

**MUTASI STRUCTURAL INTRON *trnL* (UAA)  
PADA SUKU MERANTI-MERANTIAN (DIPTEROCARPACEAE)  
[Structural Mutation of *trnL* intron (UAA) in Dipterocarpaceae]**

**Kusumadewi Sri Yulita**

Bidang Botani, Pusat Penelitian Biologi-LIPI  
Cibinong Science Centre-LIPI

Jl. Raya Bogor Km. 46, Cibinong 16911, Jawa Barat  
yulita\_skusumadewi@yahoo.co.id

**ABSTRACT**

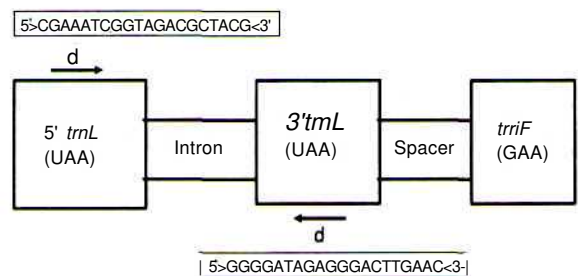
tRNA<sup>UAA</sup> (*trnL*) intron have been widely utilised for phylogenetic reconstruction in angiosperm families. Two main helical elements of secondary structure of *trnL* intron (stem loop regions P6 and P8) contained the most variable sequences across taxa. Detailed examination on the insertion-deletion events in *trnL* intron sequences of 110 species of Dipterocarpaceae has identified 4 stem loop structures within both loops. The first stem loop was found in P6 loop and three other were discovered in P8 loop. These structures featuring characteristic for generic/intra-generic level depended upon which taxonomic classifications are followed. One of these structures formed a large loop of 72 nucleotides and was a unique major stem loop in Dipterocarps family whose loop was the major structural mutation of *trnL* intron in this family.

**Kata kunci:** Mutasi struktural, meranti-merantian, Dipterocarpaceae, intron *trnL*, indel, filogeni.

**PENDAHULUAN**

Daerah yang tidak menghasilkan kode genetik (*non-coding regions*) dari genom kloroplas telah menjadi pilihan utama dalam bidang filogenetika molekuler tumbuhan berbunga (Borsch *et al.*, 2003; Hamilton *et al.*, 2003). Daerah tersebut merupakan kopi tunggal dari salah satu induk tumbuhan, sehingga ortologi urutan nukleotida dapat terdeteksi dengan jelas, karena kemungkinan terjadinya rekombinasi antar genom dalam setiap plastida sangat kecil. Rangkaian gen *trnL-T* merupakan salah satu gen pada genom kloroplas dan telah banyak digunakan untuk menelaah hubungan evolusi dalam berbagai tingkatan takson (Tarbelet, 1991; Bayer *et al.*, 2000; Zimmer *et al.*, 2002; Davis *et al.*, 2002; Aoki *et al.*, 2003; Kim *et al.*, 2004; Koch *et al.*, 2005; Yulita *et al.*, 2005; Gamage *et al.*, 2006; Tarbelet, 2007). Rangkaian gen *trnL-F* terdiri dari 2 buah ekson *trnL* yang dipisahkan oleh intron grup I (Kuhse *et al.*, 1990), *intergenic spacer* dan ekson *trnF* (Gambar 1). Struktur sekunder pada intron *trnL* berbentuk rangkaian *stem loop* yang memiliki dua loop utama (P6 dan P8) yang merupakan daerah yang beragam urutan DNA-nya (Borsch *et al.*, 2003; Oksanen *et al.*, 2004; Tarbelet *et al.*, 2007).

Dipterocarpaceae merupakan salah satu suku terbesar tumbuhan berbunga di hutan tropika Asia. Ada banyak sistem klasifikasi yang telah dikenal,



**Gambar 1.** Diagram gen *trnL-V* berikut urutan DNA primer intron *trnL* (c dan d).

diantaranya menurut Symington (1943), Meijer dan Wood (1964, 1976), Kostermans (1978; 1985; 1989; 1992), Maury-Lechon (1978) dan Ashton (1982). Klasifikasi baku (Ashton, 1982) membagi suku ini ke dalam 3 anak suku, Dipterocarpoideae (di Asia), Monotoideae (di Afrika dan Amerika Selatan) dan Pakaraimoideae (di Amerika Selatan). Suku ini terdiri atas 15, 16 dan 19 marga dan 470 hingga 580 spesies (Maury-Lechon dan Curtet, 1998). Sebagian besar jenis-jenis Dipterocarpaceae berasal dari anak suku Dipterocarpoideae. Studi filogenetika molekuler yang salah satunya menggunakan intron *trnLV* pada Dipterocarpaceae juga sudah dilakukan (Tsumura *et al.*, 1996, Yulita *et al.*, 2005; Gamage *et al.*, 2006). Studi filogenetika molekuler tersebut menunjukkan bahwa

pembagian marga dalam Dipterothaceae sebagian besar sesuai dengan klasifikasi yang sudah ada (Symington, 1943; Meijer dan Wood, 1964; Maury, 1978; Ashton, 1982). "Khususnya pada marga *Shorea* yang sangat beragam, hasil studi filogenetika molekuler cenderung mengikuti klasifikasi berdasarkan *timber grouping* (Symington, 1943) dan Maury (1978).

Namun demikian, tidak ada satupun dari studi filogenetika molekuler tersebut yang menelaah secara detail tentang mutasi struktural pada gen yang digunakan untuk rekonstruksi filogenetika. Studi-studi tersebut hanya melakukan penjajaran urutan DNA sebelum analisis filogenetika untuk mendapatkan deduksi homologi urutan DNA. Padahal, penjajaran urutan DNA belum tentu dapat menggambarkan homologi urutan DNA secara tepat karena seringkali terdapat mutasi struktural yang bersifat homoplasi. Jika struktur ini diabaikan, maka akan memberikan inferensi filogenetika yang kurang tepat. Sebaliknya, keberadaan struktur ini bisa bermanfaat bila ternyata struktur tersebut konsisten dijumpai pada takson tertentu sehingga dapat digunakan sebagai marka molekuler untuk pendeteksian keragaman urutan DNA dalam berbagai tingkatan takson.

Penelitian ini bertujuan untuk mengevaluasi seluruh urutan DNA intron *trnL* yang berasal dari anak suku Dipterothaceae. Dari hasil evaluasi tersebut akan dibangun struktur mutasi pada intron *trnL* sehingga dapat diketahui pola mutasi struktur sekunder intron *trnL*, hipotesis tentang mekanisme terjadinya, dan kegunaannya pada studi sistematika molekuler serta aplikasinya.

## BAHATANMETODE

Urutan DNA intron *trnL* dari 14 marga dan 110 spesies Dipterothaceae ini diperoleh dari pangkalan data Genbank (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) yang daftar nomor aksesnya terlampir di Tabel Lampiran 1. Urutan DNA ini kemudian dijajarkan dengan program Clustal W (Thompson *et al.*, 1994) dan dikoreksi secara visual. Estimasi keberadaan *inverted repeat* dilakukan dengan menggunakan program Genetyx dan dikoreksi secara visual. Prediksi struktur mutasi sekunder dari urutan RNA intron *trnL* dibangun dengan menggunakan program Mfold ([\[bioweb.pasteur.fr/docs/softgen.html#MFOLD\]\(http://bioweb.pasteur.fr/docs/softgen.html#MFOLD\)\) dan juga dikoreksi secara visual sehingga dari struktur ini bisa diperkirakan susunan \*stem loop\*. Struktur ini terutama dibangun pada daerah yang banyak terdapat ulangan nukleotida yang panjang, indel, dan pusat \(\*hotspot\*\) untuk substitusi nukleotida.](http://</a></p></div><div data-bbox=)

## HASIL

Jumlah urutan DNA terajar yang digunakan dalam studi ini adalah 524 pasangan basa (pb) nukleotida (Data tidak ditampilkan). Empat struktur *stem loop* telah diidentifikasi dan lokasi struktur di sepanjang urutan DNA intron *trnL* (Gambar 2). Ukuran mutasi struktural ini bervariasi antara 18 hingga 72 nukleotida, dengan struktur terbesar tercatat pada *stem loop 3*. Prediksi struktur sekunder /RNA-Leucine dan *trnL* intron ini diadopsi dari *Nymphaea odorata* (Borsch *et al.*, 2003; Tarbelet *et al.*, 2007). Struktur *stem loop 1* terletak pada *loop P6*, sedangkan ketiga *stem loop* lainnya terletak di dalam *loop P8* (Gambar 3). Berikut adalah deskripsi dari setiap struktur *stem loop*.

### Stem loop 1. Posisi 70-105bp

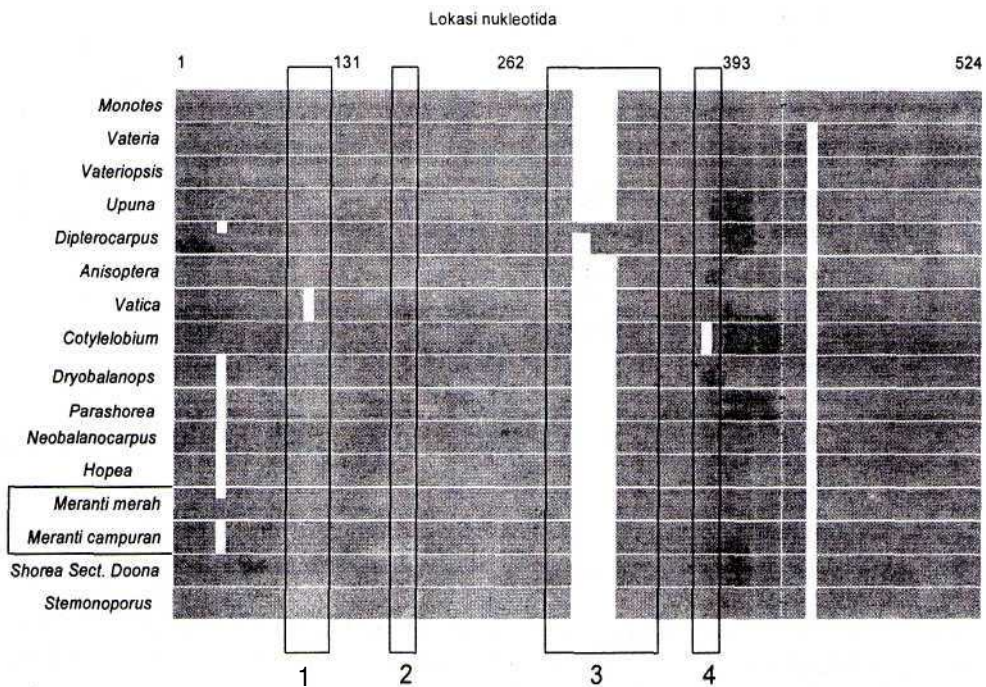
Struktur *stem loop* terbentuk dari 8 pb penyusun *stem* and 18 nukleotida penyusun *loop* (Gambar 4). Mutasi yang terjadi pada *loop* berupa substitusi dan penghapusan nukleotida. Substitusi nukleotida dijumpai pada *Monotes spp.*, *Dryobalanops lanceolata*, *Shorea scaberrima*, *S. materialis* dan *S. guiso*, sedangkan penghapusan 6 nukleotida ditemukan pada seluruh spesies *Vatica* (Gambar 4).

### Stem loop 2. Posisi 153-171

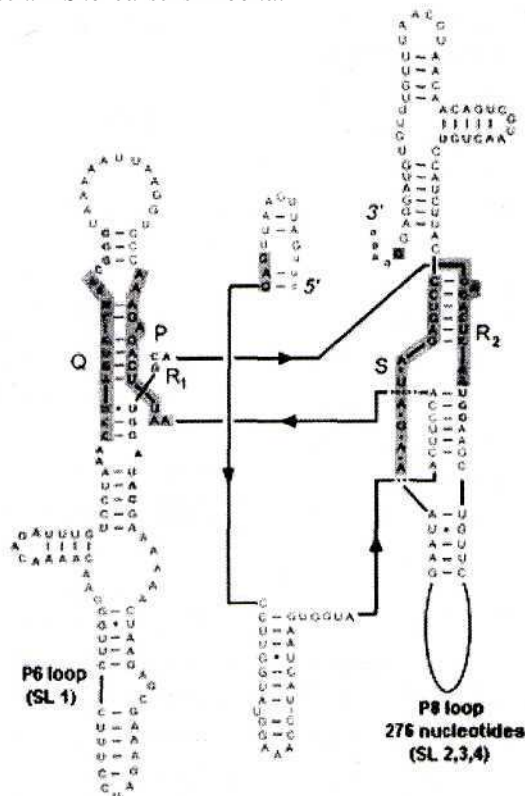
Struktur *stem* terbentuk dari 7 pb penyusun *stem* dan 4 nukleotida penyusun *loop* (Gambar 5). Mutasi yang terjadi pada struktur ini adalah substitusi nukleotida di *stem* (*Shorea splendida*, *Hopea pubescens*, *H. apiculata* dan *H. singkawang*), dan di *loop* (*Monotes spp.*, *Neobalanocarpus heimii* dan *H. nigra*).

### Stem loop 3. Posisi 257-328

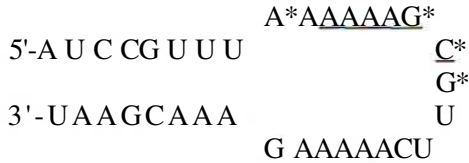
Struktur *stem loop* ini terdiri dari 7 pb penyusun *stem* dan 58 nukleotida penyusun *loop*, dimana 42 nukleotida diantaranya merupakan pengulangan langsung dari 14



**Gambar2.** Diagram yang disederhanakan dari urutan DNA intron *trnL*. Lokasi 4 struktur *stem loop* ditunjukkan lewat boks bernomor 1-4. Ruang kosong adalah penghapusan nukleotida. Nama dalam box adalah jenis-jenis *Shorea* selain *Shorea* seksi *Doona*.

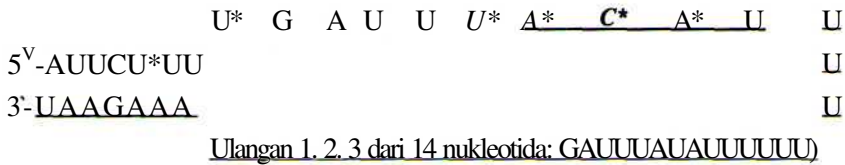


**Gambar3.** Struktur sekunder intron *trnL* Dipterocarpaceae yang dimodifikasi dari *Nymphaea odorata* (Tarbelet *et al*, 2007). Lokasi struktur *stem loop* 1 (SL 1) terletak pada *loop* P6 dan lokasi struktur *stem loop* 2,3 dan 4 (SL 2,3,4) terletak pada *loop* P8.



**Gambar 4.** Struktur *stem loop* 1. Model ini diambil dari urutan RNA *Neobalanocarpus heimii*. Huruf bergaris bawah menunjukkan penghapusan nukleotida pada *Vatica* spp. Huruf dengan asterisk menunjukkan substitusi nukleotida.

**Gambar 5.** Struktur *stem loop* 2. Model ini diambil dari urutan RNA *Neobalanocarpus heimii*. Huruf dengan asterisk menunjukkan substitusi nukleotida



**Gambar 6.** Struktur *stem loop* 3. Model ini diambil berdasarkan urutan RNA *Dipterocarpus kerrii*. Huruf bergaris bawah menunjukkan penghapusan nukleotida pada *Stemonoporus* spp. Huruf dengan asterisk menunjukkan substitusi nukleotida.

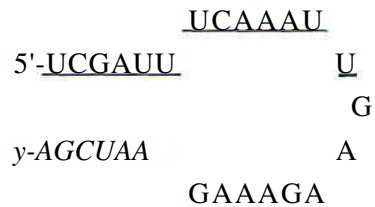
nukleotida dan hanya dijumpai pada *Dipterocarpus* spp. (Gambar 6). Substitusi nukleotida terdapat di bagian *stem* (*N. heimii*) dan di bagian *loop* (sebagian besar jenis-jenis *Hopea*, *Monotes* spp. *Vateriopsis seychellarum*, *Parashorea* spp., *N. heimii*, dan semua jenis *Shorea* kecuali *Shorea* seksi *Doona*). Penghapusan nukleotida dijumpai pada *Stemonoporus* spp. yang hanya memiliki sekitar seperempat bagian utama dari struktur *stem loop*, yaitu 7 nukleotida di *stem* dari arah 5' dan 7 nukleotida berikutnya.

**Stem loop 4:** posisi 360-386

Struktur ini terbentuk dari 6 pb nukleotida penyusun *stem* dan 15 nukleotida penyusun *loop*. Mutasi yang terdapat pada struktur ini berupa penghapusan nukleotida pada *Cotylelobium* spp. dan *Stemonoporus* spp. (Gambar 7).

**PEMBAHASAN**

Keberadaan 4 struktur *stem loop* ini nampaknya konsisten dengan struktur sekunder intron *trr1L* pada *Nymphaea odorata* (Gambar 3). Pengamatan detail terhadap jajaran urutan RNA intron *trnL* pada Dipterocarpaceae dan *N. odorata* menunjukkan bahwa daerah selain *loop* P6 dan P8, cukup terkonservasi sehingga mudah untuk dijabarkan. Oleh karenanya,



**Gambar 7.** Struktur *stem loop* 4. Model ini diambil dari urutan RNA *Neobalanocarpus heimii*. Huruf bergaris bawah menunjukkan penghapusan nukleotida pada *Cotylelobium* spp. dan huruf cetak miring menunjukkan penghapusan nukleotida pada *Stemonoporus* spp.

*loop* P6 dan P8 terbukti merupakan daerah variabel dan pusat terjadinya mutasi.

Struktur *stem loop* 1 adalah struktur *loop* P6 karena seluruh posisi *stem loop* berada tepat pada *loop* P6. Namun demikian, mutasi struktural *loop* P6 pada Dipterocarpaceae berbeda dengan *Nymphaea odorata*. Pada Dipterocarpaceae hanya terbentuk satu struktur *stem loop*, sedangkan pada *N. odorata* terdapat struktur *hairpin* kecil di dalam *loop* P6 (Gambar 3). *Loop* P8 merupakan lokasi pusat mutasi terbesar pada Dipterocarpaceae karena terdapat 3 mutasi struktural sepanjang 107 nukleotida. Diantara ketiga stuktur

mutasi yang terdapat pada *loop* P8, *stem loop* 3 bisa dikatakan sebagai struktur mutasi yang paling penting pada Dipterothoraceae.

Keempat struktur *stem loop* tersebut memiliki mutasi struktural termasuk substitusi nukleotida didalamnya yang merupakan karakter diagnosa untuk marga Dipterothoraceae. Dengan demikian, struktur tersebut layak digunakan sebagai marka DNA *barcoding* untuk tingkat marga Dipterothoraceae. Khusus untuk struktur *stem loop* 3, pengulangan nukleotida yang cukup panjang pada marga *Dipterocarpus* cukup menarik, terlebih sewaktu dijumpai 3 ulangan langsung yang hanya tercatat pada *D. kerrii*. Hipotesis yang diajukan adalah penyisipan tersebut bersifat homoplasi, karena mungkin ini merupakan hasil dari proses evolusi independen yang terjadi pada marga *Dipterocarpus*. Apabila hipotesis ini benar, maka penyisipan ini tidak layak untuk dimasukkan kedalam analisis filogenetika. Namun penyisipan ini berguna, bila ternyata sifatnya haplotipik. Indel haplotipik (dalam hal ini berupa penyisipan) adalah variasi urutan DNA suatu spesies yang berasal dari populasi yang berbeda. Oleh karenanya indel haplotipik bisa digunakan sebagai marka molekuler untuk tingkat spesies atau *intra-specific* dan populasi untuk marga *Dipterocarpus*. Hipotesis ini akan bisa dibuktikan bila dilakukan eksperimen lebih lanjut dengan melibatkan lebih banyak spesies *Dipterocarpus* yang berasal dari berbagai populasi.

### Hipotesis mengenai mekanisme mutasi struktural *Stem loop* 3.

*Stem loop* 3 merupakan mutasi struktural utama pada Dipterothoraceae. Pada semua spesies *Dipterocarpus* yang digunakan pada studi ini dijumpai penyisipan 2 ulangan yang masing-masing ulangan terdiri atas 14 nukleotida dimulai pada posisi 308, tepat

setelah 7 ulangan mononukleotida T (Gambar 8). Keempatbelas nukleotida (TAGGTTATAGCAA) ini (Gambar 8) dimiliki bersama oleh semua spesies Dipterothoraceae.

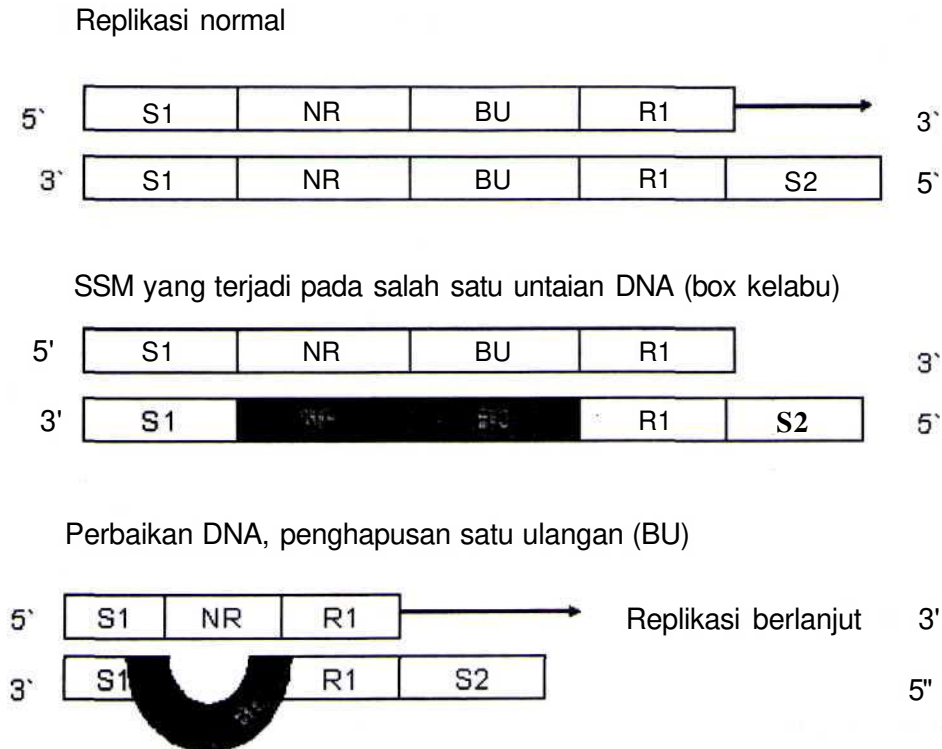
Ada dua penyebab utama terjadinya indel, yaitu *Slipped Strand Mispairing* (SSM) and *Unequal Crossing Over* (UCO). SSM merupakan kejadian intrahelik dan tidak memerlukan adanya kendala (*constrain*) tertentu untuk terjadi, sedangkan OCU merupakan kejadian interhelik yang membutuhkan adanya *constrain* untuk terjadi. Tanpa bermaksud mengabaikan isu OCU, keberadaan indel pada Dipterothoraceae diasumsikan akibat mekanisme SSM. SSM sudah umum digunakan untuk menjelaskan keberadaan indel (Cech *et al.*, 1994; Kelchner, 2002). SSM dapat menghasilkan indel tergantung pada bagaimana struktur yang tidak berpasangan (*mispairessedstructure*) tersebut diperbaiki. Berikut adalah hipotesa mengenai mekanisme SSM yang terjadi pada *stem loop* 3 dan mekanisme ini bisa dijadikan model untuk stuktur yang lainnya.

Replikasi DNA yang normal selalu terjadi dari arah 5' ->3' (Gambar 9A dan 10A). SSM biasanya terjadi pada salah satu untai DNA dan pada daerah yang banyak nukleotida berulang yang pendek (Kelchner 2002). Pada *stem loop* 3, terdapat 7 ulangan mononukleotida T (bagian dari unit NR) tepat didepan (5') 14 nukleotida berulang (Gambar 8).

Hipotesis tentang mekanisme SSM yang pertama adalah kejadian penghapusan nukleotida yang terjadi pada ulangan 1 dan 2 pada seluruh marga Dipterothoraceae kecuali marga *Dipterocarpus*. Dalam hal ini diasumsikan bahwa seluruh marga Dipterothoraceae pada awal evolusinya memiliki 1 atau 2 ulangan tersebut. Apabila terjadi kesalahan replikasi dan kesalahan berpasangan (*misreplication*



**Gambar 8.** Urutan DNA *stem loop* 3. Huruf bergaris bawah adalah *stem*, huruf cetak miring adalah daerah yang tidak berulang (*Non-repetitive unit*, NR), huruf dalam box 1 adalah unit dasar (*basic unit*, BU), huruf dalam box 2 adalah ulangan dari BU (*Repeat* 1, R1) dan huruf dalam box 3 adalah ulangan dari R1 (*Repeat* 2, R2). Model ini diambil dari urutan DNA *Dipterocarpus kerrii*.



**Gambar 9.** Mekanisme SSM yang terjadi pada seluruh marga Diptero­carpaceae kecuali *Dipterocarpus*. S1: *Stem 1*, NR: *Non-repeat unit*, BU: *Basic Unit* (berisi 14 nukleotida), R1: *Repeat 1* (Ulangan dari BU), S2: *Stem 2*. Anak panah menunjukkan arah replikasi DNA.

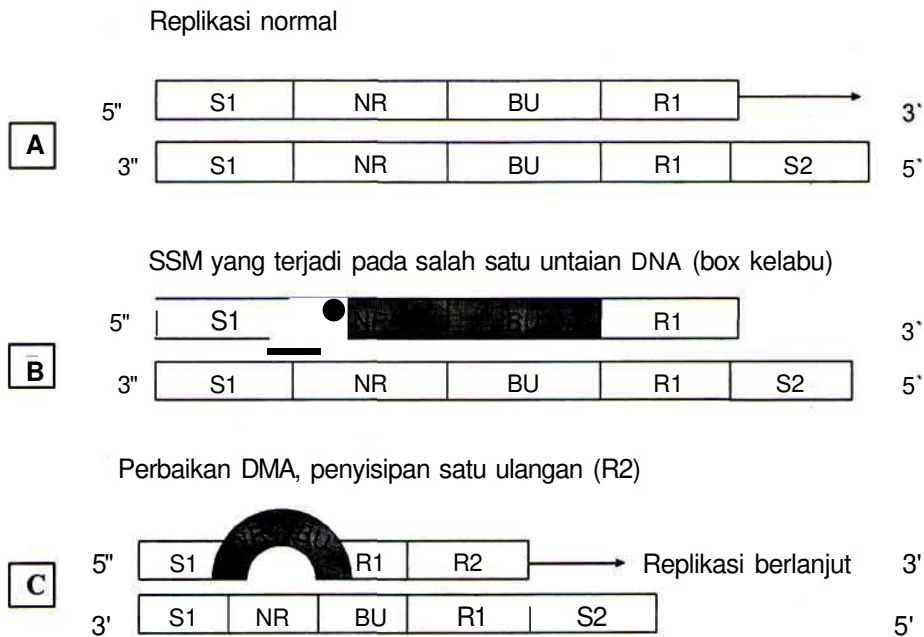
*mispairing*) pada untai­an DNA komplementer (Gambar 9B), maka sebagian daerah yang terkena SSM tidak terbaca pada waktu proses perbaikan DNA sehingga terjadi penghapusan sejumlah nukleotida yang terkena SSM. Dalam hal ini, daerah yang terkena SSM adalah daerah tidak berulang (NR) dan unit dasar (BU) (Gambar 9B). Pada proses perbaikan DNA, daerah BU tidak terbaca, dan pada replikasi berikutnya hanya daerah NR dan ulangan 1 yang tersisa yang menjadi cetakan untuk replikasi berikutnya (Gambar 9C).

Bilahal ini memang terjadi, maka akan terjadi 2 kali evolusi yang berbalik arah (*reversal evolution*) pada *Dipterocarpus*. Dalam hal ini, marga *Dipterocarpus* akan kehilangan 1 atau 2 ulangan dan dalam perjalanan proses evolusi selanjutnya memperoleh kembali 1 atau 2 ulangan. Namundemikian, hal ini mungkin sulit terjadi karena lebih dipercaya bahwa proses evolusi cenderung berjalan ke arah yang lebih sederhana sehingga memerlukan energi yang lebih kecil.

Hipotesis mekanisme SSM yang kedua adalah penyisipan 1 atau 2 ulangan yang terjadi pada marga *Dipterocarpus* akibat kesalahan replikasi dan kesalahan berpasangan pada salah satu untai­an DNA sebaliknya (Gambar 10B). Daerah yang terkena SSM adalah NR dan BU. Karena proses replikasi sedang berjalan pada untai­an ini maka DNA polimerase akan terus membaca nukleotida komplementer (R1) yang akhirnya menghasilkan tambahan nukleotida ulangan (R2) (Gambar 10C). Bila hal ini yang memang terjadi, maka kemungkinan besar kejadian ini merupakan evolusi independen yang terjadi pada marga *Dipterocarpus*. Keberadaan 3 ulangan dari 14 nukleotida inti pada *D. kerrii* mungkin memperkuat hipotesis ini.

#### KESIMPULAN

Terdapat 4 stuktur *stem loop* yang berada di dalam struktur sekunder intron *trnL* yang terletak di dalam *loop* P6 dan P8. Struktur ini mungkin terbentuk



Gambar 10. Mekanisme SSM yang terjadi pada seluruh marga *Dipterocarpus*. S1: Stem 1, NR: Non-repeat unit, BU: Basic Unit (berisi 14 nukleotida), R1: Repeat 1 (ulangan dari BU), R2: Repeat 2 (ulangan dari R1) S2: Stem 2. Anak panah menunjukkan arah replikasi DNA.

akibat proses kesalahan replikasi dan kesalahan berpasangan (SSM) pada basa nukleotida berulang. Keempat struktur tersebut secara konsisten merupakan karakter diagnosa marga Dipterocarpaceae. Struktur *stem loop* 1 bisa menjadi karakter diagnosa untuk marga *Monotes* dan *Vatica*; *stem loop* 2 ini merupakan karakter diagnosa untuk *Monotes* dan *TV. heimi*; *stem loop* 3 merupakan karakter diagnosa untuk marga *Monotes*, *Dipterocarpus*, *Stemonoporus*, *Vateriopsis*, *Neobalanocarpus*, *Shorea* seksi *Richetioides* (Meranti kuning) dan *Shorea* seksi *Doona* (*Shorea* endemik di Srilanka); *stem loop* 4 merupakan karakter diagnosa untuk marga *Cotylelobium* dan *Stemonoporus*. *Stem loop* 3, memiliki potensi untuk digunakan sebagai marka genetika populasi untuk jenis-jenis *Dipterocarpus*. Pada keempat struktur tersebut juga terdapat mutasi di tingkat spesies, dan dengan demikian, *loop* P6 dan P8 intron *trr1L* memiliki potensi sebagai marka untuk studi forensik DNA misalnya DNA *barcoding* jenis-jenis Dipterocarpaceae.

#### UCAPAN TERIMA KASIH

Penghargaan dan terima kasih saya sampaikan kepada Bapak Dr. Bambang Sunarko, Dr. Bambang Subyanto, Defri, dan Win atas segala saran dan komentarnya untuk perbaikan tulisan ini.

#### DAFTAR PUSTAKA

- Aoki K, T Suzuki and N Murakami. 2003. Intraspecific sequence variation of chloroplast DNA among the component species of evergreen broad-leaved forests in Japan. *Journal of Plant Research* 116(4), 337-44.
- Ashton PS. 1982. Dipterocarpaceae. *Flora Malesiana Series I-Spermatophyta Flowering Plants* 9(2), 237-552.
- Bayer, RJB, CF Puttock and SA Kelchner. 2000. Phylogeny of South African Gnaphalieae (Asteraceae) based on two-coding sequences. *American Journal of Botany* 87,259-272.
- Borsch T, KW Hilu, D Quandt, V Wilde, C Neinhuis and W Barthlott. 2003. Noncoding plastid *trnL-trnV* sequences reveal a well resolved phylogeny of basal angiosperms. *Journal of Evolutionary Biology* 16(4), 558-576.
- Cech TR, SH Damberger and RR Gutell. 1994. Representation of the secondary structure and tertiary

- structure of group I intron. *Nat. Struc. Biol.* **1**, 273-280.
- Davis CC, CD Bell, PW Fritsch and S Mathews S. 2002.** Phylogeny of *Acridocarpus brachylophon* (Malpighiaceae): Implications for tertiary tropical floras and Afroasian biogeography. *Evolution* **56(12)**, 2395-2405.
- Gamage DT, MP Silva, N Inomata, T Yamazaki and AE Szmidt. 2006.** Comprehensive molecular phylogeny of the sub-family dipterocarpoideae (dipterocarpaceae) based on chloroplast DNA sequences. *Genes Genet. Syst.* **81(1)**, 1-12.
- Hamilton MB, JM Braverman and DF Soria-Hernanz. 2003.** Patterns and Relative Rates of Nucleotide and Insertion/Deletion Evolution at Six Chloroplast Intergenic Regions in New World Species of the **Lecythidaceae**. *Molecular Biology & Evolution*. **20(10)**, 1710-1721.
- Kelchner SA. 2002.** Group II introns as phylogenetic tool: structure, function and evolutionary constraints. *American Journal of Botany* **89(10)**, 1651-1669.
- Kim AK, DJ Ellis, HA Sandier, P Hart, JE Darga, D Keeney and TA Bewick. 2004.** Genetic diversity of Dodder (*Cuscuta* spp.) collected from commercial cranberries production as reveal in the *trnL* (UAA) intron. *Plant Molecular Biology Reporter* **22**, 217-223.
- Kuhnel MG, R Strickland, and JD Palmer. 1990.** An ancient group I intron shared by eubacteria and chloroplasts. *Science* **250**, 1570-1573.
- Maury-Lechon G 1979.** Consequences taxonomiques de l'etude des caracteres des fruits/germination, embryons et plantules des Dipterocarpacees. In: Maury-Lechon G (Ed), Dipterocarpacees: Taxonomie-Phylogenie-Ecologie, Memoires du Museum National d'Histoire Naturelle: *First International Round Table on Dipterocarpaceae*, 81-106. Serie B, Botanique **26**, Edition du Museum, Paris.
- Maury-Lechon G and L Curtet. 1998.** Biogeography and evolutionary systematics of Dipterocarpaceae. In: *A Review of Dipterocarps taxonomy, ecology and silviculture*. S Appanah and JM Turnbull (Eds.), 5-44. CIFOR, Bogor.
- Meijer W and GHS Wood. 1964.** Dipterocarps of Sabah (North Borneo). In: Forest Department Sandakan (Ed.) *Sabah Forest Record No. 5*, 1-344.
- Meijer Wand GHS Wood. 1976.** *Keys to Dipterocarps of Sabah*. BIOTROP, Bogor.
- Koch MA, C Dobes, M Matschinger, W Bleeker, J Vogel, M Kiefer, and T Mitchell-Olds. 2005.** Evolution of the *trriP* (GAA) Gene in Arabidopsis Relatives and the Brassicaceae Family: Monophyletic Origin and Subsequent Diversification of a Plastidic Pseudogene. *Molecular Biology & Evolution* **22(4)**, 1032-1043.
- Kostermans AJGH. 1978.** *Pakaramaea dipterocarpacea* Maguire and Ashton belongs to Tiliaceae and not to Dipterocarpaceae. *Taxon* **27**, 357-359.
- Kostermans AJGH. 1985.** Family status for the Monotoideae and the Pakaramoideae, Dipterocarpaceae. *Taxon* **34**, 426-435.
- Kostermans AJGH. 1989.** Monotaceae, a new family allied to Tiliaceae. *Taxon* **38**, 123-124.
- Kostermans AJGH. 1992.** A handbook of the Dipterocarpaceae of Sri Lanka. *Wildlife Heritage Trust of Sri Lanka*. **244p**.
- Oksanen I, Lohtander K, Sivanen K and Rikkinen J. 2004.** Repeat-type distribution in *trnL* intron does not correspond with species phylogeny: comparison of the generic markers 16S rRNA and *trnL* intron in heterocystous cyanobacteria. *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology* **54**, 765-772.
- Symington CF. 1943.** *Foresters' Manual of the Dipterocarps*. Forest Department, Kuala Lumpur.
- Tarbelet P, L Gielly, G Patou and J Bouvet. 1991.** Universal primers for amplification three non coding regions of chloroplast DNA. *Plant Molecular Biology* **17**, 1105-1109.
- Tarbelet P, E Coissac, F Pompanon, L Gielly, C Miquel, A Valentini, T Vermet, G Corthier, C Brochman and E Willerslev. 2007.** Power and limitation of the chloroplast *trnL* (UAA) Intron for plant DNA barcoding. *Nucleic Acid Research* **35(3)**, 1-8.
- Thompson JD, DG Higgins and TJ Gibson. 1994.** CLUSTAL W: improving the sensitivity of progressive multiple sequence alignment through sequence weighting, positions-specific gap penalties and weight matrix choice. *Nucleic Acid Research* **22**, 4673-4680.
- Tsumura Y, T Kawahara, R Wickneswari and Y Yoshimura. 1996.** Molecular Phylogeny of Dipterocarpaceae in South East Asia using RFLP PCR-amplified chloroplast genes. *Theoretical and Applied Genetics* **93** (1-2), 22-29.
- Yulita KS, RJ Bayer and JG West. 2005.** Molecular phylogenetic study of *Hopea* and *Shorea* (Dipterocarpaceae): Evidence from the *trnL-V* and internal transcribes spacers region. *Plant Species Biology* **20**, 167-182
- Zimmer EA, EH Roalson, LE Skog, JK Boggan and A Idnurm. 2002.** Phylogenetic relationships in the Gesnerioideae (Gesneriaceae) based on nrDNA ITS and cpDNA *trriL-Y* and *trnE-T* spacer region sequences. *American Journal of Botany* **89(2)**, 296-311.



**Tabel lampiran 1.** Daftar nama spesies dan nomor akses urutan DNA intron *trnL* di pangkalan data Genbank

No	Nama spesies	No akes Genbank
1	<i>Anisoptera laevis</i> Ridley	AB006387
2	<i>Anisoptera oblonga</i> Dyer	AB006388
3	<i>Cotylelobium malayamm</i> v. Slooten	AB006389
4	<i>Cotylelobium scabriusculum</i> Brandis	AB246545
5	<i>Dipterocarpus alatus</i> A. DC.	AB246603
6	<i>Dipterocarpus confertus</i> t. Slooten	AY026528
7	<i>Dipterocarpus cornutus</i> Dyer	AB246602
8	<i>Dipterocarpus glandulosus</i> Thw.	AB246607
9	<i>Dipterocarpus hispidus</i> F. Villar	AB246606
10	<i>Dipterocarpus insignis</i> Thw.	AB246605
11	<i>Dipterocarpus kerrii</i> King	AB006392
12	<i>Dipterocarpus retusus</i> Blume	AY026529
13	<i>Dipterocarpus zeylanicus</i> Thw.	AB246604
14	<i>Dryobalanops aromatica</i> Gaertn. f.	AY026530
15	<i>Dryobalanops lanceolata</i> Burck	AY026531
16	<i>Dryobalanops oblongifolia</i> Dyer	AB006395
17	<i>Hopea apiculata</i> Symington	AY026532
18	<i>Hopea brevipetiolaris</i> (Thw.) Ashton	AY026533
19	<i>Hopea celebica</i> Burck	AY026534
20	<i>Hopea celtidifolia</i> Kosterm.	AY026535
21	<i>Hopea cernua</i> Teijsm.&Binn.	AY026536
22	<i>Hopea cordifolia</i> Trim.	AY026537
23	<i>Hopea discolor</i> Thw.	AB246588
24	<i>Hopea dryobalanoides</i> Miq.	AY026538
25	<i>Hopea ferruginea</i> Parijs	AY026594
26	<i>Hopea helferi</i> Brandis	AB246587
27	<i>Hopea jucunda</i> Thw.	AY026540
28	<i>Hopea latifolia</i> Symington	AB246586
29	<i>Hopea mengerawan</i> Miq.	AY026541
30.	<i>Hopea nervosa</i> King	AB006401
31	<i>Hopea nigra</i> Burck	AY026542

**Lanjutan Tabel lampiran 1.** Daftar nama spesies dan nomor akses urutan DNA intron *trnh* di pangkalan data Genbank

No	Nama spesies	No akes Genbank
32	<i>Hopea pierrei</i> Hance	AY026543
33	<i>Hopea pubescens</i> Ridley	AY026544
34	<i>Hopea subalata</i> Symington	AB246585
35	<i>Hopea wighliana</i> Miq. ex Dyer	AY026545
36	<i>Monotes madagascariensis</i> Humbert	AB246608
37	<i>Neobalanocarpus heimii</i> (King) Ashton	AB006400
38	<i>Parashorea lucida</i> Kurz	AB006399
39	<i>Shorea acuminata</i> Dyer	AB246570
40	<i>Shorea affinis</i> (Thw.) Ashton	AB246601
41	<i>Shorea assamica</i> Dyer	AB246583
42	<i>Shorea balangeran</i> Burck	AY026546
43	<i>Shorea beccariana</i> Burck	AY026547
44	<i>Shorea bracteolala</i> Dyer	AB006398
45	<i>Shorea bullata</i> Ashton	AB246565
46	<i>Shorea congestiflora</i> (Thw.) Ashton	AB246593
47	<i>Shorea cordifolia</i> (Thw.) Ashton	AB246592
48	<i>Shorea curtisii</i> Dyer ex King	AB246563
49	<i>Shorea disticha</i> (Thw.) Ashton	AB246595
50	<i>Shorea dyeri</i> Heim	AB246576
51	<i>Shorea elliptica</i> Burck	AB246574
52	<i>Shorea exeliplica</i> Meijer	AY026548
53	<i>Shorea faguetiana</i> Heim	AY026549
54	<i>Shorea fallax</i> Meijer	AB246564
55	<i>Shorea foxworthyi</i> Symington	AY026550
56	<i>Shorea gardneri</i> (Thw.) Ashton	AB246598
57	<i>Shorea guiso</i> Blume	AY026551
58	<i>Shorea hopeifolia</i> (Heim) Symington	AY026552
59	<i>Shorea isoptera</i> Ashton	AY026553
60	<i>Shorea johorensis</i> Foxworthy	AY026555
61	<i>Shorea kunstleri</i> King	AY026556
62	<i>Shorea laevis</i> Ridley	AY026557

**Lanjutan Tabel lampiran 1.** Daftar nama spesies dan nomor akses urutan DNA intron *trnL* di pangkalan data Genbank

No	Nama spesies	No akses Genbank
63	<i>Shorea leprosula</i> Miq.	AY026558
64	<i>Shorea lissophylla</i> Thw.	AB246577
65	<i>Shorea longisperma</i> Roxb.	AY026559
66	<i>Shorea macrophylla</i> (De Vriese) Ashton	AY026560
67	<i>Shorea macroptera</i> Dyer	AB006396
68	<i>Shorea materialis</i> Ridley	AY026561
69	<i>Shorea maxima</i> (King) Symington	AY026562
70	<i>Shorea maxvielliana</i> King	AY026563
71	<i>Shorea megistophylla</i> Ashton	AB246594
72	<i>Shorea multiflora</i> (Burck) Symington	AY026565
73	<i>Shorea ovalis</i> Blume	AY026566
74	<i>Shorea palembanica</i> Miq.	AY026567
75	<i>Shorea pallescens</i> Ashton	AB246578
76	<i>Shorea parvifolia</i> Dyer	AY026568
77	<i>Shorea parvistipulata</i> Heim	AY026569
78	<i>Shorea pilosa</i> Ashton	AY026570
79	<i>Shorea pinanga</i> Scheff.	AY026571
80	<i>Shorea quadrinervis</i> v. Slooten	AB246566
81	<i>Shorea richetia</i> Symington	AY026572
82	<i>Shorea roxburghii</i> G. Don.	AY026573
83	<i>Shorea scaberrima</i> Burck	AY026574
84	<i>Shorea selanica</i> Blume	AY026575
85	<i>Shorea seminis</i> v. Slooten	AY026576
86	<i>Shorea singkawang</i> Burck	AY026577
87	<i>Shorea smithiana</i> Symington	AY026578
88	<i>Shorea splendens</i>	AB246573
89	<i>Shorea splendida</i> (De Vriese) Ashton	AY026579
90	<i>Shorea stenoptera</i> Burck	AY026580
91	<i>Shorea stipularis</i> Thw.	AB246584
92	<i>Shorea trapezifolia</i> (Thw.) Ashton	AB246596
93	<i>Shorea virescens</i> Parijs	AY026581

**Lanjutan Tabel lampiran 1.** Daftar nama spesies dan nomor akses urutan DNA intron *trnL* di pangkalan data Genbank

No	Nama spesies	No akses Genbank
94	<i>Shorea worthingtonii</i> Ashton	AB246599
95	<i>Stemonoporus acuminatus</i> Bedd.	AB246552
96	<i>Stemonoporus bullatus</i> Kosterm.	AB246556
97	<i>Stemonoporus canaliculatus</i> Thw.	AB246555
98	<i>Stemonoporus gilimalensis</i> Kosterm.	AB246553
99	<i>Stemonoporus kanneliyensis</i> Kosterm.	AB246559
100	<i>Stemonoporus lancifolius</i> (Thw.) Ashton	AB246560
101	<i>Stemonoporus reticulatus</i> Thw.	AB246557
102	<i>Stemonoporus scalarinervis</i> Kosterm.	AB246554
103	<i>Stemonoporus wightii</i> Thw.	AB246558
104	<i>Upuna borneensis</i> Symington	AB006391
105	<i>Valeria copallifera</i> (Retz.) Alston	AB246561
106	<i>Vateriopsis seychellarum</i>	AB246562
107	<i>Vatica affinis</i> Thw.	AB246551
108	<i>Vatica bella</i> v. Slooten	AB246546
109	<i>Vatica chinensis</i> Linn.	AB246550
110	<i>Vatica coriacea</i> Ashton	AB246548