

II. TINJAUAN PUSTAKA

2.1 Botani dan Morfologi Tanaman

Jagung manis (*Zea mays saccharata* [Sturt.] Bailey) termasuk dalam famili Gramineae, ordo Maydeae dan golongan tanaman menyerbuk silang. Jagung ini mengandung kadar gula yang relatif tinggi, dan biasanya dikonsumsi dalam bentuk jagung muda. Jagung manis mempunyai biji-biji yang berisi endosperm manis, mengkilap, tembus pandang sebelum masak dan berkerut bila kering (Nurmala, 1998).

Jagung mempunyai akar serabut dengan tiga macam akar, yaitu (1) akar seminal, (2) akar adventisius, dan (3) akar kait atau penyangga. Pertumbuhan akar seminal akan melambat setelah plumula muncul ke permukaan tanah. Akar seminal hanya sedikit berperan dalam siklus hidup jagung. Akar adventisius adalah akar yang semula berkembang dari buku di ujung mesokotil, kemudian set akar adventisius berkembang dari tiap buku secara berurutan dan terus ke atas antara 7—10 buku, semuanya di bawah permukaan tanah. Akar adventisius berkembang menjadi serabut akar tebal. Akar kait atau penyangga adalah akar adventisius yang muncul pada dua atau tiga buku di atas permukaan tanah (Subekti *et al.*, 2008).

Tanaman jagung mempunyai batang yang berbentuk silindris, dan terdiri atas sejumlah ruas dan buku ruas. Pada buku ruas terdapat tunas yang berkembang menjadi tongkol. Dua tunas teratas berkembang menjadi tongkol yang produktif. Batang memiliki tiga komponen jaringan utama, yaitu kulit (epidermis), jaringan pembuluh (*vasculary bundles*), dan empulur (*pith*). Daun jagung mulai terbuka ketika koleoptil sudah muncul di atas permukaan tanah. Setiap daun terdiri atas helaian daun, ligula, dan pelepah daun yang erat melekat pada batang. Jumlah daun sama dengan jumlah buku batang. Jumlah daun umumnya berkisar antara 10—18 helai, rata-rata munculnya daun yang terbuka sempurna adalah 3—4 hari setiap daun. Besar sudut daun mempengaruhi tipe daun. Bentuk ujung daun jagung berbeda, yaitu runcing, runcing agak bulat, bulat, bulat agak tumpul, dan tumpul (Paliwal, 2000).

Jagung disebut juga tanaman berumah satu (*monoecious*) karena bunga jantan dan betinanya terdapat dalam satu tanaman. Bunga jantan (*tassel*) berkembang dari titik tumbuh apikal di ujung tanaman. Pada tahap awal, kedua bunga memiliki primordia bunga biseksual. Selama proses perkembangan, primordia stamen pada bunga aksilar tidak berkembang dan menjadi bunga betina. Demikian pula halnya primordia ginoesium pada bunga apikal, tidak berkembang dan menjadi bunga jantan (Paliwal, 2000). Rambut jagung (*silk*) adalah pemanjangan dari *ovarial styly* yang matang pada tongkol. Rambut jagung tumbuh dengan panjang hingga 30,5 cm atau lebih sehingga keluar dari ujung kelobot. Panjang rambut jagung bergantung pada panjang tongkol dan kelobot. Tanaman jagung adalah *protandry*, yaitu anter pecah 1—3 hari sebelum rambut bunga betina muncul (*silking*) (Subekti *et al.*, 2008).

Serbuk sari (polen) terlepas mulai dari anter yang terletak pada malai bendera, 2—3 cm dari ujung malai (*tassel*), kemudian turun ke bawah. Satu bulir anter melepas 15—30 juta serbuk sari. Serbuk sari sangat ringan dan jatuh karena gravitasi atau tertiuap angin sehingga terjadi penyerbukan silang. Dalam keadaan tercekam (*stress*) karena kekurangan air, keluarnya rambut tongkol kemungkinan tertunda sedangkan keluarnya malai tidak terpengaruh. Interval antara keluarnya bunga betina dan bunga jantan (*anthesis silking interval*, ASI) adalah hal yang sangat penting. Nilai ASI yang kecil menunjukkan terdapat sinkronisasi pembungaan, yang berarti peluang terjadinya penyerbukan sempurna sangat besar. Semakin besar nilai ASI maka semakin kecil sinkronisasi pembungaan; dan penyerbukan terhambat sehingga menurunkan hasil. Cekaman abiotis umumnya mempengaruhi nilai ASI, seperti pada cekaman kekeringan dan temperatur tinggi (Subekti *et al.*, 2008).

Penyerbukan pada jagung terjadi bila serbuk sari dari bunga jantan menempel pada rambut tongkol. Hampir 95 % dari persarian tersebut berasal dari serbuk sari tanaman lain, dan hanya 5 % yang berasal dari serbuk sari tanaman sendiri. Oleh karena itu, tanaman jagung disebut tanaman bersari silang (*cross pollinated crop*), yaitu sebagian besar dari serbuk sari berasal dari tanaman lain. Terlepasnya serbuk sari berlangsung 3—6 hari, bergantung pada varietas, suhu, dan kelembaban. Rambut tongkol tetap reseptif dalam 3—8 hari. Serbuk sari masih tetap hidup (*viable*) dalam 4—16 jam sesudah terlepas (*shedding*). Penyerbukan selesai dalam 24—36 jam dan biji mulai terbentuk sesudah 10—15 hari. Setelah penyerbukan, warna rambut tongkol berubah menjadi coklat dan kemudian kering (Subekti *et al.*, 2008).

Menurut Subekti *et al.* (2008), tanaman jagung mempunyai satu atau dua tongkol, tergantung varietas. Tongkol jagung dibungkus oleh daun kelobot. Tongkol jagung yang terletak pada bagian atas umumnya lebih dahulu terbentuk dan lebih besar dibanding yang terletak pada bagian bawah. Setiap tongkol terdiri atas 10—16 baris biji yang jumlahnya selalu genap. Biji jagung disebut kariopsis; dinding ovary atau perikarp menyatu dengan kulit biji atau testa membentuk dinding buah. Biji jagung terdiri atas tiga bagian utama, yaitu (1) pericarp, berupa lapisan luar yang tipis, berfungsi mencegah embrio dari organisme pengganggu dan kehilangan air; (2) endosperm, sebagai cadangan makanan; dan (3) embrio (lembaga), sebagai miniatur tanaman yang terdiri atas plumula, akar radikal, skutelum, dan koleoptil.

2.2 Genetika Jagung Manis

Rasa manis pada endosperma jagung dikendalikan secara monoalelik homozigot resesif. Dengan demikian rasa manis merupakan sifat kualitatif, yaitu fenotipe merupakan ekspresi langsung genotipe dengan mengabaikan pengaruh lingkungan (Fehr, 1987). Tiga lokus manis telah dieksploitir secara komersial yaitu *brittle* (*bt*), *sugary* (*su*), dan *shrunk* (*sh*) terutama *sh²* karena tingkat kemanisannya yang tertinggi, yaitu 28,3 % sukrosa pada 16 hari sesudah polinasi. Ketiga lokus manis homozigot resesif itu merupakan mutan terhadap lokus dominan mereka, yaitu sedikit sekali sukrosa yang disintesis menjadi pati (Creech, 1968).

Seleksi kemanisan endosperma hanya dapat dilakukan pada tongkol muda (umur 70 hari sesudah tanam, *hst*) baik melalui uji konsentrasi sukrosa pada cairan biji muda maupun melalui uji organoleptik. Pada usia tersebut, segregasi kekisutan

biji belum tampak. Seluruh biji, manis maupun nirmanis, tampak bulat penuh. Setelah melampaui usia matang fisiologis (97 hst), biji manis yang kaya akan hidrofilik sukrosa akan menguapkan airnya sehingga endosperma mengisut. Pada jagung nirmanis yang kaya akan hidrofobik pati tidak terlalu banyak menyimpan air sehingga endosperma tetap bulat setelah lewat matang fisiologis. Lokus *sh* pada jagung manis dicirikan dengan kekisutan yang berlebihan pada endosperma biji matang. Pada praktiknya, kekisutan biji matang merupakan penciri khas jagung manis (Hikam, 2003).

Jaringan endosperma jagung tersusun oleh sel yang memiliki tiga set kromosom (3n) yang berasal dari pembuahan dua inti polar betina oleh salah satu sel sperma jantan. Walaupun pembuahan zigot dan endosperma terjadi hampir bersamaan, inti 3n pada endosperma membelah lebih cepat daripada zigot (2n). Di tahap awal perkembangannya endosperma jagung manis berkembang tanpa membentuk dinding sel, sehingga menghasilkan endosperma cair yang kaya akan glukosa. Glukosa terfosforilasi menjadi Glu-6P yang selanjutnya terisomerisasi menjadi Fruktosa-6P. Kedua molekul Glu-6P dan Fru-6P akan terdimerisasi menjadi Sukrosa-diP dan terpolimerisasi menjadi pati. Pati akan terakumulasi sejalan dengan meningkatnya umur endosperma. Pada jagung manis, gen *su1* menghalangi polimerisasi sukrosa menjadi pati, sedangkan gen *bt1* mencegah penguraian balik Suk-diP \rightarrow Glu-6P + Fru-6P. Kedua gen ini memungkinkan perpanjangan waktu panen jagung manis dan mempertahankan kemanisannya selama beberapa hari tanpa pendinginan (Yamaguchi, 1983).

Menurut Smith (1984), pati adalah polimer sukrosa yang mempunyai bobot molekul yang tinggi. Kebanyakan pati terbentuk dari campuran dua jenis polimer: amilosa dan amilopektin dengan nisbah 3:1. Gen *bt*, *su2*, *sh2* mengubah nisbah amilosa : amilopektin. Gen *su2* meningkatkan kadar amilosa dari 25 % pada jagung nirmanis menjadi 35 %; interaksi gen *dull* (*du*), *su1*, dan *su2* meningkatkan kadar amilosa menjadi 77 %; gen *sh2* mengurangi kandungan total pati sehingga menyebabkan kisutnya endosperma. Gen *su1* dan *sh2* meningkatkan kandungan sukrosa pada endosperma 16 hsp dari 16 % menjadi 27 %. Dua gen mutan lainnya, *bt1* dan *bt2*, meningkatkan kadar gula reduksi dan sukrosa dengan mengurangi kadar pati sehingga hasil biji menurun.

Coe *et al.* (1982), telah memetakan lokus *bt1* pada 5-42 (kromosom nomor 5 pada unit peta 42) dan *bt2* pada 4-67; *sh1* pada 9-29 dan *sh2* pada 3-127+; dan *su1* pada 4-66 dan *su2* pada 6-54. Pemetaan ini membuktikan bahwa rasa manis pada endosperma jagung manis dikendalikan secara genetik oleh lokus-lokus homozigot resesif. Kenyataan ini menguntungkan bagi pengembangan jagung manis karena segregasi manis : nirmanis tidak terjadi.

2.3 Konsep Segregasi Mendel

Hukum Mendel telah menjelaskan bagaimana suatu keturunan memiliki perbandingan perbandingan tertentu. Dalam perkawinan monohibrid, dihibrid maupun polihibrid dapat dijelaskan perbandingan yang terjadi pada F1 dan F2 yang ada. Mendel menyatakan adanya pemisahan gen yang sealel (Hukum Mendel I atau *the Law of Segregation*) bahwa gen-gen dari sepasang alel memisah secara bebas ketika berlangsung pembelahan reduksi (meiosis) pada waktu

pembentukan gamet (Hukum Mendel II atau *the Law of Assortment of Genes*) yang menyebabkan rasio fenotipe 9:3:3:1. Namun dalam kenyataannya perkawinan heterozigot tidak memiliki rasio tersebut. Peristiwa segregasi dapat dipelajari berdasarkan konsep segregasi Mendel pada tanaman kapri (*Phaseolus vulgaris*) untuk sifat biji bulat (W) dominan penuh terhadap biji kisut (w); w = *wrinkle*, melalui kros dan seri self di bawah ini:

Tetua	: ♀ WW	x	♂ ww		
	Biji bulat	↓	biji kisut		
Hibrid F1	:		Ww (100 %)		
			Biji bulat		
Segregasi zuriat S1:	WW	:	Ww	:	ww
	25 %		50 %		25 %
S2:	WW	:	Ww	:	ww
	37,5 %		25 %		37,5 %
			↓ (dst)		

Pada Sn : WW dan ww = $\{1 - (1/2)^n\} \times 100 \%$

Ww = $(1/2)^n \times 100 \%$; n = banyaknya generasi self.

Salah satu penyimpangan Hukum Mendel adalah interaksi gen, yaitu pengaruh satu alel terhadap alel yang lain pada lokus yang sama dan juga pengaruh satu gen terhadap gen pada lokus lain. Hal ini menyebabkan timbulnya keragaman nisbah genetika Mendel (Crowder, 1990 dalam Azis, 2009).

Menurut Elrod (2007), epistasis merupakan penyimpangan lain dari Hukum Mendel. Epistasis terjadi jika sebuah gen atau lokus yang mensupresi atau menyamarkan kerja gen di lokus lain. Ketika epistasis bekerja di antara dua lokus gen, jumlah fenotipe yang muncul pada keturunan dari induk dihibrid akan kurang dari empat. Ada enam tipe rasio epistatis yang umum ditemukan, yaitu:

- (1) Epistasis dominan (perbandingan 12 : 3 : 1). Jika alel yang dominan di satu lokus (misalnya alel A) menghasilkan fenotipe tertentu tanpa peduli kondisi alel pada lokus yang lain, maka lokus A disebut epistatik terhadap lokus B. Jika alel dominan A mampu mengespresikan dirinya sendiri, baik ada B ataupun b, maka itu disebut epistasis dominan.
- (2) Epistasis resesif (perbandingan 9 : 3 : 4). Jika genotipe resesif pada salah satu lokus (misalnya *aa*) mensupresi ekspresi alel-alel pada lokus B, maka lokus A disebut menunjukkan epistasis resesif terhadap lokus B. Hanya jika ada alel dominan pada lokus A-lah alel-alel pada lokus hipostatik B dapat diekspresikan.
- (3) Interaksi dominan dan resesif (perbandingan 13 : 3). Hanya dihasilkan dua fenotipe F₂, jika genotipe dominan pada salah satu lokus (misalnya A-) dan genotipe resesif pada lokus yang lain (*bb*) menghasilkan efek fenotipik yang sama.
- (4) Epistasis dominan duplikat (perbandingan 15 : 1). Jika alel-alel dominan pada kedua lokus menghasilkan fenotipe yang sama tanpa efek akumulasi.

- (5) Epistasis resesif duplikat (perbandingan 9 : 7). Jika fenotipe-fenotipe identik dihasilkan oleh kedua genotipe resesif homozigot, maka rasio F₂-nya menjadi 9:7. Kedua alel dominan yang ada secara bersamaan saling berkomplemen dan menghasilkan sebuah fenotipe yang berbeda.
- (6) Gen duplikat dengan efek akumulatif (perbandingan 9 : 6 : 1). Jika kondisi dominan (baik homozigot maupun heterozigot) pada salah satu lokus (tapi bukan keduanya) menghasilkan fenotipe yang sama.

2.4 Epistasis Bentuk Biji pada Jagung Manis LASS

Epistasis didefinisikan sebagai interaksi gen yang tidak selokus (Gardner dan Snustad, 1980). Apabila jagung manis berbiji kisut disilangkan dengan jagung nirmanis biji bulat dan zuriat hibrid-F₁nya diself, akan diperoleh persebaran biji bulat : biji kisut sebagai:

- (1) biji bulat : biji kisut = 3:1 mengikuti kaidah segregasi Mendel untuk kedominanan penuh pada sifat biji bulat,
- (2) Apabila biji bulat diatur oleh lokus dominan, katakanlah Sh dan Su dan biji kisut oleh lokus resesif sh dan su, maka persebaran segregasi epistasisnya akan mengikuti:

$$\begin{aligned}
 \text{(a) genotipe:} & \quad 9 \text{ ShSh SuSu} : 3 \text{ Sh- susu} : 3 \text{ shsh Su-} : 1 \text{ susu shsh} \\
 \text{fenotipe:} & \quad 9 \text{ bulat} \quad : 3 \text{ bulat} \quad : 3 \text{ bulat} \quad : 1 \text{ kisut} \\
 & = 15 \text{ bulat} : 1 \text{ kisut} = 15 \text{ nirmanis} : 1 \text{ manis}
 \end{aligned}$$

bila Sh dan Su dominan penuh terhadap sh dan su; Sh epistasis terhadap Su, su; Su epistasis terhadap Sh, sh. Sh maupun Su bersifat substitutif terhadap susu maupun shsh, sehingga kehadiran satu alel dominan Sh atau Su akan membuat biji bulat nir manis.

(b) genotipe: 9 ShSh SuSu : 3 Sh- susu : 3 shsh Su- : 1 susu shsh

fenotipe: 9 bulat : 3 bulat : 3 kisut : 1 kisut

= 12 bulat : 4 kisut = 12 nirmanis : 4 manis

bila Sh dan Su dominan penuh terhadap sh dan su, tetapi shsh epistasis terhadap Su, su. Biji bulat hanya akan terbentuk bila kedua Sh dan Su hadir, tetapi kehadiran shsh pada satu lokus akan menyebabkan biji kisut walaupun terdapat Su pada lokus kedua. Dalam hal ini dikatakan bahwa Sh dan Su bersifat komplementer antara satu dengan lainnya.

(c) genotipe: 9 ShSh SuSu : 3 Sh- susu : 3 shsh Su- : 1 susu shsh

fenotipe: 9 bulat : 3 kisut : 3 bulat : 1 kisut

= 12 bulat : 4 kisut = 12 nirmanis : 4 manis

bila Sh dan Su dominan penuh terhadap sh dan su, tetapi susu epistasis terhadap Sh, sh. Biji bulat hanya akan terbentuk bila kedua Sh dan Su hadir, tetapi kehadiran susu pada satu lokus akan menyebabkan biji kisut walaupun terdapat Sh pada lokus kedua. Dalam hal ini dikatakan bahwa Sh dan Su bersifat komplementer antara satu dengan lainnya.

(d) genotipe: 9 ShSh SuSu : 3 Sh- susu : 3 shsh Su- : 1 susu shsh

fenotipe: 9 bulat : 3 kisut : 3 kisut : 1 kisut

= 9 bulat : 7 kisut = 9 nirmanis : 7 manis

bila Sh dan Su dominan penuh terhadap sh dan su, tetapi shsh epistasis terhadap Su, su dan susu epistasis terhadap Sh, sh. Biji bulat hanya akan terbentuk bila kedua Sh dan Su hadir, tetapi kehadiran lokus resesif susu atau shsh pada satu lokus akan menyebabkan biji kisut walaupun terdapat Sh atau Su pada lokus kedua.

Pada pengembangan jagung manis LASS, epistasis 9:7 merupakan harapan ideal karena produksi benih kisut manis mencapai $7/16 = 43,75\%$ dari total benih.

Benih bulat nirmanis yang sebesar 56,3 % dijadikan benih stok, yakni akan menghasilkan benih kisut manis setiap kali diself (Hikam, 2003).

2.5 Ragam Genetik dan Heritabilitas

Keragaman sifat individu setiap populasi tanaman disebut variabilitas. Dalam pemuliaan tanaman, adanya keanekaragaman (variabilitas) pada populasi tanaman yang digunakan mempunyai arti yang sangat penting. Besar kecilnya variabilitas dan tinggi rendahnya rata-rata populasi tanaman yang digunakan sangat menentukan keberhasilan pemuliaan tanaman. Ukuran besar kecilnya variabilitas dinyatakan dengan variasi. Variasi muncul karena adanya pengaruh lingkungan dan faktor keturunan atau genetik. Variasi yang terjadi karena adanya pengaruh lingkungan tidak diwariskan kepada keturunannya, sedangkan variasi yang timbul karena faktor genetik diwariskan kepada keturunannya. Jika ada variasi yang timbul pada populasi tanaman yang ditanam pada kondisi lingkungan yang sama maka variasi tersebut merupakan variasi atau perbedaan yang berasal dari genotipe individu anggota populasi. Variasi genetik dapat terjadi karena adanya pencampuran material pemuliaan, rekombinasi genetik sebagai akibat adanya persilangan-persilangan, dan adanya mutasi maupun poliploidisasi (Mangoendidjojo, 2003).

Ragam (*varians*, diberi simbol σ^2) merupakan kuadrat simpangan baku. Ragam secara luas digunakan sebagai suatu pernyataan variabilitas karena sifat aditif dari komponen-komponennya. Dengan analisis ragam maka ragam fenotipe total (σ^2_P)

yang diekspresikan oleh suatu sifat tertentu dalam populasi bisa difragmentasi atau dipartisi secara statistik menjadi komponen-komponen ragam genetik (σ^2_G), ragam nongenetik atau lingkungan (σ^2_E), dan ragam akibat interaksi genotipe-lingkungan (σ^2_{GE}), sehingga $\sigma^2_P = \sigma^2_G + \sigma^2_E + \sigma^2_{GE}$ (Elrod, 2007).

Heritabilitas (diberi symbol h^2) adalah proporsi varian fenotipik total yang disebabkan oleh semua tipe efek gen. Heritabilitas sebagai nisbah keragaman genotipe (σ^2_G) terhadap keragaman fenotipe (σ^2_P); $h^2 = \sigma^2_G / \sigma^2_P$ (Elrod, 2007).

Berdasarkan komponen varian genetiknya, heritabilitas dibedakan menjadi heritabilitas dalam arti luas (*broad sense heritability*) dan heritabilitas dalam arti sempit (*narrow sense heritability*). Heritabilitas dalam arti luas merupakan perbandingan antara ragam genetik total dan ragam fenotipe, sehingga rumusnya menjadi: H atau $h^2 = (\sigma^2_G) / (\sigma^2_G + \sigma^2_E)$. Heritabilitas dapat diduga dengan perhitungan varian keturunan, dan dengan perhitungan komponen ragam dari analisis ragam (Mangoendidjojo, 2003).

Heritabilitas suatu sifat tertentu berkisar antara 0 dan 1. Heritabilitas tinggi ataupun rendah tidaklah didefinisikan secara kaku, tetapi nilai-nilai berikut ini umumnya dapat diterima, yaitu heritabilitas tinggi jika lebih besar dari 0,5; heritabilitas sedang jika antara 0,2—0,5; dan heritabilitas rendah jika lebih rendah dari 0,2. Heritabilitas arti luas (*broad sense heritability*) merupakan parameter heritabilitas yang melibatkan semua tipe kerja gen sehingga membentuk suatu estimasi heritabilitas yang luas (Elrod, 2007).