

PROTEKSI ISI LAPORAN AKHIR PENELITIAN

Dilarang menyalin, menyimpan, memperbanyak sebagian atau seluruh isi laporan ini dalam bentuk apapun kecuali oleh peneliti dan pengelola administrasi penelitian

LAPORAN AKHIR PENELITIAN MULTI TAHUN

ID Proposal: 838ec37f-f2bf-4662-9276-f0ef30945ae0

Laporan Akhir Penelitian: tahun ke-1 dari 2 tahun

1. IDENTITAS PENELITIAN

A. JUDUL PENELITIAN

Analisis Transkriptomik dari Peran Silikon dalam Interaksi Antara Tanaman Pisang dengan Patogen *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc)

B. BIDANG, TEMA, TOPIK, DAN RUMPUN BIDANG ILMU

Bidang Fokus RIRN / Bidang Unggulan Perguruan Tinggi	Tema	Topik (jika ada)	Rumpun Bidang Ilmu
Pangan	Teknologi Ketahanan dan Kemandirian Pangan	Efisiensi rantai nilai hasil pertanian, perkebunan, peternakan, dan perikanan	Biologi (dan Bioteknologi Umum)

C. KATEGORI, SKEMA, SBK, TARGET TKT DAN LAMA PENELITIAN

Kategori (Kompetitif Nasional/ Desentralisasi/ Penugasan)	Skema Penelitian	Strata (Dasar/ Terapan/ Pengembangan)	SBK (Dasar, Terapan, Pengembangan)	Target Akhir TKT	Lama Penelitian (Tahun)
Penelitian Kompetitif Nasional	Penelitian Disertasi Doktor	SBK Riset Dasar	SBK Riset Dasar	2	2

2. IDENTITAS PENGUSUL

Nama, Peran	Perguruan Tinggi/ Institusi	Program Studi/ Bagian	Bidang Tugas	ID Sinta	H-Index
MIFTAHUDIN Ketua Pengusul	Institut Pertanian Bogor	Biologi		5982156	16
Dr.rer.nat YUNUS EFFENDI S.Pd, M.Sc., M.Si Ko-Promotor 1	Universitas Al-azhar Indonesia	Biologi	Analisis Bioinformatika dan pendampingan kegiatan molekuler	260242	8
ARIEF PAMBUDI Mahasiswa Bimbingan 1	Universitas Al-azhar Indonesia	Biologi	Penyediaan dan setting percobaan, teknis pekerjaan lab basah	6017951	0

3. MITRA KERJASAMA PENELITIAN (JIKA ADA)

Pelaksanaan penelitian dapat melibatkan mitra kerjasama, yaitu mitra kerjasama dalam melaksanakan penelitian, mitra sebagai calon pengguna hasil penelitian, atau mitra investor

Mitra	Nama Mitra
-------	------------

4. LUARAN DAN TARGET CAPAIAN

Luaran Wajib

Tahun Luaran	Jenis Luaran	Status target capaian (<i>accepted, published, terdaftar atau granted, atau status lainnya</i>)	Keterangan (<i>url dan nama jurnal, penerbit, url paten, keterangan sejenis lainnya</i>)
1	Artikel di Jurnal Internasional Terindeks di Pengindeks Bereputasi	Accepted	Indonesian Journal of Biotechnology

Luaran Tambahan

Tahun Luaran	Jenis Luaran	Status target capaian (<i>accepted, published, terdaftar atau granted, atau status lainnya</i>)	Keterangan (<i>url dan nama jurnal, penerbit, url paten, keterangan sejenis lainnya</i>)
--------------	--------------	---	--

5. ANGGARAN

Rencana anggaran biaya penelitian mengacu pada PMK yang berlaku dengan besaran minimum dan maksimum sebagaimana diatur pada buku Panduan Penelitian dan Pengabdian kepada Masyarakat Edisi 12.

Total RAB 2 Tahun Rp. 117,640,000

Tahun 1 Total Rp. 57,840,000

Jenis Pembelanjaan	Item	Satuan	Vol.	Biaya Satuan	Total
Analisis Data	HR Sekretariat/Administrasi Peneliti	OB	25	968,800	24,220,000
Bahan	ATK	Paket	10	40,500	405,000
Bahan	Barang Persediaan	Unit	10	852,500	8,525,000
Bahan	Bahan Penelitian (Habis Pakai)	Unit	100	181,900	18,190,000
Pelaporan, Luaran Wajib, dan Luaran Tambahan	Publikasi artikel di Jurnal Internasional	Paket	1	3,500,000	3,500,000
Sewa Peralatan	Peralatan penelitian	Unit	1	3,000,000	3,000,000

Tahun 2 Total Rp. 59,800,000

Jenis Pembelanjaan	Item	Satuan	Vol.	Biaya Satuan	Total
Analisis Data	Biaya analisis sampel	Unit	30	280,000	8,400,000
Bahan	ATK	Paket	10	40,500	405,000
Bahan	Barang Persediaan	Unit	10	689,000	6,890,000
Bahan	Bahan Penelitian (Habis Pakai)	Unit	20	1,705,250	34,105,000
Pelaporan, Luaran Wajib, dan Luaran Tambahan	Biaya seminar internasional	Paket	1	5,000,000	5,000,000
Pelaporan, Luaran Wajib, dan Luaran Tambahan	Publikasi artikel di Jurnal Internasional	Paket	1	5,000,000	5,000,000

6. HASIL PENELITIAN

A. RINGKASAN: Tuliskan secara ringkas latar belakang penelitian, tujuan dan tahapan metode penelitian, luaran yang ditargetkan, serta uraian TKT penelitian.

**Analisis Transkriptomik dari Peran Silikon
dalam Interaksi Antara Tanaman Pisang dengan Patogen
Fusarium oxysporum f.sp. *cubense* (Foc)**

ARIEF PAMBUDI

**BIOLOGI (BIOTEKNOLOGI)
FAKULTAS SAINS DAN TEKNOLOGI
UNIVERSITAS AL AZHAR INDONESIA
2025**

RINGKASAN

Produksi pisang global saat ini menghadapi ancaman serius dari penyakit layu Fusarium yang disebabkan oleh patogen tanah *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc), khususnya ras tropis 4 (TR4). Patogen ini bersifat persisten di tanah dan mampu menyerang sistem vaskular tanaman, menyebabkan kegagalan total produksi. Hingga kini, belum tersedia metode pengendalian yang benar-benar efektif, terutama di kalangan petani skala kecil yang sangat bergantung pada varietas rentan dan praktik pertanian konvensional. Silikon (Si) dikenal memberikan manfaat dalam meningkatkan ketahanan tanaman terhadap cekaman biotik dan abiotik. Namun, meskipun banyak laporan menyebutkan potensi Si sebagai agen pertahanan tanaman, mekanisme molekuler dan sistemik yang dimediasi Si terhadap infeksi Foc pada pisang masih belum dipahami secara utuh. Selain itu, belum ada pendekatan komprehensif yang mengintegrasikan aspek ekspresi gen, anatomi akar, distribusi unsur hara, dan pertahanan sistemik tanaman pisang dalam konteks aplikasi Si.

Penelitian ini bertujuan mengkaji secara mendalam peran Si dalam meningkatkan ketahanan tanaman pisang terhadap infeksi Foc. Lima tujuan utama melandasi penelitian ini: (1) mengkaji ekspresi gen pertahanan menggunakan qPCR; (2) mengevaluasi perubahan anatomi akar dan tingkat keparahan penyakit; (3) mengidentifikasi jalur dan gen pertahanan sistemik lewat RNA-seq; (4) menganalisis distribusi unsur hara dengan pendekatan XRF; serta (5) menyusun model mekanisme kerja Si melalui integrasi data multi-level. Ruang lingkup penelitian mencakup kajian dari tingkat morfologi hingga molekuler dan kimia jaringan tanaman pisang dengan pendekatan integratif dan interdisiplin.

Berdasarkan aspek respon molekuler dan genetik, aplikasi Si memodulasi ekspresi gen pertahanan secara spesifik dan tergantung konteks. Beberapa gen seperti *EIN1*, *EIN3*, *ERF1/2*, *PAL*, *AOS*, dan *ATP* mengalami peningkatan ekspresi pada perlakuan kombinasi Si dan infeksi Foc (Si*Foc), menunjukkan aktivasi jalur etilen, jasmonat, dan fenilpropanoid. Ekspresi *AOS*, sebagai penanda jalur jasmonat, tidak signifikan saat perlakuan tunggal, namun meningkat tajam saat Si diberikan bersamaan dengan infeksi, mengindikasikan efek sinergis. Sebaliknya, gen *PR4* dan *WRKY33* justru mengalami penurunan ekspresi pada perlakuan kombinasi, mengisyaratkan bahwa Si juga berfungsi menekan respons pertahanan berlebihan yang bisa berakibat merugikan. Gen *CHI* dan *PIP*, yang terkait dengan pengaturan air dan aktivitas enzimatis, memperlihatkan ekspresi tinggi hanya pada perlakuan Si saja, bukan saat dikombinasikan dengan infeksi, menunjukkan selektivitas ekspresi berdasarkan tahapan stres.

Aplikasi Si terbukti menekan pembentukan aerenkim yang berlebihan dan lesi jaringan bonggol akibat infeksi Foc, sehingga menjaga integritas jaringan akar. Ini penting karena struktur akar yang rusak adalah titik masuk dan penyebaran utama patogen. Selain itu, Si membantu mempertahankan biomassa akar, tinggi tanaman, dan luas daun. Kandungan klorofil pun lebih stabil, menandakan bahwa Si membantu menjaga keseimbangan fisiologis tanaman selama masa infeksi.

Analisis RNA-seq dilakukan secara global pada jaringan daun—organ distal dari lokasi infeksi. Hasilnya tidak mengevaluasi ekspresi gen individual, tetapi berupa anotasi Gene Ontology (GO) yang dominan pada kombinasi perlakuan Si dan Foc. GO term yang muncul mencakup aktivasi jalur penguatan struktural, metabolisme sekunder (termasuk fenolik dan flavonoid), remodeling transkriptom dan proteom,

transport ion, serta regulasi epigenetik. Hal ini mengindikasikan bahwa aplikasi Si memicu pemrograman ulang metabolik dan genetik pada tingkat sistemik, sekalipun lokasi infeksi berada di akar. Temuan ini memperkuat indikasi terjadinya *induced systemic resistance* (ISR), melalui transduksi sinyal dari akar akibat infeksi Foc dan aplikasi Si yang diteruskan ke daun dan menghasilkan perubahan ekspresi secara luas, termasuk aktivasi mekanisme pertahanan non-lokal.

Analisis unsur hara dengan XRF mengungkap bahwa aplikasi Si menyebabkan peningkatan akumulasi Si di jaringan akar dan daun, disertai perubahan rasio unsur seperti Ca:Mg dan Si:K. Penyesuaian ini mengkonfirmasi penguatan dinding sel, meredam stres redoks, dan menurunkan rasio Fe terhadap logam redoks lain, yang mengindikasikan kontrol terhadap potensi kerusakan oksidatif. Ini menunjukkan bahwa ketahanan tanaman terhadap patogen tidak hanya bergantung pada mekanisme biologis, tetapi juga pada dinamika unsur hara.

Hasil penelitian mendukung sebuah model tiga tahap yang menjelaskan kerja Si dalam meningkatkan ketahanan pisang terhadap Foc. Pertama, tahap Priming (Pra-infeksi) yaitu saat Si terakumulasi di jaringan, mengaktifkan gen stres ringan, dan memperkuat struktur anatomi akar. Ini menciptakan kondisi tanaman yang siap siaga. Tahap kedua adalah respon lokal (infeksi). Saat Foc menyerang akar, jalur etilen dan jasmonat yang telah ter-*priming* segera diaktifkan. Gen pertahanan seperti *ERF2* dan *AOS* meningkat, sedangkan *WRKY33* dan *PR4* ditekan. Struktur akar tetap terjaga melalui penghambatan aerenkim dan penurunan lesi bonggol. Tahap ketiga respon Sistemik (Pasca-infeksi) terjadi saat sinyal ditransduksi ke daun. Aktivasi pertahanan sistemik terjadi secara luas, termasuk regulasi transkrip, metabolit, dan transport ion. Hasil akhirnya adalah stabilitas morfologi, fisiologi, dan status ionik tanaman. Model ini menempatkan Si tidak sekedar penguat dinding sel pasif, tetapi sebagai agen imunomodulator yang mampu meregulasi ulang metabolisme dan ekspresi gen sesuai tahapan dan lokasi infeksi.

Penelitian lanjutan disarankan difokuskan pada aspek epigenetik dan regulasi pensinyalan sistemik, validasi fungsional gen, serta pemodelan sistem regulasi berbasis multi-omik. Di sisi aplikatif, perluasan uji lapang dan pendekatan formulasi Si menjadi langkah strategis menuju penerapan nyata dalam sistem pertanian tropis yang berkelanjutan. Dengan demikian, silikon memiliki potensi besar untuk diposisikan sebagai agen elisitor biologis sekaligus nutrisi dalam mendukung ketahanan tanaman pisang terhadap ancaman Foc.

Kata kunci: anatomi, dinamika hara, *Foc TR4*, ISR, RNAseq, RT-qPCR, Silikon, XRF

SUMMARY

Global banana production faces a serious threat from *Fusarium wilt disease* caused by the soil pathogen *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc), particularly tropical race 4 (TR4). This pathogen is persistent in soil and capable of invading the plant's vascular system, causing total yield failure. There are no truly effective control methods, especially among small-scale farmers who rely heavily on susceptible varieties and conventional agricultural practices. Silicon (Si) enhances plant resistance to biotic and abiotic stresses. However, despite numerous reports highlighting Si's potential in plant defense, the molecular and systemic mechanisms of Si in mediating Foc-bananas interaction remain incompletely understood. Furthermore, there is no comprehensive approach integrating aspects of gene expression, root anatomy, nutrient distribution, and systemic defense in banana plants within the context of Si application.

This study examines the role of Si in enhancing banana plant resistance to Foc infection. Five main objectives underpin this research: (1) assessing defense gene expression using qPCR; (2) evaluating changes in root anatomy and disease severity; (3) identifying systemic defense pathways and genes through RNA-seq; (4) analyzing nutrient distribution using an XRF approach; and (5) developing a model of the Si mechanism of action through multi-level data integration. The scope of the research encompasses studies from the morphological to the molecular and chemical levels of banana plant tissue using an integrative and interdisciplinary approach.

Based on the molecular and genetic response aspects, Si application modulates defense gene expression in a specific and context-dependent manner. Several genes, such as *EIN1*, *EIN3*, *ERF1/2*, *PAL*, *AOS*, and *ATP*, showed increased expression in the combination of Si and Foc infection (Si*Foc), indicating activation of the ethylene, jasmonate, and phenylpropanoid pathways. *AOS* expression, a marker of the jasmonate pathway, increased sharply when in the Si and Foc combination, indicating a synergistic effect. Conversely, the *PR4* and *WRKY33* genes experienced decreased expression in the combination treatment, suggesting that Si also suppresses excessive defense responses that can be detrimental. The *CHI* and *PIP* genes, which are associated with water regulation and enzymatic activity, showed high expression only in the Si treatment alone, not in combination with infection, indicating selectivity of expression based on the stress stage.

The Si application suppresses excessive aerenchyma formation and corm tissue lesions caused by Foc infection, thus maintaining root tissue integrity. This is important because damaged root structures are pathogens' primary entry and spread point. Furthermore, Si helped maintain root biomass, plant height, and leaf area. Chlorophyll content was also more stable, indicating that Si helps maintain plant physiological balance during infection.

RNA-seq analysis was performed globally on leaf tissue, the organ distal to the infection site. The results did not evaluate individual gene expression, but rather Gene Ontology (GO) annotations that were dominant in the Si and Foc treatment combination. The GO terms identified included activation of structural reinforcement pathways, secondary metabolism (including phenolics and flavonoids), transcriptome and proteome remodeling, ion transport, and epigenetic regulation. This indicates that Si application triggers metabolic and genetic reprogramming at the systemic level, even though the infection site is in the roots. These findings reinforce the indication

of induced systemic resistance (ISR), through signal transduction from roots due to *Foc* infection and Si application, which is transmitted to the leaves and results in widespread expression changes, including the activation of non-local defense mechanisms.

Nutrient analysis using XRF revealed that Si application caused increased Si accumulation in root and leaf tissues, shifting the elemental ratios such as Ca:Mg and Si:K. These adjustments confirmed cell wall strengthening, reduced redox stress, and decreased the ratio of Fe to other redox metals, indicating control of potential oxidative damage. This suggests that plant resistance to pathogens depends not only on biological mechanisms but also on nutrient dynamics.

The research results support a three-stage model explaining the action of Si in enhancing banana resistance to *Foc*. First is the priming stage (pre-infection), when Si accumulates in the tissues, activates light stress genes, and strengthens the root anatomy. This creates a state of readiness for the plant. The second stage is the local response (infection). When *Foc* attacks the roots, the primed ethylene and jasmonate pathways are immediately activated. Defense genes such as *ERF2* and *AOS* are upregulated, while *WRKY33* and *PR4* are suppressed. Root structure is maintained through excessive aerenchymal inhibition and reduced cork lesions. The third stage, the systemic response (post-infection), occurs when signals are transduced to the leaves. Systemic defenses activate through a broad response, including regulation of transcripts, metabolites, and ion transport. The result is stability in the plant's morphology, physiology, and ionic status. This model positioned Si not simply as a passive cell wall strengthener but as an immunomodulatory agent capable of re-regulating metabolism and gene expression according to the stage and location of infection.

Further research is recommended to focus on epigenetic aspects, systemic signaling regulation, functional validation of genes, and multi-omics-based regulatory system modeling. On the practical side, expanding field trials and Si formulation approaches are strategic steps toward practical implementation in sustainable tropical agricultural systems. Thus, silicon has significant potential as a biological elicitor and nutrient to support banana plant resilience against *Foc*.

Keywords: anatomy, *Foc* *TR4*, ISR, nutrient dynamics, RNAseq, RT-qPCR, Silicon, XRF

PRAKATA

Puji syukur penulis panjatkan ke hadirat Allah SWT atas limpahan rahmat dan pertolongan-Nya sehingga tulisan ilmiah berjudul “*Peran Silikon dalam Interaksi antara Tanaman Pisang dengan Patogen Fusarium oxysporum f. sp. cubense (Foc) TR4*” dapat diselesaikan. Penelitian ini bertujuan untuk mengkaji secara mendalam peran silikon dalam meningkatkan ketahanan tanaman pisang terhadap penyakit layu Fusarium TR4 melalui pendekatan integratif antara molekuler, fisiologis, anatomi, dan kimia jaringan.

Penyusunan tulisan ini tidak mungkin terlaksana tanpa dukungan banyak pihak. Dengan penuh rasa hormat, penulis mengucapkan terima kasih sebesar-besarnya kepada Prof. Dr. Ir. Miftahudin, MSi., Prof. Dr. Lisdar I. Sudirman, dan Dr. rer. nat. Yunus Effendi, M.Si, M.Sc, S.Pd., atas bimbingan, kritik, dan wawasan yang berharga. Penghargaan juga disampaikan kepada Kemendikbudristek atas dukungan beasiswa BPPDN dan Hibah Penelitian Disertasi Doktor. Juga LPPM UAI untuk dukungan dana riset dalam skema Joint Research Grant. Apresiasi juga disampaikan kepada Prof. Dr. Hamim, Prof. Dr. Triadiati, Dr. Aris Tjahjoleksono, serta seluruh dosen dan staf di Departemen Biologi IPB.

Terima kasih kepada Dr. Nani Maryani dan Dr. Rhomi Ardiansyah atas kontribusi material biologis, serta Dr. Rizki Dwi Satrio atas bantuannya dalam analisis data. Penulis juga menyampaikan apresiasi kepada Bapak Hidayat Yorianta, PhD, rekan-rekan di FST dan Prodi Biologi UAI atas izin dan dukungan selama studi. Ucapan terima kasih tulus penulis sampaikan kepada seluruh rekan di Lab Fisgen IPB, Lab Terpadu Dept Biologi, Lab Riset Unggulan IPB, Lab Molekuler UAI, tim rumah kaca, serta para mahasiswa hebat, khususnya *Banana Squad*. Setiap bantuan, canda, dan kerja sama sangat berarti dalam proses panjang ini.

Kepada keluarga tercinta: Papa (Dr. Sumarmadji), Mama (Susiana), ayah dan ibu mertua (Uher Suherman & Illis Muchlisoh), serta istri tercinta, Winda Hapsary, dan anak-anak tersayang (Nafilah, Ata, Aizza, Fatimah, dan Dzikri)—terima kasih atas doa, pengorbanan, dan cinta yang tak ternilai.

Penulis menyadari tulisan ini masih jauh dari sempurna. Kritik dan saran yang membangun sangat diharapkan. Semoga karya ini bermanfaat bagi ilmu pengetahuan dan praktik pertanian berkelanjutan.

Bogor, Agustus 2025

Arief Pambudi

DAFTAR ISI

DAFTAR ISI	x
DAFTAR TABEL	xii
DAFTAR GAMBAR	xiii
DAFTAR LAMPIRAN	xiv
II. PENDAHULUAN	1
1.1. Latar Belakang	1
1.2. Tujuan Penelitian	2
1.3. Kebaruan Penelitian	2
II. INDUKSI SISTEM PERTAHANAN TANAMAN PISANG OLEH SILIKON PADA KULTUR IN VITRO	4
2. 1. Pendahuluan	4
2. 2. Bahan dan Metode	4
2. 3. Hasil	5
2. 4. Pembahasan	6
2. 5. Simpulan	8
III. ANALISIS EKSPRESI GEN PERTAHANAN DAN POTENSI KETAHANAN SISTEMIK PADA PISANG	9
3. 1. Pendahuluan	9
3. 2. Bahan dan Metode	9
3. 3. Hasil	10
3. 4. Pembahasan	15
3. 5. Simpulan	17
IV. ANALISIS TRANSKRIPTOMIK GLOBAL DALAM MENGUNGKAP MEKANISME KETAHANAN SISTEMIK PISANG	18
4. 1. Pendahuluan	18
4. 2. Bahan dan Metode	19
4. 3. Hasil	20
4. 4. Pembahasan	31
4. 5. Simpulan	32
V. ANALISIS DINAMIKA UNSUR HARA PADA TANAMAN SEBAGAI BUKTI TAMBAHAN PERAN SILIKON	33
5. 1. Pendahuluan	33
5. 2. Bahan dan Metode	33
5. 3. Hasil	34
5. 4. Pembahasan	37
5. 5. Simpulan	38
VI. RESPON MORFO-ANATOMI, PISANG TERHADAP SUPLEMENTASI SILIKON DAN INFEKSI FOC	39

6. 1. Pendahuluan	39
6. 2. Bahan dan Metode	40
6. 3. Hasil	41
6. 4. Pembahasan	45
6. 5. Simpulan	47
VII. PEMBAHASAN UMUM	48
7. 1. Integrasi bukti terkoordinasi dari molekul hingga fisiologis	48
7. 2. Mekanisme Peran Si dalam meningkatkan ketahanan terhadap Foc	49
7. 3. Prospek dan Arah Penelitian Selanjutnya	50
VIII. SIMPULAN DAN SARAN	52
8. 1. Simpulan	52
8. 2. Saran	52
DAFTAR PUSTAKA	53
RIWAYAT HIDUP	58

DAFTAR TABEL

4. 1	Hasil QC dan filter yang dilakukan pada data mentah hasil RNAseq	20
5. 1	Rasio hara yang mampu memberi gambaran dinamika hara tanaman	36
6. 1	Parameter pertumbuhan pada tiap perlakuan	41
6. 2	Biomassa basah tanaman tiap perlakuan	42
6. 3	Biomassa kering tanaman tiap perlakuan	42

DAFTAR GAMBAR

1. 1	Diagram alir penelitian Peran Silikon dalam interaksi antara tanaman pisang dengan Patogen Foc TR4	3
2. 1	Pertumbuhan dan kadar prolin planlet pada pasokan Si berbeda	5
2. 2	Tingkat ekspresi delapan gen terkait pertahanan pada planlet tanaman pisang	6
3. 1	Penampakan visual tanaman pada 7 hsi dan nilai ekspresi TR4-nya	11
3. 2	Pola ekspresi gen pertahanan lokal akar pada kombinasi perlakuan suplementasi Si dan infeksi Foc	13
3.3	Pola ekspresi gen pertahanan sistemik pada daun pada kombinasi perlakuan suplementasi Si dan infeksi Foc	14
3. 4	Heatmap hubungan nilai Fold change ekspresi gen pada akar dan daun.	15
4. 1	Pola transkrip global (reads) pada daun antar perlakuan.	22
4. 2	Volcano plot dari empat dataset DEG	23
4. 3	Pola pengelompokan DEG berdasarkan perlakuan serta jumlah gen yang saling beririsan dalam keadaan upregulasi dan downregulasi	25
4. 4	Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok <i>Si-priming</i>	25
4. 5	Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok <i>Foc-responsive</i>	27
4. 6	Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok <i>Si-enhanced</i>	28
4. 7	Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok <i>Si-altered</i>	30
5. 1	Konsentrasi dan distribusi Si pada organ tanaman yang berbeda pada setiap perlakuan	34
5. 2	Heatmap serapan hara dari berbagai organ dan perlakuan	35
6. 1	Penampilan visual perwakilan tanaman untuk setiap perlakuan pada hari ke 90 pasca infeksi.	42
6. 2	Profil lesi bonggol dari tiap perlakuan	43
6. 3	Morfologi akar, anatomi, dan kuantifikasi area aerenkim	44
6. 4	Analisis multivariat yang menggabungkan variabel fenotipe dan anatomi pada perlakuan infeksi Foc dan suplementasi Si	30
7. 1.	Model konseptual peran Si dalam meningkatkan ketahanan tanaman pisang terhadap infeksi Foc.	51

I. PENDAHULUAN

1.1. Latar Belakang

Pisang (*Musa* spp.) merupakan komoditas hortikultura penting secara global, menempati peringkat keempat setelah gandum, padi, dan jagung, dengan total produksi mencapai 180 juta ton untuk tahun 2022 (FAO 2025). Produksi nasional pisang pada tahun 2022 sebesar 8,7 juta ton. Sebagian besar produksi masih memenuhi kebutuhan domestik, hanya sebesar 22,1 ribu ton (0,2%) yang diekspor ke pasar global (BPS 2023). Indonesia sebagai salah satu pusat keanekaragaman *Musa acuminata*, memiliki potensi besar dalam produksi pisang, namun kontribusinya di pasar ekspor masih sangat rendah. Salah satu kendala utama adalah penyakit layu Panama yang disebabkan oleh *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc), khususnya ras Tropical Race 4 (TR4) yang sangat agresif dan telah menyebar luas di sentra produksi pisang Indonesia (Ploetz 2015; Maryani *et al.* 2019).

Hingga kini, pengendalian Foc masih menjadi tantangan besar karena sifat patogen yang mampu bertahan lama di tanah karena memiliki kladospora (Leslie dan Summerell 2006). Berbagai upaya seperti eradikasi, karantina lahan, dan pengembangan kultivar resisten belum menunjukkan hasil yang efektif, terlebih bagi petani skala kecil (Dita *et al.* 2018). Salah satu pendekatan alternatif potensial adalah pemanfaatan Silikon (Si) sebagai agen peningkat ketahanan tanaman.

Silikon (Si) diketahui dapat memberikan efek positif dalam menghadapi cekaman biotik maupun abiotik (Ma 2004; Epstein 2009; Liang 2015). Ada tiga hipotesis bagaimana Si berperan, yaitu mampu memperkuat struktur tanaman, mengaktifkan respon biokimia pertahanan, serta berperan dalam regulasi jalur sinyal molekuler (Ma 2004; Wang *et al.* 2017). Walaupun demikian, mekanisme molekuler peran Si, khususnya terkait ketahanan pisang terhadap Foc, belum sepenuhnya dipahami.

Kajian transkriptomik terhadap respons pisang terhadap infeksi Foc telah berkembang sejak tahun 2012, baik untuk Ras 1 maupun TR4 (Wang *et al.* 2012; Li *et al.* 2013; 2015; 2017; 2019). Studi-studi tersebut telah mengidentifikasi sejumlah gen yang dapat dijadikan penanda molekuler untuk memantau respons tanaman terhadap infeksi Foc. Namun, belum ada penelitian yang secara eksplisit mengaitkan aplikasi Si dengan respons sistemik tanaman terhadap Foc. Studi serupa yang melibatkan Si baru dilaporkan pada tanaman tomat (Jiang *et al.* 2019).

Analisis bibliometrik berbasis *VOSviewer* (van Eck dan Waltman 2010) yang kami lakukan terhadap 1000 dokumen publikasi dari database Semantic Scholar dengan kata kunci *Fusarium* dan *banana* dalam kurun waktu 20 tahun (2005-2025), menunjukkan bahwa topik mengenai peran Si dalam ketahanan pisang terhadap *Fusarium*, terutama dari sisi molekuler, masih sangat terbuka dan belum jenuh. Analisis tren pencarian Google dalam selama kurun waktu 2020-2025 untuk kategori ilmiah juga mendukung hal tersebut. Frasa “*silicon*

treatment” memiliki tingkat popularitas yang sangat rendah dibandingkan frasa “*transcriptomics*”, “*defense response*”, “*Fusarium oxysporum*”, dan “*Musa acuminata*”, baik dalam lingkup Indonesia maupun global. Hal ini menunjukkan bahwa riset mengenai peran Si dalam mekanisme pertahanan pisang terhadap infeksi *Fusarium*, khususnya melalui pendekatan transkriptomik, masih merupakan topik yang relevan dan berpotensi memberikan kontribusi secara ilmiah maupun kontribusi praktis yang signifikan.

Melalui penelitian ini, dilakukan pendekatan bertahap untuk memperjelas peran Si dalam memperkuat tanaman dari infeksi Foc. Penelitian dimulai dari penentuan dosis Si yang optimal pada pisang secara *in vitro*. Lalu dilanjutkan dengan analisis ekspresi beberapa gen marka pertahanan serta konfirmasi dalam analisis transkriptomik global untuk mengungkap potensi ketahanan sistemik. Setelah itu dilakukan pula analisis distribusi unsur hara sebagai bukti tambahan. Kemudian pada bagian akhir, dilakukan evaluasi respon morfologi, anatomi, dan fisiologi tanaman pisang terhadap infeksi Foc dan suplementasi Si (Gambar 1.1). Penelitian ini diharapkan dapat memberikan pemahaman lebih dalam mengenai mode aksi Si dalam meningkatkan ketahanan pisang terhadap Foc.

1.2. Tujuan Penelitian

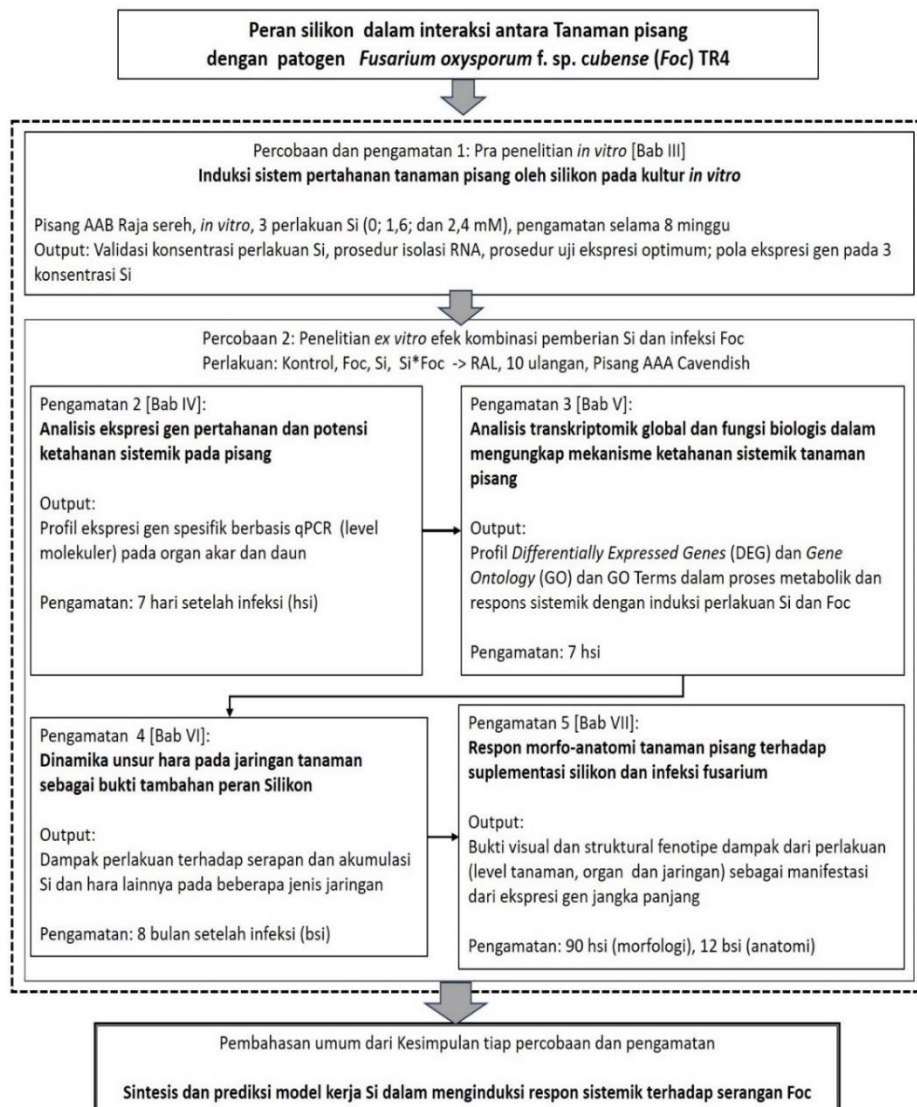
1. Menganalisis pengaruh aplikasi Si terhadap ekspresi gen-gen pertahanan tanaman pisang pada kondisi infeksi Foc melalui pendekatan qPCR.
2. Mengevaluasi perubahan struktur akar dan tingkat keparahan penyakit akibat kombinasi perlakuan Si dan infeksi Foc, serta hubungannya dengan respons ketahanan tanaman.
3. Mengidentifikasi jalur dan gen-gen pertahanan sistemik yang terinduksi oleh perlakuan Si melalui pendekatan transkriptomik (*RNA-seq*).
4. Menganalisis distribusi, akumulasi, dan keterkaitan unsur hara (terutama Si dan unsur terkait) dalam jaringan tanaman pisang sebagai salah satu mekanisme pertahanan terhadap Foc.
5. Mengintegrasikan data fisiologis, molekuler, anatomi, dan kimia jaringan untuk menyusun model mekanisme induksi ketahanan sistemik oleh Si pada pisang.

1.3. Kebaruan Penelitian

Beberapa kebaruan yang dapat diberikan dari penelitian ini antara lain:

1. Studi pertama yang mengintegrasikan data fisiologi, anatomi akar, *RNA-seq*, dan dinamika unsur hara untuk mengevaluasi mekanisme ketahanan pisang terhadap Foc oleh Silikon.
2. Menjelaskan peran Si mengaktifkan pertahanan lokal lalu memicu pertahanan sistemik melalui jalur etilen dan jasmonat yang belum banyak diteliti pada pisang.

3. Model kerja molekuler Si: Menyusun model kerja Silikon dalam regulasi pertahanan pisang terhadap Foc.
4. Memberikan bukti ilmiah penggunaan Si sebagai pendekatan praktis dan ekologis dalam pengelolaan layu *Fusarium* pada pisang.



Gambar 1. 1 Diagram alir penelitian peran silikon dalam interaksi antara tanaman pisang dengan patogen Foc TR4

II. INDUKSI SISTEM PERTAHANAN TANAMAN PISANG OLEH SILIKON PADA KULTUR *IN VITRO*

2.1. Pendahuluan

Silikon (Si) adalah unsur mineral terbanyak kedua di kerak bumi setelah oksigen. Di tanah, sebagian besar Si berada dalam bentuk tidak larut seperti aluminosilikat, sehingga tidak langsung diserap tanaman (Epstein 1994; Liang et al. 2015). Tanaman menyerap Si sebagai asam ortosilikat [$\text{Si}(\text{OH})_4$] pada $\text{pH} < 9$ (Ma et al. 2001). Secara biologis, Si berperan dalam ketahanan tanaman terhadap cekaman biotik dan abiotik (Ma et al. 2004; Ma & Yamaji 2006; Epstein 2009; Frew et al. 2018; Coskun et al. 2018). Pemberian Si terbukti meningkatkan ketahanan terhadap patogen tular tanah, termasuk *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* (Foc), penyebab penyakit layu pada pisang yang belum terkendali secara efektif.

Si diduga bekerja melalui tiga mekanisme (Wang et al. 2017): (1) Perlindungan fisik, dengan memperkuat dinding sel dan membentuk papila yang menghambat penetrasi patogen (Fauteux et al. 2005); (2) Mekanisme biokimia, dengan meningkatkan enzim pertahanan (polifenol oksidase, glukonase, peroksidase, fenilalanin amonia liase) (Fortunato et al. 2012), metabolit sekunder (fenolik, flavonoid) (Fortunato et al. 2014), fitoaleksin (Rodrigues et al. 2004), dan protein ketahanan; (3) Mekanisme molekuler, melalui pengaturan jalur pensinyalan fitohormon (asam salisilat, asam jasmonat, etilen, sitokinin) yang memicu reaksi sistemik (Frew et al. 2018). Setiap tanaman dan cekaman memiliki pola metabolik khas, sehingga diperlukan bukti empiris untuk memvalidasi prediksi ini.

Penelitian ini bertujuan menentukan konsentrasi optimum Si pada pisang dan mengkaji respons pertahanan melalui analisis ekspresi delapan gen penanda yang terkait jalur asam jasmonat, asam salisilat, fenilpropanoid, pertahanan biotik/abiotik umum, konservasi energi, serta transporter air homolog transporter Si. Hasilnya diharapkan mengonfirmasi temuan metabolik terdahulu dan menjadi dasar analisis peran Si dalam ketahanan pisang terhadap Foc.

2.2. Bahan dan Metode

2.2.1. Kultur Pisang In Vitro dan Perlakuan Nano-SiO₂

Bonggol pisang Raja Sereh (AAB) disterilisasi berlapis menggunakan fungisida (0,3% Dithane M-45), detergen, dan larutan Clorox 30%, lalu dikultur pada medium MS0 selama 10 hari untuk skrining kontaminasi. Eksplan bebas kontaminasi disubkultur ke medium MS + 3 mg/L BAP + 2 mg/L NAA) hingga menghasilkan tunas, kemudian dipindahkan ke medium MS dengan nano-SiO₂ pada tiga konsentrasi: 0; 1,6 mM; dan 2,4 mM (Coskun et al. 2018). Percobaan menggunakan RAL 6 ulangan. Inkubasi pada 28 °C dengan fotoperiode 12 jam terang/gelap selama 8 minggu, subkultur tiap 2 minggu.

2.2.2. Pengukuran Kandungan Prolin (Carillo et al. 2011)

Sebanyak 0,5 g jaringan planlet umur 8 minggu digerus dengan nitrogen cair, diekstrak dengan air suling, dan diencerkan ($20\text{--}50\times$). Sebanyak 50 μL ekstrak direaksikan dengan larutan ninhidrin-asam asetat-etanol, dipanaskan ($95\text{ }^{\circ}\text{C}$, 20 menit), lalu absorbansi diukur pada 520 nm. Kadar prolin dihitung dari kurva standar.

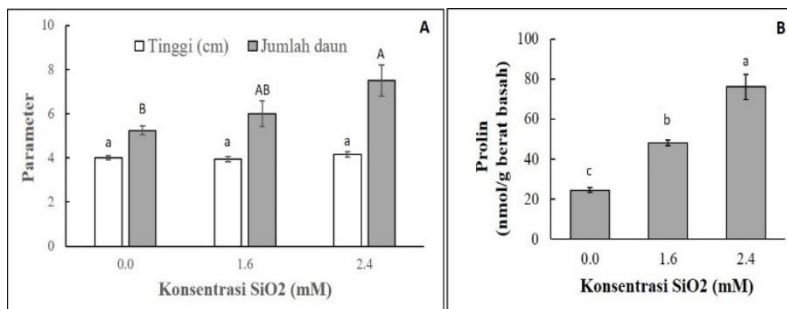
2.2.3. Isolasi Total RNA (Li et al. 2013), sintesis cDNA, dan analisis ekspresi

RNA diisolasi dari 2 planlet/ulangan ($2\text{--}5$ g jaringan) menggunakan buffer CTAB-PVP dengan penambahan β -merkaptotanol, diikuti ekstraksi kloroform, presipitasi isopropanol, perlakuan DNase I, dan pembersihan dengan PCI serta etanol 75%. Pelet RNA dilarutkan dalam air bebas RNase, lalu dikuantifikasi menggunakan QuantusTM fluorometer (Promega, AS). Sebanyak 2 μg RNA dikonversi menjadi cDNA dengan ReverTra AceTM qPCR RT Master Mix with gDNA Remover (Toyobo, Jepang) sesuai prosedur produsen. Ekspresi delapan gen ketahanan tanaman dan gen aktin (kontrol internal) dianalisis menggunakan Quant StudioTM 5 RT-qPCR (Applied Biosystems) pada cDNA ($50\text{ ng}/\mu\text{L}$) dengan SensiFASTTM SYBR Lo-Rox kit. Program PCR: $95\text{ }^{\circ}\text{C}$ (2 menit), 50 siklus ($95\text{ }^{\circ}\text{C}$ 10 detik; $60\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 detik; $72\text{ }^{\circ}\text{C}$ 30 detik), diakhiri *melting curve*. Nilai Ct dianalisis metode $\Delta\Delta\text{Ct}$, dan ekspresi relatif dihitung dengan rumus $2^{-\Delta\Delta\text{Ct}}$ (Livak & Schmittgen 2001).

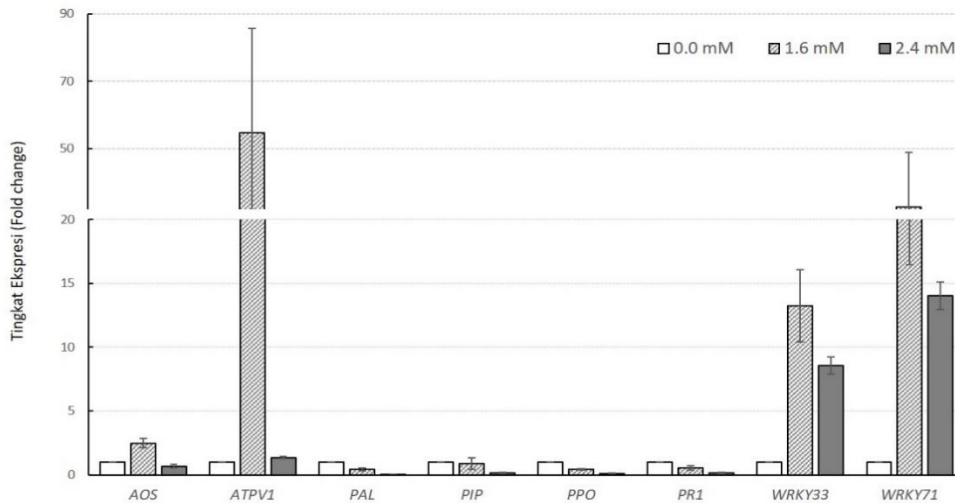
2.3. Hasil

2.3.1. Perlakuan SiO_2 , Kandungan Prolin Jaringan, dan Ekspresi Gen

Kondisi fisik planlet, kandungan prolin, dan pola ekspresi gen pada 3 konsentrasi Si disajikan pada Gambar 2.1 dan 2.2. Secara fisik, jumlah daun planlet berkorelasi positif dengan konsentrasi Si, sedangkan tinggi planlet tidak menunjukkan perbedaan signifikan (Gambar 2.1). Selain itu, terlihat adanya peningkatan kadar prolin secara signifikan seiring dengan meningkatnya konsentrasi Si yang diberikan.



Gambar 2. 1 Pertumbuhan (A) dan kadar prolin (B) planlet pada 8 minggu setelah aplikasi SiO_2 dengan konsentrasi berbeda. Bar menunjukkan galat baku dengan $n=6$ (A), dan $n=3$ (B). Huruf berbeda menyatakan perbedaan signifikan menggunakan ANOVA dan uji lanjut Tukey ($\alpha = 0.05$).



Gambar 2. 2 Tingkat ekspresi delapan gen terkait pertahanan pada planlet tanaman pisang yang diberi tiga perlakuan pasokan Si yang berbeda selama delapan pekan. AOS: Allene Oxide Synthase, ATPV1: ATP synthase subunit, PAL: Phenylalanine Ammonia Lyase, PIP: Aquaporin water channel transporter, PPO: Polyphenol Oxidase, PRI: Pathogenesis Related, WRKY33: WRKY Transcription factor 33, WRKY71: Transcription factor WRKY71. Tanda bar menunjukkan nilai galat baku (n=6).

2.4. Pembahasan

Akumulasi asam amino prolin merupakan salah satu mekanisme respons tanaman terhadap cekaman biotik dan abiotik (Henriet *et al.* 2006). Data menunjukkan bahwa konsentrasi prolin meningkat seiring dengan meningkatnya konsentrasi Si yang diberikan. Tinggi planlet tidak menunjukkan perbedaan antar tiga konsentrasi Si yang diuji, sementara jumlah daun menunjukkan respon yang berbeda (Gambar 2.1). Planlet *in-vitro* yang ditumbuhkan pada suplai Si tertinggi (2,4 mM) mampu mengakumulasi prolin hingga sebesar 76 nmol/g. Peningkatan akumulasi prolin seiring dengan peningkatan konsentrasi Si menunjukkan adanya respons tanaman terhadap perubahan metabolisme, yang dapat dijelaskan melalui ekspresi gen.

Dinamika ekspresi kedelapan gen yang dianalisis menunjukkan dua pola utama (Gambar 2.2). Pola pertama adalah peningkatan ekspresi yang signifikan pada konsentrasi 1,6 mM dan penurunan kembali pada 2,4 mM. Pola ini muncul pada empat gen, yaitu *WRKY33*, *WRKY71*, *AOS*, dan *ATPV1*. Sedangkan empat gen lainnya, yakni *PAL*, *PIP*, *PPO*, dan *PRI*, menunjukkan penurunan ekspresi seiring meningkatnya konsentrasi Si.

WRKY33 dan *WRKY71* adalah faktor transkripsi yang mengatur sejumlah gen yang berperan dalam respons pertahanan tanaman terhadap cekaman biotik dan abiotik. Peningkatan ekspresi pada konsentrasi 1.6 mM Si menunjukkan bahwa konsentrasi ini lebih efektif dalam mengaktifkan ekspresi gen. Batas maksimum penyerapan Si oleh sel tanaman pisang berada pada

konsentrasi 2 mM (Coskun *et al.* 2018). Pemberian Si di atas batas ini memicu Si membentuk polimer yang akan mengganggu di dalam sitosol. Pada tanaman non-akumulator, hal ini bahkan berpotensi menimbulkan efek toksik. Meskipun ekspresi pada konsentrasi 2.4 mM lebih rendah dibandingkan 1.6 mM, ekspresinya tetap berbeda signifikan dibandingkan kontrol. Bila dibandingkan, ekspresi *WRKY71* lebih tinggi daripada *WRKY33*, karena *WRKY33* lebih banyak mengatur gen-gen pertahanan terhadap cekaman biotik. Perlakuan pada planlet dalam penelitian ini hanya melibatkan perlakuan Si tanpa cekaman biotik, sehingga wajar jika ekspresi *WRKY33* lebih rendah dibandingkan *WRKY71*. Dalam kondisi cekaman biotik dan abiotik, pola ekspresi famili gen *WRKY* pada pisang menunjukkan perbedaan yang signifikan (Jia *et al.* 2002)

AOS adalah gen yang berperan dalam jalur asam jasmonat. Pola ekspresi *AOS* pada planlet pisang serupa dengan pola ekspresi *WRKY33* dan *WRKY71*. Jalur jasmonat biasanya aktif saat tanaman mengalami cekaman biotik maupun abiotik. Ditemukannya peningkatan ekspresi *AOS* mengindikasikan bahwa perlakuan Si dapat menginduksi pertahanan, meskipun nilainya tidak setinggi ekspresi *WRKY*. Peningkatan ekspresi *AOS* ini juga memperkuat temuan sebelumnya terkait peningkatan kandungan prolin.

Perubahan signifikan pada ekspresi *ATPVI* juga menunjukkan adanya respons pertahanan yang ditimbulkan oleh induksi Si. Aktivitas tinggi ATP sintase menunjukkan bahwa tanaman melakukan mekanisme penyesuaian molekuler dan seluler untuk merespons perlakuan Si. Peningkatan ekspresi gen terkait konservasi energi secara signifikan juga dilaporkan terjadi pada tanaman pisang yang relatif tahan dibandingkan yang rentan, ketika pertama kali terinfeksi *Fusarium* (Li *et al.* 2019). Tanaman yang mampu merespons infeksi dengan cepat dan meningkatkan produksi energi pada tahap awal invasi akan memiliki toleransi yang lebih baik.

Sebagai gen yang tergabung dalam jalur asam salisilat, gen *PAL* tidak menunjukkan peningkatan ekspresi. Aktivasi jalur asam salisilat lebih banyak dipicu oleh cekaman biotik. Pola ini konsisten dengan tidak meningkatnya ekspresi gen *PPO* dan *PRI*, yang merupakan efektor yang baru berperan dalam respons terhadap cekaman biotik. Kombinasi perlakuan Si dengan adanya infeksi patogen seperti *Fusarium* kemungkinan besar akan meningkatkan ekspresi beberapa gen yang belum teregulasi pada penelitian ini. Gen *PIP*, yang merupakan transporter air dan homolog dengan transporter Si, juga tidak menunjukkan peningkatan ekspresi. Hal ini dapat dijelaskan karena kondisi kultur *in vitro* yang terkontrol menjamin ketersediaan air bagi sel, sehingga tidak diperlukan peningkatan aktivitas transporter *PIP*.

Berdasarkan dinamika ekspresi gen yang telah dianalisis pada 3 taraf dosis Si, konsentrasi 1.6 mM merupakan konsentrasi yang memberikan respon terbaik. Induksi oleh Si memicu tanaman mempersiapkan diri menghadapi kondisi cekaman, meskipun tanaman belum berada dalam keadaan cekaman.

Analisis ekspresi berbasis qPCR menggunakan beberapa gen dalam jalur metabolisme yang terkait dengan ketahanan dapat memberikan gambaran awal untuk memprediksi mekanisme yang terjadi. Namun, untuk memperoleh gambaran yang lebih luas dan detail mengenai mekanisme yang berlangsung, pendekatan analisis gen satu per satu tidak cukup. Analisis transkriptomik secara komprehensif melalui pendekatan *RNA-seq* berbasis NGS akan memberikan data yang lebih dapat diandalkan dan rinci untuk memahami mekanisme pertahanan tanaman yang terjadi.

2.5. Simpulan

Konsentrasi Si 1.6 mM mampu menginduksi perubahan ekspresi beberapa gen yang terkait dengan sistem pertahanan tanaman pisang. Perlakuan Si pada planlet pisang tidak memberikan perbedaan tinggi tanaman, namun berpengaruh terhadap peningkatan jumlah daun dan kandungan prolin jaringan. Beberapa gen yang terkait dengan sistem pertahanan, termasuk *WRKY33*, *WRKY71*, dan *AOS*, menunjukkan peningkatan ekspresi akibat induksi Si. Peningkatan produksi ATP juga ditunjukkan melalui peningkatan ekspresi gen *ATPVI* setelah perlakuan Si. Ekspresi beberapa gen pertahanan lainnya, seperti *PAL*, *PPO*, *PR1*, dan *PIP*, tidak menunjukkan perubahan besar akibat suplementasi Si. Konsentrasi Si sebesar 1.6 mM dinilai optimum untuk aplikasi pada tanaman pisang berdasarkan respon yang diamati.

III. ANALISIS EKSPRESI GEN PERTAHANAN DAN POTENSI KETAHANAN SISTEMIK PADA PISANG

3.1. Pendahuluan

Respon cepat yang dapat diamati dari suatu tanaman saat menerima rangsang adalah respon pada tingkat molekuler, salah satunya ekspresi gen. Respon ini bersifat sensitif secara spasial dan dinamis secara temporal. Sebelum indikasi visual terlihat pada level anatomi dan morfologi, pemetaan respon ekspresi gen memungkinkan digunakan sebagai indikasi awal yang dapat menjelaskan proses biologis yang terjadi.

Beberapa studi menunjukkan bahwa Si tidak hanya berperan sebagai penguat fisik, tetapi juga mampu memodulasi ekspresi gen-gen yang berhubungan dengan sistem pertahanan tanaman (Fauteux *et al.* 2005; Wang *et al.* 2017). Salah satu jalur utama dalam respon tanaman terhadap patogen adalah jalur sinyal etilen, yang berperan penting dalam pengaturan ekspresi gen pertahanan, termasuk gen-gen seperti *EIN1*, *EIN3*, serta *ERF1* dan *ERF2* (Müller dan Munné-Bosch 2015). Selain itu, jalur hormon lain seperti asam salisilat (SA) dan asam jasmonat (JA), bersama dengan faktor transkripsi WRKY, enzim biosintesis metabolit sekunder, serta protein transporter air dan *ATP sintase*, turut berperan dalam membangun ketahanan tanaman baik secara lokal maupun sistemik.

Oleh karena itu, pada bab ini dilakukan analisis ekspresi gen-gen terkait sistem pertahanan tanaman pisang pada tingkat molekuler, dengan fokus pada gen-gen indikator dari jalur etilen, oksilipin, fenilpropanoid, metabolit sekunder, serta transporter pada periode awal infeksi (7 hsi). Analisis dilakukan terhadap jaringan akar yang merupakan titik awal infeksi Foc, untuk mengevaluasi sejauh mana suplementasi Si mampu memodulasi respons genetik tanaman dalam menghadapi infeksi patogen. Selain itu, dilakukan pula analisis pada jaringan daun, untuk mengamati potensi respon sistemik akibat perlakuan yang diberikan. Kajian ini diharapkan dapat melengkapi pemahaman dari aspek morfologi dan anatomi sebelumnya, sekaligus memberikan gambaran potensi Si dalam menginduksi ketahanan sistemik tanaman pisang terhadap layu *Fusarium* khususnya pada periode awal infeksi.

3.2. Bahan dan Metode

3.2.1. Desain Penelitian

Penelitian dilakukan di beberapa laboratorium dan rumah kaca Departemen Biologi, IPB University menggunakan anakan pisang Cavendish S99 (AAA) umur 5 bulan (SEAMEO BIOTROP) dan isolat *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* TR4 (F822/Indo8; InaCC, BRIN) (Maryani *et al.* 2019). Rancangan acak lengkap dengan empat perlakuan (Kontrol, Foc, Si, Si*Foc) dan 10 ulangan digunakan, tiap ulangan berupa satu anakan pisang dalam polybag (20×20 cm; 5 kg media tanah steril:kompos:sekam padi bakar

3:1:1 v/v) diaklimatisasi 14 hari. Silikon (1,6 mM; BioSilac™, PPKS Bogor) diaplikasikan foliar dan akar (masing-masing 50 mL) 14 hari sebelum infeksi. BioSilac mengandung 12% asam ortosilikat (1250 mM); dosis aplikasi 1,28 mL/L air. Inokulum Foc TR4 dipersiapkan dari kultur PDA (7 hari) yang disubkultur ke ¼ PDB (5 hari), disaring, dan disesuaikan menjadi 1×10^5 konidiospora/mL (Putri et al. 2023). Inokulasi dilakukan dengan 100 mL suspensi spora di sekitar akar setelah pelukaan; kontrol diberi 100 mL akuades steril dengan prosedur pelukaan yang sama.

3.2.2. Isolasi RNA dan sintesis cDNA

RNA diisolasi pada 7 hari setelah infeksi (hsi) dari akar dan daun dengan metode CTAB-kloroform (Pambudi et al. 2023) dimodifikasi, menggunakan skala *maxi-preps* dan pemurnian kedua dengan GENEzol™ (Geneaid®). Sebanyak 2–5 g sampel digerus N₂ cair, diekstrak dengan buffer bebas RNase, dimurnikan kloroform (0,6×), dipresipitasi isopropanol (1×), dan dilarutkan dalam NFW. Pemurnian lanjutan dilakukan sesuai protokol GENEzol™, RNA dilarutkan (100–200 µL NFW), dikualifikasi dengan Nanodrop MaestroNano™ dan elektroforesis agarose 1%. Sebanyak 1 µg RNA total disintesis menjadi cDNA menggunakan SensiFAST™ cDNA synthesis kit (Bioline®) dengan primer *random hexamer* dan oligo-dT, sesuai protokol produsen. cDNA diencerkan menjadi 50 ng/µL dan dikonfirmasi konsentrasinya dengan Nanodrop.

3.2.3. Analisis Ekspresi Gen

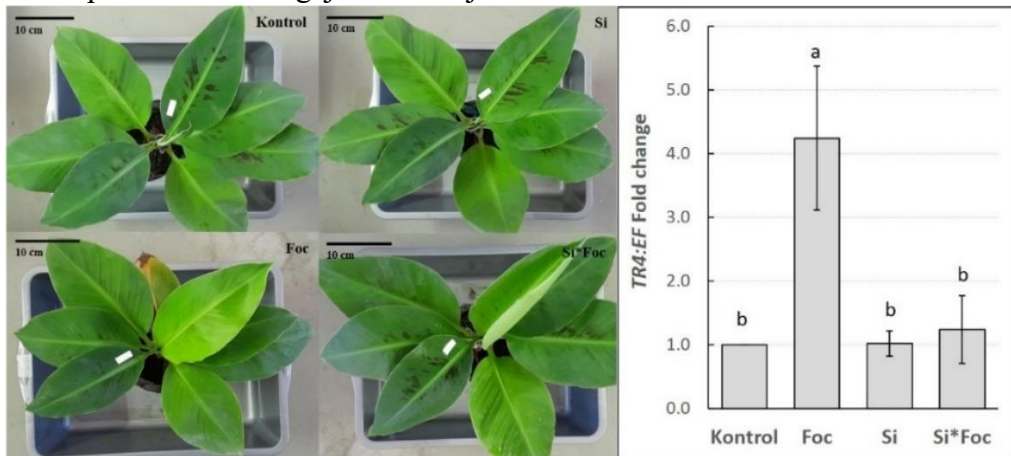
Analisis ekspresi dilakukan pada 12 gen ketahanan di akar (*EIN1*, *EIN3*, *ERF1*, *ERF2*, *ATP*, *AOS*, *CHI*, *PAL*, *PIP*, *PPO*, *WRKY33*, *PR4*) dan 7 gen di daun (*ATP*, *AOS*, *CHI*, *PAL*, *PIP*, *PPO*, *WRKY33*), dengan Actin (*ACT*) sebagai kontrol internal. Konfirmasi infeksi Foc dilakukan dengan marker gen TR4 dan EF sebagai kontrol. qPCR menggunakan QuantStudio™5 (Applied Biosystems®) dengan SensiFAST™ SYBR Lo-Rox (Bioline®), total reaksi 10 µL (50 ng cDNA, 0,5 mM primer, 1× master mix). Program PCR: 95 °C (2 menit), 50 siklus (95 °C 10 detik, 60 °C 30 detik, 72 °C 30 detik), *melting curve* sesuai target. Nilai Ct dianalisis metode $2^{-\Delta\Delta Ct}$ (Livak & Schmittgen 2001) dan diuji ANOVA satu arah dilanjutkan Tukey ($\alpha=0,05$; MS Excel VBA Data Analysis).

3.3. Hasil

3.3.1. Konfirmasi Infeksi Foc Secara Molekuler pada 7 hsi

Tanaman yang digunakan untuk isolasi RNA pada 7 hari pasca infeksi, masih belum menunjukkan gejala yang jelas secara morfologi. Untuk memastikan bahwa memang Foc sudah masuk, dilakukan konfirmasi menggunakan qPCR pada sampel jaringan menggunakan marka khusus TR4. Hasil qPCR menunjukkan bahwa ada peningkatan jumlah ampikon pada perlakuan Foc yang berbeda signifikan dibandingkan perlakuan lain, termasuk perlakuan Si*Foc (Gambar 3.1). Hal ini menjadi bukti, bahwa Foc sudah

menginfeksi di dalam jaringan akar, dan Si mampu menekan serangan, meskipun secara fisik gejala belum jelas terlihat.



Gambar 3. 1 Penampakan visual tanaman pada 7 hsi dan nilai ekspresi TR4-nya. Secara fisik tanaman belum menunjukkan gejala infeksi yang jelas, namun sudah terlihat ekspresi gen marker TR4 yang signifikan berbeda pada jaringan akar. Bar adalah nilai SE (n=4), notasi huruf yang berbeda menunjukkan signifikansi berdasarkan uji Tukey, $\alpha = 0.05$.

3.3.2. Respon pertahanan lokal pada jaringan akar

Analisis respon pertahanan lokal pada akar dilakukan berdasarkan tiga kelompok gen fungsional, yaitu gen terkait pensinyalan fitohormon (*EIN1*, *EIN3*, *ERF1*, *ERF2* untuk etilen; *AOS* untuk asam jasmonat; *PAL* untuk asam salisilat), gen pertahanan dan jalur metabolit sekunder (*PPO*, *CHI*, *PR4*, *WRKY33*), serta gen terkait metabolisme primer seperti transporter air (*PIP*) dan energi (*ATP sintase*). Kelompok gen pensinyalan fitohormon, pada perlakuan infeksi Foc, suplementasi Si, maupun kombinasi keduanya secara umum meningkatkan ekspresi gen-gen etilen dibandingkan kontrol, meskipun tidak seluruhnya signifikan (Gambar 3.2 A-D). Peningkatan paling signifikan terjadi pada *EIN3* dan *ERF2*, menunjukkan aktivasi jalur etilen oleh infeksi dan perlakuan Si. Ekspresi *PAL*, indikator lintasan asam salisilat, juga menunjukkan pola peningkatan yang serupa (Gambar 3.2 E). Sementara itu, ekspresi *AOS*, terkait jasmonat, meningkat khususnya pada perlakuan Si*Foc (Gambar 3.2 F).

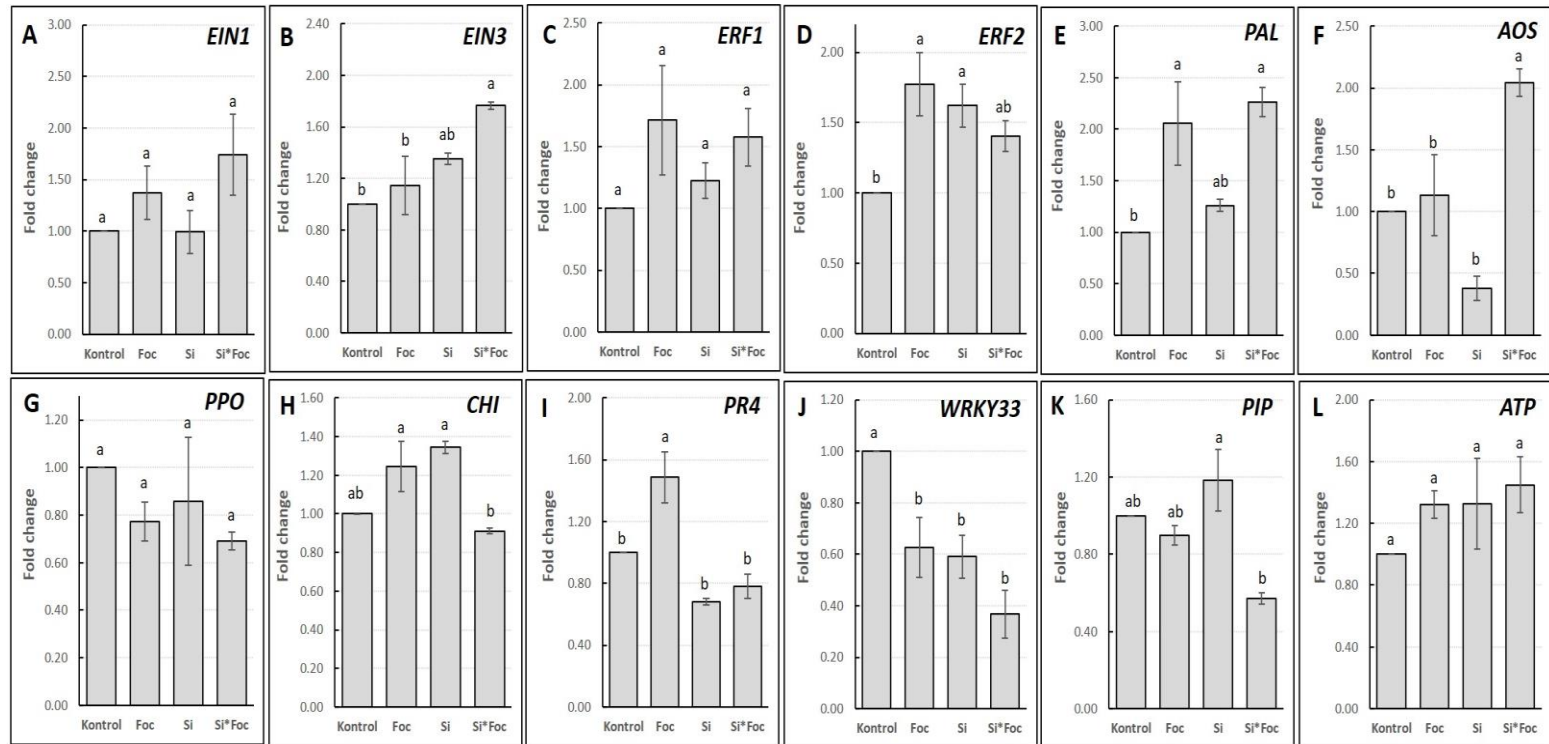
Untuk kelompok metabolit sekunder, ekspresi *PPO* tidak menunjukkan perbedaan signifikan antar perlakuan dan cenderung terhambat (Gambar 3.2 G). Gen *CHI* dan *PR4* meningkat akibat infeksi Foc, tetapi justru menurun saat dikombinasikan dengan Si. Pola serupa tampak pada *WRKY33*, faktor transkripsi yang berperan dalam respon biotik (Gambar 3.2 H-J). Pada kelompok metabolisme primer, gen *PIP*—transporter air yang juga berperan dalam transpor Si, meningkat signifikan hanya pada perlakuan Si. Sedangkan

ATP sintase menunjukkan kecenderungan meningkat pada semua perlakuan, walau tidak signifikan secara statistik (Gambar 3.2 K-L).

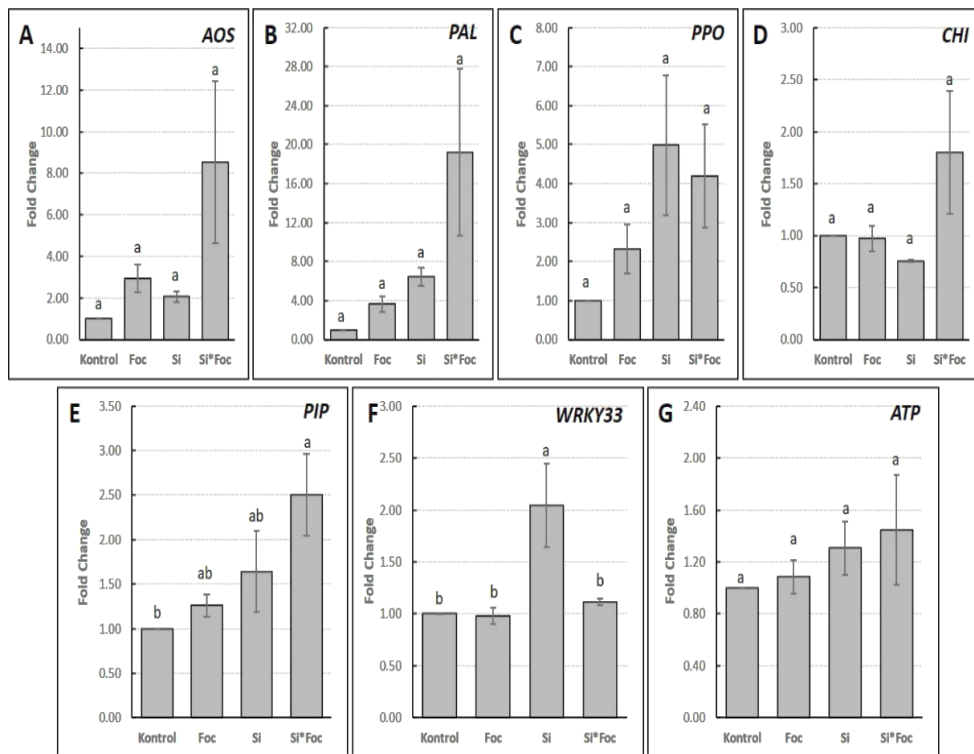
3.3.3. Potensi respon pertahanan sistemik pada jaringan daun

Terjadinya pengaturan kembali beberapa lintasan persinyalan fitohormon dan pertahanan di akar menunjukkan tanaman merespon Si yang diberikan dan infeksi yang terjadi. Kemudian dilakukan pula analisis potensi respon pertahanan sistemik pada organ daun yang berada di tajuk dan jauh dari lokasi infeksi. Pola ekspresi pada daun untuk keempat perlakuan dilakukan pada perwakilan 7 gen, disajikan pada Gambar 3.3.

Pola ekspresi yang terlihat signifikan berubah dibandingkan kontrol adalah *WRKY33* dan *PIP* (Gambar 3.3 E-F). Sementara gen-gen lain yang diamati ekspresinya tidak menunjukkan perubahan signifikan secara statistik. Walaupun demikian, pola ekspresinya masih tetap dapat dijadikan sebagai petunjuk untuk menjelaskan fenomena yang terjadi akibat suplementasi Si maupun infeksi Foc. Secara umum, gen-gen terkait fitohormon dan pertahanan (*AOS*, *PAL*, *PPO*) mengalami peningkatan ekspresi yang jauh lebih tinggi (5 sampai hampir 20 kali lipat kontrol) pada tanaman Si*Foc. Hal ini menunjukkan bahwa Si memberikan pengaruh penguatan bagi tanaman untuk mengkompensasi infeksi yang terjadi. Peningkatan ekspresi akibat infeksi dan pemberian Si tunggal tidak sepesat kondisi kombinasi keduanya (Gambar 3.3 A-C). Pola ekspresi *ATP* juga terlihat konsisten antara akar dan daun (Gambar 3.3 G). Hal menarik adalah ekspresi *CHI* yang terlihat meningkat pada kombinasi Si*Foc. Meskipun tidak signifikan secara statistik, namun pola peningkatannya di daun memberi petunjuk bahwa ada kemungkinan penghambatan *CHI* pada akar akibat interaksinya dengan patogen (Gambar 3.3 D).



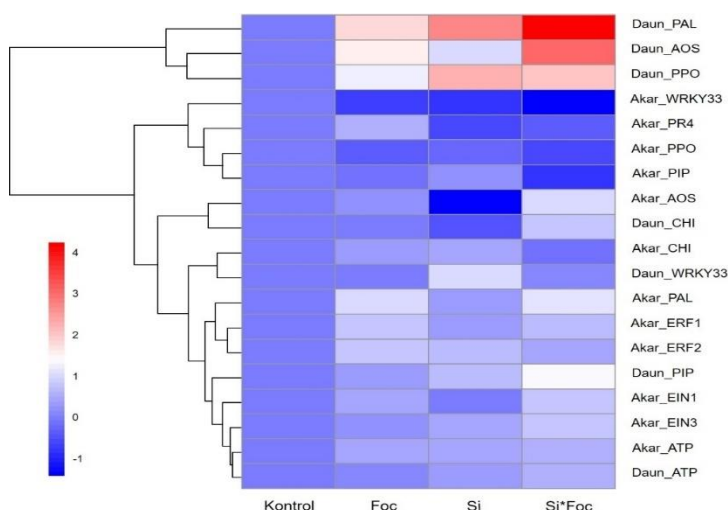
Gambar 3.2 Pola ekspresi gen pertahanan lokal akar pada kombinasi perlakuan suplementasi Si dan infeksi Foc. Bar menunjukkan SE (n=4). Notasi huruf yang berbeda menunjukkan nilai signifikansi berdasarkan uji lanjut Tukey dengan $\alpha = 0.05$. *EIN1/3*: Ethylene Insensitive-1/3; *ERF1/2*: Ethylene Responsive Factor 1/2; *PAL*: Phenylalanine Ammonia Lyase; *AOS*: Allene Oxide Synthase; *PPO*: Polyphenol Oxidase; *CHI*: Kitinase; *PR4*: Pathogenesis Related-4; *WRKY33*: WRKY Transcription factor 33; *PIP*: Aquaporin water channel transporter; *ATP*: ATPV1 synthase subunit.



Gambar 3. 3 Pola ekspresi gen pertahanan sistemik pada daun pada kombinasi perlakuan suplementasi Si dan infeksi Foc. Bar menunjukkan SE ($n=4$). Notasi huruf yang berbeda menunjukkan nilai signifikansi berdasarkan uji lanjut Tukey dengan $\alpha = 0.05$. AOS: *Allene Oxide Synthase*; PAL: *Phenylalanine Ammonia Lyase*; PPO: *Polyphenol Oxidase*; CHI: *Kitinase*; PR4: *Pathogenesis Related-4*; WRKY33: *WRKY Transcription factor 33*; PIP: *Aquaporin water channel transporter*; ATP: *ATPVI synthase subunit*.

3.3.4. Analisis pola respon sistemik

Untuk memvisualisasikan pola perubahan ekspresi gen secara menyeluruh, antara organ lokal infeksi dan daun sebagai proyeksi organ sistemik, dilakukan penyusunan heatmap berdasarkan nilai fold change relatif terhadap kontrol. Visualisasi pada Gambar 3.4 memungkinkan identifikasi pola kluster ekspresi antar gen maupun antar perlakuan, serta memperlihatkan perbedaan respons yang khas antara organ dan perlakuan. Heatmap menunjukkan aktivasi jalur pertahanan berbeda pada akar dan daun akibat perlakuan Foc dan/atau Si.



Gambar 3. 4 *Heatmap* hubungan nilai *Fold change* seluruh ekspresi gen yang diujikan pada akar dan daun. Warna biru menyatakan ekspresi terhambat (downregulasi), dan merah menyatakan ekspresi terpicu (upregulasi).

4.5. Pembahasan

Meskipun pada 7 hari setelah infeksi (hsi) belum tampak gejala morfologis yang mencolok, keberadaan Foc di jaringan akar berhasil dikonfirmasi melalui qPCR menggunakan marka spesifik TR4. Pendekatan molekuler ini menjadi penting karena memungkinkan deteksi dini patogen tular tanah sebelum munculnya gejala visual, sehingga memfasilitasi pemahaman terhadap fase-fase awal infeksi dan respons inang (Dita *et al.* 2018; Ploetz 2015). Nilai amplifikasi gen TR4 secara konsisten lebih tinggi dibandingkan kontrol, menandakan bahwa patogen telah aktif berkembang dalam jaringan akar. Temuan ini menguatkan hasil pada bab sebelumnya yang menunjukkan bahwa meskipun tanaman belum menunjukkan gejala nekrosis yang parah secara visual, infeksi telah dimulai dan berpengaruh pada perubahan struktur internal jaringan yang akan terlihat.

Analisis ekspresi gen di akar menunjukkan aktivasi signifikan jalur pensinyalan etilen (*EIN1*, *EIN3*, *ERF1*, *ERF2*), asam salisilat (*PAL*), dan asam jasmonat (*AOS*) pada perlakuan infeksi Foc, suplementasi Si, maupun kombinasinya. Peningkatan signifikan *EIN3* dan *ERF2* mendukung keterlibatan etilen dalam respon pertahanan pisang terhadap patogen hemibiotrof seperti Foc (Müller dan Munné-Bosch 2015; Pieterse *et al.* 2014). Selain itu, peningkatan ekspresi *PAL* mengindikasikan aktivasi jalur asam salisilat yang berperan penting dalam ketahanan tanaman (Kim dan Lim 2023). Sementara peningkatan *AOS*, khususnya pada kombinasi Si*Foc, menunjukkan bahwa Si dapat memperkuat aktivasi jalur jasmonat yang terkait sinyal ketahanan (Ye *et al.* 2013).

Pola ekspresi gen pertahanan dan beberapa jalur metabolit sekunder (*PPO*, *CHI*, *PR4*, *WRKY33*) menunjukkan respon yang bervariasi. Penurunan

PPO mengindikasikan adanya hambatan pada produksi senyawa fenolik, yang sejalan dengan potensi gangguan metabolisme pertahanan akibat infeksi Foc, seperti yang dilaporkan Li *et al.* (2013). Gen *CHI* dan *PR4* meningkat akibat infeksi, namun menurun saat dikombinasikan dengan Si, mengindikasikan adanya interaksi kompleks antara aktivasi pertahanan akibat infeksi Foc dan peran Si. Penurunan *WRKY33* yang signifikan pada kombinasi perlakuan menguatkan dugaan adanya pergeseran regulasi dari jalur *WRKY*-mediated defense ke jalur lain, sebagaimana dilaporkan dalam kombinasi kombinasi cekaman (Etesami dan Jeong 2018).

Peningkatan signifikan gen *PIP* pada perlakuan Si menunjukkan hubungan erat antara transpor air, penyerapan Si, dan penguatan dinding sel sebagai komponen pertahanan fisik tanaman (Fauteux *et al.* 2005; Coskun *et al.* 2019). Meski peningkatan ekspresi ATP sintase tidak signifikan, kecenderungan ini selaras dengan kebutuhan energi tambahan untuk mendukung respon pertahanan yang diaktivasi oleh Si dan infeksi patogen (Liang *et al.* 2015).

Respon sistemik yang teridentifikasi melalui analisis ekspresi gen di daun mengkonfirmasi bahwa pemberian Si tidak hanya memberikan perlindungan lokal, tetapi juga menginduksi respon pertahanan di yang jauh dari lokasi infeksi. Peningkatan signifikan *WRKY33* dan *PIP* di daun, khususnya pada kombinasi Si*Foc, menjadi indikator penting terjadinya ketahanan sistemik yang diduga terkait mekanisme *Induced Systemic Resistance*, ISR (Pieterse *et al.* 2014). Pola peningkatan ekspresi *AOS* (8 kali lipat), *PPO* (4 kali lipat), dan *PAL* (hampir 20 kali lipat) di daun menguatkan peran Si dalam mengoptimalkan respon jasmonat dan salisilat terhadap infeksi (Ye *et al.* 2013).

Visualisasi heatmap ekspresi gen memberikan gambaran lebih luas dalam dinamika respons tanaman pisang terhadap infeksi Foc dan peran protektif Si. Pola ekspresi gen diklasifikasikan ke dalam dua klaster utama berdasarkan kemiripan ekspresi lintas perlakuan. Klaster pertama didominasi oleh gen-gen yang menunjukkan peningkatan tajam pada perlakuan Si*Foc, khususnya di daun, seperti *PAL*, *AOS*, dan *PPO*. Gen-gen ini terlibat dalam biosintesis senyawa fenolik dan jalur pertahanan berbasis jasmonat dan salisilat, mengindikasikan aktivasi pertahanan sistemik yang kuat ketika tanaman diberikan Si di bawah tekanan patogen. Sementara itu, klaster kedua mencakup gen-gen yang cenderung mengalami penurunan ekspresi pada kondisi cekaman, atau yang menunjukkan aktivasi lebih besar pada perlakuan tunggal (Si atau Foc). Contohnya, gen *WRKY33* di akar menunjukkan penurunan signifikan pada Si*Foc, yang mungkin menandakan adanya pergeseran jalur regulasi ke arah non-*WRKY* mediated defense. Selain itu, beberapa gen seperti *CHI* dan *PR4* juga menunjukkan respons yang bervariasi antara akar dan daun, menegaskan bahwa mekanisme pertahanan tidak bersifat seragam antar organ. Pembagian klaster ini memberi petunjuk bahwa ada regulasi adaptasi molekuler tanaman pada organ yang berbeda serta sehingga

antar organ membentuk respons pertahanan yang lebih terorganisir dan terfokus terhadap infeksi. Namun demikian, konfirmasi lebih lanjut melalui analisis ekspresi global berbasis *RNA-seq* untuk memetakan pola regulasi gen secara lebih komprehensif perlu dilakukan, khususnya untuk memastikan keterlibatan lintasan pertahanan yang terdeteksi pada penelitian ini dalam skala genom.

4.6. Simpulan

Konfirmasi molekuler menunjukkan infeksi Foc telah terjadi di akar meski gejala visual belum terlihat jelas. Respon pertahanan lokal ditandai peningkatan ekspresi gen etilen (*EIN1*, *EIN3*, *ERF1*, *ERF2*), asam salisilat (*PAL*), dan asam jasmonat (*AOS*), serta gen terkait pertahanan dan metabolit sekunder (*PPO*, *CHI*, *PR4*, *WRKY33*). Suplementasi Si memperkuat ekspresi gen-gen tersebut dan meningkatkan ekspresi *PIP* serta *ATP sintase* sebagai bagian dari dukungan metabolisme primer. Pada jaringan daun, kombinasi pemberian Si dan Foc meningkatkan ekspresi *WRKY33*, *PIP*, *PAL*, *AOS*, dan *PPO*, mengindikasikan aktivasi ketahanan sistemik. Pola ekspresi gen melalui heatmap memperlihatkan perbedaan respon antara akar dan daun, dengan efek perlakuan paling kuat pada kombinasi Si dan infeksi. Si berperan dalam memperkuat pertahanan lokal dan memicu ketahanan sistemik pisang terhadap Foc.

IV. ANALISIS TRANSKRIPTOMIK GLOBAL DALAM MENGUNGKAP MEKANISME KETAHANAN SISTEMIK PISANG

4.1. Pendahuluan

Infeksi *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc) tidak hanya menimbulkan regulasi pertahanan pada lokasi lokal (akar), tetapi juga memicu respons sistemik yang terjadi pada organ distal (tajuk). Temuan pada bab sebelumnya menunjukkan bahwa aplikasi silikon (Si) mampu memodulasi respons pertahanan pisang baik pada ekspresi gen-gen kunci terkait ketahanan dan seiring dengan laporan Li *et al.* (2013) dan Zhang *et al.* (2019). Namun, untuk memahami secara utuh bagaimana Si berperan dalam membentuk ketahanan sistemik tanaman terhadap Foc, diperlukan analisis molekuler yang lebih komprehensif. Pendekatan transkriptomik global menggunakan *RNA-sequencing* (*RNA-seq*) menjadi metode yang efektif untuk mengungkap perubahan ekspresi seluruh gen sebagai respons terhadap perlakuan tertentu (Nagalakshmi *et al.* 2010). Melalui *RNA-seq*, diperoleh daftar gen yang mengalami perubahan signifikan, dikenal sebagai *Differentially Expressed Genes* (DEG), yang mencerminkan aktivasi atau penekanan lintasan molekuler spesifik. Identifikasi DEG tidak hanya membantu memetakan respons langsung terhadap infeksi atau pemberian Si, tetapi juga menjadi dasar untuk analisis fungsional lebih lanjut.

Salah satu tahapan penting pasca identifikasi DEG adalah analisis *Gene Ontology* (GO), yang mengelompokkan gen berdasarkan fungsi biologis, proses molekuler, dan komponen seluler (Ashburner *et al.* 2000; GOC 2021). Melalui analisis GO, diperoleh gambaran integratif mengenai lintasan biologis utama yang terlibat, seperti jalur pensinyalan hormon, metabolisme sekunder, transport air, hingga mekanisme pertahanan spesifik lainnya. Kombinasi analisis DEG dan GO memungkinkan interpretasi yang lebih menyeluruh terhadap dinamika respons tanaman, sehingga dapat diungkap bagaimana suplementasi Si membentuk sistem ketahanan yang lebih efisien, tidak hanya di jaringan lokal akar, tetapi juga secara sistemik ke organ lain seperti daun. Pemahaman komprehensif ini menjadi pijakan penting dalam pengembangan strategi pengelolaan penyakit layu *Fusarium* berbasis pendekatan molekuler.

Berdasarkan hal tersebut, penelitian ini bertujuan untuk mengidentifikasi gen-gen yang mengalami perubahan signifikan akibat perlakuan Si, infeksi Foc, maupun kombinasi Si*Foc, serta memetakan distribusi ekspresinya. Selain itu, dilakukan prediksi modul gen berdasarkan pola ekspresi DEG untuk memahami keterhubungan fungsional antar gen. Analisis fungsional dilanjutkan dengan pendekatan GO untuk mengungkap fungsi biologis kunci yang terlibat, sehingga dapat direkonstruksi mekanisme molekuler ketahanan sistemik yang terbentuk pada jaringan daun tanaman pisang berbasis data transkriptomik global.

4.2. Bahan dan Metode

4.2.1. Desain Penelitian

Desain penelitian dilakukan pada meliputi proses sekuensing RNA, dan analisis bioinformatika. Analisis bioinformatika yang membutuhkan komputasi tinggi dilakukan menggunakan server lokal (Windows Server 2022 dengan Processor 2x Intel Xeon ES-2698 V4, 64 GB RAM memory) di Laboratorium Fisiologi dan Genetika, Departemen Biologi, FMIPA, IPB University.

4.2.2. RNA *sequencing* dan proses QC pra sekuensing

RNA sequencing dilakukan melalui layanan pihak ketiga (PT. Genetika Science), pada sampel RNA total asal jaringan daun menggunakan *platform* NextSeq 2000 (Illumina) dengan target minimal 7 GBp. Isolasi RNA dilakukan pada 4 perlakuan (Kontrol, Foc, Si, dan Si*Foc) masing-masing perlakuan dengan 2 ulangan biologis. RNA yang akan dibuat dalam mRNA library dan sekuensing dianalisis terlebih dahulu dengan Nanodrop, gel elektroforesis, Qubit RNA HS Assay Kits (Thermo Scientific), dan TapeStation (Agilent).

4.2.3. Analisis *Differential Expressed Genes* (DEG)

Data mentah yang diperoleh dari hasil sekuensing diproses QC menggunakan FastP (Chen *et al.* 2018) dengan tambahan opsi penghilangan ekor poly-A. Hasil *reads* dengan kualitas yang baik kemudian dikoreksi dengan Trimmomatic (Bolger *et al.* 2014) untuk menghilangkan sekuen adapter yang masih terbawa. Selanjutnya, *reads* dengan kualitas yang baik disejajarkan dengan menggunakan HISAT2 (Kim *et al.* 2019) dan di *assembly* menggunakan StringTie (Pertea *et al.* 2015). Sebagai referensi, digunakan sekuen referensi (*Refseq*) berupa pisang Cavendish Baxijiao AAA dari NCBI. Perhitungan jumlah count transkrip dari hasil *assembly* dilakukan menggunakan featureCount (Liao *et al.* 2014). Ekspresi diferensial (DEG) dihitung menggunakan DESeq2 (Love *et al.* 2014). Pasangan DEG yang dianalisis antara lain perlakuan Si vs kontrol (*Si-priming*), Foc vs kontrol (*Foc-responsive*), Si*Foc vs kontrol (*Si-enhanced*), dan Si*Foc vs Si (*Si-altered*). Daftar DEG yang telah diperoleh kemudian diurutkan berdasarkan nilai $\log_2$ *foldChange* untuk mengetahui kondisi upregulasi atau downregulasi dan disortir dengan nilai *adjusted* pValue <0.05. Selanjutnya daftar LocID gen dianotasi identitasnya dengan menggunakan *Batch Entrez* NCBI untuk memperoleh deskripsinya berdasarkan database di NCBI yang kemudian divisualisasi dalam barplot, diagram venn, *heatmap* dan *clustering* hirarkis.

4.2.4. Analisis fungsional dan *Gene Ontology* (GO)

LocID DEG dengan objek pisang Cavendish AAA yang telah diperoleh dianalisis ortholog-nya ke Arabidopsis untuk memperoleh gambaran anotasi fungsi GO yang lebih lengkap. LocID digunakan sebagai input untuk mengekstrak sekuen asam amino menggunakan *Bash command* “*Grep*” berbasis windows (MinGW-W64) dari sekuen fasta *refseq* asam amino pisang (prefix ID: XP_) dengan panduan referensi anotasi genomik pisang (file format

GFF). Selanjutnya ID protein pisang yang diperoleh di-BLASTp ke *Arabidopsis* (taxa id: 3702) untuk memperoleh ID *refseq* protein pada *Arabidopsis* (prefix ID: NP_). Setelah diperoleh ID *refseq* protein, dilakukan konversi ID protein *refseq* ke ID Uniprot KB (knowledgebase) melalui ID Mapping uniprot (<https://www.uniprot.org/id-mapping>). Selanjutnya ID uniprot yang sudah diperoleh dikonversi menggunakan g:Convert ke ID TAIR locus (Prefix ID: AT_) pada laman g:Profiler (<https://biit.cs.ut.ee/gprofiler/gost>). Setelah diperoleh ID lokus TAIR, daftar protein TAIR tersebut dianalisis *Gene Ontology*-nya menggunakan g:GOST masih pada laman g:Profiler. Hasil g:GOST kemudian dianalisis menggunakan MS. Excel untuk memperoleh GO *term* yang signifikan pada tiap pasangan DEG, lalu diurutkan dari nilai interaksi terbanyak untuk memperoleh gambaran GO yang dominan pada setiap kondisi perbandingan.

4.3. Hasil

4.3.1. QC data mentah hasil RNA-sekuensing

Data mentah yang diperoleh dalam format FastQ hasil sekuensing *paired ends* (PE) dianalisis dengan fastP disajikan pada Tabel 4.1.

Tabel 4. 1 Hasil QC dan filter yang dilakukan pada data mentah hasil *RNA-seq*

ID	Perlakuan	Total <i>reads</i> (juta)	Total Basa (GBp)	Q20 (%)	Q30 (%)	GC <i>Content</i> (%)	<i>Reads</i> Lolos Filter (juta)	<i>Reads</i> Lolos filter (%)	<i>Duplication</i> Rate (%)
B5	Kontrol	92.41	13.95	90.94	85.11	45.45	81.45	88.15	49.34
B6	Kontrol	102.25	15.44	91.23	85.47	47.24	91.18	89.17	53.35
A5	Foc	92.60	13.98	89.53	83.19	40.05	77.14	83.31	42.27
A6	Foc	87.20	13.16	91.41	85.62	45.60	77.07	88.41	44.04
D5	Si	90.70	13.70	91.33	85.69	51.50	81.71	90.09	35.22
D6	Si	83.52	12.61	91.45	85.90	51.31	74.97	89.76	31.74
C5	Si*Foc	88.18	13.31	91.70	86.25	51.82	80.21	90.96	27.61
C6	Si*Foc	97.29	14.69	90.04	84.23	53.66	87.31	89.75	40.23

Analisis awal kualitas data *RNA-seq* menunjukkan hasil yang memuaskan dan siap digunakan untuk tahapan analisis ekspresi gen lebih lanjut. Jumlah *reads* yang dihasilkan per sampel cukup tinggi, berkisar antara 83 hingga 102 juta, dengan total data basa mencapai 12 hingga 15.4 GBp, jauh dari target minimal *reads* yang ditentukan di awal yaitu sebesar 7 GBp (Tabel 5.1). Dari sisi kualitas, mayoritas data memiliki tingkat akurasi yang baik, terlihat dari nilai Q20 dan Q30 yang rata-rata di atas 85%. Artinya, sebagian besar basa yang terbaca memiliki tingkat kesalahan sangat rendah, sehingga data dapat diandalkan untuk analisis lanjutan.

Hal menarik terlihat pada pola perbedaan kandungan GC antar perlakuan. Pada tanaman tanpa suplementasi silikon, baik kontrol maupun yang diinfeksi Foc, kandungan GC cenderung lebih rendah, sekitar 40% hingga 47%. Sebaliknya, pada tanaman yang diberi Si, terutama kombinasi Si dan Foc, nilai GC content meningkat signifikan hingga lebih dari 50%. Hal ini

bisa menjadi petunjuk awal bahwa suplementasi Si memengaruhi komposisi transkrip yang dihasilkan, mungkin dengan mengaktifkan gen-gen tertentu yang kaya GC, yang berperan dalam ketahanan tanaman.

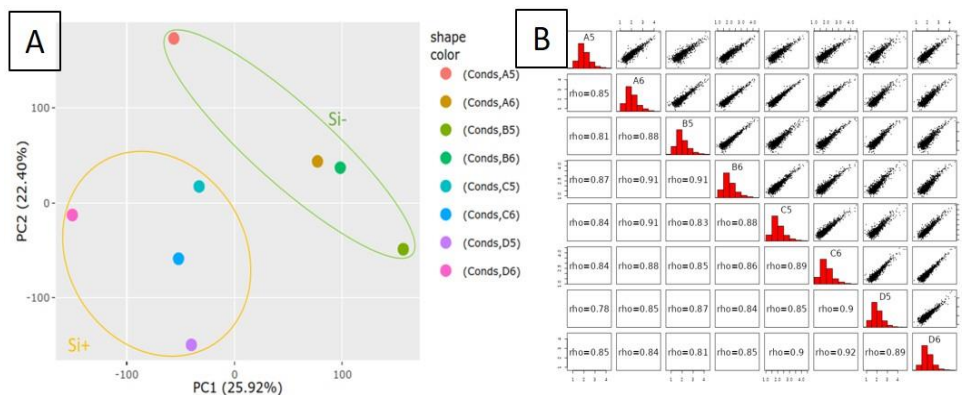
Selain itu, tingkat duplikasi data (*reads duplication*) juga menunjukkan pola yang cukup jelas. Pada perlakuan tanpa Si, tingkat duplikasi relatif tinggi, bahkan mencapai lebih dari 50% di beberapa sampel. Sementara itu, dengan adanya Si, tingkat duplikasi cenderung menurun, bahkan mencapai 27% pada perlakuan kombinasi Si dan Foc. Rendahnya tingkat duplikasi ini mengindikasikan adanya peningkatan keberagaman transkrip yang terbentuk, yang bisa jadi mencerminkan respons pertahanan yang lebih kompleks dan bervariasi berkat kehadiran Si. Secara keseluruhan, data *RNA-seq* yang dihasilkan tidak hanya berkualitas baik, tetapi juga sudah menunjukkan adanya perbedaan pola biologis antar perlakuan sejak tahap paling awal, khususnya terkait peran silikon dalam memodulasi respon molekuler tanaman terhadap serangan Foc.

5.4.2. Pola Ekspresi Global Gen melalui PCA, Korelasi, dan Heatmap

Sebelum melangkah tahap identifikasi gen-gen yang terlibat dalam respon ketahanan pisang terhadap infeksi Foc dan peran Si, perlu dipastikan bahwa data *RNA-seq* yang diperoleh benar-benar dapat merepresentasikan kondisi biologis tanaman secara valid. Untuk itu, dilakukan beberapa analisis awal untuk mengevaluasi konsistensi dan pola global ekspresi gen di seluruh sampel.

Salah satu cara untuk memahami seberapa besar perbedaan antar perlakuan adalah dengan memetakan data ke dalam *Principal Component Analysis* (PCA). Hasil analisis PCA (Gambar 4.1.A) menunjukkan bahwa sampel-sampel dengan perlakuan suplementasi Si (baik Si saja maupun Si dikombinasikan dengan infeksi Foc) cenderung berkelompok dan terpisah cukup jelas dari kelompok tanpa Si. Pemisahan ini bukan hanya sekadar visualisasi statistik, tetapi mengindikasikan bahwa pemberian Si memberikan dampak besar dalam mengubah pola ekspresi gen tanaman, bahkan sebelum masuk ke detail per gen. Menariknya, kelompok kontrol dan Foc tanpa Si terlihat berdekatan, yang memberi indikasi bahwa efek infeksi Foc sendiri pada tahap ini mungkin belum sekuat pengaruh Si dalam membentuk pola transkriptom.

Konsistensi antar sampel juga diperkuat dengan hasil analisis korelasi (Gambar 4.1.B). Secara umum, tingkat korelasi antar ulangan biologis di masing-masing perlakuan tergolong tinggi, mayoritas berada di atas nilai rho 0,80. Artinya, data antar ulangan cukup seragam, memberikan kepercayaan bahwa pola yang muncul bukan sekadar kebetulan atau variasi teknis. Meski demikian, ada sedikit variasi biologis yang masih terdeteksi, terutama pada kelompok yang terpapar infeksi Foc, sesuatu yang wajar mengingat respon tanaman terhadap patogen seringkali bervariasi antar individu.



Gambar 4. 1 Pola transkrip global (*reads*) pada daun antar perlakuan. PCA dari keseluruhan perlakuan menunjukkan pengelompokan yang jelas antara dengan dan tanpa Si, dengan skor total sebesar 48.32% (A). Korelasi Spearman antar sampel menunjukkan sebagian besar memiliki indeks diatas 0.8 yang menunjukkan bahwa pola yang muncul bukan disebabkan kebetulan atau variasi secara teknis (B).

Kombinasi analisis PCA dan korelasi antar sampel ini memberikan dasar yang kuat untuk melanjutkan analisis ke identifikasi gen-gen diferensial yang spesifik dipengaruhi oleh infeksi Foc, suplementasi Si, maupun kombinasi keduanya. Pola ekspresi global ini menunjukkan bahwa data *RNA-seq* yang dihasilkan tidak hanya memenuhi standar kualitas teknis, tetapi juga mencerminkan respon biologis yang relevan untuk dipelajari lebih lanjut.

4.3.2. Analisis *Differential Expressed Genes* (DEG)

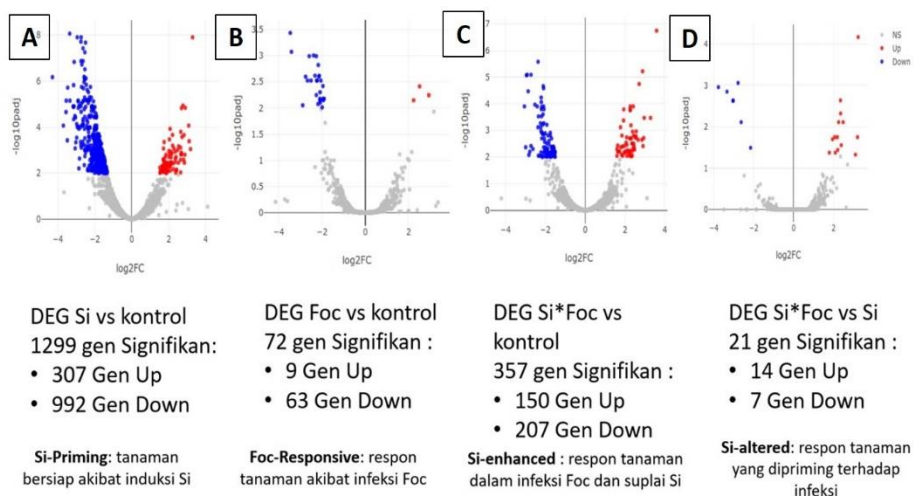
Analisis perbedaan ekspresi gen (DEG) dilakukan untuk memahami dampak infeksi Foc, pemberian Si, serta kombinasi keduanya terhadap profil transkriptom daun tanaman pisang. Visualisasi hasil menggunakan volcano plot memberikan gambaran yang jelas mengenai jumlah dan arah perubahan ekspresi gen yang signifikan antar perlakuan (Gambar 4.2).

Perbandingan Si vs Kontrol (Gambar 4.2.A), menunjukkan total 1299 gen yang terekspresi berbeda signifikan ($p\text{-adj} < 0.05$), terdiri atas 307 gen yang mengalami peningkatan ekspresi (upregulasi) dan 992 gen yang mengalami penurunan ekspresi (downregulasi). Jumlah DEG yang besar ini mengindikasikan bahwa suplementasi Si memicu perubahan besar dalam transkriptom tanaman bahkan tanpa adanya infeksi. Pola ini sesuai dengan konsep "*Si-priming*", yaitu kondisi tanaman yang lebih siap secara fisiologis dan molekuler menghadapi cekaman di kemudian hari.

Perbandingan Foc vs Kontrol (Gambar 4.2.B) menunjukkan adanya 72 gen yang terekspresi berbeda signifikan, dengan dominasi penurunan ekspresi (63 gen downregulasi) dibandingkan gen yang meningkat (9 gen upregulasi). Pola ini mengindikasikan bahwa infeksi Foc pada tahap awal (7 hsi) belum sepenuhnya mengaktifkan respon pertahanan, namun justru menyebabkan

penekanan terhadap beberapa jalur metabolisme, yang umum terjadi pada infeksi patogen biotrof atau hemibiotrof.

Kondisi yang paling menarik terlihat pada perbandingan Si*Foc vs Kontrol (Gambar 4.2.C), yang memberikan 357 DEG signifikan, terdiri atas 150 gen yang mengalami peningkatan dan 207 gen yang menurun. Jumlah ini jauh lebih besar dibandingkan infeksi Foc tanpa Si, menunjukkan adanya amplifikasi respon pertahanan saat tanaman dipersiapkan oleh Si kemudian dihadapkan pada infeksi. Fenomena ini disebut sebagai "*Si-enhanced response*".



Gambar 4. 2 Plot volcano dari empat dataset DEG berikut istilah kondisi pasangan perbandingan. *Si-priming* adalah respons gen yang berubah akibat induksi Si (A), *Foc-responsive* adalah respons gen yang berubah akibat infeksi Foc (B), *Si-enhanced* adalah respons gen yang berubah dalam kombinasi pemberian Si dan infeksi (C), *Si-altered* adalah respons gen yang berubah akibat infeksi pada tanaman yang di-priming (D).

Perbandingan Si*Foc vs Si (Gambar 4.2.D) menunjukkan adanya 21 DEG signifikan, dengan 14 gen meningkat dan 7 gen menurun. Jumlah DEG yang relatif kecil ini mengindikasikan bahwa sebagian besar respon molekuler telah dipicu oleh Si sejak awal, sehingga infeksi yang terjadi hanya memodulasi sebagian kecil ekspresi tambahan. Kondisi ini menggambarkan konsep "*Si-altered response*", yang memberikan dampak alternatif karena tanaman telah berada dalam kondisi siap menghadapi patogen. Secara keseluruhan, hasil DEG ini memperkuat hipotesis bahwa Si berperan penting dalam memodulasi ekspresi gen pertahanan, baik sebagai agen priming maupun penguat respon sistemik terhadap infeksi Foc.

4.3.3. Clustering Pola Ekspresi DEG dan Hubungan Antar Perlakuan

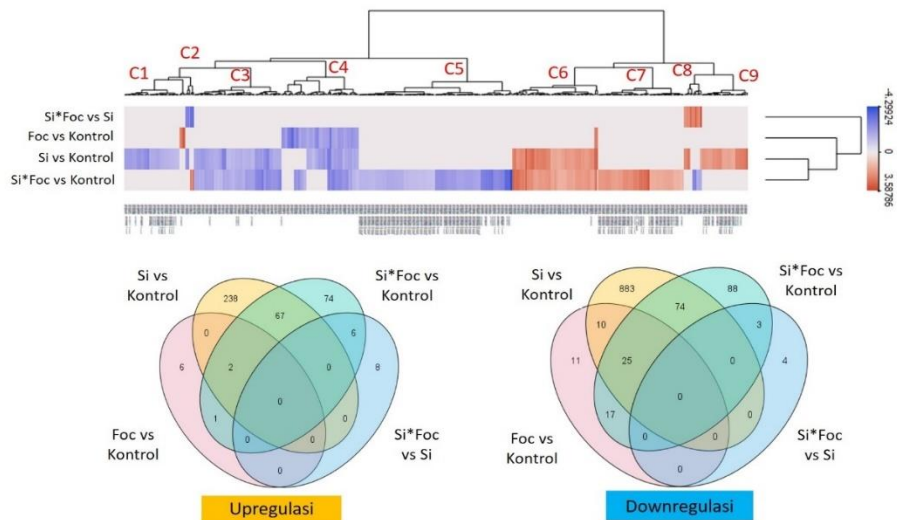
Clustering Heatmap DEG (Gambar 4.3) menyajikan pola ekspresi gabungan dari gen-gen yang terdeteksi signifikan di berbagai perbandingan,

baik Si vs Kontrol, Foc vs Kontrol, Si*Foc vs Kontrol, maupun Si*Foc vs Si. Warna merah menunjukkan peningkatan ekspresi (upregulasi), sedangkan biru menunjukkan penurunan (downregulasi).

Analisis *clustering* membagi gen ke dalam sembilan kelompok utama (C1 hingga C9) berdasarkan kesamaan pola ekspresi. Kelompok C1 – C5 didominasi oleh gen yang mengalami penurunan ekspresi (biru), terutama pada perlakuan dengan Si atau kombinasi Si*Foc. Kelompok C6 - C9 menunjukkan dominasi gen-gen yang terekspresi lebih tinggi (merah) pada tanaman yang diperlakukan Si atau kombinasi Si dan Foc, mengindikasikan aktivasi mekanisme pertahanan atau penyesuaian metabolisme. *Clustering* ini juga mengonfirmasi bahwa kombinasi Si*Foc memicu pola ekspresi unik yang berbeda dibandingkan Foc atau Si tunggal, memperkuat dugaan adanya interaksi spesifik antar faktor perlakuan.

Untuk memetakan hubungan antar DEG secara lebih terstruktur, dilakukan analisis diagram venn yang memisahkan gen berdasarkan kecenderungan regulasinya (Gambar 4.3). Pada kondisi upregulasi, perlakuan Si memicu aktivasi 307 gen dibanding kontrol, menjadi kelompok terbesar. Kombinasi Si*Foc memicu 150 gen meningkat signifikan, dengan 67 diantaranya juga meningkat akibat perlakuan Si. Ini mengindikasikan adanya efek *priming* oleh Si yang berlanjut saat tanaman menghadapi infeksi. Ditemukan juga 74 gen yang hanya meningkat pada kondisi Si*Foc, mencerminkan respon spesifik yang hanya muncul akibat kombinasi priming dan infeksi patogen (*Si-enhanced*).

Si juga menyebabkan penurunan ekspresi 992 gen, kemungkinan besar sebagai bentuk penyesuaian metabolisme atau pengalihan sumber daya ke jalur pertahanan. Sebanyak 74 gen yang mengalami penurunan ekspresi konsisten baik pada perlakuan Si maupun kombinasi Si*Foc, yang menunjukkan efek priming. Kombinasi Si*Foc juga memicu penurunan unik pada 88 gen, yang tidak teramati pada perlakuan tunggal, menunjukkan adanya modulasi spesifik dalam menghadapi kombinasi cekaman. Pola ini semakin menegaskan bahwa aplikasi Si tidak hanya memicu perubahan ekspresi gen secara lokal, tetapi juga berkontribusi terhadap kesiapan sistem pertahanan tanaman secara lebih luas, yang terlihat saat tanaman menghadapi infeksi Foc.

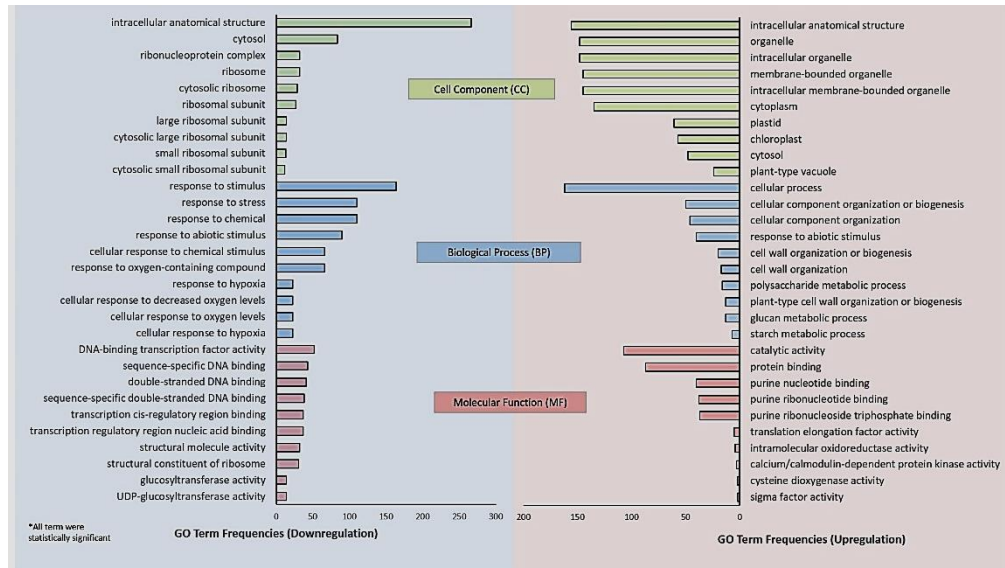


Gambar 4. 3 Pola pengelompokan DEG berdasarkan perlakuan serta jumlah gen yang saling beririsan dalam keadaan upregulasi dan downregulasi

4.3.4. Analisis GO Term Berdasarkan Kelompok Respon Tanaman

4.3.4.1. Analisis GO Term pada kelompok Si-priming (Si vs kontrol)

Pemberian Si tanpa adanya infeksi patogen ternyata memicu perubahan ekspresi gen yang cukup luas pada tanaman, khususnya yang berkaitan dengan komponen sel, proses biologis, dan fungsi molekuler (Gambar 4.4).



Gambar 4. 4 Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok Si-priming. Si mengaktivasi gen terkait penguatan dinding sel, organel, dan metabolisme polisakarida, serta penyesuaian struktur internal sebagai respons terhadap suplementasi Si.

Berdasarkan kategori komponen sel, gen-gen yang mengalami penurunan ekspresi (*downregulasi*) umumnya terkait dengan struktur internal sel seperti ribosom, subunit ribosom besar maupun kecil, dan kompleks ribonukleoprotein. Hal ini sejalan dengan temuan penurunan aktivitas struktural pada domain fungsi molekuler, terutama yang berkaitan dengan penyusunan struktur ribosom dan aktivitas transkripsi DNA. Kondisi ini mengindikasikan adanya proses penyesuaian internal tanaman yang mengarah pada penghematan energi atau restrukturisasi organel sebagai bentuk persiapan menghadapi cekaman.

Sebaliknya, pada gen-gen yang mengalami peningkatan ekspresi (*upregulasi*), tampak dominasi pada *GO Term* yang berhubungan dengan organel seperti plastida, kloroplas, hingga vakuola sel tumbuhan. Selain itu, dari sisi proses biologis, terdapat peningkatan pada proses organisasi dinding sel dan metabolisme polisakarida, termasuk sintesis glukukan dan pati. Fakta ini menunjukkan bahwa aplikasi Si berperan dalam memperkuat struktur dinding sel, yang merupakan salah satu mekanisme pertahanan tanaman.

Tak hanya itu, peningkatan fungsi molekuler juga melibatkan aktivitas katalitik, pengikatan protein, serta protein-protein yang terkait dengan sinyal kalsium seperti *kalsium/calmodulin-dependent kinase*. Indikasi ini memperkuat dugaan bahwa tanaman yang diberi Si sudah mulai mengaktifkan mekanisme pertahanan dasar melalui penguatan dinding sel dan sinyal transduksi, meskipun belum terpapar infeksi.

Dengan demikian, *Si-priming* mempersiapkan tanaman secara fisiologis dan molekuler, melalui penyesuaian struktur internal, penguatan dinding sel, serta aktivasi sinyal terkait cekaman, sehingga tanaman berada dalam kondisi siaga menghadapi gangguan lingkungan atau infeksi patogen.

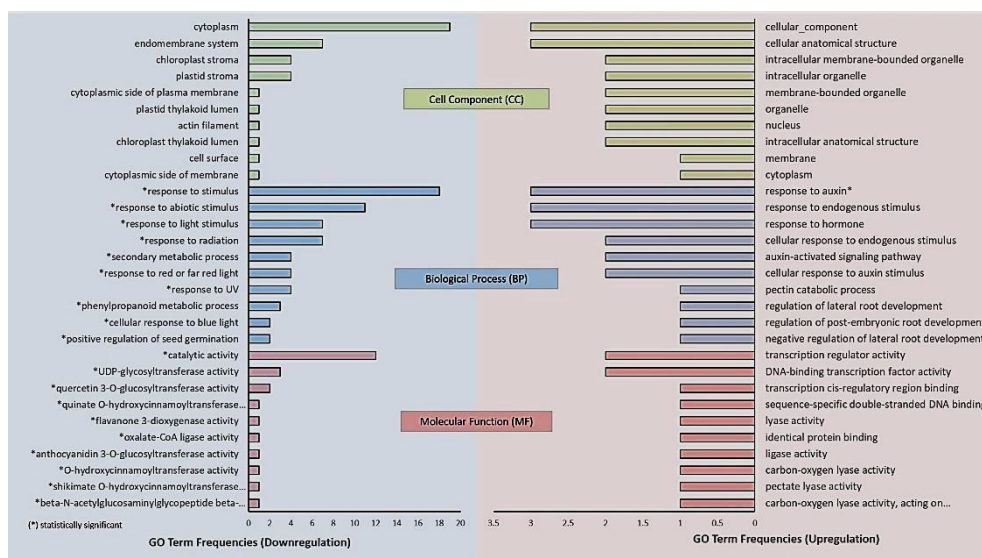
4.3.4.2. Analisis *GO Term* pada kelompok *Foc-responsive* (*Foc* vs kontrol)

Dari sisi *upregulasi*, terlihat dominasi *term* terkait respon terhadap auksin, sinyal hormon, serta perkembangan akar, yang menegaskan adanya *cross-talk* antara sinyal hormonal dan mekanisme adaptasi di akar (Gambar 4.5). Aktivasi jalur ini mengindikasikan bahwa meskipun infeksi terjadi di akar, dampak sinyalnya dapat ditransmisikan hingga ke jaringan daun, yang tercermin dari peningkatan aktivitas regulasi transkripsi dan ekspresi faktor transkripsi *DNA-binding*. Hal ini menunjukkan bahwa di daun, transkripsi tanaman tetap berjalan aktif dalam merespons cekaman biotik yang berasal dari akar. Selain itu, peningkatan *term* seperti *pectin catabolic process* dan *cell wall organization* mengarah pada perubahan struktural di tingkat dinding sel, yang merupakan bagian dari mekanisme pertahanan tanaman untuk memperkuat atau merombak jaringan sebagai respons terhadap serangan *Foc*.

Sebaliknya, dari sisi *downregulation*, tampak adanya penekanan pada jalur fenilpropanoid, respon terhadap cahaya, serta metabolisme sekunder lainnya, termasuk respons terhadap stimulus UV. Fakta ini menunjukkan adanya penyesuaian biologis. Tanaman memilih mengalihkan energi dari

aktivitas metabolisme sekunder dan fotoproteksi, untuk fokus pada penyesuaian struktural dan sinyal hormonal yang lebih mendesak dalam menghadapi infeksi.

Penurunan ekspresi enzim-enzim kunci seperti *flavonoid biosynthesis enzymes*, *glikosiltransferase*, dan *shikimat pathway enzymes* turut memperkuat dugaan adanya gangguan atau penekanan pada lintasan fenilpropanoid, yang umumnya berperan dalam produksi senyawa antioksidan dan pertahanan tanaman. Pada fase awal infeksi Foc tanpa pemberian Si, tanaman tampak memprioritaskan respon hormonal, restrukturisasi akar, dan reorganisasi dinding sel, sambil mengorbankan sebagian besar aktivitas metabolisme sekunder dan perlindungan terhadap cekaman cahaya.



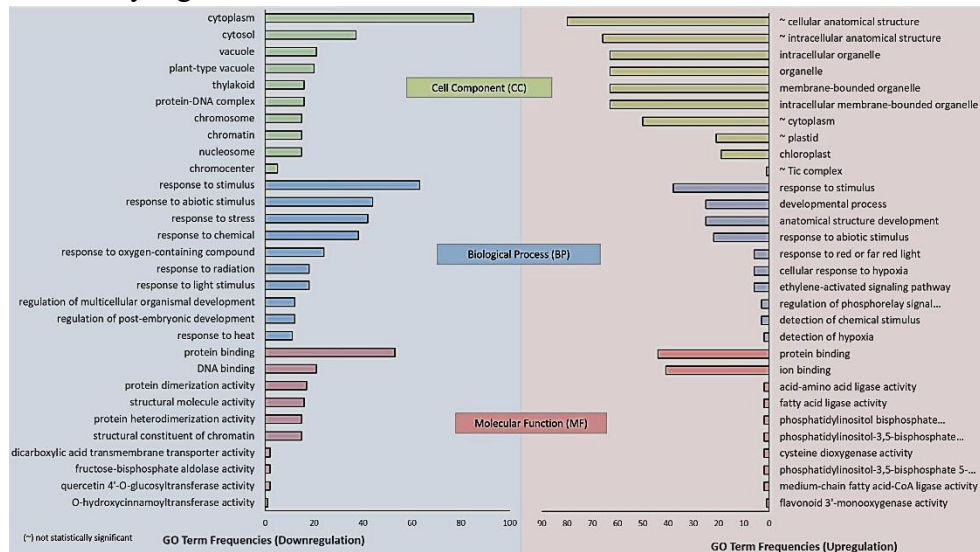
Gambar 4. 5 Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok Foc-responsive. Foc mengaktifasi proses persinyalan auksin dan crosstalk fitohormon, pengaturan ulang transkripsi, perubahan struktural dinding sel, sambil menurunkan lintasan metabolisme sekunder pertahanan seperti fenilpropanoid dan flavonoid.

4.3.4.3. Analisis GO Term pada kelompok Si-enhanced (Si*Foc vs kontrol)

Ketika tanaman diberi perlakuan Si sebelum terpapar Foc, ekspresi gen yang teraktivasi menunjukkan pola yang khas dan berbeda dibandingkan kontrol. Analisis GO term pada kelompok *Si-enhanced* ini menunjukkan adanya pergeseran strategi molekuler tanaman, dari yang semula bertumpu pada respons cekaman, menjadi pendekatan yang lebih terkoordinasi melalui penguatan jalur pertahanan, pembangunan ulang jaringan, dan bahkan pengaturan pada tingkat epigenetik (Gambar 4.6).

Sebagian besar gen yang mengalami penurunan ekspresi (downregulasi) berperan dalam jalur-jalur respons terhadap cekaman, seperti *response to abiotic stimulus*, *chemical stimulus*, dan *oxidative stress*. Ini mengindikasikan

bahwa tanaman yang telah menerima silikon merespon infeksi *Foc* dengan menurunkan reaktivitas terhadap tekanan lingkungan. Secara fisiologis, ini bisa berarti bahwa jaringan tanaman berada dalam kondisi yang lebih stabil atau lebih siap menghadapi patogen, sehingga tidak memerlukan respons cekaman yang berlebihan.



Gambar 4. 6 Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok Si-enhanced. Kondisi Si*Foc menyebabkan penurunan ekspresi gen terkait cekaman dan epigenetik yang tidak diperlukan, peningkatan jalur pertahanan yang lebih terarah, serta pemulihan jaringan yang bersifat adaptif.

Hal menarik, fungsi lain yang mengalami penurunan ekspresi juga mencakup komponen-komponen penting dalam struktur inti sel seperti *chromatin*, *chromosome*, *nucleosome*, serta fungsi *DNA binding* dan *structural constituent of chromatin*. Penurunan pada kategori ini mengarah pada kemungkinan adanya penyesuaian epigenetik, yaitu regulasi ekspresi gen melalui perubahan struktur fisik DNA atau protein histon. Regulasi epigenetik ini mengatur seberapa mudah gen-gen tertentu diakses untuk ditranskripsi. Fakta bahwa komponen-komponen ini justru menurun menunjukkan bahwa Si mungkin membantu mengatur ulang ekspresi gen-gen yang sebelumnya aktif karena tekanan infeksi, dan sebagai gantinya mendukung jalur pertahanan yang lebih spesifik dan efisien.

Sebaliknya, gen-gen yang mengalami peningkatan ekspresi cenderung terkait dengan proses perkembangan dan pertahanan metabolik. Kategori seperti *developmental process*, *anatomical structure development*, *phosphorelay signalling*, dan *ethylene-activated signaling pathway* mengindikasikan bahwa tanaman merespon infeksi *Foc* dengan mengaktifkan jalur pertumbuhan dan regulasi hormonal, terutama yang berkaitan dengan hormon etilen yang dikenal memiliki peran kunci dalam respons terhadap patogen.

Indikasi peningkatan aktivitas pada *chloroplast*, *plastid*, dan organel intraseluler lainnya, mencerminkan peningkatan aktivitas metabolisme primer dan sekunder, meskipun tidak signifikan secara statistik. Hal ini diperkuat oleh meningkatnya ekspresi berbagai gen yang terlibat dalam fungsi molekuler seperti *acid-amino acid ligase activity*, *fatty acid ligase activity*, dan *flavonoid 3'-monooxygenase activity* yang dikenal penting dalam biosintesis senyawa antimikroba dan antioksidan.

Secara keseluruhan, respons molekuler tanaman yang diberi Si sebelum infeksi Foc menunjukkan pola yang lebih terarah berupa penurunan ekspresi gen cekaman dan epigenetik yang tidak diperlukan, serta peningkatan jalur pertahanan dan pemulihan jaringan yang bersifat adaptif. Pola ini mendukung peran Si sebagai agen yang tidak hanya memperkuat dinding sel atau respons fisik, tetapi juga mengarahkan ulang strategi molekuler dan epigenetik tanaman dalam menghadapi tekanan biotik.

4.3.4.4. Analisis GO Term pada kelompok Si-altered (Si*Foc vs Si)

Perbandingan ekspresi gen antara tanaman yang telah diberi perlakuan Si dengan tanaman yang menerima perlakuan Si dan infeksi Foc (Si*Foc) memberikan gambaran respons lanjutan tanaman setelah infeksi. Hasil analisis GO term menunjukkan bahwa infeksi masih memicu sejumlah respons molekuler, namun dengan karakter yang tidak lagi bersifat defensif, melainkan menunjukkan arah pemulihan fisiologis dan transisi menuju kondisi pertumbuhan normal (Gambar 4.7).

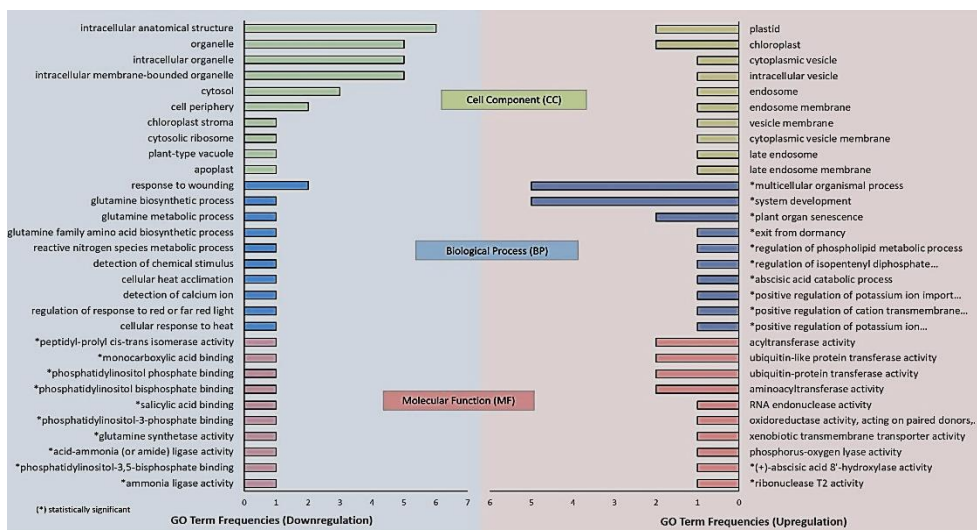
Beberapa GO term yang meningkat secara signifikan menunjukkan bahwa tanaman tidak lagi dalam fase bertahan hidup, melainkan mulai mengaktifkan jalur yang berkaitan dengan perkembangan dan homeostasis. Munculnya ekspresi tinggi pada *plant organ senescence*, *system development*, dan *exit from dormancy* mengindikasikan bahwa tanaman kembali menjalankan program perkembangan alaminya. Ini memperkuat dugaan bahwa perlakuan Si membantu tanaman melewati fase kritis infeksi lebih cepat, dan memfasilitasi transisi menuju pertumbuhan pada kesetimbangan baru.

Selain itu, peningkatan pada *positive regulation of potassium ion import* dan *cation transport* menandakan pemulihan proses transportasi ion yang penting untuk osmoregulasi, aktivitas enzimatik, dan sinyal fisiologis. Mekanisme ini penting dalam menjaga tekanan turgor dan keseimbangan ionik pasca cekaman. Kenaikan aktivitas *abscisic acid 8'-hydroxylase* sebagai enzim memecah hormon cekaman abiotik ABA (abscisic acid), semakin memperjelas bahwa tanaman secara aktif meredakan sinyal cekaman internal. ABA dikenal sebagai sinyal utama dalam kondisi cekaman, dan degradasinya menunjukkan bahwa sel tidak lagi berada dalam kondisi darurat.

Dukungan terhadap transisi ini juga tampak dari peningkatan aktivitas *RNA endonuclease* dan *ribonuclease T2*, yang berkaitan dengan *remodeling* transkrip RNA. Mekanisme ini memungkinkan tanaman menyaring ulang transkrip yang relevan untuk kebutuhan fase baru, yakni pemulihan dan

pertumbuhan. Peningkatan aktivitas *ubiquitin-transferase* juga menunjukkan terjadinya kontrol ulang terhadap degradasi protein, membantu tanaman membersihkan protein rusak pasca cekaman, serta menyesuaikan kembali lingkungan proteomik secara selektif untuk kembali ke kondisi normal.

Sebaliknya, penurunan ekspresi gen-gen yang terkait dengan *response to wounding*, *heat acclimation*, dan *detection of chemical or calcium ion stimulus* menunjukkan bahwa sistem deteksi dan respons terhadap cekaman atau kerusakan telah mereda. Hal ini memperkuat hipotesis bahwa silikon memiliki peran penting dalam meredam efek lanjutan infeksi, sehingga tanaman tidak lagi memprioritaskan aktivasi jalur pertahanan. Selain itu, penurunan pada *glutamine biosynthetic* dan *glutamine metabolic process* mengisyaratkan adanya pemulihan kestabilan metabolisme nitrogen. Glutamin biasanya terlibat dalam sintesis senyawa pertahanan dan pengaturan redoks, sehingga penurunannya bisa menunjukkan pergeseran kembali menuju homeostasis metabolik pasca infeksi.



Gambar 4. 7 Distribusi 10 GO term teratas pada kelompok Si-*altered*. Kombinasi perlakuan Si*Foc terhadap Si menunjukkan bahwa infeksi tidak lagi memunculkan pola cekaman yang kuat. Tanaman cenderung bertransisi ke fase pemulihan fisiologis melalui berbagai pengaturan ulang.

Penurunan ekspresi pada gen yang mengikat molekul sinyal cekaman seperti *salicylic acid*, serta komponen pensinyalan membran seperti *phosphatidylinositol phosphate binding* dan *peptidyl-prolyl isomerase activity*, mengindikasikan bahwa jalur pertahanan yang sebelumnya aktif selanjutnya diredam. Jalur ini erat kaitannya dengan sistem respons cekaman biotik, sehingga reduksinya bisa dimaknai sebagai tanda bahwa fase pertahanan telah selesai dan tidak lagi menjadi prioritas sel.

Secara keseluruhan, pola regulasi gen pada kelompok *Si-altered* menunjukkan bahwa meskipun infeksi masih memicu respons molekuler, tanaman yang telah diberi silikon tidak lagi memunculkan pola cekaman yang kuat. Sebaliknya, tanaman cenderung bertransisi ke fase pemulihan fisiologis melalui pengaturan ulang hormonal, ionik, dan proteomik. Ini memperkuat peran silikon sebagai agen protektif yang tidak hanya bersifat fisik atau struktural, tetapi juga mengatur ulang respons molekuler tanaman agar lebih efisien dan adaptif terhadap tekanan patogen.

4.4. Pembahasan

Hasil analisis *RNA-seq* dalam penelitian ini memberikan gambaran mendalam tentang bagaimana tanaman pisang bereaksi secara molekuler terhadap infeksi Foc, khususnya ketika tanaman sebelumnya telah diberi perlakuan Si. Tidak hanya memastikan bahwa kualitas data memadai, analisis ini juga memberi gambaran mekanisme kompleks peran Si dalam mempersiapkan, melindungi, bahkan membantu tanaman pulih dari tekanan patogen.

Salah satu temuan paling menarik adalah bahwa sebelum infeksi terjadi, tanaman yang diberi Si telah menunjukkan perubahan ekspresi gen yang signifikan. Kondisi ini dikenal sebagai *Si-priming*, yaitu kondisi tanaman berada dalam kondisi siaga, siap menghadapi cekaman biotik. Ini sejalan dengan konsep priming pada pertahanan tanaman yang telah banyak dilaporkan sebelumnya (Fauteux *et al.* 2005; Van Bockhaven *et al.* 2013). Respons ini tidak hanya mencakup peningkatan gen pertahanan, tetapi juga aktivasi proses-proses yang memperkuat struktur fisik, seperti sintesis polisakarida dan dinding sel, serta jalur pensinyalan seperti kalsium dan etilen yang penting dalam komunikasi cekaman seluler (Ma *et al.* 2006).

Sebaliknya, ketika tanaman terinfeksi Foc tanpa perlakuan Si, respons yang muncul justru tampak lebih lemah. Aktivitas metabolisme sekunder dan jalur fotoproteksi menurun, memberi kesan bahwa Foc berhasil menekan beberapa sistem pertahanan tanaman pada tahap awal infeksi. Fenomena ini bukan hal baru, karena patogen hemibiotrof seperti Foc memiliki kemampuan memanipulasi fisiologi inangnya (Pieterse *et al.*, 2012).

Keadaan berubah drastis saat infeksi terjadi pada tanaman yang telah diperlakukan dengan Si. Tanaman ini tak hanya merespons lebih kuat, tetapi juga lebih terarah. Selain jalur pertahanan klasik, muncul juga perubahan pada regulasi ekspresi gen yang berhubungan dengan struktur kromatin dan *DNA binding*-protein menunjukkan adanya penataan ulang epigenetik (Secco *et al.* 2015). Artinya, respons bukan hanya menyalakan gen pertahanan, tetapi juga merombak cara gen-gen itu diatur dan diakses, menunjukkan pergeseran sistemik dari kondisi cekaman menuju adaptasi jangka panjang.

Hal ini makin terlihat jelas saat kita membandingkan tanaman Si yang terinfeksi (Si*Foc) dengan tanaman dengan perlakuan Si tunggal. Respons molekuler tanaman bergeser ke respon pemulihan dan homeostasis baru, bukan

lagi bertahan hidup. Aktivasi gen terkait penuaan organ, pengembangan sistemik, dan keluar dari dormansi memberi sinyal bahwa tanaman mulai melanjutkan hidupnya setelah fase cekaman berlalu (Zargar *et al.* 2019). Bahkan, peningkatan aktivitas enzim seperti abscisic acid 8'-hydroxylase yang berfungsi memecah hormon cekaman ABA semakin menguatkan dugaan bahwa tanaman secara aktif meredam sinyal daruratnya dan kembali menata keseimbangan internal.

Beberapa enzim penting lain, seperti RNA endonuklease dan ribonuklease T2, juga meningkat sebagai tanda bahwa terjadi perombakan transkrip RNA yang membantu tanaman menyesuaikan diri dengan fase baru pasca infeksi. Aktivitas ubiquitin-transferase juga mengindikasikan pembersihan protein-protein yang telah rusak dan pengaturan ulang sistem proteomik. Secara bersamaan, jalur cekaman yang sebelumnya aktif justru mulai mereda. Gen-gen yang terlibat dalam deteksi luka, stimulus kimia, atau metabolisme nitrogen seperti glutamin tampak menurun ekspresinya. Penurunan ini menunjukkan bahwa tanaman tidak lagi siaga, melainkan sedang berfokus pada pemulihan dan stabilisasi (Vidhyasekaran 2014).

Dengan demikian, peran Si dalam interaksi ini tidak hanya sebagai pelindung, tetapi juga sebagai pengatur arah. Di satu sisi, Si membantu tanaman bersiap sebagai sinyal awal melalui *priming*, di sisi lain Si juga memberi sinyal kapan saatnya beristirahat dan mulai pulih setelah cekaman berlalu. Hasil ini mengkonfirmasi respon morfologi, fisiologi, anatomi, dan ekspresi beberapa gen kunci yang dianalisis sebelumnya. Pemberian Si bisa menjadi cara yang efektif untuk membantu tanaman menghadapi serangan penyakit sekaligus memulihkan diri, sehingga cocok digunakan dalam praktik pertanian yang lebih ramah dan berkelanjutan.

4.5. Simpulan

Suplementasi Si memberikan dampak yang luas dan sistemik terhadap ekspresi gen tanaman pisang dalam menghadapi infeksi Foc. Suplementasi Si terbukti tidak hanya meningkatkan kesiapan fisiologis tanaman (*priming*), tetapi juga memperkuat respons saat infeksi terjadi, serta mempercepat pemulihan setelah infeksi. Pada tahap awal, Si memicu aktivasi gen-gen yang berperan dalam penguatan dinding sel, pensinyalan hormon cekaman, dan pengaturan struktur internal, menunjukkan bahwa tanaman telah bersiap menghadapi tekanan biotik bahkan sebelum infeksi terjadi. Ketika infeksi Foc berlangsung, respons molekuler tanaman yang telah diberi Si menjadi lebih terarah, dengan aktivasi jalur pertahanan yang lebih spesifik, termasuk keterlibatan regulasi epigenetik dan metabolisme sekunder. Setelah fase infeksi, respons tanaman tidak lagi difokuskan pada cekaman, tetapi mengarah pada pemulihan fisiologis melalui pemecahan hormon cekaman, pemulihan sistem transport ion, serta penataan ulang aktivitas transkripsi dan degradasi protein.

V. ANALISIS DINAMIKA UNSUR HARA PADA TANAMAN SEBAGAI BUKTI TAMBAHAN PERAN SILIKON

5.1. Pendahuluan

Suplementasi Silikon (Si) pada tanaman dikenal memberikan manfaat dalam meningkatkan ketahanan terhadap cekaman biotik dan abiotik, memperkuat struktur jaringan, serta memodulasi respon fisiologis dan molekuler tanaman (Epstein 1999; Fauteux *et al.* 2005; Ma dan Yamaji 2015). Pada tanaman pisang yang rentan terhadap serangan *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc), peran protektif Si terbukti mencakup penguatan dinding sel, aktivasi lintasan sinyal pertahanan, serta penyesuaian metabolisme (Fortunato *et al.* 2012; Liang *et al.* 2015).

Temuan molekuler yang dipaparkan pada bab sebelumnya menunjukkan bahwa pemberian Si memicu perubahan signifikan pada ekspresi gen-gen terkait pertahanan sistemik, modifikasi dinding sel, dan metabolisme daun. Namun, aspek distribusi spasial Si dan dinamika unsur hara lainnya di seluruh jaringan tanaman, yang menjadi dasar dari respons sistemik tersebut, masih jarang dieksplorasi secara komprehensif.

Sebagai upaya melengkapi bukti fisiologis, studi ini mengintegrasikan analisis kandungan Si dan unsur lain pada berbagai jaringan tanaman, meliputi akar, bonggol, *pseudostem*, dan daun. Keunggulan utama penelitian ini adalah penerapan teknologi X-ray Fluorescence (XRF) untuk mengukur kandungan unsur hara secara non-destruktif, presisi tinggi, dan mencakup visualisasi distribusi spasial Si pada jaringan tanaman (Donner *et al.* 2013). Penggunaan XRF dalam konteks studi ketahanan tanaman terhadap patogen, khususnya pada sistem pertanian pisang yang diperlakukan dengan Si, masih tergolong terbatas dan dapat memberikan nilai kebaruan yang signifikan.

Selain mengukur total kandungan Si, XRF juga memberikan data sebaran spasial Si dalam jaringan, yang menjadi indikator penting untuk memahami pola akumulasi, potensi transpor antar-organ, serta kaitannya dengan aktivasi pertahanan struktural maupun sistemik. Dengan demikian, hasil dalam bab ini diharapkan dapat memperkuat pemahaman menyeluruh mengenai kontribusi Si, tidak hanya pada level molekuler, tetapi juga dalam aspek fisiologis dan struktural tanaman.

5.2. Bahan dan Metode

5.2.1. Desain Penelitian

Penelitian dilakukan pada 4 perlakuan tanaman pisang: Kontrol, Foc, Si, dan Si*Foc berumur 8 bulan setelah infeksi. Detil proses perlakuan Si dan infeksi tanaman dijelaskan pada Bab 3 sebelumnya. Bagian yang dianalisis antara lain akar, bonggol, *pseudostem*, dan daun (permukaan abaksial dan adaksial) segar tanaman. Analisis serapan hara dilakukan di Laboratorium Riset Unggulan, IPB University.

5.2.2. Analisis Kandungan Hara Jaringan

Analisis kandungan hara jaringan dilakukan menggunakan Micro-XRF Spectrometer, seri M4 TornadoTM (Bruker[®], Jerman). Area yang diamati pada tiap organ sebesar 5x5 mm, jarak antar pixel (resolusi) tembakan sebesar 50 μm , durasi (*dwelling time*) tembakan sebesar 20 milidetik/pixel. Nilai serapan unsur yang muncul dipersentase dari total unsur yang terdeteksi dan dinormalisasi terhadap unsur karbon (C).

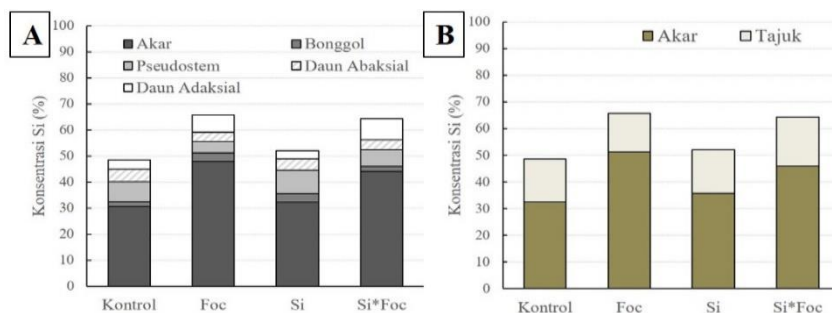
5.2.3. Analisis Data

Hasil kuantifikasi diidentifikasi berdasarkan nilai energi fluoresensnya secara langsung dengan *software* Esprit v1.9 (Bruker Nano, GmbH Berlin, Jerman).. Analisis data dan tabulasi dilakukan menggunakan MS Excel, sementara analisis *heatmap* menggunakan R Studio (versi 4.4.1).

5.3. Hasil

5.3.1. Kandungan dan Distribusi Silikon dalam Jaringan Tanaman

Hasil analisis kandungan Si menggunakan XRF menunjukkan adanya dinamika akumulasi unsur ini di berbagai jaringan tanaman pisang, baik akibat perlakuan infeksi Foc maupun suplementasi Si (Gambar 5.1). Pada tingkat total jaringan, akumulasi Si tertinggi terdeteksi pada akar, diikuti oleh daun, *pseudostem*, dan bonggol. Hal ini menunjukkan bahwa Si yang diaplikasikan melalui penyiraman akar sekaligus penyemprotan foliar direspon dengan baik melalui serapan oleh tanaman. Menariknya, baik pemberian Si tunggal maupun kombinasi Si*Foc secara konsisten meningkatkan kandungan Si dibanding kontrol, terutama pada jaringan akar dan daun.

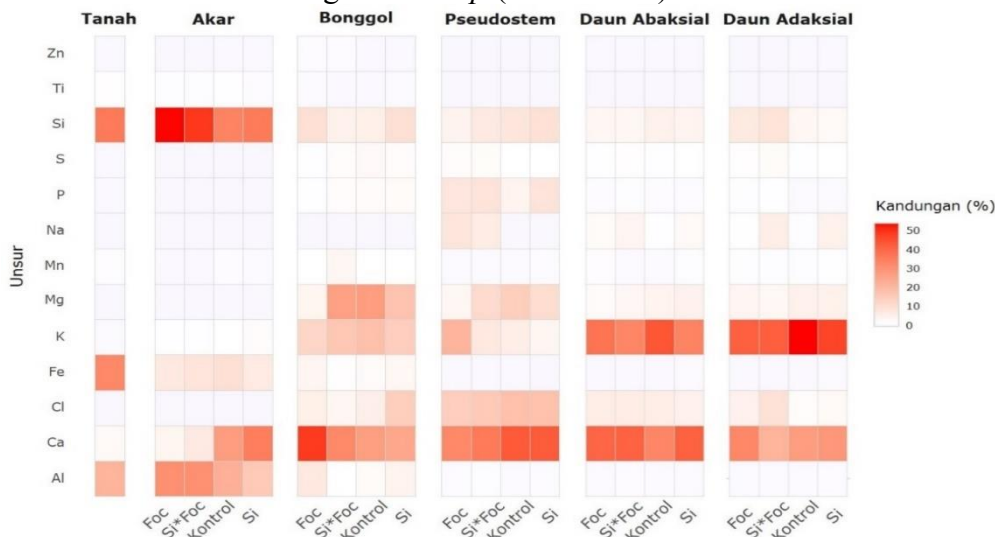


Gambar 5. 1 Konsentrasi dan distribusi Si pada organ tanaman yang berbeda pada setiap perlakuan. Distribusi kandungan Si pada setiap organ (A). Distribusi kandungan Si antara akar dan tajuk (B). Pemetaan spasial Si pada organ yang berbeda pada setiap perlakuan (C).

5.3.2. Kandungan Unsur Hara Lain di Jaringan Tanaman

Melengkapi analisis kandungan Si dengan X-ray Fluorescence (XRF) di berbagai jaringan tanaman, dilakukan pula analisis unsur hara lain yang terdeteksi. Terdapat 12 unsur hara lain (selain Si) yang terdeteksi pada berbagai organ yang dianalisis. Hasil deteksi kandungan hara pada setiap

perlakuan dan organ disajikan pada Tabel 6.1. Kemudian, keseluruhan data tersebut divisualisasi dengan *heatmap* (Gambar 5.2).



Gambar 5. 2 *Heatmap* serapan hara dari berbagai organ dan perlakuan yang diberikan.

Berdasarkan heatmap, terlihat adanya variasi distribusi unsur antar jaringan dan perlakuan. Unsur silikon (Si) tetap menunjukkan akumulasi dominan di jaringan akar, terutama pada perlakuan pemberian Si baik tunggal maupun kombinasi dengan infeksi Foc (Si*Foc). Pola distribusi ini menguatkan peran akar sebagai organ utama penyerapan Si. Penyemprotan foliar juga menunjukkan efek yang lebih terlihat pada permukaan adaksial daun.

Selain Si, unsur-unsur lain seperti kalsium (Ca), magnesium (Mg), dan kalium (K) juga terdeteksi cukup tinggi di jaringan tajuk, khususnya daun. Menariknya, terdapat kecenderungan peningkatan kandungan K dan Ca pada daun abaksial dan adaksial setelah aplikasi Si, baik tunggal maupun pada kombinasi infeksi Foc. Pola ini mengindikasikan kemungkinan adanya peran Si dalam memodulasi distribusi unsur lain, terutama unsur yang berperan penting dalam keseimbangan ion, kestabilan dinding sel, dan respon fisiologis tanaman terhadap cekaman. Di jaringan pseudostem dan bonggol, unsur Ca, Mg, dan K juga menunjukkan variasi konsentrasi antar perlakuan. Sementara unsur mikro seperti besi (Fe), mangan (Mn), dan seng (Zn) terdeteksi dalam konsentrasi relatif rendah, namun tetap menunjukkan pola fluktuatif yang potensial berkaitan dengan cekaman biotik dan peran Si. Secara umum, data serapan unsur jaringan menunjukkan bahwa aplikasi Si tidak hanya mempengaruhi kandungan Si itu sendiri, tetapi juga berpotensi mengubah komposisi unsur lain di berbagai jaringan tanaman, baik sebagai respon adaptif terhadap cekaman maupun sebagai bagian dari penguatan sistem pertahanan tanaman.

5.3.3. Rasio Unsur sebagai Indikator Dinamika Fisiologis Tanaman

Selain dari konsentrasi tiap unsur tunggal, rasio antar unsur mampu memberikan gambaran cerminan kondisi fisiologis dan dinamika yang terjadi pada setiap perlakuan. Beberapa rasio unsur yang bisa memberikan informasi tertentu disajikan pada Tabel 5.1.

Tabel 5. 1 Rasio hara yang mampu memberi gambaran dinamika hara tanaman

Jaringan	Perlakuan	Ca:Mg	Ca:K	Si:Ca	Si:K	Fe:Mn	Fe:Zn
Daun	Kontrol	5.93	0.63	0.15	0.09	0.34	1.77
Daun	Foc	10.32	0.93	0.15	0.14	0.25	2.11
Daun	Si	6.69	0.87	0.12	0.10	0.36	2.31
Daun	Si*Foc	8.45	0.84	0.21	0.17	0.29	2.22
Pseudostem	Kontrol	2.92	6.60	0.20	1.31	0.22	130.00
Pseudostem	Foc	8.58	1.52	0.15	0.23	0.26	160.00
Pseudostem	Si	3.91	9.57	0.23	2.24	0.13	110.00
Pseudostem	Si*Foc	3.18	4.62	0.20	0.93	0.25	130.00
Bonggol	Kontrol	0.99	1.48	0.21	0.32	1.54	8.81
Bonggol	Foc	10.61	3.90	0.21	0.81	2.50	5.08
Bonggol	Si	1.40	1.68	0.41	0.68	2.06	15.16
Bonggol	Si*Foc	1.22	1.97	0.17	0.33	0.49	2.41
Akar	Kontrol	2805.00	16.90	1.23	20.72	12.01	29.51
Akar	Foc	459.00	3.17	11.71	37.06	51.73	129.33
Akar	Si	3585.00	14.00	1.01	14.16	10.35	22.27
Akar	Si*Foc	739.00	4.93	6.71	33.07	31.57	110.50

Rasio Ca:Mg dapat digunakan untuk melihat proporsi penguatan struktural dinding sel dan aktivitas metabolik. Rasio Ca:Mg yang sangat tinggi di akar tanaman kontrol dan perlakuan Si menunjukkan dominasi unsur Ca sebagai penyusun dinding sel. Hal ini mencerminkan kondisi struktural yang stabil, disamping juga organ akar tidak mengandung klorofil yang mengandung Mg. Namun, infeksi Foc membuat rasio ini menurun tajam, mengindikasikan pelemahan struktur dan peningkatan aktivitas metabolik, seiring naiknya kebutuhan Mg sebagai kofaktor berbagai enzim. Di sisi lain, rasio Ca:Mg yang meningkat pada bonggol dan daun selama infeksi menunjukkan penguatan struktur sistemik sebagai bentuk pertahanan jarak jauh.

Rasio Si:Ca dan Si:K menjadi indikator penguatan struktural sel dan keseimbangan ion oleh Si. Rasio Si:Ca dan Si:K yang jauh lebih tinggi di akar pada perlakuan Foc dan Si*Foc (hingga >11 untuk Si:Ca dan >30 untuk Si:K) menunjukkan bahwa Si berperan aktif sebagai unsur penguat jaringan, berkontribusi pada pengurangan ketergantungan terhadap unsur struktural lain atau sebagai pelapis mekanik terhadap kerusakan.

Rasio Fe:Mn dan Fe:Zn dapat menjadi indikator dalam respon redoks dan cekaman oksidatif. Peningkatan rasio Fe:Mn dan Fe:Zn selama infeksi menunjukkan terjadinya respon oksidatif atau redoks cekaman akibat infeksi. Penurunan rasio ini setelah aplikasi Si menunjukkan bahwa Si berkontribusi

dalam mengatur kembali keseimbangan redoks, memperkuat pertahanan seluler terhadap kerusakan oksidatif.

5.4. Pembahasan

Hasil analisis kandungan unsur menggunakan XRF menunjukkan bahwa aplikasi Si (dengan maupun tanpa infeksi Foc) meningkatkan akumulasi Si, terutama di akar dan daun (Gambar 5.1 dan 5.2). Akar sebagai organ utama serapan nutrisi, menunjukkan akumulasi Si tertinggi, disusul oleh daun, terutama permukaan adaksial yang menerima aplikasi foliar secara langsung. Distribusi ini menjadi bukti bahwa pemberian Si melalui penyiraman dan penyemprotan foliar efektif untuk memberikan efek sistemik seluruh bagian tanaman. Temuan ini sejalan dengan laporan Remus-Borel *et al.* (2005), bahwa setelah diserap oleh akar, Si dapat didistribusikan secara apoplas dan disimpan dalam bentuk silika terpolimerisasi di dinding sel.

Peningkatan akumulasi Si yang besar pada akar dengan perlakuan Si*Foc menunjukkan indikasi bahwa tanaman memaksimalkan serapan Si sebagai mekanisme adaptif menghadapi infeksi patogen. Penguatan sel oleh Si di jaringan akar ini juga mendukung pengamatan histologis sebelumnya yang menunjukkan struktur akar yang lebih kompak dan berkurangnya aerenkim akibat infeksi. Efek protektif Si juga tercermin dalam profil ekspresi *RNA-seq* sebelumnya yang menunjukkan peningkatan fungsi gen terkait penguatan dinding sel dan perkembangan struktur anatomi pada perlakuan Si*Foc. Ini menjadi bukti bahwa Si tidak hanya terakumulasi secara fisik, tetapi juga mengaktivasi lintasan molekuler pertahanan tanaman.

Selain perubahan kandungan Si, suplementasi Si juga mempengaruhi distribusi unsur hara makro lain seperti Ca, Mg, dan K. Pada daun, terjadi peningkatan kadar Ca dan K setelah pemberian Si, menunjukkan bahwa Si mungkin berperan dalam memodulasi keseimbangan ionik dan menjaga integritas membran serta dinding sel selama kondisi cekaman (Shi *et al.* 2018; Ali *et al.* 2020). Kandungan Ca dan K yang lebih tinggi di daun juga mendukung fungsi fisiologis seperti optimalisasi turgor sel maupun stabilitas enzim.

Di jaringan pseudostem, meskipun akumulasi unsur tidak setinggi pada daun dan akar, tetap terjadi variasi antar perlakuan. Unsur mikro seperti Fe, Mn, dan Zn menunjukkan pola fluktuatif yang mencerminkan kemungkinan keterlibatan unsur tersebut dalam cekaman redoks. Data menunjukkan rasio Fe:Mn dan Fe:Zn pada perlakuan infeksi Foc, menurun pada perlakuan Si*Foc (Tabel 5.1). Hal ini menunjukkan bahwa infeksi menyebabkan tekanan oksidatif yang memicu redistribusi logam transisi, namun efek ini dapat diredam dengan suplementasi Si. Temuan ini sekaligus membuktikan peningkatan ekspresi fungsi enzim antioksidan pada perlakuan Si*Foc hasil RNAseq, yang menggambarkan penguatan sistem redoks internal sebagai bagian dari pertahanan (Nikolić *et al.* 2023).

Dari rasio antar unsur, informasi fisiologis tanaman menjadi lebih tergambar. Rasio Ca:Mg yang sangat tinggi di akar tanaman kontrol dan perlakuan Si menunjukkan struktur sel akar yang kokoh, dengan metabolisme rendah. Namun pada perlakuan Foc, rasio ini jatuh hingga hampir 7 kali lipat (Tabel 5.1), mencerminkan meningkatnya aktivitas metabolik akibat infeksi dan melemahnya dinding sel akibat peningkatan kebutuhan Mg sebagai kofaktor enzimatis. Di sisi lain, peningkatan rasio Ca:Mg pada daun dan bonggol selama infeksi menunjukkan respons sistemik tanaman yang mencoba memperkuat struktur di bagian tajuk sebagai respon pertahanan sekunder.

Rasio Si:Ca dan Si:K di akar juga sangat tinggi pada perlakuan Foc dan Si*Foc (Tabel 5.1), menunjukkan peran Si sebagai unsur pelapis tambahan untuk struktur sel, memperkuat dinding sel terhadap penetrasi patogen. Laporan terbaru Sheng *et al.* (2024) juga menunjukkan bahwa Si dapat berperan seperti boron, memperkuat dinding sel melalui ikatan silang dengan pektin dan hemiselulosa. Penurunan rasio Fe:Mn dan Fe:Zn pada akar setelah aplikasi Si menandakan kembalinya keseimbangan redoks, yang menunjukkan tekanan oksidatif yang diinduksi Foc melalui ROS berhasil ditekan. Hal ini sesuai dengan penguatan jaringan akar yang terlihat melalui analisis anatomi sebelumnya.

Secara keseluruhan, data XRF ini memperkuat hipotesis utama dalam penelitian bahwa Si tidak hanya bertindak sebagai unsur pelindung struktural, tetapi juga memodulasi respon fisiologis dan molekuler tanaman secara sistemik. Integrasi antara akumulasi unsur, ekspresi genetik, dan perubahan morfologi memberikan bukti kuat bahwa Si merupakan komponen penting dalam sistem pertahanan tanaman pisang terhadap infeksi Foc, baik melalui jalur fisik, kimiawi, maupun regulasi genetik.

5.5. Simpulan

Analisis unsur hara menggunakan XRF menunjukkan bahwa aplikasi Si (dengan dan tanpa infeksi Foc), meningkatkan akumulasi Si terutama di akar dan daun. Pemberian Si juga menyebabkan perubahan distribusi unsur lain seperti Ca, Mg, K, Fe, Mn, dan Zn, yang mencerminkan adanya penyesuaian fisiologis terhadap cekaman serta kebutuhan struktural. Rasio antar unsur, seperti Ca:Mg, Si:Ca, Si:K, Fe:Mn, dan Fe:Zn, memberikan bukti tambahan bahwa Si berperan dalam memperkuat jaringan, menstabilkan dinding sel, serta menyeimbangkan kondisi redoks selama infeksi. Aplikasi Si tidak hanya mempengaruhi serapan unsur secara langsung, tetapi juga menginisiasi berbagai respons adaptif yang memperkuat sistem pertahanan tanaman secara menyeluruh.

VI RESPON MORFO-ANATOMI PISANG TERHADAP SUPLEMENTASI SILIKON DAN INFEKSI *FOC*

6.1. Pendahuluan

Tanaman pisang (*Musa* spp.) merupakan salah satu komoditas buah tropis utama yang memiliki peran penting sebagai sumber pangan sekaligus pendapatan jutaan orang di berbagai negara. Namun, produktivitas pisang saat ini terancam oleh penyakit layu *Fusarium* yang disebabkan oleh *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc). Patogen ini menginfeksi melalui sistem perakaran dan berkembang di jaringan pembuluh tanaman (khususnya xilem), menyebabkan gangguan transportasi air dan nutrisi. Salah satu dampak infeksi Foc yang paling mudah diamati adalah terhambatnya pertumbuhan tanaman, ditunjukkan oleh penurunan tinggi tanaman, ukuran daun, menguningnya daun, kelayuan tajuk, hingga akhirnya menyebabkan kematian (Ploetz 2015; Zhou *et al.* 2023).

Selain perubahan morfologi yang kasat mata, infeksi Foc juga memicu kerusakan struktural pada jaringan dalam tanaman, khususnya pada sistem perakaran dan jaringan vaskular. Jaringan korteks dan epidermis akar merupakan lapisan pertama yang rentan mengalami degradasi, sehingga melemahkan pertahanan fisik tanaman dan memudahkan penetrasi patogen ke jaringan pembuluh (Li *et al.*, 2017). Kondisi ini tidak hanya mempercepat perkembangan penyakit tetapi juga mengurangi kemampuan akar dalam menyuplai air dan hara ke bagian tajuk, sehingga berdampak negatif terhadap pertumbuhan dan kesehatan tanaman secara keseluruhan.

Upaya meningkatkan ketahanan tanaman terhadap Foc salah satunya adalah melalui suplementasi silikon (Si). Meskipun bukan unsur esensial, Si telah dilaporkan berperan dalam meningkatkan pertahanan tanaman melalui penguatan dinding sel, akumulasi silika di jaringan luar tanaman, serta regulasi lintasan hormonal yang berhubungan dengan sistem pertahanan (Wang *et al.* 2017). Pada tanaman pisang, Si diketahui terakumulasi di epidermis dan jaringan korteks, sehingga berpotensi menjadi penghalang awal terhadap invasi patogen. Selain itu, suplementasi Si juga dapat memengaruhi respon fisiologis tanaman, seperti efisiensi transpor air, produksi metabolit pertahanan, dan stabilitas struktur jaringan.

Penelitian ini dilakukan untuk mengevaluasi peran suplementasi Si terhadap respon pertumbuhan, struktur anatomi akar, dan fisiologi tanaman pisang saat mengalami infeksi Foc. Pengamatan mencakup parameter morfologi seperti pertambahan tinggi, diameter batang, dan ukuran daun, hingga evaluasi struktur jaringan akar dan bonggol yang berkaitan dengan tingkat kerusakan akibat patogen. Dengan memahami respon tanaman secara terintegrasi, diharapkan diperoleh gambaran lebih komprehensif mengenai mekanisme proteksi oleh Si dalam meningkatkan ketahanan pisang terhadap layu *Fusarium*.

6.2. Bahan dan Metode

6.2.1. Desain Penelitian

Penelitian ini dilakukan di Laboratorium Fisiologi dan Genetika Tumbuhan, Laboratorium Mikologi, dan rumah kaca Departemen Biologi, IPB University. Bahan tanaman yang digunakan adalah anakan pisang Cavendish S99 (AAA) berumur lima bulan yang diperoleh dari kultur jaringan SEAMEO BIOTROP. Isolat *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* ras tropis 4 (Foc TR4) (nomor aksesori F822/Indo8) diperoleh dari InaCC, BRIN (Maryani *et al.* 2019). Detil setting penelitian sama seperti pada Bab 3.

6.2.2. Pengamatan Morfologi

Pengamatan morfologi diamati sampai umur 90 hari setelah infeksi. Parameter yang diukur meliputi peningkatan tinggi tanaman, peningkatan diameter pseudostem, panjang dan lebar daun, rasio panjang:lebar daun, bobot segar dan kering tajuk dan akar, serta rasio akar:tajuk. Nilai pertambahan tinggi dan diameter dilakukan dengan menghitung menggunakan rumus = $(\text{selisih } H_{90} - H_0) / H_0 \times 100\%$. Dimensi daun diukur menggunakan perangkat lunak *ImageJ*. Kandungan klorofil diperkirakan dari tingkat kehijauan daun menggunakan alat ukur klorofil SPAD (SPAD-520Plus™, Konica Minolta®, Jepang), dan pembacaan dilakukan pada semua ulangan untuk setiap daun. Data yang memiliki koefisien keragaman diatas 30% ditransformasi dengan fungsi Log10.

6.2.3. Pengamatan Lesi Bonggol

Analisis lesi bonggol dilakukan pada tanaman dengan umur 12 bulan setelah infeksi untuk memastikan kerusakan jaringan telah terjadi akibat infeksi. Bonggol utama diberi identitas sebagai bonggol Generasi-0 (G0), sedangkan bonggol anakan disebut sebagai bonggol Generasi-1 (G1). Bonggol G0 dan G1 diukur tingkat lesinya. Setelah tanah dibersihkan, setiap bonggol dipotong secara melintang dengan ketebalan yang seragam dan didokumentasikan. Dari setiap bonggol, dipotong serial menjadi kurang lebih 10 irisan. Selanjutnya gambar dianalisis menggunakan *ImageJ*. Persentase area lesi dihitung sebagai proporsi area lesi terhadap luas total penampang bonggol dari setiap irisan, dengan rumus = $\text{luas lesi} / \text{luas penampang bonggol} \times 100\%$. Rata-rata persentase lesi dihitung untuk setiap perlakuan.

6.2.4. Pengamatan Morfologi Akar dan Aerenkim

Morfologi dan anatomi akar pada tanaman juga diamati pada 12 bulan setelah infeksi untuk memastikan memang infeksi sudah memberikan efek. Setelah dicabut, akar difiksasi dalam etanol 70% hingga saat pengamatan. Untuk pengamatan morfologi, akar yang telah difiksasi didehidrasi kembali dalam akuades selama 1 jam, kemudian baru diwarnai dengan larutan safranin 1% (b/v) selama 10 menit. Selanjutnya akar diamati menggunakan mikroskop stereo digital (Edge Plus™ AM8917, Dino Lite®, Indonesia).

Pengamatan anatomi difokuskan pada zona pendewasaan akar (1–2 cm dari ujung akar). Akar yang diawetkan dipotong setebal 15 μm menggunakan mikrotom geser GSL1 (WSL, Swiss), kemudian diwarnai dengan safranin 1%

(b/v) selama 1 menit, dibilas, dan di-mounting menggunakan gliserol 30% (v/v). Potongan akar diamati menggunakan mikroskop cahaya Olympus® CX33 (Jepang) yang dilengkapi dengan kamera Indomicro® XCAM-1080PHA (Indonesia) pada pembesaran 40×. Analisis gambar untuk mengukur area aerenkim dan total area akar dilakukan dengan *ImageJ*. Luas aerenkim dihitung dari proporsi luas area total aerenkim terhadap total area penampang melintang akar (Hidayati *et al.* 2018), sesuai rumus = luas total aerenkim/luas penampang akar x 100%. Rata-rata persentase area aerenkim dihitung untuk setiap perlakuan.

6.2.5. Analisis Statistik dan Visualisasi Data

Data untuk setiap parameter dirata-rata berdasarkan perlakuan dan dianalisis signifikansinya menggunakan ANOVA satu arah (*one-way ANOVA*) di MS Excel dengan bantuan *add-in* Data Analysis Toolpak VBA. Jika terdapat perbedaan yang signifikan, dilakukan uji lanjut Tukey pada tingkat signifikansi $\alpha = 0.05$. Analisis multivariat seperti *heatmap*, clustering hirarkis, dan PCA *bi-plot* dilakukan menggunakan R Studio (versi 4.4.1) dan Orange Data Mining (versi 3.37.0).

6.3. Hasil

6.3.1. Pengamatan Morfologi

Hasil pengamatan morfologi selama 90 hari pengamatan disajikan pada Tabel 6.1, sementara penampilan visualnya pada Gambar 6.1. Perlakuan Foc secara nyata menurunkan pertambahan tinggi tanaman, lebar daun, dan klorofil dibandingkan kontrol. Namun perlakuan Si*Foc masih belum memperlihatkan perbedaan signifikan dibandingkan perlakuan infeksi tanpa Si (perlakuan Foc), meskipun menunjukkan kecenderungan yang sedikit lebih baik. Hal yang sama juga teramati pada data biomassa segar maupun kering (Tabel 6.2 dan 6.3), meskipun memang terlihat pola yang sama akibat infeksi dan perlakuan Si. Hal ini ditambah juga sampel untuk pengukuran biomassa yang juga sangat terbatas. Dengan demikian, parameter morfologi saja masih belum mampu secara tegas menunjukkan peran Si dalam memitigasi serangan Foc. Perlu penguatan dari pengamatan yang lebih presisi seperti anatomi dan pengujian molekuler.

Tabel 6. 1 Parameter pertumbuhan pada tiap perlakuan

Perlakuan	Pertambahan Tinggi, PT (%) [*]	Pertambahan Diameter,DT (%) [*]	Panjang daun, PD (cm) [*]	Lebar daun, LD (cm) [*]	Rasio P:L daun (RPL)	Klorofil (Skor SPAD)
Kontrol	1.76 a	1.64 a	1.48 a	1.21 ab	1.88 bc	49.94 a
Foc	1.54 b	1.60 a	1.41 a	1.11 c	2.04 ab	44.30 c
Si	1.69 ab	1.64 a	1.47 a	1.19 a	1.93 ab	48.55 ab
Si*Foc	1.58 b	1.54 a	1.43 a	1.12 bc	2.07 a	44.90 bc

Data menunjukkan nilai mean dari jumlah sampel yang bervariasi (PT=10, DT=10, PD=30, LD=30, RPL=30, klorofil=10). Notasi huruf yang berbeda menunjukkan perbedaan signifikan berdasarkan uji lanjut Tukey ($p < 0.05$). Tanda * menunjukkan data yang ditransformasi dalam fungsi Log karena nilai Koefisien keragaman diatas 30%

Tabel 6. 2 Biomassa basah tanaman tiap perlakuan

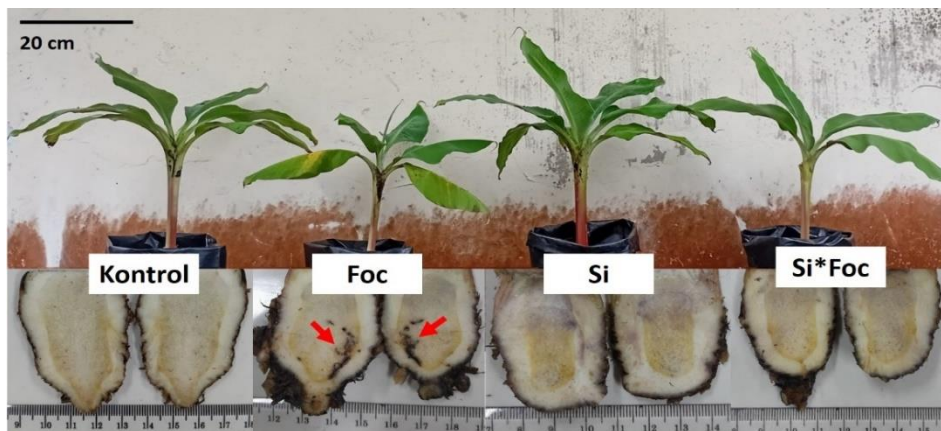
Perlakuan	Bobot Basah Tajuk, BBT (gr)	Bobot Basah Akar, BBA (gr)	Bobot Basah Total, BBT (gr)	Rasio akar:tajuk, Basah (RATB)
Kontrol	105,13	138,51	243,64	1,46
Foc	68,35	118,01	186,35	1,77
Si	99,81	171,7	271,51	1,72
Si*Foc	71,95	141,6	213,55	1,97

Data menunjukkan nilai mean dari sampel n=2. Seluruh perlakuan tidak menunjukkan perbedaan signifikan ($p < 0.05$).

Tabel 6. 3 Biomassa kering tanaman tiap perlakuan

Perlakuan	Bobot Kering Tajuk, BKT (gr)	Bobot Kering Akar, BKA (gr)	Bobot Kering Total, BKT (gr)	Rasio akar:tajuk kering (RATK)
Kontrol	15,12	21,22	36,34	1,43
Foc	10,51	19,94	30,44	2,07
Si	12,69	22,88	35,57	1,81
Si*Foc	10,43	22,03	32,46	2,13

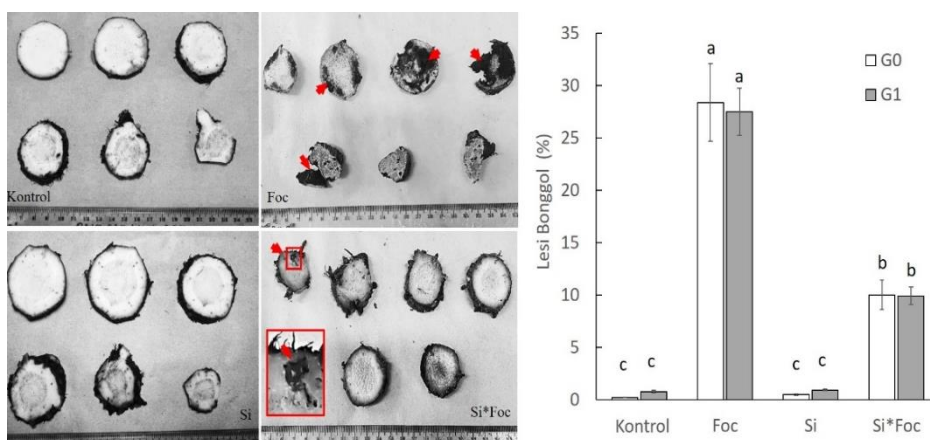
Data menunjukkan nilai mean dari sampel n=2. Seluruh perlakuan tidak menunjukkan perbedaan signifikan ($p < 0.05$).



Gambar 6. 1 Penampikan visual perwakilan tanaman untuk setiap perlakuan pada hari ke 90 pasca infeksi. Tampak perlakuan infeksi (Foc) menunjukkan area lesi pada irisan longitudinal bonggol (panah merah).

6.3.2. Lesi Bonggol

Bonggol pisang pada 12 bulan pasca infeksi menunjukkan kerusakan jaringan yang tampak jelas akibat infeksi *Foc*, yang ditunjukkan oleh area nekrotik yang luas (Gambar 6.2, panel kiri, tanda panah merah). Kerusakan lebih jelas terlihat jika dibandingkan dengan irisan longitudinal di hari ke 90 (Gambar 6.1). Kerusakan ini konsisten pada irisan melintang serial dari seluruh bonggol yang diamati.



Gambar 6. 2 Profil lesi bonggol dari tiap perlakuan. Irisan melintang bonggol menunjukkan jaringan nekrotik (panah merah) pada perlakuan infeksi, dengan nilai yang lebih rendah pada suplementasi Si, baik pada bonggol utama maupun anakan.

Data histologi ini kemudian dikonfirmasi melalui perhitungan kuantitatif menggunakan ImageJ. Persentase area lesi pada bonggol meningkat secara signifikan akibat infeksi Foc, baik pada bonggol utama (G0) maupun bonggol anakan (G1), dengan rata-rata mencapai hampir 30% (Gambar 6.2, panel kanan). Sebaliknya, suplementasi silikon sebelum infeksi Foc (Si*Foc) menghasilkan tingkat keparahan lesi yang jauh lebih rendah, dengan rata-rata hanya sekitar 10% pada kedua generasi bonggol tersebut.

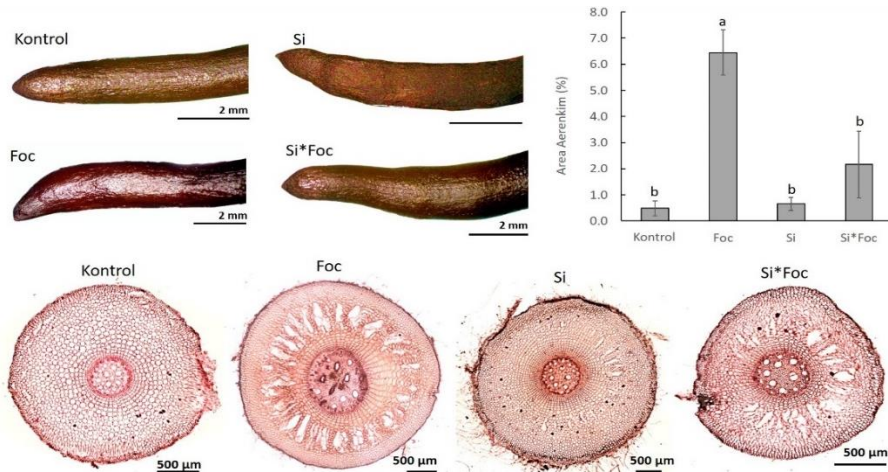
6.3.3. Morfologi Ujung Akar dan Aerenkim

Morfologi ujung akar secara visual menunjukkan perbedaan antara kontrol dan perlakuan lainnya (Gambar 6.3, panel kiri atas). Ujung akar perlakuan kontrol terlihat proporsional dan lebih berisi di bagian zona pembelahan akarnya. Berbeda dengan ketiga perlakuan lainnya yang menunjukkan penyempitan sebelum bagian tudung akar. Kondisi ini menunjukkan bahwa ada penghambatan pertumbuhan sel di zona pembelahan akibat pemberian Si, dan lebih parah pada perlakuan infeksi tanpa Si.

Dampak kerusakan akar kemudian dikonfirmasi melalui pengamatan anatomi pada zona pendewasaan akar. Pengamatan anatomi menunjukkan banyak terbentuk aerenkim pada akar perlakuan Foc. Hal ini mengindikasikan bahwa ada respons tanaman terhadap infeksi (Gambar 6.3, panel bawah). Pada akar yang tidak terinfeksi (kontrol dan perlakuan Si), jaringan korteks tampak normal, dengan ruang antar sel dan aerenkim yang kecil. Suplementasi silikon menghambat pembentukan aerenkim lebih luas pada jaringan tanaman yang terinfeksi Foc (Si*Foc), dengan struktur korteks yang lebih padat dan aerenkim yang lebih sedikit.

Secara kuantitatif infeksi Foc menyebabkan peningkatan signifikan pada luas area aerenkim (6.45%), namun perlakuan Si*Foc mampu

menurunkan area tersebut dan menjadi sebesar 2.17%. Hasil ini menunjukkan bahwa ketahanan jaringan akar pada tanaman yang diberi perlakuan silikon meningkat, ditandai dengan lebih sedikitnya aerenkim yang terbentuk. Perlakuan Si (tanpa infeksi) menunjukkan ada penyesuaian yang dilakukan oleh tanaman sebagai bentuk persiapan menghadapi cekaman.



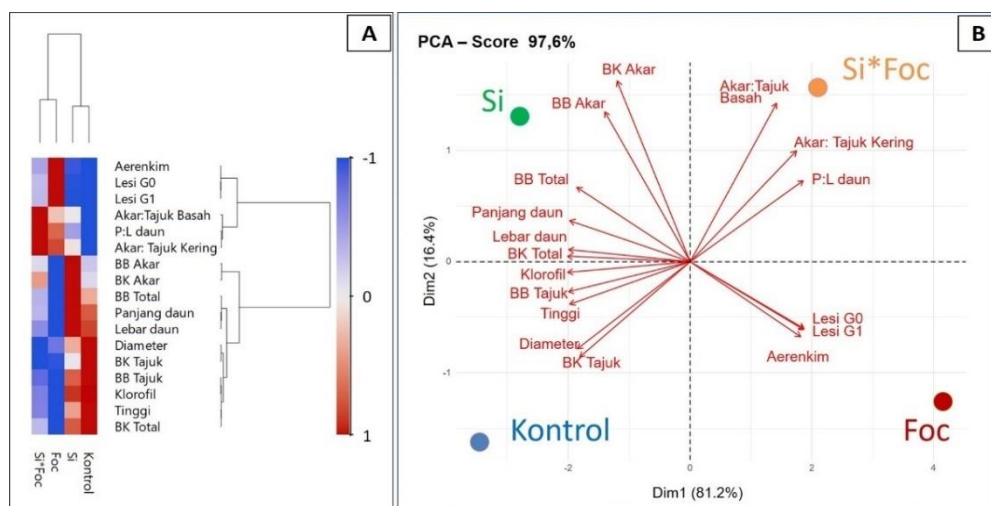
Gambar 6. 3 Morfologi akar, anatomi, dan kuantifikasi area aerenkim. Pembentukan aerenkim yang signifikan serta gangguan struktur korteks diamati pada akar yang terinfeksi Foc. Sementara, perlakuan Si*Foc mampu menekan gangguan korteks dan menghambat pembentukan aerenkim secara lebih efektif. Nilai pada grafik merupakan nilai mean $\pm$ SE (n=4). Notasi huruf yang berbeda menunjukkan perbedaan nyata antar perlakuan berdasarkan uji lanjut Tukey ($p < 0.05$).

6.3.4. Analisis Multivariat Fenotipe

Untuk memperoleh gambaran menyeluruh mengenai respons morfologi, anatomi, dan fisiologi tanaman pisang terhadap infeksi Foc dan perlakuan Si, dilakukan analisis multivariat berbasis heatmap, klusterisasi hierarkis, dan principal component analysis (PCA)-biplot. Plot heatmap dan klusterisasi hirarkis secara tegas memisahkan kelompok perlakuan tanpa infeksi (kontrol dan Si) dengan perlakuan infeksi (Foc dan Si*Foc) (Gambar 6. 4. A). Hal ini menunjukkan bahwa faktor infeksi lebih memberikan peluang untuk memberi respon tanaman yang berbeda dibandingkan Si. Asumsi ini terkonfirmasi juga melalui PCA yang membagi keempat perlakuan pada kuadran yang berbeda, dengan nilai dimensi 1 yang sangat dominan (bobot 81.2%) dibandingkan dimensi 2 (bobot 16.4%). Dimensi 1 dapat didefinisikan sebagai pemisah cluster akibat infeksi, sementara Dimensi 2 adalah pemisah cluster akibat suplementasi Si (Gambar 6. 4. B).

Untuk menginterpretasikan kontribusi masing-masing variabel terhadap pemisahan antar perlakuan pada kuadran yang berbeda, dilakukan analisis bi-plot (Gambar 6.4.B, tanda panah). Perlakuan Foc menunjukkan korelasi tinggi dengan keparahan lesi (G0, G1), dan pembentukan aerenkim,

yang mendukung karakter fenotipe tercekam akibat Foc. Perlakuan Si*Foc terletak dekat dengan variabel rasio akar:tajuk dan rasio panjang:lebar daun, yang menunjukkan respon adaptif akibat kombinasi Si dan Foc. Secara umum, analisis multivariat ini mengonfirmasi bahwa suplementasi silikon tidak hanya meredakan kerusakan akibat infeksi Foc, tetapi juga meningkatkan adaptasi tanaman sehingga tanaman tidak terlalu terganggu akibat infeksi.



Gambar 6. 4 Analisis multivariat yang menggabungkan variabel fenotipe dan anatomi pada perlakuan infeksi Foc dan suplementasi Si. Heatmap dengan klusterisasi hierarkis dari seluruh variabel. Warna merah menunjukkan nilai yang lebih tinggi, sedangkan warna biru menunjukkan nilai yang lebih rendah (A). PCA biplot menggunakan seluruh parameter untuk menggambarkan hubungan antar perlakuan (B).

6.4. Pembahasan

Secara morfologi, aplikasi Si masih belum menunjukkan dampak yang signifikan secara statistik dalam mengurangi hambatan pertumbuhan tanaman akibat infeksi Foc (Tabel 6.1 sampai 6.3), meskipun terlihat ada kecenderungan sedikit perbaikan saat ada suplementasi Si. Tanaman yang diinokulasi Foc menunjukkan penurunan pertumbuhan tinggi tanaman, lebar daun, serta klorofil dibandingkan kontrol, mengindikasikan cekaman fisiologis yang signifikan. Pemberian Si secara tunggal memang tidak berpengaruh pada tinggi tanaman secara signifikan dibandingkan kontrol, namun mampu mempertahankan nilai pertumbuhan yang lebih tinggi dibandingkan perlakuan Foc saja. Hal ini menunjukkan indikasi Si berperan dalam mitigasi cekaman dan mempertahankan status pertumbuhan tanaman saat berada di bawah tekanan patogen (Luyckx *et al.* 2017; Etesami dan Jeong 2018), meskipun dalam pengamatan ini masih belum tegas dan perlu dikonfirmasi data lainnya.

Aplikasi Si juga menunjukkan kecenderungan terhadap perubahan morfologi adaptif tanaman, seperti tercermin pada perubahan rasio panjang terhadap lebar daun dan rasio biomassa akar terhadap tajuk. Tanaman

menunjukkan kecenderungan menyempitkan daun sebagai bentuk mekanisme adaptasi pertumbuhan akibat infeksi Foc. Infeksi Foc menyebabkan tanaman mengalami kondisi layu. Pengurangan luas area daun dapat menjadi upaya tanaman untuk mengurangi kehilangan air melalui transpirasi yang terjadi. Rasio biomassa akar:tajuk (baik segar maupun kering) juga cenderung meningkat pada perlakuan Foc dan Si*Foc, dengan nilai tertinggi pada Si*Foc untuk bobot kering (sebesar 2.13). Hal ini menunjukkan ada peningkatan alokasi biomassa ke bagian akar. Perubahan ini menunjukkan kecenderungan alokasi sumber daya untuk pertumbuhan akar dan perpanjangan daun untuk mempertahankan penyerapan air dan nutrisi dalam kondisi cekaman, sebagaimana juga dilaporkan pada spesies lain (Ma *et al.* 2011; Hou *et al.* 2023). Peningkatan biomassa akar pada tanaman yang diberi Si, terutama di bawah infeksi Foc, mendukung bahwa Si berkontribusi dalam menjaga pertumbuhan akar selama infeksi (Fortunato *et al.* 2015).

Walaupun pemberian Si, terutama dalam perlakuan Si*Foc, belum sepenuhnya mampu memulihkan kondisi tanaman secara signifikan berdasarkan statistik dari parameter morfologi yang diamati, kecenderungan efek protektif masih menunjukkan indikasi. Penampakan morfologi tanaman merupakan hasil akhir dari berbagai proses adaptif kompleks, dan tidak terlihatnya perbedaan signifikan pada tingkat morfologi tidak langsung membuat kesimpulan tidak ada pengaruh yang diberikan. Peran Si dalam mempertahankan pertumbuhan sistem perakaran, kemungkinan berkaitan dengan penguatan struktur jaringan, peningkatan kapasitas antioksidan, serta pengaturan hormonal. Hal ini mendukung peran penting Si dalam menyeimbangkan pertumbuhan dan mekanisme pertahanan tanaman terhadap cekaman biotik (van Bockhaven *et al.* 2012; Peng *et al.* 2023).

Deteksi lesi pada jaringan bonggol menunjukkan adanya degradasi jaringan yang luas akibat infeksi Foc, yang ditandai oleh munculnya jaringan nekrotik berwarna hitam. Gejala-gejala ini berkurang secara nyata pada tanaman yang diberi perlakuan silikon (Si) (Gambar 6.2). Hal ini memperkuat studi sebelumnya yang menunjukkan bahwa aplikasi Si secara efektif dapat mengurangi kolonisasi Foc pada pisang dan menekan pembentukan jaringan nekrotik (Fortunato *et al.* 2015; Verma *et al.* 2024). Perlakuan Si mampu menghambat perluasan kerusakan bonggol melalui mekanisme pertahanan struktural dan kimia, seperti lignifikasi, deposisi senyawa pertahanan, atau penguatan dinding sel, sehingga mampu membatasi penyebaran patogen.

Sejalan dengan pengurangan lesi pada bagian bonggol, pengamatan anatomi pada akar juga mendukung peran protektif Si. Disintegrasi jaringan korteks dan terbentuknya aerenkim yang lebih banyak teramati pada tanaman yang terinfeksi Foc, mencerminkan adanya cekaman jaringan dan kondisi hipoksia. Pembentukan aerenkim di jaringan korteks juga dapat terjadi akibat akumulasi *Reactive Oxygen Species* (ROS) yang dipicu oleh etilen-sebagai salah satu hormon cekaman. Kondisi ini mengaktifkan kematian sel di bawah kondisi hipoksia karena berkurangnya konsentrasi oksigen akibat

penyumbatan jaringan pembuluh oleh Foc. Namun, pada tanaman dengan perlakuan Si*Foc, kolonisasi oleh Foc terhambat sehingga luas aerenkim pada akar tanaman Si*Foc menurun (Gambar 6.3). Peningkatan kekuatan jaringan yang disuplai dengan Si kemungkinan disebabkan oleh lignifikasi atau deposisi kalosa (Liang *et al.* 2015; Etesami dan Jeong 2018). Persentase pembentukan aerenkim yang tinggi pada tanaman terinfeksi Foc dapat dikaitkan dengan kerusakan yang dimediasi patogen serta strategi tanaman inang untuk mempertahankan pertukaran gas di bawah kondisi cekaman (van Dongen *et al.* 2015). Penekanan pembentukan aerenkim pada tanaman yang diberi Si menunjukkan adanya homeostasis oksigen yang lebih baik dan tingkat kerusakan jaringan yang lebih rendah, sehingga menjadi bukti tambahan keterlibatan Si dalam pertahanan struktural.

Analisis multivariat melalui heatmap dan PCA (Gambar 6.4) memberikan gambaran komprehensif mengenai pengaruh infeksi Foc dan aplikasi Si terhadap berbagai parameter morfologis dan anatomi tanaman pisang. Heatmap menunjukkan bahwa perlakuan Foc sangat terkait dengan peningkatan parameter cekaman seperti lesi jaringan bonggol (G0 dan G1) serta pembentukan aerenkim, yang ditandai dengan warna merah intens. Sebaliknya, perlakuan kontrol dan Si lebih dominan pada parameter pertumbuhan seperti bobot segar dan kering, panjang dan lebar daun, serta kandungan klorofil. Kelompok perlakuan Si*Foc menunjukkan pola campuran, yang mencerminkan peran mitigasi cekaman oleh Si di bawah tekanan patogen.

PCA biplot menguatkan temuan tersebut dengan memisahkan perlakuan Foc secara ke sisi kanan bawah kuadran, berdekatan dengan parameter cekaman (lesi dan aerenkim), mengindikasikan kondisi tanaman yang mengalami tekanan berat. Di sisi lain, perlakuan kontrol dan Si terletak pada sisi berlawanan, berasosiasi kuat dengan parameter pertumbuhan. Menariknya, perlakuan Si*Foc terletak di kuadran kanan atas, berdekatan dengan variabel seperti rasio akar:tajuk, panjang daun, dan bobot akar, yang menandakan bahwa meskipun masih berada di bawah tekanan Foc, aplikasi Si berhasil mempertahankan pertumbuhan akar dan strategi adaptif tanaman untuk bertahan hidup.

6.5. Simpulan

Aplikasi silikon efektif mengurangi dampak negatif infeksi Foc pada tanaman pisang pada aspek anatomi. Si cenderung mempertahankan pertumbuhan vegetatif, meningkatkan rasio akar:tajuk, serta menekan pembentukan lesi dan aerenkim akibat infeksi. Perubahan morfologi dan anatomi menunjukkan respons adaptif tanaman terhadap cekaman, yang dimodulasi oleh Si melalui penguatan jaringan dan stabilisasi fisiologis. Analisis multivariat menunjukkan bahwa parameter pertumbuhan lebih terkait dengan kontrol dan Si, sementara Foc berasosiasi dengan cekaman jaringan.

VII. PEMBAHASAN UMUM

7.1. Integrasi bukti terkoordinasi dari molekul hingga fisiologis

Penelitian ini mengungkap bahwa aplikasi silikon (Si) memberikan efek perlindungan yang signifikan terhadap infeksi *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* (Foc) pada tanaman pisang melalui jalur yang kompleks dan terkoordinasi di berbagai tingkat biologis antara lain molekuler, anatomis, fisiologis, dan kimia jaringan. Pada tingkat molekuler, respons tanaman terhadap kombinasi perlakuan Si dan infeksi Foc menunjukkan pola ekspresi gen yang tidak seragam, melainkan selektif dan sesuai konteks. Di jaringan akar, aplikasi Si pada tanaman yang terinfeksi (Si*Foc) memicu peningkatan ekspresi beberapa gen utama seperti *EIN1*, *EIN3*, *ERF1*, *ERF2*, *PAL*, *AOS*, dan *ATP*. Gen-gen ini berperan dalam jalur pensinyalan etilen, fenilpropanoid, jasmonat, dan regulasi energi, menunjukkan adanya aktivasi respons pertahanan lokal yang kompleks namun terkoordinasi (Broekgaarden *et al.* 2015).

Ekspresi gen *AOS*, sebagai penanda aktivasi jalur jasmonat, tidak meningkat secara nyata pada perlakuan tunggal infeksi (Foc) maupun Si saja, namun justru meningkat tajam pada perlakuan kombinasi Si*Foc. Hal ini menunjukkan bahwa aplikasi Si dapat memperkuat jalur jasmonat secara sinergis saat tanaman menghadapi tekanan patogen (Ye *et al.* 2013). Sementara itu, ekspresi gen *PR4* menunjukkan lonjakan pada infeksi Foc, tetapi justru ditekan kembali pada perlakuan Si dan Si*Foc, mengindikasikan bahwa Si memiliki peran dalam menekan respons PR yang berlebihan dan mungkin bersifat merusak jika tidak diatur (Wang *et al.* 2017).

Di sisi lain, gen *WRKY33* menunjukkan pola penurunan bertahap dari kontrol ke perlakuan Si*Foc, yang mencerminkan kemungkinan adanya penyesuaian ulang mekanisme transkripsi selama respons terhadap infeksi dan keberadaan Si (Eulgem dan Somssich 2007). Ekspresi *CHI* dan *PIP*, dua gen yang berperan dalam transport air dan aktivitas hidrolitik, justru menunjukkan ekspresi tertinggi pada perlakuan Si saja, namun menurun kembali ketika dikombinasikan dengan infeksi, menandakan bahwa kontribusi fungsional gen-gen ini mungkin tidak dominan dalam fase pertahanan saat patogen telah menginfeksi akar.

Temuan molekuler ini diperkuat oleh respons di tingkat anatomi dan fisiologi tanaman. Aplikasi Si terbukti mampu menekan pembentukan aerenkim yang berlebihan dan mempertahankan integritas jaringan pada akar tanaman yang terinfeksi Foc. Hal ini menunjukkan bahwa Si tidak hanya bekerja melalui penguatan respon molekuler, tetapi juga berperan dalam mempertahankan struktur fisik jaringan sebagai benteng pertahanan terhadap penyebaran patogen (Rodrigues *et al.* 2015). Penurunan kerusakan jaringan akar tersebut berkorelasi dengan peningkatan ekspresi gen-gen pensinyalan etilen dan energi (*EIN*, *ATP*), yang berperan penting dalam mempertahankan pertumbuhan dan metabolisme dasar selama infeksi berlangsung.

Pada tingkat morfologi, meskipun respon positif Si dalam memitigasi serangan Foc baru tampak sebagai kecenderungan, namun perubahan dalam rangka adaptasi terbukti dari respon molekuler baik berbasis *RNA-seq* maupun qPCR. Tanaman terinfeksi Foc dengan suplementasi Si menunjukkan biomassa akar dan tinggi tanaman yang sedikit lebih baik serta kandungan klorofil yang lebih stabil dibandingkan tanaman yang hanya terinfeksi (tanpa Si) menjadi akumulasi respon akibat proses molekuler yang terjadi. Si mampu menjaga keseimbangan antara pertumbuhan dan respons cekaman, dengan menekan kerusakan, mempertahankan fotosintesis, serta memungkinkan alokasi energi yang lebih adaptif. Dengan kata lain, Si tidak hanya mengaktifkan pertahanan, tetapi juga mengatur ulang homeostasis energi dan sumber daya tanaman agar tetap tumbuh seimbang di bawah tekanan patogen (Debona *et al.* 2017)

Integrasi hasil analisis unsur menggunakan XRF memperlihatkan bahwa Si tidak bekerja secara tunggal, melainkan dalam interaksi dengan unsur-unsur lain. Akumulasi Si yang tinggi di akar dan daun disertai perubahan rasio unsur seperti Ca:Mg dan Si:K mengindikasikan adanya penyesuaian struktural dan fungsional untuk memperkuat dinding sel serta meredam cekaman redoks (Guerriero *et al.* 2016). Penurunan rasio Fe terhadap logam redoks lainnya juga menunjukkan bahwa Si berperan dalam mengendalikan potensi kerusakan oksidatif yang biasanya meningkat pada kondisi infeksi.

Secara keseluruhan, respons-respons ini menunjukkan bahwa peran protektif Si tidak bersifat linier, tetapi berupa koordinasi sistematis dan dinamis lintas level. Dimulai dari seleksi jalur pensinyalan spesifik di akar, penguatan jaringan, perbaikan fisiologis, hingga pemrograman ulang metabolik secara sistemik. Dengan demikian, Si dapat diposisikan sebagai agen imunomodulator yang membangun ulang arsitektur respons tanaman baik secara spasial antara organ maupun temporal antar tahapan waktu dalam menghadapi tekanan patogen.

7.2 Mekanisme Peran Si dalam meningkatkan ketahanan terhadap Foc

Berdasarkan integrasi lintas data, peran silikon dalam ketahanan tanaman pisang terhadap Foc dapat dijelaskan dalam dua dimensi utama, yaitu dimensi spasial dan temporal. Dimensi spasial, menjelaskan respon lokal hingga sistemik. Pada jaringan akar yang merupakan lokasi infeksi terjadi, Si berperan sebagai agen pelindung struktural dan pemicu ekspresi gen awal. Di jaringan daun meskipun tidak berhubungan langsung dengan infeksi, terjadi induksi ekspresi gen pertahanan yang menunjukkan bahwa Si memfasilitasi ketahanan sistemik (ISR).

Dimensi temporal melibatkan peran Si berdasarkan waktu, mulai pra hingga pasca infeksi. Di fase pra-infeksi, Si menciptakan kondisi *primed* melalui peningkatan gen cekaman ringan dan penguatan struktur. Hal ini tergambar jelas dari profil ekspresi gen dan berbagai penguatan struktur anatomi yang terjadi. Saat infeksi terjadi, respon cepat muncul pada akar,

meliputi aktivasi transkrip pertahanan dan regulasi hormon. Di fase pasca infeksi, pada organ daun, terjadi pergeseran menuju pemulihan dan stabilisasi metabolisme (termasuk epigenetik dan transpor ion) yang tergambar dari pola GO term dominan dan dinamika hara.

Berdasarkan sintesis tersebut, usulan model aksi Si meningkatkan resistensi tanaman pisang terhadap Foc dapat disusun dalam tiga tahap. Tahap pertama adalah tahapan *priming* oleh Si (pra-infeksi). Pada tahap pertama ini, Si terakumulasi di akar dan daun, gen cekaman rendah (*EIN*, *PAL*, *ATP*) mulai aktif diatas level basal dan menciptakan kesiagaan pada tanaman. Jaringan akar juga mulai diperkuat melalui penebalan dinding sel oleh Si (biosilifikasi).

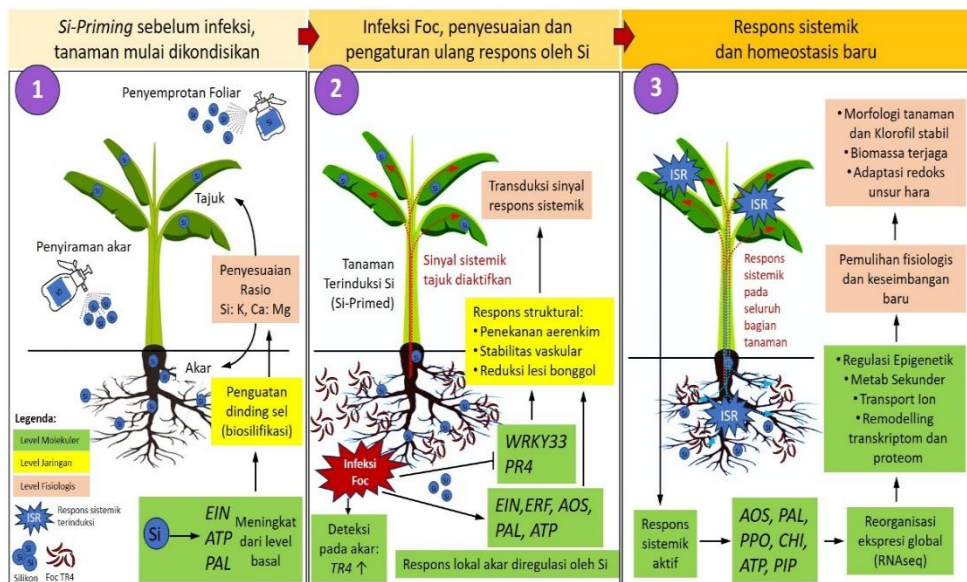
Tahap kedua adalah tahapan infeksi oleh Foc, yang kemudian direspon secara lokal oleh akar. Saat Foc menyerang akar, tanaman merespons dengan mengaktifkan jalur jasmonat dan etilen yang semula sudah terpriming oleh Si. Si kemudian mempercepat aktivasi gen pertahanan lokal seperti *ERF2*, *PAL*, dan *AOS*, sementara *WRKY33* dan *PR4* diturunkan ekspresinya sebagai bentuk pengaturan tanaman untuk mencegah respons hiperaktif. Ekspresi gen *ATP* juga meningkat sebagai efek dari peningkatan energi untuk merespon infeksi yang terjadi. Pada tahap ini terjadi mekanisme reduksi kerusakan anatomi seperti penekanan pembentukan aerenkim berlebih dan penghambatan pembentukan lesi, sehingga akar dan bonggol tetap fungsional. Di tahap kedua ini mulai dilakukan transduksi sinyal untuk respon sistemik ke tajuk.

Tahap ketiga merupakan respon sistemik dan adaptasi fisiologis. Sinyal pertahanan telah mencapai daun dan terjadi respon ISR yang ditandai peningkatan ekspresi *AOS*, *PAL*, *PPO*, *CHI*, *ATP* dan *PIP* di daun. *RNA-seq* menunjukkan koordinasi ekspresi global berupa aktivasi metabolisme karbohidrat, penguatan dinding sel, kalsium signaling, regulasi epigenetik, metabolisme sekunder, transport ion, remodelling transkriptom dan proteom, hingga degradasi ABA sebagai hormon cekaman. Hal ini mendukung tanaman mencapai keseimbangan baru dan pemulihan secara fisiologis yang tergambar dari morfologi dan klorofil yang stabil, biomassa terjaga, dan adaptasi redoks serta unsur hara dibandingkan tanaman yang terinfeksi Foc tanpa suplementasi Si. Model kerja secara visual disajikan pada Gambar 7.1.

7.3. Prospek dan Arah Penelitian Selanjutnya

Aplikasi silikon (Si) berpotensi tidak hanya sebagai pelindung fisik tanaman melalui penguatan jaringan, tetapi juga sebagai pengatur ekspresi gen pertahanan dan penstabil fisiologi sistemik. Prospek penelitian lanjutan meliputi eksplorasi mekanisme molekuler melalui analisis epigenetik (mis. bisulfite sequencing, ChIP-seq) untuk mempelajari memori pertahanan, validasi fungsional gen kunci seperti *WRKY33*, *PR4*, *AOS*, *ERF2*, *ATP*, dan *PAL* menggunakan pendekatan transgenik, RNAi, atau CRISPR/Cas, serta kajian pensinyalan sistemik antar organ yang melibatkan hormon seperti etilen, jasmonat, dan asam salisilat.

Integrasi pendekatan multi-omik (genomik, transkriptomik, fenomik, ionomik, metabolomik, proteomik) dan pemodelan berbasis *machine learning* dapat memperkuat pemahaman jaringan regulasi gen serta memprediksi respons tanaman terhadap patogen di bawah pengaruh Si. Secara aplikatif, penelitian diarahkan pada uji lapang, sumber Si organik, pengujian pada varietas pisang lain, serta pengaruhnya terhadap mikrobioma tanah dan interaksi abiotik-biotik kompleks, sehingga Si dapat dimanfaatkan sebagai elisitor biologis dalam pengelolaan penyakit tanaman tropis, termasuk namun tidak terbatas pada Foc.



Gambar 7. 1. Model konseptual peran Si dalam meningkatkan ketahanan tanaman pisang terhadap infeksi Foc. Model menjelaskan regulasi bertingkat yang terkoordinasi secara spasial dan temporal.

VIII. SIMPULAN DAN SARAN

8.1. Simpulan

Pemberian silikon (Si) memperkuat ketahanan pisang terhadap *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* (Foc) melalui mekanisme pertahanan yang kompleks, terkoordinasi, dan melibatkan respon lokal serta sistemik. Si tidak hanya memodulasi ekspresi gen terkait etilen, jasmonat, fenilpropanoid, dan protein pertahanan, baik di akar maupun daun tetapi juga mengurangi keparahan penyakit dan menjaga struktur akar. Secara histologis, Si mempertahankan integritas jaringan dan menghambat pembentukan aerenkim berlebihan. Analisis transkriptomik dan distribusi unsur hara menunjukkan bahwa Si mengaktifkan lintasan pensinyalan pertahanan, meningkatkan kandungan Si, dan menyesuaikan unsur lain seperti Ca, K, dan Mn untuk mendukung stabilitas fisiologis. Si bertindak sebagai imunomodulator aktif yang mempersiapkan tanaman menghadapi cekaman, memperkuat respon saat infeksi, dan mengaktifkan pertahanan sistemik untuk pemulihan dan adaptasi.

8.2. Saran

Penelitian lanjutan perlu menggali mekanisme molekuler protektif Si, khususnya regulasi epigenetik dan komunikasi antar organ, untuk memahami efek jangka panjang ketahanan tanaman. Validasi gen kandidat hasil RNA-seq penting dilakukan melalui overekspresi, *silencing*, atau *editing* gen. Pendekatan multi-omik seperti proteomik dan metabolomik akan memberikan gambaran menyeluruh terhadap perubahan protein dan metabolit. Pemodelan sistem biologi dan analisis *big data* dapat digunakan untuk strategi prediksi manajemen penyakit. Dari sisi penerapan, perlu uji lapang, eksplorasi sumber Si, dan pengujian pada berbagai varietas pisang dan agroekosistem agar Si dapat dimanfaatkan sebagai agen biologis dalam meningkatkan ketahanan tanaman tropis secara berkelanjutan.

DAFTAR PUSTAKA

- Ali N, Réthoré E, Yvin JC, Hosseini SA. 2020. The regulatory role of silicon in mitigating plant nutritional stresses. *Plants* 9(12), 1779: 1-18. <https://doi.org/10.3390/plants9121779>
- Ashburner M, Ball CA, Blake JA, Botstein D, Butler H, Cherry JM, Davis AP, Dolinski K, Dwight SS, Eppig JT, Harris MA, Hill DP, Issel-Tarver L, Kasarskis A, Lewis S, Matese JC, Richardson JE, Ringwald M, Rubin GM, Sherlock G. 2000. Gene ontology: tool for the unification of biology. The Gene Ontology Consortium. *Nat Genet.* 25(1):25-9. doi: 10.1038/75556. PMID: 10802651; PMCID: PMC3037419.
- Broekgaarden C, Caarls L, Vos IA, Pieterse CM, Van Wees SC. 2015. Ethylene: Traffic Controller on Hormonal Crossroads to Defense. *Plant Physiol.* 169(4):2371-9. doi: 10.1104/pp.15.01020. Epub 2015 Oct 19. PMID: 26482888; PMCID: PMC4677896.
- [BPS] Badan Pusat Statistik. 2023. *Statistik Hortikultura* 2022. Jakarta (ID): BPS
- Carillo P, Gibon Y. 2011. PROTOCOL: Extraction and determination of proline. PrometheusWiki.
- Chen S, Zhou Y, Chen Y, Gu J. 2018. Fastp: An ultra-fast all-in-one FASTQ preprocessor. *Bioinformatics* 34(17): i884–i890. doi.org/10.1093/bioinformatics/ bty560
- Chomczynski P, Sacchi N. 2006. The single-step method of RNA isolation by acid guanidinium thiocyanate–phenol–chloroform extraction: twenty-something years on. *Nat Protoc* 1: 581–585. <https://doi.org/10.1038/nprot.2006.83>
- Coskun D, Deshmukh R, Sonah H, Menzies JG, Reynolds O, Ma JF, Kronzucker HJ, Belanger RR. 2018. The controversies of silicon's role in plant biology. *New Phytol.* 1-19. doi: 10.1111/nph.15343
- Debona D, Rodrigues FA, Datnoff LE. 2017. Silicon's Role in Abiotic and Biotic Plant Stresses. *Annu Rev Phytopathol.* 4(55): 85-107. doi: 10.1146/annurev-phyto-080516-035312. Epub 2017 May 15. PMID: 28504920.
- Dita M, Barquero M, Heck D, Mizubuti ESG, Staver CP. 2018. *Fusarium* wilt of banana: current knowledge on epidemiology and research needs toward sustainable disease management. *Front Plant Sci* 9(1468): 1-21. doi: 10.3389/fpls.2018.01468.
- Donner E, de Jonge MD, Kopittke PM, Lombi E. 2013. Mapping element distributions in plant tissues using synchrotron X-ray fluorescence techniques. *Methods Mol Biol.* 953:143-59. doi: 10.1007/978-1-62703-152-3_9. PMID: 23073881.
- Epstein E. 1999. Silicon. *Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol* 50(1): 641-664. doi:10.1146/annurev.arplant.50.1.641
- Epstein E. 2009. Silicon: its manifold roles in plants. *Annals Appl Biol* 155: 155–160.
- Etesami H, Jeong BR. 2018. Silicon (Si): Review and future prospects on the action mechanisms in alleviating biotic and abiotic stresses in plants. *Ecotoxicol. Environ. Safety.* 147:881-896. doi: 10.1016/j.ecoenv.2017.09.063.
- Eulgem T, Somssich IE. 2007. Networks of WRKY transcription factors in defense signaling. *Curr. Opin. Plant Biol.* 10(4):366-71. doi: 10.1016/j.pbi.2007.04.020. Epub 2007 Jul 23. PMID: 17644023.

- [FAO] Food and Agriculture Organization of United Nation. 2025. Crops and livestock products [Internet]. [Diunduh 2 Januari 2025]. Tersedia pada: <https://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL>
- Fauteux F, Remus-Borel W, Menzies JG, Belanger RR. 2005. Silicon and plant disease resistance against pathogenic fungi. *FEMS Microbiol. Lett.* 249, 1–6. doi: 10.1016/j.femsle.2005.06.034
- Fortunato AA, Rodrigues F, Baroni JCP, Soares GCB, Rodriguez MAD, Pereira OL. 2012a. Silicon suppresses *Fusarium* wilt development in banana plants. *J. Phytopathol.* 160, 674–679. doi: 10.1111/jph.12005
- Fortunato AA, Silva WL, Rodrigues FA. 2014. Phenylpropanoid Pathway Is Potentiated by Silicon in the Roots of Banana Plants During the Infection Process of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *Phytopathology* 104 (6): 597–603
- Frew A, Weston LA, Reynolds OL, Gurr GM. 2018. The role of silicon in plant biology: a paradigm shift in research approaches. *Annals Bot* 121: 1265– 1273 doi: 10.1093/aob/mcy009
- [GOC] The Gene Ontology Consortium. 2023. The Gene Ontology knowledgebase in 2023. *Genetics* 224(1):1-14. <https://doi.org/10.1093/genetics/iyad031>
- Guerriero G, Hausman JF, Legay S. 2016. Silicon and the Plant Extracellular Matrix. *Front. Plant Sci.* 12(7):463. doi: 10.3389/fpls.2016.00463. PMID: 27148294; PMCID: PMC4828433.
- Henriet C, Draye X, Oppitz I, Swennen R, Delvaux B. 2006. Effects, distribution and uptake of silicon in banana (*Musa* spp.) under optimal conditions. *Plant Soil* 287:359-374.
- Hidayati N, Triadiati T, Anas I. 2018. Rooting system of rice cultivated under system of rice intensification (SRI) method which improving rice yield. *Hayati J. Biosci.* 25(2): 63-69 doi:10.4308/hjb.25.2.63.
- Hou L, Ji S, Zhang Y, Wu X, Zhang L, Liu P. 2023. The mechanism of silicon on alleviating cadmium toxicity in plants: A review. *Front. Plant Sci.* 14:1141138. doi: 10.3389/fpls.2023.1141138.
- Jia C, Wang Z, Wang J, Miao H, Zhang J, Xu B, Liu J, Jin Z, Liu J. 2022. Genome-Wide Analysis of the Banana WRKY Transcription Factor Gene Family Closely Related to Fruit Ripening and Stress. *Plants* 11(5): 662. <https://doi.org/10.3390/plants11050662>
- Jiang N, Fan X, Lin W, Wang G, Cai K. 2019. Transcriptome analysis reveals new insights into the bacterial wilt resistance mechanism mediated by silicon in tomato. *Int J Mol Sci.* 20(3), 761. doi:10.3390/ijms20030761
- Kim TJ, Lim GH. 2023. Salicylic Acid and mobile regulators of systemic immunity in plants: transport and metabolism. *Plants* 12(5): 1013. <https://doi.org/10.3390/plants12051013>
- Kim D, Paggi JM, Park C, Bennett C, Salzberg SL. 2019. Graph-based genome alignment and genotyping with HISAT2 and HISAT-genotype. *Nature Biotechnol.* 37: 907–915. <https://doi.org/10.1038/s41587-019-0201-4>
- Leslie JF, Summerell BA. 2006. *The Fusarium laboratory manual*. Ames: John Wiley and Sons. doi: 10.1002/9780470278376

- Li CY, Chen S, Zuo CW, Sun QM, Ye Q, Yi G, Huang B. 2011. The use of GFP transformed isolates to study infection of banana with *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* race 4. *Eur J Plant Pathol* 131: 327–340.
- Li C, Shao J, Wang Y, Li W, Guo D, Yan B, Xia Y, Peng M. 2013. Analysis of banana transcriptome and global gene expression profiles in banana roots in response to infection by race 1 and tropical race 4 of *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *BMC Genomics*. 14(851): 1 -16.
- Li WM, Dita M, Wu W, Hu GB, Xie JH, Ge XJ. 2015. Resistance sources to *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* tropical race 4 in banana wild relatives. *Plant Pathol* 64(5): 1061–1067. doi:10.1111/ppa.12340
- Li W, Li C, Sun J, Peng M. 2017. Metabolomic, biochemical, and gene expression analyses reveal the underlying responses of resistant and susceptible banana species during early infection with *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *Plant Dis* 101(4): 534–543. doi:10.1094/pdis-09-16-1245-re
- Li W, Wang X, Li C, Sun J, Li S, Peng M. 2019. Dual species transcript profiling during the interaction between banana (*Musa acuminata*) and the fungal pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense*. *BMC Genomics* 20(1): 1-16. doi:10.1186/s12864-019-5902-z
- Liao Y, Smyth GK, Shi W. 2014. featureCounts: an efficient general purpose program for assigning sequence reads to genomic features. *Bioinformatics* 30(7): 923–930. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btt656>
- Liang YC, Nikolic M, Belanger R, Gong HJ, Song AL. 2015. *Silicon in Agriculture: From Theory to Practice*. Dordrecht (DE): Springer. doi 10.1007/978-94-017-9978-2_1.
- Livak KJ, Schmittgen TD. 2001. Analysis of relative gene expression data using real-time quantitative PCR and the 2(-Delta Delta C(T)) Method. *Methods*. 25(4):402-8. doi: 10.1006/meth.2001.1262.
- Love MI, Huber W, Anders S. 2014. Moderated estimation of fold change and dispersion for *RNA-seq* data with DESeq2. *Genome Biol* 15:550.1-21 <https://doi.org/10.1186/s13059-014-0550-8>.
- Luyckx M, Hausman JF, Lutts S and Guerriero G. 2017. Silicon and plants: current knowledge and technological perspectives. *Front. Plant Sci*. 8:411. doi: 10.3389/fpls.2017.00411.
- Ma JF. 2004. Role of silicon in enhancing the resistance of plants to biotic and abiotic stresses. *Soil Sci. Plant Nutr.* 50(1): 11-18. doi.org/10.1080/00380768.2004.10408447
- Ma JF, Miyake Y, Takahashi E. 2001. Silicon as a beneficial element for crop plants di dalam Datnoff LE, Snyder GH, Korndorfer GH (editors). *Silicon in Agriculture*. Elsevier: New York. Pp 17–39. doi:10.1016/s0928-3420(01)80006-9
- Ma JF, Tamai K, Yamaji N, Mitani N, Konishi S, Katsuhara M, Ishiguro M, Murata Y, Yano M. 2006. A silicon transporter in rice. *Nature* 440: 688–691.
- Ma JF, Yamaji N. 2006. Silicon uptake and accumulation in higher plants. *Trends Plant Sci* 11(8): 392-397. doi: 10.1016/j.tplants.2006.06.007

- Ma JF, Yamaji N. 2015. A cooperative system of silicon transport in plants. *Trends Plant Sci* 20, 435–442.
- Maryani N, Lombard L, Poerba YS, Subandiyah S, Crous PW, Kema GHJ. 2019. Phylogeny and genetic diversity of the banana *Fusarium* wilt pathogen, in Indonesian center of origin. *Studies Mycol.* 92: 155- 194. doi: 10.1016/j.simyco.2018.06.003
- Müller M, Munné-Bosch S. 2015. Ethylene response factors: a key regulatory hub in hormone and stress signaling. *Plant Physiol.* 169: 32–41
- Nagalakshmi U, Waern K, Snyder M. 2010. *RNA-seq: A Method for Comprehensive Transcriptome Analysis.* *Curr. Prot. Mol. Biol.* 89(1). <https://doi.org/10.1002/0471142727.MB0411S8>
- Nikolić D, Bosnić D and Samardžić J (2023) Silicon in action: Between iron scarcity and excess copper. *Front. Plant Sci.* 14:1039053. doi: 10.3389/fpls.2023.1039053
- Pambudi A, Maryanto BA, Effendi Y, Sudirman LI, Miftahudin M. 2023. Analysis of silicon-induced genes related to defense system in banana. *IOP Conf. Ser.: Earth Environ. Sci.*, 1271, 012098. doi.org/10.1088/1755-1315/1271/1/012098.
- Peng H, Feng H, Zhang T, Wang Q. 2023. Editorial: Plant defense mechanisms in plant-pathogen interactions. *Front. Plant Sci.* 14:1292294. doi: 10.3389/fpls.2023.1292294.
- Pertea M, Pertea G, Antonescu CM, Chang TS, Mendell JT, Salzberg SL. 2015. StringTie enables improved reconstruction of a transcriptome from *RNA-seq* reads. *Nat. Biotechnol.* 33: 290–295. doi.org/10.1038/nbt.3122
- Pieterse CMJ, Zamioudis C, Berendsen RL, Weller DM, van Wees SCM, Bakker PAHM. 2014. Induced systemic resistance by beneficial microbes. *Annu. Rev. Phytopathol.* 52, 347–375.
- Ploetz RC. 2015. *Fusarium* wilt banana. *Phytopathology* 105: 1512-1521. dx.doi.org/10.1094/PHYTO-04-15-1010-RVW
- Putri RE, Mubarik NR, Ambarsari L, Wahyudi AT. 2023. Antifungal substances produced by *B. subtilis* strain W3.15 inhibit the *F. oxysporum* and trigger cellular damage. *Hayati J. Biosci.* 30(5): 843-854. doi.org/10.4308/hjb.30.5.843-854.
- Raudvere U, Kolberg L, Kuzmin I, Arak T, Adler P, Peterson H, Vilo J. 2019. g:Profiler: a web server for functional enrichment analysis and conversions of gene lists (2019 update). *Nucleic Acids Res* 47: W191–W198 doi:10.1093/nar/gkz369
- Rodrigues FA, Datnoff LE. 2015. *Silicon and Plant Diseases.* Switzerland: Springer International. DOI 10.1007/978-3-319-22930-0
- Sasi S, Krishnan S, Kodackattumannil P, Shamisi AA, Aldarmaki M, Lekshmi G, Kottackal M, Amiri KMA. 2023. DNA-free high-quality RNA extraction from 39 difficult-to-extract plant species (representing seasonal tissues and tissue types) of 32 families, and its validation for downstream molecular applications. *Plant Methods* 19 (84) (2023). <https://doi.org/10.1186/s13007-023-01063-5>
- Sheng H, Lei Y, Wei J, Yang Z, Peng L, Li W, Liu Y. 2024. Analogy of silicon and boron in plant nutrition. *Front. Plant Sci.* 15:1353706. doi: 10.3389/fpls.2024.1353706

- Shi Z, Yang S, Han D, Zhou Z, Li X, Liu Y, Zhang B. 2018. Silicon alleviates cadmium toxicity in wheat seedlings (*Triticum aestivum* L.) by reducing cadmium ion uptake and enhancing antioxidative capacity. *Environ. Sci. pollution res. Int.* 25(8): 7638–7646. <https://doi.org/10.1007/s11356-017-1077-9>
- Secco D, Wang C, Shou H, Schultz MD, Chiarenza S, Nussaume L, Ecker JR, Whelan J, Lister R. 2015. Stress induced gene expression drives transient DNA methylation changes at adjacent repetitive elements. *eLife* 4:e09343. <https://doi.org/10.7554/eLife.09343>
- van Bockhaven J, de Vleeschauwer D, Höfte M. 2012. Towards establishing broad-spectrum disease resistance in plants: silicon leads the way. *J. Exp. Bot.* 64(5):1281–1293. doi:10.1093/jxb/ers329. doi:10.1093/jxb/ers329
- van Dongen JT, Licausi F. Oxygen sensing and signaling. 2015. *Annu. Rev. Plant Biol.* 66:345-67. doi: 10.1146/annurev-arplant-043014-114813
- van Eck NJ, Waltman L. 2010. Software survey: VOSviewer, a computer program for bibliometric mapping. *Scientometrics* 84: 523–538. <https://doi.org/10.1007/s11192-009-0146-3>
- Verma KK, Song XP, Liang Q, Huang HR, Bhatt R, Xu L, Chen GL, Li YR. 2024. Unlocking the role of silicon against biotic stress in plants. *Front. Plant Sci.* 15:1430804. doi: 10.3389/fpls.2024.1430804
- Vidhyasekaran P. 2014. Ubiquitin-Proteasome System-Mediated Protein Degradation in Defense Signaling. In: PAMP Signals in Plant Innate Immunity. Signaling and Communication in Plants, vol 21. Springer, Dordrecht. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7426-1_10
- Wang M, Gao LM, Dong SY, Sun YM, Shen QR, Guo SW. 2017. Role of silicon on plant-pathogen interactions. *Front Plant Sci* 8, 701:1-14.
- Wang Z, Zhang J, Jia C, Liu J, Li Y, Yin X, Xu B, Jin Z. 2012. De novo characterization of the banana root transcriptome and analysis of gene expression under *Fusarium oxysporum* f. sp. *Cubense* tropical race 4 infection. *BMC Genomics* 2012, 13:650.
- Ye M, Song Y, Long J, Wang R, Baerson SR, Pan Z, Zhu-Salzman K, Xie J, Cai K, Luo S, Zeng R. 2013. Priming of jasmonate-mediated antiherbivore defense responses in rice by silicon. *PNAS* 110: E3631–E3639.
- Zargar SM, Mahajan R, Bhat JA, Nazir M, Deshmukh R. 2019. Role of silicon in plant stress tolerance: opportunities to achieve a sustainable cropping system. *3 Biotech* 9(3):73. doi: 10.1007/s13205-019-1613-z. Epub 2019 Feb 9. PMID: 30800584; PMCID: PMC6368905.
- Zhang L, Cenci A, Rouard M, Zhang D, Wang Y, Tang W, Zheng SJ. 2019. Transcriptomic analysis of resistant and susceptible banana corms in response to infection by *Fusarium oxysporum* f. sp. *cubense* tropical race 4. *Sci Rep* 9, 8199 :1-14. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-44637-x>
- Zhou GD, He P, Tian L, Xu S, Yang B, Liu L, Wang Y, Bai T, Li X, Li S, Zheng SJ. 2023. Disentangling the resistant mechanism of *Fusarium* wilt TR4 interactions with different cultivars and its elicitor application. *Front. Plant Sci.* 14:1145837. doi: 10.3389/fpls.2023.1145837.

RIWAYAT HIDUP



Penulis dilahirkan di Bogor, 14 April 1987 sebagai anak sulung dari 4 bersaudara dari pasangan Bapak Sumarmadji dan Ibu Susiana. Pendidikan sarjana ditempuh di program Studi Biologi, FMIPA IPB melalui skripsi yang berjudul “Teknik transformasi genetik beberapa tanaman menggunakan *Agrobacterium tumefaciens*” di bawah bimbingan Dr. Ir. Miftahudin, MSi (lulus pada tahun 2009). Pada tahun 2009 penulis diterima dan melanjutkan program magister di Program Studi Biologi Tumbuhan, Sekolah Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor dan mengerjakan tesis berjudul “Transformasi genetik padi (*Oryza sativa* L.) dengan kandidat gen toleran Aluminium”, di bawah bimbingan Dr. Ir. Miftahudin, M.Si (lulus pada tahun 2012). Kesempatan melanjutkan studi ke program doktor diperoleh pada Program Studi Biologi Tumbuhan pada tahun 2019 melalui beasiswa BPPDN, Kemenristekdikti.

Penulis bekerja sebagai staf pengajar di Program Studi Biologi (Bioteknologi), Fakultas Sains dan Teknologi, Universitas Al Azhar Indonesia sejak tahun 2012 hingga sekarang. Penulis telah menikah dengan Winda Hapsary dan dikaruniai 5 orang anak, Nafilah, Ataniya, Aizza, Fatimah, dan Dzikri.

Penulis berkesempatan mempresentasikan bagian dari risetnya pada kegiatan 5th International Conference on Biosciences (ICoBio) 2023 yang diselenggarakan oleh Departemen Biologi IPB berkolaborasi dengan Universiti Putra Malaysia (UPM) dan Kasetsart University Pada 2-3 Agustus 2023. Juga pada Forum International Conference on Fundamental and Applied Biology (ICOFAB) yang diselenggarakan oleh Universitas Andalas bekerjasama dengan Konsorsium Biologi Indonesia (KOBİ) pada tanggal 17 Juli 2024. Karya ilmiah yang telah dipublikasikan antara lain “Analysis of Silicon-induced genes related to defense system in banana” telah terbit dalam prosiding Internasional terindeks Scopus. Artikel berjudul “Silicon Enhances Banana Resistance to *Fusarium oxysporum* f.sp. *cubense* through Ethylene Signaling Modulation and Root Tissue Protection” sedang dalam proses review di HAYATI Journal of Biosciences (Q3).