



Research Articles

Translokasi asimilat pada Anggrek Akar

Veren Yuliana Saputri, Ratis Nour Sholichah, Lailatus Solichah, Muhammad Ainun Najah, Mukhamad Su'udi*

Jurusan Biologi, Fakultas Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam, Universitas Jember, Indonesia

Received 7 Desember 2019; Accepted 10 Januari 2020; Published 20 Januari 2020

Keyword: Shootless orchid; Ghost orchids; Assimilate translocation	ABSTRACT: <i>Shootless orchids live in the moist and epiphytic habitat. The orchid, also known as ghost orchid, has a particular characteristic that is root as the source organ. One example of shootless orchid is <i>Taeniophyllum biocellatum</i>. The root is green, has velamen, and bundles of vessels that play an important role in the process of assimilate translocation. The process of translocation assimilates starts from the producer cell to the sieve element and ends at the sink organ. Simiplasmic and apoplasmic transport types are based on the presence or absence of the plasmodesmata channel. The compounds contained in photosynthates include organic substances such as sucrose, hormones, and proteins while inorganic includes water, minerals, nitrogen and others. The allocation and proportion of photosynthates depend on the dominant needs of the growth and development of the shootless orchid. @2020 Published by UP2M, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Sriwijaya University</i>
Kata Kunci: Shootless orchid; Ghost orchids; Translokasi asimilat	ABSTRAK: Anggrek akar hidup pada habitat lembab dan bersifat epifit. Anggrek yang juga dikenal sebagai anggrek hantu ini, memiliki ciri khusus yaitu akar yang berfungsi sebagai organ <i>source</i> . Salah satu contoh anggrek akar adalah <i>Taeniophyllum biocellatum</i> . Akarnya berwarna hijau, memiliki velamen, dan berkas pembuluh yang memainkan peran penting dalam proses translokasi hasil asimilat. Proses translokasi asimilat dimulai dari sel produsen menuju <i>sieve element</i> dan berakhir di organ <i>sink</i> . Tipe pengangkutan simplasmik dan apoplasmik didasarkan pada ada atau tidaknya saluran plasmodesmata. Senyawa yang terkandung dalam fotosintat meliputi zat organik seperti sukrosa, hormon, dan protein sedangkan senyawa anorganik meliputi air, mineral, nitrogen, dan lainnya. Alokasi dan proporsi fotosintat disesuaikan pada kebutuhan dominan pertumbuhan dan perkembangan anggrek akar. @2020 Published by UP2M, Faculty of Mathematics and Natural Sciences, Sriwijaya University

* Corresponding author.
E-mail address: msuudi.rda@gmail.com

1. PENDAHULUAN

Famili terbesar setelah *Asteraceae* dan *Poaceae* adalah famili *Orchidaceae* [1]. Dressler telah membagi famili *Orchidaceae* ke dalam 5 subfamili, yaitu *Apostaseodeae*, *Cypripedioideae*, *Spiranthoideae*, *Orchidoideae*, dan *Epidendroideae* [2]. Spesies anggrek di dunia mencapai 25.000 - 30.000 spesies [3]. Anggrek termasuk dalam tumbuhan epifit yang memiliki karakteristik adaptasi pada akar dengan cara menyerap nutrisi melalui difusi udara. Tumbuhan anggrek hidup pada lingkungan yang lembab. Tercatat bahwa sekitar 300 spesies anggrek epifit memiliki akar yang mampu memperoleh karbon [4]. Bentuk adaptasi lain dari anggrek epifit yaitu memiliki akar yang terhindar dari resiko radiasi UV karena anggrek mengkode enzim yang menginisiasi pembentukan senyawa flavonoid pada akar dan daun untuk bertahan dari fotoradiasi [5,6,7]. Akar anggrek epifit penting dalam proses adaptasi, penyerapan air, memperoleh nutrisi dan simbiosis dengan jamur mikoriza. Jamur mikoriza memberikan keuntungan pada anggrek berupa nutrisi, jamur tersebut bersimbiosis pada sel kortikal [3]. Distribusi nutrisi pada anggrek sangat penting untuk kelangsungan hidupnya dalam proses translokasi asimilat. Translokasi asimilat merupakan mekanisme pengangkutan hasil fotosintesis atau fotosintat dari *source* ke *sink*, bertujuan agar dapat dimanfaatkan oleh seluruh jaringan untuk penunjang pertumbuhan atau sebagai bahan cadangan. Senyawa yang diangkut berupa hasil fotosintesis dari daun menuju ke organ penerima tumbuhan seperti akar, batang, dan organ reproduktif melalui pembuluh floem [8]. Senyawa yang diangkut berupa hasil fotosintesis, senyawa organik dan anorganik. Senyawa yang diserap oleh akar sebagian difiksasi membentuk senyawa organik dan beberapa tidak difiksasi membentuk senyawa anorganik. Komposisi fotosintat yang disirkulasikan antara lain sukrosa, asam amino, kalium, natrium, magnesium, besi dan lainnya dengan kadar pH 7,9. Dasar mekanisme pengangkutan menggunakan prinsip perbedaan tekanan osmotik [9].

2. HASIL DAN PEMBAHASAN

2.1 Morfologi

Shootless orchid atau *ghost orchid* merupakan contoh tumbuhan epifit yang memproduksi makanannya sendiri. Ciri morfologi dari anggrek ini adalah memiliki akar tipe *air root*. Warna akar kebanyakan berwarna hijau. Daun anggrek mengalami reduksi, beberapa berukuran kecil atau menghilang. Contoh spesies anggrek yang memiliki daun yaitu *Ascochilus emarginatus* dan *Thrixspermum subulatum*, sementara pada *Taeniophyllum biocellatum* tidak ditemukan daun (Gambar 1). Meskipun daun tidak muncul pada *Taeniophyllum biocellatum*, mereka memiliki akar berwarna hijau yang menunjukkan adanya kloroplas di akarnya dan dapat menggantikan peran daun dalam berfotosintesis. Fungsi utama pada akar anggrek ini dominan sebagai organ fotosintesis. Kloroplas dikenal sebagai komponen penting dan sangat diperlukan untuk fotosintesis. Akar *Ascochilus emarginatus* dan *Thrixspermum subulatum* memiliki warna putih keabuan. Karakter itu menunjukkan bahwa sel-sel kloroplas yang tidak jelas atau tidak ada di akar mereka [3,10]. Spesialisasi dari akar anggrek yaitu simbiosis dengan mikoriza [3,11,12]. Mikoriza ini telah masuk ke akar anggrek sejak dalam bentuk biji. Kolonisasi mikoriza dalam biji anggrek akan membantu perkecambahan biji anggrek [13,14,15,16]. Setelah anggrek dewasa, mikoriza ini membantu dalam penyerapan nutrisi dari lingkungan akar anggrek (Gambar 2A) [17,18,19,20,21,22].



Gambar 1. Organ vegetative akar *Taeniophyllum biocellatum* [21].

2.2 Anatomi

Organ akar *ghost orchid* sangat unik, dan tersusun dari bagian-bagian khas yaitu velamen, eksodermis dengan sel bagian, tilosom, korteks,

endodermis, berkas pembuluh, serta *pith* yang memiliki fungsi spesifik.

2.2.1 Velamen

Penampang melintang dari akar *Taeniophyllum biocellatum* diketahui memiliki organ penyusun tambahan pada akarnya berupa velamen. Velamen memiliki struktur tidak teratur dengan penebalan dinding yang terdapat pada bagian terluar akar. Velamen terdiri dari sel berlapis tunggal epivelamen (perpanjangan velamen ke samping keluar) semakin lama jaringan tersebut semakin tebal, sel-sel berbentuk polygonal [23]. Velamen tersusun oleh selulosa dengan tambahan lignin dan suberin. Velamen berfungsi untuk perlindungan mekanik, penyerapan nutrisi dan air, reduksi transpirasi, penguapan air dan refleksi infra merah. Velamen memiliki sel-sel lebih kecil dari sel eksodermal (Gambar 2B) [23,24,25,26].

2.2.2 Eksodermis

Bagian bawah dari velamen terdapat eksodermis yaitu bagian terluar dari kortek. Eksodermis terdiri dari dinding sel yang mengalami penebalan tetapi termasuk sel mati. Penebalan dinding sel disebabkan oleh adanya suberin dan lignin [25,26]. Eksodermis merupakan adaptasi struktural anggrek terhadap habitat dengan intensitas cahaya yang tinggi. Bentuk sel eksodermis beragam tergantung jenisnya seperti elips, polygonal dan elips polygonal pada spesies *Ascochilus emarginatus*, *Taeniophyllum biocellatum*, dan *Thrixspermum subulatum* [27,28].

2.2.3 Sel Bagian (Passage Cell)

Passage cell terletak diantara eksodermis yang tersusun oleh sel hidup berdinding tebal. Fungsi penting dari *passage cell* pada pengangkutan air dan nutrisi, menarik mikoriza untuk bersimbiosis (Gambar 2C) [3,29,30].

2.2.4 Tilosom

Tilosom merupakan bagian pemanjangan dari sel velamen yang berfungsi untuk

perlindungan penguapan air melalui transpirasi akar. Tilosom juga digunakan sebagai karakteristik klasifikasi beberapa spesies [28,31,32].

2.2.5 Kortek

Jaringan di bawah eksodermis yang tersusun oleh sel parenkim berdinding tipis dengan ukuran yang beragam. Kortek memiliki sel kortikal yang mengandung kloroplas yang berperan penting dalam proses fotosintesis (Gambar 2D). Keberadaan kloroplas ini digunakan sebagai salah satu dasar klasifikasi dari warna akar. Contoh spesies yang berakar hijau adalah *Taeniophyllum biocellatum*. Anggrek *Ascochilus emarginatus* dan *Thrixspermum subulatum* tidak memiliki sel kortikal berkloroplas [3].

2.2.6 Endodermis

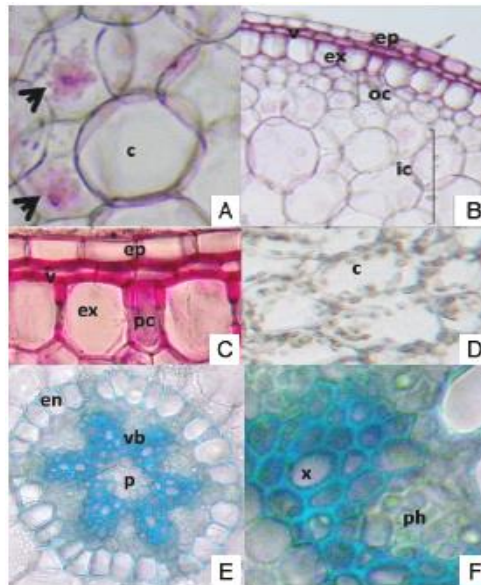
Bagian di bawah sel kortikal yang berfungsi untuk melindungi bagian dalam akar seperti berkas pembuluh dan *pith*. Beberapa spesies memiliki tambahan berupa super endodermal yang berfungsi sebagai pelindung dari intensitas cahaya matahari yang tinggi [33].

2.2.7 Berkas Pembuluh

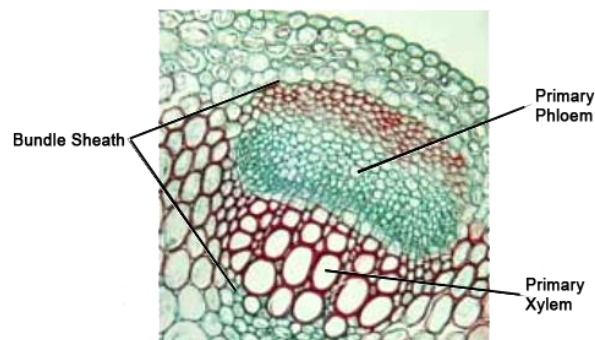
Berkas pembuluh merupakan bagian akar yang paling utama pada *ghost orchid* untuk transportasi air dan mineral serta translokasi asimilat yang tersusun oleh xylem dan floem (Gambar 3). Lengkungan berkas pembuluh berbeda-beda tergantung spesiesnya seperti *Ascochilus emarginatus*, *Taeniophyllum biocellatum*, dan *Thrixspermum subulatum* yang berjumlah 8, 6, dan 20 lengkungan [3].

2.2.8 Pith

Bagian pusat dari akar anggrek yang tersusun oleh parenkim dan sklerenkim. *Pith* berfungsi sebagai penyokong agar akar tetap kokoh (Gambar 2E) [3].



Gambar 2. Anatomi akar (bagian melintang) dari *Taeniophyllum biocellatum*. A: Sel kortikal bersimbiosis dengan mikoriza (ditunjuk panah); B: Epivelamen (ep), velamen (v), eksodermis (ex), korteks luar (oc), korteks bagian dalam (ic); C: Sel bagian (pc); D: Kloroplas dalam sel kortikal; E: Endodermis (en), ikatan pembuluh (vb), empulur (p); F: Empulur (ph), xilem (x) [3].



Gambar 3. Anatomi berkas pembuluh akar [3].

2.3 Translokasi Asimilat

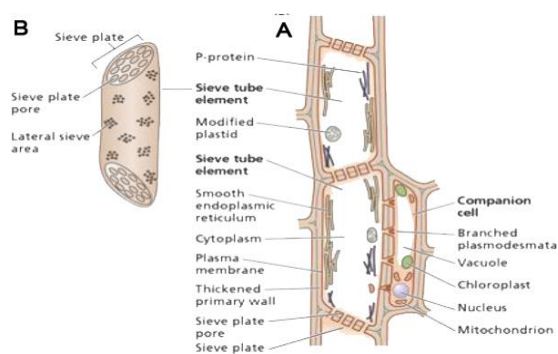
2.3.1 Organ yang Terlibat dalam Translokasi Asimilat pada Anggrek Akar

Secara umum akar berfungsi sebagai organ *sink*, tetapi berbeda dengan spesies lainnya, *shootless orchid* akarnya berfungsi sebagai *source*, sedangkan beberapa anggrek yang memiliki daun kecil hanya 5-10% melakukan fotosintesis [34]. Translokasi asimilat pada anggrek akar berlangsung dari akar menuju bunga, daun dan jaringan lainnya. Sehingga pada anggrek akar, jaringan floem di dalam akar berperan utama untuk menyalurkan hasil fotosintesis menuju seluruh organ tumbuhan [3].

2.3.2 Anatomi Floem

Berkas pembuluh akar pada *ghost orchid* yang tersusun oleh floem berperan utama dalam translokasi asimilat. Jaringan floem terdiri dari elemen saringan (*sieve element*), sel peneman (*companion cell*), sel parenkim, sel intermediet, *transfer cell* dan serat floem (Gambar 4A). Elemen saringan (*sieve element*) merupakan sel hidup yang tidak memiliki inti sel dan tonoplas (membran vakuolar) selama perkembangannya (Gambar 4B). Pada *sieve element* juga kehilangan mikrofilamen, mikrotubulus, badan golgi, dan ribosom ketika sel telah matang. Selain itu, *sieve element* juga mengalami modifikasi pada mitokondria, plastida, dan retikulum endoplasma

halus. *Sieve element* kemudian saling sambung-menyambung membentuk tabung saringan (*sieve tube*), sedangkan sel tapis/ saringan berstruktur tunggal disebut (*sieve plate*). *Companion cell* terletak dekat dengan *sieve tube* yang berperan untuk menyerap gula dan kemudian mentransferkan melalui plasmodesmata ke tabung floem terutama menuju ke *sieve element*. Penyusun *companion cell* memiliki sitoplasma yang padat dan mitokondria yang banyak (Gambar 4A) [8].



Gambar 4. A: Jaringan floem akar; B: Sieve element [8].

Sel parenkim floem merupakan sel ber dinding tipis sebagai penyimpanan dan pengangkutan lateral dari air dan bahan yang terlarut di dalamnya. Serat floem memiliki dinding yang tebal dan berfungsi sebagai penyangga floem agar tetap kokoh. *Transfer cell* mirip dengan *companion cell* biasa, tetapi mengalami modifikasi dinding sel berlekuk seperti jari, fungsi modifikasi dinding untuk meningkatkan luas area membran plasma, dengan demikian meningkatkan potensi transfer zat terlarut melintasi membran menuju *sieve element*. Sel transfer memiliki fungsi sebagai penghubung sitoplasma antar sel. *Intermediat cell* memiliki penonjolan-penonjolan yang berfungsi membawa larutan melalui konektor sitoplasmik. Selnya memiliki plasmodesmata yang banyak untuk menghubungkan antar sel, vakuola tereduksi, kloroplas yang berkembang sedikit [8].

2.3.4 Pola Tanslokasi Asimilat: Source ke Sink

Source adalah bagian yang berperan sebagai sumber yaitu memproduksi makanan melalui fotosintesis. *Ghost orchid* memiliki akar sebagai *source*, ketika produksi fotosintesis berkurang, anggrek akan memanfaatkan bagian

penyimpan cadangan gula untuk disalurkan menuju *sink* [22]. Hasil fotosintesis dihasilkan oleh organ akar anggrek yang kemudian diangkut oleh jaringan floem menuju ke *sink*. Organ *sink* adalah bagian tubuh tumbuhan yang tidak bersifat fotosintetik (non fotosintetik) yang harus mengimpor karbohidrat untuk perkembangan secara normal. Baik *vegetative* seperti daun, batang, akar muda maupun organ generatif contohnya bunga, biji dan buah [35].

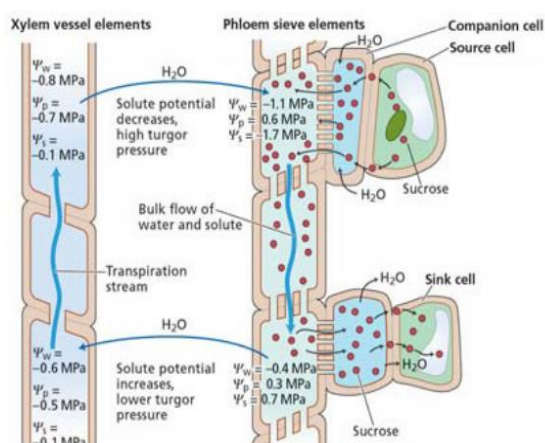
2.3.5 Material Larutan Senyawa Fotosintat

Kandungan larutan di dalam jaringan floem dalam translokasi asimilat mengandung berbagai senyawa baik organik maupun anorganik. Komposisi pada masing-masing tanaman berbeda-beda. Namun secara umum proporsional dari masing-masing penyusun larutan hampir sama. Air merupakan substansi yang paling banyak di dalam material fotosintat, hal ini digunakan sebagai pelarut bagi senyawa lain terutama pelarut bagi karbohidrat berupa sukrosa sebanyak 20%. Nutrisi Kalium dan Magnesium merupakan senyawa yang berperan penting dalam pengangkutan fotosintat. Apabila kekurangan salah satu dari unsur ini secara substansial dapat mempengaruhi efisiensi transportasi karbon dalam tanaman. Nitrogen juga terkandung di dalam fotosintat sebagai penyusun utama asam amino dan senyawa organik lainnya. Nitrogen berperan dalam metabolisme tanaman sebagai unsur penyusun protein, asam nukleat, klorofil, koenzim, fitohormon, dan metabolit [22].

2.4 Mekanisme Translokasi Asimilat

Mekanisme translokasi asimilat berdasarkan hipotesis aliran tekanan dari Ernst Munch pada tahun 1930 terbentuk adanya gradien tekanan antara *source* dengan *sink* [36] (Gambar 5). Translokasi asimilat terdiri dari pengangkutan aktif dan pasif berdasarkan kebutuhan energinya. Pengangkutan fotosintat dari sel produksi menuju *sieve element* disebut *floem loading*, sedangkan dari *sieve element* menuju organ *sink* disebut *floem unloading*. Berdasarkan cara pengangkutannya, *floem loading* dibedakan menjadi dua yaitu simplasmik dan apoplasmik. Proses translokasi asimilat *floem loading* secara simplasmik dari saluran

plasmodesmata antara sel produsen ke *companion cell* melalui jaringan hidup seperti floem, melibatkan banyak plasmodesmata dari berbagai sel yang berbeda dan apoplasmik jika tidak ada saluran khusus. Pengangkutan secara simplasmik yaitu hasil fotosintesis disalurkan dari sel produsen menuju *intermediet cell* dilanjutkan menuju ke *sieve element* melalui saluran plasmodesmata antar sel. Sel intermediet akan mengubah struktur gula kecil menjadi gula besar dengan cara menggabungkan satu dengan yang lain, agar sesuai dengan saluran plasmodesmata menuju *sieve element*. Sedangkan secara apoplasmik antara lain hasil fotosintat dari sel produsen akan dibawa oleh sel transfer menuju *sieve element* tanpa melewati saluran plasmodesmata. Secara apoplasmik, enzim ATPase menghasilkan gradien H^+ . Ion H^+ tersebut digunakan untuk menggerakkan sukrosa melalui *cotransport* H^+ *sucrose* secara mekanis dengan proses hampir sama dengan transport zat melalui membrane plasma. Tahap translokasi asimilat yakni larutan dengan ion kuat akan diangkut melalui floem, gula akan terus-menerus mengisi muatan saluran transport, jaringan floem berada dalam muatan positif, kemudian organ *sink* yang aktif akan melanjutkan pengangkutan hasil fotosintat untuk memenuhi kebutuhan pertumbuhan dan perkembangannya [22].



Gambar 5. Aliran translokasi asimilat [37]

Pengangkutan fotosintat menuju organ *sink* tidak selalu memiliki proporsional yang sama. Alokasi fotosintat disesuaikan dengan kebutuhan masing-masing organ *sink*. Alokasi asimilat dapat dipengaruhi beberapa aktivitas tumbuhan seperti sintesis senyawa cadangan penyimpanan,

penggunaan untuk metabolisme, dan sintesis kebutuhan pengangkutan. Apabila tanaman sedang melakukan proses reproduksi maka hasil fotosintat dominan disalurkan menuju ke organ generatif yang sedang berperan dalam reproduksi. Alokasi fotosintat diregulasi oleh berkas pembuluh dengan membentuk sistem saluran secara langsung menuju banyak organ *sink* seperti biji, akar muda, batang, bunga dan lainnya [37].

3. KESIMPULAN

Anggrek akar atau *ghost orchid* merupakan tumbuhan epifit yang mempunyai tipe akar *air root* dan berwarna hijau. Beberapa jenis anggrek akar tidak memiliki daun, sehingga akar dapat berperan sebagai organ pengganti daun sebagai tempat utama fotosintesis. Morfologi akar memiliki warna hijau dan anatomi anggrek akar yaitu memiliki banyak jaringan floem dan velamen, sebagai tempat fotosintesis dan pengangkutan hasil fotosintesis. Translokasi asimilat berlangsung dari akar (*source*) menuju bunga, daun, biji dan jaringan lainnya. Sehingga pada anggrek akar, jaringan floem di dalam akar berperan utama untuk menyalurkan hasil fotosintesis menuju seluruh organ tumbuhan. Proses translokasi asimilat secara simplasmik dan apoplasmik. Material yang diangkut secara umum mengandung senyawa organik dan anorganik, dengan presentase komposisi berbeda-beda tergantung jenis anggreknya.

REFERENSI

- [1] Arditti, J. 1992. *Fundamental of Orchid Biology*. New York : John Wiley & Sons.
- [2] Dressler, R.L. 1990. *The Orchids : Natural History and Classification*. Third ed. Cambridge : Massachusetts and London, Harvard University Press.
- [3] Nurfadilah, S., Nina Dwi Yulia Dan Esti Endah Ariyanti. 2016. Morphology, Anatomy, And Mycorrhizal Fungi Colonization In Roots Of Epiphytic Orchids Of Sempu Island, East Java, Indonesia. *Jurnal Biodiversitas*. Volume 17 (2) : 592-609.

- [4] Cockburn W, Goh CJ, Avadhani PN. 1985. Photosynthetic carbon assimilation in a shootless orchid, *Chiloschista usneoides* Don. LDL a variant on Crassulacean Acid Metabolism. *Plant Physiology*. Volume 77: 83–86.
- [5] Chomicki, G., Luc P. R. Bidel, Feng Ming, Mario Coiro, Xuan Zhang, Yaofeng Wang, Yves Baissac, Christian Jay-Allemand Dan Susanne S. Renner. 2015. The Velamen Protects Photosynthetic Orchid Roots Against Uv-B Damage, And A Large Dated Phylogeny Implies Multiple Gains And Losses Of This Function During The Cenozoic. *New Phytologist Journal*. Vol. 205: 1330–1341.
- [6] Caldwell MM, Robberecht R, Flint SD. 1983. Internal filters: prospects for UV-acclimation in higher plants. *Physiology Plantarum*. Volume 58: 445–450.
- [7] Li J, Ou-Lee TM, Raba R, Amundson RG, Last RL. 1993. Arabidopsis flavonoid mutants are hypersensitive to UV-B irradiation. *Plant Cell*. Volume 5: 171–179.
- [8] Ruiz-Medrano, R., Xoconostle Ca´zares, B. and Lucas, W.J. 2001. The phloem as a conduit for inter-organ communication. *Curr. Opin. Plant Biol*. Volume 4: 202–209.
- [9] Lakitan, Benyamin. 2015. *Dasar-Dasar Fisiologi Tumbuhan*. Jakarta : Rajawali Press.
- [10] Hoang, N.H., Michael E. Kane, Ellen N. Radcliffe, Lawrence W. Zettler, and Larry W. Richardson. 2016. Comparative seed germination and seedling development of the ghost orchid, *Dendrophylax lindenii* (Orchidaceae), and molecular identification of its mycorrhizal fungus from South Florida. *Annals of Botany*. 1-15.
- [11] Smith SE, Gianinazzi-Pearson V, Koide R, Cairney JWG. 1994. Nutrient transport in mycorrhizas: structure, physiology and consequences for efficiency of the symbiosis. *Pl Soil*. Voume 159: 103-113.
- [12] Rasmussen HN. 2002. Recent developments in the study of orchid mycorrhiza. *Pl Soil*. Voume 244: 149-163.
- [13] Arditti J. 1991. *Fundamentals of Orchid Biology*. New York : John Wiley & Sons.
- [14] Dearnaley JDW & McGee PA. 1996. An intact microtubule cytoskeleton is not necessary for interfacial matrix formation in orchid protocorm mycorrhizas. *Mycorrhiza* . Volume 6: 175-180.
- [15] Steinfort U, Verdugo G, Besoain X, Cisternas MA. 2010. Mycorrhizal association and symbiotic germination of the terrestrial orchid *Bipinnula fimbriata* (Poepp) Johnst (Orchidaceae). *Flora*. Voume 205: 811- 817.
- [16] Brundrett, M. 1991. *Mycorrhizas in natural ecosystems*. In: Begon M, Fitter AH, Macfadyen A (eds.). *Advances in Ecological Research* Vol 21. Academic Press Limited, New York.
- [17] Batty AL, Dixon KW, Brundrett MC, Sivasithamparam K. 2002. *Orchid conservation and mycorrhizal associations*. In: Sivasithamparam K, Dixon KW, Barrett RL. (eds). *Microorganisms in Plant Conservation and Biodiversity*. Kluwer Academic Publishers, Nederland.
- [18] Kristiansen KA, Freudenstein JV, Rasmussen FN, Rasmussen HN. 2004. Molecular identification of mycorrhizal fungi in *Neuwiedia veratrifolia* (Orchidaceae). *Mol Phylogen Evol*. Voume 33: 251-258.
- [19] Stark C, Babik W, Durka W. 2009. Fungi from the roots of the common terrestrial orchid *Gymnadenia conopsea*. *Mycol Res*. Voume 113: 952-959.
- [20] Fracchia S, Aranda A, Gopar A, Silvani V, Fernandez L, Godeas A. 2009. Mycorrhizal status of plant species in the Chaco Serrano Woodland from central Argentina. *Mycorrhiza*. Volume 19: 205-214.

- [21] Sakamoto Y, Yokoyama J, Maki M. 2015. Mycorrhizal diversity of the orchid *Cephalanthera longibracteata* in Japan. *Mycoscience*. Volume 56: 183- 189.
- [22] Howkesford, M., Walter H., Thomas K., Hans L., Jan S., Inge S., Meller, Philip W. 2012. Function of Macronutrients. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Third Edition. 135-189.
- [23] Dycus AM, Knudson L. 1957. The role of the velamen of the aerial roots of orchids. *Bot Gaz*. Volume 119 (2): 78-87.
- [24] Benzing DH, Friedman WE, Peterson G, Renfrow A. 1983. Shootlessness, velamentous roots, and the pre-eminence of Orchidaceae in the epiphytic biotope. *Amer J Bot*. Volume 70 (1): 121-133.
- [25] Moreira ASFP, Filho JPdL, Isaias RMdS. 2013. Structural adaptations of two sympatric epiphytic orchids (Orchidaceae) to a cloudy forest environment in rocky outcrops of Southeast Brazil. *Rev Biol Trop*. Volume 61 (3): 1053-1065.
- [26] Engard CJ. 1944. Morphological identity of the velamen and exodermis in orchids. *Bot Gaz*. Volume 105: 457-462.
- [27] Pridgeon AM. 1986. Anatomical adaptations in Orchidaceae. *Lindleyana*. Volume 1 (2): 90- 101.
- [28] Carlsward BS, Sternfls WL, Bytebier B. 2006. Comparative vegetative anatomy and systematics of the Angraecoids (Vandaeae, Orchidaceae) with an emphasis on the leafless habit. *Bot J Linn Soc*. Volume 151: 165-218.
- [29] Peterson CA, Enstone DE. 2006. Functions of passage cells in the endodermis and exodermis of roots. *Physiologia Plantarum*. Volume 97 (3): 592-598.
- [30] Senthilkumar S, Krishnamurthy KV, Britto SJ, Arockiasamy DI. 2000. Visualization of orchid mycorrhizal fungal structures with fluorescence dye using epifluorescence microscopy. *Curr Sci*. Volume 79 (11): 1527-1528.
- [31] Pridgeon AM, Stern WL, Benzing DH. 1983. Tilosomes in roots of Orchidaceae: morphology and systematic occurrence. *Amer J Bot*. Volume 70: 1365 - 1377.
- [32] Figueroa C, Salazar GA, Zavaleta HA, Engleman EM. 2008. Root character evolution and systematics in Cranichidinae, Prescottiinae and Spiranthiniae (Orchidaceae, Cranichideae). *Ann Bot*. Volume 101: 509-520.
- [33] Taiz, L. and Zeiger, E. (2010) *Plant Physiology*. 5th Edition, Sinauer Associates Inc., Sunderland, 782 p.
- [34] Mastur. 2015. Sinkronisasi Source dan Sink untuk Peningkatan Produktivitas Biji pada Tanaman Jarak Pagar. *Buletin Tanaman Tembakau, Serat & Minyak Industri*. Vol. 7 (1): 52-68.
- [35] Duan, Z., Ayumi Homma¹, Megumi Kobayashi, Noriko Nagata, Yasuko Kaneko, Yuki Fujiki And Ikuo Nishida. Photoassimilation, Assimilate Translocation And Plasmodesmal Biogenesis In The Source Leaves Of Arabidopsis Thaliana Grown Under An Increased Atmospheric CO₂ Concentration. 2014. *Journal Of Plant Cell Physiol*. Volume 55(2): 358– 369.
- [36] Munch, E. (1930). Die Stoffbewegunen in der Pflanze. *Verlag von Gustav Fischer, Jena*: 234.
- [37] Mishra, SR. 2004. *Translocation in Plants*. New Delhi: Discovery Publishing House.