

Peranan *Dark Septate Endophyte* dalam Budidaya Tanaman

The Role of Dark Septate Endophyte in Plant Cultivation

Andi Nur Cahyo

*) Email korespondensi: nurcahyo.andi@yahoo.co.uk

Pusat Penelitian Karet, Jl. Palembang-Pangkalan Balai km.29, PO Box 1127, Palembang 30001

ABSTRAK

Dark Septate Endophyte (DSE) adalah jamur yang bersimbiosis dengan tanaman inang dan dicirikan dengan adanya pigmen gelap, hifa bersekat, dan microscleretia. Pengaruh jamur DSE terhadap tanaman inangnya spesifik sesuai dengan strain jamur, spesies tanaman inang, dan keadaan lingkungannya. Jamur DSE dapat mengkoloni perakaran tanaman inang secara intra dan ekstraseluler seperti halnya ektendomikoriza. Pada kolonisasi DSE, kadang gagal membentuk mantel dan hartig net yang rapat, namun sebagai gantinya terbentuk microscleretia yang bermelanin. Simbiosis antara jamur DSE dengan tanaman inang yang sesuai dapat meningkatkan pertumbuhan tanaman, serapan unsur N dan P, ketahanan terhadap kekeringan, suhu ekstrim, dan melindungi tanaman dari organisme pengganggu tanaman. Peningkatan serapan unsur N dan P disebabkan oleh kemampuan jamur DSE dalam memproduksi enzim proteolitik dan fosfatase yang dapat memineralisasi N dan P organik sehingga menjadi tersedia bagi tanaman. Peningkatan ketahanan terhadap kekeringan dan suhu ekstrim diduga disebabkan karena ada hifa bermelanin yang dapat membantu penyerapan air dari dalam tanah serta menghasilkan antioksidan dan perlindungan terhadap radikal bebas. Selain itu, beberapa strain jamur DSE juga menghasilkan chlorine sehingga dapat memberikan perlindungan kepada tanaman dari gangguan organisme pengganggu tanaman.

Kata kunci: cekaman lingkungan; *dark septate endophyte*; hifa bersekat; microscleretia; jamur; serapan nitrogen; serapan fosfor.

ABSTRACT

Dark Septate Endophyte (DSE) is a fungus in symbiosis with the host plant and is characterized by the presence of dark pigment, insulated hyphae, and microscleretia. The effect of DSE fungi on the host plant is specific according to the fungal strain, host plant species, and environmental conditions. DSE fungi can colonize host plant roots intra and extracellularly as well as ectendomycorrhiza. In DSE colonization, sometimes it fails to form a dense mantle and hartig net, but instead, it forms melanin microscleretia. The symbiosis between DSE fungi and suitable host plants can increase plant growth, uptake of N and P elements, resistance to drought, extreme temperatures, and protect plants from plant-disturbing organisms. The increase in the uptake of N and P elements was caused by the ability of DSE fungi to produce proteolytic enzymes and phosphatases that can mineralize organic N and P so that they become available to plants. Increased resistance to drought and extreme temperatures is thought to be due to melanin hyphae which can help absorb water from the soil and produce antioxidants and protection against free radicals. In addition, some strains of DSE fungi also produce chlorine to protect plants from plant-disturbing organisms.

Keywords: environmental stress; *dark septate endophyte*; insulated hyphae; microscleretia; fungi; absorption of Nitrogen; absorption of Phosphor.

I. PENDAHULUAN

Jamur adalah organisme yang dapat bersimbiosis secara endofit dengan tanaman.

Bentuk simbiosis antara jamur dengan tanaman ini biasanya terjadi pada akar tanaman, dimana miselia jamur dapat masuk ke dalam jaringan akar tanaman secara inter dan intraseluler. Simbiosis antara perakaran tanaman dengan jamur ini sering disebut dengan mikoriza. Mikoriza dapat bersimbiosis dengan lebih dari 80% dari semua spesies tanaman di alam (Bonfante & Genre, 2010; Rožek *et al.*, 2018). Dalam perkembangan penelitian tentang simbiosis antara jamur dan perakaran tanaman, terdapat sekelompok spesies jamur dalam filum Ascomycetes yang dapat bersimbiosis dengan perakaran tanaman inang, namun sebagian bukan termasuk ke dalam kelompok mikoriza. Sekelompok jamur ini disebut sebagai jamur *Dark Septate Endophyte (DSE)* (Jumpponen, 2001).

Seperti halnya mikoriza, simbiosis antara jamur *DSE* dengan tanaman inangnya ini juga dilaporkan dapat meningkatkan serapan P dan air (Mandyam & Jumpponen, 2005; Porras-Alfaro *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2017). Pada mikoriza, simbiosis yang terjadi dapat meningkatkan serapan P melalui dua mekanisme. Pada mekanisme pertama, unsur P dalam bentuk PO_4^{3-} diserap oleh jamur dan cepat ditranslokasikan ke struktur jamur yang ada dalam akar (misalnya hifa interseluler dan arbuskula) untuk kemudian dipindahkan ke dalam sel korteks akar. Transfer PO_4^{3-} ini adalah proses yang bertahap yang meliputi konversi dari PO_4^{3-} menjadi molekul polifosfat agar dapat bergerak melalui miselia. Polifosfat tersebut kemudian dikonversi balik menjadi molekul fosfat anorganik untuk kemudian dipindahkan menuju sel tanaman inang (Behie & Bidochka, 2014; Smith & Smith, 1990). Pada mekanisme kedua, jamur mikoriza menghasilkan enzim (misalnya phospho-monoesterase dan phosphatase) yang mampu menghidrolisa senyawa P organik dalam tanah (misalnya phenolphthalein diphosphate) menjadi tersedia bagi tanaman inang (Behie & Bidochka, 2014; Plassard & Dell, 2010).

II. KARAKTERISTIK DARK SEPTATE ENDOPHYTE

DSE dicirikan dengan adanya pigmen gelap dan hifa yang bersekat (Zhan *et al.*, 2011), serta microsclerotia yang menginfeksi epidermis dan korteks akar tanaman inang baik secara inter- maupun intraseluler (Jumpponen, 2001; Mandyam & Jumpponen, 2005; Santos *et al.*, 2017; Vergara *et al.*, 2018). Beberapa simbiosis antara jamur *DSE* dengan tanaman inangnya mempunyai efek positif, yaitu meningkatkan laju pertumbuhan tanaman inangnya, sebagian justru menghambat dan sebagian lagi tidak mempunyai pengaruh terhadap tanaman inangnya. Perbedaan pengaruh jamur *DSE* terhadap tanaman inangnya dipengaruhi strain dari jamur *DSE*, spesies tanaman inang, serta lingkungan tempat tanaman inang tersebut tumbuh (Jumpponen, 2001). Sifat pengaruh jamur *DSE* yang spesifik terhadap tanaman inang ini mirip dengan bentuk simbiosis antara mikoriza dan tanaman inangnya.

Pada simbiosis mutualisme antara jamur *DSE* dan tanaman inang yang sesuai, peningkatan pertumbuhan tanaman tidak hanya terjadi melalui peningkatan serapan unsur P, namun juga melalui peningkatan serapan unsur N (Surono & Narisawa, 2017). Selain itu, seperti halnya pada simbiosis mikoriza, jamur *DSE* juga dapat meningkatkan serapan air oleh tanaman inangnya untuk menghadapi pengaruh lingkungan yang kering (Mandyam & Jumpponen, 2005; Porras-Alfaro *et al.*, 2008; Santos *et al.*, 2017). Kesamaan pengaruh simbiosis antara jamur mikoriza dan *DSE* dalam meningkatkan pertumbuhan tanaman inang

ini mengharuskan adanya penelitian khusus untuk dapat membedakan dan mengelompokkan jamur-jamur yang termasuk ke dalam golongan mikoriza atau *DSE*.

III. PERBEDAAN MIKORIZA DAN *DARK SEPTATE ENDOPHYTE*

Mikoriza dikelompokkan menjadi dua kelompok besar, yaitu endomikoriza dan ektomikoriza (Bonfante & Genre, 2010). Endomikoriza dicirikan dengan adanya struktur jamur yang menembus ke dalam sel korteks dan epidermis perakaran tanaman inang (*intraseluler*) dan membentuk suatu struktur percabangan hifa yang disebut dengan arbuskula (Bonfante & Genre, 2010; Majewska *et al.*, 2015) serta ujung hifa yang menggelembung yang disebut dengan vesikula (Muthukumar *et al.*, 2006). Pada ektomikoriza, hifa jamur tidak menembus sampai ke dalam sel akar, namun hanya mengisi ruang antar sel (*interaseluler*) dan membentuk jaring yang menyelimuti sel yang disebut sebagai *hartig net*. Selain itu, rambut akar tanaman inang yang bersimbiosis dengan ektomikoriza jumlahnya sangat sedikit, namun sebagai gantinya, terbentuk miselia ektomikoriza yang menyelimuti permukaan akar. Miselia yang menyelimuti permukaan akar ini disebut dengan mantel (Bonfante & Genre, 2010; Wagg *et al.*, 2008). Selain endo- dan ektomikoriza, juga terdapat kelompok mikoriza yang hifanya dapat menembus hingga ke dalam sel, namun juga membentuk *hartig net* dan mantel yang menyelembungi perakaran tanaman inang. Jenis mikoriza ini disebut sebagai ektendomikoriza.

Seperti halnya pada ektendomikoriza, pada simbiosis antara jamur *DSE* dengan tanaman inang, hifa jamur juga dapat menembus sampai ke dalam sel akar (*intraseluler*) sekaligus membentuk lapisan tipis miselia yang menyelimuti sel akar (*interaseluler*). Ciri yang membedakan antara mikoriza dan jamur *DSE* adalah pada jamur *DSE* terbentuk hifa berlapis melanin yang bersekat dan mikroscleretia. Lapisan melanin pada hifa dan mikroscleretia ini bermanfaat bagi jamur *DSE* dan tanaman inangnya untuk bertahan hidup pada saat terjadi cekaman lingkungan. Selain itu, terdapat beberapa manfaat lain dari keberadaan jamur *DSE* ini bagi tanaman inangnya.

IV. PERANAN SIMBIOSIS JAMUR *DSE* BAGI TANAMAN INANG

Simbiosis antara jamur *DSE* dan tanaman inangnya dapat berpengaruh positif, negatif, atau pun netral terhadap tanaman inangnya. Hal ini tergantung dari spesies tanaman inang dan strain jamur *DSE* yang mengkolonisasi perakarannya (Jumpponen, 2001). Respon beberapa famili tanaman inang terhadap kolonisasi jamur *DSE* ini dapat dilihat pada Tabel 1.

Tabel 1. Respon beberapa family tanaman inang terhadap kolonisasi jamur *DSE*.

Famili Tanaman Inang	Respon Tanaman Inang		
	Positif	Negatif	Netral
Pinaceae	√	√	√
Cyperaceae	√	-	√
Ericaceae	-	√	-
Salicaceae	-	-	√
Rosaceae	√	√	√

Sumber : (Jumpponen, 2001)

Variasi pengaruh jamur *DSE* terhadap tanaman inang yang sama tidak hanya dipengaruhi oleh spesies jamur *DSE* nya, namun ternyata strain yang berbeda dalam spesies yang sama juga dapat menghasilkan pengaruh yang berbeda. Inokulasi tanaman *Picea glauca* dan *Potentilla fruticosa* dengan 4 strains jamur *DSE* (*Leptodontidium orchidicola*) menghasilkan peningkatan biomassa tajuk *Potentilla fruticosa* dengan salah satu strain dan menghasilkan penurunan biomassa tajuk pada inokulasi dua strain yang lain. Selain itu, biomassa *Picea glauca* meningkat pada strain yang menurunkan pertumbuhan *Potentilla fruticosa* (Fernando & Currah, 1996).

Terlepas dari adanya simbiosis parasitisme antara tanaman inang dan jamur *DSE* strain tertentu, pada simbiosis yang bersifat mutualisme, terdapat beberapa manfaat yang didapatkan oleh tanaman inang dari simbiosis ini. Kolonisasi jamur *DSE* pada tanaman inang dilaporkan dapat meningkatkan ketahanan terhadap cekaman salinitas (Gonzalez Mateu *et al.*, 2020), serapan unsur N dan P, ketahanan terhadap kekeringan, ketahanan terhadap suhu tinggi, perlindungan terhadap organisme pengganggu tanaman (Mandyam & Jumpponen, 2005), dan mampu mendekomposisi bahan organik tanah (Surono & Narisawa, 2017).

1. Peningkatan Ketahanan terhadap Cekaman Salinitas

Simbiosis antara jamur endofit dengan tanaman dilaporkan dapat meningkatkan ketahanan tanaman terhadap cekaman lingkungan (Gill *et al.*, 2016; Gonzalez Mateu *et al.*, 2020; Lin *et al.*, 2019; Rodriguez *et al.*, 2008) termasuk salinitas. Penelitian Gonzalez Mateu *et al.* (2020) menunjukkan bahwa inokulasi *DSE* dapat meningkatkan persentase kesintasan semaian *Phragmites australis* pada kondisi cekaman salinitas sekaligus meningkatkan biomassa tanaman. Selain itu, salah satu spesies jamur *DSE* yang dapat meningkatkan ketahanan tanaman terhadap cekaman salinitas adalah *Piriformospora indica* (Unnikumar *et al.*, 2013).

2. Peningkatan Serapan Unsur N dan P

Inokulasi *DSE* pada beberapa tanaman menunjukkan peningkatan N, P, dan biomassa tanaman antara 26 – 103%. Peningkatan pertumbuhan tanaman dapat disebabkan langsung dengan peningkatan serapan hara, atau tidak langsung dengan melindungi tanaman dari stress abiotik, dan dengan memproduksi fitohormon. Pada *Brassica campestris* L., yang berasosiasi dengan jamur *Heteroconium chaetospira*, jamur menyuplai N ke tanaman dan tanaman menyediakan C untuk jamur sehingga meningkatkan biomassa tanaman. Pertumbuhan tanaman terbaik didapatkan ketika inokulasi *DSE* dibarengi dengan pemberian N organik (Vergara *et al.*, 2018).

Pada penelitian tentang inokulasi jamur *DSE* spesies *Phialocephala fortinii* pada tanaman asparagus, tiga strain *Phialocephala fortinii* mampu meningkatkan pertumbuhan *Asparagus officinalis* pada medium agar menggunakan L-leucine dan L-valine sebagai sumber N organik. Selain itu, *Phialocephala fortinii* juga mampu mendegradasi senyawa N organik (gelatin, urea dan casamino acid) menjadi N anorganik. Hal ini menunjukkan bahwa *DSE* mampu memineralisasi N organik ke dalam bentuk yang tersedia bagi tanaman (Surono & Narisawa, 2017). Hal ini berhubungan dengan kemampuan *DSE* untuk mensintesa enzim proteolitik untuk memineralisasi nitrogen organik (asam amino, peptida, dan protein) dalam rizosfer sehingga dapat meningkatkan serapan N (Newsham, 2011).

Selain dapat meningkatkan serapan N, jamur *DSE* dilaporkan dapat meningkatkan serapan unsur P tanaman inangnya. Inokulasi *Oidiodendron maius* dan *Phialocephala fortinii* pada tanaman *Rhododendron* cv. Azurro dapat meningkatkan serapan N, P, rasio C:N daun, dan biomassa akar. Peningkatan serapan N dan P ini diduga disebabkan karena jamur *DSE* dapat meningkatkan ketersediaan unsur N dan P di daerah perakaran tanaman (Vohník *et al.*, 2005). Peningkatan serapan P tanaman oleh inokulasi jamur *DSE* (spesies *Phialophora graminicola*) dilaporkan juga terjadi pada tanaman *Vulpia ciliata* karena meningkatnya ketersediaan unsur P di daerah perakaran (Newsham, 1999). Meningkatnya ketersediaan unsur P di daerah perakaran ini disebabkan karena jamur *DSE* strain tertentu dapat menghasilkan enzim *phosphatase* yang mendorong proses mineralisasi P organik menjadi tersedia bagi tanaman inang (Della Monica *et al.*, 2015).

3. Peningkatan Ketahanan terhadap Kekeringan dan Cekaman Panas

Selain dapat meningkatkan serapan unsur N dan P, simbiosis antara jamur *DSE* dan tanaman inang juga dilaporkan dapat meningkatkan ketahanan tanaman inang terhadap kondisi cekaman kekeringan. Inokulasi beberapa strain jamur *DSE* pada tanaman padi yang diberi cekaman kekeringan hingga -0,4 MPa dapat meningkatkan ketahanan tanaman padi pada cekaman kekeringan tersebut. Hal ini diindikasikan dengan menurunnya aktivitas enzim CAT (*catalase*) dan APX (*ascorbat peroxidase*) pada hampir semua level cekaman kekeringan (Santos *et al.*, 2017). CAT dan APX adalah enzim yang berperan mengubah H_2O_2 yang dapat terbentuk saat terjadi proses foto respirasi karena cekaman kekeringan menjadi H_2O dan O_2 (Fikret *et al.*, 2013).

Penurunan enzim CAT dan APX pada tanaman yang bersimbiosis dengan jamur *DSE* pada saat terjadi cekaman kekeringan diduga terjadi karena dengan adanya jaringan hifa jamur yang melebihi jangkauan akar, air yang ada pada kedalaman tanah yang tidak dapat dijangkau oleh akar dapat dibawa ke jaringan akar tanaman oleh hifa jamur *DSE*. Selain itu, terdapat lendir hifa setebal 300 μm dari matriks akar yang membantu suplai air dan nutrisi pada kondisi kering (Mandyam & Jumpponen, 2005). Miselia yang menyelimuti sel akar inter- dan intraseluler diduga juga mampu melindungi tanaman dari kerusakan oksidatif pada kondisi cekaman kekeringan. Produksi hifa bermelanin diduga juga berfungsi sebagai antioksidan yang dalam kondisi cekaman kekeringan dapat memproteksi tanaman dari radikal bebas (Santos *et al.*, 2017).

Beberapa penelitian menunjukkan bahwa kolonisasi jamur *DSE* juga dapat meningkatkan ketahanan tanaman inang terhadap cekaman panas. Simbiosis *Curvularia* sp. pada rumput diketahui mampu bertahan pada suhu tanah 50°C selama 3 hari, sedangkan yang tidak bersimbiosis mengalami klorosis. Pada perlakuan suhu tanah 65°C selama 10 hari, semua yang tidak diinokulasi mati, sedangkan yang diinokulasi dapat bertahan hidup (Redman, 2002). *Curvularia* sp. juga dilaporkan dapat membuat tanaman tomat dan semangka dapat bertahan hidup pada suhu 50 - 65°C (Barrow *et al.*, 2008). Peningkatan ketahanan tanaman terhadap cekaman panas setelah diinokulasi dengan jamur *DSE* juga terjadi pada tanaman gandum (Hubbard *et al.*, 2014). Beberapa peneliti menyebutkan bahwa melanin pada jamur berfungsi sebagai penahan panas sehingga meningkatkan ketahanan tanaman terhadap suhu yang tinggi dan cekaman kekeringan (Knapp *et al.*, 2012).

4. Peningkatan Ketahanan terhadap Organisme Pengganggu Tanaman

Simbiosis antara jamur *DSE* dengan tanaman inangnya juga dilaporkan dapat meningkatkan ketahanan tanaman inang terhadap organisme pengganggu tanaman (Khastini *et al.*, 2012; Mandyam & Jumpponen, 2005; Narisawa *et al.*, 2004). Inokulasi jamur *DSE* strain baru pada tanaman *Brassica campestris* L. dapat menekan serangan penyakit *Verticillium yellows* hingga lebih dari 80% (Narisawa *et al.*, 2004). Selain itu, inokulasi jamur *DSE* spesies *Veronaeopsis simplex* Y34 dapat menurunkan indeks serangan penyakit *Fusarium* sebesar 71% pada tanaman *Brassica campestris* L. (Khastini *et al.*, 2012).

Beberapa studi menemukan bahwa jamur *DSE* dapat melindungi tanaman inang dan meningkatkan ketahanannya terhadap penyakit secara langsung maupun secara tidak langsung dengan menghasilkan metabolit anti jamur atau dengan menginduksi ketahanan sistemik tanaman (Campanile *et al.*, 2007). Selain itu, kolonisasi *DSE* pada perakaran membentuk hifa intra dan interseluler yang bermelanin yang dapat memproteksi perakaran tanaman inang dari serangan hama dan penyakit. Kolonisasi jamur *DSE* ini ternyata tidak hanya terjadi di perakaran. *Microsclerotia* dilaporkan dapat terbentuk di daun black grama grass (*Bouteloua eriopoda*). Jamur *DSE Periconia* spp. juga dilaporkan mampu membentuk *microsclerotia* bermelanin di daun *Allium porrum*. Hal ini hanya terjadi apabila multiple strain diinokulasikan di perakaran. *Periconia*, juga diketahui mampu memproduksi senyawa beracun/chlorine (Mandyam & Jumpponen, 2005). Adanya senyawa chlorine di daun ini juga akan melindungi tanaman inang dari serangan herbivora.

V. KESIMPULAN

Pada umumnya jamur *DSE* berbeda dengan mikoriza, namun sebagian jamur *DSE* adalah ektendomikoriza. *DSE* dicirikan oleh adanya pigmen melanin, hifa yang tersekat, dan *microsclerotia*. Pengaruh jamur *DSE* terhadap tanaman inangnya spesifik sesuai dengan strain jamur, spesies tanaman inang, dan keadaan lingkungannya. Dalam kondisi tertentu, jamur *DSE* dapat meningkatkan pertumbuhan tanaman, serapan N dan P, meningkatkan ketahanan terhadap kekeringan, panas, dan serangan organisme pengganggu tanaman. Peningkatan serapan unsur N dan P disebabkan oleh kemampuan jamur *DSE* dalam memproduksi enzim proteolitik dan fosfatase yang dapat memineralisasi N dan P organik sehingga menjadi tersedia bagi tanaman. Adanya hifa bermelanin dapat membantu penyerapan air dari dalam tanah serta menghasilkan antioksidan dan perlindungan terhadap radikal bebas, sehingga dapat meningkatkan ketahanan terhadap kekeringan dan suhu ekstrim. Selain itu, beberapa strain jamur *DSE* juga menghasilkan chlorine yang dapat memberikan perlindungan kepada tanaman dari gangguan organisme pengganggu tanaman.

REFERENSI

- Barrow, J. R., Lucero, M. E., Reyes-Vera, I., & Havstad, K. M. (2008). Do symbiotic microbes have a role in regulating plant performance and response to stress? *Communicative & Integrative Biology*, 1(1), 69–73. <https://doi.org/10.4161/cib.1.1.6238>.
- Behie, S. W., & Bidochka, M. J. (2014). Nutrient transfer in plant–fungal symbioses. *Trends in Plant Science*, 19(11), 734–740. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2014.06.007>.

- Bonfante, P., & Genre, A. (2010). Mechanisms underlying beneficial plant–fungus interactions in mycorrhizal symbiosis. *Nature Communications*, 1(4), 1–11. <https://doi.org/10.1038/ncomms1046>.
- Campanile, G., Ruscelli, A., & Luisi, N. (2007). Antagonistic activity of endophytic fungi towards *Diplodia corticola* assessed by in vitro and in planta tests. *European Journal of Plant Pathology*, 117(3), 237–246. <https://doi.org/10.1007/s10658-006-9089-1>.
- Della Monica, I. F., Saparrat, M. C. N., Godeas, A. M., & Scervino, J. M. (2015). The co-existence between DSE and AMF symbionts affects plant P pools through P mineralization and solubilization processes. *Fungal Ecology*, 17, 10–17. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.04.004>.
- Fernando, A. A., & Currah, R. S. (1996). A comparative study of the effects of the root endophytes *Leptodontidium orchidicola* and *Phialocephala fortinii* (Fungi Imperfecti) on the growth of some subalpine plants in culture. *Canadian Journal of Botany*, 74(7), 1071–1078. <https://doi.org/10.1139/b96-131>.
- Fikret, Y., Manar, T., Şebnem, E., Şebnem, K., & Özlem, U. (2013). SOD, CAT, GR and APX Enzyme Activities in Callus Tissues of Susceptible and Tolerant Eggplant Varieties under Salt Stress. *Research Journal of Biotechnology*, 8(11), 45–51.
- Gill, S. S., Gill, R., Trivedi, D. K., Anjum, N. A., Sharma, K. K., Ansari, M. W., Ansari, A. A., Johri, A. K., Prasad, R., Pereira, E., Varma, A., & Tuteja, N. (2016). *Piriformospora indica*: Potential and Significance in Plant Stress Tolerance. *Frontiers in Microbiology*, 7, 1–20. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00332>.
- Gonzalez Mateu, M., Baldwin, A. H., Maul, J. E., & Yarwood, S. A. (2020). Dark septate endophyte improves salt tolerance of native and invasive lineages of *Phragmites australis*. *The ISME Journal*, 14(8), 1943–1954. <https://doi.org/10.1038/s41396-020-0654-y>.
- Hubbard, M., Germida, J. J., & Vujanovic, V. (2014). Fungal endophytes enhance wheat heat and drought tolerance in terms of grain yield and second-generation seed viability. *Journal of Applied Microbiology*, 116(1), 109–122. <https://doi.org/10.1111/jam.12311>.
- Jumpponen, A. (2001). Dark septate endophytes—Are they mycorrhizal? *Mycorrhiza*, 11(4), 207–211. <https://doi.org/10.1007/s005720100112>.
- Khastini, R. O., Ohta, H., & Narisawa, K. (2012). The role of a dark septate endophytic fungus, *Veronaeopsis simplex* Y34, in *Fusarium* disease suppression in Chinese cabbage. *Journal of Microbiology*, 50(4), 618–624. <https://doi.org/10.1007/s12275-012-2105-6>.
- Knapp, D. G., Pintye, A., & Kovács, G. M. (2012). The Dark Side Is Not Fastidious – Dark Septate Endophytic Fungi of Native and Invasive Plants of Semiarid Sandy Areas. *PLoS ONE*, 7(2), e32570. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0032570>.
- Lin, H.-F., Xiong, J., Zhou, H.-M., Chen, C.-M., Lin, F.-Z., Xu, X.-M., Oelmüller, R., Xu, W.-F., & Yeh, K.-W. (2019). Growth promotion and disease resistance induced in *Anthurium* colonized by the beneficial root endophyte *Piriformospora indica*. *BMC Plant Biology*, 19(1), 1–10. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1649-6>.
- Majewska, M. L., Błaszowski, J., Nobis, M., Rola, K., Nobis, A., Łakomiec, D., Czachura, P., & Zubeck, S. (2015). Root-inhabiting fungi in alien plant species in relation to

- invasion status and soil chemical properties. *Symbiosis*, 65(3), 101–115. <https://doi.org/10.1007/s13199-015-0324-4>.
- Mandyam, K., & Jumpponen, A. (2005). Seeking the elusive function of the root-colonising dark septate endophytic fungi. *Studies in Mycology*, 53, 173–189. <https://doi.org/10.3114/sim.53.1.173>.
- Muthukumar, T., Senthilkumar, M., Rajangam, M., & Udaiyan, K. (2006). Arbuscular mycorrhizal morphology and dark septate fungal associations in medicinal and aromatic plants of Western Ghats, Southern India. *Mycorrhiza*, 17(1), 11–24. <https://doi.org/10.1007/s00572-006-0077-2>.
- Narisawa, K., Usuki, F., & Hashiba, T. (2004). Control of Verticillium Yellows in Chinese Cabbage by the Dark Septate Endophytic Fungus LtVB3. *Phytopathology*, 94(5), 412–418. <https://doi.org/10.1094/PHYTO.2004.94.5.412>.
- Newsham, K. K. (1999). *Phialophora graminicola*, a dark septate fungus, is a beneficial associate of the grass *Vulpia ciliata* ssp. *Ambigua*. *New Phytologist*, 144(3), 517–524. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1999.00537.x>.
- Newsham, K. K. (2011). A meta-analysis of plant responses to dark septate root endophytes. *New Phytologist*, 190(3), 783–793. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03611.x>.
- Plassard, C., & Dell, B. (2010). Phosphorus nutrition of mycorrhizal trees. *Tree Physiology*, 30(9), 1129–1139. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq063>.
- Porrás-Alfaro, A., Herrera, J., Sinsabaugh, R. L., Odenbach, K. J., Lowrey, T., & Natvig, D. O. (2008). Novel Root Fungal Consortium Associated with a Dominant Desert Grass. *Applied and Environmental Microbiology*, 74(9), 2805–2813. <https://doi.org/10.1128/AEM.02769-07>.
- Redman, R. S. (2002). Thermotolerance Generated by Plant/Fungal Symbiosis. *Science*, 298(5598), 1581–1581. <https://doi.org/10.1126/science.1072191>.
- Rodriguez, R. J., Henson, J., Van Volkenburgh, E., Hoy, M., Wright, L., Beckwith, F., Kim, Y.-O., & Redman, R. S. (2008). Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *The ISME Journal*, 2(4), 404–416. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.106>.
- Rożek, K., Rola, K., Błaszowski, J., & Zubek, S. (2018). Associations of root-inhabiting fungi with herbaceous plant species of temperate forests in relation to soil chemical properties. *Science of The Total Environment*, 649, 1573–1579. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.350>.
- Santos, S. G. dos, Silva, P. R. A. da, Garcia, A. C., Zilli, J. É., & Berbara, R. L. L. (2017). Dark septate endophyte decreases stress on rice plants. *Brazilian Journal of Microbiology*, 48(2), 333–341. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2016.09.018>.
- Smith, S. E., & Smith, F. A. (1990). Structure and function of the interfaces in biotrophic symbioses as they relate to nutrient transport. *New Phytologist*, 114(1), 1–38. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1990.tb00370.x>.
- Surono, & Narisawa, K. (2017). The dark septate endophytic fungus *Phialocephala fortinii* is a potential decomposer of soil organic compounds and a promoter of *Asparagus officinalis* growth. *Fungal Ecology*, 28, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2017.04.001>.

- Unnikumar, K. R., Sree, K. S., & Varma, A. (2013). Piriformospora indica: A versatile root endophytic symbiont. *Symbiosis*, 60(3), 107–113. <https://doi.org/10.1007/s13199-013-0246-y>.
- Vergara, C., Araujo, K. E. C., Alves, L. S., Souza, S. R. de, Santos, L. A., Santa-Catarina, C., Silva, K. da, Pereira, G. M. D., Xavier, G. R., & Zilli, J. É. (2018). Contribution of dark septate fungi to the nutrient uptake and growth of rice plants. *Brazilian Journal of Microbiology*, 49(1), 67–78. <https://doi.org/10.1016/j.bjm.2017.04.010>.
- Vohník, M., Albrechtová, J., & Vosátka, M. (2005). The inoculation with Oidiodendron maius and Phialocephala fortinii alters phosphorus and nitrogen uptake, foliar C:N ratio and root biomass distribution in Rhododendron cv. Azurro. *Symbiosis*, 40, 87–96.
- Wagg, C., Pautler, M., Massicotte, H. B., & Peterson, R. L. (2008). The co-occurrence of ectomycorrhizal, arbuscular mycorrhizal, and dark septate fungi in seedlings of four members of the Pinaceae. *Mycorrhiza*, 18(2), 103–110. <https://doi.org/10.1007/s00572-007-0157-y>.
- Zhan, F., He, Y., Zu, Y., Li, T., & Zhao, Z. (2011). Characterization of melanin isolated from a dark septate endophyte (DSE), Exophiala pisciphila. *World Journal of Microbiology and Biotechnology*, 27(10), 2483–2489. <https://doi.org/10.1007/s11274-011-0712-8>.