



1 PENDAHULUAN

1.1 Latar Belakang

Salah satu tantangan pertanian di Indonesia saat ini adalah lahan pertanian yang semakin berkurang dan luas kepemilikan lahan pertanian oleh petani Indonesia yang masih kecil. Konversi lahan sawah menjadi lahan non sawah di Indonesia mencapai 95 512 ha per tahun (Mulyani *et al.* 2016) sementara peningkatan lahan sawah hanya 20 – 30 ribu ha per tahun (Suwanda dan Noor 2014). BPS (2013) melaporkan bahwa 73% pelaku rumah tangga usaha pertanian di Indonesia hanya memiliki luas lahan pertanian kurang dari 1 ha. Hal ini menjadikan peningkatan efisiensi penggunaan lahan pertanian menjadi penting untuk dilakukan.

Sistem budidaya tanaman di bawah tegakan pohon, tumpang sari atau tanaman sela pada tanaman kehutanan, perkebunan maupun pekarangan merupakan salah satu alternatif solusi dalam meningkatkan efisiensi penggunaan lahan di Indonesia. Namun, terdapat cekaman intensitas cahaya rendah (naungan) pada sistem budidaya tersebut yang dapat menyebabkan terganggunya proses metabolisme tanaman sehingga mengakibatkan turunnya laju fotosintesis dan rendahnya sintesis karbohidrat oleh tanaman dan akhirnya menyebabkan penurunan produktivitas tanaman. Hal ini menjadikan pentingnya penggunaan varietas tanaman yang toleran naungan dengan daya hasil yang tinggi. Menurut Manurung *et al.* (2007) dan Gent (2007), terdapat penurunan produktivitas tomat sampai dengan 26% pada kondisi cahaya rendah (naungan 50%). Baharuddin *et al.* (2014) melaporkan bahwa pemberian naungan paronet 50% dapat menurunkan jumlah buah per tanaman tomat. Namun demikian, Sulistyowati *et al.* (2016a) melaporkan bahwa penggunaan genotipe tomat yang toleran naungan dan suka naungan pada budidaya tomat di bawah naungan paronet 50% dapat meningkatkan hasil tanaman sebesar 7 – 29%. Selain dapat mendukung sistem budidaya tanaman di bawah tegakan, varietas tanaman yang toleran terhadap intensitas cahaya rendah juga penting dalam menghadapi tantangan perubahan iklim yang tidak menentu (*climate change*), khususnya penutupan cahaya matahari oleh awan (*cloud cover*)

Tanaman tomat merupakan salah satu tanaman yang potensial dikembangkan pada budidaya tanaman di bawah tegakan. Hal ini karena terdapat beberapa genotipe tomat yang toleran bahkan suka terhadap cekaman naungan sampai dengan naungan 50% (Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016a). Informasi tentang potensi tanaman tomat pada budidaya tanaman di bawah tegakan juga telah dilaporkan oleh Bahrudin (2012) yang menyatakan bahwa tanaman tomat, cabai rawit, talas dan jagung manis potensial digunakan pada budidaya sistem agroforestri berdasarkan hasil analisis iklim mikro dan produksi. Selain itu tanaman tomat juga merupakan tanaman yang berumur genjah (3 – 4 bulan setelah semai) sehingga dapat dijadikan sebagai tanaman *cash crop* dan banyak dikonsumsi di Indonesia.

Program pemuliaan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi penting dilakukan karena belum ada varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi di Indonesia. Informasi tentang keragaman genetik, lingkungan



seleksi, mekanisme toleransi, karakter seleksi, dan studi genetik terkait toleransi naungan pada tanaman tomat sangat diperlukan agar dapat digunakan dalam penentuan metode pemuliaan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi yang efektif dan efisien. Ilic *et al.* (2007) melaporkan bahwa naungan 50% dapat menurunkan kejadian pecah buah (*cracking*) pada tomat sampai dengan 50%. Ferre *et al.* (2009) melaporkan bahwa naungan 60% dapat meningkatkan kekerasan buah tomat. Sulistyowati *et al.* (2016) melaporkan bahwa salah satu adaptasi genotipe tomat toleran intensitas cahaya rendah adalah dengan meningkatkan kandungan gula daun. Baharuddin *et al.* (2014) melaporkan bahwa naungan paracet 50% merupakan lingkungan seleksi yang baik untuk mengetahui respon tanaman tomat terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Namun demikian, informasi tentang analisis genetik dan studi metabolomik terkait toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak dapat diperoleh. Hal ini menjadikan penelitian tentang analisis genetik dan studi metabolomik toleransi naungan pada tanaman tomat menjadi penting untuk dilakukan

1.2 Tujuan

Tujuan umum dari penelitian ini adalah untuk memperoleh informasi genetik dan metabolomik terkait toleransi naungan pada tanaman tomat agar dapat digunakan dalam penentuan metode pemuliaan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi yang lebih efektif dan efisien. Tujuan tersebut akan dicapai dengan melakukan serangkaian percobaan dengan tujuan khusus sebagai berikut:

1. Memperoleh informasi tentang karakter morfologi terkait toleransi naungan pada tanaman tomat
2. Mengevaluasi kemajuan seleksi segregan transgresif toleran naungan berdaya hasil tinggi
3. Mempelajari daya gabung umum dan daya gabung khusus toleransi naungan pada tanaman tomat
4. Mempelajari analisis genetik sifat toleransi naungan pada tanaman tomat
5. Memperoleh informasi tentang metabolit sekunder yang berperan terhadap toleransi naungan pada tanaman tomat

1.3 Manfaat Penelitian

Pengembangan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi pada budidaya tanaman di bawah tegakan dapat dilakukan untuk meningkatkan efisiensi penggunaan lahan pertanian dalam menjawab tantangan semakin menurunnya luas lahan pertanian dan masih rendahnya luas kepemilikan lahan oleh petani di Indonesia. Penelitian ini menghasilkan informasi tentang karakter-karakter morfologi dan metabolit sekunder yang terkait toleransi cekaman naungan pada tanaman tomat. Penelitian ini juga menghasilkan informasi pewarisan sifat toleransi naungan pada tanaman tomat. Berdasarkan hal-hal tersebut, dari penelitian ini dapat diperoleh informasi genetik dan metabolomik terkait toleransi naungan pada tanaman tomat yang dapat digunakan dalam penentuan metode pemuliaan tomat yang toleran naungan yang lebih efektif dan



efisien sehingga nantinya dapat dihasilkan varietas tomat unggul yang toleran naungan dan berdaya hasil tinggi yang dapat dimanfaatkan pada sistem budidaya di bawah tegakan.

1.4 Ruang Lingkup Penelitian

Penelitian ini diawali dengan kegiatan hibridisasi antar berbagai tetua genotipe tomat sehingga dihasilkan populasi biparental 6 generasi (P1, P2, F1, F2, BCP1 dan BCP2) dan populasi dialel lengkap. Penelitian dilanjutkan dengan melakukan 5 percobaan terpisah. Percobaan pertama, yaitu analisis genetik toleransi naungan berdaya hasil tinggi menggunakan populasi biparental. Percobaan ini bertujuan untuk 1) Memperoleh informasi tentang karakter seleksi terkait toleransi naungan pada tanaman tomat, dan 2) Memperoleh informasi tentang berbagai parameter genetik toleransi naungan pada tanaman tomat, Segregan - segregan terpilih pada percobaan 1 digunakan pada percobaan 2. Percobaan 2, yaitu seleksi dan evaluasi kemajuan seleksi segregan transgresif tomat toleran naungan dan berdaya hasil tinggi. Percobaan 2 bertujuan untuk 1) Memperoleh segregan transgresif putatif tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi, 2) Memverifikasi segregan transgresif toleran naungan dan berdaya hasil tinggi, dan 3) Mengetahui nilai kemajuan seleksi dari segregan transgresif. Percobaan 3, yaitu analisis daya gabung toleransi naungan pada tanaman tomat menggunakan populasi dialel lengkap. Percobaan 3 bertujuan untuk, 1) Memperoleh informasi tentang karakter seleksi terkait toleransi naungan pada tanaman tomat, dan 2) Memperoleh informasi tentang daya gabung toleransi naungan pada tanaman tomat. Percobaan 4, yaitu analisis genetik toleransi naungan menggunakan populasi dialel lengkap. Percobaan 4 bertujuan untuk memperoleh informasi tentang berbagai parameter genetik toleransi naungan pada tanaman tomat. Percobaan 5, yaitu analisis metabolit sekunder terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Percobaan ini bertujuan untuk 1) Memperoleh informasi tentang metabolit sekunder terkait cekaman naungan, dan 2) Memperoleh informasi tentang metabolit sekunder yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Informasi dari berbagai percobaan tersebut digunakan sebagai bahan rujukan dalam menentukan metode pemuliaan tanaman tomat yang toleran naungan dan berdaya hasil tinggi yang lebih efektif dan efisien (Gambar 1).

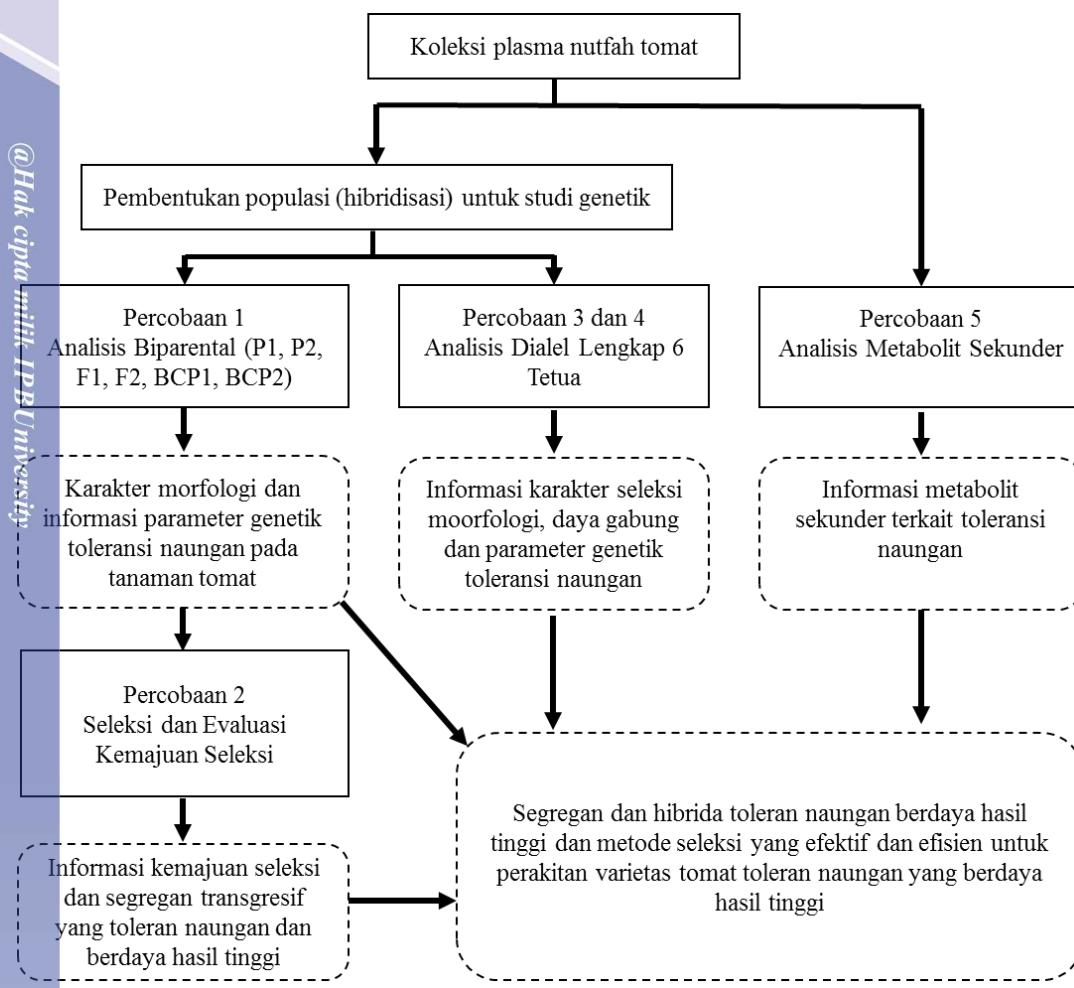
Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

- Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.



Gambar 1 Diagram alir penelitian studi pewarisan sifat dan analisis genetik toleransi naungan pada tanaman tomat

1.5 Kebaruan Penelitian

Hasil penelitian ini mencakup penentuan karakter morfologi dan metabolomik yang terkait dengan toleransi naungan pada tanaman tomat serta studi analisis genetiknya. Kebaruan yang diharapkan diperoleh dari penelitian ini adalah:

1. Informasi tentang karakter morfologi terkait toleransi cekaman naungan pada tanaman tomat,
 2. Informasi tentang metabolit sekunder yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat,
 3. Informasi tentang genetik terkait toleransi naungan pada tanaman tomat, (konsisten)
- Informasi tentang arah pemuliaan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi.



2 TINJAUAN PUSTAKA

2.1 Botani, Morfologi dan Syarat Tumbuh Tanaman Tomat

Tanaman tomat merupakan tanaman semusim tergolong dalam famili *Solanaceae*, berbentuk perdu dengan tinggi dapat mencapai 2 meter. Batangnya dapat tegak atau menjalar, padat, dan berambut. Posisi daunnya teratur secara spiral. Ada dua tipe tomat, yaitu tipe *determinate* dan *indeterminate*. Bunga tomat merupakan bunga hermaprodit yang tumbuh secara berlawanan, terdapat pada ketiak daun dan berwarna kuning (Ashari 1995).

Tanaman tomat memiliki akar tunggang yang menembus tanah dan akar serabut yang tumbuh menyebar ke arah samping. Batang tanaman tomat berbentuk persegi empat hingga bulat, berbatang lunak tetapi cukup kuat, berbulu atau berambut halus dan di antara bulu-bulu itu terdapat rambut kelenjar yang mampu mengeluarkan aroma khas tomat. Batang tanaman tomat berwarna hijau, pada ruas-ruas batangnya mengalami penebalan, dan pada ruas bagian bawah tumbuh akar-akar pendek. Selain itu, batang tanaman tomat dapat bercabang dan apabila tidak dilakukan pemangkas akan bercabang banyak yang menyebar secara merata (Cahyono 2008).

Daun tanaman tomat berbentuk oval, bagian tepinya bergerigi dan membentuk celah-celah yang menyirip. Daun tanaman tomat berwarna hijau dan merupakan daun majemuk ganjil. Daunnya tersusun berselang-seling mengelilingi batang tanaman. Umumnya, daun tomat tumbuh di dekat ujung dahan atau cabang, memiliki warna hijau dan berbulu. Buah tomat berbentuk bulat datar, halus atau beralur, dengan diameter sekitar 2 cm –15 cm. Buah tomat berwarna hijau saat muda, mengkilap, merah, dan oranye saat buah masak (Siemonsma dan Piluek 1994).

Bunga tanaman tomat tersusun dalam suatu grup yang disebut sebagai tandan bunga. Setiap tandan bunga tomat umumnya terdiri atas 4 – 12 bunga dan setiap tanaman tomat dapat terdiri dari 20 atau lebih tandan bunga. Bunga tanaman tomat merupakan bunga hermaprodit yang umumnya terdiri dari 5 atau lebih kotak sari dan satu putik yang berada di tengah – tengahnya. Ukuran putik bunga tomat umumnya lebih pendek dibandingkan kotak sarinya, namun ada juga genotipe tomat tertentu yang memiliki putik yang lebih tinggi dibandingkan kotak sarinya.

Tanaman tomat dapat tumbuh di dataran rendah (kurang dari 300 mdpl), dataran medium (300-600 mdpl) dan dataran tinggi (lebih dari 600 mdpl). Tanah yang gembur dan kaya unsur hara sangat disukai tanaman tomat untuk pertumbuhan optimal. Tanaman tomat menyukai tanah yang tergolong asam, dengan pH 5.5 – 6.5. Suhu yang tinggi dan hujan menyebabkan penurunan kualitas buah tomat. Suhu siang 25-30 °C dengan suhu malam 16 °C dan 20 °C merupakan suhu optimum untuk pertumbuhan dan pembungaan tanaman tomat. Pembentukan buah tomat terbaik yaitu diantara suhu 18 °C dan 24 °C (Rubatzky dan Yamaguchi 1999). Cahaya merupakan faktor yang sangat penting dalam pertumbuhan tanaman tomat. Penyerapan unsur hara oleh tomat akan dicapai apabila pencahayaan berlangsung selama 12-14 jam per hari, sedangkan intensitas cahaya yang dikehendaki adalah 0.25 mj.m⁻² per jam.



2.2 Cekaman Intensitas Cahaya Rendah pada Tanaman Tomat

Tomat termasuk dalam famili *Solanaceae* yang dapat tumbuh pada kondisi intensitas cahaya rendah. Hal ini menjadikan intensitas cahaya rendah tidak selalu menjadi suatu cekaman bagi tanaman tomat. Intensitas cahaya rendah menjadi cekaman bagi pertumbuhan tanaman tomat dipengaruhi oleh beberapa faktor, yaitu genetik, besarnya intensitas cahaya rendah yang diterima, dan interaksi antar keduanya (Baharudin *et al.* 2014 dan Sulistyowati *et al.* 2016).

Intensitas cahaya rendah pada tanaman tomat umumnya masih memberikan respon pertumbuhan yang baik sampai dengan 25% tingkat naungan paronet. Bahkan, pemberian naungan sebesar 25% pada tanaman tomat dapat memberikan hasil yang lebih baik dibandingkan tanpa pemberian naungan pada tanaman tomat (Baharudin *et al.* 2014). Naungan paronet 75% umumnya akan memberikan respon pertumbuhan yang negatif pada tanaman tomat. Hal ini mengindikasikan bahwa produksi tanaman tomat yang optimal sangat sulit dilakukan pada naungan 75%.

Sementara itu, keragaman tertinggi respon produksi tanaman tomat terhadap cekaman naungan dihasilkan pada tingkat naungan paronet 50% (Baharudin *et al.* 2014). Berdasarkan hal tersebut, maka dapat disimpulkan bahwa tingkat naungan sebesar 50% merupakan lingkungan seleksi yang baik untuk melihat respon tanaman tomat terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Sandri *et al.* (2003), Khattak *et al.* (2007), Gent (2007), dan Ilic *et al.* (2012) juga menggunakan naungan 50% sebagai perlakuan cekaman intensitas cahaya rendah pada tanaman tomat.

2.3 Toleransi Cekaman Naungan pada Tanaman Tomat

Li *et al.* (2013) mengelompokkan tingkat toleransi naungan genotipe tanaman tomat berdasarkan karakter luas daun, kandungan klorofil a, klorofil b, rasio klorofil a/b, konduktansi stomata, *transpiration rate*, *photosynthetic rate*, kandungan sukrosa, kandungan karbohidrat daun, dan penurunan kandungan gula pada daun) pada fase perkembahan. Berdasarkan hal tersebut, Li *et al.* (2013) mengungkapkan terdapat 3 kelompok tomat berdasarkan tingkat toleransi terhadap cekaman naungan, yaitu kelompok peka, moderat toleran dan toleran intensitas cahaya rendah.

Tingkat toleransi naungan pada tanaman tomat juga dapat ditentukan berdasarkan pendekatan produktivitas relatif. Produktivitas relatif merupakan perbandingan antara produktivitas tomat pada kondisi cekaman naungan dengan produktivitas pada kondisi normal (tanpa cekaman). Baharuddin *et al.* 2014 dan Sulistyowati *et al.* 2016 telah menggunakan produktivitas relatif dengan naungan paronet plastik 50% untuk mengevaluasi tingkat toleransi naungan 20 – 50 genotipe tomat.

Berdasarkan produktivitas relatifnya, Baharuddin *et al.* 2014 dan Sulistyowati *et al.* 2016 telah mengelompokan tingkat toleransi naungan pada tanaman tomat dapat menjadi 4 kelompok, yaitu genotipe tomat suka naungan, toleran naungan, moderat toleran naungan dan peka naungan. Genotipe tomat



suka naungan merupakan genotipe tomat yang memiliki produktivitas relatif $> 100\%$. Genotipe tomat toleran naungan merupakan genotipe tomat yang memiliki produktivitas relatif diantara $80 - 100\%$. Genotipe tomat moderat toleran naungan merupakan genotipe tomat yang memiliki produktivitas relatif $60 - 80\%$, sedangkan genotipe tomat peka naungan merupakan genotipe tomat yang memiliki produktivitas relatif $< 60\%$.

2.4 Keragaman Genetik Tanaman Tomat Terhadap Cekaman Intensitas Cahaya Rendah

Salah satu faktor yang mempengaruhi respon produksi tanaman tomat terhadap cekaman intensitas cahaya rendah adalah faktor genetik. Hal ini dapat dilihat dari luasnya keragaman genetik tanaman tomat terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Keragaman respon produksi antar genotipe tomat terbesar dihasilkan pada tingkat naungan sebesar 50% (Baharuddin *et al.* 2014).

Li *et al.* (2013) mengelompokan genotipe tanaman tomat yang toleran terhadap cekaman intensitas cahaya rendah menjadi 3 kelompok, yaitu kelompok peka, moderat toleran dan toleran intensitas cahaya rendah. Pengelompokan ini didasarkan pada perbedaan respon genotipe tanaman tomat terhadap berbagai karakter morfologi dan fisiologi pada fase perkecambahan, diantaranya adalah luas daun, kandungan klorofil a, klorofil b, rasio klorofil a/b, konduktansi stomata, *transpiration rate*, *photosynthetic rate*, kandungan sukrosa, kandungan karbohidrat daun, dan penurunan kandungan gula pada daun. Percobaan oleh Li *et al.* (2013) ini dilakukan terhadap 11 genotipe tanaman tomat yang ditanam pada kondisi naungan 60% dan tanpa naungan.

Selain Li *et al.* (2013), pengelompokan tingkat toleransi cekaman intensitas cahaya rendah juga dilaporkan oleh Baharuddin *et al.* (2014). Ia mengelompokkan 20 genotipe tanaman tomat menjadi 4 kelompok, yaitu kelompok tanaman tomat peka, moderat toleran, toleran, dan kelompok tanaman tomat yang senang dengan intensitas cahaya rendah. Pengelompokan ini didasarkan pada produktivitas relatif antara tanaman tomat yang ditanam pada naungan 50% dengan tanaman tomat yang ditanam tanpa naungan. Produktivitas relatif juga digunakan oleh Sulistyowati *et al.* (2016a) untuk mengetahui toleransi naungan pada 50 genotipe tomat. Kelompok genotipe peka sampai toleran mengalami penurunan bobot per tanaman pada tanaman yang ditanam di bawah naungan. Namun, penurunan bobot buah per tanaman yang lebih besar terjadi pada kelompok genotipe tanaman peka. Pada kelompok genotipe tomat senang naungan, pemberian intensitas naungan parancet sebesar 50% menyebabkan peningkatan bobot buah per tanaman tanaman tomat. Perbedaan tipe pengelompokan tingkat toleransi intensitas cahaya rendah pada berbagai genotipe tomat antara Li *et al.* (2013) dan Baharuddin *et al.* (2014) ini dapat terjadi karena beberapa sebab, diantaranya adalah populasi dan jenis karakter yang digunakan dalam percobaan tersebut. Semakin besar keragaman genetik dan semakin luas karakter yang digunakan, maka akan semakin luas juga interval pada pengelompokan yang dibuat.



2.5 Pengaruh Naungan Terhadap Kualitas dan Kuantitas Hasil Tanaman Tomat

Penurunan tingkat intensitas cahaya akibat adanya naungan berpengaruh terhadap beberapa karakter kualitas maupun kuantitas hasil tanaman tomat. Beberapa karakter tersebut diantaranya adalah bobot buah per tanaman, jumlah buah per tanaman, kekerasan buah, padatan total terlarut, total asam tertitrasi, pecah buah, luka bakar buah, dan kandungan beta karoten.

Khattak *et al* (2007) yang melaporkan bahwa pemberian naungan 55% dapat meningkatkan bobot buah per tanaman tomat sampai dengan 50%. Khattak *et al.* (2007) juga menjelaskan bahwa peningkatan produksi per tanaman tomat pada naungan 55% disebabkan oleh penurunan suhu udara sekitar tanaman yang menyebabkan semakin menurunnya tingkat respirasi tanaman. Penurunan tingkat respirasi tanaman menjadikan karbohidrat hasil fotosintesis lebih banyak terakumulasi pada buah.

Sementara itu, hasil yang berbeda dilaporkan oleh Gent (2007) dimana pemberian naungan 50% malah menurunkan bobot buah per tanaman sampai dengan 26%. Penurunan produksi tanaman tomat pada intensitas cahaya rendah disebabkan oleh berkurangnya pasokan cahaya yang dapat digunakan dalam proses fotosintesis. Hal ini menyebabkan fotosintesis tanaman menjadi kurang optimal sehingga menurunkan jumlah fotosintat yang terbentuk dan akhirnya menyebabkan penurunan produksi pada tanaman tomat.

Penanaman tomat pada intensitas cahaya rendah juga dapat menurunkan jumlah buah per tanaman. Baharuddin (2014) melaporkan bahwa pemberian naungan 50% dapat menurunkan jumlah buah per tanaman sampai dengan 40 buah per tanaman pada genotipe peka intensitas cahaya rendah. Menurunnya jumlah buah per tanaman tersebut disebabkan oleh adanya peningkatan tingkat kerontokan bunga akibat cekaman intensitas cahaya rendah. Aloni *et al.* (1996) menjelaskan bahwa penanaman cabai pada intensitas cahaya rendah dapat menurunkan akumulasi gula pada bunga yang akhirnya meningkatkan tingkat kerontokan bunga cabai.

Selain berpengaruh terhadap kuantitas hasil, cekaman intensitas cahaya rendah juga berpengaruh terhadap kualitas hasil tanaman tomat. Penanaman tomat pada kondisi intensitas cahaya rendah (naungan 50%) dapat menurunkan kejadian pecah buah *cracking* sampai dengan 50% dibandingkan penanaman tanpa naungan (Ilic *et al.* 2007). Penurunan kejadian *cracking* inilah yang menyebabkan tidak adanya perbedaan yang nyata pada bobot buah layak pasar walaupun diketahui sebelumnya bahwa cekaman intensitas cahaya rendah dapat menurunkan bobot buah per tanaman (Gent 2007) bahkan pada laporan lainnya melaporkan terdapat peningkatan bobot buah layak pasar sampai dengan 30% pada penanaman dengan naungan 40% (Ilic *et al.* 2007). Penurunan kejadian pecah buah dapat terjadi karena buah tomat tidak terkena terpaan langsung cahaya matahari. Terpaan langsung cahaya matahari dapat menyebabkan perubahan potensial air pada buah secara langsung yang akhirnya dapat mengakibatkan pecah buah pada tanaman tomat (Ulinnuha *et al.* 2019). Selain itu, penggunaan naungan 40% dapat menurunkan kejadian *sun scald*, *blossom and root*, *puffiness* dan pembentukan buah tidak sempurna pada tanaman tomat.



Karakter kualitas hasil lainnya yang dipengaruhi oleh cekaman intensitas cahaya rendah adalah tingkat kemanisan buah dan tingkat kekerasan buah. Baharuddin (2014) melaporkan bahwa pemberian naungan 50% dapat menurunkan tingkat kekerasan buah dan total asam tertitrasi buah tomat. Pemberian naungan 50% juga dapat meningkatkan padatan total terlarut tanaman. Hasil yang agak berbeda dihasilkan oleh Ferre *et al.* (2009) yang menyatakan bahwa pemberian intensitas naungan 60% dapat menurunkan kadar padatan total terlarut tanaman tomat. Ilic *et al.* (2012) melaporkan bahwa pemberian naungan 40% sampai dengan 50% dapat menurunkan kejadian pecah buah dan luka bakar buah pada tanaman tomat.

2.6 Karakter Pertumbuhan dan Fisiologi yang Berkaitan dengan Naungan pada Tanaman Tomat

Pengaruh naungan terhadap karakter kualitas dan kuantitas hasil tanaman tomat tidak terjadi secara sendirinya. Hal ini dapat terjadi karena adanya perubahan yang terjadi pada karakter morfologi dan fisiologi tanaman tomat akibat adanya naungan sehingga pada akhirnya menyebabkan perubahan pada karakter kualitas dan kuantitas hasil.

Terdapat beberapa karakter pertumbuhan yang nyata dipengaruhi oleh adanya naungan. Diantaranya adalah tinggi tanaman, umur berbunga, umur panen, diameter batang dan luas daun. Pemberian naungan pada tanaman tomat menyebabkan tanaman menjadi lebih tinggi, umur berbunga dan umur panen yang lebih lama, diameter batang yang besar, dan luas daun yang lebih besar (Baharudin 2014). Hattrup *et al.* (2007) melaporkan bahwa tanaman tomat yang ternaungi dapat memiliki tinggi tanaman 50% lebih tinggi dibandingkan tanaman tomat yang tidak dinaungi.

Selain karakter pertumbuhan, pemberian naungan juga mempengaruhi beberapa karakter fisiologi pada tanaman tomat. Diantaranya adalah *transport electron*, kapasitas fotosintesis, *quantum yield*, jumlah klorofil a dan b, rasio klorofil a/b, bentuk kloroplas, dan beberapa kerja enzim. Terjadi penurunan kapasitas *transport electron* pada tanaman tomat yang ternaungi. Penurunan kapasitas *transport electron* ini berkorelasi positif dengan kapasitas fotosintesis dan *quantum yield* tanaman. Hal ini diperkuat oleh penurunan tingkat aktivitas *ATPase* yang diisolasi dari membran tilakoid (Davies *et al.* 1986). Adanya naungan ternyata tidak berpengaruh nyata terhadap berbagai enzim yang terdapat pada reaksi gelap seperti RuBPc, 3PGA, phosphokinase, NADP-glyceraldehyde 3 dehydrogenase (Davies *et al.* 1986).

Li *et al.* (2013) melaporkan bahwa tanaman tomat yang toleran terhadap naungan memiliki kloroplas dan mitokondria yang berkembang normal, ukuran kloroplas terlihat agak besar, jumlah butiran pati yang banyak, dan membran organelnya utuh. Pada tanaman tomat yang moderat toleran terlihat bahwa mitokondria juga berkembang normal, namun beberapa kloroplas terlihat rusak dengan stroma dan grana yang masih tetap utuh. Selain itu juga terlihat bahwa kloroplas sudah lebih besar dengan membrannya terlihat rusak. Sedangkan pada tanaman tomat yang peka intensitas cahaya rendah terlihat bahwa kloroplas sudah benar-benar membengkak dengan membran kloroplas rusak.

2.7 Mekanisme Penurunan Hasil Akibat Naungan pada Tanaman Tomat

Adanya naungan lebih dari 50% dapat menyebabkan terjadinya cekaman intensitas cahaya rendah yang dapat menurunkan produksi pada tanaman tomat. Penurunan produksi tanaman tomat akibat cekaman intensitas cahaya rendah dapat disebabkan oleh beberapa faktor. Diantaranya adalah penurunan kapasitas fotosintesis yang menyebabkan kurangnya hasil fotosintesis. Penurunan kapasitas fotosintesis ini menyebabkan terjadinya persaingan dalam alokasi asimilat pada tanaman, sehingga menjadikan produksi buah tomat menjadi menurun.

Selain itu, penurunan hasil akibat adanya naungan juga disebabkan oleh kurang berkembangnya aktivitas rubisco. Hattrup *et al.* (2007) melaporkan bahwa tanaman tomat yang tumbuh dengan naungan umumnya memiliki kandungan Rubisco, ATPase, dan berbagai metabolit dan protein respirasi lainnya yang lebih rendah dibandingkan tanaman tomat yang tumbuh tanpa naungan. Rubisco dapat mengarahkan asimilat untuk menjadi cadangan makanan seperti buah, sehingga penurunan aktivitas rubisco menyebabkan alokasi asimilat tidak diarahkan untuk pembentukan buah melainkan pertumbuhan tanaman sehingga produksi tanaman tomat menjadi menurun walau memiliki tinggi tanaman yang lebih besar. Aloni *et al.* (1996) juga melaporkan bahwa penurunan produksi cabai di bawah naungan lebih diakibatkan oleh disorientasi alokasi asimilat yang lebih mengarah ke arah pertumbuhan sehingga menyebabkan peningkatan tingkat kerontokan bunga dan dilanjutkan dengan penurunan produksi buah cabai.

2.8 Mekanisme Toleransi Tomat terhadap Cekaman Naungan

Tanaman tomat yang tumbuh di bawah naungan memiliki suatu mekanisme tersendiri agar dapat terus tumbuh berkembang. Beberapa mekanisme toleransi cekaman naungan adalah dengan merubah struktur morfologi dan fisiologi agar dapat memaksimalkan penangkapan energi cahaya dan meminimalkan refleksi energi cahaya. Diantaranya adalah peningkatan jumlah klorofil a dan b yang lebih besar pada genotipe tanaman toleran naungan dibandingkan genotipe peka naungan (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Hattrup *et al.* 2007; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al.* 2016b). Selain itu, genotipe toleran naungan umumnya menghasilkan rasio klorofil a/b yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan karena peningkatan jumlah klorofil b yang lebih besar dibandingkan klorofil a (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al.* 2016b).

Perubahan struktur lainnya terkait toleransi naungan pada tanaman adalah peningkatan luas daun. Daun merupakan organ fotosintetik utama pada tanaman. Peningkatan luas daun menyebabkan luas area penangkapan cahaya matahari oleh daun menjadi lebih luas. Peningkatan luas daun umumnya akan beramaan dengan penipisan lapisan palisade yang menyebabkan kloroplas bergerak lebih keatas mendekati permukaan daun yang ditandai dengan peningkatan warna permukaan daun. Kisman *et al* (2007) menyatakan bahwa pada kondisi intensitas cahaya rendah, diperlukan morfologi daun yang lebih lebar



dan tipis penangkapan cahaya oleh daun lebih optimal dan perefleksian cahaya menjadil lebih rendah.

Perubahan kerapatan bulu daun juga telah dilaporkan sebagai salah satu mekanisme toleransi naungan pada tanaman. Lahumuria *et al.* (2006) dan Sundari *et al.* (2008) melaporkan bahwa karakter kerapatan bulu daun merupakan salah satu karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman kedelai dan kacang hijau. Menurut Gregoriou *et al.* (2007), salah satu mekanisme adaptasi zaitun terhadap cekaman intensitas cahaya rendah adalah dengan mengurangi kerapatan bulu daun.

Salah mekanisme lainnya yang dilakukan oleh tanaman tomat yang ternaungi untuk tetap tumbuh berkembang adalah dengan meningkatkan aktivitas protein yang terkait dengan proses pemanenan cahaya. Hal ini bertujuan agar tanaman dapat lebih maksimal dalam memanfaatkan energi cahaya yang datang. Hattrup *et al* (2007) melaporkan bahwa terjadi peningkatan aktivitas *chlorophyll a/b binding protein* dan *oxygen-evolving enhancer 3 protein* yang merupakan protein-protein yang terkait dengan proses pemanenan cahaya.

Selain itu, mekanisme lainnya yang dapat dilakukan oleh tanaman tomat adalah meningkatkan kemampuan dalam merubah energi cahaya menjadi energi kimia dengan menggunakan sejumlah kecil energi cahaya yang tersedia. Proses pemanfaataan energi cahaya ini mungkin dapat melalui beberapa tahapan sampai dapat digunakan untuk fotosintesis.

2.9 Studi Pola Pewarisan Sifat dan Analisis Genetik Sifat Toleransi terhadap Naungan

Penelitian respon tanaman terhadap naungan sudah cukup banyak dilakukan, namun penelitian tentang studi pewarisan sifat toleransi terhadap naungan masih jarang dilakukan. Pola pewarisan sifat dan analisis genetik sifat toleransi sangat penting untuk diketahui sebagai salah satu dasar penentuan metode pemuliaan yang akan digunakan dalam merakit varietas unggul tomat yang toleran naungan dan berdaya hasil tinggi.

Berbagai penelitian analisis genetik dan pola pewarisan sifat toleransi didahului dengan penelitian megenai respon tanaman terhadap naungan. Hal ini bertujuan untuk menentukan karakter-karakter yang dapat digunakan dalam seleksi toleransi tanaman terhadap naungan. Karakter yang digunakan dapat berupa karakter kualitatif maupun karakter kuantitatif. Baharuddin (2014) melaporkan intensitas naungan sebesar 50% memberikan pengaruh yang nyata terhadap tinggi tanaman, luas daun, tebal daun, klorofil a, klorofil b dan nisbah klorofil a/b. Hal ini menunjukkan bahwa karakter-karakter tersebut sangat baik digunakan sebagai karakter seleksi dalam studi pewarisan sifat dan analisis genetik sifat toleransi naungan pada tanaman tomat.

Kisman *et al* (2008) menggunakan karakter kualitatif jumlah klorofil a, klorofil b, klorofil total, rasio klorofil a/b dan karakter kuantitatif bobot biji per tanaman, luas daun, dan bobot daun spesifik untuk melakukan studi pewarisan sifat dan analisis genetik sifat toleransi kedelai terhadap naungan. Berdasarkan karakter jumlah klorofil a, b, dan total, sifat toleransi naungan pada tanaman kedelai dikendalikan aksi gen epistasis dominan ganda, sedangkan berdasarkan



karakter rasio klorofil a/b toleransi naungan dikendalikan oleh aksi gen dominan resesif epistasis. Berdasarkan karakter bobot biji per tanaman, toleransi kedelai terhadap naungan dikendalikan oleh aksi gen dominan parsial, sedangkan berdasarkan karakter luas daun dan bobot daun spesifik toleransi kedelai terhadap naungan dikendalikan oleh aksi gen aditif.

Marwiyah (2010) menggunakan karakter kualitatif bentuk daun, warna buah intermediet dan tekstur buah untuk melakukan studi pewarisan sifat toleransi naungan pada tanaman cabai. Selain itu, Marwiyah (2010) juga menggunakan karakter kuantitatif tinggi tanaman, lebar daun, panjang buah, bobot buah, untuk studi tersebut. Berdasarkan karakter bentuk daun dan warna buah intermediet, toleransi naungan pada cabai dikendalikan oleh 2 pasang gen dengan aksi gen duplikat resesif epistasis sedangkan berdasarkan karakter tekstur buah, toleransi naungan pada cabai dikendalikan 2 pasang gen dengan aksi gen duplikat dominan epistasis. Berdasarkan karakter karakter tinggi tanaman, lebar daun, panjang buah dan bobot buah, maka berturut – turut sifat toleransi naungan pada tanaman cabai dikendalikan oleh aksi gen dominan duplikat, dominan duplikat dan dominan komplementer.

Hasil studi pewarisan toleransi naungan tersebut memperlihatkan adanya kesamaan antar karakter-karakter yang dijadikan sebagai karakter seleksi untuk toleransi naungan. Karakter – karakter tersebut diantaranya adalah bobot hasil per tanaman, luas daun, klorofil a, b dan a/b. Hal ini mengindikasikan karakter-karakter tersebut potensial sebagai karakter seleksi untuk toleransi naungan.

2.10 Penggunaan Analisis Rata-Rata 6 Populasi untuk Studi Pewarisan Sifat dan Analisis Genetik

Analisis rata-rata 6 populasi merupakan salah satu metode yang sering digunakan untuk melakukan studi pewarisan sifat dan analisis genetik. Analisis ini digunakan oleh Utami *et al.* (2006) untuk mempelajari pewarisan ketahanan penyakit Blas pada persilangan padi IR64 dengan *Oryza rufipogon Griff.*, oleh Barmawi (2007) untuk mempelajari pewarisan sifat ketahanan kedelai terhadap *cowpea mild motle virus*, oleh Arif *et al.* (2011) untuk mempelajari pewarisan sifat beberapa karakter kualitatif pada tiga kelompok cabai, oleh Arif *et al.* (2012) untuk analisis genetik beberapa karakter kualitatif pada persilangan cabai besar dan cabai keriting. Analisis rata-rata 6 populasi juga pernah digunakan oleh Kisman (2008) untuk mempelajari pewarisan adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan dan Marwiyah (2010) untuk mempelajari pewarisan sifat dan analisis genetik toleransi cabai terhadap naungan.

Analisis rata-rata 6 populasi menggunakan 6 populasi yang terdiri dari dua populasi tetua, satu populasi F1, dua populasi silang balik (*backcross*) dan populasi F2. Dalam analisis ini terdapat beberapa asumsi yang harus dipenuhi untuk melakukan analisis statistik dan analisis genetik guna melacak gen-gen pengendali karakter tersebut, yaitu (1) tidak ada efek lingkungan, (2) tidak ada efek dominansi antar alel, (3) tidak ada efek epistasis, (4) gen memberikan efek yang sama dan bersifat aditif untuk semua lokus, (5) tidak ada pautan gen, dan (6) tetua dalam keadaan homozigositas lengkap dan tanaman F1 dalam keadaan heterozigositas lengkap (Burns 1976; Poehlman 1979).



Analisis ini sangat dipengaruhi oleh jenis karakter toleran yang digunakan. Jika karakter toleran yang digunakan merupakan karakter kualitatif yang dikendalikan gen mayor maka ragam toleransi naungan akan menunjukkan sebaran diskrit, sehingga individu yang toleran akan lebih mudah diidentifikasi. Pendekatan analisisnya akan menggunakan analisis mendel atau analisis penyimpangan segregasi mendel.

Namun, tidak jarang toleransi naungan dikendalikan secara poligenik dan perbedaan antara tanaman toleran dengan tanaman peka dalam populasi bersegregasi tidak jelas. Dalam hal ini, wujud penampilan ketahanan merupakan ragam kontinyu dengan perubahan perbedaan toleransi yang kecil sehingga pendekatan yang digunakan adalah analisis beberapa parameter genetik seperti komponen ragam, heritabilitas, *skewness*, *scaling test*, dan *joint scaling test*.

Heritabilitas yang tinggi adalah manifestasi bentuk sebaran dengan puncak jamak dan kemenjuluran puncak (Sastrosumarjo 1987). Heritabilitas sering juga dipakai sebagai tolak ukur kemajuan genetik yang dapat diharapkan dalam suatu program seleksi (Allard 1960). Sesuai dengan komponen ragam genetiknya, heritabilitas dibedakan menjadi heritabilitas dalam arti luas (*broad sense heritability*) (h^2_{bs}) dan heritabilitas dalam arti sempit (*narrow sense heritability*) (h^2_{ns}). Heritabilitas dalam arti luas merupakan perbandingan antara ragam genetik total dan ragam fenotipe ($h^2_{bs} = \sigma^2_G / \sigma^2_P$) sedangkan heritabilitas dalam arti sempit merupakan perbandingan antara ragam aditif dan ragam fenotipe ($h^2_{ns} = \sigma^2_A / \sigma^2_P$) (Baihaki 2000). Umumnya heritabilitas dalam arti sempit banyak mendapatkan perhatian karena pengaruh aditif dari tiap alelnya akan diwariskan dari tetua kepada keturunannya. Kontribusi penampilan tidak tergantung pada adanya interaksi antar alel. Dalam pemuliaan tanaman, seleksi sifat-sifat yang dikendalikan oleh gen aditif diharapkan mendapatkan kemajuan seleksi yang besar dan cepat (Baihaki 2000).

Dua macam pengujian yang dapat digunakan untuk mengetahui apakah kedua sumber ragam dari interaksi tersebut ada atau tidak adalah dengan: (a) uji keskalaan (*scaling test*) individu (A, B, C) menurut cara Mather dan Jinks (1977) dengan menggunakan data dari populasi P1, P2, F1, B1, B2, dan F2, dan (b) uji keskalaan gabungan (*joint scaling test*). Bila salah satu dari kedua pengujian tersebut dan atau keduanya menunjukkan adanya simpangan nyata dari 0, maka hal tersebut memberi petunjuk adanya efek epistasis atau interaksi genotipe x lingkungan

2.11 Penggunaan Analisis Diallel untuk Studi Pewarisan Sifat dan Analisis Genetik

Selain analisis rata-rata 6 populasi, analisis silang full dialel juga dapat digunakan untuk studi pewarisan sifat dan analisis genetik. Dalam analisis ini diperlukan populasi hasil persilangan diallel. Persilangan dialel merupakan seluruh kombinasi persilangan yang mungkin diantara sekelompok genotipe atau tetua, termasuk tetua itu sendiri lengkap dengan F1 turunannya. Ada empat kemungkinan silang dialel berdasarkan pendekatan Griffing, yaitu 1) *single cross* dengan resiprokal dan selfing (Metode I); 2) *single cross* dengan selfing tanpa resiprokal (Metode II); 3) *single cross* dengan resiprokal (Metode III); 4) *single*



cross tanpa resiprokal dan tanpa selfing (Metode IV). Tetua *single cross* merupakan individu yang diambil secara acak dari suatu populasi. Ragam yang ada diantara persilangan tersebut adalah ragam *half sib* dan ragam *full sib* (Grifing 1956).

Penggunaan analisis silang dialel memiliki beberapa keuntungan dibandingkan dengan metode analisis lainnya. Diantaranya adalah: (1) secara eksperimental merupakan pendekatan sistematik; (2) secara analitik merupakan evaluasi genetik menyeluruh yang berguna dalam mengidentifikasi persilangan bagi potensi seleksi yang terbaik pada awal generasi (Johnson 1963). Di dalam analisis silang dialel, pendugaan parameter genetik sudah dapat dilakukan pada F1, tanpa harus membentuk populasi F2, BCP1 ataupun BCP2, seperti pada teknik pendugaan parameter genetik lainnya. Dalam pelaksanaannya analisis silang dialel harus memenuhi beberapa asumsi berikut: (1) segregasi diploid, (2) tidak ada perbedaan antara persilangan resiprokal, (3) tidak ada interaksi antara gen-gen yang tidak satu alel, (4) tidak ada multialelisme, (5) tetua homozigot, (6) gen-gen menyebar secara bebas diantara tetua (Hayman 1954). Jika asumsi tersebut dapat terpenuhi maka keluaran yang dapat diperoleh dari suatu analisis silang dialel Metode Hayman antara lain (Singh and Chaudhary 1979): (1) keragaman karena pengaruh aditif (D), (2) nilai tengah Fr genotipe (rata-rata Fr untuk semua array) (F); peragam pengaruh aditif dan non aditif pada arrayke-r, (3) keragaman karena pengaruh dominansi (H1), (4) perhitungan untuk menduga proporsi gen negatif dan positif pada tetua (H2), (5) pengaruh dominansi (sebagai jumlah aljabar dari semua persilangan saat heterozygous) (h^2), (6) keragaman karena pengaruh lingkungan (E), (7) rata-rata tingkat dominansi ((H1/D)1/2), (8) proporsi gen-gen dengan pengaruh positif dan negatif di dalam tetua (H2/4H1), (9) proporsi gen-gen dominan dan resesif di dalam tetua (Kd/Kr), (10) jumlah kelompok gen yang mengendalikan sifat dan menimbulkan dominansi ($h^2/H2$), (11) heritabilitas arti luas (h^2_{bs}), (12) heritabilitas arti sempit (h^2_{ns}).

Informasi lain yang bisa diperoleh dari analisis silang dialel adalah daya gabung umum (DGU) dan daya gabung khusus (DGK). Daya gabung adalah kemampuan genotipe untuk mewariskan sifat yang diinginkan kepada keturunannya. Daya gabung dibagi menjadi dua bentuk yaitu daya gabung umum (*general combining ability*) dan daya gabung khusus (*specific combining ability*). Daya gabung umum adalah kemampuan suatu genotipe menunjukkan kemampuan rata-rata keturunan bila disilangkan dengan sejumlah genotipe lain yang dikombinasikan (Singh dan Chaudhary 1979). Daya gabung umum akan memiliki arti jika nilainya diperbandingkan pada lebih dari satu individu dan populasi pengujian serta lingkungan yang ditentukan (Henderson 1952). Daya gabung khusus adalah kemampuan individu tetua untuk menghasilkan turunan yang unggul jika disilangkan dalam kombinasi yang spesifik dengan tetua lainnya (Singh dan Chaudhary 1979). Daya gabung khusus merupakan konsekuensi dari interaksi gen intra alel (dominan) dan interaksi gen antar alel (epistasis) (Henderson 1952).

Daya gabung umum (DGU) yang besar dan positif menunjukkan bahwa tetua tersebut mempunyai daya gabung yang baik. Nilai DGU yang negatif berarti tetua yang bersangkutan mempunyai daya gabung (rata-rata) yang lebih rendah dibandingkan dengan tetua-tetua lain. Daya gabung khusus (DGK) yang positif menunjukkan bahwa tetua tersebut mempunyai kombinasi hibrida yang tinggi dengan salah satu tetua yang digunakan. Sebaliknya, apabila DGK negatif berarti



tetua tersebut tidak mempunyai kombinasi hibrida yang tinggi dengan salah satu dari tetua-tetua yang digunakan Sujiprihati (1996).

Informasi yang diperoleh dari pengujian DGU dan DGK sangat penting dalam suatu program pemuliaan tanaman. Hal ini sebagaimana disampaikan Sujiprihati (1996), bahwa informasi genetik yang diperoleh dari pengujian DGU dan DGK dan resiproknya akan berguna untuk menentukan tetua dan metode pemuliaan yang sesuai dalam rangka perbaikan sifat-sifat tanaman.

2.12 Segregan Transgresif

Segregan transgresif didefinisi sebagai individu yang memiliki keragaan yang lebih baik daripada kedua tetua inbrednya (Rieseberg *et al.* 2003), sementara Sleper dan Poehlman (2006) menyatakan segregan transgresif merupakan individu-individu hasil segregasi yang memiliki keragaan di luar rentang keragaan tetuanya. Pada tanaman menyerbuk sendiri, segregan transgresif akan banyak dihasilkan setelah 6 – 7 generasi. Hal ini dikarenakan, setelah 6 – 7 generasi telah terjadi fiksasi pada berbagai lokus sehingga populasi telah menjadi heterogen homozigot. Famili segregan transgresif ditandai oleh nilai tengah yang tinggi dan ragam dalam famili yang kecil (Jambormias dan Riry 2009). Namun, butuh waktu yang cukup lama untuk melewati 6 - 7 generasi sehingga diperlukan modifikasi seleksi tertentu untuk dapat menemukan segregan transgresif pada populasi awal (populasi F2 atau F3). Salah satu modifikasi yang dapat dilakukan adalah dengan menyeleksi tanaman – tanaman (segregan) yang berada pada posisi kanan atau kiri kurva normal populasi F2. Segregasi transgresif membentuk dua gugus segregan dalam spektrum sebaran, yaitu lebih kecil dari sebaran tetua dengan keragaan rendah dan lebih besar dari sebaran tetua dengan keragaan tinggi (Jambormias dan Riry 2009). Jambormias *et al.* (2013) melakukan modifikasi rancangan bersekut dalam melakukan seleksi pada generasi awal.

2.13 Metabolit Sekunder

Metabolit sekunder berbeda dengan metabolit primer. Metabolit primer digunakan tanaman untuk pertumbuhan, sedangkan metabolit sekunder tidak berperan secara langsung untuk pertumbuhan tanaman. Metabolit sekunder umumnya diproduksi tanaman dalam jumlah tertentu pada kondisi tercekam (Setyorini dan Rustawan 2016). Metabolit sekunder merupakan senyawa-senyawa hasil biosintetik turunan dari metabolit primer yang umumnya diproduksi oleh organisme atau tumbuhan sebagai respon adanya cekaman biotik maupun abiotik

Menurut Croteau *et al.* (2000) dan Mariska (2013), metabolit sekunder pada tanaman memiliki beberapa manfaat diantaranya adalah sebagai atraktan (menarik serangga penyerbuk), adaptasi terhadap cekaman abiotik, adaptasi dari cekaman biotik (fitoaleksin), sebagai zat pengatur tumbuh dan untuk kompetisi dengan tanaman lain (alelopati). Metabolit sekunder terutama berfungsi untuk ketahanan terhadap predator dan patogen (Croteau *et al.* 2000; Leiss *et al.* 2011).

Studi metabolismik telah memberikan kontribusi yang signifikan untuk mempelajari dan memahami cekaman biologi pada tumbuhan dengan



mengidentifikasi senyawa yang berbeda sebagai respons terhadap lingkungannya dan bagian yang mereka mainkan sebagai respon toleransi. Metabolit sekunder seringkali dihasilkan tanaman untuk mempertahankan diri dari cekaman lingkungan (Seigler 1994; Akula dan Ravishankar 2011).

Analisis metabolit *untargeted profiling* pada tanaman tomat sudah mulai dilakukan. Paupiere *et al.* 2017 melaporkan bahwa flavonoid pada polen berperan dalam toleransi tomat terhadap cekaman suhu tinggi. Gresa *et al.* 2017 melaporkan bahwa senyawa golongan terpen berperan dalam ketahanan tomat dari *Pseudomonas syringae*. Namun, belum banyak ditemukan informasi metabolit terkait toleransi intensitas cahaya rendah pada tanaman tomat. Lovdal *et al.* (2010) melaporkan bahwa terjadi kenaikan kandungan flavonol pada daun tanaman tomat yang mendapatkan intensitas cahaya yang lebih tinggi sampai dengan $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ PAR.



3 PERAN EPISTASIS PADA KARAKTER TOMAT TERKAIT TOLERANSI NAUNGAN

Abstrak

Informasi tentang karakter seleksi dan pewarisan sifatnya sangat penting bagi program pemuliaan tanaman. Penelitian ini bertujuan untuk memperoleh karakter seleksi dan informasi pewarisan sifat toleransi naungan pada tanaman tomat. Populasi persilangan biparental SSH3 x 4979 (tetua, F1, backcross dan F2) ditanam pada kondisi tanpa naungan (N0) dan kondisi cekaman naungan paranan 50% (N50) di Kebun Percobaan Pusat Kajian Hortikultura Tropika – Institut Pertanian Bogor, Pasir Kuda, Bogor, Jawa Barat, Indonesia. Hasil penelitian memperlihatkan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter seleksi toleransi naungan pada tanaman tomat. Terdapat aksi gen dominan dan epistasis duplikat pada karakter-karakter tersebut baik pada kondisi normal maupun kondisi cekaman naungan kecuali karakter *fruit set* pada kondisi tanpa naungan. Dominansi pada karakter-karakter tersebut bersifat overdominan pada kondisi tanpa naungan, namun dominan parsial pada kondisi cekaman naungan. Ragam aditif lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman pada kondisi normal namun sebaliknya dimana ragam non aditif lebih berperan dibandingkan ragam aditif pada karakter-karakter tersebut saat kondisi cekaman naungan. Seleksi pada generasi awal seperti generasi F2 dapat efektif dilakukan pada karakter-karakter tersebut pada kondisi tanpa naungan, namun seleksi pada kondisi cekaman naungan terhadap karakter-karakter tersebut lebih baik dilakukan pada generasi lanjut.

Kata kunci: aksi gen, cekaman naungan, model genetik, populasi biparental.

Abstract

The selection of character's information and their inheritance are important for the plant breeding program. The experiment aimed to obtain selection characters and information about the inheritance of shade stress tolerance properties in tomato. The Biparental population (parents, F1, backcross and F2) of tomato crosses, SSH3 x 4979 was grown under normal (N0) and shade stress (N50) at the farm of Center for Tropical Horticulture Studies-IPB University, Pasir Kuda, Bogor, West Java, Indonesia in this experiment. The result showed that green leaf, fruit set, fruit number, and fruit weight per plant characters were selection characters related to shade tolerance in tomato. There were dominant genes action and duplicate epistasis on these characters both under normal and shade stress conditions, except for fruit set characters under normal conditions. The dominance of leaf green, fruit set, fruit number, and fruit weight per plant characters were overdominant in the normal but were partially dominant in shade stress conditions. The additive genetic variance was more important than the non-additive genetic variance in the character's observed normal condition. In contrast, the non-additive genetic variance was more important than the additive genetic



variance in shading stress. The selection of these characters suggested in the early generation under normal and late generations under shading conditions.

Keywords: biparental population, gene action, genetic model, shade stress.

3.1 Pendahuluan

Sistem budidaya tanaman di bawah tegakan pohon, tumpang sari atau tanaman sela pada tanaman kehutanan, perkebunan maupun pekarangan merupakan salah satu alternatif solusi dalam menjawab tantangan luas lahan optimum untuk pertanian yang semakin berkurang (Suwanda dan Noor 2014, Mulyani *et al.* 2016) dan luas kepemilikan lahan pertanian oleh petani Indonesia yang masih kecil (Susilawati dan Maulana 2012). Intensitas cahaya rendah (cekaman naungan) pada sistem budidaya tersebut dapat menyebabkan terganggunya proses metabolisme tanaman, turunnya laju fotosintesis dan menurunnya produktivitas tanaman (Gent 2007; Manurung *et al.* 2007; Baharuddin *et al.* 2014). Diperlukan varietas tanaman yang toleran intensitas cahaya rendah dengan daya hasil tinggi agar sistem budidaya tersebut optimal (Sulistyowati *et al.* 2016a). Tanaman tomat potensial digunakan pada sistem budidaya tersebut karena terdapat genotipe tomat yang toleran bahkan suka terhadap cekaman naungan (Bahrin, 2012; Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016a), memiliki umur panen yang cepat, dan banyak dikonsumsi di Indonesia. Hal ini menjadikan pengembangan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi menjadi penting untuk dilakukan.

Baharuddin *et al.* 2014 dan Sulistyowati *et al.* 2016a telah melaporkan lingkungan seleksi dan keragaman gentik toleransi naungan pada tanaman tomat. Sementara Khattak *et al.* (2007), Gent (2007), Hattrup *et al.* (2007), Li *et al.* (2013) dan Sulistyowati *et al.* (2016b) telah melaporkan pengaruh intensitas cahaya rendah terhadap beberapa karakter agronomi dan fisiologis tomat. Informasi tentang parameter genetik toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak diketahui. Informasi ini penting untuk diketahui agar dapat menentukan metode yang efektif dan efisien dalam merakit varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi.

Analisis Biparental merupakan salah satu metode yang dapat digunakan untuk melakukan studi pewarisan sifat dan analisis genetik. Analisis biparental telah digunakan oleh Utami *et al.* (2006) untuk mempelajari pewarisan ketahanan penyakit Blas pada persilangan padi IR64 dengan *Oryza rufipogon Griff.*, oleh Barmawi (2007) untuk mempelajari pewarisan sifat ketahanan kedelai terhadap *cowpea mild motle virus*, oleh Arif *et al.* (2011) untuk mempelajari pewarisan sifat beberapa karakter kualitatif pada tiga kelompok cabai, oleh Arif *et al.* (2012) untuk analisis genetik beberapa karakter kualitatif pada persilangan cabai besar dan cabai keriting. Analisis biparental juga pernah digunakan oleh Kisman (2008) untuk mempelajari pewarisan adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan dan Marwiyah (2010) untuk mempelajari pewarisan sifat dan analisis genetik toleransi cabai terhadap naungan. Percobaan ini bertujuan untuk memperoleh informasi berbagai parameter genetik karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat.



3.2.1 Pelaksanaan

Penelitian ini dilaksanakan di Kebun Percobaan PKHT-IPB Pasir Kuda, Ciomas, Bogor yang berada pada ketinggian 250 mdpl pada Juli sampai dengan Oktober 2016. Genotipe tomat SSH3 yang suka naungan (P1), genotipe 4974 yang peka naungan (P2) (Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016a), generasi F1 hasil persilangan genotipe SSH3 dengan 4974 (F1 SSH3 x 4974), generasi F2 hasil selfing F1 SSH3 x 4979, generasi BCP1 hasil back cross F1 x P1, generasi BCP2 hasil back cross F1 x P2 digunakan pada penelitian ini. Penanaman dilakukan pada kondisi tanpa naungan (N0) dan kondisi dengan naungan paronet 50% (N50) Lampiran 1. Sebanyak 40 tanaman genotipe SSH3, 40 tanaman genotipe 4974, 20 tanaman F1 SSH3 x 4979, 100 tanaman BCP1, 100 tanaman BCP2 dan 220 tanaman F2 ditanam pada N0 maupun N50.

Benih tomat disemai pada *tray* plastik (72 lubang) sebelum ditanam di bedengan sebanyak 1 benih per lubang. Media semai yang digunakan merupakan campuran tanah halus, arang sekam dan pupuk kandang 1:1:1. Selama penyemaian, dilakukan penyiraman setiap hari dan pemupukan setiap satu minggu sekali menggunakan pupuk AB Mix dengan konsentrasi 1-2 ml l⁻¹. Penyemaian dilakukan di dalam rumah plastik selama 4 minggu.

Penanaman di lahan dilakukan pada bedengan dengan ukuran 5 m x 1.2 m. Pupuk kandang sebanyak 20 ton ha⁻¹ dan kapur pertanian sebanyak 2 ton ha⁻¹ diberikan di bedengan pada 2 minggu sebelum pindah tanam. Mulsa plastik hitam perak digunakan pada penelitian ini untuk mengurangi gangguan gulma dan serangan hama dan penyakit. Penanaman dilakukan dengan jarak tanam 50 cm x 50 cm. Kegiatan pemeliharaan yang dilakukan selama penanaman terdiri atas pengikatan tanaman ke ajir, pewiwan tunas air, pemupukan AB Mix (5-10 ml l⁻¹ sebanyak 250 ml per tanaman), penyemprotan insektisida (1-5 ml l⁻¹), fungisida dan bakterisida (1-5 g l⁻¹), dan akarisida (1-5 ml l⁻¹). Pemupukan dan penyemprotan pestisida dilakukan 1 – 2 kali seminggu.

3.2.2 Pengamatan

Beberapa karakter yang diamati pada percobaan ini, yaitu

1. Karakter tinggi tanaman (TT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Diukur dari permukaan tanah sampai bagian tinggi tanaman tertinggi secara tegak lurus.
2. Panjang internode (INT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Dihitung dengan merata-ratakan panjang tiga internode sebelum dikotomus.
3. Diameter batang (DBAT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Diukur pada batang yang berada 10 cm dari permukaan tanah.
4. Panjang daun (PD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Diukur dari pangkal daun sampai ujung daun.
5. Lebar daun (LD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Diukur pada bagian terlebar daun.



6. Panjang buah (PB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan. Diukur pada bagian buah terpanjang.
7. Diameter buah (DB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan. Diukur pada bagian buah terlebar.
8. Bobot per buah (BB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan.
9. Jumlah buah per tanaman (JBT), diamati setiap minggu setelah tanaman memiliki buah berwarna oranye kemerahan. Dihitung akumulasi dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.
10. Bobot buah per tanaman (BBT), diamati setiap minggu setelah tanaman memiliki buah berwarna oranye kemerahan. Dihitung akumulasi dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.
11. Bobot basah daun (BD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Dihitung menggunakan timbangan digital.
12. Luas daun (LUD), dilakukan sebanyak 1 daun (daun pada diantara node 3-5 setelah dikotomus) per tanaman. Diukur menggunakan perangkat lunak ImageJ.
13. Kehijauan daun (SPAD) diamati menggunakan SPAD meter pada daun ketiga dari pucuk saat tanaman mulai berbunga.
14. *Fruit set* (FS) diamati dengan membandingkan jumlah bunga yang menjadi buah dengan total bunga yang ada pada 4 tandan bunga/buah pertama, sedangkan karakter
15. Bobot daun spesifik (BD/L) dihitung dengan rumus BD / LUD. Pengamatan dilakukan terhadap semua tanaman yang tumbuh.

3.2.3 Analisis Data

- 1 Uji t-student. Dilakukan terhadap nilai tengah genotipe tomat SSH3 dengan genotipe 4974 baik pada N0 maupun N50 untuk mengetahui perbedaan nilai tengah karakter antara kedua genotipe.
- 2 Analisis korelasi *pearson*. Dilakukan menggunakan data rata-rata dari setiap populasi (P1, P2, F1, F2, BCP1 dan BCP2). Data karakter pengamatan yang digunakan diubah dalam bentuk “karakter relatif”. Berikut adalah rumus untuk menghitung karakter relatif:

$$K_R = K_{50}/K_0 \times 100\%, \text{ dimana:}$$

K_R = karakter relatif

K_{50} = nilai tengah pada kondisi naungan paronet 50%

K_0 = nilai tengah pada kondisi normal (tanpa naungan)

Analisis korelasi pearson dilakukan untuk mengetahui berbagai karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Toleransi naungan pada percobaan ini didasarkan pada nilai bobot buah relatif / produktivitas relatif. Analisis korelasi dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak Minitab 16.

Pendugaan Beberapa Parameter Genetik

1. Pendugaan jumlah gen-gen pengendali karakter

Perhitungan pendugaan jumlah gen-gen pengendali karakter mengacu pada Lande (1981):



Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

$$N = \left[\frac{(\bar{X}_{p1} - \bar{X}_{p2})^2}{8(V_{F2} - (2V_{F1} + V_{p1} + V_{p2}) / 4)} \right]$$

2. Pendugaan nilai derajat dominansi

Nilai derajat dominansi diduga dengan menghitung potensi rasio (hp).

Perhitungan hp mengacu pada Peth and Frey (1966):

$$hp = \frac{\bar{X}_{F1} - MP}{HP - MP}$$

Keterangan:

hp = Potensi rasio

MP = Nilai rata-rata dua tetua

X_{F1} = Nilai rata-rata F1

HP = Nilai rata-rata tetua tertinggi

3. Pendugaan komponen ragam

Komponen ragam yang dihitung terdiri atas ragam fenotipe (VF2), ragam fenotipe backcross (VBC), ragam lingkungan (VE), ragam genotipe (VG), dan ragam aditif (VA).

4. Pendugaan nilai heritabilitas

Pendugaan heritabilitas yang dihitung terdiri atas heritabilitas arti luas dan heritabilitas arti sempit. Perhitungan heritabilitas arti luas mengacu pada Allard (1960), sedangkan heritabilitas arti sempit mengacu pada Warner (1952):

$$h^2_{bs} = \frac{V_{F2} - (V_{F1} + V_{p1} + V_{p2}) / 3}{V_{F2}} \quad h^2_{ns} = \frac{2V_{F2} - (V_{BCP1} + V_{BCP2})}{V_{F2}}$$

Keterangan:

h^2_{bs} = heritabilitas dalam arti luas

V_{F1} = Ragam populasi F1

h^2_{ns} = Heritabilitas dalam arti sempit

V_{F2} = Ragam populasi F2

V_{BCP1} = Ragam populasi BCP1

V_{P1} = Ragam populasi P1

V_{BCP2} = Ragam populasi BCP2

V_{P2} = Ragam populasi P2

5. Uji skala dan pendugaan parameter genetik

Uji skala dan uji parameter genetik dilakukan untuk mengetahui adanya pengaruh epistasis. Uji skala dan parameter genetiknya dilakukan mengacu pada Mather dan Jink (1982)

3.3 Hasil dan Pembahasan

3.3.1 Perbedaan Keragaan Genotipe Suka dan Peka Naungan

Hasil uji t-student memperlihatkan bahwa genotipe 4974 menghasilkan panjang daun, lebar daun, luas daun, bobot daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman yang nyata lebih tinggi serta tinggi tanaman, diameter batang, bobot daun spesifik dan bobot buah yang nyata lebih kecil dibandingkan genotipe SSH3 pada kondisi tanpa naungan. Karakter panjang internode, kehijauan daun, panjang buah dan diameter buah tidak berbeda nyata antara genotipe 4974 dengan SSH3 pada kondisi tanpa naungan (Tabel 1).

Tabel 1 Nilai tengah berbagai karakter dari 2 genotipe tomat pada kondisi tanpa naungan dan dengan naungan paronet 50%

Karakter	Tanpa naungan			Naungan paronet 50%		
	SSH3	4974	t-hitung	SSH3	4974	t-hitung
TT	63.60	54.10	2.78 *	110.50	73.63	14.0 **
INT	9.43	8.35	1.27 tn	14.93	13.13	1.6 tn
DBAT	8.49	7.17	2.76 *	7.38	7.16	0.40 tn
PD	25.03	29.53	-6.46 **	31.33	31.73	-0.86 tn
LD	17.83	24.60	-7.68 **	24.26	24.06	-0.3 tn
LUD	144.11	241.47	-9.83 **	255.39	274.21	-1.7 tn
BD	7.67	10.04	-9.67 **	9.59	9.62	-0.03 tn
BD/L	0.05	0.04	9.94 **	0.04	0.04	-0.1 tn
SPAD	52.43	48.40	2.09 tn	44.11	38.15	5.3 **
PB	37.80	33.46	2.09 tn	38.78	37.31	1.49 tn
DB	36.04	32.73	2.03 tn	34.99	36.97	-1.58 tn
BB	27.03	17.50	5.05 **	27.02	28.98	-0.66 tn
FS	68.82	86.67	-4.97 **	69.53	38.90	7.5 **
JBT	35.94	68.37	-13.04 **	43.50	25.60	10 **
BBT	996.76	1285.94	-3.35 *	1153.88	728.09	8.09 **

Keterangan: TT = tinggi tanaman (cm), INT = panjang internode (cm), DBAT = diameter batang (mm), PD = panjang daun (cm), LD = lebar daun (cm), LUD = luas daun (cm²), BD = bobot daun (g), BD/L = bobot daun spesifik (g/mm²), SPAD = kehijauan daun (unit), PB = panjang buah (cm), DB = diameter buah (cm), BB = bobot per buah (g), FS = fruit set (%), JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berbeda nyata berdasarkan uji t-student pada taraf 1%, * = berbeda nyata berdasarkan uji t-student pada taraf 5%, tn = tidak berbeda nyata berdasarkan uji t-student pada taraf 5%,

Genotipe SSH3 menghasilkan tinggi tanaman, kehijauan daun, fruit set, jumlah buah dan bobot buah per tanaman yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe tomat 4974 pada naungan paronet 50%. Karakter panjang internode, diameter batang, panjang daun, lebar daun, luas daun, bobot daun, bobot daun spesifik, panjang buah, diameter buah dan bobot buah tidak berbedanya nyata antara genotipe SSH3 dengan genotipe 4974 pada naungan paronet 50% (Tabel 2). Hasil ini mengindikasikan adanya interaksi genetik x lingkungan (naungan) yang bersifat kuantitatif pada tinggi tanaman, diameter batang, panjang daun, lebar daun, luas daun, bobot daun, bobot daun spesifik, kehijauan daun dan bobot buah serta interaksi genetik x lingkungan (naungan) yang bersifat kualitatif pada fruit set, jumlah buah dan bobot buah per tanaman. Beberapa penelitian telah melaporkan adanya interaksi genetik dan naungan pada karakter jumlah buah dan bobot buah per tanaman (Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016b), laju fotosintesis, kandungan internal CO₂ (Sulistyowati *et al.* 2016a).

3.3.2 Hubungan antara Berbagai Karakter Morfologi Relatif Tomat

Karakter hasil seringkali merupakan hasil interaksi dari berbagai karakter sehingga kegiatan seleksi terhadap karakter hasil dapat dilakukan melalui karakter lain yang memiliki hubungan yang kuat dan positif terhadap karakter hasil (Meena



dan Bahadur 2014). Informasi hubungan antar 2 karakter dapat dilihat dari nilai koefisien korelasi (Tiwari dan Upadhyay 2011) Hal ini menjadikan nilai koefisien korelasi sangat penting bagi kegiatan pemuliaan tanaman sebagai salah satu dasar dalam penentuan karakter seleksi.

Korelasi diantara karakter relatif dilakukan menggunakan nilai tengah karakter relatif antar populasi 6 generasi, yaitu populasi P1, P2, F1, F2, BCP1 dan BCP2. Nilai tengah dan selang karakter relatif berbagai populasi disajikan pada Tabel 2. Karakter-karakter yang dikorelasi merupakan karakter yang nyata berdasarkan uji t hasil analisis sebelumnya.

Tabel 2 Nilai tengah dan selang karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah per tanaman beberapa populasi tomat pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan

Naungan Populasi	SPAD		FS		JBT		BBT		
	X	Selang	X	Selang	X	Selang	X	Selang	
N0	P1	52.4	46.4 - 57.6	68.8	61.4 - 76.2	35.9	31.1 - 40.8	996.8	935.9 - 1057.6
	P2	48.4	45.4 - 52.2	86.7	82.8 - 90.5	68.4	65.3 - 71.4	1285.9	1120.4 - 1451.5
	F1	57.7	56.3 - 59.2	94.2	88.7 - 99.7	75.0	47.0 - 103.0	1816.7	1102.1 - 2531.2
	BCP1	54.5	49.3 - 62.7	83.3	75.8 - 90.8	72.4	39.5 - 105.4	1578.5	769.9 - 2387.2
	BCP2	53.4	46.3 - 61.3	87.1	76.6 - 97.6	66.6	46.0 - 87.2	1554.2	1007.3 - 2101.1
	F2	51.3	40.2 - 59.4	86.2	75.6 - 96.9	55.9	26.1 - 85.6	1202.5	422.6 - 1982.3
N50	P1	43.9	41.2 - 47.2	65.1	54.3 - 76.0	43.5	36.0 - 48.0	1153.88	974.3 - 1444.6
	P2	38.2	35.1 - 40.6	38.9	32.7 - 45.1	25.6	17.9 - 33.3	728.1	513.2 - 943.0
	F1	42	38.6 - 44.1	43.3	32.1 - 54.6	28.1	20.8 - 35.4	850.3	668.8 - 1031.9
	BCP1	42.7	38.8 - 47.2	63.4	49.8 - 76.9	48.4	32.4 - 64.5	1046.2	640.4 - 1452.0
	BCP2	42.2	36.7 - 50.8	57.8	42.9 - 72.6	47.6	31.1 - 64.0	1250.1	794.7 - 1705.4
	F2	41.1	34.8 - 50	50.8	34.4 - 67.2	37.1	18.8 - 55.4	861.1	397.4 - 1324.8

Keterangan: SPAD = Kehijauan daun, FS = *Fruit set (%)*, JBT = Jumlah buah per tanaman, BBT = Bobot buah per tanaman, X = Nilai tengah, N0 = Tanpa naungan, N50 = Cekaman naungan paronet 50%. P1 = Genotipe SSH3, P2 = Genotipe 4979, F1 = Persilangan SSH3 x 4979, BCP1 = F1 x SSH3, BCP 2 = F1 x 4979, F2 = Selfing populasi F1.

Analisis korelasi menunjukkan bahwa kehijauan daun relatif, *fruit set* relatif dan jumlah buah per tanaman relatif memiliki hubungan yang kuat dan positif terhadap bobot buah per tanaman relatif (Tabel 3). Hal ini mengindikasikan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set* dan jumlah buah per tanaman merupakan karakter-karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Peningkatan pada karakter-karakter tersebut juga dapat menunjukkan peningkatan terhadap toleransi naungan pada tanaman tomat.

Kehijauan pada percobaan ini diukur dengan menggunakan SPAD Klorofil meter dengan satuan unit. Kehijauan daun hasil SPAD diketahui memiliki korelasi yang sangat kuat dengan jumlah klorofil pada daun tanaman (Rodriguez dan Miller 2000; Kapotis *et al.* 2003). Hal ini mengindikasikan bahwa kehijauan daun yang lebih tinggi pada genotipe tomat toleran dibandingkan genotipe peka pada cekaman naungan juga menggambarkan adanya klorofil yang lebih tinggi pada genotipe tomat toleran naungan dibandingkan genotipe peka.

Klorofil sudah banyak dilaporkan sebagai salah satu karakter yang memiliki peranan penting dalam adaptasi tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Peningkatan jumlah klorofil a dan b lebih besar terjadi pada genotipe tanaman toleran dibandingkan genotipe peka naungan pada tanaman talas, padi, kedelai dan tomat (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003;

Hattrup *et al.* 2007; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al.* 2016b). Peningkatan kandungan klorofil pada genotipe tanaman toleran naungan dapat meningkatkan kemampuan tanaman dalam menyerap energi cahaya sehingga proses fotosintesis dalam berjalan lebih optimal.

@Tata Cipta milik IPB University

Tabel 3 Korelasi antar berbagai karakter relatif pada tanaman tomat

Karakter	BBT	GBT	FS	TT	SPAD	DBAT	PD	LD	LUD	BD	BD/L
GBT	0.98										
FS	0.91	0.96									
TT	0.81	0.77	0.72								
SPAD	0.87	0.84	0.67	0.60							
DBAT	-0.25	-0.41	-0.52	0.01	-0.07						
PD	0.40	0.31	0.11	-0.05	0.71	0.19					
LD	0.81	0.73	0.53	0.55	0.97	0.14	0.80				
LUD	0.70	0.60	0.40	0.38	0.89	0.24	0.90	0.97			
BD	0.59	0.53	0.42	0.28	0.80	0.26	0.77	0.84	0.87		
BD/L	-0.41	-0.35	-0.12	-0.01	-0.72	0.05	-0.90	-0.75	-0.78	-0.53	
BB	-0.63	-0.76	-0.81	-0.31	-0.59	0.72	-0.18	-0.39	-0.26	-0.42	0.23

Keterangan: TT = Tinggi tanaman relatif, DBAT = Diameter batang relatif, PD = Panjang daun relatif, LD = Lebar daun relatif, LUD = Luas daun relatif, BD = Bobot daun relatif, BD/L = Bobot daun spesifik relatif, SPAD = Kehijauan daun relatif, BB = Bobot per buah relatif, FS = *Fruit set* relatif, GBT = Jumlah buah per tanaman relatif, BBT = Bobot buah per tanaman relatif, Biru = Nyata positif pada taraf 1% atau 5%, Merah = Nyata negatif pada taraf 1 atau 5%,

Rasio klorofil a/b juga telah banyak dilaporkan sangat terkait adaptasi genotipe toleran tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Genotipe toleran naungan umumnya menghasilkan rasio klorofil a/b yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan karena peningkatan jumlah klorofil b yang lebih besar dibandingkan klorofil a (Djurki dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al.* 2016b). Penurunan rasio klorofil a/b terjadi karena peningkatan kandungan klorofil b lebih besar dibandingkan klorofil a pada genotipe toleran naungan. Peningkatan klorofil b mengindikasikan adanya peningkatan luas area pemanen cahaya (LHC II) sementara peningkatan klorofil a mengindikasikan adanya peningkatan pusat reaksi (Hidema *et al.* 1992; La Muhuria *et al.* 2006). Adanya peningkatan LHC II maupun pusat reaksi merupakan bentuk adaptasi tanaman toleran naungan terhadap cekaman naungan. Namun demikian, peningkatan LHC II dirasakan lebih memiliki peran yang lebih penting dibandingkan peningkatan pusat reaksi karena adanya keterbatasan cahaya pada cekaman naungan sehingga dibutuhkan cahaya yang lebih banyak dibandingkan pemrosesan cahaya itu sendiri. Kehijauan daun hasil SPAD klorofil meter belum dapat membedakan antara klorofil a dan b sehingga tidak dapat diketahui rasio klorofil a/b. Namun demikian, pengukuran kandungan klorofil daun untuk seleksi segregan genotipe toleran naungan dengan SPAD klorofil meter dirasakan lebih efektif karena dapat dilaksanakan lebih cepat, mudah, murah dan tidak destruktif.

Pengaruh cekaman naungan terhadap *fruit set* pada tanaman tomat belum diketahui, namun telah dilaporkan adanya pengaruh cekaman naungan pada *fruit set* tanaman cabai. Cekaman naungan > 40% dilaporkan dapat menurunkan *fruit*



set tanaman cabai (Jaimez dan Rada 2006). Ambang batas intensitas Cahaya untuk akumulasi gula di daun lebih rendah dibandingkan ambang batas intensitas Cahaya untuk akumulasi gula pada bunga (ovarium). Adanya cekaman naungan menyebabkan kompetisi antara akumulasi gula di daun dan di bunga sehingga menyebabkan bunga cabai yang rontok. Selisih ambang batas intensitas Cahaya untuk akumulasi gula di daun dan bunga diduga lebih rendah pada genotipe cabai toleran naungan dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan, sehingga kerontokan bunga menjadi lebih rendah pada genotipe cabai toleran dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan (Aloni *et al.* 1996). *Fruit set* umumnya memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif dengan jumlah buah per tanaman. Jumlah buah per tanaman umumnya juga memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif terhadap bobot buah per tanaman pada tanaman tomat (Izge *et al.* 2012; Tasisa *et al.* 2012; Monamodi *et al.* 2013; Meena dan Bahadur 2014; Wahyuni *et al.* 2014; Saputra *et al.* 2015).

3.3.3 Berbagai Parameter Genetik Karakter Terkait Toleransi Naungan

Karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman memiliki nilai potensi rasio > 1 pada kondisi tanpa naungan mengindikasikan bahwa terdapat aksi gen over dominan pada karakter-karakter tersebut pada kondisi tanpa naungan. Karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman memiliki nilai potensio $-1 < H/d < 0$ atau $0 < H/d < 1$ mengindikasikan adanya aksi gen dominan parsial pada karakter-karakter tersebut (Tabel 4).

Tabel 4 Berbagai parameter genetik karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman tomat pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan

Parameter Genetik	Tanpa Naungan				Naungan Paranet 50%			
	SPAD	FS	GBT	BBT	SPAD	FS	GBT	BBT
h/d	3.61	1.85	1.41	4.67	0.36	-0.49	-0.08	0.34
D	-10.66	61.13	461.79	263185.27	-4.22	125.30	105.02	47616.88
H	31.72	198.31	1527.50	1183975.18	30.26	652.66	831.38	533080.55
E	13.49	33.39	272.51	180559.50	5.30	38.54	56.58	52725.60
Hbs	16.15	70.59	69.22		70.31	50.73	85.42	82.15
Hns	-66.27	53.84	52.16		43.28	-39.29	47.40	33.14
Rasio Hns/Hbs	-4.10	0.76	0.75		0.62	-0.77	0.55	0.40
								0.30

Keterangan: SPAD = Kehijauan daun, FS = *Fruit set (%)*, GBT = Jumlah buah per tanaman, BBT = Bobot buah per tanaman, h/d = Potensi rasio, D = Ragam aditif, H = Ragam dominan, E = Ragam lingkungan, Hbs = Heritabilitas arti luas, Hns = Heritabilitas arti sempit, Nilai negatif (-) pada Hns dan rasio Hns/Hbs = 0

Nilai heritabilitas arti luas yang tinggi ($Hbs > 50\%$) dihasilkan oleh semua karakter baik pada kondisi tanpa naungan maupun cekaman naungan kecuali karakter kehijauan daun pada kondisi tanpa naungan (Tabel 5). Hal ini dapat terjadi karena tidak terdapat perbedaan kehijauan daun yang nyata antara genotipe tetua yang digunakan pada kondisi tanpa naungan (Tabel 2). Nilai Hbs pada cekaman naungan (50.73 – 85.42%) lebih tinggi dibandingkan nilai Hbs pada kondisi tanpa naungan (16.15 – 70.59%). Hal ini dapat terjadi diduga karena



adanya ekspresi gen-gen yang dipengaruhi oleh cekaman naungan sehingga nilai ragam genetik menjadi penjumlahan antara ragam genetik dan ragam ragam interaksi genetik x lingkungan.

Nilai heritabilitas arti luas yang tinggi pada suatu karakter mengindikasikan bahwa keragaman pada karakter tersebut lebih banyak dipengaruhi oleh ragam genetik dibandingkan ragam lingkungan. Kegiatan seleksi akan efektif jika terdapat keragaman genetik (Syukur *et al.* 2010). Hal ini mengindikasikan bahwa kegiatan seleksi pada karakter kehijauan daun (kondisi cekaman naungan), *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman (kondisi tanpa dan cekaman naungan) dapat efektif dilakukan.

Kegiatan seleksi dapat dilakukan pada generasi awal atau generasi lanjut. Seleksi juga dapat dilakukan menggunakan metode bulk, SSD (*single seed descent*), pedigree, atau modifikasinya. Penentuan metode seleksi salah satunya dipengaruhi dari nilai nilai ragam aditifnya. Nilai ragam aditif yang lebih tinggi dibandingkan ragam non aditifnya mengindikasikan bahwa seleksi dapat dilakukan pada generasi awal menggunakan seleksi pedigree, sedangkan nilai ragam aditif yang lebih rendah dibandingkan ragam non aditifnya mengindikasikan bahwa seleksi sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut dengan menggunakan metode bulk atau SSD.

Nilai heritabilitas arti sempit (Hns) dan rasio (Hns/Hbs) dapat menggambarkan proporsi nilai ragam aditif dan ragam non aditif dari suatu karakter. Rasio Hns/Hbs > 0.5 menunjukkan ragam aditif berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter tersebut sedangkan nilai rasio Hns/Hbs < 0.5 menunjukkan bahwa ragam non aditif yang lebih berperan dibandingkan ragam aditifnya (Tabel 4).

Ragam aditif yang lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman saat kondisi tanpa naungan. Ragam aditif merupakan ragam yang dapat diwariskan sehingga seleksi pada karakter-karakter yang lebih banyak dipengaruhi oleh ragam aditif dapat dilaksanakan pada generasi awal seperti generasi F2 (Soeroso *et al.* 2009). Hal ini mengindikasikan bahwa kegiatan seleksi pada karakter *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman tomat pada kondisi tanpa naungan dapat dilakukan pada generasi awal dengan menggunakan metode pedigree (Tabel 4). Ragam aditif juga lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada karakter *fruit set* saat cekaman naungan, hal ini mengindikasikan bahwa seleksi karakter *fruit set* dapat dilakukan pada generasi awal dengan menggunakan seleksi pedigree.

Ragam non aditif lebih berperan dibandingkan ragam aditifnya pada karakter kehijauan daun, jumlah dan bobot buah per tanaman tomat saat cekaman naungan. Ragam non aditif merupakan gabungan antara ragam dominan dan ragam epistasis. Lebih besarnya ragam non aditif menyebabkan ragam aditif menjadi lebih kecil. Ragam aditif yang rendah menjadikan seleksi akan tidak efektif sehingga perlu dilakukan peningkatan ragam aditif dari suatu karakter. Penundaan seleksi pada generasi awal dapat meningkatkan ragam aditif dari suatu karakter karena ragam aditif merupakan ragam yang diwariskan sedangkan ragam non aditif merupakan ragam yang tidak dapat diwariskan seutuhnya (Soeroso *et al.* 2009). Ragam aditif akan meningkat seiring meningkatnya generasi sehingga seleksi pada karakter-karakter yang lebih dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut disaat ragam aditif sudah meningkat



(Farshadfar *et al.* 2013; Al-Naggar *et al.* 2017; Ali *et al.* 2018; Tasisa *et al.* 2018). Hal ini mengindikasikan bahwa seleksi karakter kehijauan daun, jumlah dan bobot buah per tanaman saat cekaman naungan sebaiknya ditunda sampai generasi lanjut agar gen-gen pengendalinya telah terfiksasi. Seleksi bulk atau SSD dapat dilakukan saat generasi awal pada karakter-karakter tersebut.

Peran ragam non aditif yang lebih besar pada kondisi cekaman naungan dibandingkan pada kondisi tanpa naungan diduga terjadi karena adanya pengaruh epistasis yang lebih besar pada saat cekaman naungan (Mawasid *et al.* 2019). Adanya cekaman naungan menyebabkan gen-gen adaptasi cekaman naungan terekspresi sehingga pengaruh epistasis menjadi lebih besar. Menurut Ratnadewi dan Frank (2005), terekspresinya *inducible gene* terkait toleransi cekaman tertentu merupakan suatu mekanisme adaptasi tanaman terhadap suatu cekaman tertentu. Ragam akibat epistasis belum dapat dijelaskan lebih detail oleh nilai heritabilitas arti sempit namun merupakan bagian dari ragam non aditif sehingga menjadikan ragam non aditif pada kondisi cekaman lingkungan menjadi lebih tinggi dibandingkan pada kondisi tanpa naungan.

3.3.4 Aksi Gen dan Model Genetik Karakter Terkait Toleransi Naungan

Pengetahuan tentang model genetik suatu karakter dapat membantu penentuan metode suatu program pemuliaan tanaman. Hampir sebagian besar model genetik pada dasarnya adalah aditif – dominan atau model aditif. Epistasis atau interaksi antar lokus sering kali diabaikan agar dihasilkan interpretasi yang lebih sederhana terhadap suatu keragaman genetik. Namun, telah dilaporkan adanya epistasis pada beberapa karakter banyak tanaman (Arif *et al.* 2012; Arif *et al.* 2014; Said *et al.* 2014; Khan *et al.* 2016; Moharramnejad *et al.* 2018; Mawasid *et al.* 2019). Analisis rata-rata generasi merupakan salah satu metode analisis yang sederhana namun sangat bermanfaat dalam menduga aksi gen dan epistasis.

Uji skala pada analisis rata-rata generasi memperlihatkan bahwa seluruh karakter yang diamati baik pada kondisi tanpa naungan maupun pada cekaman naungan memiliki minimal satu skala yang nyata (A, B atau C) kecuali karakter *fruit set* pada kondisi tanpa naungan (Tabel 5 dan 6). Hal ini mengindikasikan adanya interaksi antar lokus (epistasis) pada karakter-karakter tersebut kecuali *fruit set* pada kondisi tanpa naungan yang dikendalikan oleh model genetik aditif-dominan. Karakter-karakter terkait toleransi suatu cekaman umumnya lebih besar dipengaruhi oleh ragam epistasis seperti yang telah dilaporkan oleh Hinkossa *et al.* (2013) pada tanaman kacang panjang, Said (2014) pada tanaman gandum, dan Amjid *et al.* (2016) pada tanaman kapas terhadap cekaman kekeringan, serta Reddy *et al.* (2018) pada karakter seleksi tomat toleran cekaman suhu tinggi. Hal ini karena terekspresi gen-gen yang terkait cekaman tersebut. Semakin banyak jumlah gen yang terlibat pada suatu fenotipe menjadikan ragam epistasis menjadi lebih besar pada fenotipe tersebut. Kisman *et al.* (2008) melaporkan bahwa terdapat epistasis pada adaptasi kedelai (kandungan klorofil) terhadap cekaman intensitas cahaya rendah.

Epistasis menunjukkan adanya interaksi antar lokus. Terdapat 3 tipe epistasis yang sering ditemui pada tanaman, yaitu komplementasi, modifikasi dan duplikasi (Sobir dan Syukur 2015). Epistasis komplementasi memperlihatkan bahwa fungsi suatu gen dari suatu lokus dibutuhkan oleh gen lainnya pada lokus yang berbeda untuk menghasilkan suatu fenotipe. Ketiadaan fungsi dari salah satu

gen menyebabkan fenotipe tidak terekspresi. Epistasi modifikasi menunjukkan bahwa fungsi suatu gen dari suatu lokus dapat menekan atau merubah ekspresi atau fungsi gen pada lokus lainnya. Epistasis duplikasi menunjukkan adanya ekspresi atau produk yang sama antar gen pada lokus yang berbeda. Adanya epistasis menyebabkan tertutupinya atau tersamarkannya ekspresi suatu gen (Santoso 2007; Twenantata *et al.* 2018). Hal ini menyebabkan genotipe suatu karakter menjadi lebih sulit diprediksi khususnya pada populasi bersegregasi yang heterogen dan heterozigot. Hal ini karena masih tingginya ragam oleh adanya epistasis.

Tabel 5 Uji skala dan aksi gen karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman tomat pada kondisi tanpa naungan

Parameter Genetik	SPAD	FS	GBT	BBT		
Uji Skala	A	-1.21	3.50	33.95	*	343.66
	B	0.66	-6.71	-10.19		5.82
	C	-11.12	**	0.96	-30.86	*
Aksi Gen	m	51.28	**	86.23	**	1202.48
	d	1.08		-3.81		24.32
	h	17.86	**	12.32	*	2130.88
	i	10.57	**	-4.17		1455.57
	j	-0.94		5.11	*	168.92
	l	-10.02	**	7.38	-78.39	**
					-1805.05	**

Keterangan: SPAD = Kehijauan daun, FS = *Fruit set*, GBT = Jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berbeda nyata pada taraf 1%, * = berbeda nyata pada taraf 5%, m = nilai tengah, d = pengaruh aditif, h = pengaruh dominan, i = pengaruh interaksi aditif x aditif, j = pengaruh interaksi aditif x dominan, l = pengaruh interaksi dominan x dominan.

Tabel 6 Uji skala dan aksi gen karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman pada kondisi cekaman naungan

Parameter Genetik	SPAD	FS	GBT	BBT		
Uji Skala	A	-1.07	10.47	*	19.50	**
	B	3.75	**	29.86	**	786.06
	C	-1.25		5.76		-240.78
Aksi gen	m	41.45	**	51.92	**	884.44
	d	0.57		5.62		-152.94
	h	5.20	**	27.09	**	1239.22
	i	3.94	**	34.56	**	1156.57
	j	-2.41	**	-9.69	**	-328.16
	l	-6.62	**	-74.88	**	-2072.36

Keterangan: SPAD = Kehijauan daun, FS = *Fruit set*, GBT = Jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), ** = berbeda nyata pada taraf 1%, * = berbeda nyata pada taraf 5%, m = nilai tengah, d = pengaruh aditif, h = pengaruh dominan, i = pengaruh interaksi aditif x aditif, j = pengaruh interaksi aditif x dominan, l = pengaruh interaksi dominan x dominan.



Ragam epsitasis dan ragam dominan tidak diwariskan pada turunannya, sementara ragam aditif merupakan ragam yang diwariskan kepada turunannya (Utami *et al.* 2006; Hakim *et al.* 2019). Hal ini menyebabkan keragaman genetik pada generasi lanjut umumnya lebih dipengaruhi oleh ragam aditif dibandingkan ragam non aditif (dominan atau epistasis). Berdasarkan hal tersebut maka seleksi pada karakter-karakter yang lebih banyak dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut menunggu sampai pengaruh ragam non aditif berkurang sehingga fenotipe suatu segregan dapat menunjukkan lebih jelas genotipenya.

Hasil analisis rata-rata generasi menunjukkan bahwa nilai m nyata pada semua karakter baik pada kondisi normal maupun pada cekaman naungan. Hal ini mengindikasikan bahwa pewarisan sifat pada karakter-karakter tersebut mengikuti pewarisan sifat karakter kuantitatif. Karakter kuantitatif merupakan karakter yang dikendalikan oleh gen minor sehingga lebih mudah dipengaruhi oleh lingkungan. Hal ini menyebabkan diperlukan banyak gen untuk mengendalikan karakter-karakter ini. Hal ini menjadikan pewarisan sifat karakter kuantitatif lebih kompleks dibandingkan pewarisan karakter kualitatif. Banyak penelitian telah melaporkan bahwa karakter hasil merupakan karakter-karakter yang dikendalikan oleh banyak gen baik pada tanaman tomat (Devi *et al.* 2005; Zdravkovic *et al.* 2011; Hinkosa *et al.* 2013) maupun tanaman pertanian lainnya (Khattab *et al.* 2010; Khan *et al.* 2016; Yudilastari *et al.* 2018). Dai *et al.* (2016) melaporkan bahwa klorofil pada daun *Brassica napus* L dikendalikan oleh banyak gen, sedangkan Hanson *et al.* (2002) melaporkan bahwa karakter *fruit set* pada tomat juga dikendalikan oleh banyak gen.

Hasil analisis rata-rata generasi juga memperlihatkan bahwa nilai h dan d yang nyata pada semua karakter yang diamati. Hal ini menunjukkan adanya pengaruh epistasis yang bersifat dominan dan aditif pada karakter-karakter tersebut. Nilai h yang lebih besar dibandingkan d mengindikasikan pengaruh epistasis yang bersifat dominan lebih besar dibandingkan aditifnya. Nilai h yang nyata positif dan l yang nyata negatif pada semua karakter yang diamati kecuali *fruit set* pada kondisi tanpa naungan mengindikasikan adanya interaksi epsitasis duplikasi pada karakter-karakter tersebut (Tabel 5 dan 6).

Epistasis duplikasi menunjukkan adanya ekspresi atau produk yang sama antar gen pada lokus yang berbeda (Sobir dan Syukur 2015). Adanya epistasis menyebabkan tertutupinya atau tersamarkannya ekspresi suatu gen sehingga nilai akibat heterozigot bisa sama atau lebih tinggi dibandingkan lokus homozigot dominannya (Santoso 2007; Twenantata *et al.* 2018). Hal ini menyebabkan genotipe suatu karakter menjadi lebih sulit diprediksi khususnya pada populasi bersegregasi yang heterogen dan heterozigot. Hal ini karena masih tingginya ragam oleh adanya epistasis. Ragam epistasis (interaksi aditif-dominan dan dominan-dominan) tidak diwariskan pada generasi turunannya karena ragam yang diwariskan merupakan ragam aditif (Utami *et al.* 2006; Hakim *et al.* 2019). Hal ini menjadikan ragam akibat epistasis akan lebih kecil pada generasi lanjut dan ragam aditif akan semakin meningkat. Berdasarkan hal tersebut maka seleksi pada karakter-karakter yang dipengaruhi lebih besar oleh interaksi epistasis sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut (Sihaloho *et al.* 2015; Amjid *et al.* 2016; Somraj *et al.* 2018).

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.

3.4 Simpulan

Karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter-karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Hal ini mengindikasikan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman baik digunakan sebagai karakter seleksi tomat yang toleran naungan. Karakter-karakter tersebut dikendalikan oleh aksi gen dominan dengan epistasis duplikasi baik pada kondisi tanpa naungan maupun cekaman naungan, kecuali karakter *fruit set* pada kondisi tanpa naungan. Dominansi karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman pada kondisi tanpa naungan bersifat overdominan, sedangkan pada cekaman naungan bersifat dominan parsial. Ragam aditif lebih berperan pada karakter-karakter yang diamati pada kondisi tanpa naungan, sedangkan ragam non aditif lebih berperan pada kondisi cekaman naungan. Hal ini menyebabkan seleksi pada cekaman naungan lebih baik dilakukan pada generasi lanjut dengan melakukan bulk atau SSD pada awal generasi.



4 KEMAJUAN SELEKSI SEGREGAN TRANSGRESIF TOMAT TOLERAN NAUNGAN

Abstrak

Seleksi sangat penting dalam program pemuliaan tanaman. Percobaan ini bertujuan untuk mendapatkan dan mengevaluasi kemajuan seleksi segregan transgresif tomat yang toleran naungan dan berdaya hasil tinggi. Seleksi dilakukan pada generasi F2 percobaan 1 menggunakan indeks seleksi dan hanya karakter hasil. Verifikasi segregan transgresif dilakukan pada generasi F3 sedangkan evaluasi respon seleksi dilakukan sejak generasi F2 sampai generasi F4. Seleksi pada F2 menggunakan indeks seleksi menghasilkan 11 segregan transgresif putatif sedangkan menggunakan hanya karakter hasil memberikan 20 segregan transgresif putatif. Verifikasi pada populasi F3 menggunakan indeks seleksi menghasilkan 3 segregan transgresif (G370-1, G381-4, dan G384-11), sedangkan menggunakan karakter hasil hanya memberikan 4 segregan transgresif (G370-1, G376-16, G381-4, dan G384-11). Seluruh segregan transgresif menghasilkan produktivitas yang sama atau lebih baik dibandingkan genotipe tetua terbaik.

Kata kunci: epistasis, ragam aditif, respon seleksi

Abstract

Selection is important for plant breeding programs. This experiment aimed to obtain and evaluate the selection response of tomato transgressive segregants that were shade tolerant and high yielding. The selection was carried out in the F2 generation using selection index and yield character. Transgressive segregation verification was carried out in the F3 generation, while evaluation of the selection response was done from F2 to F4 generations. Selection from F2 generation using selection index produced 11 putative transgressive segregants, whereas using yield character produced 20 putative transgressive segregants. Verification in F3 generation using the selection index produced three transgressive segregants (G370-1, G381-4, and G384-11), whereas using yield character produced four transgressive segregants (G370-1, G376-16, G381-4, and G384-11). All transgressive segregants produced the same or better yield than the best parent genotypes from generation F2 to generation F4.

Key words: additive variance, epistasis, selection response

4.1 Pendahuluan

Seleksi merupakan salah satu kegiatan yang sangat penting dalam suatu program pemuliaan tanaman (Sleper dan Phoelman 2006). Seleksi merupakan suatu upaya yang dilakukan dalam mengubah frekuensi suatu gen, yaitu



memperbesar frekuensi gen yang diinginkan dan membuang yang tidak diinginkan. Keberhasilan suatu kegiatan seleksi dapat ditentukan dengan melihat nilai respon seleksi yang dihasilkan.

Respon seleksi merupakan perubahan nilai rata – rata fenotipe dari suatu generasi ke generasi sebagai akibat dari adanya seleksi (Hamdan 2005). Respon seleksi umumnya memperlihatkan kemajuan genetik disetiap generasi lalu diikuti oleh penurunan respon seleksi pada saat batas seleksi telah tercapai. Namun, terdapat juga respon seleksi yang memperlihatkan kemajuan genetik dan penurunan respon seleksi yang tidak teratur. Salah satu keberhasilan seleksi dalam suatu tanaman adalah diperolehnya segregan transgresif.

Segregan transgresif didefinisikan sebagai individu yang memiliki keragaman yang lebih baik daripada kedua tetua inbrednya (Rieseberg *et al.* 2003), sementara Sleper dan Poehlman (2006) menyatakan segregan transgresif merupakan individu-individu hasil segregasi yang memiliki keragaman di luar tentang keragaman tetuanya. Pada tanaman menyerbuk sendiri, segregan transgresif akan banyak dihasilkan setelah 6 – 7 generasi. Hal ini dikarenakan, setelah 6 – 7 generasi telah terjadi fiksasi pada berbagai lokus sehingga populasi telah menjadi homogeny homozigot. Famili segregan transgresif ditandai oleh nilai tengah yang tinggi dan ragam dalam famili yang kecil (Jambormias dan Riry 2009). Namun, butuh waktu yang cukup lama untuk melewati 6 -7 generasi sehingga diperlukan modifikasi tertentu untuk dapat menemukan segregan transgresif pada populasi awal (populasi F2 atau F3). Salah satu modifikasi yang dapat dilakukan adalah dengan memanfaatkan berbagai informasi parameter genetik dalam melakukan seleksi. Salah satu teknik dapat digunakan adalah dengan memilih tanaman – tanaman yang berada pada posisi kanan atau kiri kurva normal populasi F2. Percobaan ini bertujuan untuk, 1) Memperoleh berbagai segregan transgesif toleran naungan dan berdaya hasil tinggi, dan 2) Memverifikasi dan menganalisis nilai kemajuan seleksi berbagai segregan transgresif yang telah diperoleh

4.2 Metode Penelitian

Percobaan ini terdiri atas 3 kegiatan utama, yaitu seleksi segregan transgresif, verifikasi segregan transgresif dan evaluasi kemajuan seleksi. Berikut merupakan pelaksanaan dari setiap kegiatan.

4.2.1 Seleksi Segregan Transgresif

Seleksi dilakukan pada populasi F2 hasil persilangan genotipe SSH3 (suka naungan) dan genotipe 4979 (peka naungan) pada percobaan 1 (musim 1 pada Juli – Oktober 2016). Seleksi dilakukan menggunakan 2 pendekatan, yaitu berdasarkan indeks seleksi dan berdasarkan hanya karakter hasil. Indeks seleksi dibuat menggunakan empat karakter yaitu kehijauan daun (0.9), *fruit set* (0.9), jumlah buah (1.0) dan bobot buah per tanaman (1.0). Penggunaan karakter-karakter tersebut sebagai karakter seleksi berdasarkan hasil percobaan 1 yang menyatakan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat.. Segregan terpilih adalah segregan yang memiliki nilai indeks seleksi atau bobot



buah per tanaman yang lebih besar dibandingkan nilai indeks seleksi dan bobot buah per tanaman tetua terbaik.

4.2.2 Pendugaan Kemajuan Seleksi dan Verifikasi Segregan Transgresif

Sebanyak 20 galur F3 (hasil seleksi populasi F2 pada percobaan 1), genotipe SSH3, genotipe 4979 dan populasi F2 hasil persilangan SSH3 x 4979 ditanam pada musim kedua. Penanaman musum kedua dilakukan pada Agustus – November 2017 di Kebun Percobaan PKHT-IPB, Pasir Kuda, Ciomas, Bogor. Genotipe tetua (SSH3 dan 4979) ditanam dalam 3 blok (ulangan) sebanyak 20 tanaman per blok, sementara 20 galur (setiap galur terdiri atas 20 tanaman) F3 dan 100 tanaman populasi F2 tanaman ditanam menyebar pada ke tiga blok (tanpa ulangan). Persemaian dan teknik budidaya pada musim kedua sama dengan pada percobaan 1.

Kemajuan seleksi dianalisis baik pada populasi F3 hasil seleksi dengan indeks seleksi maupun populasi F3 hasil seleksi dengan karakter hasil saja. Nilai kemajuan seleksi dihitung dengan rumus: $S = (\bar{X} F3 - \bar{X} F2) / \bar{X} F2 \times 100\%$. Kategori kemajuan seleksi mengacu pada Rosyidah *et al* (2016), yaitu rendah ($0 < S < 3.3\%$), agak rendah ($3.3 \leq S < 6.6\%$), cukup tinggi ($6.6 \leq S < 10\%$) dan tinggi ($10\% \leq S$).

Verifikasi segregan transgresif dilakukan dengan membandingkan nilai tengah dan ragam segregan dengan nilai tengah dan ragam tetuanya. Segregan transgresif merupakan segregan yang memiliki nilai tengah karakter yang sama atau lebih baik dan ragam yang sama atau lebih kecil dibandingkan nilai tengah dan ragam salah satu tetuanya.

4.2.3 Pendugaan Respon Seleksi

Sebanyak 4 galur F4 (hasil seleksi populasi F3 dari musim kedua) dan genotipe SSH3 ditanam pada musim ketiga. Penanaman musim ketiga dilakukan di Kebun Percobaan PKHT-IPB, Pasir Kuda, Ciomas, Bogor pada Januari – April 2018. Penanaman dilakukan menggunakan rancangan RKLT menggunakan 3 ulangan. Persemaian dilakukan sama seperti pada percobaan 1 dan 2. Penanaman dilakukan tidak pada bedengan, namun langsung dilakukan pada petakan tanpa menggunakan mulsa plastik hitam perak. Jarak tanam yang digunakan 0.5 m x 0.5 m. Pemeliharaan dan panen dilakukan sama seperti percobaan 1 dan 2. Pengamatan dilakukan terhadap *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman. Jika analisis berbeda nyata, maka dilanjutkan uji lanjut menggunakan uji BNJ pada taraf $\alpha = 5\%$.

4.3 Hasil dan Pembahasan

4.3.1 Kemajuan Seleksi Segregan Transgresif Putatif

Karakter hasil seringkali merupakan hasil interaksi dari berbagai karakter lainnya sehingga kegiatan seleksi terhadap karakter hasil selain dapat dilakukan secara langsung pada karakter hasil juga dapat dilakukan melalui karakter lain yang memiliki hubungan yang kuat dan positif terhadap karakter hasil (Meena dan Bahadur, 2014). Menurut Wirnas *et al.* (2006) seleksi menjadi efektif apabila pemilihan karakter yang menjadi seleksi indeks berdasarkan pada nilai heritabilitas dan korelasi karakter tersebut terhadap bobot buah per tanaman.

Seleksi indeks dapat meningkatkan efektivitas kegiatan seleksi suatu program pemuliaan tanaman. Sopandie dan Trikoesoemaningtyas (2011) melaporkan bahwa dua galur kedelai hasil seleksi indeks mampu memberikan hasil yang lebih tinggi dibandingkan varietas pembanding tertinggi (Tanggamus) pada cekaman naungan.

Seleksi genotipe tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi dilakukan menggunakan karakter hasil dan indeks seleksi pada percobaan ini. Indeks seleksi disusun menggunakan karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah buah dan bobot buah per tanaman. Hal ini berdasarkan hasil percobaan 1 yang menunjukkan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter yang terkait dengan toleransi naungan pada tanaman tomat. Hasil seleksi menggunakan indeks seleksi memperlihatkan adanya 11 segregan F2 (Tabel 7) yang memiliki nilai indeks seleksi lebih tinggi dibandingkan indeks seleksi tetua terbaik (IS > 2.78), sementara seleksi menggunakan karakter hasil (bobot buah per tanaman) memperlihatkan sebanyak 20 segregan F2 (Tabel 8) yang memiliki daya hasil lebih tinggi dibandingkan daya hasil tetua terbaik (BBT > 1153.88 g). Hasil seleksi juga memperlihatkan bahwa segregan hasil seleksi indeks juga terpilih berdasarkan seleksi dengan karakter hasil, namun tidak semua segregan hasil seleksi dengan karakter hasil juga terpilih berdasarkan seleksi indeks seleksi (Tabel 7 dan 8). Hal ini dapat terjadi karena karakter hasil merupakan salah satu karakter yang digunakan dalam menyusun nilai indeks seleksi.

Tabel 7 Nilai tengah berbagai karakter segregan tomat hasil seleksi berdasarkan indeks seleksi

No	Segregan	BBT (g)	GBT (buah)	FS (%)	SPAD (unit)	TT (cm)	BB (g)	IS
1	F2-384	1751.30	83.00	95.00	41.13	89.20	21.10	7.05
2	F2-379	2137.20	60.00	76.92	45.70	108.70	35.62	6.88
3	F2-373	1854.40	76.00	78.13	41.50	101.50	24.40	5.95
4	F2-363	1811.52	74.00	68.97	41.90	123.80	24.48	5.30
5	F2-376	1324.00	50.00	64.29	50.00	95.80	26.48	5.08
6	F2-381	1701.00	63.00	63.64	43.80	111.40	27.00	4.69
7	F2-367	1570.80	66.00	68.97	41.10	105.80	23.80	4.08
8	F2-380	1545.00	50.00	67.86	43.50	90.10	30.90	3.79
9	F2-374	1331.20	80.00	58.06	41.30	104.30	16.64	3.73
10	F2-34	1110.00	50.00	88.00	41.90	90.20	22.20	3.60
11	F2-370	1638.00	63.00	71.88	36.80	86.40	26.00	2.92
Tetua	P1	1153.88	43.50	69.53	43.85	108.60	27.02	2.78
	P2	728.09	25.60	38.90	38.15	73.63	28.98	-2.80

Keterangan: TT = tinggi tanaman, BB = bobot per buah, FS = *fruit set*, JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman, SPAD = kehijauan daun, IS = indeks seleksi, P1 = genotipe tomat SSH3 (suka naungan), P2 = genotipe tomat 4979 (peka naungan)

Tabel 8 Nilai tengah berbagai karakter segregan tomat hasil seleksi menggunakan hanya karakter seleksi

No	Segregan	BBT (g)	GBT (buah)	FS (%)	SPAD (unit)	TT (cm)	BB (g)
1	F2-379	2137.20	60.00	76.92	45.70	108.70	35.62
2	F2-373	1854.40	76.00	78.13	41.50	101.50	24.40
3	F2-363	1811.52	74.00	68.97	41.90	123.80	24.48
4	F2-384	1751.30	83.00	95.00	41.13	89.20	21.10
5	F2-381	1701.00	63.00	63.64	43.80	111.40	27.00
6	F2-80	1693.60	58.00	50.00	36.90	82.60	29.20
7	F2-370	1638.00	63.00	71.88	36.80	86.40	26.00
8	F2-21	1621.50	69.00	58.33	37.70	66.50	23.50
9	F2-367	1570.80	66.00	68.97	41.10	105.80	23.80
10	F2-380	1545.00	50.00	67.86	43.50	90.10	30.90
11	F2-208	1508.00	58.00	46.67	39.60	115.80	26.00
12	F2-221	1428.00	51.00	57.14	40.10	96.00	28.00
13	F2-168	1356.80	53.00	44.44	41.20	113.10	25.60
14	F2-374	1331.20	80.00	58.06	41.30	104.30	16.64
15	F2-376	1324.00	50.00	64.29	50.00	95.80	26.48
16	F2-378	1319.00	50.00	62.07	37.90	97.20	26.38
17	F2-183	1298.00	55.00	54.84	41.30	99.10	23.60
18	F2-223	1244.60	49.00	54.17	41.80	105.90	25.40
19	F2-144	1228.80	48.00	55.26	43.40	94.10	25.60
20	F2-186	1220.00	40.00	43.75	42.00	102.30	30.50
Tetua	P1	1153.88	43.50	69.53	43.85	108.60	27.02
	P2	728.09	25.60	38.90	38.15	73.63	28.98

Keterangan: TT = tinggi tanaman, BB = bobot per buah, FS = fruit set, JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman, SPAD = kehijauan daun, P1 = genotipe tomat SSH3 (suka naungan), P2 = genotipe tomat 4979 (peka naungan)

Hasil pengamatan menunjukkan bahwa terdapat variasi persentase kemajuan seleksi antar berbagai karakter tomat baik seleksi dengan indeks seleksi maupun seleksi dengan karakter hasil. Persentase kemajuan seleksi terbesar dihasilkan oleh karakter fruit set (13.41-15.90%) dan jumlah buah per tanaman (3.12 – 7.60%), sedangkan pada karakter lainnya tidak dihasilkan kemajuan seleksi (Tabel 9). Terdapat beberapa hal yang dapat menyebabkan hal tersebut. Pertama, tidak adanya keragaman genetik pada karakter-karakter tersebut kecuali karakter tinggi tanaman dan bobot buah per tanaman dari populasi F2 yang diseleksi. Hal ini terlihat dari tidak berbeda nyatanya nilai tengah karakter-karakter tersebut diantara tetua yang digunakan pada cekaman naungan seperti percobaan 1 hasilkan (uji t-student). Beberapa penelitian sebelumnya (Wesel-Beaver, 1992; Hanson *et al.* 2002; Wulandari *et al.* 2016; Rosyidah *et al.* 2016; Nilawati *et al.* 2017) melaporkan bahwa nilai heritabilitas arti luas karakter fruit set, jumlah dan bobot buah per tanaman tomat tanpa naungan bervariasi dari rendah sampai tinggi dipengaruhi populasi atau tetua yang digunakan. Keragaman genetik adalah modal awal dari kesuksesan suatu seleksi. Semakin besar keragaman genetik suatu populasi maka semakin besar juga peluang mendapatkan kemajuan seleksi yang



tinggi, namun semakin rendah keragaman genetik suatu populasi maka semakin rendah juga peluang mendapatkan kemajuan seleksi. Sa'diyah *et al.* (2009) memaparkan bahwa besarnya efektivitas seleksi sangat dipengaruhi oleh besarnya keragaman dan nilai heritabilitas suatu karakter.

Kedua, lebih besarnya pengaruh ragam non aditif dibandingkan pengaruh ragam aditif pada karakter bobot buah per tanaman menyebabkan rendahnya kemajuan seleksi pada karakter ini. Hal ini dapat dilihat dari nilai rasio Hns/Hbs pada percobaan 1. Ragam aditif adalah keragaman yang dapat diwariskan kepada turunannya (Utami *et al.* 2006, Hakim *et al.* 2019). Semakin kecil nilai ragam aditif yang berperan pada keragaman suatu karakter menyebabkan semakin kecil kemajuan seleksi yang akan diperoleh. Peningkatan ragam aditif salah satu dapat dilakukan dengan menunda kegiatan seleksi selama beberapa generasi sampai interaksi terfiksasi sehingga seleksi pada karakter yang lebih banyak dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut. Seleksi yang dilakukan pada awal generasi seperti pada percobaan ini menjadik tidak efektif kecuali karakter *fruit set* yang memiliki pengaruh ragam aditif yang besar sehingga menyebabkan tingginya kemajuan seleksi yang diperoleh walaupun dilakukan pada generasi awal.

Ketiga, adanya cekaman naungan menyebabkan meningkatnya pengaruh ragam epistasis. Karakter-karakter terkait toleransi suatu cekaman umumnya lebih besar dipengaruhi oleh ragam epistasis seperti yang telah dilaporkan oleh Hinkossa *et al.* (2013) pada tanaman kacang panjang, Said (2014) pada tanaman gandum, dan Amjid *et al.* (2016) pada tanaman kapas terhadap cekaman kekeringan, serta Reddy *et al.* (2018) pada karakter seleksi tomat toleran cekaman suhu tinggi. Meningkatnya pengaruh ragam epistasis menyebabkan semakin meningkatkan pengaruh ragam non aditif pada suatu karakter sehingga akhirnya menurunkan nilai heritabilitas arti sempit dan kemajuan seleksi suatu karakter. Ragam aditif merupakan ragam yang dapat diwariskan sehingga peningkatan ragam aditif dapat dilakukan dengan menunda kegiatan seleksi sampai dengan beberapa generasi.

Salah satu pendekatan seleksi yang dilakukan pada penelitian ini adalah dengan penggunaan hanya satu karakter hasil saja. Namun seleksi menggunakan hanya karakter hasil tidak menghasilkan kemajuan seleksi untuk karakter hasil tersebut. Kemajuan seleksi lebih besar dihasilkan oleh karakter *fruit set* dan jumlah buah per tanaman. Hal ini dapat terjadi karena dua hal, yaitu selain karena ragam non aditif yang lebih besar berperan pada karakter hasil juga karena adanya korelasi yang kuat dan positif antara karakter *fruit set* dan jumlah buah per tanaman dengan karakter hasil tomat seperti yang ditunjukkan oleh Tabel 3 pada percobaan 1. rnya juga dilakukan terhadap karakter *fruit set* dan jumlah buah per tanaman (seleksi tidak langsung). Lebih tingginya pengaruh ragam aditif pada kedua karakter tersebut dibandingkan karakter hasil akhirnya menjadikan kemajuan seleksi pada kedua karakter tersebut lebih besar dibandingkan kemajuan seleksi pada karakter hasil.

Tabel 7 dan 8 memperlihatkan bahwa seleksi dengan indeks seleksi menghasilkan segregan yang lebih sedikit dibandingkan seleksi dengan karakter hasil. Namun Tabel 9 memperlihatkan bahwa kemajuan seleksi dengan indeks seleksi hampir sama dengan kemajuan seleksi dengan karakter hasil bahkan cenderung lebih tinggi. Hal ini mengindikasikan seleksi dengan indeks seleksi



lebih efektif dibandingkan seleksi dengan hanya menggunakan karakter hasil. Segregan hasil indeks seleksi lebih sedikit dibandingkan seleksi dengan karakter hasil sehingga biaya, lahan, dan tenaga yang harus dikeluarkan untuk seleksi berikutnya menjadi lebih ringan.

Tabel 9 Kamajuan seleksi beberapa karakter tomat pada cekaman naungan

Karakter	F2	F3-IS	S-IS	F3-BBT	S-BBT
TT (cm)	141.95 ± 28.32	143.32 ± 9.78	0.96	137.44 ± 13.41	-3.18
INT (cm)	4.86 ± 0.36	4.37 ± 0.19	-10.25	4.36 ± 0.20	-10.39
DBAT (mm)	9.74 ± 3.76	5.86 ± 0.94	-39.86	5.82 ± 0.95	-40.28
BB (g)	22.87 ± 7.90	15.90 ± 2.17	-30.47	15.45 ± 2.74	-32.44
PB (mm)	35.10 ± 40.04	31.44 ± 2.72	-10.43	26.74 ± 10.56	-23.81
DB (mm)	28.81 ± 2.65	28.08 ± 2.34	-2.54	28.41 ± 2.02	-1.38
GBT (buah)	45.61 ± 16.46	52.86 ± 13.90	15.90	51.72 ± 11.43	13.41
FS (%)	60.77 ± 16.39	65.39 ± 11.43	7.60	62.66 ± 12.89	3.12
BBT (g)	1076.22 ± 537.10	823.58 ± 203.63	-23.47	777.58 ± 170.61	-27.75

Keterangan: TT = Tinggi tanaman, INT – Panjang internode, DBAT = Diameter batang, PB = Panjang buah, DB = Diameter buah, BB = bobot per buah, FS = *fruit set* , GBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman, F3-IS = Populasi F3 hasil seleksi dengan indeks seleksi, S-IS= Persentase kemajuan seleksi hasil seleksi dengan indeks seleksi, F3-BBT = Populasi F3 hasil seleksi dengan karakter bobot buah per tanaman, S-BBT= Persentase kemajuan seleksi hasil seleksi dengan bobot buah per tanaman

4.3.2 Segregan Transgresif Tomat Toleran Naungan

Segregan transgresif didefinisikan sebagai individu yang memiliki keragaan yang lebih baik dibandingkan kedua tetuanya (Riesberg *et al.* 2003), sementara Sleper dan Poehlman (2006) menyatakan segregan transgresif merupakan individu-individu hasil segregasi yang memiliki keragaan di luar rentang keragaan tetuanya. Famili segregan transgresif ditandai oleh nilai tengah yang tinggi dan ragam dalam famili yang kecil (Jambormias dan Riry 2009).

Hasil pengamatan menunjukkan bahwa terdapat 50% - 63% segregan hasil seleksi indeks seleksi yang memiliki nilai ragam yang sama atau lebih rendah dibandingkan nilai ragam salah satu tetua pada karakter tinggi tanaman, panjang internode dan diameter batang. Hal ini jauh lebih tinggi dibandingkan hasil seleksi dengan hanya karakter hasil yang hanya menghasilkan 36% segregan yang memiliki nilai ragam yang sama atau lebih kecil dibandingkan ragam salah satu tetua pada karakter yang sama (Tabel 10).

Tabel 10 Rata-rata dan ragam tinggi tanaman, panjang internode dan diameter batang berbagai genotipe tomat pada naungan paronet 50%

Segregan	TT (cm)		INT (cm)		DBAT (mm)		Keterangan	
	F3	Rata-rata	Ragam	Rata-rata	Ragam	Rata-rata	Ragam	
P1		152.93	10.25	5.07	0.16	7.68	0.37	
P2		74.43	230.94	4.43	0.05	5.26	0.08	Tetua
G384		138.50	273.29	4.44	0.41	7.44	0.12	
G363		152.63	455.43	4.53	0.07	6.26	0.24	
G373		156.66	288.23	4.30	0.09	6.60	1.47	
G381		131.60	44.13	4.43	0.12	4.84	0.16	Seleksi IS
G367		151.58	188.53	4.08	0.29	5.45	1.18	dan BBT
G374		134.08	236.17	4.53	0.17	6.34	0.93	
G370		134.50	208.71	4.08	0.25	4.94	0.15	
G380		146.97	751.32	4.53	0.84	5.00	0.21	
G21		122.62	644.52	4.00	0.26	7.50	0.47	
G221		110.28	83.71	4.37	0.07	5.91	2.23	
G376		123.44	439.80	4.63	0.30	5.28	0.96	Seleksi BBT
G80		134.22	357.87	4.20	0.46	5.47	1.90	
G144		134.78	767.86	4.40	0.58	6.10	1.60	
G208		152.27	493.65	4.50	0.44	4.32	1.07	

Keterangan: TT = Tinggi tanaman (cm), INT – Panjang internode (cm), DBAT = Diameter batang (mm), P1 = Tetua suka naungan, P2 = Tetua peka naungan, IS = Indeks seleksi, BBT = Bobot buah per tanaman

Hasil pengamatan lainnya menunjukkan bahwa baik hasil seleksi dengan indek seleksi maupun dengan hanya karakter hasil, sama-sama hanya menghasilkan <50% segregan yang memiliki nilai ragam yang lebih kecil dibandingkan nilai ragam salah satu tetua untuk karakter bobot dan panjang buah. Namun kedua pendekatan seleksi tersebut juga sama-sama menghasilkan 100% segregan yang memiliki nilai ragam yang sama atau lebih rendah dibandingkan ragam salah satu tetua untuk karakter diameter buah dan *fruit set*, sedangkan untuk karakter jumlah buah per tanaman yaitu sebesar 50% (Tabel 11 dan 12).

Tabel 12 memperlihatkan bahwa terdapat 4 segregan (G384, G381, G370 dan G376) yang diverifikasi sebagai segregan transgresif. Hal ini karena segregan G384, G381, G370 dan G376 memiliki nilai tengah bobot buah per tanaman yang setara atau lebih baik dibandingkan nilai tengah tetua dengan nilai ragam yang lebih rendah dibandingkan nilai ragam tetua. Segregan G384, G381, G370 dan G376 memiliki bobot buah per tanaman berkisar antara 774.65 – 1183.57 g per tanaman dengan ragam berkisar antara 19610 – 56918 lebih rendah dibandingkan ragam genotipe tetua P2 sebesar 58306.72 (Tabel 12).



Tabel 11 Rata-rata dan ragam bobot per buah, panjang buah dan diameter buah berbagai genotipe tomat pada naungan paronet 50%

Segregan	BB (g)		PB (mm)		DB (mm)		Keterangan	
	F3	Rata-rata	Ragam	Rata-rata	Ragam	Rata-rata	Ragam	
P1		17.70	11.30	35.50	1.70	30.57	4.80	Tetua
P2		15.00	11.90	29.60	1.80	27.76	9.50	
G384		16.47	11.18	33.50	2.00	29.64	8.97	
G363		15.12	7.58	33.10	8.00	28.27	3.97	
G373		15.49	15.85	28.30	7.00	29.58	5.59	
G381		15.82	7.62	29.40	1.30	29.02	4.27	Seleksi IS
G367		15.22	14.67	29.20	8.00	29.81	7.78	dan BBT
G374		13.42	9.45	29.80	6.00	23.50	3.10	
G370		14.85	12.73	32.00	9.00	29.37	4.98	
G380		20.82	50.51	36.20	2.70	25.41	6.84	
G21		11.99	10.35	26.30	4.00	27.57	6.78	
G221		14.81	5.51	2.72	0.05	29.87	2.87	
G376		20.37	44.66	36.20	2.80	29.75	7.11	Seleksi BBT
G80		12.20	2.62	25.80	1.00	27.66	1.60	
G144		17.62	17.18	3.28	0.23	31.07	6.62	
G208		12.12	4.05	28.60	7.00	27.20	1.76	

Keterangan: PB = Panjang buah, DB = Diameter buah, BB = bobot per buah, P1 = Tetua suka naungan, P2 = Tetua peka naungan, IS = Indeks seleksi, BBT = Bobot buah per tanaman

Tabel 12 Rata-rata dan ragam *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman berbagai genotipe tomat pada naungan paronet 50%

Segregan	FS (%)		JBT (buah)		BBT (g)		Keterangan	
	F3	Rata-rata	Ragam	Rata-rata	Ragam	Rata-rata	Ragam	
P1		52.86	222.58	44.33	42.33	784.70	11236.88	Tetua
P2		45.42	13.69	40.76	172.81	646.27	58306.92	
G384		82.85	120.69	48.92	128.99	800.94	51372.25	
G363		48.50	99.47	35.67	187.47	540.48	47964.01	
G373		56.56	36.84	59.14	286.48	946.49	197528.79	
G381		75.88	14.67	74.69	14.22	1183.57	56918.60	Seleksi IS
G367		56.30	69.47	37.00	64.80	579.84	62796.52	dan BBT
G374		67.56	265.14	61.67	195.07	836.45	105090.12	
G370		72.09	36.24	62.77	140.90	806.44	19610.74	
G380		63.35	69.53	43.00	454.50	894.44	271542.40	
G21		54.83	128.87	65.03	181.25	685.90	93404.44	
G221		78.44	32.64	50.96	17.87	755.10	109715.62	
G376		70.32	179.45	41.18	300.76	774.65	52098.81	Seleksi BBT
G80		63.02	165.83	50.00	578.80	596.52	67058.98	
G144		50.97	109.83	47.97	97.29	859.05	106338.24	
G208		36.61	36.35	46.11	57.66	626.31	81853.27	

- Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
 1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
 a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.
 2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



Keterangan: FS = *fruit set*, JBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), P1 = Tetua suka naungan, P2 = Tetua peka naungan, IS = Indeks seleksi

Segregan transgresif merupakan segregan yang memiliki nilai yang lebih tinggi (melewati) dibandingkan nilai tetuanya. Segregan-segregan seperti ini akan dalam keadaan homozigot jika tidak terdapat pengaruh genetik non aditif dan pengaruh lingkungan sehingga secara teori, segregan transgresif sudah dapat diperoleh pada generasi F2 (Jambormias dan Riry 2009). Namun adanya pengaruh genetik non aditif dan lingkungan menyebabkan segregan yang memiliki nilai diluar jangkauan nilai tetua pada generasi F2 seringkali bukan merupakan segregan transgresif karena akan bersegregasi kembali pada generasi berikutnya. Hal ini dapat menyebabkan nilai segregan yang tadinya lebih tinggi dibandingkan nilai tetua menjadi lebih rendah dibandingkan nilai tetua. Oleh karena itu diperlukan verifikasi untuk memastikan segregan yang diseleksi pada F2 merupakan segregan transgresif. Verifikasi segregan trasngresif dapat dilakukan pada generasi F3 dengan menanam famili yang terseleksi dari generasi F2. Famili yang memiliki nilai tengah yang sama atau lebih baik dibandingkan tetua dengan nilai ragam yang lebih rendah dibandingkan ragam tetua dapat diindikasikan sebagai segregan transgresif (Jambormias dan Riry 2009; Nurhidayah *et al.* 2017).

Sebanyak 3 dari 8 segregan (G384, G381 dan G370) atau sekitar 37.5% hasil seleksi indeks seleksi diverifikasi sebagai segregan transgresif. Hal ini lebih banyak dibandingkan hasil dari seleksi dengan hanya karakter hasil. Hanya 4 dari 14 segregan (G384, G381, G370 dan G376) atau sekitar 28.6% hasil seleksi dengan hanya karakter hasil yang diverifikasi sebagai segregan transgresif (Tabel 12). Hasil ini mengindikasikan bahwa seleksi dengan indeks seleksi lebih efektif menghasilkan segregan transgresif dibandingkan seleksi hanya dengan karakter hasil. Menurut Wirnas *et al.* (2006), seleksi secara tidak langsung atau simultan untuk meningkatkan daya hasil berdasarkan indeks seleksi akan lebih efisien dibandingkan dengan seleksi berdasarkan satu karakter atau kombinasi dari dua karakter saja.

Seleksi segregan transgresif tanaman tomat toleran naungan pada generasi F2 baik menggunakan indeks seleksi maupun karakter hasil dinilai masih kurang efektif karena hanya 4 segregan (G384, G381, G370 dan G376) yang diverifikasi sebagai segregan transgresif pada generasi F3. Hal ini diduga disebabkan karena lebih berperannya ragam non aditif akibat lebih besarnya pengaruh epistasis pada sebagian besar karakter toleransi naungan. Adanya ragam non aditif dan pengaruh epistasis yang besar dapat mengurangi pengaruh ragam aditif yang merupakan ragam yang diwariskan dari suatu generasi kepada generasi berikutnya. Nurhidayah *et al.* (2017) melaporkan bahwa berdasarkan seleksi dengan karakter seleksi jumlah polong total, hanya dihasilkan 27% segregan transgresif dari 22 segregan yang diuji. Nurhidayah *et al.* (2017) juga melaporkan bahwa karakter hasil pada tanaman kacang tanah dikendalikan oleh banyak gen dan dikendalikan oleh aksi gen dominan.

4.3.3 Respon Seleksi Segregan Transgresif Tomat Toleran Naungan

Segregan yang diverifikasi sebagai segregan transgresif pada generasi F3 ditanam kembali pada generasi F4 bersama dengan genotipe tetua tomat suka naungan (SSH3) untuk melihat respon seleksinya. Hasil analisis ragam



menunjukkan genotipe hanya berpengaruh nyata pada karakter bobot buah dan jumlah buah per tanaman. Genotipe tidak berpengaruh nyata terhadap karakter *fruit set*, bobot per buah, tinggi tanaman, panjang buah, diameter buah, panjang daun, lebar daun dan diameter batang (Tabel 13).

Tabel 13 Nilai tengah berbagai karakter beberapa genotipe tomat

Genotipe	BBT	GBT	FS	BB	TT	PB	DB	PD	LD	DBAT
SSH3	248.00 d	26.46 c	60.95	19.70	109.73	30.97	31.51	27.41	19.46	8.02
370-1	326.53 ab	42.17 ab	63.60	15.93	99.33	29.66	28.27	25.78	17.98	7.83
376-16	269.87 cd	32.39 c	63.87	16.23	103.23	31.06	29.59	25.90	18.10	7.60
384-11	328.02 a	44.43 a	64.35	14.77	115.94	27.94	28.31	25.27	17.52	8.21
381-4	288.15 bc	34.08 bc	59.71	17.13	105.56	29.63	30.35	26.29	18.45	7.59

Keterangan: TT = Tinggi tanaman (cm), DBAT = Diameter batang (mm), PB = Panjang buah (mm), DB = Diameter buah (mm), BB = bobot per buah (g), PD = Panjang daun (cm), LD = Lebar daun (cm), FS = *fruit set* (%), GBT = jumlah buah per tanaman, BBT = bobot buah per tanaman (g), Huruf yang sama pada kolom yang sama menunjukkan tidak berbeda nyata berdasarkan uji BNJ pada taraf $\alpha = 5\%$.

Rendahnya keragaman genetik dan seleksi dinilai sebagai penyebab tidak nyata genotipe pada karakter bobot per buah, tinggi tanaman, panjang buah, diameter buah, panjang daun, lebar daun dan diameter batang. Walaupun memiliki keragaman genetik yang tinggi pada populasi awal F2, namun genotipe tomat tetap tidak berpengaruh nyata pada karakter *fruit set* di generasi F4 walaupun terdapat keragaman yang tinggi pada populasi dasarnya saat di F2. Hal ini diduga disebabkan oleh seleksi yang efektif pada karakter *fruit set* seperti yang diperlihatkan dari nilai kemajuan seleksi karakter *fruit set* pada generasi F3. Seleksi yang efektif menyebabkan genotipe terseleksi memiliki nilai yang sama-sama tinggi untuk karakter tersebut sehingga tidak dihasilkan perbedaan nilai *fruit set* diantara genotipe yang digunakan. *Fruit set* yang dihasilkan pada generasi F4 berkisar antara 59.71 – 64.35%. Seleksi yang efektif pada karakter *fruit set* digenerasi awal disebabkan karena ragam aditif lebih berperan dibandingkan ragam non aditif pada generasi F2.

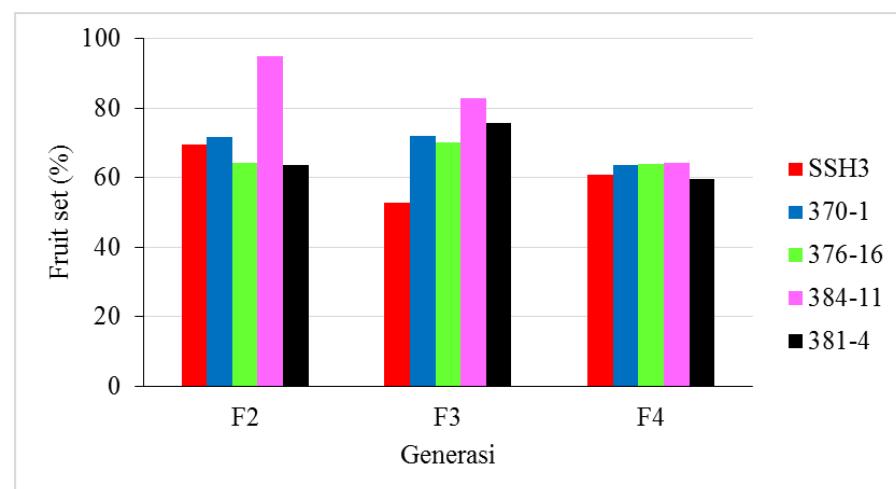
Segregan G370-1, G376-16, G384-11 dan G381-4 menghasilkan *fruit set*, jumlah dan bobot buah per tanaman yang sama atau lebih baik dibandingkan genotipe tetua SSH3 pada generasi F4. Hasil yang sama juga telah dihasilkan segregan-segregan tersebut pada musim-musim sebelumnya saat generasi F2 dan F3 (Gambar 2, 3 dan 4). Hal ini menguatkan indikasi bahwa segregan G370-1, G376-16, G384-11 dan G381-4 merupakan segregan transgresif. Segregan transgresif yang homozigot akan stabil dari generasi ke generasi. Ragam aditif akan lebih tinggi dibandingkan ragam non aditif pada populasi homozigot. Ragam aditif merupakan ragam yang akan wariskan dari generasi ke generasi sehingga populasi yang homozigot akan stabil dari generasi ke generasi jika tidak terdapat pengaruh lingkungan dan *inbreeding depression* yang besar.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

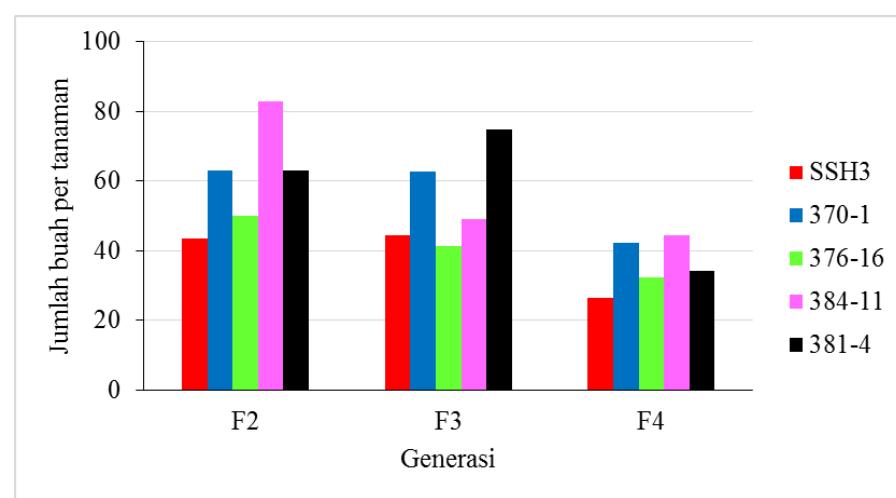
a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

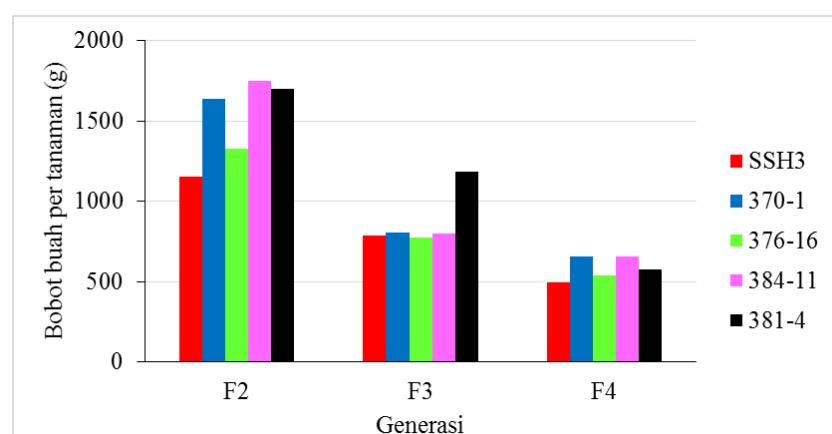
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



Gambar 2 Respon seleksi *fruit set* segregan tomat terseleksi pada generasi F2, F3 dan F4 pada naungan paronet 50%



Gambar 3 Grafik jumlah buah per tanaman segregan tomat terseleksi pada generasi F2, F3 dan F4 pada naungan paronet 50%



Gambar 4 Grafik bobot buah per tanaman segregan tomat terseleksi pada generasi F2, F3 dan F4 pada naungan paronet 50%

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
 1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
 a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.
 2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



Hasil respon seleksi pada Gambar 2, 3 dan 4 juga memperlihatkan bahwa karakter *fruit set* cenderung tidak berbeda diantara generasi F2, F3 dan F4 sedangkan pada karakter jumlah buah dan bobot buah per tanaman terjadi penurunan nilai tengah terutama pada generasi F4. Terdapat beberapa faktor yang diduga menyebabkan hal tersebut, yaitu adanya *inbreeding depression*, adanya pengaruh lingkungan dan adanya epistasis.

Inbreeding depression merupakan fenomena penurunan vigor tanaman karena peningkatan homozigositas akibat adanya penyebukan sendiri. Inbreeding depression yang tinggi umumnya terjadi pada tanaman menyerbuk silang seperti jagung (Rahmawati *et al.* 2014), sedangkan pada tanaman menyerbuk sendiri umumnya sedikit atau bahkan tidak mengalami *inbreeding depression*. Shalaby (2013) melaporkan adanya inbreeding depressing pada karakter bobot buah per tanaman tomat yang mencapai lebih dari 50%. Terjadi peningkatan homozigositas dari generasi F2 sampai generasi F4 pada segregan G370-1, G376-16, G384-11 dan G381-4. Namun demikian, penurunan hasil khususnya pada generasi F4 dari segregan-segregan tersebut diduga bukan karena pengaruh *inbreeding depression*. Hal ini dikarenakan genotipe tetua SSH3 yang juga ditanam bersamaan dengan para segregan sejak generasi F2 sampai F4 juga mengalami penurunan jumlah buah dan bobot buah per tanaman walaupun tidak mengalami peningkatan homozigositas yang tinggi karena merupakan galur murni.

Fenotipe merupakan hasil dari pengaruh genetik, lingkungan dan interaksi diantara keduanya. Hal ini menjadikan fenotipe suatu tanaman dapat dipengaruhi oleh lingkungan khususnya karakter-karakter kuantitatif yang pengendalinya merupakan gen minor yang lebih mudah dipengaruhi oleh lingkungan. Produktivitas tomat dapat dipengaruhi cekaman naungan (Baharudidin *et al.* 2014, Sulistyowati *et al.* 2016a), cekaman suhu tinggi (Baki 1991; Nankishore dan Farrell 2016), lokasi (Hermanto *et al.* 2017) dan faktor lingkungan lainnya. Pengaruh lingkungan diduga merupakan faktor yang menyebabkan penurunan jumlah dan bobot buah per tanaman pada segregan G370-1, G376-16, G384-11 dan G381-4. Hal ini diindikasikan oleh adanya penurunan jumlah dan bobot buah per tanaman yang juga dihasilkan oleh genotipe tetua SSH3 yang galur murni. Jumlah dan bobot buah per tanaman paling kecil dihasilkan pada generasi F4. Budidaya tomat yang pada generasi F4 dilakukan tanpa menggunakan budidaya standar karena tidak menggunakan bedengan dan mulsa plastik hitam perak sehingga menyebabkan gulma lebih banyak tumbuh dan lahan menjadi lebih padat. Hal ini pada akhirnya menjadikan pertumbuhan dan produktivitas tanaman menjadi tidak optimal. Asamin *et al.* (2019) melaporkan bahwa penggunaan mulsa plastik hitam perak dapat meningkatkan produktivitas tomat hampir 2 kali lipat.

Epistasis menunjukkan adanya interaksi antar lokus. Adanya epistasis menyebabkan tertutupinya atau tersamarkannya ekspresi suatu gen (Santoso 2007; Twenantata *et al.* 2018). Hal ini menyebabkan genotipe suatu karakter menjadi lebih sulit diprediksi khususnya pada populasi bersegregasi yang heterogen dan heterozigot karena masih tingginya ragam non aditif akibat epistasis sehingga seleksi pada generasi awal seringkali tidak menghasilkan kemajuan seleksi yang baik. Hal ini karena segregan yang kita pilih ternyata masih dalam keadaan heterozigot sehingga saat generasi berikut menjadikan penampilannya tidak sebaik generasi sebelumnya. Ragam epistasis (aditif-dominan dan dominan-

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyerbukan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.



dominan) tidak diwariskan pada generasi turunannya karena ragam yang diwariskan merupakan ragam aditif (Utami *et al.* 2006; Hakim *et al.* 2019). Hal ini menjadikan ragam akibat epistasis akan lebih kecil pada generasi lanjut dan ragam aditif akan semakin meningkat. Berdasarkan hal tersebut maka seleksi pada karakter-karakter yang dipengaruhi lebih besar oleh interaksi epistasis sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut (Sihaloho *et al.* 2015; Amjid *et al.* 2016; Somraj *et al.* 2018) yang membutuhkan waktu lebih lama. Hal ini menyebabkan arah pemuliaan tanaman toleran naungan berdaya hasil tinggi dapat diarahkan sebagai varietas hibrida karena selain tidak harus menunggu sampai generasi lanjut juga karena adanya nilai heterosis yang tinggi akibat pengaruh epistasis dan efek dominan (hasil percobaan 1).

Gambar 2, 3 dan 4 juga memperlihatkan bahwa karakter jumlah dan bobot buah per tanaman lebih banyak dipengaruhi oleh lingkungan dibandingkan karakter *fruit set*. Pengaruh lingkungan yang terlalu besar dapat menyebabkan kegiatan seleksi menjadi terganggu karena fenotipe yang tampak dari luar bisa jadi karena lingkungan yang baik dan buka karena genotipenya yang unggul. Oleh karena itu, penggunaan karakter seleksi yang tidak terlalu banyak dipengaruhi lingkungan menjadi penting digunakan. Hal ini menjadikan karakter *fruit set* menjadi potensial digunakan sebagai karakter seleksi genotipe tomat toleran naungan. Karakter *fruit set* juga mudah diamati karena dapat diamati tanpa menggunakan peralatan (mikroskop) dan bahan (bahan kimia) yang khusus. Karakter *fruit set* tidak harus dilakukan sampai tanaman selesai panen dan tidak khawatir terlewat karena bekas bunga yang menjadi buah tidak akan hilang selama tandan bunga tidak hilangkan. Karakter seleksi sebaiknya merupakan karakter yang tidak terlalu banyak dipeengaruhi lingkungan, mudah diamati, cepat, murah dan tidak bersifat destruktif (Sari dan Susilo 2013; Novita *et al.* 2014)

4.4 Simpulan

Dihasilkan segregan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi, yaitu genotipe G370-1 dan G394-11. Seleksi menggunakan indeks seleksi lebih efektif untuk memperoleh segregan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi dibandingkan seleksi hanya menggunakan karakter hasil saat cekaman naungan. Seleksi segregan transgresif tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi dinilai kurang efektif jika dilakukan pada awal generasi. Hal ini mengindikasikan bahwa Hal ini menyebabkan seleksi lebih baik dilakukan pada generasi lanjut jika program pemuliaan diarahkan menjadi varietas tomat galur murni. Hal ini juga mengindikasikan bahwa program pemuliaan tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi potensial untuk diarahkan sebagai varietas tomat hibrida



5 DAYA GABUNG KARAKTER TERKAIT TOLERANSI NAUNGAN PADA TANAMAN TOMAT

Abstrak

Informasi daya gabung suatu karakter seleksi penting dalam menentukan metode pemuliaan tanaman. Digunakan 6 genotipe tetua yang saling disilangkan untuk menghasilkan 30 kombinasi persilangan (dialel lengkap) pada percobaan ini. Keenam genotipe tetua dan F1 persilangannya dievaluasi untuk menentukan daya gabung umum dan khusus terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Percobaan ini menggunakan rancangan *nested design* dengan 3 ulangan, dimana setiap plot terdiri atas 10 tanaman yang ditanam pada kondisi tanpa naungan dan naungan paronet 50%. Hasil analisis korelasi dan sidik lintas mengindikasikan bahwa produktivitas relatif, jumlah buah per tanaman, luas daun, kehijauan daun dan kerapatan bulu daun sebagai karakter seleksi untuk toleransi naungan pada tanaman tomat. Seluruh karakter menghasilkan daya gabung umum dan daya gabung khusus yang nyata. Genotipe tetua SSH3, Apel dan GIK merupakan penggabung yang baik untuk toleransi naungan pada tanaman tomat. Terdapat 4 hibrida F1 (Apel x GIK, Apel x SSH3, Tora IPB x SSH3, and Tora IPB x Apel) memiliki daya gabung khusus yang paling tinggi terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Namun, hibrida persilangan Apel x GIK dan Tora IPB x SSH3 merupakan kombinasi persilangan yang paling baik karena selain menghasilkan daya ganung yang paling baik juga menghasilkan produktivitas yang paling tinggi pada kondisi cekaman naungan.

Kata kunci: dialel lengkap, hibrida, kerapatan bulu daun

Abstract

The combining ability information of selection characters is important for determining the method of plant breeding. In the present study, six diverse tomato inbred lines were crossed in all possible combinations by using a full diallel mating design to obtain 30 single crosses. Inbred parents and their F1 single crosses were evaluated to assess the role of general and specific combining ability for some shade stress traits. The experiment used nested design, with three blocks, and plots with ten plants that planting in normal and shade stress conditions. Correlation and path analysis indicated that relative productivity, fruit number, leaf area, leaf green, and trichome density were selection characters for shade stress tolerance in tomato. Significant general and specific combining ability variances were observed for all shade tolerance selection characters in this study. The SSH3, Apel, and GIK inbred lines were good combiners for shade tolerance based on GCA estimates. Four F1 hybrids Apel x GIK, Apel x SSH3, Tora IPB x SSH3, and Tora IPB x Apel had the highest DGK for shade tolerance in tomato. Conclusively, the F1 hybrid, Apel x GIK, and Tora IPB x SSH3 were the best combination as evaluated through combining ability and yield character in shade stress conditions.

Keywords: full diallel, hybrids, trichome density



Sistem budidaya tanaman di bawah tegakan pohon, tumpang sari atau tanaman sela pada tanaman kehutanan, perkebunan maupun pekarangan merupakan salah satu alternatif solusi dalam menjawab tantangan luas lahan optimum untuk pertanian yang semakin berkurang (Suwanda dan Noor 2014; Mulyani *et al.* 2016) dan luas kepemilikan lahan pertanian oleh petani Indonesia yang masih kecil (Susilawati dan Maulana 2012). Intensitas cahaya rendah (cekaman naungan) pada sistem budidaya tersebut dapat menyebabkan terganggunya proses metabolisme tanaman, turunnya laju fotosintesis dan menurunnya produktivitas tanaman (Gent 2007; Manurung *et al.* 2007; Baharuddin *et al.* 2014). Diperlukan varietas tanaman yang toleran intensitas cahaya rendah dengan daya hasil tinggi agar sistem budidaya tersebut optimal (Sulistyowati *et al.* 2016a). Tanaman tomat potensial digunakan pada sistem budidaya tersebut karena memiliki nilai ekonomi yang tinggi dan terdapat genotipe tomat yang toleran bahkan suka terhadap cekaman naungan (Bahrin, 2012; Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016a). Hal ini menjadikan pengembangan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi menjadi penting untuk dilakukan.

Baharuddin *et al.* 2014 dan Sulistyowati *et al.* 2016a telah melaporkan lingkungan seleksi dan keragaman gentik toleransi naungan pada tanaman tomat. Sementara Khattak *et al* (2007), Gent (2007), Hattrup *et al.* (2007), Li *et al* (2013) dan Sulistyowati *et al* (2016b) telah melaporkan pengaruh instensitas cahaya rendah terhadap beberapa karakter agronomi dan fisiologis tomat. Informasi tentang parameter genetik toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak diketahui. Informasi ini penting untuk diketahui agar dapat menentukan metode yang efektif dan efisien dalam merakit varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi.

Selain analisis Biparental, analisis silang dialel lengkap juga dapat digunakan dalam studi analisis genetik. Di dalam analisis silang dialel, pendugaan parameter genetik sudah dapat dilakukan pada F1, tanpa harus membentuk populasi F2, BCP1 ataupun BCP2, seperti pada teknik pendugaan parameter genetik lainnya. Persilangan dialel merupakan seluruh kombinasi persilangan yang mungkin diantara sekelompok genotipe atau tetua, termasuk tetua itu sendiri lengkap dengan F1 turunannya. Percobaan ini bertujuan untuk menganalisis daya gabung toleransi naungan pada tanaman tomat.

5.2 Metode Penelitian

5.2.1 Pelaksanaan

Percobaan ini dilakukan pada Februari – Mei 2019 di Kebun Percobaan PKHT-IPB Pasir Kuda, Ciomas, Bogor. Percobaan menggunakan 36 genotipe tomat yang terdiri dari 6 genotipe tetua dan 30 genotipe F1 hasil persilangan genotipe tetua (Tabel 14). Genotipe tetua yang digunakan yaitu genotipe tomat senang naungan (1 = SSH3 dan 2 = Apel), toleran naungan (3 = GIK), moderat toleran naungan (4 = Intan) dan peka naungan (5 = Tora IPB dan 6 = 4979). Penanaman dilakukan menggunakan rancangan tersarang (*nested*



design) dengan 3 ulangan, dimana genotipe sebagai anak petak dan naungan sebagai petak utama. Plot satuan percobaan yang digunakan yaitu bedengan berukuran 5 m x 1 m, yang terdiri dari 20 tanaman dengan 10 tanaman digunakan sebagai tanaman sampel. Naungan yang digunakan pada percobaan ini yaitu naungan 0% (tanpa naungan) dan naungan paronet plastik 50%.

Percobaan diawali dengan menyemai benih tomat pada *tray* plastik (72 lubang) sebelum sebanyak 1 benih per lubang. Media semai yang digunakan merupakan campuran tanah halus, arang sekam dan pupuk kandang 1:1:1. Selama penyemaian, dilakukan penyiraman setiap hari dan pemupukan setiap satu minggu sekali menggunakan pupuk *AB Mix* dengan konsentrasi 1-2 ml l⁻¹. Penyemaian dilakukan di dalam rumah plastik tanpa naungan selama 4 minggu.

Tabel 14 Kombinasi persilangan dialel lengkap dengan 6 genotipe tetua tomat

	4979	TORA IPB	Pointed	GIK	Apel	SSH3
4979	O	x	x	x	x	x
TORA IPB	x	O	x	x	x	x
Pointed	x	x	O	x	x	x
GIK	x	x	x	O	x	x
Apel	x	x	x	x	O	x
SSH3	x	x	x	x	x	O

Keterangan: O : Selfing, x : Persilangan

Penanaman di lahan dilakukan pada bedengan dengan ukuran 5 m x 1 m. Pupuk kandang sebanyak 20 ton ha⁻¹ dan kapur pertanian sebanyak 2 ton ha⁻¹ diberikan di bedengan pada 2 minggu sebelum pindah tanam. Mulsa plastik hitam perak digunakan pada penelitian ini untuk mengurangi gangguan gulma dan serangan hama dan penyakit. Penanaman dilakukan dengan jarak tanam 50 cm x 50 cm. Kegiatan pemeliharaan yang dilakukan selama penanaman terdiri atas pengikatan tanaman ke ajir, pewiwan tunas air, pemupukan *AB Mix* (5-10 ml l⁻¹ sebanyak 250 ml per tanaman), penyemprotan insektisida (1-5 ml l⁻¹), fungisida dan bakterisida (1-5 g l⁻¹), dan akarisida (1-5 ml l⁻¹). Pemupukan dan penyemprotan pestisida dilakukan 1 – 2 kali seminggu.

5.2.2 Pengamatan

Beberapa karakter yang diamati pada percobaan ini, yaitu

1. Karakter tinggi tanaman (TT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Diukur dari permukaan tanah sampai bagian tinggi tanaman tertinggi secara tegak lurus.
2. Panjang internode (INT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Dihitung dengan merata-ratakan panjang tiga internode sebelum dikotomus.
3. Diameter batang (DBAT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Diukur pada batang yang berada 10 cm dari permukaan tanah.

- Panjang daun (PD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Diukur dari pangkal daun sampai ujung daun.
- Lebar daun (LD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Diukur pada bagian terlebar daun.
- Panjang buah (PB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan. Diukur pada bagian buah terpanjang.
- Diameter buah (DB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan. Diukur pada bagian buah terlebar.
- Bobot per buah (BB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan.
- Jumlah buah per tanaman (JBT), diamati setiap minggu setelah tanaman memiliki buah berwarna oranye kemerahan. Dihitung akumulasi dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.
- Bobot buah per tanaman (BBT), diamati setiap minggu setelah tanaman memiliki buah berwarna oranye kemerahan. Dihitung akumulasi dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.
- Bobot daun spesifik (BDS), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Pengamatan diawali dengan memotong daun sebesar 2 cm x 2 cm. Bobot daun spesifik merupakan bobot daun dengan ukuran 4 cm².
- Luas daun (LUD), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Pengamatan dilakukan dengan menggunakan metode gravimetri. Bobot daun yang digunakan adalah bobot daun berupa helaian daun tanpa tangkai daun.
- Warna hijau daun (SPAD), diamati pada daun ketiga dari pucuk saat tanaman sudah berbunga. Pengamatan dilakukan dengan menggunakan alat *SPAD chlorophyl meter*
- Fruit set* (FS), diamati dengan membandingkan jumlah bunga yang menjadi buah dengan total bunga yang ada pada 4 tandan bunga/buah pertama.
- Kerapatan bulu daun (BL), diamati pada daun ketiga setelah pucuk saat tanaman sudah berbunga. Pengamatan diawali dengan dengan memotong bagian ujung daun. Pengamatan bulu daun dilakukan pada bagian pinggir daun sepanjang 8 mm menggunakan mikroskop.
- Padatan total terlarut (PTT), diamati dengan meneteskan jus daun yang berasal dari daun ketiga dari pucuk (10 g per sampel) pada *hand refractometer*.
- Persentase helai daun terhadap bobot total daun (% Daun), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Diamati dengan memotong dan menimbang helai daun dan membandingkannya dengan bobot daun total (helai daun dan tangkai daun).
- Rasio helai daun dan tangkai daun (D/T), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Dilakukan dengan cara memisahkan dan menimbang helai daun dan tangkai daun tomat terlebih dahulu. D/T dihitung dengan membandingkan bobot helai daun dengan bobot tangkai daun.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



19. Bobot total daun (BDA), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Dilakukan dengan cara menimbang daun segar secara utuh (helai daun dan tangkai daun).
20. Bobot tangkai daun (BDT), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Dihitung dengan memisahkan daun dari helai daun dan menimbang tangkai daunnya.

5.2.3 Analisis Data

Berikut adalah analisis data yang dilakukan pada percobaan ini:

1. Karakter relatif. Data dari setiap karakter yang digunakan merupakan data karakter relatif. Karakter relatif dihitung dengan rumus:
$$K_R = (K_{50} - K_0)/K_0 \times 100\%, \text{ dimana:}$$

 - K_R = karakter relatif
 - K_{50} = nilai tengah pada kondisi naungan paronet 50%
 - K_0 = nilai tengah pada kondisi normal (tanpa naungan)

Karakter produktivitas relatif merupakan karakter yang digunakan sebagai parameter toleransi naungan pada tanaman tomat.

2. Analisis ragam. Analisis ragam dilakukan terhadap karakter relatif. Analisis ragam dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak PKBT Stat 3.1.
3. Analisis korelasi *pearson*. Dilakukan untuk menduga karakter relatif yang memiliki pengaruh terhadap produktivitas relatif. Karakter-karakter relatif yang digunakan pada analisis korelasi *pearson* merupakan karakter-karakter relatif yang nyata dipengaruhi oleh genotipe. Analisis korelasi dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak Minitab 16.
4. Analisis sidik lintas (*path analysis*). Analisis sidik lintas diawali memilih karakter relatif yang berkorelasi nyata terhadap produktivitas relatif. Analisis sidik lintas dilakukan dengan menggunakan analisis regresi dengan melakukan standarisasi data menggunakan z-score. Analisis sidik lintas dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak Minitab 16.
5. Analisis daya gabung. Analisis daya gabung dilakukan terhadap karakter toleransi naungan pada tanaman tomat menggunakan pendekatan Griffing metode 1. Analisis daya gabung dilakukan menggunakan perangkat lunak AGD-R yang dikeluarkan oleh CIMMYT.

Model linier yang digunakan (Singh dan Chaudhary 1985):

$$Y_{ij} = m + g_i + g_j + s_{ij} + r_{ij} + (1/bc) \sum \sum e_{ijk}$$

Keterangan :

Y_{ijk}	: Nilai tengah genotipe I x j
m	: nilai tengah umum
g_i	: Pengaruh daya gabung umum (DGU) tetua ke-i
g_j	: Pengaruh daya gabung umum (DGU) tetua ke-j
s_{ij}	: Pengaruh daya gabung khusus (DGK) tetua i x j
r_{ij}	: Pengaruh resiprok
$(1/bc) \sum \sum e_{ijk}$: Pengaruh rata-rata error

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

Tabel 15 Anova daya gabung Griffing metode 1

Sumber Keragaman	Derajat Bebas	Kuadrat Tengah	KT Harapan
Daya gabung umum	p-1	KT _u	$\sigma^2e + (2(n-1)2/n) \sigma^2k + 2n \sigma^2u$
Daya gabung khusus	$\frac{1}{2} p(p-1)$	KT _k	$\sigma^2e + (2(n^2-n+1)^2/n^2) \sigma^2k$
Resiprokal	$\frac{1}{2} p(p-1)$	KT _e	$\sigma^2e + 2 \sigma^2r$
Galat	$(p^2-1)(n-1)$	KT _e	σ^2e

Pengaruh daya gabung umum (g_i) = $\frac{1}{2} n(Y_i + Y_j) - 1/n^2 Y..$

Keterangan :

g_i : nilai daya gabung umum

Y_i : jumlah nilai tengah persilangan genotipe ke-i

Y_j : Jumlah nilai tengah selfing genotipe ke-j

$Y..$: total nilai tengah genotipe

Pengaruh daya gabung khusus (S_{ij}) = $\frac{1}{2} (Y_i + Y_{ji}) - \frac{1}{2} (Y_{..} + Y_{.j} + Y_{.i} + Y_{ii}) + 1/n^2 Y..$

$Y..$

Keterangan :

S_{ij} : Nilai daya gabung khusus,

Y_{ij} : Nilai tengah genotipe i x j

Y_{ji} : Nilai tengah genotipe j x i

Y_i : Jumlah nilai tengah persilangan genotipe ke-i

Y_j : Jumlah nilai tengah selfing genotipe ke-j

$Y_{.j}$: Jumlah nilai tengah persilangan genotipe ke-j

$Y_{..}$: Total nilai tengah genotipe

Pengaruh resiprokal (r_{ij}) = $\frac{1}{2} (Y_{ij} - Y_{ji})$

Keterangan :

r_{ij} : pengaruh resiprokal

Y_{ij} : nilai tengah genotipe i x j

Y_{ji} : nilai tengah genotipe j x i

5.3 Hasil dan Pembahasan

5.3.1 Rekapitulasi Sidik Ragam Karakter Relatif Tomat

Karakter relatif tomat merupakan perbandingan antara suatu karakter tomat pada kondisi tercekan (naungan parapet 50%) terhadap kondisi karakter tersebut pada kondisi normal (tanpa naunga). Hasil rekapitulasi sidik ragam memperlihatkan bahwa genotipe berpengaruh nyata atau sangat nyata terhadap bobot dan jumlah buah per tanaman relatif, *fruit set* relatif, tinggi tanaman relatif, panjang intenode relatif, tingkat kehijauan daun relatif, padatan total terlarut relatif, kerapatan bulu daun relatif, luas daun relatif, bobot daun spesifik relatif, % helai daun relatif, rasio helai dan tangkai daun relatif, bobot daun utuh relatif, bobot tangkai daun relatif, diameter, panjang dan bobot buah tomat relatif (Tabel 16).



Tabel 16 Rekapitulasi sidik ragam pengaruh genotipe terhadap berbagai karakter tomat relatif kondisi naungan paronet 50% terhadap kondisi tanpa naungan

No	Karakter	Genotipe	kk (%)	No	Karakter	Genotipe	kk (%)
1	BBT	**	18.61	11	BL	**	6.17
2	GBT	**	22.12	12	LUD	**	14.58
3	FS	**	21.37	13	BDS	**	18.51
4	PD	tn	23.88	14	%DAUN	*	18.75
5	LD	tn	20.36	15	D/T	**	15.35
6	TT	*	15.93	16	BDA	**	23.58
7	PINT	*	20.43	17	BDT	**	36.99
8	DBAT	tn	26.48	18	DB	**	20.54
9	SPAD	**	3.81	19	BB	**	25.03
10	PTT	*	13.68	20	PB	**	12.81

Keterangan: BBT = Bobot buah per tanaman relatif, GBT = Jumlah buah per tanaman relatif, FS = *Fruit set* relatif, PD = Panjang daun relatif, LD = Lebar daun relatif, TT = Tinggi tanaman relatif, PINT = Panjang internode relatif, DBAT = Diameter batang relatif, SPAD = Kehijauan daun relatif, PTT = Padatan total terlarut daun relatif, BL = Kerapatan bulu daun relatif, LUD = Luas daun relatif, BDS = Bobot daun spesifik relatif, %Daun = Persentase bobot helai daun terhadap bobot utuh daun relatif, D/T = Rasio helai daun terhadap tangkai daun relatif, BDA = Bobot daun utuh relatif, BDT = Bobot tangkai daun relatif, DB = Diameter buah relatif, PB = panjang buah relatif, BB = Bobot per buah tomat relatif. ** Berpengaruh nyata pada taraf 1%, * Berpengaruh nyata pada taraf 1%, tn = tidak berbeda nyata.

5.3.2 Hubungan antara Karakter Relatif Tomat

Nilai koefesien korelasi dapat menunjukkan hubungan antar dua karakter. Hal ini menjadikan nilai koefesien korelasi menjadi penting untuk diketahui sebagai langkah awal menentukan kriteria seleksi suatu program pemuliaan tanaman. Analisis korelasi dilakukan diantara karakter-karakter yang nyata atau sangat nyata dipengaruhi oleh genotipe seperti pada Tabel 17.

Hasil analisis korelasi memperlihatkan bahwa karakter jumlah buah per tanaman relatif, warna hijau daun relatif, dan luas daun relatif memiliki korelasi yang nyata dan positif terhadap bobot buah per tanaman relatif tomat. Hal ini mengindikasikan bahwa peningkatan jumlah buah per tanaman relatif, kehijauan daun relatif, dan luas daun relatif menyebabkan peningkatan bobot buah per tanaman tomat relatif dan juga sebaliknya. Hasil analisis korelasi juga memperlihatkan adanya korelasi yang nyata yang negatif antara karakter kerapatan bulu daun relatif dengan bobot buah per tanaman tomat relatif. Hal ini mengindikasikan bahwa penurunan jumlah daun spesifik relatif dapat menyebabkan peningkatan bobot buah per tanaman tomat relatif dan juga sebaliknya (Tabel 17).

Tabel 17 Koefesien korelasi antar karakter relatif tomat pada kondisi cekaman naungan paronet 50% terhadap kondisi tanpa naungan

Karakter	BBT	GBT	FS	TT	PINT	SPAD	PTT	BL	LUD	BDS	%DN	D/T	BDA	BDT	DB	BB
GBT	0.75															
FS	0.14	0.09														
TT	0.04	0.07	0.02													
PINT	0.03	0.06	0.00	0.33												
SPAD	0.27	0.38	0.14	0.11	0.00											
PTT	-0.02	0.01	-0.04	-0.20	-0.15	0.01										
BL	-0.18	-0.12	0.29	0.04	0.05	-0.01	0.06									
LUD	0.23	0.23	0.18	-0.05	0.02	0.19	0.04	0.00								
BDS	-0.05	-0.07	0.05	-0.11	-0.04	-0.10	0.14	0.16	-0.14							
%DN	0.09	-0.02	0.09	-0.03	-0.09	-0.08	0.01	-0.08	0.07	0.04						
D/T	0.05	-0.08	0.07	-0.03	-0.06	-0.14	0.01	-0.05	0.05	-0.01	0.93					
BDA	0.13	0.13	0.07	0.07	0.09	0.10	0.05	0.14	0.59	0.01	-0.48	-0.51				
BDT	0.03	0.08	0.05	0.09	0.08	0.08	0.02	0.11	0.36	-0.01	-0.62	-0.71	0.91			
DB	-0.16	-0.15	-0.06	-0.08	0.03	-0.04	0.24	0.05	0.00	0.06	0.01	0.07	0.01	-0.05		
BB	0.03	0.11	-0.03	-0.01	-0.12	0.01	-0.05	0.09	0.06	-0.03	-0.20	-0.16	0.19	0.19	0.13	
PB	-0.04	-0.08	-0.01	-0.02	-0.01	-0.06	-0.01	0.14	0.11	0.10	-0.15	-0.05	0.20	0.15	0.37	0.78

Keterangan: BBT = Bobot buah per tanaman relatif, GBT = Jumlah buah per tanaman relatif, FS = *Fruit set* relatif, TT = Tinggi tanaman relatif, PINT = Panjang internode relatif, SPAD = Kehijauan daun relatif, PTT = Padatan total terlarut daun relatif, BL = Kerapatan bulu daun relatif, LUD = Luas daun relatif, BDS = Bobot daun spesifik relatif, %Daun = Persentase bobot helai daun terhadap bobot utuh daun relatif, D/T = Rasio helai daun terhadap tangkai daun relatif, BDA = Bobot daun utuh relatif, BDT = Bobot tangkai daun relatif, DB = Diameter buah relatif, PB = panjang buah relatif, BB = Bobot per buah tomat relatif. Biru = Nyata pada taraf 1% atau 5%, Merah = Tidak nyata pada taraf 5%,

5.3.3 Pengaruh Langsung dan Tidak Langsung Karakter Terkait Toleransi Naungan terhadap Produktivitas Relatif

Nilai koefesien korelasi belum dapat menginformasikan tentang besarnya pengaruh langsung suatu karakter terhadap karakter lainnya. Informasi pengaruh langsung atau tidak langsung suatu karakter terhadap suatu karakter dapat dijelaskan oleh nilai koefesien sidik lintas. Hasil sidik lintas terhadap bobot buah per tanaman tomat relatif menunjukkan bahwa karakter jumlah buah per tanaman relatif dan kerapatan bulu daun relatif memiliki pengaruh langsung yang kuat terhadap bobot buah per tanaman relatif. Namun, pengaruh langsung karakter jumlah buah per tanaman relatif bersifat positif sedangkan pengaruh langsung jumlah daun spesifik relatif bersifat negatif terhadap bobot buah per tanaman relatif (Tabel 18).

Hasil sidik lintas juga memperlihatkan bahwa karakter kehijauan daun relatif dan luas daun relatif memiliki pengaruh tidak langsung yang kuat dan positif melalui karakter jumlah buah per tanaman relatif terhadap karakter bobot buah per tanaman relatif. Hal ini mengindikasikan bahwa karakter bobot buah per tanaman, jumlah buah per tanaman relatif, kehijauan daun relatif, luas daun relatif dan jumlah bulu daun relatif merupakan karakter-karakter yang terkait dengan toleransi nungan pada tanaman tomat (Tabel 18).



Tabel 18

Pengaruh langsung dan tidak langsung karakter jumlah buah per tanaman tomat relatif, kerapatan bulu daun relatif dan luas daun relatif terhadap bobot buah per tanaman tomat relatif

Karakter	C	Pengaruh Tidak Langsung			r _{XY}
		GBT	SPAD	BL	
GBT	0.766		0.286	-0.093	0.170
SPAD	-0.028	0.101		-0.004	0.052
BL	-0.130	0.023	0.003		-0.184
LUD	-0.120	0.052	0.045	-0.001	0.232

Keterangan: C = Koefisien lintas, GBT = Jumlah buah per tanaman relatif, SPAD = Warna hijau daun relatif, BL = Kerapatan bulu daun relatif, LUD = Luas daun relatif

Sama dengan pada percobaan 1, kehijauan pada percobaan ini diukur menggunakan SPAD klorofil meter dengan satuan unit. Kehijauan daun hasil SPAD memiliki korelasi yang sangat kuat dengan jumlah klorofil pada daun tanaman (Rodriguez dan Miller 2000; Kapotis *et al.* 2003). Hal ini mengindikasikan bahwa klorofil sangat berpengaruh terhadap bobot buah per tanaman relatif pada tanaman tomat. Hal ini juga menguatkan hasil percobaan 1 yang juga menunjukkan bahwa klorofil dapat mempengaruhi toleransi tanaman tomat terhadap cekaman naungan

Klorofil sudah banyak dilaporkan sebagai salah satu karakter yang memiliki peranan penting dalam adaptasi tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Peningkatan jumlah klorofil a dan b lebih besar terjadi pada genotipe tanaman toleran dibandingkan genotipe peka naungan pada tanaman talas, padi, kedelai dan tomat (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Hattrup *et al.* 2007; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al* 2016b). Peningkatan kandungan klorofil pada genotipe tanaman toleran naungan dapat meningkatkan kemampuan tanaman dalam menyerap energi cahaya sehingga proses fotosintesis dalam berjalan lebih optimal. Selain jumlah klorofil, rasio klorofil a/b juga telah banyak dilaporkan sangat terkait adaptasi genotipe toleran tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Genotipe toleran naungan umumnya menghasilkan rasio klorofil a/b yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan karena peningkatan jumlah klorofil b yang lebih besar dibandingkan klorofil a (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al* 2016b).

Daun merupakan organ fotosintetik utama pada tanaman. Maka tidak heran jika peningkatan luas daun memiliki pengaruh tidak langsung yang tinggi dan positif terhadap toleransi naungan pada tanaman tomat. Peningkatan luas daun menyebabkan luas area penangkapan cahaya matahari oleh daun menjadi lebih luas. Peningkatan luas daun umumnya akan dibarengi dengan penipisan lapisan palisade yang menyebabkan kloroplast bergerak lebih keatas mendekati permukaan daun yang ditandai dengan peningkatan warna permukaan daun (ditandai dengan korelasi yang nyata dan positif antara luas daun relatif dan kehijauan daun relatif Tabel 19). Hal ini menyebabkan cahaya matahari dapat lebih cepat masuk ke kloroplast karena berkangnya refleksi cahaya oleh bagian daun lainnya sehingga fotosintesis dapat menjadi lebih optimal digunakan. Kisman *et al* (2007) menyatakan bahwa pada kondisi intensitas cahaya rendah,

diperlukan morfologi daun yang lebih lebar dan tipis penangkapan cahaya oleh daun lebih optimal dan perefleksian cahaya menjadil lebih rendah.

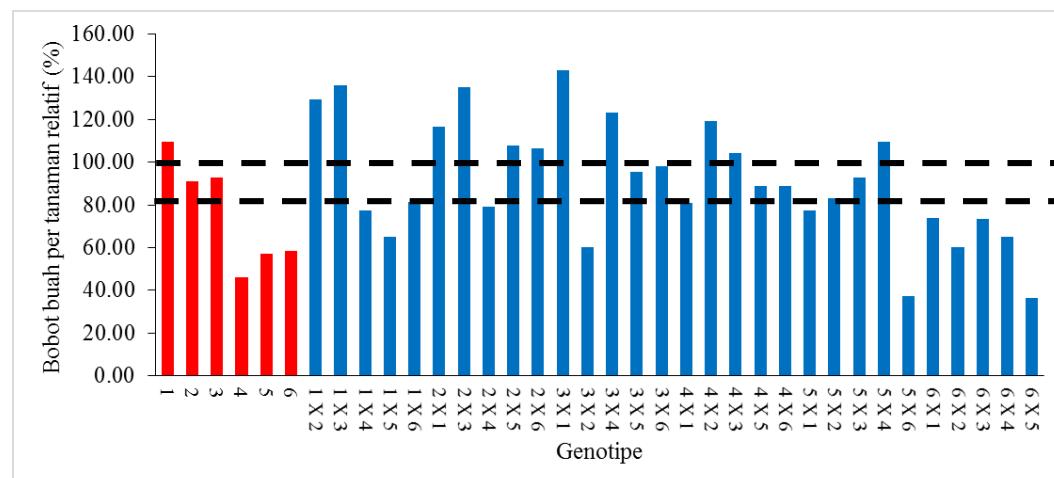
Kerapatan bulu daun relatif berpengaruh langsung dan negatif terhadap karakter bobot buah per tanaman relatif. Semakin besar kerapatan bulu daun relatif, semakin kecil bobot buah per tanaman relatif. Lahumuria *et al.* (2006) dan Sundari *et al* (2008) melaporkan bahwa karakter kerapatan bulu daun merupakan salah satu karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman kedelai dan kacang hijau. Menurut Gregoriou *et al.* (2007), salah satu mekanisme adaptasi tanaman zaitun terhadap cekaman intensitas cahaya rendah adalah dengan mengurangi kerapatan bulu daun. Kerapatan bulu daun yang rendah menjadikan cahaya yang terefleksi menjadi lebih rendah sehingga cahaya matahari dapat lebih maksimal ditangkap oleh klorofil. Hal ini menjadikan fotosintesis lebih optimal pada genotipe-genotipe dengan kerapatan bulu daun yang rendah.

Selain kehijauan daun relatif, luas daun relatif dan kerapatan daun relatif, karakter jumlah buah per tanaman juga berpengaruh langsung terhadap bobot buah per tanaman. Penurunan jumlah buah per tanaman akibat cekaman naungan diduga disebabkan oleh penurunan *fruit set*. *Fruit set* umumnya memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif dengan jumlah buah per tanaman. Cekaman naungan > 40% dilaporkan dapat menurunkan *fruit set* tanaman cabai (Jaimez dan Rada 2006). Hal ini disebabkan karena ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula di daun lebih rendah dibandingkan ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula pada bunga (ovarium). Hal ini menyebabkan kompetisi antara akumulasi gula di daun dan di bunga sehingga menyebabkan bunga cabai yang rontok. Selisih ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula di daun dan bunga diduga lebih rendah pada genotipe cabai toleran naungan dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan, sehingga kerontokan bunga menjadi lebih rendah pada genotipe cabai toleran dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan (Aloni *et al.* 1996). *Fruit set* umumnya memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif dengan jumlah buah per tanaman.

5.3.4 Perbedaan Produktivitas Relatif dan Berbagai Karakter Relatif Terkait Toleransi Naungan

Sebanyak enam genotipe digunakan sebagai tetua persilangan untuk menghasilkan 36 kombinasi persilangan dialel lengkap. Terdapat perbedaan produktivitas relatif diantara genotipe tetua yang digunakan. Genotipe tetua SSH3 menghasilkan produktivitas relatif tomat > 100%. Hal ini memperlihatkan bahwa genotipe SSH3 menghasilkan produktivitas yang lebih tinggi pada kondisi naungan paronet 50% dibandingkan pada kondisi tanpa naungan. Produktivitas genotipe SSH3 pada kondisi tanpa naungan sebesar 896 g per tanaman meningkat sebesar 9.5% pada kondisi cekaman naungan menjadi 969 g per tanaman. Hal ini mengindikasikan bahwa genotipe SSH3 tergolong genotipe suka naungan (Gambar 5 dan Tabel 19). Genotipe Apel dan GIK menghasilkan produktivitas relatif < 100%. Hal ini menandakan adanya penurunan produktivitas genotipe Apel dan GIK ketika ditanam pada kondisi cekaman naungan dibandingkan saat ditanam pada kondisi normal. Produktivitas genotipe Apel dan GIK pada kondisi normal sekitar 1404 dan 1127 g per tanaman, menurun sekitar 7 – 9% jika ditanam pada kondisi naungan paronet 50% menjadi 1277 dan 1031 g per

tanaman. Penurunan produktivitas pada cekaman naungan yang < 20% mengindikasikan bahwa genotipe tomat Apel dan GIK tergolong genotipe tomat yang toleran cekaman naungan (Gambar 5 dan Tabel 19). Genotipe Intan, Tora IPB dan 4979 juga menghasilkan produktivitas relatif < 100%. Penurunan produktivitas ketiga genotipe tetua tersebut mencapai > 40% yang mengindikasikan ketiga genotipe tersebut tergolong genotipe tomat yang peka terhadap cekaman naungan. Genotipe Intan, Tora IPB dan 4979 masing-masing menghasilkan produktivitas sebesar 1668, 1880, 1318 g per tanaman jika ditanam pada kondisi normal, menurun menjadi menjadi 769, 1068 dan 758 g per tanaman saat ditanam pada kondisi naungan paronet 50% (Gambar 6 dan Tabel 20). Baharuddin *et al.* (2011) juga melaporkan hal yang sama sebelumnya. Perbedaan produktivitas relatif juga terlihat diantara genotipe turunan F1 dari persilangan genotipe tetua. Sebanyak 37% genotipe F1 tergolong genotipe tomat yang suka naungan, 30% tergolong genotipe tomat toleran naungan 20% tergolong genotipe moderat toleran dan sebanyak 13% tergolong genotipe peka naungan paronet 50% (Gambar 6 dan Tabel 19).

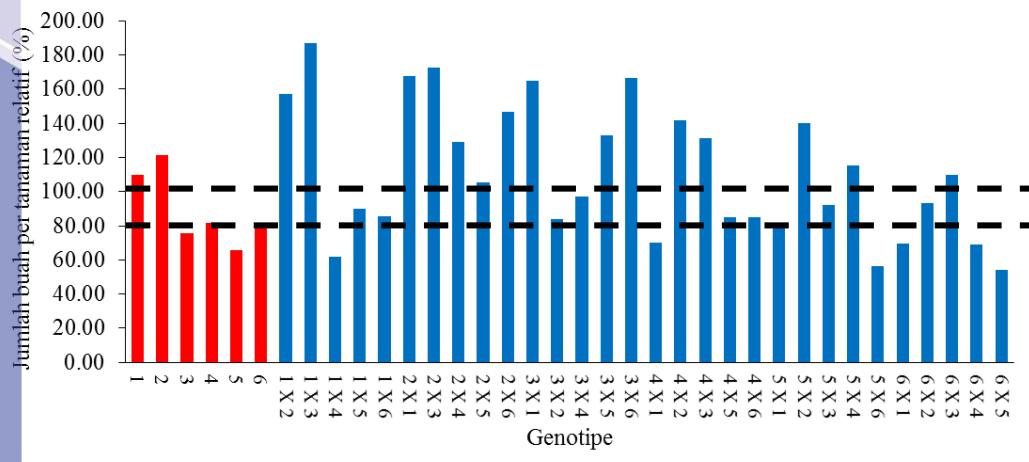


Gambar 5 Produktivitas relatif tomat genotipe tetua (merah) dan turunan F1 (biru) terhadap naungan paronet 50%

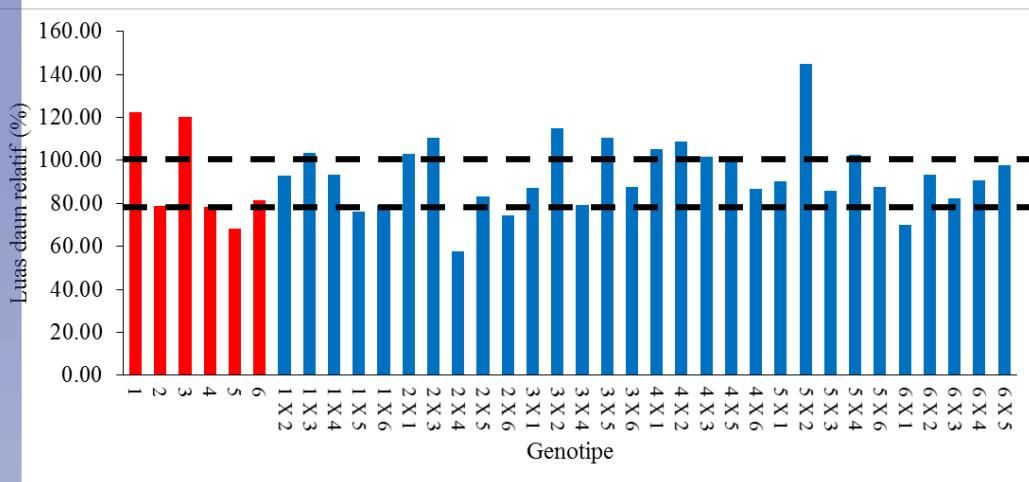
Perbedaan jumlah buah per tanaman relatif juga terlihat pada genotipe tetua dan genotipe F1 hasil persilangan diantaranya. Genotipe tetua SSH3 dan Apel menghasilkan jumlah daun per tanaman relatif > 100% dengan peningkatan jumlah buah per tanaman sebesar 9 – 21%. Genotipe tetua GIK, Intan, Tora IPB dan 4979 menghasilkan jumlah daun relatif < 100% dengan penurunan jumlah buah per tanaman 18 – 34%. Menurut Jaimez dan Rada (2006), adanya cekaman intensitas cahaya rendah dapat menurunkan jumlah buah per tanaman cabai akibat menurunnya *fruit set*. Aloni *et al* (1996) melaporkan bahwa penurunan *fruit set* lebih besar terjadi pada genotipe cabai peka naungan dibandingkan genotipe cabai toleran naungan. Selain itu, juga terdapat 15 genotipe F1 yang menghasilkan jumlah buah per tanaman relatif yang > 100% dengan peningkatan jumlah buah per tanaman sebesar 5 – 87% dan sisanya menghasilkan jumlah buah per tanaman relatif < 100% dengan penurunan jumlah buah per tanaman relatif sebesar 3 – 46% (Gambar 6 dan Tabel 19).

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.



Gambar 6 Jumlah buah per tanaman relatif tomat genotipe tetua (merah) dan turunan F1 (biru) terhadap naungan paronet 50%

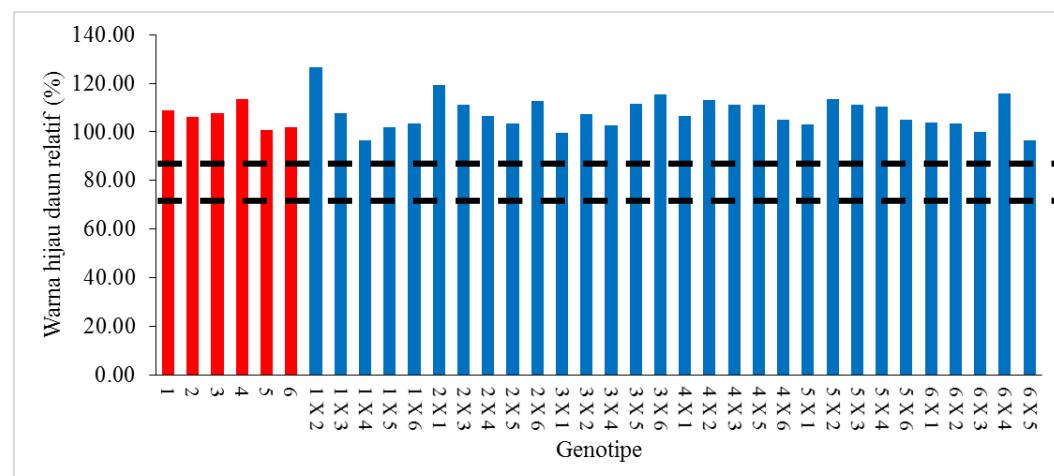


Gambar 7 Luas daun relatif tomat genotipe tetua (merah) dan turunan F1 (biru) terhadap naungan paronet 50%

Pengamatan terhadap luas daun relatif juga memperlihatkan adanya perbedaan luas daun relatif diantara genotipe tetua dan genotipe F1. Genotipe tetua SSH3 dan GIK menghasilkan luas daun relatif > 100% dengan peningkatan luas daun sebesar 20 – 23%, sedangkan genotipe tetua Apel, Intan, Tora IPB dan 4979 menghasilkan luas daun relatif < 100% dengan penurunan luas daun sebesar 21 – 32%. Selain itu, terdapat sekitar 11 genotipe F1 yang menghasilkan luas daun relatif > 100% dengan peningkatan luas daun berkisar antara 1 – 45% dan 19 genotipe tomat F1 menghasilkan luas daun relatif < 100% dengan penurunan luas daun sebesar 2 – 30% (Gambar 7 dan Tabel 20). Peningkatan luas daun menyebabkan luas area penangkapan cahaya matahari oleh daun menjadi lebih luas. Peningkatan luas daun umumnya akan dibarengi dengan penipisan lapisan palisade yang menyebabkan kloroplas bergerak lebih keatas mendekati permukaan daun yang ditandai dengan peningkatan warna permukaan daun (ditandai dengan korelasi yang nyata dan positif antara luas daun relatif dan kehijauan daun relatif Tabel 19). Hal ini menyebabkan cahaya matahari dapat

lebih cepat masuk ke kloroplas karena berkurangnya refleksi cahaya oleh bagian daun lainnya sehingga fotosintesis dapat menjadi lebih optimal digunakan. Kisman *et al* (2007) menyatakan bahwa pada kondisi intensitas cahaya rendah, diperlukan morfologi daun yang lebih lebar dan tipis penangkapan cahaya oleh daun lebih optimal dan perefleksian cahaya menjadil lebih rendah.

Semua genotipe tetua yang digunakan menghasilkan kehijauan daun relatif > 100%. Namun, genotipe SSH3, Apel, GIK dan Intan cenderung menghasilkan peningkatan kehijauan daun yang lebih tinggi (6 – 14%) dibandingkan peningkatan kehijauan daun genotipe tetua Tora IPB dan 4979 (0.5 – 1.0%). Hal yang hampir sama juga terlihat pada genotipe F1. Hampir seluruh genotipe F1 menghasilkan warna hijau daun relatif yang positif. Peningkatan warna hijau daun berkisar antara 0 – 26% pada genotipe F1 (Gambar 8 dan Tabel 20). Peningkatan kehijauan daun menunjukkan adanya peningkatan jumlah klorofil. Klorofil sudah banyak dilaporkan sebagai salah satu karakter yang memiliki peranan penting dalam adaptasi tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Peningkatan jumlah klorofil a dan b lebih besar terjadi pada genotipe tanaman toleran dibandingkan genotipe peka naungan pada tanaman talas, padi, kedelai dan tomat (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al*. 2003; Hattrup *et al*. 2007; Kisman *et al*. 2007; Sulistyowati *et al* 2016b). Peningkatan kandungan klorofil pada genotipe tanaman toleran naungan dapat meningkatkan kemampuan tanaman dalam menyerap energi cahaya sehingga proses fotosintesis dalam berjalan lebih optimal. Selain jumlah klorofil, rasio klorofil a/b juga telah banyak dilaporkan sangat terkait adaptasi genotipe toleran tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Genotipe toleran naungan umumnya menghasilkan rasio klorofil a/b yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan karena peningkatan jumlah klorofil b yang lebih besar dibandingkan klorofil a (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al*. 2003; Kisman *et al*. 2007; Sulistyowati *et al* 2016b).

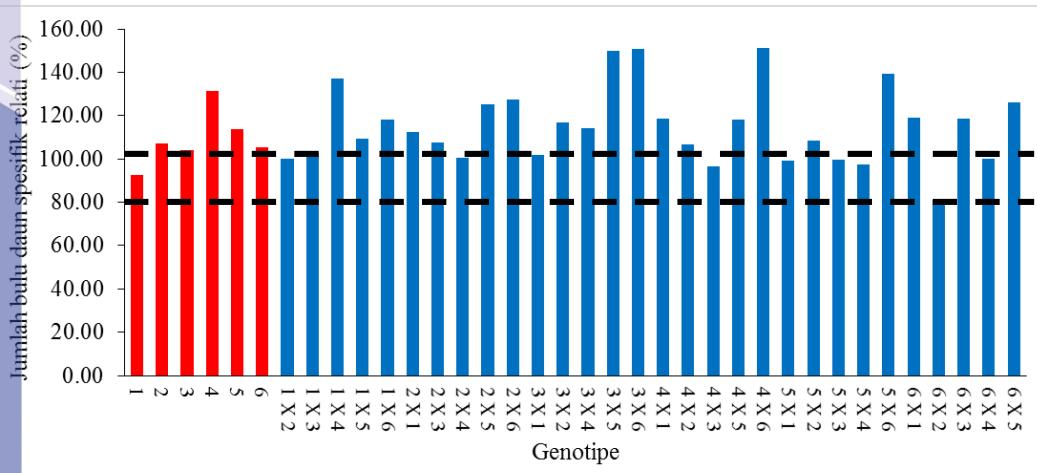


Gambar 8 Warna hijau daun relatif tomat genotipe tetua (merah) dan turunan F1 (biru) terhadap naungan paronet 50%

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



Gambar 9 Kerapatan bulu daun relatif tomat genotipe tetua (merah) dan turunan F1 (biru) terhadap naungan paronet 50%

Terdapat perbedaan kerapatan bulu daun relatif diantara genotipe tetua yang digunakan. Genotipe tetua suka naungan (SSH3) menghasilkan kerapatan bulu daun relatif < 100% yang mengindikasikan adanya penurunan kerapatan bulu daun akibat cekaman naungan. Genotipe tetua lainnya menghasilkan kerapatan bulu daun relatif > 100% yang mengindikasikan adanya peningkatan kerapatan bulu daun akibat cekaman naungan. dan kerapatan bulu daun relatif yang positif. Namun demikian, peningkatan kerapatan bulu daun genotipe tetua toleran naungan (Apel dan GIK) hanya berkisar 6 – 7%, sedangkan peningkatan kerapatan bulu daun relatif pada genotipe peka naungan (Intan, Tora dan 4979) berkisar antara 1 – 13%. Kerapatan bulu daun relatif berpengaruh langsung dan negatif terhadap karakter bobot buah per tanaman relatif. Semakin besar kerapatan bulu daun relatif, semakin kecil bobot buah per tanaman relatif. Lahumuria *et al.* (2006) dan Sundari *et al* (2008) melaporkan bahwa karakter kerapatan bulu daun merupakan salah satu karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman kedelai dan kacang hijau. Menurut Gregoriou *et al.* (2007), salah satu mekanisme adaptasi zaitun terhadap cekaman intensitas cahaya rendah adalah dengan mengurangi kerapatan bulu daun. Kerapatan bulu daun yang rendah menjadikan cahaya yang terefleksi menjadi lebih rendah sehingga cahaya matahari dapat lebih maksimal ditangkap oleh klorofil. Hal ini menjadikan fotosintesis lebih optimal pada genotipe-genotipe dengan kerapatan bulu daun yang rendah (Gambar 9 dan Tabel 20).



Tabel 19 Produktivitas dan jumlah buah per tanaman berbagai genotipe tomat pada kondisi normal (tanpa naungan) dan naungan paronet 50%

Genotipe	BBT		JBT	
	N0	N50	N0	N50
SSH3	896.04 ijk	968.84 de	39.34 jklm	42.90 lmnop
Apel	1404.16 defghij	1276.67 abcd	108.00 bcd	131.33 bc
GIK	1127.06 efghijk	1030.67 cde	94.83 bcdefg	70.04 ghijklm
Intan	1667.79 cde	769.44 de	46.42 ijklm	37.67 mnop
Tora	1879.63 bcd	1068.33 bcde	44.78 ijklm	29.44 op
4979	1317.57 defghij	758.33 de	122.33 ab	98.33 cdefgh
SSH3 x Apel	925.80 hijk	1170.56 abcde	52.61 ijklm	76.33 fghijkl
SSH3 x GIK	863.22 jk	1165.56 abcde	64.11 ghijkl	117.33 bcd
SSH3 x Intan	1525.00 cdefg	1160.00 bcde	67.67 fghijk	41.00 mnop
SSH3 x Tora	2023.44 bc	1233.81 abcd	60.56 hijkl	53.78 iklmnno
SSH3 x 4979	1405.76 defghij	1137.91 bcde	34.32 klm	29.20 op
Apel x SSH3	925.80 hijk	1065.00 cde	52.61 ijklm	87.11 defghi
Apel x GIK	1153.79 efghijk	1560.00 abc	102.80 bcde	177.00 a
Apel x Intan	1488.60 cdefgh	1170.00 abcde	86.50 cdefgh	111.00 bcd
Apel x Tora	1546.95 cdefg	1562.22 abc	74.11 efghi	76.78 fghijk
Apel x 4979	1220.77 efghijk	1278.89 abcd	49.67 ijklm	71.22 ghijklm
GIK x SSH3	667.77 k	943.89 de	44.44 ijklm	70.00 ghijklm
GIK x Apel	1016.10 ghijk	611.44 e	114.00 bc	93.00 defgh
GIK x Intan	997.57 ghijk	1228.89 abcd	53.00 hijklm	51.50 jklmnop
GIK x Tora	1368.77 defghij	1301.33 abcd	60.22 hijkl	80.11 efghij
GIK x 4979	850.43 jk	810.00 de	49.33 ijklm	81.00 efghij
Intan x SSH3	1525.00 cdefg	1216.67 abcd	62.33 ghijkl	43.67 klmnop
Intan x Apel	1070.86 fghijk	1275.56 abcd	72.67 efghi	102.78 cdefg
Intan x GIK	1603.91 cdef	1632.33 ab	71.56 efghij	93.67 defgh
Intan x Tora	1429.21 defghi	1249.44 abcd	47.00 ijklm	38.94 mnop
Intan x 4979	1250.03 efghij	1103.10 bcde	62.00 ghijkl	52.67 jklmnno
Tora x SSH3	2235.90 b	1727.67 a	67.00 fghijk	53.00 jklmnno
Tora x Apel	1465.21 cdefgh	1216.67 abcd	49.22 ijklm	66.00 hijklmn
Tora x GIK	1682.10 bcde	1561.67 abc	77.28 defghi	70.56 ghijklm
Tora x Intan	1233.91 efghij	1311.11 abcd	31.11 lm	34.50 nop
Tora x 4979	3052.93 a	1136.67 bcde	57.33 hijklm	32.33 op
4979 x SSH3	1632.13 cdef	1181.11 abcd	48.33 ijklm	33.33 nop
4979 x Apel	1401.97 defghij	836.67 de	150.22 a	137.33 b
4979 x GIK	1126.20 efghijk	823.33 de	99.78 bcdef	109.17 bcdef
4979 x Intan	1221.88 efghijk	790.83 de	26.00 m	18.00 p
4979 x Tora	3119.60 a	1136.67 bcde	60.00 hijkl	32.33 op

Keterangan: Angka yang sama pada kolom yang sama tidak berbeda nyata berdasarkan uji BNJ pada taraf $\alpha = 5\%$. BBT = Produktivitas relatif, JBT = Jumlah buah per tanaman relatif, N0 = Tanpa naungan, N50 = Naungan paronet 50%, Genotipe 1 = SSH3, Genotipe 2 = Apel, Genotipe 3 = GIK, Genotipe 4 = Intan, Genotipe 5 = Tora IPB, Genotipe 6 = 4979.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebukan sumber:

- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



Tabel 20

Kehijauan daun, kerapatan bulu daun dan luas daun berbagai genotipe tomat pada kondisi normal (tanpa naungan) dan naungan paronet 50%

Genotipe	SPAD		BL		LUD	
	N0	N50	N0	N50	N0	N50
SSH3	47.81 bcdefghi	52.06 abcdefg	51.83 hijklmn	56.50 ijkl	563.33 q	687.56 1
Apel	45.36 efgihjkl	48.19 ghijk	47.50 klmnop	50.83 lmno	1206.89 ghijklmn	944.11 ghijkl
GIK	43.20 kl	46.48 ijk	53.67 ghijk	55.75 jkl	756.33 opq	862.00 iklg
Intan	43.89 ijk	49.78 defghijk	56.00 fghi	73.57 de	1674.89 de	1303.11 cdefgg
Tora	49.07 bcdef	49.39 defghijk	70.17 abc	79.25 bcd	2588.00 a	1755.67 abg
4979	46.74 defghijkl	47.61 hijkl	75.61 a	79.50 bcd	1414.44 efgihjkl	1147.33 defghijk
SSH3 x Apel	42.91 1	54.18 abc	44.50 nop	44.50 o	1131.78 klmnop	1031.11 fghijkl
SSH3 x GIK	44.28 hijkl	47.74 hijkl	45.00 mnop	46.25 no	1049.78 klmnop	1083.67 fghijkl
SSH3 x Intan	45.62 efgihjkl	43.89 1	46.50 klmnop	63.75 ghi	1120.00 klmnop	1039.56 fghijkl
SSH3 x Tora	49.57 bcde	50.55 cdefghij	58.50 efg	63.75 ghi	1877.67 bcd	1430.44 bcdefg
SSH3 x 4979	49.93 bed	51.67 abcdefgh	64.67 bcde	76.25 cde	1684.67 cde	1333.78 cdefgg
Apel x SSH3	43.30 kl	51.57 abcdefgh	51.33 hijklmn	57.75 hijkl	1008.22 mnop	1038.67 efgihjklg
Apel x GIK	44.04 ijk	48.98 fghijk	56.07 fghi	60.42 hijk	805.00 nopq	889.44 hijklg
Apel x Intan	45.81 defghijkl	48.80 fghijk	64.00 bcde	64.25 ghi	2184.00 b	1259.33 defghig
Apel x Tora	51.63 ab	53.37 abcd	62.33 cdef	78.00 cd	965.00 mnopq	800.44 klg
Apel x 4979	48.91 bcdefg	55.03 a	62.50 cdef	79.50 bcd	1549.67 defghij	1153.33 defghijk
GIK x SSH3	45.73 defghijkl	45.61 kl	42.83 op	43.50 o	955.22 mnopq	829.33 jklg
GIK x Apel	45.49 efgihjkl	48.75 fghijk	45.17 lmnop	52.50 lm	723.78 pq	826.11 jklg
GIK x Intan	45.13 fghijkl	46.43 jkl	47.83 jklmnop	54.50 klm	1441.33 efgijk	1142.67 defghijk
GIK x Tora	45.36 efgihjkl	50.58 cdefghij	43.67 nop	65.25 fgh	1148.67 jklmno	1268.33 defghg
GIK x 4979	47.63 bcdefghij	54.95 a	57.50 efg	86.50 b	1564.00 defgh	1367.00 bcdefg
Intan x SSH3	47.68 bcdefghi	50.70 bcdefghi	46.50 klmnop	55.00 jkl	1214.11 fghijklm	1279.22 cdefghg
Intan x Apel	43.42 jkl	49.13 efgijk	44.00 nop	47.00 mno	1154.44 jklmno	1228.00 defghijg
Intan x GIK	45.88 defghijkl	51.00 abcdefgh	47.83 jklmnop	46.25 no	1030.00 lmnop	1050.67 efgihjklg
Intan x Tora	45.98 defghijkl	51.12 abcdefgh	53.00 ghijkl	62.50 ghij	2140.44 b	2157.67 ag
Intan x 4979	46.84 defghijkl	49.17 defghijk	50.50 ijkdmno	76.25 cde	1553.00 defghi	1340.44 cdefgg
Tora x SSH3	48.85 bcdefg	50.33 cdefghij	55.67 fghij	55.33 jkl	1671.00 de	1502.00 bcdeg
Tora x Apel	48.43 bcdefgh	54.91 ab	66.77 bcd	72.25 def	1176.56 hijklmn	1671.22 bcg
Tora x GIK	46.80 defghijkl	51.98 abcdefg	55.67 fghij	55.42 jkl	1666.56 de	1434.67 bcdeg
Tora x Intan	45.22 fghijkl	49.79 defghijk	71.22 ab	69.25 efg	2078.67 bc	2129.67 ag
Tora x 4979	48.07 bcdefghi	50.55 cdefghij	60.17 defg	83.67 bc	1007.33 mnop	882.00 hijkg
4979 x SSH3	51.27 abc	53.30 abcde	52.50 ghijklm	62.50 ghij	1613.33 def	1133.22 defghijk
4979 x Apel	47.21 cdefghijk	48.86 fghijk	70.67 ab	57.25 ijk	908.00 mnopq	848.67 jklg
4979 x GIK	49.19 bcdef	49.22 defghijk	64.17 bcde	76.00 cde	1420.67 efgihjkl	1174.33 defghijk
4979 x Intan	44.77 ghijkl	51.80 abcdefgh	75.00 a	75.00 de	1582.44 defg	1427.56 bcdefg
4979 x Tora	54.65 a	52.73 abcdef	76.56 a	96.50 a	1309.28 efgihjklm	1278.22 cdefghg

Keterangan: Angka yang sama pada kolom yang sama tidak berbeda nyata berdasarkan uji BNJ pada taraf $\alpha = 5\%$. BBT = Produktivitas relatif, JBT = Jumlah buah per tanaman relatif, N0 = Tanpa naungan, N50 = Naungan paronet 50%, Genotipe 1 = SSH3, Genotipe 2 = Apel, Genotipe 3 = GIK, Genotipe 4 = Intan, Genotipe 5 = Tora IPB, Genotipe 6 = 4979.

5.3.5 Daya Gabung Karakter Terkait Toleransi Naungan

Informasi daya gabung suatu karakter sangat penting bagi suatu program pemuliaan tanaman. Dari informasi daya gabung dapat diketahui genotipe tetua yang memiliki superioritas pada karakter tertentu sehingga dapat ditentukan genotipe tetua yang akan dilibatkan dalam suatu program pemuliaan tanaman (Ram *et al.* 2018). Daya gabung terdiri atas daya gabung umum (DGU) dan daya gabung khusus (DGK). Daya gabung umum digunakan untuk mengetahui pengaruh gen aditif pada suatu karakter, sedangkan DGK digunakan untuk mengetahui pengaruh gen non aditifnya Thakur *et al.* (2019).

Analisis daya gabung pada percobaan ini dilakukan terhadap produktivitas relatif dan karakter-karakter terkait produktivitas relatif pada tanaman tomat. Sifat toleransi terhadap cekaman naungan dilakukan menggunakan karakter produktivitas relatif. Produktivitas relatif telah digunakan oleh Baharuddin *et al.* (2014) dan Sulistyowati *et al.* (2016a) untuk menentukan toleransi naungan pada tanaman tomat. Produktivitas relatif merupakan selisih antara produktivitas pada kondisi tercekar dengan produktivitas pada kondisi normal dibandingkan dengan produktivitas pada kondisi normal. Karakter-karakter terkait toleransi naungan yaitu jumlah buah per tanaman relatif, luas daun relatif, kerapatan bulu daun relatif dan kehijauan daun relatif. Karakter-karakter ini merupakan karakter-karakter yang memiliki pengaruh langsung atau pengaruh tidak langsung yang tinggi terhadap sifat toleransi naungan pada tanaman tomat.

5.3.5.1 Perbedaan Daya Gabung Umum (DGU) antar Genotipe Tetua Tomat

Analisis ragam daya gabung menggunakan metode 1 Griffing memperlihatkan bahwa pengaruh daya gabung umum (DGU) dan daya gabung khusus (DGK) berpengaruh sangat nyata terhadap semua karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat (Tabel 21). Hal ini menunjukkan bahwa terdapat genotipe tetua yang memiliki DGU yang lebih baik dibandingkan genotipe lainnya dan terdapat kombinasi persilangan yang memiliki DGK yang lebih baik dibandingkan kombinasi persilangan lainnya. Selain itu, Tabel 21 juga menginformasikan bahwa terdapat pengaruh gen aditif dan non aditif pada karakter-karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat.

Genotipe tetua GIK memiliki DGU yang paling baik untuk produktivitas dan luas daun relatif. Hal ini mengindikasikan bahwa genotipe GIK sangat baik digunakan sebagai tetua untuk meningkatkan produktivitas dan luas daun relatif (Tabel 22). Hal ini juga yang diduga menjadikan genotipe GIK sebagai genotipe tomat yang toleran naungan. Kisman *et al.* (2007) melaporkan bahwa salah satu mekanisme adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan adalah dengan meningkatkan luas daun. Hal ini menguatkan Baharudin *et al.* (2014) dan Sulistyowati *et al.* (2016a) yang melaporkan bahwa genotipe GIK merupakan genotipe yang toleran nungan.

Genotipe Apel memiliki DGU yang paling baik untuk karakter jumlah buah per tanaman relatif, kerapatan bulu daun relatif dan kehijauan daun relatif. Hal ini mengindikasikan bahwa genotipe Apel sangat baik digunakan sebagai tetua persilangan untuk meningkatkan jumlah buah per tanaman relatif dan kehijauan relatif. Genotipe Apel juga sangat baik digunakan sebagai tetua persilangan untuk menghasilkan kerapatan bulu daun yang rendah. Berdasarkan hal tersebut maka tidak mengherankan jika genotipe Apel tergolong genotipe yang



toleran naungan (Tabel 22). Peningkatan jumlah klorofil daun dan penghindaran refleksi cahaya matahari sampai ke daun telah dilaporkan oleh beberapa penelitian sebagai mekanisme toleransi pada beberapa tanaman (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Lahumuria *et al.* 2006; Hattrup *et al.* 2007; Gregoriou *et al.* 2007; Kisman *et al.* 2007; Sundari *et al.* 2008; Sulistyowati *et al.* 2016b).

Tabel 21 Kuadrat tengah daya gabung beberapa karakter tomat relatif dialel lengkap menggunakan metode Griffing 1

Sumber Keragaman	db	BBT	GBT	LUD	BL	SPAD
Ulangan	2	1546.1 **	4075.1 **	798.6 **	42.5 **	52.5 **
Genotipe	35	2285.8 **	4192.4 **	911.6 **	846.7 **	121.5 **
DGU	5	7104.4 **	11438.4 **	1055.6 **	562.6 **	142.0 **
DGK	15	1728.6 **	3934.2 **	889.5 **	764.2 **	140.0 **
Resiprokal	15	1236.8 **	2035.3 **	885.7 **	1023.9 **	96.2 **
Galat	70	284.5	581.9	145.4	45.0	17.1

Keterangan: ** Berpengaruh nyata pada taraf $\alpha = 1\%$. Db = derajat bebas, BBT = Produktivitas relatif, JBT = Jumlah buah per tanaman relatif, LUD = Luas daun relati, BL = Kerapatan bulu daun relati, SPAD = Warna hijau daun relatif

Genotipe Apel dan GIK merupakan genotipe yang toleran naungan, namun terdapat mekanisme toleransi naungan yang berbeda diantara kedua genotipe tersebut. Terdapat mekanisme peningkatan luas daun pada mekanisme toleransi naungan pada genotipe GIK. Sujinah dan Jamil (2016) melaporkan bahwa terdapat beberapa mekanisme toleransi naungan pada padi gogo. Hal ini memungkinkan genotipe yang berbeda juga menghasilkan mekanisme toleransi yang berbeda. Meningkatnya luas daun menjadikan luas area penangkapan energi cahaya matahari menjadi bertambah sehingga energi cahaya matahari yang ditangkap oleh klorofil menjadi lebih banyak dan fotosintesis menjadi lebih optimal. Sedangkan mekanisme toleransi yang terdapat pada genotipe Apel yaitu menurunkan kerapatan bulu daun dan meningkatkan jumlah klorofil pada daun. Dengan kerapatan bulu daun yang lebih sedikit menjadikan refleksi cahaya matahari sampai ke klorofil semakin berkurang dan penangkapan energi cahaya matahari menjadi lebih banyak. Peningkatan jumlah klorofil menjadikan alat penangkap energi cahaya matahari pada daun menjadi lebih bertambah sehingga jumlah energi cahaya matahari yang dapat dipanen juga menjadi bertambah. Kedua hal tersebut menjadikan kegiatan fotosintesis pada genotipe Apel menjadi lebih optimal.

5.3.5.2 Perbedaan Daya Gabung Khusus (DGK) antar F1 Kombinasi Persilangan

Analisis ragam daya gabung juga memperlihatkan bahwa pengaruh daya gabung khusus (DGK) dan resiprokal berpengaruh sangat nyata terhadap karakter-karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat (Tabel 21). Hal ini menunjukkan adanya kombinasi persilangan F1 yang memiliki DGK lebih baik dibandingkan kombinasi persilangan lainnya. Nilai DGK yang nyata juga menunjukkan adanya potensi pengembangan varietas tomat toleran naungan sebagai varietas hibrida. Nilai DGK yang tinggi seringkali disebabkan oleh akis



gen dominan dan epistasis Adanya peningkatan nilai DGK salah satunya dapat sebabkan oleh adanya interaksi aksi gen non aditif (Sujiprihati *et al.* 2012; Thakur *et al.* 2019). Aksi gen dominan menunjukkan adanya peluang dihasilkannya vigor atau nilai karakter F1 yang lebih baik dibandingkan rata-rata atau nilai tetua terbaiknya pada kondisi cekaman naungan. Selain itu, adanya epistasis menjadikan seleksi segregan transgresif pada awala generasi menjadi kurang efektif karena ragam aditif yang masih rendah. Seleksi pada karakter yang besar dipengaruhi aksi gen aditif sering dilakukan pada generasi lanjut saat ragam aditif sudah lebih tinggi (Amjid *et al.* 2016; Sihaloho *et al.* 2015; Somraj *et al.* 2018). Hal ini membutuhkan waktu yang lebih lama sehingga varietas hibrida F1 menjadi sangat potensial untuk dikembangkan.

Genotipe persilangan Apel x GIK (2x3) menghasilkan DGK tertinggi untuk produktivitas relatif dan jumlah buah per tanaman relatif. Selain itu, genotipe persilangan Apel x GIK juga mampu memberikan daya hasil tomat yang tinggi pada cekaman naungan (1560 g per tanaman). Hal ini dapat terjadi karena baik genotipe Apel maupun genotipe GIK merupakan penggabung yang baik untuk karakter-karakter toleransi naungan. Beberapa penelitian telah melaporkan bahwa persilangan antara tetua dengan DGU yang tinggi seringkali juga dapat menghasilkan DGK yang tinggi (Sujiprohati *et al.* 2012; Efendi *et al.* 2017)

Genotipe persilangan Tora IPB x Apel (5x2) menghasilkan DGK tertinggi untuk karakter luas daun relatif, persilangan Apel x SSH3 (2x1) menghasilkan DGK tertinggi warna hijau daun relatif dan genotipe persilangan Tora IPB x SSH3 (5x1) menghasilkan DGK terendah untuk karakter kerapatan bulu daun relatif (Tabel 22). Hal ini memperlihatkan bahwa nilai DGK yang tinggi tidak selalu dihasilkan dari genotipe tetua dengan DGU yang tinggi. Beberapa penelitian telah melaporkan bahwa kombinasi persilangan dengan DGK tinggi dapat juga dihasilkan oleh tetua dengan DGU tinggi dan DGU rendah. Bahkan menurut Sujiprihati *et al.* (2012) dan Thakur *et al.* (2019), sebagian kombinasi persilangan DGK terbaik seringkali dihasilkan tetua DGU tertinggi x DGU terendah karena menggabungkan aksi gen aditif dan non aditif. Genotipe persilangan Tora IPB x SSH3 selain menghasilkan DGK terendah untuk kerapatan bulu daun, juga mampu memberikan daya hasil tertinggi pada cekaman naungan. Kedua genotipe tersebut saling melengkapi satu sama lainnya. Genotipe Tora IPB walaupun tergolong genotipe peka naungan, namun memiliki potensi hasil yang tinggi sedangkan genotipe SSH3 walaupun memiliki potensi hasil sedang namun tergolong genotipe tomat suka naungan.



Tabel 22 Nilai daya gabung umum dan khusus sifat toleransi naungan dan karakter terkait toleransi naungan genotipe tetua dan kombinasi persilangannya

Tetua	BBT	GBT	LUD	BL	SPAD
	DGU				
SSH3	11.06 **	5.01	2.39	-5.93 **	-0.41
Apel	9.38 *	24.06 **	2.02	-6.99 **	3.13 **
GIK	15.07 **	16.54 **	7.24 *	-1.46	0.16
Intan	-3.19	-11.93 *	-2.83	1.53	1.19
Tora	-13.23 **	-17.48 **	-0.08	1.27	-1.88 *
4979	-19.08 **	-16.21 **	-8.74 **	4.73 **	-2.18 *
F1	BBT	GBT	LUD	BL	SPAD
	DGU				
SSH3 x Apel	6.43	-5.20	-4.95 *	-6.24 **	3.65 **
SSH3 x GIK	-3.53	10.89 *	8.23 **	0.57	4.05 **
SSH3 x Intan	-1.82	-4.08	-6.00 *	9.42 **	-5.03 **
SSH3 x Tora	-6.26	5.38	-7.02 *	4.92 **	-0.50
SSH3 x 4979	3.94	8.00	4.54	-0.60	-0.17
Apel x SSH3	13.56 *	25.78 **	0.50	-2.99	12.41 **
Apel x GIK	37.39 **	44.40 **	-2.25	-4.56 **	2.06 *
Apel x Intan	-20.04 **	-6.26	-25.58 **	-3.21 *	-3.36 **
Apel x Tora	12.33 **	-17.14 **	-30.92 **	8.45 **	-5.00 **
Apel x 4979	23.08 **	26.80 **	-9.61 **	23.15 **	4.45 **
GIK x SSH3	24.58 **	46.64 **	-7.39	-12.63 **	-3.58 *
GIK x Apel	-15.66 *	-19.86 *	10.34 *	5.40 *	-1.71
GIK x Intan	9.37 *	-17.15 **	-11.21 **	8.75 **	-4.16 **
GIK x Tora	1.23	20.35 **	12.18 **	25.18 **	0.18
GIK x 4979	12.49 **	28.31 **	2.52	16.07 **	7.69 **
Intan x SSH3	-17.65 **	-34.91 **	6.74	9.98 **	-7.03 **
Intan x Apel	4.10	15.60	-9.08 *	-6.31 *	-2.04
Intan x GIK	12.87 *	2.05	-7.01	-9.94 **	-1.94
Intan x Tora	-10.27 *	-15.33 **	-0.71	10.36 **	0.50
Intan x 4979	12.04 **	8.04	-1.86	25.49 **	-5.40 **
Tora x SSH3	-15.65 *	-10.55	-12.34 **	-13.29 **	-2.73
Tora x Apel	10.54	8.43	19.03 **	7.07 **	-0.51
Tora x GIK	3.45	5.99	-2.01	9.62 **	5.41 **
Tora x Intan	26.74 **	21.88 *	11.56 *	-10.52 **	3.78 *
Tora x 4979	0.37	1.18	-4.91 *	6.56 **	4.35 **
4979 x SSH3	-3.31	-18.92 *	-12.12 *	-2.43	-1.23
4979 x Apel	4.24	4.58	-2.47	-8.93 **	-0.51
4979 x GIK	0.84	30.26 **	-6.70	15.89 **	2.16
4979 x Intan	10.29	-2.31	7.10	3.88	3.72 *
4979 x Tora	-19.72 **	-18.77 *	8.37	11.25 **	-2.74

Keterangan: ** Berbeda nyata pada taraf $\alpha = 1\%$, * Berbeda nyata pada taraf $\alpha = 5\%$, BBT = Produktivitas relatif, GBT = Jumlah buah per tanaman relatif, LUD = Luas daun relati,



BL = Kerapatan bulu daun relatif, SPAD = Warna hijau daun relatif, 1 = SSH3, 2 = Apel, 3 = GIK, 4 = Intan, 5 = Tora IPB, dan 6 = 4979.

5.4 Simpulan

Jumlah buah per tanaman relatif memiliki pengaruh langsung positif sedangkan kerapatan bulu daun relatif memiliki pengaruh langsung negatif terhadap sifat toleransi naungan pada tanaman tomat. Kehijauan daun relatif dan luas daun relatif memiliki pengaruh tidak langsung positif terhadap sifat toleransi naungan melalui jumlah buah per tanaman relatif. Hal ini mengindikasikan bahwa karakter kerapatan bulu daun, kehijauan daun, luas daun, jumlah dan bobot buah per tanaman merupakan karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Adanya pengaruh DGU dan DGK yang nyata mengindikasikan adanya pengaruh aksi gen aditif dan non aditif pada semua karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Genotipe tetua GIK memiliki DGU yang paling baik untuk sifat produktivitas relatif dan karakter luas daun relatif. Genotipe Apel memiliki DGU yang paling baik untuk karakter jumlah buah per tanaman relatif, kerapatan bulu daun relatif dan kehijauan daun relatif. Genotipe persilangan Apel x GIK menghasilkan DGK tertinggi untuk sifat toleransi naungan dan jumlah buah per tanaman relatif. Genotipe persilangan Tora IPB x SSH3 menghasilkan produktivitas tertinggi pada kondisi naungan paronet 50% dan DGK terendah untuk sifat kerapatan bulu daun relatif.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



6 ANALISIS GENETIK TOLERANSI NAUNGAN PADA TANAMAN TOMAT MENGGUNAKAN POPULASI DIALEL LENGKAP

Abstrak

Percobaan ini menggunakan rancangan persilangan dialel lengkap dengan 6 genotipe tetua tomat (suka naungan, toleran naungan, moderat toleran naungan, dan peka naungan) dan 30 F1 hasil persilangan diantaranya. Percobaan ini dilakukan di Kebun Percobaan Pusat Kajian Hortikultura Tropika, Institut Pertanian Bogor, Indonesia dari Februari sampai dengan Juli 2019 untuk menganalisis pewarisan sifat beberapa karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Penanaman di lapangan dilakukan menggunakan rancangan persilangan dialel lengkap. Diantara semua karakter yang diamati, hanya karakter luas daun dan kerapatan bulu daun yang dikendalikan oleh aksi gen aditif dominan. Interaksi antar lokus dihasilkan pada karakter produktivitas, jumlah buah per tanaman dan kehijauan daun relatif. Genotipe tetua SSH3 dan Apel memiliki banyak gen resesif yang dapat meningkatkan nilai luas daun relatif sedangkan genotipe tetua Apel memiliki banyak gen dominan yang dapat menurunkan kerapatan bulu daun relatif. Ragam non aditif lebih berperan pada baik karakter luas daun relatif, maupun kerapatan bulu daun relatif.

Kata kunci: aksi gen dominan, analisis hayman, epistasis

Abstract

The experiment comprised of six tomato inbred lines (love-shade, shade tolerance, moderate shade tolerance, and shade sensitive) and 30 F1 hybrids produced by the crossing of them in a 6 x 6 full diallel mating design. The study was conducted at the Center for Tropical Horticulture Studies - IPB University, Indonesia, from February to July 2019 to analyze the genetics of inheritance of some shade tolerance traits in tomato. A Nested design with three replications was used to experiment. Among the studied characters, only the leaf area and trichome density fulfilled the additive-dominance hypothesis. Non-allelic gene interaction (epistatic) could be involved in the inheritance of relative productivity, relative fruit number, and relative leaf green. The parental lines SSH3 and Apel contained mostly recessive genes with increasing effects for leaf area, and the parental line Apel contained mostly dominant genes with the decreasing effects for trichome density. The non-additive genetic variance was more important than the additive genetic variance for leaf area and trichome density relative characters.

Keyword: dominant gen effect, epistatic, hayman analysis



6.1 Pendahuluan

Sistem budidaya tanaman di bawah tegakan pohon, tumpang sari atau tanaman sela pada tanaman kehutanan, perkebunan maupun pekarangan merupakan salah satu alternatif solusi dalam menjawab tantangan luas lahan optimum untuk pertanian yang semakin berkurang (Suwanda dan Noor 2014; Mulyani *et al.* 2016) dan luas kepemilikan lahan pertanian oleh petani Indonesia yang masih kecil (Susilawati dan Maulana 2012). Intensitas cahaya rendah (cekaman naungan) pada sistem budidaya tersebut dapat menyebabkan terganggunya proses metabolisme tanaman, turunnya laju fotosintesis dan menurunnya produktivitas tanaman (Manurung *et al.* 2007; Gent 2007; Baharuddin *et al.* 2014). Diperlukan varietas tanaman yang toleran intensitas cahaya rendah dengan daya hasil tinggi agar sistem budidaya tersebut optimal (Sulistyowati *et al.* 2016a). Tanaman tomat potensial digunakan pada sistem budidaya tersebut karena memiliki nilai ekonomi yang tinggi dan terdapat genotipe tomat yang toleran bahkan suka terhadap cekaman naungan (Bahrin, 2012; Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016a). Hal ini menjadikan pengembangan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi menjadi penting untuk dilakukan.

Baharuddin *et al.* 2014 dan Sulistyowati *et al.* 2016a telah melaporkan lingkungan seleksi dan keragaman gentik toleransi naungan pada tanaman tomat. Sementara Khattak *et al* (2007), Gent (2007), Hattrup *et al.* (2007), Li *et al* (2013) dan Sulistyowati *et al* (2016b) telah melaporkan pengaruh instensitas cahaya rendah terhadap beberapa karakter agronomi dan fisiologis tomat. Informasi tentang parameter genetik toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak diketahui. Informasi ini penting untuk diketahui agar dapat menentukan metode yang efektif dan efisien dalam merakit varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi.

Selain analisis Biparental, analisis silang dialel lengkap juga dapat digunakan dalam studi analisis genetik. Di dalam analisis silang dialel, pendugaan parameter genetik sudah dapat dilakukan pada F1, tanpa harus membentuk populasi F2, BCP1 ataupun BCP2, seperti pada teknik pendugaan parameter genetik lainnya. Persilangan dialel merupakan seluruh kombinasi persilangan yang mungkin diantara sekelompok genotipe atau tetua, termasuk tetua itu sendiri lengkap dengan F1 turunannya. Percobaan ini bertujuan untuk menganalisis daya gabung toleransi naungan pada tanaman tomat.

6.2 Metode Penelitian

6.2.1 Pelaksanaan

Percobaan dilakukan pada Februari – Mei 2019 di Kebun Percobaan PKHT-IPB Pasir Kuda, Ciomas, Bogor. Percobaan ini menggunakan 36 genotipe tomat yang terdiri dari 6 genotipe tetua dan 30 genotipe F1 hasil persilangan diantara genotipe tetua. Genotipe tetua yang digunakan yaitu genotipe tomat senang naungan (1 = SSH3 dan 2 = Apel), toleran naungan (3 = GIK), moderat toleran naungan (4 = Intan) dan peka naungan (5 = Tora IPB dan 6 = 4979). Penanaman menggunakan rancangan tersarang (*nested design*) dengan



3 ulangan, dimana genotipe sebagai anak petak dan naungan sebagai petak utama. Plot satuan percobaan yang digunakan yaitu bedengan berukuran 5 m x 1 m, yang terdiri dari 20 tanaman dengan 10 tanaman digunakan sebagai tanaman sampel. Naungan yang digunakan pada percobaan ini yaitu naungan 0% (tanpa naungan) dan naungan paronet plastik 50%.

Tabel 23 Kombinasi persilangan dialel lengkap dengan 6 genotipe tomat etua

	4979	TORA IPB	Pointed	GIK	Apel	SSH3
4979	O	x	x	x	x	x
TORA IPB	x	O	x	x	x	x
Pointed	x	x	O	x	x	x
GIK	x	x	x	O	x	x
Apel	x	x	x	x	O	x
SSH3	x	x	x	x	x	O

Keterangan: O : Selfing, x : Persilangan

Percobaan diawali dengan menyemai benih tomat pada tray plastik (72 lubang) sebelum sebanyak 1 benih per lubang. Media semai yang digunakan merupakan campuran tanah halus, arang sekam dan pupuk kandang 1:1:1. Selama penyemaian, dilakukan penyiraman setiap hari dan pemupukan setiap satu minggu sekali menggunakan pupuk AB Mix dengan konsentrasi 1-2 ml l⁻¹. Penyemaian dilakukan di dalam rumah plastik tanpa naungan selama 4 minggu.

Penanaman di lahan dilakukan pada bedengan dengan ukuran 5 m x 1 m. Pupuk kandang sebanyak 20 ton ha⁻¹ dan kapur pertanian sebanyak 2 ton ha⁻¹ diberikan di bedengan pada 2 minggu sebelum pindah tanam. Mulsa plastik hitam perak digunakan pada penelitian ini untuk mengurangi gangguan gulma dan serangan hama dan penyakit. Penanaman dilakukan dengan jarak tanam 50 cm x 50 cm. Kegiatan pemeliharaan yang dilakukan selama penanaman terdiri atas pengikatan tanaman ke ajir, pewiwan tunas air, pemupukan AB Mix (5-10 ml l⁻¹ sebanyak 250 ml per tanaman), penyemprotan insektisida (1-5 ml l⁻¹), fungisida dan bakterisida (1-5 g l⁻¹), dan akarisida (1-5 ml l⁻¹). Pemupukan dan penyemprotan pestisida dilakukan 1 – 2 kali seminggu.

6.2.2 Pengamatan dan Analisis Data

Data hasil pengamatan percobaan 3 digunakan pada percobaan ini. Analisis data hanya dilakukan pada karakter – karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat yaitu produktivitas relatif yaitu jumlah buah per tanaman relatif, luas daun relatif, kerapatan bulu daun relatif dan kehijauan daun relatif. Analisis genetik dilakukan menggunakan pendekatan analisis Hayman yang dilakukan menggunakan perangkat lunak AGD-R dan Excel. Analisis ini bertujuan untuk mengetahui parameter genetik diantaranya aksi gen, proporsi gen pada tetua, keragaman dan heritabilitas. Singh dan Chaudhary (1979) menjelaskan tahapan analisis yang dilakukan dengan metode Hayman adalah sebagai berikut:

1. Analisis ragam

Populasi dialel penuh dianalisis menggunakan rancangan acak kelompok dengan tiga ulangan menggunakan model statistik :

$$Y_{ijkl} = m + T_{ij} + b_k + (bT)_{ijk} + e_{ijkl}$$

Keterangan :

Y_{ijkl} : nilai pengamatan ke-l pada genotipe $i \times j$ dalam k ulangan

m : nilai tengah umum

T_{ij} : pengaruh genotipe $i \times j$

b_k : pengaruh ulangan ke-k

$(bT)_{ijk}$: pengaruh interaksi

e_{ijkl} : pengaruh galat

Komponen analisis ragam disajikan pada Tabel 24

Tabel 24 Analisis ragam

Sumber Keragaman	Derajat bebas	Kuadrat tengah	KT harapan
Ulangan	r-1	Ktu	$\sigma_e^2 + r \sigma_r^2$
Genotipe	g-1	KTg	$\sigma_e^2 + r \sigma_r^2$
Galat	(g-1)(r-1)	KTe	σ_e^2
Total	rg-1		

Keterangan = r = jumlah ulangan, g = jumlah genotipe, KT_u = kuadrat tengah ulangan, KT_g = kuadrat tengah genotipe, KT_e = kuadrat tengah galat.

Analisis dapat dilanjutkan jika kuadrat tengah genotipe berbeda nyata.

2. Pendugaan komponen ragam
 - a. Komponen ragam karena pengaruh aditif (D)
 - b. Nilai tengah Fr untuk semua array; Fr adalah peragam pengaruh aditif dan non aditif pada array ke-r (F)
 - c. Komponen ragam karena pengaruh dominan (H1)
 - d. Perhitungan untuk menduga proporsi gen negatif dan positif pada tetua (H2)
 - e. Pengaruh dominansi (sebagai jumlah aljabar dari semua persilangan saat heterozygous) (h2)
 - f. Komponen ragam karena pengaruh lingkungan (E)
3. Pendugaan parameter lainnya:
 - a. Rata-rata tingkat dominansi = $(H_1/D)^{1/2}$
 - b. Proporsi gen dengan pengaruh positif dan negatif pada tetua = $H_2/4H_1$
 - c. Proporsi gen dominan dan resesif pada tetua
 $= [(4D H_1)^{1/2} + F]/[(4D H_1)^{1/2} - F]$
 - d. Prediksi ukuran dari dominan lengkap dan resesif pada tetua = r^2
 - e. Jumlah kelompok gen yang mengendalikan sifat dan memperlihatkan dominansi = h^2/H_2
 - f. Heritabilitas arti luas dan arti sempit
 $h_{bs}^2 = (\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F)/(\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E).$
 $h_{ns}^2 = (\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{2}H_2 - \frac{1}{2}F)/(\frac{1}{2}D + \frac{1}{2}H_1 - \frac{1}{4}H_2 - \frac{1}{2}F + E)$

Pendugaan tetua yang paling dominan dan paling resesif
 $VD = (V_{OLO}) X^2_{11}$;



$$VR = (VOLO) X_2^2$$

$$WD = (VOLO) X_1;$$

$$WR = (VOLO) X_2$$

Keterangan:

$V = Vr$; $W = Wr$; $D = \text{Dominan}$; $R = \text{Resesif}$; x_1 dan x_2 diperoleh dari akar persamaan $(VOLO) x^2 - (VOLO)x + (WOLO - V_{IL1})$

5. Nilai tetua dominan penuh (Y_D)

$$Y_D = Y_R + [(W_D + V_D) - (W_{OLO} - V_{IL1})]$$

6. Nilai tetua resesif penuh (Y_R)

$$Y_R = Y_R + [(W_R + V_R) - (W_{OLO} - V_{IL1})]$$

Analisis data dilakukan dengan menggunakan perangkat PKBT Stat 3.1. Selain itu, analisis data juga dilakukan dengan menggunakan perangkat lunak AGD-R yang dikeluarkan oleh CIMMYT.

6.3 Hasil dan Pembahasan

6.3.1 Kuadrat Tengah Karakter Terkait Toleransi Naungan

Analisis genetik dapat dilakukan pada karakter produktivitas relatif, jumlah buah per tanaman relatif, luas daun relatif, kerapatan bulu daun relatif dan kehijauan daun relatif (Tabel 25). Karena faktor genotipe berpengaruh sangat nyata pada karakter-karakter tersebut maka analisis genetik menggunakan pendekatan hayman dapat dilakukan pada karakter-karakter tersebut.

Tabel 25 Kuadrat tengah karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat

Sumber Keragaman	db	BBT	GBT	LUD	BL	SPAD
Ulangan	2	1546.05 **	4075.05 **	798.61 **	42.48	52.51
Genotipe	35	2285.80 **	4192.42 **	911.60 **	846.69 **	121.49 **
Galat	70	284.47	581.93	145.39	45.01	17.11

Keterangan: ** Berpengaruh nyata pada taraf $\alpha = 1\%$, db = derajat bebas, BBT = Produktivitas relatif, GBT = Jumlah buah per tanaman relatif, LUD = Luas daun relatif, BL = Kerapatan bulu daun relatif, SPAD = Kehijauan daun relatif.

6.3.2 Komponen Genetik Karakter Terkait Toleransi Naungan

Nilai b (Wr , Vr) yang nyata mengindikasikan bahwa terdapat model genetik sederhana aditif dominan (Goffar *et al.* 2016; Tasisa *et al.* 2018) pada karakter luas daun dan kerapatan bulu daun. Hal ini menunjukkan bahwa interaksi gen yang terjadi merupakan interaksi antar alel dan tidak terjadi interaksi antar lokus (Muliadi *et al.* 2011) pada karakter luas daun dan kerapatan bulu daun relatif. Nilai b (Wr , Vr) tidak nyata pada karakter produktivitas relatif, jumlah buah per tanaman relatif, dan kehijauan daun. Hal ini mengindikasikan adanya epistasis atau interaksi antar lokus (Goffar *et al.* 2016; Tasisa *et al.* 2018) pada karakter-karakter tersebut. Belum ada penelitian yang melaporkan tentang adanya interaksi epistasis pada karakter relatif tomat, namun pengaruh epistasis pada produktivitas, jumlah buah dan bobot per buah pada tanaman tomat saat kondisi

normal sudah banyak dilaporkan sebelumnya (Devi *et al.* 2005; Zdravkovic *et al.* 2011; Somraj *et al.* 2018). Adanya epistasis juga menunjukkan adanya tidak terpenuhinya salah satu asumsi pada analisis Hayman (Tasisa *et al.* 2018). Hal ini menyebabkan adanya kemungkinan analisis hayman menjadi bias pada karakter-karakter tersebut. Namun hal ini dapat antisipasi dengan menambahkan analisis genetik menggunakan populasi biparental seperti pada percobaan pertama.

Seluruh karakter yang diamati menghasilkan nilai E yang sangat nyata menunjukkan adanya pengaruh lingkungan pada semua karakter yang diamati kecuali karakter kerapatan bulu daun relatif yang menghasilkan nilai E tidak berbeda nyata (Tabel 26). Pengaruh lingkungan yang terlalu besar dapat menyebabkan kegiatan seleksi menjadi terganggu karena fenotipe yang tampak dari luar bisa jadi karena lingkungan yang baik dan bukan karena genotipenya yang unggul. Oleh karena itu, penggunaan karakter seleksi yang tidak terlalu banyak dipengaruhi lingkungan menjadi penting digunakan. Hal ini menjadikan karakter kerapatan bulu daun menjadi potensial digunakan sebagai karakter seleksi genotipe tomat toleran naungan. Karakter kerapatan bulu daun juga mudah diamati tidak harus menunggu fase generatif untuk diamati. Karakter seleksi sebaiknya merupakan karakter yang tidak terlalu banyak dipengaruhi lingkungan, mudah diamati, cepat, murah dan tidak bersifat destruktif (Sari dan Susilo 2013; Novita *et al.* 2014)

Tabel 26 Berbagai parameter genetik beberapa karakter relatif tomat

Parameter Genetik	BBT	GBT	LUD	BL	SPAD
E	284.47 **	581.93 **	145.39 **	45.01	17.11 **
D	352.77 **	0.00	408.44 **	171.87 *	5.32
F	0.00	0.00	605.94 **	318.25	0.00
H1	663.30 *	1769.12 *	568.57 **	613.34 **	63.59 *
H2	583.48 *	1458.93 *	302.24 *	419.45 *	59.08
h2	525.62 **	1063.73 *	0.00	0.00	0.00
b - 0 (Wr, Vr)	1.69	2.30 *	2.00 *	1.15 *	0.00
1 - 0 (Wr, Vr)	2.13 *	12.59 **	0.29	0.04	4.24 **
$(H_1/D)^{1/2}$	1.37	0.00	1.18	1.89	3.46
$H_2/4H_1$	0.22	0.21	0.13	0.17	0.23
Kd/Kr	1.00	0.00	4.39	2.92	1.00
h^2/H_2	0.90	0.73	0.00	0.00	0.00
r	-0.60	0.46	0.54	0.79	-0.21
Hns	0.33	0.14	0.13	0.14	0.13
Hbs	0.67	0.47	0.43	0.74	0.54
Hns/Hbs	0.4992	0.2984	0.313	0.185	0.2498

Keterangan: b (Wr, Vr)= nilai koefisien regresi peragam-ragam; D= Pengaruh aditif; F= Banyaknya gen dominan; H1= Pengaruh dominansi; H2= Distribusi gen pada tetua; h2= Simpang baku hasil persilangan dari nilai tengah tetua; E= Pengaruh lingkungan; $(H_1/D)^{1/2}$ = Besarnya pengaruh dominansi; $H_2/4H_1$ = Proporsi gen-gen positif terhadap gen-gen negatif; Kd/Kr = Proporsi gen-gen dominan dan resesif dalam tetua; h^2/H_2 = Jumlah kelompok gen pengendali; r = korelasi antara YR dengan (Wr+Vr); Hbs = Heritabilitas arti luas; Hns = Heritabilitas arti sempit; YD = Nilai tetua dominan penuh; YR = Nilai tetua resesif penuh; **= Berpengaruh sangat nyata pada $\alpha = 1\%$; *= Berpengaruh nyata pada $\alpha = 5\%$.



Karakter produktivitas relatif, jumlah buah per tanaman relatif, luas daun relatif, kehijauan daun relatif dan kerapatan bulu daun relatif menghasilkan nilai $H1 > D$. Hal ini mengindikasikan lebih besarnya pengaruh aksi gen dominan pada karakter-karakter tersebut. Hal ini menguatkan hasil yang diperoleh dari percobaan 1 yang menyatakan bahwa aksi gen dominan lebih berperan pada karakter produktivitas, jumlah buah per tanaman, *fruit set* dan kehijauan daun (Tabel 26). Hal ini juga menunjukkan adanya potensi pengembangan varietas tomat toleran naungan sebagai varietas tomat hibrida. Varietas hibrida umumnya banyak digunakan karena adanya heterosis yang tinggi. Heterosis. Widyastuti *et al.* (2017) menyatakan bahwa heterosis merupakan hasil aksi dan interaksi gen-gen dominan yang baik dan terkumpul dalam genotipe F1 hasil persilangan tetua yang berbeda. Adanya aksi gen dominan menjadikan efek dominan pada suatu genotipe terekspresi tanpa harus dalam keadaan homozigot dominan karena dapat langsung terekspresi dalam keadaan heterozigot.

Selisih $H1-H2$ yang positif pada seluruh karakter yang diamati, menunjukkan adanya perbedaan frekuensi alel dominan dan alel resesif pada genotipe tetua yang digunakan. Selain itu, seluruh karakter yang diamati juga memiliki nilai F yang positif atau $Kd/Kr > 1$. Hal ini mengindikasikan bahwa genotipe tetua memiliki lebih banyak alel dominan dibandingkan alel resesif pada karakter-karakter tersebut sehingga juga menyebabkan nilai $H_2/4H1 < 0.25$ pada seluruh karakter yang diamati yang mengindikasikan tidak seimbangnya jumlah gen positif dan gen negatif pada tetua yang digunakan (Tabel 26).

Nilai h^2 berbeda nyata pada karakter produktivitas produktivitas relatif mengindikasikan adanya efek dominansi akibat lokus heterozigot. Nilai $h^2/H2 < 1$ pada seluruh karakter yang diamati memperlihatkan minimal terdapat satu kelompok gen yang mengendalikan karakter-karakter tersebut (Tabel 26). Karakter produktivitas relatif dan kehijauan daun relatif memiliki nilai r negatif mengindikasikan bahwa kedua karakter ini dikendalikan oleh gen dominan. Nilai r positif pada karakter jumlah buah per tanaman relatif, luas daun relatif dan kerapatan bulu daun relatif mengindikasikan bahwa karakter-karakter ini dikendalikan oleh gen resesif (Tabel 26).

Nilai heritabilitas arti luas (H_{bs}) yang tinggi (0.54-0.74) pada karakter produktivitas relatif, kerapatan bulu daun relatif, dan kehijauan daun relatif mengindikasikan bahwa keragaman pada karakter-karakter tersebut lebih besar dipengaruhi oleh keragaman genetik. Nilai H_{bs} sedang (0.43 – 0.47) pada karakter jumlah buah per tanaman relatif dan luas daun relatif mengindikasikan bahwa keragaman pada karakter-karakter tersebut sedang dipengaruhi oleh keragaman genetik. Nilai heritabilitas arti luas yang tinggi pada suatu karakter mengindikasikan bahwa keragaman pada karakter tersebut lebih banyak dipengaruhi oleh ragam genetik dibandingkan ragam lingkungan. Kegiatan seleksi akan efektif jika terdapat keragaman genetik (Syukur *et al.* 2010). Hal ini mengindikasikan bahwa kegiatan seleksi pada karakter-karakter tersebut masih efektif dilakukan.

Kegiatan seleksi dapat dilakukan pada generasi awal atau generasi lanjut. Seleksi juga dapat dilakukan menggunakan metode bulk, SSD (*single seed design*), pedigree, atau modifikasinya. Penentuan metode seleksi salah satunya dipengaruhi dari nilai nilai ragam aditifnya. Nilai ragam aditif yang lebih tinggi

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

dibandingkan ragam non aditifnya mengindikasikan bahwa seleksi dapat dilakukan pada generasi awal menggunakan seleksi pedigree, sedangkan nilai ragam aditif yang lebih rendah dibandingkan ragam non aditifnya mengindikasikan bahwa seleksi sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut dengan menggunakan metode bulk atau SSD (Farshadfar dan Amiri 2015; Goffar *et al.* 2016; An-Naggar *et al.* 2017).

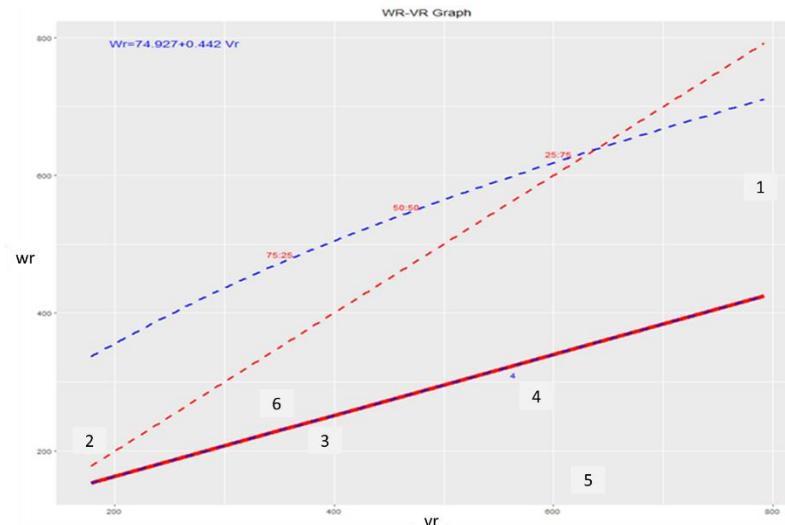
Nilai rasio Hns/Hbs < 0.5 pada seluruh karakter terkait toleransi naungan menghasilkan menunjukkan bahwa karakter-karakter tersebut lebih banyak dipengaruhi oleh ragam non aditif dibandingkan ragam aditif. Ragam non aditif merupakan gabungan antara ragam dominan dan ragam epistasis. Lebih besarnya ragam non aditif menyebabkan ragam aditif menjadi lebih kecil. Ragam aditif yang rendah menjadikan seleksi akan tidak efektif sehingga perlu dilakukan peningkatan ragam aditif dari suatu karakter. Penundaan seleksi pada generasi awal dapat meningkatkan ragam aditif dari suatu karakter karena ragam aditif merupakan ragam yang diwariskan sedangkan ragan non aditif merupakan ragam yang tidak dapat diwariskan seutuhnya (Soeroso *et al.* 2009). Ragam aditif akan meningkat seiring meningkatnya generasi sehingga seleksi pada karakter-karakter yang lebih dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut disaat ragam aditif sudah meningkat (Farshadfar *et al.* 2013; Al-Naggar *et al.* 2017; Ali *et al.* 2018; Tasisa *et al.* 2018). Hal ini mengindikasikan bahwa seleksi karakter kehijauan daun, jumlah dan bobot buah per tanaman saat cekaman naungan sebaiknya ditunda sampai generasi lanjut agar gen-gen pengendalinya telah terfiksasi. Seleksi bulk atau SSD dapat dilakukan saat generasi awal pada karakter-karakter tersebut.

Lebih berperannya ragam non aditif pada karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat dapat terjadi karena adanya epistasis yang semakin besar akibat cekaman naungan. Karakter-karakter terkait toleransi suatu cekaman umumnya lebih besar dipengaruhi oleh ragam epistasis seperti yang telah dilaporkan oleh Hinkossa *et al.* (2013) pada tanaman kacang panjang, Said (2014) pada tanaman gandum, dan Amjid *et al.* (2016) pada tanaman kapas terhadap cekaman kekeringan, serta Reddy *et al.* (2018) pada karakter seleksi tomat toleran cekaman suhu tinggi. Hal ini karena terekspresi gen-gen yang terkait cekaman tersebut. Menurut Ratnadewi dan Frank (2005), terekspresinya *inducible gene* terkait toleransi cekaman tertentu merupakan suatu mekanisme adaptasi tanaman terhadap suatu cekaman tertentu. Semakin banyak jumlah gen yang terlibat pada suatu fenotipe menjadikan ragam epistasis menjadi lebih besar pada fenotipe tersebut. Kisman *et al.* (2008) melaporkan bahwa terdapat epistasis pada adaptasi kedelai (kandungan klorofil) terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Hal ini juga menguatkan hasil percobaan 1 yang juga menunjukkan adanya epistasis pada karakter bobot buah per tanaman, jumlah buah per tanaman, *fruit set* dan kehijauan daun pada kondisi cekaman naungan.

6.3.3 Grafik Hayman Luas Daun dan Kerapatan Bulu Daun Relatif Tomat

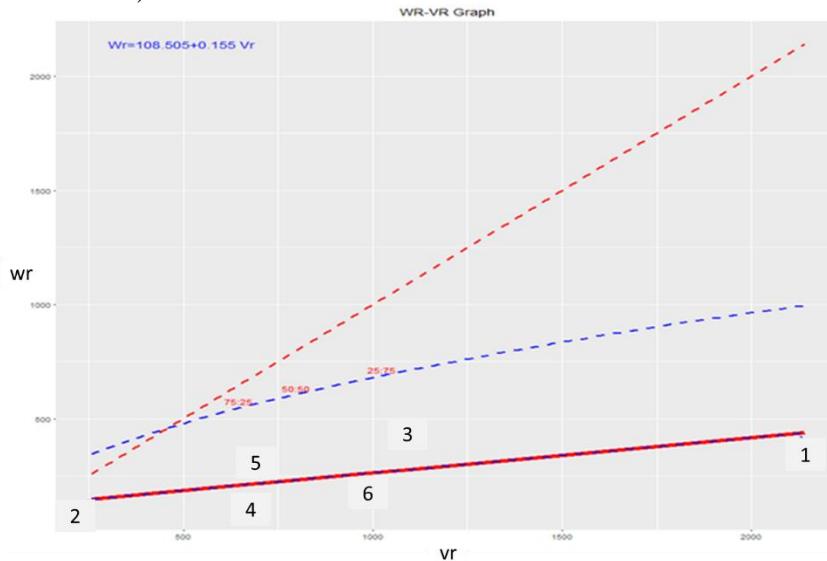
Analisis grafik hayman dapat menginformasikan aksi gen dan proporsi gen dominan dan resesif. Garis regresi (merah) memotong Wr di atas titik sumbu mengindikasikan bahwa produktivitas relatif dikendalikan oleh aksi gen dominan parsial. Genotype tetua Apel terletak paling dekat dengan titik sumbu mengindikasikan bahwa genotype Apel memiliki paling banyak gen dominan

untuk karakter produktivitas relatif. Genotipe Intan dan Tora IPB memiliki sedikit gen dominan namun masih lebih banyak dibandingkan gen dominan pada genotipe tetua SSH3 (Gambar 10).



Gambar 10 BBT Hubungan peragam (Wr) dan ragam (Vr) karakter produktivitas relatif genotipe tomat (1) SSH3, (2) Apel, (3) GIK, (4) Intan, (5) Tora IPB, (6) 4979.

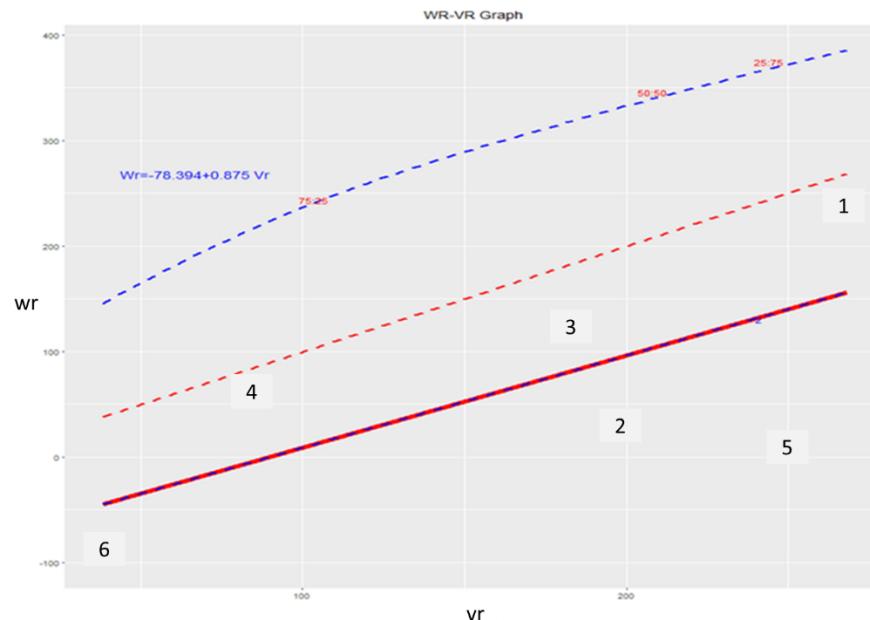
Garis regresi juga memotong Wr di atas titik sumbu mengindikasikan bahwa karakter jumlah buah per tanaman relatif dikendalikan oleh aksi gen dominan parsial. Gen dominan paling banyak dimiliki oleh genotipe tetua Apel, sedangkan genotipe tetua SSH3 memiliki paling sedikit gen dominan terkait karakter jumlah buah per tanaman relatif. Genotipe tetua Intan dan Tora IPB diduga memiliki jumlah gen dominan yang sama banyaknya dibandingkan gen resesif (Gambar 11).



Gambar 11 Hubungan peragam (Wr) dan ragam (Vr) karakter jumlah buah per tanaman relatif genotipe tomat (1) SSH3, (2) Apel, (3) GIK, (4) Intan, (5) Tora IPB, (6) 4979



Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



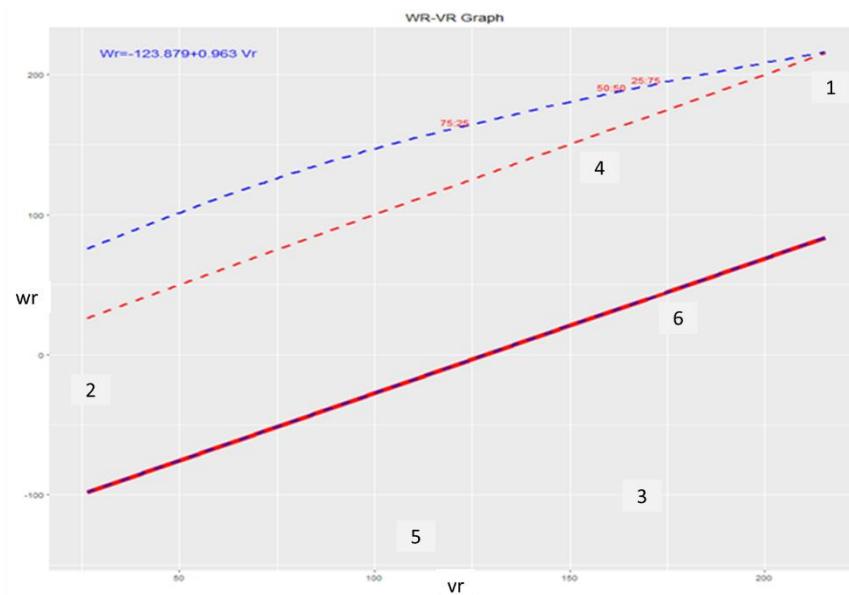
Gambar 12 Hubungan peragam (Wr) dan ragam (Vr) karakter luas daun relatif genotipe tomat (1) SSH3, (2) Apel, (3) GIK, (4) Intan, (5) Tora IPB, (6) 4979

Garis regresi karakter luas daun relatif memotong Wr di bawah garis sumbu mengindikasikan bahwa karakter luas daun relatif dikendalikan oleh aksi gen over dominan. Genotipe tetua Intan dan 4979 memiliki proporsi gen dominan yang lebih banyak dibandingkan gen resesif. Genotipe tetua Apel, GIK dan Tora memiliki proporsi gen dominan dan resesif yang hampir sama pada karakter, sedangkan genotipe SSH3 memiliki proporsi gen dominan yang lebih sedikit dibandingkan gen resesifnya pada karakter luas daun relatif (Gambar 12).

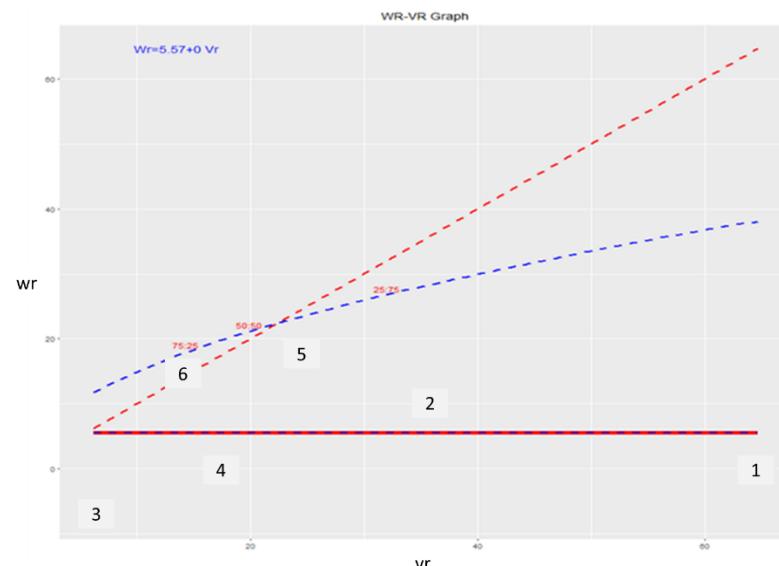
Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.



Gambar 13 Hubungan peragam (Wr) dan ragam (Vr) karakter kerapatan bulu daun relatif genotipe tomat (1) SSH3, (2) Apel, (3) GIK, (4) Intan, (5) Tora IPB, (6) 4979



Gambar 14 Hubungan peragam (Wr) dan ragam (Vr) karakter kehijauan daun relatif genotipe tomat (1) SSH3, (2) Apel, (3) GIK, (4) Intan, (5) Tora IPB, (6) 4979

Garis regresi memotong Wr juga di bawah garis sumbu pada karakter kerapatan bulu daun relatif yang mengindikasikan bahwa karakter ini dikendalikan oleh aksi gen over dominan. Genotipe tetu Apel memiliki paling banyak gen dominan dibandingkan genotipe lainnya pada karakter kerapatan bulu daun relatif. Genotipe GIK dan Tora memiliki proporsi gen dominan lebih banyak dibandingkan gen resesif, genotipe Intan dan 4979 memiliki proporsi gen dominan yang sama banyaknya dengan gen resesif, sedangkan genotipe SSH3 memiliki



proporsi gen dominan yang lebih sedikit dibandingkan gen resesifnya pada karakter kerapatan bulu daun relatif (Gambar 13).

Garis regresi pada karakter kehijauan daun relatif memotong garis Wr di atas titik sumbu mengindikasikan adanya kendali aksi gen dominan parsial pada karakter ini. Genotipe tetua GIK dan 4979 terletak didekat titik sumbu mengindikasikan proporsi gen dominan lebih banyak dibandingkan gen resesifnya. Genotipe SSH3 terletak paling jauh dari titik sumbu mengindikasikan bahwa genotipe SSH3 paling sedikit memiliki gen dominan diantara genotipe tetua lainnya (Gambar 14).

Grafik regresi Hayman juga memperlihatkan adanya mekanisme toleransi naungan yang berbeda diantara genotipe tetua tomat yang digunakan. Terdapat mekanisme toleransi cekaman aluminium (Utama 2008) dan kekeringan (Ai *et al.* 2010) antar genotipe tanaman yang berbeda. Genotipe Apel memiliki banyak gen dominan pada karakter bobot buah per tanaman dan kerapatan bulu daun relatif yang dapat menyebabkan peningkatan produktivitas relatif dan penurunan kerapatan bulu daun relatif pada tanaman tomat. Genotipe SSH3 memiliki banyak gen resesif pada karakter jumlah buah per tanaman relatif dan luas daun relatif. Hal ini menyebabkan adanya peningkatan jumlah buah per tanaman dan luas daun relatif. Genotipe GIK memiliki banyak gen dominan pada karakter kehijauan daun. Hal ini menyebabkan adanya peningkatan kehijauan daun pada tanaman tomat.

Perbedaan mekanisme toleransi terhadap cekaman naungan menjadikan penting untuk dapat menggabungkan berbagai mekanisme tersebut melalui persilangan buatan diantara genotipe-genotipe tersebut agar dapat diperoleh toleransi yang lebih baik. Namun demikian agar dapat diperoleh genotipe tomat yang tidak hanya toleran naungan, tetapi juga berdaya hasil tinggi maka perlu dilakukan persilangan antara genotipe toleran naungan dengan genotipe berdaya hasil tinggi seperti persilangan antara genotipe SSH3, Apel dan GIK yang toleran naungan dengan genotipe Tora IPB yang berdaya hasil tinggi walaupun peka naungan. Menurut Adnyana (2014), perakitan varietas toleran cekaman dengan daya hasil tinggi dapat dilakukan dengan cara persilangan antara genotipe toleran dengan genotipe berdaya hasil tinggi.

6.4 Simpulan

Karakter toleransi naungan lebih besar dipengaruhi oleh aksi gen dominan dibandingkan aksi gen aditif. Karakter produktivitas relatif dan kehijauan daun relatif dikendalikan oleh gen dominan, sedangkan karakter jumlah buah per tanaman relatif, luas daun relatif dan kerapatan bulu daun relatif dikendalikan oleh gen resesif. Genotipe tetua Apel paling banyak memiliki gen dominan untuk karakter produktivitas dan kerapatan bulu daun relatif. Genotipe tetua GIK paling banyak memiliki gen dominan untuk karakter kehijauan relatif, sedangkan genotipe SSH3 paling banyak memiliki gen resesif untuk karakter jumlah buah per tanaman dan luas daun relatif. Ragam non aditif lebih berperan dibandingkan ragam aditif pada karakter-karakter toleransi naungan pada populasi dialel lengkap yang digunakan.

7. METABOLIT TERKAIT TOLERANSI NAUNGAN PADA TANAMAN TOMAT

Abstrak

Metabolit sekunder potensial sebagai karakter seleksi toleransi suatu cekaman pada tanaman. Namun, informasi tentang kandungan metabolit sekunder terkait toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak diketahui. Percobaan ini bertujuan untuk memperoleh informasi tentang pengaruh cekaman naungan terhadap profil metabolit sekunder dan menduga metabolit sekunder terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Percobaan menggunakan 4 genotipe tomat yang terdiri terdiri atas genotipe tomat SSH3 (senang naungan), GIK (toleran naungan), Intan (moderat toleran naungan) dan Tora IPB (peka naungan). Penanaman menggunakan rancangan tersarang (*nested design*) dengan 3 ulangan, dimana genotipe sebagai anak petak dan naungan sebagai petak utama. Naungan yang digunakan pada percobaan ini yaitu naungan 0% dan naungan paronet plastik 50%. Dihadirkan 8 metabolit yang terkait dengan cekaman naungan pada tanaman tomat yaitu asam palmitat, methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, nonadecane, fitol, hexadecane, icosanoic acid, hexadecanol, dan octadecene. Genotipe toleran naungan menghasilkan fitol dan nonadecane yang lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada tanpa naungan dan cekaman naungan. Genotipe tomat toleran naungan juga menghasilkan methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, hexadecane dan asam arakidonat yang lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada cekaman naungan. Genotipe peka naungan menghasilkan asam palmitat, hexadecanol, dan octadecene yang lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi cekaman naungan.

Kata kunci: asam palmitat, fitol, klorofil, kloroplas

Abstract

Secondary metabolites can be used as a selection character for stress tolerance in a plant breeding program. However, information about secondary metabolites related to shade tolerance in tomatoes is not well known. The experiment aimed to identify the secondary metabolites related to shade tolerance in tomato plants. Four tomato genotypes (loved-shade, shade tolerance, moderate shade tolerance, and shade sensitive genotypes) were planted in 3 replications in normal (without shading) and shade stress conditions (50% plastic para net shading). There were 8 metabolites related to shade stress and 26 metabolites not related to shade stress in this experiment. Phytol, palmitic acid, and methyl 8,11,14-heptadecatrienoate were identified as shade tolerance selection characters in tomato. Shade tolerance genotypes had higher phytol content compared to shade sensitive genotypes, both under normal and shading stress conditions. The palmitic acid and methyl 8,11,14-heptadecatrienoate content increased in shade-tolerant genotypes but did not increase in shade-sensitive genotypes during shading stress conditions.

Keywords: chlorophyll, chloroplast, palmitic acid, phytol





Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

7.1 Pendahuluan

Informasi tentang respon tanaman tomat terhadap intensitas cahaya rendah, keragaman genetik serta lingkungan seleksi untuk toleransi tomat terhadap intensitas cahaya rendah sangat diperlukan agar dapat ditentukan metode pemuliaan tomat toleran naungan yang efektif dan efisien. Ilic *et al.* (2007) melaporkan bahwa naungan 50% dapat menurunkan kejadian pecah buah (cracking) pada tomat sampai dengan 50%. Ferre *et al.* (2009) melaporkan bahwa naungan 60% dapat meningkatkan kekerasan buah tomat. Sulistyowati *et al.* (2016) melaporkan bahwa salah satu adaptasi genotipe tomat yang toleran intensitas cahaya rendah adalah dengan meningkatkan kandungan gula daun. Baharuddin *et al.* (2014) melaporkan bahwa naungan paronet 50% merupakan lingkungan seleksi yang baik untuk mengetahui respon tanaman tomat terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Informasi-informasi ini sangat penting dalam menentukan karakter seleksi suatu program pemuliaan tanaman.

Selain menggunakan karakter morfologi sebagai karakter seleksi toleransi naungan, pendekatan metabolit sekunder juga potensial digunakan sebagai karakter seleksi cekaman naungan. Metabolit sekunder merupakan senyawa-senyawa hasil biosintetik turunan dari metabolit primer yang umumnya diproduksi oleh organisme atau tumbuhan sebagai respon adanya cekaman biotik maupun abiotik. Studi metabolik telah memberikan kontribusi yang signifikan untuk mempelajari dan memahami cekaman biologi pada tumbuhan dengan mengidentifikasi senyawa yang berbeda sebagai respons terhadap lingkungannya dan bagian yang mereka mainkan sebagai respon toleransi. Namun demikian, informasi tentang kandungan metabolit sekunder terkait toleransi naungan pada tanaman tomat belum banyak diketahui. Metabolit sekunder seringkali dihasilkan tanaman untuk mempertahankan diri dari cekaman lingkungan (Seigler 1994; Akula dan Ravishankar 2011). Lovdal *et al.* (2010) melaporkan bahwa terjadi kenaikan kandungan flavonol pada daun tanaman tomat yang mendapatkan intensitas cahaya yang lebih tinggi sampai dengan $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ PAR. Percobaan ini bertujuan untuk memperoleh informasi tentang pengaruh cekaman naungan terhadap profil metabolit sekunder dan menduga metabolit sekunder terkait toleransi naungan pada tanaman tomat.

7.2 Metode Penelitian

7.2.1 Pelaksanaan

Percobaan dilakukan pada Februari – Mei 2019 di Kebun Percobaan PKHT-IPB Pasir Kuda, Ciomas, Bogor dan di Laboratorium Kesehatan Daerah Provinsi DKI Jakarta. Percobaan menggunakan 4 genotipe tomat yang terdiri terdiri atas genotipe tomat SSH3 (senang naungan), GIK (toleran naungan), Intan (moderat toleran naungan) dan Tora IPB (peka naungan). Penanaman menggunakan rancangan tersarang (*nested design*) dengan 3 ulangan, dimana genotipe sebagai anak petak dan naungan sebagai petak utama. Plot satuan percobaan yang digunakan yaitu bedengan berukuran 5 m x 1 m, yang terdiri atas 20 tanaman dengan 10 tanaman digunakan sebagai tanaman sampel. Naungan yang digunakan



pada percobaan ini yaitu naungan 0% (tanpa naungan) dan naungan paranet plastik 50%.

Percobaan diawali dengan menyemai benih tomat pada *tray* plastik (72 lubang) sebanyak 1 benih per lubang. Media semai yang digunakan merupakan campuran tanah halus, arang sekam dan pupuk kandang 1:1:1. Selama penyemaian, dilakukan penyiraman setiap hari dan pemupukan setiap satu minggu sekali menggunakan pupuk *AB Mix* dengan konsentrasi 1-2 ml l⁻¹. Penyemaian dilakukan di dalam rumah plastik tanpa naungan selama 4 minggu.

Penanaman di lahan dilakukan pada bedengan dengan ukuran 5 m x 1 m. Pupuk kandang sebanyak 20 ton ha⁻¹ dan kapur pertanian sebanyak 2 ton ha⁻¹ diberikan di bedengan pada 2 minggu sebelum pindah tanam. Mulsa plastik hitam perak digunakan pada penelitian ini untuk mengurangi gangguan gulma dan serangan hama dan penyakit. Penanaman dilakukan dengan jarak tanam 50 cm x 50 cm. Kegiatan pemeliharaan yang dilakukan selama penanaman terdiri atas pengikatan tanaman ke ajir, pewiwan tunas air, pemupukan *AB Mix* (5-10 ml l⁻¹ sebanyak 250 ml per tanaman), penyemprotan insektisida (1-5 ml l⁻¹), fungisida dan bakterisida (1-5 g l⁻¹), dan akarisida (1-5 ml l⁻¹). Pemupukan dan penyemprotan pestisida dilakukan 1 – 2 kali seminggu.

7.2.2 Pengamatan

Beberapa karakter yang diamati pada percobaan ini, yaitu

1. Karakter tinggi tanaman (TT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Diukur dari permukaan tanah sampai bagian tinggi tanaman tertinggi secara tegak lurus.
2. Panjang internode (INT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Dihitung dengan merata-ratakan panjang tiga internode sebelum dikotomus.
3. Diameter batang (DBAT), diamati saat tanaman sudah memiliki buah minimal memiliki satu buah berwarna merah. Diukur pada batang yang berada 10 cm dari permukaan tanah.
4. Panjang daun (PD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Diukur dari pangkal daun sampai ujung daun.
5. Lebar daun (LD), diamati pada daun yang berada di antara node 3-5 setelah dikotomus saat daun sudah tumbuh sempurna. Diukur pada bagian terlebar daun.
6. Panjang buah (PB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan. Diukur pada bagian buah terpanjang.
7. Diameter buah (DB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan. Diukur pada bagian buah terlebar.
8. Bobot per buah (BB), diamati pada buah hasil panen kedua saat sudah berwarna oranye kemerahan.
9. Jumlah buah per tanaman (JBT), diamati setiap minggu setelah tanaman memiliki buah berwarna oranye kemerahan. Dihitung akumulasi dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.
10. Bobot buah per tanaman (BBT), diamati setiap minggu setelah tanaman memiliki buah berwarna oranye kemerahan. Dihitung akumulasi dari panen pertama sampai dengan panen terakhir.

- @Hak cipta milik IPB University**
11. Bobot daun spesifik (BDS), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Pengamatan diawali dengan memotong daun sebesar 2 cm x 2 cm. Bobot daun spesifik merupakan bobot daun dengan ukuran 4 cm².
 12. Luas daun (LUD), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Pengamatan dilakukan dengan menggunakan metode gravimetri. Bobot daun yang digunakan adalah bobot daun berupa helaian daun tanpa tangkai daun.
 13. Warna hijau daun (SPAD), diamati pada daun ketiga dari pucuk saat tanaman sudah berbunga. Pengamatan dilakukan dengan menggunakan alat *SPAD chlorophyll meter*
 14. *Fruit set* (FS), diamati dengan membandingkan jumlah bunga yang menjadi buah dengan total bunga yang ada pada 4 tandan bunga/buah pertama.
 15. Kerapatan bulu daun (BL), diamati pada daun ketiga setelah pucuk saat tanaman sudah berbunga. Pengamatan diawali dengan dengan memotong bagian ujung daun. Pengamatan bulu daun dilakukan pada bagian pinggir daun sepanjang 8 mm menggunakan mikroskop.
 16. Padatan total terlarut (PTT), diamati dengan meneteskan jus daun yang berasal dari daun ketiga dari pucuk (10 g per sampel) pada *hand refractometer*.
 17. Persentase helai daun terhadap bobot total daun (% Daun), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Diamati dengan memotong dan menimbang helai daun dan membandingkannya dengan bobot daun total (helai daun dan tangkai daun).
 18. Rasio helai daun dan tangkai daun (D/T), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Dilakukan dengan cara memisahkan dan menimbang helai daun dan tangkai daun tomat terlebih dahulu. D/T dihitung dengan membandingkan bobot helai daun dengan bobot tangkai daun.
 19. Bobot total daun (BDA), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Dilakukan dengan cara menimbang daun segar secara utuh (helai daun dan tangkai daun).
 20. Bobot tangkai daun (BDT), diamati menggunakan daun pada buku ke-2 setelah dikotomus saat panen pertama. Dihitung dengan memisahkan daun dari helai daun dan menimbang tangkai daunnya.

Selain itu, juga dilakukan pengamatan metabolomik daun tomat. Pengamatan metabolomik dilakukan menggunakan sistem *agilent Technologies 7890 GC with Auto Sampler* dan *5975 Mass Selective Detector and Chemstation data*, yang dilengkapi dengan kolom kapiler HP Ultra 2 (30 m x 0,20 mm, I.D x 0,11 µm Film Thickness). Sampel merupakan komposit daun ketiga dari pucuk asal 5-10 tanaman sampel yang digabung dari 3 ulangan. Sampel daun dari setiap perlakuan diambil dari 3 fase pertumbuhan tanaman yaitu daun pada saat vegetatif awal, saat berbunga dan saat berbuah. Ketiga fase ini kemudian dijadikan ulangan untuk analisis metabolomik.

Sampel daun tomat segar sebanyak 10 g dari setiap perlakuan diiris menjadi potongan-potongan kecil dan diekstraksi menggunakan etanol analisis pro (50 mL). Setelah itu, sampel dimaserasi menggunakan 50 ml etanol selama



sekitar lima hari dalam wadah tertutup pada suhu kamar. Setelah maserasi selesai, sebanyak 10 ml ekstrak dituangkan ke dalam tabung lalu dikeringkan pada suhu 60 °C selama 1 jam. Setelah pengeringan dilakukan, ekstrak dilarutkan kembali menggunakan sisa ekstrak sebanyak 200 µL dan siap digunakan sebagai sampel dalam analisis GC-MS. Sampel sebanyak 5 µL diinjeksikan melalui teknik injeksi split. Suhu injektor untuk analisis diatur pada 250°C. Sementara untuk analisis, suhu oven kolom diprogram sebagai berikut: suhu awal 80°C (ditahan 0 menit) dinaikkan dengan laju kenaikan suhu 3°C menit-1 sampai suhu akhir 150°C (ditahan 1 menit) dan akhirnya dinaikkan 20°C menit-1 sampai suhu 280°C (ditahan 26 menit). Mass spectrometer dioperasikan pada 70 eV dengan scan mass pada rentang 35-500. Setiap komponen metabolit diidentifikasi dengan mencocokkan spektrum massa yang direkam dari sistem data GC-MS. Komponen metabolit diidentifikasi dengan nama senyawa, rumus molekul, dan berat molekul menggunakan perbandingan spektrum puncak dalam basis data Wiley dan PubChem.

7.2.3 Analisis Data

Berikut adalah beberapa analisis daya yang dilakukan:

1. Karakter relatif. Data dari setiap karakter yang digunakan adalah data karakter relatif. Karakter relatif dihitung dengan rumus:

$$K_R = (K_{50} - K_0)/K_0 \times 100\%, \text{ dimana:}$$

K_R = karakter relatif

K_{50} = nilai tengah pada kondisi naungan paraset 50%

K_0 = nilai tengah pada kondisi normal (tanpa naungan)

Karakter produktivitas relatif merupakan karakter yang digunakan sebagai parameter toleransi naungan pada tanaman tomat.

2. Analisis ragam, dilakukan baik pada karakter morfologi maupun pada metabolit sekunder.
3. Hierarchical cluster analysis (HCA). Dilakukan pada karakter metabolit daun tomat dengan cara sebagai berikut:
 - a. Memilih metabolit yang kualitasnya lebih besar atau sama dengan 90.
 - b. Mereview nama dari setiap metabolit untuk menghindari metabolit yang sama jenisnya namun berbeda penamaannya. Review dilakukan dengan menggunakan bantuan basis data Wiley dan PubChem dan berbagai publikasi lainnya sehingga pada akhirnya didapatkan sebanyak 24 metabolit sekunder.
 - c. Data yang diolah dari 24 metabolit sekunder adalah proporsi kandungan (%) bukan kandungan murni (ppm).
 - d. Dataset dari nilai masing-masing senyawa putatif distandarisasi menggunakan Z-score dengan rumus $Z_i = (X_i - \bar{X})/S$,
 - e. Data kemudian dianalisis dengan hierarchical cluster analysis (HCA) dan memvisualisasikan heatmap dengan dendogram. HCA dilakukan menggunakan metode jarak jauh Euclidean (*euclidean distance method*) dan metode aglomerasi keterkaitan rata-rata (*average linkage agglomerative method*). HCA dan dendogram dilakukan menggunakan

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

perangkat lunak Minitab 16, sedangkan visualisasi dengan heat map dilakukan menggunakan perangkat lunak Microsoft Excel.

- Analisis korelasi, dilakukan menggunakan karakter morfologi dan metabolit sekunder untuk melihat hubungan antara metabolit sekunder dengan karakter terkait toleransi naungan

6.3 Hasil dan Pembahasan

6.3.1 Rekapitulasi Sidik Ragam Pengaruh Genotipe, Naungan dan Interaksi Genotipe x Naungan terhadap Berbagai Karakter Tomat

Rekapitulasi sidik ragam memperlihatkan bahwa genotipe berpengaruh nyata atau sangat nyata terhadap karakter BBT, JBT, FS, PD, LD, TT, PTT, BL, LUD dan BB. Faktor naungan berpengaruh nyata terhadap karakter BBT dan DBT. Rekapitulasi sidik ragam juga menunjukkan bahwa terdapat interaksi genotipe x naungan pada karakter BBT, JBT, FS, BL, LUD, BDS dan BB (Tabel 27). Berdasarkan rekapitulasi ini maka dapat dilakukan analisis korelasi terhadap seluruh karakter yang diamati kecuali karakter DBAT, SPAD, dan BDS.

Tabel 27 Rekapitulasi sidik ragam pengaruh genotipe, naungan dan interaksi genotipe x naungan terhadap pertumbuhan dan produksi tomat

Karakter	Genotipe	Naungan	Genotipe x Naungan	kk (%)
BBT	**	*	**	9.71
JBT	**	tn	**	11.48
FS	**	tn	*	9.46
PD	*	tn	tn	11.97
LD	**	tn	tn	12.12
TT	*	tn	tn	8.61
DBAT	tn	*	tn	15.46
SPAD	tn	tn	tn	6.72
PTT	**	tn	tn	8.79
BL	**	tn	**	6.36
LUD	**	tn	**	12.22
BDS	tn	tn	**	10.46
BB	**	tn	**	21.47

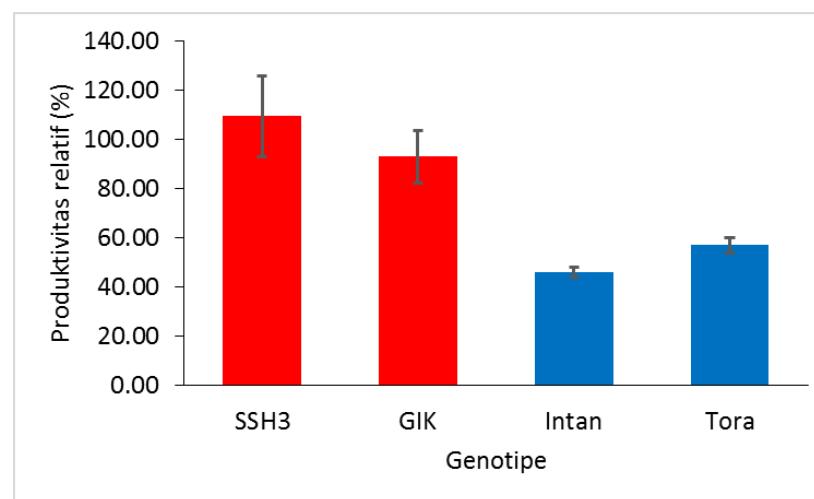
Keterangan: * = berpengaruh nyata pada $P<0.05$, ** = berpengaruh nyata pada $P<0.01$, tn = tidak berpengaruh nyata, BBT = Produktivitas, JBT = Jumlah buah per tanaman, FS = *Fruit set*, PD = Panjang daun, LD = Lebar daun, TT = Tinggi tanaman, DBAT = Diameter batang, SPAD = Kehijauan daun, PTT = Padatan total terlarut, BL = Jumlah bulu daun spesifik, LUD = Luas daun, BDS = Bobot daun spesifik, BB = Bobot per buah.

6.3.2 Produktivitas Relatif Empat Genotipe Tomat

Produktivitas relatif dari 4 genotipe tomat dievaluasi berdasarkan kondisi tanpa naungan dan naungan paronet 50%. Produktivitas relatif merupakan perbandingan antara selisih produktivitas tomat pada kondisi tercekam (naungan paronet 50%) dengan produktivitas pada kondisi normal terhadap produktivitas



pada kondisi normal (tanpa naungan). Hasil pengamatan menunjukkan bahwa genotipe tomat SSH3 dan GIK menghasilkan produktivitas relatif sama dengan nol, sedangkan genotipe tomat Intan dan Tora IPB menghasilkan produktivitas relatif negatif mencapai >40%. Hal ini mengindikasikan bahwa genotipe tomat SSH3 dan GIK merupakan genotipe tomat yang toleran cekaman naungan pada percobaan ini. Hal ini juga mengindikasikan bahwa genotipe tomat Intan dan Tora IPB merupakan genotipe tomat yang peka cekaman naungan paronet 50% pada percobaan ini (Gambar 15). Hal ini menjadikan analisis data metabolit sekunder untuk Hierarchical cluster analysis dapat digabung antara genotipe SSH3 dan GIK, sedangkan genotipe Intan dapat digabung dengan Tora IPB.

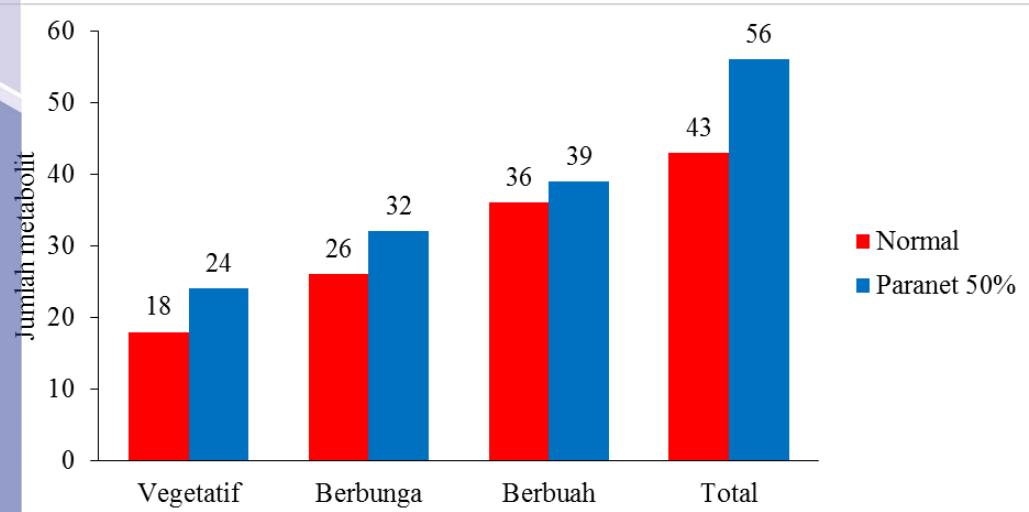


Gambar 15 Produktivitas relatif (%) beberapa genotipe tomat akibat cekaman naungan paronet 50%

6.3.3 Profil Metabolit Sekunder Genotipe Suka dan Peka Naungan pada Kondisi Tanpa Naungan dan Cekaman Naungan

Terdapat perbedaan jumlah metabolit yang dihasilkan dari pada kondisi normal dan kondisi cekaman naungan. Tedapat total sekitar 43 metabolit yang dihasilkan pada kondisi tanpa naungan dan 56 metabolit yang dihasilkan pada kondisi cekaman naungan (Gambar 16). Hal ini menunjukkan adanya metabolit terkait cekaman naungan terekspresi. Gambar 16 juga memperlihatkan adanya perbedaan jumlah metabolit yang dihasilkan antar fase pertumbuhan tomat. Metabolit lebih banyak dihasilkan pada fase berbuah dibandingkan pada fase vegetatif baik pada kondisi normal maupun kondisi cekaman naungan. Hal ini diduga karena semakin lama usia tanaman maka semakin banyak gen-gen yang terekspresi.

Analisis ragam analisis kluster dengan visualisasi *heatmap* dilakukan untuk mengetahui metabolit-metabolit yang terkait cekaman naungan. Tidak semua metabolit digunakan pada analisis kluster. Metabolit yang digunakan adalah metabolit-metabolit memiliki nilai quality > 90%, sehingga hanya 24 metabolit yang digunakan pada analisis ragam dan analisis kluster.



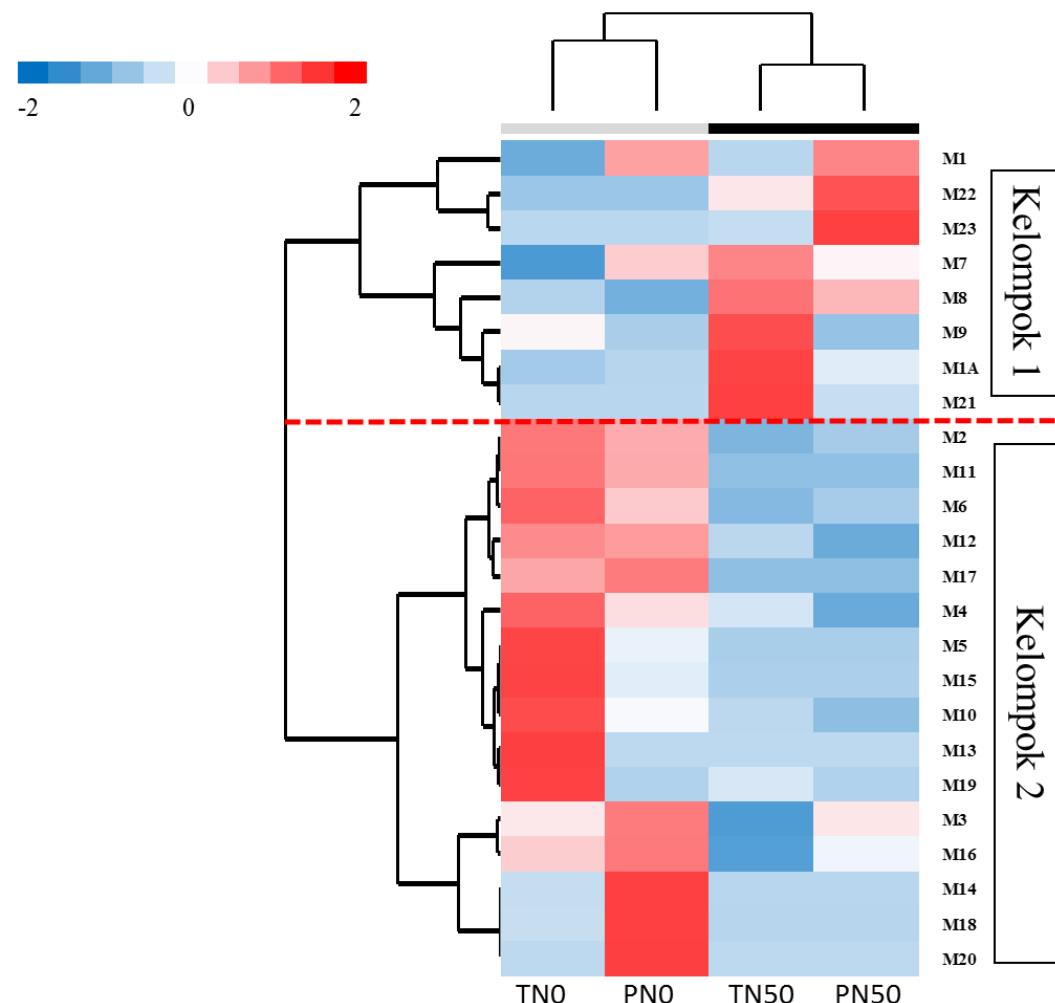
Gambar 16 Jumlah metabolit sekunder daun tomat pada kondisi normal dan cekaman naungan pada fase vegetatif, berbunga dan berbuah

Tabel 28 Rekapitulasi sidik ragam pengaruh genotipe, naungan dan interaksi genotipe x naungan terhadap metabolit daun tomat

Kode	Metabolit	Genotipe	Naungan	Interaksi Genotipe x Naungan	KK (%)
M1	Asam Palmitat	*	tn	tn	3.83
M2	Octadecadienoic acid	**	tn	**	0.54
M3	Octadecatrienoic acid	tn	tn	**	2.56
M4	Etilen	*	tn	tn	4.28
M5	Squalene	*	**	*	0.76
M6	Alpha.-Tocopherol	tn	*	**	2.52
M7	heptadecatrienoate	tn	tn	*	2.32
M8	Nonadecane	tn	tn	*	2.52
M9	Fitol	**	tn	tn	5.21
M10	Hexadecatrienal	*	tn	tn	6.58
M11	Hentriacontane	tn	**	tn	0.77
M12	Stigmasterol	**	tn	**	0.82
M13	Octacosane	**	**	**	0.07
M14	acetate	tn	tn	tn	4.17
M15	Eicosane	tn	tn	tn	0.79
M16	PYRAN-4-ONE	*	tn	tn	3.21
M17	Olean	tn	tn	tn	1.54
M18	Furaldehyde	tn	tn	tn	1.24
M19	Geranylgeraniol	*	tn	tn	1.53
M20	Asam Sulfurik	tn	tn	tn	0.29
M1A	Hexadecane	tn	tn	*	3.39
M21	Asam Arakidonat	*	tn	*	6.06
M22	Heksadekanol	*	tn	*	9.12
M23	Octadecane	*	tn	*	5.00

Keterangan: ** Berbeda nyata pada taraf $\alpha = 1\%$, * Berbeda nyata pada taraf $\alpha = 5\%$, tn = Tidak berbeda nyata $\alpha = 5\%$, kk = Koefisien keragaman

Sebanyak 24 metabolit berhasil diidentifikasi dari daun beberapa genotipe tomat pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan. Berdasarkan analisis ragam, genotipe tomat berpengaruh nyata atau sangat nyata terhadap metabolit M1, M2, M4, M5, M9, M10, M12, M13, M16 dan M19. Cekaman naungan berpengaruh nyata atau sangat nyata terhadap metabolit M1, M2, M3, M4, M6, M7, M9, M12, M13, M16, M19 dan M9A. Interaksi genotipe tomat dan cekaman naungan berpengaruh nyata atau sangat nyata terhadap metabolit M2, M3, M5, M6, M7, M8, M12, M13 dan M9A (Tabel 28).



Gambar 17 Respon metabolit terhadap naungan paronet dari genotipe tomat toleran dan peka naungan. Abu-abu: kondisi tanpa naungan, hitam: kondisi naungan paronet 50%

Hasil analisis kluster memperlihatkan bahwa genotipe tomat mengelompok berdasarkan tipe naungan secara jelas yaitu kelompok tanpa naungan dan dengan cekaman naungan (Gambar 17). Metabolit yang dihasilkan pada penelitian ini mengelompok menjadi 2 kelompok besar, yaitu kelompok metabolit terkait cekaman naungan dan kelompok metabolit tidak terkait cekaman naungan. Sebanyak 8 metabolit (M1, M23, M7, M21, M22, M8, M9 dan M9A) terindikasi sebagai metabolit terkait cekaman naungan (kelompok I) dan sisanya

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

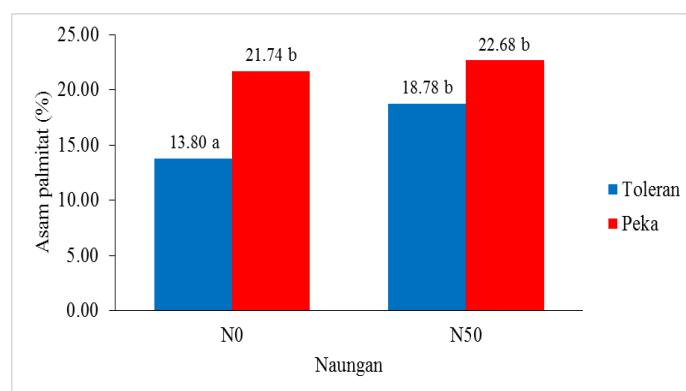
a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.

merupakan metabolit tidak terkait cekaman naungan (kelompok II). Hal ini berdasarkan tingkat ekspresi metabolit saat kondisi cekaman naungan. Metabolit-metabolit pada kelompok 1 terekspresi atau meningkat ekspresinya pada kondisi cekaman naungan, sedangkan metabolit-metabolit pada kelompok II tidak atau sedikit diekspresikan pada kondisi cekaman naungan.

Metabolit-metabolit yang terkait cekaman naungan (kelompok 1) yaitu adalah asam palmitat (M1), methyl 8,11,14-heptadecatrienoate (M7), nonadecane (M8), fitol (M9), hexadecane (M9A), icosanoic acid (M21), hexadecanol (M22), dan octadecene (M23). Asam palmitat tergolong sebagai asam lemak jenuh. Asam palmitat pada beberapa tanaman merupakan penyusun lemak utama dari membran pembungkus kloroplas. Intensitas cahaya yang rendah dapat menyebabkan kerusakan membran pembungkus kloroplas pada genotipe peka naungan sehingga fotosintesis tanaman menjadi tidak maksimal. Hasil penelitian ini memperlihatkan bahwa terjadi peningkatan asam palmitat yang lebih tinggi saat cekaman naungan pada genotipe tomat toleran naungan dibandingkan pada genotipe peka naungan (Gambar 18). Hal ini mengindikasikan adanya perbaikan struktur membran lipid kloroplas yang baik pada genotipe toleran naungan dibandingkan pada genotipe peka naungan.

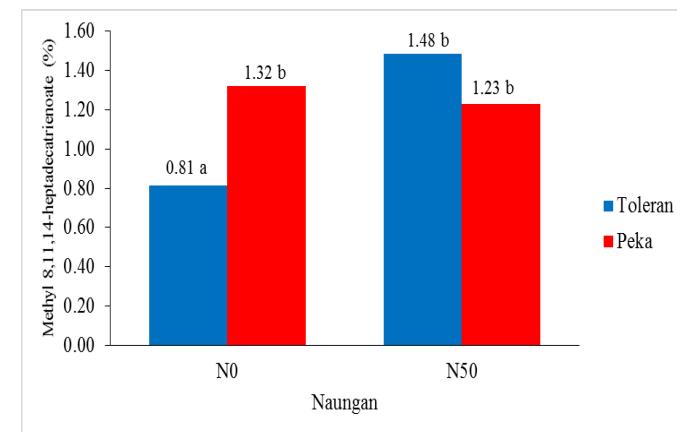


Gambar 18 Asam palmitat (M1) genotipe tomat toleran dan peka naungan pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

Methyl 8,11,14-heptadecatrienoate merupakan salah satu jenis senyawa karoten yang terdapat pada tumbuhan. Salah satu fungsi utama karoten bagi tumbuhan yaitu menyerap energi cahaya untuk fotosintesis tumbuhan dan melindungi klorofil dari kerusakan akibat cekaman cahaya. Hal ini dapat menjadikan fotosintesis tanaman menjadi lebih optimal pada saat intensitas cahaya rendah. Hasil penelitian ini memperlihatkan bahwa juga terjadi peningkatan methyl 8,11,14-heptadecatrienoate yang lebih tinggi saat kondisi cekaman naungan pada genotipe tomat toleran naungan dibandingkan pada genotipe peka naungan (Gambar 19).

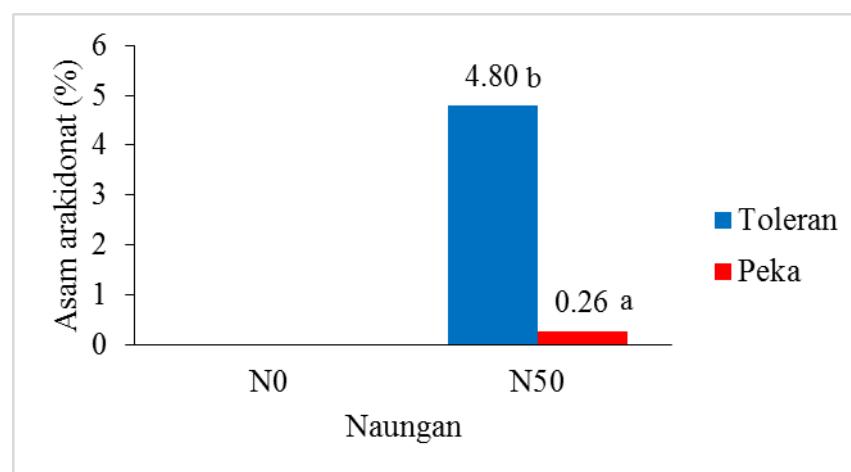
Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.



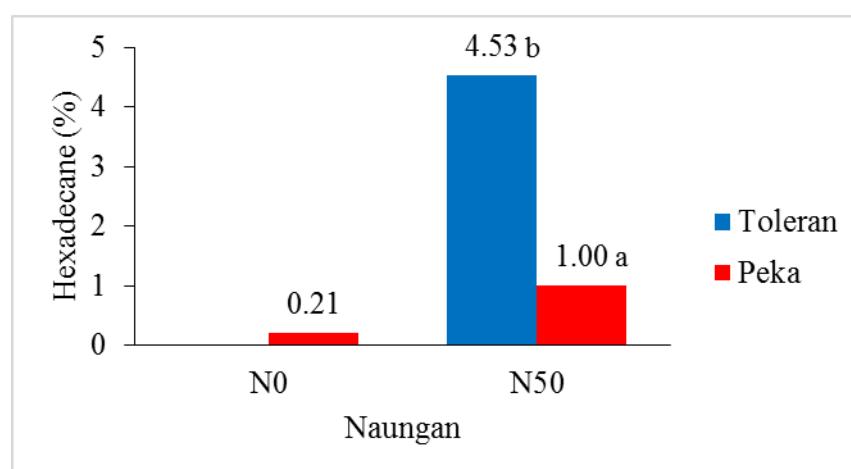
Gambar 19 Methyl 8,11,14-heptadecatrienoate (M7) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

Icosanoic acid atau asam arakidonat tergolong asam lemak tak jenuh. Asam arakidonat juga merupakan salah satu penyusun membran kloroplas. Asam arakidonat dilaporkan sebagai salah penyusun komponen utama membran kloroplas pada alga (Nichols dan Appleby 1969). Selain itu, terdapat korelasi yang nyata dan positif antara kandungan asam arakidonat dengan karoten pada alga hijau saat kondisi intensitas cahaya rendah (Solovchenko *et al.* 2009). Menurut Zorin *et al.* (2017), asam arakidonat sangat penting dalam efisiensi penggunaan cahaya oleh mikroalga *Lobosphaera insica*. Hasil penelitian ini menunjukkan asam arakidonat tidak dihasilkan saat kondisi tanpa naungan. Asam arakidonat baru diekspresikan pada kondisi cekaman naungan. Terdapat perbedaan tingkat ekspresi asam arakidonat antar genotipe tomat pada kondisi cekaman naungan. Genotipe tomat toleran naungan mampu menghasilkan asam arakidonat lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi cekaman naungan. Hal ini mengindikasikan adanya mekanisme perbaikan membran kloroplas dan meningkatnya karoten dalam daun tomat yang lebih baik pada genotipe toleran naungan dibandingkan genotipe peka naungan (Gambar 20).



Gambar 20 Asam arakidonat (M21) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

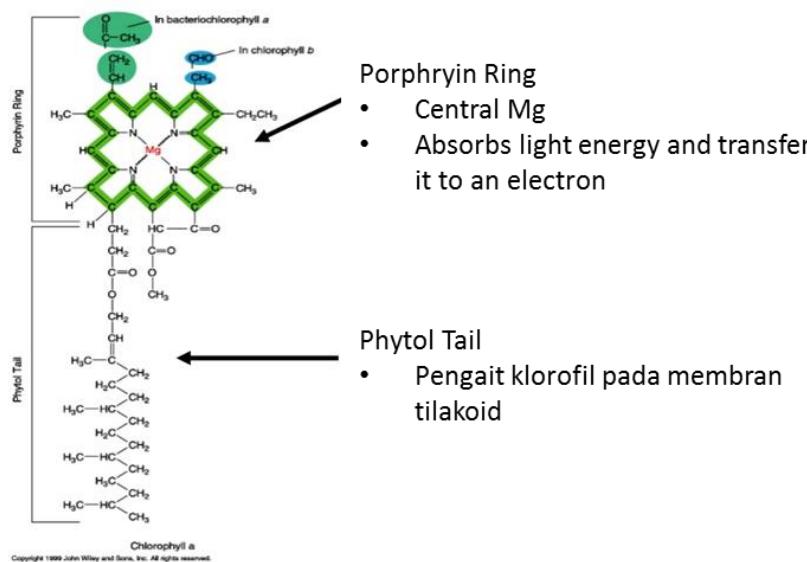
Pola yang hampir sama dengan asam arakidonat juga dihasilkan oleh metabolit hexadecane. Hexadecane tidak dihasilkan pada kondisi tanpa naungan kecuali oleh genotipe peka naungan. Hexadecane baru dihasilkan oleh genotipe tomat toleran naungan pada kondisi cekaman naungan. Terjadi peningkatan hexadecane oleh genotipe tomat toleran naungan yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi cekaman naungan (Gambar 21). Menurut Khan dan Javaid (2019), hexadecane termasuk senyawa yang berfungsi sebagai antioksidan. Dionisio-sese dan Tobita (1998) memaparkan bahwa antioksidan sering digunakan oleh tanaman untuk mengantisipasi pengaruh merusak dari reactive oxygen species (ROS) karena adanya cekaman biotik maupun abiotik.



Gambar 21 Hexadecane (M9A) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

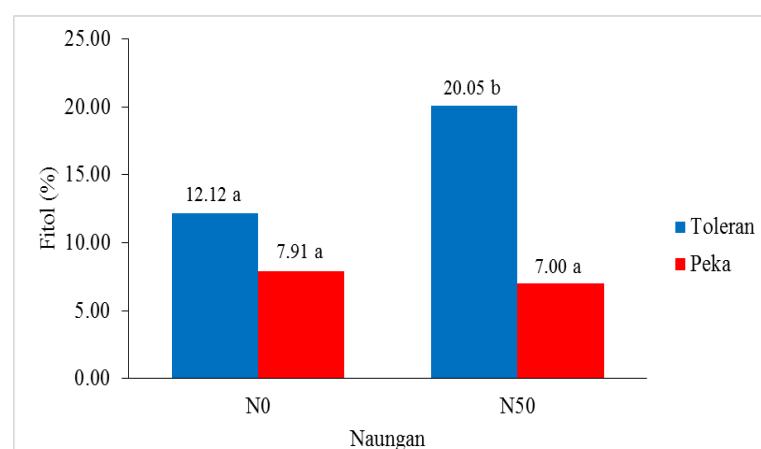
Fitol merupakan salah satu bahan penyusun molekul klorofil. Molekul klorofil terdiri atas dua bagian utama, yaitu bagian kepala yang biasa disebut sebagai *porphyrin ring* dan bagian ekor yang umumnya disebut sebagai *hidrofobic phytol tail* (Gambar 22). Bagian phytol tail nantinya akan mengikat klorofil agar terikat pada membran tilakoid. Peningkatan kandungan fitol mengindikasikan adanya peningkatan kandungan klorofil di dalam daun tomat. Klorofil sendiri merupakan molekul utama yang dapat mengubah energi matahari menjadi energi kimia. Hal ini menguatkan informasi sebelumnya yang menjelaskan bahwa peningkatan kehijauan daun (klorofil) daun juga dapat meningkatkan produktivitas relatif tomat terhadap cekaman naungan.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
 1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
 a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
 2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



Gambar 22 Struktur molekul klorofil. Sumber: <https://pt.slideshare.net/MrWestbury/photosynthesis-pres?ref=>

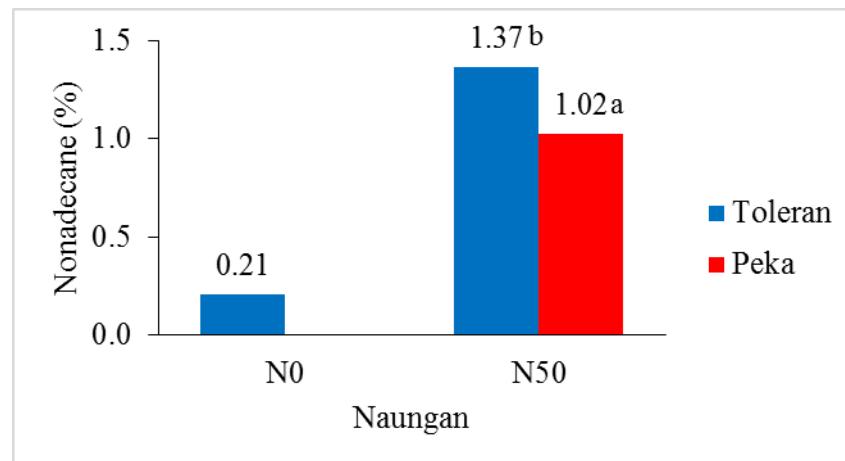
Hasil penelitian ini memperlihatkan bahwa genotipe tomat toleran naungan memiliki kandungan fitol yang lebih tinggi dibandingkan genotipe tomat peka baik pada kondisi normal maupun kondisi cekaman naungan. Selain itu, terjadi peningkatan kandungan fitol pada genotipe toleran naungan saat cekaman naungan dimana hal tersebut tidak terjadi pada genotipe peka. Hal ini mengindikasikan gen pengendali fitol merupakan gen konstitutif (Gambar 23). Pola yang sama juga diperlihatkan metabolit nonadecane, dimana daun genotipe tomat toleran naungan menghasilkan metabolit nonadecane yang lebih tinggi baik pada kondisi tanpa naungan maupun pada cekaman naungan (Gambar 24).



Gambar 23 Fitol (M9) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
 1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
 a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

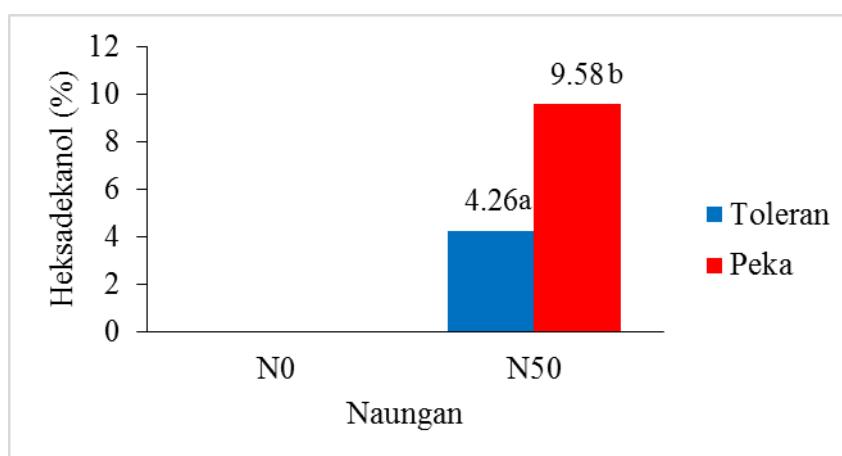


Gambar 24

Nonadecane (M8) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

Pola yang berbeda dibandingkan metabolit sebelumnya dihasilkan pada metabolit heksadekanol dan octadecene. Tidak dihasilkan heksadekanol dan octadecene pada kondisi tanpa naungan. Heksadekanol dan octadecene baru dihasilkan pada kondisi cekaman naungan. Genotipe tomat peka naungan menghasilkan heksadekanol dan octadecene yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe tomat toleran naungan pada kondisi cekaman naungan (Gambar 25 dan 26).

Heksadekanol diduga merupakan komponen penyusun lapisan lilin pada daun tomat. Heksadekanol bersama asam oleat dapat menghasilkan malam atau waxes (Fardiaz *et al.* 2016). Lapisan lilin pada daun dapat menyebabkan energi amtahari tidak maksimal diserap oleh klorofil karena adanya refleksi cahaya oleh lapisan lilin tersebut. Hal ini menjadikan fotosintesis pada genotipe tomat yang menghasilkan lapisan lilin yang lebih tinggi (genotipe peka naungan) menjadi tidak maksimal. Pantilu *et al.* (2018) dan Sundari *et al.* (2008) melaporkan bahwa salah satu mekanisme toleransi naungan pada tanaman adalah dengan menurunkan lapisan lilin pada daun.



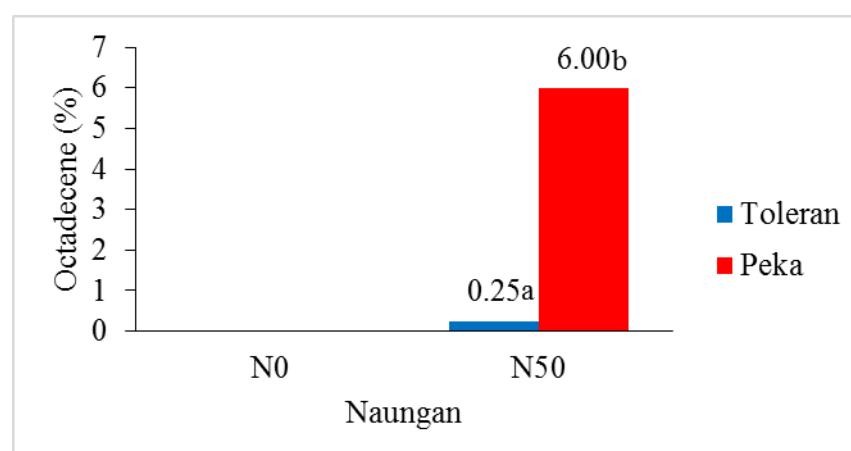
Gambar 25

Heksadekanol (M22) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0).

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

Octadecene merupakan monomer utama penyusun epidermis daun terutama bagian kutikula daun (Bobaventure *et al.* 2004). Kutikula umumnya berfungsi menjadi pelindung agar tanaman tidak mengalami banyak kehilangan air. Namun pada kondisi cekaman naungan keberadaan kutikula menjadikan cahaya matahari menjadi terefleksi sehingga tidak maksimal ditangkap oleh klorofil. Hal ini menjadikan fotosintesis tanaman juga menjadi tidak maksimal dan akhirnya dapat menyebabkan penurunan hasil pada tanaman. Menurut Pantilu *et al.* (2018) dan Sundari *et al.* (2008), salah satu mekanisme toleransi naungan pada tanaman adalah dengan menurunkan ukuran kutikula pada daun sehingga cahaya matahari lebih maksimal ditangkap oleh klorofil.



Gambar 26 Octadecene (M23) genotipe tomat toleran dan peka pada kondisi cekaman naungan (N50) dan tanpa naungan (N0)

Sementara metabolit kelompok 2 (tidak terkait cekaman naungan) terdiri atas asam linolenat, asam linoleat, terpein, alpha tocopherol, stigmasterol, dan yang lainnya. Asam linoleat, squalene dan alpha tocopherol juga merupakan metabolit yang umum dihasilkan tanaman dalam adaptasi terhadap cekaman kekeringan dan suhu tinggi (Panda dan Cherian 2013; Paupiere *et al.* 2017; Hu *et al.* 2018). Genotipe tanaman toleran suhu tinggi dapat menghasilkan asam linoleat dan peningkatannya yang lebih baik dibandingkan genotipe peka suhu tinggi (Hu *et al.* 2018).

6.3.4 Korelasi antara Metabolit Terkait Cekaman Naungan dengan Karakter Morfologi Tomat

Analisis korelasi dilakukan antara metabolit sekunder yang terkait cekaman naungan dengan karakter morfologi tanaman untuk mengidentifikasi metabolit yang memiliki keterkaitan dan potensial sebagai penanda toleransi naungan pada tanaman tomat. Analisis korelasi memperlihatkan bahwa asam palmitat, Methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, dan asam arakidonat memiliki korelasi nyata dan positif terhadap jumlah buah per tanaman. Percobaan 1 dan 3 memperlihatkan bahwa jumlah buah per tanaman merupakan salah satu karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat (Tabel 29).

Tabel 29 Korelasi antar berbagai metabolit daun tomat dengan karakter produktivitas relatif dan karakter terkait produktivitas relatif tomat

Karakter	Metabolit							
	M1	M7	M8	M9	M1A	M21	M22	M23
BBT	0.82	0.43	-0.12	0.79	0.83	0.72	-0.26	-0.83
JBT	0.93	0.93	-0.81	0.15	0.61	0.91	0.50	-0.61
FS	0.76	0.67	-0.31	0.45	0.86	0.18	0.44	-0.86
PD	0.39	-0.13	0.52	1.00	0.74	0.09	-0.64	-0.74
LD	0.27	0.54	-0.44	-0.24	0.25	-0.20	0.81	-0.25
TT	-0.72	-0.29	-0.01	-0.84	-0.78	-0.66	0.39	0.79
SPAD	0.72	0.27	0.13	0.94	0.91	0.44	-0.36	-0.91
PTT	-0.29	0.21	-0.41	-0.81	-0.45	-0.38	0.79	0.45
BL	0.53	0.86	-1.00	-0.50	0.05	0.69	0.82	-0.05
LUD	0.87	0.50	-0.11	0.84	0.97	0.56	-0.11	-0.97
BDS	-0.64	-0.20	-0.24	-0.95	-0.93	-0.18	0.30	0.93
DB	-0.58	-0.55	0.21	-0.35	-0.73	0.05	-0.47	0.73
BB	0.67	0.75	-0.50	0.14	0.66	0.14	0.70	-0.66
PB	0.75	0.57	-0.49	0.33	0.48	0.97	-0.02	-0.48

Keterangan: Merah = Nyata berkorelasi negatif, Biru = Nyata berkorelasi positif, BBT = Produktivitas, JBT = Jumlah buah per tanaman, FS = *Fruit set*, PD = Panjang daun, LD = Lebar daun, TT = Tinggi tanaman, DBAT = Diameter batang, SPAD = Kehijauan daun, PTT = Padatan total terlarut, BL = Jumlah bulu daun spesifik, LUD = Luas daun, BDS = Bobot daun spesifik, BB = Bobot per buah, asam palmitat (M1), methyl 8,11,14- heptadecatrienoate (M7), nonadecane (M8), fitol (M9), hexadecane (M1A), icosanoic acid (M21), hexadecanol (M22), dan octadecene (M23).

Analisis korelasi juga memperlihatkan bahwa fitol dan heksadecane memiliki korelasi yang nyata dan positif dengan kehijauan daun, sedangkan octadecane memiliki korelasi yang nyata namun negatif terhadap tingkat kehijauan daun. Telah dijelaskan sebelumnya bahwa fitol merupakan salah satu penyusun struktur klorofil, maka tidak heran adanya fitol juga mengindikasikan adanya klorofil yang juga berkorelasi sangat kuat dengan kehijauan daun hasil pengukuran SPAD klorofil meter. Hasil ini menguatkan percobaan 1 dan 3 yang menyatakan kehijauan daun sebagai salah satu karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Selain berkorelasi dengan kehijauan daun, fitol dan hexadecane juga memiliki korelasi yang nyata dan negatif dengan karakter bobot daun spesifik, sedangkan octadecane memiliki korelasi yang nyata dan negatif terhadap bobot daun spesifik. Bobot daun spesifik juga telah dilaporkan sebagai salah satu karakter terkait toleransi naungan pada tanaman kedelai dan kacang hijau. Peningkatan bobot daun spesifik mengindikasikan adanya peningkatan luas daun yang menyebabkan peningkatan area penangkapan cahaya dan penipisan palisade yang menyebabkan penurunan refleksi cahaya menuju klorofil.

6.4 Simpulan

Dihasilkan 8 metabolit daun tomat yang terkait dengan cekaman naungan yaitu asam palmitat, methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, nonadecane, fitol, hexadecane, icosanoic acid, hexadecanol, dan octadecene. Genotipe tomat toleran naungan menghasilkan fitol dan nodecane yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe tomat peka naungan pada kondisi tanpa naungan dan cekaman naungan. Genotipe tomat toleran naungan juga menghasilkan methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, hexadecane, asam arakidonat yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi cekaman naungan. Genotipe peka naungan menghasilkan asam palmitat, hexadecanol, dan octadecene yang nyata lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi cekaman naungan.



8 PEMBAHASAN UMUM

Sistem budidaya tanaman di bawah tegakan pohon maupun tumpang sari atau tanaman sela pada tanaman kehutanan, perkebunan maupun pekarangan merupakan salah satu alternatif solusi dalam menjawab tantangan luas lahan optimum untuk pertanian yang semakin berkurang (Suwanda dan Noor 2014; Mulyani *et al.* 2016) dan luas kepemilikan lahan pertanian oleh petani Indonesia yang masih kecil (BPS 2013). Adanya kekurangan cahaya (cekaman naungan) pada sistem budidaya tersebut dapat menyebabkan terganggunya proses metabolisme tanaman, turunnya laju fotosintesis dan penurunan produktivitas tanaman (Gent 2007; Manurung *et al.* 2007; Baharuddin *et al.* 2014) sehingga diperlukan varietas tanaman yang toleran dengan intensitas cahaya rendah dengan memiliki produktivitas yang tinggi agar sistem budidaya tersebut dapat optimal dilaksanakan (Sulistyowati *et al.* 2016a). Tanaman tomat potensial digunakan pada sistem budidaya tersebut karena selain memiliki nilai ekonomi yang tinggi juga terdapat genotipe tomat yang toleran bahkan suka terhadap cekaman naungan (Bahrin, 2012; Baharudin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016a) walaupun produktivitasnya masih lebih rendah dibandingkan dengan produktivitas tomat pada umumnya. Hal ini menjadikan kegiatan pemuliaan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi penting untuk dilakukan.

Informasi tentang respon tanaman tomat terhadap intensitas cahaya rendah, keragaman genetik serta lingkungan seleksi untuk toleransi tomat terhadap intensitas cahaya rendah sangat diperlukan dalam penentuan metode pemuliaan tomat toleran naungan yang efektif dan efisien (Ilic *et al.* 2007; Ferre *et al.* 2009; Baharuddin *et al.* 2014; Sulistyowati *et al.* 2016b). Namun demikian, informasi tentang karakter seleksi toleransi cekaman naungan (karakter morfologi, fisiologi, metabolomit atau molekuler) dan analisis genetiknya masih belum banyak diperoleh pada tanaman tomat sehingga informasi-informasi tersebut penting terus untuk diketahui agar kegiatan pemuliaan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi dapat lebih efektif dan efisien.

Toleransi naungan pada tanaman tomat dapat dilihat menggunakan pendekatan produktivitas relatif. Semakin tinggi nilai produktivitas relatif maka sebaliknya besar toleransinya terhadap cekaman naungan. Produktivitas relatif merupakan perbandingan antara selisih produktivitas pada kondisi cekaman dengan produktivitas pada kondisi normal terhadap produktivitas pada kondisi normal (Baharudin *et al.* 2014). Karakter hasil umumnya dipengaruhi oleh banyak karakter lainnya, baik secara langsung maupun tidak langsung. Hal ini menyebabkan pentingnya untuk mengetahui karakter lain yang memiliki pengaruh langsung atau tidak langsung yang besar terhadap produktivitas relatif.

Analisis korelasi pada percobaan 1 menunjukkan bahwa kehijauan daun relatif, *fruit set* relatif dan jumlah buah per tanaman relatif memiliki hubungan yang kuat dan positif terhadap bobot buah per tanaman relatif (Tabel 4). Hal ini mengindikasikan bahwa karakter kehijauan daun, *fruit set* dan jumlah buah per tanaman merupakan karakter-karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman tomat. Peningkatan pada karakter-karakter tersebut juga dapat menunjukkan peningkatan terhadap toleransi naungan pada tanaman tomat. Hal yang sama juga dihasilkan pada percobaan 3. Hasil sidik lintas terhadap bobot

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



buah per tanaman tomat relatif pada percobaan 3 menunjukkan bahwa karakter jumlah buah per tanaman relatif dan kerapatan bulu daun relatif memiliki pengaruh langsung yang kuat terhadap bobot buah per tanaman relatif. Namun, pengaruh langsung karakter jumlah buah per tanaman relatif bersifat positif sedangkan pengaruh langsung jumlah daun spesifik relatif bersifat negatif terhadap bobot buah per tanaman relatif. Hasil sidik lintas juga memperlihatkan bahwa karakter kehijauan daun relatif dan luas daun relatif memiliki pengaruh tidak langsung yang kuat dan positif melalui karakter jumlah buah per tanaman relatif terhadap karakter bobot buah per tanaman relatif. Hal ini mengindikasikan bahwa karakter bobot buah per tanaman, jumlah buah per tanaman relatif, kehijauan daun relatif, luas daun relatif dan jumlah bulu daun relatif merupakan karakter-karakter yang terkait dengan toleransi nungan pada tanaman tomat (Tabel 19).

Klorofil yang pada penelitian ini diduga dengan kehijauan daun menggunakan SPAD klorofil meter sudah banyak dilaporkan sebagai salah satu karakter yang berperan penting dalam adaptasi tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Peningkatan jumlah klorofil a dan b lebih besar terjadi pada genotipe tanaman toleran dibandingkan genotipe peka naungan pada tanaman talas, padi, kedelai dan tomat (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Hattrup *et al.* 2007; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al* 2016b). Hal ini menyebabkan genotipe tanaman toleran naungan dapat meningkatkan kemampuannya dalam menangkap energi cahaya untuk digunakan pada proses fotosintesis. Selain jumlah klorofil a dan b, banyak penelitian melaporkan bahwa rasio klorofil a/b juga sangat terkait adaptasi genotipe toleran tanaman terhadap cekaman intensitas cahaya rendah. Genotipe toleran naungan umumnya menghasilkan rasio klorofil a/b yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan karena peningkatan jumlah klorofil b yang lebih besar dibandingkan klorofil a (Djukri dan Purwoko 2003; Sopandie *et al.* 2003; Kisman *et al.* 2007; Sulistyowati *et al* 2016b). Namun, pada penelitian ini belum dapat diketahui rasio klorofil a/b daun tomat karena kehijauan daun hasil SPAD klorofil meter belum dapat membedakan antara klorofil a dan b. Walaupun demikian, pengukuran kandungan klorofil daun untuk seleksi segregan genotipe toleran naungan dengan SPAD klorofil meter dirasakan sangat efektif karena dapat dilaksanakan dengan lebih cepat, mudah, murah dan tidak bersifat destruktif.

Daun merupakan organ fotosintetik utama pada tanaman. Maka tidak heran jika peningkatan luas daun memiliki pengaruh tidak langsung yang tinggi dan positif terhadap toleransi naungan pada tanaman tomat. Peningkatan luas daun menyebabkan luas area penangkapan cahaya matahari oleh daun menjadi lebih luas. Peningkatan luas daun umumnya akan dibarengi dengan penipisan lapisan palisade yang menyebabkan kloroplast bergerak lebih keatas mendekati permukaan daun yang ditandai dengan peningkatan warna permukaan daun (ditandai dengan korelasi yang nyata dan positif antara luas daun relatif dan kehijauan daun relatif Tabel 19). Hal ini menyebabkan cahaya matahari dapat lebih cepat masuk ke kloroplast karena berkurangnya refleksi cahaya oleh bagian daun lainnya sehingga fotosintesis dapat menjadi lebih optimal digunakan. Kisman *et al* (2007) menyatakan bahwa pada kondisi intensitas cahaya rendah, diperlukan morfologi daun yang lebih lebar dan tipis penangkapan cahaya oleh daun lebih optimal dan perefleksian cahaya menjadil lebih rendah.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.



Kerapatan bulu daun relatif berpengaruh langsung dan negatif terhadap karakter bobot buah per tanaman relatif. Semakin besar kerapatan bulu daun relatif, semakin kecil bobot buah per tanaman relatif. Lahumuria *et al.* (2006) dan Sundari *et al.* (2008) melaporkan bahwa karakter kerapatan bulu daun merupakan salah satu karakter yang terkait toleransi naungan pada tanaman kedelai dan kacang hijau. Menurut Gregoriou *et al.* (2007), salah satu mekanisme adaptasi zaitun terhadap cekaman intensitas cahaya rendah adalah dengan mengurangi kerapatan bulu daun. Kerapatan bulu daun yang rendah menjadikan cahaya yang terefleksi menjadi lebih rendah sehingga cahaya matahari dapat lebih maksimal ditangkap oleh klorofil. Hal ini menjadikan fotosintesis lebih optimal pada genotipe-genotipe dengan kerapatan bulu daun yang rendah.

Pengaruh cekaman naungan terhadap *fruit set* pada tanaman tomat belum diketahui, namun telah dilaporkan adanya pengaruh cekaman naungan pada *fruit set* tanaman cabai. Cekaman naungan > 40% dilaporkan dapat menurunkan *fruit set* pada tanaman cabai (Jaimez dan Rada 2006). Adanya ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula di daun yang lebih rendah dibandingkan ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula pada bunga (ovarium) dilaporkan sebagai salah satu penyebab menurunnya *fruit set* pada cabai akibat cekaman naungan. Adanya cekaman naungan menyebabkan kompetisi antara akumulasi gula di daun dan di bunga sehingga menyebabkan bunga cabai yang rontok. Selisih ambang batas intensitas cahaya untuk akumulasi gula di daun dan bunga diduga lebih rendah pada genotipe cabai toleran naungan dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan, sehingga kerontokan bunga menjadi lebih rendah pada genotipe cabai toleran dibandingkan pada genotipe cabai peka naungan (Aloni *et al.* 1996). *Fruit set* umumnya memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif dengan jumlah buah per tanaman. Jumlah buah per tanaman umumnya juga memiliki pengaruh langsung yang kuat dan positif terhadap bobot buah per tanaman pada tanaman tomat (Izge *et al.* 2012; Tasisa *et al.* 2012; Monamodi *et al.* 2013; Meena dan Bahadur 2014; Wahyuni *et al.* 2014; Saputra *et al.* 2015).

Informasi parameter genetik dari suatu karakter seleksi penting diketahui agar pengetahuan tentang karakter seleksi lebih bermakna bagi kegiatan pemuliaan tanaman. Aksi gen dominan lebih berperan pada karakter toleransi naungan tanaman tomat pada penelitian ini. Hal ini mengindikasikan lebih besarnya pengaruh aksi gen dominan pada karakter-karakter tersebut. Varietas hibrida umumnya banyak digunakan karena adanya heterosis yang tinggi. Widayastuti *et al.* (2017) menyatakan bahwa heterosis merupakan hasil aksi dan interaksi gen-gen dominan yang baik dan terkumpul dalam genotipe F1 hasil persilangan tetua yang berbeda. Adanya aksi gen dominan menjadikan efek dominan pada suatu genotipe terekspresi tanpa harus dalam keadaan homozigot dominan karena dapat langsung terekspresi dalam keadaan heterozigot.

Hasil penelitian ini juga memperlihatkan bahwa terdapat interaksi epistasis pada seluruh karakter toleransi naungan tanaman tomat kecuali luas daun relatif. Adanya epistasis menyebabkan tertutupinya atau tersamarkannya ekspresi suatu gen sehingga nilai akibat lokus heterozigot bisa sama atau lebih tinggi dibandingkan lokus homozigot dominannya (Santoso 2007; Twenantata *et al.* 2018). Hal ini menyebabkan genotipe suatu karakter menjadi lebih sulit diprediksi khususnya pada populasi bersegregasi yang heterogen dan heterozigot. Hal ini karena masih tingginya ragam oleh adanya epistasis. Ragam epistasis tidak

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



diwariskan pada generasi turunannya karena ragam yang diwariskan merupakan ragam aditif (Utami *et al.* 2006; Hakim *et al.* 2019). Hal ini menjadikan ragam akibat epistasis akan lebih kecil pada generasi lanjut dan ragam aditif akan semakin meningkat. Berdasarkan hal tersebut maka seleksi pada karakter-karakter yang dipengaruhi lebih besar oleh interaksi epistasis sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut (Sihaloho *et al.* 2015; Amjid *et al.* 2016; Somraj *et al.* 2018).

Ragam non aditif lebih berperan pada seluruh karakter terkait toleransi naungan (bobot buah per tanaman, jumlah buah per tanaman, luas daun, kerapatan stomata, dan kehijauan daun) kecuali *fruit set*. Ragam non aditif merupakan gabungan antara ragam dominan dan ragam epistasis. Lebih besarnya ragam non aditif menyebabkan ragam aditif menjadi lebih kecil. Ragam aditif yang rendah menjadikan seleksi akan tidak efektif sehingga perlu dilakukan peningkatan ragam aditif dari suatu karakter. Penundaan seleksi pada generasi awal dapat meningkatkan ragam aditif dari suatu karakter karena ragam aditif merupakan ragam yang diwariskan sedangkan ragan non aditif merupakan ragam yang tidak dapat diwariskan seutuhnya (Soeroso *et al.* 2009). Ragam aditif akan meningkat seiring meningkatnya generasi sehingga seleksi pada karakter-karakter yang lebih dipengaruhi oleh ragam non aditif lebih baik dilakukan pada generasi lanjut disaat ragam aditif sudah meningkat (Farshadfar *et al.* 2013; Al-Naggar *et al.* 2017; Ali *et al.* 2018; Tasisa *et al.* 2018). Hal ini mengindikasikan bahwa seleksi karakter kehijauan daun, jumlah dan bobot buah per tanaman saat cekaman naungan sebaiknya ditunda sampai generasi lanjut agar gen-gen pengendalinya telah terfiksasi.

Lebih berperannya ragam non aditif pada karakter terkait toleransi naungan pada tanaman tomat dapat terjadi karena adanya epistasis yang semakin besar akibat cekaman naungan. Karakter-karakter terkait toleransi suatu cekaman umumnya lebih besar dipengaruhi oleh ragam epistasis seperti yang telah dilaporkan oleh Hinkossa *et al.* (2013) pada tanaman kacang panjang, Said (2014) pada tanaman gandum, dan Amjid *et al.* (2016) pada tanaman kapas terhadap cekaman kekeringan, serta Reddy *et al.* (2018) pada karakter seleksi tomat toleran cekaman suhu tinggi. Hal ini karena terekspresi gen-gen yang terkait cekaman tersebut. Menurut Ratnadewi dan Frank (2005), terekspresinya *inducible gene* terkait toleransi cekaman tertentu merupakan suatu mekanisme adaptasi tanaman terhadap suatu cekaman tertentu. Semakin banyak jumlah gen yang terlibat pada suatu fenotipe menjadikan ragam epistasis menjadi lebih besar pada fenotipe tersebut. Kisman *et al.* (2008) melaporkan bahwa terdapat epistasis pada adaptasi kedelai (kandungan klorofil) terhadap cekaman intensitas cahaya rendah.

Segregan transgresif merupakan segregan yang memiliki nilai yang lebih tinggi (melewati) dibandingkan nilai tetunya. Segregan-segregan seperti ini akan dalam keadaan homozigot jika tidak terdapat pengaruh genetik non aditif dan pengaruh lingkungan sehingga secara teori segregan transgresif sudah dapat diperoleh pada generasi F2 (Jambormias dan Riry 2009). Hasil seleksi dan verifikasi segregan transgresif tanaman tomat toleran naungan pada generasi F2 dinilai masih kurang efektif karena hanya 4 segregan (G384, G381, G370 dan G376) dari 20 segregan hasil seleksi di F2 yang diverifikasi sebagai segregan transgresif pada generasi F3. Hal ini diduga disebabkan karena lebih berperannya ragam non aditif akibat lebih besarnya pengaruh epistasis pada sebagian besar karakter toleransi naungan. Adanya ragam non aditif dan pengaruh epistasis yang

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



besar dapat mengurangi pengaruh ragam aditif yang merupakan ragam yang diwariskan dari suatu generasi kepada generasi berikutnya. Nurhidayah *et al.* (2017) melaporkan bahwa berdasarkan seleksi dengan karakter seleksi jumlah polong total, hanya dihasilkan 27% segregan transgresif dari 22 segregan yang diuji. Nurhidayah *et al.* (2017) juga melaporkan bahwa karakter hasil pada tanaman kacang tanah dikendalikan oleh banyak gen dan dikendalikan oleh aksi gen dominan.

Berdasarkan hal tersebut maka program pemuliaan tanaman tomat toleran naungan berdaya hasil tinggi lebih baik diarahkan sebagai varietas tomat hibrida. Hal ini sebenarnya sedikit bertentangan dengan tipe tanaman tomat yang merupakan tanaman menyerbuk sendiri dan lingkungan varietas hibrida yang umumnya dapat tumbuh dengan baik pada kondisi optimal. Tanaman menyerbuk sendiri seperti padi, kacang panjang, kedelai, kacang hijau dan yang lainnya umumnya lebih baik diarahkan menjadi varietas galur murni karena heterosis dan *inbreeding depression* yang tidak besar dan produksi benih hibridanya yang masih kurang efisien. Namun demikian, adanya peluang heterosis karena aksi gen dominan dan epistasis serta adanya pengaruh epistasis yang menyulitkan seleksi pada awal generasi menjadikan varietas tomat toleran naungan potensial diarahkan menjadi varietas tomat hibrida.

Kombinasi persilangan antara genotipe tetua Tora IPB dengan genotipe SSH3, GIK atau Apel potensial digunakan dalam pemuliaan varietas tomat toleran naungan berdaya hasil tinggi. Kombinasi persilangan GIK x Tora IPB, Tora IPB x SSH3 dan Tora IPB x Apel memiliki produktivitas yang tinggi pada kondisi cekaman naungan. Genotipe Tora IPB tergolong genotipe peka naungan namun memiliki potensi hasil yang tinggi. Genotipe SSH3, GIK dan Apel tergolong genotipe toleran naungan. Genotipe SSH3 dan GIK memiliki DGU yang tertinggi untuk produktivitas relatif. Genotipe SSH3 juga memiliki DGU yang terendah untuk karakter jumlah bulu daun spesifik, sedangkan genotipe GIK dan Apel memiliki DGU yang tertinggi berturut-turut untuk karakter *fruit set* dan jumlah buah per tanaman pada cekaman naungan.

Selain menggunakan karakter morfologi sebagai karakter seleksi toleransi naungan, pendekatan metabolit sekunder juga potensial digunakan sebagai karakter seleksi cekaman naungan. Metabolit sekunder merupakan senyawasenyawa hasil biosintetik turunan dari metabolit primer yang umumnya diproduksi oleh organisme atau tumbuhan sebagai respon adanya cekaman biotik maupun abiotik. Hasil analisis kluster berkhirarki dengan visualisasi heatmap memperlihatkan adanya metabolit-metabolit yang dipengaruhi oleh cekaman naungan. Metabolit-metabolit tersebut diantaranya adalah fitol, asam palmitat, heptadecatrienoate, icosanoic acid (asam arakidonat), octadecene, hexadecanol, hexadecane, dan nonadecane.

Fitol sendiri merupakan salah satu bahan penyusun molekul klorofil. Molekul klorofil terdiri atas dua bagian utama, yaitu bagian kepala yang biasa disebut sebagai *porphyrin ring* dan bagian ekor yang umumnya disebut sebagai *hidrofobic phytol tail* (Gambar 22). Bagian *phytol tail* nantinya akan mengikat klorofil agar terikat pada membran tilakoid. Peningkatan kandungan fitol mengindikasikan adanya peningkatan kandungan klorofil di dalam daun tomat. Hal ini juga diindikasikan dengan adanya korelasi yang nyata dan positif antara fitol dengan kehijauan daun pada percobaan 5. Klorofil sendiri merupakan



molekul utama yang dapat mengubah energi matahari menjadi energi kimia. Hal ini menguatkan informasi sebelumnya yang menjelaskan bahwa peningkatan kehijauan daun (klorofil) daun juga dapat meningkatkan produktivitas relatif tomat terhadap cekaman naungan. Genotipe tomat toleran naungan memiliki kandungan fitol yang lebih tinggi dibandingkan genotipe tomat peka baik pada kondisi normal maupun kondisi cekaman naungan. Selain itu, terjadi peningkatan kandungan fitol pada genotipe toleran naungan saat cekaman naungan dimana hal tersebut tidak terjadi pada genotipe peka. Hal ini mengindikasikan gen pengendali fitol merupakan gen konstitutif.

Selain fitol, metabolit asam palmitat dan metabolit methyl 8,11,14-heptadecatrienoate juga termasuk metabolit terkait cekaman naungan pada tanaman tomat. Asam palmitat tergolong sebagai asam lemak jenuh. Asam palmitat pada beberapa tanaman merupakan penyusun lemak utama dari membran pembungkus kloroplas. Intensitas cahaya yang rendah dapat menyebabkan kerusakan membran pembungkus kloroplas pada genotipe peka naungan sehingga fotosintesis tanaman menjadi tidak maksimal. Asam palmitat juga memiliki korelasi yang nyata dan positif terhadap jumlah buah per tanaman relatif seperti yang hasilkan pada percobaan 5. Methyl 8,11,14-heptadecatrienoate merupakan salah satu jenis senyawa karoten yang terdapat pada tumbuhan. Salah satu fungsi utama karoten bagi tumbuhan yaitu menyerap energi cahaya untuk fotosintesis tumbuhan dan melindungi klorofil dari kerusakan akibat cekaman cahaya.

Genotipe tomat toleran naungan pada penelitian ini memiliki asam palmitat dan methyl 8,11,14-heptadecatrienoate yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi normal. Namun terjadi peningkatan kandungan asam palmitat dan methyl 8,11,14-heptadecatrienoate genotipe toleran saat cekaman naungan dimana hal ini tidak terjadi pada genotipe peka naungan. Hal ini memperlihatkan adanya mekanisme penghindaran efek intensitas cahaya rendah oleh genotipe toleran untuk beradaptasi terhadap cekaman naungan.

Asam palmitat merupakan penyusun utama lipid dari membran kloroplas sehingga berperan dalam perbaikan struktur membran lipid kloroplas yang rusak akibat intensitas cahaya rendah. Methyl 8,11,14-heptadecatrienoate merupakan salah satu jenis senyawa karoten sehingga berperan dalam meningkatkan efisiensi penangkapan energi cahaya oleh klorofil dan melindungi klorofil dari kerusakan akibat cekaman intensitas cahaya rendah. Icosanoic acid atau asam arakidonat tergolong asam lemak tak jenuh yang menyusun membran kloroplas dan dilaporkan juga memiliki korelasi yang nyata dan positif terhadap caroten pada alga hijau. Hal ini menjadikan asam arakidonat berperan penting dalam melindungi membran kloroplas dari kerusakan akibat cekaman intensitas cahaya rendah dan peningkatan efisiensi penggunaan cahaya Hexadecane termasuk senyawa yang berfungsi sebagai antioksidan berperan dalam mengantisipasi pengaruh merusak dari *reactive oxygen species* (ROS) karena adanya cekaman biotik maupun abiotik. Fitol merupakan salah satu bahan penyusun molekul klorofil (*phytol tail*). Peningkatan kandungan fitol mengindikasikan adanya peningkatan kandungan klorofil di dalam daun tomat sehingga penangkapan energi cahaya dapat lebih maksimal.

Heksadekanol dan octadecene merupakan berperan dalam pembentukan lapisan lilin dan kutikula daun. Kandungan heksadekanol dan octadecene pada

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:
- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.



genotipe peka naungan menyebabkan efeksi cahaya menjadi lebih tinggi dan menjadikan fotosintesis menjadi tidak maksimal.

Berdasarkan pola ekspresinya, terdapat 7 metabolit yang potensial dikembangkan sebagai marker dalam seleksi genotipe tomat yang toleran naungan yaitu fitol, nonadecane, methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, hexadecane, asam arakidonat, heksadekanol dan octadecene. Genotipe tomat toleran naungan menghasilkan fitol dan nonadecane yang lebih tinggi dibandingkan genotipe peka naungan baik pada kondisi tercekam maupun pada kondisi normal. Hal ini menjadikan seleksi genotipe tomat toleran naungan dapat dilakukan baik pada kondisi optimum maupun kondisi tercekam menggunakan marker untuk fitol dan nonadecane. Khusus marker untuk fitol dapat lebih efisien karena fitol sudah terekspresi sejak fase vegetatif.

Genotipe tomat toleran naungan menghasilkan metabolit hexadecane dan asam arakidonat jauh lebih tinggi serta metabolit methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, heksadekanol dan octadecene yang lebih rendah dibandingkan genotipe peka naungan pada kondisi cekaman naungan. Hal ini memperlihatkan bahwa marker untuk hexadecane dan asam arakidonat dapat dijadikan sebagai kontrol positif dan marker untuk heksadekanol dan octadecene dapat dijadikan sebagai kontrol negatif untuk seleksi tomat toleran naungan pada kondisi cekaman naungan.

Berdasarkan hasil penelitian ini diharapkan segera dapat dihasilkan varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi. Hal ini sangat mungkin terjadi karena sudah adanya informasi karakter seleksi toleransi naungan dan pewarisan sifatnya yang melengkapi informasi sebelumnya tentang gen toleran naungan pada tanaman tomat serta lingkungan seleksi yang tepat. Varietas-varietas tersebut diharapkan dapat digunakan sebagai tanaman sela pada sistem budidaya di bawah tegakan. Hal ini akan bermanfaat mengurangi akibat semakin berkurangnya lahan pertanian. Hal ini juga diharapkan dapat meningkatkan pendapatan para petani Indonesia yang luas kepemilikannya masih rendah.

SIMPULAN UMUM DAN SARAN

9.1 Simpulan

1. Karakter morfologi tomat yang terkait toleransi cekaman naungan adalah jumlah buah per tanaman, *fruit set*, luas daun, kerapatan bulu daun dan kehijauan daun.
2. Segregan G370-1, G376-16, G384-11 dan 381-4 merupakan segregan yang diverifikasi sebagai segregan transgresif toleran naungan dan berdaya hasil tinggi.
3. Genotipe tetua GIK memiliki DGU yang paling baik untuk sifat produktivitas relatif dan karakter luas daun relatif. Genotipe Apel memiliki DGU yang paling baik untuk karakter jumlah buah per tanaman relatif, kerapatan bulu daun relatif dan kehijauan daun relatif.
4. Genotipe persilangan Apel x GIK menghasilkan DGK tertinggi untuk sifat toleransi naungan dan jumlah buah per tanaman relatif. Genotipe persilangan Tora IPB x SSH3 menghasilkan produktivitas tertinggi pada kondisi naungan paronet 50% dan DGK terendah untuk sifat kerapatan bulu daun relatif.
5. Aksi gen dominan lebih berperan dibandingkan aksi gen aditif pada seluruh karakter tomat terkait toleransi cekaman naungan
6. Terdapat interaksi epistasis pada seluruh karakter tomat yang terkait toleransi cekaman naungan kecuali luas daun relatif
7. Ragam non aditif lebih berperan dibandingkan ragam aditif pada seluruh karakter tomat yang terkait toleransi naungan kecuali karakter *fruit set*
8. Metabolit asam palmitat, fitol, nonadecane, methyl 8,11,14-heptadecatrienoate, hexadecane, asam arakidonat, heksadekanol dan octadecene merupakan metabolit terkait toleransi cekaman naungan pada tanaman tomat.

9.2 Saran

Varietas tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi lebih baik diarahkan sebagai varietas hibrida karena adanya aksi gen dominan, interaksi epistasis dan daya gabung khusus yang nyata pada karakter-karakter tomat yang terkait toleransi cekaman naungan. Jika akan diarahkan sebagai varietas galur murni, maka seleksi sebaiknya dilakukan pada generasi lanjut dimana pada generasi awal dapat segregan dapat dibulk atau menggunakan *single seed descent*. Seleksi menggunakan karakter metabolit yang belum efisien menjadikan pengembangan marka DNA untuk metabolit terkait toleransi naungan menjadi penting untuk dilakukan.

1960

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebukan sumber:

- a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
- b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

DAFTAR PUSTAKA

- Adnyana, GM. 2014. Sifat-sifat unggul morfologis, fiologis dan fenologis padi toleran lingkungan kering. *Agrotrop.* 4(2):99-103.
- Ai NS, Tondais SM, Butar-Butar R. 2010. Evaluasi indikator toleransi cekaman kekeringan pada fase perkecambahan padi. *Jurnal Biologi.* 14(1):50-54.
- Al-Naggar AMM, Shabana R, El-Aleem MMA, El-Rashidy. 2017. Genetics of low-N tolerance adaptive traits in wheat (*Triticum aestivum* L.) under contrasting nitrogen environments. *Scientia Agriculture.* 17(3):82-97.
- Ali IH, Sulaiman FS. 2018. Genetic studies of drought tolerance indices of F2 generations population in bread wheat (*Triticum aestivum*). *Al-Muthanna. J. For. Agric. Sci.* 6(4):1-11.
- Allard RW. 1960. Principles of Plant Breeding. New York (US): J Wiley & Sons. 485 hal.
- Aloni B, Karni L, Zaidman Z, Schaffer AA. 1996. Changes of carbohydrates in pepper (*Capsicum annuum* L.) flowers in relation to their abscission under different shading regimes. *Annals of Botany.* 78:163-168.
- Amjid MW, Malik TA, Shah MKN, Saleem MA, Sajjad Y, Mermod R. 2016. Inheritance pattern of physio-morphological traits of cotton under drought stress. *Science Letters.* 4(1):51-59.
- Arif AB, Sujiprihati S, Syukur M. 2011. Pewarisan sifat beberapa karakter kualitatif pada tiga kelompok cabai. *Bul Plasma Nutfah.* 17(2):74-79.
- Arif AB, Oktaviana L, Sujiprihati S, Syukur M. 2014. Pendugaan parameter genetik karakter umur panen dan bobot per buah pada persilangan cabai besar dan cabai rawit (*Capsicum annuum* L.). *Buletin Plasma Nutfah.* 20(1):11-18.
- Arif AB, Sujiprihati S, Syukur M. 2012. Pendugaan parameter genetik pada beberapa persilangan antara cabai besar dengan cabai keriting (*Capsicum annuum* L.). *J. Agron. Indonesia.* 40(2):119-124.
- Asamin D, Noer H, Sayani. 2019. Pertumbuhan dan hasil tanaman tomat pada berbagai jenis mulsa. *Jurnal Agrotech.* 9(1):1-6.
- Ashari S. 1995. Hortikultura Aspek Budidaya. Jakarta (ID): UI press.
- Baharuddin R, Chozin MA, Syukur M. 2014. Toleransi 20 genotipe tanaman tomat terhadap naungan. *J Agron Indonesia.* 42(2):132-137.
- Bahrun, A.H. 2012. Tanaman semusim penyusun agroforestri pada beberapa zona agroklimat di DAS Ciliwung Hulu, Disertasi, Program Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor, Bogor.
- Baihaki A. 2000. Teknik rancang dan analisis penelitian pemuliaan [Diktat Kuliah]. Bandung. Fakultas Pertanian, Universitas Padjadjaran.
- Baki AAA. 1991. Tolerance of tomato cultivars and selected germplasm to heat stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 116(6):1113-1116.
- Barmawi M. 2007. Pola segregasi dan heritabilitas sifat ketahanan kedelai terhadap *cowpea mild mottle virus* populasi Wilis x MLG2521. *J HPT Tropika.* 7(1):48-52.
- Burns GW. 1976. The science of genetics: an introduction to heredity. Ed ke-3. New York: Mac Millan Publisher. 564 hal.



- Cahyono B. 2008. Tomat, Usaha Tani dan Penanganan Pasca Panen. Kanisius. Yogyakarta.
- Callejon-Ferre AJ, Manzano-Agugliaro F, Diaz-Perez M, Carreno-Ortega A, Perez-Alonso J. 2009. Effect of shading with aluminized screens on fruit production and quality in tomato under greenhouse conditions. *Spain J Agric Res.* 7(1):41-49.
- Croteau R, Kutchan TM, Lewis NG. 2000. Natural products (secondary metabolites). *Biochemistry & Molecular Biology of Plants.* 24:1250-1318.
- Dai W, Girdthai T, Huang Z, Ketudat-Cairns M, Tang R, Wang S. 2016. Genetic analysis for anthocyanin and chlorophyll contents in rapeseed. *Ciencia Rural.* 46(5):790-795.
- Davies EC, Chow WS, Le Fay JM, Jordan BR. 1986. Acclimation of tomato leaves to changes in light intensitu; Effect on the function of the thylakoid membrane. *Journal of Experimental Botany.* 37(175):211-220.
- Devi ES, Singh NB, Devi AB, Singh NG, Laishram JM. 2005. Gene action for fruit yield and its components in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill). *Indian J. Genet.* 65(3):221-222.
- [DITJENHORT] Direktorat Jenderal Hortikultura. 2012. Volume produksi, import dan eksport total sayuran. [Internet].[diunduh 2014 November 1]. Tersedia pada : <http://hortikultura.deptan.go.id/>.
- Dutta AK, Akhtar SA, Karak C, Hazra P. 2013. Gene actions for fruit yield and quality characters of tomato through generation mean analysis. *Indian J. Hort.* 70(2):230-237.
- Efendi R, Takdir AM, Azrai M. 2017. Daya gabung inbrida jagung toleran cekaman kekeringan dan nitrogen rendah pada pembentukan varietas hibrida. *Penelitian Pertanian Tanaman Pangan.* 1(2):83-96.
- Farshadfar E, Rafiee F, Hasheminasab H. 2013. Evaluation of genetic parameters of agronomic and morpho-physiological indicators of drought tolerance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) using diallel mating design. *AJCS.* 7(2):268-275.
- Gent MPN. 2007. Effect of degree and duration of shade on quality of greenhouse tomato. *Hort. Science.* 42(3):514-520.
- Goffar MA, Ahmed A, Halim GMA. 2016. Inheritance mechanism of yield and yield components in tomato. *Bangladesh J. Agril. Res.* 41(2):335-344.
- Gresa MPL, Lison P, Campos L, Rodrigo I, Rambia JL, Granell A, Conejero V, Belles JM. 2017. A non-targeted metabolomic approach unravels the VOCs associated with the tomato immune response against *Pseudomonas syringae*. *Frontiers in Plant Science.* Doi:10.3389/fpls.2017.01188.
- Griffing B. 1956. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing system. *Aust Biol Sci.* 9 (4):463 – 493.
- Hakim A, Syukur M, Wahyu Y. 2019. Pendugaan komponen ragam dan nilai heritabilitas pada dua populasi cabai rawit merah (*Capsicum annuum* L.). *J. Hort. Indonesia.* 10(1):36-45.
- Hanson PM, Chen J, Kuo G. 2002. Gene action and heritability of high-temperature fruit set in tomato line CL5915. *Hort Science.* 37(1):172-175.
- Hattrup E, Neilson KA, Breci L, Haynes PA. 2007. Proteomic analysis of shade-avoidance response in tomato leaves. *J. Agric. Food. Chem.* 55:8310-8318.



- Hayman BI. 1954. The theory and analysis of diallel crosses. *Genetics*. 39:789–809.
- Henderson CR. 1952. Spesific and general combining ability. Di dalam: Gowen JW. Editor. *Heterosis*. New York: Iowa State College Press. hlm 352-357.
- Hermanto R, Syukur M, Widodo. 2017. Pendugaan ragam genetik dan heritabilitas karakter hasil dan komponen hasil tomat (*Lycopersicum esculentum* Mill.) di dua lokasi. *J. Hort. Indonesia*. 8(1):31-38.
- Hidema J, Makino A, Kurita Y, Mae T, Ohjima K. 1992. Changes in the level of chlorophyll and light-harvesting chlorophyl a/b protein of PSII in rice leaves agent under different irradiances from full expansion through senescence. *Plant Cell Physiol*. 33(8):1209-1214.
- Hinkossa A, Gabeyehu S, Zeleke H. 2013. Generation mean analysis and heritability of drought in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *African Journal of Agricultural Research*. 8(15):1319-1329.
- Hu L, Bi A, Hu Z, Amombo E, Li H, Fu J. 2018. Antioxidant metabolism, photosystem II, and fatty acid compotion of twi tall fescue genotypes with different heat tolerance under high temperature stress. *Frontiers in Plant Science*. Doi:10.3389/fpls.2018.01242.
- Ilic AS, Milenkovic L, Stanojevic L, Cvetkovic D, Fallik E. 2012. Effect of the modification on light intensity by color shade nets on yield and quality of tomato fruits. *Scientia Horticulturae* 139:90-95.
- Izge AU, Garba YM, Sodangi IA. 2012. Correlation ant path coefficient analysis of tomato (*Lycopersicon esculentum*) under fruit worm (*Heliothis Zea* Buddie) infestation in a line x tester. *Journal of Environmental Issues and Agriculture in Developing Countries*. 4(1):24:30
- Jaimez RE, Rada F. 2006. Flowering and fruit production dynamics of sweet pepper (*Capsicum chinense* Jacq) under different shade conditions in humid tropical region. *Journal os Suistainable Agriculture*. 27(4):97-108.
- Jambormias E, Riry J. 2009. Penyesuaian data dan penggunaan informasi kekerabatan untuk mendeteksi segregan transgresif sifat kuantitatif pada tanaman menyerbuk sendiri (suatu pendekatan dalam seleksi). *J Budidaya Pertanian*. 5(1):11-18.
- Jambormias E, Riry J. 2009. Penyuaiian data dan penggunaan informasi kekerabatan untuk mendeteksi segregan transgresif sifat kuantitatif pada tanaman menyerbuk sendiri (suatu pendekatan dalam seleksi). *Jurnal Budidaya Pertanian*. 5(1):11-18.
- Jambormias E, Sutjahjo SH, Mattjik AA, Wahyu Y, Wirnas D. 2013. Modifikasi rancangan bersekat dan pendugaan parameter genetic pada generasi awal tanaman menyerbuk sendiri. *Jurnal Budidaya Pertanian*. 9(2):52-59.
- Kapotis G, Zervoudakis G, Veltsistas T, Salahas G. 2003. Comparison of chlorophyll meter readings with leaf chlorophyll concentration in *Amaranthus vltius*: Correlation with physiological processes. *Russian Journal of Plant Physiology*. 50(3):395-397.
- Khan MG, Din S, Khattak. 2016. Detection of epsitasis, estimation of additive and dominance components of genetik variation for some morphological characters in mungbean (*Vigna radiata* (L.) WILCZEK). *American-Eurasian J. Agric. & Environ. Sci.* 16(6):1066-1070.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



- Khattab SAM, Esmail RM, El-Rahman A, AL-Ansary MF. 2010. Genetical analysis of some quantitative traits in bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *New York Science Journal.* 3(11):152-157.
- Khattak AM, Salam A, Nawab K. 2007. Response of exotic tomato lines to different light intensities. *Sarhad J. Agric.* 23(4):928-932.
- Kisman, Khumaida N, Trikoesoemaningtyas, Sobir, Sopandie D. 2007. Karakter morfo-fisiologi daun, penciri adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah. *Bul Agron.* 35(2):96-102.
- Li X, Zhu SD, Liu YX, Xue SY, Li WW. 2013. Multivariate statistical analysis of loe-light tolerance in tomato (*Solanum lycopersicum* Mill.) cultivars and their ultrastructural observations. *J. Plant Growth Regul.* 32:646-653.
- Limbongan YL, Aswidinoor H, Purwoko BS, Trikoesoemaningtyas. Pewarisan sifat pada sawah (*Oryza sativa* L.) terhadap cekaman suhu rendah. 2008. *Bul. Agron.* 36(2):111-117.
- Manurung GES, Susila AD, Roshetko J, Palada MC. 2008. Findings and challenges: can vegetables be productive under tree shade management in West Java? *SANREM-TMPEGS Publication. Virginia.* 8:2-17.
- Marwiyah S. 2010. Studi pewarisan sifat toleran terhadap intensitas cahaya rendah pada cabai (*Capsicum annuum* L.). [Tesis]. Bogor. Sekolah Pascasarjana. Institut Pertanian Bogor.
- Mather SK, Jinks JL. 1982. Biometrical genetics. Ed ke-3. New York: Chapman and Hall. 396 hal.
- Mawasid FP, Syukur M, Trikoesoemaningtyas. 2019. Epistatic gene control on the yield of tomato at medium elevation in tropical agroecosystem. *Biodiversitas.* 20(7):1880-1886.
- Meena OP, Bahadur V. 2014. Assessment of correlation ant path coefficient analysis for yield and yield contributing traits among tomato (*Solanum lycopersicum* L.) germplasm. *Agric. Sci. Digest.* 34(4):245-250.
- Moharramnejad S, Valizadeh M, Emaratpardaz J. 2018. Generation mean analysis in maize (*Zea mays* L) under drought stress. *Fresenius Environmental Bulletin.* 27(4):2518-2522.
- Monamadi EL, Lungu DM, Fite GL. 2013. Analysis of fruit yield and its component in determinate tomato (*Lycopersicon lycopersici*) using correlation and path coefficient. *Bots. J. Agroc. Appl. Sci.* 9(1):24-40.
- Muhuria L, Tyas KN, Khumaida N, Trikoesoemaningtyas, Sopandie D. 2006. Adaptasi tanaman kedelai terhadap intensitas cahaya rendah: Karakter daun untuk efisiensi penangkapan cahaya. *Bul. Agron.* 34(3):133-140.
- Mulyani A, Kuncoro D, Nursyamsi D, Agus F. 2016. Analisis konversi lahan sawah: Penggunaan data spasial resolusi tinggi memperlihatkan laju konversi yang menghawatirkan. *Jurnal Tanah dan Iklim.* 40(2):121-133.
- Nankishore A, Farrell AD. 2016. The response of contrasting tomato genotypes to combined heat and drought stress. *Journal of Plant Physiology* 202:75-82.
- Novita L, Haska N, Surahman M, Wahyu Y. 2014. Pendugaan parameter genetik karakter morfo-agronomi dan seleksi genotipe untuk perbaikan genetik jarak pagar. *J. Agron. Indonesia.* 42(3):236-243.
- Nurhidayah S, Wahyu Y, Suwarno WB. 2017. Parameter genetik dan deteksi segregan transgresif pada populasi kacang tanah generasi F3. *J. Agron. Indonesia.* 45(2):162-168.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



- Paupiere MJ, Muller F, Li H, Rieu I, Tikunov YM, Visser RGF, Bovy AG. 2017. Untargeted metabolic analysis of tomato pollen development and heat stress response. *Plant Reprod.* 30:81-94.
- Poehlman JM. 1979. Breeding Field Crops. Ed ke-2. Connecticut: The AVI Publishing. Westport. 486 hal.
- Rahmawati D, Yudistira T, Mukhlis S. 2014. Uji *inbreeding depression* terhadap karakter fenotipe tanaman jagung manis hasil *selfing* dan *open pollinated*. *Jurnal Ilmiah Inovasi*. 14(2):145-155.
- Ratnadewi D, Frank W. 2005. Ekspresi gen GFDD4-1 pada *Physcomitrella patens* dan gen homolog pada *Arabidopsis thaliana* dalam respon terhadap cekaman abiotik. *Hayati*. 12(4):127-130.
- Riesberg LH, Widmer A, Arntz AM, Burke JM. 2003. The genetic architecture necessary for transgressive segregation is common in both natural and domesticated populations. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B*. 358:1141-1147.
- Rodriguez IR, Miller GL. 2000. Using a chlorophyll meter to determine the chlorophyll concentration, nitrogen concentration, and visual quality of St. Augustinegrass. *Hort. Sciences*. 35(4):751-754.
- Rubatzky VE, Yamaguchi M. 1999. Sayuran Dunia, terj. Catur herison. ITP Press. Judul asli Wordl Vegetables: Principles, Production, and Nutritive values. 320 hal.
- Said. 2014. Generation mean analysis in wheat (*Triticum aestivum* L.) under drought stress conditions. *Annals of Agricultural Science*. 59(2):177-184.
- Sandri MA, Andriolo JL, Witter M, Ross TD. 2003. Effect of shading on tomato plants grow under greenhouse. *Hortic Bras.* 21(4):642-645.
- Santoso J. 2007. Tindakan gen ketahanan terhadap penyakit karat (*Puccinia arachidis*) pada kacang tanah. *JIPI*. 9(2):172-177.
- Saputra HE, Syukur M, Aisyah SI. 2015. Keragaman genetik, heritabilitas dan korlasi antar karakter tanaman tomat di dataran rendah. *Akta Agrosia*. 18(2):72-80.
- Sari AI, Susilo AW. 2013. Pengembangan kriteria seleksi karakter berat biji pada tanaman kakao melalui pendekatan analisis sidik lintas. *Pelita Perkebunan*. 29(3):174-181.
- Sastrosumarjo S. 1987. Pola pewarisan karakter resistensi terigu (*Triticum aestivum* L.) terhadap kudis malai (*Gibberella zeae* (Schw.) Petch) [Disertasi]. Bogor. Sekolah Pascasarjana Institut Pertanian Bogor.
- Setyorini SD, Yusnawan E. 2016. Peningkatan kandungan metabolit sekunder tanaman aneka kacang sebagai respon cekaman biotik. *Iptek Tanaman Pangan*. 11(2):167-174.
- Shalaby TA. 2013. Mode of gene action, heterosis and *inbreeding depression* for yield and its components in tomato (*Solanum lycopersicum* L.). *Scientia Horticulturae*. 164:540-543.
- Siemonsma JS, iluek K. 1994. Prosea: Plant Resources of South East Asia 8 Vegetables. Bogor (ID).
- Sihaloho AN, Trikoesoemaningtyas, Sopandie D, Wirnas D. 2015. Identifikasi aksi gen epistasis pada toleransi kedelai terhadap cekaman aluminium. *J. Agron. Indonesia*. 43(1):30-35.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



- Sims DA, Gamon JA. 2002. Relationship between leaf pigment content and spectral reflectance across a wide range of species, leaf structures and developmental stages. *Remote Sens Environ.* 81: 337-354
- Singh RK, Chaudhary BD. 1979. Biometrical Methods in Quantitative Genetic Analysis. Edisi Revisi. New Delhi: Kalyani Publishers. 304 hal.
- Soeroso, Duma Y, Mozin S. 2009. Nilai heritabilitas dan korelasi genetik sifat pertumbuhan dari silangan ayam lokal dengan ayam bangkok. *J. Agroland.* 16(1):67-71.
- Somraj B, Reddy RVSK, Reddy KR, Saidaiah P, Reddy MT. 2018. Generation mean analysis of yield components and yield in tomato (*Solanum lycopersicum* L.) under high temperature conditions. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry.* 7(6):1704-1708.
- Sopandie D, Chozin MA, Sastrosumarjo S, Juhaeti T, Sahardi. 2003. Toleransi terhadap naungan pada padi gogo. *Hayati.* 10:71-75.
- Sopandie D, Trikoesoemaningtyas. 2011. Pengembangan tanaman sela di bawah tegakan tanaman tahunan. *Iptek Tanaman Pangan.* 6(2):168-182.
- Subhadrabandhu S, Nontaswatsri C. 1997. Combining ability of some characters of introduced and local papaya cultivars. *K. Sci. Hort.* 71:203 – 212.
- Sujinah, Jamil A. 2016. Mekanisme respon tanaman pada terhadap cekaman kekeringan dan varietas toleran. *Iptek Tanaman Pangan.* 11(1):1-8.
- Sujiprihati S. 1996. Heterosis, combining ability and yield prediction in hybrid from local maize inbred lines [Disertasi]. Malaysia. Universiti Putra Malaysia.
- Sulistiyowati D, Chozin MA, Syukur M, Melati M, Guntoro D.. 2016a. Selection of shade-tolerant tomato genotypes. *Journal of Applied Horticulture* 18(2):154-159.
- Sulistiyowati D, Chozin MA, Syukur M, Melati M, Guntoro D. 2016b. Karakter fotosintesis genotipe tomat senang naungan pada intensitas cahaya rendah. *J. Hort.* 26(2):181-188.
- Sumargono B. 1992. Pengaruh Kepadatan Lalu Lintas terhadap Jumlah dan Ukuran Stomata daun rambutan (*Nephelium lappaceum*) [skripsi]. Semarang (ID):Universitas Diponegoro.
- Susilowati SH, M Maulana. 2012. uas lahan usaha tani dan kesejahteraan petani: Eksistensi petani gurem dan urgensi kebijakan reformas agraria. *Analisis Kebijakan Pertanian.* 10(1):17-30.
- Suwanda MH, Noor M. 2014. Kebijakan pemanfaatan lahan rawa pasang surut untuk mendukung kedaulatan pangan nasional. *Jurnal Sumberdaya Lahan.* 8:31-40.
- Tasisa J, Mohamad W, Hussein S, Kumar V. 2018. Genetic control of inheritance of fruit quality attributes in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Agric. Res.* 7(2):120-128.
- Thakur M, Kumar R, Kansal S. 2019. Heterosis, combining ability and gene action studies in cucumber for different biotic stresses to develop resistant hybrids. *Genetika.* 51(1):199-212.
- Tiwari JK, Upadhyay D. 2011. Correlation and path-coefficient studies in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Research Journal of Agricultural Sciences.* 2(1):63-68.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



- Twientanata P, Kendarini N, Soegianto A. 2016. Uji daya hasil pendahuluan 13 galur buncis (*Phaseolus vulgaris L.*) F4 berdaya hasil tinggi dan berpolong ungu. *Jurnal Produksi Tanaman*. 4(3):186-191.
- Ulinnuha Z, Chozin MA, Santosa E. 2019. Stabilitas hasil dan gangguan penyakit pada enam genotype tomat di bawah naungan. *J. Hort. Indonesia*. 10(1):10-19.
- Utama MZH. 2008. Mekanisme fisiologi toleransi cekaman aluminium spesies legum penutup tanah terhadap metabolisme nitrat (NO_3^-), aminium (NH_4^+) dan nitrit (NO_2^-). *Bul Agron*. 36(2):176-180.
- Utami DW, Aswidinnoor H, Moeljopawiro S, Hanarida I, Reflinur. 2006. Pewarisan ketahanan penyakit blas (*Pyricularia grisea* Sacc.) pada persilangan padi IR64 dengan *Oryza rufipogon* Griff. *Hayati* 13(3):107-112
- Utami DW, Moeljopawiro S, Aswidinoor H, Setawan A, Hanarida I. 2005. Gen pengendali sifat ketahanan penyakit Blas (*Pyricularia grisea* Sacc.) pada spesies padi liar *Oryza rufipogon* Griff dan Padi Budidaya IR64. *Jurnal AgroBiogen*. 1(1):1-6.
- Wahyuni S, Yunianti R, Syukur M, Witono JR, Aisyah SI. 2014. Ketahanan 25 genotipe tomat (*Solanum lycopersicum* Mill.) terhadap pecah buah dan korelasinya dengan karakter-karakter lain. *J. Agron. Indonesia*. 42(3):195-202.
- Widyastuti Y, Purwoko BS, Yunus M, Kartina N, Wibowo BP, Rumanti IA, Satoto. 2017. Heterosis F1 hibrida dan daya gabung tiga tipe sitoplasma mandul jantan pada padi. *Penelitian Pertanian Tanaman Pangan* 1(3):173-182.
- Wirnas D, Widodo I, Sobir, Trikoesoemaningtyas, Sopandie D. 2006. Pemilihan karakter agronomi untuk menyusun indeks seleksi pada 11 populasi kedelai generasi F6. *Bul. Agron*. 34(1):19-24.
- Yudilastari T, Syukur M, Sobir. 2018. Pewarisan karakter hasil dan komponen hasil pada dua populasi persilangan cabai rawit hijau (*Capsicum annuum* L.). *J. Agron. Indonesia*. 46(3):283-289.
- Zdravkovic J, Pavlovic N, Girek Z, Brdar-Jokanovic M, Savic D, Zdravkovic M, Cvirkic D. 2011. Generation mean analysis of yield components and yield in tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.). *Pak. J. Bot*. 43(3):1575-1580.

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.



RIWAYAT HIDUP



@Hak cipta milik IPB University

Penulis dilahirkan pada 26 Desember 1987 di Kab. Bogor, Jawa Barat. Penulis merupakan anak pertama dari tiga bersaudara dari pasangan Bapak Kalpen Ritonga dan Ibu Sri Nuryanti. Penulis menikah dengan Yusnitas Sari, SP., MSi pada tahun 2013 dan saat ini telah dikaruniai dua orang putra bernama Alvaro Hafeezy Ritonga dan Elzio Zhian Ritonga. Pendidikan sekolah dasar diselesaikan di SDN Citeureup 2 tahun 1999. Pendidikan menengah pertama diselesaikan di SLTPN 1 Cibinong tahun 2002. Pendidikan menengah atas diselesaikan di SMUN Bogor tahun 2005. Penulis melanjutkan ke jenjang S1 melalui jalur USMI di Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian dan lulus sarjana pertanian tahun 2010. Penulis memperoleh beasiswa I-MHERE untuk pendidikan S2 di Program Studi Pemuliaan dan Bioteknologi Tanaman, Sekolah Pascasarjana, IPB dan lulus tahun 2013. Penulis melanjutkan pendidikan S3 pada Program Studi Pemuliaan dan Bioteknologi Tanaman, Sekolah Pascasarjana, IPB tahun 2014. Penulis bekerja sebagai staf pengajar di Departemen Agronomi dan Hortikultura, Fakultas Pertanian, Institut Pertanian Bogor sejak tahun 2015. Karya ilmiah penulis selama pendidikan program doktor, diantaranya adalah 1) Genetic variability, heritability, correlation, and path analysis in tomato (*Solanum lycopersicum*) under shading condition (diterbitkan di Biodiversitas pada Volume 19 nomor 4, July 2018), 2) Heritabilitas, korelasi dan analisis sidik lintas berbagai karakter tomat pada kondisi naungan dan tanpa naungan (diterbitkan di Jurnal Hortikultura Indonesia pada Volume 10 nomor 2, Agustus 2019), 3) Potensi genotipe tomat toleran naungan yang berdaya hasil tinggi pada tumpang sari tomat dan jagung manis (diterbitkan di Prosiding Seminar Nasional Optimalisasi Potensi Lingkungan untuk Ketahanan dan Keamanan Pangan (UNS-Solo) pada Oktober 2018) dan 4) Kemajuan Seleksi dan Verifikasi Segregan Transgresif Hasil Persilangan Tomat Suka Naungan dan Peka Naungan (diterbitkan di Comm. Hort. J pada volume 3 nomor 1 Februari 2019).

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber:

a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah

b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPBUniversity.

2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPBUniversity.