

**ISBN :979-99031-2-2**

Dr. Ir. Sabam Malau

***Biometrika Genetika  
dalam Pemuliaan  
Tanaman***

Penerbit :  
Universitas HKBP Nommensen  
Medan  
2005

# *Biometrika Genetika dalam Pemuliaan Tanaman*

---

Dr. Ir. Sabam Malau

*Dosen Tetap Program Studi Agronomi  
Fakultas Pertanian  
Universitas HKBP Nommensen  
Medan*

Penerbit :  
Universitas HKBP Nommensen  
Medan  
2005

## *Kupersembahkan untuk*

Anak-anakku tercinta :

*David Halomoan Malau* (♂)

dan

*Sola Gratia Malau* (♀)

yang menyatakan rasa bangganya bila buku ini diterbitkan, dan yang cemberut bahkan kadang menangis ketika mereka terpaksa dijauhkan ibunya dari sampingku ketika aku mengetik naskah buku ini,

Istriku tersayang :

*Ir. Maria Rumondang Sihotang, MSi*

yang telah memberikan semangat kepadaku untuk menyelesaikan buku ini,

Mantan promotorku yang kukagumi :

*Prof. Dr. Dr. (h.c.) G. Röbbelen*  
*(Georg-August University, Göttingen, Jerman)*

yang berujar kepadaku di kamar kerjaku di perkantoran dosen Universitas HKBP Nommensen (UHN) saat beliau berkunjung ke UHN tahun 1990 : *"Herr Malau, schreiben Sie Bücher!"* ("Pak Malau, tulislah buku!").

## *Kata Pengantar*

Buku ini berkembang dari bahan-bahan perkuliahan saya di Fakultas Pertanian Universitas HKBP Nommensen Medan. Buku ini sejak pertama terbit tahun 1994, telah mengalami tiga kali revisi, yakni tahun 1995 dan 1996. Dari mahasiswa saya memperoleh dorongan agar buku ini diterbitkan dengan jangkauan konsumen yang lebih luas.

Saya telah berusaha agar buku ini hanya memuat prinsip-prinsip dasar Biometrika Genetika. Dengan cara itu, buku ini dapat bermanfaat bagi banyak kalangan.

Seperti pepatah “tiada gading yang tidak retak”, buku ini mungkin mengandung kesalahan ketik yang sangat mengganggu. Semua ini adalah tanggungjawab saya. Saya sangat menghargai kritik membangun. Semoga pada edisi berikutnya buku ini dapat diterbitkan dengan isi dan tampilan yang lebih baik.

*Pro Deo et Patria*

Medan, September 2005

Penulis,

Dr. Ir. Sabam Malau

### *Kata Sambutan*

Salah satu tugas dosen yang termaktup dalam Tri Dharma Perguruan Tinggi adalah melakukan pendidikan. Proses pembelajaran dapat dilakukan dengan baik apabila tersedia bahan bacaan. Oleh karena itu, saya sangat menyambut dan menghargai upaya dari Sdr. *Dr. Ir. Sabam Malau* yang menulis buku *Biometrika Genetika dalam Pemuliaan Tanaman* ini. Saya percaya, dengan penyajian yang lebih sederhana dan sistematis, buku ini akan sangat bermanfaat bukan saja bagi mahasiswa tetapi juga bagi berbagai pihak yang sedang melakukan perbaikan genetik tanaman.

Saya berharap akan terbit buku-buku lainnya dari beliau di masa mendatang.

Medan, September 2005

Universitas HKBP Nommensen,



*Dr. Pasar M. Pasaribu*, Dipl. Trop.

*Sabam Malau : "Biometrika Genetika dalam Pemuliaan Tanaman"*

# *I. Pemuliaan Tanaman*

## *1.1. Dasar Pemikiran*

Keberhasilan usaha perbaikan sifat-sifat suatu tanaman ke arah yang sesuai dengan keinginan tergantung pada variabilitas genetik tanaman yang ada atau yang akan diciptakan serta strategi pencapaian tujuan yang telah ditetapkan. Penguasaan berbagai ilmu, khususnya genetika dan ilmu-ilmu lain yang berkaitan dengan tujuan program pemuliaan yang telah ditetapkan, adalah syarat-syarat utama bagi keberhasilan pencapaian tujuan. Karena seseorang tidak dapat menguasai berbagai cabang ilmu, maka kerja sama yang baik antara berbagai ilmuan dari berbagai cabang ilmu sangat diperlukan dan telah diterapkan oleh berbagai lembaga-lembaga penelitian pemuliaan tanaman.

## *1.2. Tujuan Topik*

Topik-topik dalam bab ini bertujuan agar pembaca :

1. Mengetahui berbagai keberhasilan dalam pemuliaan tanaman dalam mengatasi masalah kekurangan pangan
2. Mengetahui tujuan pemuliaan tanaman
3. Mengetahui strategi yang umumnya diterapkan dalam pemuliaan tanaman
4. Memahami keterkaitan Ilmu Pemuliaan Tanaman dengan ilmu-ilmu lainnya.

### ***1.3. Pemuliaan Tanaman dan Revolusi Hijau***

Penampilan tanaman tergantung pada sifat genetik tanaman dan lingkungan tumbuhnya. Pemunculan karakter tertentu, seperti produksi biji, tergantung pada konstitusi genetik tanaman dan lingkungannya. Apabila tanaman yang secara genetik mempunyai potensi untuk menghasilkan produksi tinggi, ditumbuhkan dalam lingkungan yang optimal, maka tanaman itu akan berproduksi maksimal. Tetapi, apabila tanaman tersebut ditumbuhkan pada lingkungan tumbuh yang tidak baik, maka tanaman itu akan berproduksi sangat rendah. Sebaliknya pada tanaman yang secara genetik mempunyai potensi produksi yang rendah. Tanaman seperti ini bila ditumbuhkan pada lingkungan yang paling optimal sekalipun, tanaman tersebut akan tetap hanya mampu berproduksi rendah, yaitu setinggi potensi genetiknya. Contoh di atas menunjukkan bahwa ada keterkaitan antara kemampuan genetik tanaman dengan lingkungan tumbuhnya dalam ekspresi suatu karakter.

Menurut berbagai ahli, keberhasilan Revolusi Hijau (*Green Revolution*) mengatasi kekurangan makanan dunia pada tahun 1960-an disebabkan oleh dua faktor. Faktor yang pertama adalah perbaikan lingkungan tumbuh melalui perbaikan teknologi bercocok tanam di tingkat petani. Hal ini dicapai melalui kegiatan transfer teknologi (penyuluhan). Dalam konteks ini, perbaikan teknologi tersebut juga mengandung arti adanya penggunaan produk-produk teknologi seperti pestisida, herbisida dan pupuk kimia buatan. Faktor yang kedua adalah penggunaan varietas unggul oleh petani. Melalui program- program penyuluhan, para petani

diusahakan menanam varietas-varietas unggul yang telah ada. Sejalan dengan itu, lembaga-lembaga penelitian berusaha mengakselerasi penelitiannya untuk menemukan varietas-varietas baru yang mempunyai kemampuan produksi yang lebih tinggi lagi. Disamping itu, para pemulia tanaman berusaha menemukan varietas-varietas baru yang mempunyai daya adaptasi yang luas, sehingga varietas ini dapat ditanam pada berbagai daerah dengan variasi iklim yang berbeda.

#### ***1.4. Tujuan Pemuliaan Tanaman***

Pemuliaan tanaman (*plant breeding*) bertujuan untuk mendapatkan suatu varietas yang mempunyai kuantitas dan atau kualitas produksi yang tinggi dan stabil pada lingkungan tumbuh tertentu (Franke dan FUNCHS 1984). Tujuan ini dicapai melalui berbagai aktivitas/proses pemuliaan yang memungkinkan terjadinya perbaikan genetis tanaman sesuai dengan tujuan pemuliaan. Perbaikan karakter tanaman meliputi perbaikan kualitas dan kuantitas karakter-karakter pertumbuhan dan produksi, yakni tinggi, umur tanaman, produksi per hektar, ketahanan terhadap hama dan penyakit dan sebagainya.

#### ***1.5. Dasar Strategi Pemuliaan Tanaman***

Untuk mencapai tujuan tersebut, ada 4 elemen dasar dari strategi yang harus dimiliki atau diterapkan para pemulia dalam aktivitas pemuliaan tanaman (Poehlman 1987) :



1. mengenal morfologi dari suatu karakter, dan mengenal respons fisiologi dan patologi dari spesies-spesies tanaman, dimana karakter tersebut penting untuk adaptasi, produksi dan kualitas tanaman itu,
2. merancang teknik-teknik evaluasi yang akan mengevaluasi potensi genetik untuk karakter tersebut pada galur,
3. menemukan sumber-sumber gen yang dibutuhkan pada program pemuliaan, dan
4. menemukan cara sedemikian rupa sehingga potensi genetik tersebut dikombinasikan ke dalam varietas baru yang dikombinasikan ke dalam varietas baru yang diperbaiki.

### ***1.6. Ilmu-ilmu yang Terkait dengan Pemuliaan Tanaman***

Pemulia tanaman (*plant breeder*) yang akan melakukan perbaikan tanaman secara genetik haruslah menguasai ilmu genetika. Itulah sebabnya, seorang pemulia tanaman sering juga disebut ahli genetika, tetapi tidak sebaliknya. Ahli genetika belum tentu ahli pemuliaan tanaman. Penguasaan terhadap ilmu genetika adalah syarat utama bagi seseorang yang ingin berkecimpung dalam pemuliaan tanaman.

Dalam proses pemuliaan, berbagai ilmu lain diterapkan secara terintegrasi dengan ilmu pemuliaan tanaman. Ilmu pemuliaan tanaman berkaitan erat dengan ilmu-ilmu lainnya. Misalnya, seorang pemulia tanaman ingin menemukan suatu varietas yang mempunyai daya tahan terhadap hama dan penyakit tanaman tertentu. Dalam hal ini, dia perlu mengetahui respons tanaman tersebut terhadap hama dan penyakit

tersebut. Disamping itu, pemulia tanaman itu perlu mengetahui perilaku hama dan penyakit tersebut. Oleh karena itu, dia tidak hanya perlu mengetahui perilaku atau sifat-sifat genetik tanaman tentang respons tanaman itu terhadap hama dan penyakit, tetapi juga mengetahui tentang hama dan penyakit tersebut. Keadaan ini disadari sepenuhnya oleh para pemulia tanaman. Inilah yang menyebabkan institusi-institusi pemuliaan tanaman di zaman moderen ini selalu dilengkapi dengan ahli-ahli dari berbagai disiplin ilmu. Melalui kerja sama tersebut, tujuan pemuliaan tanaman dapat direalisasikan dengan lebih cepat dan tepat.

Dalam proses penemuan varietas baru tersebut, perlu dilakukan evaluasi-evaluasi secara kualitatif dan kuantitatif. Penggunaan Rancangan Percobaan ataupun Statistika Terapan secara baik dan benar bukanlah suatu hal yang asing bagi pemulia tanaman. Dengan cara ini, nilai fenotipe dan nilai genotipe tanaman dapat dievaluasi secara ilmiah sehingga dapat pula dipertanggungjawabkan secara ilmiah.

### ***1.7. Rangkuman***

Keberhasilan Revolusi Hijau untuk menyediakan pangan bagi dunia, tidak terlepas dari peranan pemuliaan tanaman yang memberikan sumbangan berupa varietas-varietas yang lebih produktif dan mempunyai kuantitas dan atau kualitas produksi yang tinggi dan stabil pada lingkungan tumbuh tertentu. Tujuan ini dapat dicapai apabila dibarengi dengan suatu strategi berupa pengenalan terhadap respons tanaman, adanya sumber genetik, merancang teknik evaluasi, dan teknik penyatuan gen-gen yang dimaksud ke dalam suatu

varietas baru. Tergantung pada tujuan pemuliaan, kerjasama dengan ahli-ahli lain sering diperlukan.

## *II. Biometrika Genetika*

### *2.1. Dasar Pemikiran*

Sifat-sifat suatu individu dikendalikan dari kromosom yang mengandung informasi genetik individu tersebut. Berdasarkan informasi genetik itu dan interaksinya dengan lingkungan, sifat-sifat tanaman muncul dan dapat digolongkan dalam dua kelompok yaitu sifat-sifat kualitatif dan kuantitatif. Penggolongan ini didasarkan pada variasi penampilan sifat tersebut, apakah bersifat terputus (*discrete*) atau tidak terputus (*continuous*). Keduanya dikendalikan oleh gen atau allele-allele yang terdapat dalam lokus. Lokus adalah suatu tempat dalam kromosom. Ilmu yang mempelajari sifat-sifat yang dikendalikan secara genetik disebut ilmu genetika (*genetics*). Biometrika Genetika atau Genetika Kuantitatif adalah suatu cabang ilmu genetika yang mengkhususkan diri untuk mempelajari genetika dari karakter kuantitatif.

### *2.2. Tujuan Topik*

Topik ini bertujuan untuk :

1. Memperkenalkan secara ringkas mekanisme pewarisan sifat-sifat dari induk kepada anak.
2. Memperkenalkan kaitan antara sifat-sifat dengan kromosom, allele atau gen dan lokus.
3. Membicarakan pengertian ilmu genetika dan Biometrika Genetika atau Genetika Kuantitatif

4. Membahas keterkaitan antara genetika dan pemuliaan tanaman.

### 2.3. Gen dan Allel

Pada tumbuhan tingkat tinggi, setiap sel somatik (sel tubuh, *somatic cells*) memiliki sejumlah kromosom. Masing-masing kromosom mempunyai pasangan yang identik yaitu kromosom homolog (*homologous chromosomes*), dimana satu perangkat (*set*) kromosom berasal dari induk betina dan satu perangkat lainnya diperoleh dari induk jantan. Dua set kromosom pada sel somatik ini disebut diploid ( $2n$ ).

Ketika terjadi pembelahan sel secara meiosis pada pembentukan sel kelamin atau gamet (*gametogenesis*), gamet akan memiliki hanya setengah dari jumlah kromosom sel somatik. Sel yang hanya mempunyai satu perangkat ( $=1/2$  pasang) kromosom itu disebut haploid ( $n$ ). Pada penggabungan gamet (pembuahan) jumlah kromosom somatik ( $2n$ ) terbentuk kembali.

Sifat-sifat tanaman yang dapat diwariskan kepada turunannya (sifat-sifat genetik) dikendalikan oleh gen yang berada pada kromosom. Tempat dari gen dalam kromosom disebut lokus dari gen tersebut (dalam bahasa Inggris : *locus*, jamak : *loci*), dan lokus lawannya terletak pada kromosom homolognya. Dengan demikian, suatu gen terdapat dalam bentuk alternatif dalam arti penurunan sifat-sifat. Bentuk-bentuk alternatif ini disebut allel.

Allel (atau *allelomorph*) adalah satu dari sepasang atau suatu seri dari bentuk-bentuk dari suatu gen yang bersifat alternatif ketika terjadi penurunan sifat-sifat (*inheritance*)

karena allel-allel tersebut berada dalam lokus yang sama pada kromosom yang homolog. Allel homozigot dan heterozigot dari satu gen menempati lokus yang sama pada kromosom homolognya. Misalnya, suatu karakter dikendalikan oleh gen A dengan allel  $A_1$  dan  $A_2$ . Allel  $A_1$  berada pada satu kromosom, sedangkan allel  $A_2$  berada pada kromosom homolognya. Allel  $A_1$  dan  $A_2$  disebut berada pada lokus yang sama (disebut demikian meskipun kedua allel tersebut tersebar pada dua kromosom homolog).

## **2.4. Genetika**

### **2.4.1. Defenisi**

Perhatikanlah pertumbuhan suatu tanaman, misalnya, jagung, mulai dari perkecambahan sampai pertumbuhan selanjutnya. Pada fase-fase tertentu, tanaman itu akan menghasilkan daun, bunga jantan maupun bunga betina. Pada waktu bunga jantan telah matang, kotak serbuk sari akan pecah sehingga gamet jantan keluar dari kotak sari, dan dengan bantuan gaya gravitasi, serangga atau angin gamet jantan itu akan menyerbuki bunga betina yang ada pada tongkol jagung. Setelah melalui pembuahan (pembentukan zigot), bakal biji mulai berkembang, dan setelah beberapa puluh hari terbentuklah biji-biji jagung yang terdapat pada tongkol. Kalau kita lalu menanam biji-biji yang terbentuk tersebut, kita akan memperoleh kembali tanaman jagung. Dari jagung kita akan peroleh jagung. Demikianlah juga halnya pada tanaman lain. Kalau kita tanaman benih pepaya, kita akan peroleh tanaman pepaya. Dari tanaman ubi kayu kita peroleh tanaman ubi kayu.

Kita melihat bahwa tanaman tertentu akan mempertahankan spesiesnya secara turun temurun.

Tanaman anak mempunyai berbagai karakter yang berbeda, sama atau hampir sama dengan karakter orang tuanya, misalnya karakter berbunga, berbuah, tongkol dan tinggi yang tidak berbeda dengan tinggi orang tuanya, dan sebagainya. Secara umum, sifat-sifat dasar dari orang tua diwariskan kepada keturunannya. Tetapi, dalam banyak anak ditemukan kasus, bahwa setiap karakter dari anak berbeda dengan jelas dari karakter yang sama pada orang tuanya (Metzler 1987), artinya pada banyak anak setiap karakter anak menyimpang dari karakter orang tuanya.

Peristiwa pewarisan sifat-sifat genetik dari orang tua kepada keturunannya (anaknya) ini disebut hereditas (*heredity*). Ilmu pengetahuan mengenai hereditas disebut genetika (*genetics*).

Pertanyaan yang muncul dalam ilmu genetika (Metzler 1987) adalah :

1. Apakah yang menjadi penyebab munculnya karakter yang sama pada anak, dan apa yang menyebabkan munculnya karakter yang berbeda (menyimpang) pada anak?
2. Apakah bahan yang diwariskan itu berupa zat kimia, kalau ya, zat kimia apa?
3. Bagaimana cara atau mekanismenya sehingga bahan genetik seperti itu mengandung informasi yang lengkap untuk pertumbuhan, perkembangan dan mempertahankan eksistensi suatu organisme (spesies)?

4. Bagaimana bahan genetik tersebut mempengaruhi pembentukan suatu karakter ?

#### 2.4.2. Genetika dan Pemuliaan Tanaman

Variasi hereditas (*heredity variation*) adalah variasi-variasi dalam aspek ukuran (*size*), bentuk (*shape*), warna, bentuk (*form*) atau perkembangan dari suatu populasi campuran secara genetik sebagai suatu hasil dari penyebab-penyebab yang bersifat menurun (*heritable*) dan dapat diwariskan (*transmitted*) kepada turunannya (anaknya) (Poehlman 1987). Tugas dari para pemulia tanaman adalah mengidentifikasi variasi hereditaris yang berguna bagi perbaikan tanaman dan mengkonsentrasikan gen-gen untuk karakter-karakter tersebut dalam suatu varietas. Dengan demikian, variasi hereditaris ini penting bagi para pemulia tanaman; tanpa itu tidak mungkin dibuat suatu perbaikan yang bersifat dapat diwariskan.

Pada berbagai karakter tanaman, variasi adalah bersifat terputus (*discrete*), gampang diidentifikasi walaupun dalam lingkungan yang bervariasi, dan gampang diwariskan (Poehlman 1987). Karakter-karakter seperti ini adalah karakter kualitatif (*qualitative characters*). Karakter kualitatif adalah karakter yang dikendalikan oleh monogen (Franke dan Fuchs 1984). Yang termasuk karakter kualitatif adalah resisten *vs* tidak resisten; pertumbuhan normal *vs* pertumbuhan tidak normal; atau karakter tersebut ada *vs* tidak ada.

Karakter tanaman lainnya yang mudah dimodifikasi oleh lingkungan diekspresikan dalam suatu variasi yang kontinu (*continuous variation*). Karakter-karakter seperti ini



mempunyai suatu inheritans (*inheritance*) yang kompleks dan disebut sebagai karakter kuantitatif (*quantitative characters*). Karakter kuantitatif adalah karakter yang dikendalikan oleh banyak gen (*polygene*). Kebanyakan karakter kuantitatif adalah karakter yang mempunyai nilai ekonomis, yakni produksi, kandungan kimia tanaman, dan banyak karakter fisiologis lainnya.

### **2.4.3. Biometrika Genetika**

Biometrika Genetika atau Genetika kuantitatif mempelajari kekayaan genetik dari suatu populasi mengenai karakter-karakter kuantitatifnya, dan mempelajari penurunan sifat-sifat kuantitatif dari orang tua pada anaknya. Dengan demikian, perhatian dalam genetika kuantitatif adalah inheritans sifat-sifat yang menunjukkan suatu variasi yang kontinu. Pada genetika kuantitatif, berbagai pendekatan dapat dibuat. Salah satu pendekatan yang sering dibuat adalah pemilahan nilai-nilai fenotipe dari suatu karakter kuantitatif menjadi komponen-komponen yang mempunyai arti (Mayo 1987).

## **2.5. Rangkuman**

Di dalam kromosom terdapat gen atau allel sebagai satuan informasi genetik yang mengendalikan sifat-sifat suatu individu. Sifat-sifat kualitatif biasanya dikendalikan oleh 1 (satu) atau beberapa gen, sedang kan sifat-sifat kuantitatif dikendalikan banyak gen (polygen). Genetika adalah suatu

cabang ilmu yang membicarakan tentang peristiwa pewarisan sifat-sifat. Biometrika Genetika atau Genetika Kuantitatif mempelajari hereditas dari sifat-sifat kuantitatif.

### *III. Hukum Mendel*

#### *3.1. Dasar Pemikiran*

Mendel adalah seorang ilmuwan yang pertama sekali meletakkan dasar-dasar penelitian genetika moderen. Ia (yang pekerjaan utamanya adalah sebagai pastor) berhasil membuat suatu teknik penelitian yang mengungkapkan pemahaman secara kuantitatif tentang pewarisan sifat-sifat. Publikasi hasil percobaannya lama terpendam di perpustakaan, tetapi menjadi perhatian dunia setelah tiga orang ilmuwan bernama C. Correns (ahli botani berkebangsaan Jerman), E. von Tschermak (ahli Botani Austria) dan H. de Vries (ahli Botani Belanda) menemukan kembali publikasi Mendel tersebut pada awal abad ke-20 (lihat Jahn, Löther dan Senglaub 1985). Kehebatan dari hasil penelitian Mendel khususnya adalah pembuktian tentang adanya segregasi gen dan hukum-hukum segregasi gen, dan rekombinasi.

Pembuktian-pembuktian yang dilakukan oleh berbagai ahli lain umumnya menunjukkan kebenaran teori-teori atau hukum-hukum Mendel. Setelah itu, kegairahan baru muncul dalam penelitian-penelitian biologi umumnya, dan genetika khususnya. Bagi pemuliaan tanaman, Hukum-hukum Mendel membuat pemuliaan tanaman tidak lagi hanya sebagai suatu seni (*art*) tetapi lebih-lebih telah menjadi suatu ilmu (*science*) (Lihat Poehlman1987).

### 3.2. Tujuan Topik

Tujuan topik dalam bab ini adalah :

1. Mengenal selintas percobaan Mendel dan percobaan-percobaan lainnya yang mendukung Hukum-hukum Mendel.
2. Memahami Hukum-hukum Mendel, yaitu Hukum Uniformitas Mendel atau Hukum Resiprok Mendel, Hukum Segregasi Mendel, dan Hukum Rekombinasi Mendel.

### 3.3. Percobaan Mendel

Mendel (1866) melakukan persilangan dengan menggunakan tanaman kacang kapri. Karakter (fenotipe) kacang kapri yang dipilih adalah karakter yang mudah dikenal, misalnya biji berwarna kuning atau hijau, bunga berwarna merah atau putih. Tanaman-tanaman dengan masing-masing karakter yang berbeda disilangkan, dan biji hasil persilangan lalu ditanam. Fenotipe dari generasi ini diamati dan dihitung. Hasil penelitiannya dipublikasikan tahun 1866 dengan judul "Versuche Über Pflanzenhybriden". Akan tetapi, baru setelah tahun 1900-an, penelitian Mendel ini diperhatikan orang.

Salah satu karakter tanaman kacang kapri yang digunakan Mendel dalam penelitiannya adalah bentuk biji, yaitu bulat dan berkerut. Tanaman yang digunakan adalah tanaman yang telah mengalami penyerbukan sendiri beberapa generasi, sehingga tanaman tersebut telah menjadi homozygot (galur murni, *pure lines*) dalam karakter yang dimaksud.

Tanaman tersebut yang memiliki karakter biji bulat disilangi oleh tanaman lain (juga galur murni) yang memiliki karakter berbiji berkerut. Andaikan genotipe tanaman berbiji bulat diberi simbol AA, dan tanaman berbiji berkerut aa, maka F<sub>1</sub> (Aa) adalah tanaman berbiji bulat (lihat Bagan 3.1 dan Tabel 3.1). Bila tanaman F<sub>1</sub> disilangkan dengan F<sub>1</sub>, akan diperoleh tanaman yang berbiji bulat dan berbiji berkerut dengan perbandingan 3 : 1.

Induk	: Genotipe	AA	x	aa
	Gamet	A	x	a
	Fenotipe	biji bulat		biji berkerut
F <sub>1</sub>	: Genotipe	Aa		
	Fenotipe	biji bulat		
F <sub>1</sub> x F <sub>1</sub>	: Genotipe	Aa	x	Aa
	Gamet	A dan a		A dan a
	Genotipe F <sub>2</sub>	AA, Aa, Aa dan aa		
		(lihat papan catur Punnet)		
		= 1 AA + 2 Aa + 1 aa		
	Fenotipe F <sub>2</sub>	3 berbiji bulat : 1 berbiji berkerut		

Bagan 3.1. Persilangan Genotipe AA dengan aa, serta antar F<sub>1</sub>

Tabel 3.1. Persilangan Antara F<sub>1</sub> (Aa)

		Genotipe Jantan Aa	
	Gamet	A	a
Genotipe Betina Aa	A	AA	Aa
	a	Aa	aa

Perbandingan yang sama pada F<sub>2</sub> diperoleh oleh Mendel pada karakter warna biji (hijau dan kuning). Hasil yang sama diperoleh juga oleh berbagai ahli lainnya (lihat Tabel 3.2)

Tabel 3.2. Perbandingan tanaman yang mempunyai biji berwarna kuning dengan hijau pada generasi F<sub>2</sub> yang dilaporkan berbagai ahli berdasarkan percobaannya (Mendel, 1866, dan ahli-ahli lainnya yang dikutip dari Metzler 1987; keterangan, lihat teks)

Peneliti (tahun publikasi)	Jumlah tanaman pada generasi F <sub>2</sub> dengan warna biji		Perbandingan Tanaman (k : h)
	Kuning (k)	Hijau (h)	
Mndel (1866)	6.022	2.001	3,01 : 1
Correns (1900)	1.394	453	3,077 : 1
Tschermak (1900)	3.580	1.190	3,008 : 1
Hurst (1904)	1.310	445	2,944 : 1
Bateson (1905)	11.903	3.903	3,049 : 1
Lock (1905)	1.438	514	2,797 : 1
Darbishire (1905)	109.060	36.186	3,013 : 1
Winge (1924)	19.195	6.553	2,929 : 1
Jumlah	153.902	51.245	3,003 : 1

### 3.4. Hukum-hukum Mendel

Berdasarkan penelitiannya, Mendel (1866) membuat 3 hukum, yang kemudian terkenal sebagai Hukum-hukum Mendel, yaitu :

## 1. *Hukum Uniformitas Mendel (= Hukum Resiprok Mendel)*

Bila dua individu dari suatu spesies yang berbeda dalam satu karakter, dimana kedua induk tersebut adalah galur murni, maka individu-individu dari generasi  $F_1$  akan menunjukkan fenotipe yang sama dalam hal karakter yang dimaksud. Hukum ini disebut Hukum Uniformitas. Misalnya induk betina AA disilangkan dengan induk jantan aa, maka keturunannya ( $F_1$ ) mempunyai genotipe Aa. Bila disilangkan banyak tanaman, maka semua individu Aa akan mempunyai fenotipe yang sama.

Apabila dilakukan persilangan resiprok (posisi kedua orang tua diganti, artinya induk betina menjadi induk jantan, dan induk jantan menjadi induk betina), maka generasi  $F_1$  juga menunjukkan keseragaman dalam fenotipe dari karakter yang dimaksud. Dengan mengambil contoh di atas, aa dijadikan induk betina, dan AA sebagai induk janta. Keturunannya ( $F_1$ ) akan tetap bergenotipe Aa. Itulah sebabnya, hukum Uniformitas juga disebut *Hukum Resiprok*.

## 2. *Hukum Segregasi Mendel*

Jika  $F_1$  tersebut disilangkan sesamanya, karakter yang dimaksud akan mengalami segregasi pada generasi  $F_2$  dengan perbandingan genotipe 1 : 2 : 1, dan perbandingan fenotipe 3 : 1. Contohnya, andaikan  $F_1$  adalah Aa, maka hasil persilangannya adalah  $F_2$  dengan genotipe 1 AA + 2Aa + 1 aa. Bila hubungan gen adalah dominans (*dominance*), artinya A dominan terhadap a, maka fenotipe



dari genotipe AA sama dengan fenotipe dari genotipe Aa. Dengan demikian, perbandingan fenotipe adalah 3 : 1.

### 3. *Hukum Kombinasi Baru Mendel*

Pewarisan setiap gen kepada keturunannya dilakukan secara bebas dan dapat membentuk suatu kombinasi baru (*new combination*) pada pembentukan zygot.

#### 3.5. *Rangkuman*

Hukum-hukum Mendel yang ditemukan Mendel (1866) telah terbukti benar oleh peneliti-peneliti lainnya. Ada 3 Hukum Mendel. Hukum Mendel yang pertama adalah Hukum Uniformitas Mendel atau Hukum Resiprok Mendel. Hukum ini menyatakan bahwa apabila tanaman-tanaman dengan genotipe homozygot dominan (AA) dikawinkan dengan tanaman-tanaman homozygot lainnya yang resesif (aa), maka semua turunannya (F<sub>1</sub>) mempunyai genotipe (Aa) yang sama fenotipenya (*uniform*). Keuniforman ini tetap diperoleh meskipun posisi kedua orang tua dipertukarkan, artinya induk jantan menjadi induk betina, induk betina menjadi induk jantan. Hukum Mendel yang kedua adalah Hukum Segregasi Mendel. Hukum ini menyatakan bahwa apabila F<sub>1</sub> disilangkan dengan F<sub>1</sub> dari persilangan-persilangan sebelumnya, keturunannya akan mempunyai genotipe AA, Aa dan aa dengan perbandingan 1 : 2 : 1, dan fenotipenya berbanding 3 : 1, dimana fenotipe AA sama dengan fenotipe aa. Hukum Mendel

yang ketiga adalah Hukum Kombinasi Baru Mendel. Hukum ini menyatakan bahwa pewarisan setiap gen kepada keturunannya dilakukan secara bebas dan dapat membentuk suatu kombinasi baru pada pembentukan zygot.

## *IV. Hukum Hardy-Weinberg*

### *4.1. Dasar Pemikiran*

Pada akhir fase gametogenesis pada suatu tanaman diploid, terbentuk gamet-gamet yang masing-masing mengandung  $\frac{1}{2}$  pasang kromosom ( $n$ ). Pembuahan akibat penyerbukan silang yang terjadi dalam suatu populasi akan dapat menciptakan rekombinasi baru atau terbentuknya genotipe-genotipe baru yang memiliki kromosom diploid ( $2n$ ). Dalam populasi tersebut, masing-masing gen dan genotipe mempunyai frekuensi tertentu. Yang diturunkan oleh suatu genotipe kepada turunannya bukanlah genotipe tetapi gamet. Hubungan antara frekuensi allel ( $g$ ) dan genotipe suatu populasi dengan frekuensi allel dan genotipe anaknya, dan generasi selanjutnya perlu dipahami. Hal ini ada kaitannya dengan seleksi alam atau seleksi buatan untuk tujuan tertentu.

Yang mengendalikan sifat-sifat kuantitatif adalah polygen, dimana gen-gen ini dapat berlokasi dalam satu lokus atau beberapa lokus. Oleh karena itu, dalam topik ini akan dipelajari hubungan tersebut pada satu lokus dengan 2 allel, satu lokus dengan allel jamak, dan dua atau lebih lokus.

### *4.2. Tujuan Topik*

Topik ini bertujuan untuk :

1. Memperkenalkan Hukum Hardy-Weinberg, baik untuk satu lokus dengan dua allel, satu lokus dengan banyak allel, maupun untuk dua atau lebih lokus.

2. Mempelajari faktor-faktor yang dapat mengganggu keseimbangan Hardy-Weinberg.
3. Membuat suatu contoh yang mengganggu keseimbangan Hardy-Weinberg

### 4.3. Hukum Hardy-Weinberg

Untuk menjelaskan Hukum Hardy-Weinberg, kita mengasumsikan bahwa suatu fenotipe tanaman diploid ditentukan oleh gen yang berada pada satu lokus A dengan dua alel yang berbeda pada lokus tersebut,  $A_1$  dan  $A_2$ . Dengan demikian, genotipe yang dapat dibentuk adalah kombinasi dari alel-alel tersebut, yaitu  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$ . Pada waktu terjadi pembelahan sel meiosis, yaitu waktu pembentukan gamet (*gametogenesis*), setiap genotipe tersebut akan menghasilkan gamet yang haploid. Misalnya, tanaman  $A_1A_2$  akan menghasilkan gamet haploid yang memiliki alel  $A_1$  dan gamet haploid yang memiliki kandungan alel  $A_2$ .

Selanjutnya, misalkan kita mempunyai satu populasi tanaman diploid yang menyerbuk silang. Dalam populasi itu terdapat 100 tanaman yang terdiri atas 20 tanaman genotipe  $A_1A_1$ , 50 tanaman genotipe  $A_1A_2$  dan 30 tanaman genotipe  $A_2A_2$ . Dengan demikian dapat dihitung :

- (1) frekuensi genotipe  $A_1A_1$ , yakni  $20/100 = 0,20$
- (2) frekuensi genotipe  $A_1A_2$ , yakni  $50/100 = 0,50$
- (3) frekuensi genotipe  $A_2A_2$ , yakni  $30/100 = 0,30$

Bila terjadi pembungaan atau pembentukan gamet, setiap tanaman akan menghasilkan gamet-gamet yang mengandung

gen-gen (allel-allel). Gen-gen yang dikandung gamet tersebut tergantung pada konstitusi genetik tanamannya. Maka :

- (1) genotipe  $A_1A_1$  akan menghasilkan gamet-gamet yang mempunyai allel  $A_1$  dan  $A_1$ , atau sama dengan  $2 A_1$ ,
- (2) genotipe  $A_1A_2$  akan menghasilkan gamet-gamet yang memiliki allel  $A_1$  dan  $A_2$ ,
- (3) genotipe  $A_2A_2$  akan menghasilkan gamet-gamet yang mengandung allel  $A_2$  dan  $A_2$ , atau sama dengan  $2 A_2$ .

Dengan demikian,

- (1) genotipe  $A_1A_1$  dalam populasi akan menghasilkan sebanyak 20 tanaman  $\times 2 A_1 = 40$  allel  $A_1$ .
- (2) genotipe  $A_1A_2$  dalam populasi akan menghasilkan sebanyak 50 tanaman  $\times A_1 = 50$  allel  $A_1$ , dan 50 tanaman  $\times A_2 = 50$  allel  $A_2$ .
- (3) genotipe  $A_2A_2$  dalam populasi akan menghasilkan sebanyak 30 tanaman  $\times 2 A_2 = 60$  allel  $A_2$ .

Secara keseluruhan, populasi akan menghasilkan 200 gamet yang terdiri atas 90  $A_1$  dan 110  $A_2$ . Frekuensi relatif allel dapat dihitung sebagai perbandingan antara jumlah gamet yang mengandung allel tertentu dengan jumlah keseluruhan gamet dalam populasi. Dengan demikian, frekuensi allel  $A_1 = (40 + 50)/200 = 0,45$  dan frekuensi allel  $A_2 = (50 + 60)/200 = 0,55$ . Frekuensi setiap allel dari setiap genotipe juga dapat dihitung sebagai berikut :

- (1) untuk genotipe  $A_1A_1$ , frekuensi allel  $A_1 = 40/200 = 0,20$
- (2) untuk genotipe  $A_1A_2$ , frekuensi allel  $A_1 = 50/200 = 0,25$  dan frekuensi allel  $A_2 = 50/200 = 0,25$
- (3) untuk genotipe  $A_2A_2$ , frekuensi allel  $A_2 = 60/200 = 0,30$

Angka-angka tersebut di atas lalu kita masukan dalam Tabel 4.1

Tabel 4.1. Jumlah dan Frekuensi Genotipe dan Frekuensi Allel dalam Suatu Simulasi Populasi Tanaman Diploid Menyerbuk Silang

		Genotipe			
		$A_1A_1$	$A_1A_2$	$A_2A_1$	Jumlah
Jumlah genotipe		20	50	30	
Frekuensi genotipe		0,20	0,50	0,50	
Allel yang dihasilkan oleh genotipe		2 $A_1$	$A_1$ dan $A_2$	2 $A_2$	
Jumlah allel	$A_1$	2 x 20	50	0	
	$A_2$	0	50	2 x 30	
Frekuensi allel	$A_1$	2 x 0,10	0,25	0	0,45
	$A_2$	0	0,25	2 x 0,15	0,55

Ketika terjadi pembungaan, kita biarkan tanaman tersebut menyerbuk silang secara acak. Penyerbukan silang secara acak (*panmixia* = *panmictic* = panmiktik) artinya setiap individu dalam populasi mempunyai kesempatan yang sama untuk menyerbuki setiap tanaman dalam populasi. Dengan persyaratan itu, kita ingin mengetahui berapa frekuensi genotipe dan fenotipe allele dari populasi anak (*progeny*) dari populasi di atas (induk = *parents*).

Dalam penyerbukan panmiktik tersebut, semua genotipe akan menyerbuki diri sendiri dan genotipe lainnya. Bila ada 3 genotipe induk, maka jumlah persilangan antar genotipe ada  $3^2 = 9$ . Pada populasi diatas, terdapat persilangan sebanyak 9, yaitu  $A_1A_1 \times A_1A_1$ ,  $A_1A_1 \times A_1A_2$ ,  $A_1A_1 \times A_2A_2$ ,  $A_1A_2 \times A_1A_1$ ,  $A_1A_2 \times A_1A_2$ ,  $A_1A_2 \times A_2A_2$ ,  $A_2A_2 \times A_1A_1$ ,  $A_2A_2 \times A_1A_2$ ,  $A_2A_2 \times A_2A_2$ . Karena pada dasarnya gamet dari tanamanlah yang melakukan penyerbukan, maka konstitusi genetik (genotipe) zygot (tanaman) hasil persilangan antar gamet tergantung pada allele-allele yang dikandung oleh setiap gamet. Frekuensi setiap genotipe yang terbentuk sama dengan hasil perkalian dari frekuensi-frekuensi gamet yang membentuknya. Oleh karena itu, persilangan, misalnya antara  $A_1A_1$  (induk betina) dengan  $A_1A_2$  (induk jantan) akan menghasilkan  $(0,20 A_1 \times 0,25 A_1) = 0,050 A_1A_1$  dan  $(0,20 A_1 \times 0,25 A_2) = 0,050 A_1A_2$ . Pada Tabel 4.2 dicantumkan frekuensi genotipe yang terbentuk.

Tabel 4.2. Frekuensi Penyerbukan Acak, Genotipe dan Frekuensi Genotipe

Genotipe			A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>		A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>		A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	
	Allel	Frekuensi	A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub>
			0,10	0,10	0,25	0,25	0,15	0,15
A <sub>1</sub> A <sub>1</sub>	A <sub>1</sub>	0,10	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,01	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,01	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015
	A <sub>1</sub>	0,10	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,01	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,01	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015
A <sub>1</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>1</sub>	0,25	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>1</sub> 0,0625	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,0625	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,0375	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,0375
	A <sub>2</sub>	0,25	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,025	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,0625	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0625	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0375	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0375
A <sub>2</sub> A <sub>2</sub>	A <sub>2</sub>	0,15	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,0375	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0375	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0225	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0225
	A <sub>2</sub>	0,15	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,015	A <sub>1</sub> A <sub>2</sub> 0,0375	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0375	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0225	A <sub>2</sub> A <sub>2</sub> 0,0225

Dari Tabel 4.2. dapat dihitung frekuensi dari setiap genotipe dalam populasi :

(1) frekuensi genotipe A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>

$$\begin{aligned}
 &= 0,01 + 0,01 + 0,025 + 0,01 + 0,01 + 0,025 + 0,025 + 0,025 \\
 &+ 0,0625 \\
 &= 0,2025
 \end{aligned}$$

(2) frekuensi genotipe A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>

$$\begin{aligned}
 &= 0,025 + 0,015 + 0,015 + 0,025 + 0,015 + 0,015 + 0,0625 + \\
 &0,0375 + 0,0375 + 0,025 + 0,025 + 0,0625 + 0,015 + 0,015 \\
 &+ 0,0375 + 0,015 + 0,015 + 0,0375
 \end{aligned}$$



$$= 0,4950$$

(3) frekuensi genotipe  $A_2A_2$

$$\begin{aligned} &= 0,0625 + 0,0375 + 0,0375 + 0,0375 + 0,0225 + 0,0225 + \\ &\quad 0,0375 + 0,0225 + 0,0225 \\ &= 0,3025 \end{aligned}$$

Frekuensi allel  $A_1$

$$\begin{aligned} &= 0,2025 + (0,4950/2) \\ &= 0,45 \end{aligned}$$

Frekuensi allel  $A_2$

$$\begin{aligned} &= 0,3025 + (0,4950/2) \\ &= 0,55 \end{aligned}$$

Kita melihat bahwa frekuensi allel  $A_1$  induk sama dengan frekuensi allel  $A_1$  anak, dan frekuensi allel  $A_2$  induk sama dengan frekuensi allel  $A_2$  anak. Frekuensi keseluruhan Genotipe anak ( $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$ ) =  $0,2025 + 0,4950 + 0,3025 = 1$ .

Sekarang kita bandingkan frekuensi genotipe anak terhadap induk. Terlihat bahwa frekuensi masing-masing genotipe induk tidak sama dengan anak. Dalam keadaan seperti ini, populasi induk disebut *tidak berada dalam keseimbangan genetik*.

Bagaimana kalau populasi anak tersebut dibiarkan menyerbuk silang secara acak? Bila kita hitung frekuensi

genotipe dan frekuensi allel pada generasi ke-3 (generasi setelah generasi anak di atas), akan kita temukan :

- (1) frekuensi genotipe  $A_1A_1 = 0,2025$
- (2) frekuensi genotipe  $A_1A_2 = 0,4950$
- (3) frekuensi allel  $A_1 = 0,45$
- (4) frekuensi allel  $A_2 = 0,55$

Dengan kata lain, frekuensi- frekuensi allel adalah konstan (tidak berubah). Dalam keadaan yang demikian populasi tersebut (yakni populasi anak dan turunannya) berada dalam keseimbangan genetik (*genetic equilibrium*). Dalam keadaan keseimbangan genetik, baik frekuensi-frekuensi genotipe maupun frekuensi-frekuensi allel adalah konstan dari generasi ke generasi.

Prinsip ini pertama sekali secara terpisah diungkapkan oleh seorang ahli matematika berkebangsaan Inggris bernama G. H. Hardy pada tahun 1908, dan seorang ahli genetika manusia berkebangsaan Jerman bernama W. R. Weinberg tahun 1908 (lihat Jahn, Löther dan Senglaub 1985). Prinsip ini kemudian terkenal sebagai Hukum Hardy-Weinberg. Populasi yang memenuhi hukum Hardy-Weinberg disebut dalam keseimbangan Hardy-Weinberg. Aspek selanjutnya dari Hukum Hardy-Weinberg adalah :

- (1) Suatu populasi terisolasi yang berpenyerbukan silang secara acak akan mencapai keseimbangan frekuensi genotipe (*genetic equilibrium*) pada satu lokus autosomal setelah satu generasi, apabila pada populasi

tersebut tidak ada mutasi, tidak ada seleksi, dan tidak ada migrasi

- (2) Frekuensi genotipe pada anak (*progeny*) hanya tergantung pada frekuensi-frekuensi gen pada induk (*parents*).

Keseimbangan genetik sesuai dengan hukum Hardy-Weinberg dapat dipertahankan apabila terjadi persilangan acak. Persilangan acak dapat dibuat apabila populasi tanaman cukup besar (populasi dengan 100 tanaman belumlah cukup besar; pada contoh di atas digunakan 100 tanaman hanya untuk memudahkan pengertian dan perhitungan). Faktor-faktor yang dapat mengganggu keseimbangan genetik tersebut adalah mutasi allele  $A_1$  dan  $A_2$ , migrasi allele asing (misalnya  $A_1$ ) ke dalam populasi, ataupun migrasi allele  $A_1$  atau  $A_2$  ke luar populasi.

#### ***4.4. Satu Lokus dengan Allel Jamak***

Komponen genetik dari nilai fenotipe dari suatu karakter kuantitatif tertentu dikendalikan oleh banyak gen. Gen-gen tersebut bisa saja merupakan kelompok dari gen-gen jamak (*multiple genes*) pada lokus yang berbeda atau gen-gen jamak dalam satu lokus (Poehlman 1987). Pada, misalnya populasi alamiah terdapat allele jamak, sebagaimana yang telah sering ditunjukkan pada banyak spesies melalui metode elektroforesis isoenzym (*electrophoresis of isoenzymes*) (Wricke dan Weber 1987). Yang dimaksud dengan allele jamak

adalah eksistensi dari lebih dari dua allel untuk suatu karakter tertentu (Allard 1960, Mayo 1987).

Mari kita bicarakan pertama-tama kasus dimana satu lokus dengan allel jamak mengendalikan karakter kuantitatif tertentu. Misalkan ada 3 allel ( $A_1, A_2, A_3$ ) pada satu lokus. Kombinasi diploid yang dapat dibentuk dari ketiga allel tersebut ada 6 ( $A_1A_1, A_1A_2, A_1A_3, A_2A_2, A_2A_3, A_3A_3$ ). Dengan allel sejumlah  $k$ , terdapat sebanyak  $[k(k+1)/2]$  kombinasi diploid, dengan sebanyak  $k$  genotipe homozygot dan sebanyak  $[k(k-1)/2]$  genotipe heterozygot (Wricke dan Weber 1987). Jika frekuensi setiap allel adalah sama, yaitu  $1/k$ , maka proporsi genotipe yang heterozygot akan mencapai maksimum yaitu  $(k-1)/k$ .

Prinsip-prinsip yang terdapat pada kasus dua allel pada satu lokus dapat dengan mudah diterapkan pada kasus banyak allel pada satu lokus (Falconer 1985). Caranya adalah dengan membuat kombinasi satu allel dengan "allel"  $y$ . Artinya, allel sebanyak  $k-1$  dikelompokkan menjadi satu kelompok dan kelompok ini diperlakukan seperti satu allel saja. Selanjutnya, satu allel yang lain dikombinasikan dengan  $(k-1)$  allel. Demikian seterusnya, sehingga prinsip-prinsip Satu-Lokus-Dua-Allel dapat diterapkan pada allel jamak. Oleh karena itu, sesuai dengan Hukum Hardy-Weinberg pada kasus dua allel dalam satu lokus, keseimbangan (equilibrium) pada allel jamak dicapai setelah satu generasi penyerbukan acak (lihat model Satu-Lokus pada bagian 4.3). Berapapun jumlah allel dalam satu lokus, frekuensi-frekuensi genotipenya akan mencapai keseimbangan setelah satu generasi penyerbukan acak. Kesimpulan ini sangat penting mengingat karakter kuantitatif dikendalikan oleh allel jamak.

Jika frekuensi-frekuensi allel-allel  $B_i$  ( $i = 1, \dots, k$ ) adalah  $p_i$  ( $i = 1, \dots, k$ ), maka frekuensi-frekuensi genotipe dapat ditentukan dari frekuensi-frekuensi allel dengan cara yang sama seperti pada model Satu-Lokus-Dua Allel, yaitu dengan rumus berikut (Wricke dan Weber 1986) :

$$\left(\sum_{i=1}^k p_i B_i\right)^2 = p_1^2 B_1^2 B_1 + p_2^2 B_2^2 B_2 + \dots + p_k^2 B_k^2 B_k + 2p_1 p_2 B_1 B_2 + \dots + 2p_{k-1} p_k B_{k-1} B_k$$

#### 4.5. Dua atau Lebih Lokus

Pada dua lokus keseimbangan tidak dapat dicapai setelah satu generasi penyerbukan acak (Falconer 1985, Wricke dan Weber 1986). Andaikan ada dua lokus A dan B. Masing-masing lokus mempunyai 2 allel, lokus A memiliki allel  $A_1$  dan  $A_2$ , lokus B mempunyai allel  $B_1$  dan  $B_2$ . Dari keempat allel tersebut dapat dibentuk 4 bentuk gamet, yaitu  $A_1 B_1$ ,  $A_1 B_2$ ,  $A_2 B_1$  dan  $A_2 B_2$ . Genotipe yang dapat dibentuk dari keempat gamet tersebut ada sebanyak 9, anatar lain  $A_1 A_2 B_1 B_2$ . Sekarang katakanlah frekuensi masing-masing allel adalah  $P_A$  untuk  $A_1$ ,  $q_A$  untuk  $A_2$ ,  $p_B$  untuk  $B_1$  dan  $q_B$  untuk  $B_2$ , dengan ketentuan  $p_A + q_A = 1$ , dan  $p_B + q_B = 1$ . Frekuensi untuk masing-masing gamet adalah  $p_{A_1 B_1}$  untuk  $A_1 B_1$ ,  $p_{A_1 B_2}$  untuk  $A_1 B_2$ ,  $p_{A_2 B_1}$  untuk  $A_2 B_1$ , dan  $p_{A_2 B_2}$  untuk  $A_2 B_2$ .

Untuk memudahkan penjelasan, andaikan kita mempunyai dua populasi, yakni populasi pertama terdiri atas tanaman genotipe  $A_1 A_1 B_1 B_1$  dan populasi kedua genotipe  $A_2 A_2 B_2 B_2$ . Kemudian kedua-dua populasi ini kita campur (masing-masing dengan jumlah yang sama), dan kita biarkan menyerbuk secara acak. Jumlah jenis genotipe yang dihasilkan

dari penyerbukan ini ada 3, yaitu kedua bentuk homozygot induk dan heterozygot ganda (lihat tabel 4.3). Jadi bukan sembilan (9) genotipe yang dihasilkan.

Tabel 4.3 Genotipe yang Terbentuk dari Persilangan Secara Acak dari Suatu Populasi dengan Genotipe  $A_1 A_1 B_1 B_1$  dan  $A_2 A_2 B_2 B_2$

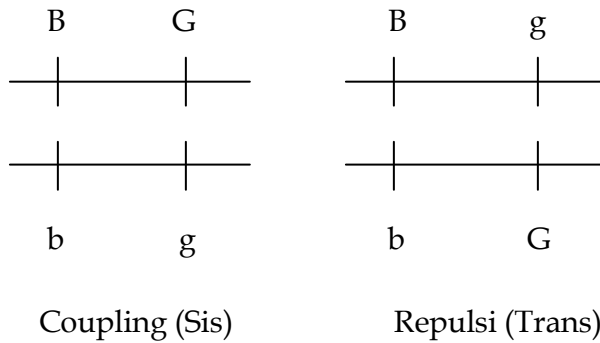
Gamet	$A_1 B_1$	$A_2 B_2$
$A_1 B_1$	$A_1 A_1 B_1 B_1$	$A_1 A_1 B_2 B_2$
$A_2 B_2$	$A_1 A_2 B_1 B_2$	$A_2 A_2 B_2 B_2$

Setelah beberapa generasi, barulah keseimbangan dapat dicapai. Bila terjadi keseimbangan, maka asosiasi antara allel-allel dari kedua lokus tersebut adalah bersifat acak, sehingga frekuensi gamet  $p_{A_1 B_1} = p_A p_B$ ,  $p_{A_1 B_2} = p_A q_B$ ,  $p_{A_2 B_1} = q_A p_B$  dan  $p_{A_2 B_2} = q_A q_B$ . Jika frekuensi-frekuensi gamet berbeda dari frekuensi-frekuensi gamet dalam keseimbangan maka populasi berada dalam fase gamet tidak seimbang (*gametic phase disequilibrium*) (Falconer 1985, Wricke dan Weber 1986), diukur dengan koefisien ketidakseimbangan  $d$  (*coefficient of disequilibrium*) (Wricke dan Weber 1986). Dalam keadaan seimbang koefisien ketidakseimbangan ini adalah nol (0).

$$d = (p_{A_2B_2}) (p_{A_1B_1}) - (p_{A_2B_1}) (p_{A_1B_2}) \dots\dots\dots (4.2)$$

#### 4.6. Terpaut

Banyak gen terdapat pada kromosom yang sama, dimana gen-gen ini terpaut (*linked*). *Coupling* dan *Repulsion* adalah dua aspek dari satu peristiwa tautan gen (*linkage*). Istilah coupling dan repulsi (*repulsion*) ini diciptakan oleh Bateson dan Punnett (1905 dalam Jahan, Löther dan Senglaub 1985) untuk menunjukkan lokasi allel pada pasangan kromosom. Dalam keadaan Coupling, gen-gen yang berada dalam kromosom homolog suatu genotipe berasal dari satu induk yang memberikan kedua gen dominan, dan berasal dari induk yang lain yang memberikan kedua gen resesif. Berdasarkan kesimpulan Crowder (1990) dari berbagai literatur, akhir-akhir ini susunan ini disebut *Sis*. Dalam keadaan repulsi, gen-gen yang berada dalam kromosom homolog suatu genotipe berasal dari satu induk yang memberikan satu gen dominan dan satu gen resesif, dan berasal dari induk yang lain yang memberikan gen dominan dan resesif yang lain. Akhir-akhir ini susunan ini disebut *Trans* (Crowder 1990). Susunan coupling dan repulsi dapat dilihat pada Gambar 4.1.



Gambar 4.1. Susunan Coupling (Sis) dan Repulsi (Trans) dari 2 Lokus yang masing-masing terdiri dari 2 Allel (Crowder 1990, penjelasan lihat dalam teks)

Derajat dari tautan adalah suatu fungsi dari jarak antara lokus-lokus pada kromosom yang sama, dan derajat tautan ini diukur sebagai peluang allel-allel pada lokus yang berbeda untuk berganti selama meiosis. Peluang ini disebut frekuensi rekombinasi (*recombination frequency*),  $c$  (Wricke dan Weber 1986). Jika tidak ada tautan, maka  $c = 0,5$ , artinya pertukaran antara allel-allel terjadi 50% dari semua kejadian. Dalam kasus tautan,  $c$  lebih kecil dari 0,5 ;  $c = 0$  artinya tidak ada terjadi rekombinasi.

Tautan hanya mempengaruhi frekuensi bentuk-bentuk gamet yang diproduksi oleh heterozygot ganda. Frekuensi gamet-gamet yang diproduksi oleh genotipe  $\frac{A_2B_2}{A_1B_1}$  adalah  $p_{A_2B_2} = p_{A_1B_1} = (1 - c)/2$ , dan  $p_{A_1B_2} = p_{A_2B_1} = c/2$ . Heterozygot ganda



$\frac{A_2B_2}{A_1B_1}$  berada dalam fase coupling (*coupling phase*), dan  $\frac{A_2B_1}{A_1B_2}$  berada dalam fase repulsi (*repulsion phase*).

Koefisien Ketidakseimbangan  $d_t$  dalam generassi t dapat dihitung dari koefisien ketidakseimbangan dalam generasi (t - 1) dengan formula (Falconer 1985, Wricke dan Weber 1986) :

$$d_t = (1 - c) d_{t-1} = d_0 (1 - c)^t \quad \dots\dots\dots (4.3)$$

Jumlah generasi yang dibutuhkan untuk menjadikan koefisien ketidakseimbangan menjadi setengah disebut waktu median keseimbangan  $t_{0.5}$  (*median equilibrium time*  $t_{0.5}$ ) (Crow dan Kimura 1970 dalam Wricke dan Weber 1986, dan Falconer 1985).

$$t_{0.5} = \frac{\ln 0,5}{\ln(1 - c)} \quad \dots\dots\dots (4.4)$$

#### 4.7. Bentuk Aksi Gen

Pada allel jamak (*multiple alleles*), dikenal 4 bentuk aksi gen (*type of gene action*) yang mengendalikan karakter kuantitatif (Comstock 1964 dalam Poehman 1987), yaitu (1) pengaruh aditif (*additive effects*), (2) pengaruh dominans (*dominance effects*), (3) pengaruh epistasis (*epistasis effects*) dan (4) pengaruh lewat dominans (*overdominance effects*).

#### 4.7.1. Pengaruh Aditif

Pada pengaruh gen aditif, setiap allele positif meningkatkan nilai fenotipe suatu karakter kuantitatif (lihat juga Bab X : Pendugaan Jumlah Gen). Pada karakter kuantitatif (misalnya produksi, *yield*), pengaruh aditif satu gen akan menambah satu satuan produksi, dan seterusnya. Perilaku pengaruh seperti ini berlaku untuk gen-gen baik yang berada pada satu lokus maupun pada lokus yang berbeda (Poehlman 1987, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1986). Dalam hal ini, pengaruh allele positif A dan B bersifat saling menambah (aditif), artinya pengaruh  $AABb = AaBB$ ,  $AaBb = AA bb = aaBB$ , dan sebagainya. Sesuai dengan asumsi di atas, maka pengaruh aditif dari  $aabb = 0$ ,  $aaBb = 1$ ,  $aaBB = 2$ ,  $AaBB = 3$  dan  $AABB = 4$  (lihat Tabel 4.4).

#### 4.7.2. Pengaruh Dominans

Pengaruh dominans adalah deviasi dari pengaruh aditif sehingga heterozygot lebih menyerupai satu induk (Allard 1960, Franke dan Fuchs 1984, Falconer 1985, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1986, Wricke dan Weber 1986, Mayo 1987, Poehlman 1987). Dalam hal ini, pengaruh  $A.B. = 4$ ,  $A.bb = aaB. = 2$ ,  $aabb = 0$  (lihat Tabel 4.4). Untuk saatu lokus dengan dua allele, pengaruh  $aa = 0$ ,  $Aa = AA = 2$ .

### 4.7.3. Pengaruh Epistasis

Pengaruh epistasis adalah hasil dari interaksi non allel, artinya interaksi antara gen-gen yang berada pada lokus-lokus yang berbeda (Allard 1960, Franke dan Fuchs 1984, Falconer 1985, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1986, Wricke dan Weber 1986, Mayo 1987, Poehlman 1987). Dalam hal ini, pengaruh gen secara individu tidak muncul, kecuali berkombinasi dengan gen lainnya. Misalnya,  $A.bb = aaB. = 0$ ,  $A.B. = 4$  (lihat Tabel 4.4).

### 4.7.4. Lewat Dominans

Pengaruh lewat dominans ini muncul apabila setiap allel menyumbangkan pengaruh secara terpisah, dimana allel-allel yang berkombinasi menyumbangkan suatu pengaruh yang lebih besar dibandingkan dengan pengaruh setiap allel secara terpisah (Allard 1960, Franke DAN Fuchs 1984, Falconer 1985, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1986, Wricke dan Weber 1986, Mayo 1987, Poehlman 1987). Dalam hal ini bentuk heterozygot mempunyai pengaruh yang lebih besar dibandingkan dengan bentuk homozygot. Misalnya  $AaBb = 4$ ,  $AABb = AaBB = 3$ ,  $AABB = aaBb = Aabb = 2$  dan  $aabb = 0$  (lihat Tabel 4.4). Untuk satu lokus dengan dua allel, pengaruh  $aa = 0$ ,  $AA = 1$  dan  $Aa = 2$ .

Pengaruh aksi gen yang melibatkan allel-allel dari dua gen pada lokus yang berbeda dengan mengasumsikan bahwa setiap pengaruh allel positif menambah satu satuan terhadap ekspresi suatu karakter kuantitatif dicantumkan pada Tabel 4.4 (Comstock dalam Poehlman 1987). Dalam hal ini diasumsikan bahwa tingkat pengaruh diberi nilai 0, 1, 2, 3 dan 4

dan pengaruh allele A dan B ditetapkan sama, meskipun dalam kenyataannya tidaklah selalu demikian karena dua gen bisa saja mempengaruhi ekspresi suatu karakter dengan cara yang berbeda (Poehlman 1987).

Tabel 4.4. Pengaruh dari aksi Gen yang Melibatkan Allel-allel dari Dua Gen pada Lokus yang Berbeda dengan Mengasumsikan Bahwa Setiap Pengaruh Positif Menambah Satu Satuan Terhadap Ekspresi Suatu Karakter Kuantitatif (Comstock dalam Poehlman 1987).

Genotipe	Pengaruh			
	Aditif	Dominans	Epistasis	Lewat Dominans
AABB	+4	+4	+4	+2
AABb	+3	+4	+4	+3
AAbb	+2	+2	0	+1
AaBB	+3	+4	+4	+3
AaBb	+2	+4	+4	+4
Aabb	+1	+2	0	+2
aaBB	+2	+2	0	+1
aaBb	+1	+2	0	+2
aabb	0	0	0	0

#### 4.8. Percobaan Keseimbangan Populasi Hardy-Weinberg

Keseimbangan Hardy-Weinberg dapat dipertahankan apabila :

1. tidak ada migrasi allele baik dari dalam ke luar maupun dari luar ke dalam populasi,
2. tidak ada mutasi allele, dan
3. tidak terjadi seleksi.

Hukum Hardy-Weinberg dapat digunakan dalam pemuliaan tanaman, misalnya dalam proses seleksi untuk mengeliminasi pengaruh allele-allele yang tidak diinginkan, sehingga akibatnya hampir keseluruhan populasi akhirnya mempunyai allele yang diinginkan. Dengan kata lain, hukum ini dapat diterapkan untuk meningkatkan frekuensi allele tertentu atau menurunkan frekuensi allele yang lain.

Mari kita buat contoh sederhana. Andaikan kita mempunyai suatu populasi tanaman jagung dengan genotipe  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$ ,  $A_2A_2$  yang berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg. Dalam populasi tersebut kita menemukan 16% tanaman mempunyai sifat pertumbuhan *dwarf* (pendek). Sifat pertumbuhan ini dikendalikan oleh gen resesif monogen  $A_1A_1$  (Franke dan Fuchs 1984). Bagaimanakah struktur genotipe dari populasi anaknya (turunannya) apabila semua tanaman *dwarf* tersebut dikeluarkan dari populasi sebelum pembungaan? Jawabannya adalah sebagai berikut :

1. Hitunglah frekuensi allele  $A_1$  dan  $A_2$  dalam populasi.  
Frekuensi allele  $A_1 = p = \sqrt{16\%} = \sqrt{0,16} = 0,4$ . Karena jumlah

frekuensi allel sama dengan satu, maka frekuensi allel  $A_2 = q = 1 - 0,4 = 0,6$ .

2. Hitunglah frekuensi dari setiap genotipe. Di dalam populasi terdapat frekuensi genotipe:

$$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 \text{ dan } q^2 A_2A_2$$

$$= (0,4)^2 A_1A_1 + 2(0,4)(0,6) A_1A_2 + (0,6)^2 A_2A_2$$

$$= 0,16 A_1A_1 + 0,48 A_1A_2 + 0,36 A_2A_2$$

Pengeluaran tanaman  $A_1A_1$  dari populasi berarti tanaman yang tertinggal di dalam populasi hanyalah tanaman yang bergenotipe  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$ . Berdasarkan Hukum Hardy-Weinberg, jumlah frekuensi genotipe haruslah sama dengan 1, sehingga frekuensi genotipe  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$  haruslah berubah menjadi 1. Frekuensi yang baru dari masing-masing genotipe dapat dihitung dengan menjadikan jumlah frekuensi kedua-dua genotipe yang tersisa sebagai total frekuensi. Dengan cara itu, frekuensi baru dari setiap genotipe dapat dihitung, yakni perbandingan frekuensi lama setiap genotipe dengan total frekuensi lama. Total frekuensi lama =  $0,48 + 0,36 = 0,84$ . Oleh karena itu,

$$(1) \text{ Frekuensi genotipe } A_1A_2$$

$$= \text{frekuensi genotipe } A_1A_2 / 0,84$$

$$= 0,48 / 0,84$$

$$= 0,57$$

(2) Frekuensi genotipe  $A_2A_2$

$$= \text{frekuensi genotipe } A_2A_2 / 0,84$$

$$= 0,36 / 0,84$$

$$= 0,43$$

Dengan demikian, frekuensi-frekuensi genotipe di dalam populasi sekarang adalah  $0,57 A_1A_2 + 0,43 A_2A_2$ . Jumlah frekuensi-frekuensi genotipe adalah  $0,57 + 0,43 = 1$ , artinya memenuhi persyaratan bahwa jumlah frekuensi-frekuensi genotipe-genotipe di dalam suatu populasi haruslah sama dengan 1.

3. Hitunglah frekuensi alel yang terbentuk dalam populasi. Frekuensi alel yang dibentuk oleh genotipe  $A_1A_2$  adalah  $0,285 A_1 + 0,285 A_2$ . Frekuensi gamet yang dibentuk oleh genotipe  $A_2A_2$  adalah  $0,43 A_2$ . Sehingga dalam populasi terdapat  $0,285 A_1$  dan  $0,715 A_2 (= 0,285 A_2 + 0,43 A_2)$ .

Dengan demikian frekuensi dan struktur genotipe anak (turunan) yang terbentuk adalah :

$$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + q^2 A_2A_2$$

$$= (0,285)^2 A_1A_1 + 2(0,285)(0,715) A_1A_2 \text{ dan } (0,715)^2 A_2A_2$$

$$= 0,081225 A_1A_1 + 0,40755 A_1A_2 + 0,511225 A_2A_2$$

Frekuensi-frekuensi genotipe yang kita peroleh tersebut menunjukkan bahwa frekuensi genotipe populasi awal tidak sama dengan frekuensi genotipe anak. Ini menunjukkan bahwa frekuensi gen dan frekuensi genotipe suatu populasi yang berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg dapat berubah apabila ada perlakuan seleksi pada populasi tersebut ataupun apabila ada migrasi allel-allel ke luar dari populasi itu.

#### 4.9. Rangkuman

Populasi dimana frekuensi-frekuensi genotipe dan frekuensi-frekuensi gen adalah tetap (konstan) disebut populasi (=populasi anak dan keturunannya) yang berada dalam keseimbangan genetik (*genetic equilibrium*). Dalam keseimbangan genetik, baik frekuensi-frekuensi genotipe maupun frekuensi-frekuensi gen adalah konstan dari generasi ke generasi. Prinsip ini terkenal sebagai Hukum Hardy-Weinberg. Populasi yang memenuhi Hukum Hardy-Weinberg disebut dalam keseimbangan Hardy-Weinberg adalah (1) Suatu populasi terisolasi yang berpenyerbukan silang secara acak akan mencapai keseimbangan frekuensi genotipe (*genetic equilibrium*) pada satu lokus autosomal setelah satu generasi, apabila pada populasi tersebut tidak ada mutasi, tidak ada seleksi dan tidak ada migrasi, dan (2) frekuensi genotipe pada anak (*progeny*) hanya tergantung pada frekuensi-frekuensi gen orang tua (*parents*).

Keseimbangan genetik yang dapat dicapai setelah satu generasi penyerbukan acak hanya berlaku pada Satu Lokus



yang terdiri dari dua allele, dan pada satu lokus dengan Allel Jamak (*multiple allele*). Pada Dua atau Lebih Lokus atau pada tautan gen (*genes linkage*), keseimbangan generasi dapat dicapai pada beberapa generasi melalui penyerbukan acak.

Tergantung pada hubungan gen dan interaksi non-allelik, dikenal 4 bentuk aksi gen, yaitu aditif, dominan, lewat dominans dan epistasis.

## *V. Fitness*

### *5.1. Dasar Pemikiran*

Teori evolusi Darwin menyatakan bahwa hanya yang mampu bertahan hiduplah yang akan tetap mampu meneruskan jenisnya atau genotipenya. Ketidakmampuan suatu genotipe dalam suatu populasi untuk terus mempertahankan garis keturunannya dari generasi ke generasi ditentukan oleh banyak faktor, misalnya daya tahan terhadap hama dan penyakit, morfologi (misalnya tingginya secara relatif terhadap genotipe lain yang ada dalam populasi), atau kemampuan tanaman (genotipe) tersebut untuk mewariskan gamet-gametnya ke generasi berikutnya. Dengan kata lain, kemampuan suatu individu meneruskan garis keturunannya ditentukan oleh alam (seleksi alam) dan kemampuan genotipe itu sendiri.

### *5.2 Tujuan Topik*

Tujuan yang akan dicapai dalam topik ini adalah :

1. Memperkenalkan konsep Kemampuan (*Fitness*)
2. Mempelajari hubungan antara *Fitness* dan seleksi.

### *5.3. Seleksi Alamiah*

Kita telah ketahui bahwa keseimbangan Hardy-Weinberg dapat tidak dicapai apabila terjadi faktor-faktor

pengganggu, yaitu migrasi, mutasi dan seleksi. Seleksi alam (*natural selection*) dapat menyebabkan keseimbangan Hardy-Weinberg tidak tercapai atau terganggu. Seleksi alam tersebut terjadi karena semua genotipe pada suatu populasi mempunyai kesempatan yang berbeda untuk menyumbangkan allel kepada jumlah total gamet (*gametic pool*) pada generasi selanjutnya. Genotipe-genotipe yang menyumbang lebih banyak terhadap total gamet dalam populasi, ataupun genotipe-genotipe yang mempunyai kesempatan yang lebih besar untuk menyerbuki sesamanya, akan mempunyai peluang yang lebih besar mewariskan allel-allelnya kepada keturunannya. Akibatnya, peluang genotipe-genotipe seperti itu untuk tetap mempertahankan dan memperbesar jumlah keturunannya yang mempunyai genotipe yang sama akan semakin besar. Jumlah dari suatu genotipe tertentu akan semakin besar, sebaliknya jumlah genotipe lain akan semakin sedikit. Pada akhirnya, ditinjau dari jumlah populasi, seleksi alam seperti ini akan menguntungkan suatu genotipe tertentu (jumlahnya akan lebih banyak) dan merugikan suatu genotipe lainnya (jumlahnya akan lebih sedikit).

## **5.4. Fitness**

### **5.4.1. Fitness sebagai Ukuran Keberhasilan Hidup**

Peristiwa-peristiwa alam yang mengakibatkan tekanan terhadap genotipe tertentu dapat mengakibatkan sebagian tanaman mati, sebagaimana lagi tetap bertahan hidup. Perbandingan antara jumlah tanaman yang masih hidup dengan jumlah tanaman sebelum adanya peristiwa tersebut

adalah ukuran dari Nilai Daya Hidup genotipe tersebut (Crowder 1990).

Untuk lebih mengerti akan konsep ini, mari andaikan kita mempunyai suatu populasi tanaman menyerbuk sendiri, misalnya tanaman kacang tanah. Dalam suatu pertanaman dengan 1000 tanaman, kita memiliki 300 tanaman genotipe  $A_1A_1$ , 500 tanaman genotipe  $A_1A_2$  dan 200 tanaman genotipe  $A_2A_2$  (Tentu saja dalam hal ini diandaikan bahwa fenotipe dari setiap genotipe ini dapat diketahui dengan jelas). Jumlah dari setiap genotipe tersebut kita tentukan sebelum terjadinya serangan penyakit karat daun yang parah. Setelah serangan karat daun tersebut, ketika kita panen, kita menghitung kembali jumlah tanaman yang hidup dari setiap genotipe. Andaikan diperoleh data tanaman yang tersisa yang masih hidup sebagai berikut : 60 tanaman genotipe  $A_1A_1$ , 250 tanaman genotipe  $A_1A_2$  dan 75 tanaman genotipe  $A_2A_2$ . Maka, Nilai Daya Hidup dari setiap genotipe dapat kita hitung sebagai perbandingan antara jumlah tanaman suatu genotipe sesudah serangan penyakit dengan jumlah tanaman dari genotipe tersebut sebelum serangan penyakit itu, sebagai berikut :

$$\text{Nilai Daya Hidup genotipe } A_1A_1 = (60/300) = 0,2$$

$$\text{Nilai Daya Hidup genotipe } A_1A_2 = (250/500) = 0,5$$

$$\text{Nilai Daya Hidup genotipe } A_2A_2 = (75/200) = 0,375$$

Pertanyaan tentu muncul, yaitu : manakah diantara ketiga genotipe tersebut mempunyai keberhasilan hidup yang relatif lebih baik? Untuk mengukur keberhasilan relatif suatu genotipe untuk hidup dibandingkan dengan genotipe lainnya disebut

Fitness (Simmonds 1979, Crowder 1990). Fitness biasanya diberi simbol  $W$  yang diberi indeks simbol genotipe yang diterangkan. Dengan demikian, Fitness untuk genotipe  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$  masing-masing adalah  $W_{A_1A_1}$ ,  $W_{A_1A_2}$  dan  $W_{A_2A_2}$ . Untuk menentukan Fitness ini, maka genotipe yang mempunyai nilai daya hidup tertinggi dibuat sebagai standar, artinya nilai daya hidup yang tertinggi dibuat sebagai pembagi (dari contoh di atas : 0,5). Oleh karena itu, Fitness untuk setiap genotipe di atas dapat ditentukan sebagai berikut :

$$\text{Fitness untuk genotipe } A_1A_1 = W_{A_1A_1} = (0,2/0,5) = 0,4$$

$$\text{Fitness untuk genotipe } A_1A_2 = W_{A_1A_2} = (0,5/0,5) = 1$$

$$\text{Fitness untuk genotipe } A_2A_2 = W_{A_2A_2} = (0,375/0,5) = 0,75$$

Dalam konsep evolusi, fitness didefinisikan dalam dan diukur dari perbedaan reproduksi relatif (Simmonds 1979). Maksudnya, semakin banyak turunan (anak) dari suatu genotipe maka ia disebut semakin mampu (*fitness*).

#### 5.4.2. *Fitness dan Populasi Menyerbuk Silang*

Bila genotipe-genotipe mempunyai kesempatan yang berbeda untuk menyumbang allele kepada totalitas allele (*gemetic pool*) dari suatu populasi, maka genotipe-genotipe seperti itu disebut mempunyai nilai kemampuan (*fitness value*) yang berbeda (Wricke dan Weber 1986). Genotipe yang mempunyai nilai kemampuan yang lebih besar akan memberikan sumbangan allele yang lebih banyak terhadap

generasi berikutnya dibandingkan dengan genotipe yang mempunyai nilai kemampuan yang lebih kecil. Dalam konsep evolusi, kemampuan (*fitness*) didefinisikan dalam dan diukur dari perbedaan reproduksi relatif (Simmonds 1979). Maksudnya, semakin banyak turunan (anak) dari suatu genotipe maka ia disebut semakin mampu.

Untuk lebih memperjelas pemahaman kita, mari kita menggunakan sebuah populasi yang menyerbuk secara acak. Andaikan ada satu lokus yang mempunyai dua allel, yakni  $A_1$  dan  $A_2$ . Frekuensi masing-masing allel tersebut adalah  $p$  dan  $q$ . Genotipe yang terbentuk dari kedua allel tersebut adalah  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$ . Kemampuan (*fitness*) biasanya diberi simbol  $W$  dengan indeks simbol genotipe yang diterangkan. Andaikan nilai kemampuan genotipe  $A_1A_1$  adalah  $W_{A_1A_1}$ ,  $A_1A_2$   $W_{A_1A_2}$  dan  $A_2A_2$   $W_{A_2A_2}$ . Anggap (lihat juga Tabel 5.1) :

$$\text{nilai kemampuan genotipe } A_1A_1 = W_{A_1A_1} = 1 - S_{A_1A_1}$$

$$\text{nilai kemampuan genotipe } A_1A_2 = W_{A_1A_2} = 1$$

$$\text{nilai kemampuan genotipe } A_2A_2 = W_{A_2A_2} = 1 - S_{A_2A_2}$$

$S_{A_1A_1}$  dan  $S_{A_2A_2}$  masing-masing adalah koefisien kemampuan (*fitness coefficients*) (Simmonds 1979) atau koefisien seleksi (*selection coefficients*) (Wricke dan Weber 1986). Jika genotipe  $A_1A_2$  menghasilkan keturunan sebanyak 200,  $A_1A_1$  160 dan  $A_2A_2$  120, maka koefisien seleksi :

$$S_{A_1A_1} = 1 - (160/200) = 0,2 \text{ dan}$$

$$S_{A_2A_2} = 1 - (120/200) = 0,4.$$

Jika koefisien seleksi (S) suatu genotipe adalah 1, maka genotipe tersebut bersifat letal (*lethal*), dan jika koefisien seleksi (S) sebesar 0, maka genotipe tersebut berkemampuan penuh (*fully fit*) (Simmonds 1979).

Tabel 5.1. Nilai Kemampuan (*Fitness Value*) untuk Satu Lokus yg memiliki Dua Allel (Simmonds 1979, Falconer 1985, Wricke dan Weber 1986, Mayo 1987, Crowder 1990, dirobah).

Genotipe	Fitness	
$A_1A_1$	$W_{A_1A_1}$	$1 - S_{A_1A_1}$
$A_1A_2$	$W_{A_1A_2}$	1
$A_2A_2$	$W_{A_2A_2}$	$1 - S_{A_2A_2}$

Genotipe  $A_1A_1$  terjadi dengan frekuensi  $p^2$  dan menghasilkan turunan  $W_{A_1A_1} = 1 - S_{A_1A_1}$ , dimana jumlah ini adalah jumlah relatif terhadap genotipe-genotipe lainnya (Simmonds 1979, Falconer 1985, Wricke DAN Weber 1986, Mayo 1987, Crowder 1990) (lihat Tabel 5.1). Setiap keturunan (*offspring*) mendapatkan allel  $A_1$ . Genotipe heterozygot  $A_1A_2$

dengan frekuensi  $2pq$  memberikan allel  $A_1$  kepada setengah  $W_{A_1A_2} = 1$  turunan. Kita ketahui bahwa hubungan antara frekuensi gen dan genotipe adalah :

$$p^2A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + q^2 A_2A_2$$

maka jumlah total turunan adalah :

$$\begin{aligned} \bar{w} &= p^2W_{A_1A_1} + 2pq W_{A_1A_2} + q^2 W_{A_2A_2} \\ &= p^2 (1 - S_{A_1A_1}) + 2pq (1) + q^2 (1 - S_{A_2A_2}) \\ &= p^2 (1 - S_{A_1A_1}) + 2pq (1) + q^2 (1 - S_{A_2A_2}) \\ &= p^2 - p^2S_{A_1A_1} + 2pq + q^2 - q^2 S_{A_2A_2} \\ &= p^2 + 2pq + q^2 - p^2S_{A_1A_1} - q^2S_{A_2A_2} \end{aligned} \quad (5.1)$$

Karena  $p^2 + 2pq + q^2 = (p + q)^2 = (1)^2 = 1$ , maka persamaan (5.1) menjadi :

$$\bar{w} = 1 - p^2S_{A_1A_1} - q^2 S_{A_2A_2} \quad (5.2)$$

Sekarang kita cari frekuensi-frekuensi allel untuk generasi selanjutnya berdasarkan Wricke dan Weber (1986), yaitu :

$$\begin{aligned} p_1 &= \frac{p^2W_{A_1A_1} + pq W_{A_1A_2}}{\bar{w}} \\ p_1 &= \frac{p^2 (1 - S_{A_1A_1}) + pq (1)}{1 - p^2 S_{A_1A_1} - q^2 S_{A_2A_2}} \end{aligned} \quad (5.3)$$



$$p_1 = \frac{p^2 (1 - S_{A_1A_1}) + pq}{1 - p^2 S_{A_1A_1} - q^2 S_{A_2A_2}} \quad (5.4)$$

dan

$$q_1 = \frac{pq w_{A_1A_2} + q^2 W_{A_2A_2}}{\bar{w}}$$

$$q_1 = \frac{pq (1) + q^2 (1 - S_{A_2A_2})}{1 - p^2 S_{A_1A_1} - q^2 S_{A_2A_2}}$$

$$q_1 = \frac{pq + q^2 (1 - S_{A_2A_2})}{1 - p^2 S_{A_1A_1} - q^2 S_{A_2A_2}} \quad (5.5)$$

Frekuensi-frekuensi genotipe pada generasi berikutnya adalah  $p_1^2$ ,  $2p_1q_1$  dan  $q_1^2$ . Kalau selisih antara frekuensi-frekuensi genotipe generasi anak dengan orang tua adalah  $\#p = p_1 - p$  dan  $\#q = q_1 - q$ , maka  $\#p = p_1 - p$

$$= \frac{pq \left[ p (W_{A_1A_1} - W_{A_1A_2}) + q (W_{A_1A_2} - W_{A_2A_2}) \right]}{\bar{w}}$$

$$\#p = \frac{pq (q S_{A_2A_2} - p S_{A_1A_1})}{1 - p^2 S_{A_1A_1} - q^2 S_{A_2A_2}} \quad (5.6)$$

$$\# q = q_1 - q = - \#p$$

Menurut Wricke dan Weber (1986), persamaan-samaan (5.2) dan (5.3) di atas menunjukkan bahwa perubahan dalam frekuensi-frekuensi gen tergantung pada frekuensi-frekuensi gen dan  $S_{A_2A_2}$  dan  $pS_{A_1A_1}$ . Pada persamaan (5.6) dan (5.7) terlihat bahwa  $\#p$  juga tergantung pada frekuensi-frekuensi gen dan koefisien seleksi. Jika frekuensi-frekuensi gen  $p$  dan  $q$  sama, maka frekuensi  $A_1$  akan meningkat jika kemampuan (fitness)  $A_1A_1$  lebih besar dibandingkan kemampuan (fitness)  $A_2A_2$ .

### 5.5. Rangkuman

Bila terjadi seleksi alam atau seleksi buatan, Fitness dari suatu genotipe dapat berubah. Fitness adalah ukuran relatif dari daya hidup suatu genotipe atau kemampuan relatif suatu genotipe untuk mewariskan gamet-gametnya kepada keturunannya.

## VI. Nilai Genotipe dan Varians Genotipe

### 6.1. Dasar Pemikiran

Apa yang dapat kita lihat, kita ukur atau kita amati dari sifat-sifat kuantitatif tanaman adalah fenotipe. Fenotipe ini adalah hasil pengaruh genotipe dan lingkungan tumbuh tanaman. Bagi seorang pemulia tanaman, variasi genotipe yang menjadi perhatian dan menjadi dasar seleksi. Oleh karena itu, perlu dipahami genotipe dan nilai genotipe serta pemilahannya ke dalam unsur aditif dan dominans.

Dalam suatu populasi, bukan saja rata-rata pengaruh gen yang berpengaruh terhadap fenotipe turunannya (*progeny*, *offspring*) dan penting diketahui, tetapi juga rata-rata pengaruh substitusi gen. Hal ini mengingat kenyataan adanya kemungkinan terjadi substitusi suatu alel oleh alel lain dalam suatu populasi yang menyerbuk silang.

### 6.2. Tujuan topik

Tujuan topik ini adalah :

1. Mengetahui pengertian fenotipe dan genotipe.
2. Mengetahui pemilahan pengaruh genotipe kedalam pengaruh aditif dan dominans.
3. Mengetahui konsep nilai fenotipe, nilai genotipe, nilai pemuliaan dan nilai dominans.
4. Menentukan varians genotipe, varians aditif dan varians dominans, dan

5. Mengenal rata-rata pengaruh gen dan rata-rata pengaruh substitusi gen.

### 6.3. Defenisi dan konsep

Penampilan (fenotipe) suatu individu tanaman disebabkan oleh genetik (genotipe) dan lingkungan tumbuh tanaman tersebut :

$$P = G + L \quad . . . . . (6.1)$$

Dimana P adalah nilai fenotipe (*phenotypic value*), G adalah nilai genotipe (*genotypic value*) dan L adalah deviasi karena pengaruh lingkungan (*environmental deviation*) atau pengaruh non-genetik. Untuk menghindari komplikasi pembahasan dan untuk memudahkan pemahaman secara konseptual, pengaruh G dan L diasumsikan “tidak saling terkait” (*independent*) (Catatan : umumnya fakta yang ada menunjukkan bahwa ada interaksi antara genotipe dan lingkungan sehingga disebelah kanan persamaan 6.1. harus ditambahkan interaksi G x L).

Dari nilai-nilai yang ada pada persamaan (6.1), hanya nilai fenotipe saja yang dapat kita lihat ataupun kita ukur pada karakter kuantitatif. Nilai (*value*) adalah ekspresi dalam unit-unit metrik yang digunakan untuk mengukur karakter. Nilai yang diobservasi dan atau nilai suatu karakter yang diukur pada suatu individu disebut nilai fenotipe individu tersebut. Fenotipe adalah penampilan (dalam bentuk karakter fisik, biokimia, fisiologi dll) suatu individu tanaman yang

merupakan hasil dari pengaruh genotipe dan lingkungannya. Genotipe adalah konstitusi genetik yang dimiliki oleh suatu individu.

Nilai genotipe dalam banyak kasus ditentukan oleh banyak lokus, tetapi untuk memudahkan pemahaman, kita mulai dengan anggapan bahwa genotipe tersebut ditentukan oleh satu lokus saja. Untuk asumsi ini, banyak model telah dikeluarkan oleh para ahli. Akan tetapi, dalam buku ini (dan dalam banyak buku *standard* lainnya) kita gunakan Model Satu-Lokus (*one-locus model*) dari Fisher (1918 dalam Falconer 1985, Franke dan Fuchs 1984, Wricke dan Weber 1986, Mayo 1987). Model-model yang lain dapat dilihat pada resume yang dibuat oleh Wricke dan Weber (1986).

#### **6.4. Model Satu-Lokus Fisher**

Dalam Model Satu-Lokus Fisher, genotipe (G) dapat dipilah menjadi dua komponen, yaitu A dan D, sehingga :

$$\mathbf{G = A + D}$$

Pada tanaman yang diperbanyak secara generatif, genotipe direproduksi kembali pada generasi berikut. Pada galur-galur homozigot dari tanaman menyerbuk sendiri, gamet-gamet pada setiap generasi akan membentuk genotipe yang sama. Tetapi, pada spesies yang menyerbuk silang, dimana gamet-gamet diberikan kepada generasi selanjutnya, akan muncul genotipe-genotipe baru. Oleh karena itu, kita harus menemukan suatu nilai yang menggambarkan nilai gamet dari suatu genotipe (Wricke dan Weber 1986). Nilai

tersebut adalah nilai pemuliaan (*breeding value*) A (lihat juga 6.5.1.2.). D adalah deviasi nilai pemuliaan dari nilai genotipe, dan D disebut sebagai deviasi dominans (*dominance deviation*) (lihat juga 6.5.1.4).

Pada populasi yang berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg tidak ada kovarians antara A dan D (artinya tidak ada keterkaitan antara A dan D), sehingga varians genotipe  $V_G$  adalah :

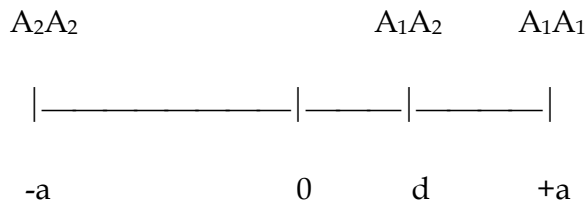
$$V_G = V_A + V_D$$

dimana  $V_A$  adalah varians aditif (*additive variance*), dan  $V_D$  adalah varians dominans (*dominance variance*). Dengan demikian, setiap populasi mempunyai variabilitas genotipe yang dapat disebabkan oleh :

- (1) perbedaan genotipe melalui pengaruh gen secara langsung, yaitu komponen varians aditif ( $V_A$ ) dan
- (2) perbedaan genotipe melalui interaksi allel, yaitu komponen varians dominans ( $V_D$ ) (Franke dan Fuchs 1984).

Model Satu-Lokus Fisher akan kita gunakan untuk menerangkan A dan D. Kita anggap bahwa genotipe tersebut ditentukan oleh hanya satu lokus yang memiliki dua allel, yaitu  $A_1$  dan  $A_2$  (lihat Bagan 6.1), dan nilai genotipe (*genotypic value*) satu individu homozigot (misalkan  $A_1A_1$ ) adalah +a dan homozigot lain ( $A_2A_2$ ) adalah -a, dan heterozigot ( $A_1A_2$ ) adalah d (Catatan : Penulis lain yang lain, seperti Mayo (1987), menamai nilai genotipe setiap individu ini sebagai Nilai Metrik

(*metric value*); sedangkan nilai genotipe dalam suatu populasi dinyatakan dalam frekuensi genotipe dan nilai metrik. Dalam buku ini, baik untuk satu individu maupun untuk individu-individu suatu genotipe dalam suatu populasi tetap digunakan istilah nilai genotipe. Yang membedakan hanyalah bahwa nilai genotipe suatu genotipe dalam populasi dinyatakan dalam nilai genotipe individu dan frekuensi genotipenya dalam populasi yang dimaksud).



Bagan 6.1. Model Satu-Lokus dari Fisher

Nilai  $d$  tergantung pada derajat dominans (Falconer 1986) :

- jika tidak ada dominans maka  $d=0$
- jika  $A_1$  dominan atas  $A_2$  maka  $d > 0$
- jika  $A_2$  dominan atas  $A_1$  maka  $d < 0$
- jika terjadi dominan penuh, maka  $d = +a$  atau  $d=-a$
- jika terjadi lewat dominans maka  $d > +a$  atau  $d < -a$ .

Derajat kedominanan dapat diekspresikan sebagai  $d/a$ .

(Catatan : dominan (*dominant*) adalah suatu sifat (*trait*) yang diekspresikan dalam individu-individu yang heterozigot untuk sepasang gen-gen allelik tertentu.

Sebagian (*partial*), tidak lengkap (*incomplete*) atau semi-dominan (*semi-dominant*) adalah sifat-sifat yang diekspresikan dalam bentuk kurang (*reduced*) dalam individu-individu yang heterozigot untuk satu pasang gen-gen allelik tertentu. Lewat dominan (*over-dominance*) mempunyai keuntungan karena keheterozigotan; pada satu lokus dengan dua allel, heterozigot lebih berkemampuan (*fitter*) daripada kedua homozigot).

## 6.5. Genotipe

### 6.5.1. Nilai gnetotipe

Frekuensi-frekuensi allel mempengaruhi rata-rata karakter dalam suatu populasi secara keseluruhan. Akibatnya akan mempengaruhi nilai genotipe suatu genotipe tertentu.

Andaikan kita bekerja dengan suatu populasi sebanyak  $m$  tanaman yang berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg. Genotipe  $A_1A_1$  mempunyai frekuensi  $p^2$ , genotipe  $A_1A_2$  mempunyai frekuensi  $2pq$  dan genotipe  $A_2A_2$  mempunyai frekuensi  $q^2$ . Populasi tersebut terdiri atas sejumlah  $m_{11}$  tanaman  $A_1A_1$ ,  $m_{12}$  tanaman  $A_1A_2$ , dan  $m_{22}$  tanaman  $A_2A_2$ . Maka rata-rata populasi (*population mean*)  $R$  dapat dihitung :

$$R = \frac{(+a)(m_{11}) + (d)(m_{12}) + (-a)(m_{22})}{m}$$



$$\begin{aligned}
&= \frac{(+a)(m_{11})}{m} + \frac{(d)(m_{12})}{m} + \frac{(-a)(m_{22})}{m} \\
&= (+a)\frac{m_{11}}{m} + (d)\frac{m_{12}}{m} + (-a)\frac{m_{22}}{m} \quad (6.4)
\end{aligned}$$

Karena  $\frac{m_{11}}{m}$ ,  $\frac{m_{12}}{m}$  dan  $\frac{m_{22}}{m}$  masing-masing adalah frekuensi genotipe adalah frekuensi genotipe  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$  dalam populasi tersebut, maka persamaan (.4) dapat dirobah menjadi

$$\begin{aligned}
R &= (+a)(p^2) + (d)(2pq) + (-a)(q^2) \\
&= ap^2 + 2dpq - aq^2 \\
R &= a(p^2 - q^2) + 2dpq \quad (6.5)
\end{aligned}$$

Karena  $(p + q = 1)$  maka  $(p^2 - q^2) = (p + q)(p - q) = (p - q)$  sehingga persamaan 6.5 menjadi :

$$R = a(p - q) + 2dpq \quad (6.6)$$

Persamaan tersebut dapat juga dilihat pada Tabel 6.1.

Tabel 6.1. Nilai genotipe dan rata-rata nilai populasi dalam keseimbangan Hardy-Weinberg.

Genotipe	Frekuensi (f)	Nilai genotipe (N)	(f)(N)
$A_1A_1$	$p^2$	a	$ap^2$
$A_1A_2$	$2pq$	d	$2dpq$
$A_2A_2$	$q^2$	-a	$-aq^2$
Rata-rata (R)			$ap^2 + 2dpq$ $- aq^2$ $= a(p - q)$ $+ 2dpq$

Kalau pada persamaan (6.1) kita asumsikan bahwa rata-rata deviasi karena lingkungan sama dengan nol, maka pada persamaan (6.1) nilai fenotipe = nilai genotipe (Falconer 1986). Oleh karena itu, kita harus memeras (*subtract*) R dari setiap nilai genotipe untuk mendapatkan G persamaan (6.3) tersebut. Kita peroleh kemudian :

Nilai genotipe  $A_1A_1$  adalah :

$$\begin{aligned}
 G_{A_1A_1} &= a - R \\
 &= a - [a(p - q) + 2dpq] \\
 G_{A_1A_1} &= a - a(p - q) - 2dpq
 \end{aligned}$$

Karena  $p = 1 - q$  maka :

$$\begin{aligned}G_{A_1A_1} &= a - a(1 - q - q) - 2dpq \\ &= a - a(1 - 2q) - 2dpq \\ &= a - a + 2aq - 2dpq\end{aligned}$$

$$\mathbf{G_{A_1A_1} = 2q(a - pd)} \quad (6.7)$$

Nilai genotipe  $A_1A_2$  adalah

$$\begin{aligned}G_{A_1A_2} &= d - R \\ &= d - [a(p - q) + 2dpq] \\ &= d - a(p - q) - 2dpq \\ &= -a(p - q) - 2pqa + d \\ &= -ap + aq + d(1 - 2pq)\end{aligned}$$

$$\mathbf{G_{A_1A_2} = a(q - p) + d(1 - 2pq)} \quad (6.8)$$

Nilai genotipe  $A_2A_2$  adalah :

$$\begin{aligned}G_{A_2A_2} &= (-a) - R \\ &= (-a) - [a(p - q) + 2dpq] \\ &= (-a) - a(p - q) - 2dpq\end{aligned}$$

Karena  $q = 1 - p$ , maka

$$\begin{aligned}G_{A_2A_2} &= (-a) - a[p - (1 - p)] - 2dpq \\ &= (-a) - a[p - 1 + p] - 2dpq \\ &= (-a) - a[2p - 1] - 2dpq \\ &= (-a) - a2p + a - 2dpq \\ &= -2ap - 2dpq\end{aligned}$$

$$G_{A_2A_2} = -2p(a + dq) \quad (6.9)$$

Jika lokus tidak berinteraksi, deskripsi ini dapat dikembangkan ke banyak lokus (*loci*) (Mayo 1987). Kita asumsikan pengaruh gabungan lokus-lokus tersebut terhadap suatu karakter adalah dengan cara penambahan (*addition*), artinya bahwa nilai suatu genotipe dalam kaitannya dengan beberapa lokus adalah jumlah dari nilai-nilai yang disebabkan oleh lokus yang terpisah (Falconer 1986). Contohnya, jika nilai genotipe  $A_1A_1$  adalah  $aA$ , dan nilai genotipe  $B_1B_1$  adalah  $aB$  maka nilai genotipe  $A_1A_1B_1B_1$  adalah  $aA + aB$ . Dengan kombinasi aditif, rata-rata populasi yang dihasilkan dari pengaruh-pengaruh gabungan (*joint effects*) dari beberapa lokus adalah jumlah dari kontribusi-kontribusi setiap lokus yang terpisah itu. Dengan demikian, rata-rata populasi  $R$  (Mayo 1987) adalah :

$$\mathbf{R} = \sum_i a_i (p_i - q_i) + 2 \sum_i d_i p_i q_i \quad (6.10)$$

### 6.5.1.1. Pengaruh rata-rata substitusi gen

Berbeda pada tanaman yang diperbanyak secara aseksual (vegetatif), pada tanaman yang diperbanyak secara seksual, yang diturunkan kepada generasi berikut bukanlah genotipe tetapi gamet yang mengandung allel-allel (gen-gen), yang mungkin dapat mengakibatkan suatu kombinasi baru. Dalam hal ini, bisa terjadi suatu substitusi antara gamet-gamet, dimana substitusi suatu gamet, katakanlah A1, oleh gamet yang lain, katakan A2, dapat menimbulkan perubahan nilai. Oleh karena itu, perlu ditemukan suatu alat ukur baru tentang nilai gen-gen (Falconer 1985) atau gamet-gamet (Wricke dan Weber 1986, Mayo 1987) yang hanya diekspresikan dalam genotipe. Hal ini akan memungkinkan kita menentukan suatu nilai pemuliaan (*breeding value*) terhadap individu-individu, suatu nilai yang dikaitkan dengan gen-gen yang dibawa oleh suatu individu dan disampaikan pada turunannya (Falconer 1986). Alat ukur tersebut disebut oleh Fisher sebagai Pengaruh Rata-rata Suatu Substitusi Gen (*average effect of a gene substitution*). Untuk dapat memperolehnya kita perlu menghitung Pengaruh Rata-rata Gen (*average effect of gene*).

Untuk memudahkan pengertian, andaikan kita mempunyai suatu populasi dengan genotipe A<sub>1</sub>A<sub>1</sub> dan A<sub>1</sub>A<sub>2</sub> serta A<sub>2</sub>A<sub>2</sub> yang berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg. Kita silangi semua tanaman tersebut dengan gamet A<sub>1</sub>. Akibatnya, semua turunannya mengandung genotipe A<sub>1</sub>A<sub>1</sub> sebanyak p dan genotipe A<sub>1</sub>A<sub>2</sub> sebanyak q. Karenanya, rata-

rata nilai genotipe-genotipe tersebut adalah  $(ap + dq)$ . Selisih dari nilai genotipe  $(ap + dq)$  dengan rata-rata populasi  $R$  disebut sebagai pengaruh rata-rata allele  $A_1$ , yaitu :

$$\alpha_1 = (ap + dq) - R \quad (6.11)$$

Dengan memasukkan nilai  $R$  dari persamaan 6.6., maka diperoleh :

$$\alpha_1 = (ap + dq) - [a(p - q) + 2dpq] \quad (6.12)$$

Sekarang, dengan proses yang sama seperti di atas, kita andaikan populasi tersebut hanya diserbuki oleh gamet  $A_2$ . Karena rata-rata nilai genotipe yang ditimbulkannya adalah  $(pd - qa)$ , maka pengaruh rata-rata allele  $A_2$ , yaitu :

$$\begin{aligned} \alpha_2 &= (pd - qa) - R \\ &= (pd - qa) - [a(p - q) + 2dpq] \end{aligned} \quad (6.13)$$

Karenanya, kini kita dapat menghitung pengaruh rata-rata suatu substitusi gen yaitu :

$$\alpha = \alpha_1 - \alpha_2 \quad (6.14)$$

$$= \{(ap + dq) - [a(p - q) + 2dpq]\} - \{(pd - qa) - [a(p - q)$$

$$+ 2dpq]\}$$

$$= (ap + dq) - (pd - qa)$$

$$= ap + dq - pd + qa \quad (6.15)$$

Karena  $p = 1 - q$ , maka persamaan 6.15 menjadi :

$$\alpha = a(1 - q) + dq - pd + qa$$

$$= a - aq + dq - pd + qa$$

sehingga pengaruh rata-rata suatu substitusi gen adalah :

$$\alpha = a + d(q - p) \quad (6.16)$$

Maka, dengan mensubstitusi persamaan (6.11), (6.12). (6.14) dan (6.16) diperoleh :

$$\left. \begin{array}{l} \alpha_1 = q\alpha \\ \alpha_2 = -p\alpha \end{array} \right\} (6.17)$$

### 6.5.1.2. Nilai pemuliaan dan variansnya

#### 6.5.1.2.1. Nilai pemuliaan

Jelaslah bagi kita bahwa  $\alpha$ ,  $\alpha_1$  dan  $\alpha_2$  adalah nilai-nilai relatif, dan tidak dapat diukur langsung; apa yang dapat diukur adalah suatu nilai pemuliaan dari individu tanaman (*an individual plant's breeding value*), jumlah dari pengaruh rata-rata dari gen-gennya yang diduga berdasarkan nilai rata-rata dari turunannya dibawah penyerbukan acak (Mayo 1987).

$\alpha$ ,  $\alpha_1$  dan  $\alpha_2$  adalah ukuran dari gamet-gamet yang ditransfer ke generasi berikut. Kalau kita beri  $A_1$  bernilai 0,

maka  $A_2$  bernilai  $\alpha$  dan nilai gamet (*gametic value*) dari  $A_1A_1$  sama dengan 0, nilai gamet  $A_1A_2$  adalah  $\alpha$  dan nilai gamet  $A_2A_2$  adalah  $2\alpha$  (Wricke dan Weber 1986). Karena rata-rata nilai pemuliaan dalam populasi adalah nol, maka kita kini dapat menghitung nilai pemuliaan pada persamaan 6.3.

Bila didefinisikan dalam pengetahuan rata-rata pengaruh gen, maka nilai pemuliaan satu individu adalah sama dengan jumlah dari rata-rata pengaruh dari gen-gen yang dibawanya (Falconer 1985). Jadi, genotipe  $A_1A_1$  akan mengeluarkan 2 gamet, sehingga nilai pemuliaannya adalah  $2(\alpha_1) = 2\alpha_1$ . Genotipe  $A_1A_2$  akan menghasilkan gamet  $A_1$  dan  $A_2$  dengan nilai pemuliaan masing-masing  $\alpha_1$  dan  $\alpha_2$  sehingga nilai pemuliaan genotipe tersebut adalah  $(\alpha_1 + \alpha_2)$ . Karena gamet yang dikeluarkan genotipe  $A_2A_2$  adalah 2 gamet  $A_2$  maka nilai pemuliaan genotipe tersebut adalah  $2(\alpha_2)$  atau  $2\alpha_2$ .

Akan tetapi, nilai pemuliaan suatu individu dapat juga dinyatakan dalam artian rata-rata pengaruh suatu substitusi gen ( $\alpha$ ) seperti di bawah ini. Karena menurut persamaan 6.17  $\alpha_1 = q\alpha$ , maka nilai pemuliaan genotipe  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$  masing-masing adalah :

Nilai pemuliaan genotipe  $A_1A_1$  adalah :

$$\begin{aligned} A_{A_1A_1} &= 2\alpha_1 \\ &= 2q\alpha \end{aligned} \qquad 6.18$$

Nilai pemuliaan genotipe  $A_1A_2$  adalah :

$$A_{A_1A_2} = \alpha_1 + \alpha_2$$



$$\begin{aligned}
&= q\alpha + (-p\alpha) \\
&= (q - p)\alpha \qquad (6.19)
\end{aligned}$$

Nilai pemuliaan genotipe  $A_2A_2$  adalah :

$$\begin{aligned}
A_{A_2A_2} &= 2\alpha_2 \\
&= 2(-p\alpha) \\
&= -2p\alpha \qquad (6.20)
\end{aligned}$$

#### 6.5.1.2.2. Varians nilai pemuliaan

Varians aditif yaitu varians nilai pemuliaan, ditetapkan dengan cara mengkuadratkan nilai pemuliaan setiap genotipe dalam keseimbangan Hardy-Weinberg. Dalam keseimbangan Hardy-Weinberg populasi terdiri dari genotipe-genotipe :

$$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + q^2 A_2A_2$$

sehingga varians aditif adalah :

$$\delta_A^2 = [p^2 (A_{A_1A_1})^2] + [2pq (A_{A_1A_2})^2] + [q^2 (A_{A_2A_2})^2] \quad (6.21)$$

dengan ketentuan (lihat penjelasan sebelumnya) :

$A_{A_1A_1}$  adalah nilai pemuliaan genotipe  $A_1A_1$

$$= 2q\alpha$$

$A_{A_1A_2}$  adalah nilai pemuliaan genotipe  $A_1A_2$  :

$$= (q - p)\alpha$$

$A_{A_2A_2}$  adalah nilai pemuliaan genotipe  $A_2A_2$  :

$$= -2p\alpha$$

sehingga persamaan 6.21 menjadi :

$$\begin{aligned}\delta_A^2 &= [p^2 (2q\alpha)^2] + [2pq ((q - p)\alpha)^2] + [q^2 (-2p\alpha)^2] \\ &= [4p^2q^2 + 2pq(q - p)^2 + 4p^2q^2]\alpha^2 \\ &= [8p^2q^2 + 2pq(q - p)^2]\alpha^2 \\ &= [8p^2q^2 + 2pq(q^2 - 2pq + p^2)]\alpha^2 \\ &= [8p^2q^2 + (2pq^3 - 4p^2q^2 + 2p^3q)]\alpha^2 \\ &= [4p^2q^2 + 2pq^3 + 2p^3q]\alpha^2 \\ &= 2pq [2pq + q^2 + p^2]\alpha^2 \\ &= 2pq [(p + q)(p + q)]\alpha^2\end{aligned}\quad (6.22)$$

Karena  $p + q = 1$ , maka persamaan 6.22 menjadi

$$\delta_A^2 = 2pq\alpha^2 \quad (6.23)$$

Jika terdapat beberapa lokus yang tidak berinteraksi, maka varians aditif adalah jumlah dari varians aditif semua lokus, sehingga diperoleh :

$$\delta_A^2 = 2\Sigma pq\alpha^2 \quad (6.24)$$

### 6.5.1.3. Deviasi dominan dan variansnya

#### 6.5.1.3.1. Deviasi dominans

Deviasi dominans pada persamaan 6.2. dapat kita hitung dengan mengurangi nilai pemuliaan (A..) dari masing-masing nilai genotipe (G..).

Deviasi dominans untuk genotipe  $A_1A_1$  adalah :

$$\begin{aligned} D_{A_1A_1} &= G_{A_1A_1} - A_{A_1A_1} \\ &= 2q(a - pd) - 2q\alpha \\ &= 2qa - 2qpd - 2q[a + d(q - p)] \\ &= 2qa - 2qpd - 2qa - 2q^2d + 2pqd \\ &= -2q^2d \end{aligned} \quad (6.25)$$

Deviasi dominans untuk genotipe  $A_1A_2$  adalah :

$$\begin{aligned} D_{A_1A_2} &= G_{A_1A_2} - A_{A_1A_2} \\ &= a(q - p) + d(1 - 2pq) - (q - p)\alpha \\ &= aq - ap + d - 2pqd - [(q - p)\{a + d(q - p)\}] \\ &= aq - ap + d - 2pqd - [a(q - p) + d(q - p)^2] \end{aligned} \quad (6.26)$$

Karena  $q = 1 - p$ , maka persamaan (6.26) disederhadakan menjadi :

$$\begin{aligned}
D_{A_1A_2} &= aq - ap + d - 2pqd - [a(q - p) + d(1 - p - p)^2] \\
&= aq - ap + d - 2pqd - [a(q - p) + d(1 - 2p)^2] \\
&= aq - ap + d - 2pqd - [a(q - p) + d(1 - 4p + 4p^2)] \\
&= aq - ap + d - 2pqd - [a(q - p) + d - 4pd + 4p^2d] \\
&= aq - ap + d - 2pqd - a(q - p) - d + 4pd - 4p^2d \\
&= aq - ap - 2pqd - aq + ap + 4pd - 4p^2d \\
&= -2pqd + 4pd - 4p^2d \\
&= -2pd(q - 2 + 2p) \\
&= -2pd[q - 2 + 2(1 - q)] \\
&= -2pd[q - 2 + 2 - 2q] \\
&= \mathbf{2pqd} \qquad (6.27)
\end{aligned}$$

Deviasi dominans untuk genotipe  $A_2A_2$  adalah :

$$\begin{aligned}
D_{A_2A_2} &= G_{A_2A_2} - A_{A_2A_2} \\
&= -2p(a + dq) - (-2p\alpha) \\
&= -2pa - 2pdq + 2p[a + d(q - p)] \\
&= -2pa - 2pdq + 2pa + 2pd(q - p) \\
&= -2pdq + 2pdq - 2p^2d \\
&= \mathbf{-2p^2d} \qquad (6.28)
\end{aligned}$$

### 6.5.1.3.2. Varians dominans

Varians dominans (*dominance variance*) yaitu varians deviasi dominans, dapat dihitung dengan cara mengkuadratkan deviasi dominans setiap genotipe dalam keseimbangan Hardy-Weinberg. Dalam keseimbangan Hardy-Weinberg populasi terdiri dari genotipe-genotipe dengan masing-masing frekuensi :

$$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + q^2 A_2A_2$$

sehingga varians dominans adalah :

$$\delta_D^2 = [p^2 (D_{A_1A_1})^2] + [2pq (D_{A_1A_2})^2] + [q^2 (D_{A_2A_2})^2] \quad (6.29)$$

dengan ketentuan (lihat penjelasan sebelumnya) :

$D_{A_1A_1}$  adalah deviasi dominans genotipe  $A_1A_1$

$$= -2q^2d$$

$D_{A_1A_2}$  adalah deviasi dominans genotipe  $A_1A_2$  :

$$= 2pqd$$

$D_{A_2A_2}$  adalah deviasi dominans genotipe  $A_2A_2$  :

$$= -2p^2d$$

sehingga persamaan 6.29 menjadi :

$$\begin{aligned}
\delta_D^2 &= [p^2 (-2q^2d)^2] + [2pq (2pqd)^2] + [q^2 (-2p^2d)^2] \\
&= [p^2 (4q^4d^2)] + [2pq (4p^2q^2d^2)] + [q^2 (4p^4d^2)] \\
&= 4p^2q^4d^2 + 8p^3q^3d^2 + 4p^4q^2d^2 \\
&= 4p^2q^2d^2 (q^2 + 2pq + p^2) \\
&= 4p^2q^2d^2 (q + p)(q + p) \qquad (6.30)
\end{aligned}$$

Karena  $p + q = 1$ , maka persamaan 6.30 menjadi :

$$\delta_D^2 = 4p^2q^2d^2 \qquad (6.31)$$

#### 6.5.1.4. Varians genotipe

Dengan tetap mengingat bahwa populasi diasumsikan berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg, maka varians genotipe yang tertera dalam persamaan (1.1.2) dapat dihitung dengan rumus :

$$\begin{aligned}
\delta_G^2 &= p^2a^2 + 2pqd^2 + q^2(-a)^2 - R^2 \\
&= p^2a^2 + 2pqd^2 + q^2a^2 - R^2 \\
&= 2pq\alpha^2 + (2pqd)^2 \\
\delta_G^2 &= \delta_A^2 + \delta_D^2
\end{aligned}$$

## 6.6. Rangkuman

Fenotipe suatu karakter adalah hasil pengaruh genotipe dan lingkungan. Dengan demikian, varians fenotipe adalah perjumlahan varians genotipe dan varians lingkungan. Bila diasumsikan bahwa total varians lingkungan dalam suatu populasi adalah nol, maka varians fenotipe sama dengan varians genotipe. Varians genotipe dapat dipilah menjadi varians aditif dan varians dominans. Dalam suatu populasi, rata-rata pengaruh substitusi gen terjadi sebagai akibat adanya substitusi alel yang satu oleh alel lain.

## ***VII. Heritabilitas***

### ***7.1. Dasar pemikiran***

Variasi yang timbul dalam fenotipe ditentukan oleh variasi genotipe dan variasi lingkungannya. Proporsi variasi-variabel tersebut adalah penting bagi pemuliaan tanaman. Jika variasi genotipe lebih dominan sebagai penyumbang terhadap variasi fenotipe, maka perbaikan genetik pada tanaman untuk karakter yang dimaksud mempunyai arti untuk dilakukan. Artinya, pada kondisi yang demikian dapat dilakukan perbaikan genetik tanaman pada karakter yang dimaksud agar ekspresi fenotipenya meningkat atau menurun, tergantung pada karakter yang akan diperbaiki. Akan tetapi, bila variasi lingkungan lebih dominan, maka perbaikan lingkungan sebaiknya ditempuh untuk meningkatkan atau menurunkan ekspresi fenotipe yang dimaksud.

Berdasarkan hal itu, perlu dipelajari konsep heritabilitas dan metode-metode perhitungan untuk menentukan koefisien heritabilitas.

### ***7.2. Tujuan topik***

Topik ini bertujuan untuk :

1. Memperkenalkan konsep heritabilitas, baik dalam arti luas maupun sempit,
2. Memperkenalkan konsep heritabilitas operatif,
3. Menunjukkan cara perhitungan koefisien heritabilitas dalam arti sempit dan luas, baik untuk



tanaman autogam maupun allogam, serta perhitungan untuk menentukan koefisien heritabilitas operati.

### 7.3. Pengertian

Kita telah ketahui bahwa hanya nilai fenotipe yang dapat diukur langsung pada tanaman. Nilai fenotipe tergantung pada genotipe tanaman dan lingkungan.

$$P = G + L \quad (7.1)$$

dimana P adalah nilai fenotipe, G adalah nilai genotipe, dan L adalah deviasi karena lingkungan atau pengaruh non-genetik. Konstitusi genetik dalam genotipe dapat disebabkan oleh pengaruh gen aditif (*additive gene*) dan atau dominans (*dominance*). Dengan demikian, persamaan (7.1) itu masih dapat diperluas dengan memilah G ke dalam dua komponen yaitu aditif dan dominans.

$$G = A + D \quad (7.2)$$

Sehingga persamaan (7.1) menjadi :

$$P = A + D + L \quad (7.3)$$

Apakah suatu karakter kuantitatif diteruskan pada generasi berikut, adalah tergantung kepada proporsi konstitusi genetik (genotipe) dari karakter tersebut terhadap fenotipe.

Berdasarkan rumus tersebut, dapat dimengerti bahwa penyebab variabilitas fenotipe (varians fenotipe) suatu populasi dapat dikaitkan dengan varians aditif, varians dominans dan varians lingkungan. Berdasarkan persamaan (7.3), varians fenotipe dan komponen variansnya dapat ditulis dan, yaitu :

$$V_P = V_G + V_L \quad (7.4)$$

$$V_P = V_A + V_D + V_L \quad (7.5)$$

Perbandingan antara varians yang disebabkan oleh genotipe dengan varians fenotipe adalah ukuran dari heritabilitas (*heritability*). Heritabilitas adalah kemampuan dari suatu karakter untuk diwariskan kepada keturunannya. Proporsi varians genotipe dalam varians fenotipe dapat dihitung dengan rumus :

$$h_b^2 = \frac{V_G}{V_P} \quad (7.6)$$

Perbandingan antara keseluruhan varians karena genotipe dengan varians fenotipe disebut koefisien heritabilitas dalam arti luas (*broad heritability = heritability in broad sense*). Bila varians genotipe dipilah, maka diperoleh persamaan :

$$h_b^2 = \frac{V_A + V_D}{V_P} \quad (7.7)$$

dimana  $V_A$  adalah varians karena pengaruh gen-gen aditif dan  $V_D$  adalah pengaruh dominans. Jika tidak terjadi hubungan dominans antara allele maka :

$$V_D = 0$$

sehingga persamaan (7.6) menjadi :

$$h_b^2 = \frac{V_A}{V_P} \quad (7.8)$$

Koefisien heritabilitas ini disebut koefisien heritabilitas dalam arti sempit (*narrow heritability = heritability in narrow sense*). Heritabilitas dalam arti sempit dihitung dari porsi aditif seluruh varians genetik.

#### 7.4. Perhitungan

Untuk menentukan koefisien heritabilitas, berbagai cara telah diusulkan oleh banyak ahli. Ada 4 metode yang umum digunakan untuk menentukan koefisien heritabilitas :

1. Berdasarkan Komponen Varians Genetik,
2. Berdasarkan perbandingan varians generasi-tidak-bersegregasi terhadap varians generasi-bersegregasi.
3. Berdasarkan Regresi Antar Anak dan Orang-tua
4. Berdasarkan perbandingan varians galur (*strain*; Jerman : *staemme*) terhadap total varians komponennya. Hasil

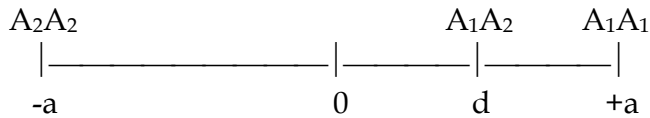
perbandingan itu disebut koefisien heritabilitas operatif, suatu bentuk koefisien heritabilitas dalam arti luas.

Koefisien heritabilitas berdasarkan metode 1, 2 dan 3 ditentukan berdasarkan seleksi individu tanaman. Sedangkan metode 4 digunakan untuk pengujian seleksi berdasarkan kumpulan tanaman dari galur-galur (Franke dan Fuchs 1984).

#### **7.4.1. Berdasarkan komponen varians genetik**

Misalkan kita memiliki dua galur homozygot  $A_1A_1$  dan  $A_2A_2$ , dan kedua homozygot tersebut kita silangkan untuk mendapatkan  $F_1$  dengan genotipe  $A_1A_2$ . Dari persilangan sendiri  $F_1$  atau persilangan antar  $F_1$  diperoleh  $F_2$  yang terdiri dari genotipe  $A_1A_1$ ,  $A_1A_2$  dan  $A_2A_2$ .

Untuk menentukan heritabilitas berdasarkan komponen varians genetik, kita menggunakan Model Satu-Lokus Fisher diatas (lihat juga Bagan 7.1 di bawah). Pada suatu populasi dari monohybrid  $F_2$ , kedua homozygot  $A_1A_1$  dan  $A_2A_2$  dapat dipandang sebagai penyimpangan yang ekstrim dari rata-rata populasi. Kita mengasumsikan nilai asal adalah sama dengan 0, yaitu nilai rata-rata ( $R$ ) dari  $A_1A_1$  dan  $A_2A_2$ . Kita menganggap bahwa genotipe  $A_1A_1$  dan  $A_2A_2$  masing-masing mempunyai nilai genotipe (*genotypic value*)  $+a$  dan  $-a$ , dan heterozygot  $A_1A_2$  mempunyai nilai genotipe  $d$ .



Bagan 7.1. Model Satu-Lokus dari Fisher (lihat penjelasan di atas)

Nilai d tergantung pada derajat dominans (Falconer 1986) :

- jika tidak ada dominans maka  $d=0$
- jika A<sub>1</sub> dominan atas A<sub>2</sub> maka  $d > 0$
- jika A<sub>2</sub> dominan atas A<sub>1</sub> maka  $d < 0$
- jika terjadi dominan penuh, maka  $d = +a$  atau  $d=-a$
- jika terjadi lewat dominans maka  $d>+a$  atau  $d<-a$ .

Derajat kedominanan dapat diekspresikan sebagai  $d/a$ .

Berdasarkan hukum Mendel, komposisi genotipe pada F<sub>2</sub> adalah 0,25 A<sub>1</sub>A<sub>1</sub> : 0,50 A<sub>1</sub>A<sub>2</sub> : 0,25 A<sub>2</sub>A<sub>2</sub> sehingga rata-rata populasi dari generasi F<sub>2</sub> (Mather dalam Allard 190, Franke dan Fuchs 1984) :

$$= 0,25 (+a) + 0,50 (d) + 0,25 (-a)$$

$$= 0,50 d$$

Konstribusi gen terhadap jumlah kuadrat adalah :

$$= 0,25 (+a)^2 + 0,50 (d)^2 + 0,25 (-a)^2$$

$$= 0,5 a^2 + 0,5 d^2$$

Karena rata-rata populasi adalah  $0,5 d$ , maka secara teoritis varians genotipe  $F_2 = V_{GF_2}$

$$\begin{aligned} &= 0,5 a^2 + 0,5 d^2 - M^2 \\ &= 0,5 a^2 + 0,5 d^2 - 0,5 d^2 \\ &= 0,5 a^2 + 0,25 d^2 \end{aligned}$$

Jika diketahui  $\Sigma d^2 = H$  dan  $\Sigma a^2 = Z$ , maka persamaan 7.9 dapat ditulis menjadi

$$V_{GF_2} = 0,5 Z + 0,25 H$$

Sehingga varians fenotipe  $F_2 =$

$$V_{PF_2} = 0,5 Z + 0,25 H + L$$

Dengan pengertian  $L$  adalah varians lingkungan.

Dengan demikian, koefisien heritabilitas dalam arti luas adalah:

$$h_b^2 = \frac{0,5Z + 0,25H}{V_{PF_2}}$$

Koefisien heritabilitas dalam arti sempit adalah :

$$h_n^2 = \frac{0,5Z}{V_{PF_2}}$$

#### 7.4.2. Regresi anak-induk

Metode regresi anak-induk (*offspring-parent regression*) digunakan apabila kita hendak menentukan koefisien heritabilitas suatu karakter yang dimiliki oleh induk dan anaknya.

Dalam karakter yang dimaksud, diasumsikan terjadi hubungan linear antara anak dan induk. Koefisien heritabilitas dihitung sebagai perbandingan antara jumlah kovarians anak-induk dalam karakter tersebut dibandingkan dengan jumlah kuadrat deviasi nilai fenotipe dari rata-rata nilai fenotipe pada karakter induk (Franke dan Fuchs 1984, Wricke dan Weber 1986). Dengan kata lain, koefisien heritabilitas diperoleh dari perbandingan antara kovarians anak-induk dengan varians fenotipe induk. Ditinjau dari segi persamaan linear, koefisien heritabilitas tersebut adalah koefisien regresi dari persamaan linear ( $b_{yx}$ ).

Berdasarkan sistem penyerbukannya, perbedaan perhitungan koefisien heritabilitas berdasarkan regresi pada tanaman menyerbuk sendiri (autogam) dan menyerbuk silang (allogam) didasarkan pada sumber genetik dari anak yang berasal dari induknya.

##### 7.4.2.1. Untuk tanaman autogam

Dari suatu populasi induk autogam diseleksi ratusan tanaman. Untuk tanaman autogam, koefisien heritabilitasnya dihitung sebagai berikut.

$$h_n^2 = b_{yx} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad (7.10)$$

dengan ketentuan  $\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$  adalah kovarians (*covariance*) antara anak dan induk. Apabila anak adalah benih hasil penyerbukan sendiri maka  $x$  adalah nilai fenotipe dari induk dan  $y$  adalah nilai fenotipe anaknya;  $x_i$  adalah nilai fenotipe induk ke- $i$ ,  $y_i$  adalah fenotipe anak ke- $i$ .

Pada tanaman autogam, kovarians =  $V_A$  karena sumber genetik dari anak sepenuhnya ditentukan oleh induk. Sehingga koefisien heritabilitas yang diperoleh adalah koefisien heritabilitas dalam arti sempit.

$$h_n^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

dengan pengertian  $V_P$  adalah  $\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$

#### 7.4.2.2. Untuk tanaman alogam

Dari suatu populasi tanaman menyerbuk silang (alogam), dipilih puluhan hingga ratusan tanaman. Pada tanaman menyerbuk silang dimana hanya setengah dari gen-gen anak berasal dari induk betina yang dipilih sedangkan setengah lagi berasal dari induk jantan yang tidak diketahui,



kovarians =  $\frac{1}{2} V_A$ . Oleh karena itu, koefisien heritabilitas diperoleh dengan mengalidukan koefisien regresi :

$$h_n^2 = 2b_{yx} = \frac{2 \sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2}$$

Koefisien heritabilitas yang diperoleh adalah koefisien heritabilitas dalam arti sempit.

$$h_n^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

dengan pengertian  $V_P$  adalah  $\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$

Tetapi, kalau anak adalah benih hasil persilangan dua induk, maka  $x$  adalah rata-rata nilai fenotipe dari kedua induk (*mid-parent value*) =  $\bar{x} = (P_1 + P_2)/2$ ;  $P_1$  dan  $P_2$  adalah induk, dan  $y$  adalah nilai fenotipe anak ( $F_1$ );  $x_i$  adalah rata-rata nilai fenotipe kedua induk ke- $i$ ,  $y$  adalah nilai fenotipe anak ke- $i$ . Koefisien heritabilitasnya dihitung berdasarkan rumus :

$$h_n^2 = b_{yx} = \frac{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})}{\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2} \quad (7.10)$$

dengan ketentuan  $\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})(y_i - \bar{y})$  adalah kovarians (*covariance*) antara anak dan induk. Koefisien heritabilitas yang diperoleh adalah koefisien heritabilitas dalam arti sempit :

$$h_n^2 = \frac{V_A}{V_P}$$

dengan pengertian  $V_P$  adalah  $\sum_{i=1}^n (x_i - \bar{x})^2$

### 7.4.3. Perbandingan antara varians generasi-bersegregasi dengan generasi-tidak-bersegregasi

#### 7.4.3.1. Varians dan Koefisien Heritabilitas

Dari persamaan (7.4) kita ketahui bahwa varians fenotipe arakter dapat dipilah ke dalam varian genotipe dan lingkungan. Dengan demikian, varians fenotipe karakter dari suatu populasi F<sub>2</sub> yang secara genotipe heterogen dapat dipilah menjadi varians genotipe dan varians lingkungan. Untuk menentukan varians fenotipe, varians genotipe dan varians lingkungan serta koefisien heritabilitas dari karakter tersebut dapat dilakukan penelitian sebagai berikut.

Andaikan kita mempunyai 2 galur homozygot A<sub>1</sub>A<sub>1</sub> dan A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>. Kedua homozygot tersebut kita silangkan untuk mendapatkan F<sub>1</sub> yang mempunyai genotipe A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>. Dari persilangan sendiri pada F<sub>1</sub> atau persilangan antar F<sub>1</sub> diperoleh F<sub>2</sub> yang terdiri atas genotipe A<sub>1</sub>A<sub>1</sub>, A<sub>1</sub>A<sub>2</sub>, A<sub>2</sub>A<sub>2</sub>. Selanjutnya, kedua induk (P<sub>1</sub> dan P<sub>2</sub>), F<sub>1</sub> dan F<sub>2</sub> ditanam bersama-sama pada

petak terpisah. Perlakuan yang sama diberikan terhadap semua genotipe. Dari pengukuran terhadap fenotipe tertentu pada semua tanaman itu kita dapat memperoleh varians fenotipe  $P_1$ ,  $P_2$  dan  $F_1$  sebagai generasi tak bersegregasi, dan varians  $F_2$  sebagai generasi bersegregasi.

Karena masing-masing tanaman pada setiap petak percobaan dari generasi bersegregasi-tidak-bersegregasi  $P_1$ ,  $P_2$  dan  $F_1$  adalah homogen ditinjau dari segi genotipe, maka penyebab adanya varians fenotipe yang terjadi pada masing-masing generasi-tak-bersegregasi tersebut hanyalah lingkungan. Kalau dianggap lingkungan memberikan pengaruh yang sama terhadap semua genotipe, maka varians lingkungan pada generasi bersegregasi  $F_2$  haruslah sama dengan rata-rata varians generasi-tak-bersegregasi  $P_1$ ,  $P_2$  dan  $F_1$ , karena komposisi genotipe pada  $F_2$  adalah  $P_1$ ,  $P_2$  dan  $F_1$ .

Karena varians fenotipe  $F_2$  adalah  $V_{PF2}$  adalah :

$$V_{PF2} = V_{GF2} + V_{LF2}$$

dan rata-rata varians lingkungan untuk  $P_1$ ,  $P_2$  dan  $F_1$  sama dengan

$$\bar{V}_{LP1, P2, F1} = \frac{V_{PP1} + V_{PP2} + V_{PF1}}{3}$$

maka

$$\bar{V}_{PF2} = V_{GF2} + \frac{V_{PP1} + V_{PP2} + V_{PF1}}{3}$$

atau

$$\bar{V}_{GF2} = V_{PF2} - \frac{V_{LP1} + V_{LP2} + V_{LF1}}{3}$$

Karena  $V_{PP1}$ ,  $V_{PP2}$ ,  $V_{PF1}$ , dan  $V_{PF2}$  telah diperoleh dari percobaan, maka  $V_{GF2}$  dapat pula dihitung secara matematika.

Dengan demikian, koefisien heritabilitas dalam arti luas dapat diperoleh, yakni :

$$h_b^2 = \frac{V_{GF2}}{V_{PF2}}$$

### 7.4.3.2. Uji Kehomogenan Varians

Syarat lain agar uji tersebut di atas valid adalah varians dari semua genotipe haruslah sama atau homogen. Uji kehomogenan varians dilakukan dengan metode Chi-Kuadrat (*Chi-square test for homogeneity of variance*) (Gomez dan Gomez 1984). Uji ini umumnya disebut Bartlett's Test.

#### 7.4.3.2.1. Derajat Bebas Sama

Untuk varians dengan derajat bebas yang sama,  $\chi^2$  dihitung dengan rumus:

$$\chi^2 = \frac{(2,3026)(f) \left[ k \log s_p^2 - \sum_{i=1}^k \log s_i^2 \right]}{1 + [(k+1)/(3kf)]}$$

dengan ketentuan

$$s_p^2 = \frac{\sum_{i=1}^k s_i^2}{k}$$

$s_i^2$  adalah rata-rata kuadrat galat (*error mean square*) dari sumber ke- $i$ , dan  $k$  adalah jumlah sumber varians yang dibandingkan. Kemudian bandingkan  $\chi^2$  yang dihitung tersebut dengan  $\chi^2$  tabel yang derajat bebasnya  $(k - 1)$ . Jika  $\chi^2$  lebih besar dibandingkan terhadap  $\chi^2$  tabel, maka varians dinyatakan tidak homogen, dan sebaliknya.

#### 7.4.3.2.2. Derajat Bebas Berbeda

Bila derajat bebas varians yang dibandingkan tidak sama, maka  $\chi^2$  dihitung dengan rumus :

$$\chi = \frac{(2,3026)[(A)(\log s_p^2) - C]}{1 + \frac{1}{3(k-1)}(D - \frac{1}{a})}$$

dengan ketentuan

$$s_p^2 = B / A$$

$$A = \sum_{i=1}^k f_i$$

$$B = \sum_{i=1}^k (f_i)(s_i^2)$$

$$C = \sum_{i=1}^k (f_i)(\log s_i^2)$$

$$D = \sum_{i=1}^k (1/f_i)$$

$f_i$  = derajat bebas ke-i

k = jumlah sumber varians yang dibandingkan

Selanjutnya, bandingkan  $\chi^2$  yang dihitung tersebut dengan  $\chi^2$  tabel yang derajat bebasnya (k - 1). Jika  $\chi^2$  lebih kecil dibandingkan dengan  $\chi^2$  tabel, maka varians dinyatakan homogen, dan sebaliknya.

#### **7.4.4. Berdasarkan Analisa Genetik dari Suatu Percobaan**

Metode-metode di atas dilakukan melalui pengukuran pada tanaman yang diseleksi secara individu. Kegiatan seperti itu khas terjadi pada awal-awal proses pemuliaan tanaman. Akan tetapi, pada tahap berikut, pengujian dilakukan berdasarkan performans keseluruhan galur-galur yang ditanam pada petak-petak percobaan. Dengan demikian, pengujian tidak lagi berdasarkan performans per tanaman, melainkan berdasarkan uji turunan (*pogeny test* ; Jerman : *Staemmepruefung*) (Franke dan Fuchs 1984) yang datanya diperoleh dari petak-petak percobaan.

Metoda ini biasanya menggunakan rancangan acak kelompok. Untuk dapat menghitung heritabilitas, kita membutuhkan varians genotipe dan varians fenotipe.

#### 7.4.4.1. Satu Lokasi dan Satu Musim Tanam

Andaikan kita menggunakan Rancangan Acak Kelompok yang menggunakan sejumlah  $g$  genotipe pada satu lokasi, pada satu kali musim tanam. Analisis variansnya dapat dilihat pada Tabel 7.1.

Tabel 7.1. Analisis Varians Rancangan Acak Kelompok yang menggunakan sebanyak  $g$  Genotipe

Sumber Variasi	Derajat Bebas	Jumlah Kuadrat (JK)	Rataan Kuadrat (RK)	Rataan Kuadrat Harapan (RKH)
Genotipe	$g - 1$	JKP	RKP	$V_e + rV_g$
Kelompok	$r - 1$	JKK	RKK	
Galat	$(g - 1)(r - 1)$	JKG	RKG	$V_e$
Total	$(rg) - 1$	JKT		

Dari Tabel 7.1. dapat dilihat :

$$RKP = V_e + rV_g$$

$$rV_g = RKP - V_e$$

$$V_g = \frac{RKP - V_e}{r}$$

Dengan demikian Koefisien Heritabilitas dapat dihitung, yakni :

$$h_{bo}^2 = \frac{V_g}{V_p}$$

Sekarang kita tentukan  $V_p$  yang merupakan varians fenotipe yang besarnya sama dengan total varians. Varians total antara rata-rata genotipe yang diperbandingkan dalam  $r$  kelompok adalah :

$$V_p = V_g + \frac{V_e}{r}$$

maka,

$$h_{bo}^2 = \frac{V_g}{V_g + (1/r)V_e}$$

Besarnya Koefisien Heritabilitas yang diperoleh itu terlalu tinggi, sebab dalam  $V_g$  juga terkandung varians interaksi genotipe dengan lingkungan. Oleh karena itu, koefisien heritabilitas sebaiknya ditentukan melalui suatu percobaan pada



beberapa lokasi dan atau pada beberapa musim tanam (Wricke dan Weber 1986, Franke dan Fuchs 1984).

#### 7.4.4.2. *Pengujian pada beberapa lokasi dan musim tanam*

Dari analisis varians percobaan pada beberapa lokasi dan atau musim tanam,  $V_g$  dapat kita pisahkan dari pengaruh interaksi genotipe dengan lingkungan dan atau musim tanam. Sekarang, andaikan kita melakukan pengujian terhadap sejumlah  $g$  genotipe pada sebanyak  $k$  lokasi dan sebanyak  $q$  musim tanam (jumlah frekuensi penanaman). Rancangan percobaan yang digunakan adalah Rancangan Acak Kelompok. Maka, model matematik linear aditif yang digunakan adalah :

$$P = \mu + \alpha + \Omega + \beta + \tau + (\alpha\Omega) + (\alpha\tau) + (\Omega\tau) + (\alpha\Omega\tau) + e$$

Dengan pengertian :

$P$  = fenotipe

$\mu$  = rata-rata populasi

$\alpha$  = pengaruh genotipe

$\Omega$  = pengaruh lokasi

$\beta$  = Pengaruh Kelompok

$\tau$  = pengaruh musim tanam

$(\alpha\Omega)$  = pengaruh interaksi antara genotipe dan lokasi

$(\alpha\tau)$  = pengaruh interaksi antara genotipe dan musim tanam

$(\Omega\tau)$  = pengaruh interaksi antara lokasi dan musim tanam

$(\alpha\Omega\tau)$  = pengaruh interaksi antara genotipe, lokasi dan musim tanam

$e$  = galat

Analisis variansnya dapat dilihat pada Tabel 7.2.

Tabel 7.2. Analisis Varians Rancangan Acak Kelompok yang menggunakan sebanyak  $g$  Genotipe yang diuji pada  $k$  lokasi,  $q$  musim tanam.

Sumber Variasi	Derajat Bebas	Jumlah Kuadrat (JK)	Rataan Kuadrat (RK)	Rataan Kuadrat Harapan (RKH)
Genotipe (g)	$f_1 = g - 1$	JK <sub>1</sub>	RK <sub>1</sub>	$V_e + rV_{gly} + rkV_{gy} + rqV_{gl} + rkqV_g$
Lokasi (l)	$f_2 = k - 1$	JK <sub>2</sub>	RK <sub>2</sub>	-
Musim Tanam (Y)	$f_3 = q - 1$	JK <sub>3</sub>	RK <sub>3</sub>	-
GxL	$f_4 = f_1f_2$	JK <sub>4</sub>	RK <sub>4</sub>	$V_e + rV_{gly} + rqV_{gl}$
GxY	$f_5 = f_1f_3$	JK <sub>5</sub>	RK <sub>5</sub>	$V_e + rV_{gly} + rkV_{gy}$
LxY	$f_6 = f_2f_3$	JK <sub>6</sub>	RK <sub>6</sub>	-
GxLxY	$f_7 = f_1f_2f_3$	JK <sub>7</sub>	RK <sub>7</sub>	$V_e + rV_{gly}$
Kelompok	$f_8 = (r - 1)kq$	JK <sub>8</sub>	RK <sub>8</sub>	-
Galat	$f_9 = (g - 1)f_8$	JK <sub>9</sub>	RK <sub>9</sub>	$V_e$

Sekarang kita harus memilah RKH agar kita peroleh  $V_g$  yang diduga berdasarkan RK.

$$V_e = RK_9$$

$$RK_7 = V_e + rV_{gly}$$

$$rV_{gly} = RK_7 - V_e$$

$$V_{gly} = \frac{RK_7 - V_e}{r}$$

$$RK_5 = V_e + rV_{gly} + rkV_{gy}$$

$$rkV_{gy} = RK_5 - V_e - rV_{gly}$$

$$V_{gy} = \frac{RK_5 - V_e - rV_{gly}}{rk}$$

$$V_{gy} = \frac{RK_5 - V_e - (RK_7 - V_e)}{rk}$$

$$V_{gy} = \frac{RK_5 - RK_7}{rk}$$

$$RK_4 = V_e + rV_{gly} + rqV_{gl}$$

$$rqV_{gl} = RK_4 - V_e - rV_{gly}$$

$$V_{gl} = \frac{RK_4 - V_e - rV_{gly}}{rq}$$

$$V_{gl} = \frac{RK_4 - V_e - (RK_7 - V_e)}{rq}$$

$$V_{gl} = \frac{RK_4 - RK_7}{rq}$$

$$RK_1 = V_e + rV_{gly} + rkV_{gy} + rqV_{gl} + rkqV_g$$

$$rkqV_g = RK_1 - V_e - rV_{gly} - rkV_{gy} - rqV_{gl}$$

$$V_g = \frac{RK_1 - V_e - rV_{gly} - rkV_{gy} - rqV_{gl}}{rkq}$$

$$V_g = \frac{RK_1 - V_e - rV_{gly} - rkV_{gy} - (RK_4 - V_e - rV_{gly})}{rkq}$$

$$V_g = \frac{RK_1 - RK_4 - RK_5 + RK_7}{rkq}$$

Kita ketahui bahwa koefisien heritabilitas adalah hasil perbandingan antara varians genotipe dengan varian fenotipe :

$$h_{bo}^2 = \frac{V_g}{V_p} \quad (7.14)$$

dengan ketentuan varians fenotipe sama dengan varians total. Varians fenotipe g galur yang diperbandingkan pada l lokasi, y musim tanam yang dilaksanakan dengan menggunakan Rancangan Acak Kelompok dengan r kelompok :

$$V_p = V_g + \frac{V_{gl}}{l} + \frac{V_{gy}}{y} + \frac{V_{gly}}{ly} + \frac{V_e}{rly}$$

sehingga persamaan (7.14) menjadi :

$$h_{bo}^2 = \frac{V_g}{V_g + \frac{V_{gl}}{l} + \frac{V_{gy}}{y} + \frac{V_{gly}}{ly} + \frac{V_e}{rly}} \quad (7.15)$$

$h_{bo}^2$  disebut sebagai koefisien heritabilitas operatif (*operative heritability*) yang termasuk ke dalam koefisien heritabilitas dalam arti luas.

## 7.5. Rangkuman

Koefisien Heritabilitas adalah proporsi varians genotipe di dalam varians fenotipe. Koefisien heritabilitas dalam arti sempit adalah proporsi varians aditif di dalam varians fenotipe. Koefisien Heritabilitas dalam arti luas adalah proporsi varians genotipe di dalam varians fenotipe. Metode yang digunakan untuk menentukan koefisien heritabilitas adalah (1)

berdasarkan komponen varians genetik, (2) berdasarkan perbandingan varians generasi-tidak-bersegregasi terhadap varians generasi bersegregasi, (3) berdasarkan regresi antara anak dan induk, dan (4) berdasarkan perbandingan varians galur terhadap total varians komponennya; koefisien heritabilitas ini disebut koefisien heritabilitas operatif yang termasuk koefisien heritabilitas dalam arti luas. Mengingat adanya interaksi genotipe dengan lingkungan (tempat dan musim), maka sebaiknya koefisien heritabilitas suatu fenotipe ditentukan melalui percobaan pada berbagai daerah dan musim.

## VIII. Daya Gabung

### 8.1. Dasar Pemikiran

Dalam suatu proses pemuliaan hybrida, para pemulia tanaman harus menemukan galur terlebih dahulu. Kemudian, pemulia menguji galur-galur tersebut untuk memperoleh hybrida terbaik. Oleh karena itu, perlu diketahui teknik pengevaluasian galur-galur untuk memperoleh 2 galur terbaik, yaitu galur-galur yang hasil persilangannya ( $F_1$ ) menunjukkan fenotipe yang terbaik.

### 8.2. Tujuan Topik

Tujuan topik ini adalah :

1. Menjelaskan *polycross* dan *topcross*
2. Menjelaskan konsep Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus
3. Menjelaskan cara menghitung Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus

### 8.3. Perkembangan Ide tentang Daya Gabung

Ide tentang Daya Gabung (*Combining Ability*) dicetuskan pertama sekali oleh para pemulia jagung di Amerika Serikat tahun 1930-an, dan Sprague dan Tatum menawarkan suatu sistematika pemanfaatan galur-galur untuk persilangan pada jagung. Publikasi tersebut mendapat

tanggapan dari berbagai ahli pemuliaan dan genetika kuantitatif dengan memperkaya atau mengembangkan atau mendukung ide tersebut. Pengembangan atau pemerayaan ide itu umumnya disebabkan oleh adanya penambahan-penambahan asumsi-asumsi genetika dan rancangan percobaan untuk perhitungan statistik agar didapatkan analisa keragaman (analisa varians).

Publikasi Sparague dan Tatum, Comstock dan Robinson (1952, lihat Allard 1960), serta Griffing (1956a, 1956b, lihat Wricke dan Weber 1986) sampai sekarang merupakan rujukan utama tentang Daya Gabung dalam semua publikasi ilmiah dan buku-buku rujukan (*Text Book*) yang antara lain Simmonds 1979, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1986, Mayo 1987). Meskipun ketelitiannya dikritik beberapa ahli misalnya oleh Feyt (1976 dalam Mayo 1987), model Griffing lebih banyak digunakan dalam analisa-analisa Daya Gabung genetyt dalam kegiatan pemuliaan tanaman karena lebih sederhana dan tanpa asumsi-asumsi genetik yang rumit. Berdasarkan hal itu, maka penulis hanya membicarakan Model Griffing di dalam buku ini.

#### ***8.4. Defenisi Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus***

Menurut evaluasi Simmonds (1979), inti pemikiran pada awal munculnya konsep tetang Daya Gabung adalah :

- (1) untuk menemukan suatu sistematika persilangan-persilangan antara sejumlah induk (galur)



- (2) untuk mempertimbangkan kearah mana variasi-variasi antara persilangan-persilangan tersebut dapat diinterpretasikan sesuai dengan gejala tambahan yang diperoleh dari perhitungan-perhitungan statistik tentang induk-induk dari persilangan tersebut, dan
- (3) apa yang harus dikatakan tentang pengaruh interaksinya (*residual interaction*)

Dalam suatu seri persilangan diperoleh individu-individu sebagai hasil dari persilangan antara galur-galur. Penampilan dari setiap hasil persilangan itu dapat diketahui dengan menumbuhkannya. Karena itu, kemampuan setiap galur dapat diekspresikan berdasarkan kemampuan hasil persilangannya dengan galur-galur lainnya. Bila dinyatakan sebagai penyimpangan (deviasi) rata-rata penampilan suatu galur dari rata-rata keseluruhan persilangan, maka rata-rata kemampuan setiap galur disebut Daya Gabung Umum (*General Combining Ability*) (Griffing 1956a, 1956b dalam dan lihat juga Allard 1960, Hoffmann, Mudra dan Plarre 1971, Simmonds 1979, Franke dan Fuchs 1984, Falconer 1985, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1985, Mayo 1987)

Berdasarkan nilai Daya Gabung Umum 2 induk dari sebuah persilangan dapat ditentukan Nilai Harapan (*expected value*) persilangan-persilangan itu. Nilai Harapan suatu persilangan adalah jumlah dari Daya Gabung Umum kedua induknya dan rata-rata total persilangan (Sprague dan Tatum 1942 dalam Falconer 1985). Selisih antara Nilai Harapan dengan Nilai Penampilan disebut Daya Gabung Khusus

(*Specific Combining Ability*) yang besarnya dapat bernilai positif, negatif atau nol. Oleh karena itu Daya Gabung Khusus didefinisikan sebagai penyimpangan (deviasi) penampilan suatu persilangan dari penampilannya yang diduga berdasarkan Daya Gabung Umum kedua induknya (Griffing 1956a, 1956b dan lihat juga Allard 1960, Falconer 1985, Mayo 1987)

Daya Gabung Umum mengukur terutama pengaruh genetik additif (*additive genetic effect*), sedangkan Daya Gabung Khusus mengukur tipe nonadditif dari interaksi gen-gen (*nonadditive type of gene interaction*) (Poehlman 1987)

Daya tarik konsep Daya Gabung tersebut adalah ia memberikan suatu kesimpulan empiris dari suatu observasi yang kompleks. Disamping itu, ia memberikan dasar rasional untuk peramalan penampilan persilangan yang akan dibuat tanpa menggunakan asumsi-asumsi genetik yang rumit. Akan tetapi, angka-angka Daya gabung hanya dapat digunakan dalam konteks dimana hal itu dikalkulasi dan tergantung pada rata-rata dari tanaman yang dipilih (Simmonds 1979)

#### **8.5. Kegunaan Penentuan Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus bagi Pemuliaan Tanaman**

Tujuan pemuliaan tanaman adalah untuk memperoleh varietas baru yang mempunyai kuantitas dan kualitas produksi (misalnya bijih, biomas, dll) yang lebih baik. Pada berbagai program pemuliaan, misalnya pemuliaan tanaman hibrida dan varietas sintetik, para pemulia pertama-tama harus menyediakan galur-galur yang jumlahnya cukup besar. Pertanyaan pertama yang muncul adalah : dari galur-galur

tersebut, galur-galur manakah yang harus disilangkan agar diperoleh tanaman hibrida atau sintetik yang sesuai dengan tujuan? Pertanyaan kedua : metode pemuliaan manakah sebaiknya dilakukan terhadap galur-galur tersebut (pemuliaan hibrida atau pemuliaan seleksi, misalnya)?

Untuk itu perlu perlu pengujian terhadap persilangan-persilangan galur-galur itu. Dari pengujian tersebut dapat diperoleh informasi tentang Daya Gabung Umum suatu induk dan atau Daya Gabung Khusus suatu persilangan. Galur-galur yang persilangannya terbukti secara nyata memberikan penampilan yang tertinggi/terbaik (artinya nilai Daya Gabung Khususnya tinggi) selanjutnya digunakan untuk produksi tanaman hibrida.

Penggunaan analisis Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus ini telah sangat meluas dikalangan para pemulia tanaman untuk menduga penampilan populasi hibrida dari tanaman menyerbuk silang khususnya pada pemuliaan tanaman hibrida seperti jagung (Simmonds 1979).

## 8.6. Teknik Penyilangan

Untuk memperoleh data untuk menemukan nilai-nilai Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus harus dilakukan persilangan-persilangan antara galur-galur atau varietas-varietas yang akan diuji. Ada 3 cara untuk melakukan persilangan galur-galur atau varietas-varietas, yaitu : (1) *polycross*, (2) *topcross* dan (3) *diallel cross*.

Di bawah ini ketiga cara tersebut akan dibicarakan satu persatu. Tetapi, perlu diketahui sebelumnya bahwa pembuatan persilangan sebaiknya dilakukan pada berbagai lokasi dan

musim tanam yang berbeda, agar pengaruh interaksi galur dengan lokasi dan musim dapat dievaluasi. Demikian juga kemampuan tanaman persilangan harus diuji pada berbagai lokasi dan musim.

### 8.6.1. *Top-cross*

Menurut Kuckuck, Kobabe dan Wenzel (1985), dengan peluang yang besar persilangan galur-galur yang mempunyai penampilan (*performance, ability*) yang rendah tidak akan menghasilkan hibrida yang menunjukkan heterosis pada karakter seperti karakter yang dimiliki oleh kedua induknya yang berasal dari satu populasi dasar. Sebaliknya, dari dua galur yang berpenampilan tinggi tidak dapat diramalkan adanya heterosis ataupun seberapa besar heterosis yang muncul. Itulah sebabnya perlu dilakukan pengujian terhadap kemampuan semua persilangan yang mungkin diperoleh, agar dari galur-galur yang ada dapat ditentukan galur-galur yang menunjukkan kombinasi yang terbaik.

Andaikata kita memiliki 50 galur, maka untuk menguji setiap persilangan kita harus membuat sebanyak  $50(50-1)/2 = 1000$  persilangan (persilangan dengan diri sendiri dan resiprok diabaikan, lihat juga 8.6.3). Dalam prakteknya, untuk jumlah galur yang banyak, cara seperti ini tidak dapat dilakukan karena membutuhkan tenaga dan biaya yang besar. Sebagai gantinya, semua galur-galur tersebut disilangkan dengan satu tanaman *Tester* (penguji); karena kespesifikan istilah maka untuk selanjutnya disebut Tester). Dengan demikian hanya ada 50 persilangan saja. Melalui perbandingan penampilan setiap persilangan galur x Tester dapat diketahui

galur mana yang mempunyai Daya Gabung Umum (*general Combining Ability*) yang lebih baik. Teknik pengujian seperti ini disebut dengan *Topcross* (Allard 1960, Kuckuck, Kobabe dan Wenzel,1985, dll)

Pengujian daya gabung (=produktivitas persilangan) galur-galur dengan sistem Topcross pertama sekali diperkenalkan oleh Davis tahun 1927, dan kemudian Jenkins dan Brunson (1932 dalam Allard 1960) memberikan data yang lebih komprehensif.

Pelaksanaan Topcross tergantung pada sistem pembungaan tanaman. Pada tanaman jagung yang bunga jantan dan betinanya berada pada tempat yang berbeda dalam satu tanaman, Topcross ini sangat mudah dilakukan. Caranya adalah menanam galur-galur dengan Tester pada barisan yang berselang-seling, dan bunga jantan galur-galur dibuang (dikastrasi) sebelum bunga tersebut mekar (lihat Bagan 8.1 dibawah). Pada tanaman satu rumah yang bunga jantan dan bunga betinanya berada pada struktur bunga yang sama, pelaksanaan Topcross ini membutuhkan sangat banyak tenaga untuk pengkastrasian. Topcross lebih mudah dilakukan pada tanaman yang bersifat steril-sendiri (*self sterile*; artinya tanaman tidak dapat melakukan pembuahan (fertilisasi) apabila bunga berasal dari tanaman atau genotipe yang sama).

Dari hasil Topcross, galur yang menunjukkan penampilan yang rendah, artinya galur yang mempunyai Daya Gabung Umum yang rendah, dapat disisihkan dari pengujian lanjutan. Hanya galur yang mempunyai Daya Gabung yang tinggi saja yang selanjutnya diuji. Jenkins dan Brunson tahun 1932 (dalam Allard 1960, Hoffmann, Mudra dan Plarre 1971) telah membuktikan bahwa galur yang memproduksi rendah

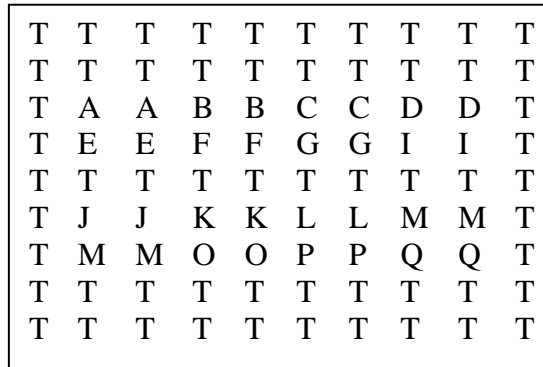
dalam Topcross akan menghasilkan persilangan tunggal (*singgle cross*) yang produksinya rendah. Sebaliknya, persilangan yang menunjukkan produksi yang tinggi berasal dari persilangan galur-galur yang menunjukkan produksi yang tinggi dalam Topcross. Dengan demikian, galur yang menunjukkan Daya Gabung Umum yang tinggi akan menghasilkan persilangan yang produksinya tinggi pula. Menurut Jenkins dan Brunson tersebut, paling tidak 50% dari galur-galur yang diuji dapat dibuang tanpa adanya resiko kehilangan galur-galur yang baik. Umumnya, jumlah galur yang dipilih tinggal sekitar 10% yang kemudian diuji lebih lanjut pada Persilangan Diallel Penuh atau Diallel Setengah (lihat 8.6.3) untuk mengidentifikasi persilangan-khusus yang memproduksi paling tinggi (Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1985, Hoffmann, Mudra dan Plarre 1971). Aspek pengujian Daya Gabung ini disebut Daya Gabung Khusus (*Specific Combining Ability*) oleh Sprague (Simmonds 1979, Mayo 1987, Poehlman 1987).

Kesulitan terbesar dari Topcross ini adalah menentukan varietas Tester yang tepat (Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1985, Allard 1960). Pada umumnya, tanaman Tester ditentukan tergantung pada tujuan evaluasi. Bila tujuannya adalah untuk mengidentifikasi tanaman yang mempunyai penampilan umum yang baik sebelum diuji untuk mengetahui kombinasi khususnya, maka Tester sebaiknya adalah varietas yang mempunyai dasar genetik yang luas (*broad genetic base*) (Allard 1960).

Pada Bagan 8.1. disajikan Skema Metode Topcross untuk menentukan Daya Gabung Umum.

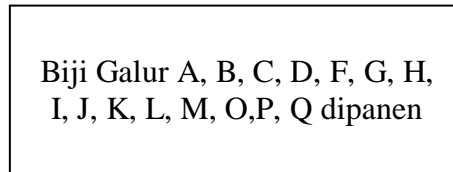
Tahap I :

Tanamlah galur-galur yang diselingi oleh Tester. Lakukanlah kastrasi pada galur-galur sebelum bunga jantannya mekar.



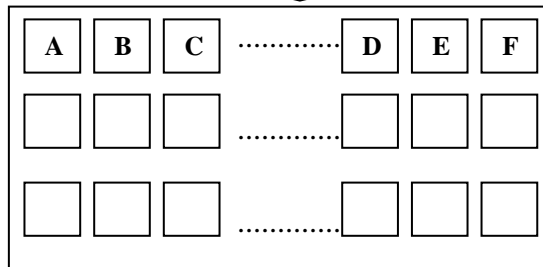
Tahap II :

Panenlah biji-biji galur-galur tersebut. Campurlah biji dari setiap galur.



Tahap III :

Tanamlah benih-benih secara terpisah. Bandingkanlah penampilannya (misalnya Produksi biji)



Bagan 8.1. Skema dan Langkah Pengujian Daya Gabung Umum berdasarkan Topcross (Diandaikan pengujian pada Tahap III dilakukan dengan Rancangan Percobaan Acak Kelompok dengan 3 kelompok; A, B, s/d Q adalah Galur, T adalah Tester; Tanda ..... mewakili petak-petak tanam untuk galur-galur lainnya)

### 8.6.2. *Polycross*

Untuk menentukan Daya Gabung Umum digunakan juga cara *Polycross*. Istilah *Polycross* pertama sekali diusulkan oleh Tysdal, Kiesebach dan Westover tahun 1942 (dalam Allard 1960). Cara *Polycross* pada prinsipnya adalah sebagai berikut : Galur-galur yang akan diuji ditanam sedemikian rupa tata-letaknya secara bercampur sehingga campuran serbuk sari (*gametic pool*) untuk semua tanaman berasal dari sumber yang sama (Kuckuck, Kobabe dan Wenzel 1985). Untuk penempatan setiap tanaman suatu galur dapat digunakan metode *Latin Square* (bujur sangkar) dan hasilnya sangat memuaskan (Olessen dan Olessen 1973 dalam Simmonds 1979). Bagan 8.2 menggambarkan contoh tata-letak tanaman dengan menggunakan *Latin Square* (lihat misalnya Cochran dan Cox 1957, Gomez dan Gomez 1984, Lampiran K). Jumlah tanaman setiap galur boleh satu ataupun beberapa, dengan 10-20 ulangan (petak). Tanaman dari setiap galur dari semua ulangan dipanen dan dicampur. Benih-benih ini kemudian ditanam untuk pengujian penampilan. Galur-galur yang menunjukkan Daya Gabung Umum yang ditinggi dipilih untuk pengujian lanjutan pada persilangan *Diallel* (lihat 8.6.3).

Keuntungan dari *Polycross* dibandingkan dengan *Topcross* adalah problem penentuan tanaman Tester tidak ditemukan pada *Polycross*. Akan tetapi, adanya penyerbukan sendiri (*self-pollination*), apalagi kalau galur-galur mempunyai tingkat penyerbukan sendiri berbeda-beda, atau polinasi yang tidak bersifat acak, dapat menyebabkan penyimpangan (bias) (Simmonds 1979). Bias barangkali dapat juga disebabkan oleh

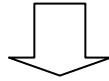


perbedaan jumlah serbuk sari yang dihasilkan oleh setiap galur (Malau 1990).

Tahap I :

Tanamlah galur-galur secara *Latin Square*. Biarkanlah terjadi penyerbukan silang secara bebas

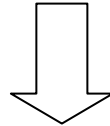
A	B	C	D	E
B	A	E	C	D
C	D	A	E	B
D	E	B	A	C
E	C	D	B	A



Tahap II :

Panenlah dan kumpulkanlah biji-biji dari semua tanam-an. Campurlah biji dari galur yang sa-ma dari semua ulangan.

Biji Galur A, B, C, D dan E dipanen



Tahap III :

Tanamlah benih-benih tersebut secara terpisah. Bandingkanlah penampilannya (misalnya Produksi biji)

A	B	C	D	E	F

Bagan 8.2. Tahapan Pengujian Daya Gabung Berdasarkan Polycross (Diandaikan pengujian pada Tahap III dilakukan dengan Rancangan Percobaan Acak Kelompok dengan 3 kelompok; A, B, C, D, E adalah Galur)

### 8.6.3. *Diallel Cross*

#### 8.6.3.1. *Pengertian Umum*

Rancangan percobaan yang umum digunakan untuk menyilangkan galur-galur yang terpilih adalah persilangan diallel (*diallel cross*). Teori yang menekankan persilangan Diallel diterangkan oleh Griffing (1956a *dalam dan lihat* Falconer 1985), dan prosedur untuk analisisnya ditemukan oleh Griffing (1956b *dalam dan lihat* Falconer 1986).

Istilah Diallel pertama sekali diperkenalkan oleh ahli pemuliaan ternak berkebangsaan Denmark bernama Schmidt pada tahun 1920-an (Wricke dan Weber 1986). Istilah ini digunakan untuk kasus dimana hanya ada satu kelompok induk sebanyak  $m$ , dan induk tersebut digunakan baik sebagai induk betina maupun jantan dalam persilangan tersebut. Oleh karena itu, masing-masing induk tersebut harus bersifat biseksual (Wricke dan Weber 1987, Falconer 1986, Mayo 1987, dll). Jadi satu induk akan dikawini oleh semua induk lainnya, dan induk tersebut harus mengawini seluruh induk lainnya (Lihat Tabel 8.1). Dalam kaitan tersebut dikenal istilah resiprok. Pada resiprok, induk A dan B bergantian sebagai betina dan jantan sehingga hasil persilangannya adalah  $A \times B$  dan  $B \times A$ ; induk betina ditulis pertama, misalnya, induk betina pada persilangan  $A \times B$  adalah A.

Tabel 8.1. Bagan persilangan Diallel dengan Induk A, B, C dan D

Betina (♀)	Jantan (♂)			
	A	B	C	D
A	A x A	A x B	A x C	A x D
B	B x A	B x B	B x C	B x D
C	C x A	C x B	C x C	C x D
D	D x A	D x B	D x C	D x D

### 8.6.3.2. Metode dan Model

Bila jumlah induk meningkat maka jumlah persilangan meningkat dengan cepat. Misalnya, bila ada 50 induk maka jumlah kombinasi dari semua induk ada sebanyak  $(50)^2 = 2500$ . Oleh karena itu, besarnya biaya dan luas lahan yang dibutuhkan turut menentukan jumlah persilangan yang dibuat, dan hal ini menentukan jumlah induk yang akan diuji. Atas dasar itu, menurut Griffing (1956a, 1956b dalam Franke dan Fuchs 1984) ada 4 metode yang mungkin dapat dilakukan :

Metode I : Jika ada sebanyak  $m$  induk dan yang akan diuji adalah semua induk,  $F_1$  dan resiprok, maka jumlah kombinasi yang akan diuji sebanyak  $m^2$  (Tabel 8.2). Misalkan ada 4 induk (A, B, C, D), maka yang diuji adalah AxA, AxB, AxC, AxD,

BxA, BxB, BxC, BxD, CxA, CxB, CxC, CxD,  
DxA, DxB, DxC, DxD.

- Metode II : Jika ada sebanyak  $m$  induk dan yang akan diuji adalah semua induk dan  $F_1$ , tanpa resiprok, maka jumlah kombinasi yang akan diuji sebanyak  $[m(m+1)/2]$  (Tabel 2). Misalkan ada 4 induk (A, B, C, D), maka yang diuji adalah AxA, AxB, AxC, AxD, BxB, BxC, BxD, CxC, CxD, DxD atau AxA, BxA, CxA, DxA, BxB, CxB, DxB, CxC, DxC, DxD.
- Metode III : Jika ada sebanyak  $m$  induk dan yang akan diuji adalah semua  $F_1$  dan resiprok, maka jumlah kombinasi yang akan diuji ada sebanyak  $m(m-1)$  (Tabel 8.2). Misalkan ada 4 induk (A, B, C, D), maka yang diuji adalah AxB, AxC, AxD, BxA, BxC, BxD, CxA, CxB, CxD, DxA, DxB, DxC.
- Metode IV : Jika ada sebanyak  $m$  induk dan yang akan diuji adalah semua  $F_1$  tanpa resiprok, maka jumlah kombinasi yang akan diuji sebanyak  $[m(m-1)/2]$  (Tabel 8.2). Misalkan ada 4 induk (A, B, C, D), maka yang diuji adalah AxB, AxC, AxD, BxC, BxD, CxD; atau BxA, CxA, DxA, CxB, DxB, DxC.

Pada Tabel 8.2 dapat dilihat jumlah persilangan yang harus diuji dalam kaitannya dengan Metode, keikutsertaan induk dan resiprok dalam pengujian.

Tabel 8.2. Jumlah Persilangan Dalam Kaitannya dengan Keikutsertaan Induk, F<sub>1</sub> dan Resiprok dalam Pengujian

Metode	Persilangan Sendiri	Resiprok	Jumlah Persilangan
I	ya	ya	$m^2$
II	ya	tidak	$m(m+1)/2$
III	tidak	ya	$m(m-1)$
IV	tidak	tidak	$m(m-1)/2$

Dalam persilangan diallel dikenal pengelompokan berdasarkan keikutsertaan induk dan F<sub>1</sub>, yaitu Diallel Penuh (*Full Diallel*) dan Diallel Setengah (*Half Diallel*). Dalam persilangan Diallel Penuh umumnya semua F<sub>1</sub> (termasuk resiprok) dan induknya diikutsertakan dalam pengujian (Franke dan Fuchs 1984). Akan tetapi ahli yang lain (seperti Sabam Malau : "Biometrika Genetika dalam Pemuliaan Tanaman" 117/220

Mayo 1987) berpendapat bahwa dalam persilangan Diallel Penuh induknya dapat diabaikan atau tidak harus diikutsertakan dalam pengujian. Pada persilangan Diallel Setengah, hanya satu set dari  $F_1$  saja (tanpa resiprok) yang diuji (Mayo 1987; contoh Metode IV di atas). Menurut Franke dan Fuchs (1984), persilangan Diallel dimana induknya tidak diikutsertakan dalam pengujian disebut Diallel Termodifikasi (contoh : Metode III dan IV di atas). Untuk selanjutnya dalam buku ini, Metode III digolongkan dalam Diallel Penuh dan Metode IV dimasukkan dalam Diallel Setengah.

Griffing (1956b dalam Franke dan Fuchs 1984) menyatakan bahwa sehubungan dengan hubungan kekerabatan dari induk yang akan disilangkan secara diallel, dikenal ada 2 situasi :

1. Semua bentuk induk dimasukkan dalam material pemuliaan tanpa memperhatikan hubungan kekerabatannya. Artinya, induk-induk tersebut dianggap bukanlah sampel dari satu populasi yang sama. Situasi ini muncul pada pemuliaan tanaman hibrida, apabila Daya Gabung para galur harus diuji, dimana galur tersebut telah direncanakan untuk ikut serta dalam pembentukan hibrida. Model ini disebut Model I.
2. Semua induk dianggap sampel dari satu populasi. Oleh karena itu, antara induk-induk tersebut ada hubungan kekerabatan. Situasi ini muncul apabila untuk suatu populasi tertentu perlu ditanyakan apakah metode Pemuliaan Seleksi (terutama pengaruh Daya Gabung Umum) atau metode Hibrida (terutama pengaruh Daya

Gabung Khusus) akan digunakan. Situasi ini disebut Model II.

Metode I-IV dapat dikombinasikan dengan Model I-II. Kedelapan kombinasi tersebut dijelaskan oleh Griffing dengan baik. Ia memberikan Analisis Ragamnya (Analisis Varians). Metode statistik untuk mengukur Daya Gabung pun berbeda-beda tergantung pada metode yang dipilih.

Dalam banyak kasus dalam praktek pemuliaan tanaman, Metode IV dan Model I sering digunakan (Franke dan Fuchs 1984) karena informasi (tentang Daya Gabung dari galur-galur) yang dibutuhkan untuk pemuliaan hibrid dapat diperoleh dengan tenaga dan luas lahan yang relatif sedikit. Metode III digunakan apabila pemulia tertarik pada pengaruh induk betina (*maternal effect*). Berdasarkan hal itu, dalam buku ini akan dibahas Metode III Model II dan Metode IV Model I berdasarkan Griffing. Model yang lain dimana induk betina dan induk jantan berbeda telah dibahas Simmonds (1979).

### 8.6.3.3. Metode III dan Model II

#### 8.6.3.3.1. Perhitungan Daya Gabung dan Model

Dalam istilah statistik, Daya Gabung Umum (DGU) adalah pengaruh utama (*main effects*), dan Daya Gabung Khusus adalah suatu interaksi (*interaction*) (Falconer 1985). Oleh karena itu, rata-rata sebenarnya suatu persilangan galur A dan B (Lihat Tabel 8.3) dapat ditulis sebagai :

$$\bar{X} - \bar{\bar{X}} = \text{DGU}_A + \text{DGU}_B + \text{DGK}_{AB}$$

Dalam suatu persilangan yang banyak sekali, DGU galur dapat dihitung sebagai penyimpangan rata-ratanya dari rata-rata keseluruhan. Tetapi bila jumlah galur sedikit, maka asumsi ini tidak benar karena setiap galur lain menyumbangkan  $1/(m-1)$  dari DGU-nya terhadap rata-rata galur yang bersangkutan (Falconer 1985). Oleh karena itu rata-rata penampilan galur A ( $= \bar{X}_A$ ) dalam semua persilangan adalah :

$$\bar{X}_A - \bar{\bar{X}} = \text{DGU}_A + \frac{1}{(m-1)} (\text{DGU}_B + \text{DGU}_C + \dots \text{DGU}_M) \dots (8.1)$$

dimana DGU adalah Daya Gabung Umum dari setiap galur (A s/d M) dan m adalah jumlah galur.

Karena  $\sum \text{DGU} = 0$  atau

$$\text{DGU}_A + \text{DGU}_B + \text{DGU}_C + \dots + \text{DGU}_M = 0$$

maka

$$\text{DGU}_B + \text{DGU}_C + \dots + \text{DGU}_M = -\text{DGU}_A \quad (8.2)$$



Tabel 8.3. Bagan Persilangan Diallel dengan Induk A, B, C dan D

Betina (♀)	Jantan (♂)			
	A	B	C	D
A	-	A x B	A x C	A x D
B	B x A	-	B x C	B x D
C	C x A	C x B	-	C x D
D	D x A	C x B	C x C	-

Dengan mensubsitisi persamaan (8.2) ke dalam persamaan (8.1), diperoleh :

$$\begin{aligned}
\bar{X}_A - \bar{X} &= DGU_A + \frac{1}{(m-1)}(-DGU_A) \\
&= DGU_A + \frac{(-DGU_A)}{(m-1)} \\
&= \frac{(m-1)DGU_A}{(m-1)} + \frac{(-DGU_A)}{(m-1)} \quad (8.3) \\
&= \frac{(m-1-1)DGU_A}{(m-1)} \\
&= \frac{(m-2)DGU_A}{(m-1)}
\end{aligned}$$

Dengan demikian, persamaan (8.1) dapat dinyatakan dalam  $DGU_A$ , yakni :

$$DGU_A = \frac{(m-1)}{(m-2)} (\bar{X}_A - \bar{X}) \quad (8.4)$$

Sekarang kita cari  $X_A$  yaitu :

$$X_A = X_{AB} + X_{AC} + X_{AD} + X_{BA} + X_{CA} + X_{DA} \quad (8.5)$$

Dengan notasi yang lebih singkat, persamaan (8.5) dapat ditulis menjadi :

$$x_A = x_{A\bullet} + x_{\bullet A} \quad (8.6)$$

Sehingga rata-rata  $X_A$  adalah :

$$\bar{x}_A = \frac{x_{A\bullet} + x_{\bullet A}}{2(m-1)} \quad (8.7)$$

Sekarang kita substitusi persamaan (8.7) ke dalam persamaan (8.4) sehingga diperoleh :

$$DGU_A = \left[ \frac{m-1}{m-2} \right] \left[ \frac{x_{A\bullet} + x_{\bullet A}}{2(m-1)} - \bar{x} \right] \quad (8.8)$$

Karena  $\bar{x} = \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)}$  (8.9)

dimana  $x_{\bullet\bullet}$  adalah jumlah seluruh persilangan, maka persamaan (8.8) ditulis menjadi :

$$\begin{aligned} DGU_A &= \left[ \frac{m-1}{m-2} \right] \left[ \frac{x_{A\bullet} + x_{\bullet A}}{2(m-1)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\ &= \left[ \frac{x_{A\bullet} + x_{\bullet A}}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} \right] \\ &= \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A})}{2m(m-2)} - \frac{2x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} \\ &= \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A}) - 2x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} \quad (8.10) \end{aligned}$$

Bila persamaan (8.10) dibuat menjadi persamaan yang berlaku untuk semua galur ke-i, maka Daya Gabung Umum suatu galur dapat dihitung dengan persamaan :

$$DGU_i = \frac{m(x_{i\bullet} + x_{\bullet i}) - 2x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} \quad (8.11)$$

Pada Metode III, persilangan Diallel yang digunakan adalah Diallel Penuh yang menggunakan semua tanaman F<sub>1</sub> dan semua tanaman resiprok, tetapi induk tidak diikutsertakan. Model II berarti induk dianggap berasal dari populasi panmiktik yang sama. Berdasarkan asumsi dan model Griffing di atas, maka suatu model persamaan linier aditif dapat ditetapkan sebagai berikut :

$$x_{ij} = \bar{x} + DGU_i + DGU_j + DGK_{ij} + r_{ij} \quad (8.12)$$

dimana

$x_{ij}$  = penampilan persilangan i x j yang diobservasi

$\bar{x}$  = rata-rata populasi

$DGU_i$  = Daya Gabung Umum Induk ke-i

$DGU_j$  = Daya Gabung Umum Induk ke-j

$DGK_{ij}$  = Daya Gabung Khusus persilangan i x j, dimana  $DGK_{ij}$   
=  $DGK_{ji}$

$r_{ij}$  = Pengaruh resiprok dari persilangan ( $r_{ij} = -r_{ji}$ )

Apabila data diperoleh dari percobaan, maka disebelah kanan a persamaan (8.12) harus ditambahkan faktor galat (*experimental error*).

Persamaan (8.12) dapat dinyatakan dalam  $DGK_{ij}$  sehingga :

$$DGK_{ij} = x_{ij} - DGU_i - DGU_j - \bar{x} - r_{ij} \quad (8.13)$$

dimana  $r_{ij} = \frac{x_{ij} - x_{ji}}{2}$  (8.14)

sehingga dengan mensubsitusi persamaan (8.7), (8.11) dan (8.14) untuk galur A dan B ke dalam persamaan (8.13) maka diperoleh :

$$\begin{aligned} DGK_{ij} &= X_{AB} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A}) - 2x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{m(x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 2x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\ &\quad - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} \\ &= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\ &= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\
&= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\
&= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\
&= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\
&= x_{AB} - \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{m(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B}) - 4x_{\bullet\bullet}}{2m(m-2)} + \frac{x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right)
\end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \\
&= \frac{x_{AB} - x_{BA}}{2} - \left( \frac{(x_{A\bullet} + x_{\bullet A} + x_{B\bullet} + x_{\bullet B})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \right) \quad (8.15)
\end{aligned}$$

Bila persamaan (8.15) dibuat berlaku umum, maka Daya Gabung Khusus suatu persilangan  $i \times j$  adalah :

$$DGK_{ij} = \frac{x_{ij} - x_{ji}}{2} - \frac{(x_{i\bullet} + x_{\bullet i} + x_{j\bullet} + x_{\bullet j})}{2(m-2)} - \frac{x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \quad (8.16)$$

### 8.6.3.3.2. Analisa Varians

Varians Nilai Rata-rata, Daya Gabung Umum, Daya Gabung Khusus, dan Resiprok dapat dihitung dengan rumus :

Varians untuk nilai rata-rata :

$$V_{\bar{x}} = \frac{V_e}{m(m-1)}$$

Varians untuk Daya Gabung Umum (DGU) induk tertentu :

$$V_{DGU_i} = \frac{V_e (m-1)}{2m(m-2)}$$

Varians untuk Daya Gabung Khusus (DGK) suatu induk :

$$V_{DGK_i} = \frac{V_e (m-3)}{2(m-1)}$$

Varians untuk pengaruh resiprok :

$$V_{r_{ij}} = \frac{V_e}{2}$$

Analisa Varians untuk Metode III Model II dapat dilihat pada Tabel 8.4.



Tabel 8.4. Analisa Varians untuk persilangan Diallel (Metode III Model II (Griffing 1956b *dalam* Wricke dan Weber 1986 dan Mayo 1987, dirobah)

Sumber Variasi	Derajat Bebas	Jumlah Kuadrat (JK)	Rataan Kuadrat (RK)	Rataan Kuadrat Harapan
DGU	$m - 1$	$JK_{DGU}$	$RK_{DGU}$	$V_e + 2bV_{DGK} + 2b(m-2)V_{DGU}$
DGK	$\frac{m(m-3)}{2}$	$JK_{DGK}$	$RK_{DGK}$	$V_e + 2bV_{DGK}$
Perbedaan Resiprok	$\frac{m(m-1)}{2}$	$JK_r$	$RK_r$	$V_e + 2rV_r$
Kelompok	$b - 1$	$JK_b$	$RK_b$	-
Galat	$(b-1)(m^2-m-1)$	$JK_G$	$RK_G$	$V_e$

dimana :

$$JK_{DGU} = \frac{1}{2(m-2)} \sum_1 (X_{i\cdot} + X_{\cdot i})^2 - \frac{2}{m(m-2)} X_{\cdot\cdot}^2$$

$$JK_{DGK} = \sum_i \sum_j \frac{1}{2} (x_{ij} + x_{ji})^2 - \frac{1}{2(m-2)} \sum_i (x_{i\cdot} + x_{\cdot i})^2 + \frac{1}{(m-1)(m-2)} x_{\cdot\cdot}^2$$

$$JK_r = \sum_i \sum_j (x_{ij} - x_{ji})^2$$

$$X_{\cdot\cdot} = \sum_i \sum_{j < i} X_{ij} \text{ dan } X_{i\cdot} = \sum_j X_{ij}$$

$b$  = jumlah kelompok

#### 8.6.3.4. Metode IV Model I

Persilangan Diallel yang digunakan pada Metode IV adalah Diallel Setengah yang menggunakan genotipe tanaman  $F_1$  tanpa tanaman resiprok, dan induk tidak diikutsertakan (sebagai contoh lihat Tabel 8.5). Model I berarti induk dianggap bukan berasal dari populasi panmiktik yang sama.

Tabel 8.5. Bagan Persilangan Diallel dengan Induk A, B, C dan D

Betina (♀)	Jantan (♂)		
	B	C	D
A	AxB	AxC	AxD
B	-	BxC	BxD
C	-	-	CxD

#### 8.6.3.4.1. Perhitungan Daya Gabung dan Model

Dari persamaan (8.4) di atas telah kita ketahui :

$$DGU_A = \frac{(m-1)}{(m-2)} (\bar{X}_A - \bar{X})$$

Sekarang kita cari  $X_A$  yaitu :

$$X_A = X_{AB} + X_{AC} + X_{AD} \quad (8.17)$$

Dengan notasi yang lebih singkat, persamaan (8.17) dapat ditulis menjadi :

$$x_A = x_{A\bullet} \quad (8.18)$$

Sehingga rata-rata  $X_A$  adalah :

$$\bar{x}_A = \frac{X_{A\bullet}}{(m-1)} \quad (8.19)$$

Sekarang kita substitusi persamaan (8.19) ke dalam persamaan (8.4) sehingga diperoleh :

$$DGU_A = \left[ \frac{m-1}{m-2} \right] \left[ \frac{x_{A\bullet}}{(m-1)} - \bar{x} \right] \quad (8.20)$$

Karena

$$\bar{x} = \frac{x_{\bullet\bullet}}{[m(m-1)]/2}$$

$$= \frac{2x_{..}}{m(m-1)} \quad (8.21)$$

dimana  $x_{..}$  adalah jumlah dari seluruh persilangan, maka persamaan (8.20) ditulis menjadi :

$$\begin{aligned} DGU_A &= \left[ \frac{m-1}{m-2} \right] \left[ \frac{x_{A.}}{m-1} - \frac{2x_{..}}{m(m-1)} \right] \\ &= \frac{x_{A.}}{m-2} - \frac{2x_{..}}{m(m-2)} \\ &= \frac{mx_{A.}}{m(m-2)} - \frac{2x_{..}}{m(m-2)} \\ &= \frac{mx_{A.} - 2x_{..}}{m(m-2)} \quad (8.22) \end{aligned}$$

Bila persamaan (8.22) dibuat menjadi persamaan yang berlaku untuk semua galur ke-i, maka Daya Gabung suatu galur dapat dihitung dengan persamaan :

$$\boxed{DGU_i = \frac{mX_{i.} - 2X_{..}}{m(m-2)}} \quad (8.23)$$

Berdasarkan asumsi dan model Griffing di atas maka suatu model persamaan linier dapat ditetapkan sebagai berikut :

$$x_{ij} = \bar{x} + DGU_i + DGU_j + DGK_{ij} \quad (8.24)$$

dimana

$x_{ij}$  = penampilan persilangan  $i \times j$  yang diobservasi

$\bar{x}$  = rata-rata populasi

$DGU_i$  = Daya Gabung Umum Induk ke- $i$

$DGU_j$  = Daya Gabung Umum Induk ke- $j$

$DGK_{ij}$  = Daya Gabung Khusus persilangan  $i \times j$ , dimana  $DGK_{ij}$   
=  $DGK_{ji}$

Apabila data diperoleh dari percobaan, maka disebelah kanan pada persamaan (8.24) harus ditambah faktor galat (*experimental error*).

Persamaan (8.24) dapat dinyatakan dalam  $DGK_{ij}$  sehingga :

$$DGK_{ij} = X_{ij} - DGU_i - DGU_j - \bar{x} \quad (8.25)$$

Dengan mensubstitusi persamaan (8.21) dan (8.23) untuk galur A dan B dalam persamaan (8.25) maka diperoleh :

$$\begin{aligned} DGK_{ij} &= x_{AB} - \left[ \frac{mx_{A\bullet} - 2x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{mx_{B\bullet} - 2x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\ &= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \left[ \frac{m(x_{A\bullet} + x_{B\bullet}) - 4x_{\bullet\bullet}}{m(m-2)} + \frac{2x_{\bullet\bullet}}{m(m-1)} \right] \\
&= x_{AB} - \frac{(x_{A\bullet} + x_{B\bullet})}{(m-2)} - \frac{2x_{\bullet\bullet}}{(m-1)(m-2)} \tag{8.26}
\end{aligned}$$

Kalau Persamaan (8.26) dibuat berlaku umum, maka Daya Gabung Khusus suatu persilangan  $i \times j$  adalah :

$$DGK_{ij} = x_{ij} - \frac{(x_{i\cdot} + x_{j\cdot})}{(m-2)} - \frac{2x_{\cdot\cdot}}{(m-1)(m-2)} \quad (8.27)$$

#### 8.6.3.4.2. Analisis Varians

Varians Daya Gabung Umum dan Daya Gabung Khusus dan Analisa Varians dapat dihitung dengan rumus-rumus berikut.

Varians Daya Gabung Umum suatu induk adalah :

$$V_{DGU_i} = DGU_i^2 - \frac{(m-1)(RK'_e)}{m(m-2)} \quad (8.28)$$

Varians Daya Gabung Khusus suatu induk adalah :

$$V_{DGK_i} = \frac{1}{m-2} \sum DGK_{ij}^2 - \frac{(m-3)(RK'_e)}{m-2} \quad (8.29)$$

dimana  $DGK_{ij}$  adalah DGK suatu persilangan  $ixj$  sehingga untuk, misalnya  $P_1$

$$\sum DGK_{ij}^2 = (DGK_{12})^2 + (DGK_{13})^2 + \dots + (DGK_{ij})^2 \quad (8.30)$$

Pada Tabel 8.6 dicantumkan Analisa Varians untuk Metode IV Model I.

Tabel 8.6. Analisis Varians untuk Mengukur Daya Gabung untuk Metode IV Model I

Sum-ber Va-riasi	Derajat Bebas	Jum-lah Kua-drat (JK)	Rataan Kua-drat (RK)	Rataan Kuadrat Harapan	$F_{hit}$
DGU	m-1	$JK_{DGU}$	$RK_{DGU}$	$V_e + (m-2)\left(\frac{1}{m-1}\right)\sum_i DGU_i^2$	$\frac{RK_{DGU}}{RK'_e}$
DGK	$\frac{m(m-3)}{2}$	$JK_{DGK}$	$RK_{DGK}$	$V_e + \left(\frac{2}{m(m-3)}\right)\sum_{i < j} DGK_{ij}^2$	$\frac{RK_{DGK}}{RK'_e}$
Ga-lat	q	$JK_e$	$RK'_e$	$V_e$	

dengan pengertian :

$$JK_{DGU} = \frac{1}{m-2} \sum_i x_{i\bullet}^2 - \frac{4}{m(m-2)} x_{\bullet\bullet}^2$$

$$JK_{DGK} = \sum_{i < j} \sum x_{ij}^2 - \frac{1}{m-2} \sum x_{i\bullet}^2 + \frac{2}{(m-1)(m-2)} x_{\bullet\bullet}^2$$



$RK'_e$  dan  $q$  diperoleh dari analisis varians percobaan lapangan berdasarkan Rancangan Percobaan yang digunakan.

$m$  = jumlah induk

Berdasarkan Nilai Harapan Teoritis yang tertera pada Tabel 8.7, KR untuk DGU dan DGK dapat dipilah (*Partitioning*), dan Komponen-komponen  $\sum DGU_i^2$  (untuk DGU) dan  $\sum_{i < j} \sum DGK_{ij}^2$

(untuk DGK) dapat dihitung seperti berikut.

Jika

$$RK_{DGU} = V_e + (m-2)\left(\frac{1}{m-1}\right)\sum_i DGU_i^2$$

dan

$$RK_{DGK} = V_e + \left(\frac{2}{m(m-3)}\right)\sum_i \sum_j DGK_{ij}^2$$

serta

$$RK'_e = V_e$$

maka dengan cara mensubsitusi nilai  $RK'_e$  pada kedua persamaan di atasnya akan diperoleh rumus untuk menghitung Komponen varians (*variance components*) DGU, yaitu :

$$\sum_i DGU_i^2 = \frac{RK_{DGU} - RK_e^i}{(m-2)\left[1/(m-1)\right]}$$

dan Komponen varians DGK, yaitu

$$\sum_{i < j} \sum DGK_{ij}^2 = \frac{RK_{DGK} - RK'_e}{2/[m(m-3)]}$$

sehingga

$$\begin{aligned} \text{Total Varians} &= \text{Komponen Varians DGU} + \\ &\quad \text{Komponen Varians DGK} \\ &= \sum_i DGU_i^2 + \sum_{i < j} \sum DGK_{ij}^2 \end{aligned}$$

Kontribusi dari setiap Komponen Varians terhadap varians Total dapat dilihat pada Tabel 8.7.

Tabel 8.7. Kontribusi Komponen Varians DGU dan DGK terhadap Total Varians

Sumber Variasi	Komponen Varians	
	Angka	Persentasi (% dari total)
DGU	$\sum_i DGU_i^2$	$\frac{\sum_i DGU_i^2}{\sum_i DGU_i^2 + \sum_{i < j} DGK_{ij}^2} \times 100 \%$
DGK	$\sum_{i < j} DGK_{ij}^2$	$\frac{\sum_{i < j} DGK_{ij}^2}{\sum_i DGU_i^2 + \sum_{i < j} DGK_{ij}^2} \times 100 \%$
Total	$\sum_i DGU_i^2 + \sum_{i < j} DGK_{ij}^2$	100%

Pembandingan  $\sum_i DGU_i^2$  terhadap  $\sum_{i < j} DGK_{ij}^2$  atau perbedaan

kontribusi (%) Komponen Varians DGU dengan Komponen Varians DGK dapat memberikan informasi apakah peranan DGU lebih besar dibandingkan dengan peranan DGK terhadap total varians penampilan sebenarnya (*the variance of the true means*, artinya setelah dikurangi varians galat) (Falconer 1986), sehingga dapat dilakukan pemilihan yang tepat terhadap metode pemuliaan tanaman, artinya apakah terhadap galur-galur tersebut sebaiknya Pemuliaan Hibrida atau Pemuliaan secara Seleksi \*\* dan Kombinasi &&. Hal ini dapat dipahami karena tanaman mewariskan DGU-nya pada turunannya, sedang DGK tidak diturunkan pada turunannya (Franke dan Fuchs 1984).

---

Catatan :

\*\*, && Berdasarkan metode genetika yang digunakan dalam pemanfaatan serta penciptaan variabilitas genetik dan seleksi terhadap varian (=tanaman dalam populasi yang bervariasi) tertentu, dalam sistem Pemuliaan di Jerman dikenal 3 metode pemuliaan tanaman yaitu Pemuliaan melalui Seleksi ("Auslesezüchtung"), Pemuliaan melalui Kombinasi ("Kombinationszüchtung") dan Pemuliaan Hibrida ("Hybridzüchtung") (lihat misalnya Kuckuck, Kobabe dan Wezel 1985, halaman 3). Pada ketiga-tiganya Metode itu dilakukan kegiatan seleksi terhadap tanaman. Tetapi, antara ketiga-tiganya terdapat perbedaan yang jelas dan prinsip, yaitu ditinjau dari segi penciptaan material (tanaman) pemuliaan dan tujuan akhir metode yang bersangkutan.

Sabam Malau : "Biometrika Genetika dalam Pemuliaan Tanaman" 140/220

### 8.7. Rangkuman

Untuk menentukan kombinasi yang paling tepat antara galur-galur, dibutuhkan suatu sistem pengujian, yaitu Polycross, Topcross dan Persilangan Diallel. Apabila jumlah galur yang akan diuji banyak sekali, maka umumnya digunakan Polycross atau Topcross, tergantung pada tujuan dan spesies tanaman. Galur-galur yang menunjukkan Daya Gabung Umum yang tinggi dipilih untuk pengujian selanjutnya, yaitu untuk menentukan Daya Gabung Khusus melalui persilangan Diallel. Konsep pengujian yang sering digunakan adalah metode dan model Griffing karena tidak memerlukan asumsi genetik yang rumit. Sebaiknya, pengujian-pengujian tersebut dilakukan pada beberapa lokasi dan musim tanam mengingat adanya interaksi genotipe dan lingkungan.

## *IX. Karakter yang Berhubungan*

### *9.1. Dasar Pemikiran*

Bagi pemuliaan tanaman, pertanyaan sering muncul khususnya ketika proses seleksi terhadap individu-individu tanaman sedang dilakukan : apakah suatu karakter (fenotipe) tertentu berhubungan dengan karakter lain, sehingga pemulia tanaman hanya perlu menggunakan salah satu dari karakter-karakter tersebut sebagai indikator seleksi?. Bolehkah seorang pemulia tanaman meyakini suatu tanaman yang jumlah daunnya tertinggi sebagai tanaman yang produksinya tertinggi? Kalau ya, maka pemulia tanaman tersebut hanya perlu memilih tanaman yang mempunyai daun terbanyak saja. Pertanyaan kedua yang muncul adalah, apakah jumlah daun yang tinggi tersebut benar-benar berkorelasi secara genetik ataukah hanya secara fenotipe? Berdasarkan hal tersebut, perlu diketahui cara-cara untuk menentukan apakah dua karakter tertentu berkorelasi fenotipe ataupun berkorelasi genetik.

### *9.2. Tujuan Topik*

Topik ini bertujuan :

1. Membahas pengertian korelasi fenotipe dan korelasi genetik.
2. Menentukan metode untuk menghitung korelasi fenotipe dan korelasi genetik tersebut.

### 9.3. Pengertian

Karakter-karakter dapat ditentukan apakah berhubungan (*correlated characters*) atau tidak. Bagi pemuliaan tanaman, pertanyaan ini sering muncul khususnya ketika proses seleksi terhadap individu-individu tanaman sedang dilakukan. Misalnya, apakah ada hubungan antara produksi bahan kering tanaman dengan luas daun; hubungan produksi dengan jumlah daun; hubungan produksi dengan tinggi tanaman; letak tongkol dengan produksi dan lain sebagainya.

Dua karakter dapat saja berkorelasi secara fenotipe, tetapi perlu diteliti apakah korelasi ini disebabkan oleh korelasi genetik atau lingkungan. Kita telah mengetahui bahwa hanya nilai fenotipe yang diukur atau dapat langsung ditentukan, tetapi nilai genotipe, nilai pemuliaan (nilai additif) dan deviasi lingkungan dapat kemudian ditentukan (lihat Bab VI) berdasarkan nilai fenotipe tersebut. Oleh karena itu, bila nilai-nilai tersebut pada dua karakter dapat ditentukan, maka ada tiga (3) bentuk korelasi (Falconer 1985) yang dapat dibuat :

- (1) Korelasi fenotipe (*phenotypic correlation*), yaitu korelasi nilai-nilai fenotipe dari dua karakter. Koefisien korelasi untuk korelasi fenotipe diberi simbol  $r_p$
- (2) Korelasi genetik (*genetic correlation*), yaitu korelasi genotipe atau, biasanya, korelasi nilai pemuliaan. Koefisien korelasi untuk korelasi genetik diberi simbol  $r_A$  dan

- (3) Korelasi lingkungan (*enviromental correlation*), yaitu korelasi deviasi lingkungan. Koefisien korelasi untuk korelasi lingkungan diberi simbol  $r_E$ .

Untuk menentukan korelasi-korelasi di atas digunakan metode statistik.

#### 9.4. Korelasi Fenotipe

Andaikan kita hendak membuat korelasi fenotipe antara fenotipe kuantitatif  $x$  dan  $y$  suatu tanaman, maka koefisien korelasi fenotipe  $r_p$  dapat dihitung dengan rumus (Mayo, 1987) :

$$r_p = \frac{Cov_p}{\sqrt{V_{px} V_{py}}} \quad (9.1)$$

dimana  $Cov_p$  adalah kovarians (*covariance*) fenotipe

$V_{px}$  adalah varians fenotipe  $x$

$V_{py}$  adalah varians fenotipe  $y$

Karena  $Cov_p = Cov_A + Cov_E$

dimana

$Cov_A$  adalah kovarians nilai pemuliaan

$Cov_E$  adalah kovarians lingkungan



maka persamaan (9.1) dapat diganti menjadi :

$$r_p = \frac{Cov_A - Cov_E}{\sqrt{V_{px} V_{py}}} \quad (9.2)$$

$$r_p = \frac{Cov_A}{\sqrt{V_{px} V_{py}}} + \frac{Cov_E}{\sqrt{V_{px} V_{py}}}$$

Dari persamaan (7.8 pada Bab 7 : Heritabilitas) kita ketahui :

$$h^2 = \frac{V_A}{V_p}$$

maka untuk karakter x dan y :

$$h_x^2 = \frac{V_{Ax}}{V_{px}} \quad (9.3)$$

$$V_{px} = \frac{V_{Ax}}{h_x^2}$$

$$h_y^2 = \frac{V_{Ay}}{V_{py}} \quad (9.4)$$

$$V_{py} = \frac{V_{Ay}}{h_y^2}$$

Dengan mensubsitisi persamaan (9.3) dan (9.4) ke dalam persamaan (9.2), dan  $e^2 = 1 - h^2$  maka persamaan (9.2) menjadi :

$$r_p = h_x h_y \frac{Cov_A}{\sqrt{V_{Ax} V_{Ay}}} + e_x e_y \frac{Cov_E}{\sqrt{V_{Ex} V_{Ey}}} \quad (9.5)$$

Kita ketahui

$$\frac{Cov_A}{\sqrt{V_{Ax} V_{Ay}}} = r_A$$

dan

$$\frac{Cov_E}{\sqrt{V_{Ex} V_{Ey}}} = r_E$$

maka persaman (9.5) menjadi

$$r_p = h_x h_y r_A + e_x e_y r_E \quad (9.6)$$

### 9.5. Korelasi Genetik

Kalau kita menggunakan metode hubungan indukturunan (*parent-offspring relationships*) seperti yang ditunjukkan pada Bab 7 (Heritabilitas), maka kita peroleh :

$$Cov(x_{parent}, Y_{offspring}) = \frac{1}{2} Cov_A$$

dan karena

$$\text{Cov}_{\text{op}}(X) = \frac{1}{2} V_A \text{ dan } \text{Cov}_{\text{op}}(Y) = \frac{1}{2} V_A$$

maka

$$r_A = \frac{\text{Cov}(x_{\text{induk}}, y_{\text{turunan}})}{\sqrt{\text{Cov}_{\text{OP}}(x)\text{Cov}_{\text{OP}}(y)}}$$

Menurut (Robertson 1959 dalam Mayo 1987) dan Reeve (1955 dalam Falconer 1985), perkiraan ini mempunyai varians perkiraan (*approximate variance*):

$$\left[ \frac{(1-r_A^2)}{2} \right] \left[ \frac{V_{h^2x} \quad V_{h^2y}}{h^2x \quad h^2y} \right]$$

## 9.6. Rangkuman

Dua karakter dapat berkorelasi fenotipe, ataupun genetik ataupun lingkungan. Untuk itu perlu dilakukan pengujian berdasarkan rumus-rumus di atas.

## *X. Pendugaan terhadap Jumlah Gen*

### *10.1. Dasar Pemikiran*

Suatu karakter dapat dikendalikan oleh beberapa atau banyak gen. Jumlah gen yang mengendalikan suatu karakter perlu diketahui agar proses pemuliaan tanaman dapat dilakukan lebih cepat dan terarah.

### *10.2. Tujuan Topik*

Tujuan topik ini adalah untuk membicarakan berbagai metode untuk menentukan jumlah gen.

### *10.3. Kegunaan Bagi Pemuliaan Tanaman*

Bagi para pemulia, menentukan jumlah gen yang mengontrol suatu karakter kuantitatif adalah penting. Ini berkaitan langsung dengan proses seleksi dalam pemuliaan. Dengan mengetahui jumlah gen suatu karakter kuantitatif tertentu, pemulia dapat lebih cepat mengeliminasi gen-gen yang tidak dibutuhkan dari suatu populasi, sebaliknya dapat lebih mengakumulasi gen-gen yang diinginkan pada varietas yang sedang diciptakan.

Sejak tahun 1912 sampai tahun 1960, berbagai metode untuk menentukan jumlah gen pengontrol karakter-karakter kuantitatif telah diusulkan para ahli. Akan tetapi sampai sekarang, model-model tersebut belum memuaskan para pemulia tanaman. Hal ini menurut Franke dan Fuchs (1984)

*Sabam Malau : "Biometrika Genetika dalam Pemuliaan Tanaman" 148/220*

disebabkan model-model genetik yang diusulkan itu mempunyai persyaratan-persyaratan yang terlalu banyak yang jarang sekali dapat dipenuhi dalam pemuliaan tanaman. Meskipun demikian, model-model tersebut tetap berguna untuk diterapkan paling tidak untuk meramalkan jumlah gen yang mendekati jumlah sebenarnya. Berikut ini adalah metode-metode yang sering digunakan dalam pemuliaan tanaman.

#### ***10.4. Metode Castle-Wright***

##### ***10.4.1. Dasar Teoritis***

Metode Castle-Wright adalah penemuan dari Castle (1921), dan Wright (1934 dalam Franke dan Fuchs 1984, Mayo 1987, Poehlman 1987). Metode yang juga ditawarkan oleh Serebrowsky (1928 dalam Franke dan Fuchs 1984) dikenal juga dengan nama Indeks Segregasi Castle-Wright. Untuk menentukan jumlah gen pengendali suatu karakter, metode ini didasarkan pada parameter-parameter generasi  $F_2$  dan induk (*parents*).

Andaikan kita mempunyai dua galur homozygot  $P_1$  dan  $P_2$  dengan melibatkan  $n$  lokus. Asumsi-asumsi yang berlaku untuk metode ini adalah:

- (1)  $P_1$  mempunyai semua allel negatif yaitu allel yang menyebabkan penurunan nilai fenotipe suatu karakter; induk yang memiliki semua allel negatif adalah induk yang nilai genotipenya adalah negatif. Sedangkan  $P_2$  memiliki semua allel positif, yaitu allel yang menyebabkan peningkatan nilai fenotipe suatu karakter;

induk yang memiliki semua allel positif adalah induk yang mempunyai nilai genotipe positif (sebagai contoh, lihat model Satu Lokus Fisher pada BAB VI dan BAB VII, dimana  $A_1A_1$  disebut memiliki allel negatif,  $A_2A_2$  memiliki allel positif)

- (2) Semua gen-gen mempunyai pengaruh-pengaruh yang sama, dan berpengaruh secara aditif
- (3) Tidak terjadi hubungan dominans ataupun epistasis antar polygen
- (4) Tidak ada dua lokus dalam kromosom yang sama, artinya tidak ada tautan (*linkage*)

Asumsi-asumsi itu tentu saja sangat jarang dapat dipenuhi dalam kegiatan/proses pemuliaan tanaman. Jumlah gen yang diperoleh dari perhitungan tersebut adalah jumlah minimum dari jumlah gen yang sebenarnya, artinya jumlah gen hasil perhitungan tidak mungkin melebihi jumlah yang sebenarnya (Franke dan Fuchs 1984). Bila dari perhitungan yang menggunakan rumus yang ada kita memperoleh jumlah gen yang terlibat ada sebanyak  $n$ , maka kita hanya dapat menyimpulkan paling tidak (minimum) terdapat  $n$  gen yang mengendalikan karakter kuantitatif tersebut. Oleh karena itu, metode ini tidak terlalu dapat dipercaya, khususnya bila jumlah gen yang terlibat lebih dari 4 (Poehlman 1987).

Perbedaan antara  $P_1$  dan  $P_2$  adalah :

$$P_1 - P_2 = 2na$$

dengan ketentuan  $a$  adalah nilai genotipe suatu individu (lihat Bab VI).

Varians genetik additif dari generasi F<sub>2</sub> adalah

$$V_{PF_2} - V_E = \sum_{i=1}^n 2pqa^2$$

dan  $p = q = 1/2$ , dengan ketentuan p dan q masing-masing adalah frekuensi gen negatif dan positif sehingga

$$V_A = \frac{na^2}{2}$$

Oleh karena itu, jumlah gen (n) yang mengendalikan suatu karakter tertentu adalah :

$$n = \frac{(P_1 - P_2)^2}{8V_A} \quad (10.1)$$

#### 10.4.2. Penentuan berdasarkan Percobaan

Kita telah ketahui (lihat Bab VII mengenai Heritabilitas) nilai fenotipe tergantung kepada genotipe tanaman dan lingkungan. Hal ini dapat dituliskan secara matematis :

$$P = G + L$$

dimana P adalah nilai Fenotipe, G adalah nilai genotipe dan E adalah deviasi karena lingkungan atau pengaruh non-genetik.  
Karena

$$G = A + D$$

maka

$$P = A + D + L$$

atau

$$V_P = V_G + V_L$$

dan untuk F<sub>2</sub> maka

$$V_{F_2} = V_A + V_D + V_L$$

Karena diasumsikan bahwa V<sub>D</sub> = 0 (lihat Bagian 7.3), maka

$$V_{F_2} = V_A + V_L$$

atau

$$V_A = V_{F_2} - V_L$$

Sehingga persamaan (10.1) menjadi :

$$n = \frac{(\bar{X}_{P1} - \bar{X}_{P2})^2}{8(V_{F_2} - V_L)}$$



dimana

$n$  adalah jumlah dari gen dari sistem polygen

$\bar{X}_{P_1}$  adalah rata-rata induk (galur)  $P_1$  yang memiliki allele positif

$\bar{X}_{P_2}$  adalah rata-rata induk (galur)  $P_2$  yang memiliki allele negatif

$\bar{V}_{F_2}$  adalah varians fenotipe generasi  $F_2$

$V_L$  adalah varians lingkungan  $F_2$  yang besarnya ditentukan berdasarkan rata-rata varians fenotipe generasi-tidak-bersegregasi ( $P_1$ ,  $P_2$  dan  $F_1$ , bila  $F_1$  ada ; lihat BAB : Heritabilitas)

### **10.4.3. Metode Mather**

Berdasarkan Metode Castle, Serebrowsky dan Wright, Mather (1949 dalam Franke dan Fuchs 1984) mengembangkan metodenya yang menggunakan parameter dari generasi  $F_2$  dan induk. Kelebihan metode Mather adalah jumlah gen dapat diduga meskipun dalam keadaan hubungan dominan (*dominance*), sebab berdasarkan analisis Mather baik komponen varians aditif (D) maupun komponen varians dominan (H) turut juga diduga. Dengan demikian, berdasarkan komponen varians aditif (D), jumlah gen yang terlibat dalam suatu karakter kualitatif:

$$n = \frac{(\bar{X}_{P1} - \bar{X}_{P2})^2}{4D}$$

dimana

n adalah jumlah dari gen dari sistem polygen

$\bar{X}_{P1}$  adalah rata-rata induk (galur) P<sub>1</sub> yang memiliki allel positif

$\bar{X}_{P2}$  adalah rata-rata induk (galur) P<sub>2</sub> yang memiliki allel negatif

D adalah varians komponen aditif

Berdasarkan komponen varians dominans (H), jumlah gen yang terlibat dalam suatu karakter kualitatif :

$$n = \frac{\bar{X}_{F1} - \frac{(\bar{X}_{P1} + \bar{X}_{P2})}{2}}{H}$$

dimana

n adalah jumlah dari gen dari sistem polygen

$\bar{X}_{P1}$  adalah rata-rata induk (galur) P<sub>1</sub> yang memiliki allel positif

$\bar{X}_{P_2}$  adalah rata-rata induk (galur)  $P_2$  yang memiliki allele negatif

$\bar{X}_{F_1}$  adalah rata-rata  $F_1$  ( $=P_1 \times P_2$ )

H adalah varians komponen dominans

### **10.5. Rangkuman**

Suatu karakter dapat dikendalikan oleh beberapa atau banyak gen. Jumlah gen yang mengendalikan suatu karakter perlu diketahui agar proses pemuliaan tanaman dapat dilakukan lebih cepat dan terarah. Jumlah gen minimum dapat diduga berdasarkan metode Castle-Wright dan Mather

## ***XI. Analisa Stabilitas***

### ***11.1. Dasar Pemikiran***

Disamping menemukan varietas yang mempunyai produksi lebih tinggi (misalnya produksi), tanaman yang telah mengalami perbaikan genetik tersebut juga diharapkan menunjukkan fenotipe yang stabil pada berbagai daerah tumbuh.

### ***11.2. Tujuan Topik***

Topik ini bertujuan untuk mempelajari berbagai metode untuk menentukan stabilitas.

### ***11.3. Tujuan Penelitian***

Para pemulia tanaman berusaha untuk menemukan varietas yang mempunyai kualitas dan kuantitas produksi yang tinggi pada berbagai tempat tumbuh (iklim). Varietas seperti itu dapat mempunyai produksi yang sangat rendah pada suatu daerah yang kurang baik lingkungan tumbuhnya, sementara pada lingkungan tumbuh yang relatif baik varietas tersebut memberikan hasil yang sangat tinggi. Dengan demikian, dari kedua lingkungan tumbuh yang berbeda tersebut dapat diperoleh rata-rata kualitas dan kuantitas produksi yang cukup tinggi.

Varietas yang disebut terakhir kurang disukai oleh para pemulia tanaman. Para pemulia tanaman ingin menemukan

varietas yang mampu menghasilkan kualitas dan kuantitas produksi yang tinggi yang tidak terlalu menurun apabila tanaman itu ditumbuhkan pada lingkungan yang kurang baik, misalnya iklim yang tiba-tiba memburuk selama pertumbuhan tanaman. Para pemulia tanaman ingin mencari varietas yang mempunyai daya sanggah yang baik (*well-buffered varieties*) terhadap perubahan lingkungan tumbuh. Dengan kata lain, varietas yang dicari oleh para pemulia tanaman adalah varietas yang mempunyai ekspresi fenotipe yang stabil.

Oleh karena itu, perlu ditetapkan metode statistik untuk mengukur apakah suatu varietas mempunyai stabilitas fenotipe atau tidak.

#### **11.4. Analisis Statistik**

Sejak tahun 1917, para pemulia dan ahli statistik telah berusaha untuk menemukan model statistik untuk mengukur stabilitas fenotipe. Akan tetapi, sampai sekarang semua model masih mengandung banyak kelemahan, walaupun masing-masing model secara relatif mempunyai keunggulan dibandingkan dengan model lain.

Berbagai ahli telah berusaha membuat pembahasan secara menyeluruh (*review*) terhadap model yang ada, yakni Lin, Binns dan Lefkovitch (1986), Weber dan Wricke (1987), dan Becker (1987).

Berdasarkan kesimpulan Lin, Binns dan Lefkovitch (1986) terdapat 9 metode statistik yang mengukur stabilitas. Mereka menyimpulkan ada 3 bentuk konsep stabilitas :

- Bentuk 1. Suatu genotipe dikatakan stabil apabila varians lingkungan tumbuhnya (*among-environments variance*) adalah kecil,
- Bentuk 2. Suatu genotipe dikatakan stabil apabila responsnya terhadap lingkungan- lingkungan tumbuhnya adalah sejajar (*parallel*) dengan respons rata-rata semua genotipe yang diuji dalam percobaan.
- Bentuk 3. Suatu genotipe dikatakan stabil apabila jumlah Kuadrat Sisa (galat) dari model regresi pada indeks lingkungan adalah kecil.

Berikut ini akan diberikan contoh masing-masing bentuk di atas. Model yang berlaku adalah model linier aditif :

$$Y_{ij} = \mu + g_i + p_j + e_{ij}$$

dengan pengertian

$g_i$  = pengaruh genotipe,  $i=1, \dots k$

$p_j$  = pengaruh lingkungan,  $j=1, \dots q$

$e_{ij}$  = interaksi

### 11.4.1. Varians Genotipe antar Lingkungan

Metode ini ditemukan oleh Roemer (1917). Metode ini termasuk Bentuk 1. Ukuran stabilitas adalah varians genotipe dalam lingkungan-lingkungan  $s_i^2$  (*across environments*).

$$s_i^2 = \sum_{j=1}^q \frac{(x_{ij} - \bar{x}_{i\bullet})^2}{(q-1)}$$

Fenotipe yang stabil menunjukkan varians yang kecil.

### 11.4.2. Koefisien Regresi

Metode yang termasuk ke dalam Bentuk 2 ini pertama sekali ditawarkan oleh Yates dan Cochran tahun 1938, kemudian oleh Finlay dan Wilkinson tahun 1963. Ukuran stabilitas adalah koefisien regresi ( $b_i$ ). Akan tetapi, masih diperdebatkan sampai sekarang, apakah  $b = 1$ ,  $b = 0$  ataukah  $b = \text{minimum}$  (lihat Utz 1972 dalam Wricke dan Weber 1987) sebagai kriteria stabil? Koefisien regresi  $b_i$  dihitung dengan rumus :

$$b_i = \frac{\sum_{j=1}^q (x_{ij} - \bar{x}_{i\bullet})(\bar{x}_{\bullet j} - \bar{x}_{\bullet\bullet})}{\sum_{j=1}^q (\bar{x}_{\bullet j} - \bar{x}_{\bullet\bullet})^2}$$

### 11.4.3. Ekovalens

Ekovalens (*ecovalence*) sebagai kriteria untuk mengukur stabilitas genotipe ditawarkan oleh Wricke (1962, 1964, 1965 dalam Wricke dan Weber 1986). Metode ini termasuk ke dalam Bentuk 2.

$$W_2^2 = \sum_{j=1}^q (x_{ij} - \bar{x}_{i\cdot} - \bar{x}_{\cdot j} + \bar{x}_{\cdot\cdot})^2$$

Genotipe yang stabil menunjukkan  $W_2^2$  yang kecil. Genotipe dgn kestabilan tertinggi memiliki  $W_2^2 = 0$ . Genotipe seperti itu mempunyai ekovalens yang tinggi.

### 11.4.4. Deviasi dari Regresi

Metode ini adalah contoh dari Bentuk 3. Pada metode yang pertama sekali ditawarkan oleh Eberhart dan Russel ini, suatu genotipe dikatakan stabil apabila genotipe itu menunjukkan deviasi yang kecil dari regresi.

$$\sum d_{ij}^2 = \sum_{j=1}^q (x_{ij} - \bar{x}_{i\cdot})^2 - b_i^2 \sum_{q=1}^q (\bar{x}_{\cdot j} - \bar{x}_{\cdot\cdot})^2$$



### ***11.5. Rangkuman***

Disamping menemukan varietas yang mempunyai produksi lebih tinggi (misalnya produksi), tanaman yang telah mengalami perbaikan genetik tersebut juga diharapkan menunjukkan fenotipe yang stabil pada berbagai daerah tumbuh. Stabilitas fenotipe dapat diukur berdasarkan (1) varians genotipe antar lingkungan, (2) koefisien regresi, (3) ekovalens dan (4) deviasi dari regresi.

## ***XII. Kovarians antar Kerabat***

### ***12.1. Dasar Pemikiran***

Kemiripan antar kerabat (*resemblance between relatives*) adalah fenomena genetik dasar yang ditunjukkan oleh karakter kuantitatif (Falconer 1985). Derajat kemiripan ini dapat digunakan untuk menduga jumlah dari varians genetik aditif yang besarnya sama dengan varians aditif yang dapat memberikan informasi tentang metode pemuliaan yang akan digunakan untuk perbaikan fenotipe tanaman. Oleh karena itu perlu diketahui penyebab kemiripan antar kerabat, dan menunjukkan bahwa jumlah dari varians aditif dapat diperkirakan dari derajat kekerabatan yang diobservasi.

Hubungan kekerabatan antara individu-individu yang berkerabat diukur dari kovarians (*covariance*) antar kerabat.

Kita ketahui bahwa fenotipe suatu individu ditentukan oleh genotipe dan lingkungannya. Oleh karena itu, kovarians fenotipe antar kerabat ditentukan oleh kovarians genetik dan kovarians lingkungan dari individu-individu yang berkerabat. Dalam buku ini hanya kovarians genetik yang dibahas lebih dalam, sedangkan penjelasan yang lebih lengkap tentang kovarians lingkungan dapat dilihat pada Falconer (1985) atau buku-buku standar lainnya yang sejenis.

### ***12.2. Tujuan Topik***

Topik ini bertujuan untuk membahas kovarians antar kerabat.

### **12.3. Kovarians Genetik**

Dalam hal ini kita mengasumsikan bahwa (1) populasi berada dalam keseimbangan Hardy-Weinberg dalam karkater yang dimaksud dan (2) pengaruh epistasis tidak ada.

Kovarians genetik adalah kovarians nilai genotipe suatu individu dengan kovarians rata-rata nilai genotipe individu lainnya dalam suatu hubungan tertentu (Falconer 1985).

#### **12.3.1. Anak dan satu induk**

Katakanlah terdapat hubungan satu induk (*parent* = P) yang memiliki nilai genotipe X dengan turunannya (*offspring*) yang mempunyai nilai genotipe Y. Nilai genotipe (*genotypic value*) induk :

$$X = A + D$$

dimana A adalah pengaruh genetik aditif

D adalah pengaruh dominans.

Dalam suatu populasi yang menyerbuk acak, dan bila nilai-nilai di atas adalah sebsar  $\frac{1}{2}$  nilai pemuliaan (A) induk, maka

$$Y = \frac{1}{2} A$$

Apabila terdapat banyak individu, maka kovarians anak dengan satu induk diperoleh dengan cara menjumlahkan seluruh hasil perkalian nilai nilai genotipe anak dengan orang tua (Mayo 1987).

$$\begin{aligned} \text{Cov}_{OP} &= E(\mathbf{YX}) \\ &= E(\frac{1}{2} A) (A + D) \\ &= \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{2} \text{Cov}_{AD} \end{aligned} \quad (12.1)$$

dimana

$\text{Cov}_{OP}$  adalah kovarians anak dengan induk

$E$  adalah simbol nilai harapan

$V_A$  adalah varians aditif

$\text{Cov}_{AD}$  adalah kovarians pengaruh aditif dan dominans.

Sekarang kita hitung nilai  $\text{Cov}_{AD}$ . Kita asumsikan kita mempunyai suatu populasi Hardy-Weinberg dengan frekuensi dan jenis genotipe :

$$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + q^2 A_2A_2 \quad (12.2)$$

Kita mengetahui (Lihat Bab VI) :

Nilai pemuliaan (A) untuk  $A_1A_1$  adalah  $2q\alpha$

Nilai pemuliaan (A) untuk  $A_1A_2$  adalah  $(q - p)\alpha$

Nilai pemuliaan (A) untuk  $A_2A_2$  adalah  $-2p\alpha$

dan

deviasi dominans (D) untuk  $A_1A_1$  adalah  $-2q^2d$

deviasi dominans (D) untuk  $A_1A_2$  adalah  $2pqd$

deviasi dominans (D) untuk  $A_2A_2$  adalah  $-2p^2d$

Maka dengan memasukkan nilai pemuliaan, deviasi dominans dan frekuensi setiap genotipe akan diperoleh  $Cov_{AD}$  (Wricke dan Weber 1986) :

$$\begin{aligned} Cov_{AD} &= p^2(2q\alpha)(-2q^2d) + 2pq(q-p)\alpha(2pqd) + q^2(-2p\alpha)(-2p^2\alpha) \\ &= 0 \end{aligned}$$

Oleh karena itu, persamaan (12.1) menjadi :

$$\begin{aligned} Cov_{OP} &= \frac{1}{2} V_A + \frac{1}{2} (0) \\ &= \frac{1}{2} V_A \end{aligned} \quad (12.3)$$

$Cov_{OP}$  dapat dihitung dengan cara yang lain, yaitu dengan menggunakan Model Satu Lokus. Kita telah katakan di atas bahwa nilai genotipe anak adalah setengah nilai pemuliaan induk. Pada Bab VI kita telah mengetahui nilai pemuliaan setiap genotipe. Dengan demikian,

$$\begin{aligned} \text{Nilai genotipe anak yang genotipenya } A_1A_1 &= \frac{1}{2}(2q\alpha) \\ &= q\alpha \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Nilai genotipe anak yang genotipenya } A_1A_2 &= \frac{1}{2}[(q-p)\alpha] \\ &= \frac{1}{2}(q - p)\alpha \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Nilai genotipe anak yang genotipenya } A_2A_2 &= \frac{1}{2}[-2p(\alpha+pd)] \\ &= -p\alpha \end{aligned}$$

Sekarang, dengan menggunakan persamaan (12.2), kita kalikan frekuensi dengan nilai genotipe induk dan nilai genotipe anak untuk semua genotipe, serta menjumlahkan semua hasil perkalian tersebut. Hasilnya adalah  $Cov_{OP}$ :

$$\begin{aligned} Cov_{OP} &= [(p^2)(2q(\alpha- qd))] \\ &\quad + 2pq\{[q - p]\alpha + 2pqd\}[1/2(q - p)\alpha] \\ &\quad + [(q^2)(-2p(\alpha+pd))(-p\alpha)] \\ &= [(p^2)(2q(\alpha- qd))] \\ &\quad + 2pq\{[(q - p) \alpha + 2pqd] [1/2(q - p)\alpha]\} \\ &\quad + [(q^2)( -2p(\alpha+pd))(- p\alpha)] \\ &= 2p^2q^2\alpha - 2p^2q^3\alpha d + pq^3\alpha^2 - p^2q^2\alpha^2 \\ &\quad + 2p^2q^3\alpha d - p^2q^2\alpha^2 + p^3q\alpha^2 - 2p^3q^3\alpha d \\ &\quad + 2p^2q^2\alpha^2 + 2p^3q^2\alpha d \\ &= pq^3\alpha^2 + 2p^2q^2\alpha^2 + p^3q\alpha^2 \\ &= pq\alpha^2(q^2 + 2pq + p^2) \end{aligned}$$

Karena  $(q^2 + 2pq + p^2) = 1$ , maka

$$\begin{aligned} Cov_{OP} &= pq\alpha^2(1) \\ &= pq\alpha^2 \end{aligned}$$

Dari persamaan Bab VI (lihat Nilai Genotipe) kita ketahui

$$V_A = 2pq\alpha^2$$

maka

$$\begin{aligned} \mathbf{Cov}_{OP} &= pq\alpha^2 \\ &= \frac{1}{2} V_A \end{aligned} \quad (12.4)$$

Sekarang, bila kita membagi  $\mathbf{Cov}_{OP}$  dan  $\frac{1}{2} V_A$  dengan varians fenotipe induk, maka diperoleh koefisien regresi  $b_{OP}$  :

$$b_{OP} = \frac{\mathbf{Cov}_{OP}}{V_P} = \frac{\frac{1}{2} V_A}{V_P} \quad (12.5)$$

(Lihat juga Bab VII tentang Heritabilitas).

### 12.3.2. Anak dan Rata-rata Induk

Andaikan dua induk  $P_1$  dan  $P_2$  yang masing-masing mempunyai nilai  $P$  dan  $P'$  disilangkan. Rata-rata kedua induk adalah  $\bar{P} = (P + P')/2$ . Andaikan rata-rata turunannya (*offspring*) adalah  $O$ , maka :

$$Cov_{O\bar{P}} = \frac{1}{2} (\mathbf{Cov}_{OP} + \mathbf{Cov}_{OP'})$$

Jika varians induk  $P_1$  adalah ( $V_{P1}$ ) dan varians induk  $P_2$  adalah  $V_{P2}$ , dan besar kedua varians tersebut adalah sama, maka :

$$\begin{aligned} \text{Cov}_{O\bar{P}} &= \frac{1}{2} \text{Cov}_{OP} \\ &= \frac{1}{2} \mathbf{V}_A \end{aligned} \quad (12.6)$$

Jika varians fenotipe kedua induk adalah sama, maka

$$V_{\bar{P}} = \frac{1}{2} V_P \quad (12.7)$$

Bila persamaan (12.6) dibagi dengan  $V_{\bar{P}}$  maka diperoleh koefisien regresi  $b_{OP}$  :

$$b_{OP} = \frac{\frac{1}{2} V_A}{\frac{1}{2} V_{\bar{P}}}$$

$$b_{OP} = \frac{V_A}{V_{\bar{P}}}$$

### 12.3.3. Saudara tiri

Saudara tiri (*half sister*, disingkat *HS*) adalah individu-individu yang mempunyai satu induk jantan yang sama, tetapi mempunyai induk betina yang berbeda (lihat Diagram 12.1).



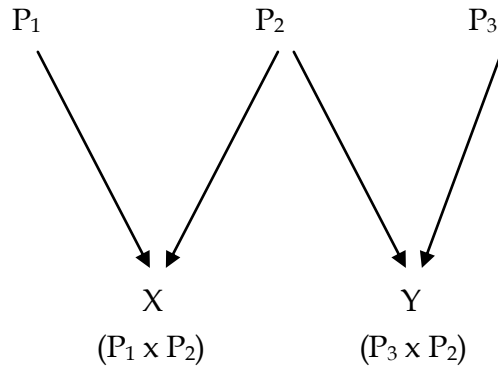


Diagram 12.1. X dan Y adalah bersaudara tiri karena keduanya mempunyai induk betina yang berbeda (P<sub>1</sub> dan P<sub>3</sub>) dan induk jantan yang sama (P<sub>2</sub>)

Dengan demikian, satu kelompok individu-individu bersaudara tiri adalah turunan dari satu individu (induk jantan) yang secara acak menyerbuki suatu kelompok lain (lebih dari satu induk betina) dimana setiap penyerbukan menghasilkan satu keturunan. Berdasarkan defenisi tersebut, maka rata-rata genotipe kelompok bersaudara tiri itu adalah  $\frac{1}{2}$  nilai pemuliaan induknya yang sama tersebut (induk jantan).

$$\text{Cov}_{(HS)} = V_{\frac{1}{2}A}$$

Kovarians saudara tiri dapat juga dihitung secara lain yang lebih rumit, yaitu dengan Model Satu Lokus. Frekuensi dan genotipe dalam satu populasi anak adalah :

$$p^2 A_1A_1 + 2pq A_1A_2 + q^2 A_2A_2 \quad (12.8)$$

Kita mengetahui (Lihat Bab VI)

Nilai pemuliaan (A) induk yang genotipenya  $A_1A_1 = 2q\alpha$

Nilai pemuliaan (A) induk yang genotipenya  $A_1A_2 = (q - p)\alpha$

Nilai pemuliaan (A) induk yang genotipenya  $A_2A_2 = -2p\alpha$

dan nilai genotipe anak (saudara tiri) adalah setengah nilai pemuliaan induknya (induk jantan), maka

$$\begin{aligned} \text{Nilai genotipe anak yang genotipenya } A_1A_1 &= \frac{1}{2}(2q\alpha) \\ &= q\alpha \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Nilai genotipe anak yang genotipenya } A_1A_2 &= \frac{1}{2}[(q - p)\alpha] \\ &= \frac{1}{2}(q - p)\alpha \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} \text{Nilai genotipe anak yang genotipenya } A_2A_2 &= \frac{1}{2}[-2p(\alpha + p\alpha)] \\ &= -p\alpha \end{aligned}$$

Dengan mengkuadratkan nilai-nilai genotipe anak lalu mengalikannya dengan frekuensi masing-masing maka kita memperoleh kovarians saudara tiri dari persamaan (12.8) :

$$\begin{aligned} \text{Cov}_{(HS)} &= p^2 (q\alpha)^2 + 2pq \left[ \frac{1}{2}(q - p)\alpha \right]^2 + q^2 (-p\alpha)^2 \\ &= p^2 q^2 \alpha^2 + 2pq \left[ \frac{1}{4}(q - p)^2 \alpha^2 \right] + q^2 p^2 \alpha^2 \\ &= p^2 q^2 \alpha^2 + 2pq \left[ \frac{1}{4} (q^2 - 2pq + p^2) \alpha^2 \right] + q^2 p^2 \alpha^2 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&= 2p^2q^2\alpha^2 + \frac{1}{2}pq^3\alpha^2 - p^2q^2\alpha^2 + \frac{1}{2}p^3q\alpha^2 \\
&= pq\alpha^2(2pq + \frac{1}{2}q^2 - pq + \frac{1}{2}p^2) \\
&= pq\alpha^2(pq + \frac{1}{2}q^2 + \frac{1}{2}p^2) \\
&= \frac{1}{2}pq\alpha^2(p^2 + 2pq + q^2) \quad (12.9)
\end{aligned}$$

Karena  $(p^2 + 2pq + q^2) = (p + q)^2$  dan  $p + q = 1$ , maka persamaan (12.9) menjadi :

$$\text{Cov}_{(HS)} = \frac{1}{2}pq\alpha^2 \quad (12.10)$$

Karena  $V_A = 2pq\alpha^2$  maka persamaan (12.10) menjadi

$$\text{Cov}_{(HS)} = \frac{1}{4}V_A$$

Untuk analisis hubungan bersaudara (*sisters and brothers = sibs*), metoda korelasi lebih tepat digunakan dibandingkan dengan metode regresi. Koefisien korelasi (*coefficient correlation*)  $t$  dari Fisher (1921 dalam Mayo 1987) digunakan untuk menganalisis varians individu-individu dalam satu kelompok (*within-groups*), dan antar kelompok (*between-groups*) dari keluarga saudara kandung atau saudara tiri. Derajat kekerabatan (*degree of resemblance*) saudara tiri diekspresikan sebagai korelasi intraklas (*intraclass correlation*), artinya kovarians sebagai proporsi dari total varians :

$$t = \frac{\frac{1}{4}V_A}{V_P}$$

#### 12.3.4. Saudara Kandung

Diagram saudara kandung (*full sibs*) dapat dilihat pada Diagram 12.2. X adalah individu hasil persilangan  $P_1$  (induk betina) dengan  $P_2$  (induk jantan), dan Y adalah individu hasil persilangan  $P_2$  (induk betina) dengan  $P_1$  (induk jantan). Karena sumber gen untuk individu X dan Y berasal dari orang tua yang sama ( $P_1$  dan  $P_2$ ) maka X dan Y disebut bersaudara kandung.

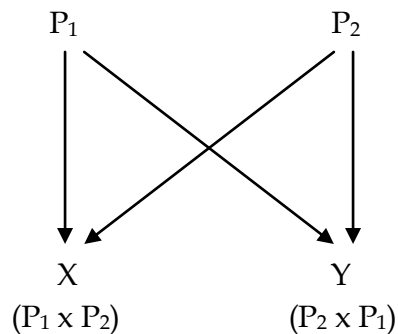


Diagram 12.1. X dan Y adalah bersaudara kandung karena keduanya mempunyai sumber gen yang sama ( $P_1$  dan  $P_2$ )

Karena sumber gen dua individu yang bersaudara kandung adalah sama, maka pada kovarians dalam hubungan kekerabatan bersaudara kandung terdapat konstitusi gen aditif dan dominans (Falconer 1985). Dalam kaitannya dengan pengaruh aditif, nilai genotipe suatu kelompok bersaudara

kandung sama dengan nilai pemuliaan kedua induk. Kalau diandaikan nilai pemuliaan  $P_1$  dan  $P_2$  masing-masing adalah  $A$  dan  $A'$ , maka kovarians  $(A + A')/2 = 1/2 (V_A + V_{A'})$ . Jika varians aditif kedua orang tua tersebut diandaikan sama (artinya  $V_A = V_{A'}$ ), maka kovarians  $(A + A')/2 = 1/4 (2V_A) = 1/2 V_A$ .

Pengaruh dominans dapat dihitung dengan mengandaikan genotipe kedua induk adalah  $A_1A_2$  dan  $A_3A_4$ . Genotipe yang terbentuk dari hasil persingan kedua genotipe tersebut adalah  $A_1A_3$ ,  $A_1A_4$ ,  $A_2A_3$  dan  $A_2A_4$ , masing-masing dengan peluang yang sama, yaitu  $1/4$ . Jumlah varians dominans dari keempat kelompok bersaudara tersebut adalah  $1/4 V_D$ . Dengan menjumlahkan varians aditif dengan varians dominans akan diperoleh kovarians genetik dua saudara kandung, yaitu :

$$\text{Cov}_{(FS)} = 1/2 V_A + 1/4 V_D$$

Derajat kekerabatan saudara kandung adalah proporsi kovarians saudara kandung dari total varians :

$$t = \frac{1/2 V_A + 1/4 V_D}{V_P}$$

#### 12.4. Kekerabatan fenotipe

Kita telah ketahui

$$P = G + L \text{ dan}$$

$$V_P = V_G + V_L$$

Menurut Falconer (1985) dan Mayo (1987), varians lingkungan atau varians pengaruh non-aditif dapat dipilah menjadi :

$$V_L = V_{Ec} + V_{Ew}$$

dimana

$V_{Ec}$  adalah komponen varians antar-kelompok (*between-group environmental component*) (biasanya disebut *common environment*)

$V_{Ew}$  adalah varians dalam kelompok (*within-group component of variance*).

Adanya  $V_{Ew}$  disebabkan perbedaan-perbedaan yang timbul antara individu-individu dalam satu kelompok, tetapi tidak ada hubungannya dengan berkerabat atau tidak berkerabatnya individu-individu dalam kelompok tersebut. Varians ini tidak menyumbangkan varians terhadap varians antar-kelompok. Sumber timbulnya  $V_{Ec}$  adalah faktor-faktor lingkungan seperti kesuburan tanah atau kondisi iklim.  $V_{Ec}$  adalah varians rata-rata sebenarnya dari kelompok (*the true means of the groups*). Oleh karena itu, perbedaan kelompok yang disebabkan oleh pengaruh lingkungan yang muncul dalam kovarians dinyatakan dalam  $V_{Ec}$ . Dengan kata lain, kita mengasumsikan bahwa perbedaan antara kelompok karena pengaruh lingkungan hanya disebabkan oleh  $V_{Ec}$ , sehingga  $V_L = V_{Ec}$ .

Untuk penyederhanaan, kita mengabaikan  $V_{Ew}$ , kecuali pada saudara kandung, karena pada saudara kandung  $V_{Ec}$

memberikan sumbangan yang cukup besar terhadap kovarians saudara kandung ( $Cov_{(FS)}$ ) dibandingkan terhadap bentuk-bentuk hubungan kekerabatan lainnya. Pada saudara kandung, pengaruh induk betina (*maternal effect*) adalah sumber utama  $V_{Ec}$ . Dengan menjumlahkan kovarians genetik dan kovarians lingkungan kita memperoleh varians fenotipe kerabat.

Dari penjelasan-penjelasan di atas yang kemudian dikumpulkan dalam Tabel 12.1 dapat kita katakan bahwa kecuali pada saudara kandung, dengan mendapatkan kovarians fenotipe kerabat-kerabat, kita dapat menentukan jumlah varians genetik aditif, dan koefisien heritabilitas (lih juga Bab VII). Koefisien heritabilitas adalah ukuran utama dari hubungan kekerabatan antar kerabat (Falconer 1985).

Tabel 12.1. Kekerabatan fenotipe antar kerabat (Falconer 1985)

Keke- rabatan	Kovarians	Regresi (b) atau Korelasi (r)
Anak-satu induk	$\frac{1}{2} V_A$	$b = \frac{\frac{1}{2}V_A}{V_P}$
Anak- rataan induk	$\frac{1}{2} V_A$	$b = \frac{V_A}{V_P}$
Saudara tiri	$\frac{1}{4} V_A$	$t = \frac{\frac{1}{4}V_A}{V_P}$
Saudara kandung	$\frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4} V_D + V_{Ec}$	$t = \frac{\frac{1}{2} V_A + \frac{1}{4}V_D + V_{Ec}}{V_P}$

Metode regresi dan Metode korelasi menghasilkan estimasi heritabilitas berikut (Tabel 12.2) :

Tabel 12.2. Koefisien heritabilitas dan varians kekeratan dalam kaitannya dengan hubungan kekerabatan (Mayo 1987)

Hubungan	Hritabilitas	Varians Harapan
Anak-induk	$h^2 = 2b_{OP}$	$4V_{OP} = \frac{4}{n-2} \left[ \frac{V_{P(offspring)}}{V_{P(paren)}} - b_{OP}^2 \right]$
Saudara tiri	$h^2 = 4t_{HS}$	$4V_{t_{HS}} = \frac{8[1 + (m-1)t_{HS}]^2 (1-t_{HS})^2}{m(m-1)(n-1)}$
Saudara kandung	$h^2 \leq 2t_{FS}$	

Keterangan : m adalah jumlah famili yang diukur; n adalah jumlah individu yang diuji per keluarga (*family*)



## 12.5. Rangkuman

Kemiripan antar kerabat (*resemblance between relatives*) adalah fenomena genetik dasar yang ditunjukkan oleh karakter kuantitatif (Falconer 1985). Derajat kemiripan ini dapat digunakan untuk menduga jumlah dari varians genetik aditif yang besarnya sama dengan varians aditif yang dapat memberikan informasi tentang metode pemuliaan yang akan digunakan untuk perbaikan fenotipe tanaman. Oleh karena itu perlu diketahui penyebab kemiripan antar kerabat, dan menunjukkan bahwa jumlah dari varians aditif dapat diperkirakan dari derajat kekerabatan yang diobservasi.

Kemiripan antar kerabat dapat ditentukan dengan berbagai cara. Dari perhitungan tersebut dapat pula ditentukan koefisien heritabilitas suatu karakter.

## *Kamus Umum*

Berikut ini adalah penjelasan secara singkat (kamus umum = *glossary*) berbagai istilah-istilah dan kata-kata penting yang digunakan dalam buku ini. Sumbernya adalah Crowder (1990), Wricke dan Weber (1987), Mayo (1987), Poehlman (1987), Kuckuck, Kobabe dan Wenzel (1986), Metzler (1986), , Falconer (1985), serta Jahn, Löther dan Senglaub (1985), Hess (1982), Simmonds (1979), , dan Allard (1960).

### *1. Dindeks dalam Bahasa Indonesia*

ACAK (RANDOM). Acak artinya terjadi dengan cara kebetulan dan tanpa diskriminasi.

ADAPTASI (ADAPTATION). Adaptasi adalah suatu proses dengan mana individu atau individu-individu, populasi-populasi atau spesies-spesies merubah diri dalam bentuk atau fungsi sedemikian rupa untuk dapat bertahan hidup secara lebih baik pada suatu kondisi lingkungan. Hasil proses ini disebut juga adaptasi.

ADN Rekombinan (*Recombinant DNA*) : molekul-molekul ADN dikonstruksi melalui penggabungan (*joining*), di luar sel, segmen ADN alamiah atau sintetik kepada molekul-molekul ADN yang mampu bereplikasi dalam sel hidup.

ALLEL (ALLELE atau ALLELOMORPH). Allel adalah satu dari suatu pasangan atau seri gen-gen yang bertingkah laku secara alternatif dalam

penurunan sifat-sifat (*inheritance*) karena berada pada lokus yang sama dalam kromosom-kromosom homolog.

ALLEL JAMAK (MULTIPLE ALLELE). Allel jamak adalah keberadaan dua atau lebih allel untuk suatu karakter tertentu.

ANALISIS VARIANS (ANALYSIS OF VARIANCE). Analisis varians adalah suatu teknik statistik untuk memilah-milah total varians suatu sifat (*trait*) ke dalam bagian-bagian tertentu yang muncul dari sumber-sumber yang berbeda.

AUTOGAM (AUTOGAMY). Autogam adalah pembuahan sendiri (*self-fertilization*).

BERSAUDARA (SIBS atau SIBLING atau SISTER and BROTHER). Sibs adalah turunan (*progeny*) dari induk yang sama yang diperoleh dari gamet yang berbeda. Bersaudara tiri (*half sibs*) adalah turunan yang mempunyai hanya satu induk yang sama.

BERUMAH SATU (MONOECIOUS). Tanaman berumah satu artinya tanaman yang bunga betina dan bunga jantannya berada pada tanaman yang sama.

BIOMETRIKA (BIOMETRY). Biometrika adalah suatu cabang ilmu yang berkenaan dengan prosedur-prosedur statistik dalam biology.

COUPLING (COUPLING). Coupling adalah fase tautan (*linkage phase*) dalam suatu heterozygot ganda untuk dua lokus yang bertaut (*linked loci*) yang telah menerima kedua faktor dominan dari satu

orang tua dan kedua faktor resesif dari orang tua lainnya, sebaliknya dengan fase repulsi (lihat Fase Repulsi (*repulsion phase*)).

DAYA GABUNG (COMBINING ABILITY), UMUM (GENERAL), KHUSUS (SPECIFIC). Daya Gabung Umum (*general combining ability*) adalah penampilan (*performance*) rata-rata dari suatu galur (*strain*) dalam suatu seri persilangan. Daya Gabung Khusus (*Specific Combining Ability*) adalah suatu penyimpangan (*deviation*) suatu persilangan tertentu dari penampilan yang diramalkan berdasarkan Daya Gabung Umum.

DERAJAT BEBAS (DEGREE OF FREEDOM), JUMLAH DARI (NUMBER OF). Jumlah dari derajat bebas adalah jumlah dari suatu perbandingan-perbandingan bebas yang dapat dibuat dalam suatu set data.

DETASSEL (DETASSEL). Detassel adalah pembuangan bunga jantan (tasel) pada jagung.

DEVIASI (DEVIATION). Deviasi adalah selisih dari suatu nilai dengan nilai harapannya.

DIHYBRIDA (DIHYBRID). Dihybrida adalah heterozygot dalam dua gen.

DIPLOID (DIPLOID). Diploid adalah suatu organisme atau sel yang mempunyai dua set kromosom homolog.

DOMINANS (DOMONANCE). Dominans adalah interaksi intra-allelik dimana satu allel mewujudkan dirinya lebih atau kurang, jika heterozygot, dari pada allel alternatifnya.

ELEKTROFORESIS (ELECTROPHORESIS).

Elektroforesis adalah pemisahan molekul-molekul yang berbeda "*charge*" dan bentuk "*size*" tergantung pada perbedaan mobilitasnya jika dimasukkan dalam media listrik dalam bentuk medium cair.

EMASKULASI (EMASCULATION). Emaskulasi adalah pembuangan anter (*anther*) dari suatu bunga.

ENZIM (ENZYME). Enzim adalah suatu protein yang berfungsi sebagai katalisator dalam suatu sistem biologis.

EPISTASIS (EPISTASIS). Epistasis adalah interaksi gen dimana satu gen menutupi pengaruh gen non allelik yang lain dalam ekspresi fenotipe, sehingga fenotipe ditentukan oleh gen yang pertama. Gen yang mengalami tekanan (*suppressed*) ini disebut sebagai hypostatik (*hypostatic*). Lebih umum, istilah epistasis digunakan untuk menggambarkan segala bentuk interaksi non-allelik dimana perwujudan (*manifestation*) pada setiap lokus dipengaruhi oleh gen-gen pada lokus yang lain.

F<sub>1</sub>. F<sub>1</sub> adalah suatu generasi pertama dari suatu persilangan dua bahan tanaman (induk = *parents*) dalam pemuliaan.

F<sub>2</sub>. F<sub>2</sub> adalah suatu generasi kedua yang diperoleh dengan cara penyerbukan sendiri atau penyerbukan silang antara individu-individu F<sub>1</sub>.

F<sub>3</sub>. F<sub>3</sub> adalah turunan yang diperoleh dari penyerbukan sendiri F<sub>2</sub>.

FAMILI (FAMILY). Famili adalah suatu kelompok individu- individu yang berkerabat secara langsung karena merupakan turunan dari induk/nenek yang sama.

FENOTIPE (PHENOTYPE). Fenotipe adalah penampilan (*appearance*) (dalam kaitannya dengan karakter fisik, biokimia, fisiologi dll) dari suatu individu sebagai hasil interaksi genotipe dengan lingkungan.

FERTILISASI atau PEMBUAHAN (FERTILIZATION). Fertilisasi adalah penggabungan (*fusion*) inti-inti dua gamet, atau sejenisnya.

FERTILITAS (FERTILITY). Fertilitas adalah kemampuan untuk memproduksi keturunan yang sehat (*viable*).

GALUR MURNI (PURE Line). Dalam pemuliaan tanaman, galur murni adalah suatu galur homozygot pada semua lokus, yang asli diperoleh dari suatu penyerbukan sendiri secara terus menerus (*successive self-fertilization*).

GALUR (STRAIN). Galur adalah suatu kelompok individu-individu yang mirip (*similar individuals*) dalam suatu varietas.

GALUR SILANG DALAM (INBREED Line) : suatu galur (*line*) yang diperoleh melalui persilangan dalam (*inbreeding*) yang berlangsung secara kontinu. Dalam pemuliaan tanaman, suatu galur yang hampir homozygot biasanya berasal dari suatu penyerbukan sendiri yang berlangsung secara kontinu, diiringi dengan seleksi.

- GALUR-GALUR ISOGENIK (ISOGENIC LINES). Galur-galur isogenik dalam pemuliaan, adalah dua atau lebih galur yang berbeda satu dengan yang lain hanya pada satu lokus saja. Berbeda dengan klon-klon atau galur-galur homozygot yang identik pada semua lokus.
- GAMET (GAMETE). Gamet adalah sel reproduksi yang secara fungsional telah matang. Gabungan dari dua sel gamet seperti ini akan membentuk suatu sel zygot (*zygote*) yang akan berkembang menjadi suatu individu baru. Dalam organisme diploid, gamet-gamet adalah haploid.
- GEN (GENE). Gen adalah satuan penurunan sifat-sifat (*inheritance*). Gen-gen berada dalam lokus-lokus yang tetap dalam kromosom.
- GENOTYP (GENOTYPE). Genotipe adalah konstitusi genetik dari satu individu.
- HAPLOID (HAPLOID). Haploid adalah kondisi dimana sel-sel atau organisme hanya mengandung satu set kromosom-kromosom.
- HERITABILITAS (HERITABILITY). Heritabilitas adalah proporsi dari total varians suatu karakter yang disebabkan oleh genetik sebagai kebalikan dari faktor-faktor lingkungan.
- HETEROSIS (HETEROSIS). Heterosis adalah perbedaan suatu karakter dalam suatu hybrida  $F_1$  dari rata-rata aritmatik (*arithmetic*) atau geometrik (*geometric*) kedua orang tuanya.
- HETEROZYGOT (HETEROZYGOTE). Heterozygot pada suatu diploid, adalah suatu individu

dengan dua gen yang berbeda pada suatu lokus tertentu (lihat juga Homozygot).

HOMOZYGOT (HOMOZYGOTE). Homozygot dalam suatu diploid, adalah suatu individu dengan dua atau lebih gen yang identik pada suatu atau beberapa lokus tertentu.

HORMON (HORMONE). Hormon adalah suatu zat kimia pembawa (*messenger chemicals*) yang mengontrol fungsi-fungsi sel dalam pertumbuhan dan perkembangan.

HUKUM Hardy-WEINBERG (Hardy-WEINBERG LAW). Hukum Hardy-WEINBERG adalah suatu menyatakan bahwa populasi terisolasi yang padanya berlangsung penyerbukan acak (*random mating*) dalam ketidakadaan seleksi dan mutasi mencapai keseimbangan frekuensi genotipe (*genotypic frequency equilibrium*) pada suatu lokus autosomal setelah satu generasi.

HYBRID ATAU HYBRIDA (HYBRID). Hybrid adalah hasil persilangan dua organisme yang berbeda secara genetik.

HYBRID VIGOR (LIHAT HETEROSIS)

$I_1, I_2, I_3, I_4, \dots$  dst adalah simbol yang digunakan untuk menandai generasi pertama, kedua, ketiga, keempat dst dari suatu generasi kawin dalam (*inbred generation*) (lihat juga  $S_1, S_2, S_3, S_4, \dots$ dst).

INTERAKSI GEN (GENE INTERACTION). Interaksi gen adalah modifikasi aksi gen oleh gen atau gen-gen non allelik, umumnya interaksi antara produk-produk gen-gen non allelik.



ISOALLEL (ISOALLELE). Isoallel adalah allel-allel pada satu lokus, dimana allel-allel tersebut tidak dapat dibedakan secara fungsional.

ISOLASI (ISOLATION). Isolasi adalah pemisahan suatu kelompok dari kelompok yang lain sehingga penyerbukan antara kelompok tidak terjadi.

KARAKTER KUALITATIF (QUALITATIVE CHARACTER). Karakter kualitatif adalah suatu karakter yang variasinya bersifat terputus (*discontinuous*).

KARAKTER KUANTITATIF (QUANTITATIVE CHARACTER). Karakter kuantitatif adalah suatu karakter dimana variasinya adalah kontinu (*continuous*), sehingga klasifikasinya kedalam suatu kategori terputus (*discrete*) tidak mungkin dapat dilakukan.

KARAKTER (CHARACTER). Karakter adalah suatu tanda dari suatu organisma sebagai hasil interaksi satu gen atau gen-gen dengan lingkungan.

KEMAMPUAN (FITNESS). Kemampuan (*fitness*) biologi suatu individu adalah sumbangan relatif individu tersebut terhadap turunan (*ancestry*) pada generasi masa datang, yang umumnya diukur melalui jumlah tanaman anak yang mencapai umur reproduktif.

KESEIMBANGAN GENETIK (GENETICAL EQUILIBRIUM). Keseimbangan genetik adalah kondisi dimana generasi selanjutnya dari suatu populasi mengandung genotipe yang sama

dalam proporsi-proporsi yang sama dalam kaitannya dengan gen-gen tertentu atau kombinasi-kombinasi gen-gen.

KOEFISIEN SILANG DALAM (INBREEDING COEFFICIENT) : Koefisien Silang Dalam adalah ukuran kuantitatif dari intensitas silang dalam.

KORELASI (CORRELATION). Korelasi adalah hubungan timbal balik (*co-relationship*) dua variabel. Suatu koefisien korelasi (*correlation coefficient*) dirancang untuk mengukur derajat persatuan (*association*) kedua variabel tersebut.

KOVARIANS (COVARIANCE). Kovarians adalah rata-rata produk deviasi dari dua perubah (*variates*) dari rata-rata individunya. Suatu pengukuran secara statistik dari "*interrelation*" antara variabel-variabel.

KROMOSOM HOMOLOG (HOMOLOGOUS CHROMOSOMES). Kromosom-kromosom homolog adalah kromosom-kromosom yang diperoleh secara terpisah dari dua gamet-gamet induk, dimana kromosom-kromosom ini berpasangan atau memisah selama meiosis dan mengandung lokus yang identik.

KROMOSOM (CHROMOSOMES). Kromosom adalah unit-unit struktur inti yang membawa gen-gen dalam bentuk linier (*linear order*): suatu bentuk seperti spiral yang ditemukan dalam inti sel dan dapat kelihatan selama proses meiosis dan mitosis. Kromosom terbentuk dari ADN (DNA) dan protein serta membawa informasi genetik.

LEWAT DOMINANS (OVERDOMINANCE). Lewat dominans adalah keberuntungan karena berbentuk heterozygot; pada suatu lokus yang memiliki dua allel heterozygot lebih mampu daripada kedua bentuk homozygot.

LINGKUNGAN (ENVIRONMENT). Lingkungan adalah jumlah total kondisi eksternal yang mempengaruhi pertumbuhan dan perkembangan tanaman.

LOKUS (LOCUS). Lokus adalah posisi yang ditempati oleh gen dalam kromosom.

MEIOSIS (MEIOSIS). Meiosis adalah tipe pembelahan sel yang terjadi selama gametogenesis dan menghasilkan sel yang mempunyai jumlah kromosom setengah dari jumlah kromosom somatik, sehingga pada tanaman diploid setiap gamet adalah haploid.

MITOSIS (MITOSIS). Mitosis adalah proses dimana inti (*nucleus*) terbagi kedalam dua sel bersaudara yang mempunyai jumlah kromosom yang sama, umumnya diikuti dengan pembagian sel yang mengandung inti tersebut.

MONOHYBRID ATAU MONOHYBRIDA (MONOHYBRID). Monohybrid adalah heterozygot dalam kaitannya dengan dua gen allelik.

MUTASI (MUTATION). Mutasi adalah perubahan bahan genetik yang terjadi tiba-tiba dalam suatu gen atau struktur kromosom. Mutasi pada satu gen disebut mutasi titik (*point mutation*). Mutasi

yang terjadi pada gamet barangkali dapat diwariskan pada turunannya, suatu mutasi yang terjadi pada sel somatik (mutasi somatik = *somatic mutation*) barang kali dapat menghasilkan klon mutan (*mutant clone*).

ORANG TUA DONOR (DONOR PARENT). Orang tua donor adalah pemberi satu atau beberapa gen terhadap orang tua penerima (*recurrent parent*) dalam suatu persilangan balik (*Backcross*).

P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, ... dst adalah generasi pertama, kedua dan seterusnya dari satu induk. Juga digunakan sebagai simbol induk yang digunakan dalam pembuatan suatu hybrid atau suatu seri hybrid.

PANMIKTIK (PANMICTIC = PANMIXIA). Panmiktik adalah suatu penyerbukan acak tanpa ada hambatan (*restriction*) (lihat penyerbukan acak : *random mating*).

PARAMETER (PARAMETER). Parameter adalah suatu kuantitas numerik yang menandai suatu populasi dalam kaitannya dengan beberapa karakteristik.

PEMULIAAN (BREEDING). Pemuliaan adalah suatu seni dan ilmu pengetahuan yang merubah tanaman atau hewan secara genetik.

PENYERBUKAN ACAK (RANDOM MATING). Penyerbukan acak untuk suatu populasi tertentu, dimana suatu individu dari suatu kelamin mempunyai peluang yang sama untuk menyerbuki setiap individu dari kelompok seksual yang berbeda.

PMBUAHAN SENDIRI (SELF-FERTILIZATION).

Pembuahan sendiri adalah penggabungan (*fusion*) dari gamet-gamet betina dan jantan dari individu yang sama.

PENYERBUKAN SIB (SIB MATING). Penyerbukan sib adalah penyerbukan antara yang bersaudara.

PENYERBUKAN SILANG (OUTCROSS). Penyerbukan silang, yang terjadi umumnya secara alamiah, terhadap suatu tanaman oleh tanaman lain yang berbeda genotipe.

PERSILANGAN GANDA (DOUBLE CROSS).

Persilangan ganda adalah suatu persilangan antara dua  $F_1$ .

PERSILANGAN DIALLEL (DIALLEL CROSS), PENUH

(COMPLETE). Persilangan Diallel penuh adalah suatu persilangan semua kombinasi-kombinasi yang mungkin dibuat dari suatu seri genotipe-genotipe.

PERSILANGAN GALUR-VARIETAS (INBRED -

VARIETY CROSS). Persilangan galur-varietas adalah  $F_1$  hasil persilangan antara galur dan varietas (lihat TOPCROSS).

PERSILANGAN RESIPROK (RECIPROCAL CROSSES).

Persilangan resiprok adalah persilangan dimana sumber dari gamet jantan dan gamet betina dipertukarkan.

PERSILANGAN TUNGGAL (SINGLE CROSS).

Persilangan tunggal adalah persilangan dua genotipe, umumnya dua galur silang dalam (*inbred lines*), dalam pemuliaan tanaman.

- PERSILANGAN BALIK (BACK-CROSS). Persilangan balik adalah suatu persilangan suatu hybrida dengan salah satu induknya, umumnya adalah persilangan suatu heterozygot dengan satu homozygot resesif (lihat Test-cross)
- POLYCROSS (POLYCROSS). Polycross adalah suatu penyerbukan terbuka dari suatu kelompok genotipe (umumnya yang diseleksi) pada suatu isolasi dari tanaman yang dengannya dapat terjadi pembuahan (*compatible genotypes*), sedemikian rupa sehingga terjadi penyerbukan acak *interse*.
- POLYGEN (POLYGENES). Polygen adalah gen-gen yang pengaruh masing-masing sangat kecil untuk dapat diidentifikasi, tetapi pengaruhnya dapat menjadi penting terhadap total variabilitas melalui pengaruh bersama dan pengaruh yang bersifat suplementaris. Mutasi-mutasinya juga menyebabkan suatu pengaruh-pengaruh yang terlalu kecil untuk diidentifikasi secara individu.
- POPULASI (POPULATION). Dalam genetika, populasi adalah suatu komunitas dari individu-individu yang menyumbangkan gen-gen kepada totalitas gen (*gene pool*).
- PROTANDRI (PROTANDRY). Protandri adalah keadaan dimana kematangan pistil (bunga betina) terjadi setelah kematangan bunga jantan.
- PROTOGINI (PROTOGYNY). Protogini ada kebalikan dari protandri, yaitu kematangan pistil (bunga

betina) terjadi sebelum kematangan anter (bunga jantan)

REKOMBINASI (RECOMBINATION). Rekombinasi adalah formasi dari kombinasi yang baru dari gen-gen sebagai hasil dari pemisahan (segregasi) dalam persilangan antara induk yang secara genetik. Rekombinasi juga diartikan sebagai pengaturan kembali (*rearrangement*) gen-gen yang bertaut (*linked genes*) dalam kaitannya dengan pindah silang (*crossing over*).

REPRODUKSI ASEKSUAL (ASEXUAL REPRODUCTION). Reproduksi secara aseksual atau perbanyakan secara vegetatif adalah suatu reproduksi yang tidak melibatkan penyatuan gamet-gamet.

REPULSI (REPULSION). Repulsi adalah fase tautan (*linkage phase*) dari heterozygot ganda (*double heterozygote*) untuk dua pasang gen yang bertautan yang menerima satu faktor dominan dari setiap orang tua dan faktor alternatif resesif dari setiap orang tua; misalnya gen-gen B, b dan G, g heterozygot repulsi menerima Bg dari satu orang tua dan bG dari satu orang tua lainnya, dimana B dan G adalah dominan dan b dan g adalah resesif.

RESESIF (RECESSIVE). Resesif artinya anggota dari suatu pasangan allelik tidak tersekspresikan apabila anggota yang lain (dominan) menempati kromosom homolog.

$S_1, S_2, \dots$  dst. : adalah simbol yang menamai generasi pertama, kedua dan seterusnya dari suatu generasi yang menyerbuk sendiri dari suatu tanaman awal ( $S_0$ ).

SEGREGASI (SEGREGATION). Segregasi adalah pemisahan kromosom induk jantan dari kromosom induk betina sewaktu meiosis sehingga setiap gamet mengandung hanya setengah dari setiap pasangan allel-allel. Hal ini mengakibatkan munculnya peluang untuk terjadinya rekombinasi pada turunannya (*offspring*).

SELEKSI (SELECTION). Dalam ilmu genetik, seleksi adalah diskriminasi antara individu-individu dalam jumlah anak yang disumbangkan pada generasi selanjutnya. Dengan kata lain, seleksi adalah suatu bentuk tekanan yang mempengaruhi kemampuan (*fitness*) biologis dan oleh karenanya mempengaruhi frekuensi atau distribusi dari suatu sifat (*trait*) tertentu dalam suatu populasi.

SILANG DALAM (INBREEDING). Silang dalam adalah persilangan individu-individu yang berkerabat berdasarkan garis keturunan.

STANDAR DEVIASI (STANDARD DEVIATION). Standar deviasi adalah suatu alat ukur keragaman (*variability*). Akar dari varians dari distribusi.

TAUTAN (LINKAGE). Tautan adalah asosiasi dari karakter-karakter yang bersifat inherens dalam



kaitannya dengan lokasi dari gen-gen yang berdekatan pada kromosom yang sama.

TOP CROSS (TOP CROSS). Top cross adalah suatu persilangan antara misalnya galur, klon dengan suatu orang tua sebagai sumber serbuk sari, dimana tanaman jantan ini bisa saja sebuah varietas, galur silang dalam, silang tunggal (*single cross*), dll. Induk yang berfungsi sebagai sumber serbuk sari disebut Top Cross atau induk penguji (*tester parent*). Pada jagung, suatu top cross biasanya disebut sebagai suatu persilangan silang dalam-varietas (*inbred-variety cross*).

UJI KETURUNAN (PROGENY TEST). Uji keturunan adalah suatu pengujian nilai suatu genotipe berdasarkan penampilan dari keturunannya (*offspring*) yang diproduksi berdasarkan sistem penyerbukan tertentu.

VARIANS KESALAHAN (=GALAT SISA) (ERROR VARIANCE). Varians Kesalahan adalah varians yang muncul dari faktor-faktor yang tidak diketahui atau tidak terkontrol dalam suatu percobaan. Perbandingan antara varians dari faktor yang diketahui dengan varians kesalahan digunakan dalam uji signifikan (*test of significance*).

VARIANS (VARIANCE). Varians ada suatu pengukur simpangan variabilitas suatu sifat (*trait*) di sekitar rata-ratanya dalam suatu populasi.

VARIAT (VARIATE). Variat adalah sebuah pengamatan tunggal atau pengukuran tunggal.

VARIETAS SINTETIK ATAU VARIETAAS SINTETIS (SYNTHETIC VARIETY). Varietas sintetis suatu varietas yang diproduksi melalui penyerbukan timbal balik (*interse*) sejumlah genotipe-genotipe yang diseleksi berdasarkan baiknya Daya Gabung (*good combining ability*) dalam semua kombinasi.

VARIETAS (VARIETY). Varietas adalah suatu subdivisi dari suatu spesies. Suatu kelompok individu-individu dalam suatu spesies yang berbeda dalam fungsi atau bentuk dari kelompok yang lain yang mirip. Penggunaan kata varietas ini berbeda pada berbagai negara.

X. X adalah jumlah dasar dari kromosom-kromosom dalam suatu seri polyploidi.

ZYGOT (ZYGOTE). Zygot adalah sel organisma yang dihasilkan dari fusi dua gamet.

## 2. Diindeks dalam Bahasa Inggris

ADAPTATION : lihat Adaptasi

ALLELE ATAU atau ALLELOMORPH : lihat Allel.

ANALYSIS OF VARIANCE : lihat Analisis Varians

ASEXUAL REPRODUCTION : lihatReproduksi  
Aseksual

AUTOGAMY. : lihat Autogam

BACK-CROSS : lihat Persilangan Balik

BIOMETRY : lihat Biometrika

BREEDING : lihat Pemuliaan.

CHARACTER : lihat karakter.

CHROMOSOMES : lihat Kromosom  
COMBINING ABILITY lihat Daya Gabung, GENERAL  
(Umum), SPECIFIC (Khusus).  
CORRELATION : lihat Korelasi  
COUPLInG : lihat Coupling  
COVARIANCE : lihat Kovarians.  
DEGREE OF FREEDOM lihat Derajat bebass, NUMBER  
OF (Jumlah Dari).  
DETASSEL : lihat Detassel.  
DEVIATION : lihat Deviasi.  
DIALLEL CROSS : lihat persilangan Diallel, COMPLETE  
(Penuh)  
DIHYBRID : lihat Dihybrida.  
DIPLOID : lihat Diploid.  
DOMINANCE : lihat Dominans  
DONOR PARENT : lihat Orang Tua Donor.  
DOUBLE CROSS : lihat Persilangan Ganda.  
ELECTROPHORESIS : lihat Elektroforesis.  
EMASCULATION : lihat Emaskulasi.  
ENVIRONMENT : lihat Lingkungan  
ENZYME : lihat Enzim  
EPISTASIS : lihat Epistasis  
ERROR VARIANCE : lihat Varians Kesalahan (=Galat  
Sisa).  
F<sub>1</sub> lihat F<sub>1</sub>  
F<sub>2</sub> lihat F<sub>2</sub>  
F<sub>3</sub> lihat F<sub>3</sub>  
FAMILY. : lihat Famili.  
FERTILITY : lihat Fertilitass.  
FERTILIZATION : lihat Fertiliyasi atau Pembuahan.

FITNESS : lihat Kemampuan.  
GAMETE : lihat Gamet.  
GENE INTERACTION : lihat Interaksi Gen.  
GENE : lihat Gen.  
GENETICAL EQUILIBRIUM : lihat Keseimbangan Genetik.  
GENOTYPE : lihat Genotipe.  
HAPLOID : lihat Haploid.  
Hardy-WEINBERG LAW : lihat HARDY-WEINBERG.  
HERITABILITY : lihat Heritabilitas.  
HETEROSIS : lihat Heterosis.  
HETEROZYGOTE : lihat Heterozygot.  
HOMOLOGOUS CHROMOSOMES : lihat Kromosom Homolog.  
HOMOZYGOTE : lihat Homozygot.  
HORMONE : lihat Hormon.  
HYBRID VIGOR : lihat HETEROSIS)  
HYBRID : lihat Hybrid atau Hybrida.  
 $I_1, I_2, I_3, I_4, \dots$  dst : lihat  $I_1, I_2, I_3, I_4$   
INBREED LinE : lihat Galur Silang Dalam  
INBRED - VARIETY CROSS : lihat Persilangan Galur Varietas.  
INBREEDING : lihat Silang Dalam  
INBREEDING COEFFICIENT : lihat Koefisien Silang Dalam.  
ISOALLELE : lihat Isoallel.  
ISOGENIC LinES : lihat Galur-Galur Isogenik.  
ISOLATION : lihat Isolasi.  
LinKAGE : lihat Tautan.  
LOCUS : lihat Lokus.

MEIOSIS : lihat Meiosis.  
MITOSIS : lihat Mitosis  
MONOECIOUS : lihat Berumah Satu.  
MONOHYBRID : lihat Monohybrid atau Monohybrida.  
MULTIPLE ALLELE : lihat Allel Jamak.  
MUTATION : lihat Mutasi.  
OUTCROSS : lihat Penyerbukan Silang.  
OVERDOMINANCE : lihat Lewat Dominans.  
P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, ... dst : lihat P<sub>1</sub>, P<sub>2</sub>, ... dst  
PANMICTIC : lihat Panmiktik.  
PANMIXIA : lihat Panmiktik.  
PARAMETER : lihat Parameter.  
PHENOTYPE : lihat Fenotipe.  
POLYCROSS : lihat Polycross.  
POLYGENES : lihat Polygen.  
POPULATION : lihat Populasi.  
PROGENY TEST : lihat Uji Keturunan.  
PROTANDRY : lihat Protandri.  
PROTOGYNY : lihat Protogini.  
PURE LinE : lihat Galur Murni.  
QUALITATIVE CHARACTER : lihat Karakter Kualitatif.  
QUANTITATIVE CHARACTER : lihat Karakter  
Kuantitatif.  
RANDOM MATING : lihat Penyerbukan Acak.  
RANDOM : lihat Acak.  
RECESSIVE : lihat Resesif.  
RECIPROCAL CROSSES : lihat persilangan Resiprok.  
RECOMBINATION DNA : lihat DNA Rekombinan.  
RECOMBINATION : lihat Kombinasi.  
REPULSION : lihat Repulsi

$S_1, S_2, \dots$  dst. : lihat  $S_1, S_2, \dots$  dst.  
SEGREGATION : lihat Segregasi.  
SELECTION : lihat Seleksi.  
SELF-FERTILIZATION : lihat Penyerbukan Sendiri.  
SIB MATING : Penyerbukan Sib.  
SIBS (ATAU SIBLINGATAU SISTER DAN BROTHER) :  
    lihat Bersaudara.  
SINGLE CROSS : lihat Persilangan Tunggal.  
STANDAR DEVIATION : lihat standar Deviasi.  
STRAIN : lihat Gaalur.  
SYNTHETIC VARIETY : lihat Varietas Sintetik atau  
    Varietas sintetis.  
TOP CROSS : lihat Top Cross.  
VARIANCE : lihat Varians.  
VARIATE : lihat Variat.  
VARIETY : lihat Varietas.  
X : lihat X.  
ZYGOTE : lihat Zygot.

## *Kamus Simbol*

Berikut ini adalah penjelasan secara singkat berbagai simbol yang digunakan dalam buku ini. Selain simbol yang tertera di bawah, masih ada lagi simbol lain yang dapat ditemukan dalam buku ini.

A Gen, Gamet, nilai pemuliaan

$A_1$ ,  $A_2$ , dan  $A_3$ , Allel

+a Nilai genotipe (*genotypic value*) satu individu homozygot (misalnya  $A_2A_2$ ), dan homozygot yang lain ( $A_1A_1$ ) - a dan heterozygot  $A_1A_2$  d.

$B_i$  Allel-allel ke i

$b_{yx}$  Koefisien regresi persamaan linier

$b_i$  Koefisien regresi

$b_{op}$  Koefisien regresi

Cov Kovarians ;

$Cov_p$  : kovarians (*covariance*) fenotipe,

$V_{px}$  : varians fenotipe dari karakter X

$V_{py}$  : varians fenotipe dari karakter Y

$Cov_A$  : kovarians nilai pemuliaan

$Cov_E$  : kovarians lingkungan

$Cov_{AD}$  : kovarians pengaruh aditif dan dominans

$Cov_{OP}$  : kovarians antara anak dan induk.

c Frekuensi rekombinasi

d Koefisien ketidakseimbangan;

$d_t$  Koefisien ketidakseimbangan dalam generasi.

D Deviasi dominans (*dominance deviation*), varians komponen aditif.

- DGU Daya Gabung Umum.
- DGK Daya Gabung Khusus.
- $d_{ij}$  Deviasi dari regresi.
- E Nilai Harapan.
- FS Bersaudara Kandung (*full sibs*).
- $F_1$  Generasi Pertama persilangan antara galur atau populasi.
- $F_2$  Generasi kedua.
- G Nilai Genotipe (*genotypic value*).
- H Varians komponen dominans
- HS Bersaudara tiri (*half sisters*)
- $h^2$  Koefisien heritabilitas
- $h_b^2$  Koefisien heritabilitas dalam arti luas (*heritability in broad sense = broad heritability*)
- $h_n^2$  Koefisien heritabilitas dalam arti sempit (*narrow heritability = heritability in narrow sense*)
- $h_{bo}^2$  Koefisien heritabilitas operatif (*operative heritability*)
- JK Jumlah Kuadrat
- RK Rataan Kuadrat atau Jumlah Kuadrat Rata-rata
- K Jumlah Allel
- L Deviasi karena pengaruh lingkungan (*environmental deviation*) atau pengaruh non genetik.
- M Rata-rata populasi
- m Jumlah induk
- n Jumlah kromosom; Jumlah gen dari sistem polygen.
- P Nilai fenotipe (*phenotypic value*), induk.
- $p_i$  Frekuensi allel
- $q_i$  Frekuensi allel
- R Rata-rata populasi (*population mean*)



- $r_{ij}$  Pengaruh resiprok dari persilangan ( $r_{ij} = r_{ji}$ )  
 $r_A$  Koefisien korelasi genetik  
 $r_E$  Koefisien korelasi lingkungan  
 $r_P$  Koefisien korelasi fenotipe  
 $S_i^2$  Varians genotipe dalam lingkungan-lingkungan  
*(cross environments)*  
 $S$  Koefisien seleksi;  
 $S_{A_1A_1}$  dan  $S_{A_2A_2}$  masing-masing adalah koefisien kemampuan (*fitness coefficients*) atau koefisien seleksi (*selection coefficients*)  
 $t_{0.5}$  Waktu median keseimbangan  
 $t$  Derajat kekerabatan (*degree of resemblance*) saudara kandung  
 $V_{Ec}$  Komponen varians antar-kelompok (*between-group environmental component*).  
 $V_{Ew}$  Varians dalam kelompok (*within-group component of variance*)  
 $V_A$  Varians additif (*additive variance*)  
 $V_D$  Varians dominans (*dominance variance*)  
 $V_G$  Varians genotipe  $V_g$   
 $V_{DGU_i}$  Varians Daya Gabung Umum suatu induk  
 $V_{DGK_i}$  Varians Daya Gabung Khusus suatu induk  
 $V_{rij}$  Varians untuk pengaruh resiprok :  
 $W_i$  Nilai ekovalens  
 $W$  Kemampuan (*fitness*)  
 $W_{A_1A_1}$  Fitness untuk genotipe  $A_1A_1$   
 $X_{ij}$  Penampilan persilangan  $i \times j$  yang diobservasi  
 $\bar{x}$  Rata-rata populasi  
 $a$  Pengaruh rata-rata suatu substitusi Gen  
 $a_1, a_2$  Pengaruh rata-rata gen

$S_A^2$  Varians additif  
 $S_D^2$  Varians dominans  
 $S_G^2$  Varians Genotipe

## *Daftar Pustaka*

- Allard, R.W.. 1960. Principles of Plant Breeding.  
John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane,  
Toronto.
- Becker, H.C. 1987. Zur Heritabilität Statistischer Masszahlen für  
die Ertragsicherheit. Vort. Pflanzenzüchtg. 12, 134-144.
- Cochran, W.G. dan G. M. Cox. 1957. Experimental Designs.  
John Wiley & Sons. New York, Chichester, Brisbane,  
Toronto.
- Crowder, L.V.. 1990. Genetika Tumbuhan (Terjemahan). Gadjah  
Mada University Press.
- Falconer, D.S.. 1985. Introduction to Quantitative Genetics.  
Longman Science & Technical. Hongkong.
- Franke, G. dan A. Fuchs, 1984. Nutzpflanzen der Tropen und  
Subtropen.  
Hirzel Verlag, Leipzig.
- Gomez, A.G dan A. A. Gomez. 1984. Statistical Procedures for  
Agricultural Research. John Wiley & sons. New York,  
Chichester, Brisbane, Toronto. Singapore
- Hoffmann, W., A. Mudra dan W. Plarre. 1971. Lehrbuch der  
Züchtung landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Band 1 :  
Allgemeiner Teil. Verlag Paul Parey. Berlin. Hamburg.

- Jahn, I., R. LOTHER dan K. Senglaub. 1985. Geschichte der Biologie : Theorien, Methoden Institutionen und Kurzbiographien. VEB Gustav Fisher Verlag, Jena.
- Kuckuck, H., G. Kobabe, DAN G. Wenzel, 1985. Grunzüge der Pflanzenzüchtung. Walter de Gruyter. Berlin, New York.
- Lin, C. S., M. R. Binns dan L. P. Lefkovitch. 1986. Stability Analysis : Where Do We Stand ? Crop Science 26, 894 – 900.
- Malau, S. 1990. Untersuchungen Zum Saatgutwert und Zur Leistungsfähigkeit synthetischer Sorten bei Ackerbohnen, Vicia faba L. Diss. Georg-August-Universität zu Göttingen, Jerman.  
Georg gastl's Buchdruckerei, Postgasse Nr. 446. Brunn.
- Mayo, O.. 1987. The Theory of Plant Breeding. Oxford University Press. New York
- Mendel, J. G.. 1866. Versuche Ober Pflanzenhybriden. Georg Gastl's Buchdruckerei, Postgasse Nr. 446. Brunn.
- Metzler , J.B..1987. Linder Biologie. Carl Ernst Poeschel verlag GmbH. Stuttgart.
- Poehlman, J. M., 1987. Breeding Field Crops. Avi Publ. Comp. Inc.. Westport, Connecticut.
- Simmonds, N.W.. 1979. Principle of Crop Improvement. Longman. London. New York.

Stelling, D., S. Malau and E. Ebmeyer. 1994. Significance of Seed Source on Grain Yield in Faba Beans (*Vicia faba* L.) and Dry Peas (*Pisum sativum* L.) Journal of Agronomy & Crop Science 173, 293-306. Berlin, Jerman

Weber, W.E dan G. Wricke. 1987. Wiezuverlässig sind Schätzungen von Parametern der phänotypischen Stabilität? Vort. Pflanzenzüchtg. 12, 120 - 133.

Wricke, G. dan W.E. Weber, 1986. Quantitative Genetics and Selection in Plant Breeding. Walter de Gruyter. Berlin, New York.

# *Indeks Subjek*

## *1. Diindeks Dalam Bahasa Inggris*

- Adaptation, 98, lihat combining ability
- Adaptation 173
- Additive,
  - Additive effects, 36
  - Additive gene, 76
  - Additive genetic,
    - Additive genetic effect, 101
  - Additive variance, 57, 196
- Allele,
  - Allelic,
  - Allelomorph, 8, 173
  - Multiple allele, 36, 173
- Analysis,
  - Analysis of Variance, 174
- Anther, 176
- Art, 14
- Asexual,
  - Asexual Reproduction, 186
- Association, 181
- Autogamy, 174
- Back-Cross, 183
- Biometry, 174
- Breeding,
  - Plant Breeding 3
  - Breeding value, 17, 64
  - An individual plant's breeding value, 66

- Character,
  - Correlated characters, 138
  - Qualitative characters, 11
  - Quantitative characters, 12
- Chromosomes,
  - Homologous chromosomes, 8, 181
- Coefficient,
  - Coefficient of disequilibrium, 33
- Combining,
  - Combining Ability, 98
  - General Combining Ability, 100, 104, 105, 175
  - Specific Combining Ability, 101
- Continuous, 7
  - Continuous, variation, 11
- Correlation, 181
  - Correlation coefficient, 166
  - Intraclass Correlation, 166
  - Phenotypic correlation 138
  - Genetic correlation 138
  - Environmental correlation 139
- Coupling, 34, 35
- Covariance, 83, 85, 139, 157, 181
- Co-relationship, 181
- Cross,
  - Singel cross, 105
  - Outcross 185
  - Double cross, 184
- Crossing over, 186
- Degree,

Degree of Freedom, 175  
Detassel, 175  
Diallel,  
    Diallel Cross, 102, 109  
    Full Diallel, 112  
    Half Diallel, 112  
Dihybrid, 175  
Diploid, 8  
Discontinuous, 180  
Discrete, 7, 11, 180  
Disequilibrium 27  
    Gametic phase 33  
    Coefficient of, 33  
DNA, 173  
Dominance, 19  
    Dominance deviation, 57  
    Dominance effects, 36  
    Dominance variance, 57, 72  
    Overdominance, 36, 59  
        Overdominance effects, 36  
    Semi-dominants, 59  
Donor,  
    Donor Parent, 183  
Double, 184  
Dwarf, 40  
Ecovalence, 155  
Effect  
    Joint effect 63  
Electrophoresis,  
    Electrophoresis of isoenzymes, 30



Emasculation, 176  
Environment,  
    Among, 153  
    Across, 154  
    Between-group environment component,  
        168  
    Common environment, 169  
    Environmental, 169  
    Environmental correlation, 139  
    Environmental deviation, 55  
Enzyme, 176  
Epistasis, 36  
    Epistasis effects, 36  
Equilibrium, 31  
    Gametic, 29  
    Median equilibrium time, 36  
Error  
    Error mean square, 88  
    Experimenter error 120, 128  
    Error Variance, 188  
F<sub>1</sub> , 16  
F<sub>2</sub> , 16  
F<sub>3</sub> , 177  
Family, 171  
Fertility , 177  
Fertilization, 177  
    Self-fertilization, 174  
    Successive self-fertilization, 177  
Fitness, 45  
    Fitness coefficients, 49

- Fitness value, 48
- Fitter, 59
- Freedom, 179
- Frequency, 35
- Fully fit, 50
- Fusion, 177
- Gamete,
  - Gametic phase disequilibrium, 33
  - Gametic pool, 46, 107
  - Gametic value, 67
- Gametogenesis, 8, 23
- Gene
  - Average effect of a gene substitution, 64
  - Average effect of a gene, 64
  - Gene interaction, 101, 180
  - Gene pool, 186
  - Genes linkage, lihat linkage
  - Multiple genes, 20
  - Type of gene action, 36
- Genetic,
  - Broad genetic base, 105
  - Genetic biometry,
  - Genetic correlation, 138
  - Genetic equilibrium, 29
  - Genetic equilibrium, 191
- Genetics, 7, 10
- Genotype,
  - Genotypic frequency equilibrium, 179
  - Genotypic value, 55, 79, 179
- Glossary, 173

Green Revolution, 2  
Half sibs, 163, 174  
Haploid, 8, 23, 179  
Hardy-Weinberg,  
    Hardy-Weinberg Law, 22, 29  
Heredity, 10  
    Hereditary variation, 11  
Heritability, 77  
    Broad heritability, 77  
    Heritability in broad sense, 77  
    Heritability in narrow sense, 78  
    Heritable, 11  
    Narrow heritability, 78  
    Operative heritability, 96  
Heterosis, 103, 179  
Heterozygote, 179  
    Double heterozygote, 186  
Homozygote, 179  
Hormone, 179  
Hybrid,  
    Monohybrid, 183  
    Hybrid Vigour, 180  
I<sub>1</sub>, 180  
Inbreed,  
    Inbreed Line, 178  
Inbreeding, 178  
    Inbreeding Coefficient, 181  
Incomplete, 59  
Independent, 55  
Inheritance, 8, 174

Interaction, 100, 114  
Interrelation, 181  
Isoalleles, 180  
Isoenzymes, 30  
Isogenic,  
    Isogenic Lines, 178  
Isolation, 180  
Joining, 173  
    Joint effects, 63  
Latin square, 107  
Lethal, 50  
Line,  
    Pure line 15  
Linear order, 182  
Linkage, 34  
    Linkage phase, 175  
    Gene Linkage 44  
    Linked, 34  
    Linked genes, 186  
    Linked loci, 175  
Loci 8, 63  
Locus, 8  
Main effects, 114  
Maternal effect, 114  
Mating, 179  
Means  
    True means of the groups, 169  
Meiosis, 8, 23  
Metric,  
    Metric value, 56

Minimum, 145  
Mitosis, 182  
Monoecious, 174  
Mutation, 183  
    Mutant clone, 183  
    Point mutation, 183  
    Somatic mutation, 183  
New combination, 20  
Nonadditive, 110  
Offspring, 50  
    Offspring-parent regression, 82  
Outcross, 184  
Overdominance,  
    Overdominance effects, 36  
P<sub>1</sub>, 84  
P<sub>2</sub>, 84  
Panmictic, 26  
Panmixia, 26  
Parallel, 153  
Parameter, 184  
Parent, 26  
    Parent-offspring relationship, 82  
Partial, 59  
Partitioning, 132  
Phenotype, 177  
Phenotypic,  
    Phenotypic correlation, 138  
    Phenotypic value, 55  
Pollination  
    Self-pollination, 107

Polycross, 107  
Polygene, 12  
Population, 59  
Progeny, 26  
    Progeny Test, 188  
Protogyny, 186  
Random , 173  
    Random Mating, 179  
Recessive, 187  
    Reciprocal crosses, 186, 193  
Recombinant,  
    Recombinant DNA, 173  
Recombination,  
    Recombination frequency, 35  
Recurrent parent, 183  
Reproduction, 186  
Repulsion, 34, 35  
    Repulsion phase, 36  
Resemblance  
    Degree of resemblance, 166  
    Resemblance between relatives, 157  
Restriction, 183  
S<sub>1</sub>, 180  
S<sub>2</sub>, 180  
S<sub>3</sub>, 180  
Science, 14  
Segregation, 187  
Selection,  
    Natural selection, 46  
    Selection coefficients, 49

Set, 8  
Shape, 11  
Sib,  
    Full sibs, 167  
    Sib mating, 184  
    Sibling, 184  
Single, 185  
Sis, 35  
Size, 11  
Standard,  
    Standar Deviation, 188  
Strain, 78  
Synthetic Variety, 189  
Tester, 103  
    Tester parent, 188  
Topcross, 104, 106  
Trait, 58  
Trans, 34, 35  
Variability, 188  
Variance 57  
    Among-enviroments variance , 153  
    Approximate variance, 142  
    Chi-Square test for homogeneity of  
        variance, 87  
    Variance components, 132  
    Within group component of variance, 169  
yield, 37  
Zygote, 178

## 2. Diindeks Dalam Bahasa Indonesia

- Acak, 26
- Adaptasi, 3, 173
- ADN, 173
- Allel, 7
  - Allel Jamak, 22
  - Frekuensi Allel, 22
- Allogam, 76
- Autogam, 76
- Bersaudara
  - Bersaudara tiri 164
  - Bersaudara kandung 167
- Berumah Satu 174
- Biometrika
  - Biometrika genetika 7
- Coupling 34, 35
- Daya Gabung 98
  - Daya Gabung Khusus 99
  - Daya Gabung Umum 99
- Diploid 37
- Dominans 19, 36
  - Lewat dominans 36
- Elektroforesis 30
- Epistasis 36
- F<sub>1</sub> 16
- F<sub>2</sub> 16
- F<sub>3</sub> 177
- Famili 171
- Fenotipe 5
  - Korelasi fenotipe 138



Nilai fenotipe 55  
Galur 4  
    Galur isogenik 178  
    Galur Murni 15  
Gamet 8  
Gametogenesis 7, 23  
Gen  
    Aksi gen 36  
    Interaksi gen 101  
Genetik  
    Potensi genetik 2  
Genetika kuantitatif 7  
Genotipe 5  
    Nilai genotipe 54  
Haploid 8  
Hardy-Weinberg  
    Hukum Hardy-Weinberg 22  
    Keseimbangan Hardy-Weinberg 29  
Heritabilitas  
    Koefisien heritabilitas 77  
    Konsep heritabilitas 77  
Heterosis 103  
Heterozygot 9, 31  
Homozygot 15, 20, 33  
Hybrid 98  
    Dihybrida 175  
    Monohybrida 79  
I<sub>1</sub>, I<sub>2</sub>, 180  
Isolasi 29  
Karakter

Karakter Kualitatif 11, 149  
Karakter Kuantitatif 7, 12  
Karakter tanaman 3  
Kemampuan 2, 45  
Keseimbangan  
    Keseimbangan Genetik 28  
Ketidakseseimbangan 33  
Koefisien Korelasi 138  
Korelasi Genetik 137  
Kovarians 57  
Kromosom  
    Jumlah kromosom 8  
    Kromosom homolog 8  
Lingkungan  
    Lingkungan tumbuh 2  
Lokus  
    Dua Lokus 32  
    Satu Lokus 22, 29, 30  
Meiosis 8, 23  
Mendel  
    Hukum Mendel 14  
    Hukum rekombinasi Mendel 15  
    Hukum resiprok 15  
    Hukum segregasi Mendel 15  
    Hukum uniformitas 15  
Mitosis 182  
Mutasi 30, 43  
Organisma 10  
P<sub>1</sub>, 84  
P<sub>2</sub>, 84

Panmiktik 26, 119  
Parameter 144  
Pemuliaan  
    Nilai pemuliaan 57  
    Pemulia tanaman 2  
    Pemuliaan tanaman 1  
    Tujuan Pemuliaan 3  
Penyerbukan  
    Penyerbukan Acak 27  
    Penyerbukan Sendiri 15  
    Penyerbukan Silang 22, 29  
Persilangan  
    Persilangan Diallel 105  
    Persilangan Resiprok 19  
Polycross 107  
Polygen 12, 145  
Populasi 11, 23  
Produksi  
    Kualitass produksi 3  
    Kuantitas produksi 157  
Protandri 186  
Protogini 186  
Rekombinasi 14, 35  
Reproduksi 48  
Repulsi 34, 35  
Resesif 20, 34  
Revolusi Hijau 2  
S<sub>1</sub>, 180  
S<sub>2</sub>, 180  
Segregasi 14, 15, 78

Seleksi 22, 40  
Silang Dalam 178  
Sintetik 101  
Tautan 34, 35  
Teknik evaluasi 4  
Top Cross 104  
Uji turunan 89  
Varians  
    Analisis varians 90, 114  
    Varians additif 54, 68, 148  
    Varians dominans 54, 72, 148  
    Varians fenotipe 74, 77, 85  
    Varians genetik 78  
    Varians genotipe 73, 89  
Varietas 2  
Zygot 20