

Pola Pewarisan Adaptasi Kedelai (*Glycine max* L. Merrill) terhadap Cekaman Naungan Berdasarkan Karakter Morfo-Fisiologi Daun

Inheritance of Soybean Adaptation to Shade Stress Based on Leaf Morpho-Physiological Characters

Kisman^{1*}, Trikoesoemaningtyas², Sobir², Nurul Khumaida² dan Didy Sopandie²

Diterima 19 November 2007/Disetujui 26 Maret 2008

ABSTRACT

The objective of this study was to analyze the inheritance pattern of soybean adaptation to shade stress based on leaf morpho-physiological characters. Genetic materials used in this study consisted of 22 plants of low irradiance (LI)-tolerant genotype (Ceneng) and 22 plants of LI-sensitive genotype (Godek); 21 plants of F₁ (Ceneng x Godek); and 114 plants of F₂ populations (derived from F₁). These populations were planted under shading of paranet 50%. The population was arranged in a Randomized Complete Block Design with two replicates. Analysis of inheritance of soybean adaptation involved estimation of heritability (broad sense) and gene action. Results of this study showed that: adaptation of soybean to low light stress based on characters of yield per plant was highly heritable (68% of broad sense) with partial dominant mode of action. Characters of leaf area and specific leaf weight were highly (68% of broad sense) and moderately (48% of broad sense) heritable, respectively, with additive mode of action. Soybean adaptation based on leaf physiological characters (chlorophyll contents) was highly heritable (70% - 86% of broad sense) in epistatic mode of action.

Key words: Soybean, leaf morpho-physiological character, heritability, gene action

PENDAHULUAN

Kendala utama pengembangan kedelai (*Glycine max* L. Merrill) sebagai tanaman sela di bawah tegakan tanaman perkebunan, lingkungan agroforestri, atau tumpang sari dengan tanaman pangan lain adalah rendahnya intensitas cahaya akibat faktor naungan (Sopandie *et al.*, 2002). Pada kondisi lingkungan tersebut, tanaman memerlukan sifat adaptasi tertentu untuk mampu bertahan hidup, berkembang dan berproduksi dengan baik. Oleh karena itu diperlukan upaya perbaikan genetik adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan melalui program pemuliaan tanaman.

Pemuliaan tanaman untuk adaptasi kedelai terhadap naungan dengan tujuan untuk mendapatkan genotipe yang toleran dengan produktivitas tinggi pada kondisi lingkungan naungan sudah dimulai di IPB dengan pembentukan 12 populasi bersegregasi dengan metode bulk terbatas (*restricted bulk*) hasil persilangan dialel lengkap dari empat tetua terpilih (masing-masing dua tetua toleran dan tetua peka) (Trikoesoemaningtyas *et al.*, 2003). Dalam setiap tahapan seleksi untuk mendapatkan genotipe toleran, karakter hasil merupakan kriteria seleksi yang utama meskipun perolehan kemajuan genetik (*genetic advance*) tidak cukup besar

seperti yang diharapkan (Fehr, 1987; Roy, 2000). Wallace *et al.* (1993); Chahal dan Gosal (2002) menyarankan agar seleksi terhadap hasil hendaknya disertai dengan seleksi secara simultan dengan komponen agronomi, morfologi, atau fisiologi lain yang terkait dan dikendalikan secara genetik. Dalam hal ini, daun sebagai organ utama tanaman yang berperan secara langsung dalam aktivitas fotosintesis dan menentukan kapasitas fotosintetik optimum melalui berbagai bentuk mekanisme adaptasi pada kondisi cekaman naungan menjadi sangat penting.

Beberapa karakter morfologi dan fisiologi daun yang dapat dijadikan sebagai penciri adaptasi kedelai terhadap naungan antara lain: kandungan klorofil (klorofil a, b, dan total), rasio klorofil a/b, luas daun dan bobot daun spesifik (Kisman *et al.*, 2007). Hasil penelitian sebelumnya juga menunjukkan bahwa kandungan klorofil dapat dijadikan sebagai marka fisiologi dalam seleksi adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah (Handayani, 2003). Khumaida (2002) dan Sopandie *et al.* (2003) melaporkan bahwa genotipe yang toleran naungan mempunyai daun yang lebih lebar dan tipis, kandungan klorofil b yang lebih tinggi dan rasio klorofil a/b yang lebih rendah dari pada genotipe peka. Perubahan karakter morfologi dan

¹ Jurusan Budidaya Pertanian, Fakultas Pertanian Universitas Mataram kismanm@yahoo.com

(* Penulis untuk korespondensi)

² Staf Pengajar Departemen Agronomi dan Hortikultura, Faperta IPB, Jl. Meranti Kampus IPB Darmaga, Bogor

fisiologi daun tersebut merupakan bentuk mekanisme adaptasi tanaman terhadap cekaman naungan (Evans dan Poorter, 2001; Kim *et al.*, 2005; Jufri, 2006; Muhuria, 2007). Dengan demikian karakter morfo-fisiologi daun dapat memberikan andil besar dalam perbaikan adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan.

Penggunaan karakter morfo-fisiologi daun sebagai penciri adaptasi atau kriteria seleksi untuk perbaikan adaptasi kedelai terhadap naungan perlu didukung pengetahuan mengenai pola pewarisannya. Menurut Grami *et al.* (1977), pola pewarisan sebagai salah satu parameter genetik bermanfaat di dalam merumuskan program pemuliaan yang akan digunakan dan mengetahui kemajuan genetik hasil seleksi. Poeslman dan Sleper (1995) dan Roy (2000) juga menyatakan seleksi terhadap karakter yang berkontribusi terhadap sifat adaptasi tanaman akan lebih efektif apabila didasari oleh informasi genetik seperti pendugaan heritabilitas, jumlah dan tipe aksi gen pengendali. Sejauh ini informasi tentang pola pewarisan karakter morfo-fisiologi daun sebagai penciri adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah belum banyak dilaporkan.

Penelitian ini bertujuan untuk menduga pola pewarisan adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan berdasarkan karakter morfo-fisiologi daun.

BAHAN DAN METODE

Bahan genetik yang digunakan adalah kedelai toleran naungan (Ceneng, P₁) dan peka naungan (Godek, P₂), keduanya merupakan genotipe lokal (Sopandie *et al.*, 2002) masing-masing sebanyak 22 tanaman, F₁ hasil persilangan Ceneng x Godek sebanyak 21 tanaman, dan F₂ hasil selfing populasi F₁ sebanyak 114 tanaman. Penanaman di bawah naungan paranet 50% dilakukan di Kebun Percobaan Balitbiogen, Cimanggu, Bogor mulai Agustus – November 2005.

Pengolahan tanah di bawah paranet 50% dilakukan dengan cara dibajak dua kali menggunakan traktor. Pada pengolahan tanah kedua diberikan pupuk kandang 20 ton/ha secara merata. Sebelum penanaman, lubang tanam ditaburi Carbofuran 3G. Sebanyak masing-masing 2 benih kedelai dari populasi P₁, P₂, F₁, dan F₂ ditanam pada setiap lubang tanam pada petak-petak percobaan berukuran 4.5 m x 2.0 m dengan jarak tanam 35 x 20 cm. Petak percobaan disusun berdasarkan rancangan acak kelompok dengan dua ulangan. Penyulaman dilakukan setelah tanaman berumur satu minggu setelah tanam (MST) dengan mengganti tanaman yang kurang sehat atau mati. Pemupukan dilakukan pada umur 1 MST dengan dosis 30 kg urea/ha, 100 kg SP-36/ha, dan 100 kg KCl/ha. Pemeliharaan tanaman seperti penyiangan dan

pengendalian hama dan penyakit dilakukan setiap tiga minggu atau apabila diperlukan.

Karakter yang diamati terdiri atas karakter hasil per tanaman dan karakter morfo-fisiologi daun: luas daun, bobot daun spesifik (BDS), kandungan klorofil (klorofil a, klorofil b, klorofil total) and rasio klorofil a/b.

Pengambilan sampel daun dari setiap individu tanaman dilakukan pada umur 5 MST. Sampel daun yang diamati adalah daun trifoliat ketiga dan keempat dari ujung atas batang utama yang telah berkembang sempurna.

Pengukuran kandungan klorofil dan antosianin dilakukan di lab RGCI (*Research Group on Crop Improvement*) Fakultas Pertanian IPB. Analisis kandungan klorofil a, b, dan klorofil total dilakukan menggunakan metode yang digunakan Richardson *et al.* (2002). Pengukuran luas daun dan bobot daun spesifik (BDS) dilakukan di lab Ekofisiologi Faperta IPB. Luas daun trifoliat diamati dengan menggunakan *leaf area meter*, sedangkan BDS yang mengindikasikan ketebalan daun, dihitung dengan membagi berat kering daun dengan luas daun.

Pengukuran hasil biji per tanaman dilakukan dengan memanen masing-masing individu tanaman setelah polong kering berwarna coklat kehitaman kemudian dibijikan dan ditimbang bobot kering biji per tanaman setelah biji mencapai kadar air sekitar 11%.

Analisis Data

Pendugaan nilai heritabilitas arti luas. Pendugaan nilai heritabilitas arti luas (h^2_{bs}) secara tidak langsung dilakukan dengan melibatkan ragam tetua (P₁, P₂), F₁ dan F₂ dengan rumus seperti yang digunakan Warner (1952) dalam Fehr (1987).

$$h^2_{bs} = \frac{\sigma^2_{F_2} - \sqrt{(\sigma^2_{F_1})(\sigma^2_{P_1})(\sigma^2_{P_2})}}{\sigma^2_{F_2}} \times 100$$

dimana, h^2_{bs} = nilai heritabilitas arti luas, $\sigma^2_{F_1}$ = ragam populasi F₁, $\sigma^2_{F_2}$ = ragam populasi F₂ sama dengan ragam fenotipik, $\sigma^2_{P_1}$ = ragam populasi tetua 1, dan $\sigma^2_{P_2}$

= ragam populasi tetua 2, $\sqrt{(\sigma^2_{F_1})(\sigma^2_{P_1})(\sigma^2_{P_2})}$ merupakan nilai duga ragam lingkungan secara tidak langsung. Ragam total genotipik (ragam aditif + ragam dominan + ragam epistasis) merupakan ragam fenotipik dikurangi ragam lingkungan.

Nilai heritabilitas tersebut oleh McWhirter (1979) digolongkan menjadi nilai heritabilitas tinggi ($h^2 > 50\%$), heritabilitas sedang ($20\% < h^2 < 50\%$), dan heritabilitas rendah ($h^2 < 20\%$).

Pendugaan aksi gen. Pendugaan aksi gen yang mengendalikan karakter dengan gen minor dihitung berdasarkan rumus pendugaan nilai nisbah potensi (hp) yang digunakan Petr dan Frey (1966) sebagai berikut:

$$hp = \frac{F - MP}{HP - MP}$$

dimana hp = nilai nisbah potensi atau derajat dominansi gen, F = rata-rata nilai F_1 , HP = rata-rata nilai tetua tertinggi, MP = nilai tengah kedua tetua.

Berdasarkan nilai potensi rasio (hp), derajat dominansi atau aksi gen yang mengendalikan karakter kuantitatif diklasifikasikan sebagai berikut (Petr dan Frey, 1966): aditif, tidak ada dominansi ($0.00 < hp < 0.25$); dominan parsial atau dominan tidak sempurna ($0.25 < hp < 0.75$); dominan penuh atau dominan sempurna

($0.75 < hp < 1.25$); dan dominan berlebih atau overdominan ($hp > 1.25$).

Pendugaan tipe aksi gen mayor yang mengendalikan adaptasi berdasarkan karakter dengan sebaran kontinu tetapi tidak mengikuti kurva normal dilakukan menggunakan pendekatan analisis genetika Mendel (Tabel 1) yaitu dengan membandingkan nisbah frekuensi fenotipik karakter F_2 hasil pengamatan dengan nisbah fenotipik harapan atau nisbah hipotetik dengan uji chi-kuadrat (χ^2) (Allard, 1960; Fehr, 1987; Crowder, 1993).

Tabel 1. Nisbah fenotipe karakter yang terkait adaptasi terhadap suatu cekaman yang dikendalikan oleh gen mayor pada populasi bersegregasi F_2 (Fehr, 1987; Crowder, 1993)

Jumlah gen dan tipe aksi gen berdasarkan nisbah	Nisbah fenotipe			
	T	AT	AP	P
Satu (1) pasang gen:				
a. Dominan penuh	3	-	-	1
b. Resesif	1	-	-	3
c. Tidak ada dominansi	1	2	-	1
Dua (2) pasang gen:				
a. Tidak ada epistasis	9	3	3	1
b. Resesif epistasis: aa epistatik terhadap B dan b	9	3	-	4
c. Dominan epistasis: A epistatik terhadap B dan b	12	-	3	1
d. Dominan dan resesif epistasis, A epistatik terhadap B dan b; bb epistatik terhadap aa	13	-	-	3
e. Resesif ganda (duplikat resesif epistasis): aa epistatik terhadap B dan b; bb epistatik terhadap A dan a	9	-	-	7
f. Isoepistasis: duplikat dominan epistasis. A epistatik terhadap B; B epistatik terhadap A dan a	15	-	-	1
g. Semiepistatis (interaksi duplikat)	9	6	-	1
h. Interaksi kompleks	10	3	-	3
Tiga (3) pasang gen (epistasis kompleks)				
A	37	-	-	27
B	45	-	-	19
C	55	-	-	9
D	27	9	9	19

Keterangan: T = toleran, AT = agak toleran, AP = agak peka, P = peka

HASIL DAN PEMBAHASAN

Pengujian Sebaran Fenotipe F_2

Untuk mengetahui apakah sebaran fenotipe karakter morfo-fisiologi daun mengikuti kurva normal

atau tidak, dilakukan analisis statistik deskriptif sebaran fenotipe pada populasi memisah (F_2) yang meliputi sifat kemenjuluran (*skewness* dan *kurtosis*), dan uji normalitas menggunakan program Minitab versi 13.30 (Tabel 2).

Tabel 2. Nilai rata-rata fenotipe, kemenjuluran (*skewness*), nilai normalitas dan probabilitas karakter morfo-fisiologi pada populasi F₂

Karakter	Rata-rata	StDev	Skewness	Kurtosis	Nilai A ²	Nilai Prob.
Hasil per tanaman (g)	6.053	1.495	-0.176	-0.632	0.503	0.201
Luas daun (cm ²)	36.620	3.620	-0.100	-0.564	0.325	0.519
Bobot daun spesifik (mg/cm ²)	1.795	0.216	-0.075	-0.720	0.614	0.108
Klorofil a (mg/g)	2.030	0.160	-0.492	0.209	1.162**	0.005
Klorofil b (mg/g)	1.003	0.171	-0.493	-0.203	1.139**	0.005
Klorofil total (mg/g)	3.033	0.318	-0.609	0.047	1.822**	0.000
Rasio klorofil a/b	2.069	0.260	0.953	0.933	1.892**	0.000

Keterangan: A² = nilai statistik uji normalitas Anderson-Darling; ** berbeda sangat nyata pada taraf kepercayaan 95%

Sebaran fenotipe karakter hasil biji per tanaman, luas daun, dan bobot daun spesifik pada populasi F₂ bersifat kontinu dan mengikuti kurva normal sebagaimana nilai uji statistik normalitas (A²) yang tidak berbeda (p >0.10) (Tabel 2). Dengan demikian, karakter tersebut dikendalikan banyak gen (poligenik) dengan pengaruh total gen minor lebih besar dari pengaruh lingkungan tetapi pengaruh per satuan gen lebih kecil dari pengaruh lingkungan. Hasil penelitian ini sejalan yang dilaporkan Handayani (2003) bahwa karakter hasil dan luas daun merupakan karakter adaptasi kedelai terhadap naungan yang dikendalikan banyak gen.

Karakter kandungan klorofil bersifat kontinu dan tidak mengikuti kurva normal sebagaimana ditunjukkan dengan nilai uji normalitas (A²) yang sangat berbeda nyata (p<0.01) (Tabel 2). Dengan demikian, karakter

kandungan klorofil dikendalikan oleh gen minor tetapi terdapat satu atau dua gen mayor.

Pendugaan Nilai Heritabilitas Arti Luas

Pada penelitian ini hanya pendugaan nilai heritabilitas arti luas (h²_{bs}) saja yang dapat dilakukan karena keterbatasan populasi dasar yang tersedia. Nilai heritabilitas arti luas dari karakter hasil per tanaman dan morfo-fisiologi daun tergolong tinggi kecuali bobot daun spesifik yang tergolong sedang. Nilai h²_{bs} untuk karakter hasil, luas daun, bobot daun spesifik, klorofil a, klorofil b, klorofil total, dan rasio klorofil a/b berturut-turut adalah 68%, 63%, 48%, 78%, 84%, 86%, dan 70% (Tabel 3). Hasil penelitian ini tidak berbeda dengan yang dilaporkan peneliti sebelumnya (Handayani, 2003; Muhuria, 2007).

Tabel 3. Nilai duga heritabilitas arti luas karakter-karakter yang terkait dengan adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah

Karakter	Ragam (²) populasi				h ² _{bs} (%)
	P ₁ Ceneng	P ₂ Godek	F ₁ C x G	F ₂ C x G	
Hasil per tanaman	0.523	0.351	1.956	2.235	68
Luas daun	3.401	3.862	9.555	13.104	63
Bobot daun spesifik	0.030	0.011	0.041	0.047	48
Klorofil a	0.008	0.007	0.003	0.026	78
Klorofil b	0.004	0.006	0.004	0.029	84
Klorofil total	0.015	0.021	0.009	0.101	86
Rasio klorofil a/b	0.014	0.039	0.016	0.068	70

Nilai duga heritabilitas arti luas yang tinggi pada karakter hasil, luas daun, kandungan klorofil a, klorofil b dan klorofil total, dan rasio klorofil a/b mengindikasikan bahwa pewarisan karakter tersebut ditentukan oleh ragam genetik yang besar dengan sedikit pengaruh ragam lingkungan. Dalam hal ini ragam genetik merupakan ragam genetik total yang mencakup ragam dominan (²_D), ragam aditif (²_A), dan ragam epistasis (²_I) (Fehr, 1987; Nyquist, 1991; Roy, 2000).

Agar nilai h²_{bs} bermakna bagi program pemuliaan untuk adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan maka harus dilengkapi dengan analisis tipe aksi gen yang mengendalikan sifat tersebut. Apabila h²_{bs} tinggi dan aksi gen dominan atau ada interaksi (epistasis) maka ragam aditifnya menjadi kecil, kemajuan genetik sulit dicapai. Apabila nilai h²_{bs} tinggi dan tipe aksi gen pengendali adalah aditif, maka karakter tersebut potensial untuk diperbaiki atau dijadikan sebagai kriteria seleksi untuk adaptasi kedelai terhadap cekaman

naungan karena karakter tersebut lebih respon terhadap seleksi.

Dalam usaha perbaikan adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan, informasi aksi gen penting untuk melengkapi pengetahuan tentang nilai heritabilitas arti luas. Aksi gen dominan parsial dan aditif pada karakter hasil per tanaman dan luas daun dengan nilai heritabilitas arti luas yang tinggi (68%) pada masing-masing karakter tersebut mengindikasikan bahwa ragam genetik yang menentukan pewarisan sifat lebih banyak ditentukan ragam aditif.

Selama ini perbaikan adaptasi kedelai terhadap naungan hanya menggunakan karakter hasil sebagai kriteria seleksi. Hasil penelitian ini membuktikan bahwa

karakter luas daun memenuhi syarat sebagai karakter sekunder dan sebagai salah satu kriteria seleksi dalam perbaikan adaptasi kedelai terhadap naungan.

Pendugaan Tipe Aksi Gen Pengendali Adaptasi

Pendugaan tipe aksi gen minor (poligenik). Hasil pendugaan tipe aksi gen minor terhadap karakter tersebut menunjukkan bahwa keragaan karakter hasil biji per tanaman, luas daun, dan bobot daun spesifik masing-masing dengan tipe aksi berturut-turut adalah dominan parsial, aditif, dan aditif (dengan nilai hp berturut-turut 0.45, 0.22, dan 0.14) (Tabel 4).

Tabel 4. Pendugaan tipe aksi gen minor (*effective factor*) yang mengendalikan karakter-karakter dengan pola sebaran kontinu dan mengikuti kurva normal pada populasi F₂

Karakter	Potensi rasio (hp)	Tipe aksi gen
Hasil biji per tanaman	0.45	Dominan parsial
Luas daun	0.23	Aditif
Bobot spesifik daun	0.14	Aditif

Faktor efektif (*effective factor*) yang diduga terlibat dalam ekspresi karakter hasil biji per tanaman antara lain gen-gen yang mengendalikan kandungan klorofil maupun morfologi daun, sebagaimana yang ditunjukkan oleh koefisien korelasi yang tinggi antara karakter hasil dengan kandungan klorofil dan morfologi daun. Selain itu, faktor komponen hasil seperti jumlah polong isi, jumlah biji per polong, dan jumlah cabang produktif juga mempengaruhi fenotipe hasil per tanaman (Handayani, 2003; Muhuria, 2007).

Aksi gen yang mengendalikan karakter morfologi daun seperti luas daun dan bobot daun spesifik merupakan aksi aditif. Faktor-faktor yang diduga terlibat mempengaruhi morfologi daun antara lain lapisan palisade (Khumaida, 2002; Muhuria, 2007), sel-sel mesofil dan hormon gibberellin dan auksin (Taiz dan Zeiger, 2002). Hasil penelitian Muhuria (2007) menunjukkan bahwa pada kondisi naungan lapisan

palisade kedelai toleran lebih tipis dibanding kedelai peka. Hal senada juga dilaporkan Khumaida (2002) pada tanaman padi gogo.

Pendugaan tipe aksi gen mayor. Kandungan klorofil a, klorofil b, klorofil total, dan rasio klorofil a/b menunjukkan karakter dengan sebaran kontinu tetapi tidak mengikuti kurva normal. Untuk keperluan analisis tipe aksi gen maka setiap karakter dikelompokkan ke dalam kelas-kelas tertentu (2, 3 dan 4 kelas) sesuai dengan jumlah nisbah harapan. Pengelompokan tersebut didasarkan atas 9 kelas sesuai sebaran frekuensi fenotipik pada populasi F₂. Pengelompokan 2 kelas (peka, toleran) adalah peka (1,2) dan toleran (3,4,5,6,7,8,9); 3 kelas (peka, moderat, toleran) adalah peka (1,2), moderat (3,4,5), toleran (6,7,8,9); 4 kelas (peka, agak peka, agak toleran, toleran) adalah peka (1,2), agak peka (3,4), agak toleran (5,6), toleran (7,8,9).

Tabel 5. Pendugaan tipe aksi gen yang mengendalikan karakter-karakter klorofil pada populasi F₂

Karakter	Kelas	Frekuensi Fenotipe F ₂		Nisbah	² hit	Prob.	Tipe aksi gen
		O	E				
Klorofil a	2(T:P)	105:9	107:7	15:1	0.082	0.604	IE
Klorofil b	2(T:P)	103:11	107:7	15:1	0.965	0.326	IE
Klorofil total	2(T:P)	104:10	107:7	15:1	0.572	0.449	IE
Rasio klorofil a/b	2(T:P)	96:18	93:21	13:3	0.278	0.598	DRE

Keterangan: T = toleran; P = peka; O = observasi; E = ekspektasi; IE = isoepestasis; DRE = dominan & resesif epistasis

Hasil analisis genetika Mendel dengan menggunakan rumus chi-kuadrat (Tabel 5) menunjukkan bahwa pengelompokan skor yang sesuai dengan nisbah harapan adalah pengelompokan skor dalam 2 kelas (T:P). Nisbah sebaran frekuensi fenotipik tingkat toleransi populasi F_2 atas dasar karakter klorofil a, klorofil b, dan klorofil total nisbah 15 toleran : 1 peka dikendalikan dengan aksi gen isoepistasis (epistasis dominan ganda), sedangkan rasio klorofil a/b sesuai dengan nisbah 13 toleran : 3 peka, dikendalikan dengan aksi gen dominan resesif epistasis.

Nisbah fenotipik 15:1 berarti bahwa tingkat toleransi dikendalikan oleh gen yang bersifat dominan epistatik dengan tipe aksi gen isoepistasis (Crowder, 1993) atau epistasis dominan ganda (Fehr, 1987; Yusuf, 2001). Menurut Crowder (1993), aksi gen isoepistasis terjadi apabila dua gen berperan sama dan mengatur sifat yang sama. Keberadaan salah satu gen dominan dapat mengganti gen dominan lain untuk menampilkan sifat toleran. Hal yang sama juga dijelaskan Yusuf (2001) bahwa isoepistasis atau interaksi duplikasi terjadi akibat dua gen memproduksi bahan yang sama dan memproduksi fenotipe yang sama.

Estimasi nisbah fenotipik 15 toleran : 1 peka pada populasi F_2 hasil persilangan Ceneng (toleran) x Godek (peka) dapat dijelaskan sebagai berikut. Sifat toleransi dikendalikan oleh pasangan alel dominan-resesif yang terdapat pada dua gen yang berbeda lokus. Sifat toleran akan muncul apabila terdapat alel dominan di salah satu atau kedua lokus. Sebagai contoh, alel-alel pada kedua lokus adalah A, a, B, dan b. Semua tanaman yang bergenotipe A_ atau B_ akan menampilkan sifat toleran terhadap intensitas cahaya rendah, sedangkan tanaman yang bergenotipe aabb menampilkan sifat peka. Dengan demikian pada populasi F_2 terdapat nisbah 15 toleran : 1 peka.

Nisbah fenotipik 13:3 atas dasar karakter rasio klorofil a/b mengindikasikan adanya gen yang bekerja secara dominan dan resesif epistasis, yaitu terjadi interaksi dua gen dimana satu gen dominan pada satu lokus dan homisigot resesif pada lokus yang lain maka akan bersifat epistasis, dengan kata lain apabila terdapat salah satu gen tersebut maka akan menyebabkan tanaman menjadi toleran. Yusuf (2001) juga menjelaskan bahwa penyimpangan nisbah Mendel menjadi 13:3 karena adanya interaksi modifikasi yaitu aksi salah satu gen pada suatu lokus menekan atau merubah hasil kerja gen pada lokus yang berbeda.

Aksi gen isoepistasis pada karakter fisiologi daun seperti kandungan klorofil a, klorofil b, klorofil total, dan rasio klorofil a/b mengindikasikan bahwa ragam genetik total yang tinggi pada pewarisan karakter tersebut (nilai heritabilitas arti luas yang tinggi) lebih banyak ditentukan oleh ragam interaksi atau ragam epistasis. Pewarisan karakter dengan tindak gen epistasis seperti ini tidak banyak bermanfaat bagi kegiatan pemuliaan karena tidak banyak menghasilkan

kemajuan genetik dalam perbaikan adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah.

KESIMPULAN

1. Adaptasi kedelai terhadap cekaman naungan berdasarkan karakter hasil per tanaman diwariskan dengan nilai heritabilitas tinggi (68%) dengan aksi gen dominan parsial.
2. Karakter luas daun dan bobot daun spesifik diwariskan masing-masing dengan heritabilitas tinggi (68%) dan moderat (48%) dengan aksi gen aditif.
3. Adaptasi berdasarkan karakter fisiologi daun (kandungan klorofil) diwariskan dengan nilai heritabilitas tinggi (70-86%) dengan aksi gen epistatik.

DAFTAR PUSTAKA

- Allard, R.W. 1960. Principles of Plant Breeding. John Wiley and Sons. Inc. New York. 659 p.
- Chahal, G.S., S.S. Gosal. 2003. Principles and Procedures of Plant Breeding. Biotechnological and Conventional Approaches. Narosa Publishing House. New Delhi. 803 p.
- Crowder, L.V. 1993. Genetika Tumbuhan. Terjemahan Lilik K dan Soetarso. Cetakan ke 4. Gadjah Mada University Press. Yogyakarta. 499 hal.
- Evans, J.R., H. Poorter. 2001. Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: The relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. Plant Cell Environ. 24:755-767.
- Fehr, W.R. 1987. Principles of Cultivar Development. Theory and Technique. Vol. 1. MacMillan Pub. Co. New York. 536 p.
- Grami, B., R.J. Baker, B.R. Stefansson. 1977. Genetics of protein and oil content in summer rape: Heritability, number of effective factors, and correlations. Can. J. Plant Sci. 57:937-943.
- Handayani, T. 2003. Pola pewarisan sifat toleran terhadap intensitas cahaya rendah pada kedelai (*Glycine max* L. Merr) dengan penciri spesifik karakter anatomi, morfologi dan molekuler [disertasi]. Program Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor. Bogor. 175 hal.

- Jufri, A. 2006. Mekanisme adaptasi kedelai terhadap cekaman intensitas cahaya rendah [disertasi]. Sekolah Pascasarjana Institut Pertanian Bogor. Bogor. 131 hal.
- Khumaida, N. 2002. Studies on adaptability of soybean and upland rice to shade stress [dissertation]. The University of Tokyo. Tokyo. 98 p.
- Kim Gyung-Tae, S. Yano, T. Kozuka, H. Tsukaya. 2005. Photomorphogenesis of leaves: Shade-avoidance and differentiation of sun and shade leaves. *Photochem. Photobiol. Sci.* 4:170-174.
- Kisman, N. Khumaida, Trikoesoemaningtyas, Sobir, D. Sopandie. 2007. Karakter morfo-fisiologi daun, penciri adaptasi kedelai terhadap intensitas cahaya rendah. *Bul. Agron.* 35:96-102.
- McWhirter, K.S. 1979. Breeding of cross-pollinated crops. *Dalam: G.M. Halloran, R. Knight, K.S. McWhirter, D.H.B. Sparrow, (Eds.). Plant Breeding. Australian Vice-Chancellors Committee Brisbane.* 255 p.
- Muhuria, L. 2007. Mekanisme fisiologi dan pewarisan sifat toleransi kedelai (*Glycine max* L. Merrill) terhadap intensitas cahaya rendah [disertasi]. Program Pascasarjana, Institut Pertanian Bogor. Bogor. 163 hal.
- Nyquist, W.E. 1991. Estimation of heritability and prediction of selection response in plant populations. *Crit. Rev. Plant Sci.* 10:235-322.
- Petr, F.C., K.J. Frey. 1966. Genotypic correlation, dominance, and heritability of quantitative characters in oats. *Crop Sci.* 6:259-262.
- Poehlman, J.M., D.A. Sleper. 1995. *Breeding Field Crops.* 4th edition. Iowa State University Press. Ames. 494 p.
- Richardson, A.D., S.P. Duigan, G.P. Berlyn. 2002. An evaluation of noninvasive methods to estimate foliar chlorophyll content. *New Phytol.* 153:185–194.
- Roy, D. 2000. *Plant Breeding. Analysis and Exploitation of Variation.* Narosa Publishing House. New Delhi. 701 p.
- Sopandie, D., M.A. Chozin, S. Sastrosumajo, T. Juhaeti, Sahardi. 2003. Toleransi terhadap naungan pada padi gogo. *Hayati* 10:71-75.
- Sopandie, D., Trikoesoemaningtyas, E. Sulistyono, N. Heryani. 2002. Pengembangan kedelai sebagai tanaman sela: Fisiologi dan pemuliaan untuk toleransi terhadap naungan. Laporan Penelitian Hibah Bersaing, Direktorat Jenderal Pendidikan Tinggi.
- Taiz, L., E. Zeiger. 2002. *Plant Physiology.* Sinauer Associates, Inc., Pub. Sunderland, Massachusetts. 690 p.
- Trikoesoemaningtyas, D. Sopandie, T. Takano. 2003. Genetic and breeding of soybean for adaptation to shade stress. *In: Proceeding of the 2nd Seminar Toward Harmonization between Development and Environmental Conservation in Biological Production.* Tokyo University, Tokyo, February 15-16, 2003.
- Wallace, D.H., J.P. Baudoin, J. Beaver, D.P. Coyne, D.E. Halseth, P.N. Masaya, H.M. Munger, J.R. Myers, M. Silbernagel, K.S. Yourstone, R.W. Zobel. 1993. Improving efficiency of breeding for higher crop yield. *Theo. Appl. Genet.* 86:27-40.
- Warner, J.N. 1952. A method for estimating heritability. *Agron. J.* 44:427-430.
- Yusuf, M. 2001. *Genetika I Struktur & Ekspresi Gen.* CV. Sagung Seto, Jakarta. 300 hal.