

STUDI IN-SILICO: IDENTIFIKASI TANDEM REPETITIVE SEQUENCE GENOM *Ganoderma boninense* STRAIN G3 SEBAGAI DATA DASAR PENGEMBANGAN SISTEM BERBASIS DATA MOLEKULER PENGENDALIAN PENYAKIT BUSUK PANGKAL BATANG

IN-SILICO STUDY: IDENTIFICATION OF TANDEM REPETITIVE SEQUENCE ON THE GENOME OF *Ganoderma boninense* STRAIN G3 AS FUNDAMENTAL DATA FOR THE DEVELOPMENT OF DISEASE MANAGEMENT OF BASAL STEM ROT BASED ON MOLECULAR DATA

Purmama Wirawan¹, Arya Widyawan^{1*}

¹ Program Studi Ilmu Pertanian, Fakultas Pertanian, Universitas Rokania, Riau Jalan Raya Pasir Pengaraian, Km 15, Desa Langkitin, Kecamatan Rambah Samo, Kabupaten Rokan Hulu, Provinsi Riau, Indonesia

Diterima redaksi: 06 Maret 2026 / Direvisi: 21 Mei 2026/ Disetujui: 02 Juni 2026/

Diterbitkan online: 18 Juni 2026

DOI: 10.21111/agrotech.v12i01.4

Abstrak. Analisis *in silico* telah dilakukan pada genom *Ganoderma boninense* strain G3 untuk mengidentifikasi *tandem repetitive sequences* (TRS) yang diketahui berperan penting dalam patogenisitas, plastisitas genom, dan adaptasi lingkungan. Sebanyak 5.176 TRS terdeteksi, dengan ukuran motif berkisar antara 1 hingga 285 bp serta menunjukkan variasi jumlah salinan yang cukup besar (1,8–52 salinan). Sebagian besar lokus menunjukkan konservasi sekuens internal yang tinggi, tercermin dari nilai kecocokan rata-rata sebesar 89,3% dan frekuensi indel median sebesar 0%, yang mengindikasikan bahwa lebih dari setengah lokus repeat tidak memiliki insersi maupun delesi, sehingga banyak susunan repeat yang tetap stabil secara struktural di bawah tekanan evolusi. Sebaliknya, sebagian kecil lokus memperlihatkan tingkat indel dan ekspansi repeat yang tinggi, menandakan keberadaan wilayah mirip minisatelit yang sangat bervariasi dan berpotensi dimanfaatkan sebagai penanda genotipe beresolusi tinggi. Nilai entropi yang umumnya tinggi (rata-rata 1,65) menunjukkan bahwa banyak motif TRS memiliki komposisi nukleotida yang seimbang. Secara keseluruhan, hasil ini mengungkap pola dan susunan TRS yang sangat beragam dalam *G. boninense*, yang bersifat konservatif maupun dinamis yang kemungkinan berkontribusi terhadap variabilitas genom. TRS yang sangat bervariasi ini merupakan kandidat untuk pengembangan penanda molekuler guna mendukung studi populasi, epidemiologi, dan ekologi pada patogen penting secara ekonomi ini.

Kata Kunci: Analisis *in silico*, *Ganoderma boninense*, penanda molekuler, tandem repetitive sequences, variabilitas genom

Abstract. An *in silico* analysis was conducted on the genome of *Ganoderma boninense* strain G3 to identify tandem repeat sequences (TRSs), which are known to play important roles in pathogenicity, genome plasticity, and environmental adaptation. A total of 5.176 TRSs were detected, spanning motif sizes ranging from 1 to 285 bp and displaying substantial variation in copy number (1.8–52 copies). Most loci exhibited high internal sequence conservation, as reflected by an average nucleotide match of 89.3% and a median indel frequency of 0%, indicating that many repeat arrays remain structurally stable and may be maintained by functional or evolutionary constraints. In contrast, a subset of loci showed elevated indel levels and pronounced repeat expansions, suggesting the presence of hypervariable minisatellite-like regions with potential utility for high-resolution genotyping. Entropy values were generally high (mean 1.65), signifying that many TRS motifs possess balanced nucleotide

P. Wirawan, A. Widyawan

compositions rather than simple low-complexity repeats. Collectively, these findings reveal a structurally diverse TRS landscape in *G. boninense* strain G3 encompassing both conserved and dynamic repeat families that likely contribute to genomic variability. The identified hypervariable TRSs represent promising candidates for the development of molecular markers to support population, epidemiological, and ecological studies of this economically important pathogen.

Keywords: *Ganoderma boninense*, genomic variability, in silico analysis, molecular markers, tandem repeat sequences

* Korespondensi email: aryawidyawan@rokania.ac.id

Alamat : Jl. Raya Pasir Pengaraian Km.15 Langkitin Kec. Rambah Samk, Rokan Hulu-Riau

PENDAHULUAN

Perekonomian dan ketahanan pangan merupakan dua hal penting yang perlu dijaga terkait dengan stabilitas nasional suatu negara. Dimasa kini dan masa mendatang, isu global terkait dengan konsep pertanian berkelanjutan yang ramah lingkungan dan pengaruh perubahan iklim global terhadap sektor pertanian perlu mendapatkan perhatian serius. Salah satu komoditi yang memberikan sumbangsih besar terhadap perekonomian Indonesia adalah sektor perkebunan kelapa sawit. Tidak dipungkiri, kelapa sawit telah memberikan sumbangsih berupa pendapatan ekspor sebesar \$ 14,43 milyar pada tahun 2024 (www.haisawit.co.id). Namun demikian, ancaman terhadap perkebunan dan industri kelapa sawit saat ini dan dimasa depan diperkirakan cukup besar. Salah satu ancaman terbesar datang dari infeksi cendawan *Ganoderma boninense* yang dapat mengakibatkan kerugian ekonomis sebesar 43% hanya dalam kurun waktu 6 bulan (Khoo & Chong, 2023; Moncalvo, 2000).

Pengendalian *G. boninense* tergolong sulit karena beberapa faktor diantaranya kemampuan adaptasi lingkungan yang cepat, keanekaragaman genetik yang cukup tinggi dan persebaran alami cendawan tersebut di berbagai lokasi perkebunan (Khoo & Chong, 2023). Studi keanekaragaman genetik telah banyak dilakukan dengan berbagai pendekatan

diantaranya adalah *Amplification Fragment Length Polymorphisms* (AFLPs) yang dikombinasikan dengan *mitochondrial DNA* (mtDNA), mikrosatelit, *simple sequence repeat* (SSR) *markers*, dan ITS (Mercière et al., 2017; Midot et al., 2019; Pilotti et al., 2021; Purba et al., 2020; Rolph et al., 2000; Wong et al., 2022, Wong et al., 2021).

Di sisi lain, penelitian terkait dengan resisten kultivar dan gen resisten juga banyak dilakukan walaupun sampai saat ini belum ada kultivar yang memiliki resistensi penuh terhadap infeksi *G. boninense* (Khoo dan Chong, 2023). Beberapa studi menunjukkan bahwa resistensi terhadap *G. boninense* adalah bersifat horizontal resisten yang dipengaruhi oleh banyak gen (atau lokus) dan hanya bersifat sebagian karena tidak mampu menghambat infeksi tetapi hanya mengurangi dampak infeksi tersebut (Breton et al., 2006; Chong, 2023; Durand-Gasselín et al., 2005; Khoo et al., 2004; Wening et al., 2016). Dengan menggunakan teknik QTL (*Quantitative Trait Loci*), telah diketahui terdapat 4 lokus pada genom kelapa sawit yang bertanggung jawab terhadap resistensi (Tisné et al., 2015). Pengendalian *G. boninense* juga dilakukan juga melalui aplikasi agen pengendali hayati (*biocontrol agent*). Metode ini menjadi salah satu alternatif pengendalian yang terus dikembangkan di masa mendatang karena sejalan dengan konsep pertanian berkelanjutan yang ramah lingkungan. Aplikasi *Pycnoporus sanguineus* dan

Grammothele fuligo menunjukkan hasil yang menjanjikan untuk mendegradasi limbah kayu yang terkolonisasi oleh *G. boninense* (Naidu et al., 2017).

Isu perubahan iklim merupakan salah satu hal yang perlu mendapatkan perhatian serius. Terdapat kecenderungan akan terjadinya peningkatan insiden serangan penyakit busuk pangkal batang di Indonesia dan Malaysia terkait perubahan iklim pada tahun-tahun mendatang. Hal tersebut muncul sebagai dampak perubahan iklim yang akan diperkirakan meningkatkan virulensi *Ganoderma* di satu sisi dan di sisi lain menurunkan resistensi kelapa sawit (Paterson, 2019; Pilotti, 2005). Salah satu faktor pendukung terjadinya hal tersebut adalah keberadaan *Tandem Repetitive Sequences* (TRS) pada struktur genom *Ganoderma*. Keberadaan TRS pada genom *G. boninense* dapat terdistribusi dalam gen (*intragenic*) atau antar gen (*intergenic*). Locus yang memiliki TRS sangat mudah mengalami mutasi (*hypermutable*) Keterkaitan antara TRS dengan banyak faktor diantaranya adaptasi faktor lingkungan, faktor imunitas atau resistensi, modulasi gen sebagai respon atas cekaman lingkungan, dan sebagainya telah diamati pada banyak makhluk hidup diantaranya bakteri, cendawan, dan crustacea (*Fenneropenaeus chinensis*) (Razali et al., 2019; Tsushim et al., 2019; Yuan et al., 2021; Zhou et al., 2013)

Perkembangan ilmu pengetahuan yang pesat khususnya dalam bidang biologi molekuler telah menambah informasi yang kita miliki tentang makhluk hidup. Salah satu informasi dasar penyusun kehidupan yang telah kita ketahui saat ini adalah kode genetik dalam bentuk untaian sekuen nukleotida berupa sebagian (*partial sequence*) atau keseluruhan (*complete sequence*). Sekuen komplet genom *G. boninense* strain G3 telah diketahui dan tersusun dalam 12 kromosom dengan total nukleotida 51.528.545 bp (Utomo et al., 2024). Komplit genom layaknya

suatu buku yang menyimpan semua informasi dasar kehidupan suatu makhluk hidup untuk kelangsungan hidupnya. Informasi terkait dengan TRS tentu ada didalamnya. Namun demikian, sepanjang pengetahuan kami, hingga saat ini belum tersedia kajian *genome-wide tandem repeat sequence* pada genom lengkap *Ganoderma boninense* isolate Indonesia yang dapat digunakan sebagai dasar pengembangan marker molekuler adaptif. Penelitian dilakukan dengan tujuan untuk mengidentifikasi TRS pada genom *G. boninense* strain G3 yang merupakan isolate Indonesia.

Isolat Indonesia memiliki nilai penting untuk dikaji karena Indonesia merupakan produsen kelapa sawit terbesar di dunia dan menghadapi kerugian ekonomi yang signifikan akibat penyakit busuk pangkal batang yang disebabkan oleh *Ganoderma boninense*. Karakterisasi genom isolat lokal diperlukan untuk memahami keragaman genetik, mekanisme virulensi, serta mendukung pengembangan strategi pengendalian dan pemuliaan tanaman yang lebih sesuai dengan kondisi agroekosistem Indonesia.

METODE PENELITIAN

Sumber genom

Analisis ini menggunakan genom teranotasi *Ganoderma boninense* strain GB_3 (akses GenBank GCA_002900995.3). Berkas genom dalam format FASTA diunduh dan disimpan secara lokal serta digunakan sebagai input utama untuk pendeteksian sekuens tandem repeat.

Identifikasi *tandem repeat sequences* (TRS)

Deteksi dan identifikasi *tandem repeat sequences* (TRS) dilakukan secara menyeluruh pada 12 kromosom *G. boninense* strain G3 menggunakan perangkat lunak *Tandem Repeats Finder* (TRF) versi 4.x. (Benson, 1999) TRF dijalankan dengan parameter standar

P. Wirawan, A. Widyawan

yang umum digunakan untuk identifikasi mikrosatelit hingga minisatelit. Parameter tersebut memungkinkan pendeteksian TRS dengan rentang ukuran motif yang luas, tingkat *mismatch* dan *indel* moderat, serta batas nilai minimum untuk mempertahankan sensitivitas pada elemen berulang kompleks (*hypervariable repeat*).

Adapun nilai parameter yang digunakan dalam studi ini adalah sebagai berikut. Bobot untuk *match* (kecocokan), *mismatch* (ketidakcocokan), dan *indel* (insersi/delesi) menggunakan penyelarasan lokal (*local alignment*) bergaya Smith-Waterman dengan *wraparound dynamic programming*. Bobot yang digunakan untuk *match*, *mismatch*, dan *indel* adalah, 2, 7, dan 7. Nilai 2 memungkinkan penyelarasan (*alignment*) dengan lebih banyak *mismatch* dan *indel*, sedangkan nilai 7 pada masing-masing *mismatch* dan *indel* merupakan nilai tertinggi yang mengakibatkan penentuan yang ketat pada adanya *mismatch* dan *indel*. Skor Alignment Minimum (*Minimum Alignment Score*) yang digunakan adalah sebesar 50. Nilai tersebut merupakan nilai minimum agar

suatu motif dapat dideteksi sebagai pengulangan (*repeat*). Ukuran Periode (motif) Maksimum (*Maximum Period Size*) merupakan jumlah basa nukleotida maksimum yang dimiliki oleh suatu motif yang berulang. Ukuran maksimum yang digunakan dalam studi ini adalah 500 bp.

TRF versi 4.x. menghasilkan keluaran dalam format tabel yang mencakup ukuran motif, jumlah salinan (*copy number*), tingkat kesesuaian (*percent match*), frekuensi *indel*, skor TRF, dan entropi.

HASIL DAN PEMBAHASAN

Analisis *in-silico* terhadap genom *Ganoderma boninense* strain G3 mengungkapkan jumlah *tandem repeat sequences* (TRS) yang tinggi, yaitu total sebanyak 5.176 sekuen (Tabel 1). Jumlah ini tergolong tinggi untuk cendawan Basidiomycete (Li et al., 2022; Lu et al., 2025). Studi genomik cendawan menunjukkan bahwa tingginya kandungan *repeat sequence* dan *transposable elements* merupakan ciri khas genom cendawan patogen dan berperan penting dalam evolusi serta adaptasi patogen (Badet & Croll, 2025; Vanheule et al., 2021).

Table 1. Profil *Tandem repeat sequence* pada genome of *Ganoderma boninense* strain G3

Kromosom	Panjang (bp)	TRS	Rentang motif	Rentang Copy	Rentang Indel	Rentang Entropy
LG_1	6.651.874	755	1 – 285	1 – 52	0 – 26	0.0 – 2.0
LG_2	5.458.015	474	1 – 394	1 – 29	0 – 30	0.0 – 2.0
LG_3	4.640.194	377	1 – 351	1 – 32	0 – 27	0.0 – 2.0
LG_4	4.597.913	384	1 – 345	1 – 36	0 – 23	0.0 – 2.0
LG_5	4.566.102	478	1 – 342	1 – 42	0 – 34	0.0 – 2.0
LG_6	4.125.681	500	1 – 226	1 – 34	0 – 24	0.0 – 1.99
LG_7	3.926.713	306	1 – 383	1 – 54	0 – 22	0.0 – 1.99
LG_8	3.918.320	440	1 – 363	1 – 35	0 – 33	0.0 – 2.0
LG_9	3.813.322	378	1 – 494	1 – 42	0 – 29	0.0 – 2.0
LG_10	3.696.312	331	1 – 392	1 – 29	0 – 29	0.044 – 1.99
LG_11	3.102.088	362	1 – 480	1 – 32	0 – 33	0.0 – 1.99
LG_12	3.032.011	391	1 – 378	1 – 32	0 – 25	0.0 – 1.99
Total	51.528.545	5176	-	-	-	-

Studi In-Silico: Identifikasi Tandem Repetitive Sequence Genom *Ganoderma Boninense* Strain G3 Sebagai Data Dasar Pengembangan Sistem Berbasis Data Molekuler Pengendalian Penyakit Busuk Pangkal Batang

Kromosom	Lokus TRS	Motif	Copy	Indel	Entropy
LG_1	753	285	52	26	2
LG_2	474	394	29	30	2
LG_3	377	351	32	27	2
LG_4	384	345	36	23	2
LG_5	478	342	42	34	2
LG_6	500	226	34	24	1.99
LG_7	306	383	54	22	1.99
LG_8	440	363	35	33	2
LG_9	378	494	42	29	2
LG_10	331	392	29	29	1.99
LG_11	362	480	32	33	1.99
LG_12	391	378	32	25	1.99

Gambar 1 . Heatmap distribusi maksimum TRS pada genom *Ganoderma boninense* strain GB_3

Kompleksitas elemen sekuen repetitif mencerminkan dinamika evolusi genom cendawan patogen yang ditandai oleh ekspansi elemen transposable (*Transposable element*), rekombinasi internal, dan mekanisme pertahanan genom seperti *repeat-induced point mutation* (RIP). Proses-proses tersebut membentuk pola distribusi dan variabilitas repeat yang khas pada berbagai kelompok cendawan, serta mempengaruhi stabilitas dan reorganisasi genom dalam jangka panjang (Badet & Croll, 2025; Sauters, 2025).

TRS pada genom *G. boninense* menunjukkan rentang ukuran motif yang sangat luas, yaitu antara 1 hingga 285 bp dengan median 18 bp, yang mencerminkan keberadaan mikrosatelit, minisatelit, hingga elemen repeat kompleks berukuran panjang. Pola serupa telah dilaporkan pada analisis *Simple Sequence Repeat* (SSR) di tingkat genome cendawan patogen. Studi sebelumnya menunjukkan variasi panjang repeat berkorelasi dengan kontrol struktur kromatin, regulasi ekspresi gen, serta peningkatan potensi adaptasi dan evolusi (Utomo et al., 2024; Zhang et al., 2023).

Jumlah salinan (*copy number*) TRS berkisar antara 1,8 hingga 52 (Tabel 1; Gambar 1). Lokus dengan jumlah salinan

tinggi berpotensi mengalami ekspansi melalui mekanisme *replication slippage* dan rekombinasi tidak seimbang. Studi komparatif terbaru pada genom cendawan menunjukkan bahwa ekspansi repeat dan transposon membentuk titik-titik pusat mutasi (*mutational hotspots*) yang berkontribusi terhadap diversifikasi populasi dan evolusi virulensi patogen (Corre et al., 2025; Vanheule et al., 2021).

Distribusi TRS antar kromosom menunjukkan pola yang tidak simetris, dengan kromosom LG_1 dan LG_2 memiliki jumlah TRS tertinggi (753 dan 474 lokus) (Gambar 2A, Gambar 3). Konsentrasi elemen repetitif pada kromosom tertentu sering diasosiasikan dengan daerah genom yang mengalami dinamika evolusi tinggi, termasuk titik pusat rekombinasi (*hotspot recombination*) dan ekspansi gen terkait patogenitas (Utomo et al., 2024; Corre et al., 2025). Sebaliknya, kromosom LG_3, LG_7, dan LG_10 memiliki jumlah TRS yang lebih rendah, mengindikasikan organisasi genom yang relatif lebih konservatif.

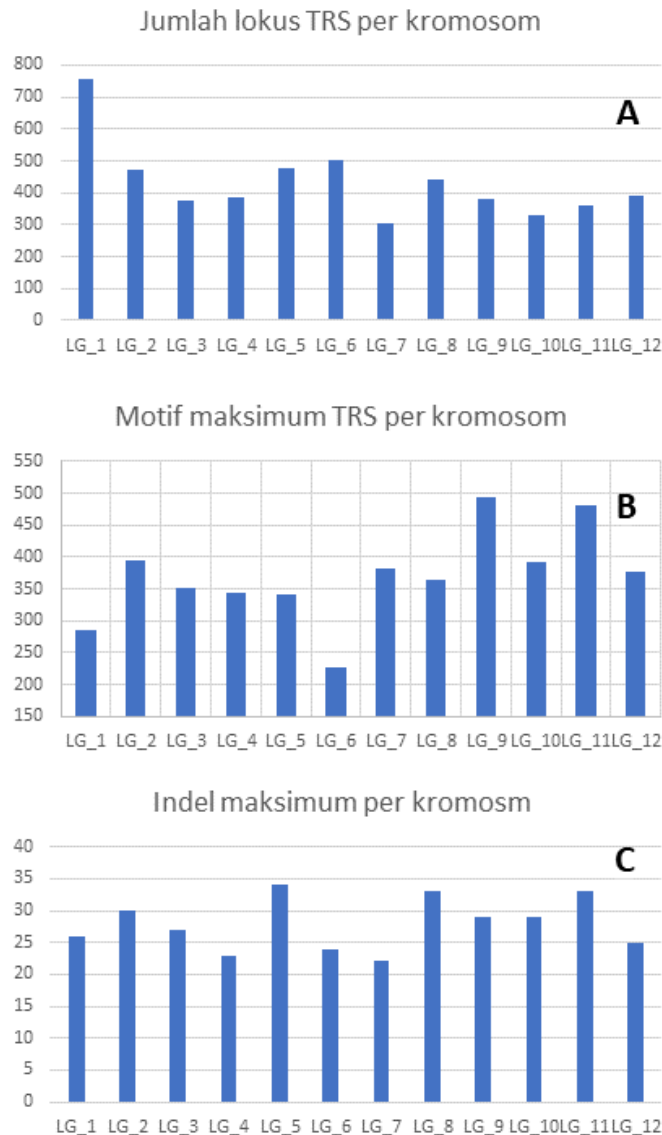
Nilai motif maksimum (Gambar 2B, Gambar 3) yang sangat tinggi pada LG_9 (494 bp), LG_11 (480 bp), dan LG_10 (392 bp) menunjukkan keberadaan elemen repeat panjang yang berpotensi berperan dalam

P. Wirawan, A. Widyawan

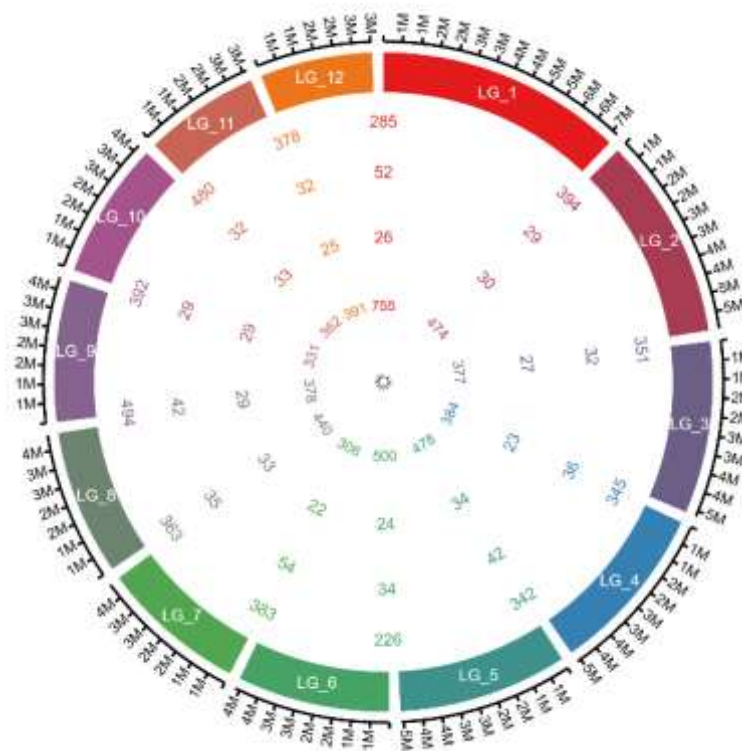
pembentukan struktur kromatin dan pengaturan topologi genom. Elemen repeat panjang diketahui dapat memengaruhi pengemasan DNA dan regulasi gen melalui perubahan struktur kromatin pada cendawan (Badet & Croll, 2025; Sauters, 2025).

Variasi nilai indel maksimum yang tinggi, khususnya pada kromosom LG_8 dan LG_11, menunjukkan adanya polimorfisme struktural yang signifikan pada TRS (Gambar 2C, Gambar 3). Polimorfisme indel pada repeat sequence telah banyak dimanfaatkan sebagai penanda molekuler beresolusi tinggi

untuk analisis struktur populasi dan diferensiasi strain pada cendawan patogen (Utomo et al., 2024; Zhang et al., 2023). Nilai entropi motif TRS yang berkisar antara 0,0 hingga 2,0 dengan rata-rata 1,65 menunjukkan bahwa sebagian besar motif memiliki komposisi basa yang seimbang. Motif dengan entropi tinggi sering dikaitkan dengan stabilitas struktural DNA dan pembentukan struktur sekunder yang berperan dalam respons terhadap stres lingkungan dan adaptasi patogen (Badet & Croll, 2025; Sauters, 2025).



Gambar 2. Pola distribusi TRS pada 12 kromosom *G. boninense* berdasarkan jumlah lokus per kromosom (A), motif Maksimum TRS per kromosom (B), dan Indel Maksimum per kromosom (C)



Gambar 3. Circos plot distribusi TRS antar kromosom meliputi motif, jumlah Salinan (*copy number*), indel, dan jumlah lokus

KESIMPULAN

Secara keseluruhan, analisis TRS genom *G. boninense* strain G3 mengungkapkan struktur genom yang dinamis dan kaya akan elemen pengulangan (*repeat element*), dengan indikasi kuat bahwa sebagian elemen pengulangan memiliki potensi fungsional dan evolusi. Kombinasi elemen pengulangan yang stabil dan sangat variabel menunjukkan bahwa genom patogen mempertahankan keseimbangan antara konservasi dan fleksibilitas — suatu karakteristik yang dapat berkontribusi terhadap kemampuan adaptasi dan virulensi. Temuan ini sangat relevan untuk pengembangan penanda molekuler,

pemahaman struktur populasi, dan studi evolusi patogen tanaman penting ini

UCAPAN TERIMAKASIH

Terima kasih kepada Direktorat Penelitian dan Pengabdian kepada Masyarakat, Direktorat Jenderal Riset dan Pengembangan, Kementerian Pendidikan Tinggi, Sains, dan Teknologi Republik Indonesia tahun 2025

DAFTAR PUSTAKA/REFERENCES

Badet, T., & Croll, D. (2025). Phylogenomic signatures of repeat-induced point mutations across the fungal kingdom. *PLOS Biology*, 23(1), e3003433.

P. Wirawan, A. Widyawan

- <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.3003433>
- Benson, G. (1999). Tandem repeat finder: a program to analyze DNA sequence. *Nucleic Acid Res.* 27 (2), 573-580.
- Breton, F., Hasan, Y., Lubis, Z., & de Franqueville, H. (2006). Characterization of parameters for the development of an early screening test for basal stem rot tolerance in oil palm progenies. *J. Oil Palm Res.* 24-36.
- Corre, E., Gladieux, P., Ojeda, D. I., Debuchy, R., & Hood, M. E. (2025). Ancestral and recent bursts of transposition shaped the rust fungi genomes. *BMC Genomics*, 26, 11726. <https://doi.org/10.1186/s12864-025-11726-3>
- Durand-Gasselin, T., Asmady, H., Flori, A., Jacquemard, J. C., Hayun, Z., Breton, F., et al. (2005). Possible sources of genetic resistance in oil palm (*Elaeis guineensis* jacq.) to basal stem rot caused by *Ganoderma boninense*- prospects for future breeding. *Mycopathol* 159, 93–100. doi: 10.1007/s11046-004-4429-1
- Idris, A., Kushairi, A., Ismail, S., & Ariffin, D. (2004). Selection for partial resistance in oil palm progenies to *Ganoderma* basal stem rot. *J. Oil Palm Res.* 16, 12 – 18.
- Khoo YW & Chong KP (2023) *Ganoderma boninense*: general characteristics of pathogenicity and methods of control. *Front. Plant Sci.* 14:1156869. doi: 10.3389/fpls.2023.1156869
- Li, Q.; Zhang, T.; Li, L.; Bao, Z.; Tu, W.; Xiang, P.; Wu, Q.; Li, P.; Cao, M.; Huang, W. (2022) Comparative Mitogenomic Analysis Reveals Intraspecific, Interspecific Variations and Genetic Diversity of Medical Fungus *Ganoderma*. *J. Fungi*, 8, 781. <https://doi.org/10.3390/jof8080781>
- Lu J, Qin C, Huo S, Wang H, Norvienyeku J, Miao W and Liu W (2025) Characterization of *Ganoderma pseudoferreum* mitogenome revealed a remarkable evolution in genome size and composition of protein-coding genes. *Front. Plant Sci.* 16, 1532782. doi: 10.3389/fpls.2025.1532782
- Mercière, M., Boulord, R., Carasco-Lacombe, C., Klopp, C., Lee, Y. P., Tan, J. S., et al. (2017). About *Ganoderma boninense* in oil palm plantations of Sumatra and peninsular Malaysia: ancient population expansion, extensive gene flow and large scale dispersion ability. *Fungal Biol.* 121, 529–540. doi: 10.1016/j.funbio.2017.01.001
- Midot, F., S.Y.L. Lau, W.C. Wong, H.J. Tung, M.L. Yap, M.L. Lo, M.S. Jee, S.P. Dom, & L. Melling (2019) Genetic Diversity and Demographic History of *Ganoderma boninense* in Oil Palm Plantations of Sarawak, Malaysia Inferred from ITS Regions. *Microorganism* 7, 464, 1-17.
- Moncalvo, J. M. (2000). Systematics of *ganoderma*. Eds. J. Flood, P. D. Bridge & M. Holderness (Wallingford, UK: CABI Publishing), 23–45. doi: 10.1079/9780851993881.0023
- Naidu, Y., Siddiqui, Y., Rafii, M. Y., Saud, H. M., & Idris, A. S. (2017). Investigating the effect of white-rot hymenomycetes biodegradation on basal stem rot infected oil palm wood blocks: biochemical and anatomical characterization. *Ind. Crops Prod.* 108, 872–882. doi: 10.1016/j.indcrop.2017.08.064
- Paterson, R.R.M. (2019). *Ganoderma boninense* disease deduced from simulation modelling with large data sets of future Malaysian oil palm climate. *Phytoparasitica*, 47, 255–262.
- Pilotti, C. A., Killah, G., Rama, D., Gorea, E. A., & Mudge, A. M. (2021). A preliminary study to identify and

- distinguish southern tropical populations of *Ganoderma boninense* from oil palm via mating assays, sequence data, and microsatellite markers. *Mycologia*, 113, 574–585. doi: 10.1080/00275514.2020.18586r87
- Pilotti, C.A. (2005). Stem rots of oil palm caused by *Ganoderma boninense*: Pathogen biology and epidemiology. *Mycopathologia*, 159, 129–137.
- Purba, A., R. Hayati, L.A.P. Putri, D. Chalil, D. Afandi, I. Syahputra, & M. Basyuni. (2020). Genetic diversity and structure of *Ganoderma boninense* isolates from oil palm and other plantation crops. *Biodiversitas*, 21, 451 – 456.
- Razali, N.M., B.H. Cheah, & K. Nadarajah (2019). Transposable Elements Adaptive Role in Genome Plasticity, Pathogenicity and Evolution in Fungal Phytopathogens. *Int. J. Mol. Sci.*, 20, 3597; doi:10.3390/ijms20143597
- Rolph, H., Wijesekara, R., Lardner, R., Abdullah, F., Kirk, P. M., Holderness, M. (2000). Molecular variation in *Ganoderma* isolates from oil palm, coconut and betelnut. Eds. J. Flood, P. D. Bridge & M. Holderness Wallingford, UK: CABI Publishing, 205–221. doi: 10.1079/9780851993881.0205
- Sauters, T. J. C. (2025). Patterns and mechanisms of fungal genome plasticity. *Current Biology*, 35(4), R165–R176. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2024.12.034>
- Tisné, S., M. Denis, D. Cros, V. Pomiès, V. Riou. (2015). Mixed model approach for IBD-based QTL mapping in a complex oil palm pedigree. *BMC Genomics*, 16: 798.
- Tsushima, A. P. Gan, N. Kumakura, M. Narusaka, Y. Takano, Y. Narusaka, & K. Shirasu. (2019). Genomic Plasticity mediated by transposable elements in the plant pathogenic fungus *colletotrichum higginsianum*. *Genome Biol. Evol.*, 11(5),1487–1500. doi:10.1093/gbe/evz087
- Utomo, C., Z.A. Tanjung, R. Aditama, A.D.M. Pratomo, R.F.N. Buana, H.S.G. Putra, R. Tryono, & T. Liwang (2024) Whole genome sequencing of *Ganoderma boninense*, the causal agent of basal stem rot disease in oil palm, via combined short and long read sequencing. *Scie. Report* 14, 10520]
- Vanheule, A., Audenaert, K., & Van de Wiele, T. (2021). Transposable elements as drivers of fungal genome evolution and adaptation. *Fungal Biology Reviews*, 35, 1–15. <https://doi.org/10.1016/j.fbr.2020.11.001>
- Wening, S., Rahmadi, H. Y., Arif, M., Supena, N., Siregar, H. A., Prasetyo, A. E. (2016). “Construction of *Ganoderma* resistant oil palm planting material,” in 6th IOPRI-MPOB International Seminar: Current research and management of pests, *Ganoderma*, and pollination in oil palm for higher productivity, Medan, North Sumatera Indonesia. Indonesian Oil Palm Research Institute, 1–14.
- Wong, W. C., H. J. Tung, M.N. Fadhilah, F. Midot, S. Y. L. Lau, L. Melling, S. Astari, Đ. Hadziabdic, R. N. Trigiano, Y. K. Goh, & K. J. Goh, (2022) Evidence for high gene flow, nonrandom mating, and genetic bottlenecks of *Ganoderma boninense* infecting oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) plantations in Malaysia and Indonesia. *Mycologia*, 144 (6), 947 – 963.
- Wong, W.C., H. J. Tung, M. Nurul Fadhilah, F. Midot, S. Y. L. Lau, L. Melling, S. Astari, Đ. Hadziabdic, R. N. Trigiano, K. J. Goh & Y. K. Goh (2021) Genetic diversity and gene flow amongst

P. Wirawan, A. Widyawan

- admixed populations of *Ganoderma boninense*, causal agent of basal stem rot in African oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.) in Sarawak (Malaysia), Peninsular Malaysia, and Sumatra (Indonesia). *Mycologia*, 113 (5), 902-917
- Yuan, J., X. Zhang, J. Xiang, M. Wang, Y. Sun, C. Liu, S. Li, Y. Yu, Y. Gao, F. Liu, X. Zhang, J. Kong, G. Fan, C. Zhang, L. Feng & L. Fuhua (2021). Simple sequence repeats drive genome plasticity and promote adaptive evolution in penaeid shrimp. *Communication Biology* 4, 186, 1 – 14.
- Zhang, Y., Li, Z., Wang, Y., & Xu, J. (2023). Genome-wide analysis of simple sequence repeats reveals high polymorphism and evolutionary dynamics in fungal pathogens. *Frontiers in Microbiology*, 14, 1189042. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2023.1189042>
- Zhou, K. A. Aertsen, & C.W. Michiels (2013) The role of variable DNA tandem repeats in bacterial adaptation. *FEMS Microbiol. Rev.*, 38, 119–141