

DIFFERENTIALLY EXPRESSED GENES (DEGS) Dryobalanops aromatica YANG DITUMBUHKAN PADA MEDIA GAMBUT DAN TANAH MINERAL

*Differentially Expressed Genes (DEGs) Dryobalanops aromatica
grown in peat media and mineral soil*

Yosie Syadza Kusuma¹, Fifi Gus Dwiyantri¹, Deden Derajat Matra¹,

Ulfah Juniarti Siregar¹, Iskandar Zulkarnaen Siregar¹

¹Kontributor Utama, ¹Institut Pertanian Bogor

Jl. Raya Dramaga, Babakan, Kec. Dramaga, Kota Bogor, Jawa Barat, Indonesia

email penulis korespondensi: siregar@apps.ipb.ac.id

Tanggal diterima : 29 September 2021, Tanggal direvisi : 01 November 2021, Disetujui terbit : 13 Desember 2021

ABSTRACT

Dryobalanops aromatica is a highly economic value resin-producing tree. The resin has been known as an essentials international trade commodity that is widely used in the perfume, cosmetic, medicine, and other non wood industries. In its natural habitats, this species has been found to grow well on both peatland and mineral soils that has raised a question on the molecular mechanism for adaptation. However, the information regarding adaptive genes in Indonesian native trees to abiotic stress is still very limited. This research was conducted to analyse the differentially expressed genes (DEGs) that can elucidate the role of several up-regulated and down-regulated genes of *D. aromatica* grown in peat media and mineral soil. DEG analysis was carried out using R software, Bioconductor package 'edgeR'. Using the Benjamini and Hochberg approach to control FDR (FDR 0,05), with a Log₂FC 2 and p-value of 0,05, it showed 320 contigs that were up-regulated and 439 contigs were down-regulated, while 58129 contigs were not significantly expressed. Furthermore, this study also presents an overview of the genes involved in different pathways, such as photosynthesis, glycolysis, sucrose and starch metabolism, hormone-related genes, nitrogen metabolism, reactive oxygen species and transcription factor. This information will be useful in understanding *D. aromatica* molecular responses to stress condition that may be of use for selecting genotypes in the breeding programs or peatlands restoration

Keywords: adaptation, *Dryobalanops*, transcriptome, RNA-seq

ABSTRAK

Dryobalanops aromatica merupakan pohon penghasil resin yang bernilai ekonomi tinggi. Resin tersebut telah dikenal sebagai komoditas perdagangan internasional penting yang banyak digunakan dalam industri parfum, kosmetik, farmasi, dan industri bukan kayu lainnya. Di habitat alami, spesies ini ditemukan tumbuh baik di lahan gambut dan tanah mineral yang menimbulkan pertanyaan terkait mekanisme molekuler adaptasi jenis. Namun, informasi mengenai gen adaptif pada pohon asli Indonesia ini terhadap cekaman abiotik masih sangat terbatas. Penelitian ini dilakukan untuk menganalisis *differentially expressed genes* (DEGs) yang menjelaskan peran beberapa gen *D. aromatica* yang *up-regulated* dan *down-regulated* terhadap perlakuan media gambut dan tanah mineral. Analisis DEG dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak R, Bioconductor package 'edgeR'. Pendekatan Benjamini dan Hochberg digunakan untuk mengontrol FDR (FDR 0,05), dengan Log₂FC 2, dan nilai p 0,05, memberikan hasil 320 *contigs up-regulated* dan 439 *contigs down-regulated*, sedangkan 58129 *contigs* tidak diekspresikan secara signifikan. Selanjutnya, penelitian ini juga menyajikan keberadaan gen yang terlibat dalam *different pathway* seperti fotosintesis, glikolisis, sukrosa dan pati, gen-gen terkait hormone, metabolisme nitrogen, spesies oksigen reaktif (ROS), serta faktor transkripsi. Informasi ini akan berguna dalam memahami respon molekuler *D. aromatica* terhadap kondisi cekaman yang mungkin berguna untuk memilih genotipe dalam program pemuliaan atau restorasi lahan gambut

Kata kunci: adaptasi, *Dryobalanops*, transkriptom, RNA-seq

I. PENDAHULUAN

Dryobalanops aromatica (syn. *Dryobalanops sumatrensis*) merupakan salah satu tanaman multiguna yang hasil utamanya adalah resin yang berbentuk padatan kristal lilin

putih yang disebut sebagai kamper atau kapur barus. Kandungan *monoterpene* yang terdapat pada spesies ini telah banyak dimanfaatkan dalam industri parfum, makanan, kosmetik dan

obat-obatan (Kamariyah, Ozek, Demirci, & Baser, 2012). Kayu *D. aromatica* juga dikenal sebagai salah satu kayu yang memiliki kualitas yang sangat baik tergolong kelas kuat II-I (Idris et al., 2008) dan telah terdaftar sebagai salah satu komoditas perdagangan internasional yang digunakan dalam berbagai industri kayu (Barstow & Randi, 2018). Kayu *D. aromatica* banyak dimanfaatkan sebagai bahan pembuatan lantai, furnitur, konstruksi berat, konstruksi eksterior dan interior, pembuatan kayu lapis, pintu, bingkai jendela, dan juga pembuatan kapal (Gan, Choo, & Lim, 1999). Selain itu, secara tradisional, daun dan biji *D. aromatica* dimanfaatkan sebagai obat untuk membantu menyembuhkan berbagai penyakit seperti batuk, asma, hati dan cedera pada mata (Lee, Wickneswari, & Choong, 2007).

D. aromatica merupakan salah satu dari tujuh spesies Dryobalanops yang berasal dari famili Dipterocarpaceae. Spesies ini hanya ditemukan tumbuh di beberapa lokasi meliputi Sumatera dan Kalimantan, Malaysia, dan Brunei Darussalam (Chua, Suhaida, Hamidah, & Saw, 2010). Di habitat aslinya, *D. aromatica* ditemukan tumbuh pada hutan dipterokarpa dataran rendah, hutan pantai, hutan kerangas, dan rawa gambut (Mindawati dan Waluyo, 2019). Distribusi *D. aromatica* yang terbatas serta penurunan luas dan kualitas habitat yang terjadi secara terus menerus menyebabkan populasi spesies ini di alam mengalami penurunan secara drastis. Penurunan jumlah populasi *D. aromatica* telah membawa spesies ini masuk ke dalam status *vulnerable* menurut IUCN 2018 (Barstow dan Randi, 2018). Oleh karena itu, upaya konservasi untuk menyelamatkan jenis ini dari ancaman kritis ataupun kepunahan harus segera dilakukan.

Perencanaan strategi konservasi tanaman memerlukan ketersediaan informasi ilmiah terkait tingkat keanekaragaman genetik untuk karakter adaptif. Pemeliharaan variasi genetik sangat penting untuk konservasi jangka panjang spesies terancam (Medina-Macedo et al., 2016).

Tanaman memiliki respon adaptif spesifik terhadap cekaman untuk melindunginya dari lebih dari satu tekanan lingkungan. Komponen utama dari respon cekaman adalah sinyal cekaman, sinyal transduksi, regulator transkripsi, gen target, dan respon cekaman, termasuk perubahan morfologi, biokimia, dan fisiologis (Bhargava & Sawant 2012; Pastori, 2002). Kemajuan studi transkriptomik telah dilaporkan pada beberapa studi dalam memecahkan masalah adaptasi tanaman, bertujuan untuk mengidentifikasi gen secara menyeluruh dan mengetahui pola ekspresi secara berbeda dikaitkan dengan adanya kondisi perlakuan dan lingkungan yang berbeda (Ishii, 2014).

Saat ini, informasi mendasar mengenai gen-gen yang berpengaruh terhadap kemampuan adaptasi *D. aromatica* pada lahan gambut belum tersedia. Analisis transkriptomik *throughput* tinggi (RNA-Seq) dari *D. aromatica* sebagai referensi pertama telah dilakukan Siregar, Dwiyanti, Siregar & Matra (2020) Data transkriptomik memungkinkan untuk mengidentifikasi *differentially expressed genes* (DEGs) dengan membandingkan nilai ekspresi gen antar dua grup sampel dengan perlakuan yang berbeda. Tujuannya adalah untuk menganalisis gen yang menunjukkan level ekspresi yang berbeda di bawah dua kondisi lingkungan berbeda. Penelitian ini bertujuan untuk menganalisis lebih lanjut perbedaan tingkat ekspresi gen-gen pada data transkriptomik *D. aromatica*, disebut sebagai *differentially expressed genes* (DEGs) dengan menggunakan teknologi bioinformatika. Dari identifikasi gen-gen ini dapat diketahui gen-gen yang terlibat dalam mekanisme adaptasi tanaman terhadap lingkungan tumbuh, yaitu pada media gambut dan tanah mineral. Selanjutnya, hasil penelitian dapat digunakan dalam seleksi tanaman untuk program konservasi dan pemuliaan pohon yang efektif serta untuk penyelamatan jenis atau pun untuk keperluan restorasi pada lahan gambut.

II. BAHAN DAN METODE

A. Bahan Tanaman

Bibit *D. aromatica* berasal dari Taman Hutan Rakyat (Tahura) Lae Kombih, Desa Jontor, Kecamatan Penanggalan, Kota Subulussalam, Aceh. Bibit yang berumur 2 tahun, dalam pot berukuran 10×10 cm di Rumah Kaca Silvikultur, Fakultas Kehutanan dan Lingkungan, Institut Pertanian Bogor. Sebanyak 3 ulangan pada masing-masing perlakuan dipilih secara acak sebagai sampel penelitian. Perlakuan yang diberikan yaitu (1) media tanah gambut fibrik berasal dari Kesatuan Hidrologi Gambut (KHG) Sungai Mendahara-Sungai Batanghari, Jambi, dan (2) media tanah mineral tergolong tanah lempung liat dengan pH 5,0 dan kadar air 32,09%. Berdasarkan tingkat kematangannya, gambut yang digunakan diklasifikasikan sebagai gambut fibrik tidak tergenang dengan pH 4,0 dan kadar air 135,32%.

B. Analisis data

1. Analisis differentially expressed gene (DEGs)

Data transkriptomik berupa hasil *de novo assembly* dan anotasi *D. aromatica* yang ditanam di dua jenis media tanam diperoleh dari hasil penelitian Siregar, Dwiyantri, Siregar & Matra (2020). Pengolahan data untuk deteksi DEG dilakukan menggunakan *software R* v.4.1.0, Bioconductor dengan package *edgeR* v.3.34.0 untuk memperkirakan tingkat ekspresi semua transkrip (Matra et al., 2019). Analisis data dilakukan dengan pendekatan Benjamini dan Hochberg untuk mengontrol *false discovery rate* (FDR) (Benjamini dan Hochberg, 1995). Analisis dilakukan dengan menghitung *counts per million reads mapped* (CPM) (Matra et al., 2019).

2. Penggabungan data DEG dengan data anotasi database Swissprot

Penggabungan data DEG dan anotasi database Swissprot (diunduh pada tanggal 19

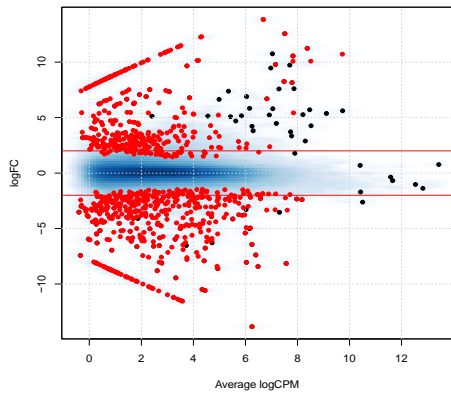
Oktober 2020 dari <https://www.uniprot.org>) dilakukan untuk menyesuaikan nama gen dengan *contigs* dengan perintah *merge* pada *software R*. Hasil deteksi DEG dengan *software R*, *Bioconductor package 'edgeR'* berupa 'DEGList' dan data anotasi Swissprot diperoleh dari hasil *anotasi contigs* dengan program BLASTX diinput ke dalam *software R* dengan format *.txt*. Kemudian dilakukan penyesuaian nama pada kolom data DEG dan anotasi Swissprot.

3. Analisis kandidat gen pada hasil penggabungan data DEG

Setelah proses penggabungan, maka pada DEGList diperoleh nilai FDR dan perhitungan \log_2FC ($\log - fold\ change$). Semua hasil transkrip yang memiliki FDR atau *adjusted p-value* (*q-value*) $< 0,05$ dan nilai absolut dari perubahan $\log_2(FC) \geq 2$ akan dianggap berbeda secara signifikan (*differentially expressed*). Kriteria tersebut dipakai untuk memilih gen terkait cekaman dengan *p-value* 5%. Nilai \log_2FC yang diurutkan dari yang paling besar hingga paling kecil, akan menunjukkan tingkat ekspresi gen tertentu, apakah meningkat (*up-regulated*) dan menunjukkan nilai positif, atau menurun (*down-regulated*) dan bernilai negatif, secara relatif dari nilai 0.

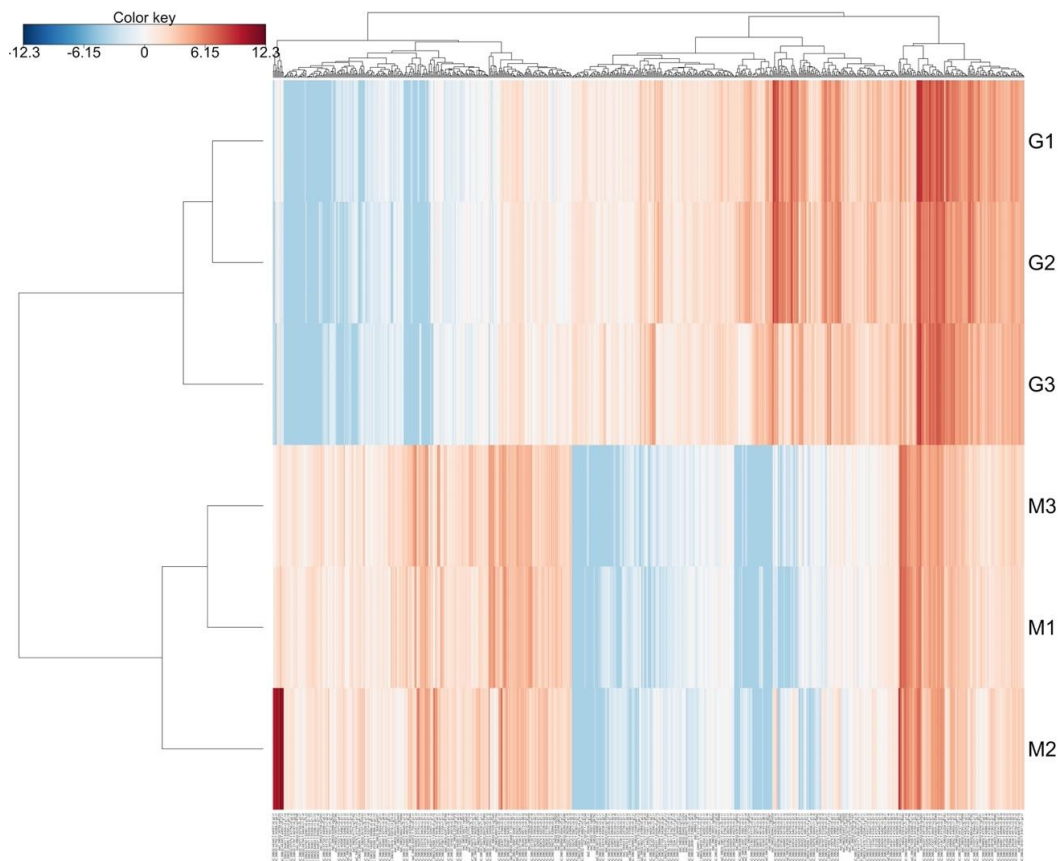
III. HASIL DAN PEMBAHASAN

Analisis DEG pada Gambar 1 menunjukkan gen-gen yang diekspresikan secara berbeda pada *D. aromatica* yang ditanam pada dua media berbeda. Perbedaan antar dua sampel divisualisasikan pada MA plot dengan mengubah data setiap gen ke skala M (rasio log) terhadap A (*average concentration* atau $\log CPM$). Pendekatan Benjamini dan Hochberg digunakan untuk mengontrol FDR ($FDR \leq 0,05$), dengan $\log_2FC > 2$ dan *adjusted-p-value* $< 0,05$, memberikan hasil sebanyak 320 *contigs* menunjukkan *up-regulated* dan 439 *contigs* menunjukkan *down-regulated*, sedangkan 58.129 *contigs* tidak signifikan terekspresi (Gambar 1).



Gambar 1. MA-Plot gen-gen yang diekspresikan secara berbeda. Sumbu y mewakili \log_2FC , sedangkan sumbu x mewakili rata-rata LogCPM. Garis merah horizontal berfungsi sebagai batas penyaring data, yang memberi pengertian bahwa *contigs* yang berada ≥ 2 terekspresi *up-regulated* atau kurang dari ≤ 2 nilai \log_2FC terekspresi *down-regulated* secara signifikan.

Hierarchical clustering pada pola ekspresi pada *D. aromatica* menunjukkan sampel dari bibit yang ditanam pada media tumbuh gambut tidak tergenang dan tanah mineral menunjukkan 2 kluster terpisah yang ditunjukkan oleh sumbu y. Kluster pertama yang terdapat pada bagian atas menunjukkan perlakuan gambut tidak tergenang dengan 3 ulangan (G1, G2, G3), sedangkan kluster kedua pada bagian bawah menunjukkan perlakuan tanah mineral dengan 3 ulangan (M3, M1, M2). Setiap angka dalam *heatmaps* dihitung dari \log_2FC untuk mengetahui tingkat ekspresi gen setiap sampel. Warna merah memvisualisasikan perubahan \log_2FC positif menunjukkan ekspresi yang lebih tinggi sedangkan warna biru memvisualisasikan \log_2FC negatif menunjukkan ekspresi yang lebih rendah (Gambar 2).



Gambar 2. *Hierarchical clustering* DEG dari *up-regulated* dan *down-regulated* pada *D. aromatica* pada perlakuan media tumbuh gambut dan tanah mineral. Sumbu x menggambarkan *clustering* gen yang terekspresi dan sumbu y menggambarkan perlakuan gambut tidak terendam dengan 3 ulangan (G1, G2, G3) dan perlakuan mineral dengan 3 ulangan (M3, M1, M2). Warna merah menunjukkan tingkat ekspresi gen yang lebih tinggi atau *up-regulated*, sedangkan warna biru menunjukkan gen yang terekspresi lebih rendah atau *down-regulated*.

Ketika terjadi cekaman pada tanaman, reseptor pada dinding/membran akan menjadi penerima pertama stimulus cekaman, selanjutnya pembawa pesan menerjemahkan sinyal eksternal primer menjadi sinyal intraseluler. Kemudian pembawa pesan kedua *reactive oxygen species* (ROS), ion kalsium (Ca^{2+}) dan golongan lipid (lipid fosfatidylinositol dan inositol fosfat), serta fitohormon seperti auksin (IAA), sitokinin (CK), asam giberelat (GA), asam absisat (ABA), asam jasmonat (JA), etilen (ET), asam salisilat (SA) akan berperan dalam koordinasi berbagai jalur transduksi sinyal. Pada akhir kaskade pensinyalan, faktor transkripsi diaktifkan protein kinase atau fosfatase, dan selanjutnya mengikat secara khusus ke elemen-cis dalam promotor gen responsif terhadap cekaman dan mengatur transkripsi (Erpen, Devi, Grosser, & Dutt, 2018).

Gen-gen yang terekspresi meningkat (positif) menunjukkan gen yang terekspresi

paling banyak pada perlakuan tanah mineral. Sebaliknya gen yang terekspresi menurun (negatif) menunjukkan gen yang akan terekspresi meningkat pada media gambut. Berdasarkan hasil signifikansi nilai \log_2FC dengan nilai Pvalue, gen yang terekspresi meningkat paling tinggi yang dihasilkan dari sampel daun pada perlakuan mineral adalah *MLP-Like protein 423* (MLP432) (Tabel 1). MLP432 berperan menginduksi ABA, yang merupakan fitohormon yang memicu pertahanan tanaman terhadap cekaman abiotik “*stress hormone*” serta berperan dalam pertumbuhan dan perkembangan tanaman (Zhang, 2014). Kemudian diikuti oleh gen *NRT1/ PTR FAMILY 5.7* (NPF57) yang merupakan *transporter* yang diduga terlibat dalam pengangkutan ABA dan berperan dalam regulasi pertumbuhan, perkembangan, dan adaptasi tanaman terhadap lingkungan (Hauser, Li, Waadt, & Schroeder, 2017; You et al., 2020).

Tabel 1. Sepuluh teratas gen *up-regulated* dan *down-regulated* dari DEG daun *D. aromatica*

Contigs	Deskripsi Gen	Aksesi Swissprot	\log_2FC	$\log CPM$	p-value	FDR
daC.39632.44345.T.44557.c0.g2.i1	MLP-Like protein 423	Q93VR4	14,67	6,69	9,81e-06	1,67e-04
daC.39632.3897.T.51505.c0.g1.i1	NRT1/ PTR FAMILY 5.7	Q9M331	12,28	4,31	2,50e-11	1,26e-08
daC.39632.64419.T.47299.c1.g3.i5	Putative ribonuclease H protein At1g65750	P0C2F6	11,48	3,52	1,43e-26	1,68e-22
daC.39632.42792.T.30268.c0.g4.i1	Proline-rich protein 4	Q9T0I5	11,24	8,37	1,36e-04	0,01
daC.39632.39225.T.51752.c1.g2.i2	Glutathione S-transferase F11	Q96324	11,08	3,12	1,55e-09	5,71e-07
daC.39632.39926.T.51270.c1.g1.i5	Ankyrin repeat-containing protein ITN1	Q9C7A2	10,98	3,02	5,74e-12	3,27e-09
daC.39632.9206.cg4423	Retrovirus-related Pol polyprotein from transposon RE1	Q94HW2	10,90	2,95	2,33e-26	2,29e-22
daC.39632.42792.T.30268.c0.g4.i2	Proline-rich protein 4	Q9T0I5	10,71	9,72	1,53e-04	0,02
daC.39632.23214.T.54434.c2.g1.i1	(-)-germacrene D synthase	Q6Q3H3	10,69	2,74	2,08e-24	1,02e-20
daC.39632.43510.T.47989.c1.g2.i1	14 kDa proline-rich protein DC2.15	P14009	10,55	7,82	1,90e-05	3,02e-03
daC.39632.65786.T.44526.c0.g2.i1	23 kDa Jasmonate-induced protein	P32024	-14,23	6,25	3,29e-14	2,94e-11
daC.39632.15826.T.35795.c0.g1.i1	Photosystem I reaction center subunit XI, chloroplastic	Q41385	-11,37	3,40	4,6e-26	3,47e-22
daC.39632.55460.cg12084	Putative protease Do-like 14	Q3E6S8	-11,23	3,26	2,43e-29	1,43e-24
daC.39632.44370.cg2587	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase EFR	COLGT6	-11,20	3,23	1,21e-18	3,25e-15
daC.39632.9014.T.48854.c0.g3.i1	Transmembrane protein, putative (DUF247)	Q9SD53	-10,97	3,00	6,10e-27	8,99e-23
daC.39632.63996.T.53880.c1.g3.i4	Protein IQ-domain 10	Q9LKA0	-10,58	4,44	7,53e-10	2,90e-07
daC.39632.50942.cg20059	Mannose/glucose-specific lectin	C0HLR9	-10,49	4,34	7,53e-10	1,48e-24
daC.39632.55460.T.55476.c1.g1.i2	Putative protease Do-like 14	Q3E6S8	-10,40	2,45	4,71e-26	3,47e-22
daC.39632.41772.T.55507.c3.g4.i6	Endoglucanase 4	O49296	-10,28	2,33	1,63e-18	3,99e-15
daC.39632.55460.T.55476.c1.g1.i3	Putative protease Do-like 14	Q3E6S8	-10,23	2,28	1,33e-25	8,68e-22

Keterangan: gen dengan notasi \log_2FC positif merupakan 10 gen teratas yang mengalami peningkatan (*up-regulated*), sedangkan gen dengan notasi negatif merupakan 10 gen yang mengalami penurunan

Adapun gen yang terekspresi menurun (negatif) paling tinggi adalah *23 kDa Jasmonate-induced protein* (JIP-23) (Tabel 1). JIP-23 merupakan gen yang akan terekspresi meningkat paling tinggi pada kondisi gambut. Indriani (2020) juga menemukan JIP-23 terekspresi meningkat maksimum pada sampel daun *Shorea balangeran* dengan kondisi perlakuan gambut tergenang. JA merupakan hormon penting yang ditemukan dalam respon tanaman terhadap cekaman, JA terlibat langsung dalam banyak proses fisiologis, termasuk pertumbuhan batang sari, penuaan, dan pertumbuhan akar (Gomi, 2020). JA ditemukan berinteraksi dengan jalur antioksidan untuk mengatur respon reoksigenasi pada Arabidopsis akibat hipoksia. Cekaman abiotik kelebihan air dan tergenang dapat menyebabkan tanaman mengalami hipoxia, diduga disebabkan oleh cekaman dari pemberian gambut yang memiliki kadar air hingga 135, 32% (Yuan et al., 2017)

Anderson et al. (2004) mengemukakan bahwa terdapat interaksi antagonis yang terjadi pada jalur pesinyalan (*signalling pathway*) antara ABA dan JA untuk mengatur respon pertahanan tanaman terhadap cekaman dan ekspresi dalam menanggapi cekaman biotik dan abiotik. Tanaman memiliki fisiologi terhadap peningkatan konsentrasi ABA yaitu induksi penutupan stomata melalui sinyal intraseluler di sel penjaga, produksi sitosolik oksida nitrat (NO) dan spesies oksigen reaktif (ROS). Hal tersebut dapat disebabkan oleh cekaman air yang dipengaruhi oleh kadar air tanah dan defisit tekanan uap (de Ollas & Dodd, 2016). Diketahui bahwa tanah mineral memiliki kemampuan menahan air jauh lebih rendah dibandingkan tanah gambut yang disebabkan oleh struktur dan tekstur tanah.

Gen-gen yang diinduksi atau keberadaannya berkaitan dengan ABA ditemukan terekspresi meningkat pada kondisi perlakuan mineral dan terekspresi menurun pada kondisi perlakuan gambut tidak tergenang. *Proline-rich protein 4* (PRP4) yang berperan dalam perkembangan organ tanaman dan

ditemukan terekspresi meningkat diinduksi oleh ABA (Kapoor et al., 2019). *Ankyrin repeat-containing protein ITN1* (ITN1) terekspresi melalui jalur pensinyalan ABA dan meningkatkan produksi *reactive oxygen species* (ROS) (Sakamoto, Matsuda, & Iba, 2008).

Probable leucine-rich repeat receptor-like protein kinase At1g35710 dan *Protein TIFY 10* (TIFY10B) ditemukan meningkat pada kondisi perlakuan mineral (Tabel 2). At1g35710 merupakan gen yang juga berperan dalam jalur pengkode hormon (Yono et al., 2021). TIFY10 berperan sebagai repressor JA (Chung & Howe, 2009). Beberapa gen terkait keberadaan JA juga ditemukan terekspresi menurun seperti, JIP-23, *Probable Leucine-rich repeat receptor-like serine/threonine-protein kinase At3g14840* (LRR-RLK) dan *LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase EFR* (EFR) terlibat dalam transduksi pensinyalan fitohormon JA yang mengatur pertahanan tanaman meliputi penghambatan pertumbuhan, penuaan, respon terhadap luka, dan absisi daun (*Mata-Pérez et al., 2015; Lal et al., 2018; Thines et al., 2007*). *Receptor-like kinase* (RLK) juga ditemukan memainkan peran penting dalam perkembangan tanaman, sistem imun bawaan, dan respon terhadap cekaman dengan merespon sinyal ekstraseluler dan terlibat jalur transduksi sinyal (Gao dan Xue 2012; Pan et al., 2020).

Gen-gen yang berkaitan dan diinduksi dengan fitohormon SA mengalami peningkatan ekspresi pada perlakuan mineral. *Glutathione S-transferase F11* (GSTF11) teridentifikasi sebagai protein yang berfungsi sebagai reseptor pengikat SA pada *A. thaliana* (Tian et al., 2012). *NO-associated protein 1, chloroplast/mitochondrial* (NOA1) berperan dalam akumulasi nitrit oksida (NO) dan penutupan stomata yang diinduksi oleh fitohormon SA pada Arabidopsis (Sun, Hao, Lu, & Ma, 2010).

Gen lain yang juga ditemukan pada top 10 gen yang mengalami peningkatan ekspresi pada kondisi mineral seperti *Putative ribonuclease H protein At1g65750*

(At1g65750), *Retrovirus-related Pol polyprotein from transposon RE1* (RE1), *(-)-germacrene D synthase* dan *14 kDa proline-rich protein DC2.15*. At1g65750 berdasarkan *gene ontology* (GO) memiliki fungsi dalam pengikatan ion logam. RE1 merupakan gen yang mengkodekan protein Gag, protease, integrase, *reverse transcriptase*, dan Ribonuclease H (RNaseH) ditemukan terekspresi meningkat pada kondisi perlakuan mineral (Kuwahara, Kato, & Komeda, 2000). *(-)-germacrene D synthase* yang merupakan gen yang berkaitan dengan sintase seskuiterpen (Kumar et al., 2018). *14 kDa proline-rich protein DC2.15* teridentifikasi terlibat pada aktivitas proses biologis transportasi lipid (Tan et al., 2020).

Perubahan dinding sel dapat terjadi akibat cekaman abiotik. Chun et al., 2019 menemukan bahwa sel pada tanaman *Arabidopsis* yang beradaptasi dengan cekaman garam menunjukkan kandungan lignin yang meningkat dan dinding sel yang menebal dibanding sel normal. Gen-gen berhubungan dengan dinding sel juga ditemukan menunjukkan pola ekspresi gen *up-regulated* pada cekaman gambut. Protein *IQ-DOMAIN 10* dan *Endoglucanase 4* ditemukan pada top 10 terekspresi meningkat pada perlakuan gambut. IQD10 ditemukan terekspresi meningkat pada perkembangan xylem dan terlibat dalam biosintesis dinding sel sekunder dan pembentukan biomassa pada tanaman *Populus* (Badmi et al., 2008). *Endoglucanase 4* yang berperan dalam menahan tekanan turgor tanaman (Kesten, Menna, & Sánchez-Rodríguez, 2017), ditemukan meningkat pada pemberian perlakuan media gambut. *Endoglucanase* ditemukan mempengaruhi perkembangan dinding sel sekunder dengan berkontribusi pada proses kristalisasi dinding sel. *Endoglucanase* diekspresikan selama perkembangan dinding sel sekunder dan berasosiasi dengan membran plasma, diduga bahwa *Endoglucanase* juga berperan dalam memfasilitasi integrasi xilan ke dalam dinding sel sekunder (Glass, Barkwill,

Unida, & Mansfield, 2015). Penebalan dinding sel membantu memberikan perlindungan tanaman. Peningkatan kandungan lignin akan membuat tanaman lebih kokoh dan kuat. Sedangkan *Transmembrane protein, putative (DUF247)*, merupakan protein yang belum diketahui fungsi spesifiknya.

Dalam penelitian ini, beberapa gen yang terlibat dalam proses fotosintesis menunjukkan perubahan ekspresi yang signifikan menurun pada perlakuan mineral dan meningkat pada perlakuan media gambut (Tabel 1 dan Tabel 2). *Putative protease Do-like 14* (DEGP14) menunjukkan gen terekspresi meningkat pada pemberian perlakuan media gambut. DEGP14 berfungsi sebagai *putative serine protease* yang terlibat dalam respon pertahanan terhadap tekanan abiotik dan biotik (Fan et al., 2016). Beberapa golongan *putative protease* ditemukan sebagai regulator potensial dari fungsi fotosintesis (Nishimura, Kato, & Sakamoto, 2017). *Photosystem I reaction center subunit XI, chloroplastic (PSAL)* juga ditemukan terekspresi meningkat pada kondisi gambut, serta gen-gen yang berkaitan dengan klorofil menunjukkan peningkatan ekspresi (Tabel 2) yang menunjukkan bahwa fotosintesis pada *D. sumatrensis* berlangsung dengan baik pada perlakuan gambut tidak tergenang. Klorofil merupakan komponen utama dalam fotosintesis. Penelitian sebelumnya mengenai kandungan klorofil juga mendukung bahwa pada daun bibit yang ditanam pada media gambut lebih tinggi dibandingkan kandungan klorofil pada daun bibit yang ditanam pada media tanah mineral dengan nilai secara berturut-turut sebesar 37.50 nmol/cm² dan 32.19 nmol/cm² (Kustiyarini, 2020).

Keberadaan glikolisis dan kadar gula merupakan komponen penting bagi sumber energi untuk perkembangan tanaman dan adaptasi cekaman lingkungan (Rontein et al., 2002). Perubahan gen yang berkaitan dengan metabolisme sukrosa dan pati yang terjadi pada daun (Tabel 2). Gen-gen yang terlibat dalam glikolisis mengalami peningkatan ekspresi pada

kondisi perlakuan mineral, namun akumulasi gula larut dalam daun berkurang akibat cekaman, terlihat pada penurunan ekspresi gen

terkait metabolisme sukrosa pada kondisi perlakuan mineral (Tabel 2).

Tabel 2. Gen-gen yang berkaitan dengan keberadaan cekaman gambut berdasarkan analisis daun *D. aromatica*

Grup Fungsional	Contigs	Akresi Swissprot	Deskripsi Gen	Log2FC	FDR
Fotosintesis	daC.39632.15826.T.35795.c0.g1.i1	Q41385	Photosystem I reaction center subunit XI, chloroplastic	-11,37	3,47e-22
	daC.39632.47475.T.52246.c3.g8.i1	A0ZZ29	Photosystem II reaction center protein M	-3,13	0,01
	daC.39632.51247.T.55053.c2.g6.i2	Q9XF91	Photosystem II 22kDa protein, chloroplastic	-3,75	6,16e-04
	daC.39632.45354.T.44242.c0.g3.i2	P10708	Chlorophyll a-b binding protein 7, chloroplastic	-1,72	9,34e-04
	daC.39632.47201.T.48497.c2.g1.i5	Q9S7W1	Chlorophyll a-b binding protein protein CP29.3, chloroplastic	-1,99	1,56e-04
	daC.39632.40127.T.45937.c0.g2.i1	P26320	Oxygen-evolving enhancer protein 1, chloroplastic	-2,44	1,48e-03
	daC.39632.56390.T.54371.c0.g1.i1	Q9LI74	Protein CHUP1, chloroplastic	-2,50	3,93e-04
	daC.39632.10901.T.51606.c0.g2.i1	Q8GYC7	PGR5-like protein 1B, chloroplastic	-4,22	3,56e-05
Glikolisis	daC.39632.26189.T.51056.c1.g2.i8	Q5M729	Dihydrolipoyllysine-residue acetyltransferase component 3 of pyruvate dehydrogenase complex, mitochondrial	9,30	8,28e-16
	daC.39632.62604.cg10536	P25858	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase GAPC1, cytosolic	7,21	4,96e-11
	daC.39632.24157.cg10533	P34921	Glyceraldehyde-3-phosphate dehydrogenase	4,51	2,32e-08
	daC.39632.42092.T.51653.c2.g4.i4	Q9FLW9	Plastidial pyruvate kinase 2	3,95	2,44e-04
	daC.39632.30738.T.56576.c7.g2.i1	O04933	Probable sucrose-phosphate synthase 2	-1,91	0,01
	daC.39632.65518.cg16951		Probable sucrose-phosphate synthase 2	-2,14	0,01
	daC.39632.65518.T.56576.c7.g1.i1		Probable sucrose-phosphate synthase 3	-2,01	0,01
	daC.39632.65518.cg16951	Q8RY24	Probable sucrose-phosphate synthase 3	-1,91	0,02
	daC.39632.65518.T.35342.c0.g1.i1		Probable sucrose-phosphate synthase 3	-2,44	2,64e-03
	daC.39632.47422.T.49972.c0.g1.i3		Probable pectinesterase/pectinesterase inhibitor 54	-3,65	0,01
Sukrosa dan pati	daC.39632.47422.T.49972.c0.g1.i4	PME54	Probable pectinesterase/pectinesterase inhibitor 54	-3,78	5,03e-03
	daC.39632.62794.T.42307.c0.g1.i1	Q9MA79	Fructose-1,6-bisphosphatase, cytosoli	-3,92	1,74-e05
	daC.39632.28964.T.65202.c0.g1.i1	Q9LSP9	Chitinase-like protein 2	-5,60	9,23e-05
	daC.39632.64321.T.37318.c0.g2.i1		Chitinase-like protein 2	-4,75	8,27e-04
	daC.39632.41088.cg8063	P82859	Agglutinin	-6,26	1,18-e08
	daC.39632.50942.cg20059	C0HLR9	Mannose/glucose-specific lectin	-10,49	1,48-e24
	daC.39632.28259.cg15780	Q9M1E1	Protein NRT1/ PTR FAMILY 2.6	-3,70	2,52e-06
	daC.39632.44345.T.44557.c0.g1.i1	Q93VR4	MLP-Like protein 423	14,67	1,67e-03
	daC.39632.39225.T.51752.c1.g2.i2		Glutathione S-transferase F11	11,09	5,71e-07
	daC.39632.39225.T.51752.c1.g2.i1	Q96324	Glutathione S-transferase F11	10,14	3,63e-08
Hormon	daC.39632.17420.T.46448.c2.g1.i2	Q9LP24	Probable leucine-rich repeat receptor-like protein kinase At1g35710	9,28	4,46-e12
	daC.39632.26662.T.43140.c0.g1.i3	Q9S7M2	Protein TIFY 10B, Jasmonate-zim-domain protein 2	3,35	0,02
	daC.39632.54852.T.52982.c0.g1.i2	Q66GP9	NO-associated protein 1, chloroplastic/mitochondrial	2,01	0,04
	daC.39632.20652.T.44655.c1.g1.i3	Q9LUW0	Linoleate 9S-lipoxygenase 5	-2,22	0,05
	daC.39632.60640.T.44422.c0.g3.i2	C0LGN2	Probable leucine-rich repeat receptor-like serine/threonine-protein kinase At3g14840	-3,22	7,68-e06
	daC.39632.44370.cg2587	Q2R2D5	LRR receptor-like serine/threonine-protein kinase EFR	-11,20	25e-15
ROS	daC.39632.65786.T.44526.c0.g2.i1	P32024	23 kDa jasmonate-induced protein	-14,23	2,93e-11
	daC.39632.53240.T.47285.c0.g2.i1	A7NY33	Peroxidase 4	-8,15	1,96e-08
	daC.39632.43245.cg2332	Q9LU64	Superoxide dismutase [Fe] 2, chloroplastic	-2,69	0,01

Sedangkan, pada kondisi perlakuan gambut *Mannose/glucose-specific lectin* yang memiliki fungsi pengikat karbohidrat berkaitan glukosa dan manosa serta berperan dalam defensif terhadap mikroorganisme patogen ditemukan dalam 10 gen ter-atas yang mengalami peningkatan ekspresi.

Adaptasi terhadap cekaman abiotik menyebabkan tanaman mengembangkan mekanisme kompleks dalam mengurangi dampak fisiologis dan biokimia dari kerusakan terkait cekaman, seperti akumulasi ROS dan perubahan pada dinding sel. Respon tanaman yang umum adalah produksi ROS dan peningkatan aktivitas peroksidase (Tenhaken, 2015). *Peroxidase* sebagai antioksidan berperan dalam penekanan H₂O₂, reduksi oksidasi racun, katabolisme auksin, suberisasi, respon terhadap cekaman lingkungan seperti luka, serangan patogen dan cekaman oksidatif, dan biosintesis dan degradasi lignin menunjukkan ekspresi meningkat pada kondisi perlakuan media gambut (Cavergan et al., 2012; Pandey et al., 2017). Ekspresi gen antioksidan *Peroxidase* yang bertanggung jawab untuk mengais atau menetralkan ROS ditemukan meningkat pada

pemberian perlakuan pH 3,0 selama 30 hari pada tanaman transgenik *Petunia* (Naing et al., 2018). Mekanisme toleransi pada tanaman cekaman mencakup sejumlah proses fisiobiokimia yang mencakup banyak komponen enzimatik, seperti *Superoksida dismutase* (SOD) dan *Peroksidase* (POX). *Superoxide dismutase [Fe] 2, chloroplastic* di temukan menunjukkan *up-regulated* pada cekaman gambut.

Faktor transkripsi (TF) merupakan elemen utama yang mengatur ekspresi gen target dengan mengikat elemen promotor “cis”. Faktor transkripsi dapat mengaktifkan atau menekan transkripsi gen, umumnya merupakan penentu utama fungsi gen pada waktu tertentu (Cooper, 2018). *Transcription factor MYB16* (MYB16) ditemukan tereksresi meningkat terhadap terhadap kondisi perlakuan tanah mineral (Tabel 3). MYB16 memiliki fungsi dalam pembentukan kutikula yang berfungsi melindungi tanaman dari cekaman biotik dan abiotik, memberikan kekuatan mekanik serta mengatur pertukaran air dan gas bersamaan pada stomata (Oshima & Mitsuda, 2013). Kutikula merupakan lapisan lilin yang berfungsi menghambat laju penguapan air pada daun.

Tabel 3. Karakterisasi faktor transkripsi terhadap pada perlakuan media tumbuh gambut dan tanah mineral

Faktor Transkripsi	Contigs	Akresi Swissprot	Deskripsi gen	Log ₂ FC	FDR
MYB	daC.39632.27457.T.49180.c0.g2.i1	Q9LXF1	Transcription factor MYB16	4,19	0,03
	daC.39632.52195.T.50652.c3.g2.i1	Q50EX6	MYB-like transcription factor ODO1	-2,79	0,05
	daC.39632.46685.T.52155.c1.g1.i2	Q9SPG3	Transcription factor MYB26	-6,47	0,01
	daC.39632.44227.T.54718.c1.g2.i1	O80341	Ethylene-responsive transcription factor 5	-2,73	0,01
ERF	daC.39632.60413.T.52221.c0.g4.i3	O82132	Dehydration-responsive element-binding protein 2A	2,09	0,03
	daC.39632.50382.T.38076.c0.g1.i1	Q9LYD3	Dehydration-responsive element-binding protein 3	-2,19	0,01
NAC	daC.39632.56014.T.54725.c6.g2.i2	O49459	NAC domain-containing protein 73	-6,59	0,01
	daC.39632.56014.T.54725.c6.g2.i3			-6,12	0,01
	daC.39632.21363.T.41770.c0.g2.i1	Q84WP6	NAC domain-containing protein 43	-7,15	0,01
BHLH	daC.39632.17623.cg4940	Q3EAI1-2	Isoform 2 of Transcription factor bHLH60	1,58	0,02
	daC.39632.21124.T.39780.c1.g1.i1	Q9C8Z9	Transcription factor bHLH148	-1,59	0,02

Daun *D. aromatica* mengandung metabolit sekunder berupa senyawa volatil beraroma. Daun *D. aromatica* mengandung 84 senyawa, namun yang utama diantaranya adalah *α-terpineol* (16%), *terpinen-4-ol* (15%),

globulol (8%) and *α-pinene* (7%) tersebut dimanfaatkan sebagai bahan baku dalam parfum, produk makanan, kosmetik dan obat-obatan (Kamariyah, Ozek, Demirci, & Baser, 2012). Faktor transkripsi *MYB-like transcription*

factor ODO1 yang berperan dalam proses biosintesis volatil pada daun terekspresi meningkat pada pemberian perlakuan gambut tidak tergenang.

Transcription factor MYB26 (MYB26) dan *NAC domain-containing protein 43* (NAC43) merupakan faktor transkripsi yang mengatur penebalan dinding sel sekunder yang mengalami lignifikasi, sangat penting dalam perkembangan xilem sekunder, dan strukturnya menentukan karakteristik sel tumbuhan dan perkembangan organ (Yang et al., 2017; Xiao et al., 2021, Kim, Choi, & Suh, 2021). MYB26 dan NAC43 ditemukan terekspresi meningkat pada kondisi perlakuan gambut tidak tergenang.

Faktor transkripsi *Ethylene-responsive transcription factor 5* (ERF5) terlibat dalam jalur pensinyalan pengaktifan ET dan respon terhadap IAA menunjukkan keberadaannya meningkat pada kondisi perlakuan gambut tidak tergenang dengan \log_2FC 2,73 (Tabel 3). ET dan IAA merupakan hormon yang bertindak sinergis mengontrol proses pemanjangan akar dan pembentukan rambut akar, serta secara bertindak antagonis dalam proses lain, seperti pembentukan akar lateral dan pemanjangan hipokotil (Zhu et al., 2019). *Dehydration-responsive element-binding protein 3* (DREB3) yang secara proses biologis memiliki fungsi dalam jalur pensinyalan yang diaktifkan ET ditemukan meningkat pada kondisi perlakuan gambut tidak tergenang.

Dehydration-responsive element-binding protein 2A (DREB2A) ditemukan terekspresi meningkat ada kondisi perlakuan mineral. DREB2A diketahui memiliki peran penting dalam pertahanan tanaman terhadap kekeringan dan cekaman panas (Sakuma et al., 2006).

Faktor transkripsi bHLH148 berfungsi sebagai respon awal modul sinyal jasmonat pada padi, yang dapat diinduksi oleh berbagai cekaman lingkungan seperti metil jasmonat, ABA, dehidrasi, salinitas, suhu rendah, dan luka (Seo et al., 2011).

IV. KESIMPULAN

analisis DEG tanaman *D. aromatica* yang diberi perlakuan media tanam gambut dan mineral menunjukkan 439 contig up-regulated yang, 320 ditemukan contig down-regulated, serta 58129 contig tidak terekspresi signifikan. Pemberian kondisi perlakuan media gambut menunjukkan gen-gen yang menginduksi fitohormon JA yaitu, JIP-23 dan EFR ditemukan pada 10 top up-regulated gen. MYB26, NAC043 dan NAC73 diduga sebagai faktor transkripsi yang terlibat dalam merespon cekaman gambut yang berfungsi dalam penebalan dinding sel. Pada kondisi mineral, gen-gen yang menginduksi dan mengangkut Fitohormon ABA yaitu, MLP432 dan NPF57 serta SA seperti GSTF11 ditemukan top 10 up-regulated. Fitohormon ABA dan SA diduga menginduksi penutupan stomata pada cekaman lingkungan yang disebabkan pemberian perlakuan tanah mineral. Faktor transkripsi DREB2a dan MYB16 yang berkaitan seperti penutupan stomata dan pembentukan kutikula ditemukan meningkat pada perlakuan tanah mineral akibat adanya cekaman defisit air. Gen-gen yang terlibat dalam proses fotosintesis dan klorofil juga ditemukan up-regulated pada pemberian perlakuan gambut dan down-regulated pada perlakuan tanah mineral.

UCAPAN TERIMA KASIH

Penulis mengucapkan terima kasih kepada Bapak Abdul Rahman Ali dari Subulussalam, Aceh yang telah menyediakan bibit *Dryobalanops aromatica* dan kepada Bapak Riya Kamba dari Singkil-Aceh yang telah membantu dalam transfer bibit dari Aceh ke Bogor. Apresiasi setinggi-tingginya disampaikan kepada Ibu Ridha Wati atas kontribusinya dalam penyiapan bahan penelitian di rumah kaca Departemen Silviculture, Fakultas Kehutanan dan Lingkungan Hidup IPB University.

Penelitian ini didukung oleh Riset Dasar 2019–2020 (*International Collaboration and International Publication Scheme* No: 3/E1/KP.PTNBH/2019 dan No: 1/AMD/E1.KP.PTNBH/2020) berjudul “*Adaptive Genetic Divergence on Dryobalanops aromatica* Growing in Sumatran Tropical Peat Swamp Forests”. Diberikan oleh Kementerian Riset dan Teknologi/Badan Riset dan Inovasi Nasional (RISTEK-BRIN) Republik Indonesia.

DAFTAR PUSTAKA.

- Anderson, J. P., Badruzsaufari, E., Schenk, P. M., Manners, J. M., Desmond, O. J., Ehlert, C., ... & Kazan, K. (2004). Antagonistic interaction between abscisic acid and jasmonate-ethylene signaling pathways modulates defense gene expression and disease resistance in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 16(12), 3460-3479. doi: 10.1105/tpc.104.025833
- Badmi, R., Payyavula, R. S., Bali, G., Guo, H. B., Jawdy, S. S., Gunter, L. E., ... & Kalluri, U. C. (2018). A new calmodulin-binding protein expresses in the context of secondary cell wall biosynthesis and impacts biomass properties in *Populus*. *Frontiers in plant science*, 9, 1669. doi: 10.3389/fpls.2018.01669
- Barstow, M. Randi, A. (2018). *Dryobalanops aromatica* (errata version published in 2020). The IUCN Red List of Threatened Species 2018: e.T61998024A173026192. doi: 10.2305/IUCN.UK.2018-1.RLTS.T61998024A173026192.en.
- Benjamini, Y., & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal statistical society: series B (Methodological)*, 57(1), 289-300. doi: /10.1111/j.2517-6161.1995.tb02031.x
- Bhargava, S., & Sawant, K. (2013). Drought stress adaptation: metabolic adjustment and regulation of gene expression. *Plant breeding*, 132(1), 21-32. doi: 10.1111/pbr.12004
- Caverzan, A., Passaia, G., Rosa, S. B., Ribeiro, C. W., Lazzarotto, F., & Margis-Pinheiro, M. (2012). Plant responses to stresses: role of ascorbate peroxidase in the antioxidant protection. *Genetics and molecular biology*, 35(4), 1011-1019. doi: 10.1590/S1415-47572012000600016
- Chua, L. S. L., Suhaida, M., Hamidah, M., & Saw, L. G. (2010). Malaysia plant Red List: Peninsular Malaysian Dipterocarpaceae. *Research Pamphlet-Forest Research Institute Malaysia*, (129).
- Chun, H. J., Baek, D., Cho, H. M., Lee, S. H., Jin, B. J., Yun, D. J., ... & Kim, M. C. (2019). Lignin biosynthesis genes play critical roles in the adaptation of *Arabidopsis* plants to high-salt stress. *Plant signaling & behavior*, 14(8), 1625697. doi: 10.1080/15592324.2019.1625697
- Chung, H. S., & Howe, G. A. (2009). A critical role for the TIFY motif in repression of jasmonate signaling by a stabilized splice variant of the JASMONATE ZIM-domain protein JAZ10 in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, 21(1), 131-145. doi: 10.1105/tpc.108.064097
- Cooper, J. A. (2018). Transcription factor. *Encyclopedia Britannica*. <https://www.britannica.com/science/transcription-factor>
- de Ollas, C., & Dodd, I. C. (2016). Physiological impacts of ABA–JA interactions under water-limitation. *Plant molecular biology*, 91(6), 641-650. doi:10.1007/s11103-016-0503-6
- Erpen, L., Devi, H. S., Grosser, J. W., & Dutt, M. (2018). Potential use of the DREB/ERF, MYB, NAC and WRKY transcription factors to improve abiotic and biotic stress in transgenic plants. *Plant Cell, Tissue and Organ Culture (PCTOC)*, 132(1), 1-25. doi : 10.1007/s11240-017-1320-6
- Fan, T., Bykova, N. V., Rampitsch, C., & Xing, T. (2016). Identification and characterization of a serine protease from wheat leaves. *European Journal of Plant Pathology*, 146(2), 293-304. doi: 10.1007/s10658-016-0914-x
- Gan, K. S., Choo, T., & Lim, S. C. (1999). Timber Notes-Medium Hardwoods I (Kapur, Kasai, Kelat, Keledang, Kempas). *Timber Technology Bulletin*, 11.
- Gao, L. L., & Xue, H. W. (2012). Global analysis of expression profiles of rice receptor-like kinase genes. *Molecular Plant*, 5(1), 143-153. doi: 10.1093/mp/ssf062
- Glass, M., Barkwill, S., Unda, F., & Mansfield, S. D. (2015). Endo- β -1, 4-glucanases impact plant cell wall development by influencing cellulose crystallization. *Journal of integrative plant biology*, 57(4), 396-410. doi: 10.1111/jipb.12353
- Gomi, K. (2020). Jasmonic acid: an essential plant hormone. *International Journal of Molecular*

- Sciences, 21(4), 1261
doi:10.3390/ijms21041261
- Hauser, F., Li, Z., Waadt, R., & Schroeder, J. I. (2017). SnapShot: abscisic acid signaling. *Cell*, 171(7), 1708-1708. doi:10.1016/j.cell.2017.11.045
- Idris, M. M., Rachman, O., Pasaribu, R. A., Roliadi, H., Hadjib, N., Muchlis, M., ... & Siagian, R. M. (2008). Petunjuk Praktis Sifat-sifat Dasar Jenis Kayu Indonesia. A Handbook of Selected Indonesian Wood Species. ITTO Project PD, 286(04).
- Indriani, F. (2020). Karakterisasi genomik daya adaptasi *Shorea balangeran* (Korth.) Burck. [Disertasi]. Institut Pertanian Bogor.
- Ishii, T. (2014). Transcriptome analysis of adrenocortical cells in health and disease. *Cellular endocrinology in health and disease*, 169-192. doi:10.1016/B978-0-12-408134-5.00011-1
- Kamariyah, A. S., Ozek, T., Demirci, B., & Baser, K. H. C. (2012). Chemical composition of leaf and seed oils of *Dryobalanops aromatica* Gaertn. (Dipterocarpaceae). *ASEAN Journal on Science and Technology for Development*, 29(2), 105-114. doi:10.29037/ajstd.57
- Kapoor, R., Kumar, G., Arya, P., Jaswal, R., Jain, P., Singh, K., & Sharma, T. R. (2019). Genome-wide analysis and expression profiling of rice hybrid proline-rich proteins in response to biotic and abiotic stresses, and hormone treatment. *Plants*, 8(9), 343. doi:10.3390/plants8090343
- Kesten, C., Menna, A., & Sánchez-Rodríguez, C. (2017). Regulation of cellulose synthesis in response to stress. *Current Opinion in Plant Biology*, 40, 106-113. doi:10.1016/B978-0-12-408134-5.00011-1
- Kim, H., Choi, D., & Suh, M. C. (2017). Cuticle ultrastructure, cuticular lipid composition, and gene expression in hypoxia-stressed *Arabidopsis* stems and leaves. *Plant cell reports*, 36(6), 815-827. doi:10.1007/s00299-017-2112-5
- Kumar, Yogesh, Feroz Khan, Shubhra Rastogi, and Ajit Kumar Shasany. "Genome-wide detection of terpene synthase genes in holy basil (*Ocimum sanctum* L.)." *PloS One* 13, no. 11 (2018): e0207097. doi:10.1371/journal.pone.0207097
- Kustiyarini, N. F. (2020). Pertumbuhan Bibit Dan Stek Pucuk Kamper (*Dryobalanops sumatrensis* (JF Gmel.) Kosterm.) Pada Media Tanah Mineral Dan Gambut. Kuwahara, A., Kato, A., & Komeda, Y. (2000). Isolation and characterization of copia-type retrotransposons in *Arabidopsis thaliana*. *Gene*, 244(1-2), 127-136. doi:10.1016/S0378-1119(99)00565-X
- Lal, N. K., Nagalakshmi, U., Hurlburt, N. K., Flores, R., Bak, A., Sone, P., ... & Dinesh-Kumar, S. P. (2018). The receptor-like cytoplasmic kinase BIK1 localizes to the nucleus and regulates defense hormone expression during plant innate immunity. *Cell host & microbe*, 23(4), 485-497. doi:10.1016/j.chom.2018.03.010
- Lee, K. S., Wickneswari, R., & Choong, C. Y. (2007). Stand Structure and the Genetic Diversity of *Koompassia malaccensis* and *Dryobalanops aromatica* in Unlogged and Logged-over Stands. *Sains Malaysiana*, 36(2), 233-242.
- Mata-Pérez, C., Sánchez-Calvo, B., Begara-Morales, J. C., Luque, F., Jiménez-Ruiz, J., Padilla, M. N., ... & Barroso, J. B. (2015). Transcriptomic profiling of linolenic acid-responsive genes in ROS signaling from RNA-seq data in *Arabidopsis*. *Frontiers in plant science*, 6, 122. doi:10.1104/pp.15.01671
- Matra, D. D., Kozaki, T., Ishii, K., Poerwanto, R., & Inoue, E. (2019). Comparative transcriptome analysis of translucent flesh disorder in mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) fruits in response to different water regimes. *PloS one*, 14(7), e0219976. doi:10.1371/journal.pone.0219976
- Medina-Macedo, L., de Lacerda, A. E. B., Sebbenn, A. M., Ribeiro, J. Z., Soccol, C. R., & Bittencourt, J. V. M. (2016). Using genetic diversity and mating system parameters estimated from genetic markers to determine strategies for the conservation of *Araucaria angustifolia* (Bert.) O. Kuntze (Araucariaceae). *Conservation Genetics*, 17(2), 413-423. doi:10.1007/s10592-015-0793-2
- Mindawati N., & Waluyo T. K. (2019). *Bunga Rampai Pengembangan Hasil Hutan Bukan Kayu Indonesia untuk Mendukung Sustainable Development Goals*. Di dalam: Tata HL (Ed.). Bogor (ID): IPB Press
- Naing, A. H., Lee, D. B., Ai, T. N., Lim, K. B., & Kim, C. K. (2018). Enhancement of low pH stress tolerance in anthocyanin-enriched transgenic petunia overexpressing RsMYB1 gene. *Frontiers in plant science*, 9, 1124. doi:10.3389/fpls.2018.01124

- Nishimura, K., Kato, Y., & Sakamoto W. 2017. Essentials of proteolytic machineries in chloroplasts. *Molecular plant*, 10(1), 4-19. doi: 10.1016/j.molp.2016.08.005
- Oshima, Y., & Mitsuda, N. (2013). The MIXTA-like transcription factor MYB16 is a major regulator of cuticle formation in vegetative organs. *Plant Signaling & Behavior*, 8(11), e26826. doi: Oshima, Y., & Mitsuda, N. (2013). The MIXTA-like transcription factor MYB16 is a major regulator of cuticle formation in vegetative organs. *Plant Signaling & Behavior*, 8(11), e26826.
- Pan, J., Sharif, R., Xu, X., & Chen, X. (2020). Mechanisms of waterlogging tolerance in plants: Research progress and prospects. *Frontiers in Plant Science*, 11. doi:10.3389/fpls.2020.627331
- Pandey S, Fartyal D, Agarwal A, Shukla T, James D, Kaul T, Reddy MK. 2017. Abiotic stress tolerance in plants: myriad roles of ascorbate peroxidase. *Frontiers in plant science*, 8, 581. doi: 10.3389/fpls.2017.00581
- Pastori, G. M., & Foyer, C. H. (2002). Common components, networks, and pathways of cross-tolerance to stress. The central role of "redox" and abscisic acid-mediated controls. *Plant physiology*, 129(2), 460-468. doi: 10.1104/pp.011021
- Rontein, D., Dieuaide-Noubhani, M., Dufourc, E. J., Raymond, P., & Rolin, D. (2002). The metabolic architecture of plant cells: stability of central metabolism and flexibility of anabolic pathways during the growth cycle of tomato cells. *Journal of Biological Chemistry*, 277(46), 43948-43960. doi:10.1074/jbc.M206366200
- Sakamoto, H., Matsuda, O., & Iba, K. (2008). ITN1, a novel gene encoding an ankyrin-repeat protein that affects the ABA-mediated production of reactive oxygen species and is involved in salt-stress tolerance in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 56(3), 411-422. doi: 10.1111/j.1365-313X.2008.03614.x
- Sakuma, Y., Maruyama, K., Qin, F., Osakabe, Y., Shinozaki, K., & Yamaguchi-Shinozaki, K. Xiao, R., Zhang, C., Guo, X., Li, H., & Lu, H. (2021). MYB Transcription Factors and Its Regulation in Secondary Cell Wall Formation and Lignin Biosynthesis during Xylem Development. *International Journal of Molecular Sciences*, 22(7), 3560. doi: 10.3390/ijms22073560
- Yono, D., Nugroho, Y. A., Tanjung, Z. A., Utomo, C., & Liwang, T. (2021). Genomewide SNP (2006). Dual function of an Arabidopsis transcription factor DREB2A in water-stress-responsive and heat-stress-responsive gene expression. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(49), 18822–18827. doi:10.1073/pnas.0605639103
- Seo, J.S., Joo, J., Kim, M.J., Kim, Y.K., Nahm, B.H., Song, S.I., Cheong, J.J., Lee, J.S., Kim, J.K., Choi, Y.D., 2011. OsbHLH148, a basic helix-loop-helix protein, interacts with OsJAZ proteins in a jasmonate signaling pathway leading to drought tolerance in rice. *Plant J.* 65, 907–921. doi:10.1111/j.1365-313X.2010.04477.x
- Siregar, I. Z., Dwiyaniti, F. G., Siregar, U. J., & Matra, D. D. (2020). De novo assembly of transcriptome dataset from leaves of *Dryobalanops aromatica* (Syn. *Dryobalanops sumatrensis*) seedlings grown in two contrasting potting media. *BMC Research Notes*, 13(1), 1-4. doi:10.1186/s13104-020-05251-7
- Sun, L. R., Hao, F. S., Lu, B. S., & Ma, L. Y. (2010). AtNOA1 modulates nitric oxide accumulation and stomatal closure induced by salicylic acid in Arabidopsis. *Plant signaling & behavior*, 5(8), 1022-1024. doi:10.4161/psb.5.8.12293
- Tan, J., Wu, Y., Guo, J., Li, H., Zhu, L., Chen, R., ... & Du, B. (2020). A combined microRNA and transcriptome analyses illuminates the resistance response of rice against brown planthopper. *BMC genomics*, 21(1), 1-17. doi: 10.1186/s12864-020-6556-6
- Thines, B., Katsir, L., Melotto, M., Niu, Y., Mandaokar, A., Liu, G., ... & Browse, J. (2007). JAZ repressor proteins are targets of the SCF COI1 complex during jasmonate signalling. *Nature*, 448(7154), 661-665. doi: 10.1038/nature05960
- Tian, M., von Dahl, C. C., Liu, P. P., Friso, G., van Wijk, K. J., & Klessig, D. F. (2012). The combined use of photoaffinity labeling and surface plasmon resonance-based technology identifies multiple salicylic acid-binding proteins. *The Plant Journal*, 72(6), 1027-1038. doi:10.1111/tpj.12016
- marker identification associated with drought tolerance in oil palm. *Biodiversitas Journal of Biological Diversity*, 22(6). Chicago . doi: 10.13057/biodiv/d220616
- You, H., Liu, Y., Minh, T. N., Lu, H., Zhang, P., Li, W., ... & Li, Q. (2020). Genome-wide identification and expression analyses of nitrate transporter family genes in wild soybean (*Glycine soja*). *Journal of Applied*

- Genetics, 61(4), 489-501. doi: 10.1007/s13353-020-00571-7
- Yuan, L. B., Dai, Y. S., Xie, L. J., Yu, L. J., Zhou, Y., Lai, Y. X., ... & Xiao, S. (2017). Jasmonate regulates plant responses to postsubmergence reoxygenation through transcriptional activation of antioxidant synthesis. *Plant Physiology*, 173(3), 1864-1880. doi: doi.org/10.1104/pp.16.01803
- Zhang, D. P. (2014). *Abscisic acid: metabolism, transport and signaling*. Springer Netherlands.
- Zhu, Y., Li, H. J., Su, Q., Wen, J., Wang, Y., Song, W., ... & Guo, H. (2019). A phenotype-directed chemical screen identifies ponalrestat as an inhibitor of the plant flavin monooxygenase YUCCA in auxin biosynthesis. *Journal of Biological Chemistry*, 294(52), 19923-19933. doi:10.1074/jbc.RA119.010480.