

Asfie Maidie

# Bakteri

## Biologi dan Ekologi Perairan

Buku ini tidak diperjualbelikan.



# Bakteri

Biologi dan Ekologi  
Perairan

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Diterbitkan pertama pada 2024 oleh Penerbit BRIN

Tersedia untuk diunduh secara gratis: [penerbit.brin.go.id](http://penerbit.brin.go.id)



Buku ini di bawah lisensi Creative Commons Attribution-NonCommercial-ShareAlike 4.0 International (CC BY-NC-SA 4.0).

Lisensi ini mengizinkan Anda untuk berbagi, mengopi, mendistribusikan, dan mentransmisi karya untuk penggunaan personal dan bukan tujuan komersial, dengan memberikan atribusi sesuai ketentuan. Karya turunan dan modifikasi harus menggunakan lisensi yang sama.

Informasi detail terkait lisensi CC BY-NC-SA 4.0 tersedia melalui tautan: <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Asfie Maidie



# Bakteri

## Biologi dan Ekologi Perairan

Penerbit BRIN

Buku ini tidak diperjualbelikan.

© 2024 Asfie Maidie

Katalog dalam Terbitan (KDT)

Bakteri: Biologi dan Ekologi Perairan/Asfie Maidie–Jakarta: Penerbit BRIN, 2024.

xvi + 152 hlm.; 14,8 × 21 cm

ISBN 978-623-8372-83-6 (cetak)

978-623-8372-82-9 (*e-book*)

- |            |             |
|------------|-------------|
| 1. Bakteri | 2. Biologi  |
| 3. Ekologi | 4. Perairan |

579.3

Editor Akuisisi	: Noviaстuti Putri Indrasari
<i>Copy editor</i>	: Annisa' Eskahita Azizah
<i>Proofreader</i>	: Anton Surahmat
Penata isi	: Rahma Hilma Taslima
Desainer sampul	: Rahma Hilma Taslima

Terbitan pertama : Agustus 2024



Diterbitkan oleh:

Penerbit BRIN, Anggota Ikapi  
Direktorat Repositori, Multimedia, dan Penerbitan Ilmiah  
Gedung B.J. Habibie, Jl. M.H. Thamrin No. 8,  
Kb. Sirih, Kec. Menteng, Kota Jakarta Pusat,  
Daerah Khusus Ibukota Jakarta 10340

Whatsapp: +62 811-1064-6770

*E-mail*: [penerbit@brin.go.id](mailto:penerbit@brin.go.id)

*Website*: [penerbit.brin.go.id](http://penerbit.brin.go.id)

 PenerbitBRIN

 @Penerbit\_BRIN

 @penerbit.brin

Buku ini tidak diperjualbelikan.

# DAFTAR ISI

DAFTAR GAMBAR.....	vii
DAFTAR TABEL .....	xi
PENGANTAR PENERBIT .....	xiii
PRAKATA .....	xv
UCAPAN TERIMA KASIH .....	xvii
BAB I    PENDAHULUAN.....	1
BAB II    KERUGIAN DAN MANFAAT .....	7
A. Senjata Pemusnah Massal .....	10
B. Penghasil Obat-obatan dan Bahan Makanan.....	12
C. Pengurai (Dekomposer) dalam Lingkungan .....	27
D. Keanekaragaman Bakteri dan Perdagangan.....	28
BAB III    SEJARAH DAN PENGELOMPOKAN BAKTERI.....	31
A. Bakteri dan Sejarah Bumi .....	32
B. Bakteri Selalu Makhluk Tak Kasatmata?.....	35
C. Klasifikasi Bakteri.....	41
D. Metode Pengujian Bakteri.....	44

Buku ini tidak diperjualbelikan.

BAB IV	SEL BAKTERI.....	47
	A. Morfologi.....	47
	B. Koloni.....	52
	C. Lebih Jauh tentang Sel Bakteri.....	59
BAB V	KEHIDUPAN BAKTERI.....	91
	A. Metabolisme.....	92
	B. Kebutuhan Lingkungan Hidup.....	106
	C. Pertumbuhan Bakteri.....	113
BAB VI	BAKTERI DAN TUBUH MANUSIA.....	125
	A. Bakteri pada Anggota Tubuh.....	126
	B. Bakteri pada Usus.....	131
	C. Bakteri dan Keberadaannya.....	134
	D. Hubungan Bakteri <i>Autochthonous</i> dan Inang.....	136
	E. Bakteri <i>Allochthonous</i> di Usus.....	137
BAB VII	SIKLUS UNSUR DAN SENYAWA KIMIA.....	155
	A. Siklus Nitrogen.....	155
	B. Siklus Sulfur.....	164
	C. Siklus Karbon.....	169
BAB VIII	BAKTERI DALAM EKOSISTEM PERAIRAN.....	173
	A. Lingkungan Laut.....	180
	B. Lingkungan Perairan Tawar.....	194
BAB IX	MIKROFLORA PADA ORGANISME AIR.....	217
	A. Mikroflora di Bagian Luar Tubuh Organisme Perairan.....	219
	B. Mikroflora di Bagian Dalam Tubuh Organisme Perairan.....	231
BAB X	PENUTUP.....	249
	GLOSARIUM.....	251
	DAFTAR PUSTAKA.....	257
	TENTANG PENULIS.....	287
	INDEKS.....	289

# DAFTAR GAMBAR

Gambar 2.1	Ikan Fugu yang Biasa Mengandung <i>Tetrodotxin</i> (TTX) .....	11
Gambar 2.2	Kemasan Yakult® yang Menunjukkan <i>Strain</i> Bakteri yang Digunakan.....	16
Gambar 2.3	<i>Botulinum Toxin</i> Dosis Rendah yang Dipakai untuk Perawatan Kecantikan.....	23
Gambar 2.4	Skema Pengembangan Bioteknologi dalam Produk Fermentasi Hasil Perikanan.....	25
Gambar 2.5	Alur dalam Bioteknologi Mikrob untuk Produk Makanan .....	26
Gambar 3.1	Bakteri pada <i>Hydrothermal Vents</i> .....	33
Gambar 3.2	Bakteri Raksasa Pertama, <i>Thiomargarita namibiensis</i>	36
Gambar 3.3	Domain Makhluk Hidup di Dunia ini Berdasarkan Kedekatan Pasangan Susunan Gen <i>Paralogous</i> .....	37
Gambar 3.4	Sel Bacteria dan Archaea .....	38
Gambar 4.1	Seuntai Sel <i>Streptococcus pyogenes</i> yang Tiap Selnya Berbentuk Bola .....	49
Gambar 4.2	Sel Bakteri yang Berbentuk Batang dengan Kedua Ujung Membulat pada <i>E. coli</i> .....	50

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Gambar 4.3	Sel Bakteri dengan Bentuk Spiral dari Spesies <i>Spirillum volutans</i> .....	51
Gambar 4.4	Diagram Terbentuknya Sebuah Koloni Cyanobacteria .....	53
Gambar 4.5	Koloni bakteri jika dilihat dari atas bersama dengan pola ujungnya. ....	57
Gambar 4.6	Koloni bakteri jika dilihat dari samping. ....	57
Gambar 4.7	<i>Swarming</i> di atas media agar padat.....	59
Gambar 4.8	Diagram Umum Belahan Melintang Sel Bakteri .....	60
Gambar 4.9	Dinding Sel Bakteri Gram-Positif dan Bakteri Gram-Negatif .....	61
Gambar 4.10	Dinding Sel Archaea dan Perbandingannya dengan Dinding Sel Bakteri Gram-Positif dan Bakteri Gram-Negatif .....	63
Gambar 4.11	Model Replikasi DNA dan Sel .....	75
Gambar 4.12	Salah Satu Jenis Butiran Cadangan PHB <i>Granule</i> .....	78
Gambar 4.13	Diagram dari <i>Flagellum</i> , <i>Pili</i> , dan <i>Fimbriae</i> pada Sel Bakteri.....	80
Gambar 4.14	Posisi dan Kuantitas <i>Flagellum</i> pada Sel Bakteri .....	81
Gambar 4.15	Diagram <i>Flagellum</i> Bakteri .....	83
Gambar 4.16	<i>Fimbriae</i> dan <i>Pili</i> .....	85
Gambar 4.17	Skema Sebuah Spora Bakteri Beserta Fungsinya .....	87
Gambar 4.18	Posisi Spora pada Sel Bakteri.....	87
Gambar 5.1	Skema Fotosintesis dengan Fotosistem I ( <i>Cyclic Photophosphorylation</i> ) .....	94
Gambar 5.2	Skema Fotosintesis (I dan II) atau <i>Noncyclic Photophosphorylation</i> .....	95
Gambar 6.1	Mikroflora pada Usus Manusia .....	132
Gambar 7.1	Siklus Klasik Nitrogen yang Melibatkan Bakteri.....	157
Gambar 7.2	Siklus Sulfur (S) dengan Bakteri yang Berperan di Dalamnya.....	166
Gambar 7.3	Siklus karbon (C) di alam. ....	170
Gambar 8.1	Kondisi persebaran bakteri berdasarkan oksigen dan penetrasi cahaya matahari. ....	175
Gambar 8.2	Skema sederhana zonasi di perairan laut dan hubungannya dengan persebaran bakteri. ....	180
Gambar 8.3	Keanekaragaman bakteri di laut yang difoto dengan kamera beresolusi tinggi oleh Microscope pada tahun 2008.....	184

Gambar 8.4	Proses dekomposisi di laut/samudra.....	191
Gambar 8.5	Siklus biogeokimia di laut. ....	192
Gambar 8.6	Zona Sederhana Perairan Tawar yang Berhubungan dengan Kedalaman Air .....	195
Gambar 8.7	Kultur Murni Bakteri Genus <i>Chromobacterium</i> .....	199
Gambar 8.8	Sungai Segah pada Tahun 2015 ketika Terjadi <i>Blooming Cyanobacteria</i> .....	201
Gambar 8.9	Kolam bekas tambang batu bara di Kabupaten Paser, Provinsi Kalimantan Timur. ....	213
Gambar 9.1	<i>Holobiont</i> pada Permukaan Rumput Laut .....	220



# DAFTAR TABEL

Tabel 8.1	Kepadatan dan Komposisi Bakteri Aerobik Terkultur dari Laut dan Samudra.....	184
-----------	--	-----

Buku ini tidak diperjualbelikan.



# PENGANTAR PENERBIT

Sebagai penerbit ilmiah, Penerbit BRIN mempunyai tanggung jawab untuk terus berupaya menyediakan terbitan ilmiah yang berkualitas. Upaya tersebut merupakan salah satu perwujudan tugas Penerbit BRIN untuk turut serta membangun sumber daya manusia unggul dan mencerdaskan kehidupan bangsa sebagaimana yang diamanatkan dalam pembukaan UUD 1945.

Bakteri merupakan sesuatu yang sudah umum bagi pendengaran masyarakat dewasa ini. Namun, istilah bakteri dalam pengertian awam sering dihubungkan dengan barang busuk, penyakit, dan ketidakhigienisan. Selain dapat mencemari lingkungan, bakteri juga dapat menyebabkan penyakit yang dapat mengancam nyawa manusia. Namun, selain dari jenis yang menimbulkan kerugian, ada bakteri yang memiliki manfaat dalam kehidupan manusia dan lingkungan.

Buku *Bakteri: Biologi dan Ekologi Perairan* hadir untuk membuka, menginformasikan, dan memberikan wawasan masyarakat mengenai sel bakteri, metabolisme bakteri, hubungan bakteri dengan tubuh manusia, peranan penting bakteri dalam siklus nitrogen maupun

Buku ini tidak diperjualbelikan.

siklus karbon serta dalam ekosistem perairan, dan hubungan bakteri dengan organisme perairan. Berbeda dengan buku-buku lain tentang bakteri yang lebih fokus membahas kerugian, terutama bakteri sebagai penyebab penyakit, buku ini lebih menekankan pembahasan pada pemanfaatan bakteri dan fungsinya pada manusia dan lingkungan perairan. Hadirnya buku ini dapat dimanfaatkan sebagai sumber referensi bagi mahasiswa, peneliti, akademisi, maupun masyarakat umum yang tertarik mempelajari bakteri dalam kaitannya dengan biologi dan ekologi perairan.

Kami berharap hadirnya buku ini dapat menjadi referensi bacaan untuk menambah wawasan dan pengetahuan bagi seluruh pembaca. Akhir kata, kami mengucapkan terima kasih kepada semua pihak yang telah membantu proses penerbitan buku ini.

Penerbit BRIN

Buku ini tidak diperjualbelikan.

# PRAKATA

Sewaktu berakhir masa studi program master, yaitu ketika saya telah belajar tentang *fish cytogenetic* pada tahun 1998, saya disuruh melanjutkan ke bidang *microecology*, yakni melakukan studi pada mikroflora perairan dan usus ikan oleh pembimbing utama saya, alm. Profesor Yoshiaki Deguchi yang memiliki bidang keahlian kualitas air. Beragam pengetahuan harus saya pelajari selama di Nihon University ini, mulai dari kualitas air, *cytogenetic*, hingga *microecology* bakteri, tetapi beliau justru memberi nasihat bahwa lebih baik banyak yang diketahui, siapa tahu itu berguna pada kemudian hari ketika saya kembali ke Indonesia. Oleh karena itu, buku ini sebenarnya juga merupakan sebuah pembuktian bahwa saya memang tetap meneruskan amanat beliau.

Selain untuk melaksanakan amanat, studi bakteri atau *microflora* (mikroflora) ternyata merupakan hal yang menarik untuk dipelajari di Indonesia. Indonesia memiliki wilayah perairan yang demikian luas dan beragamnya maka besar kemungkinan untuk menemukan jenis-jenis bakteri baru yang berarti juga sekaligus membuka peluang

Buku ini tidak diperjualbelikan.

pemanfaatannya. Terasa sayang jika kebanyakan studi mengenai bakteri hanya dilakukan dalam hubungannya terhadap penyakit pada manusia, hewan, ataupun pada tumbuhan. Padahal, di luar Indonesia, studi mengenai biologi, ekologi bakteri, dan pemanfaatannya bersamaan pesatnya dengan studi mengenai bakteri penyakit. Oleh sebab itu, ditulisnya buku ini diharapkan dapat mengisi kesenjangan pengetahuan dan pemanfaatan bakteri di bidang biologi dan ekologi yang terus berkembang seiring dengan metode dan instrumen analisis yang makin maju walaupun masih terbatas pada studi-studi dari luar Indonesia. Akhirnya, saya berharap buku ini dapat dimanfaatkan sebaik-baiknya bagi para pencinta ilmu pengetahuan, yaitu pelajar, mahasiswa, peneliti, ataupun pembaca umum yang tertarik mengenai bakteri dalam biologi dan ekologinya.

Samarinda, April 2022

Penulis

Buku ini tidak diperjualbelikan.

# UCAPAN TERIMA KASIH

Banyak pihak telah membantu dalam terbitnya buku ini. Pihak paling utama adalah Penerbit BRIN yang telah berbaik hati untuk menerbitkan buku ini sebagaimana sebuah pertanyaan yang ada dalam buku karya Day (1995), “Jika ada pohon tumbang di dalam hutan dan tak seorang pun mendengar suara ia roboh, apakah bisa disebut ada suara pohon tumbang?” Sebuah pengetahuan akan berarti jika ada yang tahu akan keberadaan pengetahuan itu, yang seharusnya dimunculkan dalam sebuah media yang bisa diketahui luas melalui sebuah penerbitan.

Ucapan terima kasih saya ucapkan juga kepada pihak Direktorat Jenderal Pendidikan Tinggi Kementerian Pendidikan dan Kebudayaan yang pada tahun 2009 telah memberikan kesempatan kepada saya untuk melakukan penelitian mengenai bakteri pada ikan setelah hampir sembilan tahun tidak melakukannya sejak pulang studi dari Jepang karena ketiadaan biaya dan fasilitas di kampus kami. Sudah barang tentu pengetahuan mengenai bakteri ini diperoleh atas pembiayaan dari Monbukagakusho, Jepang, yang memberikan beasiswa sejak 1995

*Buku ini tidak diperjualbelikan.*

hingga 2001 serta kesabaran pembimbingan dari alm. Prof. Yoshiaki Deguchi dan Prof. Sugita Haruo serta dukungan para profesor lain dari College of Bioresource Science, Nihon University, yang terus membantu hingga sekarang. Ucapan terima kasih yang terdalem disampaikan kepada para pembimbing di Nihon University dan pihak Monbukagakusho, Jepang.

Ucapan terima kasih juga saya sampaikan kepada Fakultas Perikanan dan Ilmu Kelautan, Universitas Mulawarman, untuk fasilitas dan dukungannya. Selain itu, terima kasih kepada para mahasiswa yang melakukan studi mengenai bakteri di perairan.

Ucapan terima kasih yang paling dalam kepada Rita Hendrayani, istri tercinta; dan buah hati, Tzephania Maita Deguchie, yang begitu sabar menemani dalam setiap langkah kehidupan; serta kepada seluruh keluarga tercinta yang selalu memberikan dukungan untuk terus berkarya.

Samarinda, April 2022

Penulis

Buku ini tidak diperjualbelikan.

## BAB I

# PENDAHULUAN

Istilah bakteri atau *bacteria* dalam bahasa Inggris (*Bacteria* dengan huruf kapital *B* di dalam teks berhubungan dengan grup taksonomi Prokariota, sedangkan bakteri atau *bacteria* tanpa huruf kapital sering digunakan untuk menyebut prokariota secara umum) bisa berarti *Bacteria* maupun *Archaea* seperti dijelaskan oleh Singleton (1997). Istilah bakteri sering digantikan istilah lain, yaitu *bacterial flora*, *microflora* (mikroflora), *microbiota*, dan terkadang *bacterial microbiota* yang bermakna sama dan dipakai secara bersamaan ataupun bergantian tanpa ada pemisahan pemakaian seperti yang coba didefinisikan oleh beberapa kamus umum bahasa Inggris, misalnya *NCL Dictionary of Cancer Terms*, *Wikipedia*, *Collins English Dictionary*, ataupun *Merriam-Webster Dictionary*. Pemakaian istilah bakteri, *bacterial flora*, *microflora*, *microbiota*, dan *bacterial microbiota* secara bersamaan dengan makna ‘bakteri’ dapat dilihat di beberapa jurnal ilmiah, seperti Basoca et al. (2018), Thursby dan Juge (2017), Sherman (2009), Maidie (2000), dan Sugita (1993).

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Dibanding dengan organisme Eukaryotik, seperti tumbuhan, hewan, bakteri, ataupun archaea adalah organisme yang sulit untuk disebut sebagai suatu spesies yang khas karena gampang sekali mengalami perubahan susunan genetiknya seperti yang dijelaskan pada bagian morfologi bakteri. Oleh karena itu, pada studi mengenai bakteri, dengan mudahnya kita mendengar istilah-istilah, seperti “*strain*” yang sebenarnya berarti varian atau individu atau kelompok yang termasuk dalam suatu spesies, tetapi memiliki banyak variasi genetik dan juga fenotipe; “OTU” atau *operational taxonomic unit* yang merupakan bentuk lain dari penyebutan suatu spesies atau *strain* yang telah diketahui gennya, utamanya gen-gen pada 16S RNA ataupun 16S DNA, tetapi belum bisa diyakini termasuk *strain* atau spesies apa; dan “*clade*” yang merupakan pengelompokan tanpa grup taksonomi, tetapi hanya didasarkan kepada kesamaan nenek moyang atau *ancestor* yang ditunjukkan dengan kemiripan gennya.

Bakteri merupakan sesuatu yang sudah umum sekali bagi pendengaran kita dewasa ini. Makhluk atau organisme ini umumnya tidak terlihat dengan mata telanjang, yang terkadang digambarkan dengan bentuk yang mirip setan dalam iklan-iklan di televisi untuk cairan pencuci lantai ataupun *spray* pembersih ruangan. Tidak sedikit pula iklan-iklan yang menyarankan agar kita bebas dari bakteri, mulai dari iklan cat dinding hingga kaus kaki, yang pada dasarnya tidak begitu penting untuk selalu “bebas bakteri”.

Bakteri dalam pengertian awam sepertinya selalu berhubungan dengan barang busuk, penyakit, dan ketidakhigienisan. Di Indonesia—yang merupakan negara berkembang dengan masih banyaknya permukiman kumuh bersanitasi lingkungan rendah dan dengan ketersediaan air bersih yang masih terbatas—bakteri penyebab penyakit menjadi momok pada puncak musim kemarau dan juga pada musim penghujan. Tidak sedikit anak-anak penderita penyakit perut dan muntah berak (muntaber), yang disebabkan oleh bakteri *Vibrio cholerae* ataupun *Escherichia coli*, yang harus dirawat di rumah sakit ataupun meninggal setiap tahunnya.

Di bidang perekonomian, bakteri juga menyebabkan beberapa kerugian. Contohnya, produk udang beku yang terpaksa harus dibuang ke laut karena terkontaminasi *E. coli* saat diekspor; kasus pada perusahaan susu terbesar di Jepang, Snow Brand, yang bangkrut pada tahun 2000 karena beberapa konsumennya menderita sakit setelah mengonsumsi produk susu yang diduga tercemar dengan bakteri *Staphylococcus aureus* penghasil *A-type enterotoxin* (Milk plant bacteria, 2000); dan kasus pada susu formula untuk bayi yang beredar di Indonesia, yang pada tahun 2011 ditengarai terkontaminasi dengan bakteri *Enterobacteria sakazakii* (Judarwanto, 2011).

Kerusakan makanan yang disebabkan oleh bakteri cukup beragam, mulai dari menjadi busuk hingga berubah rasa. Minuman bir dapat menjadi rusak atau membusuk jika ditumbuhi bakteri, yang dalam keadaan aerobik dapat ditumbuhi oleh bakteri *Pediococcus* spp. dan bakteri asam laktat, seperti *Acetobacter* dan *Glunobacter*, yang dapat mengubah etanol dalam minuman bir menjadi asam laktat. Sementara itu, dalam keadaan anerobik, bakteri *Megasphaera cerevisiae* akan menjadikan bir rusak karena terbentuk asam isovalerik dan sulfida. Demikian pula dengan telur unggas, pada saat baru dikeluarkan, telur unggas memang steril tanpa ada bakteri, tetapi setelah beberapa hari dibiarkan terbuka bebas, telur akan terkontaminasi awal oleh bakteri *Pseudomonas*, yang selanjutnya akan diikuti jenis-jenis mikrob lain, seperti jamur *Penicilium* dan *Cladosporium*. Produk susu yang telah dipasteurisasi dapat dikontaminasi oleh *Bacillus* sehingga terjadi penggumpalan dan perubahan mutu susu. *Pseudomonas* dan *Acinetobacter-Moraxella* merupakan agen pembusukan oleh bakteri pada ikan yang biasanya dimulai pada bagian insang. Begitu juga pada produk daging segar yang biasanya terdapat kontaminan *Pseudomonas*, *Acinetobacter*, *Moraxella*, *Bacillus*, dan *Clostridium perfringer* yang merupakan bakteri-bakteri pembusuk bagi daging yang tidak dikelola dengan baik (Oberg, t.t.). Banyak sekali produk makanan sehari-hari yang apabila terkontaminasi bakteri menjadi rusak tak bisa dimakan, tetapi banyak juga produk makanan olahan,

utamanya produk makanan fermentasi, yang justru tidak akan menjadi produk apabila tidak ada bakteri yang memfermentasikannya.

Bakteri hidup—yang dimanfaatkan sebagai objek studi yang diperjualbelikan seperti yang dilakukan oleh lembaga nonprofit American Type Culture Collection (ATCC) dan lembaga pengoleksi mikroorganismenya lainnya sebagai probiotik ataupun agen bioremediasi—merupakan objek perdagangan yang akhir-akhir ini menjadi terbiasa kita lihat sehari-hari. Masuknya bakteri (mikroorganisme) ke dalam komoditas dagang memang dapat menguntungkan suatu negara, tetapi juga menjadi masalah tersendiri, apalagi bagi Indonesia yang memiliki keanekaragaman hayati yang sangat besar, tetapi belum tereksplorasi.

Walaupun sudah ada perjanjian internasional yang mengatur hal ini, masalah dalam pengaturan perdagangan dan kekayaan intelektual bagi bakteri masih banyak menimbulkan masalah. Contohnya adalah sebagai berikut.

- 1) Jika bakteri yang bermanfaat itu terdapat di semua tempat atau kosmopolitan, siapa yang berhak memilikinya dan kemudian mematenkannya?
- 2) Seandainya ada suatu jenis bakteri yang mudah hidup pada media sederhana dan cepat berkembang biak di negara A, kemudian bakteri itu—karena kelebihannya—disisipi gen tertentu dan dioptimalkan hidupnya dengan adanya suatu penelitian oleh negara B sehingga menghasilkan produk dagang X. Siapa yang berhak mematenkannya?
- 3) Seperti kita ketahui, satu spesies bakteri memiliki beberapa *strain* atau varian dengan mudahnya, tergantung kondisi habitat. *Strain* atau varian ini kemudian menghasilkan produk atau memiliki kemampuan yang jauh melebihi atau bahkan berbeda dari bakteri induk. Untuk mengetahui dari daerah mana atau dari negara tertentu mana bakteri itu berasal, ini akan menjadi sangat sulit atau dapat dikatakan *nonsense*.

- 4) Bakteri A, misalnya, mampu membuat atau menghasilkan produk Y dan setelah diteliti gennya, diketahui gen Z-lah yang memiliki kemampuan untuk memproduksi Y tersebut. Apabila orang lain kemudian membuat gen Z sintetis sehingga bakteri lain juga mampu membuat produk Y, lalu bagaimana sistem patennya dan perdagangannya?
- 5) Bakteri rawan sekali terhadap pencurian karena jumlah dan jenisnya yang sangat banyak dan sebagian besar belum tereksplorasi, apalagi dengan habitat mikronya, sehingga membawa beberapa jenis bakteri ke luar daerah atau ke luar negeri bukanlah suatu kesulitan.

Masalah ini kami ajukan dengan harapan, yakni Indonesia atau negara lain yang memiliki sumber daya bakteri yang berlimpah mulai menjaga dan mengeksplorasinya sehingga dapat diketahui manfaat dan dapat menjaga kekayaan ini sebaik mungkin.

Mungkin berbeda dengan buku-buku lain yang juga membahas tentang bakteri yang lebih berfokus pada kerugian, yang utamanya terhadap penyebab penyakit, buku ini lebih ditekankan pada pemanfaatan bakteri dan fungsinya pada manusia dan lingkungan perairan. Buku ini terdiri dari sepuluh bab, Bab I memberikan penjelasan mengapa kita perlu mempelajari bakteri yang tidak hanya kepada mudaratnya sebagai penyebab penyakit, tetapi juga yang utama adalah manfaatnya yang dijelaskan lebih luas pada Bab II. Mengenai biologi bakteri sendiri dijelaskan pada Bab III hingga ke Bab V. Perkembangan pengetahuan mengenai bakteri berkembang sangat pesat di dunia internasional, sedangkan kita sendiri, Indonesia, sangat sedikit yang meneliti hingga ke masalah biologi dari bakteri, yang bisa dilihat dari jumlah jurnal ilmiah yang diterbitkan secara internasional. Sepertinya, kita di Indonesia lebih banyak mempelajari aplikasinya, utamanya pada bidang kesehatan dan pada lingkungan, terutama masalah pencemaran mikrob.

Sebagai suatu pembandingan perkembangan pengetahuan mengenai bakteri, tidak salah jika kita melakukan pembahasan pula mengenai studi-studi mengenai bakteri pada manusia (Bab VI). Bakteri berperan

penting dalam kesehatan manusia, studi paling intensif mengenai bakteri pastilah dalam hubungannya dengan manusia. Selanjutnya, pada Bab VII, kita bisa melihat bahwa bakteri tidak hanya berperan penting dalam kesehatan manusia, tetapi juga penting perannya dalam penguraian (dekomposisi) dan mineralisasi, yakni peran utamanya dalam siklus unsur hara penting di dunia: nitrogen, karbon, serta sulfur, yang menjadi topik pembahasan juga pada buku ini. Walaupun memang sudah ada juga beberapa pustaka yang mengaitkan bakteri dalam siklus logam berat, seperti selenium (Se) ataupun logam berat lainnya, hal tersebut masih dalam tahap awal sehingga belum dibahas dalam bab ini.

Bab VIII menjelaskan betapa pentingnya peran bakteri dalam ekosistem perairan laut dan tawar yang semula tidak begitu diperhatikan. Peran bakteri, baik sebagai autotrof maupun dekomposer, menjadi kunci pada ekosistem perairan. Kemudian, Bab IX berhubungan dengan Bab VIII di mana kehidupan organisme air berhubungan erat dengan mikroflora perairannya dalam bentuk simbiosis. Pada Bab X atau bab terakhir dibahas hal-hal yang mungkin perlu kita kembangkan di Indonesia dalam hal studi-studi mengenai bakteri.

## BAB II

# KERUGIAN DAN MANFAAT

Pada masa pandemi virus Covid-19, sering kali kita mendengar orang-orang yang perlu untuk menjaga kesehatannya berkata, “Wah, saya perlu minum Yakult® supaya badan tetap sehat.” Selain itu, ada juga yang berkata, “Produksi ikan saya jadi tinggi gara-gara saya beri probiotik A.” Apakah secara ilmiah hal tersebut benar ataukah hal tersebut hanya sekadar sugesti? Hanya sedikit orang yang tahu bahwa produk Yakult® yang diminum itu tujuan utamanya bukan meminum susu fermentasi, tetapi meminum sejumlah besar bakteri hidup. Begitu juga dengan pemberian probiotik pada ikan, yaitu pemberian bakteri hidup yang sudah diketahui manfaatnya dengan tujuannya untuk meningkatkan daya serap pakan ataupun menjaga kesehatan ikan dari bakteri penyakit. Berbeda halnya dengan kejadian orang yang luka dan pada kemudian hari pada luka yang tidak dibersihkan dengan baik itu muncul nanah. Secara spontan orang akan berkata, “Wah, lukamu terinfeksi bakteri!” Bakteri dalam pikiran orang umum dan orang-orang awam adalah hanya sebagai penyebab penyakit.

*Buku ini tidak diperjualbelikan.*

Di dunia, penyakit yang disebabkan oleh bakteri tidak hanya terjadi secara individu, tetapi juga pada keluarga, bahkan populasi yang lebih besar secara bersamaan, antara lain penyakit kolera yang membawa korban jiwa lebih dari 5.000 orang setiap tahun dan sepertinya selalu terjadi pada negara-negara berkembang (walaupun pada tahun 2011 justru terjadi di negara-negara Eropa dengan korban meninggal dan menderita sakit lebih dari 1.000 orang). Demikian juga penyakit tuberkulosis (TB) atau dahulu disebut penyakit TBC yang disebabkan oleh bakteri *Mycobacterium tuberculosis*. Penyakit ini diketahui muncul sekitar 5.000 tahun lalu dari studi pada mumi di Mesir. Pada tahun 1960-an, penyakit ini sudah hampir dapat dimusnahkan, tetapi pada tahun 1993, World Health Organization (WHO) mengumumkan keadaan darurat akan perkembangan kembali penyakit ini yang resistan terhadap obat-obatan yang sudah ada (Weiss, 2002; Yamazaki, 1999). Di Indonesia sendiri, pada tahun 2021, penyakit yang disebabkan oleh bakteri, yaitu tuberkulosis (TBC) dan diare, merupakan penyakit yang umum dan termasuk dalam lima penyakit paling banyak penderitanya.

Demikian juga dengan kematian massal 50 juta manusia di seluruh dunia pada tahun 1918 disebabkan oleh flu yang saat itu diduga hanya disebabkan oleh virus. Berdasarkan hasil penelitian dari National Institute of Allergy and Infectious Diseases yang diterbitkan dalam *Journal of Infectious Diseases*, flu tersebut ternyata disebabkan oleh serangan bakteri mematikan setelah sebelumnya terinfeksi virus (Silberner, 2008). Kemajuan zaman dengan teknologinya memang telah bisa mengatasi penyakit-penyakit yang disebabkan oleh bakteri hingga korban meninggal dapat diminimalisasi. Namun, tetap saja kejadian-kejadian penyakit oleh bakteri yang menginfeksi banyak orang bisa saja terjadi, misalnya akibat pencemaran lingkungan, baik yang secara alami maupun akibat kelalaian manusia. Pada tahun 2020, serangan bakteri genus *Brucella* (kelas  $\alpha$ -Proteobacteria, Gram-negatif, nonmotil) yang menyebabkan penyakit demam Malta (sakit kepala, nyeri otot, demam, dan kelelahan) terjadi pada sekitar 3.200 lebih penduduk Provinsi Gansu, Tiongkok, sebagai akibat

bocornya limbah pabrik vaksin *Brucella* yang tidak dikelola dengan baik (Yeung & Cheung, 2020). Penyakit-penyakit tersebut adalah penyakit-penyakit yang menyebar kepada banyak korban yang terjadi baik secara lokal maupun tersebar luas ke seluruh dunia. Padahal, tidak sedikit juga penyakit bakteri yang berkembang dalam luasan yang tidak besar, bahkan hanya individu per individu, seperti penyakit akibat hubungan seksual yang disebabkan bakteri *Chlamydia trachomatis*, *Neisseria gonorrhoeae*, atau *Triponema pallidum*; lepra yang disebabkan *Mycobacterium leprae*; dan penyakit tetanus oleh bakteri *Clostridium tetani*.

Walaupun sedemikian seringnya kita mendengar penyakit yang disebabkan oleh bakteri, pada umumnya hanya beberapa jenis yang menjadi penyakit pada manusia di antara ribuan bahkan jutaan *strain* bakteri yang terdapat di alam. Menurut Bio Explorer (2021), sejak diketahui keberadaan penyakit akibat bakteri di Mesir dan Cina Kuno sekitar 3000 BCE (Before Common Era atau sebelum tahun 1 Masehi) hingga saat ini, hanya sekitar 14 jenis penyakit penting di dunia yang disebabkan oleh lebih 14 *strain* bakteri (umumnya satu jenis penyakit disebabkan oleh satu *strain* bakteri, seperti infeksi *E. coli*, tetapi ada juga satu penyakit yang disebabkan beberapa *strain*, seperti infeksi pneumonia yang disebabkan oleh infeksi *Streptococcus pneumoniae*, *Staphylococcus aureus*, *Klebsiella pneumoniae*, dan lain-lain). Penyakit-penyakit itu adalah antraks, tetanus, leptospirosis, tuberkulosis, pneumonia, kolera, botulisme, infeksi *Pseudomonas*, infeksi MRSA, infeksi *E. coli*, meningitis, *gonorrhea*, *bubonic plague*, dan sipilis.

Bakteri penyebab penyakit sepertinya memiliki ciri khusus yang tidak dimiliki oleh bakteri-bakteri lain yang bukan penyebab penyakit. Scotland (1988) menyebutkan bahwa pada umumnya bakteri penyebab penyakit menghasilkan zat racun atau toksin berbahaya yang menyebabkan terjadinya kekejangan otot, pendarahan, ataupun borok. Hingga saat ini memang belum dapat dijelaskan hubungan antara toksin yang dihasilkan dan sifat penyakit yang ditimbulkan oleh bakteri tersebut. Jika semula toksin yang dihasilkan bakteri dipandang

hanya merupakan suatu cara untuk menginfeksi inang, studi lebih lanjut menunjukkan bahwa toksin pada bakteri merupakan cara mereka untuk hidup, yaitu sebagai penyedia *niche* dan penyesuaian-nya, modulasi respons imun dari inang, ataupun pada toksin yang membunuh inang, kemungkinan besar adalah dimaksudkan agar merangsang bakteri penghasil toksin tersebut untuk segera membentuk sporanya, seperti pada kasus *botulinum toxin* yang dihasilkan oleh bakteri *Clostridium botulinum* dan *tetanus toxin* yang dihasilkan oleh *Clostridium tetani* (Rudkin et al., 2017).

Kuman yang sering dipakai untuk menggantikan istilah bakteri adalah hal yang umum kita dengar apabila terjadi suatu penyakit, tetapi jarang orang menyebutkan bakteri untuk hal-hal lain yang lebih bermanfaat, misalnya pada bahan makanan. Oleh karena pemahaman ini, dalam bab ini akan digambarkan secara ringkas tentang kerugian dan manfaat dari bakteri.

## A. Senjata Pemusnah Massal

Dari berbagai macam senjata pemusnah massal, termasuk di dalamnya adalah bakteri sebagai senjata biologis (*biological weapon*). *Biological weapon* bermanfaat dalam peperangan, tetapi mungkin tidak begitu berguna pada saat damai, terkecuali bagi teroris. Di dunia dikenal beberapa jenis senjata biologis yang dibuat dari bakteri, seperti yang disebutkan oleh Simon (2002), yaitu

- 1) antraks menimbulkan penyakit antraks oleh *Bacillus anthracis*;
- 2) *plague* menimbulkan penyakit *plague* oleh *Yersinia pestis*;
- 3) *Q fever* menimbulkan penyakit *Q fever* oleh *Coxiella burnetii*;
- 4) tularemia menimbulkan penyakit tularemia oleh *Francisella tularensis*;
- 5) *botulinum toxin* (*botox*, *botoks*) merupakan racun yang dihasilkan dari *Clostridium botulinum*; dan
- 6) racun paling mematikan, *tetrodotxin* (TTX), yang menjadi masalah besar bagi pengonsumsi ikan mentah (*sashimi*) ikan buntal (*pupper fish*, *Fugu* sp.; Gambar 2.1) di Jepang. Ini merupa-

kan racun yang dihasilkan oleh *strain* tertentu dari bakteri *Vibrio alginolyticus* (Noguchi et al., 1987).



Keterangan: Sebagai *sashimi*, dagingnya yang berwarna putih susu dan lumer di mulut memang lezat luar biasa, tetapi tanpa penyiangan yang profesional, racun *tetrodotoxin* (TTX) hasil metabolisme bakteri *strain Vibrio alginolyticus* yang menumpuk di sekitar tulang belakang (vertebra) ikan fugu akan menjadikan makanan ini sangat beracun dan mematikan dengan cepat.

Sumber: Fugu Magazine (2021)

**Gambar 2.1** Ikan Fugu yang Biasa Mengandung *Tetrodotoxin* (TTX)

Beberapa negara terus berlomba dalam menciptakan senjata biologis ini secara rahasia sehingga beberapa negara dan grup teroris akhir-akhir ini diduga telah memiliki *strain* baru dari bakteri tersebut yang lebih beracun dan efektif. Untuk jenis atau *strain* yang ada saat ini saja, jika sebanyak 1 gram dilepaskan ke udara dan kemudian terisap melalui pernapasan, racun *botulinum* sedikitnya dapat membunuh 20 juta orang penduduk, apalagi antraks yang memiliki daya racun sebesar lima kali dari *botulinum*. Secara internasional, setelah kejadian serangan teroris tanggal 11 September 2001 pada menara kembar World Trade Center, serangan menggunakan serbuk antraks pada tanggal 4 Oktober 2001 ditengarai terjadi di Amerika Serikat melalui surat-surat yang dikirim ke negara ini (Spignesi, 2006).

Buku ini tidak diperjualbelikan.

## B. Penghasil Obat-obatan dan Bahan Makanan

Dengan kemajuan bioteknologi sekarang ini, beberapa spesies bakteri dapat dimanfaatkan dalam bidang kesehatan sebagai penghasil obat-obatan dan dalam bidang pangan sebagai penghasil ataupun pembantu dalam proses produksi makanan.

### 1. Bakteri Asam Laktat (*Lactic Acid Bacteria*)

Dengan kemajuan bioteknologi<sup>1</sup>, bakteri yang mempunyai keunggulan, yaitu perkembangan yang cepat, mudah mengalami penambahan atau penyisipan gen tertentu, serta memiliki gen yang mempunyai kemiripan dengan manusia ataupun organisme lain, memiliki fungsi yang sangat besar dalam hal pembuatan obat-obatan dan makanan. Dalam hal ini, produk makanan yang merupakan produk fermentasi sering kali juga mengandung bakteri yang membantu prosesnya walaupun banyak penelitian lebih berpusat pada peran jamur (fungus) dan ragi (*yeast*). Produk fermentasi sangat terkenal di Asia dan bahkan telah dibuat beratus-ratus tahun yang lalu. Saat ini, beratus-ratus bahkan ribuan spesies dan *strain* bakteri telah dieksplorasi manusia dengan berbagai keperluan dan kerugiannya. Beberapa spesies atau grup memang lebih banyak dieksplorasi, seperti *Escherichia coli* yang tidak hanya dieksplorasi sebagai bakteri penyebab penyakit, tetapi saat ini juga dieksplorasi berbagai *strain*-nya sebagai bioreaktor<sup>2</sup> ataupun keperluan studi genetika lainnya. Sementara itu, untuk grup bakteri yang tergabung dalam grup bakteri asam laktat (*lactic acid bacteria*)—suatu kelompok bakteri Gram-positif yang tidak membentuk spora—dan dicirikan dengan menghasilkan produk akhir asam laktat serta memiliki komposisi *guanine + cytosine* (G + C) di bawah 50 mol % ini begitu luas dipelajari dengan alasan, yakni bakteri kelompok ini adalah bakteri yang pertama kali berkolonisasi menjadi mikroflora

<sup>1</sup> Istilah bioteknologi (*biotechnology*) ini menurut Mish (1997) adalah aplikasi praktis mengenai pengetahuan atau ilmu dari biologi.

<sup>2</sup> Bioreaktor memiliki pengertian: (1) sebagai sekumpulan beberapa jenis bakteri yang bersama-sama berfungsi dalam menguraikan limbah organik; (2) sebagai “pabrik” biologis yang dengan proses metabolismenya menghasilkan produk yang bisa digunakan bagi kehidupan manusia.

di saluran pencernaan bayi yang baru lahir dalam membantu dalam pencernaan bayi terhadap susu.

Secara *phylogenetic* dengan berdasarkan 16S rRNA, grup bakteri asam laktat menurut Scheleifer et al. (1995) terbagi ke dalam: *Propionibacterium*, *Bifidobacterium*, *Lactobacillus/Pediococcus*, *Leuconostoc*, *Weissella*, *Streptococcus*, *Lactococcus*, *Tetragenococcus*, *Alloiococcus*, *Enterococcus*, *Vagococcus*, dan *Carnobacterium*. Studi-studi dengan menggunakan metode analisis DNA ataupun RNA berkembang untuk menemukan spesies-spesies baru dari bakteri asam laktat seperti pada studi dari Hiu et al. (1984) yang menemukan spesies baru *Lactobacillus piscicola* dari ikan salmon yang sakit serta Collins et al. (1987) dan Collins et al. (1994) yang juga menemukan genus baru *Carnobacterium* serta mengusulkan terbentuknya lima genus dan tujuh spesies baru dari genera *Clostridium*. Namun, untuk tujuan pemanfaatannya, spesies-spesies bakteri asam laktat ini harus dapat dibiakkan dalam lingkungan buatan manusia. Oleh karena tujuan pembiakan ini, cukup dikenal beragam media yang bisa digunakan untuk menumbuhkan bakteri asam laktat seperti yang dilakukan oleh beberapa peneliti Lee dan Lee (2008), McDonald et al. (1987), dan Terzhaghi dan Sandine (1975). Sementara itu, untuk identifikasi secara cepat bakteri asam laktat di dalam produk-produk konsumsi manusia, biasa digunakan metode *fluorescence in situ hybridization* (FISH; Beimfohr et al., 1993; Hertel et al., 1993). Pentingnya bakteri asam laktat dalam kehidupan manusia serta kemungkinan untuk menemukan spesies atau *strain* baru yang lebih unggul memberikan pemikiran baru kepada kita di Indonesia untuk lebih mengeksplorasi sumber daya alam bakteri yang ada di lingkungan kita sehingga akan ditemukan lebih banyak lagi spesies ataupun *strain* baru dari bakteri asam laktat, baik itu sebagai bakteri asam laktat yang bermanfaat maupun sebagai bakteri penyebab penyakit.

Dalam kehidupan sehari-hari, banyak sekali produk makanan fermentasi yang dibuat ataupun produk makanan manusia yang berkaitan erat dengan kelompok bakteri asam laktat. McKay dan Baldwin (1990) mencatat sedikitnya sepuluh kelompok produk yang

dimanfaatkan manusia merupakan hasil pemanfaatan bakteri asam laktat, mulai dari fermentasi sayuran, fermentasi daging ataupun ikan, minuman, bakeri, fermentasi produk susu, kecap, silase, probiotik, hingga beragam makanan tradisional. Dengan mengingat kebutuhan manusia pada masa depan yang makin berkembang dan kompleks, bioteknologi bakteri asam laktat diperkirakan akan berkembang pada prospek dalam fermentasi laktosa, perubahan gen penghasil proteinase, pemanfaatan asam sitrat, penghasil senyawa antibakteri, penghasilan *exopolymers*, penghasilan amilase, serta ketahanan bakteri asam laktat pada virus bakteriofag.

Di Indonesia pun demikian, pemanfaatan bakteri asam laktat tanpa disadari telah dilakukan sejak dahulu kala dalam mengolah makanan. Namun, sayangnya pemanfaatan bakteri asam laktat ini hanya sedikit yang sudah berada pada level bioreaktor yang memanfaatkan *strain-strain* terbaik dari spesies-spesies bakteri asam laktat untuk pengembangan produk yang khas dan berkesinambungan.

Dalam bioreaktor, untuk menghasilkan senyawa bermanfaat, peran bakteri asam laktat juga makin berkembang seperti dalam hal pengembangan senyawa antibakteri atau *bacteriosin* yang walaupun banyak bakteri yang juga menghasilkan senyawa ekstraseluler *bacteriosin* ini, senyawa *bacteriocin* dari bakteri asam laktat merupakan senyawa yang dapat diasumsikan aman bagi manusia. Hasil studi Jack et al. (1995) menyebutkan bahwa salah satu jenis *bacteriocin* adalah nisin, yang utamanya dihasilkan oleh *strain Lactococcus lactis*, yang dapat mengawetkan produk makan dan keamanannya pun sudah diterima oleh Badan Pengawasan Makanan dan Obat (Food and Drug Administration, FDA) Amerika Serikat. Begitu juga dengan *bacteriosin curvasin A* yang dihasilkan oleh *Lactobacillus curvatus strain LTH 1147* yang bermanfaat dalam mencegah pertumbuhan cemaran bakteri penyakit *Enterococcus faecalis* dan *Listeria monocytogenes* dalam fermentasi sosis daging (Vogel et al., 1993). Kehadiran bakteri-bakteri asam laktat pada produk-produk olahan ini justru dapat memberikan rasa aman dalam mengonsumsi produk-produk tersebut.

Selain sebagai penghasil *bacteriocin* yang mencegah pertumbuhan bakteri penyakit, bakteri asam laktat juga bermanfaat langsung dalam memfermentasikan bahan makanan menjadi produk tertentu yang memiliki kekhasan dan sering kali menjadi lebih bergizi. *Lactobacillus* dan *Streptococcus* yang digunakan dalam fermentasi untuk produk perikanan, seperti *inarizushi* yang telah dikenal sejak ratusan tahun yang lalu di Jepang, menyebabkan rantai panjang dari protein dan lemak pada ikan mas (*Cyprinus carpio*) yang diolah didegradasi menjadi asam amino dan asam lemak sederhana yang lebih mudah diserap oleh usus manusia (Tanikawa, 1985). Selain itu, Jepang juga terkenal dengan produk makanan hasil fermentasi, seperti *miso* dan *shoyu* (disebut kecap di Indonesia) yang fermentasinya dilakukan oleh bakteri asam laktat bersama mikrob jenis lainnya (Hesseltine, 1983).

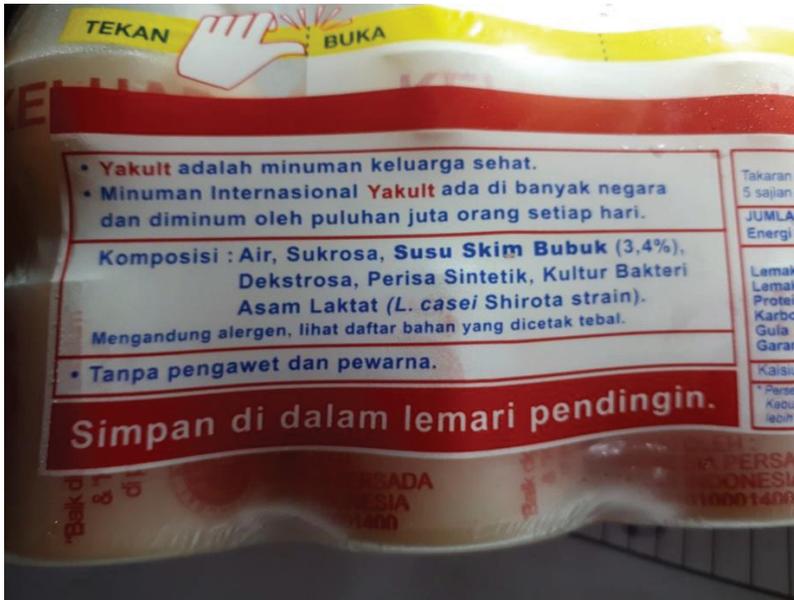
Sementara itu, di Indonesia sendiri, seperti negara-negara Asia lainnya, sejak zaman dahulu juga sudah sangat terkenal dengan produk makanan hasil fermentasi, seperti kecap, terasi, ikan peda, cuka, dan tapai, yang semuanya juga dibantu pembentukannya oleh bakteri asam laktat. Walaupun sama spesiesnya, perbedaan *strain* dan varietas memberikan produk akhir yang berbeda pula. Hal ini pulalah yang menyebabkan munculnya bermacam-macam rasa dan aroma pada sake ataupun rasa yang bermacam pula, seperti pada yoghurt, keju, dan kecap.

Perlombaan industri untuk mencari *strain* bakteri yang lebih baik dalam memfermentasikan karbohidrat merupakan eksplorasi yang tiada henti hingga saat ini. Eksplorasi tersebut utamanya untuk memproduksi etanol dan alkohol lainnya bagi keperluan *biofuel* (bahan bakar hayati) dalam mengatasi masalah krisis bahan bakar.

Yoghurt dengan jenis bakteri asam laktat dari *strain Lactobacillus casei* Shirota, kita kenal sehari-hari, terkandung dalam produk minuman Yakult®, sebuah industri besar yang telah menyebar di seluruh dunia. Produk Yakult® dikenal sebagai probiotik dan bukan sebagai produk olahan susu atau yoghurt walaupun rasa dan bentuknya seperti produk olahan susu. Susu olahannya hanyalah sebagai media untuk hidup bakteri dan merupakan bahan yang mudah kita minum.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Pada Yakult®, yang dijual adalah *bakteri hidup*, yaitu bakteri *L. casei strain Shirota* (Gambar 2.2), yang apabila kita minum, bakteri hidup ini diharapkan akan membantu dalam proses pencernaan bahan makanan yang lebih baik dalam usus kita.



Keterangan: Label mengenai kandungan bakteri pada produk Yakult® di kemasan sering kita temukan sehari-hari, tetapi sering luput dari penglihatan. Yakult® adalah industri Jepang yang hanya memanfaatkan organisme “tak terlihat mata telanjang”, tetapi telah menjadi industri besar bakteri hidup yang produknya tersebar di seluruh dunia. Walaupun Indonesia memiliki berbagai jenis bakteri yang bermanfaat, pemanfaatannya belum sampai kepada tahap produksi masal seperti Yakult® ini.

Foto: Asfie Maidie (2022)

**Gambar 2.2** Kemasan Yakult® yang Menunjukkan *Strain* Bakteri yang Digunakan

Industri lain dengan bahan utama bakteri atau mikroflora hidup yang saat ini berkembang pesat adalah industri probiotik untuk organisme selain manusia dan bioremediasi untuk lingkungan, baik lingkungan sekitar, pertanian, peternakan, kehutanan, maupun

Buku ini tidak diperjualbelikan.

perikanan. Probiotik makin berkembang saat ini dengan tujuan utama mencegah penyakit dan penggunaan obat-obatan dengan memanfaatkan mikroba atau bakteri bagi manusia dan bidang lain yang berkaitan dengan hidupnya. Probiotik didefinisikan pertama kali sebagai organisme ataupun bahan yang berkontribusi dalam keseimbangan mikroba di dalam saluran pencernaan atau usus (Parker, 1974), yang kemudian definisi ini diperinci lagi oleh Fuller (1989) dan terakhir oleh Haveenafr dan Huis (1992) menjadi mikroorganisme tunggal ataupun campuran yang tersedia (*viable*) dan bisa dikultur (*culturable*) yang diaplikasikan bagi inang (manusia dan hewan) untuk memberikan kemanfaatan dalam peningkatan kebaikan *autochthonous microflora* di saluran pencernaan. Sementara itu, FAO dan WHO (2006) memberikan definisi bagi probiotik sebagai pemberian mikroba hidup yang bertujuan untuk meningkatkan kesehatan inang. Secara umum, Newman (2009) menjelaskan tentang probiotik, yaitu

- 1) terbuat dari bakteri hidup, khamir (*yeast*), ataupun spora hidup dari bakteri;
- 2) diberikan secara oral melalui makanan ataupun dari air;
- 3) tempat terjadinya aksi probiotik adalah pada permukaan sel, dalam arti akan terjadi kolonisasi di permukaan sel inang dan harus terjadi komunikasi yang baik dengan sel inang melalui *quorum sensing*;
- 4) mekanisme dari aksi probiotik terjadi secara langsung dengan menghasilkan senyawa antibakteri ataupun secara tak langsung dengan mencegah terjadinya kolonisasi oleh bakteri penyakit pada sel inang;
- 5) memberikan keuntungan lain yang dapat berupa saluran pencernaan yang sehat, daya imun yang kuat, dan pertumbuhan yang baik bagi inang;
- 6) tidak membahayakan inang;
- 7) harusnya bermanfaat secara *in vivo*, bukan hanya *in vitro* dalam skala laboratorium;
- 8) seharusnya tidak membawa pesan genetik yang bisa mengubah genetika dari inang seperti yang terjadi pada virus.

Masalah utama dalam aplikasi probiotik adalah kemampuan bakteri probiotik untuk berkoloni dan hidup menjadi normal biota atau *autochthonous microflora* pada saluran usus, apalagi mengingat mekanisme pencernaan dengan pH yang sangat rendah dapat menyebabkan rusaknya dinding sel bakteri. Selain itu, adanya lapisan lendir pada lapisan dalam sistem pencernaan yang juga merupakan masalah dalam berkolonisasi akibat adanya senyawa antibakteri yang dikandungnya serta sistem pelepasan dan pembuangan pada saat-saat tertentu terhadap lapisan lendir ini (Savage, 1977). Walaupun di dunia ini banyak sekali bakteri yang potensial menjadi agen probiotik, dalam pengembangannya, ternyata tak semudah itu untuk menghasilkan produk probiotik. Azaïs-Bresco et al. (2010) menyebutkan beberapa hal terkait agen probiotik sebagai berikut.

- 1) *Strain* bakteri yang berbeda dari spesies yang sejenis akan memiliki genom yang berbeda, yang dengan perbedaan ini akan menampilkan fenotipe yang berbeda pula. Dampak dari ini adalah bahwa suatu *strain* dari spesies yang sama belum tentu akan menghasilkan manfaat yang sama pula sebagai agen probiotik.
- 2) Perbedaan *probiotic strain* ataupun spesies telah ditunjukkan memiliki perbedaan dampak biologis pula. Tidak hanya dari gen yang berbeda, tetapi juga setiap bakteri yang dijadikan agen probiotik akan menghasilkan dampak biologis yang berbeda sehingga memang dalam produk probiotik diperlukan *strain* atau spesies yang memang spesifik memiliki fungsi tertentu.
- 3) Perbedaan dari kelengkapan biologi (*biology properties*) dalam hal ini genetika dari bakteri agen probiotik akan memberikan dampak klinis berbeda juga bagi inang. Hal ini patut diperhatikan dalam membuat suatu agen probiotik, yang tidak hanya spesies, tetapi juga *strain* apa yang dijadikan sebagai agen probiotik. Satu *strain* tertentu memang memberikan manfaat dan tanpa akibat klinis yang berarti, tetapi tidak terhadap *strain* lainnya walaupun dari spesies yang sama, yang bisa jadi justru menyebabkan akibat klinis yang berat.

Pada saat ini probiotik untuk manusia banyak sekali yang digunakan untuk susu tambahan pada bayi dengan pemikiran pada masa bayi, *autochthonous microflora* belum terbentuk sempurna sehingga pemberian probiotik ke dalam susu diharapkan dapat menambahkan *autochthonous microflora* bermanfaat bagi perkembangan bayi hingga dewasa. Jika pada awalnya penggunaan bakteri hidup bagi kebaikan inang dilakukan pada manusia, saat ini hal tersebut telah berkembang pesat pada bidang peternakan, pertanian, ataupun pada bidang perikanan budi daya. Tak sedikit jurnal-jurnal ilmiah yang meneliti bakteri-bakteri yang potensial untuk menjadi agen probiotik serta studi-studi lanjut mengenai aplikasinya pada organisme budi daya.

Di bidang perikanan budi daya, produk-produk probiotik juga telah dibuat oleh pelaku usaha budi daya ikan untuk keperluan sendiri maupun produk yang dijual di pasar umum oleh industri skala kecil dan besar yang juga dijual secara *online* di internet. Fungsi probiotik yang ditawarkan pun cukup beragam, mulai yang berperan untuk meningkatkan pertumbuhan ikan yang dipelihara hingga yang tidak hanya berfungsi sebagai probiotik, tetapi sekaligus bioremediasi: memperbaiki kualitas lingkungan media pemeliharaan ikan yang intensif. Beberapa jenis bakteri probiotik memang diisolasi dari suatu inang, yang setelah bakteri bermanfaat ini diperbanyak, selanjutnya bisa diterapkan untuk semua anggota spesies dari inang yang diperoleh calon (agen) bakteri probiotiknya. Sebagai contoh, Robertson et al. (2000) telah melakukan uji probiotik dari mikroflora yang diisolasi dari usus ikan salmon jenis salmon atlantik (*Salmo salar* L.) dan *rainbow trout* (*Onchorynchus mykiss*, Walbaum) dan diperoleh beberapa *strain* mikroflora asam laktat *Carnobacterium* sp. yang mampu mengendalikan bakteri penyakit pada ikan salmon sendiri, yaitu *Aeromonas salmonicida*, *Vibrio ordalii*, dan *Yersinia ruckeri*, sehingga dapat diperoleh kelangsungan hidup yang lebih baik dibanding tanpa menggunakan probiotik. Dalam keadaan lingkungan normal tanpa ada potensi bakteri penyakit, perlakuan probiotik *Bacillus* S11 sepertinya tidak memberikan dampak yang berarti bagi organisme air (*black tiger shrimp* atau udang windu *Penaeus monodon*) yang

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dipelihara (Rengpipat et al., 1998). Hal ini memberikan pengetahuan kepada kita bahwa tidak selamanya produk probiotik yang diklaim bermanfaat akan terus bermanfaat.

Oleh karena probiotik ini sudah makin luas digunakan dalam bidang perikanan budi daya, beberapa peneliti telah mengulas peran probiotik ini secara luas, misalnya Gomez-Gil et al. (2000) yang mengulas penggunaan probiotik dalam kultur larva (*larviculture*) ataupun Ringø dan Gatesoupe (1998) yang mengulas peran bermanfaat dan peran merugikan bakteri asam laktat pada ikan dan mengemukakan bahwa genus *Streptococcus*, *Leuconostoc*, *Lactobacillus*, dan *Carnobacterium* adalah *autochthonous microflora* pada ikan semenjak ikan itu mulai meminum air (baru keluar dari telur) hingga dewasanya. Bakteri asam laktat yang *autochthonous* pada usus ini adalah sebenarnya juga merupakan bakteri oportunistis pada organ bagian dalam lain, seperti jantung, *ascites* (asites), lambung, empedu, ataupun hati pada ikan yang sakit.

Secara garis besar, probiotik di bidang perikanan juga dapat disimpulkan seperti pada penjelasan pada pustaka terdahulu sebagai berikut.

- 1) Bakteri atau mikroflora sebagai agen probiotik dapat diperoleh dari berbagai lingkungan selama memberikan manfaat bagi organisme yang dipelihara. Akan tetapi, walaupun sama-sama tergolong bakteri asam laktat dan bahkan sama juga spesiesnya, belum tentu bakteri akan memiliki fungsi yang sama juga. Kita masih ingat dengan Yakult® yang memiliki manfaat hanya pada *strain* “Shirota” saja, bukan kepada seluruh anggota *strain* dari spesies *Lactobacillus casei*.
- 2) Efektivitas dari probiotik sangat tergantung kepada kondisi mikroflora di dalam usus ikan, apakah sudah tersedia atau belum, karena tidak semua organisme air mengandung jenis dan jumlah yang sama dari mikroflora. Selain itu, fungsi dari probiotik yang diberikan harusnya sesuai dengan kebutuhan, misalnya probiotik untuk mengatasi penyakit *Aeromonas hydrophila* mungkin tidak

akan bermanfaat untuk mengatasi penyakit *Aeromonas salmonicida*.

- 3) Probiotik sangat tergantung kepada kemampuan dari agen probiotik untuk bisa berkolonisasi di saluran usus ikan. Makin kecil kemampuannya untuk berkolonisasi di saluran usus, makin kecil pula manfaat atau bahkan tidak ada manfaatnya bagi inang.

Pada probiotik, bakteri dimanfaatkan bagi kebaikan si inang, sedangkan pada bioremediasi, bakteri dimanfaatkan bagi perbaikan lingkungan hidup serta dapat untuk memperbaiki kualitas tanah pertanian, padang rumput penggembalaan, bahkan juga untuk lahan-lahan kolam, tambak, ataupun wadah pemeliharaan ikan lainnya. Bioremediasi didefinisikan sebagai suatu kegiatan oleh mikroba dalam degradasi, eradikasi, immobilisasi, ataupun detoksifikasi berbagai bahan polusi beracun menjadi tidak atau kurang beracun (Sharma, 2020). Tidak seperti probiotik yang utamanya dibuat dari bakteri asam laktat beserta *strain-strain*-nya, pada bioremediasi—yang akhir-akhir ini banyak sekali yang dijual di pasaran—hanya sedikit sekali yang berasal dari bakteri-bakteri asam laktat. Studi dari Ameen et al. (2020) memperlihatkan bahwa bakteri asam laktat *Lactobacillus plantarum* MF042018 yang diisolasi dari pantai Laut Mediterania sekitar Alexandria, Mesir, dapat dimanfaatkan dalam menyerap ion logam berat atau *biosorbent* kromium, kadmium, dan timah hitam. Namun, ini pun masih dengan syarat yang cukup merepotkan karena untuk mencapai optimal penyerapannya, suhu media adalah 22°C pada pH 2. Sementara itu, pada bidang perikanan budi daya, bioremediasi dikembangkan ketika tambak-tambak udang intensif di tahun 80-an mengalami penurunan produksi yang sangat besar sebagai akibat penggunaan bahan kimia dan limbah organik yang sangat tinggi yang menumpuk di sedimen tambak.

## 2. Pemanfaatan Jenis Bakteri Lain

Walaupun secara *in vitro* cukup banyak ditemukan bakteri non-asam laktat yang memiliki potensi probiotik dengan menghasilkan *bacterio-*

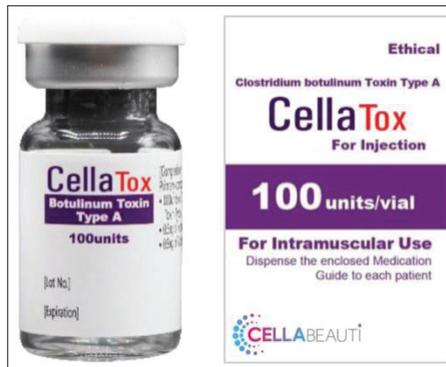
*cin*, hingga kini penemuan tersebut masih terbatas pada studi berskala laboratorium dan belum pada aplikasi ke manusia seperti bakteri asam laktat. Hal ini dapat dipahami karena dibandingkan bakteri asam laktat yang telah ada pada manusia sebagai *autochthonous microflora*, bakteri-bakteri yang ditemukan belakangan yang juga memiliki *bacteriocin* ini sering kali juga adalah—secara taksonomi—spesies dari bakteri-bakteri pembawa penyakit, seperti *E. coli*, *A. hydrophila*, ataupun spesies lainnya. Memang, bakteri yang membawa penyakit ini adalah hanya pada *strain* tertentu saja, apalagi mengingat bahwa plasmid DNA pada bakteri, yang biasanya merupakan gen penyebab penyakit, bisa melakukan transfer ke *strain* lain yang tak memiliki plasmid gen penyebab penyakit. Akibatnya, kekhawatiran akan timbul, yaitu pada suatu keadaan *strain* yang dianggap aman ini, kemudian menjadi *strain* yang tidak aman alias membawa penyakit. Selain itu, kesulitan lain adalah bahwa bakteri-bakteri yang bukan tergolong bakteri asam laktat *autochthonous* ini kemungkinannya sulit untuk berkolonisasi di kolom pencernaan inang. Oleh karena itu, dapat dipahami bahwa memang sedikit kemungkinan untuk bakteri selain bakteri asam laktat untuk menjadi agen probiotik.

Walaupun sedikit kemungkinannya untuk menjadi bakteri agen probiotik, bakteri-bakteri non-asam laktat ini justru banyak sekali yang berpotensi untuk menjadi mikroflora agen bioremediasi. Bakteri pengikat nitrogen untuk pertanian, misalnya *Anabaena* dan *Nostoc* (Cyanobacteria); *Azotobacter*; ataupun yang paling terkenal karena bersimbiosis dengan tumbuhan Leguminosae, yaitu *Rhizobium*; adalah bakteri-bakteri yang berperan penting dalam meremediasi tanah atau lahan yang kurang subur. Bakteri-bakteri nitrifikasi (*Nitrosomonas* ataupun *Nitrobacter*) digunakan sebagai agen bioremediasi pada wadah budi daya ikan untuk menghilangkan senyawa amonia yang beracun bagi ikan peliharaan. Bakteri-bakteri lain, seperti bakteri *Ruminococcus albus* ataupun *Ruminococcus flavefaciens*, bisa digunakan dalam mengolah limbah-limbah pertanian dengan menguraikan selulosa dari daun atau bagian lain tanaman. Bahkan, sebenarnya,

beberapa bakteri probiotik bisa juga digunakan sekaligus sebagai bakteri bioremediasi (Ahmed et al., 2018).

Beberapa produk makanan dan obat-obatan yang bukan berasal dari bakteri asam laktat dapat disebutkan, antara lain, sebagai berikut.

- 1) Racun *botulinum* (*botox*) dalam jumlah kecil digunakan juga sebagai obat bagi migrain, *cerebral palsy*, dan lain-lain (Newman, 2005). Saat ini racun *botulinum* dalam konsentrasi rendah banyak dijual di pasaran *online* seperti contoh Gambar 2.3.



Sumber: CELLABeauti (t.t.)

**Gambar 2.3** *Botulinum Toxin* Dosis Rendah yang Dipakai untuk Perawatan Kecantikan

- 2) Bakteri *E. coli* yang telah mengalami transgenik dengan gen penghasil insulin mampu memproduksi insulin bagi penderita diabetes (penyakit kencing manis). Selain itu, juga telah dibuat bakteri transgenik yang mampu membuat *erythropoietin* (EPO) untuk pengobatan anemia, *human growth hormone* (HGH) untuk pertumbuhan, dan lain-lain (Timberlake, 2002).
- 3) Bakteri *Methylophilus methylotrophus* yang telah ditambahkan gen (transgenik) dari bakteri *E. coli* di tahun 1980-an merupakan penghasil protein yang penting bagi hewan ternak dan manusia (Singleton, 1997).

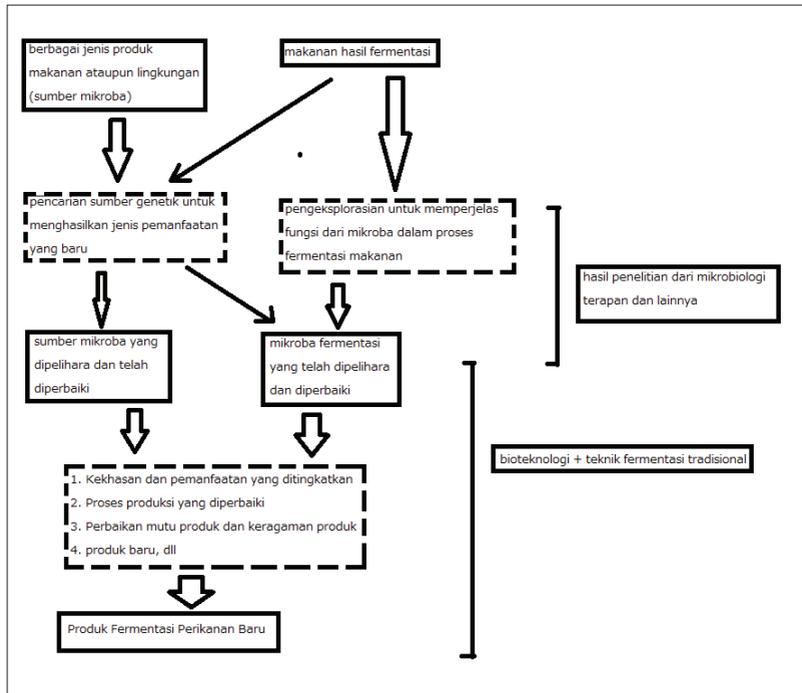
Buku ini tidak diperjualbelikan.

- 4) Biji cokelat difermentasikan oleh bakteri dari genus *Bacillus* dan *Erwinia* untuk menghilangkan lendir biji sebelum diproses lanjutan menjadi cokelat batang, bahan kosmetik, minuman, dan produk lainnya (Singleton, 1997).
- 5) Penyedap makanan yang kita gunakan sehari-hari yang disebut vetsin atau monosodium glutamat diproduksi dengan bantuan bakteri *Corynebacterium glutamicum* (Singleton, 1997).

Seperti yang telah dijelaskan di depan, Indonesia memang masih kurang dalam pengembangan bakteri-bakteri yang bermanfaat untuk menjadi lebih intensif menggunakan *strain-strain* tertentu yang lebih unggul sehingga terbentuk bioreaktor-bioreaktor seperti di negara-negara maju. Padahal, kemajuan bioteknologi menyebabkan bakteri sebagai makhluk hidup tidak hanya berfungsi dalam memproduksi makanan seperti dalam proses fermentasi yang telah dikenal ratusan tahun lalu, tetapi juga menjadi pabrik biologis (bioreaktor) dalam dunia industri. Beberapa contohnya, yaitu penghasil enzim untuk lebih memperkuat daya pembersih sabun detergen dengan enzim subtilisin yang diproduksi oleh bakteri dari genus *Bacillus*, penghasil plastik biologis seperti Biopol (merek dagang dari Zeneca, Inggris) yang diproduksi dari *Alcaligenes eutrophus* (Singleton, 1997). *Thermus aquaticus* yang hidup di mata air panas Taman Nasional Yellowstone, Amerika Serikat, merupakan bakteri penghasil enzim Taq polimerase yang digunakan dalam analisis gen dengan menggunakan metode *polymerase chain reaction* (PCR). Industri enzim Taq polimerase yang patennya dimiliki Hoffman-LaRoche Swiss ini sedikitnya menghasilkan 200 juta dolar AS dalam setahun (Warrick, 1998). Bakteri penghasil selulosa, seperti dari genus *Komagataeibacter*, merupakan bakteri penghasil *exopolysaccharide* yang dapat dimanfaatkan sebagai produk makanan tinggi serat ataupun sebagai pembungkus makanan *biodegradable* (Azeredo et al., 2019).

Pada prinsipnya, proses untuk mengembangkan bakteri atau mikroflora menjadi bioreaktor tidak terlalu sulit, hanya memerlukan ketelitian dan kesabaran, serta modal besar di awal pendirian yang biasanya biaya selanjutnya akan menurun normal sehingga produk

bisa dijual dengan harga murah seperti produk sabun cuci yang mengandung enzim dari bakteri ataupun minuman Yakult® yang dijual hingga ke pelosok-pelosok perdesaan. Sebagai contoh, alur bioteknologi mikrob atau bakteri ini digambarkan oleh Fujii (1996) untuk produk fermentasi hasil perikanan yang merupakan gabungan dari teknik tradisional dan biotek yang lebih maju.



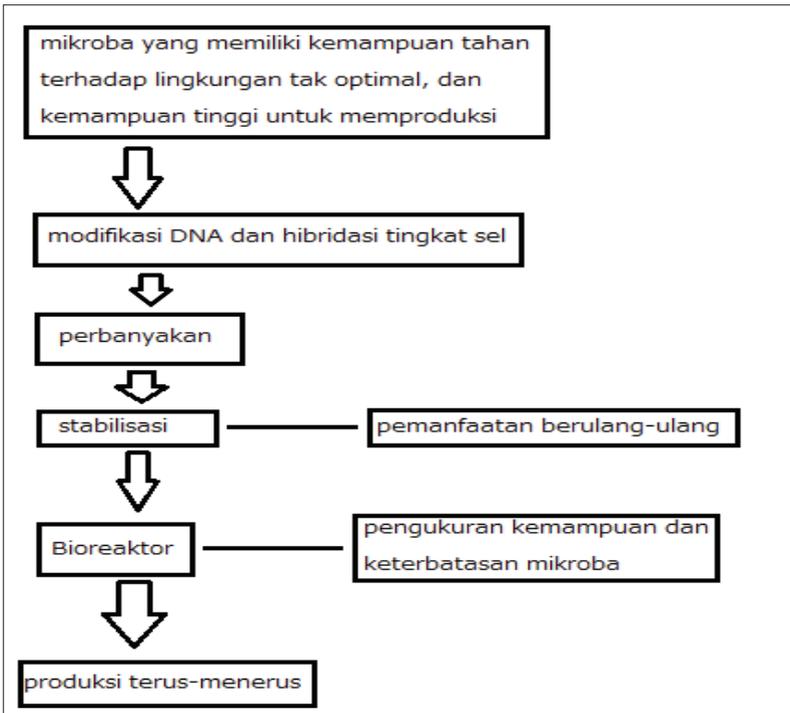
Sumber: Disederhanakan dari Fujii (1996)

**Gambar 2.4** Skema Pengembangan Bioteknologi dalam Produk Fermentasi Hasil Perikanan

Pada skema Gambar 2.4, pencarian untuk menghasilkan produk ataupun fungsi baru dari suatu produk fermentasi dapat dilakukan dengan mencari sumber-sumber mikrob atau bakteri terlebih dahulu, kemudian dieksplorasi peran dan fungsi bakteri tersebut pada produk yang telah ada, dan selanjutnya ditinjau apakah memungkinkan

Buku ini tidak diperjualbelikan.

untuk memperbaiki jenis mikroba tersebut, yaitu apakah dengan mencari *strain* yang lebih baik atau melakukan perbaikan genetik. Dari proses ini selanjutnya bisa dihasilkan produk baru dan fungsi baru dari produk tersebut. Secara umum, proses bioteknologi yang membangun bioreaktor untuk mikroba atau bakteri bermanfaat bagi manusia dan aspek kehidupannya digambarkan oleh Watanabe (1996) sebagai berikut.



Sumber: Disederhanakan dari Watanabe (1996)

**Gambar 2.5** Alur dalam Bioteknologi Mikrob untuk Produk Makanan

Pada Gambar 2.5 diperlihatkan bahwa untuk memproduksi bahan makanan dengan bantuan mikroba atau bakteri dapat dilakukan dengan cara memulai mencari mikroba yang memiliki kekhasan, seperti tahan dan dapat hidup dalam lingkungan yang kurang mengun-

tungkan, tetapi dapat memproduksi dengan baik. Mikrob ini selanjutnya dilakukan perbaikan genetik untuk meningkatkan kemampuannya dalam memproduksi dan kemudian diperbanyak di laboratorium. Penggunaan berulang-ulang dari mikrob yang diperoleh adalah untuk mengetahui apakah produksinya stabil. Apabila dapat stabil, produksinya perlu untuk distandardisasi: parameter apa saja dan kondisi apa saja yang harus dipenuhi oleh pengembang agar bakteri yang dikembangkan ini dapat memproduksi sesuai dengan jumlah dan mutu yang diinginkan. Setelah dianalisis kelebihan dan kekurangannya, bioreaktor dapat dibuat atau didirikan untuk melayani produksi yang lebih besar dan bernilai ekonomis.

### C. Pengurai (Dekomposer) dalam Lingkungan

Fungsi bakteri sebagai pengurai (dekomposer) mungkin menjadi suatu fungsi dasar dari bakteri yang sering kali terlupakan manusia walaupun semenjak bangku sekolah dasar kita telah diajarkan tentang fungsi bakteri dalam merombak sampah. Padahal, jika tanpa bakteri, dapat dibayangkan bahwa dunia akan dipenuhi sampah organik tidak terurai dan air menjadi keruh karena tiadanya mikroorganisme bakteri yang bisa memflokulasi partikel-partikel organik, mengurai, dan memineralisasinya di dalam air. Bakteri bersama jamur, alga, dan mikroorganisme lainnya sering kali membentuk *biofloc* (*floc* atau gumpalan dari sisa-sisa bahan organik yang di dalamnya terdapat berbagai mikrob dalam berbagai hubungan simbiosis ataupun berbagai fungsi dalam penguraian dan pembentukan bahan-bahan organik dan mineralisasi senyawa-senyawa kimia di perairan) yang sangat berguna tidak hanya sebagai dekomposer, tetapi juga sebagai sumber pakan ikan di perairan. Beberapa jenis bakteri membentuk bioreaktor yang bersama-sama berfungsi dalam menguraikan limbah organik. Tanpa adanya penyakit oleh bakteri; manusia, hewan, dan tumbuhan kemungkinan tidak mengalami penyakit, tidak mati, dan menjadikan dunia penuh sesak oleh makhluk hidup. Di alam, bakteri juga merupakan sumber makanan dari protozoa pada lantai dasar piramida makanan dengan puncaknya adalah manusia. Dalam

Buku ini tidak diperjualbelikan.

penanganan limbah industri, kemampuan bakteri sebagai pengurai dimanfaatkan dalam mengurai limbah plastik, minyak dan lemak, dan limbah organik lainnya. Beberapa spesies bakteri di perairan bahkan memiliki kemampuan untuk menyintesis logam berat, seperti air raksa atau merkuri (Hg), yang terkandung di medianya sehingga kemampuan ini mungkin bisa dimanfaatkan bagi pengolahan limbah yang mengandung logam berat air raksa. Demikian juga dengan banyak dan beragamnya industri saat ini, industri pengolahan limbah menjadi suatu usaha yang cukup menjanjikan. Penemuan suatu jenis bakteri seperti *Pseudomonas stutzeri* OX1, yang bisa menguraikan polutan *tetrachloroethylene* (disebut juga *perchloroethylene*) pada usaha *dry cleaning* dan pembersihan gemuk (*grease*) dari logam, pastinya merupakan suatu hal yang sangat berarti sekali (Bacterium destroys industrial pollutant, 2000).

#### D. Keanekaragaman Bakteri dan Perdagangan

Berdasarkan manfaat yang sedemikian besar dari bakteri bagi kehidupan manusia, tidak mengherankan jika bakteri ini kemudian menjadi suatu komoditas perdagangan. Masalah timbul ketika bakteri yang dikembangkan ini pada awalnya bukanlah milik si pengembang, tetapi milik pihak lain yang karena belum tahu manfaatnya atau karena tidak memiliki dana dan teknologi sehingga belum memiliki kemampuan untuk mengembangkannya. Dahulu, bakteri atau kekayaan hayati yang bermanfaat bagi manusia ini bisa dimiliki dan diperdagangkan secara bebas oleh pengembang. Namun, dengan adanya Convention on Biological Diversity (Konvensi Keanekaragaman Hayati) yang dilaksanakan oleh Perserikatan Bangsa-Bangsa (PBB) pada Earth Summit di Rio de Janeiro tahun 1992, sumber daya hayati ini tidak bisa lagi dimiliki dan diperdagangkan dengan bebas oleh penemu atau pengembang. Hak diberikan kepada negara pemilik sumber daya keanekaragaman hayati, termasuk bakteri (mikroorganisme), sebagai pemiliknya sehingga negara tersebut berhak

untuk memproteksi (melindungi) dan menjadikannya komoditas perdagangan. Demikian juga Putaran Uruguay (Uruguay Round) untuk *multilateral trade negotiations* di bawah General Agreement on Tariffs and Trade (GATT) telah memperluas perjanjian dagang untuk investasi, servis, dan *intellectual property*. Dengan demikian, semua negara yang tergabung di bawah World Trade Organization (WTO) dan menandatangani perjanjian ini harus mengadopsi sistem paten untuk mikroorganisme dan sumber genetik tumbuhan bagi kekayaan intelektual (*intellectual property*). Akan tetapi, hal ini menjadi sulit dan menjadi pertentangan dengan negara maju apabila sumber daya bakteri ini tidak lagi dalam bentuk asalnya, tetapi dieksplorasi, dibuat organisme transgenik, ataupun dibuat gen sintesisnya.



### BAB III

# SEJARAH DAN PENGELOMPOKAN BAKTERI

Sejak ditemukan bahwa sifat menurun pada organisme itu diturunkan dari rantai DNA yang terdapat di dalam sel, perkembangan pengetahuan kekerabatan organisme menjadi makin kompleks dan menarik untuk dipelajari. Tidak hanya pada organisme sejenis dari nenek moyang kepada turunan selanjutnya, tetapi juga pada perbedaan di antara keturunan, seperti antara spesies manusia dari ras negroid kepada ras mongoloid.

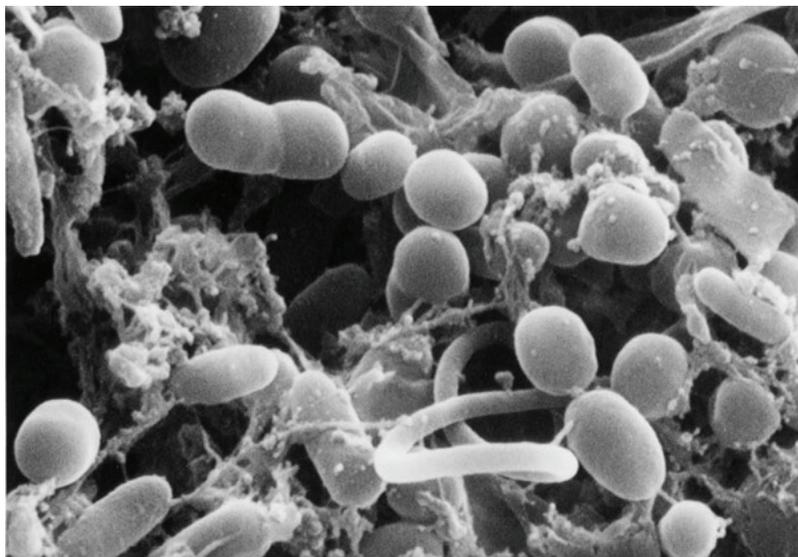
Teori Darwin tentang evolusi memberikan pengaruh besar dalam hubungan kekerabatan di antara makhluk hidup, yang dahulu hanya dipikir bahwa kekerabatan itu hanya terjadi antara spesies yang berdekatan, seperti manusia dan primata. Kekerabatan sebenarnya juga terjadi antara organisme sederhana dan organisme yang lebih kompleks, seperti antara bakteri dan manusia. Utamanya kekerabatan terlihat dari kesamaan gen yang dimiliki dan perkiraan masa atau zaman ketika perbedaan gen itu terjadi yang melahirkan organisme yang secara morfologi jauh berbeda dan lebih kompleks lagi gennya.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Perkembangan evolusi dari organisme di muka Bumi memang selalu berkaitan dengan evolusi dari Bumi itu sendiri.

## A. Bakteri dan Sejarah Bumi

Ketika Bumi terbentuk miliaran tahun yang lalu, bakteri dari jenis Cyanobacteria (bakteri yang sebelumnya digolongkan ke dalam kelas Algae atau Cyanophyta) merupakan organisme pertama yang dipercaya menghuni permukaan Bumi, yaitu pada wilayah lautan yang merupakan bagian permukaan Bumi yang pertama kali tenggelam oleh keberadaan air. Bakteri ini memegang peranan yang sangat vital, yaitu menghasilkan oksigen yang sangat dibutuhkan bagi makhluk-makhluk hidup yang muncul dan berkembang selanjutnya di permukaan Bumi. Penemuan-penemuan di zaman modern makin menyingkap sejarah dari bakteri. Beberapa ahli percaya bahwa bakteri telah hadir di Bumi ini tak lama setelah terbentuk, yaitu dengan ditemukannya stromatolit yang merupakan lapisan tipis endapan hasil metabolisme Cyanobacteria ataupun dengan ditemukannya bintik kecil (*blob*) di bebatuan di wilayah Kanada, yang diperkirakan adalah fosil hasil metabolisme bakteri yang hidup sekitar 3,77 miliar tahun lalu atau sekitar 340 juta tahun setelah Bumi terbentuk. Bakteri ini diperkirakan hidup seperti bakteri yang sekarang hidup di cerobong panas di dasar lautan (*hydrothermal vents*; Gambar 3.1), yakni hidup dengan cara mengasimilasikan senyawa besi, tumbuh berbentuk filamen, dan membentuk sarang berbentuk tabung di sedimen (Zimmer, 2017). Hingga saat ini *hydrothermal vents* masih banyak terdapat di dasar laut dalam di seluruh permukaan Bumi, yang dari air yang dihasilkan diketahui memiliki kandungan besi dan mangan 1 miliar kali lebih tinggi dari air laut sekitarnya (Dick et al., 2013). Grup mikroflora di dalam aliran keluar *hydrothermal vents* didominasi oleh dua grup yang berkeluarga erat dengan *sulfur-oxidizing* bakteri, yaitu  $\epsilon$  dan  $\gamma$  subkelas Proteobacteria (atau 99% dari Eubacteria), serta sedikit dari Archaea (Sunamura et al., 2004).



Keterangan: Bakteri kemosintesis—bukan tumbuhan fotosintesis—yang menjadi dasar rantai makanan di *hydrothermal vents* (Foto oleh Carl Wirsen, WHOI)

Sumber: Woods Hole Oceanographic Institution Dive and Discover (t.t.)

**Gambar 3.1** Bakteri pada *hydrothermal vents*.

Jika sebelumnya bakteri dipercaya hanya sebagai organisme daratan (terrestrial), yang dalam hal ini termasuk juga yang hidup di perairan dan lautan, pada tahun 2010-an telah ditemukan juga bakteri yang hidup melayang di atmosfer (pertengahan hingga atas troposfer atau sekitar ketinggian 8–15 km). Melalui uji PCR kuantitatif, bakteri ini merupakan sekitar 20% dari partikel yang terdapat di udara, berukuran antara 0,25–1  $\mu\text{m}$ , dan bermetabolisme seperti layaknya organisme yang hidup di daratan walaupun kondisi habitatnya begitu ekstrem (DeLeon-Rodriguez et al., 2013). Bakteri yang hidup di awan merupakan bakteri yang berperan penting dalam pembentukan butiran air sebagai hujan ataupun salju. Bakteri-bakteri ini diduga adalah bakteri dari daratan yang mengalami pengudaraan (*aerosolized*) pada saat terjadinya angin topan (Delort et al., 2017). Beberapa ahli memang ada yang mempertentangkan asal dari bakteri-bakteri yang hidup di

Buku ini tidak diperjualbelikan.

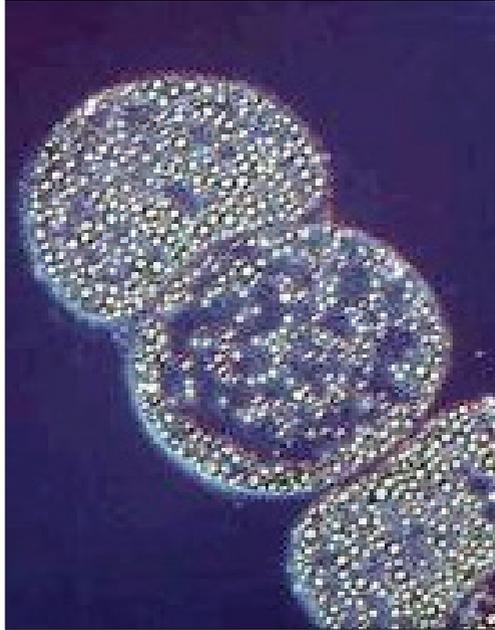
atmosfer. Satu teori menyatakan bahwa bakteri itu memang berasal dari angkasa luar dan hidup melayang di atmosfer Bumi, sedangkan ahli yang lain menyatakan seperti pada hasil studi sebelumnya di atas, yaitu bakteri itu dari daratan mengalami pengudaraan dan terbawa ke atmosfer melalui bencana angin topan. Kramer (2013) menuliskan hasil studi dari NASA dengan membawa bakteri penyebab penyakit *Pseudomonas aeruginosa* ke angkasa luar dan ternyata di lingkungan tanpa gravitasi ini, bakteri dapat hidup dengan baik, hanya bentuk koloninya berbeda dengan saat dikultur di Bumi, yaitu bentuk koloninya menjadi berbentuk kolom dan berkanopi.

Jika dibanding dengan virus yang tidak diketahui jelas silsilah nenek moyangnya, bakteri sebagai makhluk prokariota (makhluk belum berinti sel) yang dari analisis jam genetiknya diperkirakan berasal dari nenek moyang yang sama dengan makhluk berinti sel sesungguhnya (eukariota), yakni manusia, tumbuhan, hewan, atau makhluk renik eukariota lainnya sekitar 2–3,5 miliar tahun yang lalu. Perbedaan mendasar dari sel bakteri dibanding sel dari organisme eukariota adalah tidak adanya membran yang membungkus inti sel sehingga kromosom langsung berada dalam cairan sel (sitoplasma). Kromosom memiliki bentuk yang sangat sederhana, tidak terjadi pembelahan sel secara mitosis ataupun meiosis yang melalui empat tahapan (*prophase*, *metaphase*, *anaphase*, dan *telophase*), dinding sel biasanya mengandung *peptidoglycan* dan tidak pernah terdiri dari selulosa ataupun kitin seperti pada eukariota, tidak pernah memiliki mitokondria dan kloroplas, sel mengandung ribosom dengan hanya satu ukuran, dan flagela, walaupun ada, biasanya hanya berstruktur sederhana (Singleton, 1997; Solomon et al., 1993). Karena mungkin berasal dari nenek moyang yang sama, penyelidikan-penyelidikan mengenai gen (bakteri juga memiliki *deoxyribonucleic acid* atau DNA) antara kedua jenis makhluk ini (prokariota dan eukariota) telah menemukan persamaan beberapa gen yang dimilikinya yang dengan bioteknologi hal ini berguna dalam pengobatan penyakit pada manusia dan hewan.

Hingga saat ini, bakteri tertua tidak hanya dalam bentuk fosil seperti terjadinya *blob* pada bebatuan ataupun *stromatolite* seperti pada penjelasan terdahulu, tetapi juga telah ditemukan bakteri yang diperkirakan berusia 250 miliar tahun (dinosaurius menguasai Bumi sekitar 200 miliar tahun yang lalu). Bakteri ini ditemukan di Carlsbad, New Mexico, pada setetes air laut purba yang terkurung oleh kristal garam. Fakta yang mengagumkan adalah bakteri purba ini masih hidup dan mampu membelah diri untuk berkembang biak hingga sekarang. Analisis gennya (16S RNA) menunjukkan bahwa bakteri ini belum tercatat dalam taksonomi, yang terdiri dari dua spesies baru: *Bacillus permians* dan *Archaeon strain 2-9-1* (Scientist say bug, 1999).

## B. Bakteri Selalu Makhluk Tak Kasatmata?

Sebelumnya telah ditemukan bakteri raksasa *Thiomargarita namibiensis* (Gambar 3.2) yang bisa dilihat dengan mata telanjang karena ukurannya yang mencapai hingga 750 mikrometer atau 0,75 mm dan pada tahun 2022 ditemukan lagi di rawa Karibia, yaitu bakteri yang lebih besar hingga mencapai 2 cm yang diberi nama *Thiomargarita magnifica*. Mekanisme membesarkan diri dari sel tunggal bakteri ini adalah dengan menyerap air sebanyak-banyaknya di dalam vakuola sehingga sel dipenuhi oleh air dan menyebabkan sel menjadi besar. Walaupun demikian, ternyata dengan sel yang berukuran besar ini, gen yang dimilikinya pun menjadi banyak juga, yaitu terdapat sekitar 11 miliar pasangan basa atau sekitar 11.788 gen yang merupakan poliploid dari umumnya bakteri yang hanya memiliki gen sekitar 3.935 gen (Henahan, 1999; Volland et al., 2022). Bakteri pada umumnya adalah organisme atau makhluk hidup yang sangat kecil (yang terkecil adalah bakteri *Chlamydia* berukuran 0,2  $\mu\text{m}$ ), umumnya berukuran 1–10  $\mu\text{m}$ , bersel tunggal yang terdapat atau hidup hampir di semua tempat (Singleton, 1997). Karena ukurannya yang kecil, umumnya tidak bisa dilihat dengan mata telanjang, bakteri dikelompokkan ke dalam istilah makhluk renik atau mikroorganisme bersama virus, jamur, protozoa, ganggang renik, dan lumut.



Keterangan: Mikroflora raksasa pertama yang disebut *Thiomargarita namibiensis* ini bersifat Gram-negatif, pengoksidasi sulfur, dan Proteobacterium berbentuk bola (*coccus*) yang ditemukan di Namibia pada tahun 1999 dengan ukuran diameter maksimal 0,75 cm.

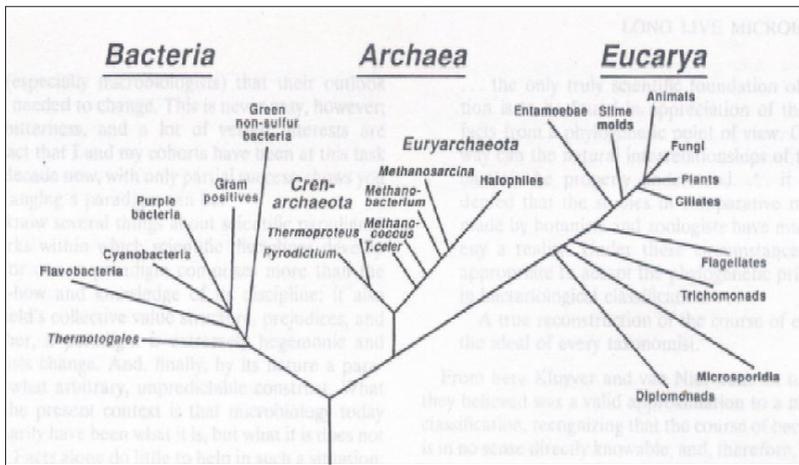
Sumber: Henahan (1999)

**Gambar 3.2** Bakteri Raksasa Pertama, *Thiomargarita namibiensis*

Seperti telah disebutkan di bagian pendahuluan, bakteri mulai diteliti semenjak ia diketahui memiliki hubungan dengan suatu penyakit atau menjadi penyebab suatu penyakit walaupun kemudian orang mengetahui bahwa jenis-jenis bakteri yang menyebabkan penyakit itu ternyata hanya sebagian kecil saja dari total jenis bakteri yang telah ditemukan. Pengetahuan tentang bakteri makin berkembang dengan dibuatnya mikroskop oleh Leeuwenhoek pada abad ke-17,

yang sangat membantu sekali dalam pengamatan terhadap bakteri dengan mampu melihat beberapa jenis morfologi bakteri ataupun mikroorganisme yang lainnya.

Kita sehari-hari hanya mengenal satu jenis prokariota, yaitu bakteri (di dalam literatur berbahasa Inggris ditulis dua macam, yaitu *Bacteria* dengan huruf kapital *B* yang merujuk kepada suatu golongan atau domain dan *bacteria* dengan huruf kecil *b* yang berarti prokariota secara umum). Di dalam istilah bakteri ini terkandung dua domain yang kurang lebih sama besarnya, yaitu Bacteria (Eubacteria) dan Archaea (Archaeobacteria). Dengan demikian, makhluk hidup di muka bumi ini terbagi dalam tiga domain, yaitu: Bacteria, Archaea, dan Eukariota atau Eucarya (hewan, tumbuhan, jamur, dan lain-lain), seperti yang tergambar pada Gambar 3.3.



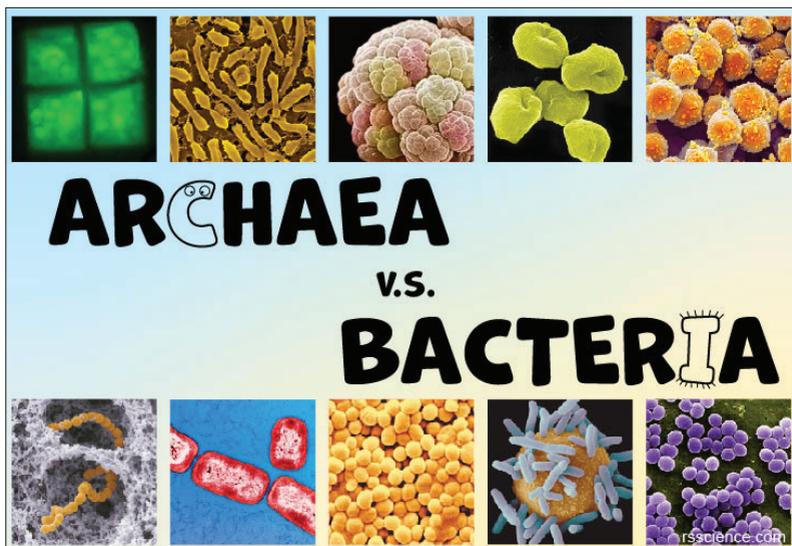
Sumber: Woese (1994)

**Gambar 3.3** Domain Makhluk Hidup di Dunia ini Berdasarkan Kedekatan Pasangan Susunan Gen *Paralogous*

Dari Gambar 3.3 terlihat bahwa Bacteria dan Archaea memiliki dahan *phylogenetic* yang memisah dan Archaea justru satu dahan dengan Eucarya yang berarti gen keduanya lebih banyak memiliki

Buku ini tidak diperjualbelikan.

kemiripan. Secara genetik, tiga domain ini memiliki banyak persamaan jika dilihat dari gen-gen penciri suatu individu atau spesies (gen *paralogous*) terhadap gen-gen organisme lain yang ada di muka Bumi ini sehingga dapat dikelompokkan ke dalam suatu kelompok besar gen yang memiliki kemiripan (gen *orthologous*), yang berarti mereka berkerabat. Makin mirip antargen *orthologous* dari beberapa kelompok organisme maka mereka akan berada di dahan kekerabatan yang makin dekat juga. Bacteria dan Archaea (Gambar 3.4) memiliki morfologi yang kurang lebih sama karena hanya terdiri dari sel tunggal dan tak memiliki inti sel atau nukleus yang jelas, sedangkan terhadap Eucarya sangat jauh berbeda karena domain ini umumnya sudah berbentuk jaringan ataupun organ walaupun masih terdapat juga organisme yang berbentuk sel tunggal atau protista dengan morfologi yang juga jauh berbeda terhadap sel Bacteria dan Archaea.



Keterangan: Walaupun sama-sama terdiri dari satu sel yang ditutupi oleh *fimbriae* dan *pili* serta alat gerak flagela, secara struktur penyusunnya, keduanya berbeda. Gambar ini seolah-olah menunjukkan bentuk yang sangat berbeda antara morfologi sel Bacteria dan Archaea meskipun sebenarnya tidaklah demikian.

Sumber: Rs'Science (t.t.)

**Gambar 3.4** Sel Bacteria dan Archaea

Walaupun sama-sama memiliki sel bertipe prokariota dan keduanya pun memiliki nama *bacteria* dalam grup taksonominya, yaitu sebagai Archaeobacteria dan Eubacteria dengan bentuk sel luarnya adalah tak berbeda jauh secara morfologi, Bacteria dan Archaea memiliki beberapa perbedaan umum sebagai berikut (Singleton, 1997).

- 1) Bacteria merupakan grup yang lebih besar dari semua prokariota yang diketahui saat ini.
- 2) Semua prokariota yang berhubungan dalam bidang kesehatan adalah termasuk dalam grup Bacteria. Hingga saat ini belum ditemukan anggota grup Archaea yang penting dalam bidang kesehatan dan/atau kehidupan manusia.
- 3) Proporsi spesies Bacteria yang hidup dalam kondisi yang ekstrem adalah sedikit, sebaliknya dengan Archaea.
- 4) Beberapa spesies Bacteria bisa melakukan fotosintesis, sedangkan tidak ada satu pun dari Archaea yang berfotosintesis.
- 5) Tidak ada spesies Bacteria yang bisa memproduksi metana. Semua bakteri yang memproduksi metana adalah dari domain Archaea.

Selain perbedaan secara umum tersebut, sitoplasma (cairan sel) dari Archaea mengandung asam lemak atau lipid yang tidak ditemukan pada sitoplasma dari Bacteria, yaitu molekul asam lemak yang diikat dengan eter yang mengandung senyawa *isoprenoid* atau *hydro-isoprenoid*. Pengamatan lebih jauh terhadap dinding sel, membran sel, flagela, dan asam nukleatnya dapat menunjukkan perbedaan yang lebih mendalam dari domain Bacteria dan Archaea.

Sebagai grup dari prokariota, bakteri sesungguhnya (Eubacteria) dan Archaea dibagi lagi ke dalam empat kategori besar menurut Holt et al. (1994), yaitu

- 1) bakteri Gram-negatif berdinding sel;
- 2) bakteri Gram-positif berdinding sel;
- 3) bakteri tanpa dinding sel; dan
- 4) Archaeobacteria atau kelompok Archaea.

Keempat kategori besar ini dikelompokkan lagi ke dalam 35 grup, yang dimulai dengan *spirochete* dan diakhiri dengan grup termofili ekstrem dan *hyperthermophilic* S<sup>o</sup>-metabolisme. Pengelompokan atau grup-grup dari bakteri ini memang sering berbeda dari ahli yang satu ke ahli yang lainnya. Kalau kita perhatikan Gambar 3.3, juga terdapat perbedaan dalam pengelompokan bakteri dibanding dengan yang telah dilakukan oleh Holt et al. (1994). Selain pengelompokan secara taksonomi, dalam pemanfaatan praktis, bakteri juga dikelompokkan, misalnya bakteri sulfur, bakteri nitrogen, dan bakteri asam laktat, yang sebenarnya menunjukkan kepada aktivitas ataupun produk akhir yang dihasilkan. Contohnya, bakteri asam laktat dengan anggotanya bakteri Gram-positif, seperti *Lactobacillus*, yang menghasilkan asam laktat sebagai produk akhir; bakteri nitrogen yang melakukan metabolisme dengan bantuan unsur dan senyawa dari nitrogen; dan bakteri sulfur yang bermetabolisme menggunakan unsur dan senyawa sulfur. Selain itu, sehari-hari kita juga mendengar pengelompokan bakteri Gram-negatif yang disarikan dari *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, yaitu istilah Proteobacteria yang dalam hal ini adalah satu filum dari bakteri yang berdasarkan filogenetik terdiri dari bakteri ungu fotosintesis dan yang sekeluarga dengan bakteri ungu fotosintesis (Stackebrandt et al., 1988). Saat ini, filum Proteobacteria terdiri dari  $\alpha$ -Proteobacteria (alpha-Proteobacteria adalah kelas dalam bakteri Gram-negatif beranggota bakteri pengikat nitrogen atau bakteri yang umum terdapat di lingkungan pertanian ataupun laut);  $\beta$ -Proteobacteria (beta-Proteobacteria merupakan kelompok Burkholderiales, bakteri pengoksidasi amonia, ataupun bakteri tanah yang resisten terhadap arsenik);  $\gamma$ -Proteobacteria (kelompok gamma-Proteobacteria yang beranggota *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Acidithiobacillus*, dan banyak bakteri lain yang familier dengan manusia);  $\delta$ -Proteobacteria (kelompok delta-Proteobacteria yang merupakan bakteri pereduksi besi ataupun pereduksi sulfur);  $\epsilon$ -Proteobacteria (kelompok bakteri epsilon-Proteobacteria adalah kelompok bakteri yang menghuni saluran pencernaan hewan apakah dia berfungsi sebagai *autochthonous*, *allochthonous*, ataupun patogen); dan  $\zeta$ -Proteobacteria (*Mariprofundus ferrooxydans* merupakan satu-

Buku ini tidak diperjualbelikan.

satunya anggota dari group zeta-Proteobacteria ini). Pengelompokan Proteobacteria akan terus mengalami penambahan jika ditemukan *strain* baru yang tidak bisa dimasukkan ke dalam kelompok  $\alpha$  (alpha) hingga  $\zeta$  (zeta) ini.

### C. Klasifikasi Bakteri

Dalam kehidupan sehari-hari kita biasa melakukan pengelompokan kejadian, barang, atau apa pun ke dalam kelompok-kelompok agar kita lebih praktis dalam mengingat ataupun memanfaatkannya. Jagung, beras, dan ubi kayu bisa kita kelompokkan tersendiri di antara bahan makanan, yaitu sebagai bahan makanan pokok, sedangkan tomat, bayam, dan kangkung kita kelompokkan sebagai sayur-sayuran walaupun sebenarnya kedua bahan makanan ini dimanfaatkan secara bersamaan dan dimakan secara bersamaan pula. Perbuatan mengelompokkan suatu barang, kejadian, atau lainnya berdasarkan kepada kesamaan bentuk, fungsi, atau kriteria lainnya ini disebut pengklasifikasian. Suatu barang atau kejadian bisa dikelompokkan ke dalam berbagai kelompok berdasarkan kesesuaiannya kepada penciri dari kelompok tersebut. Sebagai contoh, jagung bisa dikelompokkan sebagai tanaman penghasil karbohidrat, bisa juga dikelompokkan sebagai rumput-rumputan, tumbuhan penghasil *biofuel*, ataupun bisa juga dikelompokkan sebagai jenis bahan makanan pokok.

Dalam bidang biologi, melakukan klasifikasi suatu benda atau barang ke dalam kelompok-kelompok tertentu ini merupakan satu dari bagian penting dalam studi pengelompokan benda atau apa pun sesuai kesamaan sifat-sifatnya atau biasa disebut ilmu sistematika. Benda atau makhluk hidup itu kemudian dikelompokkan berdasarkan kesamaan sifat dan penampaknya selanjutnya disusun ke dalam suatu penggolongan dari tingkatan yang lebih rendah ke tingkatan yang lebih tinggi. Sebagai contoh, kita pertama mengelompokkan barang yang disebut televisi ke dalam tipenya, misal tipe “televisi pelat”, “televisi tabung”, atau “televisi plasma”. Berbagai tipe televisi ini selanjutnya digolongkan lagi ke tingkat yang lebih tinggi sebagai “televisi berwarna” untuk membedakannya dengan “televisi hitam-putih”.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Televisi berwarna dan televisi hitam-putih ini selanjutnya digolongkan lagi ke tingkatan yang lebih luas sebagai “televisi” saja. Televisi ini selanjutnya digolongkan lagi ke dalam tingkatan “sarana informasi” bersama-sama dengan radio, surat kabar, dan lain-lain. Kegiatan pengelompokan barang atau makhluk hidup dari tingkatan yang lebih rendah ke tingkatan lebih tinggi lagi ini disebut “taksonomi”. Untuk makhluk hidup, Cowan (1965) membagi bidang ini ke dalam tiga bagian sebagai berikut:

- 1) klasifikasi organisme, yaitu menyusun individu-individu organisme ke dalam kelompok-kelompok tertentu yang lebih sederhana hingga kepada kelompok yang lebih tinggi yang lebih kompleks;
- 2) penamaan atau nomenklatur, yaitu pemberian nama kepada individu-individu yang telah terkelompokkan; dan
- 3) identifikasi, yaitu penentuan apakah suatu individu itu termasuk ke dalam suatu nama yang telah diketahui dari proses penamaan ataupun dari proses pengklasifikasian organisme.

Pengklasifikasian sebenarnya sudah dimulai sejak abad ke-17, ketika Carl von Linné (Linnaeus) telah mengelompokkan tumbuhan, hewan, dan mineral. Namun, Linnaeus tidak menganggap penting perlunya pengklasifikasian untuk bakteri walaupun Antonie van Leeuwenhoek dan mikrobiologis lainnya menginginkan adanya pengklasifikasian tersendiri bagi bakteri. Baru pada tahun 1773–1774, seorang ahli Denmark, Otto Müller, membuat grup bakteri *Monas* dan *Vibrio* (Logan, 1994). Sebelum ditemukan teknik pengidentifikasi dengan basis genetik atau DNA, satu-satunya cara adalah dengan mengidentifikasi bakteri secara morfologi dan sifat-sifat fenotipiknya. Proses ini cukup memakan waktu karena bakteri yang ingin diketahui paling tidak harus bisa dipelihara atau dikultur untuk selanjutnya diamati bentuk selnya apakah sel tunggal atau berangkai, apakah dia bersifat Gram-positif atau negatif, dan sifat-sifat biokimia lainnya yang membuat proses ini tidak praktis dan memakan waktu yang cukup lama hingga bisa disimpulkan bahwa bakteri yang be-

lum diketahui itu termasuk dalam suatu spesies ataukah hanya bisa dimasukkan ke dalam golongan yang lebih tinggi lagi.

Proses pengidentifikasian bakteri secara fenotipik makin membuat permasalahan apabila jenis bakteri itu ingin diketahui dalam waktu yang cepat seperti ingin diketahui bakteri penyebab penyakit untuk menentukan obat atau perlakuan yang sesuai. Pengamatan melalui teknik kultur dan lalu diikuti uji biokimia memakan waktu hingga berbulan-bulan. Untungnya sekarang ini sudah dikembangkan uji pengidentifikasian bakteri dengan uji biokimia yang lebih sederhana. Pengidentifikasian bakteri dengan menggunakan teknik kultur untuk pengamatan fenotipe ini masih tetap dilakukan utamanya untuk bakteri-bakteri yang sudah umum dan dalam lingkungan pemanfaatan tertentu, seperti misalnya pada bidang kesehatan ataupun lingkungan di mana pengamatan fenotipe bakteri untuk identifikasi bisa dilakukan hanya pada sifat-sifat biokimia kunci, seperti Gram, sifat katalase, oksidase, fermentasi, dengan menggunakan beberapa produk *test kit* dari API bioMerieux, Inc., Creative Diagnostic, atau Fisher Microbial Identification Test Kit. Keterbatasan dari *test kit* seperti ini, yakni bahwa bakteri yang bisa teridentifikasi adalah bakteri yang umum diketahui sehingga sifat-sifat biokimia yang diujikan pun terbatas. Apabila bakteri itu bukan bakteri yang umum atau khas, tetapi dengan beberapa sifat yang mirip, kesamaan hasil tes biokimia bisa terjadi dan menghasilkan hasil positif yang palsu. Misalnya, kita bisa saja menguji bakteri dari lingkungan air dengan *test kit* untuk bakteri penyebab penyakit dan menghasilkan hasil positif teridentifikasi untuk satu jenis bakteri, tetapi hasil tersebut akan menimbulkan keraguan betulkah bahwa bakteri yang ada di lingkungan air itu adalah bakteri penyebab penyakit seperti yang dimaksudkan oleh *test kit*.

Beberapa pustaka memang mengkhususkan diri dalam pengidentifikasian bakteri, seperti

- 1) *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*;
- 2) *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*;
- 3) *Practical Atlas for Bacterial Identification*; dan
- 4) *Guide to Bacterial Identification*.

Patut diperhatikan bahwa beberapa pustaka tersebut ada yang mengkhususkan diri pada bidang tertentu sehingga perlu kehati-hatian saat menggunakannya. Menurut penulis—yang melakukan studi di bidang perikanan dan perairan—buku nomor 1 dan 2 seper-tinya lebih sesuai bagi bidang perikanan dan perairan. Buku nomor 1 memang lebih lengkap, tetapi karena terlalu tebal dan detail, tidak begitu praktis untuk digunakan, terkecuali untuk memperoleh data yang lebih lengkap lagi bagi suatu spesies, genus, ataupun tingkatan taksonomi yang lebih tinggi dari suatu spesies bakteri.

#### D. Metode Pengujian Bakteri

Saat ini sudah banyak sekali metode yang dikembangkan untuk menguji keberadaan suatu spesies ataupun grup dari pengklasifikasian bakteri. Beberapa metode itu dikembangkan dan disesuaikan dengan kebutuhan data yang cepat dan cukup akurat, serta tujuan dari pengujian itu sendiri. Untuk tujuan penyakit atau klinis, biasa dilakukan uji spesifik yang cepat dan dapat dipercaya karena keperluan untuk mendiagnosis suatu penyakit yang disebabkan oleh bakteri tertentu. Sementara itu, uji bakteri di dalam bidang makanan dan minuman lebih banyak ditujukan kepada kepadatan atau jumlah bakteri yang masih dalam batas aman untuk makanan dan minuman serta juga untuk mencari spesies atau *strain* tertentu yang bisa dimanfaatkan dalam pengolahan makanan yang sudah barang tentu uji seperti ini memakan waktu yang cukup lama. Pengujian bakteri di bidang perairan, selain untuk menguji kepada kesehatan organisme perairan ataupun organisme yang dibudidayakan, juga dilakukan dalam manajemen lingkungan perairan yang lebih banyak menekankan kepada grup taksonomi tertentu dalam *microbiome* tertentu di perairan.

Pada dasarnya, pengujian bakteri dilakukan dengan metode-metode yang mendasarkan kepada hal-hal sebagai berikut.

- 1) Metode kultur di atas media padat ataupun dalam media cair dengan menguji lanjutan kepada uji Gram, morfologi, ataupun sifat-sifat biokimia lainnya. Uji-uji biokimia ini membutuhkan waktu yang cukup lama hingga berminggu-minggu, tetapi dapat

mengetahui sifat bakteri yang diuji serta kemungkinan untuk pengembangannya. Dalam waktu yang pendek, satu atau dua hari, memang bisa diketahui juga kepadatan bakteri dari koloni yang terbentuk di atas media agar ataupun kepadatan bakteri di dalam cairan berdasarkan penyerapan cahaya saat diukur di spektrofotometer, tetapi memang metode ini hanya terbatas pada bakteri yang bisa terkultur, tidak untuk seluruh bakteri yang terdapat di suatu bahan.

- 2) Metode uji yang memanfaatkan hidup-tidaknya suatu sel bakteri, yaitu dari perubahan *adenosine triphosphate* (ATP) menjadi *adenosine diphosphate* (ADP) yang melepaskan energi. Pelepasan energi dalam proses ini diuji dengan enzim lusiferase untuk menghasilkan cahaya fluoresen berumur pendek hanya dalam beberapa detik yang bisa diukur dengan alat fluorometer. Karena pengujian ini dapat dilakukan dalam waktu yang hanya beberapa menit, pengujian ini sering dilakukan untuk produk bahan makanan dan minuman yang juga berumur tidak terlalu lama, seperti produk susu segar ataupun minuman beralkohol, misalnya *wine* ataupun bir yang harus segera dikemas tertutup untuk waktu yang lama.
- 3) Metode uji dengan menghitung jumlah sel bakteri berdasar *flowmeter*, di mana sel-sel bakteri dapat dihitung kepadatan di dalam suatu cairan yang sengaja dialirkan di dalam *flow cytometry*, apakah sel-sel itu dalam keadaan normal ataupun telah diikat dengan suatu perwarna tertentu. Metode ini tidak bisa menjelaskan spesies atau *strain* tertentu, tetapi hanya bisa menghitung kepadatan sel di dalam suatu bahan cair.
- 4) Metode uji berdasarkan material genetik DNA ataupun RNA, misalnya uji DNA (PCR, *electrophoresis*, dan pembacaan deret satuan basa DNA atau RNA) ataupun uji *fluorescent insitu hybridization* (FISH) dengan menggunakan potongan DNA atau RNA penciri suatu grup taksonomi yang telah diberi pewarna fluoresen yang bisa diamati langsung menggunakan mikroskop fluoresen. Pengujian bakteri menggunakan metode pengujian genetik dilakukan apabila bakteri yang diuji belum diketahui

spesies ataupun *strain*-nya, serta tidak mungkin atau sulit untuk dikultur karena sifat biokimianya belum diketahui. Pengujian ini akan memberi keuntungan, yaitu waktu uji yang lebih pendek walaupun lebih mahal untuk mengetahui spesies atau *strain* bakteri tertentu tersebut. Kelemahannya adalah bahwa dibutuhkan *database* DNA atau RNA lebih dahulu sebagai pembandingan untuk menentukan spesies atau *strain* yang diuji. Tanpa adanya data DNA atau RNA sebagai pembandingan untuk spesies atau *strain*, hasil pengujian tidak akan bisa dikelompokkan menjadi spesies atau *strain* tertentu dan menjadi grup taksonomi yang tidak diketahui (*unknown species* atau *unknown taxonomic organism*) hingga ditemukan kesamaan gen dengan penemuan-penemuan terbaru.

Untuk menampilkan hal-hal mengenai pengujian bakteri, utamanya di perairan, dibutuhkan banyak penjelasan sehingga akan mengakibatkan buku ini menjadi tebal dan tak praktis untuk dibaca. Oleh karena itu, penulis mempertimbangkan untuk memisahkannya ke dalam buku tersendiri yang saat ini juga sedang disusun.

## BAB IV

# SEL BAKTERI

Sebagai organisme yang dikatakan telah ada di Bumi *tak lama* setelah Bumi terbentuk, bakteri memang tidak membawa perubahan morfologi yang banyak dalam evolusinya hingga sekarang. Berbeda dengan makhluk lain yang lebih modern seperti tumbuhan, misalnya, perubahan bentuknya sedemikian beragamnya seiring beragamnya variasi bentuk organ yang terjadi. Begitu juga dengan makhluk lain, seperti serangga, yang bahkan dengan perbedaan morfologinya saja bisa diidentifikasi ribuan atau jutaan spesies telah terbentuk menurut evolusinya, baik yang sudah dikenal manusia maupun yang belum dikenali. Karena bakteri hanyalah organisme bersel tunggal, morfologinya menjadi lebih sederhana dibanding makhluk tingkat tinggi yang tersusun dari banyak sel.

### A. Morfologi

Jika kita membayangkan bahwa suatu genus dari bakteri itu sama dengan satu genus dari tumbuhan, akan terbayang bahwa bakteri

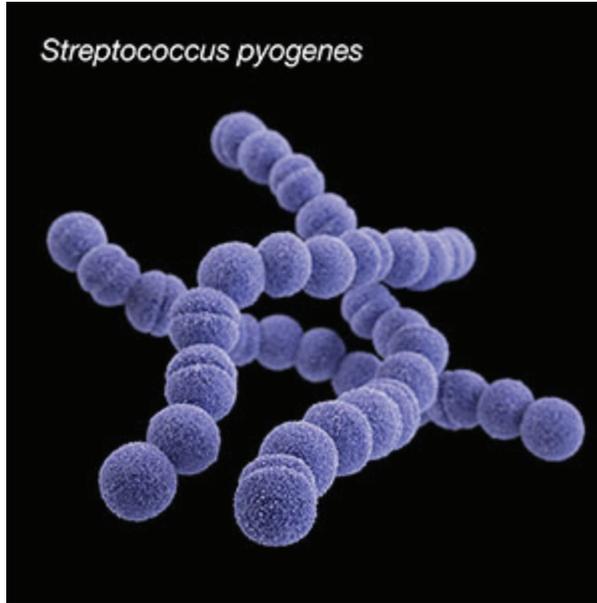
juga memiliki morfologi yang beragam pula seperti pada tumbuhan. Morfologi bakteri tidaklah beragam sekali seperti pada genus tumbuhan yang bisa menjadi dasar klasifikasinya sehingga dasar pengklasifikasian bakteri tidak dapat hanya berdasarkan pada morfologi seperti organisme dari domain Eukariota, tetapi lebih banyak pada sifat biokimia dan genetik. Jika sel Eukariota lebih beragam bentuk sesuai fungsi dan letaknya, tidaklah demikian dengan sel dari bakteri atau mikroflora yang pada dasarnya adalah makhluk sel tunggal atau uniseluler ini. Berdasarkan pengalaman dalam meneliti bakteri di perairan, bentuk bakteri yang paling banyak dan umum ditemukan di perairan hanyalah bentuk batang (utamanya untuk bakteri Gram-negatif) dan bola (seperti *Micrococcus* dari bakteri Gram-positif).

Menurut Fujii (2005), secara umum morfologi sel bakteri hanya terbagi ke dalam tiga bentuk, yaitu batang (*bacillus*), bola (*coccus*), dan spiral (*spirillum*). Lebih detail lagi, tiap-tiap bentuk bakteri ini oleh Ryuichi (1997) dan Singleton (1997) dikelompokkan lagi sebagai berikut.

### 1. Bola (*coccus*)

Sel berbentuk bola ini bisa terbentuk sel tunggal yang berhamburan acak seperti pada Gambar 4.1, tetapi bisa juga tersusun rapi menjadi untaian. Secara umum dikelompokkan dalam ciri-ciri sebagai berikut:

- a) tersusun secara acak seperti buah anggur, contohnya *Staphylococcus aureus*;
- b) tersusun beraturan terdiri dari delapan sel, contohnya *Sarcina ventriculi*;
- c) berbentuk rantai, contohnya *Streptococcus pyogenes*;
- d) berpasangan (*diplococci*) dengan ujung menempel memanjang, contohnya *Streptococcus pneumoniae*; dan
- e) berpasangan (*diplococci*) dengan bagian perut menempel, contohnya *Neisserria gonorrhoeae*.



Sumber: Scherer (2019)

**Gambar 4.1** Seuntai Sel *Streptococcus pyogenes* yang Tiap Selnya Berbentuk Bola

## 2. Batang (*bacillus*)

Selain bentuk batang yang umum diketahui seperti pada Gambar 4.2, bakteri berbentuk batang ini dikelompokkan lebih jauh ke dalam ciri-ciri sebagai berikut:

- kedua ujung sel membulat atau *rod*, contohnya *Escherichia coli*;
- kedua ujung tumpul, bisa sel tunggal atau rantai, contohnya *Bacillus anthracis*;
- ujung sel mengecil (*fusiform bacilli*), contohnya *Fusobacterium nucleatum*;
- ujung sel berbentuk tak beraturan, contohnya *Corynebacterium diphtheriae*; dan
- tubuh sel berbentuk melengkung (*vibrio*), contohnya *Vibrio cholerae*.

Buku ini tidak diperjualbelikan.



Keterangan: Sebuah sel dari *Escherichia coli* yang berbentuk batang dengan *fimbriae* dan *pili* memenuhi seluruh permukaan sel dan di bagian ujung terdapat sekumpulan flagela.

Sumber: Cleveland Clinic (2018)

**Gambar 4.2** Sel Bakteri yang Berbentuk Batang dengan Kedua Ujung Membulat pada *E. coli*

### 3. Spiral (*spirillum*)

Bentuk sel tunggal seperti pada Gambar 4.3 akan terlihat jelas jika sel bakteri tersebut berbentuk spiral, tetapi akan sulit membayangkannya apabila sudah dalam bentuk rangkaian dari banyak sel seperti pada *Oscillatoria limnetica*. Secara umum sel bakteri berbentuk spiral dikelompokkan dalam ciri-ciri:

- a) kaku dengan kumpulan flagela di kedua ujung sel, contohnya *Spirillum volutans*;
- b) berbentuk lentur (spirochaete), contohnya *Treponema pallidum*;

- c) sel berbentuk ujung dari sebuah filamen dari cyanobacterium, contohnya *Oscillatoria limnetica*; dan
- d) bercabang (*hyphae*), contohnya *Streptomyces albus*.



Sumber: Loyola University Chicago (t.t.)

**Gambar 4.3** Sel Bakteri dengan Bentuk Spiral dari Spesies *Spirillum volutans*

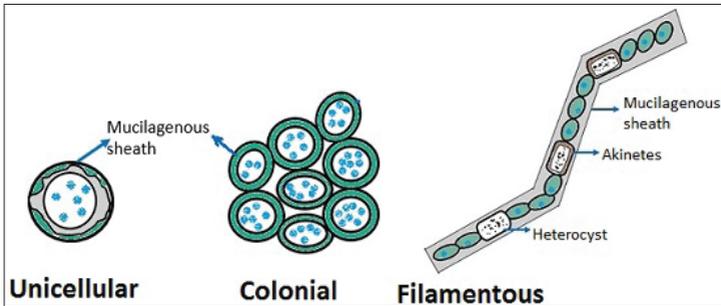
Sel bakteri yang berbentuk anggur, bercabang, dan lain-lain seperti yang disebutkan di atas merupakan penggabungan dari sel-sel bakteri yang bisa berdiri sendiri tanpa ada ikatan apa pun dengan sel tetangganya. Namun, kebanyakan bakteri dalam bentuk yang mengumpul ini memiliki suatu hubungan yang rumit, yang beberapa ahli mikrobiologi menyebutkan hubungan itu tak ubahnya seperti hubungan antara sel-sel pada makhluk atau organisme multiseluler.

## B. Koloni

Bakteri sebagai organisme uniseluler berada dalam bentuk sel tunggal (*unicell*) dan *autonomous* jika hidup dalam media cair biasanya akan menunjukkan kekeruhan yang makin meningkat pada media apabila sel bakteri tersebut makin padat. Pada beberapa jenis bakteri, kepadatan yang sangat tinggi dari sel di media cair ditunjukkan dengan munculnya lapisan seperti krim berwarna keputihan atau kuning di permukaan media. Dalam lapisan di permukaan media cair ini, sel-sel bakteri dapat dianggap membentuk koloni dan di bawah lapisan itu bakteri hidup bebas sebagai sel tunggal. Pembentukan “koloni” atau lebih tepatnya menjadi “multiseluler majemuk” sebenarnya umum terjadi sehingga tidak sedikit para ahli yang terkecoh. Seperti kasus Cyanobacteria, yang dahulunya disebut Cyanophyta atau Cyanophyceae dan dianggap sebagai grup ganggang biru hijau, studi lanjutan menunjukkan bahwa walaupun mereka ini berbentuk tumbuhan filamen, sel-selnya adalah sel tunggal yang melakukan proses hidup sendiri-sendiri (Gambar 4.4). Demikian juga yang terjadi pada *Staphylococcus aerates*, walaupun mereka hidup dalam bentuk seperti sebuah gerombol multiseluler yang mirip setangkai anggur, sel-sel penyusunnya tetaplah bebas hidup sendiri-sendiri dengan beberapa kekecualian apabila di antara sel-sel tersebut kemudian mengembangkan pola hidup bersama dalam lingkungan mikro (*micro environment*) mereka.

Menurut Singleton (1997), beberapa jenis bakteri yang mengembangkan pola *menggabungkan* sel dan aktivitas mereka ini disebut *trichoma* dan *coenocytic bacteria*.

- 1) *Trichoma* adalah jika pada saat pembelahan (*cell fission*) ada beberapa sel yang walaupun telah terpisah oleh dinding pembatas atau septum, sel tersebut tetap bergabung dan dihubungkan dengan suatu lubang atau *microplasmodesmata*. *Trichoma* banyak terbentuk pada cyanobacteria seperti spesies dari *Beggiatoa*.
- 2) *Coenocytic bacteria* adalah dua sel bakteri *actinomycetes filamentous Streptomyces* yang tak memiliki septum (dinding pemisah



Keterangan: Pada Cyanobacteria, tiap sel tunggal bisa hidup bebas sebagai plankton di perairan, tetapi bisa juga mengambil bentuk hidup *berkoloni* dan membentuk filamen (A) seolah-olah mereka adalah tumbuhan multiseluler seperti pada *Anabaena* sp. (B).

Sumber: (A) Supriya N (t.t.); (B) Patil (2023)

**Gambar 4.4** Diagram Terbentuknya Sebuah Koloni Cyanobacteria

antara dua sel), dihubungkan oleh *hyphae* yang berbentuk tabung dan menghubungkan sitoplasma antara dua sel. Organisme yang seolah-olah memiliki banyak inti atau *multinucleate* ini disebut *ceonocyte*.

Walaupun bakteri pada dasarnya hidup uniseluler seperti yang telah dijelaskan terdahulu, pola-pola untuk membentuk hidup bersama seperti makhluk multiseluler ini memberikan banyak manfaat, seperti simbiosis, tingkat virulen, kompetensi, konjugasi, produksi antibiotik, motilitas, sporulasi, dan pembentukan biofilm. Untuk membentuk kemampuan ini, diperlukan suatu *quorum sensing* yang membantu bakteri-bakteri ini berkomunikasi antar-sesama spesies, terhadap spesies yang berbeda, bahkan untuk membuat hubungan komunikasi simbiosis antara bakteri dan inang. *Quorum sensing* pada bakteri ini berbentuk molekul kecil yang dikenal dengan sebutan “*autoinducer*” yang pada bakteri Gram-positif umumnya terdiri dari senyawa oligopeptida, sedangkan pada bakteri Gram-negatif adalah *acylase homoserine lactones* (AHL; Miller & Basler, 2001). Sebelum berkembangnya pemahaman yang lebih lengkap dan modern seperti pada penggunaan *quorum sensing*, berbagai jenis molekul AHL pada bakteri Gram-negatif yang melibatkan komponen genetik DNA ataupun RNA dalam berbagai aspek kehidupannya (Li & Nair, 2012), terbentuknya multiseluler dari sel tunggal bakteri yang melibatkan *quorum sensing* telah diulas oleh Shapiro (1998) dengan konsep dasarnya sebagai berikut.

- 1) Sel bakteri harusnya melakukan komunikasi dan memiliki kemampuan untuk mengambil keputusan dalam mengoordinasikan pertumbuhan, pergerakan, dan aktivitas biokimianya. Komunikasi antarsel ini ditunjukkan dengan *signal molecules* dari senyawa *N-acyl homoserine lactones* (AHLs) pada bakteri Gram-negatif dan senyawa-senyawa lain yang mirip dengan ini pada spesies-spesies tertentu, seperti *E. coli* dengan aspartat atau glutamat dan *Bacillus subtilis* dengan CSF (suatu pentapeptida). Sementara itu, tingkah laku untuk berkoordinasi di antara sel terlihat pada pembentukan koloni, *swarming*, dan perkembangan *granule* (butiran) bioreaktor pada bakteri anaerobik.
- 2) Contoh-contoh komunikasi dan pengambilan keputusan tersebar luas di antara taksa bakteri dan tidak dibatasi untuk sedikit grup dengan kemampuan khusus.

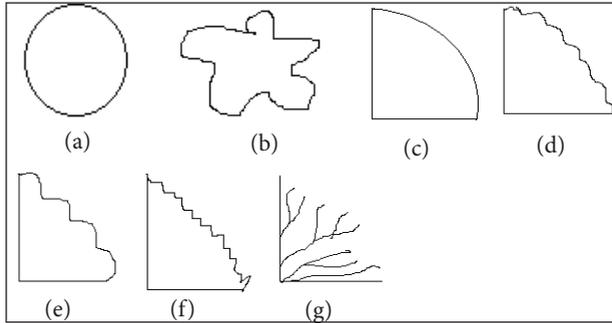
- 3) Populasi bakteri akan memperoleh keuntungan dengan adanya bentuk kerja sama secara multiseluler dan mereka memiliki kemampuan untuk menggabungkan berbagai aktivitas dari sel yang berbeda. Keuntungan ini meliputi:
  - a) perbanyak sel yang lebih efisien pada proses pembelahan-nya;
  - b) kemudahan untuk mengakses sumber nutrisi dan *niche*;
  - c) pertahanan kolektif terhadap *antagonistic*; dan
  - d) kemampuan bertahan hidup yang lebih tinggi dengan cara membentuk sel yang berbeda.

Selain membentuk pola berangkai pada media cair atau menjadi biofilm pada permukaan benda padat, di atas media agar padat, bakteri selalu berkecenderungan untuk membentuk suatu koloni yang terlihat jelas. Pembentukan biofilm oleh bakteri penyebab penyakit yang semula uniseluler ini akan merugikan manusia dalam mengelola kesehatan. Bakteri penyebab penyakit yang berbentuk biofilm pada organ manusia yang terinfeksi akan menjadi lebih parah penyakitnya dan sulit untuk diobati dengan menggunakan antibiotik (Greenberg, 2003). Selain biofilm, bakteri yang ditumbuhkan pada media padat akan berbentuk koloni yang dapat dianggap juga sebagai multiseluler, yang berarti dalam suatu tubuh (koloni) tadi terjadi pembagian tugas dan fungsi yang saling melengkapi. Hal ini dapat kita lihat pada bakteri-bakteri yang menghuni saluran pencernaan atau usus. Kemampuan hidup mereka ditunjukkan dengan pembentukan koloni dan dengan koloni ini mereka menghalangi bakteri lain yang juga akan menetap. Koloni ternyata tidak menyebabkan terhalangnya pembentukan individu baru di dalam koloni dengan cara pembelahan diri (*fission*) dan kecepatan pembentukan individu baru dalam koloni sama besarnya dengan pembentukan individu yang hidup pada media cair.

Sedemikian pentingnya arti sistem hidup bersama di antara sel bakteri di sebuah koloni yang mirip dengan sistem multiseluler eukariota ini menyebabkan pula terjadinya beragam pola koloni yang

terbentuk walaupun itu hanya terdiri dari satu spesies. Sistem hidup yang mirip multiseluler ini sebenarnya terbentuk karena secara alami bakteri sering kali menghadapi kondisi lingkungan yang keras dan tak mendukung sehingga dengan sistem koloni, tiap-tiap sel selanjutnya bekerja sama dalam melakukan proses kehidupan pada lingkungan yang kurang atau tidak mendukung itu. Ben-Jacob et al. (1998) telah meneliti pola koloni ujung membelah (*tip-splitting morphotype* atau *T-morphotype*), pola koloni bayangan cermin (*chiral morphotype* atau *C-morphotype*), dan pola koloni dengan ujung memelintir (*vortex morphotype* atau *V-morphotype*) dalam sistem multiseluler koloni dan hubungannya dengan media hidup bakteri. Pola yang timbul dari informasi di dalam sel dan di antara sel dalam koloni yang membentuk pola T, C, V dan perubahan pola ternyata dipengaruhi oleh batasan luasan *chemotaxis* negatif, *chemotaxis* positif, dan dalam kasus *V-morphotype*, dipengaruhi oleh *chemotaxis* positif memutar. Menurut Freter et al. (1981) serta Freter dan O'Brien (1981), *chemotaxis* ataupun *chemotactic* merupakan hal yang penting dalam ketertarikan suatu bakteri penyakit terhadap substrat biotiknya, yang dengan ini berarti bahwa suatu bakteri penyakit dapat dikultur selama media kultur mengandung senyawa-senyawa yang memiliki kemiripan dengan jaringan inangnya.

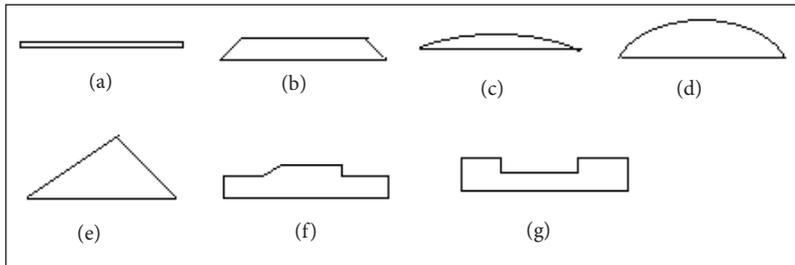
Beberapa pola koloni bakteri digambarkan oleh Ryuichi (1997), Singleton (1997), dan Kawai et al. (1988) sebagai berikut (Gambar 4.5 dan Gambar 4.6).



Keterangan: (a) Melingkar; (b) Tak beraturan; (c) Ujung koloni membulat; (d) Gelombang; (e) Tepi daun; (f) Bergerigi tajam; (g) Akar pohon

Sumber: Ryuichi (1997), Singleton (1997), Kawai et al. (1988)

**Gambar 4.5** Koloni bakteri jika dilihat dari atas bersama dengan pola ujungnya.



Keterangan: (a) Mendatar; (b) Alas; (c) Cembung; (d) Setengah bola; (e) Setengah bola tajam; (f) Menonjol di tengah; (g) Tenggelam di tengah

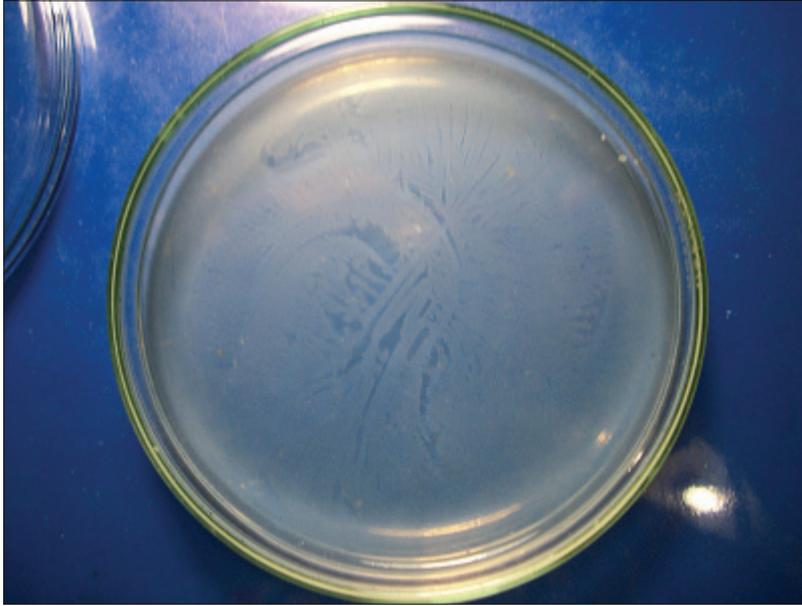
Sumber: Ryuichi (1997), Singleton (1997), Kawai et al. (1988)

**Gambar 4.6** Koloni bakteri jika dilihat dari samping.

Telah dibicarakan di atas mengenai pertumbuhan sel menjadi koloni yang mungkin terjadi jika hidup di medium padat. Koloni bakteri bisa memberikan warna yang bermacam-macam: oranye, merah, kuning, atau cokelat muda yang merupakan grup bakteri *Flavobacterium-Cytophaga*, biru dan ungu dari grup *Chromobacterium*, dan “tak berwarna” seperti untuk koloni yang berwarna cokelat muda, putih susu, ataupun kekuningan keruh yang berarti di luar grup

tersebut. Selama nutrisi pada media tercukupi, koloni akan terus tumbuh membesar hingga nutrisi habis terpakai dan pertumbuhan menjadi stagnan dan pada akhirnya akan menuju kematian ataupun pembentukan *cyst* atau spora.

Pada bakteri yang memiliki kemampuan bergerak (motil), koloni bisa membesar memenuhi seluruh permukaan media, utamanya pada permukaan media yang lembek (kandungan agar kurang dari 0,01% dan basah atau lembap). Keadaan demikian disebut *swarming* (Gambar 4.7) atau sekarang disebut juga biofilm. Bakteri yang melakukan *swarming* biasanya tumbuh dalam waktu yang cepat. Berdasarkan pengalaman penulis dengan kultur bakteri yang berasal dari usus ikan yang dikultur pada suhu 20°C dan kandungan agar 1%, *swarming* bahkan mulai terjadi hanya dalam satu jam setelah kultur. *Swarming*, menurut Shapiro (1998), banyak diteliti pada *Bacillus subtilis*, *Proteus mirabilis*, *Proteus vulgaris* (*Proteus* merupakan bakteri Gram-negatif *bacillus* yang menghuni saluran usus manusia dan hewan lain), *Serratia marcescens*, dan *Serratia liquefaciens*. *Swarmer* (sel bakteri yang melakukan *swarming*) tidak melakukan migrasi di atas media agar, tetapi hanya grup sel-sel yang searah atau rakit sel-sel dari *swarmer* saja yang bermigrasi. Dari beberapa penelitian, *swarming* juga tidak disebabkan oleh kekurangan nutrisi atau *chemotactic migration*, tetapi lebih disebabkan munculnya gen-gen tertentu yang mendorong terjadinya *swarming*.



Keterangan: Koloni bakteri Gram-negatif membentuk *swarming* atau biofilm seperti akar yang merambat di atas media agar 1/20 PYBG (Peptone-Yeast extract-Beef extract-Glucose medium).

Foto: Asfie Maidie (2010)

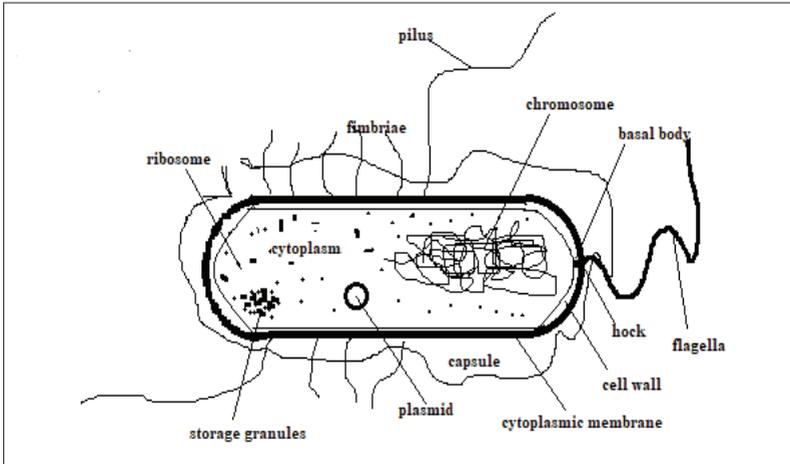
**Gambar 4.7** *Swarming* di atas media agar padat.

### C. Lebih Jauh tentang Sel Bakteri

Telah disebutkan dalam bab pendahuluan bahwa sel bakteri adalah sangat sederhana sehingga dia dimasukkan dalam domain khusus prokariota. Sel bakteri dibungkus oleh suatu pembungkus yang disebut amplop sel (*cell envelope*) yang terdiri dari dinding sel dan *cytoplasm membrane* (Gambar 4.8). Di dalam sel terdapat sitoplasma (cairan sel) dengan bahan baku utamanya sekitar 70% adalah air. Di dalam sitoplasma, bakteri tidak mengandung organel yang dibungkus oleh suatu membran sehingga pada bakteri tidak akan terdapat kloroplas, mitokondria, vakuola, aparatus Golgi, dan retikulum endoplasma. Di dalam sitoplasma, DNA menggulung seperti benang kusut atau

Buku ini tidak diperjualbelikan.

“kromosom” (kalau ini bisa disebut kromosom), ribosom berukuran kecil berserakan, dan butiran cadangan (*storage granule*) berada di suatu ujung sel. Pada bakteri jenis *Bacillus* di dalam selnya terdapat juga spora (endospora).



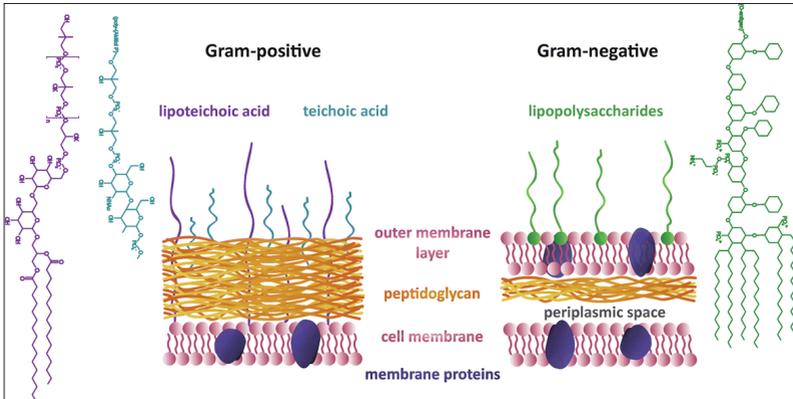
Sumber: Fujii (2005), Singleton (1997)

**Gambar 4.8** Diagram Umum Belahan Melintang Sel Bakteri

## 1. Dinding Sel (*Cell Wall*)

Dinding luar sel merupakan pembentuk sel, sebagai pelindung dari lingkungan dan sekaligus juga berfungsi sebagai membran semipermeabel keluar masuknya ion dan nutrien. Dinding sel bakteri sulit untuk diamati dengan mikroskop biasa sehingga dalam pemeriksaannya perlu memakai mikroskop elektron menggunakan serbuk emas. Walaupun sudah berhasil dibuat foto yang bagus, senyawa penyusun dinding sel bakteri ternyata sangat beragam dari spesies ke spesies, bahkan antara *strain* dalam suatu spesies dan beberapanya belum diketahui senyawa penyusunnya yang lengkap. Sel bakteri yang telah kehilangan dinding sel akibat terjadinya *lysis* disebut sebagai protoplasma. Bakteri dalam bentuk protoplasma memang masih bisa

bertahan hidup, tetapi dengan keras menjaga agar tekanan di dalam sel tidak melebihi tekanan dari luar, supaya tidak pecah. Secara garis besarnya, Fujii (2005) dan Singleton (1997), selain membagi tipe dinding sel bakteri berdasarkan pewarnaan Gram (domain Bacteria), juga menambahkan tipe dinding sel domain Archaea sehingga terbagi ke dalam tiga jenis (Gambar 4.9).



Sumber: Pajerski et al. (2019)

**Gambar 4.9** Dinding Sel Bakteri Gram-Positif dan Bakteri Gram-Negatif

#### a. Dinding Sel Bakteri Gram-Negatif

Dinding sel setebal 20–30 nm, dengan lapisan dalam di dekat membran sitoplasma dipercaya mengandung gel *periplasmic* dari selapis (*monolayer*) *peptydoglican* (disebut juga *murein*). Lapisan *peptydoglican* ini setebal 15 nm yang merupakan 1%–10% dari berat kering sel. Pada *E. coli*, *peptydoglican* terdiri dari susunan senyawa *N-acetylglucosamine* dan *N-acetylmuramic acid*. Sementara itu, pada lapisan luar, menurut Bos et al. (2007), tersusun dari lipopolisakarida, fosfolipid, *integral membrane protein*, dan lipoprotein yang disintesis di sitoplasma atau *inner leaflet* dari membran dalam (*cytoplasmic membrane*). Dengan demikian, secara umum, bakteri Gram-negatif memiliki tiga lapisan kulit pada amplop sel (*cell envelope*), mulai dari

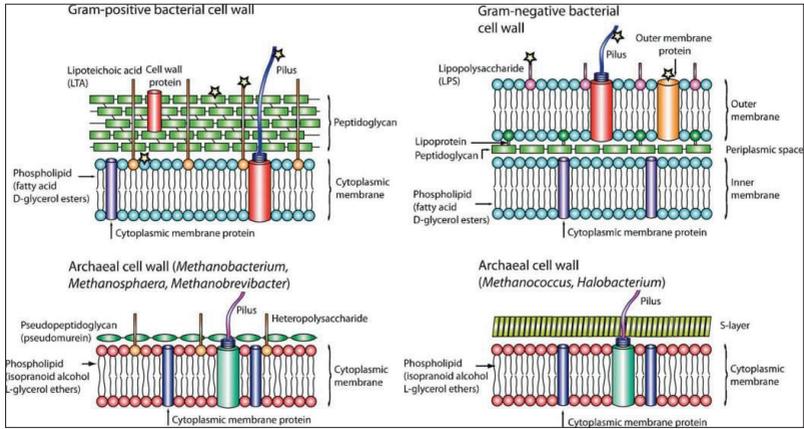
luar adalah lapisan dari lipopolisakarida, fosfolipid, *integral membrane protein*, dan lipoprotein; lapisan tengah (*periplasm*) adalah dinding sel tipis *peptidoglican* yang tersusun dari *N-acetylglucosamine* dan *N-acetylmuramic acid*; dan paling dalam (*inner membrane*) adalah *cytoplasmic membrane*.

#### b. Dinding Sel Bakteri Gram-Positif

Dibandingkan dengan dinding sel Gram-negatif, dinding sel Gram-positif relatif lebih tebal, yaitu 30–100 nm dan susunannya terlihat lebih sederhana. Tidak seperti bakteri Gram-negatif dengan tiga lapisan pada *envelope cell*, bakteri Gram-positif hanya memiliki dua lapisan pada amplop sel, yaitu dinding sel dan membran sitoplasma. Dinding sel terdiri dari lapisan tebal *peptidoglican* sekitar 40%–80%. *Peptidoglican* utamanya terdiri dari rantai linear heteropolisakarida yang bersilangan dengan peptida membentuk seperti rantai tiga dimensi. Senyawa yang berikatan kovalen dengan *peptidoglican* adalah senyawa seperti *teichoic acid* (substitusi polimer dari *glycerol phosphate* atau *ribitol phosphate*). Pada bakteri *Mycobacterium*, dindingnya mengandung lipid, sedangkan pada strain *Streptococcus* mengandung karbohidrat.

#### c. Dinding Sel Archaeae

Pada spesies *Halobacterium*, *Methanococcus*, dan *Thermoproteus*, dinding selnya hanya terdiri dari *S-layer* yang berupa protein atau glikoprotein yang tersusun berulang membentuk segi empat atau segi delapan, sebelum atau di atas membran sitoplasma (Gambar 4.10). Sementara itu, pada *Methanobacter*, dinding sel utamanya tersusun dari *peptidoglican* palsu (*pseudomurein*), yaitu suatu polimer yang mirip *peptidoglican* dengan rantai utama mengandung *N-acetyl-D-glucosamine* dan/atau *N-acetyl-D-galactosamine*, serta *N-acetyl-L-talosaminuronic acid*. Tidak seperti *peptidoglican*, *pseudomurein* tidak bisa dihancurkan oleh *lysozyme*.



Keterangan: Perbedaan mendasar dari dinding sel Archaea dibanding bakteri Gram-positif dan Gram-negatif adalah bahwa Archaea ada yang tidak memiliki lapisan *peptidoglycan* dan walaupun ada bukanlah *peptidoglycan* sesungguhnya.

Sumber: Gill dan Brinkman (2011)

**Gambar 4.10** Dinding Sel Archaea dan Perbandingannya dengan Dinding Sel Bakteri Gram-Positif dan Bakteri Gram-Negatif

Fujii (2005) dan Singleton (1997) di atas membagi dinding sel berdasarkan sifat sel prokariotik, yaitu dinding sel domain Bacteria (Gram-positif dan Gram-negatif), dan dinding sel domain Archaea, sedangkan Solomon et al. (1993) membagi tipe dinding sel pada bakteri berdasarkan pewarnaan Gram yang ditemukan oleh fisikawan Denmark, Christian Gram, pada tahun 1880 dan ditambah dengan bakteri tanpa dinding sel (*wall-less bacteria*). Penggolongannya sebagai berikut.

- 1) Bakteri Gram-positif adalah bakteri yang dapat mengikat warna kristal ungu dalam proses pewarnaan.
- 2) Bakteri Gram-negatif adalah bakteri yang di dinding selnya tidak mengikat warna kristal ungu.
- 3) Bakteri tanpa dinding sel adalah bakteri yang tidak digolongkan ke dalam dua golongan di atas karena tidak memiliki dinding sel.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Contoh bakteri yang tidak memiliki dinding sel adalah *Mycoplasma* (domain Bacteria) yang ukurannya lebih kecil dari virus, serta *Thermoplasma* dari domain Archaea.

Pewarnaan Gram memang memberikan manfaat yang sangat besar dalam mengklasifikasikan bakteri, tetapi tidak sedikit bakteri yang memberikan identitas pewarnaan yang *lemah* seperti pada bakteri penyebab penyakit TB, *Mycobacterium tuberculosis*, sehingga dalam hal ini metode lain seperti *in situ hybridization* ataupun kemiripan susunan gen akan memperjelas hal ini.

Pada bakteri tertentu, kulit sel tidak hanya terdiri dari lapisan-lapisan seperti yang telah disebutkan di atas (amplop sel), tetapi juga ditambah lagi dengan suatu lapisan terluar yang sangat tipis dan disebut *capsule*, *S layer* (seperti pada dinding sel Archaea, yang merupakan *paracrystalline protein surface layer*), dan *M protein* yang tersusun oleh berbagai jenis asam amino yang berlipat-lipat dengan panjang susunan yang berbeda-beda pula dan menjadi faktor virulen yang diproduksi oleh bakteri tertentu dan mampu menjadi pertahanan bakteri yang kuat terhadap fagositik. Struktur pasti dari *M protein* ini masih belum diketahui hingga sekarang (Fischetti, 2016). *Capsule* berbentuk seperti lendir yang melingkupi sel dan terbagi atas *macrocapsule* (*capsule* sebenarnya), yang lebih tebal sekitar 0,2  $\mu\text{m}$ , dan *microcapsule* yang lebih tipis dan hanya bisa dilihat dengan mikroskop elektron. *Capsule* terdiri dari air sebagai penyusun utama dan homopolisakarida (umumnya selulosa dan *dextran*) atau heteropolisakarida (*alginate*, *colonic acid*, *hyaluronic acid*). *Capsule* memiliki fungsi yang sangat penting seperti sebagai dinding semipermeabel bagi ion-ion beracun, mencegah kerusakan sel, mencegah infeksi dari bakteriofag, tempat menyimpan makanan, sebagai penempel pada substrat, dan pada bakteri patogen, *capsule* merupakan penyebab terjadinya penyakit. *M* (molekul) *protein* membentuk lapisan tipis di atas dinding sel bakteri penyakit *Streptococcus pyogenes*. Adanya *M protein* menyebabkan *Streptococcus pyogenes* menjadi lebih virulen (kapasitas untuk menyebabkan penyakit), tetapi menjadi terlindung

dari *phagocytosis* (proses penghancuran bahan atau organisme pengganggu oleh sel darah putih; Singleton, 1997).

## 2. Membran Sitoplasma (*Cytoplasmic Membrane*)

Membran sitoplasma adalah suatu membran yang tersusun dari dua lapisan molekul lipid (lemak) dengan ketebalan sekitar 7–8 nm. Pada beberapa jenis bakteri, membran sitoplasma meluas dan melipat ke dalam yang disebut *mesosome*. Lapisan luar lipid bersifat *hydrophilic* (mengikat air), sedangkan yang di sebelah dalam bersifat *hydrophobic* (menolak air). Susunan seperti ini memang sama dengan sel eukariota, yang membedakannya adalah senyawa penyusunnya. Pada eukariota, membrane sitoplasma disusun oleh senyawa protein, kolesterol, glikolipid, glikoprotein, dan karbohidrat, sedangkan pada bakteri hanya terdiri lipid, utamanya *phosphatidyl-glycerol*, dan protein dengan berbagai enzim. Kehadiran jenis-jenis lipid yang lain sangat dipengaruhi oleh apakah bakteri itu termasuk bakteri Gram-positif atau bakteri Gram-negatif. *Phosphatidylethanolamine* adalah fosfolipid yang umum terdapat pada bakteri Gram-negatif dan beberapanya mengandung *phosphatidylcholine* (lekitin), tetapi tidak akan terdapat pada bakteri Gram-positif. Sementara itu, fungsi protein pada membran sitoplasma terlibat dalam sintesis dinding sel *peptidoglycan*, system transpor, dan sistem konversi energi dari ATPase (Singleton, 1997; Solomon et al., 1993).

Membran sitoplasma merupakan membran semipermeabel, di mana  $O_2$ ,  $CO_2$ , dan  $NH_3$  (tetapi tidak bagi ion ammonium atau  $NH_4$ ), dan air dapat melewati membran ini dengan mudah. Molekul yang lain seperti nutrien dan ion lain harus melewati membran sitoplasma menggunakan mekanisme yang tersendiri, misalnya sel menyusun senyawa yang dapat menyebabkan cairan sel menjadi hipertonik dari cairan lingkungan sehingga ion atau nutrisi yang hipotonik bisa masuk.

Membran sitoplasma dapat dianggap sebagai suatu dam pada sebuah sungai yang berfungsi menahan cairan dan ion keluar-masuk dari sel. Pengaturan keluar masuknya cairan dan ion akan memin-

bulkan energi yang bisa dimanfaatkan dalam pembentukan ATP ataupun *proton motive force* (pmf). Pada umumnya bakteri, membran sitoplasma merupakan sarana transportasi ion dan hara serta jalur pembuangan sampah yang utama. Transportasi ion, hara, dan sampah ini memerlukan berbagai sistem transpor, yang terkadang berbeda sistemnya untuk beberapa molekul yang akan diangkut, walaupun itu hanya untuk satu sel bakteri. Sistem ini beberapanya sangat kompleks dan belum dimengerti. Singleton (1997) menjelaskan beberapa sistem transpor pada bakteri, yaitu perincian nomor 1, 2, 3, dan 4, dan ditambah Bos et al. (2007) pada nomor 5.

- 1) *ATP-binding cassette* (ABC) *transport* terdiri atas sistem-sistem sebagai berikut.
  - a) ABC *import* menangani dalam pemasukan asam amino tertentu, gula, dan ion. Tiap sistem meliputi suatu *periplasmic substrate-binding protein* dan suatu kompleks protein yang terbentuk dari membran sitoplasma. Sebagai contoh adalah *uptake histidine* pada *Salmonella typhirium*. *Periplasmic substrate-binding protein* akan mengikat *histidine* dan mengirimkannya ke kompleks protein untuk dibawa ke sitoplasma.
  - b) ABC *export* menangani sekresi dari mulai protein (seperti hemolisin dan enzim), *antibiotic peptide*, dan pada beberapa kejadian adalah menyekresikan polisakarida penyusun kapsul. Protein yang diekskresikan meliputi juga faktor virulen yang penting, seperti *cyclolysin* pada *Bordetella pertusis*, *alkaline protease* pada *Pseudomonas aeruginosa*, atau juga  $\alpha$ -*haemolysin* pada *E. coli*.
- 2) *Phosphoenolpyruvate-dependent phosphotransferase system* (PTS) adalah tipe transpor yang umum dilakukan oleh bakteri Gram-positif dan bakteri Gram-negatif dalam *uptake* gula fruktosa, laktosa ataupun glukosa, gula alkohol (*mannitol*), substitusi gula (*N-acetylglucosamine*), dan *phosphoenolpyruvate* (PEP) sebagai sumber energi bagi transportasi.

- 3) *Sec-dependent pathway (secretion-dependent pathway)* pada bakteri Gram-negatif adalah tipe transpor yang mengekskresikan toksin dan enzim tertentu. Transportasi melalui dua tahap *general secretory pathway (GSP)*. Transportasi ini memerlukan energi, baik dalam bentuk ATP maupun pmf. Protein yang akan diekskresikan ke luar sel disintesis oleh *N-terminal signal sequence* khusus yang memfasilitasi untuk menembus dari membran sitoplasma ke periplasma. *Sequence* ini dilekati suatu enzim yang disebut *signal peptidase*. Tahap awal dari GSP ini dihasilkan dari *sec (secretion)* gen. Pada tahap kedua, protein yang akan diekskresikan selanjutnya ditransportasikan dari periplasma ke luar sel dengan menembus *outer membrane*.
- 4) Transpor melalui perintang *peptidoglycan* adalah transportasi bagi molekul-molekul besar seperti DNA saat konjugasi dua sel bakteri ataupun ekskresi molekul toksin seharusnya melewati dinding sel *peptidoglycan*. Pada bagian ini diduga ada suatu mekanisme yang dapat merenggangkan dan merapatkan kembali dinding *peptidoglycan* saat molekul besar melewatinya.
- 5) *Tat system* adalah transportasi yang mirip dengan *Sec system*. Bedanya, *Sec system* untuk *unfolded protein*, sedangkan *Tat system* merupakan transportasi bagi *folded protein* dari sitoplasma. *Tat system* dan *Sec system* merupakan sistem transportasi dalam penyusunan protein pada membran terluar (*outer membrane proteins, OMPs*) (Bos et al., 2007).

### 3. Cairan Sel atau Sitoplasma

Seperti telah tergambar di Gambar 4.8, di dalam sel bakteri terdapat cairan dengan bahan dasar air. Di dalam cairan protoplasma ini terdapat *granules storage*, ribosom, kromosom (gulungan benang kusut DNA), nutrisi, limbah metabolisme, ion, beragam molekul yang mengatur sintesis, dan metabolisme bakteri. Sitoplasma dari bakteri tidak memiliki *reticulum endoplasmic* seperti pada eukariota. Tiap-tiap spesies, bahkan *strain* dari bakteri, terkadang memiliki kandungan sitoplasma yang berbeda dan tak jarang kandungan di

dalam sitoplasma itu belum diketahui manfaatnya bagi kehidupan bakteri sendiri (Singleton, 1997; Davis & Weller, 1996). Sitoplasma dari bakteri sama seperti sitoplasma dari sel eukariota, yakni bersifat hipertonik terhadap larutan sekitarnya. Akibatnya, cairan lingkungan yang hipotonik membawa ion-ion yang dibutuhkan, serta nutrisi akan masuk ke dalam sel bakteri dengan bebas melewati membran semipermeabel dari dinding sel dan membran sitoplasma. Namun, masuknya cairan yang hipotonik dari lingkungan ini tidak akan menyebabkan sel bakteri menjadi membengkak dan memecah karena dinding sel akan menegang, yang disebut tegangan turgor, sehingga menghalangi lebih banyak lagi cairan dari lingkungan memasuki sel bakteri. Dalam keadaan demikian, keadaan menjadi seimbang, yaitu tekanan sitoplasma dan cairan di luar sel adalah sama besar.

#### 4. Ribosom (*Ribosome*)

Organisme eukariota memiliki tiga tempat bagi asam ribonukleat (*ribonucleic acid*, RNA) di dalam selnya, satu pada inti atau nukleus, satu pada *reticulum endoplasm*, dan lainnya pada ribosom. Karena bakteri tidak memiliki *reticulum endoplasm*, RNA hanya terdapat pada ribosom, yang menyebar secara acak di dalam sitoplasma. Ribosom berfungsi dalam menyintesis protein sel. Seperti telah disebutkan sebelumnya, ribosom pada bakteri hanya terdiri dari satu jenis (eukariota memiliki dua jenis berukuran besar dan kecil) dan berukuran lebih kecil dari yang dimiliki sel eukariota, tetapi fungsi RNA-nya adalah sama, yaitu mengopi DNA dalam sintesis asam amino. Menurut Singleton (1997), sekitar 70% dari kandungan ribosom adalah RNA dan sisanya adalah berbagai tipe *ribosomal protein*. Akibat dari kandungan RNA ini, fungsi utama dari ribosom adalah sebagai fungsi RNA-nya. RNA seperti juga DNA adalah suatu polimer nukleotida raksasa yang hanya terdiri dari satu lajur rantai atau *single strand* (DNA terdiri dari dua lajur rantai atau *double strand*). DNA tersusun dari gula *pentose deoxyribose*, sedangkan RNA tersusun dari gula *pentose ribose* dan gugus *thymine* pada DNA diganti dengan gugus *uracil*. Dengan demikian, pada rantai RNA terdiri atas basa *guanine*, *cytosine*, *uracil*, dan *adenine*; gula ribosa; dan gugus fosfat.

Beberapa RNA disusun berdasarkan kopi dari DNA, yaitu *mesenger* RNA (mRNA), *transport* RNA (tRNA), dan *ribosomal* RNA (rRNA) yang dibuat oleh DNA-*dependent* RNA *polymerase* dengan tujuan sintesis protein (Solomon et al., 1993).

Ribosom dan *ribosomal* RNA (rRNA) umumnya tidak langsung diukur seperti DNA yang menggunakan banyaknya pasangan basa (*base pairs*, bp), tetapi diketahui banyaknya terlebih dahulu berdasarkan kecepatan sedimentasinya pada saat diendapkan dengan *microcentrifuge* ataupun *ultracentrifuge*. Satuan untuk kecepatan sedimentasi ini adalah Svedberg unit (S) dan makin besar nilai S berarti makin cepat juga mengalami sedimentasi yang berarti makin berat ribosomnya atau makin panjang juga rantai RNA-nya. Ribosom pada eukariota berukuran 80S, sedangkan pada prokariota 70S. Kedua jenis ribosom ini mengandung dua subunit, yaitu 50S serta 30S pada prokariota dan 60S serta 40S pada eukariota. Ribosom prokariota dengan subunit 50S mengandung 34 gugus protein, dengan 5S rRNA (120 basa) dan 23S RNA (sekitar 2900 basa), sedangkan 30S RNA mengandung 21 protein dan 16S rRNA (sekitar 1500 basa). Nilai-nilai S yang umum dipakai dalam penelitian biologi molekuler untuk bakteri adalah 5S, 16S, dan 23S, dengan yang paling umum adalah 16S dan 23S rRNA karena basa yang dikandung 5S terlampau sedikit untuk dianalisis ataupun untuk menjadi penciri suatu *strain* pada analisis genetik yang berdasarkan RNA (Blunt, 1999).

Begitu tugas dari mRNA telah selesai mengodekan asam amino menjadi polipeptida, mRNA segera dihancurkan dengan beberapa enzim menjadi nukleat tunggal untuk dimanfaatkan kembali oleh sel bakteri. Menurut Singleton (1997), enzim-enzim yang berperan dalam penghancuran mRNA ini adalah *nuclease*, *endonuclease*, *exonuclease*, dan *RNase*.

## 5. Inti (Nukleus) dan DNA

Jika kita membayangkan bahwa yang disebut suatu “inti” adalah pusat yang umumnya berbentuk bulat, kita tidak akan menemukannya pada bakteri. Yang dimaksud dengan inti, atau bahkan “kromosom”, dalam

sel bakteri hanyalah gulungan atau berbentuk simpul atau *loop* dari seuntai *deoxyribonucleic acid* (DNA) yang biasanya mencapai seribu kali dari panjang tubuh (sel) bakteri yang hanya beberapa mikrometer ( $\mu\text{m}$ ) dan terkadang pada beberapa jenis bakteri DNA justru berbentuk lurus (linear). Karena DNA eukariota pada umumnya terdapat pada nukleus atau inti (DNA eukariota utamanya memang terdapat pada inti atau nukleus dan sedikit pada mitokondria dan plastida pada tumbuhan), tidak salah juga kalau gulungan atau molekul lurus DNA pada bakteri ini juga disebut inti (walaupun DNA bakteri juga terdapat pada plasmid).

Seperti telah disebutkan dalam membicarakan RNA di atas, DNA berbeda pada gugus gula *deoxyribosa* dan gugus basa *thymine*. Pada DNA, gugus *thymine* berpasangan dengan *adenine*, sedangkan *guanine* dengan *cytosine*, yang disebut dengan pasangan basa (bp) dan tersusun secara antiparalel dengan posisi *upward* 5'-3' (berarti terdapat gugus fosfat pada ujung 5' dan gula *dexyribose* pada ujung 3') dan *downward* atau *reverse* 3'-5', yang pada setiap "perut" pada pilinan (heliks) rantai DNA terdapat pasangan basa 10 bp (yang jika digambarkan secara mendatar untuk dua jalur atau *double strand*, artinya masing-masing terdapat 5 basa di *strand* kiri dan 5 basa di *strand* kanan).

Penemuan pertama kali mengenai keberadaan DNA justru terjadi pada bakteri *Pneumococcus bacterium*—nama ilmiahnya sekarang *Streptococcus pneumoniae*—pada tahun 1940 oleh Oswald T. Avery. Makhluk hidup yang pertama kali berhasil dipetakan seluruh DNA-nya juga adalah bakteri, yaitu *Haemophilus influenzae* pada tahun 1995 (Connor, 2000; Davis & Weller, 1996; Solomon et al., 1993). DNA, selain sebagai pembawa sifat menurun, juga menentukan sifat dan struktur atau hidupnya sebuah sel bakteri. DNA pada bakteri tidak seperti pada eukariota yang berbentuk lurus dan terbuka, tetapi berbentuk tertutup dan walaupun terlihat seperti benang kusut, sebenarnya berbentuk melingkar.

Selain terdapat pada kromosom, DNA bakteri juga terdapat pada plasmid, yaitu satu potongan DNA yang umumnya berben-

tuk melingkar walaupun sebenarnya tidak selalu demikian karena pada beberapa jenis bakteri DNA plasmidnya bisa berbentuk lurus. Walaupun DNA plasmid ikut juga diturunkan dalam pembelahan *binary fission*, plasmid tidak hanya memperbanyak diri mengikuti pembelahan atau *fission* sel bakteri, tetapi sering kali berdiri sendiri sehingga dalam satu sel bakteri bisa terdiri dari beberapa plasmid dengan tugas tertentu. DNA plasmid juga berbeda dalam fungsinya. DNA kromosom melakukan fungsi yang berhubungan erat dengan kehidupan sel, sedangkan DNA plasmid terkadang memiliki “pekerjaan” yang tidak berhubungan sekali dengan kehidupan sel, yaitu sebagai pembawa sifat dari suatu spesies atau *strain*, sebagai pengatur pertahanan bagi antibiotik dan lain-lain. Karena ukurannya yang kecil dan plasmid ini sering kali hanya memiliki suatu fungsi tertentu, dalam membuat bakteri transgenik, DNA plasmidlah yang sering menjadi objek (Singleton, 1997; Davis & Weller, 1996; Souma, 1996).

DNA memang diyakini membawa informasi genetik, tetapi tidak seluruh DNA memiliki informasi tersebut. Dari beberapa penelitian terakhir, selain DNA yang membawa informasi genetik yang disebut gen (*gene*), juga terdapat DNA yang tidak memiliki atau tidak membawa informasi (*junk* DNA). Jumlah gen pada manusia hanya berkisar antara 19.000 hingga 20.000 dari yang sebelumnya diprediksi 100.000 lebih, dengan gen yang membawa informasi genetik atau mengodekan protein adalah sekitar 40%, sedangkan sisanya 60% tidak mengodekan protein atau disebut *junk* DNA (Francis & Wörheide, 2017). Apakah DNA yang tidak membawa informasi ini memang demikian ataukah para ahli yang belum mengetahui fungsi lainnya masih menjadi penelitian pada saat ini.

Sedemikian pentingnya keberadaan gen dalam mengatur kehidupan makhluk hidup atau organisme sehingga jumlah gen seperti halnya menentukan kualitas makhluk hidup. Menurut Drell (2000), makhluk hidup terkecil yang hanya memiliki 474 gen adalah *Mycoplasma genitalia*, suatu bakteri yang menyebabkan penyakit pada uretra wanita. Memiliki 474 gen berarti juga hanya memiliki 474 protein atau kurang (apabila ada dua atau lebih gen yang mengontrol protein

yang sama). Untuk mengontrol suatu kehidupan, jumlah gen yang sedikit ini pastilah merupakan suatu hal yang luar biasa.

Oleh karena struktur rantai DNA-nya yang tertutup (melingkar) dan hanya DNA-lah yang mengatur dalam sintesis protein pada sel, DNA bakteri menjadi lebih terbuka, mudah disisipi, atau bertambah DNA dari luar. Susunan DNA yang berubah berarti berubah pula sifat biokimia dan genetik dari bakteri yang bersangkutan (istilahnya menjadi individu transgenik atau mutan). Hal inilah yang menyebabkan mudah sekali dalam satu spesies bakteri untuk terbentuk *strain* baru atau mutan jika dibanding dengan organisme eukariota.

Sebenarnya sulit untuk membuat batasan suatu spesies bagi suatu bakteri. Young (1998) menyebutkan bahwa dengan adanya perbedaan-perbedaan genotipe yang sangat mencolok dalam spesies bakteri ini menyebabkan pengklasifikasian organisme bakteri ke dalam suatu spesies menjadi sulit, bahkan membuka cakrawala baru dalam pengertian suatu species.

DNA selalu sibuk dalam mengatur kehidupan suatu organisme dan di antara kegiatan utama DNA dalam kehidupan bakteri sebagai berikut.

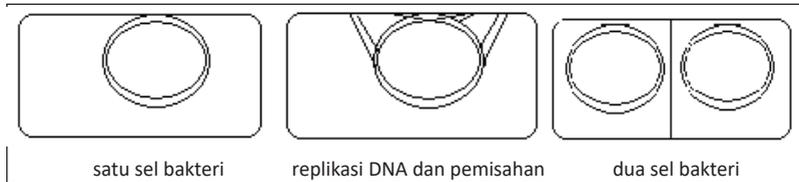
- 1) Sintesis protein: Sintesis asam amino atau protein sel oleh DNA tidak akan berlangsung tanpa adanya RNA. RNA-lah yang bertugas untuk mengopi informasi pada DNA dan mengubah informasi dalam bahasa asam nukleat menjadi bahasa asam amino. Pengopian dimulai setelah DNA-*dependent* RNA *polymerase* menemukan *promoter* (yang selalu berposisi di atas dari bagian rantai yang akan dikopi) pada *single strand* DNA (5'-3') sebagai titik untuk dimulainya pengopian (berarti RNA *polymerase* akan mengambil posisi 3'-5'). Hasil pengopian ini adalah *messenger* RNA (mRNA) yang digambarkan sebagai susunan tiga-tiga (*triplet*) basa nitrogen atau *codon* (tiap *codon* biasanya mewakili satu asam amino) dalam suatu bentuk rantai polipeptida yang akan disusun. Sebagai contoh, *codon* dengan kode 5'-CUU-3' (Cytosine-Uracil-Uracil) adalah mengodekan asam amino *leucine*. Karena pada saat proses pembuatan mRNA pada DNA titik *promoter* berada di atas wilayah

pengopian, pada mRNA, bakteri tidak hanya mengandung *codon-codon* yang mengodekan asam amino, tetapi juga gugus basa nitrogen yang hanya berfungsi sebagai *leader* pada 5' dan ekor pada 3'. Karena tugas mRNA adalah mengodekan asam amino yang tersusun di dalam suatu polipeptida, setiap asam amino yang akan disusun pada awalnya harus diikat oleh suatu “adaptor”, yaitu *transfer RNA* (tRNA). Mengangkut asam amino oleh tRNA adalah saat yang kritis karena ia tidak hanya mengangkut, tetapi juga menghubungkan asam amino tersebut sesuai dengan kode yang dibawa mRNA. Agar tidak keliru, tRNA memiliki *anticodon*, yang dalam contoh di atas harusnya memiliki *anticodon* 3'-GAA-5'. Selanjutnya sintesis polipeptida dilakukan pada mRNA atau juga disebut proses *translation* yang berlangsung pada ribosom. Secara ringkas (tanpa menjelaskan jenis protein maupun enzim yang terlibat) menurut Singleton (1997) adalah sebagai berikut.

- a) Subunit 30S ribosom menempel pada ujung bebas mRNA, di mana wilayah yang akan dikodekan dibagi menjadi lokasi P dan A. Lokasi P adalah lokasi di mana *codon* penginisiasi atau *initiator codon* AUG (mengodekan: *methyonine*) berada, sedangkan lokasi A adalah lokasi bagi tRNA yang membawa asam amino berikutnya.
- b) Ribosom dengan subunit 50S selanjutnya menempel sehingga ribosom sempurna menjadi 70S unit. tRNA pertama yang membawa asam amino *methyonine* dan memiliki *anticodon* UAC akan berpasangan dengan *initiator codon* AUG.
- c) tRNA kedua yang membawa asam amino Y selanjutnya menempel pada lokasi bebas A dengan cara yang sama (*anticodon* tRNA berpasangan dengan *codon* mRNA).
- d) Asam amino *methyonine* selanjutnya berpindah searah 3', berikatan dengan asam amino Y di lokasi A dengan susunan: mRNA-tRNA + asam amino Y + *methyonine*, menggunakan ikatan peptida yang disebut *transpeptidation* dan katalase *peptidyltransferase* yang sesungguhnya merupakan bagian dari ribosom 50S subunit.

- e) mRNA bergerak mundur di sepanjang ribosom mengikuti arah 3', menyebabkan tRNA pertama menjadi keluar terlepas dari ribosom dan hanya menyisakan tRNA kedua di lokasi A yang sekarang berubah menjadi lokasi P. Lokasi yang sekarang menjadi tRNA kedua adalah *initiator codon* kedua dan *codon* selanjutnya pada *strand* mRNA menjadi lokasi A, tempat tRNA ketiga akan menempel.
- f) Begitu selanjutnya berulang kali, hingga polipeptida terbentuk dan diakhiri dengan penutupan oleh *codon* UAA (*ochre*: tak mengandung kode asam amino). Setelah proses ini berlangsung, tRNA terakhir yang menempel pada polipeptida selanjutnya dipisahkan suatu protein *release factor* yang menghidrolisis ikatan ester antara tRNA dan polipeptida.
- 2) Duplikasi DNA: Dalam beberapa kejadian, jika sebuah *sequence* dari gen akan dikopikan sebagai unit tunggal melalui sebuah *promoter*, proses ini disebut membentuk operon. Gen yang dikopikan dalam operon ini biasanya adalah gen yang fungsinya berhubungan, seperti misalnya enzim yang berfungsi dalam sebuah proses metabolisme, dan operonlah yang mengoordinasikan pembentukan dan penyusunan enzim-enzim yang berhubungan dalam proses itu. Pertumbuhan dan pembentukan generasi baru pada eukariota biasanya dicirikan dengan adanya proses pembelahan sel, baik mitosis maupun meiosis. Pembelahan mitosis adalah pembelahan vegetatif atau juga pembelahan sel bagi pertumbuhan suatu individu, sedangkan pembelahan meiosis adalah pembelahan generatif yang dicirikan adanya persatuan dari sel kelamin jantan (spermatozoa) dan sel kelamin betina (ovum) untuk membentuk generasi baru. Kedua macam pembelahan sel ini tergolong proses yang rumit dan melalui beberapa tahap. Bakteri tidak melakukan kedua pembelahan sel seperti tersebut, yang berarti tidak ada pertumbuhan membesar dan kawin dalam dunia bakteri. Pertumbuhan bagi bakteri hanyalah memperbanyak diri dengan *transverse binary fission*, yang prosesnya terlihat lebih sederhana, dimulai dengan proses penggandaan DNA di dalam

satu sel dan pemisahan sel menjadi dua sel yang sama (*daughter cell*). Namun, secara prinsip sama seperti pada sel eukariota karena proses perbanyakan atau replikasi adalah menurunkan DNA atau informasi genetik secara utuh atau persis sama seperti yang dimiliki induk atau sel awal kepada keturunan selanjutnya.



Sumber: Davis dan Weller (1996)

**Gambar 4.11** Model Replikasi DNA dan Sel

Gambar 4.11 menunjukkan pembelahan sel bakteri yang terjadi secara *symmetric binary fission*, yaitu sel anak (*daughter cell*) terbagi menjadi dua sel yang sama bentuk dan ukurannya. Pada bakteri *Caulobacter* (bakteri Gram-negatif yang nonmotil), pembelahan sel tidak terjadi seperti di atas, tetapi membelah menjadi sel anak yang berflagela (motil) untuk selanjutnya memisah menjadi sel *swarming*, lalu melekat pada medium dengan sebuah tangkai sel yang lalu terjadi kehilangan flagela (menjadi nonmotil seperti induknya). Pembelahan ini disebut *asymmetric binary fission* dan juga terjadi pada spesies dari *Hyphomicrobium* dan *Rhodospirillum rubrum* (Singleton, 1997). Walaupun belum diketahui secara pasti apa faktor yang menginisiasi proses replikasi dari DNA, dapat diketahui bahwa replikasi *double strand* dari DNA bakteri dimulai dari suatu titik yang disebut *origin of replication* (*oriC*), dengan membutuhkan berbagai protein berbeda, dan DNA harus mengalami *supercoiled* (sangat menggulung). Titik penempelan dari DNA terhadap sel membran menjadi *double* dan *double strand* dari DNA merenggang ke arah berlawanan di sekitar lingkaran hingga akhirnya berposisi berlawanan dengan *oriC*. Bersama dengan makin menjauhnya dua titik penempelan dua gulung DNA ini, membran sel juga mulai bergerak makin menjauh. Apabila DNA asal sudah sempurna mengalami replikasi, sel membran dan

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dinding sel juga memisah menjadi dua bagian terpisah. Bakteri yang hidup pada medium yang kaya nutrisi terkadang sudah memulai lagi replikasi DNA sebelum dinding sel dan membran sel memisah sempurna, sebagai akibatnya sering ditemukan satu sel bakteri dengan lebih dari satu nukleus atau inti. Proses replikasi di atas disederhanakan menurut Davis dan Weller (1996). Sementara itu, proses yang lebih lengkap, utamanya pada *E. coli* sebagai model, dapat dibaca pada Singleton (1997).

Selain melalui pembelahan *binary fission* untuk menurunkan informasi genetiknya, bakteri juga mampu untuk *menangkap* atau *memindahkan* material genetik DNA-nya kepada bakteri lain yang sejenis. Proses ini menurut Solomon et al. (1993) terbagi menjadi tiga macam proses sebagai berikut.

- 1) *Transformation* adalah jika sel bakteri mengalami kehancuran, potongan-potongan DNA-nya kemudian diserap untuk bergabung dengan DNA bakteri lain yang masih utuh. Hal ini telah teruji ketika peneliti mulai menyelidiki keberadaan pembawa sifat keturunan pada makhluk hidup di tahun 1940 oleh Oswald T. Avery.
- 2) *Transduction* adalah DNA bakteri yang dibawa dari satu sel ke sel lain oleh bakteriofag dalam proses infeksi *lysogenic*.
- 3) *Conjugation* adalah dua buah sel bakteri yang melakukan perpindahan material DNA di antara keduanya. Proses ini dimungkinkan oleh bakteri yang memiliki *pili* (dibicarakan pada sub-subbab Flagela, Fimbriae, dan Pili). Penelitian tentang ini telah sangat mendalam pada bakteri *E. coli*.

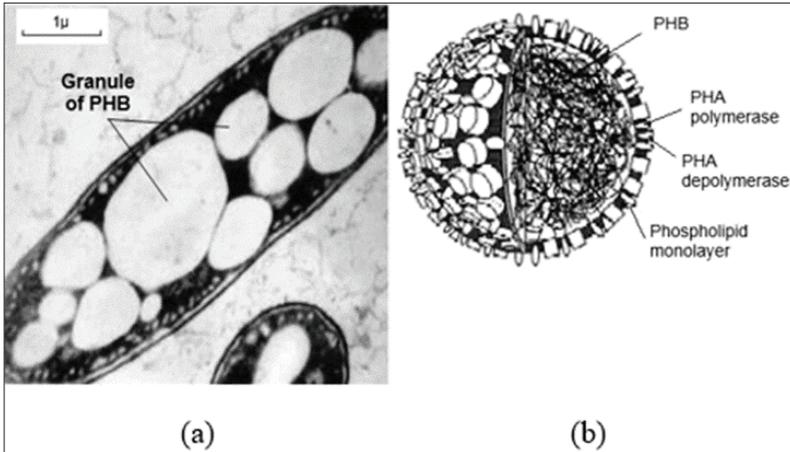
Telah dijelaskan sebelumnya, pada replikasi DNA, plasmid dikontrol oleh plasmid sendiri, dengan biosintesis dari sel yang dibutuhkan untuk menyintesis beberapa protein pengode plasmid (*plasmid-encoded protein*) beserta protein lain dan enzim (Singleton, 1997). Karena plasmid melakukan replikasi tanpa mengikut kepada sel

*fission*, plasmid di dalam suatu sel bisa banyak jumlahnya tergantung pada keperluan dari sel terhadap gangguan maupun kondisi tertentu yang dihadapi.

## 6. Butiran Cadangan (*Storage Granules*)

Di bawah kondisi tertentu, sel dari bakteri akan menumpuk bahan-bahan tertentu sebagai cadangan (*storage granules*; Gambar 4.12) yang bisa berfungsi sebagai cadangan nutrisi atau untuk keperluan lainnya bagi kehidupan dan pertumbuhannya. *Storage granules* punya peran penting sebagai produk yang bisa dimanfaatkan bagi banyak kehidupan manusia dan industri. Adanya *storage granules* ini merupakan satu pemanfaatan bakteri sebagai bioreaktor. Tankeshwar (2022) dan Singleton (1997) menjelaskan beberapa butiran cadangan yang umum terdapat pada sel bakteri sebagai berikut.

- 1) *Poly-β-hydroxybutyrate* (PHB) yang merupakan polimer linear dari *β-hydroxybutyrate*. Pada beberapa spesies, PHB ditumpuk apabila media makin sedikit mengandung nutrisi sehingga molekul ini bisa dimanfaatkan sebagai sumber karbon dan energi. Dalam keadaan kekurangan oksigen, *Azotobacter beijerinckii* mengakumulasi PHB hingga 80% dari massa sel. Pada spesies ini, PHB akan berfungsi sebagai pengganti oksigen sebagai pengoksidasi. PHB berfungsi penting sebagai bahan dasar *biodegradable plastic* (*biopol*).
- 2) *Polyphosphate* (*polymetaphosphate*; *volutin*;  $\text{PO}_3^{-2}\text{-O-}[\text{PO}_3^{-}]_n\text{-PO}_3^{-2}$ ) adalah *granule* (butiran) yang biasa terdapat pada kebanyakan bakteri, dipercaya sebagai cadangan fosfat bagi pertumbuhan dan penyebab untuk pembelahan/replikasi DNA atau RNA.
- 3) *Polysaccharide granule* atau glikogen merupakan cadangan energi dari glukosa.
- 4) Sulfur: beberapa jenis bakteri yang hidup pada habitat kaya unsur dan senyawa sulfur biasanya akan menyimpan cadangan sulfur di dalam sitoplasmanya.



Keterangan: (a) *Granules* dari PHB terakumulasi di dalam sel *Azobacter chroococcum*; (b) Struktur dari PHB *granule*

Sumber: Santos et al. (2017)

**Gambar 4.12** Salah Satu Jenis Butiran Cadangan PHB *Granule*

## 7. Gas Vakuola

Gas vakuola terdapat pada bakteri yang hidup di perairan, seperti *Anabaena flos-aquae* dari grup Cyanobacteria yang membentuk *blooming* dan anggota dari Archaea, yaitu *Halobacterium* dan *Methanosarcina*. Setiap gas vakuola terdiri dari tabung-tabung kecil berisi udara ber dinding protein dengan diameter 60–250 nm (Singleton, 1997). Gas vakuola mungkin merupakan komponen yang cukup penting bagi bakteri yang hidup di perairan karena berguna bagi pengapungan atau melayang di dalam air sehingga akan lebih mengefektifkan fotosintesis. Pada diagram bakteri Gambar 4.8, vakuola memang tidak digambarkan. *Anabaena* dan *Oscillatoria* (Cyanobacteria) yang merupakan salah satu penyusun kelekap di tambak air payau merupakan contoh

bakteri yang memiliki gas vakuola di dalam selnya. Oleh karena itu, tidak mengherankan apabila dalam jumlah yang besar di siang hari, oksigen yang terperangkap sanggup untuk mengangkat kelekap (kumpulan berbagai ganggang jamur dan bakteri) ke permukaan air.

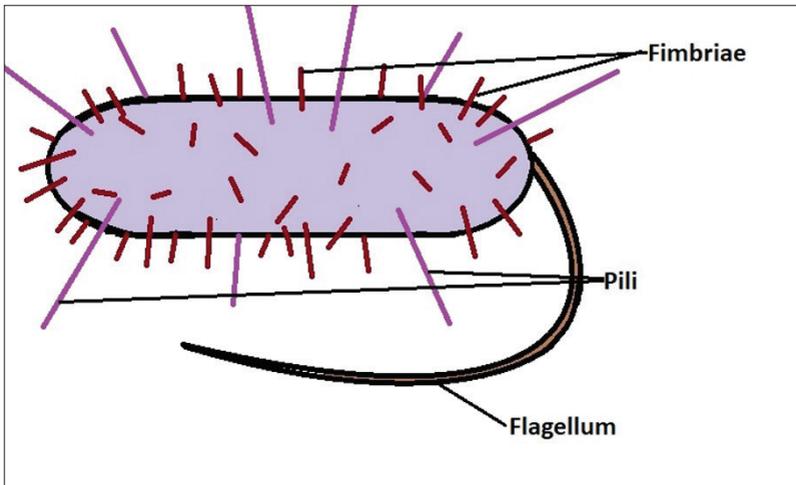
## 8. *Thylakoids*

Pada tumbuhan eukariota, *thylakoids* tersusun seperti butiran pipih berongga yang tersusun di dalam kloroplas pada sitoplasma. Sementara itu, pada sitoplasma bakteri yang tak memiliki struktur yang dibungkus membran, *thylakoids* tidak berada di dalam sitoplasma, tetapi berbentuk suatu kantong pipih terbungkus membran yang posisinya paralel dengan amplop sel (*cell envelope*) dan tampak terpisah dari membran sitoplasma. Struktur ini penting bagi bakteri autotrof sehingga umumnya bakteri dari spesies Cyanobacteria-lah yang utamanya memiliki ini pada selnya. *Thylakoids* mengandung klorofil dan lain-lain sehingga di struktur inilah fotosintesis berlangsung serta pada beberapa kejadian juga merupakan tempat respirasi. Struktur yang mirip dengan *thylakoids* pada subordo Chlorobiinae disebut dengan *chlorosomes* atau *chlorobium vesicle* (Singleton, 1997).

## 9. *Flagella, Fimbriae, dan Pili*

Salah satu syarat untuk dapat digolongkan sebagai makhluk hidup adalah kemampuan untuk bergerak (*locomotion*). Di bawah mikroskop, sedikit bakteri yang ditempatkan di dalam media tipis, seperti air suling atau media encer di atas *slide glass*, akan menunjukkan dua bentuk pergerakan, yaitu bergerak cepat seperti *meluncur* yang bisa mencapai 2.000 kali panjang sel bakteri dalam sejam (pergerakan ini disebut motil, tetapi bukan seperti dalam istilah *gliding* yang juga berarti meluncur) atau tidak bergerak atau hanya bergerak-gerak di tempat (nonmotil). Pada makhluk hidup atau organisme tingkat rendah seperti bakteri ini, pergerakan pada bakteri yang tergolong motil dibantu dengan adanya suatu struktur seperti pita (*flagellum*), cambuk atau rambut getar (*cilia; fimbriae*), dan struktur halus seperti rambut disebut *pili* yang keluar dari sel (Gambar 4.13). *Flagella* dan *fimbriae* pada bakteri memang dapat diamati dengan mudah jika

menggunakan mikroskop elektron, tetapi berdasarkan pengalaman penulis, dengan pewarnaan DAPI (4,6-diamino-2-phenylindole) yang lebih tinggi konsentrasinya (melebihi 0,01%) yang diamati menggunakan mikroskop *epifluorescence* juga dapat dimanfaatkan untuk melihat *flagella* ataupun *fimbriae*, yang akan terlihat berwarna terang kekuningan di latar belakang gelap membran Millipore 0,22  $\mu\text{m}$  yang telah dihitamkan dengan larutan Eregant black.

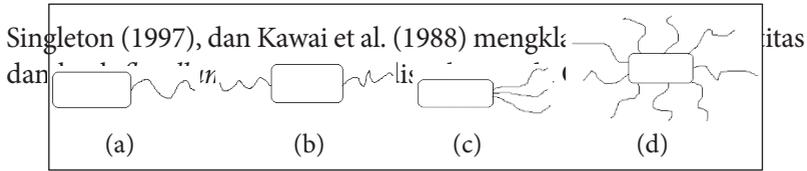


Sumber: MicroscopeMaster (t.t.)

**Gambar 4.13** Diagram dari *Flagellum*, *Pili*, dan *Fimbriae* pada sel bakteri.

#### a. *Flagella*

*Flagella* (jamak untuk *flagellum*) adalah alat gerak bagi bakteri untuk berenang di dalam medium cair. *Flagella* bergerak memutar seperti sebuah kipas pada kapal, tetapi geraknya berlawanan arah jarum jam. Dengan berdasarkan ini, bakteri dapat dikatakan “bergerak” (motil) dan sangat berguna dalam membuat pengklasifikasiannya atau menyusun identifikasinya. Ada atau tidaknya *flagellum* serta tunggal atau banyaknya *flagellum* sangat tergantung pada spesies bakterinya, bahkan juga tergantung kepada mutannya atau *strain*. Ryuichi (1997),



Keterangan: (a) Tunggal (*monotrichous*), contoh: *Pseudomonas aeruginosa*; (b) Satu di tiap ujung (*amphitrichous*), contoh: *Spirillum volutans*; (c) Serumpun di satu ujung atau keduanya (*lophotrichous*), contoh: *Helicobacter pylori*; (d) Di seluruh permukaan sel (*peritrichous*), contoh: *Serratia marcescens*

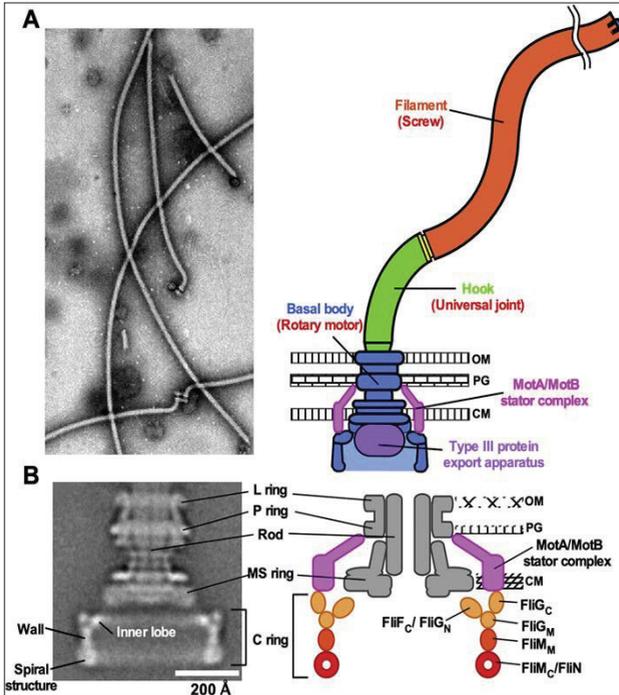
**Gambar 4.14** Posisi dan kuantitas *Flagellum* pada sel bakteri.

*Flagellum* atau *flagella* bukanlah alat atau organel yang khas pada bakteri. Eukariota seperti protozoa, paku, ataupun alga juga memiliki *flagellum*, seperti untuk sel-sel kelamin dalam pembuahan atau perkawinan, sehingga pada mulanya para peneliti pun menyamakan struktur dari *flagellum* bakteri dengan *flagellum* eukariota walaupun kemudian diketahui bahwa struktur dan evolusi terbentuknya adalah berbeda. Kesamaannya hanyalah bahwa *flagellum* terletak di luar sel dan menjadi alat gerak. *Flagellum* eukariota tersusun dari pasangan *microtubule*, bergerak dengan melibas maju-mundur, sedangkan *flagellum* pada prokariota terdiri dari *flagellar filament* dan bergerak memutar, kebanyakan berlawanan arah jarum jam seperti kipas atau propeler pada kapal. Menurut Berg (2008) dan Singleton (1997), *flagellum* disusun dari sekitar 50 jenis protein yang berbeda yang struktur utamanya terdiri dari filamen, *hook*, dan *basal body*. Filamen berbentuk spiral (*helical*; pada Gambar 4.15 tidak digambarkan), yang merupakan lanjutan dari *hook*, berfungsi sebagai kipas (propeler),  $5\text{--}20 \times 0,02 \mu\text{m}$ , dan tersusun dari tujuh jenis benang atau serat (fibril) protein yang tersusun seperti benang di dalam sebuah tali. Sebuah saluran berdiameter  $70 \text{ \AA}$  (amstrong) berada di pusat filamen. Pada beberapa spesies, seperti pada *Pseudomonas*, *Vibrio*, dan *Helicobacter pylori*, filamen berbentuk *helical* terbungkus dengan *outer membrane*. Sementara itu, *hook* adalah bagian dari *flagellum* yang berbentuk tabung berongga yang merupakan engsel atau penghubung yang fleksibel (*universal joint*) dan tersusun dari bahan-bahan yang

Buku ini tidak diperjualbelikan.

mengandung protein. *Basal body* merupakan bagian dari *flagellum* yang berhubungan langsung dengan sel. Bagian ini terdiri dari komponen berbentuk gelang *co-axial* di pusat yang bersifat *reversible rotary motor* yang tertanam di dinding sel, dimulai di dalam sitoplasma dan berakhir di *outer membrane* (*L-ring* dan *P-ring* yang berhubungan dengan *outer membrane* dan *peptidoglycan layer*, *SM-ring* yang tersusun dari subunit protein FliF berlokasi di membran sitoplasma, dan *C-ring* atau *switch* yang tersusun dari protein FliG, FliM, dan FliN yang berlokasi di dalam sitoplasma), dan dasar yang berbentuk tabung melingkar (*hollow rod-shaped*). Bakteri Gram-negatif memiliki empat ring seperti yang dijelaskan di atas, sedangkan Gram-positif hanya memiliki dua ring.

Bakteri berpindah tempat (motil) jika *flagella* bergerak memutar, bukan bergerak bergelombang seperti cacing ataupun bergerak menggeser seperti ular pada Eukariota. *Flagellum* bakteri bergerak justru seperti baling-baling kapal yang biasanya sebagian besar dengan memutar berlawanan arah jarum jam. Pergerakan dari *flagellum* ini adalah dengan memanfaatkan energi yang dihasilkan dari perubahan ATP (*adenosine 5'-triphosphate*) menjadi ADP (*adenosine 5'-diphosphate*) dan pergerakan ini cukup gampang dilihat pada preparat di bawah mikroskop cahaya dengan pembesaran 100×. Beberapa bentuk yang khas untuk *flagellum* adalah pada *flagella* dari Spirochaeta dan *Flagella* dari Archaea.



Sumber: Minamoto et al. (2019)

**Gambar 4.15** Diagram *Flagellum* Bakteri

1) *Flagella* dari *Spirochaeta*

*Spirochaeta* adalah bakteri Gram-negatif dengan *flagella* yang berasal dari tiap akhir ujung dari sel dan meluas di antara lapisan *peptidoglycan* dan *outer membrane* melewati pusat dari sel (jadi tidak keluar dari sel). *Flagella* ini disebut *periplasmic flagella*, yang jumlahnya berbeda di antara spesies.

2) *Flagella* dari *Archaea*

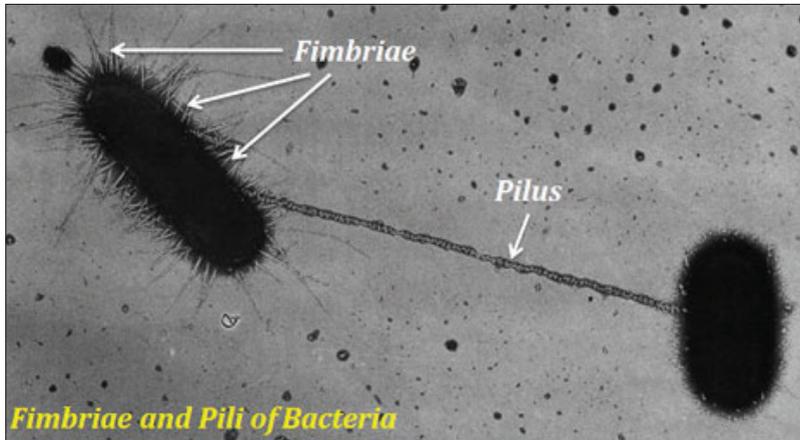
*Flagella* dari *Archaea* sangat berbeda dengan *flagella* yang dimiliki oleh bakteri, yaitu tersusun dari *flagellin* dengan penyusun utamanya adalah *glycosylate*. *Flagellum* itu sendiri lebih tipis dibanding yang ada pada domain *Bacteria*, mengandung *sequence signal*, dan menembus

membran. Ada kemiripan antara *flagellum* Archaea dengan *fimbriae* tipe 4 dari Bacteria dan kemungkinan besar *flagellum* dari Archaea berkembang dari dasar (bagian yang melekat dengan dinding sel dan membran sitoplasma), yang berbeda dengan *flagellum* Bacteria yang justru berkembang dari puncak atau ujung *flagellum*.

Selain bergerak dengan *flagellum*, *Beggiatoa* dan *Oscillatoria* juga bergerak dengan cara meluncur (*gliding*) apabila berada di permukaan medium padat, bahkan beberapa spesies bakteri lain mampu bergerak meluncur ini pada permukaan lembut. Hampir 200 tahun mekanisme terjadinya gerakan meluncur pada bakteri ini tidak diketahui, bahkan hingga sekarang pun masih misteri. Padahal, bakteri yang melakukan gerakan meluncur ini sering kali terdapat banyak di lingkungan, tetapi secara *phylogenetic* berbeda mekanisme meluncurnya dari satu spesies terhadap spesies lainnya. Sebagai contoh, *Myxococcus xanthus* yang merupakan spesies myxobacteria melakukan *swarming*, memperlihatkan dua jenis *motility*, yaitu *S(social)-motility* yang melibatkan *pili* jenis IV, dan *A(adventurous)-motility* yang melakukan pergerakan meluncur atau *gliding* tanpa bantuan organ tubuh luar atau *external appendage* (Tchoufag et al., 2019; Singleton, 1997).

#### b. *Fimbriae*

*Fimbriae* (jamak untuk *fimbria*) (Gambar 4.16) adalah struktur mirip rambut, tetapi dengan ukuran lebih pendek dari *flagellum* dan *pili*, berdiameter sekitar 2–10 nm dan panjangnya dari 0,1  $\mu\text{m}$  hingga beberapa mikrometer. Setiap *fimbriae* tersusun dari *linear sequence* dari subunit protein yang sama, dengan tambahan campuran dari beberapa subunit yang kaya dengan asam amino yang tidak mengutub, yang dengan ini menyebabkan sel menjadi *hydrophobic*. *Fimbriae* pada bakteri Gram-negatif umumnya muncul dari *outer membrane*, tetapi disusun di dasar atau mirip seperti *flagellum* pada Archaea (Singleton, 1997).



Sumber: Easy Biology Class (t.t.)

**Gambar 4.16** *Fimbriae* dan *Pili*

Di beberapa literatur, *fimbriae* juga disebut dengan *cilia* (walaupun ini sebenarnya tidak tepat karena istilah *cilia* atau *cilium* atau juga disebut *undulipodium* adalah alat gerak berbentuk seperti *flagellum* yang terdapat pada eukariota yang sangat berbeda struktur dan evolusinya). Fungsi utama dari *fimbriae* adalah sebagai penghasil *adhesin* atau substansi untuk melekat dari suatu spesies bakteri terhadap substrat sebelum dimulainya proses kolonisasi (Yamamoto et al., 1991; Jann & Hoshützky, 1990, Knutton et al., 1985; Knutton et al., 1984). Penelitian-penelitian mengenai *fimbriae* memang lebih mendalam pada bakteri *E. coli* karena dengan adanya *fimbriae* yang menghasilkan *adhesin* inilah yang menyebabkan makin kuatnya serangan penyakit disentri.

### c. *Pili*

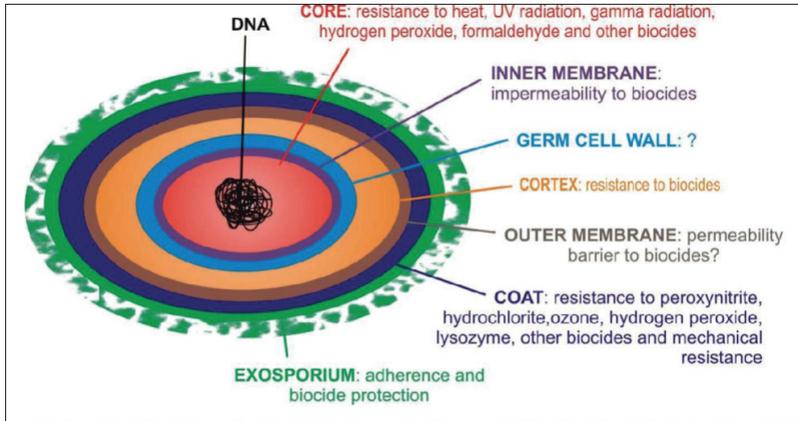
*Pili* (jamak dari *pilus*; Gambar 4.16) adalah struktur yang mirip rambut, tersusun dari bahan-bahan protein, dan bermunculan dari permukaan amplop sel. *Pili* berukuran lebih panjang dari *fimbriae*, tetapi lebih pendek dari *flagella* dan ditemukan secara khusus pada bakteri Gram-negatif, yang memiliki kemampuan untuk mentransfer DNA kepada sel bakteri yang lain. Gen yang mengodekan *pili* terjadi

Buku ini tidak diperjualbelikan.

pada plasmid. Tidak setiap bakteri dalam suatu spesies akan memiliki pili, tetapi hanya pada sel-sel tertentu, dengan satu atau beberapa batang saja. *Pili* dapat mengambil bentuk dan ukuran yang bermacam-macam, tetapi yang pasti *pili* sangat sulit diamati karena ukurannya yang sangat kecil dan halus. Sebagai contoh, *pili* yang terdapat pada *E. coli* saja harus “dilabel” dengan menggunakan suatu jenis bakteri-ofag yang mempunyai kekhususan untuk melekat pada *pili* agar bisa diketahui keberadaan dari *pili* tersebut (Singleton, 1997).

## 10. Spora dan Cyst

Spora (Gambar 4.17) pada dasarnya merupakan bentuk sel untuk mengatasi kekurangan nutrisi pada media hidupnya dengan cara menyiapkan pengganti (spora) yang bisa menyebar atau pula menunggu datangnya nutrisi. Karena fungsinya adalah untuk memperluas penyebaran dan bertahan hidup, pada sel bakteri dikenal bentuk lain selain spora, yaitu *cyst* (kista) atau sel yang beristirahat (*dormant*). Spora bisa dilihat dengan mudah pada saat pemeriksaan di bawah mikroskop cahaya biasa pada saat pemeriksaan Gram dengan posisi beragam (Gambar 4.18). Singleton (1997) menjelaskan bahwa spora tidak hanya umum terdapat pada *Bacillus*, tetapi juga pada *Clostridium*, *Coxiella*, *Desulfotomaculum*, *Thermoactinomyces*, dan sedikit spesies lain.

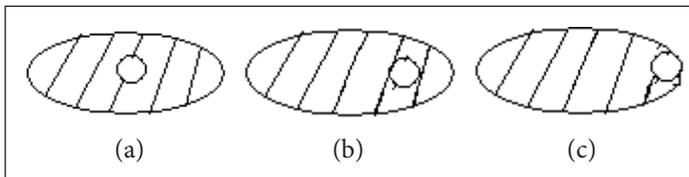


Keterangan: Spora bakteri merupakan suatu bentuk pertahanan dari bakteri untuk melanjutkan kehidupannya. Spora memiliki ketahanan yang tinggi terhadap kerusakan dari faktor luar dan oleh karenanya menjadi sifat penting dalam membuat senjata biologis (*biological weapon*). Gambar digunakan dengan izin penggunaan dari Creative Common (CC BY).

Sumber: Cogliati et al. (2016)

**Gambar 4.17** Skema Sebuah Spora Bakteri Beserta Fungsinya

Spora merupakan penciri utama dari sel-sel *Bacillus*. Berdasarkan posisinya, Kawai et al. (1988) membaginya dalam tiga macam letak.



Keterangan: (a) Terletak di tengah; (b) Terletak sebarang; (c) Terletak di ujung

**Gambar 4.18** Posisi spora pada sel bakteri.

Pada bakteri, yang menjadi objek utama yang diteliti adalah spora yang terdapat di dalam sel (endospora) sehingga dalam membicarakan spora pada bakteri, yang dimaksud adalah endospora ini. Endospora

sangat tahan terhadap suhu ekstrem, pH, pengeringan, radiasi, bahan kimia tertentu, dan kerusakan secara fisik. Hanya proses sterilisasi yang kuat saja yang bisa menghancurkan spora. Spora hanya terbentuk apabila gen telah menerima sinyal tentang kondisi lingkungan yang memburuk (kekurangan nutrisi). Gen pembentuk spora tidak akan aktif selama lingkungan masih mendukung dan seperti halnya gen ini hanya terdapat pada spesies tertentu. Pada aktinomisetes yang membentuk *hypha*, eksospora terbentuk dengan jalan pembentukan *septa* (dinding pemisah) dan pemotongan *hypha* menjadi spora. Actinomycetes dari genus *Actinoplanes* dan *Pilimnia* menghasilkan spora yang berflagela sehingga mampu bergerak (motil) yang disebut zoospora. Zoospora ini dibentuk pada suatu wadah tertutup yang disebut sporangium. Spora yang terbentuk pada aktinomycetes memang tidak memiliki korteks dan pembungkus spora, tetapi mereka tahan terhadap lingkungan yang tak mendukung seperti layaknya endospora. Sementara itu, eksospora pada *Streptomyces* tidak seperti umumnya spora yang menjadi *dormant*, mereka masih melakukan metabolisme walaupun sedikit.

Sebenarnya, tidak umum bagi bakteri menjadi kista dan contoh yang terpenting adalah *Azotobacter vinelandii*, suatu bakteri yang hidup di tanah. Kista dari bakteri ini tahan terhadap kekeringan selama bertahun-tahun dan tampaknya proses pembentukan kista dimulai saat sel memperoleh sinyal akan kekurangan karbon dan nitrogen di dalam tanah. Sel menjadi kehilangan *flagella* dan membentuk dinding kista yang kompleks terdiri dari *alginate*, protein, serta lipid dan PHB menjadi *granule* cadangan di dalam kista. Selain dengan kista, Singleton (1997) juga menjelaskan bentuk lain adaptasi sel bakteri terhadap kekurangan nutrisi, yang dapat dilihat pada Cyanobacteria berbentuk filamen yang bisa berfotosintesis di dalam tanah dan air, serta jenis ini yang bersimbiosis dengan Eukariota. Untuk mengatasi kekurangan nutrisi, mikroflora mengembangkan sel-sel sebagai berikut.

- 1) *Akinetes*, yaitu sel yang dibentuk akibat “kelaparan” atau kekurangan nutrisi. Sel yang terbentuk memiliki dinding sel yang tebal

dan sitoplasma yang banyak mengandung bahan cadangan seperti glikogen. Ukurannya lebih besar dari sel bakteri pada jenis yang sama, bermetabolisme rendah, serta tahan terhadap kekeringan dan suhu dingin sehingga sel ini kelihatannya dipersiapkan untuk menghadapi musim dingin.

- 2) *Heterocyst* terbentuk jika bakteri mengalami kekurangan nitrogen. Sel yang berbentuk *trichome* dalam kondisi tertentu akan membentuk *heterocyst*. Satu sel (sel dari *trichome* yang menjadi *heterocyst*) hanya dikhususkan untuk mengikat nitrogen dari udara untuk menjadi nitrogen yang bisa dipakai, sedangkan sebagai kembalikan adalah karbon dan bahan lain. Dalam proses ini terjadi penebalan amplop sel, penyusunan ulang *thylakoid*, penyetopan sementara evolusi oksigen (fotosintesis), dan sintesis nitrogenase (enzim pengikat nitrogen atmosfer). Amplop sel yang menebal dimaksudkan untuk melindungi nitrogenase yang sensitif terhadap oksigen di atmosfer.
- 3) *Hormogonia* adalah *trichome* yang berukuran pendek dan selnya lebih kecil dari sel induknya yang juga *trichome*. Ia berbeda banyak dengan *akinetes* dan *heterocyst* serta terkadang memiliki organ yang tidak dimiliki sel induk, misalnya gas *vascuole* pada spesies *Nostoc muscorum*.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

## BAB V

# KEHIDUPAN BAKTERI

Setiap makhluk hidup harus melakukan metabolisme agar dapat melakukan aktivitasnya. Pada proses metabolisme itu seharusnya tersedia sumber energi yang bisa dioksidasi untuk menghasilkan energi yang bisa langsung digunakan dalam memberi tenaga bagi aktivitas sel, jaringan, dan bahkan tubuh. Pada organisme heterotrof, sumber energi berasal dari bahan-bahan organik yang dicerna, seperti karbohidrat, protein, ataupun lemak, yang sekaligus juga menyediakan ion-ion untuk membentuk energi tersedia, seperti *adenosine triphosphate* (ATP) ataupun *nicotinamide adenine dinucleotide phosphate hydrogen* (NADPH) untuk metabolisme sel.

Banyak yang berpikir bahwa dengan tubuh yang terdiri dari hanya sel tunggal, bakteri melakukan metabolisme yang lebih sederhana dibandingkan manusia ataupun makhluk tingkat tinggi lainnya. Padahal, bakteri justru memiliki sistem metabolisme yang lebih rumit, di mana saat Bumi masih terbentuk dan udara dipenuhi gas-gas beracun, seperti gas sulfida ataupun metan, mereka mampu

Buku ini tidak diperjualbelikan.

memanfaatkan gas-gas beracun tersebut untuk menghasilkan energi bagi metabolismenya. Pola metabolisme bakteri yang menggunakan bahan-bahan yang tidak lazim untuk memperoleh energi ini masih berlanjut hingga sekarang dan akan dijelaskan dalam penjelasan berikut.

## A. Metabolisme

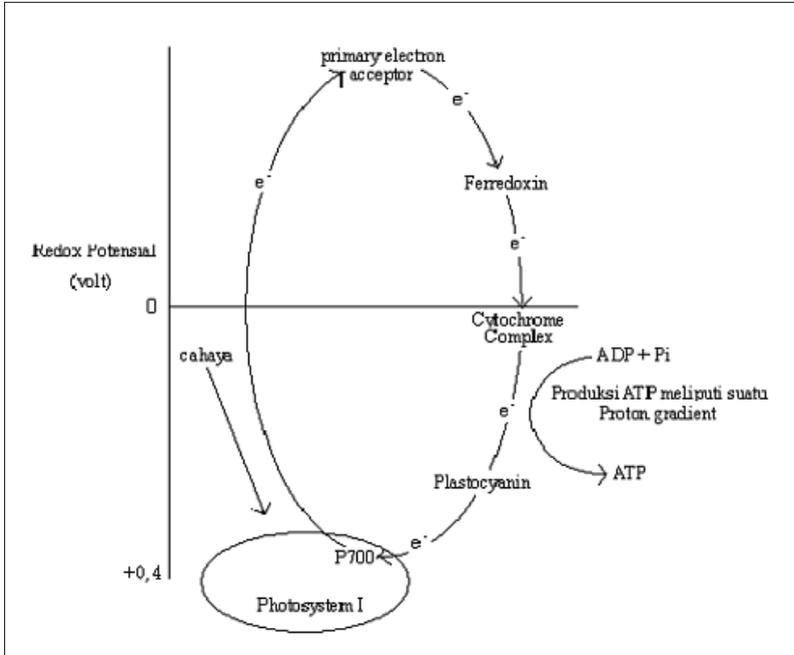
Untuk memperoleh energi agar dapat melakukan kegiatan, seperti bergerak, bernapas, berdetaknya jantung, ataupun semua aktivitas lainnya, baik disadari pergerakannya maupun tidak, seperti pergerakan paru-paru atau jantung, semua makhluk hidup harus melakukan metabolisme. Proses metabolisme sendiri berlangsung dalam dua bentuk proses yang saling berlawanan, tetapi berhubungan sekali. Tidak akan ada proses metabolisme yang hanya terjadi satu proses dan proses yang kedua tidak berlangsung. Proses tersebut adalah proses penyusunan (anabolisme) dan proses penguraian (katabolisme). Proses ini berlangsung dalam suatu alur dengan mengonversikan bahan baku atau substrat yang berasal dari luar untuk menjadi produk akhir berupa energi ataupun tabungan energi, seperti protein, lemak, maupun karbohidrat, atau bahkan juga ATP ataupun glikogen. Bakteri juga melakukan metabolisme, tetapi dengan beberapa proses dan hasil (produk) metabolisme yang tidak akan dijumpai pada organisme Eukariota, seperti menghasilkan metana, sulfida, ataupun mengikat dan melepaskan nitrogen. Bakteri dapat digolongkan ke dalam kelompok-kelompok yang berbeda berdasarkan proses dalam melakukan metabolisme, produk akhir yang dihasilkan, serta media atau substrat yang dipakai dalam metabolisme.

### 1. Metabolisme Berdasarkan Energi

Berdasarkan kebutuhan akan energi untuk membuat makanan dan senyawa-senyawa penyusun sel, bakteri menurut Hiroishi dan Amazuchi (2005), Singleton (1997), dan Solomon et al. (1993) dibagi ke dalam bakteri yang bisa berfotosintesis (*photosynthetic bacteria*) dan bakteri yang menyintesis senyawa kimia (*chemosynthetic bacteria*).

### a. Fotosintesis

Kita mengenal fotosintesis sebagai bagian tak terpisahkan dari tumbuhan hijau yang ada di dunia sekarang ini. Padahal, menurut Solomon et al. (1993), fotosintesis telah dimulai sekitar tiga miliar tahun yang lalu oleh bakteri yang mirip dengan bakteri sulfur hijau sekarang. Pada awalnya, hanya ada satu jenis fotosintesis, yaitu fotosintesis dengan fotosistem I yang menggunakan pigmen hijau yang disebut *bacteriochlorophyll* untuk menangkap energi cahaya. Prosesnya disebut *cyclic photophosphorylation* yang dalam proses ini tidak dihasilkan oksigen ataupun NADPH sebagai sumber energi tersedia serta karbohidrat yang juga tidak terbentuk. Proses ini sangat sederhana. Pusat reaksi fotosistem I, P700 (satu jenis klorofil-a yang optimum mengabsorpsi cahaya pada panjang gelombang 700 nm), akan menyerap cahaya yang selanjutnya disalurkan oleh pigmen khusus yang mengandung protein pada wilayah yang disebut *light-harvesting complexes* (LHCs) untuk melepaskan elektron. Elektron yang dihasilkan dari pusat reaksi ini selanjutnya diangkut di sepanjang rantai transportasi di dalam membran *thylakoid* (*primary electron acceptor* → *Ferredoxin* → *Cytochrome complex* → *Plastocyanin*), yang akan terjadi beberapa macam reaksi reduksi-oksidasi. Elektron selanjutnya kehilangan energi setelah melewati beberapa akseptor ini, yang beberapanya digunakan untuk *memompa* proton. Enzim yang berfungsi menyintesis ATP menggunakan proton yang dipompa ini untuk menyusun ATP di dalam *thylakoid membrane* (ATP terbentuk di antara alur: *cytochrome complex* → *plastocyanin*). Siklus akan menjadi lengkap apabila elektron kembali pada P700 (Gambar 5.1).



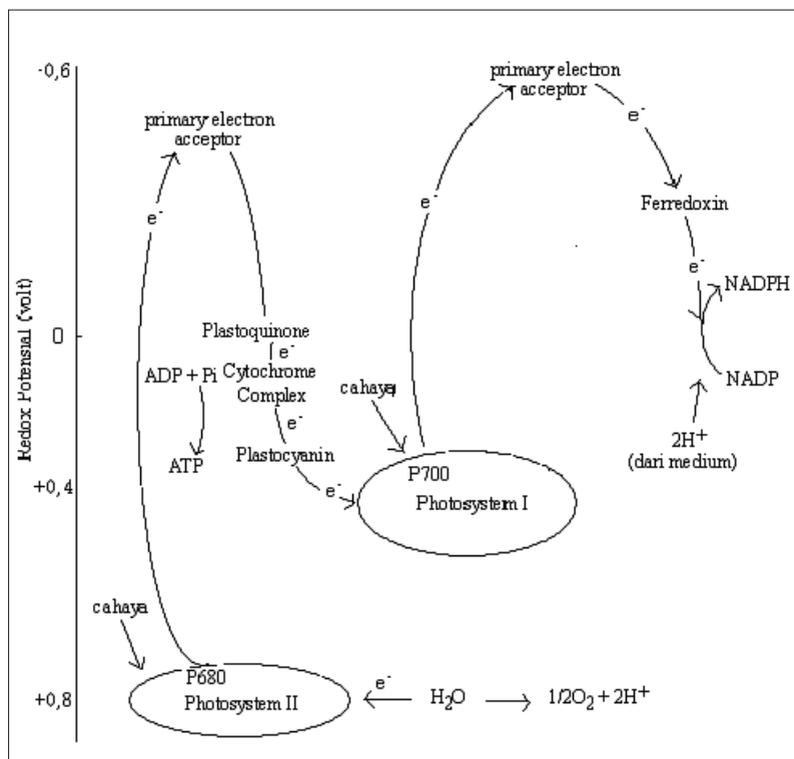
Sumber: Disederhanakan dari Solomon et al. (1995)

**Gambar 5.1** Skema Fotosintesis dengan Fotosistem I (*Cyclic Photophosphorylation*)

Selanjutnya, sekitar 2,8 miliar tahun yang lalu, Cyanobacteria dengan klorofil-a di samping *bacteriochlorophyll* yang dimilikinya melakukan fotosintesis yang lebih efisien yang disebut proses *noncyclic photophosphorylation*. Fotosistem yang terjadi tidak hanya fotosistem I pada P700, tetapi juga dilanjutkan ke fotosistem II pada P680 (jenis lain klorofil-a yang optimum mengabsorpsi cahaya pada panjang gelombang 680 nm). Di dalam sel, molekul air mengalami fotolisis menjadi oksigen, proton, dan elektron. Elektron dan proton memasuki fotosistem II, sedangkan oksigen ( $2\text{O}_2$ ) dilepaskan ke atmosfer. Foton dari sinar matahari selanjutnya mengaktifkan fotosistem II dengan melepaskan dua elektron dari air tadi. Elektron-elektron ini ditangkap oleh *primary electron receptor*, selanjutnya dibawa ke *plastoquinone*, ke *cytochrome complex*, dan selanjutnya ke *plastocyanin*. Selepas dari

Buku ini tidak diperjualbelikan.

*plastocyanin*, elektron memasuki P700 dari fotosistem I. ATP menjadi terbentuk selama proses dari pelepasan dua elektron hingga masuk ke dalam sistem fotosistem I. Elektron yang memasuki fotosistem I pada P700 selanjutnya dengan bantuan sinar matahari kembali dilepaskan ke *primary electron acceptor*. Dari *primary electron acceptor*, elektron mengalir ke *ferredoxin* dan selanjutnya mereduksi NADP yang bermuatan positif menjadi NADP + H atau NADPH. Karena proses ini berbentuk zig-zag, proses ini disebut juga sebagai skema Z atau *Z scheme* (Gambar 5.2; Hiroishi & Yoshida, 2005; Singleton, 1997; Solomon et al., 1993).



Sumber: Disederhanakan dari Hiroishi dan Yoshida (2005), Singleton (1997), dan Solomon (1995)

**Gambar 5.2** Skema Fotosintesis (I dan II) atau *Noncyclic Photophosphorylation*

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Setelah proses pada fotosistem I dan fotosistem II berlangsung (atau skema Z), 12 molekul NADPH dan 18 molekul ATP yang dihasilkan dalam proses yang memerlukan cahaya matahari (*light-dependent reactions*) tadi selanjutnya memasuki siklus yang tidak lagi tergantung cahaya (*light-independent reactions*) yang disebut juga siklus Calvin (*Calvin cycle*; ditemukan pertama kali oleh Dr. Calvin di tahun 1961). Karbon dioksida (CO<sub>2</sub>) sebanyak 6 molekul ditangkap oleh *ribulose biphosphate* (RuBP) yang menjadi tak stabil dan terpecah menjadi 2 molekul *phosphoglycerate* (PGA). Dalam hal ini, 12 ATP mengalami pemutusan cabang fosfat, menghasilkan energi, dan menjadi 12 ADP (*adenosine 5'-triphosphate*). Demikian juga 12 NADPH teroksidasi menjadi 12 NADP kembali dan menghasilkan elektron. PGA kemudian mengalami *diphosphorylated* oleh energi dari ATP dan dengan tambahan elektron dari NADPH membentuk 12 molekul PGAL (*glyceraldehydes-3-phosphat*). Melalui beberapa tahapan reaksi, 2 molekul PGAL disusun kembali ke dalam molekul RuBP atau gula (karbohidrat). Sementara itu, 10 molekul PGAL sisanya disintesis lanjutan menjadi 6 molekul *ribulose phosphate* (RP). Agar tersedia kembali RuBP yang bisa menangkap CO<sub>2</sub> dari atmosfer, 6 RP harus diubah menjadi 6 RuBP menggunakan energi dari 6 ATP menjadi 6 ADP (Solomon et al., 1993).

Fotosintesis yang dilakukan bakteri Cyanobacteria ini memang sudah mirip dengan apa yang berlangsung pada tumbuhan Eukariota di zaman sekarang, yaitu membentuk gugus gula atau karbohidrat dan melepaskan oksigen, yang dihasilkan dari penyusunan karbon dioksida dan air dengan bantuan cahaya matahari. Perbedaannya hanyalah bahwa pada tumbuhan Eukariota, proses ini berlangsung pada *thylakoid* yang tersusun di dalam kloroplas, sedangkan pada bakteri, *thylakoid* ini terdapat pada lapisan antara amplop sel dan membran sitoplasma. Pada tumbuhan Eukariota, klorofil biasanya terdapat dua jenis, yaitu klorofil-a dan klorofil-b, dengan perbedaan di antara keduanya adalah pada rantai *porphyrin* untuk klorofil-a mengikat metil (CH<sub>3</sub>), sedangkan pada klorofil-b mengikat aldehida (CHO).

Hingga saat ini telah diketahui ada lima *phyla* yang melakukan fotosintesis dan semuanya merupakan anggota dari Eubacteria, yaitu Cyanobacteria, Proteobacteria, Chlorobi, Chloroflexi, dan Firmicutes. Bakteri-bakteri ini selain menggunakan klorofil dan *bacteriochlorophyll*, juga menggunakan karotenoid. Jenis-jenis karotenoid pada bakteri memang ratusan, tetapi baru ada 12 jenis klorofil, yaitu *Chl a, b, d; divinyl-Chl a* dan *b; 8<sup>l</sup>-hydroxy-Chl a*; dan *bacteriochlorophyll: BChl a, b, c, d, e, dan g* (Chew & Bryant, 2007). Beberapa spesies bakteri tidak hanya memiliki satu jenis klorofil, tetapi ada yang memiliki beberapa jenis, seperti bakteri *Prochloron didemni*, *Prochlorothrix hollandica*, dan *Prochlorococcus marinus* yang diketahui memiliki dua jenis klorofil, yaitu a dan b (Singleton, 1997). Jadi, pada bakteri terjadi dua macam fotosintesis, yaitu

- 1) fotosintesis dengan *cyclic photophosphorylation* yang terjadi hanya pada fotosistem I dengan *bacteriochlorophyll* atau klorofil P700 yang hanya menghasilkan ATP; dan
- 2) fotosintesis dengan *uncyclic photophosphorylation* dengan tahapan reaksi pada fotosistem II (klorofil P680) yang menggunakan molekul air sebagai sumber elektron dan baru dilanjutkan dengan reaksi pada fotosistem I (klorofil P700).

Hasil dari reaksi yang tergantung cahaya ini adalah 12 NADPH dan 18 ATP, serta 6O<sub>2</sub> yang dilepaskan ke atmosfer. Selanjutnya, 12 NADPH dan 18 ATP<sup>2</sup> dan ditambah dengan 6CO<sub>2</sub> yang berasal dari udara bereaksi dalam kondisi yang tidak tergantung<sup>2</sup> cahaya atau disebut juga siklus Calvin, dengan produk akhir adalah karbohidrat. Pada beberapa bakteri, sumber elektronnya tidak menggunakan molekul air, yang menurut Singleton (1997) adalah senyawa-senyawa anorganik sulfida (H<sub>2</sub>S), sulfur (S), dan hidrogen (H), dan proses fotosintesisnya disebut *photolithotroph*, sedangkan apabila sumber elektron ini dari senyawa organik, seperti asam formiat atau juga metanol, proses fotosintesisnya disebut *photoorganotroph*. Pada bakteri *photolithotroph* (grup bakteri sulfur hijau, bakteri sulfur ungu, bakteri nonsulfur hijau, dan bakteri nonsulfur ungu) yang tidak mereduksi

air ini, tidak akan dihasilkan oksigen pada proses fotosintesisnya, tetapi sebagai gantinya akan dihasilkan sulfur yang penting dalam siklus sulfur di perairan.

#### b. Kemosintesis

Beberapa ahli memang membagi metabolisme bakteri yang memanfaatkan senyawa kimia berdasarkan jenis senyawa kimia yang dipakai sebagai bahan dasar atau substrat yang dikonversikan menjadi energi. Sementara itu, Singleton (1997) lebih mendasarkan pada asal atau *nature* dari senyawa kimia tersebut, senyawa kimia organik ataukah anorganik. Berdasarkan hal tersebut, ia membagi bakteri yang melakukan kemosintesis ke dalam dua jenis, yaitu *chemoorganotroph* (jika senyawa kimia yang digunakan adalah senyawa organik) dan *chemolitotroph* (jika senyawa kimia yang digunakan adalah senyawa anorganik) yang akan dijelaskan berikut ini.

##### 1) *Chemoorganotroph*

Bakteri yang termasuk dalam golongan ini menggunakan bahan baku atau substrat senyawa organik yang ada di medium hidupnya, untuk selanjutnya mengonversikannya ke dalam bentuk energi. Dalam golongan ini terbagi lagi menjadi fermentasi dan respirasi.

##### a) Fermentasi

Fermentasi adalah suatu konversi energi dari bahan dasar atau substrat tanpa menggunakan bahan pengoksidasi dari luar. Proses dimulai dengan glikolisis dari glukosa melalui *Embden-Meyerhof-Parnas pathway* atau *EMP pathway* (*catatan*: proses glikolisis tidak hanya terjadi pada bakteri, tetapi juga pada jamur, protista, hewan, tumbuhan, ataupun manusia). Hasil dari ini akan diperoleh *pyruvic acid* dan ATP sebagai sumber energi, yang selanjutnya *pyruvic acid* direduksi oleh NADH untuk menjadi produk akhir asam laktat (*lactic acid*). Apabila pada produk akhir ini hanya dihasilkan asam laktat, prosesnya disebut *homolactic fermentation*. Disebut *heterolactic fermentation* apabila yang dihasilkan tidak hanya asam laktat, tetapi juga produk lain.

Asam laktat tidak dimanfaatkan oleh bakteri, tetapi menjadi produk yang dibuang keluar sel atau sampah. Pada manusia dan hewan, fermentasi glikogen dilakukan jika tubuh kekurangan oksigen akibat pergerakan yang cepat seperti berolah raga. Akibat dari hal ini adalah penumpukan asam laktat yang berakibat rasa sakit pada otot atau capai setelah melakukan gerak atau olah raga tadi. Proses fermentasi adalah hal yang penting dalam industri pengolahan makanan seperti keju atau yoghurt. Pada *mixed acid fermentation* yang terjadi pada bakteri *E. coli* dan beberapa spesies dari *Proteus* dan *Salmonella* dalam suasana asam, setelah glukosa difermentasikan melalui jalur EMP *pathway*, ia akan mengalami sintesis lanjutan yang akan menghasilkan *succinic acid*, *lactic acid*, *acetic acid*, etanol, dan asam format. Asam format akan dipecah menjadi karbon dioksida dan gas hidrogen dengan bantuan *formate hydrogen lyase enzyme system*. Organisme dengan fermentasi yang menghasilkan gas karbon dioksida disebut melakukan *aerogenic fermentation*, sedangkan organisme seperti *Shigella* yang tidak memiliki *formate hydrogen lyase enzyme system* sehingga tidak menghasilkan gas karbon dioksida disebut melakukan *anaerogenic fermentation*. Spesies-spesies dari *Enterobacter*, *Erwinia*, *Klebsiella*, dan *Serratia* tidak melakukan fermentasi seperti fermentasi di atas, tetapi melakukan fermentasi substrat yang lain, yaitu *butanediol fermentation*, dengan produk berupa etanol; asam laktat; 2,3-butanediol; dan asam format (*formic acid*). *Butanediol fermentation* juga termasuk *aerogenic fermentation* karena dari asam formatnya dihasilkan gas karbon dioksida dan hidrogen.

#### b) Respirasi

Respirasi adalah metabolisme dengan mengonversi energi dari substrat yang berupa bahan organik dengan bantuan pengoksidasi dari luar, dalam hal ini biasanya oksigen, atau kalau tidak ada, digantikan dengan senyawa pengoksidasi lain (organik maupun anorganik). Dalam proses sederhana adalah perubahan glukosa yang dioksidasi dengan oksigen untuk menghasilkan gas karbon dioksida, air, dan energi. Pada manusia dan hewan, tidak hanya glukosa saja yang dioksidasi untuk menghasilkan energi, tetapi juga protein dan lemak.

*Proton motive force* (pmf) merupakan sumber energi tersedia pada bakteri yang bisa digunakan untuk memenuhi kebutuhan pada reaksi oksidasi-reduksi dalam respirasi (pernapasan) dan sistem transpor. Rantai transportasi elektron terjadi pada membran sitoplasma, yang dalam beberapa spesies terjadi pada *thylakoid* dan komponen yang berperan dalam proses ini sangat berbeda di antara spesies, bahkan juga pada spesies yang sama, tetapi dalam kondisi hidup yang berbeda. Rantai transportasi elektron pada proses respirasi akan memberikan energi untuk mengaktifkan pmf yang selanjutnya akan menghasilkan energi bagi transpor ion, transpor bahan baku (substrat), rotasi flagela, sintesis ATP, dan sintesis NADP.

Secara umum, komponen yang terdapat dalam sistem respirasi adalah *cytochrome* (protein mengandung besi yang berfungsi dalam menerima dan mengirimkan elektron pada reduksi-oksidasi atom besi), protein mengandung besi dan belerang, seperti *ferredoxin*, dan *quinone* (senyawa aromatik yang mengalami reduksi yang dapat balik [*reversible reduction*]). Pada banyak bakteri, proses respirasi glukosa dimulai dengan EMP *pathway* seperti pada fermentasi, tetapi *pyruvic acid* tidak menjadi asam laktat atau asam lainnya serta alkohol, tetapi masuk siklus TCA atau *tricarboxylic acid cycle* (Krebs cycle) menjadi *acetyl-CoA* seperti pada sistem respirasi biasa. Pada siklus ini terjadi beberapa bentuk energi kimia, yaitu ATP, NADH, dan FAD (*flavin adenine dinucleotide*) yang mengalami penguraian untuk menghasilkan energi dan tersusun kembali menjadi sumber energi tersedia (*energy currency molecule*). Seperti telah disebutkan sebelumnya, respirasi tidak hanya menggunakan oksigen sebagai oksidator (*aerobic respiration*), tetapi bisa juga dari senyawa nitrat, sulfat, dan fumarat yang disebut *anaerobic respiration* (respirasi anaerobik). Berikut adalah penjelasan mengenai respirasi anaerobik tersebut.

- 1) Respirasi nitrat: Dalam respirasi ini, nitrat menjadi pusat penerima elektron. Nitrat dalam proses ini direduksi menjadi nitrogen dan nitrooksida (disebut denitrifikasi) yang akan lepas ke udara. Denitrifikasi akan menjadi masalah bagi pemupukan nitrogen di pertanian, tetapi menjadi proses yang penting dan

sangat bermanfaat dalam mengolah air limbah yang kaya bahan organik. Bakteri yang bisa melakukan denitrifikasi, antara lain, *strain-strain* dari *Alcaligenes faecalis*, *Bacillus licheniformis*, *Paracoccus denitrificans*, dan *Pseudomonas stutzeri*. Denitrifikasi umumnya berlangsung anaerobik, tetapi beberapanya juga bisa dalam keadaan aerobik, dengan kecepatan denitrifikasi berbanding terbalik dengan peningkatan ketersediaan oksigen.

- 2) Respirasi sulfat: Respirasi yang dilakukan oleh bakteri pereduksi sulfat dan sulfur. Sulfat dan sulfur menjadi pusat penerima elektron, yang akan direduksi menjadi *sulfite*. Respirasi berlangsung anaerobik di dalam lumpur, yang biasanya dilakukan spesies dari *Desulfovibrio* (pereduksi sulfat) dan *Desulfuromonas* (pereduksi sulfur). Spesies dari bakteri ini menjadi sumber utama terjadinya sulfida di dalam air yang terpolusi bahan organik.
- 3) Respirasi fumarat: Fumarat yang berasal dari luar atau substrat dimanfaatkan bakteri sebagai pusat penerima elektron untuk direduksi menjadi *succinate*. Bakteri yang melakukan respirasi ini tergolong banyak, termasuk *E. coli* dalam kondisi tertentu.

## 2) Chemolithotroph

Bakteri *chemoorganotroph* menggunakan senyawa organik yang dalam hal ini glukosa sebagai substrat atau bahan baku dengan menggunakan oksigen atau bisa juga sulfur, nitrat, dan lainnya seperti yang telah dijelaskan sebelumnya sebagai oksidator, sedangkan *chemolithotroph* menggunakan senyawa anorganik, seperti sulfur, amonia, hidrogen, dan ion besi sebagai bahan baku atau substrat. Metabolisme respirasi bisa berjalan aerobik atau anaerobik. Mekanismenya adalah elektron dari substrat diangkut ke pengoksidasi dari luar dan pmf akan tersusun. Namun, berbeda dengan *chemoorganotroph*, dalam alur sintesis ini, NAD tidak terbentuk. *Chemolithotroph* yang bersifat obligat atau fakultatif dalam hal ini meliputi *Thiobacillus* dan *nitrifying bacteria*.

Spesies dari *Thiobacillus* terdapat pada tanah dan lumpur dasar laut yang mengoksidasi substrat, seperti sulfida dan sulfur secara aerobik. Akan tetapi, pada spesies *Thiobacillus denitrificans*, mereka

dapat memetabolisme substrat secara anaerobik dengan menggunakan respirasi nitrat dan bahkan menggunakan besi Fe (II) sebagai donor elektron dalam pertumbuhan anaerobik yang tergantung pada nitrat tersebut. Sementara itu, *Thiobacillus ferrooxidans* yang *obligate aerobic* dapat mengoksidasi ion besi Fe (II) seperti halnya jika menggunakan substrat sulfur. Fungsi dari *Thiobacillus* dalam siklus sulfur akan dibicarakan pada topik berikutnya mengenai siklus unsur dan senyawa (Bab VII).

Bakteri *nitrifying* adalah bakteri yang memerlukan oksigen dalam proses respirasinya (*obligately aerobic respiratory organism*), hidup di dalam tanah sebagai bagian penting dalam siklus nitrogen, dan juga hidup dalam lingkungan perairan. Jenis *Nitrosomonas* dan *Nitrosococcus* adalah bakteri *nitrifying* yang mengoksidasi amonia menjadi nitrit, sedangkan *Nitrobacter* dan *Nitrococcus* mengoksidasi nitrit menjadi nitrat. Nitrat di perairan menjadi hara yang penting bagi pertumbuhan fitoplankton ataupun tumbuhan tingkat tinggi di perairan. Siklus nitrogen dengan peran bakteri di dalamnya akan dibahas lebih lanjut dalam penjelasan siklus nitrogen di perairan dalam Bab VII.

Dalam membicarakan bakteri *chemoorganotroph* atau bakteri yang menggunakan substrat bahan organik sebagai sumber energi, kita telah mengenal metabolisme fermentasi yang dalam produknya akan terbentuk etanol, *formic acid* (asam format), atau lainnya. Hingga tahun 1987, peneliti baru menemukan bahwa fermentasi juga bisa berlangsung tanpa menggunakan substrat organik seperti yang dilakukan oleh *Desulfovibrio sulfodismutans* yang bisa memfermentasikan *sulphite* atau *thiosulphate* menjadi sulfida dan sulfat.

Archaea dulunya juga termasuk dalam golongan dari bakteri *chemolitotroph* ini, tetapi karena telah dibuat grup taksonomi sendiri, ia tidak lagi termasuk ke dalam grup Eubacteria walaupun di beberapa pustaka masih disebut sebagai *bacteria* atau bakteri. Archaea memang hidup di lingkungan yang ekstrem dan menghasilkan produk yang tidak umum juga seperti gas metana. Jenis Archaea metanogen bisa memproduksi gas metana dalam lingkungan rawa dan dalam saluran

pencernaan (rumen) hewan mamalia, seperti sapi. Lingkungan hidup dari organisme metanogen dicirikan dengan nilai elektrisitas potensial atau *potential electricity* (Eh) sekitar -330 mV yang berarti dalam lingkungan reduksi, kurang atau tanpa oksigen, dan pH yang rendah. Genus *Methanobacterium*, *Methanobrevibacter*, *Methanococcus*, dan *Methanothermus* memproduksi metana dengan suatu reaksi yang kompleks dengan hidrogen berperan dalam reduksi karbon dioksida dengan produk akhir adalah metana. Sementara itu, *Methanococcoides* atau *Methanlobus* dapat membentuk metana dengan cara mereduksi asetat atau metanol. Produk metana yang dihasilkan oleh Archaea di rawa (dalam proses reklamasi rawa) dan peternakan sapi pada *ranch* besar cukup memberikan sumbangan yang penting dalam pemanasan global saat ini karena metana dan karbon dioksida merupakan gas-gas di atmosfer penyebab *green house effect*. Menurut Brill (t.t.), seekor sapi yang diberi makan dengan teratur diperkirakan dapat menghasilkan gas metana sebesar 500 L per hari yang berasal dari penguraian senyawa karbon oleh mikroflora (bakteri dan Archaea) serta mikrob lain pada usus.

## 2. Metabolisme Berdasarkan Sumber Karbon

Jika kita selama ini beranggapan bahwa tumbuhan yang berfotosintesis adalah autotrof (bisa membuat sendiri sumber makanan), yaitu pada siang hari, dengan bantuan sinar matahari membentuk glukosa dari karbon dioksida dan air, glukosa ini selanjutnya sebagian dipakai untuk keperluan sendiri dalam respirasi untuk memperoleh energi pada siang dan malam. Bakteri autotrof, menurut Singleton (1997), adalah bakteri yang menggunakan karbon anorganik sebagai sumber energinya. Fototrof yang menggunakan karbon anorganik dalam memperoleh energinya disebut *photolitoautotroph*. Sementara itu, bakteri *chemolitotroph* yang bersifat autotrof disebut dengan *chemolitoautotroph*. Kebanyakan jenis bakteri bukanlah tergolong autotrof atau *photolitoautotroph*, melainkan lebih kepada memanfaatkan senyawa kimia organik (senyawa karbon) yang berasal dari organisme lain sebagai sumber energi, baik melalui respirasi atau fermentasi, sehingga disebut heterotrof atau lebih lengkapnya

Buku ini tidak diperjualbelikan.

*chemoorganoheterotroph*. *Chemoorganoheterotroph* terbagi lagi berdasarkan kondisi dari organisme yang diambil molekul karbonnya sebagai berikut.

- 1) Saprotrof adalah bakteri heterotrof yang mengambil senyawa karbon dari organisme mati. Dalam hal ini bakteri bertindak sebagai pengurai atau dekomposer yang sangat penting peranannya dalam menjaga siklus nutrisi dan mineral di ekosistem. Kebanyakan bakteri termasuk dalam kategori ini. Contohnya: mikrobakteria dan aktinomisetes.
- 2) Simbiosis adalah hubungan antara bakteri dengan organisme lain. Simbiosis tidak mutlak berupa hubungan bakteri terhadap inang dalam memperoleh sumber karbon, tetapi juga dalam bentuk hubungan lain yang tidak karena nutrisi, seperti tempat hidup (*niche*), perlindungan, ataupun bagi penyebaran. Simbiosis antara bakteri dan inang bisa terjadi di luar tubuh yang disebut *ectosymbiosis*, seperti bakteri yang hidup di kulit manusia dengan membongkar sel-sel kulit yang mati menjadi nutrisinya, dan bisa juga terjadi di dalam tubuh yang disebut *endosymbiosis*, seperti antara bakteri *Holospira* yang hidup di inti *Paramecium* (protozoa). Simbiosis obligat adalah bakteri yang harus hidup dengan inang, seperti bakteri pengoksidasi sulfur yang hidup bersama kerang (*clam*) pada kawah air panas di laut dalam (*vent*), sedangkan simbiosis fakultatif adalah bakteri yang bisa hidup sendiri dan bisa juga dengan bersama inang seperti bakteri *Vibrio* dengan ikan di laut. Jika simbiosis itu dengan hanya satu pihak saja yang memperoleh keuntungan, sedangkan yang lain tidak dirugikan, disebut komensalisme, jika sama-sama menguntungkan, disebut mutualisme, dan jika salah satu dirugikan, sedangkan yang lain memperoleh keuntungan, disebut parasitisme. Komensalisme sangat jarang ditemukan dan walaupun ada mungkin terjadi pada bakteri penghasil cahaya (*luminescence*) dari jenis *Photobacterium* sebagai simbiosis organ penghasil cahaya pada bagian mata ikan laut yang berguna bagi menghindari pemangsa (*predation*). Simbiosis yang paling banyak terjadi adalah yang bersifat

mutualisme, seperti bakteri *Rhizobium* dan tumbuhan legum, tumbuhan paku *Azolla* yang hidup di air dengan bakteri *Anabaena azollae*, dan bakteri *autochthonous* yang membantu menguraikan bahan makanan menjadi molekul sederhana yang bisa diserap usus inang, sementara inang menyediakan tempat hidup (*niche*) dan nutrien. Bakteri penyakit merupakan contoh utama dari hubungan yang bersifat parasitisme. Meskipun demikian, tidak seluruh bakteri penyakit adalah parasit, ada bakteri parasit yang bukan bakteri penyakit. *Clostridium botulinum* merupakan bakteri penyakit yang tidak bersifat parasit, sedangkan *Mycobacterium leprae* yang menyebabkan penyakit lepra merupakan parasit obligat yang hanya bisa hidup pada sel tertentu dari inang.

- 3) Predasi adalah bakteri yang memperoleh senyawa karbon dengan jalan memangsa bakteri lain. Tidak banyak sebenarnya bakteri yang bisa bersifat predator ini. Sebagai contoh adalah *Myxobacterales* yang memangsa bakteri dan jamur dengan mengeluarkan enzim yang sanggup untuk menghancurkan atau *lyse* sel bakteri atau jamur tadi untuk dimakan. Sementara itu, *Bdellovibrio* menyerang bakteri lain untuk hidup di dalamnya, dengan cara menggerogoti isi sel (Singleton, 1997).

Seperti yang telah kita diskusikan pada bagian mengenai fotosintesis, bakteri sulfur hijau yang memperoleh energi dengan hanya melakukan fotosistem I menggunakan *bacteriochlorophyll*, tidak memakai karbon dalam bentuk tunggal ataupun dalam bentuk senyawanya sehingga tidak menghasilkan bahan makanan berupa karbohidrat (gula 5 karbon [pentosa] atau salah satu jenisnya, yaitu glukosa) dari bahan dasar senyawa anorganik (dalam hal ini air dan karbon dioksida), tetapi hanya dalam bentuk energi tersedia, yaitu ATP. Hanya Cyanobacteria yang melakukan fotosintesis dengan fotosistem I dan II dan dilanjutkan dengan reaksi yang tidak tergantung cahaya (*light independent reactions*) atau siklus Calvin menggunakan molekul karbon dioksida untuk disintesis lanjutan menjadi molekul glukosa. Dengan terminologi dari Singleton (1997) tadi, bakteri sul-

fur hijau tidak termasuk bakteri autotrof ataupun heterotrof. Suatu batasan yang mungkin terlalu sempit jika mengklasifikasikan autotrof dan heterotrof hanya dengan berdasar asal dari atom karbon sebagai sumber energinya. Beberapa ahli pakar ekologi, seperti Odum (1971), memberikan definisi autotrof (*self-nourishing*) sebagai organisme yang memfiksasi energi cahaya dan menggunakan bahan anorganik sederhana untuk membangun suatu senyawa kompleks (dalam hal ini karbohidrat, protein, lipid, ataupun lainnya), sedangkan heterotrof adalah memanfaatkan, menyusun kembali, dan mendekomposisi senyawa kompleks tadi. Dengan definisi Odum (1971) ini, bakteri sulfur hijau bisa dimasukkan ke dalam bakteri autotrof.

## B. Kebutuhan Lingkungan Hidup

Sebagai makhluk hidup yang melakukan metabolisme, bakteri membutuhkan lingkungan hidup yang sesuai untuk memenuhi hajat hidupnya. Dari lingkungan, bakteri memperoleh nutrisi atau hara. Lingkungan ini bisa berupa lingkungan abiotik ataupun biotik jika bakteri bersifat parasit ataupun predator. Nutrisi atau hara yang diperoleh bakteri selanjutnya dimetabolisme agar terbentuk energi bagi pergerakan sel dan juga regenerasinya.

### 1. Hara atau Nutrien

Walaupun sekarang ini telah banyak dibuat media dengan berbagai komposisi unsur hara atau nutrien, tetap saja kebutuhan hara oleh bakteri masih merupakan teka-teki karena tidak seluruh jenis bakteri yang teruji secara biologi molekuler dapat dikultur dalam lingkungan laboratorium. Pada bakteri tertentu, mereka dapat beradaptasi dengan memanfaatkan nutrien yang tersedia di media walaupun nutrien utamanya tidak terdapat. Dalam keadaan demikian, adalah tugas dari DNA di plasmid untuk membuat enzim atau bahan-bahan lain yang diperlukan dalam mengonversikannya. Dari bakteri yang telah berhasil dikultur dapat diketahui bahwa mereka memerlukan hara, yaitu glukosa, terkadang senyawa besi, kitin, urea, protein, darah, senyawa fosfor, NaCl, dan lain-lain. Komposisi dari hara-hara ini juga

kelihatannya tidak sama dari satu jenis ke jenis lainnya. Beberapa jenis bakteri yang biasa hidup pada lingkungan yang kaya nutrisi, seperti pada saluran pencernaan, diketahui akan menggunakan juga media yang kaya nutrisi apabila akan dikultur di laboratorium, tetapi mungkin tidak sama dengan bakteri yang hidup di air laut, yang biasanya kadar nutrisinya rendah. Seperti yang telah disebutkan sebelumnya, nutrisi masuk ke dalam sel dengan melewati amplop sel (*cell envelope*) melalui gradien dari cairan sel (sitoplasma) dan cairan dari luar sel. Hara atau nutrisi ini bisa berasal dari senyawa organik ataupun senyawa anorganik seperti yang telah disebutkan di bagian sebelumnya.

## 2. Air

Menurut Singleton (1997), sel bakteri terdiri dari air sebesar hampir 80% (pada tubuh manusia terkandung air sekitar 70% lebih). Pada organisme Eukariota, misalnya manusia dan hewan, air diperoleh dari makanan dan minuman, yang apabila telah mengalami proses metabolisme akan dikeluarkan dari tubuh sebagai keringat, kotoran (feses), ataupun sebagai cairan seni (urine). Bagi bakteri yang merupakan organisme uniseluler, air akan masuk melalui difusi-osmosis untuk dipakai dalam proses metabolisme dan dibuang keluar sel bersama bahan-bahan sampah lainnya. Pada umumnya, bakteri tidak tahan dalam lingkungan tanpa air sehingga dalam media hidupnya air harus tersedia apakah dalam bentuk larutan (media cair) ataupun pada media padat dengan kandungan air seperti agar dan dalam bentuk uap air.

## 3. Suhu

Bakteri memang bisa dikultur pada suhu dengan rentangan yang luas, yaitu 0–70°C, tetapi tiap-tiap bakteri memiliki rentangan suhu bagi kehidupannya yang beragam juga. Suhu terendah adalah titik suhu terendah di mana bakteri masih dapat hidup atau dikultur (*minimum growth temperature*), sedangkan titik tertinggi di mana bakteri masih dapat hidup disebut *maximum growth temperature*. Di antara titik tertinggi dan terendah dari suhu yang dibutuhkan bagi kehidupan

bakteri, terdapat suhu optimal untuk pertumbuhannya yang disebut *optimal growth rate temperature*. Berdasarkan kebutuhan suhu untuk hidupnya, bakteri, menurut Ryuichi (1997), dibagi ke dalam tiga golongan, yaitu *psychrophilic bacteria* (optimum: 16–20°C, terendah: 0°C, tertinggi: 30°C), *mesophilic bacteria* (optimum: 25–37°C, terendah: 10–15°C, tertinggi: 45°C), dan *thermophilic bacteria* (optimum: 50–55°C, terendah: 40–45°C, tertinggi: 60–70°C). Sementara itu, Singleton (1997) membagi bakteri ke dalam lima golongan sebagai berikut.

- 1) *Thermophilic bacteria* adalah bakteri yang akan hidup optimum pada suhu lebih besar dari 45°C, seperti pada mata air panas atau juga pada *hydrothermal vent* di dasar laut, meliputi spesies dari *Thermobacteroides* yang hidup optimum pada suhu 55–70°C dan *Thermomicrobium* yang hidup optimum pada 70–75°C. Di antara spesies Archaea, *Pyrodictium* memiliki optimum hidup pada suhu 105°C. Adaptasi bakteri *thermophilic* umumnya terjadi pada membran sitoplasma.
- 2) *Thermoduric bacteria* adalah bakteri yang bertahan hidup yang normalnya akan memusnahkan kehidupan *bacteria* seperti dalam proses pasteurisasi.
- 3) *Mesophilic bacteria* adalah bakteri yang tumbuh normal pada suhu 15–45°C. Bakteri yang tergolong *mesophilic* adalah bakteri yang luas sekali habitatnya karena pada suhu tersebut adalah suhu yang juga meliputi bakteri patogen pada hewan berdarah panas.
- 4) *Psychrophilic bacteria* adalah bakteri yang hidup optimum pada suhu di bawah 15°C, tidak bisa tumbuh sama sekali pada suhu terendah 0°C dan pada suhu tertinggi 20°C. Bakteri *psychrophilic* biasanya terdapat pada lautan di kutub bumi.
- 5) *Psychrotrophic bacteria* adalah bakteri yang akan tumbuh pada suhu rendah di antara 0–5°C, tetapi akan tumbuh optimum dengan suhu di atas 15°C, dengan limit 20°C.

Penggolongan bakteri berdasarkan kebutuhan temperatur hidupnya memang beragam tergantung kepada pakar yang me-

nyusunnya. Sugita dan Ishida (2005) menggolongkan bakteri selain seperti yang dilakukan oleh Ryuichi (1997) ditambah juga dengan penggolongan *obligate psychrophile*, yaitu *psychrophile* yang hanya bisa hidup pada suhu dibawah 20°C, dan *facultative psychrophile* yang bisa hidup juga pada suhu di atas 20°C. Bakteri *thermophile* yang lebih menyukai hidup pada suhu di atas 80°C disebut *hyperthermophile*.

#### 4. pH

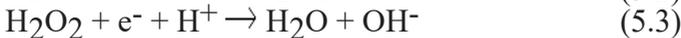
Bakteri umumnya hidup dalam kondisi laboratorium dengan pH media sekitar netral atau 7 dengan batasan antara 6 dan 8. Namun, ada bakteri tertentu yang bertahan hidup pada pH asam di bawah 7, bahkan ada yang ekstrem asam dan ada pula bakteri yang hidup pada pH basa atau di atas 7. Menurut Sugita dan Ishida (2005) serta Singleton (1997), bakteri yang hidup dalam kondisi asam atau basa yang ekstrem ini disebut sebagai berikut.

- 1) *Acidophiles* adalah bakteri yang hidup pada kondisi yang sangat asam, seperti *Thiobacillus thiooxidans* yang hidup optimum pada pH 2–4, juga dari genus *Acidiphilium* dan genus *Acetobacter*. Sementara itu, bakteri dari Archaea, yaitu genus *Sulfolobus* (optimum pada pH 1–5), *Thermoplasma acidophilum* (optimum pada pH 0,8–3), dan dari genus *Acidianus*.
- 2) *Alcalophiles* adalah bakteri yang hidup optimum pada keadaan pH tinggi atau basa. Dalam keadaan ini, bakteri sangat membutuhkan ion dari natrium ( $\text{Na}^+$ ). Bakteri *alcalophiles* ada yang bersifat *obligate alcalophiles* dan ada juga yang *facultative alcalophiles* yang bisa hidup hingga mendekati suasana asam (pH > 4). Contoh dari *alcalophiles* adalah *Thermomicrobium roseum* yang hidup di mata air panas pada pH 8,2–8,5; *Exiguobacterium aurantiacum* yang hidup optimum pada pH 8,5–9,5; dan dari genus *Bacillus* serta Cyanobacteria untuk domain Bacteria. Sementara itu, dari domain Archaea adalah dari genus *Halobacterium* dan *Halococcus*.

Bakteri yang bersifat *acidhophiles* atau *alcalophiles* tidak akan atau sulit hidup pada pH netral.

## 5. Oksigen

Bakteri ada yang memerlukan oksigen (bahan pengoksidator dari luar), yang dalam hal ini melakukan respirasi, dan ada pula yang tidak memerlukan oksigen. Bakteri yang sangat memerlukan oksigen disebut bersifat *obligate aerobes* atau *obligate aerobic* (beberapa ahli menggunakan akhiran *-bes* dan tidak sedikit pula yang menggunakan *-bic* dengan maksud yang sama, tetapi dalam buku ini lebih dipakai akhiran *-bic*), sedangkan yang sangat tidak memerlukan oksigen disebut *obligate anaerobes* atau *obligate anaerobic*. Bakteri yang tidak terpengaruh dengan ada tidaknya oksigen, tetapi akan hidup lebih baik dengan keberadaan oksigen disebut *facultative anaerobes* atau *facultative anaerobic*. Bakteri yang aerobik, tetapi memerlukan kandungan oksigen yang lebih rendah dari kandungan oksigen atmosfer (<21%) disebut *microaerophiles*. Sementara itu, bakteri anaerobik yang masih bisa hidup bertahan pada lingkungan yang mengandung oksigen disebut *aerotolerant anaerobes* atau *aerotolerant anaerobic*. *Pseudomonas* atau *Aeromonas* adalah bakteri yang aerobik, sedangkan *Bacteroides* adalah bakteri yang anaerobik. Pada bagian yang membahas mengenai koloni (Bab II) kita melihat pola koloni ternyata juga dipengaruhi oleh udara yang disebut *aerotaxis* (tertarik kepada keberadaan udara atau oksigen). Oksigen memang bisa berakibat mematikan bagi bakteri yang bersifat *obligate anaerobic*. Hal ini dapat dijelaskan Sugita dan Ishida (2005) sebagai berikut.



Pada saat pernapasan, oksigen ( $\text{O}_2$ ) direduksi untuk menjadi molekul air ( $\text{H}_2\text{O}$ )—ditunjukkan pada persamaan reaksi (5.1) hingga (5.4)—tetapi dalam hal ini terbentuk juga *superoxide anion* ( $\text{O}_2^-$ ), yaitu pada persamaan reaksi (5.1); hidrogen peroksida ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), yaitu pada persamaan reaksi (5.2); dan *hydroxyl radical* ( $\text{OH}^-$ ), yaitu pada persamaan reaksi (5.3); yang semuanya bersifat racun atau *toxic*.

Pada bakteri aerobik, anaerob fakultatif, dan anaerob fakultatif, terdapat enzim yang disebut *superoxide dismutase* (SOD). SOD mampu mengubah *superoxide anion* menjadi hidrogen peroksida seperti pada persamaan reaksi (5.5).



Hidrogen peroksida yang terbentuk selanjutnya diubah oleh enzim katalase yang diproduksi oleh tiga jenis bakteri di atas menjadi seperti ditunjukkan pada persamaan reaksi (5.6).



Bakteri anaerob obligat tidak memiliki enzim SOD dan katalase. Sebagai akibatnya, mereka akan mengakumulasi *superoxide anion* ( $\text{O}_2^-$ ), *hydrogen peroxide* ( $\text{H}_2\text{O}_2$ ), dan *hydroxyl radical* ( $\text{OH}^-$ ) di dalam selnya dan mereka akan mati jika lingkungan mengandung oksigen.

## 6. Kadar Garam

Kebanyakan media kultur bakteri (MacConkey, PEA, dan lain-lain) di laboratorium ditambahkan garam NaCl minimal 0,5%, yang dimaksudkan untuk mencukupi kebutuhan bakteri akan ion-ion natrium ataupun klorida, ataupun fungsi utamanya adalah mengatur tekanan osmosis. Memang, kebutuhan akan garam NaCl antara bakteri yang berasal dari laut dan air tawar (termasuk daratan) adalah sangat berbeda, di mana bakteri yang berasal dari laut membutuhkan kadar garam yang tinggi dalam media hidupnya, sedangkan yang berasal dari air tawar dan daratan terkadang memerlukan dalam jumlah kecil atau bahkan tidak memerlukan sama sekali. Sugita dan Ishida (2005) membagi kebutuhan bakteri akan garam tersebut sebagai berikut.

- 1) Bakteri non-garam adalah bakteri yang menyukai media tidak mengandung garam ataupun kalau mengandung garam tidak melebihi 2%. Bakteri Gram-negatif yang hidup di air tawar adalah bakteri yang memiliki toleransi yang sempit terhadap garam, sedangkan bakteri tanah yang Gram-positif berbentuk *cocci* ataupun dari genus *Bacillus* adalah memiliki ketahanan yang cukup besar

terhadap kadar garam. Mereka masih mampu hidup pada media mengandung garam sebesar 10%.

- 2) Bakteri yang menyukai garam dalam jumlah mikro adalah bakteri yang menyukai garam dengan konsentrasi 2–5% dalam media hidupnya. Bakteri yang hidup di laut umumnya termasuk dalam golongan ini. Walaupun beberapa bakteri laut bisa dikultur dalam kondisi air tawar (tanpa garam), bakteri dari genus *Vibrio* akan hancur (*lyse* atau lisis) selnya jika dikultur tanpa konsentrasi garam di mediana.
- 3) Bakteri yang menyukai garam dalam jumlah sedang adalah bakteri yang memerlukan kadar garam sekitar 5%–20%. Bakteri seperti *Vibrio costicola* dan *Micrococcus halodenitrificans* adalah bakteri yang menyukai konsentrasi garam NaCl seperti disebutkan di atas.
- 4) Bakteri yang menyukai garam dalam konsentrasi tinggi adalah bakteri yang menyukai konsentrasi garam melebihi 20%. Bakteri yang optimum hidup dalam kadar garam yang tinggi ini adalah bakteri dari domain Arcahaea, yaitu dari genus *Halobacterium* yang memiliki pigmen merah *bacteriorhodopsin*. Bakteri ini akan luluh (*lyse* atau lysis) selnya apabila dikultur pada medium mengandung kadar garam 5%–10%. Pada bakteri anggota Archaea ini kandungan lemak pada dinding selnya banyak mengandung alkohol rantai panjang dan eter untuk dapat hidup pada kadar garam yang tinggi tersebut.

Kebutuhan akan garam ini juga tampaknya dipengaruhi oleh suhu lingkungan sekitar bakteri. Contohnya, *Flavobacterium* sp. yang bersifat menyukai kadar garam 5%–20% (sedang) memiliki pertumbuhan optimum pada suhu 20°C dengan kadar garam 5%, 30°C dengan kadar garam 7,5%, dan 35°C dengan kadar garam 15% (Sugita & Ishida, 2005).

## 7. Kebutuhan Ion

Dalam membicarakan fotosintesis dan juga *chemolitotroph*, kebutuhan ion-ion mineral dari lingkungan sangat diperlukan sekali oleh bakteri dalam metabolisme untuk menghasilkan energi seperti pmf ataupun

ATP. Walaupun demikian, bakteri selain dua jenis di atas juga memerlukan ion-ion, seperti klorida, kalium, natrium, magnesium, ataupun besi. Ion keluar masuk dari sel bakteri dengan melewati penghalang membran semipermeabel dari membran sitoplasma. Selain ion natrium dan klorida seperti yang sebagian besarnya kita bicarakan di atas, bakteri juga membutuhkan ion  $K^+$ ,  $Mg^{2+}$ ,  $PO_4^{3-}$ ,  $SO_4^{2-}$ , dan  $Ca^{2+}$ . Fungsi-fungsi dari beberapa ion ini dijelaskan Sugita dan Ishida (2005) sebagai berikut.

- 1) Natrium ( $Na^+$ ), selain sebagai pengatur tekanan osmosis untuk mencegah sel menjadi lisis, juga berfungsi dalam penyerapan glukosa.
- 2) Magnesium ( $Mg^{2+}$ ) memang diperlukan hanya sekitar 1/10–1/100 dari konsentrasi natrium, tetapi diperlukan dalam mengatasi lisis pada membran sel. Tidak dengan cara mengatasi tekanan osmosis, tetapi bersama natrium menjadi kation yang dapat mengatasi penurunan pH asam. Hal ini dapat dilihat pada bakteri laut *Pseudomonas* sp. yang protein membrannya diperlakukan dengan asam *succinic anhydrate*. Bakteri ini makin menyerap garam apabila membrannya makin menjadi asam.
- 3) Kalium ( $K^+$ ) yang terkandung di dalam sel adalah  $100\times$  lebih besar dari konsentrasi ion kalium yang ada di luar sel. Ion ini berfungsi dalam metabolisme dan penyusunan senyawa-senyawa dalam sel.

### C. Pertumbuhan Bakteri

Sebagai makhluk hidup, bakteri juga melakukan regenerasi. Namun, regenerasi bakteri sebenarnya berbeda dengan makhluk hidup eukariota yang memiliki keragaman dalam memperbanyak dirinya, misal dengan perkawinan, penggabungan dua sel, *budding*, ataupun spora. Bakteri umumnya melakukan pertumbuhan dengan memperbanyak diri secara pembelahan sel yang akan dijelaskan berikut.

## 1. Pembelahan Sel

Pada bagian yang membahas tentang duplikasi DNA kita telah mengetahui bahwa suatu bakteri terkadang memiliki lebih dari satu “kromosom” karena sel melakukan pembelahan (*binary fission*) begitu cepat sehingga *daughter cell* (sel anak) belum sempat untuk terpisah secara sempurna (tetap dengan satu sel, tetapi untuk dalam waktu tertentu memiliki dua “kromosom”). Hal ini bisa terjadi sebagai akibat hidup pada medium yang kaya nutrien. Dengan kenyataan ini, kita akan menjadi sulit membayangkan bagaimana sebuah sel bakteri itu bisa tumbuh *membesar* setelah membelah diri. Tidak seperti pada Eukariota yang tampak jelas bagaimana suatu makhluk itu berkembang dari mulai dari sebuah sel telur, menjadi embrio hingga dewasa, kemudian mengalami perubahan fisik, biologis, dan tingkah laku. Sebagai sebuah sel, bakteri yang bertumbuh berarti makin bertambah organ-organ di dalam sel, yang tentu tidak akan atau sulit untuk dilakukan karena keterbatasan ruang sehingga pertumbuhan pada bakteri lebih dapat dikatakan kepada perbanyakan sel untuk membentuk koloni yang dalam hal ini seperti organisme multiseluler jika dibandingkan sebagai makhluk sel tunggal yang tumbuh. Sudah barang tentu, sebagai penunjang kelangsungan hidupnya, bakteri memerlukan kondisi lingkungan yang sesuai juga, yaitu keadaan suhu, energi, nutrien, dan lain-lain.

Pertumbuhan pada sebuah sel bakteri sangat tergantung kepada spesies atau *strain*, ataupun dengan nutrien yang tersedia. Contohnya, bakteri *E. coli* dalam keadaan normal—di mana nutrien mencukupi—akan mulai membelah diri terhitung sekitar 20 menit semenjak terbentuk *daughter cell*. Kehidupan sel yang terjadi selama 20 menit ini disebut siklus sel (*cell cycle*) (Singleton, 1997; Solomon et al., 1993). Waktu selama 20 menit seperti dalam hal *E. coli* ini disebut sebagai *doubling time* dan sangat berbeda di antara spesies. Sebagai contoh, *Mycobacterium leprae* (penyebab lepra) memerlukan *doubling time* sekitar dua minggu setelah menginfeksi jaringan.

Pada masa-masa dalam pertumbuhan sebuah sel bakteri atau selama *doubling time*, sel bakteri terlihat hanya mengalami pertum-

buhan atau pemanjangan sel, tetapi tidak diameternya. Dengan adanya pertumbuhan yang memanjang ini, berarti juga terjadi pembesaran amplop sel. Selain dari pemanjangan amplop sel, kegiatan di dalam sel bakteri selama *doubling time* tidak lebih dari persiapan untuk mengadakan *binary fission*, seperti duplikasi DNA dan pemisahannya, serta pembentukan septum. Pada umumnya, sel bakteri memang melakukan pembelahan secara *binary fission* tadi, yaitu satu sel membelah menjadi dua sel anak atau *daughter cell* yang sama besar dan sama pula kandungan bahan genetiknya (*symmetric binary fission*). Namun, beberapa bakteri melakukan perbanyakan sel dengan bentuk yang lain seperti yang dijelaskan oleh Singleton (1997), sebagai berikut.

- 1) *Asymmetric binary fission* adalah pembentukan sel anak yang tidak sama satu dengan lainnya, seperti pada *Caulobacter* yang telah dijelaskan sebelumnya.
- 2) *Multiple fission* adalah pembelahan berkali-kali *binary fission* di dalam sebuah struktur seperti kantong, yang dalam hal ini terjadi pada jenis-jenis tertentu Cyanobacteria.
- 3) *Ternary fission* adalah dari satu sel induk membelah menjadi tiga sel anak. Contohnya: *Pelodictyon*.
- 4) *Budding* adalah jika sel anak terbentuk dari kuncup (*bud*) sel induk. Contohnya: *Blastobacter*, *Hyphomicrobium*, dan *Nitrobacter*.

## 2. Kecepatan Pembelahan Sel

Telah kita ketahui bersama dari penjelasan terdahulu bahwa pertumbuhan dalam kehidupan bakteri pada pokoknya adalah pembelahan sel (*transverse binary fission*). Kecepatan pembelahan sel ini telah diperhitungkan oleh Sugita dan Ishida (2005), yaitu dengan berdasar bahwa satu sel bakteri akan membelah menjadi dua dan dari dua menjadi empat, menjadi delapan, enam belas, dan seterusnya mengikuti deret geometri. Jika populasi awal bakteri diketahui berjumlah  $N_0$  dan banyaknya pembelahan adalah  $n$  maka jumlah bakteri pada waktu tertentu ( $N_t$ ) adalah

$$Nt = No \times 2^n \text{ atau } \log Nt = \log No + n \cdot \log 2 \text{ atau} \\ \log Nt = \log No + n \times 0,301; \log Nt = \log No + 0,301n. \quad (5.7)$$

Banyaknya pembelahan atau  $n$  ini biasanya tidak diketahui. Seandainya kondisi hara atau nutrisi atau faktor pembatas tidak berubah serta besar populasi akhir bakteri diketahui, maka nilai  $n$  dapat dicari:

$$n = \frac{(\log Nt - \log No)}{0,301}. \quad (5.8)$$

Sementara itu, waktu generasi atau *doubling time* ( $g$ ) dapat dihitung sebagai pembagian dari waktu kultur ( $t$ ) dengan banyaknya pembelahan ( $n$ ):

$$g = \frac{t}{n}; \\ g = t \times \frac{0,301}{(\log Nt - \log No)}. \quad (5.9)$$

Sepertinya, apa yang dirumuskan oleh Sugita dan Ishida (2005) di atas dapat diterima selama:

- 1) bakteri hanya terdiri dari satu spesies atau *strain* dan berasal dari kultur laboratorium yang terkontrol sehingga dapat diharapkan mereka membelah diri dengan waktu yang hampir serentak, bukan dari beberapa jenis populasi alami seperti dari habitat air, tanah, atau usus yang kemudian dikultur di media kultur;
- 2) ketersediaan unsur nutrisi dan faktor pembatas lain dalam keadaan optimal selama berlangsungnya kultur dari satu spesies atau *strain* bakteri tersebut.

### 3. Pertumbuhan Populasi

Dalam membicarakan koloni pada bab yang terdahulu (Bab III), kita memaklumi bahwa bakteri yang tumbuh pada media padat selalu berkecenderungan untuk membentuk koloni. Dalam bentuk koloni

ini, bakteri membuat suatu sistem hidup yang sebenarnya mirip dengan sel-sel pada organisme multiseluler. Pembentukan koloni, yang dalam hal ini terjadi pertumbuhan populasi, terkadang berlangsung dalam waktu yang cepat, tetapi tidak sedikit juga berlangsung dalam waktu yang lambat. Bakteri dari genus *Aeromonas* ataupun *Vibrio* merupakan contoh-contoh bakteri yang dalam beberapa jam setelah dikultur di atas media agar TSA (Trypticase Soy Agar) ataupun PYBG pada suhu 20°C akan segera menunjukkan terbentuknya koloni. Pada jenis bakteri tertentu, seperti *Serratia liquefaciens* (telah disebutkan di muka), pertumbuhan mereka pada media padat yang *basah* atau lembek juga berakibat pertumbuhan populasinya tidak terkendali dan memenuhi permukaan media kultur yang terkadang menutupi koloni bakteri yang lain dalam kultur campuran dari suatu sampel. Keadaan yang telah kita kenal dengan istilah *swarming* ini merupakan petunjuk betapa hebatnya pertumbuhan dari suatu populasi sel bakteri, sedangkan beberapa koloni yang lain terlihat kecil seolah tak berkembang (utamanya pada bakteri nonmotil). Bakteri yang ditumbuhkan pada media padat (agar ataupun gelatin) biasanya memiliki puncak pertumbuhan koloni sekitar dua hari pada suhu 20°C atau satu hari pada suhu 30°C. Setelah 1–2 hari pada puncak pertumbuhan ini, koloni biasanya tidak lagi menunjukkan perubahan ukurannya, tetapi jika dilihat di bawah mikroskop, terjadi perubahan pada ukuran sel, menjadi memanjang ataupun membentuk spora, yang berarti bahwa nutrisi yang terkandung di media padat mulai mengalami penurunan. Pengalaman di laboratorium menunjukkan bahwa pada masa-masa yang telah melewati masa puncak pertumbuhan koloni ini, ada bakteri-bakteri tertentu seperti spesies *E. coli* yang kemudian sulit atau bahkan tidak bisa untuk ditumbuhkan lagi di media padat ataupun media cair walaupun pada pemeriksaan di bawah mikroskop, sel-selnya memang masih hidup, tetapi dengan pergerakan lemah. Penulis menduga bahwa bakteri-bakteri ini telah memasuki tahap *viable but nonculturable* (terdapat sel bakterinya, tetapi tidak bisa ditumbuhkan dengan cara dikultur) yang akan dibicarakan selanjutnya.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

#### 4. Pertumbuhan Bakteri di Medium Cair

Pada medium padat pertumbuhan bakteri hanya dapat dilihat dari terbentuknya koloni pada suatu titik atau satu bagian, atau pula keseluruhan permukaan media (*swarming*). Sementara itu, pada medium cair bakteri bergerak bebas memenuhi ruang media cair, membelah diri, dan dapat dihitung secara sintetik berapa jumlah sel yang terdapat di dalam media cair tersebut seperti pada rumus yang disampaikan oleh Sugita dan Ishida (2005) yang telah dibahas. Pada pelajaran tentang ekologi, kita telah mengetahui bahwa satu spesies atau *strain* organisme bakteri ada yang memiliki pertumbuhan populasi *sigmoid* (kurva berbentuk s) yang terbagi ke dalam beberapa tahap apabila bakteri tersebut dikultur pada media cair, sebagai berikut.

- 1) Fase *lag* adalah masa ketika organisme, dalam hal ini bakteri, masih mengalami masa adaptasi terhadap media hidupnya yang baru. Beberapa sel bakteri mungkin sudah memulai pembelahan *binary fission*, tetapi jumlahnya tidak seberapa dibanding dengan jumlah sel yang diinokulasikan.
- 2) Fase pertumbuhan atau fase logaritmik adalah masa ketika hampir semua atau semua sel yang diinokulasikan melakukan pembelahan, yang berarti kepadatan sel di dalam media cair menjadi makin padat. Media menjadi keruh dan jika diamati dengan menggunakan spektrofotometer akan memberikan nilai absorbansi yang makin meningkat.
- 3) Fase puncak adalah masa ketika kepadatan tertinggi dicapai. Fase ini adalah fase yang sebenarnya paling baik jika sel bakteri itu akan dipanen, seperti pada saat akan pemeriksaan DNA atau lainnya.
- 4) Fase datar adalah fase ketika sel-sel bakteri hampir-hampir tidak melakukan pembelahan lagi. Hal ini bukan karena mereka tidak mampu melakukannya, tetapi karena hara atau nutrisi yang sudah habis terpakai atau juga karena menumpuknya sampah metabolisme.

- 5) Fase kematian adalah masa ketika bakteri mulai mengalami kematian ataupun mulai pembentukan sel-sel istirahat (*cyst*) ataupun spora. Pada saat ini, morfologi sel-sel bakteri kebanyakan telah mengalami perubahan, memanjang atau membulat, menebal dinding selnya, terkadang bercabang, ataupun berspora. Bakteri fermentatif yang menghasilkan alkohol seperti pada proses pembuatan tape, *wine*, ataupun sake, justru mengalami kematian oleh menumpuknya alkohol yang dihasilkan oleh bakteri sendiri.

Pada dasarnya bakteri tidak pernah mengalami “masa menua” atau bahkan kematian (bakteri disebut juga makhluk tak bisa mati atau *immortal*) seperti yang dialami oleh makhluk Eukariota, di mana sel-sel tidak mampu lagi untuk membelah diri, dan pelan sel-sel ini mengalami kematian satu-persatu. Terlebih lagi, telah ditemukan juga bahwa pada sel-sel organisme Eukariota, rantai DNA-nya juga makin memendek seiring dengan seringnya sel mengalami pembelahan. Bakteri kelihatannya tidak mengalami hal demikian karena tiap sel bakteri membelah, tiap sel anak (*daughter cell*) akan menerima DNA yang sama dengan sel awal atau sel induk. Kehidupan sel bakteri hanya tergantung dengan ketersediaan nutrisi/hara dan faktor-faktor lingkungan lainnya. Apabila faktor ini tetap stabil dan optimal, dapat diharapkan bahwa bakteri akan selalu tumbuh atau membelah diri. Sifat bakteri yang dapat dikatakan tidak pernah mati ini sangat menguntungkan dalam industri bioteknologi. Manusia tinggal mengontrol untuk menyamakan waktu mulai pembelahan sel, menyediakan faktor yang optimum mendukung kehidupan bakteri, membuang atau memanen medium yang telah dipakai (karena bakteri membuang hasil metabolismenya ke media cair, padahal hasil metabolisme ini bermanfaat bagi manusia seperti alkohol, antibakteri, ataupun asam laktat), ataupun juga memanen bakterinya dalam jumlah tertentu. Kultur dengan menggunakan penstabil nutrisi ataupun lingkungan ini disebut kultur terus-menerus (*continous culture*) dan dipakai dalam industri bioteknologi bakteri.

## 5. *Viable but Nonculturable* (VBNC)

Perkembangan dalam media kultur bakteri akhir-akhir ini memang telah sangat maju, baik itu media yang umum bagi semua bakteri, seperti TSA, TSB, PYBG, ataupun media yang khusus (*selective media*) untuk bakteri jenis tertentu, seperti media LMX, CC, CC-CFS untuk grup Koliform, atau media TCBS untuk genus *Vibrio*. Semenjak Robert Koch berhasil menumbuhkan bakteri di atas media padat, metode kultur terus berkembang dalam penelitian bakteri. Namun, media-media ini masih belum dapat memenuhi kebutuhan semua bakteri untuk hidup dan membuat koloni ataupun tumbuh dalam media cair. Sangat sedikit sebenarnya jenis bakteri yang bisa ditumbuhkan atau dikultur secara *in vitro*. Hasil dari penelitian dengan menggunakan identifikasi DNA atau juga 16S rRNA menunjukkan bahwa hanya sekitar 20% bakteri di alam yang dapat dikultur dengan media buatan manusia (Ward et al., 1990), sedangkan yang 80% adalah bakteri yang walaupun diketahui ada di dalam sampel, tidak bisa ditumbuhkan pada media buatan manusia atau disebut juga *viable but nonculturable* (VBNC). Bakteri-bakteri yang hidup di laut, umumnya tidak dapat ditumbuhkan pada media kultur. Tidak hanya bakteri yang hanya diketahui keberadaannya dari penyelidikan DNA atau RNA-nya, bakteri yang sehari-hari sudah akrab dengan kita di laboratorium pun bisa menjadi *viable but nonculturable* ini. Secara umum, dari beberapa penelitian, telah dibuat suatu daftar bakteri yang bisa menjadi VBNC oleh Oliver (1993) yang kemudian diperbaiki oleh Kogure (1997), yaitu

- 1) *Aeromonas salmonicida*,
- 2) *Agrobacterium tumefaciens*,
- 3) *Campylobacter jejuni*,
- 4) *Enterobacter aerogenes*,
- 5) *Enterococcus faecalis*,
- 6) *Escherichia coli*,
- 7) *Helicobacter pylori*,

- 8) *Klebsiella pneumoniae*,
- 9) *Legionella pneumophila*,
- 10) *Micrococcus luteus*,
- 11) *Pseudomonas putida*,
- 12) *Salmonella enteritidis*,
- 13) *Salmonella typhimurium*,
- 14) *Shigella sonnei*,
- 15) *Shigella flexneri*,
- 16) *Shigella dysenteriae*,
- 17) *Vibrio anguillarum*,
- 18) *Vibrio campbelli*,
- 19) *Vibrio cholerae*,
- 20) *Vibrio mimicus*,
- 21) *Vibrio natriegens*,
- 22) *Vibrio parahaemolyticus*,
- 23) *Vibrio proteolyticus*,
- 24) *Vibrio salmonicida*, dan
- 25) *Vibrio vulnificus*.

Bakteri-bakteri tersebut adalah bakteri yang sudah dikenal dan biasa dikultur di laboratorium, tetapi berkecenderungan untuk menjadi *viable but nonculturable* setelah beberapa lama dikultur. Tidak menjadi masalah sebenarnya apabila bakteri ini bukan dari bakteri penyebab kerugian ekonomi ataupun penyakit. Bakteri asam laktat (*lactic acid bacteria*) ataupun *acetic acid bacteria* yang menjadi *viable but nonculturable* bisa menyebabkan kerugian pada saat *wine* menjalani proses penuaan (*ageing*) dengan kemungkinan mereka bisa hidup dan berkembang kembali melakukan metabolisme mengubah alkohol menjadi asam laktat ataupun asam asetat (Millet & Lonvaud-Funel, 2000). Demikian juga dengan kasus penyakit disentri yang menyerang Jepang pada tahun 1996–1997 dengan lebih 5.000

orang penderita. Dengan menggunakan metode kultur di atas media agar, penyakit yang disebabkan oleh *E. coli* dari *strain* O157 ini tidak terdeteksi dari makanan yang dicurigai penyebabnya (lobak jepang atau daikon). Namun, dengan pengujian DNA, diketahui bahwa bakteri ini memang hadir dan kemungkinan besar baru bisa hidup menjadi penyebab penyakit apabila telah masuk ke dalam saluran usus manusia yang menjadi habitat utamanya. Dengan kenyataan seperti ini, untuk bakteri yang semula bisa dikultur, tetapi kemudian tidak bisa dikultur lagi atau menjadi *viable but nonculturable* (VBNC) ataupun juga bakteri yang diketahui keberadaannya, tetapi juga tidak bisa dikultur, Kogure (1997) dan Zhang et al. (2021) memberikan kesimpulan mengenai kemungkinan terjadinya sebagai berikut.

- 1) Kandungan dan jenis nutrisi yang terdapat pada media agar tidak sesuai.
- 2) Kandungan air dan kelembaban dari media agar tidak sesuai.
- 3) Ada kemungkinan terkandung antibakteri di dalam nutrisi, air laut, dan peralatan.
- 4) Persyaratan lingkungan kultur (suhu, cahaya, kelembaban dan lainnya) kemungkinan tidak mendukung.
- 5) Jarak waktu antara pengambilan sampel dan penanaman di atas media agar memakan waktu yang terlalu panjang sehingga bakteri mengalami kematian atau juga tereliminasi secara tak sengaja.
- 6) Bakteri tidak tumbuh karena ada ruang udara di atas media agar.
- 7) Sebuah koloni hanya dibuat oleh bakteri yang di habitat alami juga membentuk gumpalan.
- 8) Pertumbuhannya sangat lambat, dalam waktu berminggu-minggu belum terbentuk koloni yang jelas terlihat mata.
- 9) Bakteri yang pertumbuhannya cepat menutupi bakteri yang pertumbuhannya lambat.
- 10) Bakteri tertentu menghasilkan antibakteri yang menyebabkan bakteri lain tidak bisa tumbuh.

- 11) Ada bakteri yang hanya bisa hidup apabila ada organisme lain juga hidup di situ.
- 12) Bakteri dimusnahkan oleh virus bakteriofag.
- 13) Memang ada bakteri yang tidak membentuk koloni ataupun hanya membentuk mikrokoloni.
- 14) Kemungkinan ada penuaan pada bakteri atau barangkali ada program DNA yang berfungsi untuk mematikan diri sendiri.
- 15) Dalam pemeriksaan secara lebih teliti menggunakan *probe* DNA atau RNA, terdeteksi juga organisme yang bukan bakteri.

Untuk bakteri yang sudah akrab dengan kita di laboratorium, tetapi kemudian pada suatu saat tidak bisa dikultur lagi, kemungkinannya adalah pada alasan nomor 14 di atas, yaitu ada penuaan pada bakteri yang kemungkinan disebabkan oleh makin berkurangnya kandungan nutrisi di medium sebagai akibat terlalu lamanya masa inkubasi (pengalaman penulis dengan *E. coli* ketika waktu kultur melebihi satu minggu, pada suhu inkubasi 20°C). Ketika diperiksa di bawah mikroskop, bakteri ini jelas masih hidup. Walaupun ini sebenarnya masih merupakan pertanyaan—karena seperti juga yang kita alami dengan beberapa jenis bakteri lain—lama kultur yang berhubungan dengan ketersediaan nutrisi tidaklah harus menyebabkan sel-sel bakteri menjadi VBNC. Husevåg (1995) membuktikan hal ini. Walaupun sebenarnya telah diketahui bahwa *Aeromonas salmonicida* bisa menjadi VBNC, ternyata selama enam bulan dengan hanya air laut steril sebagai media pada suhu 15°C, beberapa sel bakteri ini masih mampu hidup saat dikultur di atas media agar (*culturable*).

Untuk mengatasi bakteri yang telah menjadi VBNC, Bogosian et al. (1998) dengan menggunakan metode *mixed culture recovery* (MCR) mencoba menumbuhkan kembali bakteri *E. coli*, *Klebsiella pneumoniae*, *Enterococcus faecalis*, dan *Enterobacter aerogenes* yang telah mengalami fase VBNC dengan cara mencampurnya dengan sel-sel bakteri sejenis yang masih *culturable*. Metode MCR memang berhasil menumbuhkan bakteri yang diuji kembali hidup, tetapi dapat disimpulkan bahwa sel yang tumbuh kembali memang sangat sedikit

yang bisa dikultur (*culturable*) daripada total jumlah bakteri yang telah mengalami kondisi VBNC.

Hingga saat ini, mikroflora yang telah mengalami VBNC masih menjadi hal yang menarik untuk dipelajari karena walaupun telah banyak pengujian DNA dan RNA dalam pengidentifikasian bakteri, penggunaan metode kultur untuk mempelajari lebih lanjut tentang kemanfaatan dan kerugian, serta bahkan untuk sekedar mengidentifikasi saja masih banyak yang dilakukan dengan menggunakan metode kultur. Zhang et al. (2021) menyimpulkan bahwa bakteri yang mengalami VBNC dapat disebabkan secara alami. Mereka distimulus untuk mempertahankan hidup mereka pada lingkungan hidup yang tidak mendukung dengan membentuk sel istirahat (*cyst*) yang secara metabolisme masih berfungsi, tetapi tidak untuk melakukan perbanyak diri. Untuk memulihkan sel-sel ini kembali memperbanyak diri atau tumbuh (*resuscitating*), beberapa senyawa dan stimulus telah diketahui dapat merangsang pertumbuhannya, seperti *sodium pyruvate*, *quorum sensing autoinducers*, *resuscitation-promoting factors* (Rpfs dan YeaZ), ataupun katalase.

## BAB VI

# BAKTERI DAN TUBUH MANUSIA

Walaupun pada bab yang menyangkut organisme perairan akan dijelaskan juga mikroflora yang terdapat pada bagian tubuh hewan air, pada kenyataannya hingga saat ini, studi mengenai sebaran mikroflora terlengkap adalah pada tubuh manusia, baik itu menyangkut penyakit manusia, maupun yang sekarang berkembang dengan manfaatnya bagi tubuh manusia. Mungkin sedikit dari kita yang menyadari bahwa setiap bagian tubuh kita adalah habitat dari berbagai jenis mikroflora dan pada beberapa bagian tubuh tidak hanya sebagai habitat, tetapi membentuk mikroekosistem tersendiri seperti yang terjadi di dalam saluran pencernaan kita.

Sedikitnya ada 38 triliun sel mikroorganisme terdapat pada tubuh manusia, yang sebenarnya jauh melebihi sel dari manusia sendiri yang sekitar 37,2 triliun. Sejarahnya, mikrob pada tubuh manusia atau *human flora* ini adalah imigran yang kemudian menjadi akrab dengan kondisi tubuh manusia. Beberapa spesies *human flora*, seperti bakteri dari species *Malassezia* dan *Heliobacter pylori*, merupakan mikroflora

Buku ini tidak diperjualbelikan.

yang mengikuti evolusi manusia sejak 56.000 tahun lalu. Mikroflora ini hadir pada tubuh manusia bisa dengan sendirinya tanpa dari perpindahan dari bagian tubuh yang lain, seperti Proteobacteria yang hidup pada jaringan buah dada yang sehat. Walaupun sudah cukup banyak terungkap, studi lebih lanjut sangat diperlukan untuk memahami mikroflora di tubuh manusia (Salerian, 2020).

## A. Bakteri pada Anggota Tubuh

Sejak dahulu, sudah diketahui bahwa manusia itu menjadi habitat berbagai mikroba, yang didominasi bakteri dengan berbagai jenis dan kepadatan, lalu Archaea, Eukariota, dan virus. Sejak ditemukan oleh Antony van Leeuwenhoek pada tahun 1674, bakteri diteliti sedemikian mendalamnya, dimulai dari penyakit yang diderita oleh manusia, yaitu saat Leeuwenhoek membandingkan antara *microbiota* pada mulut dan kotorannya (fesesnya) sendiri (Ursell et al., 2012).

Dari sejarah, kita mengetahui bahwa tidak sedikit bangsa-bangsa di dunia yang mengalami kematian dalam jumlah besar akibat penyakit yang disebabkan oleh bakteri. Sementara itu, pada zaman modern ini, kontaminasi oleh bakteri pada makanan dan minuman, serta penyakit yang ditimbulkannya di saat pergantian musim merupakan hal yang biasa kita dengar sehari-hari. Bahkan, di beberapa kasus, tercemarnya produk olahan ikan dan udang beku serta beberapa produk pertanian lainnya dari Indonesia oleh bakteri *Salmonella* ataupun bakteri penyebab penyakit lainnya sering menjadi alasan bagi negara importir untuk menolak produk olahan tersebut.

Penelitian bakteri pada manusia ini tidak hanya berhenti kepada manusia, tetapi kemudian berkembang kepada hewan mamalia lainnya untuk mengetahui kesamaan penyakit dan terus berkembang hingga tidak hanya dipelajari mengenai bakteri yang merugikan kesehatan manusia, tetapi juga kepada bakteri yang bermanfaat bagi manusia dan organisme lain. Sekarang, bakteri juga dipelajari dan dimanfaatkan dalam hal menjaga keseimbangan lingkungan hidup dalam suatu ekosistem yang sehat.

Pada tubuh manusia, bakteri adalah bagian dari ekosistem mikro (*microbiome*) di mana yang berfungsi sebagai lingkungan hidup mikroba ini adalah bagian-bagian tubuh manusia. Oleh karena itu, bukan hal yang mengherankan apabila di satu bagian tubuh manusia tersebut terdapat *strain* dan spesies yang berbeda dengan bakteri pada bagian tubuh yang lain. Begitu juga antara individu manusia, sering kali terdapat perbedaan pada jenis (*strain*, spesies, maupun genus) dan jumlah sel bakteri (*cells per sample* ataupun *CFU per sample*) dari individu satu terhadap individu lainnya, yang kemudian berbeda berdasarkan usia dan berbeda pula berdasarkan di mana orang tersebut hidup atau geografinya.

Bakteri ini ada yang semenjak awal hadir dan mengikuti perkembangan manusia yang menjadi inangnya yang disebut *indigenous microflora*, yang hadir pada bagian tubuh, baik di permukaan dan di dalam rongga tubuh yang berhubungan langsung dengan lingkungan, seperti kulit, mulut, saluran pernapasan bagian atas, *gastrointestinal (GI) track*, *urinary track*, maupun vagina (Berg, 1996). Bakteri-bakteri yang menghuni bagian tubuh digolongkan ke dalam bakteri *allochthonous* dan bakteri *autochthonous (indigenous)*. Akan tetapi, karena pembahasan mengenai dua macam penggolongan berdasarkan ekologi tadi lebih banyak dilakukan oleh para ahli dalam hubungannya dengan bakteri usus atau *gastrointestinal (GI) track*—pembahasan mengenai ini seperti juga pada tulisan ilmiah yang lain—penjelasan agak dalam terkait bagian bakteri pada usus akan dijelaskan pada pembahasan selanjutnya.

Perkiraan jenis dan kepadatan mikroba dan bakteri yang terdapat di tubuh manusia menurut Wolfe (2013), Singleton (1997), dan Savage (1996) adalah sebagai berikut.

- 1) Usus atau *GI track* dengan kepadatan bakteri mencapai  $10^{14}$ : Pada kolon kepadatan bakteri mencapai  $10^{10}$ – $10^{11}$  g<sup>-1</sup> dan pada ileum kepadatan bakteri  $10^8$  ml<sup>-1</sup>. Sekitar 33.627 spesies mikroba hidup di dalam usus besar (*large intestine*) dan 400–500 spesies di antaranya adalah bakteri. Umumnya, terdiri dari genus *Bacteriodes*, *Clostridium*, *Escherichia*, *Proteus*, *Enterococcus*, *En-*

*terobacter*, *Lactobacillus*, *Fusobacterium*, *Bacillus*, *Ruminococcus*, *Bifidobacterium*, *Eubacterium*, *Peptostreptococcus* dan spesies yang dominan adalah dari jenis bakteri *Bacteroides thetaiotamicron* yang membantu dalam pencernaan pati dari tumbuhan yang kita makan serta membantu bayi dalam perubahan mencerna air susu ibu (ASI) menjadi makanan harian biasa (*table food*). Secara umum, mikrob di usus berfungsi dalam pencernaan dan penyerapan atau absorpsi makanan, melindungi dinding usus, berfungsi juga dalam meregulasi berat badan, serta mengatasi penyakit autoimun. Studi-studi yang berkembang menunjukkan bahwa bakteri-bakteri penyebab penyakit, seperti *Helicobacter pylori* penyebab maag atau GERD (*gastroesophageal reflux*, penyakit asam lambung), *Pseudomonas aeruginosa* penyebab infeksi, ataupun *Enterobacteriaceae* penyebab diare, selalu membentuk biofilm pada saluran usus yang terserang penyakit dan dalam bentuk biofilm ini menjadi lebih resisten terhadap antibiotik dibanding mereka dalam bentuk planktonik sel tunggal (von Rosenvinge et al., 2012). Unikny, di dalam usus atau *human gut*, *microbiome* ini sendiri sedikitnya ada sekitar 3,3 miliar gen yang berasal dari mikrob, padahal gen pada manusia sendiri hanya berkisar 22.000 gen. Selain itu, 99,9% gen pada satu individu manusia ke individu lainnya adalah sama atau identik, sedangkan gen dari mikrob sebesar 80%–90% berbeda dari individu satu terhadap individu lainnya. Pada saluran pencernaan ini, komposisi dan jenis bakteri berubah sedikitnya terjadi dalam lima tahap, yaitu tahap menyusui ASI, ketika sakit demam di hari ke-92, pengenalan makanan nasi atau sereal di hari ke-134, pengenalan makanan formula dan makanan keluarga di hari ke-161, dan pengobatan antibiotik dan konsumsi makanan harian keluarga (Ursell et al., 2012).

- 2) Telinga: Sebanyak 2359 spesies mikrob hidup di sini, sedangkan untuk jenis bakterinya, yaitu *Corynebacterium*, *Mycobacterium*, dan *Staphylococcus*. Spesies yang mendominasi adalah *Propionibacterium acnes*, yang berhubungan dengan munculnya jerawat, tetapi juga menghalangi perkembangan jamur dan ragi (*yeast*) di kulit.

- 3) Mata (*conjunctiva*): *Staphylococcus (coagulase-negative)*, *Corynebacterium*, dan *Propionibacterium*.
- 4) Mulut: Spesies bakteri sejumlah 200-an spesies, terdiri atas *Actinomyces*, *Bacteroides*, dan *Streptococcus*.
- 5) Lidah: Memiliki sebanyak 7947 spesies mikroba dan spesies utamanya adalah bakteri *Streptococcus salivarius* yang berperan dalam mencegah pembusukan gigi, penyakit pada gusi, dan infeksi tenggorokan.
- 6) Tenggorokan: Memiliki spesies mikroba berkisar 4.154 spesies, dengan spesies mayor adalah *Neisseria lactamica*, di mana pada saat bayi mikroba ini terdapat lebih banyak dibanding pada saat dewasa. Mungkin ini merupakan suatu cara membentuk imunitas dalam mengatasi serangan penyakit meninges.
- 7) Saluran hidung (*nasal passages*): *Streptococcus*, *Corynebacterium*, sedangkan pada Nasopharynx, yaitu *Streptococcus*, *Haemophilus* (seperti *H. influenzae*). Secara umum, *nostril* menjadi tempat hidup sekitar 2.264 spesies mikroba, dengan spesies mayor adalah *Staphylococcus epidermidis* yang berfungsi dalam menjaga keseimbangan koloni mikroba dan mengatasi *strain* berbahaya dari *Staphylococcus* sendiri.
- 8) Kulit: Dengan kepadatan  $10^{12}$  yang terdiri atas spesies *Propionibacterium*, *Staphylococcus*, dan lain-lain (tergantung kebersihan dan lingkungan).
- 9) Siku bagian dalam (*inner elbow*): Terdiri dari 2.012 spesies mikroba, dengan spesies yang dominan adalah bakteri *Corynebacterium simulans*, yang menghasilkan senyawa antimikroba yang berperan dalam menghambat pertumbuhan dan membunuh mikroba pembawa penyakit.
- 10) Uretra: *Acinetobacter*, *Escherichia*, dan *Staphylococcus*.
- 11) Vagina (dewasa): Mengandung 2.062 spesies mikroba. Dari jenis bakteri, yaitu genus *Acinetobacter*, *Corynebacterium*, *Lactobacillus*, dan *Staphylococcus*. Spesies yang dominan adalah bakteri *Lactobacillus acidophilus* yang memproduksi asam laktat sehingga

lingkungan vagina tetap dalam keadaan asam atau pH rendah dan membuat terhambatnya pertumbuhan bakteri yang berbahaya. Bakteri atau mikroflora dari vagina ini sangat berhubungan sekali dengan bakteri yang menghuni usus bayi yang dilahirkannya.

Dari data tersebut dapat terlihat beberapa bakteri yang bisa menyebabkan penyakit, seperti *Escherichia*, adalah bakteri yang umum terdapat di usus manusia. Bakteri yang bisa menjadi penyebab penyakit ini memiliki kecepatan pembelahan sel *binary fission* yang cepat, yaitu sekitar 20 menit, sehingga mereka akan segera berada dalam jumlah yang besar dan berbahaya bagi kesehatan manusia setelah beberapa hari. Namun, pada tubuh manusia ataupun hewan berdarah panas lainnya yang sehat, bakteri ini selalu dikurangi jumlahnya oleh suatu mekanisme dengan ikut terbawa keluar di kotoran manusia. Bakteri *Bacteroides* bukan bakteri penyakit, tetapi bisa mengakibatkan peritonitis apabila terjadi kekeliruan atau kecelakaan dalam proses pembedahan pada saluran usus bawah. Bakteri *Bacteroides* yang berubah menjadi bakteri penyakit seiring memburuknya lingkungannya, seperti pada kecelakaan dalam proses pembedahan, disebut bakteri oportunistik. Bahkan bakteri asam laktat yang dahulunya dipercaya sebagai bakteri baik bagi organisme ternyata juga bersifat bakteri oportunistik (Aguirre & Collins, 1993).

Suatu spesies bakteri yang diketahui menjadi penyebab penyakit tidak lantas berarti seluruh anggota dari spesies itu lalu menjadi bakteri penyakit. Terkadang, hanya *strain-strain* tertentu saja yang bisa menyebabkan penyakit, sedangkan *strain* yang lainnya tidak atau bahkan menjadi lawan dengan menghasilkan senyawa yang bersifat antibakteri. Bakteri yang menghasilkan senyawa antibakteri atau bahkan antimikrob yang disebut sebagai bakteri probiotik ataupun bakteri remediasi seperti pada penjelasan di Bab II sekarang menjadi topik studi yang terus dikembangkan untuk mengatasi bakteri atau mikroba yang resistan terhadap obat dari senyawa-senyawa kimia anorganik ataupun antibiotik dalam pengobatan penyakit pada manusia.

Kepadatan bakteri di tubuh manusia juga bervariasi dari masing-masing bagian tubuh, tetapi yang paling pasti, kepadatan bakteri yang paling tertinggi adalah yang terdapat pada usus. Dengan menggunakan metode biologi molekuler diketahui bahwa kepadatan bakteri atau mikroflora pada bagian usus mencapai  $10^{11}$ /g yang terdiri atas lebih dari 400 hingga 500 jenis/spesies (Blunt, 1999; Hooper et al., 1998). Karena keragaman dan jumlahnya yang sangat tinggi, serta yang paling penting dalam hubungannya dengan *enterobacteria* yang menyebabkan penyakit, bakteri yang menghuni saluran usus pulalah yang paling banyak diteliti para ahli.

## B. Bakteri pada Usus

Di antara habitat-habitat pada bagian tubuh manusia, bakteri pada usus adalah yang paling padat populasinya serta paling beragam (Gambar 6.1). Saat masih dalam kandungan berupa fetus, saluran usus (*intestine*) manusia memang steril dari bakteri ataupun mikroorganisme. Koloni bakteri yang menghuni saluran usus manusia mulai terbentuk ketika bayi itu lahir (kelahiran normal), yaitu dari vagina dan bagian luar kelamin ibu serta dari lingkungan di mana bayi itu lahir (Savage, 1977). Kelahiran bayi seperti ini tidak hanya dirayakan oleh orang tua atau manusia sekitarnya, tetapi juga disambut oleh berbagai jenis mikroorganisme termasuk bakteri dan dari berbagai sumber pula. Beberapa bakteri ini ada yang hanya “menempel” sementara waktu tanpa membentuk koloni yang bertahan lama dan menghilang seiring dengan perubahan waktu. Namun, jenis bakteri yang lain menjadi pemula (*pioneer*), berkembang, dan mencapai puncaknya begitu sang bayi menjadi dewasa.



Keterangan: Berbagai jenis mikroflora berkoloni di dalam usus (*gut/intestine*) manusia yang diambil dengan foto mikroskop filter warna.

Sumber: Pennisi (2016)

**Gambar 6.1** Mikroflora pada usus manusia.

Tergantung kepada bagaimana atau proses bayi itu dilahirkan, terdapat perbedaan yang mencolok antara bayi yang dilahirkan dengan kelahiran normal melalui vagina dan bayi yang dilahirkan melalui proses *caesarean* (*c-section*). Wolve (2013) menjelaskan bahwa bayi yang lahir secara alami memiliki bakteri anggota dari ordo Lactobacilles yang lebih banyak karena berasal dari vagina ibu jika dibandingkan dengan bayi yang dilahirkan melalui operasi *caesarean*. Ordo Lactobacilles ini sangat bermanfaat dalam pencernaan susu. Bayi yang dilahirkan melalui operasi *caesarean*, selain memiliki ordo Lactobacilles yang lebih sedikit, juga akan memperoleh bakteri berbahaya (seperti *Staphylococcus* dan *Acinetobacter*) yang lebih banyak, yang berasal dari sentuhan dengan manusia dewasa. Lebih jauh, Dominguez-Bello et al. (2010) menggunakan teknik analisis PCR pada 16S RNA dari bakteri yang diperoleh pada vagina ibu pada satu jam sebelum melahirkan dan kurang dari lima menit pada bayi setelah dilahirkan. Ia menemukan bahwa bakteri pada usus bayi yang dilahirkan normal memiliki kesamaan dengan bakteri pada vagina,

Buku ini tidak diperjualbelikan.

yaitu dari genus *Lactobacillus*, *Prevotella*, atau *Sneathia* spp., sedangkan pada bayi yang dilahirkan melalui operasi *caesarean*, bakteri yang menghuni ususnya adalah bakteri-bakteri yang umum berada hidup di kulit, yang didominasi oleh *Staphylococcus*, *Corynebacterium*, dan *Propionibacterium* spp. Pada penelitian lain oleh Hill et al. (2017) terhadap bayi yang dilahirkan normal atau *full-term* (FT), *spontaneous vaginally delivered* (SVD), *microbiota*-nya tetap stabil, baik dari level filum dan genus selama periode studi 24 minggu. Sementara itu, bayi yang dilahirkan secara operasi *caesarean* memperlihatkan peningkatan mikroflora feses atau *faecal* Firmicutes, tetapi terjadi penurunan Actinobacteria setelah minggu pertama dilahirkan. Setelah delapan minggu kelahiran, bayi yang dilahirkan secara operasi *caesarean* secara bertahap akan meningkatkan kepadatan dan jenis mikroflora di ususnya hingga menyamai mikroflora pada usus bayi normal.

Savage (1977), dengan teknik kultur, telah menganalisis jenis bakteri sesuai dengan perkembangan manusia dari bayi hingga dewasa dan menyimpulkan bahwa bakteri *autochthonous* penghuni usus adalah bakteri-bakteri anaerobik yang sebagian besar melakukan proses fermentasi dengan sulfat sebagai terminal elektron akseptor, menggunakan *mucin*, menghidrolisis selulosa, asam amino, ataupun asam lemak rantai panjang sebagai substrat. Perubahan komposisi mikroflora pada usus manusia adalah mengikut kepada perubahan jenis makanannya sebagai berikut.

- 1) Masa menyusu: Usus bayi utamanya langsung dikolonisasi oleh *Lactobacillus* sp. apabila bayi itu meminum susu formula. Apabila menyusu ibu atau ASI, *Bifidobacterium* sp. adalah bakteri utama yang berada hidup di usus. *Escherichia coli* dan *Streptococcus faecalis* juga akan berkoloni di usus bayi bersamaan dengan kolonisasi dari bakteri asam laktat di atas. Bakteri-bakteri ini biasanya akan berkoloni di sepanjang saluran pencernaan, tetapi akan lebih banyak terdapat di lambung (*stomach*).
- 2) Masa mulai memakan makanan padat: Setelah bayi mulai memakan makanan bentuk padat, bakteri *obligate anaerobes* (*anaerobic*) mulai hadir di usus, utamanya di usus besar. Jumlah dan jenis

bakteri ini makin meningkat hingga bayi tadi benar-benar hanya memakan makanan padat, tidak lagi menyusu. Pada saat tersebut jenis dan kepadatan bakteri sudah hampir menyamai susunan bakteri pada orang dewasa. Makin bertambahnya bakteri anaerobik di usus, maka bakteri *Escherichia coli* dan *Streptococcus faecalis* akan menurun populasinya hingga sangat sedikit sekali jumlahnya atau bahkan menghilang keluar terbawa bersama kotoran (feses). Jumlah ini akan tetap rendah selama tidak ada perubahan drastis, seperti adanya antibiotik untuk bakteri ataupun kelaparan.

Dari sini dapat disimpulkan bahwa jenis dan jumlah bakteri yang menghuni di saluran usus manusia ataupun mamalia lainnya sangat ditentukan oleh faktor makanan. Selain dari faktor makanan, faktor dari tubuh manusia itu sendiri, yaitu keasaman lambung, gerakan peristaltik lambung dan usus, *phagocytic* dari sistem imun, suhu badan, dan lain-lain, juga memengaruhi keberadaan bakteri di dalam saluran usus. Faktor yang tak kalah penting juga adalah faktor dari bakteri itu sendiri, di mana bakteri-bakteri yang sejak dari awal perkembangan bayi telah berkoloni di usus akan *mengusir* bakteri pendatang yang mungkin adalah bakteri penyakit (patogen).

### C. Bakteri dan Keberadaannya

Sejak lama para ahli telah berargumentasi bahwa bakteri yang menghuni saluran pencernaan terbagi ke dalam bakteri asli (*indigenous*) dan bakteri pendatang yang terikut di dalam makanan, minuman, ataupun udara yang terisap. Untuk memahami lebih mendalam mengenai bakteri berdasarkan ekologi, Dubos et al. (1965), dengan menggunakan tikus sebagai objek, menggolongkan bakteri yang menghuni saluran pencernaan ke dalam *indigenous microbiota*. Bakteri yang termasuk ke dalam golongan ini adalah sebagai berikut.

- 1) *Autochthonous microbiota* adalah mikroorganisme yang hadir sepanjang evolusi dari organisme inang. Contohnya: *Lactobacilli*.
- 2) *Normal microbiota* adalah mikroorganisme yang menyebar luas di dalam saluran pencernaan. Contohnya: *Escherichia coli*.

- 3) Patogen sesungguhnya adalah mikroorganisme yang hadir secara tidak sengaja dan memiliki kemampuan untuk tinggal hidup di jaringan.

Pengelompokan dari Dubos et al. (1965) ini mengalami kesulitan dalam penerapannya sehari-hari karena tidak dijelaskan tentang bakteri yang sekadar lewat terikut dalam makanan dan minuman atau bakteri yang benar-benar hadir di tempat yang bukan seharusnya yang kemudian memiliki kemampuan berkolonisasi, apakah itu mengakibatkan suatu penyakit (patogen sesungguhnya) ataupun tidak. Padahal, dengan suatu pengobatan yang menyebabkan inang kembali sehat, bakteri patogen sesungguhnya ini akan bisa tereliminasi dari lingkungan usus sehingga dia tidak bisa dikatakan sebagai mikroflora asli (*indigenous microflora*). Pengelompokan di atas kemudian diperbaiki dan disesuaikan dengan *niche* dari bakteri yang bersangkutan oleh Savage (1977) dan didukung Hooper et al. (1998) menjadi sebagai berikut.

- 1) *Autochthonous* adalah mikroorganisme asli (*indigenous species*) yang secara normal mendiami suatu *niche* ekologi tertentu.
- 2) *Allochthonous* adalah spesies-spesies mikroorganisme yang normalnya tidak mendiami suatu *niche* ekologi tertentu pada inang. Keberadaannya adalah sebagai ikut lewat (*transient*) di lingkungan saluran usus ataupun dari kondisi yang menyebabkan kerusakan yang berarti pada stabilitas *autochthonous flora*. Kolonisasi dari spesies *allochthonous* bisa terjadi selama kelaparan ataupun pengobatan antibiotik pada inang. Spesies *allochthonous* bisa berasal dari makanan, air, kulit, dan bahkan dari bagian lain saluran pencernaan.

Komposisi dan fluktuasi *autochthonous flora* ini memiliki peran penting dalam mengontrol kemampuan dari bakteri penyakit (patogen) atau *allochthonous flora* untuk menempatkan diri di ekosistem usus. Jika seluruh *niche* atau habitat yang tersedia telah dikoloni oleh *autochthonous flora*, *allochthonous flora* tidak bisa memiliki tempat yang permanen untuk memulai suatu serangan penyakit dan biasanya

akan tereliminasi keluar bersama kotoran. Terlebih lagi, bakteri *autochthonous* juga melengkapi diri dengan senyawa antibakteri yang mencegah penempelan dan pembentukan koloni bagi bakteri penyakit atau bakteri *allochthonous* (van der Waaj, 1989).

#### D. Hubungan Bakteri *Autochthonous* dan Inang

Hubungan antara bakteri *autochthonous* dan inang manusia memang tidaklah dipelajari lebih dahulu dibanding pada organisme lain, seperti simbiosis bakteri *Rhizobium* sebagai bakteri *autochthonous* pada tumbuhan legum (tumbuhan kacang-kacangan atau polong-polongan) ataupun antara bakteri *Vibrio fischeri* penghasil cahaya di bagian mata cumi-cumi *Euprymna scolopes*. Nava dan Stappenbeck (2011) menyebutkan bahwa studi tentang hubungan *autochthonous microflora* dan manusia dimulai dengan adanya laporan studi dari Savage dan Dubos sejak tahun 1965 mengenai jenis bakteri yang menghuni di saluran usus (*intestine*). Sementara itu, yang mencoba memberikan penjelasan mengenai hubungan itu terbentuk telah dilakukan oleh Hooper et al. (1998) yang menduga bentuk komunikasi antara bakteri *autochthonous* dan saluran usus terjadi sebagai berikut: molekul penginduksi disintesis dan dilepaskan oleh suatu populasi bakteri yang hidup di lumen usus. Pada kepadatan bakteri yang tinggi, induksi ini cukup kuat untuk menggambarkan gen tertentu dari bakteri yang tergantung kepada kepadatan yang menginisiasi kepada populasi untuk melakukan respons metabolisme kompleks yang bisa memengaruhi program pada inang dalam hal metabolisme dan diferensiasi. Pengaruh ini bisa berjalan dalam tiga cara sebagai berikut.

- 1) Sinyal yang berupa zat terlarut akan berhubungan secara langsung dengan vilus enterosit (*enterocyte*), baik itu melalui permukaan sel penerima maupun translokasi ke dalam sel. Pada model ini, *enterocyte* tidak berkompeten untuk merespons sinyal dari bakteri sampai sel dari bakteri berpindah dari tempat perbanyakannya di usus kecil ke *villus*.
- 2) Sinyal dari bakteri secara khusus berinteraksi dengan *epithelia* sel target (sel *crypt stem*) atau satu di antara tiga *epithelial lineages*

yang hadir di usus kecil. Sel target ini selanjutnya melepaskan sinyal lain ke *villus enterocyte*.

- 3) Sinyal dari bakteri diterima oleh komponen difusi dari jaringan limfoid yang berhubungan dengan *gut* (*gut associated lymphoid tissue*, GALT) yang berada di antara ataupun di bawah lapisan *epithelium*. GALT selanjutnya akan mendorong ekspresi gen di antara *villus enterocyte*.

Penulis sendiri dan juga para peneliti di bidang hubungan simbiosis bakteri dan inang berpendapat bahwa komunikasi antara bakteri *autochthonous* dan usus ini adalah sesuatu yang penting untuk dipelajari karena suatu simbiosis mutualisme tidak mungkin akan berjalan apabila kedua belah pihak tidak memberi dan menerima suatu sinyal akan kecocokan antara keduanya. Terlebih lagi, simbiosis mutualisme ini tidak berjalan secara acak, tetapi khusus antara bagian usus dengan spesies bakteri tertentu. Masalahnya adalah bahwa dalam studi mengenai hubungan ini terkendala oleh organ usus yang harus dalam keadaan hidup pada saat dilakukan studi agar dapat diketahui apa jenis dan bentuk sinyal antara organ usus dan bakteri *autochthonous*.

Di atas telah dijelaskan mengenai komunikasi satu spesies bakteri *autochthonous* terhadap usus. Komunikasi antarspesies dan interspesies bakteri *autochthonous* juga berjalan seperti itu, tetapi tidak terhadap bakteri *allochthonous* atau bakteri *nonindigenous*, seperti bakteri penyakit (patogen). Dalam hal ini tidak terjadi komunikasi di antara keduanya, baik itu bakteri *indigenous* terhadap bakteri *allochthonous* ataupun antara bakteri *allochthonous* dan usus (Hooper et al., 1998).

## E. Bakteri *Allochthonous* di Usus

Telah dijelaskan di awal bahwa antara bakteri *allochthonous* dan usus tidak terjadi komunikasi karena hanya terjadi dalam waktu yang pendek, yaitu semasa *transient* dari bakteri tersebut saat melewati usus. Kalaupun itu terjadi, kolonisasi hanya memungkinkan apabila

komunitas bakteri *autochthonous* mengalami gangguan atau kerusakan yang berarti dan akan tereliminasi begitu kehidupan bakteri *autochthonous* kembali normal atau si penderita kembali sehat. Seandainya bakteri *allochthonous* ini berhasil mengadakan kolonisasi pun, seperti dalam kasus bakteri patogen, mereka tidak melakukan komunikasi dengan usus ataupun sebaliknya. Bakteri patogen seperti hanya melakukan perusakan jaringan untuk menyintesisnya menjadi nutrisi ataupun hidup dalam jaringan tubuh inang menyerap nutrisi atau sumber energi lainnya, yang dalam hal ini hubungannya adalah parasitik (bersifat parasit). Umumnya, bakteri patogen yang berada di tubuh manusia akan menghadapi beberapa pertahanan dari tubuh. Mekanisme pertahanan ini menurut Solomon et al. (1993) terdiri dari pertahanan spesifik dan nonspesifik.

## 1. Pertahanan Tubuh

Tubuh manusia selalu terpapar oleh berbagai organisme, kondisi fisika dan kimia, dan hal-hal lain yang dapat menyebabkan tubuh manusia atau organisme itu sakit. Oleh karena adanya ancaman kesehatan yang terus-menerus dari luar ini, tubuh mengembangkan sistem pertahanan tubuh yang terbagi menjadi pertahanan nonspesifik dan pertahanan spesifik.

### a. Pertahanan Nonspesifik

Pertahanan nonspesifik dalam hal ini meliputi pertahanan secara mekanik dan rintangan kimia sebagai berikut.

- 1) Pada kulit: Terdapat keringat dan cairan sebum yang dapat menghancurkan sel-sel bakteri. *Lisozyme* yang terdapat pada keringat, ludah, dan air mata akan menghancurkan banyak jenis bakteri patogen.
- 2) Pada usus: Bakteri patogen yang memasuki saluran ini dengan terikut makanan atau minuman akan dihancurkan secara kimia oleh asam lambung, sedangkan bakteri patogen yang masih dapat hidup hingga ke usus akan menghadapi bakteri *autochthonous*,

baik itu dengan penghalangan untuk berkoloni maupun menghasilkan antibakteri.

- 3) Pada saluran pernapasan: Bakteri dihalangi secara fisik dengan bulu hidung dan walaupun dapat memasuki saluran ini, akan terjebak pada selaput lendir yang dapat dihancurkan oleh fagosit.

Apabila virus dan parasit yang hidup intraseluler menginfeksi sel, sel merespons dengan menghasilkan suatu protein yang disebut interferon. Protein ini berdifusi dengan sel-sel tetangganya untuk menghasilkan *antiviral protein* yang menghalangi replikasi virus. Interferon juga memobilisasi satu jenis *lymphocyte* yang disebut *natural killer* (NK) sel. NK sel dapat menentukan sel yang telah terinfeksi virus atau parasit intraseluler tadi dan menghancurkannya. Apabila patogen tadi menginfeksi jaringan, sel-selnya, *basophil*, dan sel-sel tertentu lainnya akan melepaskan *histamine* dan senyawa lain yang dapat memperbesar saluran darah pada jaringan yang terinfeksi sehingga darah lebih banyak mengalir ke daerah tersebut. Banyaknya aliran darah pada jaringan yang terinfeksi akan menyebabkan bagian itu menjadi memerah dan memanas. Kapiler pada jaringan terinfeksi menjadi lebih permeabel untuk memudahkan keluar masuknya cairan mengandung sel fagosit, yaitu yang pertama adalah *neutrophil*, kemudian *monocytes*, dan juga *immunoglobulin* (antibodi). Apabila cairan interstitial bertambah, pembengkakan (edema) pun terjadi. Pembengkakan dan keluarnya senyawa-senyawa sel dalam penyembuhan jaringan akan menyebabkan rasa sakit.

#### b. Pertahanan Spesifik

Pertahanan spesifik tidaklah dapat langsung bereaksi begitu ada infeksi patogen seperti pada pertahanan nonspesifik. Pertahanan ini memerlukan waktu sehari-hari agar bisa disiapkan, tetapi begitu siap, pertahanan ini adalah yang paling kuat dalam menghadapi serangan penyakit. Pertahanan spesifik meliputi imunitas yang disebabkan sel *lymphocyte* yang langsung menyerang sel patogen dan imunitas oleh antibodi yang dihasilkan oleh *lymphocyte*. Sistem imunitas terdiri dari dua sel utama, yaitu *lymphocyte* (*T lymphocyte* dan *B lymphocyte*) dan

fagosit (*macrophage*, makrofag). Tiap sel patogen biasanya memiliki puluhan hingga ribuan *macromolecule* yang berbeda di permukaan selnya yang disebut antigen. *Macromolecule* ini dapat merangsang mekanisme pertahanan inang agar membentuk suatu jenis protein untuk menghancurkannya yang disebut dengan antibodi. Sel yang telah terinfeksi patogen biasanya akan menampilkan antigen dari patogen yang menginfeksi pada kulit selnya yang kemudian dikenali oleh sel T (*T lymphocyte*) untuk dihancurkan. Sementara itu, sel B (*B lymphocyte*) dibuat oleh tubuh (sumsum) dengan jumlah banyak dan beragam yang spesifik pada antigen tertentu. Apabila antigen ini telah dikenali oleh sel T, sinyal pengaktifan akan sampai pada sel B yang akan segera mengklona diri sendiri menjadi plasma sel yang sanggup menghasilkan antibodi. Makrofag sangat penting dalam pertahanan nonspesifik dan spesifik, yaitu langsung *menelan* sel patogen dan menghancurkannya. Sepanjang hidupnya, satu sel makrofag mampu untuk menelan sekitar 100 sel bakteri patogen. Pada organisme yang kompleks seperti manusia, pertahanan tubuh juga meliputi *immunological memory*, yang mampu untuk mendeteksi dan mengadakan pertahanan terhadap serangan penyakit yang sama untuk kedua kalinya.

Bakteri yang menimbulkan penyakit sebenarnya tidaklah dapat dikatakan *menyerang* tubuh manusia ataupun organisme lain karena pada dasarnya bakteri tidak memiliki *kemauan*, tetapi dapat dikatakan karena tuntutan untuk hidup dengan memperoleh sumber nutrisi sebesar-besarnya. Tubuh manusia, jika dilihat dari sudut pandang bakteri, mungkin tidak lebih dari sebagai sumber nutrisi saja yang sama seperti bahan organik lain, yang harus dikuasai dan didekomposisi olehnya agar dapat diperoleh nutrisi (Williams & Clarke, 1998).

Walaupun bisa menyebabkan penyakit, bakteri tidaklah langsung bisa menyebabkan penyakit begitu tubuh manusia terpapar atau begitu bakteri tersebut masuk ke dalam tubuh manusia. Terjadinya penyakit sebenarnya merupakan perpaduan dari faktor lingkungan, faktor bakteri, dan faktor manusia (inang). Kita menyadari bahwa bakteri, dalam hal ini bakteri penyebab penyakit, sebenarnya bisa berada di

mana-mana terbawa air, angin, hewan lain, manusia sendiri, ataupun pada partikel debu. Akan tetapi, beberapa bakteri penyakit yang sangat berhubungan dengan lingkungan sekitar tidak akan tumbuh subur pada lingkungan dengan pergantian udara bersih, kelembapan rendah, serta tanpa sampah organik yang bisa menjadi media hidup bakteri. Seandainya bakteri patogen itu terdapat banyak di lingkungan kita pun, belum tentu akan membawa penyakit kepada kita, selama ketahanan tubuh kita cukup baik, yaitu dengan mengonsumsi makanan bergizi, cukup istirahat, dan tidak ada beban pikiran yang bisa menyebabkan kita menjadi stres. Pada badan dan jiwa yang sehat, pertahanan luar, seperti kulit, dan pertahanan di dalam tubuh, seperti sel-sel darah putih (sistem imunitas), akan melindungi kita dari invasi bakteri. Demikian pula dengan bakteri *autochthonous* yang ada di tubuh kita pun akan mengeluarkan zat antibakteri ataupun menghalangi proses pembentukan koloni dari bakteri penyakit sebelum menyerang tubuh manusia. Berbeda dengan para penderita penyakit AIDS yang biasanya mereka kehilangan kemampuan kekebalan atau imun tubuh akibat serangan retrovirus *human immunodeficiency virus* (HIV) pada sel T, yang dengan demikian penderita AIDS menjadi sangat rentan terhadap serangan bakteri ataupun mikroorganisme penyakit lain.

Selain menggunakan vaksinasi tertentu, kekebalan tubuh dapat ditingkatkan dengan latihan atau kontak dengan bakteri penyakit secara acak, yang akan merangsang tubuh kita membentuk kekebalan atau imunitas. Kekebalan ini, menurut Shute (2002), bisa terbentuk secara alami jika pada saat masih bayi atau masa kanak-kanak, tubuh telah terbiasa terpapar dengan sejumlah bakteri penyakit. Hal ini mungkin dapat menjelaskan bagaimana seseorang yang dilahirkan di lingkungan perdesaan dengan pertanian atau peternakan di sekitarnya, yang berarti memiliki jenis dan jumlah bakteri yang beragam juga di lingkungan hidupnya, lebih memiliki daya tahan tubuh yang lebih kuat terhadap penyakit jika dibandingkan dengan orang-orang yang hidup di perkotaan yang lingkungannya relatif bersih.

Namun, terkadang lingkungan yang dipercaya bersih sekalipun, seperti rumah sakit, bisa menjadi sarang berbagai penyakit

oleh bakteri yang disebabkan beragamnya pasien dan ditambah beberapa bakteri penyakit yang menjadi tahan terhadap disinfektan dan antibiotik. Contohnya, seperti yang terjadi di Jepang dengan ditemukannya bakteri *methicillin-resistant Staphylococcus aureus* (MSRA), *vancomycin-resistant Enterococci* (VRE), *Serratia*, ataupun enteritis *Vibrio* yang menyerang pasien yang justru sedang dirawat di rumah sakit (Hospital pose invisible threat, 1999). Penyakit yang justru diperoleh di rumah sakit seperti kejadian tersebut diistilahkan dengan *nosocomial disease* (penyakit yang disebabkan oleh beragam aspek; Singleton, 1997). Bagaimana penyebaran dari bakteri penyakit ini pada manusia dapat dijelaskan sebagai berikut.

- 1) Kontak antara inang dengan lingkungan yang terkontaminasi bakteri patogen: Hal ini sebenarnya sangat jarang sekali terjadi dan walaupun terjadi, inang biasanya mengalami bagian tubuh yang terbuka secara tidak alami, seperti luka yang dalam (sehingga kondisinya memungkinkan untuk suasana anaerobik) untuk memungkinkan infeksi. Contohnya, pada penyakit tetanus yang hingga pada tahun 1970-an masih menyebabkan beberapa kematian bayi di tempat kelahiran penulis, di mana saat pemotongan pusar setelah dilahirkan, perkakas pemotong, pembungkus, dan popok bayi terkontaminasi *strain* bakteri tanah anaerobik *Clostridium tetani* yang lalu bersentuhan langsung dengan bagian luka di pusar.
- 2) Kontak langsung antara inang yang sehat dengan penderita: Hal ini juga sebenarnya jarang terjadi dan biasanya hanya bagi bakteri patogen yang tak mampu bertahan hidup lama jika berada di luar tubuh inang. Contoh seperti ini hampir merupakan seluruh penyakit akibat hubungan seksual, di mana penyakit baru akan menyebar apabila terjadi hubungan seksual antara orang yang sehat dengan penderita yang terinfeksi bakteri *Treponema pallidum* penyebab sipilis ataupun *Neisseria gonorrhoeae* penyebab gonorrhoea.
- 3) Penyebaran secara tak langsung: Merupakan penyebaran bakteri penyakit yang paling umum. Seperti yang telah dijelaskan se-

belumnya, bakteri penyakit disentri, muntaber, atau kolera bisa terikut masuk ke dalam sumber air minum akibat banjir ataupun air sumur sumber minum yang terkontaminasi dengan sistem kakus, makanan yang dihindangi lalat yang sebelumnya singgah pada kotoran manusia, dan makanan serta minuman yang terpapar debu yang mengandung *cyst*, spora, atau sel bakteri hidup. Di Bangladesh penyakit kolera menjadi momok pada saat hari-hari hujan lebat pada musim semi dan panas karena sumber air minum di danau dan kolam tercemar plankton yang ditempeli bakteri *cholera*. Dengan menyaring plankton, ini berarti sekaligus juga mencegah bakteri ini terkandung di air minum (Weiss, 2002). Pencegahan juga dapat dilakukan dengan tidak meminum air mentah tanpa direbus hingga mendidih. Beberapa orang bisa menjadi *carrier* (pembawa) penyakit, tetapi tidak menderita. Sebutan penyakit “*typhoid Mary*” menurut Singleton (1997), berasal dari nama seorang tukang masak Mary Mallon yang menyebarkan penyakit demam *typhoid* kepada hampir 30 orang lain, padahal dia sendiri tidak menderita penyakit tersebut. Orang seperti ini kemungkinan tubuhnya sudah memiliki kemampuan imun yang cukup kuat terhadap penyakit tersebut, sedangkan orang lain di sekitarnya tidak. Penyakit TB yang disebabkan oleh bakteri *Mycobacterium tuberculosis* bisa menyebar kepada orang lain yang sehat melalui sekresi mukosa oleh penderita yang mengandung bakteri, seperti pada saat bersin, batuk, ataupun berbicara. Bakteri akan terikut pada butiran-butiran kecil cairan dari mulut berbentuk seperti embun yang disebut dengan butiran (*droplet*) yang melayang terbawa angin dan bisa terisap melalui pernapasan orang lain yang sehat (*droplet infection*). Beberapa penyakit lain menyebar dari satu person ke person yang lain melalui suatu pembawa (vektor, *vector*). Penyakit yang menyebar melalui cara ini, salah satu contohnya, adalah tifus yang disebabkan oleh bakteri *Rickettsia prowazekii* melalui vektor kutu.

## 2. Jalur Serangan Bakteri Penyakit

Seperti telah dibicarakan di muka, bakteri tidaklah dengan mudahnya menginfeksi manusia. Ada faktor yang saling berinteraksi, yaitu lingkungan, bakteri penyakit, dan manusia sebagai inangnya. Jalur infeksi bakteri penyakit pada tubuh manusia dijelaskan oleh Singleton (1997) sebagai berikut.

- 1) Kulit: Sebenarnya pelindung yang sangat baik bagi tubuh manusia terhadap bakteri penyakit, apalagi dengan kebiasaan si bersangkutan dalam membersihkan anggota tubuh dan mandi secara teratur menggunakan bahan antiseptik. Namun, kulit bisa mengalami luka yang bisa berakibat penetrasi *strain* virulen bakteri *Clostridium tetani* penyebab tetanus ataupun digigit oleh kutu atau tungau pembawa (*vector*) bakteri *Rickettsia rickettsii* yang menyebabkan penyakit demam berbintik Rocky Mountain.
- 2) Selaput lendir pada saluran pernapasan, pencernaan, dan saluran kelenjar serta kemih (*genitourinary tracts*): Bakteri bisa memasuki tubuh manusia melalui udara yang dihisap selama proses pernapasan ataupun dari makanan. Baik berbentuk sel hidup, spora, maupun *cyst*, dengan mudahnya bakteri akan menempel pada permukaan selaput lendir. Namun, dengan adanya gerakan peristaltik dan terjadinya penggelontoran cairan lendir pada saluran-saluran pernapasan, pencernaan, ataupun saluran kemih dan kelenjar, bakteri dan kotoran lainnya juga akan ikut terbuang.

Dari dua jalur masuknya bakteri penyakit ke tubuh manusia tersebut, jalur melalui kulit merupakan jalur yang kurang begitu diteliti secara mendalam. Hal ini mungkin karena penyakit baru akan terjadi apabila ada suatu kerusakan, seperti luka terbuka/tertusuk, pada kulit kita yang bisa terjadi infeksi bakteri patogen tidak dibersihkan atau diobati. Sementara itu, pada keadaan normal, kulit merupakan bagian yang cukup mudah dibersihkan selama kita rajin mandi secara teratur dan membersihkan kulit dengan senyawa antiseptik seperti sabun, alkohol, ataupun senyawa lainnya, seperti karbol atau fenol dengan tidak berlebihan agar tidak mengganggu bakteri *autochthonous*.

Pada penjelasan lalu kita telah mengetahui bahwa bakteri perlu menempel atau melekat, yang dalam hal ini, terhadap permukaan media padat, seperti agar, yang selanjutnya baru akan membentuk koloni. Pada bakteri yang bersimbiosis dengan inang, seperti bakteri *autochthonous*, penempelan pada usus didukung oleh inang dengan menyediakan tempat khusus pada ileum. Sementara itu, untuk bakteri patogen, mekanismenya berjalan apabila beberapa keadaan berikut bisa dipenuhi.

- 1) **Motil:** Telah dijelaskan pada Bab III bahwa bakteri yang bersifat motil memiliki *flagellum* sebagai alat gerak. Para ahli telah lama menduga bahwa motilitas bakteri ini berhubungan erat dengan virulennya. Guentzel dan Berry (1975) menemukan hal ini pada *Vibrio cholerae*, di mana *strain* yang motil ternyata virulen dibandingkan *strain* yang tidak motil. Demikian juga dengan proses kerja dari antibodi, telah dibuktikan oleh Bellamy et al. (1975) bahwa sistem pertahanan tubuh itu ternyata menggulung sel bakteri patogen agar tidak motil. Bakteri yang motil berarti mempunyai kemampuan untuk menuju bahan atau senyawa kimia (*chemotaxis*) tertentu di dalam usus. Mukosa pada usus merupakan senyawa atau bahan yang menarik (*taxin*) bagi *strain Vibrio* penyebab penyakit (Freter et al., 1981a), selain itu juga *D-Glucose*, *D-Galactose*, *D-Mannose*, *N-Acetyl neuraminic acid*, *N-Acetyl D-glucosamine*, dan *N-Acetyl D-galactosamine* untuk bakteri *E. coli* (Freter et al., 1981).
- 2) **Adhesion:** Didefinisikan sebagai interaksi khusus antara protein penentu penempelan (*adhesin*) dari bakteri (penyakit) dan turunan karbohidrat, seperti *glycoprotein* atau *glycolipid* yang terdapat di permukaan sel (*epithelial cell*) inang (Jann & Hoschützky, 1990). Walaupun hal-hal mengenai *adhesion* ini masih banyak yang belum terungkap, telah diketahui bahwa protein penentu penempelan atau *adhesion* ini sebenarnya tidak hanya berguna pada saat menginfeksi inang sebagai faktor penentu utama, tetapi juga pada saat membentuk lapisan biofilm pada benda padat yang bukan bahan organik, seperti pada peralatan rumah sakit, atau bahkan

dimanfaatkan oleh mikroflora yang bersimbiosis komensalisme dengan inangnya. Faktor kunci dari proses penempelan (*adhesion*) pada inang sebenarnya adalah tenaga (*force*) yang mendorong sebuah *adhesion* untuk lepas dari ligannya dan melekat kepada permukaan sel inang (Dufrêne & Viljoen, 2020) dan ini sejak lama dipercaya terjadi pada *strain E. coli* sebagai salah satu faktor virulennya (Yamamoto et al., 1991). Dengan kemampuan ini bakteri dapat berkoloni untuk selanjutnya memulai penyerangan atau infeksi pada jaringan inang. Penelitian mengenai *adhesin* memang sangat meluas dan mendalam pada *strain* penyebab penyakit diare ataupun kolera, seperti pada bakteri *Vibrio cholerae* ataupun *E. coli* yang bersifat penghasil racun (*enterotoxigenic*, ETEC), penyebab penyakit (*enteropathogenic*, EPEC), penginvansi (*enteroinvasive*, EIEC), penyebab pendarahan (*entohemorrhagic*, EHEC), ataupun *aggregative* (*enteroaggregative*, EaggEC, EAEC). Dahulu para ahli penyakit menyimpulkan bahwa *adhesin* hanya terdapat pada *fimbriae* (*fimbriae adhesin*), yaitu pada ujungnya, tetapi ternyata Esdhat et al. (1981) menemukan bahwa *envelope cell* dari bakteri patogen juga merupakan *adhesin*, yang disebut sebagai *nonfimbriae adhesin*. Walaupun penelitian mengenai *adhesin* ini sangat intensif, penelitiannya memang masih terbatas hanya pada jenis bakteri penyebab penyakit, seperti *E. coli*. Pada bakteri ini diketahui bahwa pMAR2 dan K88ab merupakan beberapa plasmid yang mengatur *adhesion* (*plasmid-encoded adherence factors*) (Knutton et al., 1987; Laux et al., 1986). Telah diketahui juga bahwa *strain* bakteri *E. coli* yang menempel pada sel *epithelial intestine* dan *small intestinal enterocyte* memiliki beberapa *adhesin*, yaitu *colonization factor antigen I* atau II (CFA/I atau CFA/II) dan tipe 1 *fimbriae*. CFA/II memproduksi *coli surface antigen 1, 2, dan 3* (CS1, CS2, dan CS3) (Knutton et al., 1985; Knutton et al., 1984). Dapat disimpulkan bahwa perbedaan *adhesin* yang dimiliki oleh suatu *strain E. coli* menyebabkan berbeda pula lokasi dari penempelan atau *adhesion* pada sepanjang saluran atau bahkan pada bagian di permukaan usus yang menjadi lokasi *adhesion* dan berbeda pula bentuk virulennya. Sedikitnya ada 10 jenis *fimbriae*

*adhesin* (CFA/I, CFA/II, S, P, Type 1 (F1), Type 4, F7<sub>1</sub>, F7<sub>2</sub>, F8, dan F13) dan 13 jenis *nonfimbriae adhesin* (GV-12, 444-3, 469-3, O75X, AFA-1, ZI, M, 2230, NFA-1, NFA-2, NFA-3, NFA-4, NFA-5) yang telah ditemukan pada berbagai *strain* yang menyebabkan penyakit pada usus manusia ataupun mamalia lain (Singleton, 1997; Jann & Hoshützky, 1990).

- 3) *Capsular camouflage*: Beberapa bakteri patogen memiliki kapsul yang *antiphagocytic*. Contohnya, pada *capsule Streptococcus pyogenes* yang terdiri dari *hyaluronic acid*, suatu senyawa yang juga merupakan penyusun jaringan sel inang (mamalia) sehingga bisa menipu fagosit. Demikian juga, M protein pada *streptococci* dan *Poly-D-glutamic acid* pada *Bacillus anthracis*. *Polysaccharide capsule* yang terdapat pada *Haemophilus influenzae* type b (Hib) dan *Nesseria meningitides* penyebab penyakit meningitis, serta *Streptococcus pneumoniae* penyebab infeksi saluran napas juga merupakan penyamaran yang baik bagi bakteri dari serangan fagosit. Secara umum, pada orang dewasa, fagositosis tetap berlangsung pada tiga jenis bakteri tersebut, tetapi pada bayi hingga balita berumur dua tahun, penyakit ini muncul karena belum cukupnya jumlah antibodi yang menghancurkan *polysaccharide capsule* dan belum lengkapnya sistem yang mendukung *opsonization* (proses di mana antibodi bisa mengenali sel asing untuk mendukung terjadinya fagosit; Singleton, 1997).
- 4) *Pathogenicity island*: Suatu kluster dari gen-gen yang mengodekan satu set tertentu sifat-sifat virulen. Penemuan DNA pada *Streptococcus pneumoniae* pada tahun 1940 oleh Oswald T. Avery juga sekaligus menunjukkan bahwa sifat virulen bakteri diatur oleh satu atau beberapa gen pada “kromosom” ataupun juga pada DNA di plasmid, di mana sifat suatu *strain* bakteri bisa berubah menjadi patogen dengan bertambahnya gen pengontrol virulen yang diperoleh dengan cara *transformation* (*transduction* dan *conjugation*) pada posisi gen yang sama dari *strain* bakteri sejenis. Sebaliknya, hilangnya *pathogenicity island* pada suatu jenis bakteri

patogen akan berakibat munculnya *strain* baru yang justru tidak bersifat patogen.

- 5) Senyawa penghancur sel *immune system*: Walaupun agak jarang, beberapa bakteri patogen *staphylococci* dan *streptococci* menghasilkan *staphylococcal Panton-Valentine leucocidin* yang bisa menghancurkan (*lyse*, lisis) makrofag dan *polymorphonuclear leucocytes* (PMNs). Beberapa bakteri Gram-negatif menyekresikan RTX *toxin* yang berfungsi sebagai faktor virulen yang utama, yaitu dengan menghancurkan (*lyse*) PMNs, menghalangi pembentukan antibodi, dan memprovokasi efek *inflammatory* (Singleton, 1997).
- 6) Variasi antigen: Beberapa bakteri patogen mampu mengubah komposisi kimiawi permukaan sel (*envelope cell*), yang dengan demikian sekaligus juga mengubah antigen yang bisa dikenali oleh T-sel (Singleton, 1997).
- 7) *Modulin*: Faktor virulen yang dapat merusak inang dengan jalan merangsang (*inducing*) pembentukan *cytokines* yang tidak sesuai. *Cytokines* yang tidak sesuai justru menjadi racun bagi inang (Singleton, 1997).
- 8) *Chelator* ion besi: Untuk membentuk enzim dan *cytochrome*, bakteri patogen memerlukan ion besi. Namun, pada darah mamalia yang menjadi inang, keberadaan ion besi adalah jarang karena langsung diikat oleh *transferrin* (*iron-chelating glycoprotein*) untuk diangkut ke dalam sel. Untuk mengatasi ini, bakteri patogen mengembangkan *siderophore*, suatu *chelator* yang dapat mengikat ion besi bermolekul kecil. Contoh bakteri yang mampu seperti ini adalah *extra intestine strain* dari *E. coli* yang patogen bagi bayi yang baru lahir. *Strain* ini mengembangkan suatu jenis *siderophore aerobactin* (suatu *hydroxamate siderophore*) yang mampu bersaing dengan *transferrin*. Pada *Pseudomonas aeruginosa*, kekurangan ion besi akan menyebabkan mereka menyintesis *fluorescent siderophore* yang berwarna kuning-kehijauan, yang disebut *pyoverdin*. *Siderophore* ini mampu mendukung pertumbuhan *P. aeruginosa* walaupun dengan kehadiran *transferrin* (Singleton, 1997).

- 9) Toksin: Mungkin ini adalah produk yang dihasilkan oleh bakteri yang masih merupakan tanda tanya kemanfaatannya bagi organisme itu sendiri atau bahkan bagi inang. Beberapa pakar mikrobiologi yang berlatar belakang dalam bidang kesehatan, seperti Schmitt et al. (1999) dan Scotland (1988), berpendapat bahwa toksin merupakan bagian penting dalam sifat virulen bakteri karena bakteri *E. coli*, *Corynebacterium diphtheriae*, *Bordetella pertusis*, *Vibrio cholerae*, *Bacillus anthracis*, *Clostridium botulinum*, ataupun *Clostridium tetani* yang notabene adalah bakteri penyakit (patogen) semuanya menghasilkan toksin. Meskipun demikian, para ahli ini sependapat bahwa belum terdapat hubungan yang jelas antara toksin dan penyakit yang diakibatkannya. Terlebih lagi, jika mengingat bahwa toksin ini terdapat di “dalam” (*endotoxin*), yaitu merupakan bagian yang tak terpisahkan pada membran terluar bakteri Gram-negatif dalam kelangsungan hidup (*survival*) sel dan pembelahan dan baru akan terlepas apabila sel mengalami lisis atau kematian. Sementara itu, toksin yang dilepaskan ke luar sel (*exotoxin*) hanya akan diproduksi apabila sel sedang tumbuh dan itu pun terbatas pada wilayah di mana koloni bakteri itu berada (William & Clarke, 1998). Terkadang, toksin juga tidak ada berhubungan dengan penyakit dan bahkan kemanfaatannya tidak diketahui, baik bagi inang maupun si bakteri sendiri, seperti sejenis *histamine* yang diproduksi oleh bakteri *Vibrio* spp., *Proteus* spp., *Marganella marganii*, *Hafnia alvei*, *Photobacterium histaminum*, dan *Klebsiella pneumoniae* pada ikan-ikan Scombridae ataupun *tetrodotoxin* (TTX) yang dihasilkan oleh *Vibrio* sp. dan *Schwanella alga* pada ikan *fugu* (*puffer fish* atau ikan buntal). Daging atau bagian tubuh dari ikannya memang mengandung *exotoxin* yang berasal dari bakteri, tetapi tidak ada efeknya kepada inang (ikan), yang justru menerima efeknya adalah manusia yang mengonsumsi ikan tersebut (Scoging, 1998; Shiomi, 1995).

### 3. Beberapa Penyakit yang Disebabkan oleh Bakteri

Berbeda dengan virus yang menyebabkan penyakit karena adanya campur tangan dari perubahan genetik di dalam sel inang, bakteri

seperti halnya jamur dan mikroba lainnya menyebabkan penyakit karena adanya proses pengambilan hara tertentu dari inang dan juga menghasilkan toksin yang dilepas di jaringan terinfeksi ataupun pada saluran tubuh, seperti saluran darah dan saraf. Penyakit yang disebabkan oleh bakteri secara umum dapat diatasi dengan mengonsumsi obat-obatan tertentu yang bisa membunuh ataupun hanya memangkas populasi bakteri penyebab penyakit ke dalam jumlah populasi yang kecil dan tak berbahaya.

#### a. Bakteri Penyakit (*Bacterial Disease*)

Dari puluhan ribu spesies bakteri yang diketahui hingga saat ini, bakteri yang menjadi bakteri penyakit bagi manusia itu mungkin tidak akan sampai 50 spesies (disarikan dari Singleton, 1997 dan Solomon et al., 1995) dan itu pun mungkin hanya pada *strain-strain* tertentu saja. Beberapa penyakit yang disebabkan oleh bakteri dan dikenal umum di Indonesia dapat disebutkan sebagai berikut.

- 1) Antraks: Disebabkan oleh *strain* bakteri Gram-positif aerobik *Bacillus anthracis* yang virulen. Antraks akan menyebabkan bisul bernanah di kulit, infeksi di paru-paru, atau antraks pada usus. Pada kasus yang tidak ditangani dengan cepat (pengobatan menggunakan antibiotik), keadaan toksik akan muncul yang dapat menyebabkan kematian yang cepat pula pada penderita. Di Indonesia, penyakit ini terkadang terjadi, seperti di Bogor pada tahun 2004, di mana beberapa penderita dalam satu keluarga meninggal setelah mengonsumsi daging kambing yang ternyata menderita sakit antraks. Antraks akan sangat beracun apabila terdapat di aliran darah. Selain melewati jalur makanan, antraks juga bisa melalui luka, ataupun terisap melalui pernapasan.
- 2) Botulisme: Disebabkan oleh *strain* bakteri Gram-positif anaerobik *Clostridium botulinum* yang virulen. Penyakit ini menimbulkan kelemahan, pandangan kabur, dan paralisis organ pernapasan. Mengonsumsi makanan seperti roti, ikan kaleng, daging, yang mengandung bakteri yang belum memproduksi toksin, bisa menyebabkan infeksi pada usus dengan toksin dari bakteri ini

yang akan terbentuk setelah memasuki saluran pencernaan. Walaupun ada, memang sangat jarang terjadi penyakit botulisme yang disebabkan infeksi pada saat luka.

- 3) Kolera (sekarang disebut muntaber) dan *dysentery* (disentri): Mungkin penyakit ini adalah penyakit paling pandemik di Indonesia. Penyakit kolera yang disertai muntah disebut juga penyakit muntah berak (muntaber). Penyebab utama dari terjadinya penyakit ini di Indonesia berhubungan dengan kebiasaan hidup yang tidak higienis, seperti meminum air yang tidak dimasak ataupun mengonsumsi makanan yang dihinggapi lalat yang sebelumnya telah hinggap pada kotoran (feses) manusia dan hewan berdarah panas lainnya. Bakteri Gram-negatif aerobik penyebab kolera ini adalah *Vibrio cholerae* ataupun *Escherichia coli* pada *strain*-nya yang bersifat virulen, sedangkan *dysentery* (disentri) juga disebabkan oleh *E. coli* pada *strain* EHEC dan EIEC dan oleh bakteri *Shigella* spp. Kedua macam penyakit perut ini sebenarnya terdiri dari beberapa jenis tergantung keragaman *strain*-nya ataupun berdasarkan *serogroup*-nya.
- 4) *Gonorrhoea*, *chlamydia*, dan sipilis: Ketiga macam penyakit ini ditularkan melalui hubungan seksual dengan penderita dan biasanya serangan utama penyakit juga berhubungan dengan kelamin. Penyakit-penyakit ini disebabkan oleh golongan bakteri Gram-negatif *cocci* yang aerobik. *Gonorrhoea* disebabkan oleh bakteri *Neisseria gonorrhoeae* dan *chlamydia* disebabkan oleh *obligate parasite Chlamydia trachomatis*, sedangkan sipilis disebabkan oleh *spirochete* (juga Gram-negatif) *Treponema pallidum* yang anaerobik. Memang tidak pandemik, tetapi dengan berkembangnya pekerja seks yang tidak terkontrol kesehatannya, penyakit ini selalu muncul walaupun hanya terjadi secara individual.
- 5) *Leprosy* (lepra): Penyakit ini di Indonesia terkenal hingga tahun 70-an dan si penderita biasanya dirawat khusus di rumah sakit tertentu. Bekas penderita biasanya dicirikan dengan bagian jari tangan, kaki, ataupun hidung yang mengalami cacat. Penyakit

lepra disebabkan oleh bakteri Gram yang tidak begitu jelas (Gram-positif lemah) aerobik *Mycobacterium leprae* yang hidup bebas (*free living*) nonmotil ataupun patogen dan memiliki pembentukan koloni yang sangat lambat sekitar 2–60 hari di media kultur.

- 6) Meningitis: Penyakit ini terkenal bagi orang-orang yang menunaikan ibadah haji ke tanah suci. Disebabkan oleh berbagai bakteri Gram-negatif aerobik, utamanya *Neisseria meningitis*, ataupun Gram-negatif fakultatif anaerobik, *Haemophilus influenzae* (pada anak-anak) dengan menginfeksi saluran pernapasan, membran pembungkus otak, dan *spinal cord* yang utamanya terinfeksi melalui jalur pernapasan.
- 7) Tetanus: Penyakit ini dicirikan dengan bagian tubuh membiru kelim dan otot menegang pada penderita. Jalur serangannya melalui infeksi pada luka yang disebabkan oleh bakteri (sel hidup ataupun spora) Gram-positif anaerobik *Clostridium tetani*.
- 8) Tuberkulosis (TB): Sudah dijelaskan dalam bab Pendahuluan bahwa penyakit ini sudah dikenal ribuan tahun yang lalu. Sempat dianggap sudah tidak ada lagi, tetapi kemudian muncul kembali dengan sifat yang lebih mematikan dan lebih tahan terhadap antibiotik. Umumnya disebabkan oleh bakteri Gram yang tidak begitu jelas (Gram-positif lemah) aerobik *Mycobacterium tuberculosis* yang utamanya menyerang paru-paru sehingga penderita selalu dicirikan dengan batuk berdahak bercampur darah. Sama seperti juga pada lepra, masa inkubasinya adalah panjang atau lambat. Diketahui juga bahwa *M. tuberculosis* dapat mempromosi replikasi virus HIV (penyebab AIDS), baik secara *in vitro* maupun *in vivo* (Singleton, 1997).
- 9) *Typhoid*: Merupakan penyakit yang disebabkan oleh bakteri aerobik *Salmonella typhi*, yang dicirikan dengan demam, sepsis, ataupun pembengkakan usus. Jalur penyakit ini melewati jalur mulut yang berasal dari makanan ataupun minuman yang terkontaminasi dengan bakteri ini.
- 10) *Thypus* (tifus): Penyakit ini dicirikan dengan sakit kepala, demam, sakit perut, dan sakit otot. Terkadang penyakit ini seperti merupa-

kan campuran dari flu dan disentri serta lidah terlihat putih kotor. Bakteri Gram-negatif penyebab tifus adalah *Rickettsia prowazekii* yang dibawa oleh kutu dan menginfeksi melalui gigitan ataupun dari makanan yang terkontaminasi kotoran kutu mengandung bakteri *R. prowazekii*.

Penyakit-penyakit tersebut telah menyerang manusia mungkin sejak manusia itu hadir di Bumi ini. Penelitian-penelitian yang dilakukan pada zaman modern dengan sisa-sisa tulang belulang atau bahkan hanya potongan DNA dari manusia masa lalu sering mendapatkan suatu kesimpulan bahwa serangan penyakit oleh bakteri telah terjadi pada waktu itu (Shaw-Taylor, 2020).

#### 4. Bakteri Resistan (*Super Bug*)

Penemuan antibiotik pada zaman modern memang dapat menekan mewabahnya penyakit oleh bakteri. Namun, sejalan dengan perkembangan zaman, tidak sedikit penyakit oleh bakteri yang dahulunya dapat diatasi dengan penggunaan antibiotik menjadi tidak dapat lagi diatasi oleh antibiotik tersebut sekarang. Bakteri telah menjadi resistan terhadap antibiotik (bakteri-bakteri resistan tersebut disebut “*super bug*”). WHO (2017) telah merilis bakteri-bakteri penyebab penyakit yang menjadi resistan terhadap antibiotik (*super bug*), yang berdasarkan kebutuhan akan penelitian dan pengembangan (*research and development*) terhadap antibiotik baru, WHO menggolongkan ke dalam tiga tingkatan, yaitu (1) kritis (sangat mendesak untuk menemukan antibiotik baru), (2) prioritas tinggi (*high priority*), dan (3) prioritas sedang (*medium priority*). Bakteri-bakteri resistan tersebut sebagai berikut.

##### 1) Prioritas 1: *Critical* (Kritis)

- a) *Acinetobacter baumannii* (carbapenem-resistant);
- b) *Pseudomonas aeruginosa* (carbapenem-resistant);
- c) *Enterobacteriaceae* (carbapenem-resistant, ESBL-producing).

2) Prioritas 2: *High* (Tinggi)

- a) *Enterococcus faecium*, vancomycin-resistant;
- b) *Staphylococcus aureus*, methicillin-resistant, vancomycin-intermediate and resistant;
- c) *Helicobacter pylori*, clarithromycin-resistant;
- d) *Campylobacter* spp., fluoroquinolone-resistant;
- e) *Salmonellae*, fluoroquinolone-resistant;
- f) *Neisseria gonorrhoeae*, cephalosporin-resistant, fluoroquinolone-resistant.

3) Prioritas 3: *Medium* (Sedang)

- a) *Streptococcus pneumoniae*, penicillin-nonsusceptible;
- b) *Haemophilus influenzae*, ampicillin-resistant;
- c) *Shigella* spp., fluoroquinolone-resistant.

## BAB VII

# SIKLUS UNSUR DAN SENYAWA KIMIA

Di alam, unsur kimia selalu berada dalam kesetimbangan sesuai dengan hukum kekekalan zat. Perubahan wujud dari unsur-unsur ini mengikut kepada suatu pola berbentuk siklus. ada siklus yang rumit, tetapi tidak sedikit pula siklus yang sederhana. Sulfur dan nitrogen, misalnya, merupakan suatu siklus yang rumit dan terjadi di udara, tanah, dan air, baik secara fisik, kimia, maupun biologis, utamanya oleh peran mikroorganismenya, sedangkan fosfor mengalami siklus yang lebih sederhana, hanya meliputi tanah dan air, serta mikroorganismenya memiliki peran yang umum dan tidak begitu penting. Oleh karena itu, kami hanya menjelaskan dalam bab ini mengenai siklus unsur dan senyawanya di mana bakteri betul-betul memegang peranan penting dan memiliki peran yang istimewa.

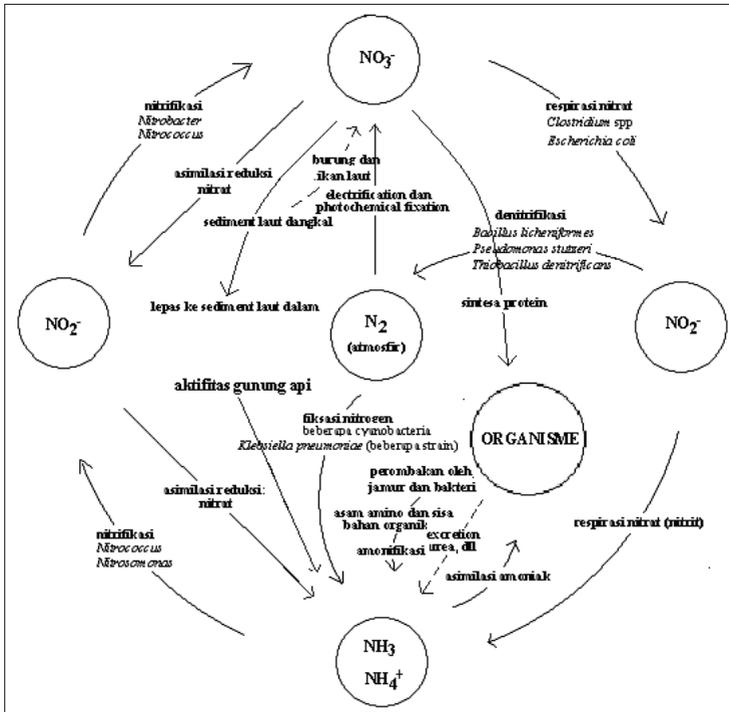
### A. Siklus Nitrogen

Nitrogen merupakan unsur penting dalam penyusunan protein, DNA, dan RNA, yang merupakan senyawa utama pada organismenya. Selain

itu, senyawa nitrogen dibutuhkan dalam bidang produksi tanaman untuk kebutuhan hidup manusia sehingga bukan hal yang aneh jika lahan-lahan pertanian yang luas hingga tanaman pot di rumah tangga selalu memberikan jumlah besar senyawa nitrogen, seperti pupuk urea ataupun pupuk kompos yang juga kaya akan nitrogen. Unsur nitrogen diperlukan dalam jumlah besar oleh organisme sehingga nitrogen digolongkan ke dalam makronutrien. Sumber utama nitrogen adalah udara dan sulfur mengisi lebih dari 75% dalam bentuk gas ( $N_2$ ). Selanjutnya, gas nitrogen ini terdifusi pada air, baik itu uap air, air hujan, maupun sumber air lainnya dengan konsentrasi hingga 12 mg/L pada suhu 25°C (Boyd, 1979) untuk membentuk senyawa yang bisa dimanfaatkan tumbuhan dalam bentuk senyawa nitrat ataupun amonium. Dalam bentuk nitrat ataupun amonium, nitrogen akan disusun untuk menjadi senyawa-senyawa yang lebih kompleks, seperti asam amino dan asam nukleat.

Siklus nitrogen di alam sangat kompleks yang meliputi udara, air, tanah, kimia, dan biologis dan utamanya diatur oleh bakteri (Gambar 7.1). Berdasarkan model klasik ini, peran mikrob terlihat lebih ditonjolkan dibanding enzim yang berperan dalam proses siklus nitrogen seperti pada studi terbaru. Jika pembicaraan dimulai dengan nitrogen yang ada di atmosfer, nitrogen yang berbentuk gas ini akan difiksasi oleh bakteri (di tanah atau di air), oleh *electrification* dan *photochemical fixation* (menjadi nitrat atau amonium di dalam air hujan), ataupun oleh industri (menjadi pupuk nitrogen urea dan lain-lain). Nitrat atau amonium ini digunakan oleh tumbuhan hijau untuk menyusun asam amino dan asam nukleat, yang selanjutnya sebagian dikonsumsi oleh konsumen, dan sebagian lainnya (serasah ataupun bagian tumbuhan yang mati) didekomposisi oleh jamur ataupun bakteri menjadi asam amino yang selanjutnya dimineralisasi, juga oleh bakteri, untuk menjadi amonium ataupun amonia. Hiroishi dan Amazuchi (2005) menjelaskan bahwa nitrogen dalam bentuk nitrat merupakan penyusun dari asam nukleat DNA, protein penyusun enzim, membran sel, ribosom, flagela, dan kelengkapan sel lainnya. Amonium ataupun amonia dalam keadaan aerobik akan memasuki proses nitrifikasi (bisa dipakai oleh tumbuhan lagi utamanya dalam

Buku ini tidak diperjualbelikan.



Keterangan: Siklus ini adalah siklus klasik nitrogen di mana perubahan senyawa nitrogen selalu dicirikan dengan jenis mikroflora tertentu, sedangkan pada masa sekarang dicirikan oleh enzim yang berperan di dalamnya.

Sumber: Diadaptasi dari Singleton (1997) dan Odum (1971)

**Gambar 7.1** Siklus Klasik Nitrogen yang Melibatkan Bakteri

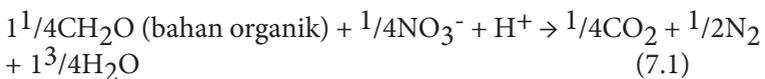
bentuk nitrat) atau denitrifikasi (kembali menjadi gas nitrogen di atmosfer) jika dalam keadaan anaerobik. Amonia (NH<sub>3</sub>) atau amonia yang tidak terionisasi bersifat racun terhadap ikan, sedangkan amonia yang terion atau amonium (NH<sub>4</sub><sup>+</sup>) tidak bersifat racun (Boyd, 1981).

Menurut Singleton (1997), dalam siklus nitrogen pada bakteri terjadi proses sebagai berikut.

- 1) Asimilasi amonia: Utamanya terjadi dengan penggabungan ke dalam suatu asam amino untuk menjadi 2-oxoglutarate atau

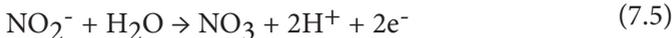
glutamat sehingga terbentuk glutamat (dari *2-oxoglutarate*) dan glutamin (dari glutamat). Glutamat dan glutamin merupakan donor-donor nitrogen dalam reaksi *transamination* dalam sintesis senyawa nitrogen lainnya. Glutamat merupakan donor nitrogen dalam sintesis *L-alanine* dan *L-aspartate*, sedangkan glutamin menjadi donor nitrogen dalam sintesis purina dan pirimidina (basa asam nukleat), histidina, dan triptofan.

- 2) Asimilasi nitrat: Dalam hal ini yang terjadi pertama kali adalah reduksi nitrat menjadi amonia, melalui asimilasi nitrat reduktase.
- 3) Energi metabolisme dalam nitrit, nitrat, dan amonia: Nitrit dan nitrat dapat dipakai sebagai penerima elektron dalam respirasi. Dalam beberapa spesies, baik menggunakan substrat organik ataupun anorganik, bisa juga berfungsi sebagai donor elektron.
- 4) Denitrifikasi: Proses respirasi di mana nitrit dan nitrat direduksi menjadi gas nitrogen (N<sub>2</sub>) ataupun nitrooksida (NO). Proses ini penting bagi dunia pertanian karena akan menyebabkan hilangnya nitrogen di tanah untuk lepas ke atmosfer sehingga tidak bisa dimanfaatkan oleh tumbuhan. Namun, proses ini berguna bagi proses pengolahan limbah yang kaya akan bahan organik dan kondisinya anaerobik, serta bersuasana asam. Persamaan reaksinya (melalui proses metabolisme bakteri) menurut Stumm dan Schnoor (1995) adalah



- 5) Disimilasi reduksi dari nitrat menjadi amonia (*dissimilatory reduction of nitrate to ammonia*, DRNA): Proses ini adalah proses respirasi yang dilakukan oleh beberapa bakteri, seperti pada spesies *Enterobacter* dan *Vibrio*, yang terjadi pada sedimen laut. Proses ini akan berjalan lebih baik apabila konsentrasi nitrat dan amonia adalah kecil. Apabila kandungan nitrat tinggi, sebagian besar akan direduksi menjadi nitrit.
- 6) Nitrifikasi: Suatu proses yang tergantung oksigen dan juga menghasilkan energi, di mana amonia dioksidasi menjadi nitrit

dan selanjutnya nitrit dioksidasi lagi menjadi nitrat oleh bakteri *chemolithotrophic*, yaitu *Nitrosomonas* yang merupakan grup utama dalam mengoksidasi amonium menjadi nitrit, dan *Nitrobacter* yang mengoksidasi dari nitrit menjadi nitrat. Reaksinya yang terjadi adalah sebagai berikut.

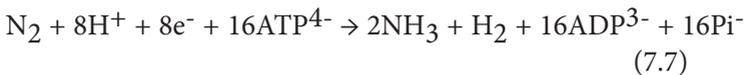


Amonia (bukan ion amonium), pada tahap awal, yaitu persamaan reaksi (7.2), direaksikan menjadi *hydroxylamine* oleh bakteri dengan bantuan enzim AMO (*ammonia monooxygenase*). Setelah menjadi *hydroxylamine*, selanjutnya dioksidasi lagi (*hydroxylamine* mengalami reduksi) menjadi nitrit dengan bantuan enzim HAO (*hydroxylamine oxidoreductase*), ditunjukkan pada persamaan reaksi (7.3). Sementara itu, oksigen yang dipakai pada reaksi ini berasal dari air. Dari persamaan reaksi (7.4), terlihat bahwa masing-masing sebesar 0,5 mol oksigen diperlukan pada reaksi pembentukan air, sedangkan dari 4 mol elektron yang dihasilkan pada reduksi *hydroxylamine* pada persamaan reaksi (7.3), 2 mol dipakai kembali untuk mereduksi amonia, 1,65 mol untuk reaksi reduksi oksigen, dan 0,35 mol dipakai dalam reaksi reduksi NAD. Nitrit yang terbentuk selanjutnya direduksi oleh bakteri pereduksi nitrit dengan bantuan enzim NOR (*nitrite oxidoreductase*) untuk menjadi nitrat, ditunjukkan oleh persamaan reaksi (7.5). Secara *phylogenetic*, pengujian pada 16S RNA menunjukkan bahwa bakteri yang berperan dalam nitrifikasi terbagi ke dalam 4 subkelas, yaitu  $\alpha$ -Proteobacteria (*Nitrobacter*),  $\beta$ -Proteobacteria (*Nitrosomonas* dan *Nitrospira*),  $\gamma$ -Proteobacteria (*Nitrococcus*), dan  $\delta$ -Proteobacteria (*Nitrospina* dan *Nitrospiraphylum*) (Nishio, 2005). Pada perairan dengan oksigen yang rendah atau dengan kandungan bahan organik tinggi yang membutuhkan oksigen

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dalam jumlah besar untuk dekomposisi dan mineralisasi, nitrit dapat bertahan dalam waktu yang lama sebelum membentuk nitrat. Kandungan nitrit yang tinggi ( $>0,5$  mg/L) di perairan dapat menyebabkan kematian ikan karena hemoglobin telah dikonversikan ke dalam bentuk *methemoglobin* yang akan menyebabkan darah ikan berwarna cokelat (Boyd, 1981). Nitrifikasi akan menghasilkan ion keasaman di perairan seperti yang terlihat pada persamaan reaksi (7.2) hingga (7.6), di mana tiap 1 mol ion amonium yang mengalami proses nitrifikasi akan menghasilkan 2 mol ion hidrogen sumber keasaman.

- 7) Fiksasi nitrogen: Nitrogen yang berlimpah di udara dapat diikat (difiksasi), baik itu secara industri, meteorologi (*electrification* oleh petir atau kilat dan *photochemical fixation* oleh cahaya matahari ataupun aurora), maupun biologis. Secara biologis, bakteri *Azotobacter* yang bersimbiosis dengan tumbuhan legum (di darat) pada bintil akarnya ataupun *Anabaena* dan *Oscillatoria* (Cyanobacteria yang berbentuk benang di air), dapat mengikat nitrogen langsung dari atmosfer ataupun gas nitrogen yang terdifusi di air. Bakteri yang melakukan ini disebut *diazotroph* dan terjadi, baik sebagai organisme bebas di dalam tanah maupun air dan beberapanya dalam simbiosis (bakteri hidup bebas adalah *Azotobacter* yang bersifat aerobik dan *Clostridium* untuk kondisi anaerobik), dengan melakukan proses reduksi yang menyebabkan perubahan dari nitrogen menjadi amonia yang ditunjukkan pada persamaan reaksi (7.7).



Bakteri yang melakukan fiksasi ialah beberapa spesies dari Archaea, Cyanobacteria (*Anabaena* dan *Nostoc*), beberapa spesies dari *Bacillus* dan *Clostridium*, beberapa strain dari *Klebsiella pneumoniae*, anggota famili Azotobacteriaceae dan Rhizobiaceae, dan ordo Rhodospirillales. Fiksasi dikatalisasi oleh enzim nitrogenase yang sangat sensitif terhadap oksigen. Nitrogenase akan rusak apabila tersentuh oksigen sehingga enzim ini dilindungi oleh mekanisme khusus, seperti

tertutup oleh *nodule* apabila bakteri yang melakukan fiksasi terjadi dalam lingkungan aerobik, misalnya oleh *cyanothecae*. Sementara itu, dalam kondisi anaerobik dan mikroaerobik, seperti pada Clostridia, ataupun dalam keadaan *heterocyst* yang hanya melakukan fotosintesis sistem I, nitrogenase dilindungi dari oksigen dengan cara tidak terjadi fotosintesis yang menghasilkan oksigen, di mana elektron dari hidrogen (dalam hal ini NADPH) selanjutnya ditransfer ke *ferredoxin*, lalu kemudian ke nitrogenase. Reduksi nitrogen sangat membutuhkan energi, di mana setiap satu molekul nitrogen yang difiksasi membutuhkan sekitar 12 hingga 16 molekul ATP. Setelah nitrogen difiksasi, amonia yang terbentuk selanjutnya memasuki proses asimilasi amonia (Nishio, 2005; Singleton, 1997).

Dari hal tersebut, kita bisa melihat bahwa dalam siklus nitrogen, yang berperan penting adalah bakteri, baik dalam memfiksasi nitrogen bebas, mendekomposisi, maupun mineralisasi nitrogen yang terbentuk dalam senyawa organik dan anorganik. Fungsi bakteri ini makin diteliti dan perkembangan terbaru dari peranan bakteri dalam siklus nitrogen dijelaskan oleh Nishio (2005) sebagai berikut.

- 1) Bakteri *anammox*: Jika dalam suatu lingkungan terdapat amonium dan nitrit hadir bersamaan, bakteri *chemosintetic* dapat memanfaatkan keduanya, di mana ion amonium sebagai penyedia (donor) elektron, sedangkan nitrit bertindak sebagai penerima (*acceptor*) elektron dan menghasilkan nitrogen dan air. Proses ini disebut *anammox* (*anaerobic ammonium oxidation*) dan bakteri yang diketahui melakukan proses ini digolongkan ke dalam kelas Planctomycetales yang merupakan penyiklus nitrogen terpenting yang melebihi 50% di laut. Tahapan dalam proses ini, yaitu nitrit direduksi oleh NIR (*nitrite reductase*) untuk membentuk *hydroxylamine*, selanjutnya *hydroxylamine* dan amonium diubah menjadi *hydrazine* ( $N_2H_4$ ) oleh aktivitas enzim HFZ (*hydrazine forming enzim*). Jika *hydrazine* terbentuk, dengan bantuan HZO (*hydrazine oxidase*), reaksi (7.8) yang melepaskan nitrogen akan terjadi.



- 2) Bakteri pengoksidasi amonium: Pada bakteri-bakteri *chemosintetic*, seperti *Nitrosomonas europaea*, diketahui bahwa mereka mengoksidasi amonium, dan di bawah kondisi anaerobik ataupun *microphilic* mereka hanya membentuk NO, N<sub>2</sub>O, dan N<sub>2</sub>. Pemeriksaan pada genom menunjukkan mereka memiliki NIR dan NOS yang berarti mereka juga bisa membentuk nitrit saat oksidasi amonium. Namun, mengapa nitrit tidak terbentuk? Kelihatannya untuk melindungi diri dari sifat nitrit yang beracun, bakteri-bakteri ini dengan bantuan HAO hanya menghasilkan NO, N<sub>2</sub>O, ataupun N<sub>2</sub> saja.
- 3) Bakteri nitrifikasi heterotropik dan denitrifikasi aerobik: Sejak lama telah diketahui bahwa *Pseudomonas* dan *Alcaligenes* adalah bakteri-bakteri denitrifikasi yang “tidak umum” karena juga bersifat heterotropik nitrifikasi. Bakteri-bakteri ini tidak memperoleh energi dari heterotropik nitrifikasi dan juga hanya bisa hidup pada tanah asam, maka secara ekologi mereka tidak dianggap penting. Akan tetapi, pada tahun 1983 ditemukan bakteri *Thiospaera pantotropha* yang bisa melakukan denitrifikasi pada suasana aerobik dan untuk memperoleh energi sebagai heterotrof, ia mampu mengoksidasi amonium menjadi nitrit.

Nitrogen terus dimanfaatkan manusia dalam memproduksi hasil-hasil pertanian serta merupakan produk akhir dalam kebanyakan pengolahan limbah organik sehingga studi-studi mengenai siklus nitrogen terus berkembang. Studi-studi terakhir yang diulas oleh Kuypers et al. (2018) memberikan kesimpulan bahwa tidak ada siklus nitrogen yang seimbang seperti nitrifikasi:  $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$ , yang kemudian diikuti denitrifikasi:  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2\text{O} \rightarrow \text{N}_2$ , ataupun *anaerobic ammonium oxidation (anammox)*:  $\text{NO}_2 + \text{NH}_4^+ \rightarrow \text{N}_2$ .

Mikroflora sering kali berubah-ubah dalam melakukan metabolisme senyawa nitrogen sehingga memang tidak cukup kuat untuk menyatakan bahwa mikroflora tertentu sudah pasti melakukan nitrifikasi ataupun denitrifikasi seperti pada definisi klasik. Cara

paling efektif untuk mengetahui terjadinya proses-proses dalam siklus nitrogen adalah dengan menganalisis jenis enzim yang dihasilkan oleh mikroflora untuk memetabolisme bentuk-bentuk senyawa nitrogen tersebut, seperti enzim *assimilatory nitrate reductase* (NAS, *nasA*, dan *nirA*); *membrane bound* (NAR, *narGH*) dan *periplasmic* (NAP, *napA*) *dissimilatory nitrate reductases*; *nitrite oxidoreductase* (NXR, *nxrAB*); *nitric oxide oxidase* (NOD, *hmp*); *heme-containing* (*cd1-NIR*, *nirS*) dan *copper-containing* (Cu-NIR, *nirK*) *nitrite reductases*; *cytochrome c-dependent* (cNOR, *cnorB*), *quinol-dependent* (qNOR, *norZ*), dan *copper-containing quinol-dependent nitric oxide reductases* (CuANOR); *NADH-dependent cytochrome P<sub>450</sub> nitric oxide reductase* (P<sub>450</sub>NOR, *p450nor*); *flavodiiron nitric oxide reductase* (NORVW, *norVW*); *hybrid cluster protein* (HCP, *hcp*); *hydroxylamine oxidoreductase* (HAO, *hao*); *hydroxylamine oxidase* (HOX, *hox*); *nitrous oxide reductase* (NOS, *nosZ*); *nitric oxide dismutase* (NO-D, *norZ*); *assimilatory nitrite reductase* (cNIR, *nasB*, dan *nirB*); *dissimilatory periplasmic cytochrome c nitrite reductase* (ccNIR, *nrfH*); *epsilon hydroxylamine oxidoreductase* ( $\epsilon$ HAO, *haoA*); *octaheme nitrite reductase* (ONR); *octaheme tetrathionate reductase* (OTR); *molybdenum-iron* (MoFe, *nifHDK*), *iron-iron* (FeFe, *anfHGDK*) dan *vanadium-iron* (VFe, *vnfHGDK*) *nitrogenases*; *hydrazine hydrolase* (HDH, *hdh*); *hydrazine synthase* (HZS, *hzsCBA*); *ammonia monooxygenase* (AMO, *amoCAB*); *particulate methanomonooxygenase* (pMMO, *pmoBAC*); *cyanase* (CYN, *cynS*); dan *urease* (URE, *ureABC*). Hingga saat ini setidaknya sudah diketahui ada 14 jenis reaksi dalam siklus nitrogen yang dicirikan dengan keberadaan enzim-enzim tersebut sebagai berikut.

#### 1) Reduksi

- a)  $\text{NO}_3^- \rightarrow \text{NO}_2^-$ : enzim NAS (*assimilatory*), NAR, NAP, NXR (*dissimilatory*) pada nilai redoks: +5 hingga +3.
- b)  $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{N}_2\text{O}$ : enzim Cu-NiR, Cd<sub>1</sub>-NiR, pada nilai redoks: +3 hingga +2.
- c)  $\text{NO} \rightarrow \text{N}_2\text{O}$ : enzim cNOR, qNOR, Cu<sub>A</sub>NOR, HCP, P<sub>450</sub>NOR, pada nilai redoks: +2 hingga +1.

- d)  $N_2O \rightarrow N_2$ : enzim NOS, pada nilai redoks: +1 hingga 0.
  - e)  $N_2 \rightarrow NH_4$ : enzim MpFe, FeFe, VFe, pada nilai redoks: 0 hingga -3
  - f)  $NO_2 \rightarrow NH_4$ : enzim cNIR (*assimilatory*) ccNIR, εHAO, ONR, OTR (*dissimilatory*), pada nilai redoks: +3 hingga -3.
- 2) *Disproportionation* dan *comproportionation*
- a)  $NH_4 \rightarrow N_2H_4$ : enzim HZS, pada nilai redoks: -3 hingga -2.
  - b)  $N_2H_4 \rightarrow NO$ : enzim NO-D, pada nilai redoks: -2 hingga 0.
- 3) Oksidasi
- a)  $NH_4^- \rightarrow NH_2OH$ : enzim AMO, PMO, pada nilai redoks: -3 hingga -1.
  - b)  $NH_2OH \rightarrow NO$ : enzim HAO, HOX, pada nilai redoks: -1 hingga +2.
  - c)  $NO \rightarrow NO_2^-$ : enzim NOD, pada nilai redoks: +2 hingga +5.
  - d)  $NO \rightarrow NO_3^-$ : enzim NOD, pada nilai redoks: +2 hingga +5.
  - e)  $NO_2^- \rightarrow NO_3^-$ : enzim NXR, pada nilai redoks: +3 hingga +5.
- 4) Pembentukan bahan organik
- a)  $NH_4^- \rightarrow$  Organik N: CYN, URE, dll. Pada nilai redoks: -3.

Dari hasil-hasil studi terbaru tersebut diketahui bahwa walaupun, misalnya, spesies mikroflora yang mereduksi ataupun mengoksidasi nitrogen berbeda, selama enzim yang digunakan untuk mereduksi itu sama fungsinya, dapat dikatakan mereka adalah kelompok yang sama, misal: nitrifikasi ataupun denitrifikasi. Sebagai contoh, reduksi nitrat menjadi amonium ( $NO_3 \rightarrow NH_4$ ) di perairan sawah dilakukan oleh bakteri Archaea dari genus *Methanoperedens*, sedangkan pada perairan samudra dilakukan oleh bakteri Eubacteria dari kelas α-Proteobacteria, yaitu oleh genus *Pelagibacter* yang berbeda dalam taksonominya, tetapi keduanya disebut sebagai bakteri nitrifikasi.

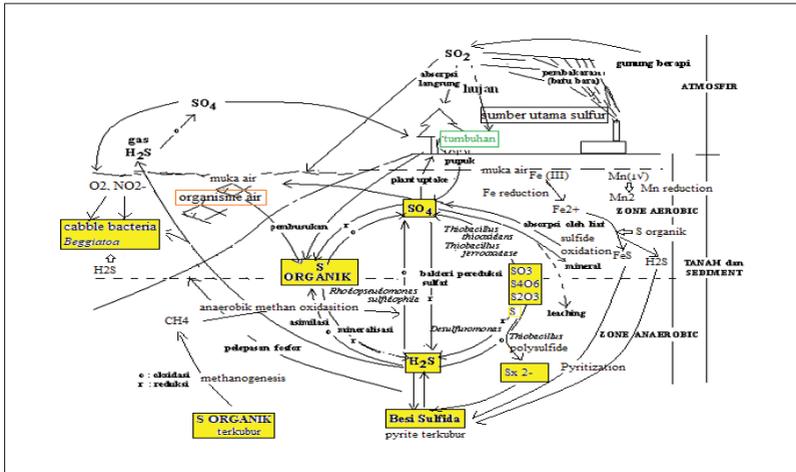
## B. Siklus Sulfur

Sama seperti nitrogen, siklus sulfur juga termasuk siklus yang kompleks, melalui jalur biologis, utamanya bakteri, kimia, udara, tanah, dan air. Selain karbon, nitrogen, hidrogen, dan oksigen, protein disusun pula oleh sulfur. Sulfur adalah komponen dari asam amino *cysteine* dan *methionine*, *ferredoxin*, dan kofaktor, seperti koenzim A (Singleton, 1997). Sulfur atau belerang umumnya dibutuhkan organisme tingkat tinggi dalam jumlah yang cukup besar, utamanya dalam menyusun asam amino tersebut. Sementara itu, bakteri menggunakan sulfur dan senyawanya tidak hanya sebagai unsur penyusun protein, tetapi juga sebagai donor elektron (pengganti oksigen) dalam *chemosintesis* sehingga sulfur juga dikelompokkan ke dalam makronutrien.

Di alam, sulfur paling banyak terdapat di laut dan samudra serta merupakan anion kedua yang paling banyak terdapat, baik dalam bentuk senyawa-senyawa organik maupun anorganik penyusun air laut, seperti kalium sulfat dan magnesium sulfat ataupun sebagai gas sulfur dari gunung api bawah laut (Gambar 7.2). Sementara itu, sulfat merupakan bentuk dari garam sulfur yang paling stabil. Dalam bentuk sulfida, yang merupakan hasil reduksi sulfat dalam keadaan anaerobik oleh bakteri *Desulfovibrio* ataupun bakteri pereduksi sulfat lainnya, bersama ion logam dapat membentuk senyawa logam sulfur, yang selanjutnya akan tenggelam dan menimbulkan lumpur kehitaman serta berbau telur busuk di dasar perairan yang terjadi pencemaran bahan organik. Pada perairan laut di dekat pantai yang kaya bahan organik, seperti pada perairan laut yang terdapat pohon mangrove yang rimbun ataupun pada lamun yang subur, unsur sulfur atau belerang yang ditunjukkan dengan konsentrasi sulfida atau  $H_2S$  ini sering terlihat lebih tinggi konsentrasinya dibandingkan lingkungan yang tanpa tumbuhan. Tumbuhan menyediakan bahan organik yang apabila terdekomposisi akan menghasilkan senyawa sulfur ataupun sulfur bebas dalam kondisi yang anaerobik. Ketersediaan bahan organik yang umum terjadi berlimpah pada lingkungan sekitar pantai, baik pada air maupun sedimen, akan menyebabkan bakteri sulfur juga

Buku ini tidak diperjualbelikan.

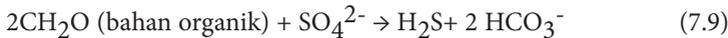
akan hadir dalam kepadatan yang tinggi. Studi dari Tuttle dan Jannasch (1972) menunjukkan bahwa pada isolat bakteri yang diperoleh dari air sekitar pantai dan lumpur, sedimennya menunjukkan bahwa bakteri yang memanfaatkan sulfur adalah yang paling dominan.



Sumber: Diadaptasi dari Jørgensen et al. (2019), Singleton (1997), dan Odum (1971)

**Gambar 7.2** Siklus Sulfur (S) dengan Bakteri yang Berperan di Dalamnya

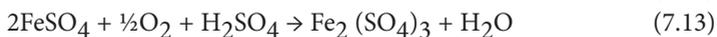
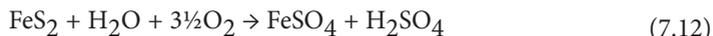
Contoh berikut ini adalah proses terbentuknya pirit yang merupakan sumber keasaman terpenting pada wilayah pertambangan ataupun delta sungai. Reaksinya menurut Boyd (1982) sebagai berikut.



Bahan organik yang terdapat di perairan akan bereaksi dengan ion sulfat untuk membentuk hidrogen sulfida, yaitu persamaan reaksi (7.9). Sementara itu, besi oksida yang memang selalu tersedia pada tanah yang bersifat asam akan bereaksi dengan hidrogen sulfida yang terbentuk pada persamaan reaksi (7.9) untuk membentuk besi sulfida pada persamaan reaksi (7.10). Besi sulfida akan bereaksi lanjutan

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dengan ion sulfur bebas untuk membentuk pirit yang digambarkan pada persamaan reaksi (7.11). Ketika pirit sudah terbentuk, yang dicirikan dengan terbentuknya lapisan berwarna kekaratan pada permukaan tanah atau air ataupun pada lapisan tanah, akan memungkinkan terjadinya sumber keasaman apabila teroksidasi dalam proses biologis melalui bakteri *Thiobacillus* dan bakteri pengoksidasi sulfur lainnya. Akibatnya adalah terbentuknya asam sulfat (H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub>) yang digambarkan dalam persamaan reaksi (7.12) hingga (7.14).



Di ekosistem darat, hidrogen sulfida (H<sub>2</sub>S) banyak tersedia di lingkungan dan biasanya tidak dimanfaatkan langsung karena sifat racunnya sehingga tumbuhan hijau dan beberapa bakteri mengasimilasi sulfur dalam bentuk sulfat (SO<sub>4</sub>), yang tersedia banyak di lingkungan baik dari hasil dekomposisi bahan organik mengandung protein (melalui proses oksidasi sulfur), proses pembakaran bahan bakar batu bara, ataupun juga dari aktivitas bumi seperti letusan gunung api. Sebelum disusun dalam senyawa organik pada sel, sulfat harus direduksi dulu menjadi *sulphite* oleh asimilasi reduksi sulfat, di mana oleh *sulphate adenosine transferase*, sulfat bereaksi dengan ATP untuk membentuk *adenosine 5'-phosphosulfate* (APS). Selanjutnya, ATP bereaksi dengan APS *kinase* untuk membentuk *3'-phosphoadenosine 5'-phosphosulfate* (PAPS). Enzim pereduksi PAPS akan menerima 2 elektron dari NADPH yang akan mereduksi sulfat menjadi *sulphite* (SO<sub>3</sub><sup>2-</sup>) (Kondo, 2005). Pada habitat yang stagnan dengan kondisi anaerobik, *sulphite* banyak terbentuk oleh respirasi sulfat, dan *sulphite* selanjutnya dapat dipergunakan sebagai elektron donor oleh bakteri *photosynthetic anaerobic*.

Walaupun pada umumnya sulfur dimanfaatkan organisme dalam bentuk sulfat ataupun sulfida, sulfur yang berbentuk unsur juga bisa dimanfaatkan langsung oleh *Sulfolobus* (Archaea), *Thiobacillus thiooxidans*, dan *T. ferrooxidans*. *Thiobacillus* dan *polythionates*

Buku ini tidak diperjualbelikan.

merupakan intermediat penting dalam *bacterial oxidation* dari pirit (*metal sulphides*; Singleton, 1997).

Secara keseluruhan, bakteri yang berperan dalam siklus sulfur dijelaskan oleh Kondo (2005) sebagai berikut.

- 1) Bakteri sulfur adalah golongan untuk semua bakteri yang mengoksidasi bentuk-bentuk reduksi dari sulfur dan dikelompokkan ke dalam dua golongan besar.
  - a) Bakteri *chemosintetic* tak berwarna pengoksidasi bentuk-bentuk reduksi dari sulfur anorganik untuk memperoleh energi. Bakteri yang tergolong kelompok ini adalah *Thiobacillus*, *Thiomicrospira*, *Beggiotta* dan lain-lain, yang dalam hidupnya memerlukan oksigen sebagai donor elektron (suasana aerobik) dan mengoksidasi bentuk-bentuk reduksi dari sulfur.
  - b) Bakteri *photosintetic* yang hidup dengan memanfaatkan elektron yang dihasilkan dari proses reduksi sulfur. Dalam proses ini tidak terbentuk oksigen, seperti yang telah dijelaskan dalam Bab III. Bakteri yang tergolong dalam kelompok ini adalah Chromatiaceae yang berwarna merah-cokelat, Chlorobiaceae yang berwarna hijau, Chloroflexaceae yang berwarna hijau dan bergerak dengan meluncur (*gliding*), dan lain-lain yang dalam suasana anaerobik mengoksidasi hasil reduksi senyawa sulfur dan menghasilkan produk akhir berupa ion sulfat ( $\text{SO}_4^{2-}$ ).
- 2) Bakteri pereduksi sulfat adalah bakteri yang dalam suasana anaerobik mereduksi sulfat untuk menjadi senyawa sulfida terdiri atas berbagai jenis, seperti Archaea (*Archaeoglobus*), Gram-negatif (*Desulfovibrio*, *Desulfobacter*, dan *Desulfococcus*), dan Gram-positif (*Desulfotomaculum*). Senyawa sulfur dalam bentuk sulfat, seperti yang telah dijelaskan di muka, akan mengalami reduksi oleh APS *reductase* untuk menjadi *sulphite* agar bisa digunakan dalam penyusunan asam amino dan lainnya. Setelah menjadi *sulphite*, dengan kerja dari enzim *sulphite reductase* yang menerima enam elektronnya, *sulphite* direduksi menjadi  $\text{S}^{2-}$ . Pada beberapa bakteri

pereduksi sulfat, proteinnya adalah hasil dari reduksi oksidasi *sulphite*. Sebaliknya, dalam bentuk sulfida ( $S^{2-}$ ), baik itu secara biologis melalui bakteri maupun secara kimia, akan dioksidasi menjadi sulfat. Pada perairan laut, ketidaklaziman juga telah ditemukan bahwa sulfida ( $H_2S$ ) juga dihasilkan oleh *methanogen* dan *methylotrophic methanogen* ini tidak begitu sensitif terhadap sulfida (Blotevogel et al., 1986). Sementara itu, pada sedimen, baik pada perairan laut dan tawar, di antara proses oksidasi tadi, akhirnya ini terungkap, terbentuk juga *thiosulphate* ( $S_2O_3^{2-}$ ) yang tidak terdeteksi pada air permukaan (*surface water*) dan hanya terdeteksi pada lapisan bawah *thermocline*. Fluktuasi konsentrasi sulfat terlihat berbanding searah dengan konsentrasi *thiosulphate* dan sangat dipengaruhi oleh kedalaman perairan, yang memberikan kemungkinan besar bahwa kedua bentuk dari senyawa sulfat ini adalah berhubungan sangat erat (Kondo et al., 2000). Sekaligus dengan penemuan ini, ditemukan juga bakteri terbaru, yaitu *Desulfovibrio sulfodismutans*, *Desulfocapsa thiozymogens*, dan lain-lain, yang mereduksi  $S_2O_3^{2-}$  menjadi  $S^{2-}$  ataupun  $SO_4^{2-}$ . Dalam siklus sulfur memang terlihat bahwa *thiosulphate* konsentrasinya jauh lebih kecil dibandingkan konsentrasi  $S^{2-}$  ataupun  $SO_4^{2-}$ , tetapi karena dia merupakan produk *tengah* dalam oksidasi sulfat, bakteri yang berperan dalam hal ini juga dapat dianggap penting dalam sistem ekologi.

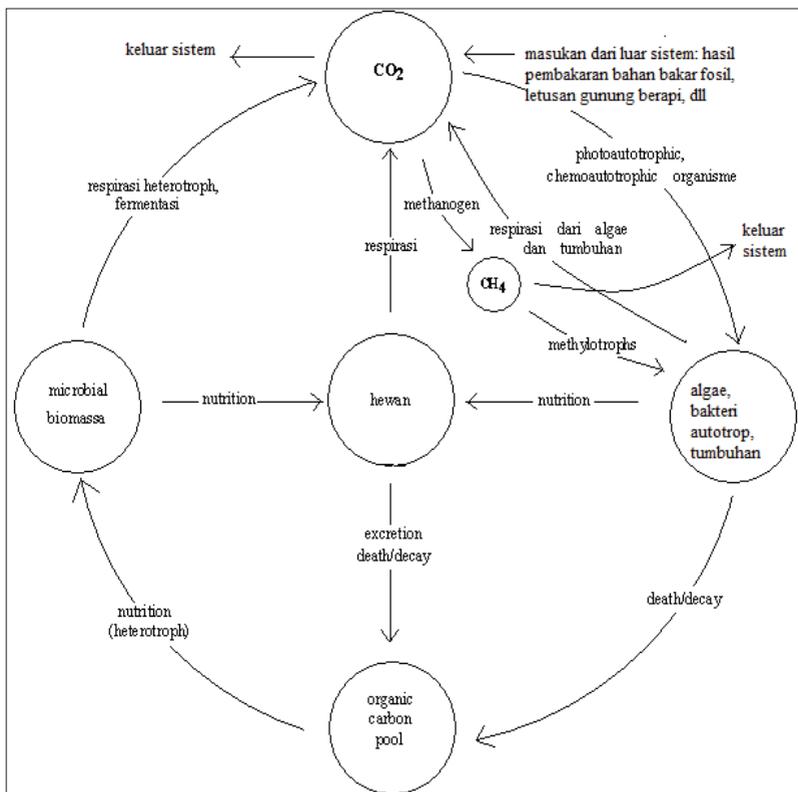
### C. Siklus Karbon

Dalam siklus nitrogen dan sulfur yang terdahulu, kita telah mengetahui bahwa hanya beberapa bakteri atau bakteri jenis tertentu saja yang berperan penting dalam siklus tersebut. Hal ini berbeda dengan siklus karbon yang meliputi semua jenis bakteri, baik sebagai autotrof maupun heterotrof jika dilihat dari sumber karbon ataukah melakukan *photosynthetic* atau *chemosynthetic* jika dilihat dari sumber energinya. Proses-proses yang bersangkutan paut dan jenis-jenis metabolisme ini telah kita bicarakan pada Bab III dan dapat ditarik kesimpulan bahwa siklus karbon pada Gambar 7.3 adalah suatu siklus yang umum jika

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dilihat dari bakteri yang berperan di dalamnya, kecuali dalam proses pembentukan metana yang dipelajari terutama oleh domain Archaea.

Cyanobacteria yang melakukan *photosynthetic*, secara ringkas, akan membentuk glukosa dan produk sampingan oksigen ( $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2$ ), sedangkan bakteri dengan *photosynthetic* sulfur sebagai elektron donor, juga akan dihasilkan glukosa tetapi produk sampingan berupa sulfur ( $6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{S} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{S}_2$ ). Sebaliknya, proses respirasi dengan glukosa sebagai substrat justru akan menghasilkan karbon dioksida dan air ( $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{O}_2 \rightarrow 6\text{CO}_2 + 6\text{H}_2\text{O}$ ).

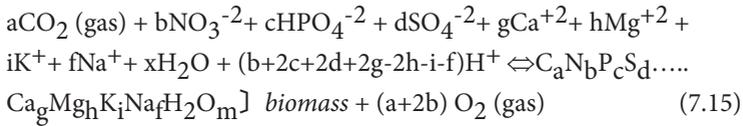


Sumber: Abatenh et al. (2018), Singleton (1997)

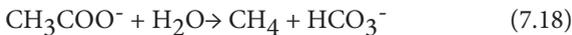
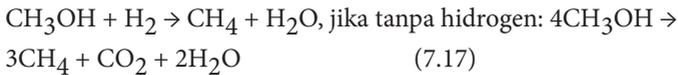
**Gambar 7.3** Siklus karbon (C) di alam.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Proses pembentukan (asimilasi) dan penguraian (respirasi) dari biomassa menurut Stumm dan Schnoor (1995) dapat digambarkan sebagai sebuah persamaan stoikiometri sebagai berikut.



Di lingkungan yang tidak mengandung oksigen (anaerobik), seperti pada usus hewan mamalia ataupun serangga, sedimen dasar perairan, dan rawa, gas karbon dioksida pada persamaan reaksi (7.16), asetat pada persamaan reaksi (7.18), dan alkohol (metanol) pada persamaan reaksi (7.17) yang berasal dari respirasi heterotrof dan fermentasi *aerogenic* dari bakteri dapat dimanfaatkan oleh jenis Archaea metanogen untuk membentuk gas metana (CH<sub>4</sub>). Dalam lingkungan ini gas hidrogen sebagai donor elektron utama yang berenergi tinggi juga tersedia dalam jumlah melimpah. Reaksinya sebagai berikut.



Metabolisme oleh metanogen dengan mengonversi substrat (karbon dioksida, metanol, asetat) seperti pada reaksi (7.16) hingga (7.18) merupakan suatu proses yang sangat efisien dalam memperoleh energi dari mulai proses oksidasi hingga sintesis ATP hingga mencapai 100%. Reaksi pembentukan metana memerlukan beberapa enzim dan koenzim, seperti enzim yang mengandung *methanofuran* (*methanofuran-containing enzyme*), *methanopterin*, koenzim F420 yang merupakan turunan dari flavin, koenzim M, koenzim B, enzim *heterodisulfide reductase* (untuk substrat karbon dioksida), protein yang mengandung *corrinoid* (suatu koenzim yang mengandung kobalt dan berstruktur seperti *porphyrin*), dan selanjutnya koenzim

Buku ini tidak diperjualbelikan.

M seperti proses untuk karbon dioksida (untuk substrat metanol). Namun, jika gas hidrogen tidak tersedia, proses menjadi kebalikan dari *methanogenesis*. Sementara itu, untuk *acetate substrate*, *acetate* diaktifkan dengan penambahan koenzim A membentuk *acetyl-CoA*. Gugus metil dari *acetyl-CoA* selanjutnya didonorkan ke protein mengandung *corrinoid* dan kemudian ke langkah akhir dari metanogenesis. Gugus karbonil dioksidasi menjadi karbon dioksida dan elektron yang dihasilkan disumbangkan ke *methyl reductase system* (University of Wisconsin-Madison Department of Bacteriology, 2008). Terbentuknya metana merupakan masalah penting efek rumah kaca (*green house effect*) yang menyebabkan pemanasan global.

## BAB VIII

# BAKTERI DALAM EKOSISTEM PERAIRAN

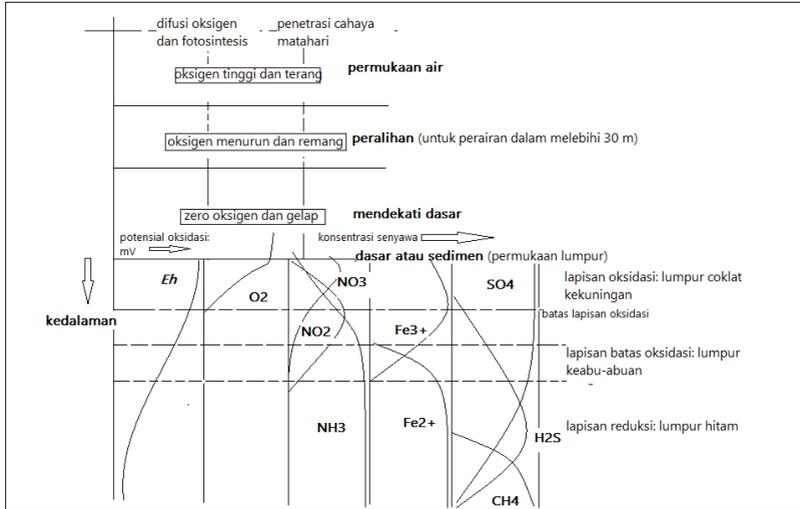
Bakteri, baik sebagai produser maupun sebagai dekomposer, adalah bagian vital dalam ekosistem perairan. Beberapa perairan yang semula tanpa ada kehidupan, umumnya, akan dimulai dengan keberadaan bakteri Cyanobacteria, baik hidup secara planktonik maupun kemudian membentuk biofilm, yang selanjutnya kehidupan itu akan berkembang dengan cara “mengundang” organisme lain untuk datang dan menetap di perairan tersebut karena sudah ada Cyanobacteria yang menjadi produser primernya. Persebaran bakteri tidak hanya terdapat di permukaan air, tetapi juga di kolom air, dan bahkan pada sedimen, atau bersimbiosis pada suatu inang.

Pada kolom air yang dalam yang membuat cahaya matahari terbatas penetrasinya, mikroflora yang berkembang adalah utamanya bakteri anaerobik yang melakukan fermentasi tanpa bantuan cahaya ataupun oksigen, tetapi dengan memanfaatkan unsur dan senyawa seperti nitrogen, besi, sulfur, atau senyawa lainnya, seperti pada Gambar 8.1. Pada perairan yang tercemar ataupun perairan yang

Buku ini tidak diperjualbelikan.

miskin akan unsur hara atau nutrisi, merupakan suatu hal yang lumrah jika organisme yang menghuni di dalamnya sedikit ragam serta populasinya.

Namun, tidak demikian pada perairan yang subur di mana sangat banyak organisme yang menjadikannya habitat yang baik. Beragam organisme ini dapat dikelompokkan ke dalam berbagai kategori, bisa berdasarkan jenis, ukuran, cara hidup, ataupun habitat di mana organisme itu mengambil tempat di ekosistem perairan sehingga pengelompokan organisme di perairan sepertinya sama kompleksnya dengan organisme yang berada di daratan. Berdasarkan jenisnya, kita bisa mengelompokkan organisme perairan ke dalam tumbuhan tingkat tinggi, tumbuhan tingkat rendah, vertebrata dan avertebrata, ikan, krustasea, reptil, dan lain-lain. Berdasarkan ukuran, kita bisa membedakan organisme yang tak kasatmata (mikroorganisme) dan yang terlihat mata (makroorganisme). Berdasarkan kedudukannya dalam piramida makanan di perairan, organisme perairan dapat dikelompokkan menjadi fitoplankton, zooplankton, konsumen tingkat pertama dan seterusnya hingga konsumen puncak piramida makanan. Berdasarkan cara memperoleh makanan, organisme ini dapat dikelompokkan ke dalam produser dan konsumen (predator, parasit, dan dekomposer), serta berdasarkan habitat, dapat dikelompokkan dalam kelompok ikan air tawar, udang air payau, ataupun ikan laut. Beragam jenis pengelompokan itu tujuannya adalah memudahkan kita dalam menilai seberapa besar kesamaan biologis, bahkan fisiologis yang akan mempermudah dalam pengelolaan, pemanfaatan, ataupun penanganan suatu jenis organisme.



Keterangan: Bakteri aerobik dan anaerobik fakultatif akan tinggi kepadatannya di wilayah terang cahaya dan tinggi oksigen terlarut. Pada wilayah peralihan, bakteri aerobik makin sedikit, tetapi terjadi peningkatan kepadatan untuk bakteri fakultatif anaerobik dan anaerobik obligat. Sementara itu, pada wilayah mendekati dasar dan di wilayah lumpur dasar perairan, bakteri anaerobik, baik fakultatif maupun obligat, adalah yang sangat dominan dengan memanfaatkan senyawa nitrogen, besi, karbon, dan sulfur.

Sumber: Dimodifikasi dari Ryuichi (1997)

**Gambar 8.1** Kondisi Persebaran Bakteri Berdasarkan Oksigen dan Penetrasi Cahaya Matahari

Sama seperti di daratan, di perairan juga dikenal organisme dalam dua kelompok besar, yaitu tumbuhan (flora) dan hewan (fauna). Walaupun berada di antara kelompok besar hewan dan tumbuhan, terdapat juga organisme yang dapat bersifat seperti keduanya, contohnya *Mesodinium chamaeleon* dari jenis ciliata (hewan) laut yang dapat berbentuk sebagai tumbuhan apabila ada cahaya matahari untuk berfotosintesis (*autotrophic photosynthetic*) dari klorofil tumbuhan yang dimakannya. Persebaran flora dan fauna di perairan sangat ditentukan oleh zona di mana dia hidup dengan ketersediaan oksigen dan cahaya matahari sebagai faktor pembatasnya (Gambar 8.1).

Semenjak di sekolah dasar kita telah diajarkan bahwa tumbuhan terbagi ke dalam tumbuhan tingkat tinggi (*seed plant*) yang dicirikan dengan adanya batang, akar, bunga, dan daun sejati serta tumbuhan tingkat rendah yang tidak memiliki salah satu atau beberapa ciri dari tumbuhan tingkat tinggi yang bisa dilihat secara visual, seperti batang, akar, ataupun daun. Tumbuhan tingkat tinggi, terbagi ke dalam dua kelompok atau grup yang biasa kita kenal sehari-hari, yaitu Angiospermae (tumbuhan biji tertutup) yang hampir di sekeliling kita terdapat tumbuhan kelompok ini, seperti pisang, rambutan, kacang, bunga-bunga, dan Gymnospermae (tumbuhan biji terbuka) yang agak jarang ditemukan secara umum hidup di sekitar kita, seperti cemara, pinus yang hanya umum di taman, ataupun melinjo yang umum di lahan perkebunan rakyat.

Pada lingkungan perairan hampir tidak ditemukan adanya tumbuhan biji terbuka (Gymnospermae, walaupun ada hanyalah yang dapat toleran dengan keadaan banjir atau genangan, seperti pada perairan rawa, ataupun hidup hanya pada tepi perairan yang cukup banyak mengandung air pada tanahnya. Begitu jarang ditemukannya tumbuhan Gymnospermae ini karena memang persentase Gymnospermae yang hidrofilik (suka air) hanya sebesar 18% dari seluruh tumbuhan Gymnospermae yang kita kenal. Selebihnya, sebanyak 82% tidak menyukai air atau hidrofobik (Kolzowski et al., 2015).

Pada lingkungan perairan, tumbuhan yang dapat hidup mulai dari genangan hingga di kolom air tergolong ke dalam Angiospermae, seperti di perairan tawar ada teratai, *lemna*, ataupun keladi, sedangkan di perairan laut ada lamun. Oleh karena itu, hampir di semua perairan di permukaan bumi ini hanya tumbuhan tingkat rendah, seperti ganggang (Algae) dan lumut (Bryophyta), serta paku-pakuan (Pteridophyta), yang mendominasi. Tumbuhan tingkat rendah seperti ini dapat ditemukan hampir di semua habitat perairan selama dapat dicapai cahaya matahari walaupun media airnya begitu ekstrem, seperti pH yang asam ataupun suhu yang cukup tinggi. Contohnya, pada danau-danau di wilayah rawa asam dan danau-danau yang kaya

kandungan belerang atau sulfur yang terdapat di lingkungan gunung berapi.

Pada kebanyakan perairan, baik perairan tawar maupun laut, komponen utama organismenya bukanlah organisme yang berukuran besar dan bisa dilihat secara visual, melainkan justru organisme yang berukuran kecil (mikroorganisme) yang terdiri dari fitoplankton dan zooplankton yang tersusun dari bakteri, virus, jamur, alga renik, larva krustasea, larva ikan, ciliata, dan organisme berukuran mikro lainnya yang umumnya tidak bisa langsung terlihat secara visual terkecuali pada saat-saat tertentu seperti dalam keadaan *blooming* atau berlimpah ruah. Mikroorganisme ini memegang peranan yang sangat penting karena merupakan fondasi dasar dari piramida makanan untuk menunjang puncak piramida yang dihuni oleh hewan-hewan predator terkuat, seperti hiu, lumba-lumba, dan paus.

Secara umum, mikroorganisme di laut ataupun bahkan di perairan tawar yang hidup bebas di permukaan air dikelompokkan seperti yang dilakukan oleh Gessler (2003), yang mengelompokkan organisme perairan ke dalam kelompok-kelompok sebagai berikut.

- 1) Pikoplankton dengan ukuran  $<2 \mu\text{m}$ , utamanya diisi oleh bakteri dan virus. Dari grup bakteri, Pernthaler dan Amann (2005) menyebutkan bahwa *Crenarchaeota* dan *Euryarchaeota* yang merupakan anggota bakteri Archaea belum bisa dikultur adalah merupakan mayor pikoplankton di laut.
- 2) Nanoplankton, dengan ukuran  $2\text{--}20 \mu\text{m}$ , utamanya diisi oleh bakteri, khamir, dan sel istirahat (*cyst*) dan spora dari bakteri atau khamir ini.
- 3) Mikroplankton, dengan ukuran  $20\text{--}200 \mu\text{m}$ , utamanya diisi oleh fitoplankton besar dan zooplankton kecil berupa ganggang renik ataupun larva-larva udang atau ikan yang baru menetas.
- 4) Makroplankton, dengan ukuran  $200\text{--}2000 \mu\text{m}$ , yang diisi oleh zooplankton besar terdiri dari larva ikan, krustasea, dan avertebrata lain.
- 5) Megaplankton, dengan ukuran  $>2 \text{mm}$ , misalnya ubur-ubur.

Jenis dan kepadatan bakteri dalam beberapa ekosistem perairan, seperti tambak, kolam, delta, sungai, dan laut, jelas akan terdapat perbedaan walaupun pada beberapa hal perbedaan itu tidaklah begitu nyata. Misalnya, genus *Aeromonas* biasanya lebih dominan di air tawar, sedangkan genus *Vibrio* biasanya ada di tingkat kedua yang terbanyak. Sementara itu, pada perairan air laut, sebaliknya yang terjadi, *Vibrio* yang lebih dominan dibanding *Aeromonas*. Pengelompokan bakteri atau mikroflora berdasarkan habitat memang merupakan problem tersendiri karena berdasarkan pada keanekaragaman gen yang ditunjukkan pada rantai 16S RNA sering kali pada kelompok-kelompok bakteri dengan keragaman gen yang mirip terdapat juga bakteri yang sebenarnya berasal dari habitat berbeda. Hal ini karena mereka merupakan spesies dan *strain* yang berasal dari nenek moyang yang sama atau biasa disebut sebagai *clade* bakteri di perairan. Sebagai contoh, *clade* dari  $\alpha$ -Proteobacteria dan amonia pengoksidasi  $\beta$ -Proteobacteria yang hidup di perairan tawar dan perairan laut dapat dipisahkan, tetapi pada kenyataannya masih banyak terdapat kelompok/kluster gen atau OTUS yang terdapat di air tawar sekaligus juga di perairan laut. Begitu juga anggota dari kelompok yang sangat beragam *Cytophaga/Flexibacter/Flavobacterium* yang umum terdapat di wilayah *coastal* dan *offshore* di habitat laut, tetapi mereka juga terdapat di danau dan rawa, baik dalam bentuk planktonik sel tunggal maupun sebagai biofilm dan mikroflora benthik pada sedimen (Pernthaler & Amann, 2005).

Kehadiran bakteri memang merupakan hal yang sangat penting di suatu perairan, tak hanya di perairan yang umum terdapat di belahan tropis Bumi, tetapi juga di kutub Bumi yang sangat dingin dan beku. Sepanjang tahun, bakteri ini berperan penting bagi ketersediaan nutrisi bagi jenis lumut ataupun produser mikro lainnya. Bakteri denitrifikasi yang menguraikan nitrat atau nitrit menjadi gas nitrogen (telah dijelaskan pada Bab VI mengenai siklus nitrogen) merupakan faktor penting untuk mencegah terjadinya peracunan senyawa nitrogen dalam lingkungan perairan danau di Kutub Selatan (Antarktika), yang sekaligus juga menunjukkan bahwa bakteri-bakteri

ini memanfaatkan senyawa nitrogen sebagai sumber elektron dalam proses metabolisme secara fermentasi (Ward & Priscu, 1997). Begitu juga dengan produksi sangat berlimpah dari udang kril di wilayah ini. Siklus hidupnya yang pendek akan menyebabkan kemungkinan terbentuknya penumpukan kitin atau senyawa kitin di dasar perairan. Dekomposisi senyawa kitin juga mengikut pada siklus karbon seperti yang telah dijelaskan pada Bab VII, di mana bakteri yang mampu bertahan pada tekanan tinggi dan suhu rendah melakukan perombakan senyawa kitin yang selalu tersisa pada akhir dekomposisi bagian tubuh lunak dari kril. Dapat dibayangkan apabila senyawa kitin yang luar biasa dalam volume ini tidak diuraikan oleh bakteri, lautan Antarktika akan penuh dengan sampah organik kitin (Helmke & Weyland, 1986). Glöckner et al. (1999) dengan menggunakan metode *fluorescent in situ hybridization* (FISH) telah membandingkan bakterioplankton yang hidup di samudra dan laut (North Sea, Baltic Sea, Pacific Ocean, Antarctic Ocean) terhadap bakterioplankton yang hidup di danau (Lake Gossenköllesee, Lake Lago di Cadagno, Lake Grosser Ostersee, Lake Baikal). Dari hasil studi diperoleh perbedaan pada komposisi bakterioplankton di berbagai kedalaman air di mana Eubacteria memiliki komposisi sekitar 46%–61% di danau, sedangkan di laut dan samudra komposisinya adalah 39%–96%. Hal ini berarti bahwa di perairan laut, bakteri yang sesungguhnya (Eubacteria) memegang proporsi yang lebih besar dan pada kelompok Eubacteria ini komposisi  $\beta$ -Proteobacteria adalah yang utama. Walaupun demikian, dari hasil studi ini terlihat bahwa komposisi bakteri (Eubacteria dan Archaea) yang tidak diketahui spesies, *strain*, ataupun grup taksonominya lebih mendominasi pada dua jenis habitat ini.

Jika dibandingkan wilayah daratan, apalagi bakteri-bakteri yang terdapat pada manusia, bakteri yang menghuni di perairan belum diketahui sebanyak yang berada di daratan. Hal ini kemungkinan disebabkan oleh dua alasan sebagai berikut.

- 1) Populasi dan jenis bakteri yang hidup di laut mungkin banyak sekali jika mengingat begitu luasnya perairan laut sehingga *database* DNA/16S RNA yang utamanya diperoleh dari bakteri

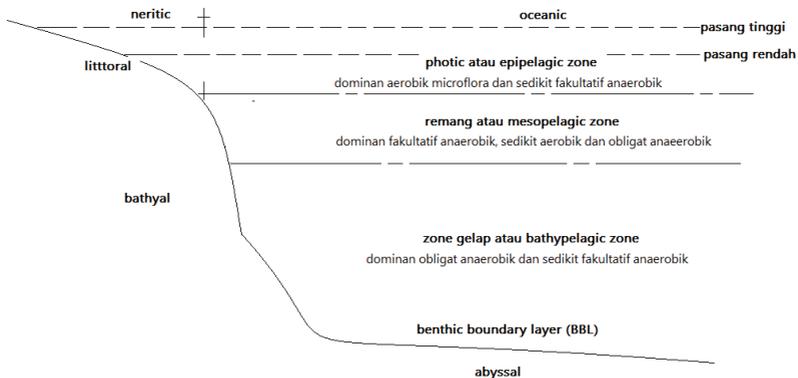
yang ada di daratan dan sebagian kecil lainnya dari perairan yang bisa dijadikan sebagai pembanding pun belum cukup tersedia. Begitu juga apabila dilakukan teknik kultur pada media buatan. Teknik ini akan mengalami kesulitan untuk menumbuhkan dan mengidentifikasinya mengingat komposisi nutrisi serta kondisi fisik kimia ataupun biologis di laut adalah hal yang rumit.

- 2) Kemanfaatannya ataupun kemungkinan penyebab penyakit bagi kehidupan manusia juga belum diketahui sehingga kurang menimbulkan keinginan besar untuk mengeksplorasi.

Walaupun demikian, dalam buku ini akan dijelaskan tentang bakteri-bakteri yang mendiami beragam perairan tersebut.

## A. Lingkungan Laut

Secara umum, habitat di perairan laut dibagi berdasarkan bentuk daratan atau paparan benua (*littoral* [litoral, atau disebut juga pantai], *bathyal* [batial, atau disebut juga *continental shelf*], dan *abyssal* [abisal, atau dasar]), jauh tidaknya dari pantai (sekitar pantai [*neritic*, neritik] dan laut lepas [*oceanic*]), ataupun berdasarkan kepada penetrasi cahaya matahari (zona terang matahari [*epipelagic zone*], zona remang [*mesopelagic zone*], dan zona gelap dasar samudra [*bathypelagic zone*]) seperti pada Gambar 8.2.



**Gambar 8.2** Skema sederhana zonasi di perairan laut dan hubungannya dengan persebaran bakteri.

Keberadaan bakteri di perairan laut memang lebih banyak tersebar mulai permukaan air laut hingga di dekat permukaan dan bersifat planktonik bergabung dengan organisme mikro lainnya untuk menjadi produsen dan sekaligus juga dekomposer yang penting di perairan laut. Pada wilayah pantai atau litoral, bakteri tidak hanya planktonik (bersifat sebagai plankton), tetapi juga membentuk biofilm pada permukaan benda yang tenggelam ataupun bersimbiosis dengan suatu inang sehingga bisa ikut bergerak bersama inang di luasan permukaan perairan dan di kolom air. Oksigen merupakan kebutuhan penting bagi organisme untuk melakukan respirasi di permukaan laut, yang bisa diperoleh dari bakteri fotosintesis, seperti Cyanobacteria, Algae, ataupun tumbuhan planktonik Eukaryotik, serta difusi langsung dari udara atau atmosfer.

### **1. Sekilas tentang Sejarah Studi mengenai Bakteri di Laut**

Sejak bakteri diketahui keberadaannya, para ahli mikrobiologi masih mempertentangkan apakah bakteri yang hadir di laut merupakan organisme yang sesungguhnya hidup dan berkembang biak di laut atautkah hanya merupakan bakteri daratan yang terbawa ke laut dan selanjutnya mampu beradaptasi untuk bertahan hidup di laut. Dari sekitar 1.550 spesies bakteri yang terdapat pada daftar dalam kunci determinasi *bacteria* seperti pada Bergey's Manual, memang hanya 12% yang berasal dari laut (Scholes & Shewan, 1964). Bahkan tidak sedikit ahli yang ekstrem beranggapan bahwa hampir tidak terdapat lagi bakteri pada bagian laut yang sudah sangat jauh dari daratan (Goldman & Horne, 1983). Namun, dengan mengingat bahwa kehidupan berasal dari laut yang berevolusi ke daratan, kemungkinan demikian juga yang terjadi pada bakteri sehingga beberapa spesies ataupun *strain* saja yang membedakannya dengan bakteri daratan (Scholes & Shewan, 1964). Makin meningkatnya kesadaran akan peranan pentingnya mikrob dalam ekosistem laut menyebabkan bakteri yang merupakan bagian dari mikroorganisme di laut juga menjadi perhatian pada 15–20 tahun belakangan ini. Dari peranan penting bakteri sendiri, bakteri dapat diperhitungkan sebagai pengikat sekitar 50% karbon yang terdapat di laut, yang berkorelasi secara positif

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dengan produksi fitoplankton, pengayaan hara (*eutrophication*), dan juga memengaruhi temperatur laut. Selain utamanya dimakan oleh zooplankton, sekitar 2%–16% dari jumlah total bakteri di laut juga diinfeksi oleh virus “pemakan” bakteri atau bakteriofag—pemakan disini bukan dalam arti harfiah seperti sapi memakan rumput, tetapi ada kejadian di mana virus mengambil material genetik rantai DNA atau RNA dari bakteri untuk menyusun material genetiknya sendiri, yang berakibat bakteri mengalami kematian akibat lisis atau terurai dinding selnya agar virus bisa bebas keluar—dan merupakan penyebab 8%–26% kematian bakteri yang akibat lisis dari sel bakteri ini menjadi satu penyumbang penting *dissolved organic carbon* (DOC) di laut (Gessler, 2003).

Sebagai dekomposer, kemampuan bakteri dalam mineralisasi bahan organik sangat tergantung kepada kondisi lingkungannya. Kualitas biologi, fisika, dan kimia perairan di laut akan memengaruhi sekali kehidupan bakterinya. Cooper dan Morita (1972) memperlihatkan bahwa bakteri laut *Vibrio marinus* akan menurun kemampuannya dalam memineralisasi protein apabila suhu perairan laut menurun dari 25°C dan kadar garam (salinitas) di bawah 25%. Bahkan, beberapa bakteri yang hidup di laut mampu bertahan hidup dengan nutrisi yang sangat rendah atau bahkan tidak ada. Bakteri *Aeromonas salmonicida* yang menjadi penyebab penyakit bagi ikan diketahui mampu hidup dalam kelaparan nutrisi selama enam bulan pada suhu 15°C dan kembali hidup apabila ada nutrisi lagi (Husevåg, 1994).

Cukup beralasan mengapa pada bakteri-bakteri dari sampel air laut tidak dapat diisolasi seluruhnya dalam kondisi laboratoris. Hal ini karena tidak hanya kelengkapan jenis dari nutrisi dan kecukupan kondisi lingkungannya saja yang harus diperhatikan, tetapi juga konsentrasi ataupun derajat ketersediaan dari faktor lingkungan juga merupakan faktor yang sangat penting dalam mengisolasi *strain-strain* bakteri dari laut.

Bakteri di laut juga sepertinya mudah sekali untuk membentuk biofilm, yang dalam beberapa pustaka sering juga disebut sebagai *peryphyton* ataupun *mycophytobenthos*. Bakteri tumbuh menjadi

*swarming* dan membentuk biofilm, yang selanjutnya akan mengandung organisme yang lebih besar seperti ciliata, krustasea, dan puncaknya terjadi *biofouling* pada permukaan benda-benda yang tenggelam di dalam air laut (de Carvalho, 2018).

## 2. Keanekaragaman Bakteri

Masih terbatasnya teknologi dalam menganalisis bakteri yang hadir di laut dan samudra pada tahun 1970-an menyebabkan sangat sedikit informasi yang diperoleh mengenai jenis ataupun kepadatan bakteri di laut. Akibat dari ini, muncul dugaan keliru bahwa jenis dan jumlah bakteri di laut lebih sedikit dibanding habitat yang lain. Penelitian-penelitian pada tahun 1962 oleh Simidu dan Aiso di Teluk Kamogawa, Jepang, dan di Laut Utara Aberdeen oleh Anderson menunjukkan bahwa terdapat perbedaan luas dari masing-masing sampel yang teramati.

Simidu dan Aiso menemukan bahwa pada air laut komposisi Eubacteria yang hadir: *Vibrio* spp. sebesar 37,3%, *Pseudomonas* spp. 29,8%, *Achromobacter* spp. sebesar 21,3%, *Aeromonas* spp. sebesar 0,4%, *Photobacterium* spp. sebesar 0,4%, *Flavobacterium* spp. 2,1%, *Bacillus* spp. sebesar 5,5%, *Micrococcus* spp. sebesar 0,4%, Coryneforms 0,4%, dan lain-lain sebesar 2,3%. Sementara itu, hasil penelitian Anderson menunjukkan hal yang berbeda, yaitu komposisi utama adalah *Micrococcus* spp. sebesar 31%, *Achromobacter* spp. sebesar 22%, Coryneforms sebesar 12%, *Pseudomonas* spp. 10%, *Flavobacterium-Cytophaga* spp. sebesar 7,5%, *Vibrio* spp. sebesar 5,5%, dan lain-lain sebesar 12% (Scholes & Shewan, 1964).

Beberapa sampel telah diambil di beberapa perairan dunia untuk mengetahui kepadatan dan komposisi jenis bakteri. Harap diingat bahwa bakteri yang terdeteksi ini adalah bakteri yang dapat dikultur di atas media agar sehingga sebenarnya tidak mencerminkan keadaan sesungguhnya yang lebih kompleks dengan kenyataan bahwa banyak jenis-jenis bakteri yang belum bisa dikultur. Data-data komposisi bakteri di laut yang dirangkum oleh Sugita (1998) dapat diringkas ke dalam Tabel 8.1.



Keterangan: Filamen yang berwarna gelap dalam foto ini adalah filamen yang umum ditemukan di laut, tetapi belum teridentifikasi. Sementara itu, sel yang berwarna merah muda dan berukuran besar adalah *Chromatium*, suatu jenis bakteri sulfur ungu, dan yang hijau adalah *Cyanobacteria*. Struktur berbentuk kurva pada posisi jam 2 adalah sebuah diatom (*Nitzschia*) dari Eukariota fotosintesis.

Sumber: UN Atlas of the Oceans (t.t.)

**Gambar 8.3** Keanekaragaman bakteri di laut yang difoto dengan kamera beresolusi tinggi oleh Microscope pada tahun 2008.

**Tabel 8.1** Kepadatan dan Komposisi Bakteri Aerobik Terkultur Laut dan Samudra

Laut	Kepadatan (log CFU/ mL)	Komposisi (%)							
		Aci*	Bac	Cor	Fla	Mic	Pse	Vib	Lain-lain
Laut Bering	0,8–2,8	11,0	0,0	0,0	2,0	0,0	87,0**	0,0	0,0
Teluk Tokyo	3,8–6,8	33,2	0,0	0,0	11,2	0,0	13,7	37,8	4,1
Long Island Sound	3–4,5	28,6	0,1	0,0	23,5	0,3	40,6	4,9	1,6
East Johore Strait	3–5,32	0,0	0,0	1,8	25,0	3,6	28,5	12,5	28,6
Laut Cina Selatan	0,5–1,8	11,1	1,5	1,0	4,8	4,2	28,6	32,3	16,5

Keterangan:

\*Aci (*Acinetobacter-Moraxella* Group atau *Achromobacter*), Bac (*Bacillus*), Cor (*Coryneforms*), Fla (*Flavobacterium-Cytophaga* Group), Mic (*Micrococcus*), Pse (*Pseudomonas-Alteromonas* Group, yang termasuk juga *Alcaligenes*), Vib (*Vibrio-Aeromonas* Group).

\*\* Angka yang dimerahkan menunjukkan grup dominan.

Sumber: Dimodifikasi dari Sugita (1998)

Jenis-jenis bakteri terkultur yang terdapat di laut, kebanyakan adalah bakteri aerobik Gram-negatif berbentuk batang, yang dalam hal ini adalah *Vibrio*, *Pseudomonas-Alteromonas Group* (termasuk *Alcaligenes*), *Flavobacterium-Cytophaga Group*, serta *Acinetobacter-Moraxella Group*. Sementara itu, dari grup Gram-positif aerobik ialah *Bacillus*, *Micrococcus*, *Staphylococcus*, serta anaerobik fakultatif: *Clostridium* dan *Bacteroidaceae*.

Bakteri yang terdeteksi dengan metode kultur di atas media agar adalah bakteri yang terambil di dalam kolom air dan hidup bebas (*free living*) yang sebagian besar termasuk bersifat platonik (bakterioplankton). Penelitian lebih lanjut terkait bakterioplankton oleh Giovannoni et al. (1990) menggunakan metode *nucleic acid hybridization probes* pada 16S rRNA menunjukkan bahwa komposisi mikroorganisme pada air Laut Sargasso, Ferry Reach, Key Biscayne, dan Yaquina Head terdiri dari Eubacteria dengan persentase 66%–85% lebih dan Eubacteria ini kelihatannya sangat berbeda dengan Eubacteria dari filum  $\gamma$ -purple, seperti *Oceanospirillum*, *Vibrio*, *Photobacterium*, dan *Alteromonas* yang merupakan bakteri heterotrof yang sudah biasa dikultur. Berdasarkan kolom airnya, hasil analisis 16S rRNA menunjukkan bahwa bakteri yang terdapat di laut umumnya adalah bakteri dari grup  $\alpha$ -Proteobacteria yang bisa mencapai kepadatan melebihi 50%. Sementara itu, spesies dari *Roseobacter* sp. sepertinya merupakan bakteri yang umum terdapat di wilayah pantai (*coastal*) dan lepas pantai (*offshore*) (Pernthaler & Amann, 2005). Pendapat serupa juga disampaikan oleh Angelova et al. (2019) yang menyebutkan bahwa penyusun utama bakteri di perairan laut sekitar Teluk Bengal, India, utamanya adalah Proteobacteria, Marinimicrobia (SAR406), Bacteroidetes, dan Actinobacteria (Actinomarina). Cyanaobacteria yang berfotosintesis akan berkurang kepadatannya dengan cepat (sekitar 30%) dengan makin dalamnya air. Sebaliknya dengan Marinimicrobia yang justru makin meningkat kepadatannya dari 5% di permukaan menjadi 7%–13% dengan makin meningkatnya kedalaman air laut. Begitu juga dengan Proteobacteria yang juga meningkat hingga 36%–43% seiring kedalaman air, tetapi dengan perubahan pada grupnya, yaitu  $\gamma$ -Proteobacteria 5%–9% dan  $\delta$ -Proteobacteria

Buku ini tidak diperjualbelikan.

2%–8%, sedangkan  $\alpha$ -Proteobacteria justru menurun dengan makin dalamnya kolom air. Selain Eubacteria, dengan menggunakan analisis yang berdasar pada *ribosomal*-DNA, terdeteksi juga grup lain dari Prokariota yang terdapat di perairan laut, yaitu Archaea yang juga sering mendominasi kelimpahan bakteri dekomposer dengan komposisi mencapai 30% di perairan Antarktika, tetapi menjadi meningkat lebih tinggi mencapai 60% di perairan yang lebih hangat, seperti di perairan laut California dan Mediterania. Hasil studi menunjukkan bahwa ada bakteri Archaea yang terdapat di semua tempat dalam satu waktu (*ubiquitous*) di perairan laut, ada juga yang hanya terdapat di permukaan laut (*surface*), dan ada yang terbatas hanya terdapat di bagian laut yang dalam. Kebanyakan bakteri Archaea yang terdeteksi dari rDNA-nya belum tersimpan dalam *database* sehingga belum diketahui spesiesnya (Massana et al., 2000). Hal ini menunjukkan kepada kita bahwa bakteri laut yang bisa dikultur kelihatannya hanya sebagian kecil saja dari keanekaragaman hayati bakteri yang lebih besar di laut, bahkan apabila telah diketahui DNA-nya pun masih belum diketahui kekerabatannya dengan jenis lain akibat kurangnya data genetik sebagai pembanding. Bakteri di laut, baik kelimpahan maupun jenisnya seperti di Gambar 8.2, masih memerlukan studi lebih luas dan mendalam dengan metode yang dapat mengungkap fungsi dan manfaatnya dalam ekosistem laut dengan lebih baik lagi.

### 3. Zonasi Bakteri di Laut

Bakteri di laut tidaklah menyebar atau terdistribusikan secara acak ataupun merata, tetapi terzonifikasi kuantitasnya dan bahkan mungkin kualitasnya berdasarkan habitat seperti pada penjelasan pada Bab VII mengenai peran bakteri dalam siklus hara dan senyawa kimia seperti terlihat pada siklus belerang (sulfur) yang terjadi di laut. Populasi bakteri sangat tergantung kepada kehadiran bahan organik ataupun pada substrat tertentu untuk membentuk komunitas bersama-sama mikrob lain. Kehadiran lamun, rumput laut, tumbuhan tingkat tinggi berupa mangrove, nipah, dan lain-lain yang menghasilkan bahan organik karbon ke perairan akan memberikan dampak pada kepadatan populasi bakteri di estuarin dan sekitar pantai. Bahkan sejak di tepi

laut, kehadiran rumput ataupun pohon-pohon di wilayah pantai yang terendam air laut secara periodik seperti yang terjadi pada wilayah rawa air asin (*salt marsh*) akan memberikan populasi bakteri yang lebih besar dibanding wilayah tepi laut yang tak memiliki *salt marsh* (Wilson & Stevenson, 1980). Begitu juga dengan keberadaan sungai-sungai yang bermuara ke laut, pastinya akan memberikan dampak juga kepada jenis dan kepadatan bakteri yang terdapat di sekitar estuarin. Sementara itu, kepadatan yang tinggi dari fitoplankton yang ditunjukkan dengan tingginya konsentrasi klorofil-a juga berkorelasi erat dan positif dengan kepadatan bakteri (Nuchsin, 2007).

Bakteri yang hidup di laut dan estuarin oleh Kennish (2001) dibagi ke dalam jenis-jenis sebagai berikut.

- 1) Planktonik, disebut juga bakterioplankton, adalah bakteri bebas yang hidup terapung dengan mengasimilasi bahan organik terlarut menjadi konsentrasi yang lebih kecil lagi (mikrogram per liter atau nanogram per liter). Fungsi dari bakterioplankton yang demikian menurut Giovannoni et al. (1990) membuatnya menjadi agen penting perubahan senyawa organik menjadi senyawa anorganik yang termineralisasi atau sebaliknya dalam proses biogeokimia ekosistem laut.
- 2) Neustonik adalah bakteri bebas yang mengakumulasi karbon dan nutrisi dalam jumlah besar di permukaan sentuhan udara dan air. Bakteri yang bersifat neustonik biasanya kurang besar populasinya dibanding yang bersifat planktonik.
- 3) Epibiotik adalah bakteri yang berbeda dengan dua jenis di atas, yang merupakan bakteri yang mengolonisasi di permukaan substrat yang terdapat ataupun terapung di laut. Mereka berfungsi sebagai sumber pakan dari protozoa dan organisme heterotrof lainnya.
- 4) Bentik adalah bakteri penghuni dasar laut yang biasanya memiliki kepadatan populasi yang sangat besar, baik di zona aerobik maupun anaerobik.

- 5) Endobiotik adalah bakteri yang bersimbiosis dengan organisme laut lainnya di dalam tubuh inang, baik dalam bentuk simbiosis mutualisme maupun simbiosis parasitisme.

Kepadatan bakteri mencapai puncak di lingkungan estuarin ( $\sim 10^6$  hingga  $10^8$  sel/mL) dan menurun dengan bertahap mulai wilayah *coastal ocean* (1 sampai  $3 \times 10^6$  sel/mL) hingga zona neritik dengan kepadatan hanya  $10^4$  sampai  $10^6$  sel/mL. Sementara itu, menurut Yoshida (1973), berdasarkan metode kultur, kepadatan bakteri di laut sangat berhubungan dengan nutrisi yang tersedia di lingkungan perairan laut tersebut. Kepadatan bakteri berada di bawah  $10^2$  CFU/mL pada bagian yang oligotrofik di perairan laut, berada di kisaran  $10^2$ – $10^4$  CFU/mL untuk wilayah mesotrofik, dan di bagian eutrofik berada di kisaran  $10^3$ – $10^5$  CFU/mL. Sementara itu, kepadatan bakteri pada wilayah perairan laut yang sangat penuh dengan pencemaran bahan organik membusuk bisa terkultur bakteri dengan kepadatan melebihi  $10^5$  CFU/mL, seperti pada wilayah perairan tempat limbah domestik dilepaskan, di mana aktivitas bakteri heterotrof dalam penyerapan asam amino bisa mencapai sebesar  $6,6 \mu\text{g/L/jam}$  (Cavari & Colwell, 1988).

#### 4. Bakteri dalam Rantai Makanan

Model klasik untuk proses kimia di laut yang menyangkut siklus nutrisi dan jaring makanan (*food web*) adalah untuk produksi yang terjadi di wilayah yang masih memperoleh penetrasi sinar matahari, yaitu pada bagian atas (*upper*) dari laut. Dari proses ini akan dihasilkan jatuhnya (debris) berupa sedimen yang akan turun melalui kolom air mengandung oksigen (aerobik atau *oxic*) ke wilayah dasar (bentik) yang tidak mengandung oksigen (anaerobic atau *anoxic*) untuk melengkapi proses disimilasi pembusukan bahan organik. Karena beberapa nutrisi ini membutuhkan waktu berabad-abad agar kembali ke permukaan untuk bisa dimanfaatkan, teori pembentukan produksi primer di permukaan laut sepertinya tidak tergantung sama sekali kepada proses ini (Dugdale & Goering, 1967). Berdasarkan kenyataan ini, banyak ahli yang meneliti agar ketersediaan nutrisi bagi produksi

primer di wilayah permukaan laut dapat dijelaskan. Scranton dan Brewer (1977) serta Sieburth (1983) menyimpulkan bahwa proses memakan (*feeding*) oleh zooplankton pada fitoplankton di wilayah permukaan akan menghasilkan partikel kotoran (*fecal particulate*) yang cukup besar sehingga dapat membentuk proses *anaerobic micro-niche* akibat dekomposisi secara mikrobiologis dengan memanfaatkan hampir seluruh oksigen tersedia di area terjadinya dekomposisi tersebut. Dari proses dekomposisi ini memang dihasilkan nutrisi yang tersedia bagi fitoplankton dan flora di wilayah permukaan laut. Proses dekomposisi untuk menghasilkan nutrisi di laut utamanya dikerjakan oleh berbagai jenis bakteri sehingga dapat disimpulkan bahwa bakteri merupakan dasar dari jaring makanan (*food web*) di laut (Gambar 8.4).

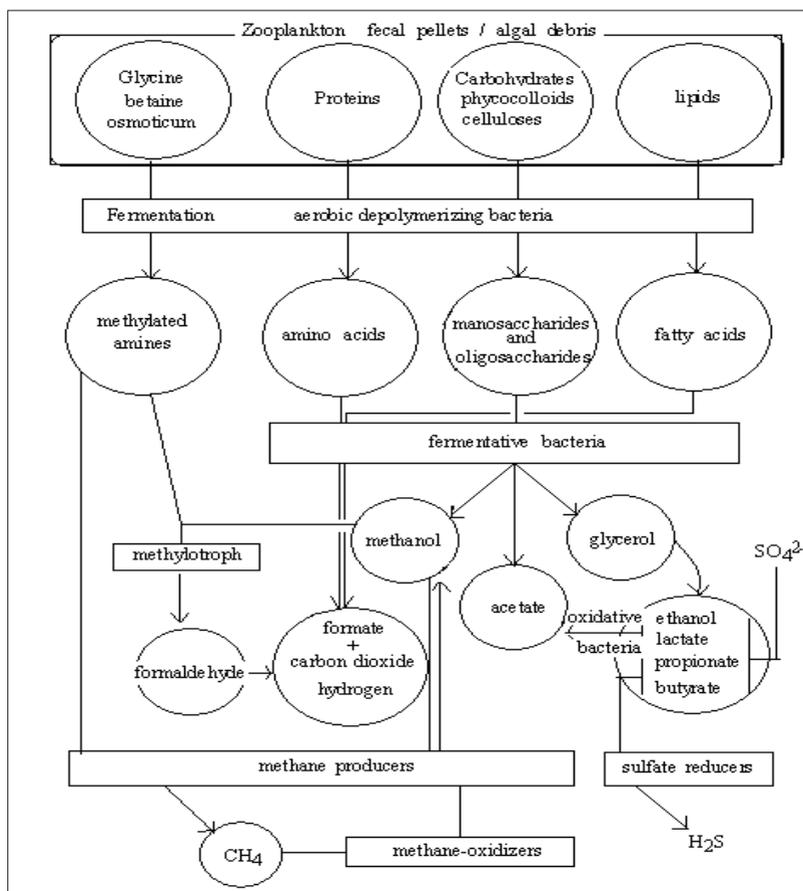
Walaupun grup Cyanobacteria umumnya bersifat produser, yang menjadi produser utama dalam ekosistem laut adalah berbagai jenis alga dari grup Eukariota yang menghasilkan karbohidrat, fikokoloid, ataupun selulosa (Gambar 8.4). Sementara itu, bakteri dalam ekosistem ini utamanya mengambil peranan sebagai dekomposer atau heterotrof. Peranan dekomposer menyebabkan populasi bakteri di laut sangat tergantung kepada kehadiran karbon dalam bentuk *exudes* yang utamanya dihasilkan dari buangan atau keluaran dari suatu populasi plankton ataupun juga dari sel-sel mati fitoplankton (Wambeke & Bianchi, 1985). Seberapa besar sumbangan fitoplankton ini terhadap populasi bakteri di laut telah diteliti oleh Larsson dan Hagstrom (1979) yang melakukan percobaan secara laboratoris untuk mengetahui seberapa besar distribusi karbon pada produser primer di lingkungan marine dan melaporkan bahwa unsur karbon terdistribusi sebesar 65% pada fitoplankton, 27% pada bakteri dan 8% sebagai karbon organik terlarut. Sebagai heterotrof, bakteri memperoleh karbon hasil dari fotosintesis dalam dua cara, yaitu (1) mengasimilasi karbon terlarut hasil dari *planktonic exudes* (senyawa organik mikro keluaran dari suatu populasi plankton) dan (2) mengasimilasi karbon dari plankton yang mati saat *blooming*. Keluaran dari populasi plankton (*exudes*) adalah berupa *micromolecule* senyawa organik dan

Buku ini tidak diperjualbelikan.

memiliki berat molekul kecil yang memang hanya sesuai untuk bakteri (Wolter, 1982).

Banyak fungsi dari dekomposisi fitoplankton di laut, yaitu sebagai partikel organik yang menjadi pakan organisme *filter feeding* dan pemakan detritus; menjadi pakan dari zooplankton; penyusun *biofloc*; terdekomposisi lebih lanjut menjadi senyawa kimia organik sederhana, seperti asam amino, lipid, ataupun karbohidrat; dan mineralisasi oleh mikrob. Dari fungsi-fungsi tersebut, fungsi utamanya menurut Kogure et al. (1980) adalah sebagai sumber energi ataupun sebagai inhibitor paling penting bagi bakteri walaupun sel dari fitoplankton itu sendiri sudah terurai akibat proses dekomposisi.

Peranan bakteri heterotrof dalam proses dekomposisi bahan organik di laut ternyata tidaklah statis, baik dari segi jumlah bahkan jenisnya. Fukami et al. (1981) memperlihatkan hal ini dalam proses dekomposisi dua jenis fitoplankton *Chlorella* sp. dan *Skeletonema costatum* (Grev) dalam kondisi laboratoris. Hasil studi menunjukkan bahwa kepadatan bakteri yang menempel pada *particulat organic carbon* (POC) hasil dekomposisi lebih tinggi dibanding bakteri yang hidup bebas (*free living bacteria*), tetapi akan menjadi lebih rendah kepadatannya ketika molekul POC sudah menjadi lebih sedikit atau mengecil karena terurai menjadi *dissolved organic carbon* (DOC), yang diikuti pula dengan perubahan dari bakteri grup *Pseudomonas-Alcaligenes* saat molekul POC masih berukuran besar dan menjadi grup *Acinetobacter-Moraxella* saat POC sudah mengecil atau lebih sedikit.



Keterangan: Proses dekomposisi yang menghasilkan produk senyawa organik dan anorganik oleh bakteri di permukaan samudra hingga ke bagian atas dari lapisan termoklin. Hal ini harus berjalan untuk menjamin produktivitas di permukaan laut.

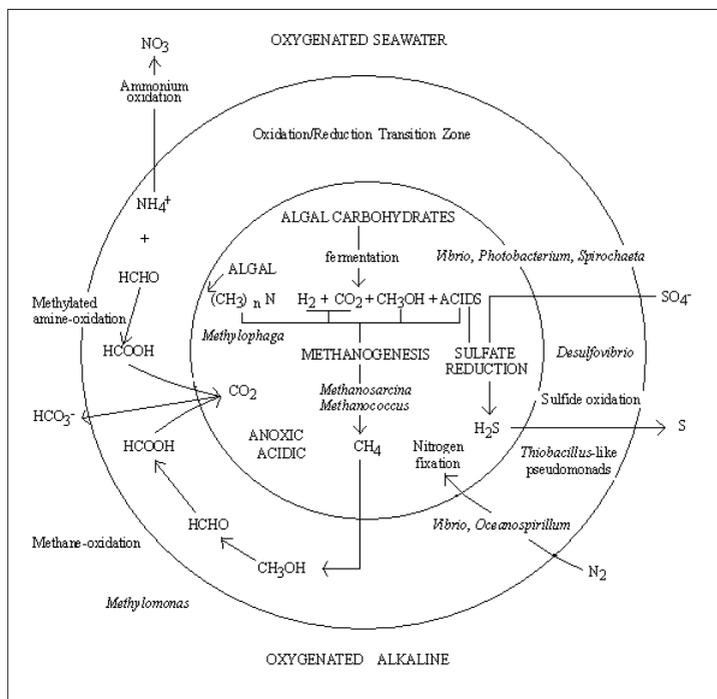
Sumber: Sieburth (1988)

**Gambar 8.4** Proses dekomposisi di laut/samudra.

Gambar 8.4 memperlihatkan bahwa bakteri yang berperan dalam hal dekomposisi bahan organik ini utamanya adalah bakteri yang bersifat fermentatif dan merupakan gabungan dari grup Eubacteria dan Archaea. Grup Eubacteria sendiri terdiri dari bakteri-bakteri yang berperan dalam siklus sulfur dan dari Archaea adalah bakteri-

Buku ini tidak diperjualbelikan.

bakteri penghasil metana. Yang berfungsi sebagai penghalang ataupun yang memperlambat (inhibitor) dari suatu proses dekomposisi dan mineralisasi terkadang adalah produk dari dekomposisi itu sendiri, seperti produk akhir berupa asam laktat atau senyawa alkohol yang justru bersifat racun bagi bakteri itu sendiri. Sementara itu, pemicu bagi proses dekomposisi di perairan laut ialah kehadiran produk fotosintesis dari fitoplankton, yaitu *planktonic exudes* dan plankton yang mati sebagai sumber karbohidrat (selulosa), lipid, ataupun protein. Jenis-jenis bakteri yang berperan dalam dekomposisi atau siklus biogeokimia pada wilayah yang mengandung oksigen seperti yang terlihat pada Gambar 8.5.



Keterangan: Proses dan genus dari bakteri yang hadir pada komunitas di lingkungan partikel oxic/anoxic di wilayah permukaan air laut.

Sumber: Sieburth (1988)

**Gambar 8.5** Siklus biogeokimia di laut.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Selain berperan dalam siklus bahan organik, beberapa bakteri laut (di air dan sedimen dasar) dapat menghasilkan vitamin B12 yang bisa dimanfaatkan dalam bioreaktor untuk memproduksi dalam skala ekonomi ataupun hanya dimanfaatkan bagi kebutuhan pembudidayaan ikan karena vitamin B12 penting bagi ikan (Sugita et al., 1993) atau juga seperti pada bakteri *Staphylococcus aureus* dan *Bacillus subtilis* diketahui dapat melakukan penyerapan beberapa logam berat seperti kadmium hingga mencapai 40% dari berat kering bakteri-bakteri ini (Flatau et al., 1988). Besar kemungkinan untuk melakukan bioremediasi perairan laut terbatas yang tercemar logam berat dengan menggunakan bakteri sebagai penyerap dan selanjutnya dipisahkan dari perairan seperti yang juga biasa dilakukan dengan fitoremediasi menggunakan tanaman tertentu untuk mengangkat cemaran logam berat. Dengan mengacu kepada hasil studi dari Hicks dan Newell (1984) diketahui bahwa penambahan konsentrasi air raksa atau merkuri dapat meningkatkan jumlah bakteri di perairan rawa asin (*salt marsh aquatic*) yang berarti dapat menyerap ion-ion logam air raksa dengan lebih baik karena populasinya yang membesar. Kemampuan untuk bertahan hidup bakteri terhadap cemaran logam berat pada lingkungan perairan adalah beragam, seperti *strain Pseudomonas aeruginosa* yang dijadikan kandidat untuk bakteri penyerap logam berat pada studi Hassen et al., (1998) tampaknya akan mati seluruh selnya apabila menerima perlakuan konsentrasi terkecil sekalipun dari merkuri (Hg), kobalt (Co), serta kadmium (Cd). Sementara itu, pada studi yang lain oleh Tada dan Inoue (2000) memperlihatkan bahwa *strain* dari *Sphingomonas paucimobilis* KPS01 dan *Burkholderia cepacia* KPC01 dan KPC02 mampu untuk hidup dengan baik pada konsentrasi tertentu hingga bisa diperoleh EC50-nya untuk cemaran logam berat Ag, Pb, Cd, Zn, Cr, Cu, dan Hg.

## 5. Hal-Hal Menarik dari Bakteri di Laut

Bakteri di laut akhir-akhir ini memang menarik perhatian para ilmuwan, dari semula diduga bahwa di laut tidak terdapat bakteri hingga kemudian pada tahun 1884 diketemukan oleh Adolp-Adrien Certes. Sejak itu, berangsur-angsur studi mengenai bakteri di laut

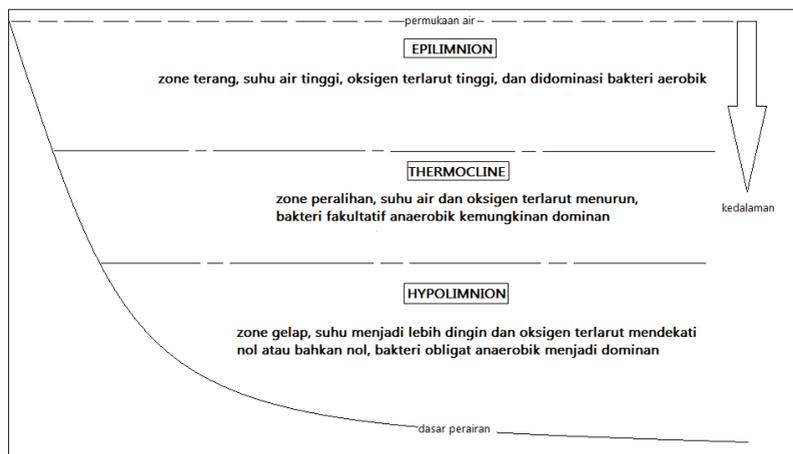
makin berkembang. Banyak hal yang menarik mengenai bakteri di laut, salah satunya adalah penemuan satu anggota grup Cyanobacteria *photosynthetic*, yaitu *Prochlorococcus* yang menyumbang sekitar 20% oksigen di atmosfer pada tahun 1988 oleh Penny Chisholm. Namun, memang patut disayangkan, studi bakteri di laut ini dibatasi dengan mahalnaya biaya serta harus ditunjang oleh peralatan yang canggih dan modern.

- 1) Hasil dari analisis genetik pada 16S RNA membuktikan bahwa ternyata cukup banyak jenis-jenis Eubacteria dan Archaea yang terdapat di laut, tetapi kita belum mengetahui apa kemanfaatan dan peranan dari bakteri-bakteri ini sehingga masih diperlukan suatu teknik agar bakteri ini tanpa kehilangan ciri spesiesnya dapat dikultur, diteliti, dan dikembangkan.
- 2) Bakteri di laut, seperti yang menjadi anggapan para ahli, hidup pada lingkungan yang umumnya oligotrofik atau miskin hara sehingga dalam kulturnya pun dikultur dalam media yang seharusnya miskin hara. Namun, dari pengalaman dalam kultur bakteri yang berasal dari laut, mereka dapat tumbuh juga pada media yang kaya hara, tetapi dengan penampilan koloni yang berbeda. Hal ini menjadikan pemikiran bahwa mungkin saja bakteri yang memiliki koloni berbeda pada medium berbeda sebenarnya adalah spesies atau *strain* yang sama.

## B. Lingkungan Perairan Tawar

Perairan air asin berdasarkan luasannya dibagi menjadi laut dan samudra. Sementara itu, untuk perairan tawar, bentuk-bentuk perairannya oleh para ahli limnologi, utamanya, digolongkan berdasarkan pada ada atau tidaknya aliran air. Perairan lotik adalah perairan tawar yang memiliki aliran air yang cukup jelas terlihat, seperti sungai yang memiliki aliran searah dalam kecepatan yang lemah hingga sedang ataupun yang menjadi jeram (*stream*) yang dicirikan dengan aliran yang begitu cepat. Sementara itu, danau, rawa, dan waduk yang se-pertinya memiliki aliran akibat hembusan angin atau yang memiliki aliran kecil akibat bocoran pada pintu air ataupun retakan-retakan

pada dinding waduk masih digolongkan ke dalam perairan tawar lentik yang berarti tidak memiliki aliran air. Berbeda dengan laut atau samudra yang memiliki zonasi beragam, perairan tawar tidaklah banyak terdapat zonasi-zonasi. Beberapa zonasi di perairan tawar terbentuk karena sehubungan kedalaman airnya, seperti pada Gambar 8.6.



Keterangan: Selain tersebar di kolom air, bakteri utamanya anaerobik fermentatif (organik dan anorganik) tersebar juga di dasar dan dalam sedimen dasar.

**Gambar 8.6** Zona Sederhana Perairan Tawar yang Berhubungan dengan Kedalaman Air

Pada perairan yang tak memiliki aliran (lentik), bakteri umumnya benar-benar berasal dari perairan tersebut. Bakteri ini berkembang biak di luasan permukaan dan di kolom air dengan baiknya selama kualitas lingkungan memenuhi kebutuhan hidupnya. Sementara itu, di perairan mengalir (lotik), bakteri tidak dapat berkembang biak dan menetap lama di suatu bagian perairan yang masih dipengaruhi aliran air, dia akan hanyut seperti umumnya plankton dalam bentuk uniseluler seperti biasanya, atautkah berangkai seolah membentuk organisme multiseluler seperti pada genus *Oscillatoria* dari kelompok

Buku ini tidak diperjualbelikan.

Cyanobacteria. Memang ada beberapa bakteri yang berkoloni menetap di bagian perairan sungai, yaitu melekat pada batang ataupun bagian lain tumbuhan yang tenggelam, batuan, dan sedimen, ataupun pada zona-zona tertentu yang kurang atau tidak terkena aliran air, seperti di antara bebatuan ataupun pada kelokan sungai yang hanya terpengaruh aliran saat volume air membesar saat banjir. Bakteri-bakteri ini biasanya berkoloni sebagai biofilm, perifiton (*aufwuchs*), atau sebagai bagian dari komponen pembentuk sedimen (*biofloc*).

Kehadiran bakteri di perairan tawar selain disebabkan oleh alam, tetapi juga oleh manusia yang bertempat-tinggal di lingkungan sekitar perairan tawar yang merupakan penyebab antropogenik terjadinya perubahan lingkungan di perairan tawar dengan hadirnya bakteri-bakteri patogen dari manusia dan hewan-hewan yang dipeliharanya, seperti hadirnya bakteri *Escherichia coli* dalam kepadatan tinggi di air. Hal ini dapat dimengerti karena semenjak dahulu kala, manusia selalu memiliki kecenderungan untuk tinggal di sekitar sumber air tawar sebagai pemenuh kehidupannya akan air bersih. Akibat dari perairan tawar yang selalu berhubungan dengan manusia dan kegiatannya yang memiliki kemungkinan besar menyumbang bahan organik dalam jumlah besar ini yang menyebabkan muncul asumsi bahwa bakteri yang hidup di perairan tawar adalah bakteri yang selalu berhubungan dengan kayanya kandungan nutrisi di perairan (*eutrophic fresh water*). Padahal, dari studi yang dilakukan oleh Cotner et al. (2010) ditemukan bahwa mayoritas bakteri yang hidup di perairan tawar adalah bakteri yang hidup pada lingkungan miskin hara dengan komposisi rasio karbon-nitrogen-fosfor adalah 102:12:1. Kondisi bakteri di lingkungan perairan tawar ini akan dijelaskan berikut ini berdasarkan pada jenis perairan tawar tersebut.

## 1. Sejarah Studi Bakteri di Perairan Tawar

Sebelum adanya studi-studi yang dilakukan untuk mengetahui jenis, kepadatan, dan peranan bakteri di laut, studi mengenai bakteri di perairan tawar sebenarnya telah lebih dahulu dilakukan, utamanya dalam hubungannya dengan bakteri dari keluarga Koliform yang

menyebabkan penyakit di saluran pencernaan. Baru pada tahun 1897, Ward melakukan studi yang intensif mengenai jenis bakteri pada perairan tawar Sungai Thames dan mengelompokkan bakteri yang berhasil diisolasi berdasarkan warna koloni, kemampuan mencairkan media gelatin, dan ada-tidaknya kapsul pada bakteri (Taylor, 1942). Jika sebelumnya Ward hanya mencoba mengelompokkan bakteri ke dalam taksonomi sederhana, Lindeman pada tahun 1940 mencoba menjelaskan fungsi bakteri dalam siklus biogeokimia di perairan tawar khususnya pada danau. Dari studi ini diketahui bahwa bakteri memegang peranan sangat penting dalam ekosistem danau, sebagai pelopor kehidupan, autotrof, ataupun dekomposisi dan mineralisasi nutrisi yang menghidupi organisme-organisme yang hidup di suatu danau (Newton et al., 2011).

## 2. Perairan Mengalir (Sungai, Jeram, dan Lain-Lain)

Pada perairan mengalir, seperti sungai ataupun sungai beraliran cepat (*stream*) yang masih alami, daun dan serasah lainnya dari tumbuhan yang hidup di sekitar aliran sungai merupakan sumber nutrisi di perairan yang akan didekomposisi oleh bakteri yang merupakan bagian terbesar dari mikrob yang hidup di sungai untuk menjadi bahan organik terlarut (*dissolved organic matter*, DOM). Penguraian lebih lanjut dari bahan organik terlarut akan menghasilkan karbon, oksigen, sulfur, dan unsur-unsur lain dalam bentuk sederhana sebagai unsur yang terion ataupun dalam bentuk senyawa, untuk selanjutnya mengalami proses mineralisasi agar bisa dimanfaatkan bagi tumbuhan tingkat tinggi dan tumbuhan tingkat rendah, ataupun bahkan oleh bakteri fermentasi anorganik.

Selain dari serasah vegetasi yang jatuh ke aliran perairan sungai, sungai merupakan perairan tawar yang paling banyak dihuni manusia sejak dari bantarnya hingga sering kali ke dalam alirannya. Tidak sedikit kota-kota besar di Indonesia ataupun di luar negeri yang berkembang di sekitar aliran sungai. Dampak dari permukiman manusia yang hadir di lingkungan sungai ini berakibat pada muatan bahan organik di perairan, baik itu berasal dari *run off* maupun

dari sanitasi lingkungan yang buruk dengan membuang sampah ke sungai. Makin buruk sanitasi lingkungan maka peningkatan kepadatan bakteri dan mikroba lain yang hadir di aliran sungai dalam mengurai atau mendekomposisi bahan organik tersebut juga akan makin meningkat. Studi yang dilakukan Maidie et al. pada tahun 2019 di Sungai Mahakam Provinsi Kalimantan Timur, pada wilayah Kota Tenggarong hingga Kota Samarinda yang padat oleh penduduk bermukim di tepi sungai, menunjukkan bahwa terjadi peningkatan jumlah bakteri aerobik terkultur pada media Trypticase Soy Agar (TSA) yang berkorelasi erat,  $r = 0,92$ , dengan kadar bahan organik setara *potassium permanganate consuming-capacity* (Maidie et al., 2019).

Di Indonesia tidak banyak yang meneliti bakteri dalam lingkungan perairan sungai sebagai suatu bagian dalam penelitian mikrobiologi di sungai. Kebanyakan adalah merupakan bagian dari suatu penelitian kesehatan tentang bahaya bakteri patogen yang utamanya dihasilkan oleh sanitasi lingkungan yang buruk utamanya bakteri dari grup Koli-form ataupun *Escherichia coli* yang bisa mengancam kesehatan, seperti misalnya pada studi Sutapa dan Widiyanto (2014), Puspitasari et al. (2016), Arisanty et al. (2017), Adrianto (2018), Pratiwi et al. (2019), dan Anisafitri et al. (2020). Padahal, seperti di Jepang, kelimpahan bakteri heterotrof bisa dipakai untuk menjadi karakteristik dari sebuah sungai, misalnya Sungai Tamagawa memiliki kepadatan bakteri yang umum sekitar  $3,6-5,5 \log \text{CFU/mL}$  pada air dan  $5-6,9 \log \text{CFU/mg}$  pada sedimen dasar atau Sungai Edogawa dengan kepadatan bakteri sekitar  $3,5-5,3 \log \text{CFU/mL}$  pada airnya dan  $5,2-6,7 \log \text{CFU/mg}$  pada sedimen (Kawai et al., 1988). Banyak hal menarik dari studi bakteri di perairan sungai ini. Misalnya, Sugita et al. (1991) yang menemukan bahwa pada muara Sungai Edo, Tokyo, kepadatan bakteri yang hanya membutuhkan konsentrasi oksigen terlarut atau DO dalam jumlah yang kecil atau *microaerophilic bacteria* adalah 1-2 tingkat berada di bawah kepadatan bakteri aerobik dan anaerob fakultatif, dengan kepadatan yang tidak dipengaruhi musim ataupun kualitas air seperti konsentrasi oksigen terlarut, suhu air, klorinitas, dan COD. Tidak

hanya sifat-sifatnya, kehadiran suatu spesies atau *strain* bakteri tertentu di perairan juga boleh jadi merupakan suatu hal menarik. Pada contoh berikut (Gambar 8.7), dapat dilihat kultur murni bakteri yang diperoleh dari sampel air Sungai Mahakam dari wilayah Samarinda hingga Muara Enggelam, Kabupaten Kutai Kartanegara. Koloni bakteri yang berwarna ungu kehitaman ini adalah sangat jarang terdapat pada studi yang dilakukan penulis di Kalimantan Timur. Dari ratusan sampel yang diperiksa, hanya terdapat beberapa sampel (di bawah sepuluh koloni) di antara beribu-ribu koloni bakteri yang tumbuh di atas media agar. Bakteri yang berdasarkan skema identifikasi oleh Kawai et al. (1988) maupun menurut *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology* oleh Holt (1994) yang tergolong ke dalam genus *Chromobacterium* ini merupakan penyebab penyakit langka pada manusia dan sering kali penyakit yang disebabkan adalah didiagnosis keliru dengan penyakit lain.



Keterangan: Mikroflora dari sampel yang berasal dari Sungai Mahakam, Provinsi Kalimantan Timur. Bakteri yang diperoleh hanya 1–2 koloni dari beberapa ribu koloni bakteri di media TSA yang diperiksa.

Foto: Asfie Maidie (2019)

**Gambar 8.7** Kultur Murni Bakteri Genus *Chromobacterium*

Walaupun terperiksa dalam jumlah yang sangat kecil, penemuan bakteri yang tidak begitu umum saat memeriksa sampel air dari alam Kalimantan Timur membuat penulis berpikir bahwa besar sekali kemungkinan adanya plasma nutfah bakteri yang terdapat di wilayah-wilayah Indonesia yang luas ini. Bakteri di perairan tawar Indonesia memang belum banyak dilakukan penelitian secara ekologis. Banyak pustaka bersumber dari hasil studi para peneliti di wilayah perairan tawar di negara-negara empat musim. Sebagai contoh, bakteri di sungai (Columbia River dan Parker River, USA) dapat dikelompokkan ke dalam kelompok dominan  $\beta$ -Proteobacteria, Actinobacteria, grup Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides,  $\alpha$ -Proteobacteria, dan  $\gamma$ -Proteobacteria (Zwart et al., 2002).

Pada perairan sungai, terkadang kejadian yang tak biasa juga mungkin terjadi walaupun dikatakan bahwa sungai itu memiliki aliran yang tetap. Beberapa sungai terkadang kehilangan kekuatan aliran airnya untuk mengalirkan air ke muara, seperti Sungai Kelay dan Sungai Segah di Kabupaten Berau, Provinsi Kalimantan Timur. Sungai-sungai ini adalah sungai-sungai yang landai sehingga aliran air pada saat curah hujan rendah dan air di laut pasang besar bisa menekan aliran air yang keluar sehingga air sungai menjadi hampir stagnan. Dalam kondisi air hampir stagnan tanpa ada aliran air, mudah untuk mengendapkan padatan tersuspensi hingga air menjadi jernih dan penyinaran matahari yang cerah membuat Cyanobacteria tumbuh berlimpah dan menyebabkan kematian ikan-ikan air tawar, baik ikan liar maupun yang dibudidayakan di dalam keramba, akibat kekurangan oksigen maupun sifat toksin yang mungkin terbentuk selama proses dekomposisi sel Cyanobacteria (Gambar 8.8).



Keterangan: Sungai Segah di Kabupaten Berau di tahun 2015 ketika terjadi *blooming* Cyanobacteria pertama kali yang diketahui (penulis telah mengetahui adanya *blooming* ini sejak tahun 1997, tetapi tidak begitu jelas seperti pada tahun 2015). Air berwarna biru kehijauan, jernih, tetapi terlihat butiran-butiran cokelat seperti sel yang kosong jika diperhatikan lebih lanjut.

Foto: Asfie Maidie (2015)

**Gambar 8.8** Sungai Segah pada Tahun 2015 ketika Terjadi *Blooming* Cyanobacteria

### 3. Perairan Tergenang

Perairan tergenang termasuk ke dalam definisi perairan darat atau perairan umum, yang airnya adalah air tawar. Air di perairan tergenang tidak mengalir atau walaupun ada adalah sangat lemah, misalnya karena ada hubungan dengan sungai sekitarnya ataupun karena adanya hembusan angin yang cukup kuat. Perairan tergenang sering kali menjadi sumber air tawar penting bagi kehidupan manusia

dan juga sebagai habitat yang khusus bagi organisme yang hidup di dalamnya.

#### a. Danau dan Reservoir Alami

Berbeda dengan perairan sungai yang tidak begitu banyak diteliti mengenai ekologi bakteri di lingkungannya, bakteri di lingkungan danau cukup banyak diteliti di Indonesia, utamanya berhubungan dengan eutrofikasi atau pengayaan hara di danau yang berakibat pencemaran dan kerusakan lingkungan danau ataupun dari sudut pemanfaatan bakteri yang hidup di danau dalam berbagai keperluan sebagai kandidat bakteri untuk probiotik dan bioremediasi. Badjoeri (2018), misalnya, meneliti kelimpahan bakteri heterotropik di danau-danau rawa banjiran (*oxbow lake* atau *floodplain lake*) di Kalimantan Tengah memiliki kepadatan sekitar  $10^4$  CFU/mL pada danau-danau yang dihuni oleh manusia, sedangkan pada danau yang kurang berpenghuni hanya mencapai kepadatan  $10^3$  CFU/mL. Berdasarkan jenis bakteri yang bisa dikultur, ditemukan ada enam jenis bakteri di Danau Rawa Pening, Jawa Tengah, yang menunjukkan penurunan mutu air, yaitu *Aeromonas hydrophyla*, *Bacillus megaterium*, *Citrobacter freundii*, *Kurthia zopfii*, *Listeria monocytogenes*, dan *Micrococcus nishinomiyaensis* pada tanah dasar danau, di mana *C. freundii* yang menjadi bakteri patogen pada hewan berdarah panas hanya terdapat pada wilayah yang terbuka tanpa penutupan tumbuhan eceng gondok (Aprilana et al., 2014). Sementara itu, studi lain menemukan bakteri yang menghasilkan produk tertentu seperti enzim amilase yang diisolasi dari air Danau Toba (Silaban & Simamora, 2018) ataupun bakteri proteolitik penghasil protease dari air Danau Gili Meno, Nusa Tenggara Barat (Raunsay et al., 2011).

Pada dasarnya siklus biogeokimia di perairan tanpa aliran (perairan lentik) berjalan sempurna di satu tempat dengan sistem tertutup (*closed system*), yang berbeda dengan perairan mengalir yang dapat disebut sebagai sistem terbuka (*open system*), di mana ada bagian yang masuk dan keluar dari sistem, seperti contoh tenggelamnya bahan organik akan mengalami dekomposisi di dasar perairan, dan dari produk hasil dekomposisi yang bisa berupa senyawa-senyawa

kimia sederhana akan terbawa oleh arus air ke tempat yang jauh atau biasanya ke laut bagi sungai-sungai yang bermuara di laut. Sementara itu, pada perairan tanpa aliran, produk hasil dekomposisi yang berupa senyawa-senyawa sederhana asam amino, lipid, dan gula sederhana, sebagian besar akan tertahan di dalam perairan dan hanya sedikit yang akan keluar dari sistem melalui proses penguapan ataupun terangkut dalam produk-produk perairan yang dibawa ke luar sistem, seperti ikan, kerang, dan produk lain yang terbawa, baik secara sengaja maupun tanpa sengaja oleh manusia, burung, ataupun hewan lain.

Dengan memahami siklus biogeokimia yang terjadi dan terkumpul produk akhirnya di dalam perairan tanpa aliran, tidak mengherankan apabila perairan ini sangat banyak dipelajari sehubungan dengan faktor-faktor ekologis yang berperan di dalam perubahan sifat fisik, kimia, ataupun lingkungan perairan lentik. Tidak hanya itu, bahkan dipelajari juga dampak manusia yang hidup atau tinggal di sekitar perairan lentik yang berpengaruh terhadap perubahan lingkungannya. Pada tahun 2000-an, pernah terjadi berulang-ulang masalah *blooming* fitoplankton di Danau Biwa, Kyoto, yang setelah dilakukan studi mendalam diketahui karena sistem drainase permukiman di sekitar danau yang membawa hara, seperti nitrogen dan fosfor, mengalir langsung ke danau tanpa diolah lebih dahulu. Perbaikan sistem pembuangan atau drainase permukiman lalu dilakukan dan *blooming* plankton pun tidak terjadi lagi di Danau Biwa.

Limnologi yang fokus mempelajari perairan tanpa aliran atau danau membagi danau ke dalam danau alami dan danau buatan (kolam, waduk, ataupun danau yang terbentuk akibat aktivitas manusia, seperti *open pit* yang lama-kelamaan menjadi reservoir). Walaupun terdapat perbedaan dalam klasifikasi ini, pada dasarnya fungsi ekologis di dalam perairannya adalah sama. Sebagai contoh, danau alami secara alami memiliki plankton yang sudah stabil dalam jenis dan kepadatannya, sedangkan danau buatan baru akan stabil jenis plankton ataupun organisme yang hidup di dalamnya setelah beberapa lama terbentuk, bisa bulanan, tahunan, atau bahkan pulu-

han tahun tergantung pada input hara yang mendukung kehidupan organisme perairan.

Dalam kedua jenis danau atau perairan tak mengalir ini, peran ekologis bakteri tidak hanya terjadi dalam siklus yang berhubungan dengan dekomposisi dan pembentukan bahan organik (seperti yang sudah dijelaskan dalam Bab VI mengenai siklus nutrisi), tetapi juga kepada unsur logam seperti mangan, besi, ataupun selenium (Hamilton-Taylor & Davison, 1995). Pada perairan lentik yang dangkal, dengan melihat kekecualian pada penumpukan unsur dan senyawa di perairan dan dasar yang lebih mudah terjadi pada perairan lentik, hubungan antara air permukaan dan sedimen dasarnya mirip seperti pada perairan lotik. Bahan-bahan organik yang tenggelam akan langsung didekomposisi pada bagian permukaan sedimen dasar oleh mikroba aerobik dan mengalami mineralisasi pada bagian sedimen dasar yang lebih dalam hanya beberapa sentimeter dari permukaan oleh mikroba anaerobik obligat. Hasil dekomposisi ini selanjutnya bisa terangkut ke permukaan seperti pada perairan mengalir, tetapi bukan disebabkan oleh pergerakan air atau arus, melainkan oleh pengadukan atau turbulensi perbedaan suhu di permukaan dan di dasar ataupun bisa juga dari arus lemah air yang terbentuk oleh tiupan angin.

Sementara itu, pada danau yang dalam dan terjadi pelapisan atau stratifikasi (permukaan, lapisan termoklin, dan dasar), kejadian pengangkatan hasil dekomposisi mikroba di dasar perairan akan sulit untuk mencapai permukaan tanpa adanya turbulensi kuat yang jarang sekali terjadi tanpa adanya perubahan alami cuaca yang cukup ekstrem. Akibat adanya pelapisan di kolom air danau, bakteri yang menghuninya pun mengalami perbedaan. Burkert et al. (2003) menyimpulkan bahwa pada danau berstrata dan mengandung humus tinggi (*meromictic humic lake*) yang masih mengandung oksigen pada media airnya, umum ditemukan bakteri dari grup beta-Proteobacteria ( $\beta$ -Proteobacteria) dari species *Polynucleobacter necessarius* (beta II) secara musiman yang akan mendominasi hingga 50% dari kepadatan bakteri yang hadir.

Pada danau yang luas melebihi 1 ha (*mesotrophic lake*), dengan kandungan hara yang sedang dan alkalinitas yang mendukung, bakteri air tawar yang berbentuk filamen (*filamentous bacteria*) dari LD2 *subclade* yang berkeluarga erat dengan *Haliscomenobacter hydrossis* (255) (Cytophaga/Flexibacter/Flavobacterium) bisa berubah (*transiently formed*) menjadi dominan hingga 40% dari total biomassa bakteri di wilayah ini. Bakteri-bakteri ini pada mulanya memang hanya akan menjadi bakterioplankton yang melayang-layang dengan pergerakan *flagella*, *fimbriae*, ataupun *pili* (alat gerak bakteri ini telah dijelaskan pada Bab III), serta bisa juga terbawa arus lemah di dalam air akibat adanya tiupan angin di permukaan air. Beberapa spesies bakteri, seperti *Pseudomonas* spp., memiliki kemungkinan besar untuk membentuk biofilm selain hidup sebagai *free living organism* di perairan, utamanya saat mereka bisa berkoloni di permukaan suatu substrat keras, apakah itu batuan, tonggak, ataupun hanya pada batang tumbuhan air yang terendam (Arfi & Bouvy, 1997; Leclerc, 2003).

Memang patut disayangkan bahwa studi tentang perubahan bakteri di perairan kita, Indonesia, yang tergantung musim kemarau dan musim hujan ini pun belum banyak, bahkan belum diteliti. Beberapa studi kesehatan, misalnya, hanya mengaitkan perubahan musim dengan berjangkitnya penyakit oleh bakteri, seperti pada musim kemarau penyakit yang umum menyerang adalah penyakit pada saluran pencernaan, seperti diare, muntah berak, dan penyakit saluran pencernaan lain akibat menempelnya debu dan partikel mikro atau bakteri pada makanan ataupun langsung pada tubuh yang selanjutnya terikut masuk ke dalam tubuh dan menyebabkan penyakit.

Studi mengenai peranan bakteri dalam ekologi danau di negara-negara empat musim menunjukkan bahwa jenis dan kepadatan bakteri sangat berkaitan sekali dengan perubahan musim. Pada musim panas bakterioplankton lebih didominasi oleh grup  $\beta$ -Proteobacteria dari spesies *Rhodofera* sp. yang mencapai 10% lebih pada danau yang mengalami eutrofikasi, serta grup ini juga tetapi dari garis kekerabatan ke II (*second lineage*) grup  $\beta$ -Proteobacteria, yaitu dari jenis *Polynucleobacter necessarius*-lah yang mendominasi hingga melebihi

Buku ini tidak diperjualbelikan.

50% dari total biomassa bakterioplankton pada danau berlapis yang kaya humus (*meromictic humic lake*) (Burkert et al., 2003). Pada bulan Maret, ketika suhu air masih rendah, kepadatan bakteri mulai meningkat di danau dan selanjutnya bakteri heterotrof akan mencapai puncak pada bulan-bulan di musim panas. Sebagai nutrisi utama bagi bakteri heterotrof ini adalah protein dan lipid yang merupakan hampir 90% dari senyawa organik yang dibutuhkan (V.-Balogh & Vörös, 1997). Secara umum, komposisi grup bakteri pada negara-negara empat musim (mulai dari persentase yang terbesar hingga terkecil) terdiri dari

- 1) Actinobacteria,
- 2)  $\beta$ -Proteobacteria,
- 3) Bacteroidates,
- 4)  $\alpha$ -Proteobacteria,
- 5)  $\gamma$ -Proteobacteria, dan
- 6) Verrucomicrobia.

Apakah komposisi dari grup bakteri yang terdapat di danau air tawar di Indonesia mengikuti pola ini juga merupakan suatu studi yang cukup layak untuk dilakukan. Bahkan, kondisi khusus di lingkungan sekitar danau juga akan memengaruhi jenis dan kepadatan suatu spesies bakteri di perairan. Beberapa danau yang memperoleh masukan serat kayu, seperti yang juga terjadi di Kalimantan Timur pada tepi Sungai Mahakam, Sungai Sangatta, ataupun Sungai Bengalon dengan penumpukan limbah kayu di bantaran sungai, misalnya, yang dengan adanya industri hutan untuk kayu lapis dan pulp ini ternyata juga akan meningkatkan kepadatan bakteri pengurai serat (atau biasa disebut *cellulolysis bacteria*) yang memberikan dampak dengan dekomposisi serat kayu menjadi senyawa-senyawa lebih sederhana dari karbon di dasar perairan danau (Vance et al., 1982). Bahkan, jika kita kembali pada penjelasan mengenai siklus hara pada Bab VII yang sepertinya sama berlaku di suatu lingkungan perairan, kemungkinannya tidaklah sama seperti yang kita bayangkan. Beberapa siklus, seperti siklus nitrogen—dalam hal ini adalah pengikatan nitrogen (*nitrogen fixation*) yang sebenarnya berjalan sendiri-sendiri terhadap

siklus unsur yang lain—dalam beberapa studi terlihat berhubungan dengan unsur yang lain, yaitu berkorelasi negatif dengan kelimpahan senyawa sulfida di sedimen danau (Blake et al., 1982). Oleh karena itu, dalam hal ini, jika suatu proses biogeokimia berjalan meningkat, belum tentu proses biogeokimia untuk unsur atau senyawa lain juga akan meningkat. Bisa jadi, terjadi penurunan atau bahkan tidak terpengaruh atau tidak berkorelasi.

#### b. Wadah Akuakultur

Kolam, tambak, akuarium, bak semen, bak terpal yang merupakan juga satu ekosistem perairan tawar, payau, ataupun air asin, juga memiliki ekologi yang sebenarnya tidak jauh berbeda dengan ekosistem air tawar, payau, dan air asin dari danau yang lebih besar. Yang membedakannya adalah bahwa siklus-siklus hara tidak hanya terjadi secara alami, tetapi juga melalui campur tangan manusia yang besar pada kolam-kolam terkontrol. Pada kolam pemeliharaan ikan terjadi input bahan organik dan mineral melalui pemberian pakan, pupuk, ataupun hasil-hasil limbah dari organisme yang dipelihara, serta input-input dari lingkungan sekitar. Begitu juga halnya dengan kolam-kolam tertentu yang bukan untuk pemeliharaan ikan, seperti kolam-kolam penampungan limbah organik. Penguraian atau dekomposisi tetap dilakukan oleh mikroba tergantung pada input lain yang diberikan manusia tersebut, seperti bahan yang mengandung karbohidrat sebagai *starter* untuk merangsang mikroba tumbuh, pemberian mikroba tertentu, misalnya jenis-jenis bakteri asam laktat, baik untuk membantu mempercepat proses dekomposisi maupun input oksigen untuk menghasilkan hasil perombakan yang lebih cepat dalam membentuk senyawa mineral teroksidasi yang menjadi target, seperti sulfat, nitrat, ataupun karbon dioksida yang terlepas menjadi gas. Pemberian obat-obatan untuk mengontrol perkembangan bakteri juga bisa memengaruhi jenis dan kepadatan bakteri tertentu di dalam ekosistem buatan manusia ini. Maeda et al. (1997) menunjukkan hasil studi bahwa kepadatan bakteri di air kolam juga mirip polanya dengan yang terjadi di laut ataupun danau yang luas, di mana kepadatan bakteri berkorelasi positif dengan ketersediaan *dissolved organic carbon*

Buku ini tidak diperjualbelikan.

(DOC). Pengontrolan bakteri menggunakan antibiotik yang dilakukan untuk mencegah terjadinya penyakit pada organisme yang dipelihara di kolam air asin atau tambak menunjukkan kepadatan bakteri hanya akan turun drastis pada beberapa hari setelah pemberian, tetapi kembali meningkat seiring menurunnya daya bunuh dan konsentrasi dari antibiotik. Sementara itu, dampak dari pemberian antibiotik pada perairan tertutup dan berukuran kecil, seperti pada akuarium ataupun bak-bak pemeliharaan di dalam ruangan (*indoor*), akan berdampak besar bagi mikroflora yang hadir di wadah pemeliharaan, dalam arti sulit untuk lingkungan luar memengaruhi jenis dan kepadatan mikroflora di wadah pemeliharaan agar mikroflora segera pulih setelah perlakuan antibakteri pada kasus di kolam ataupun tambak. Sugita et al. (2000) memperlihatkan bahwa perlakuan menggunakan ampisilin, oksitetrasiklin, *sulfamonomethoxine*, *colistin*, dan *kanamycin* untuk pengobatan penyakit yang disebabkan oleh bakteri pada ikan mas koki (*Carassius auratus*) akan berdampak pada penurunan hingga 50% kemampuan bakteri nitrifikasi dalam mengoksidasi amonia yang dihasilkan dari limbah pemeliharaan pada lapisan filter sistem filtrasi tertutup (*closed recirculating water system*).

Pada kolam-kolam seperti tambak air payau dengan kombinasi tumbuhan mangrove, jatuhnya serasah ataupun ranting-ranting pohon memang dapat menghasilkan zat humus berupa asam tanat (*tannic acid*). Pada studi Chung et al. (1995), asam tanat ini bermanfaat dalam mengontrol pertumbuhan bakteri *Aeromonas hydrophila*, *Aeromonas sobria*, *Edwardsiella ictaluri*, *Edwardsiella tarda*, *Pseudomonas fluorescens*, dan *Escherichia coli*. Sementara itu, pada akuarium tertutup, mikroflora yang hadir dapat membantu dalam mengatasi serangan penyakit tertentu. Maidie et al. (2000) melakukan uji antibakteri pada isolat bakteri yang diperoleh dari pakan, usus ikan sebelah Jepang (*hirame*; *Paralichthys olivaceus*), air, dan pasir sedimen pada akuarium pemeliharaan terhadap bakteri penyakit *Enterococcus seriolicida* ATCC 49156, *Pasteurella piscicida* K-III, *Vibrio anguillarum* ATCC 19264, dan *Vibrio vulnificus* RIMD 2219009. Dari pengujian ini diperoleh 14 isolat dari pakan, 104 isolat dari usus, 20 isolat dari pasir dasar, dan 53

isolat dari air media pemeliharaan yang terlihat memiliki kemampuan antibakteri terhadap empat jenis bakteri pembawa penyakit tersebut.

Pada akuarium air tawar, mikroflora yang dominan di media air adalah grup *Vibrio-Aeromonas* dan *Bacterioides* tipe A, yang begitu juga dengan yang terjadi pada mikroflora di usus ikan. Pada kolam ikan mas *Cyprinus carpio* dan ikan mas koki *Carassius auratus*, mikroflora yang terdapat di air media adalah *Acinetobacter*, *Moraxella*, *Pseudomonas*, *Flavobacterium-Cytophaga*, *Vibrio-Aeromonas*, Enterobacteriaceae, *Bacteroides* tipe A, dan jenis lain dari Bacteroidaceae. Pada sedimen kolam terdapat coryneforms, *Bacillus*, *Micrococcus*, dan *Clostridium*. Sementara itu, pada media kolam ikan ini diketahui juga terdapat beberapa spesies yang bersifat anaerobik obligat, yaitu *Bacteroides* sebanyak 15 spesies, *Fusobacterium* sebanyak 3 spesies, *Clostridium* sebanyak 18 spesies, *Peptococcus* sebanyak 1 spesies, *Peptostreptococcus* 2 spesies, dan *strain* lain yang tak diketahui (Sugita et al., 1985). Begitu juga hasil studi dari Austin dan Allen-Austin (1985) yang memperlihatkan bahwa *genera* dari *Achromobacter*, *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Corynebacterium*, *Cytophaga*, *Flavobacterium*, *Micrococcus*, *Moraxella*, dan *Pseudomonas* adalah genus-genus yang umum terdapat di air kolam pemeliharaan ikan.

Secara grup atau kelompok, pada kolam air tawar yang dipelihara ikan *grass carp Ctenopharyngodon idella* dengan pemeliharaan secara intensif memperlihatkan grup Proteobacteria, Cyanobacteria, Bacteroidetes, dan Actinobacteria adalah grup bakteri dominan yang berhasil dideteksi dan diklasifikasikan. Walaupun tidak terdapat perbedaan mencolok antara kelompok mikroflora yang berhasil diidentifikasi, pada ikan yang diperlakukan dengan pemberian pakan berupa rumput sudan (*Sorghum x drummondii*) dan ikan yang diberi pakan pelet komersial memperlihatkan persentase komposisi yang berbeda pada dua perlakuan pakan ini, yang diduga bukan disebabkan oleh perlakuan pakan sendiri, tetapi lebih kepada kualitas air yang berbeda akibat perlakuan pakan (Qin et al., 2016). Sementara itu, untuk tambak udang berair payau, hasil studi Alfiansah et al. (2018) juga memperlihatkan bahwa Proteobacteria ( $\gamma$  dan  $\alpha$ ) adalah yang dominan, diikuti Acidimicrobia, Flavobacteria, Cyanobacteria, Bacilli,

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dan Actinobacteria. *Alteromonas*, *Erythrobacteriace*, *Exiguobacterium*, *Halomonas*, *Vibrio*, *Pseudoalteromonas*, *Psychrobacter*, *Salegintibacter*, dan *Sulfitobacter* adalah genus yang selalu ditemukan pada sampel. *Halomonas* dan *Psychrobacter* adalah genus mikroflora yang dominan pada partikel bahan organik, sedangkan *Selegentibacter* dan *Sulfitobacter* adalah mikroflora yang dominan sebagai organisme melayang bebas (*free living cellular*) atau planktonis pada air media tambak.

Secara umum, masuknya bakteri di wadah pemeliharaan ikan dapat disebabkan oleh

- 1) terikutnya bakteri pada air media yang masuk;
- 2) jatuhnya dari partikel debu ataupun uap air yang mengandung bakteri, dalam bentuk hidup, spora ataupun sel dorman (*cyst*);
- 3) adanya bakteri yang terkandung dalam tanah (kolam tanah) ataupun menempel pada dinding wadah (wadah lain, yaitu gelas, plastik, bambu, dan lain-lain) dalam bentuk biofilm ataupun sel tunggal;
- 4) adanya bakteri sebagai *autochthonous* ataupun *allochthonous* pada organisme yang dipelihara;
- 5) perlakuan bioremediasi dan probiotik;
- 6) adanya bakteri yang tercampur pada pakan, menempel pada peralatan budi daya, dan lain-lain;
- 7) manusia dan hewan liar yang beraktivitas di dalam perairan kolam.

Apabila kolam air tawar ini tidak dilakukan penyucihamaan secara periodik, Cyanobacteria sebagai organisme pelopor akan segera berkoloni pada air dan dinding kolam walaupun ketersediaan hara di dalam media air minim sekali. Cyanobacteria akan segera berkoloni dan memberikan warna biru-kehijauan di media air atau dinding kolam yang terkena sinar matahari karena Cyanobacteria melakukan fotosintesis. Kehadiran Cyanobacteria akan mendorong kemunculan organisme lain, seperti protozoa, larva insekta yang mengonsumsi Cyanobacteria, ataupun organisme lainnya termasuk bakteri, yang

untuk dapat hidup dan berkembang biak dengan membutuhkan oksigen terlarut yang dihasilkan dari fotosintesis Cyanobacteria serta sel-sel yang mati dari bakteri ini sebagai nutrisi.

Dalam lingkungan yang hanya memiliki kehadiran sedikit nutrisi, tetapi vital, seperti nitrogen dan fosfor, Cyanobacteria ini akan menjadi tumbuh tak terkontrol atau menjadi *blooming*. Cyanobacteria yang menjadi *blooming* memang tidak diharapkan dalam lingkungan akuakultur sebab akan memberikan dampak, yang menurut Paerl dan Tucker (1995) adalah sebagai berikut.

- 1) Cyanobacteria merupakan dasar atau produsen yang tidak cukup mendukung bagi sistem rantai makanan di kolam.
- 2) Cyanobacteria merupakan penghasil oksigen dari fotosintesis yang kurang baik karena kemampuan tumbuh yang juga besar sehingga oksigen yang dihasilkan di siang hari akan bisa habis pada saat respirasi di malam hari.
- 3) Cyanobacteria juga menghasilkan produk "geosmin" yang dapat berakibat kepada hadirnya "aroma tanah" pada daging ikan yang dipelihara.
- 4) Beberapa spesies bahkan *strain* dapat menghasilkan racun (toksin) yang berbahaya, tidak hanya bagi organisme perairan yang dikultur, tetapi juga kepada manusia yang bersinggungan dengan air media dan mengonsumsi ikan yang dipelihara.

Berlimpahnya Cyanobacteria di kolam pemeliharaan ikan yang terkontrol dengan baik, misalnya pada wadah pemeliharaan bak semen, *fiber glass*, kolam terpal, ataupun bak plastik, memang dapat diatasi dengan mengontrol bakteri dan partikel nutrisi yang masuk menggunakan metode "*matured water*", yaitu dengan memfilter air yang akan digunakan untuk pemeliharaan ikan (utamanya untuk benih) menggunakan *microfilter* 0,2  $\mu\text{m}$  dan selanjutnya air media yang telah difilter ini diperkaya lagi dengan bakteri terpilih dan diberi nutrisi agar memiliki biomassa yang besar dalam mendukung kehidupan larva ikan (Skjermo & Vadstein, 1999). Namun, untuk kolam tanah yang luas, metode *matured water* ini sulit, bahkan tidak

bisa digunakan untuk volume air yang besar, apalagi air berasal dari alam yang biasanya kaya dengan padatan tersuspensi, plankton, ataupun partikel organik lainnya yang menyebabkan pori-pori *microfilter* segera tertutup walaupun sebelumnya sudah dilakukan penyaringan secara bertingkat. Beberapa produk untuk mengelola kepadatan bakteri yang kebanyakan dijual di pasaran memang ada yang bisa diaplikasikan dalam kolam ataupun tambak yang luas. Meskipun demikian, dari studi Boyd et al. (1984), perlakuan dengan suspensi bakteri ini tidak menunjukkan pengaruh signifikan pada kepadatan bakteri di kolam karena kepadatan bakteri yang terdapat secara alami di media air dan dasar kolam sudah lebih tinggi dari perlakuan suspensi bakteri yang diberikan.

#### 4. Kolam Bekas Tambang

Di Indonesia, khususnya di Kalimantan Timur, terdapat cukup banyak kolam bekas tambang (Gambar 8.9). Pertambangan apa pun bentuk dan jenisnya selalu memunculkan kekhawatiran akan munculnya *acid mine drainage* (AMD) atau limbah air asam tambang yang merupakan ciri utama kolam ini dibandingkan kolam atau reservoir air tawar lainnya. AMD sering diduga bisa mengandung logam berat dan metaloid di dalamnya walaupun pada banyak kasus air asam, tambang logam yang paling banyak terlarut adalah besi dan mangan.



Keterangan: Kolam bekas tambang batu bara berukuran kecil di bawah 1 ha dan kedalaman air terdalam hanya 4,5 m. Di beberapa tempat di Kalimantan Timur biasa dijumpai kolam bekas tambang batu bara dengan luas melebihi 20 ha dan kedalaman air mencapai 30 meter lebih sehingga terbentuk stratifikasi suhu dan kelarutan oksigen. Foto: Asfie Maidie (2022)

**Gambar 8.9** Kolam bekas tambang batu bara di Kabupaten Paser, Provinsi Kalimantan Timur.

Di beberapa tempat air asam tambang ini memang mengandung konsentrasi logam berat dan metaloid yang begitu tinggi, tetapi di tempat lain adalah rendah, bahkan tidak terdeteksi. Kandungan logam berat dan metaloid pada air asam tambang, utamanya tambang batu bara, sangat berhubungan dengan lapisan batu bara (*coal seam*) itu sendiri serta geografi dari wilayah yang ditambang (Global Energy Monitor, 2021). Oleh karena itu, dapat dimaklumi bahwa data logam berat dan metaloid dari satu wilayah ke wilayah lainnya terkadang sangat berbeda. Di sisi lain, perlakuan pada kolam pengendap air tambang juga memengaruhi konsentrasi logam berat di air buangnya. Maidie et al. (2022) menyimpulkan bahwa pengapuran air tambang

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dan *dredging* sedimen yang terbentuk di dasar kolam secara periodik akan memberikan dampak positif berupa penurunan yang berarti untuk konsentrasi logam berat pada air tambang batu bara yang dilepaskan di perairan umum.

Menurut Suryowati (2021) serta Woodbury dan Arbainsyah (2020), di wilayah Kalimantan Timur sendiri diperkirakan ada 1.753 buah kolam bekas tambang atau sekitar 87.000 hektare yang utamanya terdiri dari kolam bekas tambang batu bara dan tambang lain (emas, pasir, batu padas, dan lain-lain) yang berjumlah kecil. Kolam-kolam bekas tambang ini memang sulit untuk direklamasi karena sudah terlalu dalam dan luas sebagai akibat pengambilan material bahan tambang dalam jumlah yang sangat besar sehingga *top soil* (tanah pucuk) yang semula disediakan untuk menutup kembali lubang-lubang bekas tambang menjadi sangat kurang. Kalaupun harus ditutup, artinya harus mengambil tanah lain yang akibatnya akan merusak lingkungan. Selain kekurangan tanah penutup, biaya yang besar untuk menutup kolam-kolam bekas tambang ini juga merupakan masalah lain yang harus dipikirkan. Walaupun demikian, beberapa kolam bekas tambang bisa dimanfaatkan sebagai sumber air pertanian, perikanan, rumah tangga, perkebunan, ataupun bagi pariwisata.

Studi mengenai kolam-kolam bekas tambang yang dimanfaatkan bagi pariwisata dan perikanan sudah cukup banyak dilakukan di luar negeri, misalnya Gammons et al. (2009) di Kanada, Veselinovic et al. (2012) di Serbia, Pietrzyk-Sukulska et al. (2015) di Polandia, ataupun di tanah air sendiri, seperti Prasojo et al. (2017) untuk lingkungan tambang PT KPC, Provinsi Kalimantan Timur, dan Adpendi et al. (2020) di PT. MBT, Provinsi Jambi. Sementara itu, kolam bekas tambang batu bara yang digunakan untuk pembudidayaan ikan, dari studi pustaka, diketahui dimulai oleh Miller et al. (2004) yang menggunakan air kolam tambang batu bara untuk budi daya ikan salmon di Amerika Serikat. Othchere et al. (2004) menganalisis pembudidayaan ikan dan keamanan produk ikan yang dihasilkan untuk dikonsumsi manusia yang memanfaatkan kolam bekas tambang batu bara secara global dan menyimpulkan bahwa kolam bekas tambang aman untuk

budi daya ikan dan produk ikannya juga aman untuk dikonsumsi. Dengan berdasarkan hasil studi sebelumnya tersebut, Maidie et al. (2010) melakukan studi percobaan pembudidayaan ikan lokal di dalam keramba pada kolam bekas *sedimentation pond* PT KPC yang merupakan kolam penerima AMD, *run off*, serta air hujan, yang telah mengalami pengapuran untuk meningkatkan pH air. Hasil studi ini memberikan kesimpulan bahwa pertumbuhan ikan normal aman untuk dikonsumsi berdasarkan hasil analisis sepuluh jenis kandungan logam berat dan metaloid pada daging dan hati ikan yang dipelihara.

Pada kolam bekas tambang batu bara yang memperoleh pasokan air tambang asam dengan kandungan logam berat yang tinggi, fungsi dari mikroflora sangat penting dalam mengikat dan mengendapkan logam berat dan metaloid ke sedimen. Hal ini sama seperti bioremediasi yang terjadi pada mikroflora di perairan laut pada penjelasan terdahulu. Studi oleh Oyetibo et al. (2021) di Nigeria pada perairan bekas tambang batu bara dengan kondisi tercemar berat logam berat menunjukkan bahwa Proteobacteria yang memiliki komposisi terbesar pertama sebesar 50,8% dari mikroflora yang terdeteksi, Bacterioidetes memiliki komposisi kedua terbesar sebesar 18,9%, serta beberapa grup mikroflora lainnya menunjukkan kemampuan presipitasi logam berat sebesar hampir 100% atau sebesar  $15,6 \pm 0,92$  mg/mL. Hal ini menjadikan pemikiran bagi kita dalam mengelola air di kolam-kolam bekas tambang yang cukup banyak di negeri kita Indonesia ini dengan memanfaatkan mikroflora yang terdapat dalam air itu sendiri.

Walaupun di Indonesia ada cukup banyak kolam bekas tambang, studi mengenai ekologi, jenis, dan manfaat mikroflora yang hadir di dalam kolam bekas tambang itu sendiri sepertinya belumlah banyak dipelajari. Sebagai tempat penampungan air atau reservoir, kolam bekas tambang yang merupakan buatan manusia sering kali dipengaruhi kepadatan mikrofloranya oleh *sentuhan* manusia. Studi penulis pada kolam bekas tambang batu bara di Kabupaten Paser, Provinsi Kalimantan Timur, dengan luasan 0,23 ha dan kedalaman terdalam 4,5 m yang tak dikelola—dalam arti pengunjung datang dan pergi dengan bebas—kepadatan bakteri terkultur dalam suasana aerobik pada media rendah nutrisi (1/20 PYBG) berkisar  $10^6$  CFU/

mL,  $10^5$ – $10^6$  CFU/mL untuk media tinggi nutrisi (TSA), dan total koliform  $10^4$ – $10^5$  CFU/mL serta *Escherichia coli*  $10^4$  CFU/mL yang mencirikan adanya limbah tinja (feses) yang berasal dari organisme berdarah hangat termasuk manusia. Sementara itu, pada bekas kolam tambang lain yang telah dikelola dengan baik dengan luasan sekitar 0,43 ha dan kedalaman air terdalam 6 m, tetapi pH air berkisar 5, tidak terdeteksi adanya bakteri total koliform ataupun *E.coli*. Selain itu, kepadatan bakteri aerobik terkultur pada media tinggi nutrisi adalah rendah, mulai dari tidak terdeteksi hingga kepadatan  $10^5$  CFU/mL, dan bakteri tumbuh pada media rendah nutrisi berkisar  $10^4$ – $10^6$  CFU/mL, yang berarti bahwa bakteri yang hidup di wilayah ini tidak terkait dengan tingginya bahan organik.

Christita et al. (2017) melakukan studi bakteri yang terdapat pada air kolam bekas *open pit* tambang nikel di Halmahera Timur dan menemukan bahwa terdapat enam genus bakteri, yaitu *Bacillus*, *Escherichia*, *Enterococcus*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, dan *Klebsiella*, dengan total sebanyak 18 spesies, dan genus *Bacillus* secara fenotipe merupakan genus yang dominan. Sementara itu, pada kolam yang mengandung air asam tambang, mikroflora utama yang hadir adalah mikroflora yang bermetabolisme *organoheterotroph* dan autotrof dengan mengoksidasi besi dan belerang. Metabolisme yang lain adalah tipe metabolisme fermentasi yang juga mengoksidasi belerang dan besi dalam bentuk ferri (III). Jenis mikroflora pada air asam tambang ini memang tidaklah banyak. Terdapat sekitar sembilan grup bakteri ( $\alpha$ -Proteobacteria,  $\beta$ -Proteobacteria,  $\gamma$ -Proteobacteria,  $\delta$ -Proteobacteria,  $\theta$ -Proteobacteria, Nitrospira, Firmicutes, Acidobacteria, dan Actinobacteria) dan dua genus dari Archaea (*Thermoplasmatales* dan *Sulfolobales*). Dari grup Eubacteria dapat teridentifikasi sekitar 36 spesies, sedangkan sisanya, yaitu 15 *strain*, tidak diketahui spesiesnya walaupun susunan basa DNA-nya berhasil terdeteksi (Baker & Banfield, 2003). Hasil studi ini menunjukkan kepada kita bahwa masih banyak hal mengenai keberadaan spesies ataupun *strain* mikroflora yang perlu untuk dipelajari pada kolam-kolam bekas tambang yang banyak tersebar di wilayah Indonesia.

## BAB IX

# MIKROFLORA PADA ORGANISME AIR

Walaupun tidak sekompleks mikroflora yang hidup pada tubuh manusia ataupun pada organisme darat lainnya—yang kemungkinan kurangnya studi mengenai objek ini—terdapat juga ciri tertentu dalam hubungan antara mikroflora dengan organisme di perairan yang akan dijelaskan dalam bab ini. Bakteri yang hidup bersama dengan organisme air merupakan pola hidup bersama yang tergantung pada lokasi di mana bakteri atau mikroflora itu berada, apakah di bagian luar ataukah di bagian dalam dari tubuh organisme air yang menjadi inang.

Bakteri yang hidup menempel pada bagian luar tubuh organisme dapat disebut sebagai pola hidup *ectosymbiosis* seperti pada penjelasan sebelumnya dan dikatakan *endosymbiosis* apabila berada di dalam tubuh inang. Bakteri yang menempel pada bagian luar tubuh ikan atau organisme air mungkin terdapat pada kulit, sisik, ataupun hanya berada pada lendir yang menutupi tubuh ikan, sirip, atau pada insang, dan biasanya berkorelasi erat dengan keberadaan bakteri yang ter-

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dapat di media air tempat hidup inang. Studi mengenai bakteri yang melekat pada suatu permukaan yang tenggelam di air ataupun pada kulit organisme perairan merupakan hal penting agar dapat dibuat suatu senyawa *antibiofouling* karena *biofouling* merupakan masalah yang sangat mengganggu bagi kapal, tiang pelabuhan, ataupun pipa-pipa dalam air.

Sementara itu, bakteri atau mikroflora yang bersimbiosis di dalam tubuh inang terdapat pada saluran pencernaan, *hemolymph*, darah, ataupun bagian lain dari organ dalam, apakah itu sebagai *autochthonous* mikroflora atau hanya sekedar tinggal sementara pada saat ikan sakit (*allochthonous* mikroflora). *Autochthonous* mikroflora, walaupun merupakan bakteri pembawa penyakit (bakteri oportunistis), tidak sedikit yang memiliki kemampuan melawan bakteri penyebab penyakit yang sesungguhnya. Sugita et al. (2000) memperlihatkan bahwa sebanyak 85 strain *Vibrio* spp. serta 6 strain *Acinetobacter* spp. yang diisolasi dari usus ikan pantai *horse mackerel* *Trachurus japonicus*, *spotnape ponyfish* *Leionathus nuchalis*, dan *red barracuda* *Sphyraena pinguis* memiliki daya hambat atau kemampuan antibakteri terhadap *Pasteurella piscicida* K-III, suatu penyebab penyakit kematian massal terpenting pada ikan laut di Jepang, baik yang liar maupun yang dibudidayakan. Selain memiliki kemampuan antibakteri terhadap penyakit, bakteri *autochthonous* yang hidup pada usus ikan juga memiliki kemampuan untuk memproduksi vitamin B12 bagi inangnya.

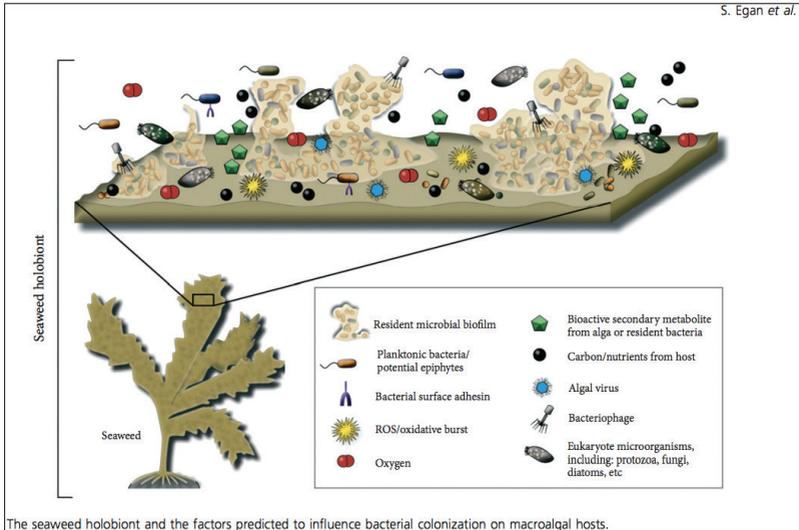
Sebelumnya, Sugita et al. (1993) menemukan bahwa mikroflora yang diisolasi dari sedimen serta air di perairan laut dan selanjutnya juga dari ikan air tawar di Jepang, seperti ikan sidat (*Anguilla japonica*), ikan emas (*Cyprinus carpio*), ikan emas koki (*Carassius auratus*), ikan ayu (*Plecoglossus altivelis*), ikan tilapia (*Oreochromis niloticus*), dan *channel catfish* (*Ictalurus punctatus*), ternyata memiliki obligat anaerobik mikroflora *Bacteroides* tipe A yang hidup di saluran usus atau *intestine*-nya. *Bacteroides* tipe A ini adalah mikroflora utama penghasil vitamin B12 pada ikan-ikan tilapia dan ikan emas sehingga tidak memerlukan asupan vitamin B12 pada pakannya. Maidie et al.

(2011) juga menemukan bahwa lebih dari 50% isolat mikroflora aerobik yang diisolasi dari usus ikan air tawar patin (*Pangasius* sp.), ikan nila (*Oreochromis niloticus*), dan ikan emas (*Cyprinus carpio*) yang dipelihara dalam keramba di perairan Sungai Mahakam, Kalimantan Timur, memiliki kemampuan menghasilkan vitamin B12 melebihi 1 mikrogram per liter.

## A. Mikroflora di Bagian Luar Tubuh Organisme Perairan

Mikroflora yang hidup pada bagian luar tubuh organisme perairan (Gambar 9.1) pada dasarnya terbagi dalam dua kondisi utama sebagai berikut.

- 1) Mikroflora hidup dalam simbiosis, apakah ia bersifat sebagai parasitik yang merugikan di satu pihak, komensalistik yang menguntungkan di satu pihak sementara yang lainnya tidak memperoleh apa pun, atau mutualistik yang saling menguntungkan. Beberapa mikroflora terdapat pada organ penghasil cahaya, pada kulit ikan yang memperoleh nutrisi dari lendir inang, ataupun sebagai parasit akibat terbukanya kulit ikan yang sakit.
- 2) Mikroflora hidup dengan tidak memiliki hubungan tertentu, di mana bakteri atau mikroflora memanfaatkan permukaan keras kulit organisme perairan sebagai niche atau tempat hidup, sama fungsinya seperti permukaan benda keras lain yang tenggelam di perairan.



The seaweed holobiont and the factors predicted to influence bacterial colonization on macroalgal hosts.

Keterangan: Hasil dari fotosintesis berupa oksigen, *mucus* yang menutupi bagian luar rumput laut, serta dari jaringan rumput laut yang mati akan menjadikan permukaan rumput laut merupakan habitat kaya nutrisi yang sesuai bagi organisme prokariota dan eukariota, yang dengan adanya *quorum sensing* antara inang dan simbiosis ini akan terbentuk *holobiont* yang membatasi berkembangnya organisme pengganggu.

Sumber: Gallego (2016)

### Gambar 9.1 Holobiont Permukaan Rumput Laut

Semua organisme di dunia ini pada dasarnya memiliki sistem pertahanan tubuh luar yang membentengi organ bagian dalam terhadap pengaruh lingkungan sekitarnya. Sebagai bentuk pertahanan tubuh, organisme yang hidup di air memiliki kulit luar yang setidaknya terbagi dalam tiga kelompok besar, yaitu

- 1) kulit luar yang bersisik ataupun tidak serta dilindungi oleh lendir atau *mucus*, contohnya ikan, rumput laut (*sea weed*), dan katak;
- 2) kulit yang terbuat dari cangkang yang keras, seperti pada penyu, kepiting, udang, dan kerang;
- 3) kulit yang ditutupi oleh bulu-bulu, seperti pada hewan mamalia semiakuatik: linsang air, anjing laut, dan burung atau unggas air.

Kondisi jenis kulit atau epidermis organisme yang hidup di laut ini sepertinya dapat mencirikan bakteri atau mikroflora yang hidup di permukaan kulit tersebut. Mikroflora yang hidup secara *epibiont* (organisme yang hidup pada kulit organisme lain) ataupun *sclerobiont* (mikroflora hidup menempel pada permukaan substrat keras) hanya melakukan *quorum sensing* (QS) di antara sel mikroflora, baik dari *strain* maupun spesies yang sama, ataupun terhadap spesies yang berbeda.

### 1. Organisme Air dengan Kulit Dilindungi Lendir (Mukus)

Dalam membantu pergerakannya di dalam air serta melindungi tubuhnya dari penyakit dan gesekan dengan benda-benda kasar dan tajam di dalam air, fauna air memiliki lendir yang diekresikan oleh sel-sel epidermis. Walaupun tugasnya untuk melindungi, lendir sendiri dengan nutrisi glukosa dan protein yang terkandung di dalamnya juga menjadi habitat yang baik bagi bakteri, yang dalam bagian ini akan dicoba untuk dijelaskan.

#### a. Ikan

Sebelum menetas menjadi larva, telur organisme air telah dikolonisasi oleh bakteri yang berasal dari media air di mana telur ini berada, yang berbeda dengan bayi manusia ataupun hewan mamalia di mana mikroflora yang berkolonisasi umumnya berasal dari induk betina seperti yang dijelaskan pada Bab VI. Keberadaan bakteri pada kulit telur ikan tidak bersifat simbiosis yang menguntungkan, tetapi justru sering kali menjadi pembawa kerusakan pada telur. Kepadatan bakteri terkultur yang hidup menempel pada permukaan telur ikan air tawar salmon dan ikan mas koki berkisar  $10^3$ – $10^6$  CFU/g yang tersusun dari mikroflora *Aeromonas*, *Pseudomonas*, *Cytophaga*, dan *Flabobacterium* (Bell et al., 1971; Yoshimizu et al., 1980; Sugita et al., 1988). Sementara itu, Hansen dan Olafsen (1989), juga dengan menggunakan metode kultur, menemukan bahwa bakteri *Pseudomonas* spp., *Alteromonas* spp., dan *Vibrio fischeri* merupakan bakteri yang dominan berkolonisasi pada telur ikan laut *cod* (*Gadus morhua* L.), sedangkan pada telur ikan halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) yang

berkolonisasi terbanyak adalah *Pseudomonas-Alcaligenes* spp., *Alteromonas* spp., *Flavobacterium* spp., dan *Aeromonas* spp. Begitu juga pada telur ikan karang (*Acanthopagrus schlegelii* dan *Halichoeres nigrescens*) diketahui dikolonisasi oleh bakteri *Pseudomonas*, *Archromobacter*, dan *Serratia* yang merupakan bakteri penyebab penyakit dan penyebab pembusukan pada telur (Bai & Hou, 2020).

Pada saat telur ini menetas, ikan langsung memulai meminum air yang sekaligus juga membawa mikroflora yang terkandung di media air ke dalam saluran pencernaan ikan. Beberapa jenis bakteri yang masuk ke saluran pencernaan ikan ini akan terlepas kembali ke perairan melalui feses, sedangkan beberapa jenis lainnya akan berkolonisasi di dalam saluran pencernaan membentuk *autochthonous microflora*. Kecepatan meminum air dari larva ikan akan makin meningkat pesat begitu cadangan kuning telur mulai habis. Kepadatan mikroflora pada larva ikan salmon *Onchorhynchus mykiss* (Walbaum) yang telah diukur oleh Tytler et al. (1990) adalah sebesar lima kali lipat saat larva berumur 16 hari hingga 23 hari. Pada saat berumur empat hari setelah menetas, larva ikan juga diketahui telah memiliki sejumlah bakteri di dalam ususnya. Muroga et al. (1987) menemukan bahwa bakteri aerobik terkultur *Vibrio* dan *Pseudomonas* adalah yang dominan (masing-masing 45% dan 30%) terdapat pada usus larva ikan *red seabream* (*Pagrus major*) dan *black seabream* (*Acanthopagrus schlegelii*) dengan kepadatan total bakteri masing-masing untuk jenis ikan ini adalah  $7,4 \times 10^4$  dan  $3,4 \times 10^4$ . Padahal, kemungkinan terdapatnya *Vibrio* ini pada air laut media pemeliharaan dan makanan hidup masing-masing hanya sebesar 7% dan 11%, yang berarti bahwa genus *Vibrio* yang masuk melalui air media terminum oleh larva ikan menjadi berkembang di dalam usus larva ikan sebagai *autochthonous microflora*.

Semasa ikan hidup normal di perairan tanpa menderita sakit atau ada luka di tubuh, biasanya pada kulit, mata, insang, ataupun organ luar lainnya, ikan tersebut dipercaya steril, baik dari bakteri maupun mikrob lainnya, akibat kehadiran lendir yang terus diproduksi oleh ikan. Pada ikan-ikan yang tak bersisik, seperti lele, patin, dan baung di air tawar ataupun ikan sembilang di perairan muara dan laut, lendir

akan lebih tebal daripada ikan-ikan bersisik, seperti ikan mas ataupun tawes.

Sistem lendir pada ikan sebenarnya terbagi dalam tiga bagian yang memiliki fungsi yang hampir sama, yaitu pada kulit, insang, dan saluran pencernaan. Pada kulit dan insang, lendir ikan akan lepas terbuang setelah beberapa lama untuk digantikan lendir yang baru akibat tergesek benda keras, terlepas saat berenang, ataupun sebab lainnya. Sementara itu, pada saluran pencernaan, gerakan peristaltik akan turut melepaskan lendir di bagian dalam saluran pencernaan searah pergerakan makanan untuk dicerna, yang dalam semua proses pelepasan lendir ini, seandainya ada, bakteri patogen yang dapat hidup di lendir ini pun akan ikut lepas terbuang juga tanpa sempat menginfeksi tubuh ikan.

Lendir ikan tersusun dari suatu senyawa *sialic acid* yang mengandung glikoprotein (*SA-glycoprotein*), yaitu *N-acetylneurraminyl-( $\alpha,2\rightarrow6$ )-N-acetyl-galactosamine*. Glikoprotein pada lendir ikan lebih tinggi karbohidrat disakaridanya dibanding pada manusia ataupun hewan lain, kecuali domba, dan sepertinya tingginya kandungan disakarida pada glikoprotein lendir ini berpengaruh kuat terhadap ketahanan kulit ikan dari serangan penyakit (Asakawa, 1983). Lendir ikan sendiri sebenarnya juga bersifat antibakteri. Hasil studi Dash et al. (2018) menyatakan bahwa pada lendir terkandung *antimicrobial peptide* (AMPs), proteinase, lektin, dan *lysozyme* yang mampu melarutkan atau melisis dinding sel bakteri yang hadir di dalam lendir. Walaupun demikian, beberapa spesies bakteri dapat juga dijumpai hidup pada lendir, seperti *Vibrionaceae*, *Aeromonas hydrophila*, dan *Micrococcus* (Cahill, 1990).

Kepadatan bakteri pada lendir atau kulit ikan ini memang berkaitan erat sekali dengan kondisi perairan seperti juga pada telur. Pada perairan yang tercemar dengan limbah organik atau eutrofikasi bahan organik, konsentrasi mikroflora adalah besar dan melebihi 4 *magnitude*, sedangkan pada perairan alami yang bersih, konsentrasi ini kecil di bawah 4 *magnitude*. Normalnya, bakteri terkultur di atas media yang terdapat pada kulit ikan adalah berkisar  $10^2$ – $10^7$  CFU/

Buku ini tidak diperjualbelikan.

cm<sup>2</sup>, sedangkan pada insang dan usus berkisar 10<sup>3</sup>–10<sup>9</sup> CFU/g. Kepadatan bakteri ini juga berhubungan dengan kondisi perairan, yang pada saat musim dingin kepadatan bakteri menjadi menurun dan akan meningkat apabila kondisi suhu air hangat. Dengan perbedaan suhu ini, dapat disimpulkan pula bahwa ikan-ikan yang tertangkap di wilayah tropis akan lebih tinggi konsentrasi mikrofloranya dibanding ikan-ikan di wilayah bermusim empat (FAO, 2022).

Selain pada kulit, bakteri juga terkadang ada yang bersimbiosis pada bagian tubuh luar lain ikan, seperti mata pada ikan-ikan tertentu. Ikan laut *Anomalops katoptron* bersimbiosis dengan bakteri luminesens (bakteri penghasil cahaya) untuk berkomunikasi dalam membentuk pengumpulan (*schooling*) di dalam rongga karang yang temaram atau gelap, serta untuk mendeteksi keberadaan plankton yang menjadi pakannya (Hellinger et al., 2017). Bakteri yang bersifat luminesens adalah penting pada ikan-ikan tertentu, tetapi belum jelas kemanfaatannya pada beberapa jenis ikan, contohnya pada ikan belanak *Mugil cephalus* dan pada ikan *Tachyrius arius* dengan mata bercahaya akibat bersimbiosis dengan bakteri berpendar (Ramesh & Venugopalan, 1988).

Pada dasarnya, hanya terdapat tiga genus bakteri yang bersifat bioluminesens ini, yaitu

- 1) *Photobacterium* atau *Vibrio*: *Photobacterium fishcheri* atau *Vibrio fishcheri* dengan GC 39,0–40,5;
- 2) *Photobacterium*: *Photobacterium phosphorum* dengan GC 41.2–41.8 dan *Photobacterium leiognathi* dengan GC 42,8–43,8; dan
- 3) *Beneckeia*: *Beneckeia splendida* atau *Lucibacterium harveyi* dengan GC 45,0–45,9; *Beneckeia harveyi* atau *Lucibacterium harveyi* dengan GC 46,0–47,2; serta grup ke-3 dari genus ini: *Photobacterium belozerskii* dengan GC 46,1–48,2. Juga termasuk dalam grup genus *Beneckeia* yang bersifat *luminous* ini adalah *Vibrio cholerae* atau *Vibrio albensis* dengan GC 47,8.

Dari ketiga kelompok tersebut, hanya genus *Beneckea* yang diketahui tidak bersimbiosis dengan suatu inang. Bakteri yang bersifat berpendar (*luminous*) ini umum terdapat di laut dan hampir tidak ada yang hidup di perairan tawar, kecuali *Vibrio cholera* var. *albensis* yang diisolasi dari Sungai Elbe, Jerman (Hastings & Neelson, 1977).

Selain bersifat menguntungkan bagi inangnya, bakteri luminesens yang tidak bersimbiosis atau hanya tertelan saat ikan minum air laut justru bersifat merugikan bagi organisme seperti udang karena saat bakteri ini tertelan, udang tersebut akan terlihat dengan mudah oleh pemangsa akibat adanya cahaya yang berpendar keluar dari sistem pencernaan. Sementara itu, pada ikan, keberadaan bakteri luminesens di saluran pencernaan tidaklah diketahui kemanfaatannya, baik bagi inang maupun bagi pemangsa. Namun, karena bakteri bioluminesens ini dapat selamat dari proses pencernaan, ia akan memperbanyak diri dengan cepat dalam saluran pencernaan dan akan memperkaya kepadatan bakteri bioluminesens di perairan saat ikan mengeluarkan feses (Ruby & Morin, 1979).

Bakteri bioluminesens umum terdapat pada organisme air, tidak hanya pada udang ataupun ikan, tetapi juga pada ubur-ubur, gurita, cumi-cumi, kepiting, dan hewan lainnya. Namun, memang harus dibedakan antara organisme air yang memang menghasilkan cahaya berpendar atau bioluminesens seperti kebanyakan organisme laut dalam dan organisme yang bisa menghasilkan cahaya berpendar akibat bersimbiosis dengan bakteri berpendar.

#### b. Reptilia dan Amfibi Air

Studi mengenai reptilia dan amfibi yang berhubungan dengan bakteri perairan sangat sedikit sehingga pembahasan keduanya disatukan dalam satu anak bab ini. Pada hewan amfibi, bakteri yang hidup di permukaan kulit sangat berketergantungan dengan kulit sehingga dapat dikatakan bahwa kulit katak adalah *microbiome* yang khusus bagi mikroflora tertentu. Pada amfibi yang hidup di perairan, Acidobacteria, Actinobacteria, Bacteroidetes, Cyanobacteria, Firmicutes, dan Proteobacteria adalah grup bakteri yang umum dan dominan

terdapat pada kulit katak. Kepadatan yang tinggi dari bakteri di kulit katak mungkin bisa menyebabkan ancaman penyakit mematikan yang sangat tinggi bagi katak-katak yang ada di dunia (Ross et al., 2019). Dengan menggunakan uji DNA, Weitsman et al. (2018) menemukan bahwa terdapat keragaman yang sangat nyata di antara mikroflora pada kulit katak walaupun dalam spesies yang sama, sedangkan hal ini tidak terjadi pada spesies kadal (*lizard*) yang lebih seragam mikrofloranya di dalam spesiesnya.

Buaya merupakan satu jenis organisme air yang memang sengaja dibudidayakan untuk keperluan kulit bagi *fashion* ataupun bagi keperluan lainnya. Oleh karena itu, studi-studi mengenai mikroflora yang berkoloni pada kulit buaya perlu untuk diketahui agar kulit buaya yang dibudidayakan dapat diperoleh dalam kualitas yang bagus. Buaya muara (*Crocodylus porosus*) di beberapa negara dilindungi karena populasinya kecil, tetapi tidak di Australia karena populasinya besar. Chiri et al. (2017) melakukan studi mikroflora pada kulit buaya muara *C. porosus* yang dibudidayakan dengan yang hidup di alam perairan Australia menggunakan uji pada rantai basa 16S RNA dan memperoleh hasil bahwa pada buaya muara yang dibudidayakan, mikroflora oportunistik penyebab penyakit, seperti Clostridiales, Bacteroidetes, dan Actinomycetales adalah yang mendominasi, sedangkan pada buaya muara yang hidup liar, mikroflora pada kulit didominasi oleh grup Synthrophobacteriales, Aleteromonadales, Rhodobacteriales, dan Oceanospirillales.

Studi-studi pada tahun-tahun belakangan ini pada jenis amfibi atau katak lebih dipusatkan kepada fenomena matinya katak-katak di seluruh dunia dan bukan pada ekologi mikroflora yang terdapat pada kulit katak. Kematian katak yang disebabkan oleh jamur *Batrachochytrium dendrobatidis* yang menyerang sistem pernapasan pada kulit katak mungkin bisa dikurangi dengan memanfaatkan mikroflora yang bisa menekan pertumbuhan jamur penyebab kematian ini.

### c. Rumput Laut (*Seaweed*)

Selain pada tubuh luar hewan-hewan yang ada di laut, pada makroalga atau rumput laut (*seaweed*) juga terdapat hubungan yang khas dengan

mikroflora. Kepadatan mikroflora bisa bervariasi dari satu tempat ke tempat lain walaupun rumput laut itu terdiri dari spesies yang sama. Rumput laut (*Kappaphycus alvarezii*) yang sehat dari pembudidayaan di permukaan yang penulis pelajari di perairan laut Bontang dan Penajam (Kalimantan Timur) memiliki kepadatan mikroflora aerobik terkultur masing-masing sebesar  $10^1$ – $10^2$ /g dan  $10^4$ /g, sedangkan di Nunukan (Kalimantan Utara) menunjukkan kepadatan mikroflora berkisar  $10^2$ – $10^4$ /g. Setelah dipelajari lebih lanjut, khusus untuk rumput laut yang berasal dari Nunukan, diketahui pada bagian talus yang lebih tua (pangkal), kepadatan mikrofloranya berkisar  $10^2$ – $10^3$ /g, sedangkan pada ujung muda talus, kepadatannya berkisar  $10^3$ – $10^4$ /g yang lebih tinggi daripada mikroflora yang terdapat di pangkal. Hal ini menjadi perhatian penyebab terjadi perbedaan kepadatan mikroflora yang berbeda tersebut. Padahal, secara logika pangkal yang lebih tua seharusnya ditemplei mikroflora lebih banyak daripada ujung talus yang muda akibat lamanya terendam di air, apalagi mengingat ukuran permukaan talus adalah lebih besar pada pangkalnya. Apakah mungkin pada ujung talus yang lebih muda terjadi produksi lendir atau mukus yang lebih banyak sehingga menjadi nutrisi bagi mikroflora untuk lebih tinggi kepadatannya dibanding pangkal? Namun, pada rumput laut bertalus lebar, seperti *Ulva australis*, ujungnya menunjukkan kepadatan bakteri atau mikroflora yang lebih rendah sekitar  $10^6$  sel/cm<sup>-2</sup> dibanding dengan pangkal yang memiliki kepadatan sekitar  $10^7$  sel/cm<sup>-2</sup> (Tujula, 2006).

Pada rumput laut (*seaweed*) atau bahkan juga pada lamun (*seagrass*), beberapa spesiesnya, seperti *Ulva* sp. ataupun *Laminaria* sp., memiliki permukaan yang cukup luas dan menjadi habitat (*niche*) dari berbagai mikroorganisme dengan berbagai jenis dan ukuran. Dengan demikian, dapat dikatakan bahwa rumput laut dan lamun adalah *holobiont*. *Holobiont* berbeda dengan *host* atau inang yang hanya mencakup satu spesies inang dengan satu spesies organisme lain yang bersama hidup dengannya (Schneider, 2021). Rumput laut membutuhkan bakteri *ephiphytic* yang bermanfaat menghasilkan senyawa *antifouling* yang mencegah permukaan rumput laut

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dari kolonisasi tumbuhan lain yang menghalangi fotosintesis dan pertumbuhannya, memasok nutrisi, dan juga mencegah predasi. Memang, dalam hal *holobiont* antara *seaweed* dan mikroflora ini sepertinya tidak terdapat simbiosis yang spesifik antara satu spesies mikroflora dan spesies rumput laut tertentu. Meskipun demikian, ada keterkaitan yang kuat antara mikroflora dan rumput laut, seperti hasil metabolisme sekunder dari mikroflora (misal: *quorum sensing acyl-homoserine lactone* [AHLs]) menjadi penyebab pelepasan spora oleh rumput laut dan spesies mikroflora yang menjadi simbiosis ini juga tergantung sekali dengan kondisi geografi di mana perairan itu berada. Secara umum, *phyla* utama penyusun mikroflora pada permukaan rumput laut adalah Proteobacteria, Cyanobacteria, Actinobacteria, dan Bacteroidetes (Egan et al., 2013; Wahl et al., 2012).

## 2. Organisme Air yang Dilindungi oleh Cangkang Keras

Berbeda dengan organisme air yang dilindungi oleh lendir yang akan berubah kualitas dan kuantitas mikrofloranya seiring peluruhan lendir, mikroflora pada organisme air yang dilindungi dengan cangkang keras hampir sulit untuk berubah komposisi dan kuantitas mikrofloranya, bahkan jika si inang sendiri telah mati. Hal ini dimungkinkan karena cangkang keras hanya mengalami perubahan volume atau luasan dari cangkang yang menjadi substrat tempat hidup dengan hampir tanpa berhubungan sama sekali dengan proses metabolisme dari inangnya.

### a. Krustasea

Pada ikan ataupun organisme air yang memiliki lendir, keberadaan bakteri sangat dipengaruhi oleh sistem pertahanan tubuh. Namun, tidak demikian dengan organisme air yang tidak memiliki sistem perlindungan lendir, pertahanan tubuh luar biasanya dilindungi oleh kulit atau karapas yang tebal dan keras, mulai dari kitin pada kepiting ataupun lobster hingga cangkang kapur seperti pada kerang. Pada kulit luar krustasea, misalnya, bakteri bebas membentuk biofilm dan hanya akan tergantung saat kulit itu terlepas (*moulting*). Terbentuknya biofilm pada karapas krustasea diduga merupakan suatu hal yang merugikan bagi krustasea karena pada saat bagian tubuh

ini terluka, bakteri penyakit pada biofilm bisa menginfeksi hingga ke *hemolimp*. Bakteri yang umum terdapat di karapas adalah Eubacteria Gram-negatif Proteobacteria yang mendominasi sebesar 59% bakteri terdeteksi pada karapas, di mana dalam Proteobacteria ini 54% adalah  $\gamma$ -Proteobacteria dan  $\alpha$ -Proteobacteria sebesar 43%. Dalam hal ini, genus *Alteromonas* dan genus *Pseudoalteromonas* adalah genus yang dominan pada karapas krustasea *Atlantic blue crab* (Givens et al., 2013). Kepadatan dari bakteri ini di permukaan karapas krustasea cukup bervariasi. Di perairan laut Thailand, dari sebanyak 47 jenis Malakostraka (Amphiphoda, Hoplocarida, dan Decapoda) yang dianalisis, kepadatan bakteri yang hidup sebagai *epibiont* pada karapas berkisar  $0,70 \times 10^3 - 2,87 \times 10^4$  per  $\text{cm}^2$  (Becker, 1996).

#### b. Karang

Mikroflora sebenarnya tidak selalu hadir pada karang sehingga beberapa karang tidak memiliki mikroflora. Demikian juga pada mikroflora yang hadir, tidak seluruhnya terjadi simbiosis yang spesifik dalam bentuk spesies per spesies. Memang, beberapa bakteri diketahui bersimbiosis pada jenis karang tertentu walaupun di lingkungan media airnya, spesies atau *strain* mikroflora itu sendiri tidak terdapat (Wahl et al., 2012). Sebagai contoh, Sharp et al. (2007) menemukan bahwa *Candidatus* Endobugula sertula, suatu spesies dari  $\gamma$ -Proteobacteria, selalu bersimbiosis pada permukaan larva bryozoa *Bugula neritina* untuk melindunginya dari ikan predator dengan cara memproduksi suatu zat kompleks *polyketide bryostatin* sehingga larva tidak termakan oleh ikan predator, demikian juga dengan *Bacillus* sp. yang ditemukan oleh Thakur et al. (2004) yang menjadi simbiosis dengan permukaan sponge *Ircinia fusca*.

#### c. Kerang atau Moluska

Walaupun kulit kerang adalah juga sangat kaku dan masif seperti bebatuan, tetapi pada kenyataannya hampir jarang sekali ditemukan kulit kerang yang padat ditutupi oleh *biofouling*. Padahal, seperti kita ketahui, kulit kerang yang utamanya tersusun dari kapur atau kalsium itu tidaklah mengalami pergantian seperti pada krustasea yang bisa

terjadi *moulting* sehingga kulit baru bisa mencegah kulit terlalu padat dengan *biofouling*. Pada kerang, pertumbuhan tubuh diikuti dengan perpanjangan ke arah luar dari kulit kerasnya. Seharusnya ada simbiosis tertentu dengan mikroflora untuk mencegah terjadinya *biofouling* ini. Keberadaan dari *sclerobiont* di kulit kerang menurut Agostini et al. (2017) utamanya dipengaruhi oleh kepadatan mikroflora penyusun biofilm di permukaan kerang, luasan permukaan kulit kerang, dan tekstur permukaan kulit kerang. Kepadatan mikroflora di permukaan kulit kerang terlihat cukup tinggi hingga mencapai *magnitude*  $10^6$ – $10^8$ /cm<sup>2</sup>. Pada kulit kerang laut, *Anadara broughtoni*, yang hidup di Laut Jepang, bakteri terkultur yang menjadi *sclerobiont* pada cangkang kerang di dominasi oleh  $\gamma$ -Proteobacteria dan  $\alpha$ -Proteobacteria, sedikit Firmicutes, Actinobacteria, serta Cytophaga-Flavobacterium-Bacteroides (CFB; Romanenko et al., 2006).

### 3. Organisme Semiakuatik dengan Kulit Berbulu

Organisme semiakuatik dengan kulit berbulu adalah organisme yang sebagian dari kehidupannya berada di lingkungan perairan, baik ia bersarang dan mencari makan di lingkungan perairan maupun hanya mencari makan saja di perairan. Alasan logis mengapa organisme ini patut untuk diteliti adalah karena berada dalam lingkungan perairan yang cukup lama maka besar kemungkinannya akan ada bakteri yang ikut hidup di permukaan kulit ataupun di dalam saluran pencernaannya. Hal ini akan dijelaskan berikut ini.

#### a. Burung (*Avian*)

Tidak ada organisme dengan kulit berbulu yang menjadi organisme akuatik sesungguhnya karena bulu sendiri, yang selalu dilapisi oleh lapisan minyak, lemak, ataupun lilin, serta lapisan bulu yang cukup tebal akan berakibat makhluk hidup itu terapung di perairan, tidak mudah tenggelam. Burung-burung air, linsang air, dan anjing laut adalah hewan-hewan yang mungkin sebagian besar hidupnya berada di air. Burung air, dalam hal ini, adalah burung-burung yang sebagian besar hidup berhubungan dengan air, seperti camar, raja udang, dan penguin. Burung-burung ini memiliki mikroflora yang

sangat bervariasi pada kulit tubuhnya. Studi dari Ross et al. (2019) menunjukkan bahwa terdapat perbedaan besar dari mikroflora pada kulit burung (*Avians*), yaitu sangat tergantung kepada jenis kelamin, spesies, umur, dan habitat. Studi mengenai jenis-jenis dan kepadatan mikroflora serta peranannya dalam *microbiome* kulit burung belum banyak dipelajari sehingga hanya sedikit informasi yang diperoleh mengenai mikroflora pada kulit burung yang semiakuatik ini.

#### b. Mamalia Air

Pada mamalia air, seperti singa laut, anjing laut, lumba-lumba, dan paus, studi Apprill et al. (2020) menunjukkan bahwa terdapat perbedaan nyata mikroflora yang hidup pada spesies-spesies ataupun pada level famili dari mamalia yang hidup di laut. Pada paus balin (*Balaenopteridae*), mikroflora dari famili *Moraxellaceae* dan *Cardiobacteriaceae* merupakan mikroflora pada kulit yang menjadi penciri dari famili paus ini, sedangkan pada paus sperma (*Phyceter macrocephalus*) dicirikan dengan mikroflora dari genus *Psychrobacter* dan grup *Flavobacteriaceae*-lah yang dominan. Sementara itu, untuk anjing laut (*Phoca vitulina*), *Pseudoalteromonas* dan *Pseudomonas*-lah yang dominan. Genus *Pseudomonas* juga merupakan genus mikroflora yang dominan pada epidermis lumba-lumba (*Delphinidae*).

## B. Mikroflora di Bagian Dalam Tubuh Organisme Perairan

Dibanding bagian luar, mikroflora yang ada di dalam tubuh justru yang paling banyak dipelajari. Kehadiran mikroflora di tubuh inang (ikan dan organisme air lainnya) sangat ditentukan oleh hubungan genetik yang diperlihatkan dengan adanya *quorum sensing* antara sel mikroflora dan sel inang yang menjadi *niche*-nya, selain *quorum sensing* antara sel-sel mikroflora itu sendiri.

Orang umum hanya mengetahui bahwa bakteri itu jika berada di dalam tubuh, akan menimbulkan penyakit. Padahal, pada dasarnya tidaklah demikian, banyak sekali bakteri yang berada di dalam tubuh ikan yang justru memberikan manfaat bagi ikan atau organisme

perairan lainnya. Sebagai contoh, singa laut dari Amerika Selatan (*Otaria flavescens*) memiliki *strain-strain Clostridium* sp. untuk dapat menguraikan senyawa kitin yang dikonsumsi dari krustasea. Kitin sebenarnya adalah polimer glukosa. Dalam bentuk gula sederhana, glukosa baru dapat dimanfaatkan sebagai salah satu sumber energi dalam metabolisme tubuh. Namun, kehadiran *autochthonous anaerobic Clostridium* sp. yang hidup pada usus menghasilkan senyawa  $\beta$ -N-Acetylglucosaminidase yang dapat mengurai kitin menjadi senyawa sederhana glukosa yang dapat dimanfaatkan oleh singa laut (Konagaya et al., 1998).

Simbiosis mikroflora dengan bagian dalam tubuh inang disebut *endosymbiosis*. Biasanya, perpindahan *endosymbiont* (mikroflora yang melakukan simbiosis dengan bagian dalam tubuh inang) dari satu individu ke keturunannya atau ke individu lainnya adalah melalui perpindahan atau transmisi yang terjadi dalam tiga cara, menurut Wahl et al. (2012), yaitu

- 1) secara vertikal dari induk kepada anaknya;
- 2) secara horizontal dari satu inang kepada inang lain di sekitarnya; dan
- 3) secara reinfeksi dari suatu lingkungan mikroflora kepada inang yang baru masuk ke ekosistem.

Studi mengenai hubungan mikroflora dan inang ini memang sukar untuk dilakukan karena hingga saat ini teknik kultur mikroflora sangat terbatas.

Walaupun organisme itu hidup di air, secara umum dapat dikatakan bahwa bakteri yang terdapat di lingkungan air sepertinya tidak cukup kuat pengaruhnya terhadap jenis dan kepadatan mikroflora yang terdapat di dalam usus organisme air. Dari hasil studi Sugita et al. (1993) dengan menggunakan teknik kultur untuk menumbuhkan bakteri, diketahui bahwa kepadatan bakteri di air laut berkisar dari *magnitude*  $10^1$  hingga  $10^3$  dengan bakteri dominan adalah genus *Vibrio*, *Pseudomonas*, *Moraxella*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, dan *Staphylococcus*. Sementara itu, pada 4 spesies gastropoda, 7 spesies

krustasea, dan 8 spesies ikan, kepadatan mikroflora di usus berkisar  $10^1$  hingga  $10^7$  yang berarti lebih tinggi kepadatannya dibanding yang terdapat di air. Genus dominan yang berkoloni pada usus adalah *Vibrio* dan *Pseudomonas*, serta sedikit dan jarang terdeteksi untuk *Moraxella*, *Acinetobacter*, *Flavobacterium*, *Enterobacteriaceae*, *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Streptococcus*, *Coryneforms*, *Bacillus*, *Bacteroidaceae*, *Clostridium*, dan Anaerobic cocci, yang berarti grup-grup yang dominan pada media hidup air tidaklah juga menjadi dominan pada usus organisme air yang hidup di dalamnya.

## 1. Ikan

Mikroflora pada bagian dalam tubuh ikan penting untuk dipelajari. Tidak hanya dalam hubungannya terhadap terjadinya penyakit oleh bakteri oportunistis, seperti *Aeromonas hydrophila*, pada ikan air tawar ataupun spesies/strain *Vibrio* pada ikan air laut yang sebenarnya adalah *autochthonous mikroflora* pada usus ikan, tetapi juga dalam hubungannya dengan penyediaan nutrisi bagi ikan, pertahanan terhadap bakteri penyakit, serta berbagai manfaat lainnya. Pada ikan, mikroflora utamanya berkoloni pada kulit, insang, dan usus (gastrointestinal). Pada tapis insang (*gill filament*) yang terus-menerus menyaring air untuk memperoleh oksigen dalam proses pernapasan, sekaligus tersaring juga bakteri dalam jumlah yang besar. Pada insang beberapa fungsi mikroflora diketahui hadir, seperti bakteri nitrogen denitrifikasi (Nitrosomonadales), sebagai imunitas dan respons terhadap stres (Alteromonadales, Bacillales, Burkholderiales, Campylobacterales, Corynebacterales, Cytophagales, Desulfobacterales, Enterobacterales, Ferroales, Flavobacterales, Micrococcales, Oceanospirillales, Parachlamydiales, Pelagibacterales, Propionibacterales, Pseudomonadales, Rhodobacterales, Salinisphaerales, Sphingomonadales, Thiotrichales, ataupun Vibrionales) (Sehnal et al., 2021). Pada ikan nila NEW GIFT tilapia yang sekarang dibudidayakan di banyak negara di dunia, dari sekitar 300 bp 16S DNA yang diamati sebagai OTU ditemukan bahwa dalam tingkatan filum, Proteobacteria adalah filum yang paling mendominasi mikroflora pada mukosa insang, diikuti oleh sedikit Actinobacteriota, Firmicutes,

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dan Bacteriodota. Sementara itu, pada level genus, *Sphingomonas* adalah yang paling mendominasi, ada *Ralstonia*, strain/spesies/genus tak teridentifikasi dari Comamonadaceae, dan *Undibacterium*. Diketahui juga bahwa beberapa mikroflora berkolerasi positif terhadap perubahan metabolit yang ada di saluran usus, seperti *Undibacterium* terhadap asam amino ornitina ataupun glisina yang kemungkinan membantu proses pencernaannya sehingga asam amino ini tersedia bagi inang atau ikan nila varietas NEW GIFT ini (Wu et al., 2021).

Adanya perbedaan bentuk atau morfologi dari sistem pencernaan untuk masing-masing taksa akan menyebabkan perbedaan juga dalam kepadatan, bahkan jenis mikroflora yang terdapat di dalamnya. Beberapa spesies ikan yang memiliki saluran usus depan (*foregut*), usus tengah (*midgut*), dan usus belakang (*hindgut*) memiliki perbedaan yang mencolok antara bagian-bagian usus ini. Pada ikan mas (*Cyprinus carpio*), ikan koki (*Carassius auratus*), dan tilapia (*Oreochromis niloticus*) terjadi perbedaan kepadatan mikroflora dengan urutan: kepadatan terendah terjadi di usus bagian depan (*foregut*), selanjutnya bagian usus tengah (*midgut*), dan yang paling tinggi pada bagian usus belakang (*hindgut*) (Maidie, 2000). Pembagian saluran usus menjadi bagian depan, tengah, dan belakang dalam hubungannya dengan kolonisasi mikroflora ini sebenarnya telah dimulai sejak ikan masih dalam keadaan larva. Menurut Olafsen dan Hansen (1992), pada ikan laut *cod* (*Gadus morhua* L.) dan herring (*Clupea harengus* L.), pembagian ini dimulai sejak larva ikan menetas dan memulai minum air, serta kolonisasi bakteri terjadi pada hari ke 4–6 pada ikan *cod* dan hari ke 10–12 pada ikan herring.

Selain oleh saluran usus atau usus yang terbagi ke dalam tiga bagian (depan, tengah, dan belakang), mikroflora pada usus ikan juga dipengaruhi oleh pola kebiasaan makannya (*food habit*), yaitu pemakan daging (karnivor), pemakan tumbuhan (herbivor), dan pemakan campuran (omnivor) antara daging dan tumbuhan. Perbedaan sistem pencernaan antara organisme yang herbivor, karnivor, serta omnivor ini tidak hanya terjadi pada ikan, tetapi meliputi juga hewan-hewan lain yang hidup di air dan daratan.

Walaupun makanan utamanya adalah tumbuhan, organisme herbivor tidak memiliki enzim khusus untuk mengurai selulosa dan lignin yang banyak terdapat pada tumbuhan untuk menjadi lebih bernutrisi. Untuk mengatasi hal ini, organisme herbivor bersimbiosis dengan mikroflora fermentatif untuk menghasilkan nutrisi berupa *volatile fatty acids* (VFA). Pada ikan elak (tampalbor) *Kyphosus cornelii* dan *Kyphosus sydneyanus*, dengan perbandingan panjang usus terhadap panjang standar tubuh masing-masing sebesar 3,3–5,5× dan 3,4–5,3×, ditemukan bahwa kedua ikan ini menghasilkan VFA sebesar 18,4 mmol/L dan 38,7 mmol/L yang menandakan bahwa kedua spesies ikan dalam satu genus ini adalah ikan herbivor dengan bakteri fermentatif yang tinggi terdapat pada organ *caecal pouch* di bagian akhir saluran usus (Rimmer & Wiebe, 1987). Sebagai produk akhir dari sistem pencernaan secara fermentasi, beberapa jenis VFA, seperti asetat, propionat, butirir, dan isobutirir, terdeteksi dalam konsentrasi yang cukup besar, tetapi hampir tidak terdeteksi untuk valerir dan isovalerir pada ikan omnivor air tawar, ikan mas (*Cyprinus carpio*) dan ikan *Dorosoma mediastinum*, serta ikan karnivor air tawar pemakan ikan (piskivor) *Micropterus salmoides*. Ikan *M. salmoides* memiliki konsentrasi yang tertinggi untuk VFA di antara ketiga jenis ikan ini, tetapi dari uji bakteri fermentasi, hanya jenis ikan omnivor *C. carpio* dan *D. mediastinum* yang memiliki bakteri fermentasi selulolitik (Smith et al., 1996).

Selain polisakarida selulosa yang terkandung dalam konsentrasi yang besar pada tumbuhan air—yang sebenarnya sulit untuk didegradasi menjadi karbohidrat sederhana sebagai sumber nutrisi tanpa bantuan bakteri fermentasi selulolitik pada ikan herbivor dan omnivor—polimer lain dari karbohidrat yang disebut kitin juga merupakan polisakarida yang sulit dicerna bagi ikan-ikan karnivor pemakan jenis krustasea, seperti udang dan kepiting. Beberapa ahli menyebutkan bahwa pada ikan-ikan pemakan krustasea, kitin tidak akan dicerna dan akan keluar sebagai feses dalam keadaan utuh. Namun, studi dari Lindsay dan Gooday (1985) memperlihatkan bahwa pada ikan *cod* (*Gadus morhua*) dengan sumber makanan juga krustasea, *autochthonous microflora* pada usus dan sedikit pada

*stomach* dihuni oleh mikroflora yang memproduksi *kitinolytic enzyme* (enzime pengurai kitin) dalam kepadatan cukup tinggi dari *magnitude*  $10^3$  hingga  $10^6$ . Dari sini kita memperoleh pandangan baru bahwa semua ikan, baik herbivor, omnivor, maupun karnivor, memiliki kemungkinan untuk memiliki *autochthonous fermentative microflora* pada saluran ususnya, tetapi dengan jenis mikroflora fermentatif anaerobik yang berbeda, yaitu

- 1) mikroflora yang memproduksi *cellulolytic enzyme* untuk mencerna selulosa tumbuhan pada usus dan *stomach* ikan herbivor dan omnivor; dan
- 2) mikroflora memproduksi *kitinolytic enzyme* pada *stomach* ataupun usus ikan karnivor dan omnivor.

Studi dari Pelster et al. (2015) pada keluarga ikan *characids* yang memiliki hubungan dekat, yaitu *tambaqui* (omnivor), *black piranha* (karnivor), dan *pacu* (herbivor) dari famili Serrasalminidae menunjukkan beberapa perbedaan pola pencernaan di antara ketiganya. Secara morfologi saluran pencernaan, ikan *pacu* yang herbivor memiliki perbandingan antara panjang usus dan panjang standar tubuh sebesar  $2,62 \pm 0,15$  yang  $2,5 \times$  lebih panjang dari *black piranha* yang karnivor serta  $2,0 \times$  lebih panjang dari *tambaqui* yang omnivor. Enzim *glutamate dehydrogenase*, *glutamate-oxaloacetate transferase*, dan *glutamate-pyruvate transferase* yang merupakan bagian utama dari aktivitas anterior usus (*foregut*) dalam fiksasi nitrogen untuk sintesis asam amino terlihat lebih besar pada ikan *black piranha* (karnivor) dan terendah pada ikan herbivor. Hal ini dapat dipahami mengingat dalam daging yang dikonsumsi ikan karnivor memang terkandung protein dalam konsentrasi tinggi sehingga dalam sistem pencernaan ikan *black piranha* yang bersifat karnivor, enzim pencernaan dan pengikat nitrogen harus lebih aktif dibanding pada ikan herbivor (ikan *pacu*).

Walaupun pada dasarnya tidak terdapat perbedaan dalam area tertentu (depan, tengah, belakang) pada masing-masing usus untuk herbivor, omnivor, dan karnivor dalam penyerapan ion natrium,

klorida, glukosa, dan amonia, kecepatan aliran cairan (*fluid flux*) pada tiga jenis pola makan ikan berkeluarga dekat ini berbeda. Pada ikan herbivor pacu tidak terdapat perbedaan kecepatan aliran cairan nutrisi, tetapi pada ikan karnivor *black piranha* aliran cairan lebih cepat terjadi pada *midgut*, sedangkan pada *tambaqui* yang omnivor, kecepatan aliran yang lebih tinggi terjadi pada bagian anterior usus (*foregut*). Begitu juga pada ikan-ikan pemakan di dasar perairan (*benthophage*). Walaupun terdapat kemiripan dalam struktur dari epitel usus ikan *pike* (*Esox lucius* L.) yang bersifat predator (*typical predator*) terhadap ikan lain, bahkan juga pada anak-anaknya tanpa mengenal musim di sepanjang tahun, ikan *burbot* (*Lota lota* L.) yang mengonsumsi ikan dan juga invertebrata dasar (*facultative benthophage type*) serta lebih aktif pada musim gugur, dan ikan *breem* (*typical benthophage*) yang mengonsumsi hanya hewan dasar, seperti oligochaete, chironomid larva, insekta, moluska, makrofit, fitoplankton, dan detritus (lebih aktif pada musim panas), pada ketiga jenis pemakan ini juga terdapat perbedaan pada bagian eksterior dari *enterocyte brush border* (bagian luar dari lapisan dalam usus tempat penyerapan nutrisi yang berbentuk seperti sikat halus rapat, yang juga sekaligus tempat di mana *autochthonous microflora* hidup). *Microvilli* yang berbentuk bulu halus pada epitel usus di bagian usus belakang (posterior, *hindgut*) ternyata lebih panjang pada ikan *breem* yang *benthophage* dibanding ikan *burbot* (*facultative benthophage*), serta jauh lebih panjang dibanding pada ikan *pike* (predator) (Kuperman & Kuz'mina, 1994).

Mikroflora yang menghuni usus pada ikan herbivor, omnivor, dan karnivor juga berbeda secara nyata dalam hal kehadiran bakteri obligat ataupun bakteri fakultatif dalam mendekomposisikan serat (selulosa) ataupun kitin. Pada *grass crap* (*Ctenopharyngodon idella*) yang herbivor, bakteri obligat anaerobik terdeteksi dalam jumlah besar dari *magnitude*  $10^4$  hingga  $10^8$ , yaitu dari genus *Actinomyces*, *Bacteroides*, *Eubacterium*, *Fusobacterium*, dan *Peptostreptococcus*, serta sedikit dari *Clostridium* yang kemungkinan genus ini berasal dari pakan. Demikian juga pada *goldfish* (*Carassius auratus*) juga ditemukan sejumlah bakteri obligat anaerobik ataupun fakultatif anaerobik,

Buku ini tidak diperjualbelikan.

sedangkan pada ikan karnivor *rainbow trout* (*Salmo gairdneri*), jumlah bakteri anaerobik cenderung kecil sekali dan hanya terdiri dari genus *Bacteroides melaninogenicus*, *Clostridium*, dan *Fusobacterium*. Secara umum, mikroflora pada usus ikan-ikan ini memang didominasi oleh species *Aeromonas hydrophila*, tetapi jumlah isolat yang tak teridentifikasi pada ikan *grass carp* adalah sangat tinggi sebesar 98 isolat, 1 isolat pada mikroflora usus ikan *goldfish*, dan 6 isolat pada ikan *rainbow trout* (Trust et al., 1979).

Dengan menggunakan metode kultur di atas media padat, Austin dan Allen-Austin (1985) menemukan bahwa *Aeromonas*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, dan *Enterobacter* adalah grup mikroflora yang mendominasi pada usus (*intestine*) ikan air tawar, sedangkan pada ikan laut, *Vibrio*, *Aeromonas*, dan *Pseudomonas*-lah yang lebih dominan di dalam usus ikan. Sementara itu, pada tiga jenis ikan yang hidup di sekitar pantai Izu Peninsula, Shizuoka, Jepang, yaitu ikan *rock progy* (*Oplegnathus punctatus*), ikan kakaktua (*parrot fish*; *budai*; *Calotomus japonicas*), dan *rudder fish* (*Girella punctate*), Sugita et al. (1993) menemukan bahwa mikroflora yang dominan adalah dari genus *Vibrio*, diikuti oleh *Pseudomonas*, *Moraxella*, dan Coryneforms, dengan kepadatan berkisar dari *magnitude*  $10^1$  hingga  $10^7$ . Begitu juga dengan studi Maidie (2000) yang menggunakan metode kultur di atas media agar PYBG dan 1/20 PYBG. Ditemukan bahwa *Vibrio* adalah bakteri yang dominan dengan persentase sebesar 84%–100% terdeteksi, sedangkan grup yang lain ditemukan dengan persentase yang sedikit untuk Coryneforms, *Aeromonas*, dan *Flavobacterium*, dan kepadatan mikroflora pada usus mencapai *magnitude*  $10^7$  pada ikan laut *hirame* (*Paralichthys olivaceus* Temminck & Schlegel, 1864), *maaji* (*Trachurus japonicus* Temminck & Schlegel, 1864), dan *hiiragi* (*Nuchequula nuchalis* Temminck & Schlegel, 1864) yang ter-sampling pada perairan pantai Laut Jepang. Untuk ikan air tawar dengan menggunakan media agar untuk air tawar TSA dan 1/20 PYBG, pada mikroflora usus ikan air tawar ikan mas (*kingyo*; *Carassius auratus* Langsdorffii), mikroflora usus didominasi oleh *Aeromonas*, diikuti *Enterobacteriaceae*, *Vibrio*, dan anaerobik *Bacteriodaceae* dengan kepadatan hingga *magnitude*  $10^9$ .

Sementara itu, hasil studi Maidie et al. (2003) menggunakan metode *fluorescent In situ hybridization* (FISH) dengan *oligonucleotide probe*: UNIV 1400 (untuk sel organisme), ARCH 915 (untuk domain Archaea), EUB 338 (untuk Eubacteria), ALF 1 b (untuk  $\alpha$ -Proteobacteria), BET 42 a (untuk  $\beta$ -Proteobacteria), GAM 42 a (untuk  $\gamma$ -Proteobacteria), HGC 69 a (untuk bakteri Gram-positif tinggi G+C DNA), ACA 23 a (untuk *Acinetobacter*), CF 319 a (untuk *Cytophaga-Flavobacterium*), AER 66 (untuk *Aeromonas*), BAC (untuk *Bacteroides*), dan P 72 (untuk *Pseudomonas*). Hasil studi ini menunjukkan bahwa mikroflora *autochthonous* tidak terdiri dari hanya satu atau beberapa spesies saja, tetapi terdiri dari banyak spesies yang berubah-ubah kepadatannya dari hari ke hari di dalam usus ikan mas koki (*C. auratus*) dan bahkan ada mikroflora yang kepadatannya menjadi sangat rendah sekali di satu waktu, seperti bakteri Gram-positif tinggi G+C DNA yang terdeteksi paling rendah, bahkan tidak terdeteksi pada beberapa spesimen. Perubahan komposisi mikroflora dari hari ke hari ini sebenarnya juga telah diketahui sebelumnya oleh Sugita et al. (1989) dengan menggunakan metode kultur di atas media agar pada studi mikroflora di dalam usus ikan nila.

Pada beberapa jenis ikan yang hidup di sekitar pantai Izu Peninsula, Shizuoka, Jepang, yaitu ikan *rock progy* (*Oplegnathus punctatus*), ikan kakaktua (*parrot fish*; budai; *Calotomus japonicas*), dan *rudder fish* (*Girella punctate*), mikroflora yang dominan adalah dari genus *Vibrio*, diikuti oleh *Pseudomonas*, *Myang doraxella*, dan Coryneform, dengan kepadatan berkisar dari *magnitude*  $10^1$  hingga  $10^7$  (Sugita et al., 1993).

Hasil studi Maidie (2000), selain menguatkan bahwa group  $\gamma$ -Proteobacteria, yaitu dari genus *Vibrio* dan *Aeromonas* adalah spesies-spesies dominan di dalam usus ikan. *Vibrio* untuk mikroflora usus ikan air laut dan *Aeromonas* untuk mikroflora pada ikan air tawar. Hal ini juga menunjukkan bahwa biarpun sel-sel bakteri itu telah dapat diuji susunan DNA-nya dengan menggunakan metode PCR serta terbaca susunan basanya, tidak seluruhnya susunan DNA penciri species atau *strain* itu bisa diidentifikasi ke dalam spesies

atau suatu *strain*. Sebagai contoh, dari hasil analisis DNA pada mikroflora usus ikan mas koki (*C. auratus*) dengan berdasarkan *neighbor-joining phylogenetic tree based 16S rDNA*, terkelompokkan masing-masing 12 dan 14 OTU (*operational taxonomic unit*) dengan rincian grup *Vibrio* ada 10 OTU tidak terdeteksi, kecuali *Vibrio ordalli* dan *V. anguillarum*, sedangkan pada grup *Aeromonas* juga sebanyak 10 OTU tidak diketahui spesies ataupun *strain*-nya kecuali *Aeromonas media*, *A. hydrophila*, *A. veronii*, dan *A. ichthiosmia*.

Sumber air juga besar pengaruhnya terhadap keberadaan mikroflora di usus ikan. Pada studi dengan menggunakan sumber air yang berbeda dalam budi daya ikan, bakteri heterotrof, koliform, *fecal coliform*, *fecal streptococci*, bakteri amonifikasi, *Pseudomonas aeruginosa*, *Pseudomonas fluorescens*, dan *Aeromonas* sp. ratusan kali lebih tinggi pada kolam yang memperoleh air dari limbah perkotaan yang telah diolah dibanding air kolam yang berasal dari perairan alami (Zmyslowska et al., 2000).

Dari beberapa studi ini, kita kemudian dapat mengambil beberapa fakta mengenai mikroflora pada usus ikan sebagai berikut.

- 1) Spesies-spesies mikroflora atau bakteri yang hidup pada usus ikan, utamanya, tersusun dari Proteobacteria, Firmicutes, dan Cyanobacteria yang berbeda komposisinya dibanding hewan vertebrata darat dengan komposisi utamanya adalah Firmicutes dan Bacteroidetes (Kim et al., 2021). Susunan komposisi utama mikroflora ini sebenarnya tergantung kepada banyak hal meliputi jenis ikan, habitat, waktu, dan lain-lain. Keanekaragaman mikroflora pada usus ikan herbivor lebih tinggi secara nyata dibanding ikan omnivor dan ikan penyaring makanan.
- 2) Sama seperti pada manusia dan organisme lainnya, ada *quorum sensing* yang baik antara mikroflora dan sel-sel inang pada epitel usus. Bahkan, untuk bakteri bukan penyakit sekalipun, sulit untuk bisa membentuk lapisan biofilm atau berkoloni pada lapisan ini tanpa adanya *quorum sensing* antara mikroflora dan sel-sel epitel usus ikan.

## 2. Krustasea

Lingkungan tanah dasar perairan sepertinya lebih memengaruhi mikroflora yang ada di dalam saluran pencernaan kepiting bakau (*Scylla* sp.) yang hidup bebas di dalam hutan mangrove dan perairan di luarnya. Dengan kondisi mangrove yang berlumpur, miskin oksigen, dan beraroma sulfida ( $H_2S$ ), ternyata, dari kepadatan bakteri aerobik  $8,10 \pm 1,00$  log CFU/mg sampel; bakteri fakultatif anaerobik  $6,92 \pm 0,26$  log CFU/mg sampel; dan bakteri obligat anaerobik  $6,42 \pm 0,26$  log CFU/mg sampel, sebesar 85% adalah bakteri yang bersifat pereduksi oksigen yang mampu menurunkan oksigen ke batas nol pada media perairan di mana kepiting ini hidup dengan kepadatan mikroflora yang sedemikian tingginya di lumpur sedimen perairan (Maidie & Fahmy, 2011). Pada kepiting yang lebih banyak hidup berenang bebas di kolom air laut, rajungan (*Atlantic blue crabs*; *Callinectes sapidus*), ditemukan bahwa mikroflora grup Proteobacteria ( $\alpha$  dan  $\gamma$ , serta terkadang  $\epsilon$ ) adalah yang mendominasi pada karapas, usus (*gut*), serta pada *hemolymph*. Grup lain, seperti Firmicutes dan Bacteroidetes, memiliki persentase komposisi yang jauh lebih kecil dan terkadang tidak terdeteksi pada rajungan yang menjadi sampel (Givens et al., 2013).

Secara umum mengenai kluster-kluster bakteri pada udang telah diteliti oleh Huang et al. (2021) menggunakan kluster DNA atau OTU pada mikroflora di sedimen dasar tambak, udang *vaname*, dan media air pemeliharaan. Hasil penelitian menunjukkan bahwa sebesar 20%–50% kluster DNA di air media tidak diketahui, sedangkan pada usus udang *vaname* dan sedimen tanah dasar, masing-masing 30%–90% dan 65%–95%, belum diketahui spesies ataupun *strain*-nya. Dari OTU yang diketahui tersebut, sumber utama mikroflora pada usus udang adalah dari sedimen tanah dasar, yaitu sebesar 5%–65%, dan dari air media, yaitu sebesar 5%–30%. Bahwa mikroflora pada usus dipengaruhi oleh mikroflora sedimen, hal ini dapat dipahami mengingat udang adalah hewan dasar (bentik fauna) yang lebih banyak hidup di dasar perairan daripada di kolom air, apalagi di permukaan air. Sementara itu, mikroflora sedimen tanah

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dasar sendiri hanya dipengaruhi oleh keberadaan mikroflora di usus udang sebesar 4%–25% dan oleh air sebesar 5%–25%. Adapun air media kemungkinannya dipengaruhi oleh mikroflora usus udang sebesar 5%–37% dan oleh sedimen tanah dasar sebesar 7%–75%. Hal ini menunjukkan bahwa organisme air yang hidup lebih banyak di dasar perairan akan memperoleh mikroflora yang lebih besar dari sedimen tanah dasarnya. Selain itu, dari hasil studi ini juga kita dapat memahami bahwa walaupun sudah diketahui susunan dan kelompok DNA mikroflora di perairan, kita masih terbatas untuk mengetahui spesies dari DNA tersebut, apalagi mengenai perannya di dalam ekosistem perairan.

Terdapat perbedaan dari jenis mikroflora pada *gut microbiome* pada udang yang dipelihara dan udang yang ditangkap dari alam bebas. Sharma et al. (2021) membandingkan udang *vannamei* (*Pacific white shrimp*) yang dipelihara di Ekuador dengan udang tangkapan liar (udang putih, udang putih jumbo, udang pink, dan udang teluk atau *gulf shrimp*). Diketahui terjadi perbedaan antara jenis mikroflora yang lebih banyak pada udang liar Amerika dibanding udang *vannamei* budi daya Ekuador. Udang liar yang diteliti dari Amerika menunjukkan kepadatan yang tinggi Proteobacteria dan Planctomyces serta rendah kepadatannya bagi Tenericutes dan Bacterioidetes.

Secara *genera*, pada udang-udang budi daya dari Ekuador terdeteksi sebanyak 17 *genera* yang lebih banyak didominasi oleh genus *Mollicutes*, *Aliivibrio*, *Flavobacteriales*, *Photobacterium*, *Moraxellaceae*, dan *Rhodobacteriaceae*. Sementara itu, pada udang liar Amerika, terdeteksi sebanyak 19 *genera*, *genera* yang dominan adalah *Photobacterium*, *Vibrio*, *Pirellulaceae*, *Moraxellaceae*, *Aliivibrio*, *Synecoccus*, dan *Hyphomicrobiaceae*. Walaupun sepertinya terdapat perbedaan mikroflora pada udang di Ekuador dan Amerika Serikat, belum dapat dikatakan ada perbedaan akibat geografi karena udang budi daya Ekuador jelas sangat dipengaruhi oleh lingkungan akuakulturnya, sedangkan udang liar Amerika Serikat sangat dipengaruhi oleh lingkungan alaminya, apalagi udang yang menjadi perbandingan juga berspesies beda.

### 3. Moluska

Sebagai hewan penyaring makanan, dapat kita bayangkan bahwa pada usus moluska akan lebih banyak mengandung bakteri, apalagi kebanyakan moluska penyaring bahan makanan berasal dari tumbuhan dan beberapanya adalah pemakan rumput laut, lamun, serta serasah daun dari tumbuhan yang hidup di tepi pantai. Studi dari Maidie dan Fahmy (2011) menunjukkan bahwa 100% mikroflora pada usus kerang simping (*Plakuna placenta*) yang hidup bentik di sekitar area mangrove serta 95% mikroflora pada usus tudai bangkok (*Polymesoda erosa*) yang hidup bentik di dalam kawasan mangrove bersifat mereduksi oksigen dan kemungkinan senyawa-senyawa lain. Mikroflora ini akan menyebabkan lumpur dasar hutan mangrove miskin oksigen, tetapi kaya akan produk hasil reduksi, seperti amonia, pirit, sulfida, metan, dan senyawa lainnya.

Hasil studi tersebut sepertinya juga berhubungan dengan studi berikut. Kepadatan bakteri pada organ enam spesies bivalve, yaitu *Tapes philippinarum*, *Mactra veneriformis*, *Mytilis coruscus*, *Crassostrea gigas*, *Phacosoma japonicum*, dan *Scapharca broughtonii*, mencapai *magnitude*  $10^2$ – $10^6$ , yang terdiri dari *Vibrio-Aeromonas* sebagai yang dominan dan diikuti *Pseudomonas*, Enterobacteriaceae, *Moraxella*, dan *Micrococcus*, di mana kehadiran mikroflora ini dipengaruhi oleh lingkungan air dan sedimen dasar perairan (Sugita et al, 1981).

Peranan mikroflora di usus moluska, seperti pada bulu babi (*sea urchin*, *Strongylocentrotus droebachiensis*), begitu penting dalam menyediakan asam amino bagi pertumbuhan organisme ini. Diketahui juga bahwa asam amino yang dimanfaatkan bulu babi bukan berasal dari rumput laut kelp (*Laminaria longicruris*) yang justru menjadi konsumsi utamanya. Artinya, rumput laut kelp yang dimakan akan dicerna lagi oleh mikroflora usus yang memiliki kepadatan hingga *magnitude*  $10^9$  dan dari hasil dekomposisi oleh *autochthonous cellulolytic microflora* usus inilah asam amino baru bisa dimanfaatkan (Fong & Mann, 1980).

#### 4. Mamalia

Mirip seperti pada ikan—mikroflora pada usus ikan lebih tinggi kepadatannya dan yang mendominasi berbeda tergantung pada air laut yang menjadi media hidupnya—hal sama juga terlihat pada mamalia yang hidup di laut. Studi menggunakan analisis DNA menunjukkan bahwa grup bakteri yang terdapat di air laut didominasi Proteobacteria, selanjutnya diikuti oleh Bacteroidetes, Cyanobacteria, dan sedikit Fusobacteria serta beragam grup lainnya dengan persentase yang sangat kecil. Pada air laut, variasi atau keragaman OTU ini sangat tinggi melebihi dari yang terdapat pada mulut, perut, ataupun usus mamalia laut yang diteliti, yaitu lumba-lumba dan singa laut. Proteobacteria dan Bacteroidetes bersama mendominasi di media air tawar dan air laut serta hadir juga mikroflora lain berkomposisi kecil, seperti Chlorobi, Synergistetes, Chloroflexi, Planctomycetes, Verrucomicrobia, Spirochaetes, Actinobacteria, ataupun Tenericutes, tetapi pada air laut masih terdapat sebagian besar mikroflora yang belum dapat diidentifikasi spesies atau group taksonominya (Bik et al., 2016).

Sementara itu, hasil studi dari Bai et al. (2021) pada beluga (*Delphinapterus leucas*), *Pacific white-sided dolphin* (*Lagenorhynchus obliquidens*), *common bottlenose dolphin* (*Tursiops truncatus*), dan *Cape fur seals* (*Arctocephalus pusillus*), yang walaupun hidup di media air yang sama dan diberi makan jenis yang sama pula di akuarium yang sama pula, mikroflora yang menghuni pada usus mereka adalah berbeda dan tak dipengaruhi oleh pakan maupun media air hidupnya. Secara umum, lumba-lumba (*dolphin*) memiliki mikroflora yang lebih rendah keanekaragaman jenisnya dibanding tiga mamalia air lainnya, tetapi keempat jenis mamalia ini sama-sama didominasi oleh Firmicutes dan  $\gamma$ -Proteobacteria, dengan sedikit Bacteroidetes, Fusobacteria, dan  $\epsilon$ -Proteobacteria.

Memang secara genus ataupun spesies, terdapat perbedaan dari keempat mamalia ini. Mikroflora Lachnospiraceae, Ruminococcaceae, dan Peptostreptococcaceae adalah famili mikroflora yang mendominasi pada usus beluga. Moraxellaceae dan Bacteroidaceae adalah

famili yang dominan pada usus *Cape fur seals*. Sementara itu, pada *Pacific white-sided dolphin* dan *common bottlenose dolphin*, mikroflora yang bisa menyebabkan penyakitlah yang dominan, termasuk dalam hal ini adalah *Clostridium perfringens*, *Vibrio fluvialis*, dan *Morganella morganii*, yang menyebabkan perlu perhatian dalam perawatan dan pemeliharaan kedua jenis mamalia ini di akuarium.

## 5. Reptilia dan Amfibi

Dibanding ikan ataupun organisme air lainnya, studi mengenai *gut microflora* atau bakteri yang hidup *autochthonous* pada usus reptilia yang juga sama-sama hidup di air adalah sedikit. Padahal, studi mengenai mikroflora usus pada reptilia, misalnya pada buaya yang berumur panjang, berguna bagi strategi dalam mengatasi serangan penyakit yang biasanya dimulai dari usus itu. Berbeda dengan manusia yang pada ususnya lebih banyak dikoloni oleh grup Firmicutes dan Bacteroidetes, uji DNA pada OTUs yang terdeteksi pada mikroflora usus keluarga buaya (*alligator* dan *crocodile*) lebih banyak (didominasi) oleh koloni Firmicutes dari spesies *Clostridium difficile* (Siddiqui et al., 2021). Namun, memang, pada hasil analisis menggunakan teknik kultur pada mikroflora usus buaya *Nile crocodiles* (*Crocodylus niloticus*) dengan 16 isolat diperoleh hasil mikroflora *Microbacterium*, *Enterococcus faecalis*, *Aeromonas hydrophila*, dan *Escherichia coli* (Loveli & Leslie, 2008). Hasil studi dengan teknik kultur ini memang terlihat beragam, tetapi untuk normal biota atau *autochthonous microflora* yang terdapat *E. coli* mungkin sesuatu yang tidak mungkin karena mikroflora ini hanya menjadi *autochthonous microflora* pada hewan berdarah panas, tetapi lebih mungkin *E. coli* ini hanya *allochthonous microflora* yang diperolehnya saat memakan hewan mamalia. Secara umum, *microbiota* pada saluran pencernaan reptilia didominasi grup Proteobacteria, Bacteroidetes, dan Firmicutes, yang mirip dengan burung dan mamalia. Jenis *microbiota* ini dipengaruhi oleh filogeni inangnya, geografi di mana dia hidup, serta bagaimana dia hidup dan mencari makan (Colton, 2017).

Katak adalah organisme yang di beberapa negara atau daerah dikonsumsi seperti layaknya ikan ataupun ayam sehingga tidak sedikit juga yang dibudidayakan dalam kandang tertutup. Walaupun untuk hubungannya dengan faktor ekologi yang menyangkut kematian katak di seluruh dunia lebih banyak dipelajari mengenai mikroorganisme yang menghuni atau bersimbiosis pada kulitnya, beberapa studi yang mempelajari mikroflora yang berkolonisasi di dalam usus katak masih terus dilakukan. Dengan menggunakan katak cokelat (*brown frog; Rana dybowskii*) sebagai objek studi, Tong et al. (2019) menemukan bahwa tidak ada perbedaan antara mikroflora *autochthonous* pada usus ketika katak masih juvenil hingga dewasa. Katak cokelat liar ataupun yang dibudidayakan pada ususnya dikolonisasi oleh mikroflora Firmicutes, Bacteroidetes, Proteobacteria, dan Actinobacteria, tetapi dengan kepadatan yang lebih tinggi secara nyata pada grup Bacteroidetes dan Firmicutes. Musim juga sepertinya memengaruhi komposisi mikroflora pada usus katak cokelat. Pada musim panas dan gugur, komposisi dari grup-grup mikroflora pada usus katak cokelat di alam adalah berbeda secara nyata.

Jenis lingkungan perairan juga memengaruhi microbiota pada usus amfibi jenis lain, yaitu salamander (*Salamandra salamandra*) yang hidup di Jerman Barat. Pada lingkungan perairan tawar dengan aliran yang cepat (*stream*), dengan melakukan uji DNA pada OUT yang diperiksa ditemukan bahwa grup Proteobacteria dari genus *Pseudomonas* dan grup Fusobacteria yang tak terdata genus atau spesiesnya adalah yang mendominasi, sedangkan pada salamander yang hidup di kolam: grup dari Enterobacteriaceae, yaitu genus *Panteoa*, serta dari grup Fusobacteria yang tak terdata genusnya atau spesiesnyalah yang mendominasi. Salamander yang berpindah habitat dari *stream* sungai ke kolam akan mengalami perubahan *microbiota* ususnya terhadap perubahan dari kolam ke kolam, tetapi salamander yang berpindah dari kolam ke *stream* berubah banyak secara khusus (Bletz et al., 2016).

## 6. Burung

Beberapa jenis burung memang lebih banyak melakukan kehidupannya di air daripada di daratan, misal angsa, itik, belibis, dan burung penguin. Mereka berenang, meminum, ataupun memperoleh makanan dari lingkungan air sehingga memungkinkan untuk memperoleh mikroflora pada usus yang juga berhubungan dengan lingkungan perairannya. Studi dari Green et al. (2016) dengan menggunakan teknik uji DNA yang sama pada itik dan angsa menunjukkan bahwa OTU yang diperoleh pada itik (*Anas platyrhynchos*) dan angsa (*Branta canadensis*) memang lebih tinggi daripada OTU pada ikan *trout salmon* (*Oncorhynchus mykiss*) dan *perch* (*Perca flavescens*). Itik memiliki OTU teranalisis sebesar 3.128 dan angsa sebanyak 3.740 yang didominasi oleh grup Firmicutes, sedangkan OTU pada ikan *trout* dan *perch* hanya masing-masing sebesar 993 dan 2.184, utamanya didominasi oleh Proteobacteria. Dari sini kita bisa mengetahui bahwa biarpun itik atau angsa itu juga melakukan hidupnya di perairan, mikroflora yang terdapat di saluran ususnya berbeda dengan ikan yang jenis mikrofloranya lebih mirip dengan mikroflora lingkungan perairan, baik itu dari air media sendiri maupun dari sedimen dasarnya.



## BAB X

# PENUTUP

Perkembangan ilmu pengetahuan dalam mempelajari bakteri sangat pesat, utamanya dari segi ekologi dan peran dari bakteri itu pada kehidupan manusia. Studi-studi yang memanfaatkan kemajuan dalam analisis DNA ataupun RNA memang memberikan pengetahuan sangat penting, utamanya dalam bidang taksonomi dengan lebih cepat dan kemungkinan lebih valid dan kita akan segera mengetahui *strain*, spesies, ataupun grup taksa yang lebih tinggi dari bakteri yang ditemukan.

Namun, bakteri tidaklah hanya sekadar untuk diketahui grup taksonominya. Hal yang lebih utama adalah bisa atau tidaknya bakteri dimanfaatkan bagi kehidupan manusia yang lebih baik, yang mengharuskan agar bakteri itu bisa dipelihara atau dikultur, serta diperbanyak sebagai bioreaktor. Kesulitan mendasar tersebut adalah dalam hal menumbuhkan, memelihara, dan memperbanyaknya karena banyak sekali bakteri yang tidak diketahui kebutuhan hidupnya, baik dari segi biologi, fisik, maupun kimia lingkungannya.

Indonesia sudah seharusnya juga mengembangkan studi dan pemanfaatan bakteri ini. Dengan wilayah yang luas dan beriklim tropis dengan beragam ekosistem, kita sangat memungkinkan untuk menemukan spesies atau *strain* baru yang bisa dikembangkan bagi kehidupan masyarakat Indonesia sendiri ataupun dunia. Oleh karena perkembangan pengetahuan tentang bakteri yang demikian pesat itu, buku ini mungkin hanya bisa bertahan beberapa saat karena harus direvisi di beberapa bagian sesuai dengan kemajuan-kemajuan terakhir dari penelitian ilmiah serta perkembangan pengetahuan tentang bakteri.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

# GLOSARIUM

- Alkohol : Suatu senyawa organik dengan rumus alkil-OH, yang dalam kehidupan sehari-hari dikenal sebagai kandungan utama minuman memabukkan (wiski, tuak, brem, bir, gin, vodka, *tequila*, dll.), sebenarnya lebih tepat disebut sebagai etanol. Selain sebagai kandungan utama minuman keras, alkohol jenis lain, yaitu spiritus (metanol), dipakai sebagai bahan bakar kompor pemanas, campuran lem, dan industri biokimia lainnya. Etanol 70% dan *isopropyl alcohol* (IPA) 70% sering dipakai sebagai disinfektan untuk membersihkan tangan.
- Antibiotik : Suatu bahan yang dapat menekan pertumbuhan atau bahkan mematikan mikrob, utamanya bakteri dalam dunia medis

- Bakteri : Organisme uniseluler yang tidak memiliki inti (nukleus) yang jelas terbungkus dalam satu wadah khusus di dalam sel sehingga rantai DNA atau kromosom hanya terlihat menggulung seperti benang kusut di dalam sel. Organisme dengan inti sel yang tidak terbungkus dengan jelas ini dimasukkan ke dalam kelompok Prokariota (Prokariota). Bakteri disebut juga sebagai *bacterial flora*, *microflora* (mikroflora), *microbiota*, dan *bacterial microbiota*.
- Bebas bakteri : Istilah yang sering kita dengar akhir-akhir ini sebenarnya hampir tak mungkin terjadi biarpun telah dilakukan penyucihamaan atau disinfeksi karena bakteri hadir secara alami di seluruh permukaan bumi bahkan atmosfer dan juga di dalam tubuh makhluk hidup.
- Biofilm : Lapisan tipis mikrob yang hampir tak terlihat secara visual (tidak kasatmata) pada permukaan suatu substrat. Dalam ekologi perairan, lapisan ini juga termasuk dalam istilah *periphyton*. Dalam dunia medis, biofilm lebih dikenal sebagai kontaminan berbahaya dalam penggunaan peralatan medis karena sulit untuk disucihamakan.
- Biologi : Ilmu yang mempelajari tentang makhluk hidup
- Dekomposisi : Penguraian bahan organik secara fisik, kimia, dan biologis menjadi bahan yang lebih sederhana sebelum menjadi termineralisasi menjadi unsur-unsur senyawa kimia anorganik
- Ekologi : Ilmu yang mempelajari hubungan timbal balik antara makhluk hidup dan lingkungan hidupnya

- Eukariota : Organisme yang memiliki inti sel (nukleus) di dalam selnya. Beberapa organisme Eukariota merupakan sel tunggal (uniseluler) seperti Prokariota dan disebut Protista.
- Fermentasi : Dalam kehidupan sehari-hari, istilah ini dipakai untuk menyebutkan produk (makanan) yang diproses dengan memanfaatkan mikrob untuk menjadi produk makanan yang berciri khas, misal tempe, ikan peda, dan terasi. Sementara itu, dalam studi bakteri, fermentasi adalah suatu jenis proses dalam metabolisme nutrisi (substrat) dengan tanpa bantuan elektron dari oksigen, tetapi dari unsur ataupun senyawa lain, seperti nitrogen, karbon. dan sulfur. Pada prinsipnya, fermentasi dan pembusukan sebenarnya tidak berbeda prosesnya, tetapi produk akhirnya yang membedakannya. Fermentasi menghasilkan produk bermanfaat, sedangkan pembusukan menghasilkan produk yang tidak bisa digunakan atau dikonsumsi.
- Media : Sarana hidup suatu organisme, misal air, tanah, dan udara. Dalam studi bakteri, media adalah suatu campuran bahan nutrisi di mana bakteri bisa tumbuh dan memperbanyak diri, entah itu buatan manusia, seperti media kultur bakteri, entah media alami, seperti cairan usus, air laut, dan air tawar.
- Higiene : Suatu kondisi atau kegiatan untuk menjaga kesehatan dan pencegahan penyakit. Pada masyarakat umum, higiene seolah-olah ditujukan hanya pada kuman atau bakteri, tetapi tidak pada, misalnya, sampah yang berserakan, kecoak, lalat, dan lain-lain.

- Inang : Organisme hidup lain yang bersimbiosis dengan bakteri. Meskipun bakteri dapat hidup bebas, cukup banyak spesies dari bakteri yang harus hidup dengan bersimbiosis dengan organisme lain, bahkan dengan anggota Prokariota itu sendiri sebagai inangnya.
- Kolonisasi : Kemampuan bakteri untuk memperbanyak diri pada suatu habitat. Kolonisasi juga sekaligus mencirikan keberhasilan bagi mikroflora probiotik, sedangkan bagi bakteri penyakit, ini merupakan langkah penting dalam infeksi pada inang.
- Kromosom : Untaian DNA yang merupakan isi dari inti atau nukleus pada sel organisme. Pada Prokariota, kromosom adalah inti sel sekaligus juga untai DNA.
- Mineralisasi : Tahapan akhir dari proses dekomposisi di mana senyawa organik kembali kepada bentuk unsur atau senyawa kimia penyusunnya dan tersimpan di sistem lingkungan.
- Niche : Tempat hidup (habitat) di mana suatu organisme bisa mengontrol atau mengelolanya untuk kelangsungan hidupnya
- Filogenetik : Sering juga disebut sebagai studi kekerabatan di mana satu individu atau spesies berdasarkan ciri-ciri fenotipe dan genotipe disusun hubungan kekerabatannya terhadap individu atau spesies lain. Sistem kekerabatan ini biasanya disusun ke dalam sebuah satu gambaran kekerabatan yang mirip pohon sehingga muncul istilah pohon kekerabatan (*phylogenetic tree*).

- Sanitasi : Kondisi yang berkaitan erat dengan higiene dan kesehatan, misalnya kegiatan yang diajarkan pada anak sekolah untuk mencuci tangan agar tak ada bakteri yang menempel di tangan
- Strain* : Suatu organisme yang dalam kedudukan taksonominya berada di bawah derajat spesies ataupun subspecies, ataupun mungkin bisa disebut varietas. *Strain* menjadi penyebutan umum untuk suatu isolat murni bakteri dalam studi mengenai bakteri atau *microflora* di mana hasil uji fenotipenya memiliki perbedaan 1 atau 2 sifat dari bakteri yang menjadi rujukan. Sebuah *strain* sering ditulis dengan menambahkan kode tertentu pada nama spesies, misal *Aeromonas hydrophila* SM01, yang berarti spesies *Aeromonas hydrophila strain* nomor 1 yang diperoleh dari sampel air Sungai Mahakam (SM). Dengan pengidentifikasian menggunakan analisis DNA, suatu *strain* sering disebut untuk individu yang masih memiliki persentase perbedaan kurang dari 1% dari DNA atau RNA bakteri rujukan. Contoh yang paling sering kita temukan adalah pada minuman Yakult® dengan bakteri *Lactobacillus casei strain* Shirota (nama penemu).
- Resistan : Kemampuan untuk bertahan. Pada bakteri, individu sel mungkin tidak resistan, tetapi dalam satu populasi dengan beragam gen yang dimiliki pasti ada beberapa sel individu yang resistan terhadap suatu keadaan.
- Substrat : Lingkungan di mana organisme dapat hidup. Misalnya, permukaan peralatan medis bisa menjadi substrat tempat hidup bakteri. Substrat berbeda dengan habitat yang merupakan tempat hidup alami secara lebih luas dan lengkap dengan keterkaitan faktor biotik dan abiotik.



## DAFTAR PUSTAKA

- Abatenh, E., Gizaw, B., Tsegaye, Z. & Tefera, G. (2018). Microbial change on climate change: A review. *Environment Pollution and Climate Change*, 2(1), Artikel 1000147. <https://doi.org/10.4172/2573-458X.1000147>
- Adpendi, A., Oktavia, M., & Marliantoni. (2020). Strategi pengembangan *pit lake* bekas tambang batubara sebagai obyek wisata di PT. MBT Kabupaten Bungo Provinsi Jambi. *Mine Magazine*, 1(2).
- Adrianto, R. (2018). Pemantauan jumlah bakteri Coliform di perairan sungai Provinsi Lampung. *Majalah TEGI*, 10(1).
- Agostini, V. O., Ritter, M. d. N., Macedo, A. J., Muxagata, E., & Erthal, F. (2017). What determines sclerobiont colonization on marine mollusk shells? *PLoS ONE*, 12(9), Artikel e0184745. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0184745>
- Aguirre, M., & Collins, M. D. (1993). Lactic acid bacteria and human clinical infection. *Journal of Applied Bacteriology*, 75(2), 95–107.
- Ahmed, S., Islam, Md. R., Ferdousi, J., & Iqbal, T. S. (2018). Probiotic *Lactobacillus* sp. with bioremediation potential of toxic heavy metals.

*Bangladesh Journal of Microbiology*, 34(1), 43–46. <https://doi.org/10.3329/bjm.v34i1.39605>

- Alfiansah, Y. R., Hassenrück, C., Kunzmann, A., Taslihan, A., Harder, J., & Gärdes, A. (2018). Bacterial abundance and community composition in pond water from shrimp aquaculture systems with different stocking densities. *Frontiers in Microbiology*, 9, Artikel 2457. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.02457>
- Ameen, F. A., Hamadan, A. M., & El-Naggar, M. Y. (2020). Assessment of heavy metals bioremediation efficiency of the novel marine lactic acid bacterium, *Lactobacillus plantarum* MF042018. *Scientific Report*, 10, Artikel 314. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-57210-3>
- Angelova, A. G., Ellis, G. A., Wijesekera, H. W., & Vora, G. J. (2019). Microbial composition and variability of natural marine plankton and biofouling communities from the Bay of Bengal. *Frontiers in Microbiology*, 10, Artikel 2738. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.02738>
- Anisafitri, J., Khairuddin, K., & Rasmi, D. A. C. (2020). Analisis total bakteri coliform sebagai indikator pencemaran perairan pada Sungai Unus Lombok. *Jurnal Pijar MIPA*, 15(3), 266–272.
- Apprill, A., Miller, C. A., Van Cise, A. M., U'Ren, J. M., Leslie, M. S., Weber, L., Baird, R. W., Robbins, J., Landry, S., Bogomolni, A., & Waring, G. (2020). Marine mammal skin mikrobiotas are influenced by host phylogeny. *Royal Society Open Science*, 7(5), Artikel 192046. <http://dx.doi.org/10.1098/rsos.192046>
- Aprilana, R., Rudiyaniti, S., & Purnomo, P. W. (2014). Kanekaragaman jenis bakteri perairan dasar berdasarkan tipe tutupan permukaan perairan di Rawa Pening. *Management of Aquatic Resources Journal (MAQUARES)*, 3(2), 119–128. <https://doi.org/10.14710/marj.v3i2.5015>
- Arfi, R., & Bouvy, M. (1997). Colonisation de bambous par les communautés bactériennes et algales en lagune Ebrié (Côte d'Ivoire). *Vie et Milieu*, 47(3), 189–201.
- Arisanty, D., Adyatma, S., & Huda, N. (2017). Analisis kandungan bakteri fecal coliform pada Sungai Kuin Kota Banjarmasin. *Majalah Geografi Indonesia*, 31(2), 51–60.

- Asakawa, M. (1983). Structure of disaccharide from eel skin mucous glycoprotein and its linkage to protein moiety. *Bulletin of Japanese Society of Scientific Fisheries*, 49(10), 1601–1606.
- Austin, B., & Allen-Austin, D. (1985). Microbial quality of water in intensive fish rearing. *Journal Applied Bacteriology*, 59(14), 207S–226S.
- Azaïs-Bresco, V., Bresson, J. L., Guarner, F., & Cortier, G. (2010). Not all lactic acid bacteria are probiotics, ...but some are. *British Journal of Nutrition*, 103(7), 1079–1081. <https://doi.org/10.1017/S0007114510000723>
- Azeredo, H. M. C., Barud, H., Farinas, C. S., Vadconcellos, V. M., & Claro, A. M. (2019). Bacterial cellulose as a raw material for food and food packaging application. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 3, Artikel 7. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2019.00007>
- Bacosa, H. P., Erdner, D. L., Rosenheim, B. E., Setty, P., Seitz, K. W., Baker, B. J., & Liu, Z. (2018). Hydrocarbon degradation and response of seafloor sediment bacterial community in the northern Gulf of Mexico to light Louisiana. crude oil. *The ISME Journal*, 12, 2532–2543.
- Bacterium destroys industrial pollutant. (2000, 11 Juli). *The Daily Yomiuri*.
- Badjoeri, M. (2018). Kelimpahan dan sebaran bakteri heterotrofik di danau rawa banjiran Sebangau, Kalimantan Tengah. *LIMNOTEK Perairan Darat Tropis di Indonesia*, 25(1), 39–45. <https://dx.doi.org/10.14203/limnotek.v25i1.170>
- Bai, S., & Hou, G. (2020). Microbial communities on fish eggs from *Acanthopagrus schlegelii* and *Halichoeres nigrescens* at the XuWen coral reef in the gulf of Tonkin. *PeerJ*, 8, Artikel e8517. <https://doi.org/10.7717/peerj.8517>
- Bai, S., Zhang, P., Zhang, C., Du, J., Du, X., Zhu, C., Liu, J., Xie, P., & Li, P. (2021). Comparative study of the gut microbiota among four different marine mammals in an aquarium. *Frontiers in Microbiology*, 12, Artikel 769012. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.769012>
- Baker, B. J., & Banfield, J. F. Microbial community in acid mine drainage. *FEMS Microbiology Ecology*, 44, 139–152.

- Beimfohr, C., Krause, A., Amann, R., Ludwig, W., & Schleifer, K-H. (1993). *In situ* identification of Lactococci, Enterococci and Streptococci. *System and Applied Microbiology*, 16, 450–456.
- Bekker, C. (1996). Epibionts on carapaces some Malacostracans from the Gulf of Thailand. *Journal of Crustacean Biology*, 16(1), 92–104.
- Bell, G. R., Hoskins, G. E., & Hodgkiss, W. (1971). Aspects of the characterization, identification, and ecology of the bacterial flora associated with the surface of stream-incubating pacific salmon (*Onchorhynchus*) eggs. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, 28, 1511–1525.
- Bellamy, J. E. C., Knop, J., Steele, E. J., Chaicumpa, W., & Rowley, D. (1975). Antibody cross-linking as a factor in immunity to cholera in infant mice. *Journal of Infectious Disease*, 132, 181–188.
- Ben-Jacob, E., Cohen, I., & Gutnick, D. L. (1998). Cooperative organization of bacterial colonies: from genotype to morphotype. *Annual Review of Microbiology*, 52, 779–806.
- Berg, H. C. (2005). *Motile behavior of bacteria*. Physics Today on the Web. Diakses pada 3 Maret, 2008, dari <http://www.aip.org/pt/jan00/berg.htm>
- Bik, E. M., Costello, E. K., Switzer, A. D., Callahan, B. J., Holmes, S. P., Wells, R. S., Carlin, K. P., Jensen, E. D., Venn-Watson, S., & Relman, D. A. (2016). Marine mammals harbor unique microbiotas shaped by and yet distinct from the sea. *Nature Communications*, 7, Artikel 10516. <https://doi.org/10.1038/ncomms10516>
- Bio Explorer. (2021). Top 14 most infectious and deadliest diseases caused by bacteria. Diakses pada 17 Juli, 2022, dari <https://www.bioexplorer.net/bacterial-diseases.html/>
- Blake, D., Leftley, J. W., & Brown, C. M. (1982). The Loch Eil project: The bacterial flora and heterotrophic nitrogen fixation in sediments of Loch Eil. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 56, 115–122.
- Blaut, M. (1999). *Oligonucleotide probes for the specific detection of microorganisms – Novel approach to study the gut microflora*. DIFE.

Diakses pada 5 September, 2000, dari <http://www.dife.de/english/oligo.html>

- Bletz, M. C., Goedbloed, D. J., Sanchez, E., Reinhardt, T., Tebbe, C. C., Bhujju, S., Geffers, R., Jarek, M., Vences, M., & Steinfartz, S. (2016). Amphibian gut microbiota shifts differentially in structure community but converges on habitat-specific predicted functions. *Nature Communications*, 7, Artikel 13699. <https://doi.org/10.1038/ncomms13699>
- Blotevogel, K. H., Fishcer, U., & Lupes, K. H. (1986). *Methanococcus friseus* sp. Nov., a new methylophilic marine methanogens. *Canadian Journal of Microbiology*, 32, 127–131.
- Bogosian, G., Morris, P. J. L., & O'Neil, J. P. (1998). A mixed culture recovery method indicated that enteric bacteria do not enter the viable but nonculturable state. *Applied and Environmental Microbiology*, 64, 1736–1742.
- Bos, M. P., Robert, V., & Tomassen, J. (2007). Biogenesis of the Gram-negative bacterial outer membrane. *The Annual Review of Microbiology*, 61, 191–214.
- Boyd, C. E. (1979). *Water quality in warm water fish pond*. Auburn University.
- Boyd, C. E. (1982). *Water quality management for pond fish culture*. Elsevier Scientific Publishing Company.
- Boyd, C. E., Hollerman, W. D., Plumb, J. A., & Saeed, M. (1984). Effect of treatment with a commercial bacterial suspension on water quality in channel catfish ponds. *The Progressive Fish-Culturist*, 46, 36–40.
- Brill, J. (t.t.). *Methanosarcina barkeri fusaro*. JGI Genome Portal. Diakses pada 8 Juli, 2008, dari <https://genome.jgi.doe.gov/portal/metba/metba.home.html>
- Burkert, U., Warnecke, F., Babenzien, D., Zwirnmann, E., & Pernthaler, J. (2003). Members of a readily enriched beta-proteobacterial clade are common in surface water of a humic lake. *Applied Environmental Microbiology*, 69, 6550–6559.
- Cahill, M. M. (1990). Bacterial flora of fishes: A review. *Microbial Ecology*, 19, 21–41.

- Cavari, B., & Colwell, R. C. (1988). Effect of pollution on the bacterial community structure in the coastal waters of the Eastern Mediterranean Sea. *Progress in Oceanography*, 21(2), 147–157. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(88\)90033-X](https://doi.org/10.1016/0079-6611(88)90033-X)
- CELLAbeauti. (t.t.) CellaTox (clostridium botulinum toxin). Diakses pada 28 Februari, 2024, dari <https://www.cellabeauti.com/CellaTox>
- Chew, A. G. M., & Bryant, D. A. (2007). Chlorophyll biosynthesis in bacteria: The origins of structural and functional diversity. *The Annual Review of Microbiology*, 61, 113–129.
- Chiri, E., Isberg, S. R., Kaestli, M., Milic, M., Christian, K., & Gibb, K. (2017, 13–15 Februari). *Characterization of bacterial microbiota of wild and farmed crocodile skins* [Conference paper]. Australian Microbial Ecology (AusME) 2017, Melbourne, VIC, Australia.
- Christita, M., Iwanuddin, Kafiar, Y., Tabbas, S., & Mokodompit, H. S. (2018). Identifikasi bakteri pada air dari lahan bekas tambang nikel di Halmahera Timur. *Jurnal WASIAN*, 5(1), 35–42.
- Cleveland Clinic. (2018). *E. coli infection*. Diakses pada 23 Februari, 2022, dari <https://my.clevelandclinic.org/health/diseases/16638-e-coli-infection>
- Cogliati, S., Costa, J. G., Ayala, F. R., Donato, V., & Grau, R. (2016). Bacterial spores and its relatives as agents of mass destruction. *Journal of Bioterrorism & Biodefense*, 7(1), Artikel 141. <https://doi.org/10.4172/2157-2526.1000141>
- Collins, M. D., Farrow, J. A. E., Phillips, B. A., Ferusu, S., & Jones, D. (1987). Classification of *Lactobacillus divergens*, *Lactobacillus piscicola*, and some catalase-negative, asporogenous, rod-shaped bacteria from poultry in a new genus, *Carnobacterium*. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 37(4), 310–316.
- Collins, M. D., Lawson, P. A., Willems, A., Cordoba, J. J., Fernandez-Gaarayzabal, J., Garcia, P., Cai, J., Hippe, H., & Farrow, J. A. E. (1994). The phylogeny of the Genus *Clostridium*: proposal of five new genera and eleven new species combinations. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 44(4), 812–826.

- Colston, T. C. (2017). *The reptile gut microbiome: Its role in host evolution and community assembly* [Disertasi]. University of Mississippi. <https://egrove.olemiss.edu/etd/387>
- Connor, S. (2000, 2 Juli). A discovery that will touch the life of every person on the planet [THE INDEPENDENT a special section produced in cooperation with The Yomiuri Shimbun, page 7A]. *The Daily Yomiuri Sunday*.
- Cooper, M. F., & Morita, R. Y. (1972). Interaction of salinity and temperature on net protein synthesis and viability of *Vibrio marinus*. *Limnology and Oceanography*, 17(4), 556–565.
- Cotner, J. B., Hall, E. K., Scott, J. T., & Heldal, M. (2010). Freshwater bacteria are stoichiometrically flexible with nutrient composition similar to seston. *Frontiers in Microbiology*, 1, Artikel 132.
- Cowan, S. T. (1965). Principles and practice of bacterial taxonomy – a forward look. *Journal of General Microbiology*, 39, 148–158.
- Dash, S., Das, S. K., Samal, J., & Thatoi, H. N. (2018). Epidermal mucus, a major determinant in fish health: a review. *Iranian Journal of Veterinary Research, Shiraz University*, 19(2), 72–81.
- Davis, R. A., & Weller, S. G. (1996). *The gist of genetics: Guide to learning and review*. Jones and Bartlett Publishers.
- Day, R. A. (1995). *How to write & publish a scientific paper* (4<sup>th</sup> edition). Cambridge University Press.
- de Carvalho, C. C. C. R. (2018). Marine biofilm: A successful microbial strategy with economic implications. *Frontiers in Marine Science*, 5(162). <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00126>
- DeLeon-Rodriguez, N., Lathem, T. L., Rodriguez-R, L. M., Barazesh, J. M., Anderson, B. E., Beyersdorf, A. J., Ziemba, L. D., Bergin, M., Nenes, A., & Konstantinidis, K. T. (2013). Microbiome of the upper troposphere: Species composition and prevalence, Effects of tropical storms and atmospheric implications. *PNAS*, 110(7), 2575–2580.
- Delort, A. M., Väitilingom, M., Joly, M., Amato, P., Wirgot, N., Lallement, A., Sancelme, M., Matulova, M., & Deguillaume, L. (2017). Clouds: A transient and stressing habitat for microorganisms. Dalam C. Chenard, & F. M. Lauro (Ed.), *Microbial ecology of extreme environments* (215–245). Springer.

- Dick, G. J., Anantharaman, K., Baker, B. J., Reed, D. C., & Sheik, C. S. (2013). The microbiology of deep-sea hydrothermal vent plumes: ecological and biogeographic linkages to seafloor and water column habitats. *Frontier in Microbiology*, 24, Artikel 124. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2013.00124>
- Dominguez-Bello, M. G., Costello, E. K., Contreras, M., Magris, M., Hidalgo, G., Fierer, N., & Knight, R. (2010). Delivery mode shapes the acquisition and structure of the initial microbiota across multiple body habitats in newborns. *PNAS*, 107(26). <http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1002601107>
- Drell, D. (2000, 30 Juni). Genomically speaking, Where will the map take us? [The Washington Post *Supplemented in The Yomiuri Simbun Friday*]. *The Yomiuri Simbun Friday*.
- Dubos, R., Schaedler, R. W., Costello, R., & Hoet, P. (1965). Indigenous, normal, and autochthonous flora of the gastrointestinal tract. *Journal of Experimental Medicine*, 122, 67–76.
- Dufrêne, Y. F., & Viljoen, A. (2020). Binding strength of Gram-positive bacterial adhesins. *Frontiers in Microbiology*, 11, Artikel 1457. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.01457>
- Dugdale, R. C., & Goering, J. J. (1967). Uptake of new and generated form of nitrogen in primary productivity. *Limnology and Oceanography*, 12, 196–206.
- Easy Biology Class. (t.t.). *Bacterial cell surface appendages*. Diakses pada 23 Februari, 2024, dari <https://www.easybiologyclass.com/bacterial-cell-surface-structures-and-appendages-flagella-fimbriae-and-pili/>
- Egan, S., Harder, T., Burke, C., Steinberg, P., Kjelleberg, S., & Thomas, T. (2013). The seaweed holobiont: Understanding seaweed-bacteria interactions. *FEMS Microbiology Reviews*, 37(3), 462–476.
- Esdhat, Y., Speth, V., & Jann, K. (1981). Participation of pili and cell wall adhesin in the yeast agglutination activity of *Escherichia coli*. *Infection and Immunity*, 34, 980–986.
- FAO, & WHO. (2006). *Probiotics in food: Health and nutritional properties and guidelines for evaluation*. <https://www.fao.org/3/a0512e/a0512e.pdf>
- Fischetti, V. A. (2016). M protein and other surface proteins on Streptococci. Dalam J. J. Ferretti, D. L. Stevens, & V. A. Fischetti (Ed.). *Streptococcus*

- pyogenes: Basic biology to clinical manifestations* (Internet). University of Oklahoma Health Sciences Center.
- Flatau, G. N., Clement, R. L., & Gaauthier, M. J. (1989). Uptake of cadmium by marine bacteria. *Progress in Oceanography*, 21(2), 181–188. [https://doi.org/10.1016/0079-6611\(88\)90037-7](https://doi.org/10.1016/0079-6611(88)90037-7)
- Fong, W., & Mann, K. H. (1980). Role of gut flora in the transfer of amino acids through a marine food chain. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 37, 88–96.
- Francis, W. R., & Wörheide, G. (2017). Similar ratios of introns to intergenic sequence across animal genomes. *Genome Biology and Evolution*, 9(6), 1582–1598. <https://doi.org/10.1093/gbe/evx103>
- Freter, R., & O'Brien, P. C. M. (1981). Role of chemotaxis in the association of motile bacteria with intestinal mucosa: Chemotactic responses of *Vibrio cholerae* and description of motile non chemotactic mutants. *Infection and Immunity*, 34, 215–221.
- Freter, R., Allweiss, B., O'Brien, P. C. M., Halstead, S. A., & Mascai, M. S. (1981). Role of chemotaxis in the association of motile bacteria with intestinal mucosa: In vitro studies. *Infection and Immunity*, 34, 241–249.
- Fugu Magazine. (2021, 26 April). ふぐは鳴く？ 独特な鳴き声を持つ魚たち [Does blowfish sing? Fish with unique sounds]. <https://www.fugu-sakai.com/magazine/learn/4330/>
- Fujii, T. (1996). 水産発酵食品とバイオテク [Produk fermentasi perikanan dan bioteknologi]. Dalam F. Takashima (Ed.), 水産のバイオテクとバイオテク (162–180). Naruyamato Publishing.
- Fujii, T. (2005). 細菌および古細菌 [Bacteria dan Archaea]. Dalam Y. Ishida, & H. Sugita (Ed.), 海の環境微生物学 (2–6). Kouseisha Koseikaku.
- Fukami, K., Simidu, U., & Taga, N. (1981). Fluctuation of the communities of heterotrophic bacteria during the decomposition process of phytoplankton. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 55, 171–184.
- Fuller, R. (1989). Probiotics in man and animals. *Journal of Applied Bacteriology*, 66, 365–378.

- Gallego, J. J. (2016). *Hot topics: the seaweed holobiont*. FEMS. Diakses pada 8 Agustus, 2022, dari <https://fems-microbiology.org/hot-topics-seaweed-holobiont>
- Gammons, C. H., Harris, L. N., Castro, J. N., Cott, P. A., & Hanna, B. W. (2009). *Creating lakes from open pit mines: Processes and considerations, with emphasis on northern environments* (Canadian Technical Reports of Fisheries and Aquatic Science 2826). Government of Canada.
- Gatesoupe, F.-J. (1991). The effect of three strains of lactic acid bacteria on the production rate of rotifers, *Brachioumus plicatilis*, and their dietary value for larval turbot, *Scophthalmus maximus*. *Aquaculture*, 96, 335–342.
- Gatesoupe, F.-J. (1994). Lactic acid bacteria increase the resistance of turbot larvae, *Scophthalmus maximus*, against pathogenic *Vibrio*. *Aquatic Living Resource*, 7, 277–282.
- Gessler, D. (2003). *Population dynamics, marine community ecology, and oceanography of marine microbes*. Department of Energy Genomes to Life Project.
- Gill, E. E., & Brinkman, F. S. L. (2011). The proportional lack of Archaeal pathogens: Do viruses/phages hold the key? *Bioessays*, 33, 248–254.
- Giovannoni, S. J., Britschgi, T. B., Moyer, C. L., & Field, K. G. (1990). Genetic diversity in Sargasso Sea bacterioplankton. *Nature*, 345, 60–63.
- Givens, C. E., Burnett, K. G., Burnett, L. E., & Hollibaugh, J. T. (2013). Microbial community of the carapace, gut, hemolymph of the Atlantic blue crab, *Callinectes sapidus*. *Marine Biology November*, 160, 2841–2851. <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2275-8>
- Global Energy Monitor. (2021). *Environmental impacts of coal*. Diakses 27 Juli, 2021, [https://www.gem.wiki/Environmental\\_impacts\\_of\\_coal#:~:text=its%20coal%20reserves.%22-,Air%20pollution%20from%20coal%2Dfired%20power%20plants,chopping%20down%20161%20million%20trees.](https://www.gem.wiki/Environmental_impacts_of_coal#:~:text=its%20coal%20reserves.%22-,Air%20pollution%20from%20coal%2Dfired%20power%20plants,chopping%20down%20161%20million%20trees.)
- Glöckner, F. A., Fuchs, B. M., & Amann, R. (1999). Bacterioplankton compositions of lakes and oceans: a First comparison based on fluorescence in situ hybridization. *Applied and Environmental Microbiology*, 65(8), 3721–3726.

- Goldman, C. R., & Horne, A. J. (1983). *Limnology*. McGraw-Hill Book Company.
- Gomez-Gil, B., Roque, A., & Turnbull, J. F. (2000). The use and selection of probiotic bacteria for use in the culture of larval aquatic organisms. *Aquaculture*, *191*, 259–270.
- Green, H. C., Fisher, J. C., McLellan, S. L., Sogin, M. L., & Shank, O. C. (2016). Identification of specialists and abundance-occupancy relationships among intestinal bacteria of Aves, Mammalia, and Actinopterygii. *Applied and Environmental Microbiology*, *82*, 1496–1503. <https://doi.org/10.1128/AEM.02456-15>
- Greenberg, E. P. (2003). Bacterial communication and group behavior. *The Journal of Clinical Investigation*, *112*(9), 1288–1290.
- Guentzel, M. N., & Berry, L. J. (1975). Motility as a virulence factor for *Vibrio cholerae*. *Infection and Immunity*, *11*, 890–897.
- Hamilton-Taylor, J., & Davison, W. (1995). Redox-driven cycling of trace elements in lakes. Dalam A. Lerman, D. Imboden, and J. Gat (Ed.), *Physics and chemistry of lake* (217–264). Springer.
- Hansen, G. H., & Olafsen, J. A. (1989). Bacterial colonization of cod (*Gadus morhua* L) and halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) eggs in marine aquaculture. *Applied and Environmental Microbiology*, *55*(6), 1435–1446.
- Hassen, A., Saidi, N., Cherif, M., & A. Boudabos. (1998). Resistance of environmental bacteria to heavy metals. *Bioresource Technology*, *64*(1), 7–15. [https://doi.org/10.1016/S0960-8524\(97\)00161-2](https://doi.org/10.1016/S0960-8524(97)00161-2)
- Hastings, J. W., & Nealson, K. H. (1977). Bacterial bioluminescence. *Annual Review of Microbiology*, *31*, 549–595.
- Havenaar, R., & Huis, V. (1992). Probiotics: a general view. Dalam B. J. B. Wood (Ed.), *The Lactic acid bacteria, Volume 1: The lactic acid bacteria in health and disease* (209–224). Chapman and Hall.
- Hellinger, J., Jägers, P., Donner, M., Sutt, F., Mark, M. D., Senen, B., Tollrian, R., & Herlitze, S. (2017). The Flashlight fish *Anomalops katopron* uses bioluminescent light to detect prey in the dark. *Plos ONE*, *12*(2), Artikel e0170489. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0170489>

- Helmke E., & Weyland, H. (1986). Effect of hydrostatic pressure and temperature on the activity and synthesis of chitinases of Antarctic Ocean bacteria. *Marine Biology*, 91, 1–7.
- Henahan, S. (1999). *Giant bacteria discovered*. Access Excellence @ the National Health Museum. Diakses 23 April, 1999, dari <http://www.accessexcellence.org/MTC/>
- Hertel, C., Ludwig, W., Pot, B., Kersters, K., Schleifer, K.-H. (1993). Differentiation of Lactobacilli occurring in fermented milk products by using oligonucleotide probes and electrophoretic protein profiles. *System and Applied Microbiology*, 16, 463–467.
- Hesseltine, C. W. (1983). Microbiology of oriental fermented foods. *Annual Review of Microbiology*, 37, 575–601.
- Hicks, R. E., & Newell, S. Y. (1984). The growth of bacteria and the fungus *Phaeosphaeria typharum* (Desm.) holm (Eumycota: Ascomycotina) in salt-marsh microcosm in the presence and absence of mercury. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 78, 143–155.
- Hill, C. J., Lynch, D. B., Murphy, K., Ulaszewska, M., Jeffery, I. B., O’Shea, C. A., Watkins, C., Dempsey, E., Mattivi, F., Touhy, K., R. Ross, R. P., Ryan, C. A., O’ Toole, P. W. & Stanton, C. Evolution of gut microbiota composition from birth to 24 weeks in the INFANTMET Cohort. *Microbiome*, 5, Artikel 4. <https://doi.org/10.1186/s40168-016-0213-y>
- Hiroishi, K., & Amazuchi, Y. (2005). 栄養と代謝 [Nutrien dan metabolisme]. Dalam Y. Ishida, & H. Sugita (Ed), 海の環境微生物学 (39–47). Kouseisha Koseikaku.
- Hiu, S. F., Holt, R. A., Sriranganathan, N., Seidler, R. J., & Fryer, J. L. (1984). *Lactobacillus piscicola*, a new species from salmonid fish. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 34(9), 393–400.
- Holt, J. G., Krieg, N. R., Sneath, P. A. H., Staley, J. T., & Williams, S. T. (1994). *Bergey’s manual® of determinative bacteriology*. Williams & Wilkins.
- Hooper, L. V., Bry, L., Falk, P. G., & Gordon, J. I. (1998). Host-microbial symbiosis in the mammalian intestine: Exploring an internal ecosystem. *BioEssays*, 20, 336–343.
- Hospital pose invisible threat. (1999, 7 September). *The Daily Yomiuri*.

- Husevåg, B. (1995). Starvation survival of the fish pathogen *Aeromonas salmonicida* in seawater. *FEMS Microbiology Ecology*, 16, 25–32.
- Huss, H. H. (1995). *Quality and quality changes in fresh fish*. UN Food and Agriculture Organization of The United Nations. Diakses pada 4 April, 2024, dari <https://www.fao.org/3/V7180E/V7180E00.HTM#Contents>
- Jack, R. W., Tagg, J. R., & Ray, B. (1995). Bacterocins of Gram-positive bacteria. *Microbiological Reviews*, 59, 171–200.
- Jann, K., & Hoschützky, H. (1990). Nature and organization of adhesins. *Current Topics in Microbiology and Immunology*, 151, 55–70.
- Jørgensen, B. B., Findlay, A. J., & Pellerin, A. (2019). The biogeochemical sulfur cycle of marine sediment. *Frontiers in Microbiology*, 10, Artikel 849. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00849>
- Judarwanto, W. (2011, 10 Februari). Apa sih Enterobacter sakazakii itu? *Kompas.com*. Diakses pada 10 Desember 2011, dari <https://nasional.kompas.com/read/2011/02/10/08414748/~Blog%20Expert?page=all>
- Kawai, A., Sugita, H., & Deguchi, Y. (1988). 水族環境学実験 [Metode penelitian lingkungan perairan]. Koseisha Koseikaku.
- Kennish, M. J. (2001). *Practical handbook of marine science* (Third edition). CRC Press.
- Kim, P. S., Shin, N. R., Lee, J. B., Kim, M. S., Whon, T. W., Hyun, D. W., Yun, J. H., Jung, M. J., Kim, J. Y., & Bae, J. W. (2021). Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome*, 9(166), 1–16. <https://doi.org/10.1186/s40168-021-01113-x>
- Knutton, S., Baldini, M. M., Kaper, J. B., & McNeish, A. S. (1987). Role of plasmid-encoded adherence factors in adhesion of enteropathogenic *Escherichia coli* to HEp-2 cells. *Infection and Immunity*, 55, 78–85.
- Knutton, S., Lloyd, D. R., Candy, D. C. A., & McNeish, A. S. (1984). In vitro adhesion of enterotoxigenic *Escherichia coli* to human intestinal epithelial cells from mucosal biopsies. *Infection and Immunity*, 44, 514–518.
- Knutton, S., Lloyd, D. R., Candy, D. C. A., & McNeish, A. S. (1985). Adhesion of enterotoxigenic *Escherichia coli* to human small intestinal enterocytes. *Infection and Immunity*, 48, 824–831.

- Kogure, K. (1997). 病原細菌の viable but nonculturable (VBNC) state について [Mini review: Viable but nonculturable (VBNC) state of pathogenic bacteria]. *Microbes and Environments*, 12, 135–145.
- Kogure, K., Simidu, U., & Taga, N. (1980). Effect of phyto- and zooplankton on the growth of marine bacteria in filtered seawater. *Bulletin of Society Science of Fisheries*, 46, 323–326.
- Kondo, R. (2005). 硫黄循環と細菌の代謝 [Metabolisme bakteri dan siklus sulfur]. Dalam Y. Ishida, & H. Sugita (Ed.), 海の環境微生物学 (85–91). Kouseisha Koseikaku.
- Kondo, R., Kasashima, N., Matsuda, H., & Hata, Y. (2000). Determination of thiosulfate in a meromictic lake. *Fisheries Science*, 66, 1076–1081.
- Kozłowski, G., Stoffel, M., Bétrisey, S., Cardinaux, L., & M. Mota. (2015). Hydrophobia of gymnosperms: myth or reality? A global analysis. *Ecohydrology*, 8, 105–112.
- Kramer, M. (2013). Bacteria in space grows in strange ways. Space. Diakses pada 8 Agustus, 2017, dari <https://www.space.com/21886-space-bacteria-grows-strange-ways.html>
- Kuperman, B. I., & Kuz'mina, V. V. (1994). The ultrastructure of the epithelium infishes with different types of feeding. *Journal of Fish Biology*, 44, 181–193.
- Kuypers, M. M. M., Marchat, H. K., & Kartal, B. (2018). The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 16(5), 263–276. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2018.9>
- Larsson, U., & Haggström, A. (1979). Phytoplankton exudate release as an energy source for the growth of pelagic bacteria. *Marine Biology*, 52, 199–206.
- Laux, D. C., McSweeney, E. F., Williams, T. J., Wadolowski, E. A., & Cohen, P. S. (1986). Identification and characterization of mouse small intestine mucosal receptors for *Escherichia coli* K-12(K88ab). *Infection and Immunity*, 52, 18–25.
- Leclerc, H. (2003). *Relationships between common water bacteria and pathogens in drinking water*. ResearchGate. Diakses pada 19 Januari, 2022, dari [https://www.researchgate.net/publication/253981912\\_](https://www.researchgate.net/publication/253981912_)

Relationships\_between\_common\_water\_bacteria\_and\_pathogens\_in\_drinking-water

- Lee, H. M., & Lee, Y. (2008). A differential medium for lactic acid-producing bacteria in a mixed culture. *Letters in Applied Microbiology*, 46, 676–681.
- Li, Z., & Nair, S. K. (2012). Quorum sensing: How bacteria can coordinate activity and synchronize their response to external signals? *Protein Science*, 21, 1403–1417. <https://doi.org/10.1002/pro.2132>
- Lindsay, G. J. H., & Gooday, G. W. (1985). Chitinolytic enzymes and the bacterial microflora in the digestive tract of cod, *Gadus morhua*. *Journal of Fish Biology*, 26, 255–265.
- Logan, N. A. (1994). *Bacterial systematic*. Blackwell Scientific Publications.
- Lovely, C. J., & Leslie, A. J. (2008). Normal intestinal flora of wild Nile crocodiles (*Crocodylus niloticus*) in the Okavango Delta, Boswana. *Journal of South African Veterinary Association*, 79(2), 67–71.
- Loyola University Chicago. (t.t.). *Bacterial shape: Spirillum 1000X*. Diakses pada 23 Februari, 2024, dari <https://www.luc.edu/biology/111lab/3-microscopyandcellulardiversity/photos/bacterialsshapespirillum1000x/>
- Maeda, M., Nogami, K., Kanematsu, M., & Hirayama, K. (1997). The concept of biological control methods in aquaculture. *Hydrobiologia*, 358, 285–290.
- Maidie, A. (2000). 魚類腸内細菌相の分子生態学的研究 [Ekologi molekuler mikroflora yang hidup di dalam intestine ikan; disertasi tidak diterbitkan]. Nihon University.
- Maidie, A., & Almadi, I. F. (2011). Mikroflora intestine pereduksi pada tiga species organisme yang hidup di lingkungan mangrove. Dalam *Prosiding seminar nasional kelautan VII Universitas Hang Tuah*.
- Maidie, A., Ishigaki, T., Okano, R., Akiyama, N., & Sugita, H. (2000). Antibacterial abilities of microflora in the Japanese flounder-rearing aquaria. *Suisanzhoshoku*, 48(2), 227–231.
- Maidie, A., Ma'ruf, M., Sumoharjo, & Isriansyah. (2022). Advantages of liming combined to sedimentation-dredging in reducing heavy metals and metalloids in water from a coal mining area. *Egyptian Journal of Aquatic Research*, 48(3), 217–221.

- Maidie, A., Nilawati, R. Y., Hendrayani, R., Asikin, A. N., & Almadi, I. F. (2019). マハカム川流域の養殖場の微生物的研究 (平成 31 年度 日本水産学会春季大会 講演要旨集) [Studi sebaran kepadatan bakteri pada wilayah pembudidayaan ikan di Sungai Mahakam, Indonesia; Program and Abstract The Japanese Society of Fisheries Science Spring Meeting 2019]. Tokyo University of Marine Science and Technology.
- Maidie, A., Sarwono, Asikin, A.N., Septiani, G., & Almadi, I. F. (2011). Microflora intestin aerob penghasil Vitamin B12 pada ikan mas (*Cyprinus carpio*), nila (*Oreochromis niloticus*), dan patin (*Pangasius sp*) yang dipelihara dalam keramba apung di Sungai Mahakam. *Aquaculture Indonesiana*, 1, 53–58
- Maidie, A., Udayana, D., Isriansyah, Almadi, I. F., Susanto, A., Sukarti, K. Sulistiawaty, Manege, I., & Tular, E. (2010). Pemanfaatan kolam pengendap tambang batubara untuk budidaya ikan lokal dalam keramba. *Jurnal Riset Akuakultur*, 5, 437–448.
- Maidie, A., Yanagi, H., Okano, R., Akiyama, N., & Sugita, H. 2000. The protease-producing ability of vibrios isolated from larvae and juveniles of Japanese flounder. *Suisanzoshoku*, 48(1), 139–140.
- Maidie, A., Yoshijima, T., & Sugita, H. (2003). Characterization of the goldfish fecal microflora by the fluorescent in situ hybridization method. *Fisheries Science*, 69, 21–26.
- Massana, R., DeLong, E. F., Pedros-Alio, C., Murray, A. E., & Preston, C. M. (2000). A few cosmopolitan phylotypes dominate planktonic archaeal assemblages in widely different oceanic provinces. *Applied Environmental Microbiology*, 66, 1777–1787.
- McDonald, L. C., McFeeters, R. F., Daeschel, M. A., & Fleming, H. P. (1987). A differential medium for the enumeration of homofermentative and heterofermentative lactic acid bacteria. *Applied and Environmental Microbiology*, 53(6), 1382–1384.
- McKay, L. L., & Baldwin, K. A. (1990). Applications for biotechnology: Present and future improvements in lactic acid bacteria. *FEMS Microbiology Reviews*, 87, 3–14.
- Messana, R., DeLong, E. F., & Pedrós-Alió, C. (2000). A few cosmopolitan phylotypes dominate planktonic archaeal assemblages in widely

- different oceanic province. *Applied and Environmental Microbiology*, 66(5), 1777–1787.
- MicroscopeMaster. (t.t.). *Pili and fimbriae: Types, function and differences*. Diakses pada 23 Februari, 2024, dari <https://www.microscopemaster.com/pili-and-fimbriae.html>
- Milk plant bacteria test results conflict. (2000, 29 Juli). *The Daily Yomiuri*.
- Miller, D. J., K. J. Semmens, R. C. Viadero, Jr., and A. E. Tierney. 2004. The resource potential of mining discharge water for aquaculture. *World Aquaculture*, 35(4), 57–59 dan 70.
- Miller, M. B., & Bassler, B. L. (2001). Quorum sensing in bacteria. *Annual Review of Microbiology*, 55, 165–199. <https://doi.org/10.1146/annurev.micro.55.1.165>
- Millet, V., & Lonvaud-Funel, A. (2000). The viable but non-culturable state of wine microorganisms during storage. *Letter in Applied Microbiology*, 30, 136–141.
- Minamoto, T., Kinoshita, M., & Namba, K. (2019). Directional switching mechanism of the bacterial flagella motor. *Computational and Structural Biotechnology Journal*, 17, 1075–1081. <https://doi.org/10.1016/j.csbj.2019.07.020>
- Mish, F. C. (1997). *Merriam-Webster's Collegiate Dictionary* (Tenth edition). Merriam-Webster Incorporated.
- Nava, G. M. & Stappenbeck, T. S. 2011. Diversity of autochthonous colonic microbiota. *Gut Microbes*, 2(2), 99–104. <https://doi.org/10.4161/gmic.2.2.15416>
- Newman, C. (2005). 12 toxic tales. *National Geographic*, May 2005.
- Newman, S. G. (2009). Probiotics in aquaculture; Focus on shrimp farming. Dalam C. L. Browdy, & D. E. Jory (Ed.), *The Rising Tide, Proceedings of the Special Session on Sustainable Shrimp Farming* (71–76). World Aquaculture Society.
- Newton, R. J., Jones, S. E., Eilere, A., McMahon, K. D., & Bertilsson, S. (2011). A guide to the natural history of freshwater lake bacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, March 2011, 14–49.

- Nishio, K. (2005). 窒素循環と微生物の代謝 [Siklus nitrogen dan metabolisme mikroorganisme]. Dalam Y. Ishida, & H. Sugita (Ed.), 海の環境微生物学 (71–80). Kouseisha Koseikaku.
- Noguchi, T., Hwang, D. F., Arakawa, O., Sugita, H., Deguchi, Y., Shida, Y., & Hashimoto, K. (1987). *Vibrio alginolyticus*, a tetrodotoxin-producing bacterium, in the intestine of the fish *Fugu vermicularis vermicularis*. *Marine Biology*, 94, 625–630.
- Nuchsin, R. (2007). Distribusi vertikal bakteri dan kaitannya dengan konsentrasi klorofil-a di perairan Kalimantan Timur. *Makara Sains*, 11(1), 10–15.
- Oberg, C. (t.t.). *Microorganisms and food spoilage* [Lecture notes]. Dr. Craig Oberg's Faculty Site, Weber State University. Diakses 28 Maret, 2018, dari <https://faculty.weber.edu/coberg/class/3853/3853%20MOs%20and%20Food%20Spoilage%20notes.htm>
- Odum, E. P. (1971). *Fundamentals of ecology* (Third edition). W. B. Saunders Company.
- Olafsen, J. A., & Hansen., G. H. (1992). Intact antigen uptake in intestinal epithelial cells of marine fish larvae. *Journal of Fish Biology*, 40, 141–156.
- Otchere, F. A., Veiga, M. M., Hinton, J. J., Farias, R. A., & Hamaguchi, R. (2004). Transforming open mining pits into fish farms: moving towards sustainability. *Natural Resources Forum*, 28, 216–223.
- Oyetibo, G., Enakoro, J. A., Ikwubuzo, C. A., & Shileakanwa, C. (2021). Microbiome of highly polluted coal mining drainage from Onyeama Nigeria, and its potential for sequestering toxic heavy metals. *Nature Scientific Reports*, 11, Artikel 17496.
- Paerl, H. W., & Tucker, C. S. (1995). Ecology of blue-green algae in aquaculture ponds. *Journal of the World Aquaculture Society*, 26(2), 109–131.
- Pajerski, W., Ochonska, D., Brzychczy-Wloch, M., Indyka, P., Jarosz, M., Golda-Cepa, M., Sojka, Z., & Kotarba, A. (2019). Attachment efficiency of gold nanoparticles by Gram-positive and Gram-negative bacterial strains governed by surface charges. *Journal of Nanoparticle Research*, 21, Artikel 186.

- Parker, R. B. (1974). Probiotics, the other half of the antibiotic story. *Animal Nutrition and Health* 29, 4–8.
- Patil, N. (2023). *Anabaena*. Alchetron. Diakses pada 23 Februari, 2024, dari <https://alchetron.com/Anabaena>
- Pelster, B., Wood, C. M., Speer-Roesch, B., Driedzie, W. R., Almaeda-Val, V., & Val, A. (2015). Gut transport characteristics in herbivorous and carnivorous serrasalmid fish from ion-poor Rio Negro water. *Journal of Comparative Physiology B*, 185, 225–241. <https://doi.org/10.1007/s00360-014-0879-z>
- Pennisi, E. (2016, 28 April). *Your gut bacteria are more than what you eat. Medicine, breathing efficiency may make more of a difference, say new studies*. Science. <https://doi.org/10.1126/science.aaf5670>
- Pernthaler, J., & Amann, R. (2005). Fate of heterotrophic microbes in pelagic habitats: Focus on populations. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 69(3), 440–461.
- Pietrzyk-Sukulka, E., Voerman, R., & Kulczycka, J. (2015). The impact of mining on the environment in Poland-myth and reality. *Mineral Resource Management*, 31(1), 46–64. <https://doi.org/10.1515/gospo-2015-0009>.
- Prasojo, S. B., Meilani, R., & Wiyatno, S. (2017). *Perencanaan wisata alam pada kawasan bekas tambang batubara PT. Kaltim Prima Coal di Kabupaten Kutai Timur*. IPB University Scientific Repository. Diakses pada 10 Maret, 2022, dari <http://repository.ipb.ac.id/handle/123456789/90636>
- Pratiwi, A. D., Widyorini, N. N., & Rahman, A. (2019). Analisis kualitas perairan berdasarkan total bakteri coliform di Sungai Plumbon, Semarang. *Management of Aquatic Resources Journal*, 8(3), 211–220. <https://doi.org/10.14710/marj.v8i3.24258>.
- Puspitasari, R. L., Elfidasari, D., Aulunia, R., & Ariani, F. (2016). Studi kualitas air Sungai Ciliwung berdasarkan bakteri indikator pencemaran pasca kegiatan bersih Ciliwung 2015. *Jurnal Al-Azhar Indonesia Seri Sains dan Teknologi*, 3(3), 156–162.

- Qin, Y., Hou, J., Deng, M., Liu, Q., Wu, C., Ji, Y., & He, X. (2018). Bacterial abundance and diversity in pond water supplied with different feeds. *Scientific Report*, 6, Artikel 35232. <https://doi.org/10.1038/srep35232>
- Ramesh, A., & Venugopalan. (1988). Luminous microflora associated with the fishes *Mugil cephalus* and *Tachysurus arius*. *FEMS Microbiology and Ecology*, 53, 27–34.
- Raunsay, S. S., Mubarik, R. N. & Hidayati, E. (2011). *Isolasi bakteri proteolitik asal Danau Gili Meno Nusa Tenggara Barat dan karakterisasi enzim protease*. IPB University Scientific Repository. Diakses pada 14 Januari, 2022, dari <https://repository.ipb.ac.id/handle/123456789/54447>
- Rengpipat, S., Phianpak, W., Piyatiratitivorakul, S., & Menasveta, P. (1998). Effect of a probiotic bacterium on black tiger shrimp *Penaeus monodon* survival and growth. *Aquaculture*, 167, 301–313.
- Rimmer, D. W., & Wiebe, W. J. (1987). Fermentative microbial digestion in herbivorous fishes. *Journal of Fish Biology*, 31, 229–236.
- Ringø, E., & Gatesoupe, F.-J. (1998). Lactic acid bacteria in fish: A review. *Aquaculture*, 160, 177–203.
- Robertson, P. A. W., Dowd, C. O., Burrells, C., Williams, P., & Austin, B. (2000). Use of *Carnobacterium* sp as a probiotic for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*, Walbaum). *Aquaculture*, 185, 235–243.
- Romanenko, L. A., Uchino, M., Kalinovsyaka, N. I., & Mikhailov, V. V. (2006). Isolation, phylogenetic analysis and screening of marine mollusk-associated bacteria for antimicrobial, hemolytic and surface activities. *Microbiological Research*, 163, 633–644.
- Ross, A. A., Hoffmann, A. R., & Neufeld, J. D. (2019). The skin microbiome of vertebrates. *Microbiome*, 7(79). <https://doi.org/10.1186/s40168-019-0694-6>
- Rs' Science. (t.t.). *Archaea vs Bacteria – What are the similarities, differences, and examples*. Diakses pada 23 Februari, 2024, dari <https://rsscience.com/archaea-vs-bacteria/>
- Rubi, E. G., & Morin, J. G. (1979). Luminous enteric bacteria of marine fishes: A study of their distribution, densities, and dispersion. *Applied and Environmental Microbiology*, 38(3), 406–411.

- Rudkin, J. K., McLoughlin, R. M., Preston, A., & Massey, R. C. (2017). Bacterial toxins: Offensive, defensive, or something else altogether? *Plos Pathology*, 13(9), Artikel e1006452. <https://doi.org/10.1371/journal.ppat.1006452>
- Ryuichi, S. (1997). 微生物実験の基礎 [Dasar-dasar penelitian mikrobiologi]. Dalam S. Ryuichi (Ed.), 環境微生物実験法 (1-22). Kodansha Saintifiku.
- Salerian MD, A. J. (2020). What is the origin of human bacterial flora? *Journal of Applied & Environmental Microbiology*, 8(1), 1-5. DOI: 10.12691/jaem-8-1-1
- Santos, A., Dalla Valentina, L. V. O., Schlutz, A., & Duarte. M. A. T. (2017). From obtaining to degradation of PHB: Material properties Part I. *Ingenieria Y Ciencia*, 13(26), 269-298. <https://doi.org/10.17230/ingciencia.13.26.10>
- Savage, D. C. (1977). Microbial ecology of the gastrointestinal tract. *Annual Review of Microbiology*, 31, 107-133.
- Scanton, M. I., & Brewer, P. G. (1977). Occurance of metana in the near-surface water of the western subtropical north Atlantic. *Deep-Sea Research*, 24, 127-138.
- Scherer, E. (2019, 23 Mei). 2019: Scientists use bacterial genome sequences to stop a deadly multi-facility outbreak. CDC. <https://www.cdc.gov/amd/whats-new/multi-facility-strep-outbreak.html>
- Schleifer, K-H., Ehrmann, M., Beimfohr, C., Brockmann, E., Ludwig, W., & Amann, R. (1995). Application of molecular methods for the classification and identification of lactic acid bacteria. *International Dairy Journal*, 5, 1081-1094.
- Schmitt, C. K., Meysick, K. C., & O'Brien, A. D. (1999). Bacterial toxins: Friends or foes? *Emerging Infectious Diseases*, 5(2), 224-234. <https://doi.org/10.3201/eid0502.990206>
- Schneider, T. (2021). The Holobiont self: Understanding immunity in context. *History and Philosophy of the Life Sciences*, 43(3), Artikel 99. <https://doi.org/10.1007/s40656-021-00454-y>
- Scholes, R. B., & Shewan, J. M. (1964). The present status of some aspects of marine microbiology. *Advances in Marine Biology*, 2, 133-170. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60032-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60032-2)

- Scientist say bug is alive and well and 250 million years old. (1999, 4 Juni). *The Japan Times*.
- Scoging, A. C. (1998). Marine biotoxins. *Journal of Applied Microbiology Symposium Supplement*, 84(S1), 41S–50S. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2672.1998.0840s141S.x>
- Scotland, S. M. (1988). Toxins. *Journal of Applied Bacteriology Symposium Supplement*, 109S–129S.
- Sehnal, L., Brammer-Robbins, E., Wormington, A. M., Blaha, L., Bisesi, J., Larkin, I., Martyniuk, C. J., Simonin, M., & Adamovsky, O. (2021). Microbiome composition and function in aquatic vertebrates: Small organisms making big impacts on aquatic animal health. *Frontiers in Microbiology*, 12, Artikel 567408. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.567408>
- Shapiro, J. A. (1998). Thinking about bacterial populations as multicellular organisms. *Annual Review of Microbiology*, 52, 81–104.
- Sharma, I. (2020). Bioremediation techniques for polluted environment: Concept, advantages, limitations, and prospects. *IntechOpen*. <https://dx.doi.org/10.5772/intechopen.90453>
- Sharma, L., Nagpal, R., Jackson, C. R., Patel, D., & Singh, P. (2021). Antibiotic-resistant bacteria and gut microbiome communities associated with wild-caught shrimp from the United States versus imported farm-raised retail shrimp. *Scientific Report*, 11, Artikel 3356. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-82823-y>
- Sharp, K. H., Davidson, S. K., Haygood, M. G. (2007). Localization of ‘*Candidatus Endobugula sertula*’ and the bryostatins throughout the life cycle of the bryozoan *Bugula neritina*. *The ISME Journal*, 1, 693–702.
- Shaw-Taylor, L. (2020). An introduction to the history of infectious diseases, epidemics and the early phases of the long-run decline in mortality. *Economic History Review*, 73(3), E1– E19.
- Sherman, M. (2009). Probiotics and microflora. *US Pharmacist*, 34(2), 42–44.

- Shiomi, K. (1995). 自然毒 [Natural toxins]. Dalam K. Aida, Y. Kishino, S. Kimura, K. Kogure, T. Taniuchi, H. Ninomuragi, T. Fujii, K. Matsuda, S. Yamaguchi, & M. Yamazawa (Ed.), *現代の水産学* (375–379). Koseisha Koseikaku.
- Shute, N. (2002, 27 September). Exposure to germs may increase kid's immunity. *The Daily Yomiuri Friday*.
- Siddiqui, R., Soares, N. C., & Khan, N. A. (2021). Crocodile gut microbiome is a potential source of novel bioactive molecules. *ACS Pharmacology & Translational Science*, 4, 1260–1261.
- Sieburth, J. McN. (1983). Microbiological and organic-chemical processes in the surface and mixed layers. Dalam P. S. Liss, & W. G. N. Slinn (Ed.), *Air sea exchange of gases and particles* (121–172). D. Reidel Publication Co.
- Sieburth, J. McN. (1988). The trophic roles of bacteria in marine ecosystem are complicated by synergistic-consortia and mixotrophic-cometabolism. *Progress in Oceanography*, 21(2), 117–128.
- Silaban, S., & P. Simamora. (2018). Isolasi dan karakterisasi bakteri penghasil amilase dari sampel air Danau Toba. *EduChemia (Jurnal Kimia dan Pendidikan)*, 3(2), 222–231. <http://dx.doi.org/10.30870/educhemia.v3i2.3438>
- Silberner, J. (2008). Bacteria fingered as killer in 1918 flu pandemic. Diakses pada 24 Agustus, 2008, dari <https://www.npr.org/2008/08/20/93747214/bacteria-fingered-as-killer-in-1918-flu-pandemic>
- Simmons, J. A., Summerfelt, S., & Lawrence, M. (2001). Mine Water Aquaculture: A West Virginia, USA Success Story. *Global Aquaculture Advocate*, 4, 57–59.
- Simons, L. M. (2002). Weapons of mass destruction. *National Geographic*, November 2002.
- Singleton, P. (1997). *Bacteria in biology, biotechnology and medicine*. John Wiley & Sons.
- Skjermo, J., & Vadstein, O. (1999). Techniques for microbial control in the intensive rearing of marine larvae. *Aquaculture*, 177, 333–343.

- Smith, T. B., Wahl, D. H., & Mackie, R. I. (1996). Volatile fatty acid and anaerobic fermentation in temperate piscivorous and omnivorous freshwater fish. *Journal of Fish Biology*, 48, 829–841.
- Solomon, E. P., Berg, L. R., Martin, D. W., & Villet, C. (1993). *Biology* (Third edition). Saunders College Publishing.
- Souma, K. (1996). バイオテクノロジー入門 [Dasar-dasar bioteknologi]. Dalam F. Takashima (Ed.), *水産のバイオテクとハイテク* (1–27). Naruyamado.
- Spignesi, S. J. (2006). *The 100 greatest disasters of all time* (S. Suryanto, & L. Saputra, Penerj.). Karisma Publishing Group. (Karya original diterbitkan 2002).
- Stackebrandt, E., Murray, R. G. E., & Truper, H. G. (1988). *Proteobacteria* classis nov., a name for phylogenetic taxon that includes the “purple bacteria and their relatives”. *International Journal of Systematic Bacteriology*, 38(3), 321–325.
- Stumm, W., & Schnoor, J. L. (1995). Atmospheric depositions: Impact of acids on lakes. Dalam A. Lerman, D. M. Imboden, & J. L. Gat (Ed.), *Physics and chemistry of lakes* (Second edition; 185–213). Springer-Verlag.
- Sugita, H., & Ishida, Y. (2005). 環境微生物の性質 [Kualitas lingkungan mikroorganisme]. Dalam Y. Ishida, & H. Sugita. (Ed.), *海の環境微生物学* (19–46). Kouseisha Koseikaku.
- Sugita, H., Fushino, T., Oshima, K., & Deguchi, Y. (1985). Microflora in the water and sediment of freshwater culture ponds. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 51(1), 91–97.
- Sugita, H., Ishigaki, T., Iwai, D., Suzuki, Y., Okano, R., Matsuura, S., Maidie, A., Aono, E., & Deguchi, Y. (1998). 沿岸魚類 3 種から分離した腸内細菌の抗菌活生 [Antibacterial abilities of intestinal bacteria from three coastal fishes]. *Suisanzoshoku*, 46(4), 563–568.
- Sugita, H., Makuta, Y., Mizuno, H., & Yoshihara, K. (2000). Effect of antibacterial substances on the nitrifying activity of filter materials in a model system. *Suisanzoshoku*, 48(1), 131–134.

- Sugita, H., Miyajima, C., Kobiki, Y., & Deguchi, Y. (1989). Daily changes of fecal flora of tilapia *Sarotherodon niloticus*. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 55, 1865.
- Sugita, H., Okamoto, N., & Deguchi, Y. (1991). Distribution of microaerophilic bacteria in the water and sediment of the Edo River mouth. *The Japanese Journal of Limnology*, 52(3), 199–203.
- Sugita, H., Sasanuma, S., Tanaka, K., & Deguchi, Y. (1993). Vitamin B12-producing ability of bacteria isolated from coastal waters. *Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry*, 57(1), 138–139.
- Sugita, H., Tanaami, H., Kobayashi, T., & Deguchi, Y. (1981). 沿岸二枚貝の細菌相 [Bacterial flora of coastal bivalves]. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 47(5), 655–661.
- Sugita, H., Tsunohara, M., Ohkosi, T., & Deguchi, Y. (1988). The establishment of an intestinal microflora in developing goldfish (*Carassius auratus*) of culture pond. *Microbial Ecology*, 15, 333–344.
- Sugita, H., Ueda, R., Kato, S., Sugiura, C., Iwata, M., & Deguchi, Y. (1993). Intestinal microflora of marine animals in the coastal region at Izu Peninsula, Shizuoka, Japan. *Bulletin of the College of Agriculture and Veterinary Medicine Nihon University*, 50, 123–128.
- Sunamura, M., Higashi, Y., Miyaki, C., Ishibashi, J., & Maruyama, A. (2004). Two Bacteria phylotypes are predominant in the Suiyo seamount hydrothermal plume. *Applied and Environmental Microbiology*, 70(2), 1190–1198.
- Supriya N. (t.t.). *Cyanobacteria*. Biology Reader. Diakses pada 23 Februari, 2024, dari <https://biologyreader.com/cyanobacteria.html>
- Suryowati, E. (2019, 5 Juli). *Kaltim punya 1.735 lubang tambang*. JawaPos.com. diakses pada 8 Desember, 2021, dari <https://www.jawapos.com/berita-sekitar-anda/01230298/kaltim-punya-1735-lubang-tambang>
- Sutapa, I. D. A., & Widiyanto, T. (2014). Kualitas mikrobiologis air sungai dan pipa distribusi di Kabupaten Aceh Besar dan Kota Banda Aceh. *Limnotek*, 21(2), 135–144.
- Tada, Y., & Inoue, T. (2000). Use of oligotrophic bacteria for the biological monitoring of heavy metals. *Journal of Applied Microbiology*, 88, 154–160.

- Tanikawa, E. (1985). *Marine product in Japan*. Koseisha Koseikaku Co., Ltd.
- Tankeshwar, A. (2022). *Cytoplasmic granules in bacteria*. Microbe Online. Diakses pada 11 Agustus, 2022, dari <https://microbeonline.com/cytoplasmic-granules-of-bacteria-and-their-significance/>
- Taylor, C. B. (1942). Bacteriology of fresh water III: The types of bacteria present in lakes and streams and their relationship to the bacterial flora of soil. *Journal of Hygiene*, 42(3), 284–296. <https://doi.org/10.1017/S0022172400035488>
- Tchoufag, J., Ghosh, P., Pogue, C. B., Nan, B., & Mandadapu, K. K. (2019). Mechanisms for bacteria gliding motility on soft substrates. *PNAS*, 116(50), 25087–25096.
- Terzaghi, B. E., & Sandine, W. E. (1975). Improved medium for lactic Streptococci and their bacteriophages. *Applied Microbiology*, 29(6), 807–813.
- Thakur, N. L., Anil, A.C., & Müller, W. E. G.(2004). Culturable epibacteria of the marine sponge *Ircinia fusca*: temporal variations and their possible role in the epibacterial defense of the host. *Aquatic Microbial Ecology*, 37(3), 295–304.
- Thursby, E., & Juge, N. (2017). Introduction to the human gut microbiota. *Biochemical Journal*, 474(11), 1823–1836.
- Timberlake, K. C. (2002). *Chemistry, structures of life*. Benjamins Cummins.
- Tong, Q., Liu, X-N., Hu, Z-F., Ding, J-F., Bie, J., Wang, H-B., & Zhang, J-T. (2019). Effect of captivity and season on the gut microbiota of the brown frog (*Rana dybowskii*). *Frontiers in Microbiology*, 10, Artikel 1912. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01912>
- Trust, T. J., Bull, L. M., Currie, B. R., & Buckley, J. T. (1979). Obligate anaerobic bacteria in the gastrointestinal microflora of the grass carp (*Ctenopharyngodon idella*), goldfish (*Carassius auratus*), and rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 36, 1174–1179.
- Tujula, N. A. (2006). Analysis of the epiphytic bacterial community associated with the green alga *Ulva australis* [Disertasi]. The University of New South Wales.

- Tuttle, J. H., & Jannasch, H. W. (1972). Occurrence and types of thiobacillus-like bacteria in the sea. *Limnology and Oceanography*, 17(4), 532–543.
- Tytler, P., Tatner, M., & Findlay, C. (1990). The ontogeny of drinking in the rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish Biology*, 36, 867–875.
- UN Atlas of the Oceans. (t.t.). *Marine microbes*. Diakses pada 24 November, 2008, dari <https://www.oceansatlas.org/subtopic/en/c/941/>
- University of Wisconsin-Madison Department of Bacteriology. (2008). *Methanogens*. Diakses pada 7 Juli, 2008, dari <http://www.bact.wisc.edu/Microtextbook/index.php>
- Ursell, L. K., Metcalf, J. L., Parfrey, L. W., & Knight, R. 2012. Defining the human microbiome. *Nutrition Reviews*, 70(Supplement 1), S38–S44.
- V.-Balogh, K., & Vörös, L. (1997). High bacterial production in hypertrophic shallow reservoirs rich in humic substances. *Hydrobiologia*, 342/343, 63–70.
- Van der Waaj, D. (1989). The Ecology of the human intestine and its consequences for overgrowth by pathogens such as *Clostridium difficile*. *Annual Review of Microbiology*, 43, 69–87.
- Vance, I., Stanley, S. O., & Brown, C. M. (1982). The Loch Eil project: Cellulose-degrading Bacteria in the sediment of Loch Eil and the Lynn of Lorne. *Journal Experimental Marine Biology and Ecology*, 56, 267–278.
- Veselinovic, M., Mitovic, S., & Cule, N. (2012). New-post exploitation open pit coal mines landscapes-potentials for recreation and energy biomass production: A case study from Serbia. *Moravian Geographical Report*, 20(2), 13–27.
- Vogel, R. F., Pohle, B. S., Tichaczek, P. S., & Hammes, W. P. (1993). The Competitive advantage of *Lactobacillus curvatus* LTH 1147 in sausage fermentations is caused by formation of Curvacin A. *System and Applied Microbiology*, 16, 457–462.
- Volland, J-M., Gonzales-Rizzo, S., Gros, O., Tysl, T., Ivanora, N., Schulz, F., Goudeau, D., Elisabeth, N. H., Nath, N., Udway, D., Malmstrom, R. R., Guidi-Rontani, C., Bolte-Kluge, S., Davies, K. M., Jean, M. R., Mansot, J-L., Mouncey, N. J., Angert, E., Woyke,

- T., & Date, S. V. (2022). A centimeter-long bacterium with DNA compartmentalized in membrane-bound organelles. *bioRxiv*. <https://doi.org/10.1101/2022.02.16.480423>
- von Rosenvinge, E. C., O'May, G. A., Macfarlane, S., Macfarlane, G. T., & Shirtiff, M. E. (2013). Microbial biofilms and gastrointestinal diseases. *Pathological Disease Journal*, 67(1), 25–38. <https://doi.org/10.1111/2049-632X.12020>
- Wahl, M., Groecke, F., Labes, A., Dobretsov, S., & Weinberger, F. (2012). The second skin: Ecological role of epibiotic biofilms on marine organisms. *Frontiers in Microbiology*, 3, Artikel 292.
- Wambeke, F. V., & Bianchi, M. A. (1985). Dynamic of bacterial communities and qualitative evolution of heterotrophic bacteria during the growth and decomposition process of phytoplankton in an experimental marine ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 86, 119–137.
- Ward, B. B., & Priscu, J. C. (1997). Detection and characterization of denitrifying bacteria from a permanently ice-covered Antarctic Lake. *Hydrobiologia*, 347, 57–68.
- Ward, D. M., Weller, R., & Bateson, M. M. (1990). 16S rRNA sequences reveal numerous uncultured microorganisms in a natural community. *Nature*, 345, 63–65.
- Warrick, J. (1998, 14 Juli). Questions simmer on secret Yellowstone Microbe deal. *The Japan Times*.
- Watanabe, E. (1996). 水産食品産業とバイオテク [Bioteknologi dalam produksi makanan perikanan]. Dalam F. Takashima (Ed.), 水産のバイオテクとハイテク (141–161). Naruyamato Publishing.
- Weiss, R. (2002, Februari). Challenges for humanity, war on disease. *National Geographic*, February 2002.
- Weitzman, C. L., Gibb, K., & Christian, K. (2018). Skin bacterial diversity is higher on lizards than sympatric frogs in tropical Australia. *PeerJ*, 6, Artikel e5960. <https://doi.org/10.7717/peerj.5960>
- WHO. (2017, 27 Februari). *WHO publishes list of bacteria for which new antibiotics are urgently needed*. Diakses pada 26 Agustus, 2017,

dari <http://www.who.int/mediacentre/news/releases/2017/bacteria-antibiotics-needed/en/>

- Williams, H., & Clarke, S. C. (1998). Why do microbes have toxins. Dalam T. J. Mitchell, A. F. Godfree, & D. E. S. Stewart-Tull (Ed.), *Toxin* (The Society for Applied Microbiology Symposium Series No. 27, 1S–6S). Blackwell Science.
- Wilson, C. A., & Stevenson, L. H. (1980). The dynamics of the bacterial population associated with a salt marsh. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 48, 123–138.
- Woese, C. R. (1994). There must be a prokaryote somewhere: Microbiology's search for itself. *Microbiological Reviews*, 58, 1–9.
- Wolfe, N. (2013, Januari). Small world. *National Geographic*, January 2013.
- Wolter, K. (1982). Bacterial incorporation of organic substances released by natural phytoplankton population. *Marine Ecology*, 7, 287–295.
- Woodbury, D., & Arbainsyah. (2020). *Being realistic about coal mine rehabilitation in Indonesia: An ecological perspective*. Mongabay. Diakses pada 13 Desember, 2021, dari <https://news.mongabay.com/2020/12/being-realistic-about-coal-mine-rehabilitation-in-indonesia-an-ecological-perspective/>
- Woods Hole Oceanographic Institution Dive and Discover. (t.t.). *The Importance: A changed "view of life"*. Diakses pada 28 Februari, 2024, dari <https://www.whoi.edu/feature/history-hydrothermal-vents/impacts/view.html>
- Wu, Z., Zhang, Q., Lin, Y., Hao, J., Wang, S., Zhang, J., & Li, A. (2021). Taxonomic and functional characteristics of the gill and gastrointestinal microbiota and its correlation with intestinal metabolites in NEW GIFT strain of farmed adult Nile tilapia. *Microorganisms*, 9, Artikel 617. <https://doi.org/10.3390/microorganisms9030617>
- Yamamoto, T., S. Endo, T. Yokota, & P. Echeverria. (1991). Characteristics of adherence of enteroaggregative *Escherichia coli* to human and animal mucosa. *Infection and Immunity*, 59, 3722–3739.
- Yamazaki, A. (1999, 3 Agustus). TB makes deadly comeback. *The Daily Yomiuri*.
- Yeung, J., & Cheung, E. (2020). *Bacterial outbreak infects thousands after factory leak in China*. CNN. Diakses pada 29 Maret, 2024, dari <https://>

edition.cnn.com/2020/09/17/asia/china-brucellosis-outbreak-intl-hnk/index.html

- Yoshida, Y. (1973). 低次生産段階における生物生産の変化 [Perubahan produksi biologis pada produktivitas primer]. Dalam 水圏の富栄養化と水産増養殖. Koseisha Koseikaku.
- Yoshimizu, M., Kimura, T., & Sakai, M. (1980). サケ科魚類の稚仔魚における腸内細菌叢の形成時期についての [Microflora of the embryo and the fry of salmonids]. *Nihon Suisan Gakkaishi*, 46, 967–975.
- Young, J. P. W. (1998). Bacterial evolution and the nature of species. Dalam *NATO ASI Series: A life sciences*.
- Zhang, X. Ahmad, H., W. X., Zhu, Y., Chen, J., & Austin, B. (2021). Viable but nonculturable bacteria and their resuscitation: Implications for cultivating uncultured marine microorganisms. *Marine Life Science & Technology*, 3, 189–203.
- Zimmer, C. (2017, 1 Maret). Scientists say Canadian bacteria fossils may be Earth's oldest. *The New York Times*. <https://www.nytimes.com/2017/03/01/science/earths-oldest-bacteria-fossils.html>
- Zmyslowska, I., Lewandowska, D., & Guziur, J. (2000). Microbiological study of ide (*Leuciscus idus* L) from ponds of different trophity. *Archives of Polish Fisheries*, 8(2), 259–269.
- Zwart, G., Crump, B. C., Kamsy-van Agterveld, M. P., Hagen, F., & Han, S. K. (2002). Typical freshwater bacteria: An analysis of available 16S rRNA gene sequences from plankton of lakes and rivers. *Aquatic Microbial Ecology*, 28, 141–155.

## TENTANG PENULIS

**Asfie Maidie**, lahir di Tenggarong, Kabupaten Kutai, pada 30 Desember 1966. Pendidikan tinggi dimulai di Fakultas Pertanian Universitas Mulawarman pada tahun 1984 di Jurusan Perikanan. Kemudian, pada tahun 1995, ia menjadi staf pengajar di Fakultas Pertanian Universitas Mulawarman. Ia memperoleh beasiswa tugas belajar Monbusho (sekarang Monbukagakusho) dari pemerintah Jepang untuk program master dan dilanjutkan program doktor di Nihon University, Tokyo, setelah sebelumnya sekolah bahasa Jepang di Osaka Gaikoku-go Daigaku, Osaka. Pada tahun 1995 hingga 1998, oleh pembimbing utama, Prof. Yoshiaki Deguchi, ia diikutkan dalam proyek kerja sama antara Nihon University dan Pemerintah Tokyo Metropolitan dalam analisis kualitas air di Teluk Tokyo dan akuarium raksasa Tokyo Kassai Rinkai Koen serta studi ikan *haze Acanthogobius flavimanus* dan rumput laut nori *Porphyra* sp. di Teluk Tokyo. Studi pembentukan spesies (spesiasi) pada ikan serta *bacteriology* pada ikan

Buku ini tidak diperjualbelikan.

dan air merupakan topik tesis dan disertasinya yang kedua-duanya ditulis dalam bahasa Jepang.

Selain tugas utama sebagai staf pengajar pegawai negeri sipil di Fakultas Perikanan dan Ilmu Kelautan Universitas Mulawarman sejak 2001, ia juga menjadi anggota tim dalam penyusunan analisis dampak lingkungan (ANDAL) dan studi lain dalam bidang kualitas air dan perikanan sejak tahun 1989 hingga saat ini. Penulis aktif mengikuti seminar ilmiah di dalam dan luar negeri, memberikan penyuluhan kepada masyarakat umum, serta menulis di koran dan jurnal ilmiah. Buku berjudul *Bakteri Biologi dan Ekologi Perairan* ini merupakan buku kedua setelah buku dengan judul *Fauna Akuatik Sungai Sangatta dan Sungai Bengalon* diterbitkan dengan kebaikan hati LIPI Press (sekarang Penerbit BRIN) dan diakuisisi dalam program Akuisisi Pengetahuan Lokal pada tahun 2020.

Buku ini tidak diperjualbelikan.

# INDEKS

- acid mine drainage*, 212, 259  
air asam tambang, 212, 213, 216  
*allochthonous microflora*, 218, 245  
AMD, 212, 215  
anabolisme, 92  
*anammox*, 161, 162  
*antifouling*, 227  
Archaea, 1, 32, 37, 38, 39, 61, 63, 64,  
78, 82, 83, 84, 102, 103, 108,  
109, 112, 126, 160, 164, 167,  
168, 171, 177, 179, 186, 191,  
193, 216, 239, 265, 277  
*autochthonous microflora*, 17, 18,  
19, 20, 22, 136, 222, 233,  
235, 237, 245  
*autoinducers*, 124  
*bacterial flora*, 1, 252, 260, 277, 282  
*bacterial microbiota*, 1, 252, 262  
*bacteriochlorophyll*, 94, 97, 105  
*bacteriophages*, 282  
bahan organik terlarut, 187, 197  
bakteri, xv, xvi, xvii, xviii, 1, 2, 3, 4,  
5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14,  
15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 22,  
23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 31,  
32, 33, 34, 35, 36, 37, 39, 40,  
42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49,  
50, 51, 52, 54, 55, 56, 57, 58,  
59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66,  
67, 68, 69, 70, 71, 72, 74, 75,  
76, 77, 78, 79, 80, 81, 82, 83,  
84, 85, 86, 87, 88, 89, 91, 92,  
93, 96, 97, 98, 99, 100, 101,  
102, 103, 104, 105, 106, 107,  
108, 109, 110, 111, 112, 113,

- 114, 115, 116, 117, 118, 119,  
120, 121, 122, 123, 124, 125,  
126, 127, 128, 129, 130, 131,  
132, 133, 134, 135, 136, 137,  
138, 140, 141, 142, 143, 144,  
145, 146, 147, 148, 149, 150,  
151, 152, 153, 155, 156, 157,  
158, 159, 160, 161, 162, 164,  
165, 166, 167, 168, 169, 170,  
171, 173, 175, 177, 178, 179,  
180, 181, 182, 183, 184, 185,  
186, 187, 188, 189, 190, 191,  
192, 193, 194, 195, 196, 197,  
198, 199, 200, 202, 204, 205,  
206, 207, 208, 209, 210, 211,  
212, 215, 216, 217, 218, 219,  
221, 222, 223, 224, 225, 226,  
227, 228, 229, 230, 231, 232,  
233, 234, 235, 237, 238, 239,  
240, 241, 243, 244, 245, 249,  
250, 251, 252, 253, 254, 255,  
257, 258, 259, 262, 270, 272,  
274, 276, 279
- bakteri asam laktat, 3, 12, 13, 14,  
15, 20, 21, 22, 23, 40, 130,  
133, 207
- bakteri luminesens, 224, 225
- bakteriofag, 14, 64, 76, 86, 123, 182
- bakteri raksasa *Thiomargarita*, 35
- biofilm, 54, 55, 58, 59, 128, 145,  
173, 178, 181, 182, 183, 195,  
205, 210, 228, 229, 230, 240,  
252, 263
- biofloc*, 27, 190, 195
- biofouling*, 183, 218, 229, 230, 258
- biofuel*, 15, 41
- biogeochemical*, 269
- biogeokimia, 187, 191, 196, 202,  
203, 207
- bioreaktor, 12, 14, 24, 26, 27, 54, 77,  
192, 249
- bioremediasi, 4, 16, 19, 21, 22, 23,  
192, 202, 210, 215
- bioweapon*
- blooming*, 78, 177, 190, 201, 203,  
211
- Calvin cycle*, 96
- capsule*, 64, 147
- chemotactic*, 56, 58, 265
- chemotaxis*, 56, 145, 265
- clade*, 2, 178, 261
- coenocytic*, 52
- continuous culture*
- cyclic photophosphorylation*, 93, 97
- cyst*, 58, 86, 119, 124, 143, 144, 177,  
210
- dissolved organic matter*, 197
- DOM, 197
- doubling time*, 114, 115, 116
- ekosistem mikro (*microbiome*), 127
- epibiont*, 221, 229
- exospore*
- fotosintesis dengan fotosistem I,  
93, 105
- gliding*, 79, 84, 168, 282
- histamine*, 139, 149
- holobiont*, 220, 227, 228, 264, 266
- hydrothermal vents*, 32, 33
- immunological memory*, 140

- interferon, 139
- katabolisme, 92
- kultur terus-menerus, 119
- matured water*, 211
- meromictic humic lake*, 204, 205
- metabolisme, 11, 32, 39, 40, 67, 74, 88, 91, 92, 98, 99, 102, 106, 107, 112, 113, 118, 119, 121, 124, 136, 158, 162, 169, 179, 216, 228, 232, 253, 268, 274
- microbiota, 1, 126, 133, 134, 245, 246, 252, 259, 261, 262, 264, 268, 273, 282, 285
- microflora, xv, 1, 17, 18, 19, 20, 22, 127, 135, 136, 218, 222, 233, 235, 236, 237, 243, 245, 252, 255, 260, 271, 272, 276, 279, 281, 283
- mikroflora, xv, 1, 6, 12, 16, 19, 20, 22, 24, 32, 48, 88, 103, 124, 125, 126, 130, 131, 132, 133, 135, 146, 157, 162, 163, 164, 173, 178, 208, 209, 210, 215, 216, 217, 218, 219, 221, 222, 223, 225, 226, 227, 228, 229, 230, 231, 232, 233, 234, 235, 236, 238, 239, 240, 241, 242, 243, 244, 245, 246, 247, 252, 254, 271
- mycophytobenthos, 182
- N-acyl homoserine lactones, 54
- nisin, 14
- nosocomial disease*, 142
- open system*, 202
- OTU, 2, 233, 240, 241, 244, 247
- pathogenicity island*, 147
- peptidoglycan* palsu (pseudomurein), 62
- periplasmic flagella*, 83
- periphyton*, 182
- Proteobacteria, 8, 32, 40, 97, 126, 159, 164, 178, 179, 185, 186, 200, 204, 205, 206, 209, 215, 216, 225, 228, 229, 230, 233, 239, 240, 241, 242, 244, 245, 246, 247, 280
- protoplasma, 60, 67
- quorum sensing*, 17, 54, 124, 220, 221, 228, 231, 240
- sclerobiont*, 221, 230, 257
- self nourishing*
- senjata biologis, 10, 11, 87
- sistem terbuka, 202
- SOD, 111
- strain*, 2, 4, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 24, 26, 35, 41, 44, 45, 46, 60, 62, 67, 69, 71, 72, 80, 101, 114, 116, 118, 122, 127, 129, 130, 142, 144, 145, 146, 147, 148, 150, 151, 160, 178, 179, 181, 182, 193, 194, 198, 209, 211, 216, 218, 221, 229, 232, 233, 234, 239, 240, 241, 249, 250, 255, 286
- superoxide dismutase*, 111
- swarming*, 54, 58, 59, 75, 84, 117, 118, 183
- symmetric binary fission*, 75, 115

*trichoma*, 52

typhoid Mary, 143

VBNC, 120, 122, 123, 124, 270

VFA, 235

*viable but nonculturable*, 117, 120,  
121, 122, 261

*volatile fatty acids*, 235

Buku ini tidak diperjualbelikan.

**B**akteri merupakan sesuatu yang sudah umum bagi pendengaran masyarakat dewasa ini. Namun, istilah bakteri dalam pengertian awam sering dihubungkan dengan barang busuk, penyakit, dan ketidakhigienisan. Selain dapat mencemari lingkungan, bakteri juga dapat menyebabkan penyakit yang dapat mengancam nyawa manusia. Namun, selain dari jenis yang menimbulkan kerugian, ada bakteri yang memiliki manfaat dalam kehidupan manusia dan lingkungan.

Buku *Bakteri: Biologi dan Ekologi Perairan* hadir untuk membuka, menginformasikan, dan memberikan wawasan masyarakat mengenai sel bakteri, metabolisme bakteri, hubungan bakteri dengan tubuh manusia, peranan penting bakteri dalam siklus nitrogen maupun siklus karbon serta dalam ekosistem perairan, dan hubungan bakteri dengan organisme perairan. Berbeda dengan buku-buku lain tentang bakteri yang lebih fokus membahas kerugian, terutama bakteri sebagai penyebab penyakit, buku ini lebih menekankan pembahasan pada pemanfaatan bakteri dan fungsinya pada manusia dan lingkungan perairan. Hadirnya buku ini dapat dimanfaatkan sebagai sumber referensi bagi mahasiswa, peneliti, akademisi, maupun masyarakat umum yang tertarik mempelajari bakteri dalam kaitannya dengan biologi dan ekologi perairan.

BRIN Publishing  
*The Legacy of Knowledge*

Diterbitkan oleh:  
**Penerbit BRIN**, anggota Ikapi  
Gedung B.J. Habibie Lt. 8,  
Jln. M.H. Thamrin No. 8,  
Kota Jakarta Pusat 10340  
E-mail: [penerbit@brin.go.id](mailto:penerbit@brin.go.id)  
Website: [penerbit.brin.go.id](http://penerbit.brin.go.id)

DOI: 10.55981/brin.562



ISBN 978-623-8372-83-6



9 786238 137283 6

Buku ini tidak diperjualbelikan.