologi presisi pertanian, termasuk remote sensing, metagenomics tanah, analisis omics, dan artificial intelligence, membuka peluang baru untuk mengoptimalkan aplikasi endofit di tingkat lapang yang sangat spesifik secara geografis dan temporal. Pengintegrasian pembelajaran dari studi kasus global pada endofit dari berbagai halofita pesisir dengan pengetahuan lokal tradisional tentang pertanian berkelanjutan dapat menghasilkan sistem pertanian yang resilient, produktif, dan inklusif yang mendukung ketahanan pangan global sambil mengkonservasi ekosistem pesisir yang berharga.

Perspektif jangka panjang menunjukkan bahwa endofit dari gulma pantai akan memainkan peran semakin penting dalam transformasi pertanian global menuju sistem yang lebih berkelanjutan, regeneratif, dan adaptif terhadap perubahan iklim. Investasi strategis dalam penelitian dasar tentang ekologi endofit, genomik bakteri, dan interaksi tanaman-mikroba akan memposisikan teknologi endofit sebagai komponen integral dari strategi ketahanan pangan global. Melalui pendekatan holistik yang mengintegrasikan ilmu pengetahuan, inovasi teknologi, kebijakan yang mendukung, dan keterlibatan stakeholder, endofit dari gulma pantai dapat diubah dari sumber daya alam yang belum dimanfaatkan menjadi alat bioteknologi yang transformatif untuk membangun sistem pertanian yang lebih berkelanjutan, menguntungkan, dan adil bagi petani dan masyarakat di seluruh dunia.



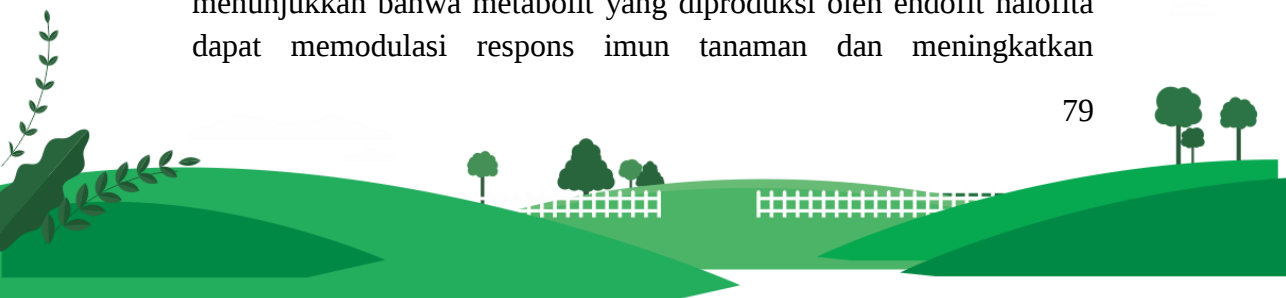
BAB 8

PROSPEK, TANTANGAN, DAN ARAH RISET MASA DEPAN

8.1 Gulma Pantai sebagai Sumber Inovasi Bioteknologi

Gulma pantai yang tumbuh di lingkungan pesisir dengan tingkat salinitas ekstrem telah menunjukkan potensi luar biasa sebagai laboratorium alam bagi inovasi bioteknologi pertanian berkelanjutan (Shelke et al., 2025). Tanaman halofita pesisir, termasuk gulma yang beradaptasi dengan garam tinggi, menghasilkan berbagai metabolit sekunder dan mekanisme fisiologis yang dapat dimanfaatkan untuk mengembangkan strategi pertanian yang tahan terhadap cekaman lingkungan. Penelitian terbaru mengungkapkan bahwa endofit yang berasal dari komunitas gulma pantai memiliki kemampuan unik untuk meningkatkan toleransi tanaman inang terhadap stres salinitas melalui produksi senyawa bioaktif dan regulasi hormonal yang belum sepenuhnya tergali (Jesus et al., 2025). Potensi gulma pantai sebagai sumber inovasi biologis juga didukung oleh kemampuannya untuk bertahan dalam kondisi abiotic stress yang ekstrem, menciptakan ekosistem mikrobial yang sangat adaptif dan fungsional.

Ekosistem endofit gulma pantai menawarkan prospek baru bagi pengembangan produk bioteknologi pertanian karena mereka telah berkembang melalui koevolusi jangka panjang dengan inang yang sangat terseleksi secara alam. Bakteri endofit yang diisolasi dari halofita pantai menunjukkan karakteristik unik termasuk kemampuan untuk memproduksi asam absisat, siderofora, dan senyawa volatile organic compounds yang membantu tanaman mengatasi stres salinitas dan kekeringan (Kumawat et al., 2023). Lebih lanjut, penelitian menunjukkan bahwa metabolit yang diproduksi oleh endofit halofita dapat memodulasi respons imun tanaman dan meningkatkan



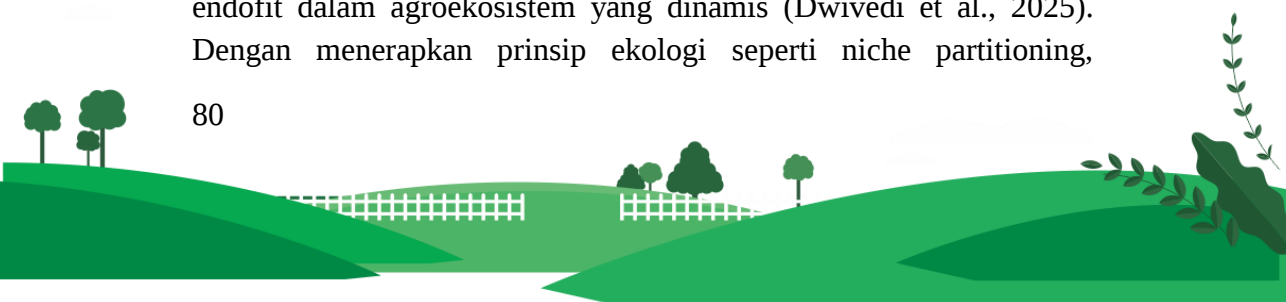
akumulasi osmosit pelindung, membuka peluang untuk biofortifikasi dan pengembangan formulasi biostimulant baru (Sahoo et al., 2025).

8.2 Integrasi Pendekatan Ekologi–Bioteknologi

Pendekatan holistik yang mengintegrasikan prinsip ekologi dan bioteknologi menjadi kunci kesuksesan dalam memanfaatkan endofit gulma pantai untuk aplikasi pertanian (Wankhade et al., 2025). Integrasi ini memerlukan pemahaman mendalam tentang dinamika komunitas mikrobial dalam akar dan rizosfer, serta bagaimana interaksi antar spesies dalam komunitas kompleks tersebut mempengaruhi efektivitas fungsi pertumbuhan tanaman. Pendekatan ekologi-bioteknologi terpadu juga mempertimbangkan bagaimana perubahan lingkungan eksternal, seperti fluktuasi salinitas dan ketersediaan air, mempengaruhi assembly dan stabilitas komunitas endofit (Suman et al., 2022).

Strategi pengembangan komunitas mikrobial sintetis (SynCom) yang dirancang secara rasional berdasarkan prinsip ekologi merepresentasikan evolusi penting dalam penerapan endofit untuk pertanian berkelanjutan. Desain SynCom yang efektif memerlukan pemilihan strain yang telah dikarakterisasi secara menyeluruh dengan memperhitungkan tidak hanya fungsi individual tetapi juga kemampuan strain untuk berinteraksi sinergistik dalam lingkungan tanah yang kompleks. Penelitian terbaru menggunakan pendekatan multi-omics—termasuk genomik, transkriptomik, proteomik, dan metabolomik—untuk mengidentifikasi mekanisme interaksi antar strain dan memahami bagaimana komunitas merespons perubahan lingkungan (Sahoo et al., 2025).

Kontribusi penting dari pendekatan terintegrasi ini adalah kemampuannya untuk memprediksi dan mengoptimalkan persistensi endofit dalam agroekosistem yang dinamis (Dwivedi et al., 2025). Dengan menerapkan prinsip ekologi seperti niche partitioning,



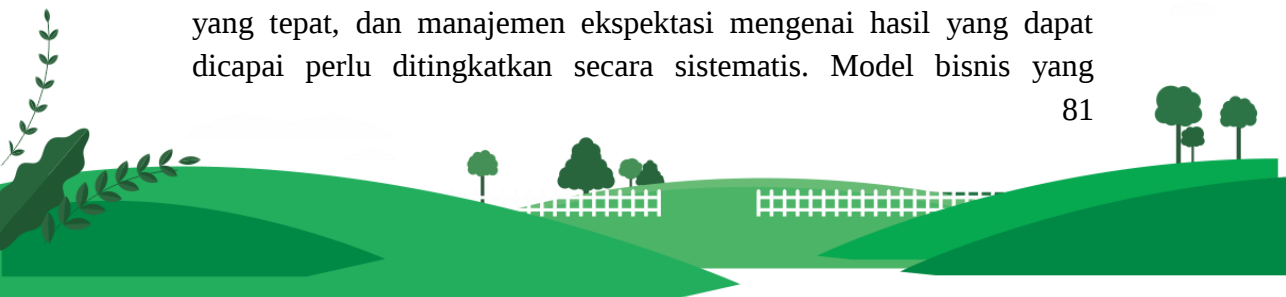
redundancy fungsional, dan robustness komunitas, peneliti dapat merancang inokulant mikrobial yang tidak hanya efektif dalam kondisi laboratorium tetapi juga stabil dan fungsional di lapangan.

8.3 Skala Produksi dan Komersialisasi Endofit

Transisi dari penelitian laboratorium menuju produksi skala besar menjadi salah satu tantangan terbesar dalam komersialisasi endofit gulma pantai (Díaz-Rodríguez et al., 2025). Proses scale-up produksi memerlukan optimisasi substrat produksi, sistem bioreactor, dan metode enkapsulasi yang dapat mempertahankan viabilitas sel dan aktivitas biologis endofit selama penyimpanan dan transportasi (Ghorui et al., 2025). Penelitian tentang material pembawa alternatif menunjukkan bahwa biochar, arang sekam, dan polimer biodegradable dapat menjadi pengganti yang lebih berkelanjutan dan cost-effective dibandingkan dengan gambut tradisional yang tidak terbarukan.

Tantangan formulation yang terkait dengan stabilitas mikrobial selama penyimpanan telah menjadi hambatan utama bagi adopsi biofertiliser berbasis endofit di tingkat komersial (Fadiji et al., 2024). Penelitian terkini menunjukkan bahwa kombinasi teknologi enkapsulasi dengan material pembawa yang dipilih secara hati-hati dapat meningkatkan shelf-life inokulant dari beberapa minggu hingga menjadi berbulan-bulan atau bahkan lebih lama. Untuk meningkatkan konsistensi produk komersial, sistem quality control yang ketat harus diterapkan pada setiap tahap produksi, mulai dari isolasi strain, pemeliharaan kultur murni, fermentasi, hingga formulasi akhir (Kumar et al., 2023).

Strategi pemasaran dan penerimaan petani juga memainkan peran krusial dalam kesuksesan komersial endofit (Narayana et al., 2025). Edukasi kepada petani tentang mekanisme kerja, prosedur aplikasi yang tepat, dan manajemen ekspektasi mengenai hasil yang dapat dicapai perlu ditingkatkan secara sistematis. Model bisnis yang



fleksibel, termasuk kemitraan antara lembaga penelitian, industri biofertiliser, dan organisasi petani, dapat memfasilitasi adopsi teknologi yang lebih cepat dan lebih luas (Ibáñez et al., 2023).

8.4 Regulasi dan Aspek Sosial–Lingkungan

Kerangka regulasi yang jelas dan harmonisasi standar internasional merupakan prasyarat penting untuk penerimaan produk endofit di pasar global (Köhl, 2025). Meskipun berbagai negara telah mengembangkan kerangka peraturan untuk biostimulant dan biofertiliser, terdapat variasi signifikan dalam persyaratan pengujian, dokumentasi, dan approval yang dapat memperumit penetrasi pasar terutama bagi produk yang dikembangkan oleh pemain pasar yang lebih kecil. Penilaian risiko yang komprehensif, termasuk evaluasi biosafety dan environmental safety, harus dilakukan untuk memastikan bahwa pengenalan endofit tidak berdampak negatif terhadap ekosistem lokal atau kesehatan manusia (Ghorui et al., 2025).

Aspek sosial-lingkungan dari penerapan endofit gulma pantai mencakup pertimbangan tentang bagaimana teknologi ini dapat memberdayakan petani skala kecil dan komunitas pesisir yang rentan terhadap perubahan iklim. Penelitian menunjukkan bahwa adopsi mikrobial inokulant dapat mengurangi ketergantungan pada pupuk sintetis dan pestisida, sehingga menurunkan biaya produksi sekaligus mengurangi dampak lingkungan negatif (Ehinmitan et al., 2024). Namun, untuk memastikan penerimaan sosial, program pelatihan dan transfer pengetahuan harus dirancang dengan melibatkan stakeholder lokal dan mempertimbangkan konteks sosio-ekonomi spesifik setiap wilayah.

Keterlibatan masyarakat lokal dalam pengembangan dan pengujian teknologi endofit juga dapat meningkatkan legitimasi dan efektivitas adopsi.



DAFTAR PUSTAKA

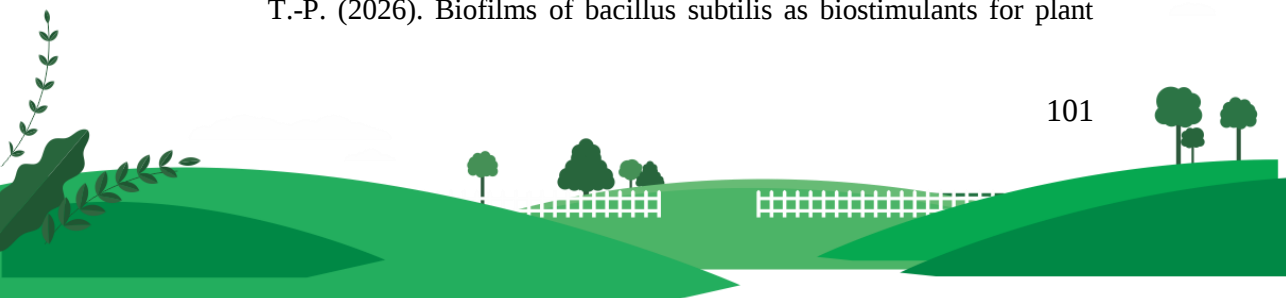
- Afzal, I., Shinwari, Z., Sikandar, S., & Shahzad, S. (2019). Plant beneficial endophytic bacteria: Mechanisms, diversity, host range and genetic determinants. *Microbiology Research*. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2019.02.001>
- Aini, L. Q., Aini, N., Yamika, W. S. D., & Setiawan, A. (2022). Screening of plant growth-promoting halotolerant bacteria isolated from weeds rhizosphere grown in saline soil. *AGRIVITA Journal of Agricultural Science*. <https://doi.org/10.17503/agrivita.v44i2.3756>
- Aizaz, M., Lubna, Ahmad, W., Khan, I., Asaf, S., Bilal, S., Jan, R., Asif, S., Waqas, M., Khan, A. L., Kim, K.-M., & Al-Harrasi, A. (2023). Exploring the potential of halotolerant bacteria from coastal regions to mitigate salinity stress in wheat: Physiological, molecular, and biochemical insights. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1224731>
- Alhaddad, F. A., Abu-Dieyeh, M. H., Jaoua, S., Al-Ghouti, M. A., Al-Thani, R., & Ahmed, T. (2025). Screening, diversity, and characterization of fungal endophytes isolated from the halophyte *Limonium axillare* and the potential of biocontrol antagonists against *Fusarium oxysporum*. *Plant Direct*. <https://doi.org/10.1002/pld3.70026>
- Alhaddad, F. A., Bitaar, Z. M., & Abu-Dieyeh, M. (2024). Diversity, characterization, and potential applications of bacterial endophytes isolated from the halophyte *limonium axillare*. *Journal of Plant Growth Regulation*. <https://doi.org/10.1007/s00344-024-11254-6>
- Al-Mutairi, K. A. (2025). From desert margins to global insights: Floristic diversity and conservation strategies in the arid regions of tabuk and khulais, saudi arabia – a bibliometric and ecological synthesis. *Frontiers in Forests and Global Change*. <https://doi.org/10.3389/ffgc.2025.1669742>
- Alrasheed, R., Al-Mahrous, M. M., Alshahrani, R. M., & Alsaadi, N. R. (2024). Safety and decontamination procedures for infectious sample handling. *Journal of Healthcare Sciences*. <https://doi.org/10.52533/johs.2024.41249>



- Alshammari, N., Alhdaire, M. O. M., Qanash, H., Albulaihed, Y., & Sarim, K. M. (2024). Soil microbiota and identification of microorganisms using 16S rRNA gene sequencing by illumina MiSeq in the hail region of saudi arabia. *Pakistan Journal of Botany*. [https://doi.org/10.30848/pjb2024-6\(21\)](https://doi.org/10.30848/pjb2024-6(21))
- Bajaj, R., Huang, Y.-H., Gebrechistos, S., Mikolajczyk, B., Brown, H. M. G., Prasad, R., Varma, A., & Bushley, K. E. (2018). Transcriptional responses of soybean roots to colonization with the root endophytic fungus *Piriformospora indica* reveals altered phenylpropanoid and secondary metabolism. *Scientific Reports*. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-26809-3>
- Beaudry, M., Wang, J., Kieran, T., Thomas, J. C., Bayona-Vásquez, N., Gao, B., Devault, A. M., Brunelle, B., Lu, K., Wang, J.-S., Rhodes, O., & Glenn, T. (2020). Improved microbial community characterization of 16S rRNA via metagenome hybridization capture enrichment. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.644662>
- Beevi, S. S., Thampi, M., Moideen, J. M. S., & Rahman, S. (2025). Colonization and endophytic establishment of *Diazotrophic lysinibacillus sphaericus* in *Oryza sativa* and its efficacy in plant growth promotion. *Journal of Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1080/17429145.2025.2523278>
- Bhardwaj, S. K., Badiyal, A., Dhiman, S., Bala, J., & Walia, A. (2025). Exploring halophiles for reclamation of saline soils: Biotechnological interventions for sustainable agriculture. *Journal of Basic Microbiology*. <https://doi.org/10.1002/jobm.70048>
- Bi, Y., Wang, S., Song, Y., & Christie, P. (2024). Effects of a dark septate endophyte and extracellular metabolites on Alfalfa root exudates: A non-targeted metabolomics analysis. *Physiologia Plantarum: An International Journal for Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/ppl.14165>
- Bircher, L., Geirnaert, A., Hammes, F., Lacroix, C., & Schwab, C. (2018). Effect of cryopreservation and lyophilization on viability and growth of strict anaerobic human gut microbes. *Microbial Biotechnology*. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.13265>



- Bogdan-Golubi, N., & Slanina, V. (2022). The viability of bacillus, pseudomonas and lactic acid bacteria strains after 15 years of storage. *5th International Scientific Conference on Microbial Biotechnology*. <https://doi.org/10.52757/imb22.14>
- Çakmakçı, R., Çakmakçı, S., & Çakmakçı, M. F. (2025). Principles of environmentally sustainable agriculture for building resilient and resource-efficient food systems. *TURKISH JOURNAL OF BIOLOGY*. <https://doi.org/10.55730/1300-0152.2764>
- Cao, H., Huang, X., Yang, H., Wu, M., Cao, J., Sun, C., & Wang, Y. (2026). Standardized protocol for isolation and cryopreservation of cultivable endophytes from fresh and dried citrus aurantium peels. *Food Safety and Health*. <https://doi.org/10.1002/fsh3.70086>
- Cao, Y. H., Zhao, X., Nie, G., Wang, Z. Y., Song, X., Zhang, M. X., Hu, J. P., Zhao, Q., Jiang, Y., & Zhang, J. L. (2024). The salt-tolerance of perennial ryegrass is linked with root exudate profiles and microflora recruitment. *Science of the Total Environment*. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2024.170205>
- Card, S. D., Johnson, L. J., Teasdale, S., & Caradus, J. R. (2016). Deciphering endophyte behaviour: The link between endophyte biology and efficacious biological control agents. *FEMS Microbiology Ecology*. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw114>
- Chattaraj, S., Samantaray, A., Ganguly, A., & Thatoi, H. (2025). Employing plant growth-promoting rhizobacteria for abiotic stress mitigation in plants: With a focus on drought stress. *Discover Applied Sciences*. <https://doi.org/10.1007/s42452-025-06468-6>
- Chen, Q., Song, Y., An, Y., Lu, Y., & Zhong, G. (2024). Mechanisms and impact of rhizosphere microbial metabolites on crop health, traits, functional components: A comprehensive review. *Molecules*. <https://doi.org/10.3390/molecules29245922>
- Chen, X., Marszalkowska, M., & Reinhold-Hurek, B. (2020). Jasmonic acid, not salicylic acid restricts endophytic root colonization of rice. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01758>
- Chen, Y.-H., Liu, J.-Y., Hwang, S.-G., Lin, Y.-H., Huang, J.-W., & Huang, T.-P. (2026). Biofilms of bacillus subtilis as biostimulants for plant



resilience to drought and flooding. *Scientific Reports*.
<https://doi.org/10.1038/s41598-026-36767-w>

Chiquito-Contreras, C. J., Meza-Menchaca, T., Guzmán-López, O., Vásquez, E. C., & Ricaño-Rodríguez, J. (2024). Molecular insights into plant–microbe interactions: A comprehensive review of key mechanisms. *Frontiers in Bioscience-Elite*.
<https://doi.org/10.31083/j.fbe1601009>

Choudhury, A. R., Trivedi, P., Choi, J., Madhaiyan, M., Park, J.-H., Choi, W., Walitang, D. I., & Sa, T. (2023). Inoculation of ACC deaminase producing endophytic bacteria down-regulates ethylene induced PR-signaling in red pepper (*Capsicum annum* L.) under salt stress. *Physiologia Plantarum: An International Journal for Plant Biology*.
<https://doi.org/10.1111/ppl.13909>

Chowdhury, A., Arafat, M. I., Airin, A. A., Azim, T., Begum, R. A., Islam, Md. R., Rahman, Md. S., & Seraj, Z. I. (2024). Sustainable improvement of rice growth under salinity stress using an endophytic fungus-based biofertilizer. *Bioresearch Communications*.
<https://doi.org/10.3329/brc.v10i2.74492>

Chozas, S., Mira, A. F., Serrano, M., Medina, N. G., Hortal, J., & Barradas, M. C. D. (2025). Dynamics of post fire plant community assembly in doñana coastal dunes. *Scientific Reports*.
<https://doi.org/10.1038/s41598-025-04400-x>

Christakis, C. A., Daskalogiannis, G., Chatzaki, A., Markakis, E., Mermigka, G., Sagia, A., Rizzo, G., Catara, V., Lagkouvardos, I., Studholme, D., & Sarris, P. (2021). Endophytic bacterial isolates from halophytes demonstrate phytopathogen biocontrol and plant growth promotion under high salinity. *Frontiers in Microbiology*, 12, 681567. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.681567>

Ciotti, B. J., Brown, E. J., Colloca, F., Eggleston, D. B., Hyman, A. C., Pape, O. L., Lipcius, R. N., Maathuis, M. A. M., Poiesz, S. S. H., Rose, K. A., Seitz, R. D., Ventura, D., & Wolfshaar, K. E. van de. (2025). Measuring juvenile habitat quality for fishes and invertebrates. *Biological Reviews/Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society*. <https://doi.org/10.1111/brv.70050>

Cordovez, V., Dini-Andreote, F., Carrión, V. J., & Raaijmakers, J. M. (2019). Ecology and evolution of plant microbiomes. *Annual Review*



of *Microbiology*. <https://doi.org/10.1146/annurev-micro-090817-062524>

Debnath, S., Sorongpong, S., Das, N., Choure, K., Agnihotri, V. K., & Pandey, P. (2025). Sustainable lentil intensification in rice-fallow systems through bioaugmentation with atypical rhizobia and endophytes modulates rhizosphere and nodule microbiome dynamics. *BMC Plant Biology*. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-07165-7>

Demichele, D., Belcore, E., Piras, M., & Camporeale, C. (2025). Species-by-species pattern analysis of coastal dune vegetation. *Journal of Geophysical Research Biogeosciences*. <https://doi.org/10.1029/2024jg008419>

Deveau, A., Bonito, G., Uehling, J., Paoletti, M., Becker, M., Bindschedler, S., Hacquard, S., Hervé, V., Labbé, J., Lastovetsky, O. A., Mieszkun, S., Millet, L. J., Vajna, B., Junier, P., Bonfante, P., Krom, B. P., Olsson, S., Elsas, J. D. van, & Wick, L. Y. (2018). Bacterial–fungal interactions: Ecology, mechanisms and challenges. *FEMS Microbiology Reviews*. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuy008>

Díaz-Rodríguez, A. M., Parra-Cota, F. I., Chávez, L. A. C., García-Ortega, L. F., Alvarado, M., Santoyo, G., & Santos-Villalobos, S. de los. (2025). Microbial inoculants in sustainable agriculture: Advancements, challenges, and future directions. *Plants*. <https://doi.org/10.3390/plants14020191>

Dunken, N., Widmer, H., Balcke, G., Straube, H., Langen, G., Charura, N. M., Saake, P., Quattro, C. D., Schön, J., Rövenich, H., Wawra, S., Khan, M., Djamei, A., Zurbruggen, M. D., Tissier, A., Witte, C., & Zuccaro, A. (2024). A nucleoside signal generated by a fungal endophyte regulates host cell death and promotes root colonization. *Cell Host and Microbe*. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2024.10.020>

Duri, L. G., Botticella, L., Lazzizzera, C., Perrino, E. V., Giancaspro, A., Cammerino, A. R. B., Bonasia, A., Elia, A., & Conversa, G. (2025). Nutritional characterization of annual and perennial glassworts from the apulia region (Italy). *Foods*. <https://doi.org/10.3390/foods14193433>

Dwivedi, S. L., Vetukuri, R. R., Kelbessa, B. G., Gepts, P., Heslop-Harrison, J. S., Araújo, A. S. F. de, Sharma, S., & Ortíz, R. (2025). Exploitation of rhizosphere microbiome biodiversity in plant



breeding. *Trends in Plant Science*.
<https://doi.org/10.1016/j.tplants.2025.04.004>

Ehinmitan, E., Turoop, L., Mamati, E. G., Ngumi, V. W., Juma, P., & Siamalube, B. (2024). BioSolutions for green agriculture: Unveiling the diverse roles of plant growth-promoting rhizobacteria. *International Journal of Microbiology*.
<https://doi.org/10.1155/2024/6181491>

Ekhaïse, F., & Eghosasere, I. (2024). Identification of contact lens bacterial isolates from students of university of benin, nigeria, using 16S rRNA gene sequence analysis. *Journal of the Nigerian Optometric Association*. <https://doi.org/10.4314/jnoa.v26i1.5>

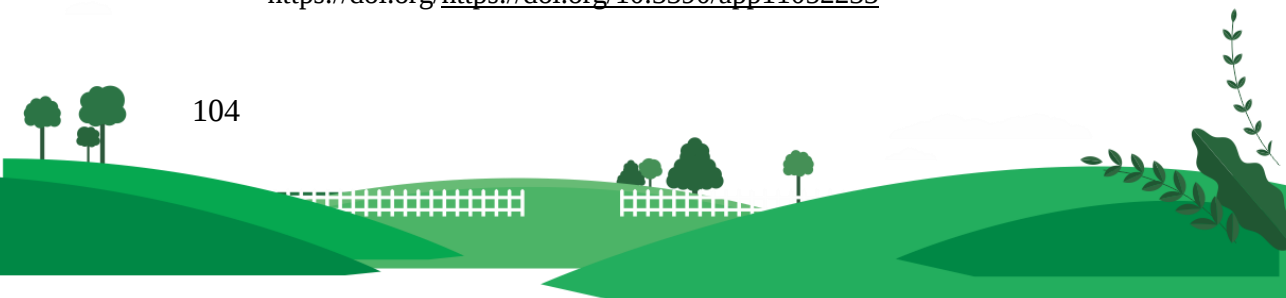
Etminani, F., & Harighi, B. (2018). Isolation and identification of endophytic bacteria with plant growth promoting activity and biocontrol potential from wild pistachio trees. *Plant Pathology Journal*. <https://doi.org/10.5423/PPJ.OA.07.2017.0158>

Etminani, F., Harighi, B., Bahramnejad, B., & Mozafari, A. (2024). Antivirulence effects of cell-free culture supernatant of endophytic bacteria against grapevine crown gall agent, *Agrobacterium tumefaciens*, and induction of defense responses in plantlets via intact bacterial cells. *BMC Plant Biology*. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04779-1>

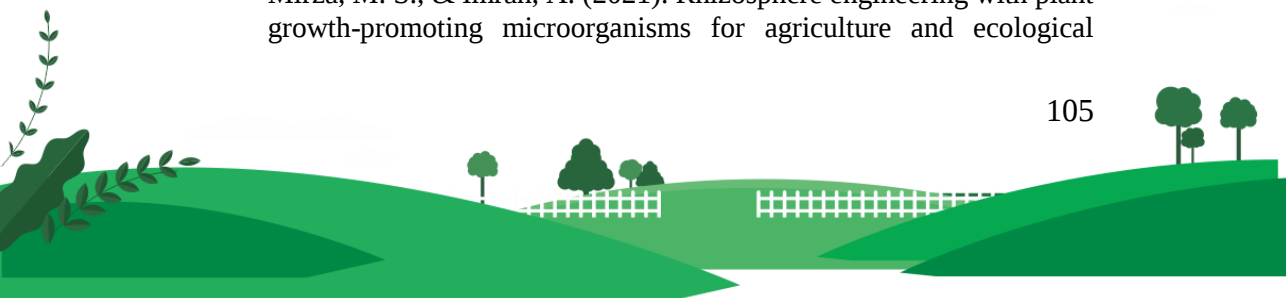
Fadiji, A. E., Xiong, C., Egidi, E., & Singh, B. K. (2024). Formulation challenges associated with microbial biofertilizers in sustainable agriculture and paths forward. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*. <https://doi.org/10.1002/sae2.70006>

Fekete, R., Haszonits, Gy., Schmidt, D., Bak, H., Vincze, O., Süveges, K., & V., A. M. (2021). Rapid continental spread of a salt-tolerant plant along the european road network. *Biological Invasions*.
<https://doi.org/10.1007/s10530-021-02531-6>

Ferreira, M. J., Cunha, Â., Figueiredo, S., Faustino, P., Patinha, C., Silva, H., & Sierra-García, I. N. (2021). The root microbiome of *Salicornia ramosissima* as a seedbank for plant-growth promoting halotolerant bacteria. *Applied Sciences*.
<https://doi.org/https://doi.org/10.3390/app11052233>



- Frank, A. C., Guzmán, J. P. S., & Shay, J. E. (2017). Transmission of bacterial endophytes. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms5040070>
- Gao, L., Ma, J., Huang, Y., Muhammad, M., Lian, H. T., Shurigin, V., Egamberdieva, D., Li, W.-J., & Li, L. (2024). Insight into endophytic microbial diversity in two halophytes and plant beneficial attributes of *Bacillus swezeyi*. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1447755>
- Gao, L., Ma, J., Liu, Y., Huang, Y., Mohamad, O. A., Jiang, H., Egamberdieva, D., Li, W., & Li, L. (2021). Diversity and biocontrol potential of cultivable endophytic bacteria associated with halophytes from the west aral sea basin. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9071448>
- Ghorui, M., Chowdhury, S., & Burla, S. (2025). Recent advances in the commercial formulation of arbuscular mycorrhizal inoculants. *Frontiers in Industrial Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/finmi.2025.1553472>
- Gitte, K. D., Magar, S. J., Somwanshi, S. D., Vidhate, S. D., Saraskar, P. G., & Patil, K. A. (2025). Isolation and morphological identification of endophytic fungi associated with chilli (*Capsicum annum* L.). *Journal of Advances in Biology & Biotechnology*. <https://doi.org/10.9734/jabb/2025/v28i92991>
- Goszcz, A., Furtak, K., Stasiuk, R., Wójtowicz, J., Musiałowski, M., Schiavon, M., & Dębiec-Andrzejewska, K. (2025). Bacterial osmoprotectants—a way to survive in saline conditions and potential crop allies. *FEMS Microbiology Reviews*. <https://doi.org/10.1093/femsre/fuaf020>
- Guo, J., Ling, N., Li, Y., Li, K., Ning, H., Shen, Q., Guo, S., & Vandenkoornhuyse, P. (2021). Seed-borne, endospheric and rhizospheric core microbiota as predictors of plant functional traits across rice cultivars are dominated by deterministic processes. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.17297>
- Hakim, S., Naqqash, T., Nawaz, M. S., Laraib, I., Siddique, M. J., Zia, R., Mirza, M. S., & Imran, A. (2021). Rhizosphere engineering with plant growth-promoting microorganisms for agriculture and ecological



- sustainability. *Frontiers in Sustainable Food Systems*. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2021.617157>
- Han, L., Zhou, X., Zhao, Y., Zhu, S., Wu, L., He, Y., Ping, X., Lu, X., Huang, W., Qian, J., Zhang, L., Jiang, X., Zhu, D., Luo, C., Li, S., Dong, Q., Fu, Q., Deng, K., Wang, X., ... Du, Y. (2020). Colonization of endophyte *Acremonium* sp. D212 in panax notoginseng and rice mediated by auxin and jasmonic acid. *Journal of Integrative Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/jipb.12905>
- Harris, J. E., Bledsoe, R. B., Guha, S., Omari, H., Crandall, S., Burghardt, L., & Couradeau, E. (2024). The activity of soil microbial taxa in the rhizosphere predicts the success of root colonization. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1128/msystems.00458-25>
- Harrison, J. G., & Griffin, E. A. (2020). The diversity and distribution of endophytes across biomes, plant phylogeny and host tissues: How far have we come and where do we go from here? *Environmental Microbiology*. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14968>
- Hassani, M. A., Durán, P., & Hacquard, S. (2018). Microbial interactions within the plant holobiont. *Microbiome*. <https://doi.org/10.1186/s40168-018-0445-0>
- He, Q., Li, Z., Daleo, P., Lefcheck, J. S., Thomsen, M. S., Adams, J. B., & Bouma, T. J. (2025). Coastal wetland resilience through local, regional and global conservation. *Nature Reviews Biodiversity*. <https://doi.org/10.1038/s44358-024-00004-x>
- He, X., Yuan, H., Li, Y., & Yang, C. (2026). Endophytic plant growth promoting bacteria from two halophytes improve wheat performance under salt stress. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2026.1658930>
- Hilbert, M., Novero, M., Rovenich, H., Mari, S., Grimm, C., Bonfante, P., & Zuccaro, A. (2020). MLO differentially regulates barley root colonization by beneficial endophytic and mycorrhizal fungi. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.01678>
- Hiruma, K., Pathompitaknukul, K., Tanaka, H., Iwaguchi, Y., Miyashima, S., Kawamura, N., Toyoda, A., Itoh, T., & Saijo, Y. (2025). Host-mediated endophyte-pathogen competition in roots enables



asymptomatic fungal colonization in *Arabidopsis thaliana*. *Plant and Cell Physiology*. <https://doi.org/10.1093/pcp/pcf126>

Hoffmann, S. A., Diggans, J., Densmore, D., Dai, J., Knight, T., LeProust, E. M., Boeke, J. D., Wheeler, N. E., & Cai, Y. (2023). Safety by design: Biosafety and biosecurity in the age of synthetic genomics. *iScience*. <https://doi.org/10.1016/j.isci.2023.106165>

Huang, X., Zeng, Z., Chen, Z., Tong, X., Jiang, J., He, C., & Xiang, T. (2022). Deciphering the potential of a plant growth promoting endophyte *Rhizobium* sp. WYJ-E13, and functional annotation of the genes involved in the metabolic pathway. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.1035167>

Huang, Y., Zhai, L., Chai, X., Liu, Y., Lv, J., Pi, Y., Gao, B., Wang, X., Wu, T., Zhang, X., Han, Z., & Wang, Y. (2024). *Bacillus* promotes root growth and enhances phosphorus absorption in apple rootstocks by affecting MhMYB15. *The Plant Journal*. <https://doi.org/10.1111/tpj.16893>

Hussein, W., Ramadan, W. A., & Ibrahim, H. (2024). Isolation and identification of associated endophytic bacteria from barely seeds harbour non-ribosomal peptides and enhance tolerance to salinity stress. *Beni-Suef University Journal of Basic and Applied Sciences*. <https://doi.org/10.1186/s43088-024-00483-z>

Hwang, H. H., Huang, Y. T., Chien, P. R., Huang, F. C., Wu, C. L., Chen, L. Y., Hung, S., Pan, I. C., & Huang, C. C. (2025). A plant endophytic *Bacterium burkholderia* seminalis strain 869T2 increases plant growth under salt stress by affecting several phytohormone response pathways. *Botanical Studies*. <https://doi.org/10.1186/s40529-025-00453-3>

Ibáñez, A., Garrido-Chamorro, S., Vasco-Cárdenas, M. F., & Barreiro, C. (2023). From lab to field: Biofertilizers in the 21st century. *Horticulturae*. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9121306>

Ibáñez, C., Caiola, N., Elphick, C. S., & Grillas, P. (2026). To what extent is coastal wetland biodiversity endangered by climate change? How can we boost the resilience of coastal ecosystems? *Nature Conservation*. <https://doi.org/10.3897/natureconservation.62.154795>



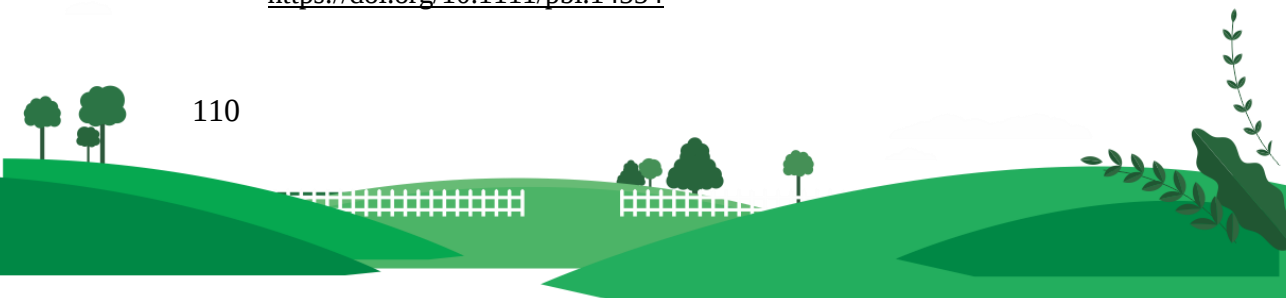
- Jangra, A., Kumar, K., Maikhuri, S., Bhandari, M., Pandey, S., Singh, H., & Barthwal, S. (2024). Unveiling stress-adapted endophytic bacteria: Characterizing plant growth-promoting traits and assessing cross-inoculation effects on *populus deltoides* under abiotic stress. *Plant Physiology and Biochemistry: PPB*. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2024.108610>
- Jesus, J., Gonçalves, F. M. P., Clemente, A., & Trindade, H. (2025). Do culturable seed endophyte communities differ between native and invasive fabaceae sharing the same habitat? *Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/plb.70120>
- Jiang, H., Okoye, C., Ezenwanne, B. C., Wu, Y., & Jiang, J. (2025). Synergistic potential of halophytes and halophilic/halotolerant plant growth-promoting bacteria in saline soil remediation: Adaptive mechanisms, challenges, and sustainable solutions. *Microbiology Research*. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2025.128227>
- Jiang, M., Qu, J., Cao, W., Zou, X., Liu, J., & Li, M. (2026). *Beauveria bassiana* acts as a beneficial endophyte in tea crops, modulating microbial communities and metabolic pathways to enhance plant growth. *BMC Plant Biology*. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-08004-5>
- John, J. E., Maheswari, M., Kalaiselvi, T., Prasanthrajan, M., Poornachandhra, C., Rakesh, S. S., Gopalakrishnan, B., Davamani, V., Kokiladevi, E., & Ranjith, S. (2023). Biomining *Sesuvium portulacastrum* for halotolerant PGPR and endophytes for promotion of salt tolerance in *Vigna mungo* L. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1085787. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1085787>
- Jordan, P., & Fröhle, P. (2022). Bridging the gap between coastal engineering and nature conservation? *Journal of Coastal Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s11852-021-00848-x>
- Karlsons, A., Osvalde, A., Andersone-Ozola, U., Jēkabsons, A., & Ievinsh, G. (2026). Growth and mineral nutrition of two accessions of the coastal grass species *leymus arenarius* under chloride and nitrate salinity conditions. *Grasses*. <https://doi.org/10.3390/grasses5010003>
- Khaitov, B., Rajabov, N., Murtazayeva, G., Durdiev, N., Norqulov, U., Abdalova, G., Khojasov, A., Rakhmatullaev, Y., Avliyakov, M., Tangirova, G., Mamatkulova, L., Begmatov, I., & Kim, Y. C. (2025).



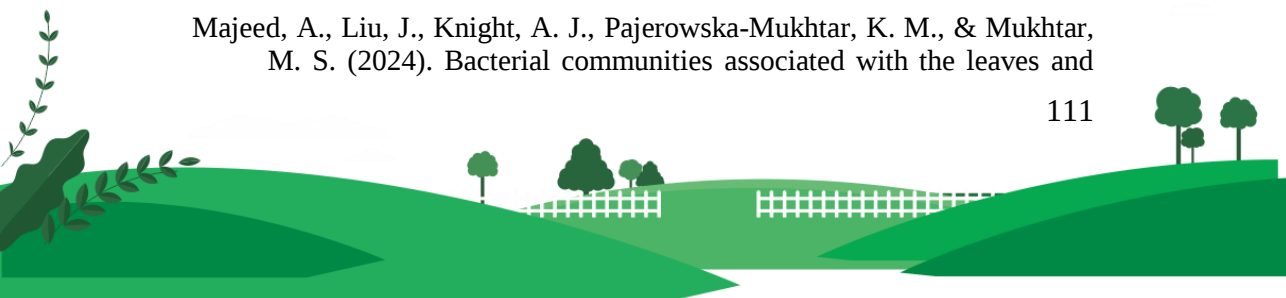
- The effectiveness of bio-treatment on licorice (*Glycyrrhiza glabra*) productivity and soil restoration in saline ecosystems. *Eurasian Journal of Soil Science (EJSS)*. <https://doi.org/10.18393/ejss.1657415>
- Köhl, J. (2025). Use of beneficial microorganisms in crop production: Do current regulatory frameworks in the EU fit for purpose? *BioControl*. <https://doi.org/10.1007/s10526-025-10326-0>
- Kozhoridze, G., Dor, E. B., & Sternberg, M. (2022). Assessing the dynamics of plant species invasion in eastern-mediterranean coastal dunes using cellular automata modeling and satellite time-series analyses. *Remote Sensing*. <https://doi.org/10.3390/rs14041014>
- Kropf, A. L., & Gassmann, A. (2026). Assessment of beauveria bassiana as an endophyte of maize and its effects on plant growth. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0342175>
- Kumar, V., Koul, B., Taak, P., Yadav, D., & Song, M. (2023). Journey of trichoderma from pilot scale to mass production: A review. *Agriculture*. <https://doi.org/10.3390/agriculture13102022>
- Kumawat, K. C., Sharma, B., Nagpal, S., Kumar, A., Tiwari, S., & Nair, R. M. (2023). Plant growth-promoting rhizobacteria: Salt stress alleviators to improve crop productivity for sustainable agriculture development. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.1101862>
- Lamoureux, C., Surgers, L., Fihman, V., Gricourt, G., Démontant, V., Trawinski, É., N'debi, M., Gomart, C., Royer, G., Launay, N., Glaunec, J. L., Wemmert, C., Martire, G. la, Rossi, G., Lepeule, R., Pawlotsky, J., Rodriguez, C., & Woerther, P. (2022). Prospective comparison between shotgun metagenomics and sanger sequencing of the 16S rRNA gene for the etiological diagnosis of infections. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2022.761873>
- Laporte-Fauret, Q., Wengrove, M., Ruggiero, P., Hacker, S. D., Cohn, N., Zarnetske, P. L., & Piercy, C. D. (2024). A new approach to account for species-specific sand capture by plants in an aeolian sediment transport and coastal dune building model. *Journal of Geophysical Research Earth Surface*. <https://doi.org/10.1029/2024jf007867>



- Lee, S., Yoon, M., & Cho, K. (2026). Synergistic effects of heavy-metal-tolerant plant-growth-promoting bacteria on tall fescue growth and the phytoremediation of multi-metal-contaminated soils. *Science of The Total Environment*, 181527. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2026.181527>
- Lengrand, S., Dubois, B., Renoz, F., Lebbe, O., Debode, F., & Legrève, A. (2025). Seed-borne endophytic bacteria of tomato – dynamic colonization and implication in plant health. *PhytoFrontiers™*. <https://doi.org/10.1094/phytofr-01-25-0004-r>
- Li, H., La, S., Zhang, X., Gao, L., & Tian, Y. (2021). Salt-induced recruitment of specific root-associated bacterial consortium capable of enhancing plant adaptability to salt stress. *The ISME Journal*. <https://doi.org/10.1038/s41396-021-00974-2>
- Li, J., Forghieri, G., Geelen, D., Jardin, P. du, & Brown, P. H. (2025). The optimization of crop response to climatic stress through modulation of plant stress response mechanisms. Opportunities for biostimulants and plant hormones to meet climate challenges. *New Phytologist*. <https://doi.org/10.1111/nph.70701>
- Liang, Q., Tan, D., Chen, H., Guo, X., Afzal, M., Wang, X., Tan, Z., & Peng, G. (2024). Endophyte-mediated enhancement of salt resistance in *Arachis hypogaea* L. By regulation of osmotic stress and plant defense-related genes. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2024.1383545>
- Lin, L.-Q., Tembrock, L. R., Chen, K.-H., & Wang, L. (2024). Prevalence and underlying mechanisms of phyllosymbiosis in land plants. *Journal of Plant Ecology*. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtae051>
- Liu, L., Quan, S., Li, L., Lei, G., Li, S., Gong, T., Zhang, Z., Hu, Y., & Yang, W. (2024). Endophytic bacteria improve bio- and phytoremediation of heavy metals. *Microorganisms*, 12(11), 2137. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12112137>
- Liu, Y., Shi, A., Chen, Y., Xu, Z., Liu, Y., Yao, Y., Wang, Y., & Jia, B. (2024). Beneficial microorganisms: Regulating growth and defense for plant welfare. *Plant Biotechnology Journal*. <https://doi.org/10.1111/pbi.14554>



- Lombardi, T., Ventura, I., & Bertacchi, A. (2023). Floristic inventory of ethnobotanically important halophytes of north-western mediterranean coastal brackish areas, tuscany, italy. *Agronomy*. <https://doi.org/10.3390/agronomy13030615>
- Lumibao, C. Y., Harris, G., & Birnbaum, C. (2024). Global diversity and distribution of rhizosphere and root-associated fungi in coastal wetlands: A systematic review. *Estuaries and Coasts*. <https://doi.org/10.1007/s12237-024-01343-w>
- Ma, J., Chen, D. W., Xu, Y. F., Liu, Y., Liu, L., Huang, J., Gao, R., Bai, J., & Hou, Q. (2024). Effects of different heavy metal stressors on the endophytic community composition and diversity of symphytum officinale. *Microorganisms*, 12(3), 477. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12030477>
- Maciel-Rodríguez, M., Moreno-Valencia, F. D., & Plascencia-Espinosa, M. Á. (2025). The role of plant growth-promoting bacteria in soil restoration: A strategy to promote agricultural sustainability. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms13081799>
- Mahmoud, A. M., Khalaf, M. H., Alfaifi, Y. S., Hassan, A. H. A., Korany, S., Alsherif, E., Mohamed, M. Y. A., Aldailami, D., Sonbol, H., Sheteiwy, M., El-Keblawy, A., & Ulhassan, Z. (2025). Plant growth-promoting nocardia JTT02 enhances biomass, glucosinolate metabolism, and bioactive potential of three *Lepidium sativum* cultivars. *BMC Plant Biology*. <https://doi.org/10.1186/s12870-025-07276-1>
- Maitra, P., Hryniewicz, K., Szuba, A., Niestrawska, A., & Mucha, J. (2024). The effects of pinus sylvestris l. Geographical origin on the community and co-occurrence of fungal and bacterial endophytes in a common garden experiment. *Microbiology Spectrum*. <https://doi.org/10.1128/spectrum.00807-24>
- Majeed, A., Liu, J., Knight, A. J., Pajerowska-Mukhtar, K. M., & Mukhtar, M. S. (2024). Bacterial communities associated with the leaves and the roots of salt marsh plants of bayfront beach, mobile, alabama, USA. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms12081595>
- Majeed, A., Liu, J., Knight, A. J., Pajerowska-Mukhtar, K. M., & Mukhtar, M. S. (2024). Bacterial communities associated with the leaves and

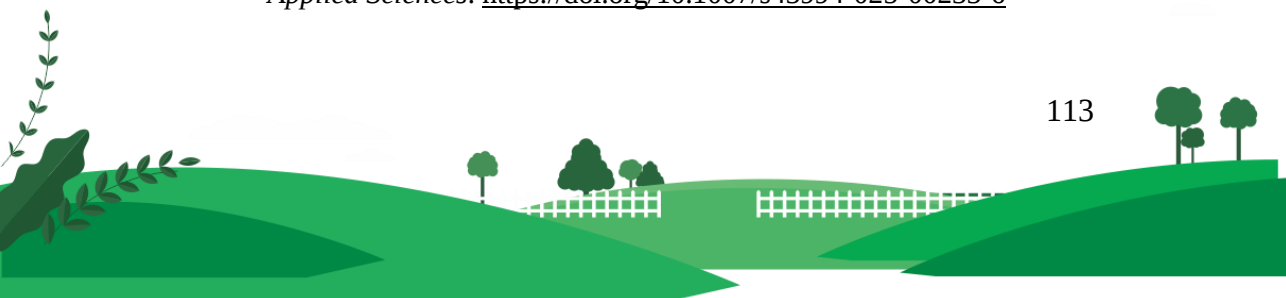


the roots of salt marsh plants of Bayfront Beach, Mobile, Alabama, USA. *Microorganisms*, 12(8), 1595.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms12081595>

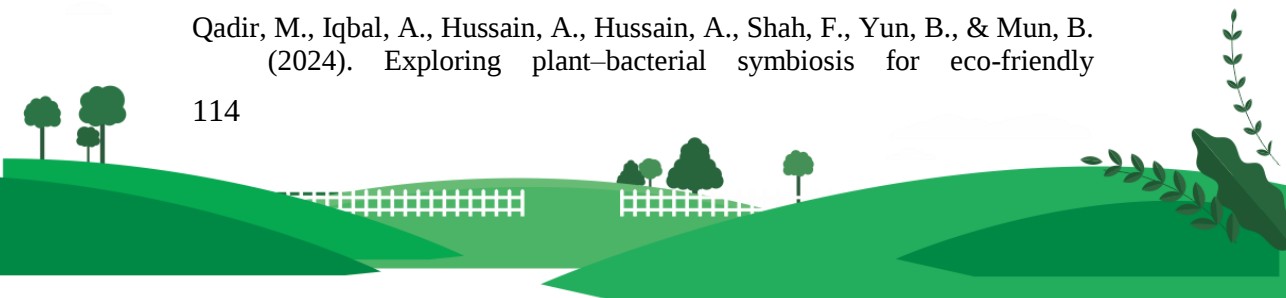
- Manni, A., Ait-Ouakrim, E., Belkadi, B., & Filali-Maltouf, A. (2026). Long-term preservation of bacteria in washed sterile sand: A 14-year study. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0340501>
- Mapelli, F., Marasco, R., Rolli, E., Barbato, M., Chérif, H., Guesmi, A., Ouzari, I., Daffonchio, D., & Borin, S. (2013). Potential for plant growth promotion of *rhizobacteria* associated with *salicornia* growing in Tunisian hypersaline soils. *BioMed Research International*. <https://doi.org/10.1155/2013/248078>
- Marag, P., & Suman, A. (2018). Growth stage and tissue specific colonization of endophytic bacteria having plant growth promoting traits in hybrid and composite maize (*Zea mays* L.). *Microbiology Research*. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.05.016>
- Marasco, R., Mapelli, F., Rolli, E., Mosqueira, M. J., Fusi, M., Bariselli, P., Reddy, M. V. R., Chérif, A., Tsiamis, G., Borin, S., & Daffonchio, D. (2016). *Salicornia strobilacea* (synonym of *Halocnemum strobilaceum*) grown under different tidal regimes selects rhizosphere bacteria capable of promoting plant growth. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1286. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.01286>
- Marasco, R., Rolli, E., Ettoumi, B., Vigani, G., Mapelli, F., Borin, S., Abou-Hadid, A. F., Elbehairy, U., Sorlini, C., Chérif, A., Zocchi, G., & Daffonchio, D. (2012). A drought resistance-promoting microbiome is selected by root system under desert farming. *PLoS ONE*. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0048479>
- Marks, B. B., Nogueira, M. A., & Hungría, M. (2025). Microbial secondary metabolites and their use in achieving sustainable agriculture: Present achievements and future challenges. *Agronomy*. <https://doi.org/10.3390/agronomy15061350>
- Mayen, J., Polsenaere, P., Lamaud, É., Arnaud, M., Kostyrka, P., Bonnefond, J.-M., Geairon, P., Gernigon, J., Chassagne, R., Lacoue-Labarthe, T., Regaudie-de-Gioux, A., & Souchu, P. (2024). Atmospheric CO₂ exchanges measured by eddy covariance over a temperate salt marsh and influence of environmental controlling factors. *Biogeosciences*. <https://doi.org/10.5194/bg-21-993-2024>



- Mayer, T., Teutloff, E., Unger, K., Lehenberger, P., & Agler, M. T. (2025). Deterministic colonization arises early during the transition of soil bacteria to the phyllosphere and is shaped by plant–microbe interactions. *Microbiome*. <https://doi.org/10.1186/s40168-025-02090-1>
- Mendes, R., Garbeva, P., & Raaijmakers, J. M. (2013). The rhizosphere microbiome: Significance of plant beneficial, plant pathogenic, and human pathogenic microorganisms. *FEMS Microbiology Reviews*. <https://doi.org/10.1111/1574-6976.12028>
- Muhtari, K., Sailaja, I., Shekhawat, B. K., Kaura, S., & Mehta, S. (2024). Identification of bacterial endophytes isolated from different medicinal plants. *International Journal of Biomedical and Clinical Analysis*. <https://doi.org/10.61797/ijbca.v4i1.331>
- Mutungi, P. M., Wekesa, V. W., Onguso, J. M., Kanga, E., Baleba, S. B. S., & Boga, H. (2024). Fungal endophytes from saline-adapted shrubs induce salinity stress tolerance in tomato seedlings. *FEMS Microbes*. <https://doi.org/10.1093/femsmc/xtae012>
- Narayana, S., Jagetiya, P., Rajesh, M., Mishra, R., & Chauhan, S. (2025). Biofertilizer commercialization: Future prospects and challenges. *Agricultural Research Journal*. <https://doi.org/10.5958/2395-146x.2025.00001.8>
- Neiceniece, L., Jēkabsone, A., Andersone-Ozola, U., Banaszczyk, L., Karlsons, A., Osvalde, A., & Ievinsh, G. (2025). Effect of salinity and nitrogen on heavy metal tolerance and accumulation potential in *Rumex maritimus*. *Stresses*. <https://doi.org/10.3390/stresses5020029>
- Nguyen, C. V., & Tran, T. L. K. (2026). Molecular identification and characterization of peribacillus simplex LT4 isolated from the roots of baby maize (*Zea mays* L.). *Nitrogen*. <https://doi.org/10.3390/nitrogen7010028>
- Nimbulkar, P., Gupta, G., Virkhare, U., Althubiani, A. S., Dutta, A., & Kher, D. (2025). Bacterial endophytes and their secondary metabolites: Mechanisms of biosynthesis and applications in sustainable agriculture. *Journal of Umm Al-Qura University for Applied Sciences*. <https://doi.org/10.1007/s43994-025-00233-6>

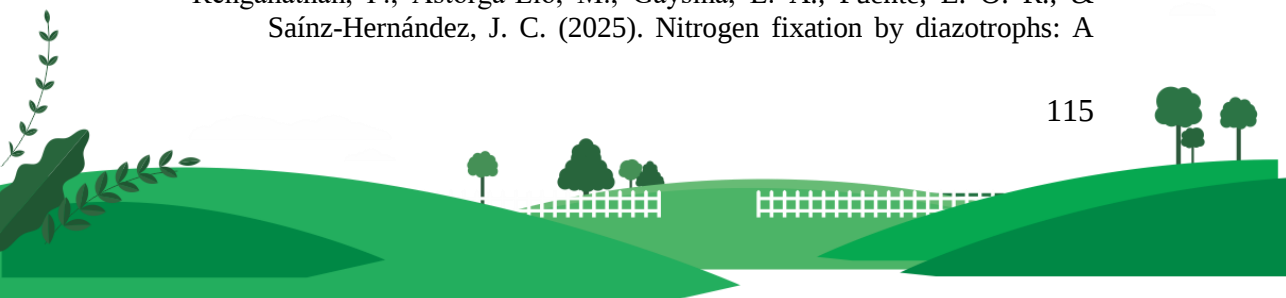


- Partida-Martínez, L. P., & Heil, M. (2011). The microbe-free plant: Fact or artifact? *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2011.00100>
- Peng, H., Bilal, M., & Iqbal, H. M. N. (2018). Improved biosafety and biosecurity measures and/or strategies to tackle laboratory-acquired infections and related risks. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. <https://doi.org/10.3390/ijerph15122697>
- Peng, Y., Youn, C.-H., Seo, J., Park, E., Jang, I.-C., Kim, C. Y., & Lee, J. (2025). The endophytic pseudomonas sp. JBR1 alleviates salt stress through integrated host-microbiome mechanisms. *Plant Physiology*. <https://doi.org/10.1093/plphys/kiaf646>
- Pérez-Montaña, F., Aparicio, N., Arenas, F., Arjona, J. M., Camacho, M., Fernández-García, N., García-Fraile, P., Goicoechea, N., Macías-Naranjo, S., Matías, J., Carmen Montero-Calasanz, M. del, Morte, A., Olmos, E., Pueyo, J. J., Quiñones, M. A., Rey, L., & Reguera, M. (2025). Emerging crops and plant growth-promoting bacteria (PGPB): A synergistic approach to climate-resilient agriculture. *Microbiome*. <https://doi.org/10.1186/s40168-025-02225-4>
- Piromy, P., Songwattana, P., Greetatorn, T., Okubo, T., Kakizaki, K., Prakamhang, J., Tittabutr, P., Boonkerd, N., Teamroong, N., & Minamisawa, K. (2015). The type III secretion system (T3SS) is a determinant for rice-endophyte colonization by non-photosynthetic bradyrhizobium. *Microbes and Environments*. <https://doi.org/10.1264/jsme2.ME15080>
- Prasgi, H. C., Ariyanto, D., & Cahyani, V. R. (2025). Optimization of conventional plant surface sterilization procedure for isolation of phosphate solubilizing endophytic bacteria from wresah and peanut leaves. *IOP Conference Series: Earth and Environment*. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1490/1/012025>
- Ptaszek, M., Canfora, L., Pugliese, M., Pinzari, F., Gilardi, G., Trzcíński, P., & Malusà, E. (2023). Microbial-based products to control soil-borne pathogens: Methods to improve efficacy and to assess impacts on microbiome. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms11010224>
- Qadir, M., Iqbal, A., Hussain, A., Hussain, A., Shah, F., Yun, B., & Mun, B. (2024). Exploring plant–bacterial symbiosis for eco-friendly



agriculture and enhanced resilience. *International Journal of Molecular Sciences*. <https://doi.org/10.3390/ijms252212198>

- Qin, S., Feng, W. W., Zhang, Y. J., Wang, T. T., Xiong, Y., & Xing, K. (2018). Diversity of bacterial microbiota of coastal halophyte *limonium sinense* and amelioration of salinity stress damage by symbiotic plant growth-promoting actinobacterium glutamicibacter halophytocola KLBMP 5180. *Applied and Environmental Microbiology*, 84(18), e01533-18. <https://doi.org/10.1128/AEM.01533-18>
- Qin, S., Feng, W.-W., Zhang, Y.-J., Wang, T., Xiong, Y., & Xing, K. (2018). Diversity of bacterial microbiota of coastal halophyte *Limonium sinense* and amelioration of salinity stress damage by symbiotic plant growth-promoting *Actinobacterium glutamicibacter* halophytocola KLBMP 5180. *Applied and Environmental Microbiology*. <https://doi.org/10.1128/AEM.01533-18>
- Qin, Y. Z., Khan, Q., Yan, J., Wang, Y. Y., Pan, Y., Huang, Y., Wei, J., Guo, D. J., Li, Y., Dong, D., & Xing, Y. (2024). Molecular mechanism of endophytic bacteria DX120E regulating polyamine metabolism and promoting plant growth in sugarcane. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2024.1334907>
- Ramírez-López, M., Bautista-Cruz, A., Toledo-López, A., & Aquino-Bolaños, T. (2025). Rhizospheric and endophytic plant growth-promoting bacteria associated with *Coffea arabica* L. And *Coffea canephora* pierre ex froehner: A review of their agronomic potential. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms13112567>
- Rani, S., Sogarwal, A., Gargi, Mishra, S., & Kaur, S. (2025). Harnessing plant-bacterial interactions to enhance abiotic stress tolerance in plants: A review. *Discover Plants*. <https://doi.org/10.1007/s44372-025-00330-0>
- Ray, P., Lakshmanan, V., Labbé, J., & Craven, K. D. (2020). Microbe to microbiome: A paradigm shift in the application of microorganisms for sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.622926>
- Renganathan, P., Astorga-Eló, M., Gaysina, L. A., Puente, E. O. R., & Saíenz-Hernández, J. C. (2025). Nitrogen fixation by diazotrophs: A



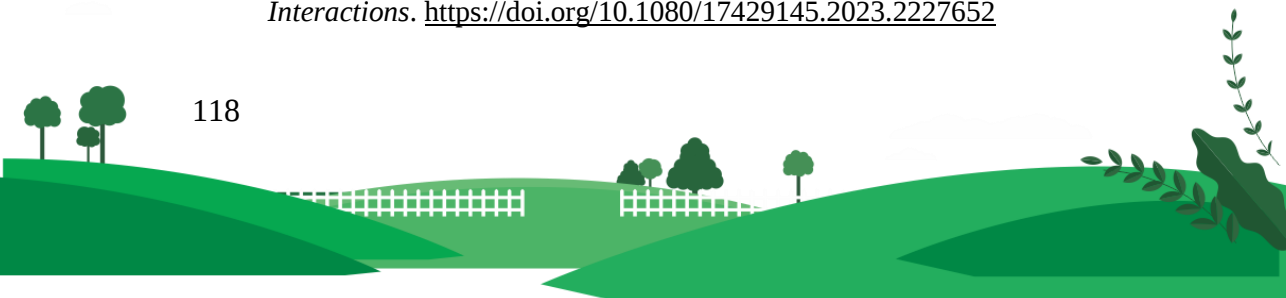
- sustainable alternative to synthetic fertilizers in hydroponic cultivation. *Sustainability*. <https://doi.org/10.3390/su17135922>
- Ritwik, S., Jitendra, N. S., Srinivasaraghavan, A., Monika, P., & Anupam, K. (2025). Isolation, identification and molecular characterization of fluorescent pseudomonads from the rhizosphere. *Plant Science Today*. <https://doi.org/10.14719/pst.8772>
- Romão, I. R., Carmo Gomes, J. do, Silva, D., & Vílchez, J. I. (2025). The seed microbiota from an application perspective: An underexplored frontier in plant–microbe interactions. *Crop Health*. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/s44297-025-00051-6>
- Roslan, N., Othman, N. M. I., Mohidin, H., Zuan, A. T. K., Munir, J., Pabrian, D. E., Samah, S. N. A. A., & Sadikan, S. F. N. (2025). In vitro characterization and identification of a plant growth-promoting bacteria consortium from malaysian oil palm (*Elaeis guineensis*) rhizosphere as a potential sustainable biofertilizer. *Journal of Agrobiotechnology*. <https://doi.org/10.37231/jab.2025.16.2.398>
- Rosmalen, S. J. van, Homberger, J., Riksen, M., & Limpens, J. (2025). Recreation impact on the early establishment of dune-building grasses *Elytrigia juncea* and *Ammophila arenaria* on the beach. *Journal of Coastal Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s11852-025-01101-5>
- Ruppel, S., Franken, P., & Witzel, K. (2013). Properties of the halophyte microbiome and their implications for plant salt tolerance. *Functional Plant Biology*. <https://doi.org/10.1071/fp12355>
- Ryan, R. P., Germaine, K. J., Franks, A. E., Ryan, D., & Dowling, D. N. (2007). Bacterial endophytes: Recent developments and applications. *FEMS Microbiology Letters*. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.2007.00918.x>
- Sahoo, A., Yadav, G., Mehta, T., Meena, M., & Swapnil, P. (2025). Omics-driven insights into plant growth-promoting microorganisms for sustainable agriculture. *Discover Sustainability*. <https://doi.org/10.1007/s43621-025-01582-2>
- Sahu, P., Shafi, Z., Singh, S., Ojha, K., Jayalakshmi, K., Tilgam, J., Manzar, N., Sharma, P., Srivastava, A., Kumar, U., & Subramanian, S. (2023). Colonization potential of endophytes from halophytic plants growing in the “runn of kutch” salt marshes and their contribution to



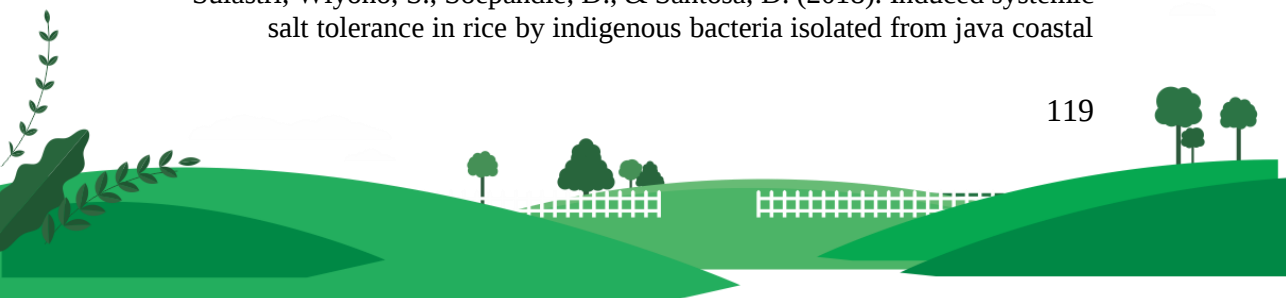
- mitigating salt stress in tomato cultivation. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1226149>
- Sahu, P., Singh, S., Singh, U., Chakdar, H., Sharma, P., Sarma, B., Teli, B., Bajpai, R., Bhowmik, A., Singh, H., & Saxena, A. (2021). Inter-genera colonization of *ocimum tenuiflorum* endophytes in tomato and their complementary effects on Na^+/K^+ balance, oxidative stress regulation, and root architecture under elevated soil salinity. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.744733>
- Sahu, P., Tilgam, J., Mishra, S., Hamid, S., Gupta, A., K, J., Verma, S., & Kharwar, R. N. (2022). Surface sterilization for isolation of endophytes: Ensuring what (not) to grow. *Journal of Basic Microbiology*. <https://doi.org/10.1002/jobm.202100462>
- Sanders, E. R. (2012). Aseptic laboratory techniques: Plating methods. *Journal of Visualized Experiments*. <https://doi.org/10.3791/3064>
- Santhosh, C. R., Mahadevakumar, S., Nuthan, B. R., Bharatha, M., Parashiva, J., Mahesh, M., Chandranayaka, S., & Satish, S. (2024). Multifaceted growth promotion and biocontrol of *Agroathelia rolfsii* and induction of defense mechanism by *Bacillus amyloliquefaciens* SS-CR10 on chilli. *Physiologia Plantarum: An International Journal for Plant Biology*. <https://doi.org/10.1111/ppl.14627>
- Sapiña-Solano, A., Boşcaiu, M., Collado, F., Vicente, Ó., & Ruiz-González, M. X. (2024). Effects of high salinity and water stress on wetland grasses from the Spanish Mediterranean coast. *Plants*. <https://doi.org/10.3390/plants13141939>
- Sari, M., Wiyono, S., Giyanto, Maharijaya, A., & Wahyuno, D. (2025). Optimization of surface sterilization techniques to enhance the diversity of leaf endophytic fungal isolates from bitter ginger. *IOP Conference Series: Earth and Environment*. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/1494/1/012022>
- Sen, A., Saji, J., Faseela, P., Zhang, C., Mohanan, S., & Xia, Y. (2026). Exploring the functional roles of endophytic bacteria in plant stress tolerance for sustainable agriculture: Diversity, mechanisms, applications, and challenges. *Plants*. <https://doi.org/10.3390/plants15020206>



- Senevirathne, N., & Kaparaju, P. (2025). Enhancing the agronomic value of anaerobic digestate: A review of current vs. Emerging technologies, challenges and future directions. *Agriculture*. <https://doi.org/10.3390/agriculture15202108>
- Shadab, M., Samanta, S., Baruah, J., Deka, S., Raj, G., & Talukdar, N. (2025). Comparative analysis of endophytic bacterial localization and microbiome diversity in plant varieties under varied growth conditions through microscopic imaging and sequencing techniques. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1568209>
- Shahid, M., Zeyad, M. T., Syed, A., Singh, U., Mohamed, A., Bahkali, A., Elgorban, A. M., & Pichtel, J. (2022). Stress-tolerant endophytic isolate *Priestia aryabhattai* BPR-9 modulates physio-biochemical mechanisms in wheat (*Triticum aestivum* L.) for enhanced salt tolerance. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. <https://doi.org/10.3390/ijerph191710883>
- Shahid, M., Zeyad, M. T., Syed, A., Singh, U., Mohamed, A., Bahkali, A., Elgorban, A. M., & Pichtel, J. (2022). Stress-tolerant endophytic isolate *Priestia aryabhattai* BPR-9 modulates physio-biochemical mechanisms in wheat (*Triticum aestivum* L.) for enhanced salt tolerance. *International Journal of Environmental Research and Public Health*. <https://doi.org/10.3390/ijerph191710883>
- Shahzad, A., Aslam, U., Ferdous, S., Qin, M., Siddique, A., Billah, M., Naeem, M., Mahmood, Z., & Kayani, S. (2024). Combined effect of endophytic *Bacillus mycoides* and rock phosphate on the amelioration of heavy metal stress in wheat plants. *BMC Plant Biology*, 24, 812. <https://doi.org/10.1186/s12870-024-04812-3>
- Shahzad, M., Hayat, R., Mujtaba, G., Rehman, W. U., & Nadeem, M. (2025). Biofertilizers in sustainable agriculture: Mechanisms, applications, and future prospects. *Discover Agriculture*. <https://doi.org/10.1007/s44279-025-00318-0>
- Sharma, P., Suman, A., Aswini, K., SaiPrasad, J., & Gond, S. (2023). Endophytic bacterial taxonomic and functional diversity in the seeds of wheat genotypes from different agroecologies. *Journal of Plant Interactions*. <https://doi.org/10.1080/17429145.2023.2227652>



- Shelke, D., Chambhare, M. R., Sonawane, H., Islam, N. F., Patowary, R., Das, M. R., Mohanta, Y. K., Patowary, K., Joshi, S. J., Narayan, M., Panda, B. P., & Sarma, H. (2025). Synergistic approaches in halophyte-microbe interactions: Mitigating soil salinity and industrial contaminants for sustainable agriculture. *Discover Life*. <https://doi.org/10.1007/s11084-025-09688-3>
- Shelke, D., Chambhare, M. R., Sonawane, H., Islam, N. F., Patowary, R., Das, M. R., Mohanta, Y. K., Patowary, K., Joshi, S. J., Narayan, M., Panda, B. P., & Sarma, H. (2025). Synergistic approaches in halophyte-microbe interactions: Mitigating soil salinity and industrial contaminants for sustainable agriculture. *Discover Life*. <https://doi.org/10.1007/s11084-025-09688-3>
- Shukla, S., Satpathy, R., & Patel, A. K. (2025). Molecular identification and characterization of butachlor-degrading bacteria isolated from the agricultural soil in bargarh, odisha. *Crop Research*. <https://doi.org/10.31830/2454-1761.2025.cr-1046>
- Smith, D., & Ryan, M. (2012). Implementing best practices and validation of cryopreservation techniques for microorganisms. *The Scientific World Journal*. <https://doi.org/10.1100/2012/805659>
- Song, X., Chi, Y., Chi, X., Chen, N., Xu, M., Zhang, X., Guo, Z., He, K., Yu, J., & Li, Y. (2025). Niche and geographic drivers shape the diversity and composition of endophytic bacteria in salt-tolerant peanut. *Microorganisms*. <https://doi.org/10.3390/microorganisms13102264>
- Sorokina, N. P., Smykov, I., Kucherenko, I., Kuraeva, E. V., & Duganova, A. (2026). The effect of lyophilization and cryoprotection on survival of *Lactiplantibacillus plantarum* strains. *Food Systems*. <https://doi.org/10.21323/2618-9771-2025-8-4-488-497>
- Srivastava, P., Tiwari, S. P., Srivastava, A. K., & Sharma, R. (2024). Optimization of sterilization parameters for isolation of endophytes from *Allium sativum* and exploring its antibacterial activity. *Journal of Pure and Applied Microbiology*. <https://doi.org/10.22207/jpam.18.2.11>
- Sulastri, Wiyono, S., Soepandie, D., & Santosa, D. (2018). Induced systemic salt tolerance in rice by indigenous bacteria isolated from java coastal



plants under gnotobiotic system. *IOP Conference Series: Earth and Environment*. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/187/1/012024>

Sulastri, Wiyono, S., Sopandie, D., & Santosa, D. (2018). The potency of bacterial associating endemic plants of the java coastal area in inducing salt tolerant in agricultural crops. *IOP Conference Series: Earth and Environment*. <https://doi.org/10.1088/1755-1315/197/1/012005>

Suman, A., Govindasamy, V., Ramakrishnan, B., Aswini, K., SaiPrasad, J., Sharma, P., Pathak, D., & Annapurna, K. (2022). Microbial community and function-based synthetic bioinoculants: A perspective for sustainable agriculture. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.805498>

Székely, G., & Barta, C. (2025). Harnessing halophyte-derived allelochemicals and signaling molecules to enhance salinity tolerance in crops. *American Journal of Botany*. <https://doi.org/10.1002/ajb2.70076>

Székely, G., & Barta, C. (2025). Harnessing halophyte-derived allelochemicals and signaling molecules to enhance salinity tolerance in crops. *American Journal of Botany*. <https://doi.org/10.1002/ajb2.70076>

Tasnim, A., Jahan, I., Azim, T., Karmoker, D., & Seraj, Z. I. (2023). Paired growth of cultivated and halophytic wild rice under salt stress induces bacterial endophytes and gene expression responses. *Frontiers in Plant Science*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1244743>

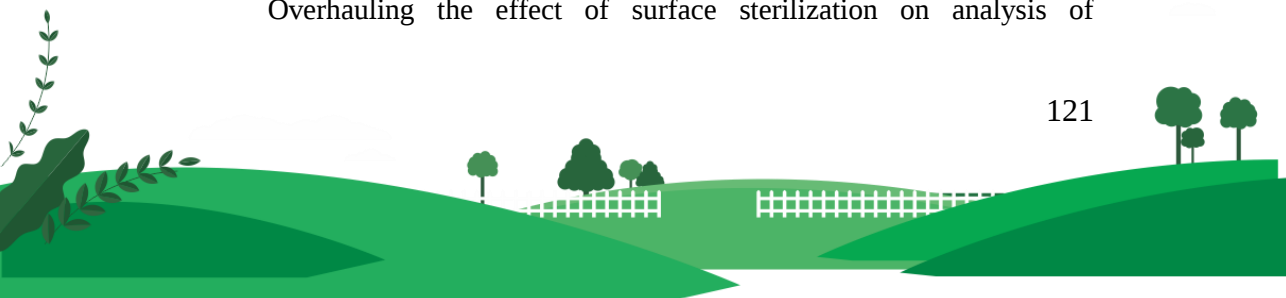
Thijs, S., Timmermans, P., Gontcharova, A., & Vangronsveld, J. (2024). Bacterial endophyte from halophytes and their role in enhancing salt tolerance. *Microorganisms*, 12(4), 456–475.

Ujimatsu, R., Takino, J., Aoki, S., Nakamura, M., Haba, H., Minami, A., & Hiruma, K. (2025). A fungal transcription factor converts a beneficial root endophyte into an anthracnose leaf pathogen. *Current Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2025.03.026>

Ultanbekova, G. D., Jumakhanov, B., Nussupov, A., Faleev, D. G., Satymbekov, R., Kulymbet, K., Hajjaji, A., Daugaliyeva, S., Mukhatayeva, K., & Mamytova, N. (2025). The role of *Bacillus megaterium* PEF-1 in stimulating the growth of organic cotton under



- environmental stress conditions. *Scientific Reports*.
<https://doi.org/10.1038/s41598-025-28267-0>
- Uy, B., Read, H., Pas, S. van de, Marnane, R., Casu, F., Swift, S., & Wiles, S. (2022). The efficacy of commercial decontamination agents differs between standardised test settings and research laboratory usage for a variety of bacterial species. *PeerJ*.
<https://doi.org/10.7717/peerj.13646>
- Villavicencio-Vásquez, M., Espinoza, F., Espinoza-Lozano, L., & Coronel-León, J. (2025). Biological control agents: Mechanisms of action, selection, formulation and challenges in agriculture. *Frontiers in Agronomy*. <https://doi.org/10.3389/fagro.2025.1578915>
- Vu, M., Gerald, A., Do, H. D. K., Luqman, A., Nguyen, H., Fauzia, F. N., Amalludin, F. I., Sadila, A., Wijaya, N. H., Santoso, H., Manuhara, Y., Bui, L. M., Hariyanto, S., & Wibowo, A. T. (2022). Soil mineral composition and salinity are the main factors regulating the bacterial community associated with the roots of coastal sand dune halophytes. *Biology*, 11(5), 695. <https://doi.org/10.3390/biology11050695>
- Wang, R., Cui, L., Li, J., & Li, W. (2023). Factors driving the halophyte rhizosphere bacterial communities in coastal salt marshes. *Frontiers in Microbiology*. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1127958>
- Wankhade, A., Wilkinson, E. L., Britt, D. W., & Kaundal, A. (2025). A review of plant–microbe interactions in the rhizosphere and the role of root exudates in microbiome engineering. *Applied Sciences*.
<https://doi.org/10.3390/app15137127>
- Wipfel, K. (2023). Plant and microbial features governing an endophytic lifestyle. *Current Opinion in Plant Biology*.
<https://doi.org/10.1016/j.pbi.2023.102483>
- Witzel, K., Acosta-Motos, J. R., Atay, E., Çiçek, N., Mistríková, V., Öney-Birol, S., Soto, S. R., Solymosi, K., Yücedağ, C., & Papenbrock, J. (2025). Leveraging microorganisms and biostimulants: Mitigating salinity stress in crops with agricultural biologicals. *Plant and Soil*.
<https://doi.org/10.1007/s11104-025-07578-1>
- Yu, Y., Chen, Z., Xie, H., Feng, X., Wang, Y., & Xu, P. (2022). Overhauling the effect of surface sterilization on analysis of



- endophytes in tea plants. *Frontiers in Plant Science*.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.849658>
- Yuan, Z., Druzhinina, I. S., Labbé, J., Redman, R. S., Qin, Y., Rodriguez, R. J., Zhang, C., Tuskan, G. A., & Lin, F. (2016). Specialized microbiome of a halophyte and its role in helping non-host plants to withstand salinity. *Scientific Reports*.
<https://doi.org/10.1038/srep32467>
- Zecua-Ramirez, P., Dunken, N., Charura, N. M., Llamas, E., Quattro, C. D., Mandel, A., Langen, G., Dagdas, Y. F., & Zuccaro, A. (2025). Autophagy restricts symbiosis-associated cell death and regulates colonization by *Serendipita indica* in arabidopsis. *Plant Physiology*.
<https://doi.org/10.1093/plphys/kiaf590>
- Zhang, H., Ning, Y., Sun, C., Du, H., Lei, L., Liao, Y., Liu, H., & Luan, F. (2025). Evaluation of colonization efficiency and migration pathways of bacillus amyloliquefaciens GZY63 in *Camellia oleifera*. *Letters in Applied Microbiology*. <https://doi.org/10.1093/lambio/ovaf101>
- Zhang, L., Han, S., Guo, X., Wang, L., Fan, Y., Zhang, X., & Fan, S. (2026). Bacterial community structure and environmental adaptation in the endorhizosphere and rhizosphere soils of aeluropus sinensis from saline lands across coastal and inland regions of China. *Microorganisms*, 14(1), 165.
<https://doi.org/10.3390/microorganisms14010165>
- Zhang, Y., Zhao, S. S., Liu, S., Peng, J. H., Zhang, H., Zhao, Q., Zheng, L., Chen, Y., Shen, Z., Xu, X., & Chen, C. (2022). Enhancing the phytoremediation of heavy metals by combining hyperaccumulator and heavy metal-resistant plant growth-promoting bacteria. *Frontiers in Plant Science*, 13, 912350.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2022.912350>
- Zheng, Y., Cao, X., Zhou, Y., Ma, S., Wang, Y., Li, Z., Zhao, D., Yang, Y., Zhang, H., Meng, C., Xie, Z., Sui, X., Xu, K., Li, Y., & Zhang, C. (2024). Purines enrich root-associated pseudomonas and improve wild soybean growth under salt stress. *Nature Communications*.
<https://doi.org/10.1038/s41467-024-47773-9>



BIODATA PENULIS



Prof. Dr. Ir. Paiman, M.P. adalah dosen di Prodi Agroteknologi, Fakultas Pertanian Universitas PGRI Yogyakarta. Pendidikan Sarjana (S-1) Jurusan Budidaya Pertanian diselesaikan di Instiper” Yogyakarta tahun 1991. Pendidikan Magister (S-2) Program Studi Agronomi diselesaikan di Pascasarjana UGM tahun 1994. Pendidikan Program Doktor (S-3) Program Studi Ilmu-ilmu Pertanian minat ilmu gulma diselesaikan di Pascasarjana UGM pada tahun 2014.

Menjabat sebagai Kaprodi Agronomi Fakultas Pertanian UPY pada tahun 1997-2001 dan sebagai Wakil Dekan Fakultas Pertanian UPY pada tahun 2001-2005. Pernah menjabat sebagai Dekan Fakultas Pertanian UPY pada tahun 2005-2009. Pernah menjabat Wakil Dekan periode tahun 2009-2013 dan dilanjutkan periode tahun 2013-2017. Pada tahun 2013-2018 menjabat sebagai Sekretaris Yayasan Pembina Universitas PGRI Yogyakarta (YP-UPY). Pada tahun 2017-2021 diangkat menjadi Rektor Universitas PGRI Yogyakarta periode 1, berlanjut tahun 2021-2025 periode 2, dan tahun 2025-2029 periode 3.

Buku yang telah ditulis dan ber-ISBN:

1. Perancangan Percobaan untuk Pertanian
2. Solarisasi Tanah: Teknologi Pengendalian OPT tanpa Pestisida
3. Teknik Analisis Regresi Ilmu-ilmu Pertanian
4. Gulma Tanaman Pangan
5. Pertumbuhan dan Perkembangan Tanaman
6. Metodologi Penelitian Pertanian
7. How to write research articles for agriculture





Dr. Argawi Kandito, S.P., M.Sc. adalah dosen di Prodi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas PGRI Yogyakarta (UPY). Pendidikan Sarjana (S-1) Program Studi Ilmu Hama dan Penyakit Tumbuhan diselesaikan di Universitas Gadjah Mada tahun 2017. Pendidikan Magister (S-2) Program Studi Fitopatologi diselesaikan di Universitas Gadjah Mada pada tahun 2019. Pendidikan Doktor (S-3) Program Studi Doktor Ilmu Pertanian Minat Studi Fitopatologi diselesaikan di Universitas Gadjah Mada pada tahun 2024.

Diangkat untuk menduduki jabatan Dekan Fakultas Pertanian, Universitas PGRI Yogyakarta periode tahun 2025-2029.

Buku yang telah ditulis dan ber-ISBN: -



Dharend Lingga Wibisana, S.P., M.Si. adalah dosen Program Studi Agroteknologi, Fakultas Pertanian, Universitas PGRI Yogyakarta. Pendidikan Sarjana (S-1) Agroteknologi diselesaikan di Universitas Muhammadiyah Yogyakarta pada tahun 2016. Pendidikan Magister (S-2) Agronomi dan Hortikultura diselesaikan dari Sekolah Pascasarjana Institut Pertanian Bogor (IPB University) pada tahun 2020.

Diangkat untuk menduduki jabatan Dekan Fakultas Pertanian, Universitas PGRI Yogyakarta periode tahun 2025-2029.

Buku yang telah ditulis dan ber-ISBN: -





Dr.Ir. Kristamtini, M.Si, lahir di Sragen, Jawa Tengah pada bulan Agustus 1966. Penulis menyelesaikan Pendidikan sarjana (S1) pada Program Studi Agronomi , Bidang Ilmu Budidaya Tanaman, Fakultas Pertanian Universitas Jenderal Soedirman (UNSOED) Purwokerto pada Januari 1990. Penulis menyelesaikan pendidikan Pasca Sarjana (S2) pada Program Studi Bioteknologi, Program Pasca Sarjana Universitas Gadjah Mada (UGM) pada bulan Mei 2001.

Tugas belajar Program Pendidikan Doktor (S3) tahun 2010 – 2014 pada Program Studi Ilmu Pertanian – Minat Pemuliaan Tanaman Universitas Gadjah Mada (UGM) Yogyakarta.

Penulis bekerja sebagai peneliti di Balai Penelitian dan Tanaman Serat (BALITTAS) Malang (saat ini BRMP Tanaman Serat dan Pemanis) pada tahun 1992 – 2001. Selanjutnya pada tahun 2002 – 2022 bekerja sebagai peneliti pada Balai Pengkajian dan Teknologi Pertanian (BPTP) Yogyakarta – Badan Litbang Pertanian (saat ini BRMP Yogyakarta). Sejak 1 Juni 2022 sampai dengan saat ini, penulis bekerja sebagai peneliti di Pusat Riset Tanaman Pangan – Badan Riset dan Inovasi Nasional (BRIN).

Buku yang telah ditulis dan ber-ISBN:

1. Sumber Daya Genetik Tanaman Pekarangan Daerah Istimewa Yogyakarta.
2. Deskripsi Aksesori Pisang Koleksi Kebun Plasma Nutfaq Pisang Yogyakarta.
3. Padi Lokal Daerah Istimewa Yogyakarta.





Dr. Ir. Rohani Cinta Badia Ginting, M.Si. adalah peneliti di Pusat Riset Mikrobiologi Terapan, Badan Riset dan Inovasi Nasional. Pendidikan Sarjana (S-1) diselesaikan di Fakultas Pertanian Universitas Jambi, Program Studi Ilmu Tanah pada tahun 1990. Pendidikan Magister (S-2) diselesaikan di Program Pascasarjana Institut Pertanian Bogor (IPB), Program Studi Bioteknologi pada tahun 2003.

Pendidikan Program Doktor (S-3) diselesaikan di Sekolah Pascasarjana IPB, Program Studi Mikrobiologi pada tahun 2013.

Pada tahun 1993, menjadi peneliti di Badan Penelitian dan Pengembangan Pertanian, Kementerian Pertanian dan pada tahun 2022 dialihkan menjadi peneliti Badan Riset dan Inovasi Nasional.

Buku yang telah ditulis dan ber-ISBN:

1. Metode Analisis Biologi Tanah Edisi 1 dan 2
2. Pupuk Organik dan Pupuk Hayati
3. Mengenal Fauna Tanah dan Cara Identifikasinya



GULMA

PASIR PANTAI DAN BAKTERI ENDOFIT:

*Ekologi Simbiosis, Mekanisme Adaptasi,
dan Aplikasi Bioteknologi Pertanian*

Prof. Dr. Ir. Paiman, M.P
Dr. Argawi Kandito, S.P., M.Sc
Dharend Lingga Wibisana, S.P., M.P
Dr. Ir. Kristantini, M.Si.
Dr. Ir. Rohani Cinta Badia Br Ginting, M.Si

Di balik kerasnya ekosistem pesisir pantai yang didominasi oleh kadar garam tinggi, fluktuasi suhu ekstrem, dan rendahnya kesuburan tanah, gulma pasir pantai menyimpan rahasia adaptasi yang luar biasa. Rahasia ketangguhan ini bertumpu pada hubungan harmonis di dalam jaringan tanaman mereka, yaitu simbiosis dengan bakteri endofit. Buku Gulma Pasir Pantai dan Bakteri Endofit: Ekologi Simbiosis, Mekanisme Adaptasi, dan Aplikasi Bioteknologi Pertanian ini hadir untuk mengupas tuntas misteri interaksi tanaman-mikroba tersebut serta peluang besarnya dalam mendukung keberlanjutan sektor agraria.

Ditulis secara sistematis dalam delapan bab, buku ini menjembatani teori ekologi dasar dengan aplikasi praktis di lapangan. Pembaca akan diajak memahami konsep keanekaragaman bakteri endofit, mekanisme molekuler dan fisiologis di balik ketahanan lingkungan ekstrem, hingga teknik eksplorasi dan karakterisasi mikroba. Lebih dari sekadar literatur teoritis, buku ini menyoroti bagaimana interaksi simbiotik tersebut dapat ditransformasikan menjadi inovasi bioteknologi pertanian untuk meningkatkan kesuburan tanah dan ketahanan tanaman budidaya.

Buku referensi yang komprehensif ini sangat direkomendasikan bagi para akademisi, peneliti, mahasiswa, serta praktisi pertanian yang tertarik pada pemanfaatan mikroba demi pertanian masa depan. Melalui integrasi teori dan praktik yang disajikan, karya ini diharapkan dapat memperluas wawasan ilmiah, memicu riset lanjutan di bidang ekologi dan mikrobiologi, serta menjadi panduan nyata dalam menciptakan sistem pertanian berkelanjutan yang adaptif terhadap perubahan lingkungan global.



IKAPI
IKATAN PENERBIT INDONESIA

UPY Press

Lembaga Penelitian dan Pengabdian Masyarakat Unit 4 Lantai 4
Jl. PGRI I Sonosewu No. 117 Yogyakarta
Telp (0274) 376808, 373198, 418077, Fax (0274) 376808
Email: upypress@gmail.com, Web: upypress.upy.ac.id

