

Firman Alamsyah, PhD.



KANTONG SEMAR (*Nepenthes*) DI ASIA TENGGARA

Kekerabatan, Persebaran, Enzim, dan Hikmah Kehidupan

Kantong Semar

■ (*Nepenthes*) ■

DI ASIA TENGGARA

Kekerabatan, Persebaran, Enzim, dan
———— **Hikmah Kehidupan**

Firman Alamsyah, Ph.D.



PENERBIT KBM INDONESIA

adalah penerbit dengan misi memudahkan proses penerbitan buku-buku penulis di tanah air Indonesia, serta menjadi media *sharing* proses penerbitan buku.

KANTONG SEMAR (*Nepenthes*) DI ASIA TENGGARA

Kekerabatan, Persebaran, Enzim, dan Hikmah Kehidupan

Copyright @ 2026 By Firman Alamsyah, Ph.D.

All right reserved

Penulis

Firman Alamsyah, Ph.D.

Desain Sampul

Eca Art

Tata Letak

Husnud Diniyah

Editor

Dr. Muhamad Husein Maruapey, Drs., MSc.

Background isi buku di ambil dari [https://www. freepik. com/](https://www.freepik.com/)

Official

Depok, Sleman-Jogjakarta (Kantor)

Penerbit KBM Indonesia

Anggota IKAPI/No. IKAPI 279/JTI/2021

081357517526 (Tlpn/WA)

Website

[https://penerbitkbm. com](https://penerbitkbm.com)

[www. penerbitbukumurah. com](http://www.penerbitbukumurah.com)

Email

[naskah@penerbitkbm. com](mailto:naskah@penerbitkbm.com)

Distributor

[https://penerbitkbm. com/toko-buku/](https://penerbitkbm.com/toko-buku/)

Youtube

Penerbit KBM Sastrabook

Instagram

@penerbit. kbmindonesia

@penerbitbukujogja

ISBN: 978-634-278-151-7

Cetakan ke-1, Februari 2026

14,8 x 21 cm, vi + 114 halaman

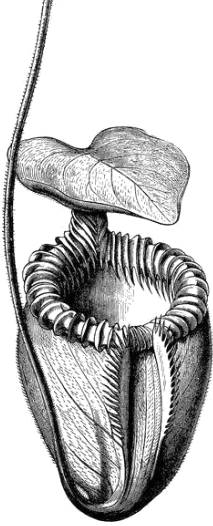
Isi buku diluar tanggungjawab penerbit
Hak cipta merek KBM Indonesia sudah terdaftar di DJKI-
Kemenkumham dan isi buku dilindungi undang-undang.

Dilarang keras menerjemahkan, memfotokopi, atau
memperbanyak sebagian atau seluruh isi buku ini
tanpa seizin penerbit karena beresiko sengketa hukum

Sanksi Pelanggaran Pasal 113

Undang-Undang No. 28 Tahun 2014 Tentang Hak Cipta

- i. Setiap Orang yang dengan tanpa hak melakukan pelanggaran hak ekonomi sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf i untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 1 (satu) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp 100. 000. 000 (seratus juta rupiah).
- ii. Setiap Orang yang dengan tanpa hak dan/atau tanpa izin Pencipta atau pemegang Hak Cipta melakukan pelanggaran hak ekonomi Pencipta sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf c, huruf d, huruf f, dan/atau huruf h untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 3 (tiga) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp 500. 000. 000,00 (lima ratus juta rupiah).
- iii. Setiap Orang yang dengan tanpa hak dan/atau tanpa izin Pencipta atau pemegang Hak Cipta melakukan pelanggaran hak ekonomi Pencipta sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf a, huruf b, huruf e, dan/atau huruf g untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 4 (empat) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp 1. 000. 000. 000,00 (satu miliar rupiah).
- iv. Setiap Orang yang memenuhi unsur sebagaimana dimaksud pada ayat (3) yang dilakukan dalam bentuk pembajakan, dipidana dengan pidana penjara paling lama 10 (sepuluh) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp 4. 000. 000. 000,00 (empat miliar rupiah).

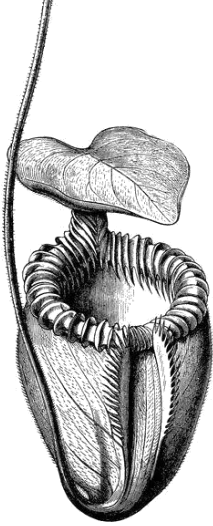


SEKAPUR SIRIH

Kantong Semar (*Nepenthes*) adalah tanaman endemik Indonesia. Ciri khas dari Kantong Semar adalah tanaman ini mempunyai kantong untuk mendapatkan nitrogen dari mangsa yang masuk ke dalam kantongnya. Unsur nitrogen ini sangat kritis dibutuhkan untuk pertumbuhannya karena Kantong Semar hidup di habitat miskin nutrisi. Untuk mendapatkan nitrogen, Kantong Semar mensekresikan enzim pencernaan di dalam cairan kantongnya dan yang menjadi enzim pencernaan utama adalah nepenthesin. Studi genomik pada gen penyandi nepenthesin beserta hubungan struktur-fungsinya, belum pernah dilakukan. Struktur gen penyandi nepenthesin dapat berkaitan dengan fungsi gen dalam merespon tekanan lingkungan yang menjadi karakteristik habitat tempat tinggal Kantong Semar. Struktur gen penyandi nepenthesin dapat juga berkaitan dengan peran fisiologis enzim yang memiliki stabilitas tinggi di dalam cairan kantong *Nepenthes*. Oleh karena itu, saya tertarik mempelajari perubahan molekuler gen penyandi nepenthesin, yang

mengekspresikan enzim pencernaan di dalam cairan kantong *Nepenthes*.

Buku ini akan menceritakan kekerabatan molekuler *Nepenthes* dengan perubahan molekuler gen *Nep2* yang mengekspresikan enzim pencernaan nepenthesin II di dalam cairan kantong. Dalam buku ini, hubungan kekerabatan (filogenetik) *Nepenthes* akan diklarifikasi, dan kemudian persebaran (fitogeografi) *Nepenthes* di Asia Tenggara akan dibahas beserta tren perkembangan karakteristik morfologi tanaman Kantong Semar, yaitu peristomnya, berdasarkan filogeni *Nepenthes*. Perubahan molekuler dan ciri struktural gen *Nep2* dari 29 spesies *Nepenthes* akan ditampilkan, dan hubungan struktur dan fungsi gen tersebut akan dibahas. Selain itu, uji seleksi positif pada gen *Nep2* akan dibuktikan dengan menggunakan analisis statistik berdasarkan kelimpahan relatif dari substitusi sinonim dan nonsinonim pada sekuen DNA gen tersebut. Hikmah keberadaan Kantong Semar di lingkungan marginal dengan perilaku memperoleh unsur nitrogen dari mangsanya yang terperangkap dalam kantongnya akan dibahas dan dikaitkan dengan sumber ajaran Islam, yaitu Al Qur'an dan Hadits.



UCAPAN TERIMA KASIH

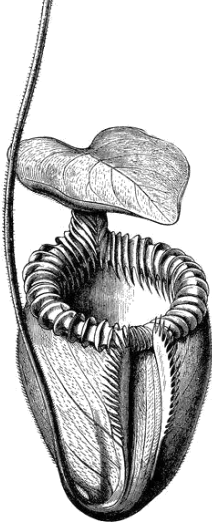
Saya mengucapkan terima kasih yang sebesar-besarnya kepada Profesor Motomi Ito dari The University of Tokyo yang telah membimbing penelitian saya tentang filogenetika Kantong Semar. Beliau telah memperkenalkan saya pada dunia filogeni, fitogeografi, dan bidang-bidang ilmu yang terkait dengan evolusi.

Saya juga ingin mengucapkan terima kasih kepada Komunitas Tanaman Karnivora Indonesia (KTKI), Kebun Raya Bogor dan Kebun Raya Kyoto yang telah berbaik hati menyediakan semua material tanaman *Nepenthes* yang digunakan dalam penelitian ini. Saya juga berterima kasih kepada *The University of Tokyo* yang telah memberikan bantuan keuangan untuk menyampaikan penelitian ini pada International Botanical Congress (IBC) 2011 di Melbourne, Australia, dan kepada Prof. Dedy Darnaedi yang telah memberikan bantuan keuangan untuk menyampaikan penelitian ini pada IBC 2017 di Shenzhen, China.

Saya mengucapkan terima kasih yang sebesar-besarnya kepada DR. Seishiro Aoki yang mengajari saya langkah demi langkah analisis filogenetik dan memberikan banyak saran serta bahan buku dan artikel untuk penelitian saya. Saya juga ingin mengucapkan terima kasih kepada DR. Shin-ichi Morinaga, DR. Toshihide Kato, dan DR. Nozomu Utsuki, atas bantuan teknis penelitian yang telah diberikan. Saya merasa beruntung bisa diterima dan bekerja bersama di laboratorium Ito. Saya juga ingin mengucapkan terima kasih kepada DR. Topik Hidayat dan DR. Adi Pancoro yang telah membuka jalan untuk belajar di laboratorium Ito dengan memperkenalkan saya kepada Prof. Motomi Ito.

Akhir kata, saya ingin menyampaikan rasa cinta saya yang sebesar-besarnya kepada istri dan anak-anak saya yang telah menemani saya selama hampir dua tahun belajar di Jepang. Yang terakhir, saya sampaikan rasa kasih sayang yang sebesar-besarnya kepada ibu saya yang tidak pernah berhenti berusaha, membantu dan mendoakan keberhasilan penelitian saya.

Penelitian ini sebagian didukung oleh Dana Penelitian dan Pengembangan Teknologi Lingkungan (D-1008) dari MOE, informasi lingkungan GRENE dari MEXT, dan Grant-in-Aid untuk penelitian ilmiah dari JSPS (22405012) untuk mi.



DAFTAR ISI

SEKAPUR SIRIH.....	i
UCAPAN TERIMA KASIH	iii
DAFTAR ISI	v

BAB 1

TENTANG KANTONG SEMAR (<i>Nepenthes</i>).....	1
Struktur Tanaman.....	1
Tipe Habitat Dan Distribusi Berdasarkan Ketinggian	3
Adaptasi Anatomi Dan Proses Penjebakan Mangsa	5
Enzim Pencernaan Di Dalam Cairan Kantong.....	8
Hubungan Kekerabatan <i>Nepenthes</i>	8

BAB 2

KEKERABATAN KANTONG SEMAR (<i>Nepenthes</i>)	11
Keluarga Atau Famili Nepenthaceae	11
Filogeni Molekuler <i>Nepenthes</i>	12
Hubungan Filogenetik Dalam Genus <i>Nepenthes</i>	23

BAB 3

PERSEBARAN KANTONG SEMAR (<i>Nepenthes</i>).....	29
Rekonstruksi Karakter <i>Nepenthes</i>	29
Persebaran <i>Nepenthes</i> Di Asia Tenggara	33
Morfologi Peristom Kantong	36

BAB 4

ENZIM KANTONG SEMAR (<i>Nepenthes</i>)	41
Nepenthesin Sebagai Enzim Utama Untuk Penyerapan Nitrogen.....	41
Perubahan Molekuler Pada Proteinase Aspartik Tanaman.....	43
Karakterisasi Nepenthesin II Dari <i>Nepenthes</i>	45
Hubungan Struktural Dan Fungsional Gen <i>Nep2</i>	51
Sejarah Evolusi Gen <i>Nep2</i>	56
Proses Adaptasi Nepenthesin II	59

BAB 5

HIKMAH KEHIDUPAN DARI KANTONG SEMAR.....	63
Merenungi Penciptaan Alam Semesta.....	63
Keberanian Beradaptasi Dan Berinovasi.....	66
Strategi Menarik Tanpa Mengejar.....	67
Mengambil Apa Yang Dibutuhkan.....	69
Indikator Atau Penanda Kondisi Lingkungan	71
Air Adalah Sumber Kehidupan	73

BAB 6

PENUTUP.....	77
REFERENSI.....	81
GLOSARIUM.....	99
TENTANG PENULIS.....	113

Bab 1



TENTANG KANTONG SEMAR (*Nepenthes*)

Struktur Tanaman

Kantong Semar (*Nepenthes*) adalah tanaman semak atau liana yang mempunyai struktur, bentuk, dan ukuran yang bervariasi diantara spesiesnya (Albert *et al.*, 1992; McPherson, 2009; Rizqiani *et al.*, 2018), khususnya daun pada spesies *Nepenthes* sangat beragam. Semua daun tanaman Kantong Semar yang sehat dapat mempunyai kantong (*pitcher*) yang berfungsi sebagai perangkap bagi hewan, khususnya serangga, atau serasah daun dan bahan organik lainnya (*detritus*) untuk jatuh dan selanjutnya dicerna oleh cairan yang ada di dalam kantong (Clarke, 2006; McPherson, 2009; Gilbert *et al.*, 2022). Kantong berkembang dari sulur, yaitu perpanjangan tangkai daun yang muncul dari ujung daun atau

lamina. Kantong berbentuk wadah berongga dan kedap air. Bukaan kantong (*orifice*) dikelilingi oleh peristom yang merupakan struktur kaku dengan tepinya melengkung ke dalam (Gronemeyer *et al.*, 2016) (Gambar 1).



Gambar 1. Tanaman Kantong Semar dengan kantong (*pitcher*). Tipe kantongnya adalah kantong bawah.

Semua spesies *Nepenthes* menghasilkan dua jenis kantong yang disebut kantong bawah dan kantong atas, kecuali species *N. campanulata* yang hanya menghasilkan 1 jenis kantong. Tanaman Kantong Semar yang masih berusia muda, awalnya menghasilkan kantong bawah yang disebut juga kantong terestrial. Kantong bawah berkembang dari sulur yang menempel pada bagian depan kantong. Bentuk kantong akan

berubah seiring dengan terbentuknya batang yang memanjang pada tanaman Kantong Semar yang lebih tua. Kantong yang dihasilkan dari daun-daun sepanjang batang yang memanjang ini adalah kantong atas, yang sulurnya menempel pada bagian belakang kantong (Di Giusto *et al.*, 2008; Gaume & Di Giusto, 2009; McPherson, 2009; Moran, 1996; Moran *et al.*, 2013; Bauer *et al.*, 2015; Dancak *et al.*, 2022; Lam & Tan, 2020). Morfologi kantong bawah dan kantong atas masing-masing disajikan pada Gambar 1 dan Gambar 2.



Gambar 2. Kantong atas tanaman Kantong Semar

Tipe Habitat Dan Distribusi Berdasarkan Ketinggian

Kantong Semar menghuni berbagai tipe habitat dengan kondisi tanah yang miskin nutrisi. McPherson (2009)

mengklasifikasikan 9 tipe habitat Kantong Semar, yaitu hutan hujan di dataran rendah yang selalu hijau (*lowland evergreen rainforest*), hutan rawa gambut, hutan semak, habitat tebing, hutan bakau, hutan pegunungan dan semak belukar, padang pasir yang kering secara musiman (*seasonally dry sandfields*), padang rumput yang kering secara musiman (*seasonally dry grasslands*), dan habitat yang rusak dan sedang dalam masa pemulihan (*degraded and recovering habitats*). Kebanyakan spesies *Nepenthes* hidup di lebih dari satu tipe habitat yang mendukung pertumbuhannya. Tanaman ini dapat tumbuh secara terestrial di permukaan tanah, memanjat pada vegetasi yang berdekatan sebagai epifit, atau hidup sebagai litofit pada batuan atau tepi tebing (Clarke, 2006; Jebb & Cheek, 1997; McPherson, 2009; Lam & Tan, 2020; Utari *et al.*, 2023).

Berdasarkan ketinggian sebarannya, spesies *Nepenthes* dibedakan menjadi dua kelompok, yaitu spesies dataran rendah dan spesies dataran tinggi. Secara umum, spesies dataran rendah tersebar dari permukaan laut hingga ketinggian 1000 m, sedangkan spesies dataran tinggi tersebar di atas ketinggian 1000 m. Kantong Semar dataran rendah hidup di lingkungan dengan suhu hangat hingga panas pada siang dan malam hari, curah hujan dan kelembapan yang lebih rendah dibandingkan daerah dataran tinggi, angin sepoi-sepoi, dan tumbuh subur di bawah sinar matahari langsung. Sebaliknya, Kantong Semar dataran tinggi umumnya tumbuh di lingkungan dengan suhu lebih dingin, curah hujan dan kelembapan lebih tinggi dibandingkan spesies dataran rendah, dan mempunyai toleransi terhadap kondisi naungan di bawah

kanopi atau awan (Agustiorini *et al.*, 2022; Clarke, 2007; McPherson, 2009; Mansur *et al.*, 2022).

Adaptasi Anatomi Dan Proses Penjebakan Mangsa

Sebagian besar spesies *Nepenthes* hidup di daerah dengan curah hujan dan kelembaban tinggi, sehingga memudahkan pertumbuhan tanaman kantong semar secara optimal (Bauer *et al.*, 2009; Gaume & Forterre, 2007; Tarigan *et al.*, 2023). Semua spesies *Nepenthes* dapat bertahan hidup dalam kondisi kekeringan yang singkat hingga beberapa hari (McPherson, 2009) dengan memperoleh kelembapan dari tanah (Damayanti *et al.*, 2011) dan dari cairan di dalam kantongnya (McPherson, 2009). Bahkan, beberapa spesies dari Indochina (*N. kampotiana*, *N. kongkandana*, dan *N. smilesii*) mempunyai kemampuan untuk bertahan hidup pada musim dengan curah hujan rendah dengan mengembangkan organ penyimpan air khusus di akarnya (Cheek & Jebb, 2009; McPherson, 2009). Tetapi, kekeringan yang berkepanjangan dapat menimbulkan dampak mematikan terhadap semua spesies *Nepenthes* (Cross *et al.*, 2020; Krutzsch, 1988).

Kantong Semar telah mengadaptasi proses penjebakan mangsa untuk dapat hidup dan tumbuh di habitat tropis yang basah karena sering turun hujan (Di Giusto *et al.*, 2008; McPherson, 2009; Ristiawan & Hikmat, 2022). Proses penjebakan mereka berkembang dari tanaman karnivora yang menangkap mangsa dengan cairan lengketnya (Albert *et al.*, 1992; Freund *et al.*, 2022; Gaume & Di Giusto, 2009; McPherson, 2009). Cairan lengket tersebut dikeluarkan oleh kelenjar

bertangkai yang menutupi daun tanaman karnivora yang kemudian berubah menjadi kantong kedap air. Kelenjar tersebut ditenggelamkan dalam cairan kantong untuk melindungi dan menahan enzim pencernaan agar tidak terbawa air hujan. Bentuk kantong ini memungkinkan Kantong Semar untuk hidup di habitat dengan curah hujan yang tinggi (Di Giusto *et al.*, 2008; Bonhomme *et al.*, 2011; Freund *et al.*, 2022). Dengan perubahan bentuk tersebut, kantong (*pitcher*) dari Kantong Semar menggantikan perangkap lengket pada tanaman karnivora lainnya, seperti *Drosera* (Gambar 3), namun kelenjar yang sama tetap dipertahankan di dalam *pitcher* Kantong Semar (Albert *et al.*, 1992; Heubl *et al.*, 2006; Freund *et al.*, 2022).



Gambar 3. Tanaman *Drosera* dengan perangkat lengketnya

Kantong pada sebagian besar spesies *Nepenthes* mempunyai peristom yang berkembang dengan baik, yang permukaannya dicirikan oleh struktur mikro yang sangat teratur dengan bentuk radial (Bauer & Federle, 2009; Labonte *et al.*, 2021). Struktur mikro yang dikombinasikan dengan sifat hidrofilik (suka air), menjadikan permukaan peristom dapat dibasahi atau bersifat basah, dibandingkan dengan sebagian besar permukaan tanaman lainnya (Bohn & Federle, 2004; Labonte *et al.*, 2021). Dalam kondisi lembab, tetesan air menyebar dengan cepat dan membentuk lapisan tipis yang homogen di permukaan peristom (Bauer & Federle, 2009) yang membuat peristom sangat licin untuk serangga (Bauer *et al.*, 2008; Bohn & Federle, 2004; Gaume *et al.*, 2002). Saat peristom dalam kondisi basah, lapisan cairan di atas permukaan peristom mencegah bantalan perekat kaki serangga bersentuhan erat dengan permukaan, mirip dengan ban mobil yang licin di jalan yang basah (Bauer *et al.*, 2008; Bauer & Federle, 2009; Labonte *et al.*, 2021).

Kantong pada tanaman Kantong Semar menyerupai mahkota bunga dengan kelengkapannya yang dapat menarik serangga (Biesmeijer *et al.*, 2005; Di Giusto *et al.*, 2010; Ellison & Gotelli, 2001; Joel *et al.*, 1985; Joel, 1988). Sistem daya tarik kantong menunjukkan ciri-ciri bunga yang jelas, seperti adanya nektar, wewangian, dan petunjuk orientasi visual ke sumber nektar di peristom. Ciri-ciri bunga inilah yang digunakan Kantong Semar sebagai umpan untuk menarik mangsa (Moran & Clarke, 2010; Handayani & Hadiah, 2019). Setelah mangsa tertarik pada umpan, ia kemudian jatuh ke dalam cairan kantong, sehingga tubuhnya tenggelam di dalam cairan dan

dalam beberapa jam dicerna oleh enzim yang terdapat di dalam cairan dan dibantu oleh keasaman cairan (Clarke, 2007; Handayani & Hadiah, 2019).

Enzim Pencernaan Di Dalam Cairan Kantong

Enzim pencernaan di dalam cairan kantong *Nepenthes* disekresikan dari kelenjar khusus yang terletak di permukaan bagian dalam kantong (McPherson, 2009; Freund *et al.*, 2022). Banyak enzim telah diidentifikasi dari cairan kantong *Nepenthes*, termasuk lipase (Tokes *et al.*, 1974; Rottloff *et al.*, 2016), fosfatase asam dan basa, fosfoamidase, esterase (Higashi *et al.*, 1993; Rottloff *et al.*, 2016) kitinase, protein mirip thaumatin, β -1,3-glucanase, β -D-xylosidase, dan nepenthesin I dan II (Hatano & Hamada, 2008; Zulkapli *et al.*, 2021). Nepenthesin adalah protease yang merupakan enzim pencernaan utama di dalam cairan kantong *Nepenthes* (Hatano & Hamada, 2008; Rottloff *et al.*, 2016). Athauda *et al.* (2004) memurnikan nepenthesin I dan II dari *N. distillatoria*, dan menentukan sebagian sekuen asam amino internal dari kedua protein tersebut. Kemudian mereka mengkloning cDNA kedua protein dari *N. gracilis* dan mendeduksi urutan asam amino lengkap kedua protein.

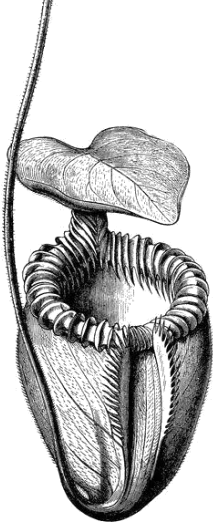
Hubungan Kekerabatan *Nepenthes*

Nepenthes merupakan salah satu genus tanaman karnivora yang termasuk dalam famili monotipe Nepenthaceae yang termasuk dalam ordo tanaman Caryophyllales (Jebb & Cheek, 1997; Biswal *et al.*, 2018). Data molekuler dan fitokimia, serta ciri-ciri anatomi tertentu, menunjukkan bahwa *Nepenthes*

berkerabat dekat dengan tanaman karnivora yang lengket (*sticky carnivorous plants*), seperti *Aldrovanda*, *Drosera*, *Drosophyllum*, dan *Triphyophyllum*, yang termasuk dalam famili Droseraceae dan Dioncophyllaceae (Ellison & Gotelli, 2001; Heubl *et al.*, 2006; McPherson, 2009; Wojciak *et al.*, 2023). Genus *Nepenthes* tersebar terutama di Asia Tenggara, khususnya di pulau Sumatera dan Kalimantan di Indonesia, dan Filipina (McPherson, 2009; Hernawati *et al.*, 2022).

Analisis filogenetik genus ini telah dilakukan oleh Meimberg *et al.* (2001) berdasarkan urutan DNA intron trnK dari plastida atau kloroplas. Berdasarkan hasil penelitian tersebut, mereka berasumsi bahwa kolonisasi *Nepenthes* di Asia Tenggara dimulai dari India, karena spesies endemik India *N. khasiana* merupakan takson saudara dari semua taksa *Nepenthes* Asia. Namun, analisis komparatif antara intron trnK dari plastida tersebut dan salinan translokasinya menunjukkan ketidaksesuaian topologi pada pohon filogenetiknya; dengan demikian, filogeni intron trnK dianggap tidak tepat dan tidak benar-benar mewakili filogeni *Nepenthes* yang sebenarnya (Meimberg *et al.*, 2006; Meimberg & Heubl, 2006). Meimberg & Heubl (2006) kemudian memperkenalkan PTR1 (peptida transferase 1), gen yang memiliki salinan yang sedikit, sebagai penanda filogenetik; namun, gen ini masih memiliki kelemahan, dengan taksa tertentu yang menempati posisi berbeda dalam topologi pohon filogenetiknya dibandingkan dengan studi-studi sebelumnya. Oleh karena itu, asal usul dan diversifikasi genus *Nepenthes* masih belum jelas (Meimberg & Heubl, 2006; Murphy *et al.*, 2020); akibatnya, kajian filogenetik

lebih lanjut mengenai genus ini diperlukan untuk memperjelas asal usul dan diversifikasinya.



REFERENSI

- Adam, J.H. 1997. Prey spectra of Bornean *Nepenthes* species (Nepenthaceae) in relation to their habitat. *Pertanika J. Trop. Sci.*, 20, 121–134.
- Agustiorini, S., Rizqiani, S., Effendi, S. 2022. Wild pitcher plant (*Nepenthes*: Nepenthaceae) in lowland of Tanjung Selor: A notes of diversity, conservation and threats. *Jurnal Biologi Tropis*, 22(2), 534-540.
- Akhriadi, P., Hernawati, Primaldhi, A., Hambali, M. 2009. *Nepenthes naga*, a new species of Nepenthaceae from Bukit Barisan of Sumatra. *Reinwardtia*, 12(5), 339-342.
- Alamsyah, F., Ito., M. 2013. Phylogenetic analysis of Nepenthaceae, based on internal transcribed spacer nuclear ribosomal DNA sequences. *Acta Phytotax. Geobot.*, 64, 113-126.
- Alamsyah, F., Ito. M. 2020. Molecular and adaptive evolution of Nep2 gene from carnivorous plant *Nepenthes*. *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*, 457, doi:10.1088/1755-1315/457/1/012012.

- Albert, V.A., Williams, S.E., Chase, M.W. 1992. Carnivorous plants: phylogeny and structural evolution. *Science*, 257, 1491–1495.
- Alpert, T., Herzel, L., Neugebauer, K.M. 2017. Perfect timing: splicing and transcription rates in living cells. *Wiley Interdiscip. Rev. RNA*, 8(2), doi:10.1002/wrna.1401.
- An, C.I., Fukusaki, E., Kobayashi, A. 2002. Aspartic proteinases are expressed in pitchers of the carnivorous plant *Nepenthes alata* Blanco. *Planta*, 214, 661–667.
- Asakura, T., Watanabe, H., Abe, K., Arai, S. 1995. Rice aspartic proteinase, oryzasin, expressed during seed ripening and germination, has a gene organization distinct from those of animal and microbial aspartic proteinases. *Eur. J. Biochem.*, 232, 77–83.
- Athauda, S.B.P., Matsumoto, K., Rajapakshe, S., Kuribayashi, M., Kojima, M., Kubomura-Yoshida, N., Iwamatsu, A., Shibata, C., Inoue, H., Takahashi, K. 2004. Enzymic and structural characterization of Nepenthesin, a unique member of a novel subfamily of aspartic proteinases. *Biochem. J.*, 381, 295–306.
- Audibert, A., Weil, D., Dautry, F. 2002. *In vivo* kinetics of mRNA splicing and transport in mammalian cells. *Mol. Cell. Biol.*, 22, 6706–6718.
- Bauer, U., Bohn, H.F., Federle, W. 2008. Harmless nectar source or deadly trap: *Nepenthes* pitchers are activated by rain, condensation and nectar. *Proc. R. Soc. B.*, 275, 259–265.
- Bauer, U., Federle, W. 2009. The insect-trapping rim of *Nepenthes* pitchers: surface structure and function. *Plant Signaling & Behavior*, 4(11), 1019–1023.

- Bauer, U., Willmes, C., Federle, W. 2009. Effect of pitcher age on trapping efficiency and natural prey capture in carnivorous *Nepenthes rafflesiana* plants. *Annals of Botany*, 103, 1219–1226.
- Bauer, U., Clemente, C.J., Renner, T., Federle, W. 2011. Form follows function: morphological diversification and alternative trapping strategies in carnivorous pitcher plants. *J. Evol. Biol.*, doi 10.1111/j.1420-9101.2011.02406.x.
- Bauer, U., Rembold, K., Grafe, T.U. 2015. Carnivorous *Nepenthes* pitcher plants are a rich food source for a diverse vertebrate community. *J. Natural History*, 1-13.
- Bazile, V., Moran, J.A., Le Mogue'dec, G., Marshall, D.J., Gaume, L. 2012. A carnivorous plant fed by its ant symbiont: a unique multi-faceted nutritional mutualism. *PLoS ONE*, 7(5), e36179. doi:10.1371/journal.pone.0036179.
- Bekalu, Z.E., Dionisio, G., Brinch-Pedersen, H. 2020. Molecular properties and new potentials of plant nepenthesins. *Plants*, 9, 570. doi:10.3390/plants9050570.
- Biesmeijer, J.C., Giurfa, M., Koedam, D., Potts, S.G., Joel, D.M., Dafni, A. 2005. Convergent evolution: floral guides, stingless bee nest entrances, and insectivorous pitchers. *Naturwissenschaften*, 92, 444–450.
- Biswal, D.K., Debnath, M., Konhar, R., Yanthan, S., Tandon, P. 2018. Phylogeny and biogeography of carnivorous plant family Nepenthaceae with reference to the Indian pitcher plant *Nepenthes khasiana* reveals an Indian subcontinent origin of *Nepenthes* colonization in South East Asia during

- the Miocene epoch. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 6(108), 1-12.
- Blom, N., Sicheritz-Pontén, T., Gupta, R., Gammeltoft, S., Brunak, S. 2004. Prediction of post-translational glycosylation and phosphorylation of proteins from the amino acid sequence. *Proteomics*, 4, 1633–1649.
- Bohn, H.F., Federle, W. 2004. Insect aquaplaning: *Nepenthes* pitcher plants capture prey with the peristome, a fully wettable water-lubricated anisotropic surface. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 101, 14138–14143.
- Bonhomme, V., Pelloux-Prayer, H., Jousset, E., Forterre, Y., Labat, J.J., Gaume, L. 2011. Slippery or sticky? Functional diversity in the trapping strategy of *Nepenthes* carnivorous plants. *New Phytol.*, 191, 545–554.
- Brambach, F. 2019. Diversity, composition, and biogeography of trees in tropical mountain forests of Sulawesi, Indonesia. *Dissertation*. der Georg-August-Universität Göttingen.
- Brooker, R.J., Widmaier, E.P., Graham, L.E., Stiling, P.D. 2008. *Biology*. McGraw Hill, New York, pp. 77–120.
- Buch, F., Kaman, W.E., Bikker, F.J., Yilamujiang, A., Mithöfer, A. 2015. *Nepenthes* protease activity indicates digestive fluid dynamics in carnivorous *Nepenthes* plants. *PLoS ONE*, <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0118853>.
- Butts, C.T., Bierma, J.C., Martin, R.W. 2016. Novel proteases from the genome of the carnivorous plant *Drosera capensis*: structural prediction and comparative analysis. *PROTEINS: Structure, Function, and Bioinformatics*.

- Cheek, M., Jebb, M. 2009. *Nepenthes* group Montanae (Nepenthaceae) in Indo-China, with *N. thai* and *N. bokor* described as new. *Kew Bulletin*, 64, 319–325.
- Cheek, M., Jebb, M., Murphy, B., Mambor, F. 2018. *Nepenthes* section Insignes in Indonesia, with two new species. *Blumea*, 62, 174–178.
- Clarke, C. 2006. *Nepenthes* of Borneo. *Natural History Publications*, Kota Kinabalu, pp. 1–52.
- Clarke, C. 2007. *Nepenthes* of Sumatra and Peninsular Malaysia. *Natural History Publications*, Kota Kinabalu, pp. 1–212.
- Clarke, C., Lee, C.C., Enar, V. 2014. Observations of the natural history and ecology of *Nepenthes campanulata*. *Carnivorous Plant Newsletter*, 43, 7-13.
- Cross, A.T., Krueger, T.A., Gonella, P.M., Robinson, A.S., Fleischmann, A.S. 2020. Conservation of carnivorous plants in the age of extinction. *Global Ecology and Conservation*, 24, 1-31.
- Cuenoud, P., Savolainen, V., Chatrou, L.W., Powell, M., Grayer, R.J., Chase, M.W. 2002. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rDNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences. *Amer. J. Bot.*, 89, 132–144.
- Damayanti, F., Mansur, M., Roostika, I. 2011. Diversity of *Nepenthes* spp. in West Kalimantan. *Int. J. Biodivers. Conserv.*, 3(13), 705–708.
- Dancak, M., Majesky, L., Cermak, V., et al. 2022. First record of functional underground traps in a pitcher plant:

- Nepenthes pudica* (Nepenthaceae), a new species from North Kalimantan, Borneo. *PhytoKeys*, 201, 77-97.
- Danser, B.H. 1928. The Nepenthaceae of the Netherlands Indies (Re-printed in 2006). *Natural History Publications*, Kota Kinabalu, pp. 167–194.
- Davies, D.R. 1990. The structure and function of the aspartic proteinases. *Annu. Rev. Biophys. Biophys. Chem.*, 19, 189–215.
- Di Giusto, B., Grosbois, V., Fargeas, E., Marshall, D.J., Gaume, L. 2008. Contribution of pitcher fragrance and fluid viscosity to high prey diversity in a *Nepenthes* carnivorous plant from Borneo. *J. Biosci.*, 33(1), 121–136.
- Di Giusto, B., Bessiere, J.M., Gueroult, M., Lim, L.B.L., Marshall, D.J., McKey, M.H., Gaume, L. 2010. Flower-scent mimicry masks a deadly trap in the carnivorous plant *Nepenthes rafflesiana*. *J. Ecol.*, 98, 845–856.
- Ellison, A.M., Gotelli, N.J. 2001. Evolutionary ecology of carnivorous plants. *TREE*, 16(11), 623–629.
- Ellison, A.M. 2006. Nutrient limitation and stoichiometry of carnivorous plants. *Plant Biol.*, 8, 740–747.
- Farris, J.S. 1989. The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics*, 5, 417–419.
- Felsenstein, J. 1985. Confidence limits on phylogenies: an approach using the bootstrap. *Evolution*, 39(4), 783–791.
- Figueiredo, L., Santos, R.B., Figueiredo, A. 2021. Defense and offense strategies: the role of aspartic proteases in plant-pathogen interactions. *Biol.*, 10(75), <https://doi.org/10.3390/biology10020075>.

- Fitch, W.M. 1971. Toward defining the course of evolution: minimum change for a specific tree topology. *Syst. Zoology*, 20, 406–416.
- Fitmawati, Sartika, Juliantari, E. 2023. Diversity of pitcher plants (*Nepenthes* spp.) in Riau archipelago province, Indonesia. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 55(3), 927-939.
- Freund, M., Gravis, D., Fleischmann, A., Gilbert, K.J., Lin, Q., Renner, T., Stigloher, C., Albert, V.A., Hedrich, R., Fukushima, K. 2022. The digestive systems of Carnivorous plants. *Plant Physiology*, 190(1), 44-59.
- Fukamizu, A., Nishi, K., Cho, T., Saitoh, M., Nakayama, K., Ohkubo, H., Nakanishi, S., Murakami, K. 1988. Structure of the rat renin gene. *J. Mol. Biol.*, 201, 443–450.
- Gaume, L., Gorb, S., Rowe, N. 2002. Function of epidermal surfaces in the trapping efficiency of *Nepenthes alata* pitchers. *New Phytol.*, 156, 479–489.
- Gaume, L., Forterre, Y. 2007. A viscoelastic deadly fluid in carnivorous pitcher plants. *PLoS ONE*, 2(11), e1185. doi:10.1371/journal.pone.0001185.
- Gaume, L., Di Giusto, B. 2009. Adaptive significance and ontogenetic variability of the waxy zone in *Nepenthes rafflesiana*. *Annals of Botany*, 104, 1281–1291.
- Gilbert, K.J., Goldsborough, T., Lam, W.N., Leong, F., Pierce, N.E. 2022. A semi-detritivorous pitcher plant, *Nepenthes ampullaria* diverges in its regulation of pitcher fluid properties. *J. Plant Interactions*, 17(1), 956-966.
- Gray, L.K., Clarke, C., Wint, G.R.W., Moran, J.A. 2017. Potential effects of climate change on members of the

Palaeotropical pitcher plant family Nepenthaceae. *PLoS ONE*, 12(8), e0183132.

- Gronemeyer, T., Suarez, W., Nuytemans, H., *et al.* 2016. Two new *Nepenthes* species from the Philippines and an emended description of *Nepenthes ramos*. *Plants*, 5(2), 23.
- Gull, S., Uddin, S., Altaf, A., Chen, K., Jiang, Y., Tang, X., Yang, C., Chen, L., Wang, S., Liu, J., Yang, J., Kong, W. 2024. Characterization of rice aspartic protease genes and induced expression by phytohormones and *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *Physiol. Mol. Plant Pathol.*, 130, 102220.
- Handayani, T., Hadiyah, J.T. 2019. Pitcher morphology and pitcher coloring of *Nepenthes mirabilis* Druce. from East Kalimantan, Indonesia. *Biodiversitas*, 20(10), 2824-2832.
- Hatano, N., Hamada, T. 2008. Proteome analysis of pitcher fluid of the carnivorous plant *Nepenthes alata*. *J. Proteome Res.*, 7, 809–816.
- Hasnawi, S.F., Al-Manhel, A.J.A., Al Younis, Z.K., Altemimi, A.B., Abdelmaksoud, T.K., Hesarinejad, M.A. 2024. Microbial aspartic protease: bio-synthesis, characteristics, and emerging applications: *A review*. *J. Food Sci. Tech.*, 150(21), DOI: 10.22034/FSCT.21.150.76
- Heaney, L.R. 1991. A synopsis of climatic and vegetational change in Southeast Asia. *Climatic change*, 19, 53–61.
- Hernawati, Zuhud E.A., Prasetyo, L.B., Soekmadi, R. 2022. Synopsis of Sumatran *Nepenthes* (Indonesia). *Biodiversitas*, 23(8), 4243-4255.
- Heubl, G., Bringmann, G., Meimberg, H. 2006. Molecular phylogeny and character evolution of carnivorous plant

families in Caryophyllales – Revisited. *Plant Biol.*, 8, 821–830.

Hidaka, M., Sasaki, K., Uozumi, T., Beppu, T. 1986. Cloning and structural analysis of the calf prochymosin gene. *Gene*, 43, 197–203.

Higashi, S., Nakashima, A., Ozaki, H., Abe, M., Uchiumi, T. 1993. Analysis of feeding mechanism in a pitcher of *Nepenthes hybrida*. *J. Plant. Res.*, 106, 47–54.

Hilu, K.W., Borsch, T., Muller, K., Soltis, D.E., Soltis, P.S., Savolainen, V., Chase, M.W., Powell, M.P., Alice, L.A., Evans, R., Sauquet, H., Neinhuis, C., Slot, T.A., Rohwer, J.G., Campbell, C.S., Chatrou, L.W. 2003. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information. *Amer. J. Bot.*, 90(12), 1758–1776.

<https://tafsirweb.com/12867-surat-al-alaq-ayat-1.html>

<https://tafsirweb.com/37646-surat-ali-imran-ayat-190-191.html>

<https://tafsirweb.com/37702-surat-al-insyirah-ayat-5-6.html>

<https://tafsirweb.com/1632-surat-an-nisa-ayat-100.html>

<https://tafsirweb.com/3971-surat-ar-rad-ayat-11.html>

<https://tafsirweb.com/610-surat-al-baqarah-ayat-148.html>

<https://tafsirweb.com/2485-surat-al-araf-ayat-31.html>

<https://tafsirweb.com/7633-surat-al-ahzab-ayat-21.html>

<https://tafsirweb.com/5542-surat-al-anbiya-ayat-30.html>

<https://tafsirweb.com/10355-surat-ar-rahman-ayat-7-8.html>

<https://tafsirweb.com/7405-surat-ar-rum-ayat-41.html>

Huang, Z., Yu, W., Lv, W., Liang, C., Zhang, R., Along, A., Kong, H., Gong, W. 2025. Ecological niche modeling reveals historical population dynamics and future climate

- response of the carnivorous plant *Nepenthes mirabilis* in Southeast Asia. *Ecol. Evol.*, 15:e72707.
- Hughes, A.L. 2002. Adaptive evolution after gene duplication. *Trends Genet.*, 18, 433–434.
- Hutasuhut, M.A., Pasaribu, N., Siregar, E.S., Fitmawati. 2025. Genetic diversity of *Pandanus spp.* based on ISSR markers in Sumatra, Indonesia. *SABRAO Journal of Breeding and Genetics*, 57(1), 67-76.
- Izban, M.G., Luse, D.S. 1992. Factor-stimulated RNA polymerase II transcribes at physiological elongation rates on naked DNA but very poorly on chromatin templates. *J. Biol. Chem.*, 267, 13647–13655.
- Jebb, M., Cheek, M. 1997. A skeletal revision of *Nepenthes* (Nepenthaceae). *Blumea*, 42, 1–106.
- Jeffares, D.C., Penkett, C.J., Bahler, J. 2008. Rapidly regulated genes are intron poor. *Trends Genet.*, 24(8), 375–378.
- Jobb, G., von Haeseler, A., Strimmer, K. 2004. TREEFINDER: a powerful graphical analysis environment for molecular phylogenetics. *BMC Evol. Biol.*, 4(18), 1–9.
- Joel, D.M., Juniper, B.E., Dafni, A. 1985. Ultraviolet patterns in the traps of carnivorous plants. *New Phytol.*, 101, 585–593.
- Joel, D.M. 1988. Mimicry and mutualism in carnivorous pitcher plants (Sarraceniaceae, Nepenthaceae, Cephalotaceae, Bromeliaceae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 35, 185–197.
- Kervinen, J., Tobin, G.J., Costa, J., Waugh, D.S., Wlodawer, A., Zdanov, A. 1999. Crystal structure of plant aspartic proteinase prophytepsin: inactivation and vacuolar targeting. *The EMBO J.*, 18(14), 3947–3955.

- Krutzsch, W. 1988. Palaeogeography and historical phytogeography (palaeochorology) in the *Neophyticum*. *Plant Syst. Evol.*, 162, 5–61.
- Labonte, D., Robinson, A., Bauer, U., Federle, W. 2021. Disentangling the role of surface topography and intrinsic wettability in the prey capture mechanism of *Nepenthes* pitcher plants. *Acta Biomaterialia*, 19, 225–223.
- Lam, W.N., Tan, H.T.W. 2020. Chapter 1: Introduction. In: Lam WN & Tan HTW (eds.) The Pitcher Plants (*Nepenthes* Species) of Singapore. *Lee Kong Chian Natural History Museum*, National University of Singapore, Singapore, pp. 3–8.
- Lee, C.C., Hernawati, Akhriadi, P. 2006. Two new species of *Nepenthes* (Nepenthaceae) from north Sumatra. *Blumea*, 51, 561–568.
- Lestari, P., Lee, S.H., Tasma, I.M., Asadi. 2016. Gene duplication to reveal adaptation clue of plant to environmental stress: a case study of NBS-LRR genes in soybean. *J. AgroBiogen.*, 12(2), 119–130.
- Maddison, W.P., Maddison, D.R. 2003. MacClade 4: Analysis of phylogeny and character evolution version 4.06. *Sinauer Associates*, Sunderland, Massachusetts.
- Malhotra, V. 2025. The pathways of secretory cargo export at the endoplasmic reticulum. *Nature Commun.*, 16, 2138.
- Mamo, J., Assefa, F. 2018. The role of microbial aspartic protease enzyme in food and beverage industries. *J. Food Quality*, <https://doi.org/10.1155/2018/7957269>.

- Mansur, M., Salmah, A., Mirmanto, E. 2022. Diversity of *Nepenthes* species in North Sumatra province. *Berita Biologi*, 21(3), 199-209.
- Martinez,J.G., Martinez-Vargas, D.R., Vences-Alvarez, E., Arjona-Jaime, P., López-Cázares, M.I., Rios-Saldaña, L.E., Isaacs-Páez, E.D., Quijano-Meza, M., Rocha-Medina, C., Rangel-Mende, R. 2026. Point of zero charge, isoelectric point, and potential of zero charge on activated carbons: A comprehensive interpretation about their interrelation. *Curr. Opin. Solid State Material Sci.*, 40, 101247.
- McPherson, S. 2009. Pitcher plants of the old world. Vol. 1 & Vol. 2. *Redfern Natural History Productions*, Poole.
- Meimberg, H., Wistuba, A., Dittrich, P., Heubl, G. 2001. Molecular phylogeny of Nepenthaceae based on cladistic analysis of plastid *trnK* intron sequence data. *Plant Biol.*, 3, 164–175.
- Meimberg, H., Heubl, G. 2006. Introduction of a nuclear marker for phylogenetic analysis of Nepenthaceae. *Plant Biol.*, 8, 831–840.
- Meimberg, H., Thalhammer, S., Brachmann, A., Heubl, G. 2006. Comparative analysis of a translocated copy of the *trnK* intron in carnivorous family Nepenthaceae. *Mol. Phylogenetics Evol.*, 39, 478–490.
- Meimberg, H., Rischer, H., Turini, F.G., Chamchumroon, V., Dreyer, M., Sommmaro, M., Bringmann, G., Heubl, G. 2010. Evidence for species differentiation within the *Ancistrocladus tectorius* complex (Ancistrocladaceae) in Southeast Asia: a molecular approach. *Plant Syst. Evol.*, 284, 77–98.

- Miguel, S., Hehn, A., Bourgaud, F. 2017. *Nepenthes*: state of the art of an inspiring plant for biotechnologists. *J. Biotech.*, 265(4). DOI:10.1016/j.jbiotec.2017.11.014.
- Moran, J.A. 1996. Pitcher dimorphism, prey composition and the mechanisms of prey attraction in the pitcher plant *Nepenthes rafflesiana* in Borneo. *J. Ecol.*, 84, 515–525.
- Moran, J.A., Moran, A.J. 1998. Foliar reflectance and vector analysis reveal nutrient stress in prey-deprived pitcher plants (*Nepenthes rafflesiana*). *Int. J. Plant Sci.*, 159, 996–1001.
- Moran, J.A., Merbach, M.A., Livingston, N.J., Clarke, C.M., Booth, W.E. 2001. Termite prey specialization in the pitcher plant *Nepenthes albomarginata* – evidence from stable isotope analysis. *Annals of Botany*, 88, 307–311.
- Moran, J.A., Clarke, C.M. 2010. The carnivorous syndrome in *Nepenthes* pitcher plants, current state of knowledge and potential future directions. *Plant Signaling & Behavior*, 5(6), 644–648.
- Moran, J.A., Gray, L.K., Clarke, C., *et al.* 2013. Capture mechanism in Palaeotropical pitcher plants (Nepenthaceae) is constrained by climate. *Annals of Botany*, 112, 1279–1291.
- Murphy, B., Forest, F., Barraclough, T., Rosindell, J., Bellot, S., Cowan, R., Golos, M., Jebb, M., Cheek, M. 2020. A phylogenomic analysis of *Nepenthes* (Nepenthaceae). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 144, 106668.
- Mutlu, A., Gal, S. 1999. Plant aspartic proteinases: enzymes on the way to a function. *Physiologia Plantarum*, 105, 569–576.

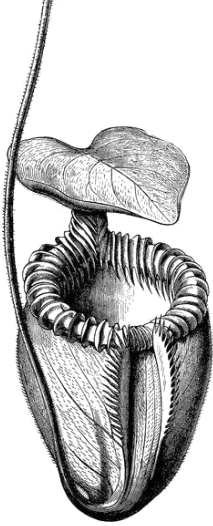
- Nei, M., Gojobori, T. 1986. Simple methods for estimating the numbers of synonymous and nonsynonymous nucleotide substitutions. *Mol. Biol. Evol.*, 3, 418–426.
- Nuanlaong, S., Mekanawakul, M., Suraninpong, P. 2022. Descriptions of two new species of *Nepenthes* (Nepenthaceae) from Thailand and their phylogenetic analysis based on AFLP technique species confirmation. *Kew Bulletin*, DOI 10.1007/S12225-021-09997-6.
- Osunkoya, O.O., Daud, S.D., Di Giusto, B., Wimmer, F.L., Holige, T.M. 2007. Construction costs and physico-chemical properties of the assimilatory organs of *Nepenthes* species in northern Borneo. *Annals of Botany*, 99, 895–906.
- Posada, D. 2008. jModelTest: phylogenetic model averaging. *Mol. Biol. Evol.*, 25, 1253–1256.
- Ravee, R., Salleh, F.I.M, Goh, H.H. 2018. Discovery of digestive enzymes in carnivorous plants with focus on proteases. *PeerJ*, DOI 10.7717/peerj.4914.
- Rawlings, N.D., Barret, A.J. 1995. Families of aspartic peptidases, and those of unknown catalytic mechanism. *Methods in enzymol.*, 248, 105–120.
- Redecker, B., Heckendorf, B., Grosch, H.W., Mersmann, G., Hasilik, A. 1991. Molecular organization of the human cathepsin D gene. *DNA Cell Biol.*, 10, 423–431.
- Rizqiani, S., Ariyanti, N.S., Sulistijorini. 2018. Diversity of lowland *Nepenthes* (pitcher plants) in Bangka Belitung islands. *IOP Conf. Series: Earth and Environmental Science*, 197, 1-9.

- Ristiawan, H., Hikmat, A. 2022. Prey Composition of *Nepenthes gymnaphora* Reinw. Ex Nees at Mount Bismo, Deroduwur hiking trail, Wonosobo, Central Java, *Media Konservasi*, 27(3), 116-120.
- Robinson, A.S., Fleischmann, A.S., McPherson, S.R., Heinrich, V.B., Gironella, E.P., Pena, C.Q. 2009. A spectacular new species of *Nepenthes* L. (Nepenthaceae) pitcher plant from central Palawan, Philippines. *Bot. J. Linn. Soc.*, 159, 195–202.
- Ronquist, F., Huelsenbeck, J.P. 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*, 19(12), 1572–1574.
- Roos, P.R., Tormakangas, K., Ostman, A. 1991. Primary structure of a barley-grain aspartic proteinase, a plant aspartic proteinase resembling mammalian cathepsin D. *Eur. J. Biochem.*, 202, 1021–1027.
- Rottloff, S., Miguel, S., Biteau, F., Nisse, E., Hammann, P., Kuhn, L., Chicher, J., Bazile, F., Gaume, L., Mignard, B., Hehn, A., Bourgaud, F. 2016. Proteome analysis of digestive fluids in *Nepenthes* pitchers. *Annals of Botany*, 117, 479-495.
- Saitou, N., Nei, M. 1987. The Neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees. *Mol. Biol. Evol.*, 4(4), 406–425.
- Sakakibara, Y., Yanagisawa, H. 2007. Techniques for the separation of proteins by isoelectric point column chromatography. *Bulletin Aichi Univ Edu.*, 56, 45–49.
- Sari, J.M., Turnip, M., Zakiah, Z. 2023. The effect of drought stress on the anatomical characteristics of leaves, stems

- and roots of *Nepenthes mirabilis* (Lour.) Druce. *The Botanic Gardens Bulletin*, 26(1), 1-10.
- Schultze, W., Schultze, E.D., Pate, J.S., Gillison, A.N. 1997. The nitrogen supply from soils and insects during growth of the pitcher plants *Nepenthes mirabilis*, *Cephalotus follicularis* and *Darlingtonia californica*. *Oecologia*, 112, 464–471.
- Selitrechnikoff, C.P. 2001. Antifungal protein. *Appl. Environ. Microbiol.*, 67, 2883–2894.
- Simoes, I., Faro, C. 2004. Structure and function of plant aspartic proteinases. *Eur. J. Biochem.*, 271, 2067–2075.
- Swofford, D.L. 2002. PAUP*: Phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods) version 4.0b10. *Sinauer Associates*, Sunderland, Massachusetts.
- Tamura, K. 1992. Estimation of the number of nucleotide substitutions when there are strong transition-transversion and G+C-content biases. *Mol. Biol. Evol.*, 9, 678–687.
- Tamura, K., Nei, M., Kumar, S. 2004. Prospects for inferring very large phylogenies by using the neighbor-joining method. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 101, 11030–11035.
- Tamura, K., Peterson, D., Peterson, N., Stecher, G., Nei, M., Kumar, S. 2011. MEGA 5: Molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods. *Mol. Biol. Evol.*, 28(10), 2731–2739.
- Tarigan, M.R.M., Azis, S., Tanjung, I.F., Pary, C., Adlini, M.N., Jayanti, U.N.A.D., Ardianto, Ulfa, Y. 2023. Morphology and pitcher's color *Nepenthes* in Batu Lobang Sibolga area,

- North Sumatra province, Indonesia. *Biodiversitas*, 24(4), 1953-1961.
- Thureborn, O., Wikstrom, N., Razafimandimbison, S.G., Rydin, C. 2024. Plastid phylogenomics and cytonuclear discordance in Rubioideae, Rubiaceae. *PLoS ONE*, 19(5), e0302365.
- Tokes, Z.A., Woon, W.C., Chambers, S.M. 1974. Digestive enzymes secreted by the carnivorous plant *Nepenthes macfarlanei* L. *Planta*, 119, 39–46.
- Tsitrone, A., Kirkpatrick, M., Levin, D.A. 2003. A model for chloroplast capture. *Evolution*, 57(8), 1776–1782.
- Utari, N., Sulistijorini, Ariyanti, N.S. 2023. Autecology of *Nepenthes* spp. in peat swamp and heath forest Pematang Gadung, West Kalimantan. *J. Trop. Biodev. Biotech.*, 8(2), 1-13.
- van Welzen, P.C., Parnell, J.A.N., Slik, J.W.F. 2011. Wallace's line and plant distributions: two or three phytogeographical areas and where to group Java?. *Biol. J. Linn. Soc.*, 103, 531–545.
- Wendel, J.F., Schnabel, A., Seelanan, T. 1995a. Bidirectional interlocus concerted evolution following allopolyploid speciation in cotton (*Gossypium*). *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92, 280–284.
- Wendel, J. F., Schnabel, A., Seelanan, T. 1995b. An unusual ribosomal DNA sequence from *Gossypium gossypoides* reveals ancient, cryptic, intergenomic introgression. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 4, 298–313.
- Wojciak, M., Feldo, M., Stolarczyk, P., Plachno, B.J. 2023. Carnivorous plants from Nepenthaceae and Droseraceae

- as a Source of Secondary Metabolites. *Molecules*, 28(5), 2155.
- Woolford, C.A., Daniels, L.B., Park, F.J., Jones, E.W., Arsdell, J.N., Innis, M.A. 1986. The *PEP4* gene encodes an aspartyl protease implicated in the posttranslational regulation of *Saccharomyces cerevisiae* vacuolar hydrolases. *Mol. Cell Biol.*, 6, 2500–2510.
- Yao, G., Jin, J.J., Li H.T., *et al.* 2019. Plastid phylogenomic insights into the evolution of Caryophyllales. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 134, 74-86.
- Zulkapli, M.M., Ghani, N.S.A., Ting, T.Y., Aizat, W.M., Goh, H.H. 2021. Transcriptomic and proteomic analyses of *Nepenthes ampullaria* and *Nepenthes rafflesiana* reveal parental molecular expression in the pitchers of their hybrid, *Nepenthes x hookeriana*. *Frontiers in Plant Science*, 11, 1-16.



GLOSARIUM

A

Anatomi : cabang ilmu biologi yang mempelajari struktur, bentuk, susunan, dan hubungan antar bagian tubuh makhluk hidup, baik manusia, hewan, maupun tumbuhan.

Angiospermae : kelompok tumbuhan berbiji tertutup yang memiliki ciri khas menghasilkan bunga sebagai alat reproduksi dan biji yang terbungkus di dalam bakal buah (ovarium).

B

Bayesian : pendekatan inferensi statistik yang menggunakan teori Bayes untuk memperkirakan pohon filogenetik (topologi dan panjang cabang) dengan menghitung probabilitas posterior.

Bootstrap : metode statistik *resampling* (pengambilan sampel ulang) dengan pengembalian untuk mengukur keandalan atau dukungan data terhadap percabangan dalam pohon filogenetik.

bp : *base pair* atau pasangan basa, dua basa nitrogen komplementer (Adenin-Timin/Urasil atau Guanin-Sitosin) pada untai asam nukleat (DNA/RNA) yang terhubung melalui ikatan hidrogen.

C

Caryophyllales : salah satu ordo tumbuhan berbunga terbesar dan terdiversifikasi dalam kelompok eudikot inti, yang terdiri dari 39 famili.

cDNA : disebut juga DNA komplementer yaitu molekul DNA sintesis untai tunggal atau ganda yang dibuat dari cetakan mRNA dengan menggunakan enzim *reverse transcriptase*.

ClustalX : aplikasi perangkat lunak berbasis *Graphical User Interface* (GUI) untuk melakukan penjajaran sekuen ganda (*multiple sequence alignment* atau MSA) pada sekuen DNA atau protein.

D

Detritus : serpihan material berupa partikel organik yang dihasilkan langsung dari pecahan material organik besar seperti kayu dan daun.

DDBJ : *DNA Data Bank of Japan*, salah satu basis data publik utama di dunia yang berlokasi di Jepang, berfungsi mengumpulkan, menyimpan, dan menyebarkan data urutan nukleotida (genom).

Dioncophyllaceae : famili kecil tumbuhan berbunga (dikotil) dalam ordo *Caryophyllales*, yang dikenal karena hubungan evolusionernya dengan tumbuhan karnivora.

Diversifikasi : penganekaragaman atau strategi menyebar ke berbagai lokasi.

Droseraceae : famili tumbuhan berbunga karnivora yang terkenal dengan daun berlendir lengket (tentakel) untuk menjebak dan mencerna serangga guna mendapatkan nutrisi.

E

ENA : *European Nucleotide Archive*, repositori basis data utama di Eropa yang dikelola oleh EMBL-EBI, berfungsi mengarsipkan, mengelola, dan menyediakan akses terbuka

terhadap data sekuen nukleotida (DNA/RNA), anotasi, serta data eksperimental terkait.

Endemik : spesies asli yang berasal dari daerah atau wilayah tertentu.

Enzim : biomolekul berupa protein yang berfungsi sebagai katalisator biologis (biokatalisator) dalam tubuh makhluk hidup.

Epifit : kelompok tumbuhan yang tumbuh menumpang pada tumbuhan lain (biasanya pohon) untuk dukungan fisik tanpa mengambil nutrisi atau air dari inangnya (non-parasit).

Esterase : kelompok enzim yang berfungsi memecah ikatan ester menjadi asam dan alkohol dengan penambahan air.

F

Filogenetik : cabang ilmu biologi yang mempelajari hubungan kekerabatan evolusioner antar organisme, spesies, atau gen berdasarkan data genetik (DNA/RNA) dan morfologi.

Filogeni : studi sejarah evolusi dan hubungan kekerabatan antar kelompok organisme (spesies, populasi, atau gen) yang diturunkan dari nenek moyang bersama.

Fitokimia : senyawa bioaktif alami yang diproduksi oleh tumbuhan sebagai metabolit sekunder untuk perlindungan diri, yang juga memiliki peranan penting bagi kesehatan manusia.

Fosfatase : kelompok enzim yang berfungsi mengkatalisis pemecahan ikatan ester fosfat organik dengan melepaskan gugus fosfat dari suatu molekul, seperti protein, lipid, atau karbohidrat.

G

Genbank : basis data sekuen genetik terbuka yang dikelola oleh NCBI (*National Center for Biotechnology Information*) Amerika Serikat, yang mengumpulkan dan menyediakan anotasi untuk semua sekuen DNA dan RNA yang tersedia untuk umum.

Genus : tingkatan taksonomi dalam klasifikasi makhluk hidup yang berada di antara famili (suku) dan spesies, dengan mengelompokkan spesies-spesies yang berkerabat dekat dan memiliki ciri-ciri serupa.

Glucanase : kelompok enzim yang berfungsi memecah ikatan glikosidik dalam polimer glucan, yaitu karbohidrat kompleks atau polisakarida yang ditemukan di dinding sel tumbuhan, jamur, dan mikroorganisme, melalui reaksi hidrolisis menjadi molekul glukosa yang lebih kecil.

H

Heuristik : metode yang digunakan untuk mengambil keputusan dan memecahkan masalah secara cepat dan efisien, tanpa harus menganalisis setiap detail.

Hidrofilik : istilah kimia untuk zat, molekul, atau permukaan yang memiliki afinitas kuat, "menyukai", atau mudah berikatan dan bercampur dengan air.

Homogen : istilah yang menggambarkan benda, campuran, atau kelompok yang memiliki susunan, sifat, atau unsur-unsur yang seragam, sama, dan konsisten di seluruh bagiannya.

I

Indeks retensi : salah satu ukuran diagnostik yang digunakan dalam analisis parsimoni (metode kladistik) untuk menilai seberapa baik suatu pohon filogenetik (kladogram) menggambarkan data karakter evolusioner.

Internal Transcribed Spacer (ITS) : wilayah DNA non-coding (non-pengkode) yang terletak di antara gen RNA ribosom (rDNA) subunit kecil (18S) dan besar (28S), yang mencakup daerah ITS1 dan ITS2.

Intron : sekuens nukleotida non-pengkode di dalam gen yang ditranskripsi menjadi pra-mRNA tetapi dihilangkan selama

proses pematangan mRNA, sehingga tidak diterjemahkan menjadi protein.

K

Karnivora : organisme yang mendapatkan energi dan nutrisi utamanya dengan memakan daging atau jaringan hewan.

Kloning : proses reproduksi aseksual atau teknik bioteknologi untuk menghasilkan salinan (klon) yang identik secara genetik dari suatu sel, jaringan, atau organisme (hewan/tumbuhan) tanpa melalui perkawinan.

Kloroplas : organel sel tumbuhan dan alga yang mengandung klorofil, berfungsi sebagai tempat utama berlangsungnya fotosintesis untuk mengubah energi cahaya matahari menjadi energi kimia.

Kitinase : kelompok enzim hidrolitik yang berfungsi memecah atau mendegradasi kitin, polimer struktural utama pada eksoskeleton serangga, dinding sel jamur, dan cangkang krustasea, menjadi monomer N-asetil-D-glukosamin.

Kolonisasi : proses penguasaan, pendudukan, dan eksploitasi suatu wilayah serta sumber dayanya oleh spesies asing.

L

Lamina : bagian daun yang melebar yang dibedakan dari tangkai daun.

Liana : berbagai macam tumbuhan merambat, biasanya berkayu, terutama di hutan hujan tropis, dan berakar di tanah.

Lipase : enzim pencernaan penting yang berfungsi memecah lemak (trigliserida) dalam makanan menjadi asam lemak dan gliserol agar dapat dicerna dan diserap tubuh.

Litofit : kelompok tumbuhan yang secara khusus tumbuh dan menempel di atas permukaan atau di dalam celah-celah bebatuan.

M

Maximum likelihood : metode statistik untuk membangun pohon evolusi dengan mencari topologi dan panjang cabang yang memaksimalkan probabilitas data (urutan DNA/protein) diamati, berdasarkan model substitusi evolusi tertentu.

Maximum parsimony : metode filogenetika berbasis karakter yang digunakan untuk merekonstruksi pohon evolusi dengan mencari topologi yang membutuhkan jumlah perubahan karakter (substitusi basa atau asam amino) paling sedikit.

Modeltest : program komputer atau perangkat lunak bioinformatika yang digunakan dalam analisis filogenetika molekuler untuk menentukan model substitusi nukleotida yang paling sesuai untuk sekumpulan data sekuen DNA yang telah disejajarkan (*aligned*).

Multrees : struktur data hierarkis khusus yang merupakan bentuk perluasan dari *tree* (pohon) tradisional.

N

Neighbour joining : salah satu metode algoritmik berbasis jarak (*distance-based*) yang digunakan dalam analisis filogenetika untuk merekonstruksi pohon evolusi (filogenetik).

Nektar : cairan manis kaya gula yang diproduksi oleh kelenjar nektar pada tumbuhan, terutama di bagian bunga.

Nepenthaceae : famili tumbuhan karnivora tropis yang dikenal sebagai kantong semar, dengan genus utama *Nepenthes*.

P

Peristom : struktur anatomi berbentuk cincin atau tonjolan seperti gigi yang mengelilingi mulut atau tepi lubang pada makhluk hidup.

Plasmid : molekul DNA kecil, berbentuk melingkar, dan beruntai ganda yang terpisah dari DNA kromosom utama di dalam sel bakteri dan beberapa eukariota, seperti ragi.

Plastida : organel sel bermembran ganda yang penting pada tumbuhan dan alga, berfungsi utama untuk fotosintesis, sintesis asam amino/lipid, dan penyimpanan makanan (seperti amilum).

Primer : untai pendek asam nukleat (DNA/RNA) yang berfungsi sebagai titik awal sintesis DNA dalam proses seperti PCR.

Protease : enzim yang berfungsi memecah ikatan peptida pada protein menjadi senyawa lebih sederhana seperti peptida kecil dan asam amino melalui reaksi hidrolisis.

R

Radial : istilah yang menggambarkan segala sesuatu yang tersusun memancar atau bergerak dari titik pusat (poros) ke arah luar, menyerupai jari-jari lingkaran atau sinar.

rDNA : urutan DNA yang mengkode RNA ribosom (rRNA) dan berperan penting dalam sintesis protein dan ekspresi gen.

Rekombinan : molekul DNA, organisme, atau protein hasil rekayasa genetika yang menggabungkan materi genetik dari

dua atau lebih sumber berbeda yang biasanya tidak berpasangan secara alami.

S

Sekuen : urutan, rangkaian, atau susunan logis dari elemen-elemen yang terstruktur dan saling berhubungan secara berurutan.

Sekuensing : metode dalam biologi molekuler untuk menentukan urutan tepat basa nukleotida—adenin (A), guanin (G), sitosin (C), dan timin (T)—dalam molekul DNA atau RNA.

T

Taksa : jamak dari takson.

Takson : kelompok atau unit organisme dalam sistem klasifikasi biologi yang disusun berdasarkan persamaan ciri dan hubungan kekerabatan.

Terrestrial : hidup dan tumbuh di atas atau di dalam tanah.

Topologi : pola, atau struktur yang digunakan untuk menghubungkan dua atau lebih spesies satu sama lain.

Translokasi : perpindahan posisi, tempat, atau lokasi suatu objek dari satu tempat ke tempat lain.

Tree Scores : nilai numerik yang dihasilkan oleh metode inferensi filogenetik untuk mengevaluasi seberapa baik sebuah topologi pohon tertentu menjelaskan data molekuler (sekuen DNA/protein) yang diamati.

Tropis : zona geografis Bumi di sekitar garis khatulistiwa, umumnya terletak antara 23,5° Lintang Utara dan 23,5° Lintang Selatan.

V

Tropis : zona geografis Bumi di sekitar garis khatulistiwa, umumnya terletak antara 23,5° Lintang Utara dan 23,5° Lintang Selatan.

Vektor : molekul DNA pembawa (biasanya plasmid, virus, atau kosmid) yang digunakan sebagai wahana untuk mentransfer materi genetik asing (transgen) ke dalam sel inang.

Visual : segala sesuatu yang dapat dilihat, dirasakan, atau direspons oleh indra penglihatan (mata).

W

Wallace : garis imajiner/hipotetis yang memisahkan wilayah persebaran fauna tipe Asia (Oriental) di bagian barat Indonesia dengan wilayah fauna peralihan/Australia di bagian timur.

X

Xylosidase : enzim yang berfungsi memecah ikatan β -1,4 pada xylooligosakarida pendek dan xilobiosa menjadi unit gula tunggal, xilosa.

TENTANG PENULIS



Penulis adalah dosen prodi Biologi (Bioteknologi) Fakultas Sains dan Teknologi, dan dosen pascasarjana di prodi Pengelolaan Sumber Daya Alam (PSDA), Universitas Al Azhar Indonesia. Selain sebagai dosen, penulis juga merupakan pengurus Bidang Pengkajian dan Penelitian, Majelis Ulama Indonesia (MUI) Provinsi DKI Jakarta. Penulis juga merupakan Ketua dari organisasi ilmuwan dan akademisi yang bernama Indonesian Scholars Network. Penulis telah berkeluarga dengan 5 orang anak dan berdomisili di Tangerang dan Yogyakarta.

Penulis menyelesaikan pendidikan Doktornya di Graduate School of Arts and Sciences, The University of Tokyo dengan beasiswa dari pemerintah Jepang (Monbukagakusho). Penulis menyelesaikan studi Masternya di Sekolah Ilmu dan Teknologi Hayati (SITH), Institut Teknologi Bandung dengan beasiswa dari ASEA UNINET (ASEAN European Academy University Network). Penulis menyelesaikan studi sarjananya di Fakultas Biologi, Universitas Gadjah Mada, dengan beasiswa BNI 46.

Selain mendapatkan beasiswa untuk menyelesaikan studi dari level sarjana hingga Doktoral, penulis juga mendapat beberapa penghargaan seperti beasiswa riset (*post-doc*) dari pemerintah Turki (YTB) untuk melakukan penelitian di Erciyes University pada tahun 2022-2023, Scholar award dari International Botanical Congress XIX, Shenzhen, China, tahun 2017, hibah konferensi dari European Association for Cancer Research (EACR) untuk melakukan presentasi di *Accelerating Cancer Immunotherapy conference* di London, Inggris, pada tanggal 29-30 Maret 2017.

Kantong Semar (*Nepenthes*) adalah tanaman endemik Indonesia. Ciri khas dari Kantong Semar adalah tanaman ini mempunyai kantong untuk mendapatkan nitrogen dari mangsa yang masuk ke dalam kantongnya. Unsur nitrogen ini sangat kritis dibutuhkan untuk pertumbuhannya karena Kantong Semar hidup di habitat miskin nutrisi. Untuk mendapatkan nitrogen, Kantong Semar mensekresikan enzim pencernaan di dalam cairan kantongnya dan yang menjadi enzim pencernaan utama adalah nepenthesin. Studi genomik pada gen penyandi nepenthesin beserta hubungan struktur-fungsinya, belum pernah dilakukan. Struktur gen penyandi nepenthesin dapat berkaitan dengan fungsi gen dalam merespon tekanan lingkungan yang menjadi karakteristik habitat tempat tinggal Kantong Semar. Struktur gen penyandi nepenthesin dapat juga berkaitan dengan peran fisiologis enzim yang memiliki stabilitas tinggi di dalam cairan kantong *Nepenthes*. Oleh karena itu, saya tertarik mempelajari perubahan molekuler gen penyandi nepenthesin, yang mengekspresikan enzim pencernaan di dalam cairan kantong *Nepenthes*.

Buku ini akan menceritakan kekerabatan molekuler *Nepenthes* dengan perubahan molekuler gen *Nep2* yang mengekspresikan enzim pencernaan nepenthesin II di dalam cairan kantong. Dalam buku ini, hubungan kekerabatan (filogenetik) *Nepenthes* akan diklarifikasi, dan kemudian persebaran (fitogeografi) *Nepenthes* di Asia Tenggara akan dibahas beserta tren perkembangan karakteristik morfologi tanaman Kantong Semar, yaitu peristomnya, berdasarkan filogeni *Nepenthes*. Untuk mempelajari perubahan molekuler gen *Nep2* dan ciri struktural gen *Nep2* dari 29 spesies *Nepenthes* akan ditampilkan, dan hubungan struktur dan fungsi gen tersebut akan dibahas. Selain itu, uji seleksi positif pada gen *Nep2* akan dibuktikan dengan menggunakan analisis statistik berdasarkan kelimpahan relatif dari substitusi sinonim dan nonsinonim pada sekuen DNA gen tersebut. Hikmah keberadaan Kantong Semar di lingkungan marginal dengan perilaku memperoleh unsur nitrogen dari mangsanya yang terperangkap dalam kantongnya akan dibahas dan dikaitkan dengan sumber ajaran Islam, yaitu Al Qur'an dan Hadits.



PENERBIT KBM INDONESIA
Anggota IKAPI
0813 5751 7526 / (0353) 3234874
Kantor : Maguwoharjo, Depok, Sleman-Yogyakarta
@penerbitbukujogja
@penerbit.kbm



ISBN 978-634-278-151-7

