

DISERTASI

**KAJIAN TENTANG PERISTIWA PINDAH SILANG,
SERTA PELUANGNYA TERHADAP VARIABILITAS POPULASI
Drosophila melanogaster. Pendekatan Exsperimental**

Kk
Dis 11/19/02
Alo
le.



MILIK
PERPUSTAKAAN
UNIVERSITAS AIRLANGGA
SURABAYA

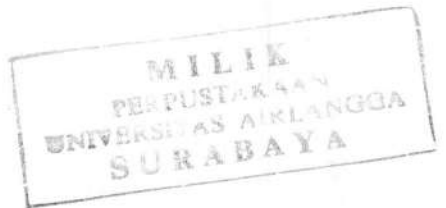
DURAN COREBIMA ALOYSIUS

**PROGRAM PASCASARJANA
UNIVERSITAS AIRLANGGA
SURABAYA
1995**

**KAJIAN TENTANG PERISTIWA PINDAH SILANG,
SERTA PELUANGNYA TERHADAP VARIABILITAS POPULASI
Drosophila melanogaster. Pendekatan Exsperimental**

DISERTASI

Untuk memperoleh Gelar Doktor
dalam Matematika dan Ilmu Pengetahuan Alam
Pada Program Pascasarjana Universitas Airlangga
dan telah dipertahankan di hadapan
Panitia Ujian Doktor Terbuka
pada hari Rabu
tanggal 25 Maret 1995
pukul 10.00 WIB.



Oleh :

DURAN COREBIMA ALOYSIUS
NIM. 099010849/D

KAJIAN TENTANG PERISTIWA PINDAH SILANG,
SERTA PELUANGNYA TERHADAP VARIABILITAS POPULASI
Drosophila melanogaster: Pendekatan Eksperimental

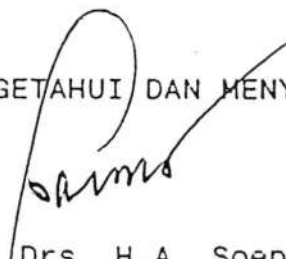
Disertasi

Oleh:

Duran Corebima Aloysius
NIM: 099010849/D


Peserta Program Doktor Bidang MIPA
Program Pascasarjana Universitas Airlangga

MENGETAHUI DAN MENYETUJUI



Prof. Drs. H.A. Soeparmo, MS.

Promotor



Prof. Dr. Soebiyanto, M.Sc.

Copromotor

Telah diuji pada ujian tertutup
tanggal 28 Desember 1994

Panitia Penguji Disertasi

Ketua : Prof. drh. IGB. Amitaba

Anggota: 1. Prof. Drs. H.A. Soeparmo, MS.
2. Prof. Dr. Soebiyanto, M.Sc.
3. Prof. Dr. dr. Thomas Kardjito
4. Prof. Ir. Radyastuti Winarno
5. Dr. drh. Sarmanu
6. Dr. drh. Sri Subekti B.S.

Ditetapkan dengan Surat Keputusan
Rektor Universitas Airlangga
No. : 1065/PT03.H/I/1995
Tanggal: 20 Pebruari 1995

UCAPAN TERIMA KASIH

Puji syukur dipanjatkan ke hadirat Tuhan Yang Maha Esa dengan selesainya penulisan naskah disertasi ini. Ucapan terimakasih disampaikan kepada:

1. Rektor Universitas Airlangga yang telah berkenan menerima saya sebagai mahasiswa Program PASCASARJANA;
2. Direktur Program PASCASARJANA UNAIR yang berkenan menerima saya sebagai mahasiswa program PASCASARJANA;
3. Prof. Drs. H.A. Soeparmo, MS. selaku Promotor maupun penguji, yang telah mendorong dan memberikan layanan konsultasi yang tidak henti-hentinya sejak awal penyusunan proposal hingga ke akhir penulisan naskah;
4. Prof. Dr. Soebiyanto, M.Sc., selaku Copromotor maupun penguji, yang telah mendorong dan memberikan banyak masukan sejak awal hingga akhir penulisan naskah;
5. Prof. drh. IGB. Amitaba, selaku penguji yang telah mendorong, rela melayani konsultasi maupun memberikan banyak masukan dan pustaka sejak awal hingga akhir penulisan naskah;
6. Prof. Dr. dr. Thomas Kardjito, selaku penguji yang telah mendorong dan memberikan banyak pertimbangan berharga;
7. Prof. Ir. Baskoro Winarno almarhum, selaku penguji pada ujian proposal yang telah memberikan banyak masukan;
8. Dr. drh. Sarmanu, selaku penguji yang telah mendorong, rela melayani konsultasi maupun memberikan banyak bantuan dan masukan berharga hingga selesainya penulisan naskah;
9. Dr. drh. Sri Subekti, B.S., selaku penguji yang telah mendorong, rela melayani konsultasi maupun memberikan banyak bantuan dan masukan berharga hingga selesainya penulisan naskah;
- 10 Prof. Ir. Radyastuti Winarno, selaku penguji yang telah mendorong dan memberikan banyak masukan berharga;

11. Rektor IKIP MALANG yang telah mengizinkan saya melanjutkan sekolah ke Program PASCASARJANA UNAIR;
12. Dekan FPMIPA IKIP MALANG yang telah mengizinkan saya melanjutkan sekolah ke Program PASCASARJANA UNAIR;
13. Ketua Jurusan Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG yang telah mengizinkan saya melanjutkan sekolah ke Program PASCASARJANA UNAIR;
14. Kepala Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG yang telah mengizinkan penggunaan ruang untuk penelitian;
15. Prof. Drs. H. Widodo yang selalu meluangkan waktu untuk mengikuti perkembangan sekolah saya;
16. Herawati Susilo, M.Sc., Ph.D. yang telah memberikan dorongan dan bantuan yang sangat berharga;
17. Para mantan mahasiswa, Sdr. Nurul Aini, SPd., Hari Santoso, SPd., Agus Darwanto, SPd., Abdulrachim, SPd., Nio Song Ai, SPd., yang tanpa bantuannya sulit dibayangkan bahwa rangkaian penelitian ini dapat lancar dilaksanakan;
18. Para mahasiswa, Sdr. Elya Nusantari, Sri Mumpuni dan Nur Wachidah yang sangat besar perannya pada saat-saat akhir penyelesaian naskah;
19. Bapak Santjaja, pegawai TU FPMIPA IKIP MALANG yang telah membantu seluruh pengetikan sejak awal penulisan proposal hingga ke tahap akhir penulisan naskah;

Ucapan terima kasih secara khusus disampaikan kepada istri tercinta Maria Goretti Susiani, maupun anak Brigitta Ida Resita Vebrianti Corebima dan Fransciscus Todo Golo Corebima, yang selalu dengan setia menemani, memberi semangat dan pengertian; merekalah yang langsung menerima dampak dari kegiatan sekolah saya.

Tuhan Yang Maha Esa yang memberkati dan membalas segala jasa baiknya.

Surabaya, Desember 1995
Penyusun

RINGKASAN

Rangkaian penelitian pada *D. melanogaster* mengkaji:

1. pindah silang pada individu σ^7 dalam perbandingan dengan kejadian pada individu φ ;
2. efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom-kromosom dalam jarak penanda dekat maupun jauh;
3. efek suhu, umur, dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang serta peluang timbulnya gen mutan baru;
4. efek suhu, cafein, dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang serta peluang timbulnya gen mutan baru.
5. efek suhu dan umur terhadap frekuensi pindah silang dalam gen serta peluang timbulnya gen mutan baru.

Rangkaian penelitian ini memanfaatkan mekanisme silang uji maupun persilangan antara sesama F_1 dalam 7 ulangan.

Hasil penelitian menunjukkan bahwa sekalipun tergolong perkecualian, frekuensi pindah silang pada kromosom II dan IV individu σ^7 sama dengan pada individu φ . Hampir 100% kromosom II, dan 100% kromosom IV individu σ^7 mengalami rekombinasi; hanya 9,5% kromosom III mengalami rekombinasi. Kromosom II dan III individu σ^7 mengalami peningkatan frekuensi rekombinan sebesar 9 - 11 kali serta 2,5 kali daripada yang dilaporkan. Frekuensi pindah silang yang terungkap pada individu φ tidak sesuai dengan penanda antara kromosom, yang diduga akibat efek induksi elemen genetis ataupun *transposable element*.

Efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada indi-

vidu σ^7 dan φ bergantung pada macam persilangan induk, macam penanda atau jarak antara penanda, dan macam kromosom. Umur tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di kromosom III individu φ ; untuk individu σ^7 pada sebagian perlakuan frekuensi pindah silang menurun pada umur yang makin tua. Pada kromosom I frekuensi pindah silang tidak menurun pada umur individu φ yang makin tua. Interaksi umur dan suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom I maupun III. Cafein tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom I maupun III, tetapi pengaruh interaksinya dengan suhu terhadap frekuensi pindah silang di kromosom III bergantung pada macam persilangan induk. Frekuensi pindah silang dalam gen pada lokus w , tidak terpengaruh oleh suhu, umur serta interaksinya. Rangkaian penelitian ini belum berhasil memunculkan suatu gen mutan baru akibat pindah silang.

Atas dasar informasi penelitian serta pustaka, dibanding peranan pilihan bebas peranan pindah silang selama meiosis terhadap variabilitas populasi *D. melanogaster* (demikian pula makhluk hidup diploid lain yang berbiak secara seksual) adalah yang utama dan secara potensial sangat penting; pilihan bebas menambah variabilitas yang sudah ada akibat pindah silang. Rumus variabilitas gamet, fenotip dan genotip yang diusulkan adalah 2^i , 2^i , dan 3^i dimana $i = 1, 2, \dots, n$; n adalah penanda yang tidak selalu identik dengan gen pada lokus yang berlainan.

ABSTRACT

Five laboratory experimental researches in seven replications respectively, on crossingover of *D. melanogaster* have been carried out for studying the effects of temperature, age, sex, caffeine and some of their interactions on intergenic and intragenic crossingover frequencies. Three of those researches also tried to find out new mutants caused by crossingover. The mechanisms of testcross and cross between F1 male and female were adopted in those researches.

The results showed that second and fourth chromosome crossingover frequencies were alike between male and female although male crossingover were extraordinary.

Crossingover were found in almost 100% of the second and 100% of the fourth chromosome lines of male. On the other hand crossingover were found in only 9,5% of the male third chromosome line. Recombination frequencies in the second and third chromosome of male raised 9 - 11 and 2,5 times higher respectively than those reported before.

Female crossingover frequencies were not proportional to the marker distances in chromosomes.

The effect of temperature on male and female crossingover frequencies depended on the kind of parental cross, the legend of F1 cytoplasm, the kind of marker and the kind of chromosome. There were no effects of age on female third chromosome crossingover frequencies, but in some treatments crossingover frequencies decreased in older male. Crossingover frequencies of first chromosome did not decrease in older female. There were no effects of interaction between age and temperature on crossingover of first and third chromosome. Crossingover frequencies of first and third chromosome were not affected by caffeine, but the effect of interaction between caffeine and temperature on crossingover frequencies of third chromosome depended on the kind of parental cross. Intragenic crossingover frequencies within the locus of *w* were not affected by temperature, age and their interaction. The results showed too that no new mutants were born in these researches.

Based on the researches findings and literatures, the effect of meiotic crossingover on the variability of *D. melanogaster* population, including other sexual populations, were greater than the effect of free assortment process. The process of free assortment increased the variability caused by crossingover before. The variability formulas of gamete, phenotype, and genotype proposed were 2^i , 2^i and 3^i respectively, where $i = 1, 2, 3 \dots n$ (marker). It must be stated that n was not always be the gene at different locus.

DAFTAR ISI

	halaman
UCAPAN TERIMA KASIH	iv
RINGKASAN	vi
ABSTRAK	viii
DAFTAR ISI	ix
DAFTAR TABEL	xii
DAFTAR GAMBAR	xv
DAFTAR LAMPIRAN	xviii
BAB I : PENDAHULUAN	1
A. Latar Belakang Masalah	1
B. Masalah	7
C. Penelitian-Penelitian Pindah Silang pada <i>D. melanogaster</i> yang akan Di- lakukan	8
D. Tujuan	9
E. Manfaat	9
BAB II : TINJAUAN PUSTAKA	11
A. Kromosom Kromatid, Kromatin, dan Molekul DNA pada Makhluk Hidup Eukariot	11
B. Kromosom Selama Siklus Sel Makhluk Hidup Eukariot	12
C. Sejarah Penemuan Pindah Silang	13
D. Pindah Silang Somatis	15
E. Waktu Terjadinya Pindah Silang pada Makhluk Hidup Eukariotik	16
F. Mekanisme Kejadian Pindah Silang	20
G. Kromosom pada Saat Pindah Silang	23
H. Deteksi Dampak Pindah Silang	23
I. Pindah Silang tidak Setangkup (<i>Unequal Crossing Over</i>)	24
J Pemanfaatan Frekuensi Pindah Silang untuk Pemetaan Kromosom secara Genetis	25

K. Pemetaan Kromosom yang Memanfaatkan Sarana Persilangan Trihibridisasi	30
L. Interferensi Genetis	35
M. Pindah Silang pada Individu Jantan <i>Drosophila</i>	37
N. Faktor-faktor yang Mempengaruhi Pindah Silang	41
O. Pindah Silang yang Terjadi di dalam Gen	45
P. Konversi Gen (<i>Gene Conversion</i>)	47
Q. Peranan Pindah Silang terhadap Variabilitas dalam Populasi	50
BAB III : KERANGKA KONSEPTUAL PENELITIAN DAN PENGAJUAN HIPOTESIS	53
A. Kerangka Konseptual Penelitian	53
B. Hipotesis	62
BAB IV : METODE PENELITIAN	63
A. Penelitian 1	63
B. Penelitian 2	69
C. Penelitian 3	74
D. Penelitian 4	78
E. Penelitian 5	82
F. Penegasan Istilah	85
BAB V : HASIL-HASIL PENELITIAN	87
A. Studi tentang Pindah Silang pada <i>Drosophila melanogaster</i> : Kajian terhadap kejadian pada individu betina dalam perbandingannya dengan kejadian pada individu jantan	87
B. Pengaruh Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada <i>Drosophila melanogaster</i> : Studi pada gen-gen yang berjarak (dalam unit peta) dekat maupun yang berjarak jauh	95
C. Pengaruh Suhu, Umur, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada <i>Drosophila melanogaster</i> : Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang	111

D. Pengaruh Suhu, Cafein, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada <i>Drosophila melanogaster</i> : Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang	121
E. Pengaruh Suhu, Umur, terhadap Pindah Silang dalam Gen pada Lokus w Kromosom X <i>Drosophila melanogaster</i> : Studi tentang kemungkinan munculnya gen mutan baru serta frekuensi pindah silang	129
BAB VI : PEMBAHASAN	131
A. Pindah Silang pada Individu Betina dan Jantan <i>Drosophila melanogaster</i>	131
B. Efek Perlakuan Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada <i>D. melanogaster</i>	136
C. Frekuensi Pindah Silang antara Kromosom	141
D. Pindah Silang pada <i>Drosophila melanogaster</i> dalam Hubungannya dengan Umur	144
E. Efek Cafein terhadap Frekuensi Pindah Silang pada <i>D. melanogaster</i>	145
F. Pindah Silang di dalam Gen	146
G. Pindah Silang dan Pemetaan Kromosom: Kajian atas dasar kenyataan pada <i>Drosophila melanogaster</i>	148
H. Pindah Silang dan Variabilitas: Kajian atas dasar temuan pada <i>Drosophila melanogaster</i>	156
BAB VII : KESIMPULAN DAN SARAN	170
A. Kesimpulan	170
B. Saran	172
DAFTAR PUSTAKA	174
LAMPIRAN-LAMPIRAN	179

DAFTAR TABEL

Tabel	halaman
1.1 Hubungan antara pasangan alela-alela yang independen, jumlah peluang macam gamet, macam genotip, dan macam fenotip, jika ada dominansi (Gardner, 1991)	4
5.1 Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \text{♀ bdp}$	89
5.2 Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} \text{bdp} \times \text{♀} N$	90
5.3 Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom IV dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \text{♀} \text{ciey}^2$	90
5.4 Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} \text{ciey}^2 \times \text{♀} N$	91
5.5 Ringkasan analisis data penelitian 1b pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \text{♀} \text{bcl}$	92
5.6 Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} \text{bcl} \times \text{♀} N$	92
5.7 Ringkasan analisis data penelitian 1c pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \text{♀} \text{bvg}$	93
5.8 Ringkasan analisis data penelitian 1c pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} \text{bvg} \times \text{♀} N$	93
5.9 Ringkasan analisis data penelitian 1c pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} \text{sess} \times \text{♀} N$	94

5.10	Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu σ^+ dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain mutan dan σ^- strain Normal (A = suhu, B = kromosom)	95
5.11	Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu σ^- dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain Normal dan σ^- strain mutan (A = suhu, B = kromosom)	96
5.12	Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom IV individu σ^+ dan σ^- dari persilangan induk $\sigma^+ N \times \sigma^-$ ciey (A = suhu, B = jenis kelamin)	96
5.13	Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom IV individu σ^+ dari σ^- dari persilangan induk $\sigma^+ \text{ciey}_2 \times \sigma^- N$ (A = suhu, B = jenis kelamin)	97
5.14	Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu σ^- dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain Normal dan σ^- strain mutan (A = suhu, B = kromosom)	101
5.15	Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu σ^- dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain mutan dan σ^- strain Normal (A = suhu, B = kromosom)	102
5.16	Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom II, dan III individu σ^+ maupun σ^- dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain Normal dan σ^- strain mutan (A = suhu, B = kromosom, C = jenis kelamin)	102
5.17	Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom II, dan III individu σ^+ maupun σ^- dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain mutan dan σ^- strain Normal (A = suhu, B = kromosom, C = jenis kelamin)	103
5.18	Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom III individu σ^+ dan σ^- dari persilangan induk $\sigma^+ N \times \sigma^-$ eredro (A = suhu, B = umur, C = jenis kelamin)	113

5.19	Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro x ϕ N (A = suhu, B = umur, C = jenis kelamin)	114
5.20	Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom I (X) individu ϕ dari persilangan induk σ^7 N x ϕ ywm (A = suhu, B = umur)	115
5.21	Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom I (X) individu ϕ dari persilangan induk σ^7 ywm x ϕ N (A = suhu, B = umur)	115
5.22	Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 N x ϕ eredro (A = suhu, B = cafein, C = jenis kelamin)	122
5.23	Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro x ϕ N (A = suhu, B = cafein, C = jenis kelamin)	123
5.24	Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom I (X) individu ϕ dari persilangan induk σ^7 N x ϕ ywm (A = suhu, B = cafein)	123
5.25	Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom I (X) individu ϕ dari persilangan induk σ^7 ywm x ϕ N (A = suhu, B = cafein)	124

DAFTAR GAMBAR

Gambar	halaman
2.1 Bagan daur hidup pada <i>N. crassa</i> yang memperlihatkan daur reproduksi secara tak kawin maupun reproduksi secara kawin (Gardner, 1991)	17
2.2 Alternatif-alternatif kejadian pindah silang sebelum replikasi maupun sesudah replikasi pada <i>N. crassa</i> (dalam satu ascus), serta hasil-hasilnya. (Gardner, 1991).....	19
2.3 Satu contoh bagan peristiwa pindah silang pada <i>N. crassa</i> yang memperlihatkan satu tetrad yang seluruh ascosporanya merupakan tipe rekombinan. Dalam hal ini telah terjadi dua pindah silang pada tahap tetrad; ke dua pindah silang itu melibatkan ke empat kromatida (Gardner, 1991).....	20
2.4 Bagan umum satu alternatif peristiwa pindah silang antara dua kromatida bukan sesaudara dari suatu pasang kromosom homolog (Gardner, 1991)	21
2.5 Urut-urutan kejadian pindah silang yang didasarkan atas model pindah silang dari Holliday (Gardner, 1991)	22
2.6 Bagan kejadian pindah silang tidak setangkup pada pasangan kromosom kelamin X <i>D. melanogaster</i> , yang bersangkutan-paut dengan mutan baru sebagai akibat duplikasi; ditunjukkan pula bagan pindah silang setangkup yang terkait (Strickberger, 1985)	24
2.7 Bagan kejadian pindah silang tidak setangkup yang berlangsung pada kromosom ke 11 manusia, yang bersangkutan-paut dengan munculnya "hemoglobin lepore" dan "hemoglobin anti-lepore", sebagai akibat dari delesi dan duplikasi (Ayala dan Kiger, 1984)	25
2.8 Peta kromosom X <i>D. melanogaster</i> yang pertama dibuat oleh AH. Sturtevant berdasarkan frekuensi rekombinan akibat peristiwa pindah silang. Posisi relatif faktor (gen) y bersifat arbitrer (Ayala dan Kiger, 1984)	26

2.9	Data silang uji (testcross) pada <i>D. melanogaster</i> dari induk $\sigma^{\uparrow} b pr \times \phi^{\uparrow} ++;$ simbol ++ di sini sama saja dengan $\phi^{\uparrow} b pr^{\uparrow}$ (Ayala dan Kiger, 1984)	27
2.10	Data silang uji pada <i>D. melanogaster</i> dari induk $\phi^{\uparrow} y w \times \sigma^{\uparrow} yw^{\uparrow}$ (Ayala dan Kiger, 1984)	28
2.11	Data silang uji pada <i>D. melanogaster</i> dari induk $\phi^{\uparrow} +++ \times \sigma^{\uparrow} ywm$ rekombinan (Ayala dan Kiger, 1984)	31
2.12	Tiga alternatif urutan faktor-faktor (gen) y, w, dan m yang mungkin pada kromatid kromosom kelamin X <i>D. melanogaster</i> (Ayala dan Kiger, 1984)	32
2.13	Peta parsial kromosom <i>D. melanogaster</i> yang dibuat oleh AH. Sturtevant dkk. Kromosom I adalah kromosom kelamin X (Ayala dan Kiger, 1984)	34
2.14	Contoh silang uji pada <i>D. melanogaster</i> yang memperlihatkan bahwa pada individu jantan tidak terjadi pindah silang (Ayala, dkk., 1984)	38
2.15	Efek pindah silang dalam gen pada <i>D. melanogaster</i> . Pada deretan teratas ditunjukkan 3 mutan pada locus <i>lozenge</i> . Pada deretan tengah ditunjukkan posisi trans mutan-mutan pada lokus <i>lozenge</i> hasil persilangan. Pada deretan paling bawah diperlihatkan posisi <i>cis</i> dari mutan-mutan termaksud pada F ₂ setelah terjadi pindah silang dalam lokus <i>lozenge</i> (Rothwell, 1983)	47
2.16	Model rekombinasi atas dasar model rekombinasi Holliday, yang antara lain akan memunculkan produk konversi gen (Strickberger, 1985)	49
3.1	Bagan model teoritis yang memperlihatkan kelima penelitian tergabung sebagai suatu sistem	56
3.2.1	Bagan model teoritis untuk Penelitian 1	57

3.2.2 Bagan model teoritis untuk Penelitian 2	58
3.2.3 Bagan model teoritis untuk Penelitian 3	59
3.2.4 Bagan model teoritis untuk Penelitian 2	60
3.2.5 Bagan model teoritis untuk Penelitian 2	61

DAFTAR LAMPIRAN

Lampiran	halaman
1.a.1 Data Penelitian 1a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ bdp (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C).....	174
1.a.2 Data Penelitian 1a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk σ^7 bdp $\times \varphi$ N (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C)	174
1.a.3 Data Penelitian 1a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ ssro (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C).....	175
1.a.4 Data Penelitian 1a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk σ^7 ssro $\times \varphi$ N (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C)	175
1.a.5 Data Penelitian 1a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ ciey ² (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C).....	176
1.a.6 Data Penelitian 1a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV dari persilangan induk σ^7 ciey ² $\times \varphi$ N (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C)	176
1.b.1 Data Penelitian 1b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ bcl (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C).....	177
1.b.2 Data Penelitian 1b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk σ^7 bcl $\times \varphi$ N (SK = 21 ^o - 26,5 ^o C)	177

1.b.3	Data Penelitian 1b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \varphi$ ered (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	178
1.b.4	Data Penelitian 1b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} erdro \times \varphi N$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	178
1.c.1	Data Penelitian 1c hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \varphi$ bvg (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	179
1.c.2	Data Penelitian 1c hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} bvg \times \varphi N$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	179
1.c.3	Data Penelitian 1c hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \varphi$ sess (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	180
1.c.4	Data Penelitian 1c hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} sess \times \varphi N$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	180
2.a.1.1	Data Penelitian 2a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I dan IV individu φ dari persilangan-persilangan induk σ^{\uparrow} strain mutan dan φ strain Normal (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)	181
2.a.1.2	Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu φ dari persilangan-persilangan induk σ^{\uparrow} strain mutan dan φ strain Normal	182

2.a.2.1	Data Penelitian 2a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I dan IV individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan (SK = 21° - 26,5° C)	183
2.a.2.2	Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan	184
2.a.3	Data Penelitian 2a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV individu ♂ dan ♀ dari persilangan induk ♂ N x ♀ ciey ² (SK = 21° - 26,5° C)	185
2.a.4	Data Penelitian 2a hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV individu ♂ dan ♀ dari persilangan induk ♂ ciey ² x ♀ N (SK = 21° - 26,5° C)	186
2.b.1.1	Data Penelitian 2b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan (SK = 21° - 26,5° C)	187
2.b.1.2	Uji lanjutan efek kromosom pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan	188
2.b.1.3	Uji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan	189

2.b.2.1	Data Penelitian 2b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal (SK = 21° - 26,5°C)	190
2.b.2.2	Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal	191
2.b.2.3	Uji lanjutan efek kromosom pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal	191
2.b.3.1	Data Penelitian 2b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dan III individu ♂ dan ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan (SK = 21° - 26,5°C)	192
2.b.3.2	Uji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu ♂ dan ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan	193
2.b.3.3	Uji lanjutan efek interaksi suhu - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu ♂ dan ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan	194
2.b.3.4	Uji lanjutan efek interaksi kromosom - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu ♂ dan ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan	194

2.b.3.5 Uji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari persi- langan-persilangan induk σ^{\rightarrow} strain Normal dan ϕ strain mutan	195
2.b.4.1 Data Penelitian 2b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan re- latif pada kromosom II dan III indi- vidu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari persilangan-persi- langan induk σ^{\rightarrow} strain mutan dan ϕ strain Normal (SK = 21° - $26,5^{\circ}$ C)	196
2.b.4.2 Uji lanjutan efek interaksi suhu - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari persi- langan-persilangan induk σ^{\rightarrow} strain mutan dan ϕ strain Normal	197
2.b.4.3 Uji lanjutan efek interaksi kromo- sوم - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari per- silangan-persilangan induk σ^{\rightarrow} strain mutan dan ϕ strain Normal	197
2.b.4.4 Uji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom - jenis kelamin pada ana- lisis data Penelitian 2b pada kro- mosom II dan III individu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^{\rightarrow} strain mutan dan ϕ strain Normal	198
3.1.1 Data Penelitian 3 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III individu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari persilangan induk σ^{\rightarrow} N x eredro (SK = 21° - 27° C)	199
3.1.2 Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^{\rightarrow} dan ϕ dari persilangan induk σ^{\rightarrow} N x ϕ eredro	201

3.1.3	Uji lanjutan efek suhu - kromosom pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \phi$ eredro	202
3.1.4	Uji lanjutan efek kromosom - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \phi$ eredro	203
3.2.1	Data Penelitian 3 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro $\times \phi N$ (SK = 21° - 27° C)	204
3.2 2	Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro $\times \phi N$	205
3.3	Data Penelitian 3 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I individu ϕ dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \phi$ ywm (SK = 21° - 27° C)	206
3.4.1	Data Penelitian 3 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I individu ϕ dari persilangan induk σ^7 ywm $\times \phi N$ (SK = 21° - 27° C)	207
3.4.2	Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom I individu ϕ dari persilangan induk σ^7 ywm $\times \phi N$	208
4.1	Data Penelitian 4 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \phi$ eredro (SK = 21° - 27° C)	209

4.2.1	Data Penelitian 4 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro x ϕ N (SK = 21 $^{\circ}$ - 27 $^{\circ}$ C)	210
4.2.2	Uji lanjutan efek cafein pada analisis data Penelitian 4 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro x ϕ N	211
4.2.3	Uji lanjutan efek interaksi suhu - cefein - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 4 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro x ϕ N	212
4.3	Data Penelitian 4 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I individu ϕ dari persilangan induk σ^7 N x ϕ ywm (SK = 21 $^{\circ}$ - 27 $^{\circ}$ C)	216
4.4.1	Data Penelitian 4 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I individu ϕ dari persilangan induk σ^7 ywm x ϕ N (SK = 21 $^{\circ}$ - 27 $^{\circ}$ C)	217
4.4.2	Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 4 pada kromosom I individu ϕ dari persilangan induk σ^7 ywm x ϕ N	218

BAB I

BAB I
PENDAHULUAN



A. Latar Belakang Masalah

1. Ketidak-pastian informasi tentang kejadian pindah silang pada individu jantan *Drosophila*

Teori tentang kejadian pindah silang pertama kali diajukan oleh Morgan pada 1911 (Gardner, 1991; Strickberger, 1985). Dewasa ini berbagai informasi tentang kejadian pindah silang serta pendaayagunaannya sudah banyak diungkap, namun belum semua informasi terungkap secara tuntas.

Pada tahun 1912 Morgan menyatakan bahwa pada *D. melanogaster*, pindah silang hanya terjadi pada individu betina. Pada tahun 1971 Hiraizumi melaporkan adanya rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster*. Beberapa peneliti mempelajari lebih lanjut fenomena itu dan pada saat ini fenomena itu dipandang sebagai perkecualian. Ayala dan Kiger (1984) mengatakan bahwa pada semua makhluk hidup, jantan maupun betina, pindah silang terjadi selama meiosis dan melibatkan semua pasangan kromosom homolog. Namun pada *Drosophila*, pindah silang tidak terjadi pada individu jantan dan tipe-tipe genetis rekombinannya tidak dijumpai. Rothwell (1983) menyebutkan bahwa pada *Drosophila* lingkungan internal dapat mempengaruhi frekuensi pindah silang dan pindah silang itu tidak terjadi pada individu jantan. Goodenough (1978) menyatakan bahwa sekurang-kurangnya pada

kondisi laboratorium, pindah silang tidak terjadi pada individu jantan *Drosophila*. Strickberger (1985) juga menyatakan bahwa pada sebagian besar stok *Drosophila* individu jantannya tidak mengalami peristiwa pindah silang, sekalipun ditemukan beberapa perkecualian.

Dari sehimpunan informasi yang telah dikutip terungkap adanya kesimpang-siuran pendapat tentang kejadian pindah silang pada individu jantan *Drosophila*. Kesimpang-siuran itu berkisar dari informasi tentang tidak terjadinya peristiwa pindah silang pada individu jantan hingga ke informasi tentang terjadinya peristiwa pindah silang pada individu jantan sekalipun pada tingkat perkecualian. Kepastian tentang apakah pada *Drosophila* kejadian pindah silang pada individu jantan dalam kondisi laboratorium benar-benar merupakan perkecualian perlu dikaji lebih lanjut; demikian pula tentang apakah tidak terjadinya peristiwa pindah silang pada individu jantan *Drosophila* dalam kondisi laboratorium justru merupakan perkecualian.

2. Efek kombinasi faktor-faktor terhadap pindah silang

Dewasa ini telah dilaporkan berbagai faktor yang mempengaruhi kejadian pindah silang. Rothwell (1983) menyebutkan faktor-faktor itu antara lain adalah efek sentromer, lingkungan internal (hormon), umur, suhu, radiasi, beberapa kation seperti Ca^{++} dan Mg^{++} , dan perubahan

struktur kromosom seperti inversi dan sebagainya. Selain faktor-faktor itu, Strickberger (1985) menyebutkan pula faktor-faktor lain seperti efek sitoplasma dan efek genotip. Burns (1983) menyebutkan bahwa perlakuan dengan kafein yang dicampur pada medium ragi mengakibatkan terjadinya penurunan frekuensi pindah silang dan peningkatan frekuensi pemutusan kromosom pada ragi. Faktor-faktor yang telah disebutkan itu didasarkan atas pengkajian pada beberapa spesies yang telah dipelajari oleh berbagai peneliti. Akan tetapi atas dasar pustaka-pustaka yang digunakan, jelas terlihat bahwa efek kombinasi dari faktor-faktor itu belum diungkap; misalnya efek kombinasi antara suhu dan umur atau antara suhu dan senyawa kimia tertentu.

3. Pindah silang sebagai sumber variabilitas dalam populasi di samping pilihan bebas

Peran peristiwa pindah silang sebagai suatu sumber variabilitas sebenarnya sudah diketahui. Rothwell (1983) mengatakan bahwa pindah silang berperan sebagai sumber variabilitas melengkapi variabilitas yang timbul sebagai akibat proses pilihan bebas. Pada bagian lain dikatakan bahwa bersama dengan proses pilihan bebas, pindah silang mempunyai andil besar terhadap variabilitas yang timbul sebagai akibat reproduksi seksual; karena pindah silang selalu terjadi pada setiap meiosis, kombinasi-kombinasi

gen baru akan terus-menerus terbentuk sehingga dengan demikian pindah silang mempercepat produksi kombinasi-kombinasi baru materi genetik. Akan tetapi pada laporan Rothwell (1983) maupun pustaka pendukung lain, tidak dijumpai suatu gambaran yang lebih konkrit tentang bentuk sumbangan peristiwa pindah silang terhadap variabilitas di samping proses pilihan bebas.

Sumbangan konkrit proses pilihan bebas terhadap variabilitas dapat ditelaah dari Tabel 1.1. Pada masa kini diterima konsepsi bahwa alela-alela independen terletak pada pasangan kromosom yang berbeda. Bentuk sumbangan proses pindah silang terhadap variabilitas dalam populasi baik secara individual ataupun dalam kombinasinya dengan proses pilihan bebas perlu dilacak dan diungkap lebih lanjut.

Tabel 1.1

Hubungan antara pasangan alela-alela yang independen, jumlah peluang macam gamet, macam genotip, dan macam fenotip, jika ada dominansi

NUMBER OF HETEROZYGOUS PAIRS	NUMBER OF KINDS OF GAMETES	NUMBER OF F ₂ GENOTYPES	NUMBER OF F ₂ PHENOTYPES
1	2	3	2
2	4	9	4
3	8	27	8
4	16	81	16
10	1024	59,049	1024
n	2^n	3^n	2^n

Dari Gardner (1991)

Beberapa pustaka pendukung yang digunakan ternyata juga secara langsung tidak mengkaji peranan pindah silang terhadap kejadian mutasi gen; apalagi mengkajinya dalam kaitan dengan berbagai faktor yang diketahui berpengaruh terhadap peristiwa pindah silang. Kajian tidak langsung tersebut terutama berkenaan dengan pindah silang dalam gen (*intragenic crossing over*), uji komplementasi (*complementation test*), dan konversi gen (*gene conversion*). Satu contoh kajian tidak langsung tentang gambaran peran proses pindah silang terhadap mutasi gen, dikemukakan oleh Rothwell (1983) pada pembahasannya tentang pindah silang dalam gen yang terjadi pada lokus *lozenge D. melanogaster*. Oleh karena itu sudah jelas terlihat bahwa berkenaan dengan sumbangan proses pindah silang terhadap variabilitas dalam populasi, perlu juga ditelaah peranan proses pindah silang terhadap kejadian mutasi gen.

4. Kelemahan pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang

Strickberger (1985) mengatakan bahwa pada tahun 1911 di saat menemukan pautan pada *Drosophila* Morgan menduga bahwa barangkali ada semacam hubungan antara frekuensi rekombinasi gen-gen terpaut di satu pihak dan kedudukan liniernya di sepanjang kromosom. Sturtevant adalah orang yang pertama kali mewujudkan gagasan yang diduga Morgan terdahulu. Peta kedudukan gen pada kromosom (dalam hal ini

kromosom kelamin X pada *D. melanogaster*) pertama kali disusun oleh Sturtevant atas dasar frekuensi rekombinasi gen-gen yang terpaut, sebagai akibat peristiwa pindah silang. Melalui karyanya Sturtevant juga membuktikan dengan jelas bahwa kedudukan gen-gen pada kromosom bersifat linier.

Dewasa ini beberapa pemetaan kromosom yang cukup rinci pada makhluk hidup eukariotik sudah dilakukan atas dasar frekuensi rekombinasi gen-gen yang terpaut, sebagai akibat peristiwa pindah silang. Pemetaan gen semacam ini dikenal sebagai pemetaan genetis. Rekombinasi gen yang mendasari pemetaan genetis itu berlangsung pada meiosis. Pemetaan genetis semacam itu dapat juga dilakukan pada mitosis.

Pada *D. melanogaster* peta kromosom yang cukup rinci (untuk kromosom I sampai dengan IV) telah disusun atas dasar frekuensi rekombinasi gen-gen yang terpaut selama meiosis, akibat peristiwa pindah silang. Pada peta kromosom yang disusun atas dasar frekuensi rekombinasi selama meiosis semacam itu, terlihat bahwa posisi gen sepanjang kromosom ditandai dengan "titik-titik" dalam unit-unit angka. Sebagai contoh misalnya pada kromosom X *D. melanogaster* posisi gen y^+ ditandai pada posisi 0,0; gen w^+ pada posisi 1,5, gen v^+ pada posisi 33,0 dan gen m^+ pada posisi 36,1. Dalam hubungan ini layak dipertanyakan apakah memang tepat cara penandaan posisi gen pada kromosom hanya

didasarkan atas satu titik dalam unit angka, dan bukan didasarkan atas rentang jarak, dalam batas dari suatu unit angka hingga ke unit angka lainnya. Pemikiran ini diajukan atas dasar fakta yang sudah terungkap bahwa pindah silang dipengaruhi oleh umur, suhu, dan sebagainya, sebagaimana yang telah diutarakan.

Berkenaan dengan beberapa informasi yang telah dikemukakan, suatu rangkaian penelitian dilakukan dengan judul "KAJIAN TENTANG PERISTIWA PINDAH SILANG, SERTA PELUANGNYA TERHADAP VARIABILITAS POPULASI *Drosophila melanogaster*: Pendekatan Eksperimental.

B. Masalah

Penelitian-penelitian itu dirancang untuk menjawab lima pokok permasalahan seperti berikut.

- a. Bagaimana gambaran kejadian pindah silang pada individu jantan dalam perbandingannya dengan yang terjadi pada individu betina?
- b. Bagaimana gambaran efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom-kromosom dalam jarak penanda dekat maupun jauh?
- c. Bagaimana gambaran efek suhu, umur dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang maupun terhadap kejadian mutasi gen akibat peristiwa pindah silang?
- d. Bagaimana gambaran efek suhu, cafein dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang maupun terhadap keja-

dian mutasi gen akibat peristiwa pindah silang?

- e. Bagaimana gambaran efek suhu dan umur terhadap pindah silang di dalam gen?

C. Penelitian-Penelitian Pindah Silang pada *D. melanogaster* yang akan Dilakukan

Dalam rangka menjawab masalah-masalah tersebut dilakukan penelitian-penelitian berikut.

- a. Penelitian 1: "Studi tentang Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Kajian terhadap kejadian pada individu betina dalam perbandingannya dengan kejadian pada individu jantan"
- b. Penelitian 2: "Pengaruh Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi pada gen-gen yang berjarak (dalam unit peta) dekat maupun yang berjarak jauh"
- c. Penelitian 3: "Pengaruh Suhu, Umur, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang"
- d. Penelitian 4: "Pengaruh Suhu, Cafein dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah

silang"

- e. Penelitian 5: "Pengaruh Suhu dan Umur terhadap Pindah Silang dalam Gen pada Lokus w Kromosom X *Drosophila melanogaster*: Studi tentang kemungkinan munculnya gen mutan baru serta frekuensi pindah silang"

D. Tujuan

Berkenaan dengan peristiwa pindah silang pada *D. melanogaster*, rangkaian penelitian ini dilaksanakan untuk mengungkap:

- a. kejadian pindah silang pada individu jantan dalam perbandingan dengan yang terjadi pada individu betina;
- b. efek suhu terhadap frekuensi kejadian dalam jarak penda dekat maupun jauh;
- c. efek suhu, umur dan jenis kelamin terhadap frekuensi kejadian pindah silang maupun terhadap kejadian pindah silang mutasi gen yang diakibatkannya;
- d. efek suhu, cafein dan jenis kelamin terhadap frekuensi kejadian pindah silang maupun terhadap kejadian mutasi gen yang diakibatkannya;
- e. efek suhu dan umur terhadap frekuensi kejadian pindah silang di dalam gen.

E. Manfaat

Berkenaan dengan peristiwa pindah silang pada *D. melanogaster* hasil dari rangkaian penelitian ini bermanfaat

untuk:

- a. mengkaji apakah pindah silang pada individu jantan dalam kondisi laboratorium juga merupakan perkecualian;
- b. menambah informasi tentang efek kombinasi beberapa faktor sekaligus seperti suhu, umur dan kelamin ataupun suhu, cafein dan kelamin terhadap frekuensi pindah silang selama reproduksi seksual;
- c. menunjukkan hubungan antara pindah silang dan mutasi gen selama reproduksi seksual;
- d. menunjukkan suatu peran yang lebih jelas dari pindah silang terhadap variabilitas populasi dibandingkan dengan peran dari proses pilihan bebas;
- e. meninjau kembali rumus variabilitas populasi akibat reproduksi seksual;
- f. mengkaji cara pemetaan kromosom atas dasar frekuensi pindah silang.

BAB II

BAB II

TINJAUAN PUSTAKA

A. Kromosom Kromatid, Kromatin, dan Molekul DNA pada Makhluk Hidup Eukariot.

Sebagaimana diketahui, molekul DNA merupakan materi genetik pada hampir seluruh makhluk hidup. Pada molekul DNA inilah terdapat gen-gen yang tersusun dalam urutan linear; gen-gen inilah yang bertanggungjawab terhadap ekspresi sifat-sifat makhluk hidup. Hubungan antara molekul DNA, kromosom, kromatid, dan kromatin akan dikemukakan lebih lanjut.

Pada makhluk hidup eukariot, kromosom adalah struktur serupa benang/batang di dalam inti sel, yang merupakan paduan antara suatu molekul DNA dan protein histon ataupun protein lainnya; biasanya bentukan kromosom itu dapat diamati selama pembelahan sel (Ayala, dkk., 1984; Gardner, dkk., 1991).

Protein pada kromosom eukariot dibedakan menjadi protein histon (H₁, H_{2a}, H_{2b}, H₃, dan H₄) serta kelompok protein non histon. Protein histon ditemukan pada hampir seluruh tipe sel; terdapat sedikit perkecualian, terutama pada beberapa sperma, yaitu histon diganti dengan protein protamin. Rasio komposisi kelima protein histon pada kromosom mendekati 1H₁: 2H_{2a}: 2H_{2b}: 2H₃: 2H₄ (Gardner, dkk., 1991). Kelima protein histon tersebut berpadu dengan molekul DNA membentuk subunit struktur dasar dari kromatin

yang disebut nukleosom (diametre sekitar 110Å dan tinggi sekitar 60Å). Kromatid adalah tiap kromosom anak (2 buah yang identik) hasil duplikasi sesuatu kromosom; sedangkan kromatin adalah materi yang tersusun dari RNA, protein-protein histon dan non histon, serta beberapa DNA yang terdapat di dalam inti sel. Di lain pihak molekul DNA adalah suatu molekul polimer dari nukleotida (berupa deoksiribonukleotida); biasanya berupa unting ganda dalam bentukan helix (pada makhluk hidup eukariot selalu berupa unting ganda). Pada *Drosophila melanogaster*, molekul DNA terbesar diduga mempunyai massa $4,1 \times 10^{10}$ Dalton. Pada satu kromosom terdapat satu molekul DNA yang memanjang dari ujung ke ujung (Gardner, dkk., 1991).

B. Kromosom Selama Siklus Sel Makhluk Hidup Eukariot

Pada makhluk hidup eukariot, selama siklus sel tampilan atau wujud kromosom tampak berubah-ubah di bawah pengamatan mikroskopis. Selama interfase kromosom tidak terlihat pada pengamatan dengan mikroskop cahaya (Gardner, dkk., 1991). Sebaliknya selama profase, metafase dan anafase, kromosom tampak jelas sebagai akibat proses kondensasi lanjutan.

Sekurang-kurangnya ada tiga tahap kondensasi yang berlangsung hingga terbentuknya struktur kromosom metafase yang bermula dari waktu interfase (Gardner, dkk., 1991). Tahap pertama berupa pengepakan DNA, membentuk nukleosom-



nukleosom yang menghasilkan benang kromatin interfase berdiameter 100 \AA . Pada tahap ini dilibatkan oktamer molekul-molekul protein histon (tiap oktamer terdiri dari $2H_2a$, $2H_2b$, $2H_3$ dan $2H_4$). Tahap kedua adalah tahap pelipatan lanjutan atas benang kromatin berdiameter 100 \AA menghasilkan benang kromatin berdiameter 300 \AA yang merupakan ciri khas kromosom mitosis maupun meiosis; pada tahap ini dilibatkan protein histon H_1 . Tahap ketiga berupa pembentukan suatu rangka kromosom dari protein-protein nonhiston. Rangka kromosom itu selanjutnya berguna untuk pengepakan benang-benang kromatin berdiameter 300 \AA menjadi struktur kromosom metafase.

Akibat dari kondensasi kromosom pada tahap ketiga ini, ada sumber yang menyebutkan bahwa diameter kromosom dapat mencapai sekitar 6000 \AA (Ayala, dkk., 1984). Selama anafase kromosom mulai memanjang kembali melalui proses relaksasi; dan selanjutnya selama telofase, tampilan kromosom kembali menjadi lebih terentang seperti selama interfase (Gardner, dkk., 1991).

C. Sejarah Penemuan Pindah Silang

Morgan pertama kali mengajukan permasalahan kejadian pindah silang untuk menjelaskan terjadinya kombinasi faktor-faktor yang disimpulkan sebagai saling terpaut berdasarkan data genetis (Gardner, 1991). Dalam hubungan itu hipotesis yang diajukannya adalah bahwa adanya pautan me-

rupakan akibat dari kenyataan bahwa faktor-faktor tersebut memang berada pada kromosom yang sama; lebih lanjut dinyatakan bahwa kejadian pindah silang dapat diamati secara sitologis. Pada tahun 1909, Jansens yang dikutip oleh Rothwell (1983) menyatakan bahwa kromosom-kromosom yang berpasangan di saat profase meiosis sering memperlihatkan konfigurasi menyilang. Konfigurasi menyilang itu ditemukan pada Amphibia (Gardner, 1991). Tiap silangan itu diinterpretasikan sebagai suatu kiasma (Rothwell, 1983). Dalam perkembangan lebih lanjut ternyata bahwa kiasma merupakan dasar fisis kejadian pindah silang. Namun demikian teori kiasma Jansens tidak dapat dibuktikan, dan selama bertahun-tahun muncul berbagai kontroversi mengenai hal ini.

Analisis sitogenetis membuktikan adanya hubungan antara jumlah pindah silang yang dideteksi secara genetis melalui observasi jumlah rekombinasi dengan jumlah kiasma yang tampak melalui pengamatan mikroskopis (Rothwell, 1983).

Berkenaan dengan kerja Stern, Creighton dan McClintock, Gardner (1991) menyatakan bahwa hasil karya mereka memperkuat teori Morgan yang menyatakan bahwa kegiatan pindah silang melibatkan peristiwa pertukaran bagian kromosom-kromosom homolog; bahkan dinyatakan bahwa mereka juga memperlihatkan bukti kuat yang menunjukkan bahwa faktor-faktor memang terletak pada kromosom.

Pada masa kini kiasma maupun kejadian pindah silang sudah umum dikenal; bahkan Ayala dan Kiger (1984) menyatakan bahwa pindah silang umumnya terjadi selama meiosis pada semua makhluk hidup betina maupun jantan, dan antara semua pasangan kromosom homolog.

D. Pindah Silang Somatis

Peristiwa pindah silang telah dilaporkan pula pada sel-sel somatis. Pada tahun 1936 Stern seperti yang dikutip Strickberger (1985) mendemonstrasikan bahwa di samping pindah silang yang terjadi selama meiosis pertukaran genetik dapat terjadi pula antara kromatida-kromatida homolog selama pembelahan mitosis sel soma pada umumnya. Rothwell (1983) menyatakan bahwa radiasi dapat merangsang terjadinya pindah silang pada sel-sel somatis, bahkan dinyatakan bahwa peristiwa itu juga terjadi pada *Drosophila* dan jamur. Strickberger (1985) juga menyatakan bahwa demonstrasi Stern sebagaimana yang telah disebutkan, menggunakan hewan coba *Drosophila*; dan penanda mutan yang digunakan berkaitan dengan warna tubuh kuning (*yellow*), keadaan *bristle* yang bengkok dan tumpul (*singed*), serta gen mutan *minute*.

Berkenaan dengan pindah silang somatis tersebut tampaknya ada mekanisme yang menghalangi kejadiannya. Rothwell (1983) menyatakan bahwa mekanisme-mekanisme yang telah berevolusi harus memungkinkan pindah silang terjadi

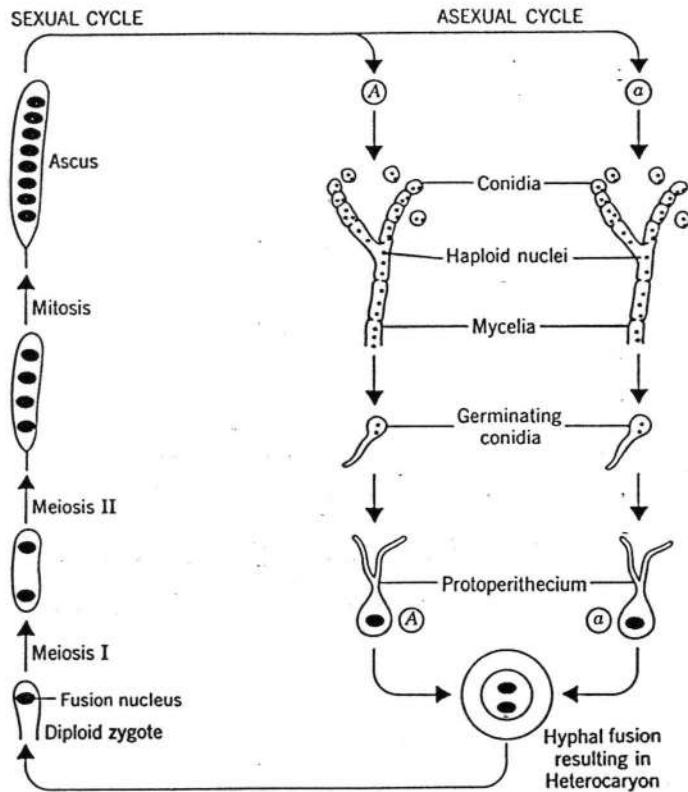
pada garis nutfah karena dibutuhkan untuk pengadaan kombinasi-kombinasi baru dari alela-alela terpaut tetapi sebaliknya mencegah kejadiannya pada sel-sel tubuh di mana efek yang ditimbulkannya dapat bersifat menyakitkan sebagai akibat terbentuknya keadaan mosaik.

E. Waktu Terjadinya Pindah Silang pada Makhluk Hidup Eukariotik

Peristiwa pindah silang sudah jelas diketahui terjadi selama sinapsis kromosom-kromosom homolog pada zigoten dan pakyten profase I meiosis (Gardner, 1991). Dalam hal ini tentu saja yang dimaksud adalah pindah silang pada makhluk hidup yang pembelahan reduksinya berlangsung selama meiosis I. Gardner (1991) menyatakan pula bahwa karena replikasi kromosom berlangsung selama interfase, maka peristiwa pindah silang itu terjadi pada tahap tetrad pascareplikasi pada saat tiap kromosom telah mengganda, sehingga telah terbentuk empat kromatida untuk tiap pasang kromosom homolog.

Bukti bahwa peristiwa pindah silang lebih sering terjadi setelah duplikasi kromosom daripada mendahului duplikasi paling mudah diperoleh dengan mempelajari pindah silang pada jamur Ascomycetes, khususnya *Neurospora crassa* (Gardner, 1991).

Bagan daur hidup *N. crassa* ditunjukkan pada gambar 2.1



Gambar 2.1

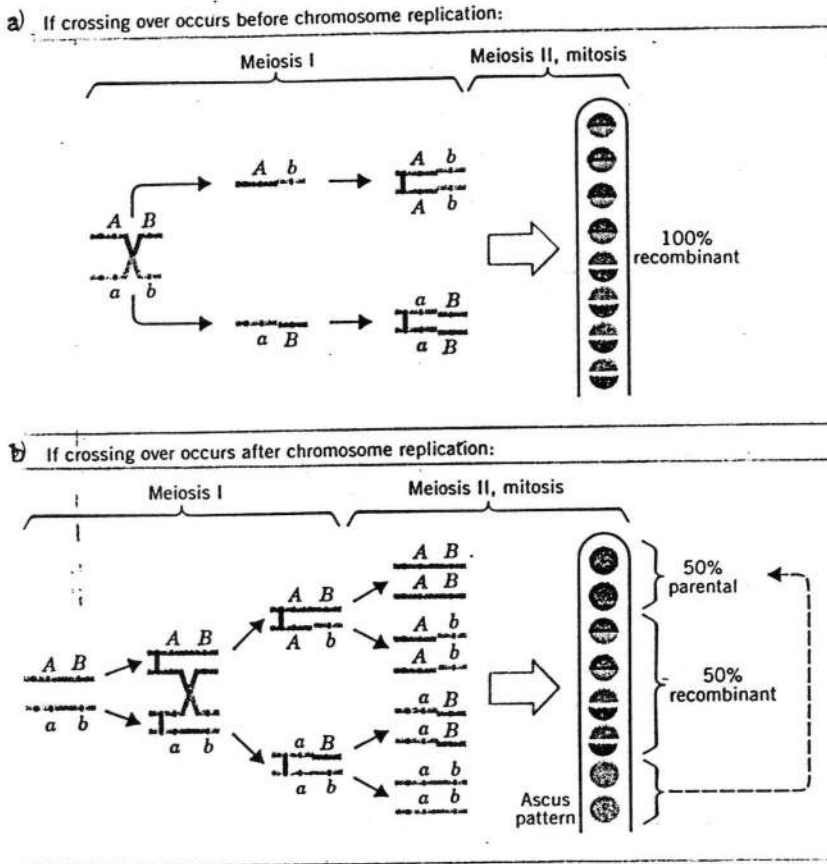
Bagan daur hidup pada *N. crassa* yang memperlihatkan daur reproduksi secara tak kawin maupun reproduksi secara kawin (Gardner, 1991)

Askospora-askospora dalam tiap askus dapat dipilah-pilah dan dikaji. Dalam hubungan ini tiap askospora dapat diisolasi, ditumbuhkan, dan dipelajari ciri-cirinya. Oleh karena itu dapat dibayangkan bahwa dari satu askus akan diperoleh empat data (dari empat askospora yang sudah ditumbuhkan). Gardner (1991) menyebut data semacam ini sebagai data tetrad (*tetrad data*). Analisis atas data tetrad (dua gen penanda pada kromosom yang sama) menunjukkan bahwa

peristiwa pindah silang lebih sering terjadi sesudah replikasi/duplikasi (pada tahap tetrad) daripada mendahului replikasi (pada tahap dua benang, antara kromosom-kromosom dalam tiap pasangan homolog).

Apabila peristiwa pindah silang terjadi sebelum replikasi (duplikasi), semua askospora hasil meiosis di mana suatu peristiwa pindah silang telah terjadi antara dua faktor penanda, pasti memperlihatkan ciri tipe rekombinan. Akan tetapi jika peristiwa pindah silang terjadi setelah replikasi (pada tahap tetrad), maka hanya dua dari empat hasil meiosis yang memperlihatkan tipe rekombinan (Perhatikan gambar 2.2).

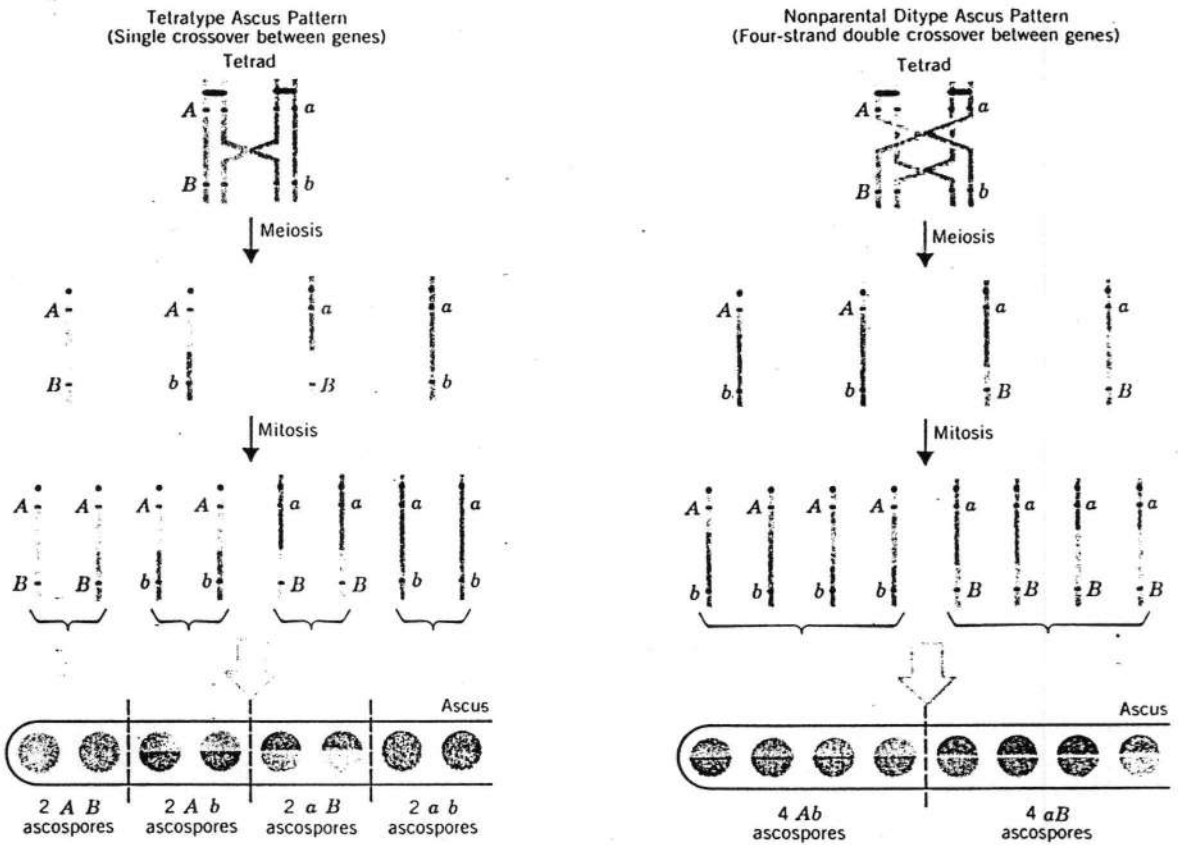
Data tetrad menunjukkan dengan jelas bahwa alternatif kedua (gambar 2.2) benar. Tetrad-tetrad yang seluruhnya merupakan askospora-askospora rekombinan jarang dijumpai; dan jika dijumpai itulah bukti bahwa tetrad-tetrad itu terbentuk selama meiosis di mana sudah berlangsung dua peristiwa pindah silang. Gambar 2.3 memperlihatkan hal ini.



Gambar 2.2

Alternatif-alternatif kejadian pindah silang sebelum replikasi maupun sesudah replikasi pada *N. crassa* (dalam satu askus), serta hasil-hasilnya (Gardner, 1991)

Berbagai informasi lain tentang peristiwa pindah silang pada *N. crassa* dapat ditemukan pada berbagai pustaka, misalnya yang berkenaan dengan alternatif susunan ke delapan askospora pada suatu askus jika terjadi satu kejadian pindah silang, susunan ke delapan askospora pada suatu askus jika tidak terjadi pindah silang, maupun jika terjadi pindah silang ganda, dan sebagainya.



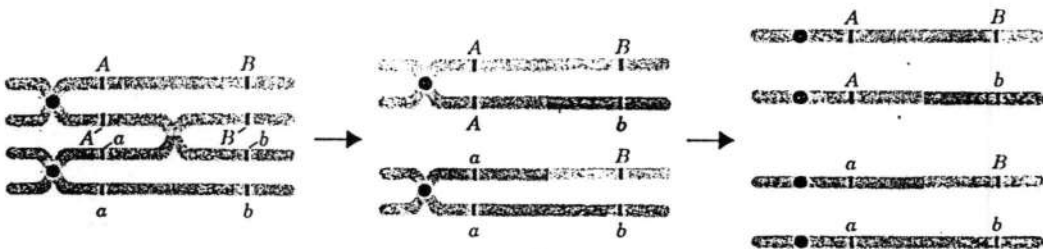
Gambar 2.3

Satu contoh bagan peristiwa pindah silang pada *N. crassa* yang memperlihatkan satu tetrad yang seluruh askosporanya merupakan tipe rekombinan. Dalam hal ini telah terjadi dua pindah silang pada tahap tetrad; ke dua pindah silang itu melibatkan ke empat kromatida (Gardner, 1991)

F. Mekanisme Kejadian Pindah Silang

Peristiwa pindah silang terjadi antara keempat kromatida, tetapi yang terjadi antara dua kromosom saudara (dari satu kromosom) jarang terdeteksi. Berknaan dengan

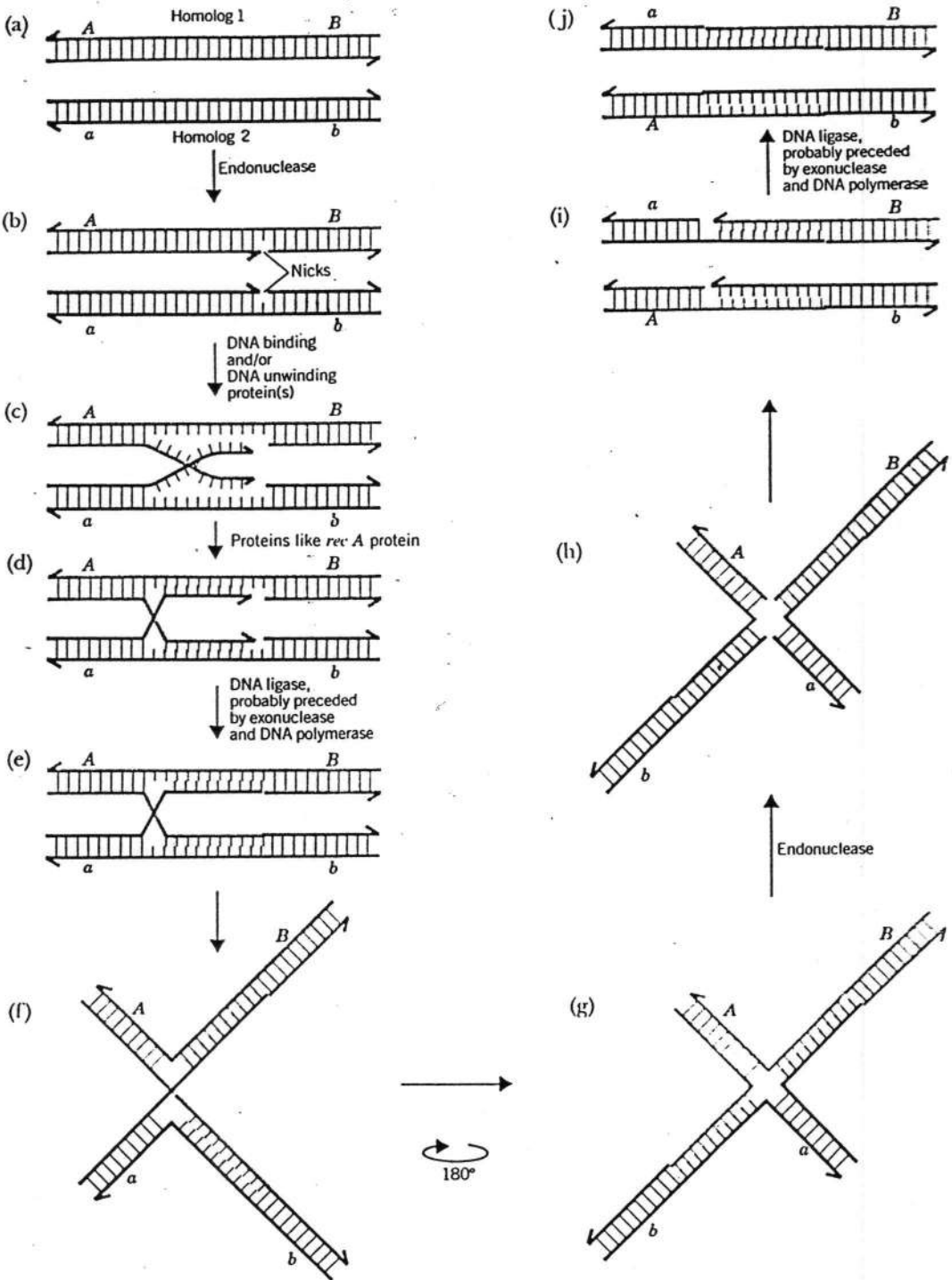
hal ini Gardner (1991) menyatakan bahwa pindah silang yang melibatkan kromatida-kromatida sesaudara (kedua kromatida dari satu kromosom) juga terjadi, tetapi secara genetis jarang dapat dideteksi, karena biasanya kromatida-kromatida sesaudara identik. Jelaslah peristiwa pindah silang yang secara genetis mudah dideteksi adalah yang berlangsung antara dua kromatida bukan sesaudara (*nonsister chromatids*). Bagan umum satu alternatif peristiwa pindah silang antara kromatida-kromatida bukan sesaudara dari suatu pasang kromosom homolog, ditunjukkan pada gambar 2.4.



Gambar 2.4

Bagan umum satu alternatif peristiwa pindah silang antara dua kromatida bukan sesaudara dari suatu pasang kromosom homolog (Gardner, 1991)

Penjelasan molekuler mekanisme pindah silang antara lain pernah dikemukakan oleh Holliday pada tahun 1964 (Gardner, 1991). Satu model mekanisme pindah silang yang didasarkan atas model Holliday ditunjukkan pada gambar 2.5.



Gambar 2.5

Urut-urutan kejadian pindah silang yang didasarkan atas model pindah silang Holliday (Gardner, 1991)

G. Kromosom pada Saat Pindah Silang

Sudah diketahui bahwa pindah silang berlangsung pada tahap tetrad setelah replikasi, misalnya pada saat profase I. Demikian pula telah diketahui bahwa mendahului pindah silang, kromatida-kromatida saling menyilang memperlihatkan bentukan yang disebut *chiasma*. Jelaslah bahwa sewaktu terjadinya pindah silang, ukuran diameter kromosom berkisar antara 100\AA - 300\AA ; dan kromatida-kromatida yang mengalami pindah silang terlihat saling menyilang. Gambaran kromatida-kromatida saling menyilang yang mendahului pindah silang itu baru terlihat jika dilakukan pengamatan sitologis.

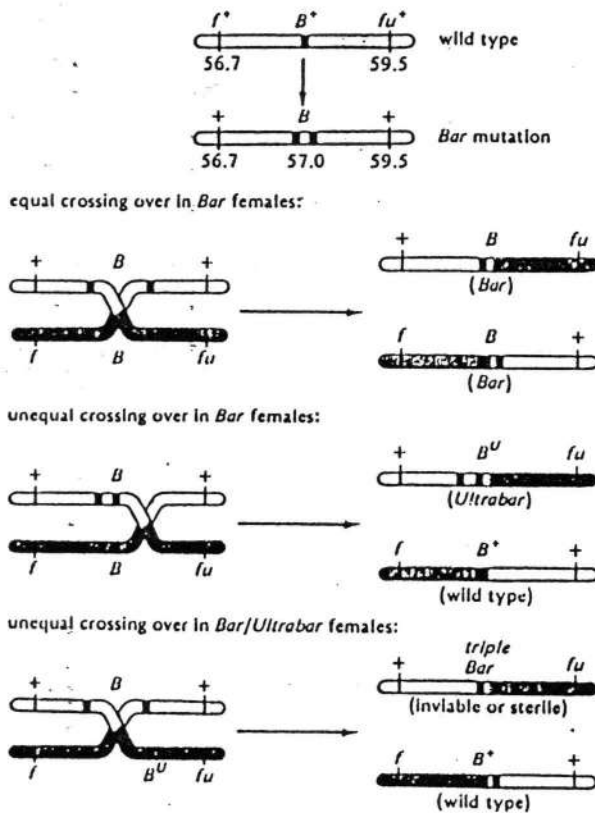
H. Deteksi Dampak Pindah Silang

Pindah silang dapat dideteksi melalui pengamatan sitologis sebagaimana yang pertama kali dilakukan oleh C. Stern pada tahun 1931 (Gardner, dkk., 1991). Selain itu pindah silang juga dapat dideteksi atas dasar ekspresi fenotip rekombinan hasil rekombinasi akibat pindah silang. Dalam hal ini digunakan gen-gen penanda (marker) yang sudah diketahui identitas ekspresi maupun posisi lokusnya. Melalui persilangan yang dirancang, munculnya turunan pada generasi selanjutnya (misalnya pada generasi ke 2), dapat diketahui (dideteksi) apakah telah terjadi pindah silang atau tidak atas dasar ekspresi fenotip gen penanda (dalam hal ini ekspresi fenotip rekombinan).



I. Pindah Silang tidak Setangkup (Unequal Crossing Over)

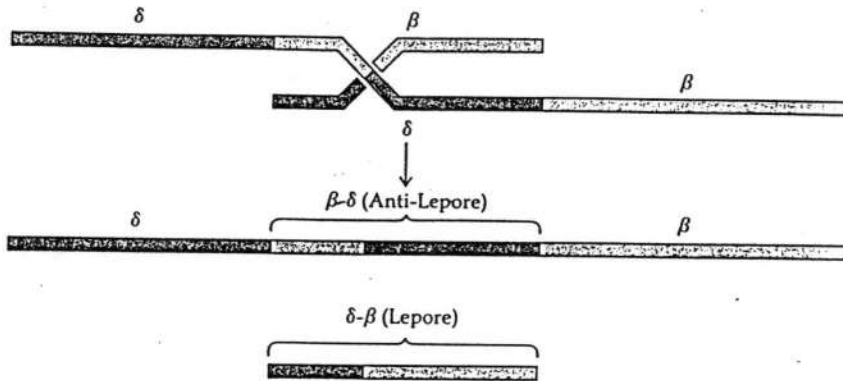
Peristiwa pindah silang dilaporkan terjadi antara kromosom-kromosom homolog pada kondisi tidak setangkup. Dalam hubungan ini pertukaran genetik melibatkan alela-alela yang tidak berpasangan. Dewasa ini telah diketahui bahwa kejadian pindah silang tidak setangkup berhubungan dengan aberasi kromosom seperti duplikasi dan delesi. Gambar 2.6 memperlihatkan bagan peristiwa pindah silang tidak setangkup; diperlihatkan pula perbandingannya dengan peristiwa pindah silang setangkup (*equal crossing over*).



Gambar 2.6

Bagan kejadian pindah silang tidak setangkup pada pasangan kromosom kelamin X *D. melanogaster*, yang bersangkutan-paut dengan mutan baru akibat duplikasi; ditunjukkan pula bagan pindah silang setangkup yang terkait (Strickberger, 1985)

Gambar 2.7 juga disajikan untuk memperlihatkan bagan kejadian pindah silang tidak setangkup yang lain (pada manusia).



Gambar 2.7

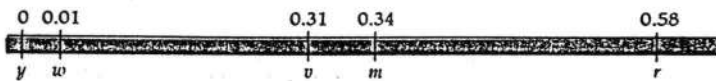
Bagan kejadian pindah silang tidak setangkup yang berlangsung pada kromosom ke 11 manusia, yang bersangkutan dengan munculnya "hemoglobin lepore" dan "hemoglobin anti-lepore", sebagai akibat dari delesi dan duplikasi. (Ayala dan Kiger, 1984)

J. Pemanfaatan Frekuensi Pindah Silang untuk Pemetaan Kromosom secara Genetis

Ayala dan Kiger (1984) menyatakan bahwa Sturtevant berhasil memanfaatkan data frekuensi rekombinan akibat peristiwa pindah silang untuk kepentingan pembuatan peta kromosom. Sturtevant juga berhasil membuktikan bahwa faktor-faktor tersusun secara linier sepanjang kromosom. Pertukaran bagian-bagian antara kromosom-kromosom homolog, menyebabkan perubahan posisi faktor tertentu dari satu kromosom ke pasangan homolognya. Keadaan semacam ini ber-

akibat munculnya turunan tipe yang bukan tipe parental di samping tipe parental. Tipe turunan yang bukan tipe parental semacam ini disebut tipe rekombinan. Data turunan tipe rekombinan ini dapat direkam. Data frekuensi tipe rekombinan inilah yang digunakan untuk pembuatan peta kromosom.

Peta kromosom yang dibuat pertama kali oleh Sturtevant adalah peta kromosom kelamin X *Drosophila melanogaster*. Contoh peta kromosom X *D. melanogaster* yang berhasil dibuat itu ditunjukkan pada gambar 2.8. Peta itu memperlihatkan posisi relatif dari faktor-faktor y (*yellow*), w (*white*), v (*vermilion*), m (*miniature*), dan r (*rudimentary*).



Gambar 2.8

Peta kromosom X *D. melanogaster* yang pertama dibuat oleh Sturtevant berdasarkan frekuensi rekombinasi akibat peristiwa pindah silang. Posisi relatif faktor y bersifat arbitrer (Ayala dan Kiger, 1984)

Perhitungan frekuensi rekombinasi faktor-faktor akibat peristiwa pindah silang dapat dilihat berdasarkan data persilangan pada gambar 2.9 yang melibatkan faktor-faktor yang terletak pada kromosom II *D. melanogaster*.

Gambar 2.9 memperlihatkan frekuensi tipe-tipe rekombinan sebesar $30/480$ (0,0625) atau 6,25%. Frekuensi tipe-tipe rekombinan sebesar 6,25% adalah sangat jauh dari fre-

kuensi sebesar 50%; suatu batas besar frekuensi tipe-tipe rekombinan yang menjamin berlangsungnya proses pilihan bebas andaikata faktor-faktor itu terletak pada kromosom yang tidak terpaut.

Parental cross: $\frac{b}{b} \frac{pr}{pr} \text{♀} \times \frac{+}{+} \frac{+}{+} \text{♂}$

Test cross: $\frac{+}{b} \frac{+}{pr} \text{♀} \times \frac{b}{b} \frac{pr}{pr} \text{♂}$

	Phenotype	Observed Number	Expected from independent assortment
Progeny:	$\frac{b}{b} \frac{pr}{pr}$ Black body	210	120
	$\frac{b}{b} \frac{pr}{pr}$ Purple eye		
	$\frac{+}{b} \frac{+}{pr}$ Wild type	240	120
Recombinant types	$\frac{b}{b} \frac{+}{pr}$ Black body	14	120
	$\frac{+}{b} \frac{pr}{pr}$ Purple eye	16	120
Total:		480	480

Gambar 2.9

Data silang uji (*testcross*) pada *Drosophila melanogaster* dari induk $\text{♂ } b^+pr^+ \times \text{♀ } ++$; simbol ++ di sini sama saja dengan b^+pr^+ (Ayala dan Kiger, 1984)

Dalam hubungannya dengan data persilangan pada gambar 2.9 itu, adanya tipe-tipe rekombinan (sebesar 6,25%) itu merupakan akibat dari peristiwa pindah silang selama meiosis.

Apabila pada gambar 2.9 ditunjukkan perhitungan frekuensi rekombinasi faktor-faktor akibat peristiwa pindah silang pada autosom, maka pada gambar 2.10 diperlihatkan data silang uji *D. melanogaster* yang dipergunakan untuk perhitungan frekuensi rekombinasi faktor-faktor yang terpaut kelamin X. Cara perhitungan frekuensi rekombinasi faktor-faktor yang terpaut kelamin pun sama saja dengan cara sebelumnya (untuk yang terpaut autosom).

Parental cross (P) $\frac{y^+w}{y^+w} \text{♀} \times \frac{y w^+}{Y} \text{♂}$ F ₁ $\frac{y^+w}{y w^+} \text{♀} \times \frac{y^+w}{Y} \text{♂}$		<u>Observed number</u>
F ₂ $\left. \begin{array}{l} \frac{y^+w}{Y} \\ \frac{y w^+}{Y} \end{array} \right\} \text{♂ parental types}$	190 196	
$\left. \begin{array}{l} \frac{y^+w^+}{Y} \\ \frac{y w}{Y} \end{array} \right\} \text{♂ recombinant types}$	3 1	
$\left. \begin{array}{l} \frac{y^+w}{-w} \\ \frac{y^+w}{-w^+} \end{array} \right\} \text{♀ parental and recombinant types}$	403	
(Genotypes at the yellow locus cannot be distinguished because all females received the dominant y^+ allele from their fathers.)		

Gambar 2.10

Data silang uji pada *D. melanogaster*
 dari induk ♀ $y w$ x ♂ $y^+ w^+$
 (Ayala dan Kiger, 1984)

Atas dasar data pada gambar 2.10 itu terlihat bahwa frekuensi tipe-tipe rekombinan adalah sebesar 0,010 atau 1%. Angka tersebut diperoleh dari $4/390$, dan sama sekali tidak melibatkan frekuensi gabungan parental dan tipe-tipe rekombinan. Keadaan ini disebabkan karena genotip untuk faktor y tak dapat diketahui, sebagai akibat dari kenyataan bahwa pada silang uji ini semua individu betina memperoleh faktor y^+ dari induk jantan.

Informasi yang terungkap dari data frekuensi rekombinasi adalah jarak relatif antara dua faktor pada suatu kromosom. Jarak relatif antara dua faktor itulah yang selanjutnya digunakan untuk memperlihatkan posisi relatif faktor-faktor pada kromosom itu, dalam arti bahwa posisi salah satu faktor, secara arbitrer dipandang sebagai posisi awal atau 0,0. Dengan demikian berarti bahwa sarana persilangan yang digunakan adalah minimal yang secara khusus memperhatikan dua tanda beda pada suatu kromosom. Jelaslah sarana persilangan minimal itu adalah dihibridisasi di mana kedua faktor terletak pada kromosom yang sama. Sarana persilangan lain berupa trihibridisasi dan seterusnya dapat pula digunakan, asalkan faktor-faktor yang diperhatikan itu terletak pada kromosom yang sama. Gambaran bahwa faktor-faktor tersusun linier, semakin jelas terbukti andaikata sarana persilangan minimal yang digunakan adalah trihibridisasi seperti termaksud.

Satuan jarak yang digunakan untuk memperlihatkan posisi faktor satu dengan yang lainnya pada suatu kromosom disebut sebagai unit peta (*map unit*). Satu unit peta setara dengan 1% frekuensi rekombinasi. Dalam hubungan ini 1% frekuensi rekombinasi diartikan sebagai satu unit peta. Makna unit peta ini sama sekali tidak sama dan bahkan tidak ada hubungannya dengan satuan panjang seperti mikron, Å, cm, dan sebagainya. Satuan unit peta biasanya ditulis dalam simbol *mu* (*map unit*) ataupun cM (centi Morgan) untuk mengenang jasa Morgan.

K. Pemetaan Kromosom yang Memanfaatkan Sarana Persilangan Trihibridisasi

Satu contoh persilangan trihibridisasi pada *D. melanogaster* di mana ketiga faktor terpaut pada satu kromosom pada kromosom kelamin X akan dikemukakan dalam upaya menunjukkan cara-cara pemetaan kromosom yang lebih teknis. Persilangan trihibridisasi itu berlangsung antara strain ♂ +++ x strain ♀ ^aywm . Simbol persilangan induk adalah:

$$\begin{array}{c} +++ \\ +++ \end{array} \times \frac{y \ w \ m}{\text{—}}$$

Data silang uji dari persilangan trihibridisasi termaksud lengkap dengan hasil perhitungan frekuensi tipe-tipe rekombinan ditunjukkan pada gambar 2.11.

Test cross: $\frac{+++}{ywm} \text{♀} \times \frac{ywm}{Y} \text{♂}$

Progeny: Class	Genotype of maternal X chromosome present in sons or daughters	Observed Numbers
Parental	$\frac{+++}{ywm}$	6972
<i>m</i> Recombined with <i>y</i> and <i>w</i>	$\frac{++m}{yw+}$	3454
<i>y</i> Recombined with <i>w</i> and <i>m</i>	$\frac{y++}{+wm}$	60
<i>w</i> Recombined with <i>y</i> and <i>m</i>	$\frac{y+m}{+w+}$	9
		<hr/> 10,495

Recombination frequency between:

$$w \text{ and } m \quad \frac{3454 + 9}{10,495} = 0.330$$

$$y \text{ and } w \quad \frac{60 + 9}{10,495} = 0.007$$

$$y \text{ and } m \quad \frac{3454 + 60}{10,495} = 0.335$$

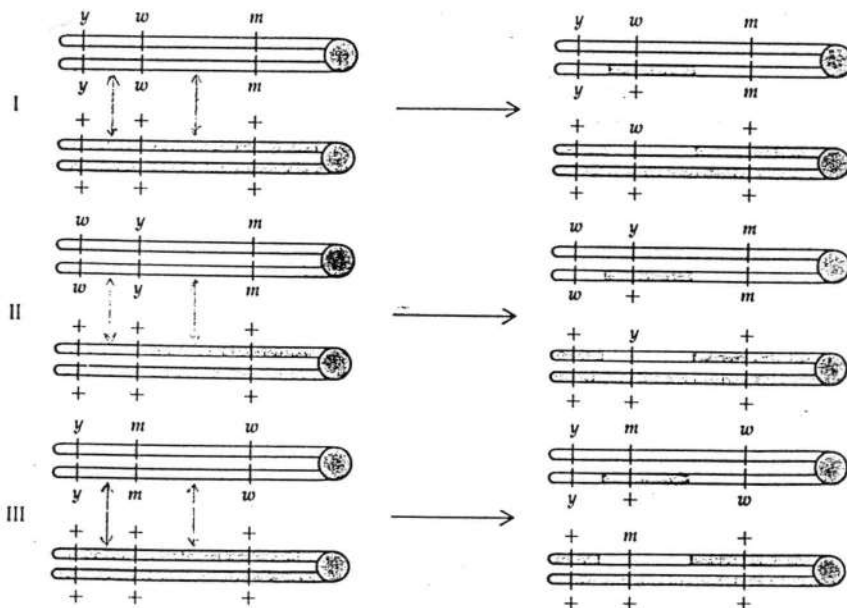
Gambar 2.11

Data silang uji pada *D. melanogaster* dari induk $\text{♀}+++ \times \text{♂}ywm$ serta hasil perhitungan frekuensi tipe-tipe rekombinan (Ayala dan Kiger, 1984)

Data silang uji memperlihatkan delapan kombinasi gamet, seolah-olah ke tiga faktor (*y*, *w*, dan *m*) terletak pada kromosom yang berlainan. Akan tetapi perhitungan frekuensi tipe-tipe rekombinan memperlihatkan gambaran yang jelas kurang dari 50%. Jelaslah bahwa gambaran frekuensi tipe-tipe rekombinan semacam itu terjadi karena faktor-faktor itu (*y*, *w*, dan *m*) memang terletak pada satu kromosom (dalam hal ini pada kromosom kelamin X).

Macam-macam tipe rekombinan yang muncul dari silang uji ini membuktikan bahwa telah terjadi pindah silang pada individu betina selama meiosis. Dalam hal ini terlihat bahwa pindah silang terjadi antara w dan m, y dan w serta antara y dan m. Data tipe-tipe rekombinan hasil silang uji itu juga memperlihatkan bahwa tipe-tipe rekombinan itu terbentuk sebagai akibat dua peristiwa pindah silang selama periode meiosis yang sama. Dalam hal ini terbukti bahwa semua tipe rekombinan tidak dapat terbentuk sendiri-sendiri satu sama lain. Bukti inipun mempertegas konsepsi bahwa faktor-faktor ini tersusun secara linier.

Urutan linier ketiga faktor yang mungkin pada kromosom adalah sebanyak tiga macam sebagaimana yang ditunjukkan pada gambar 2.12.



Gambar 2.12

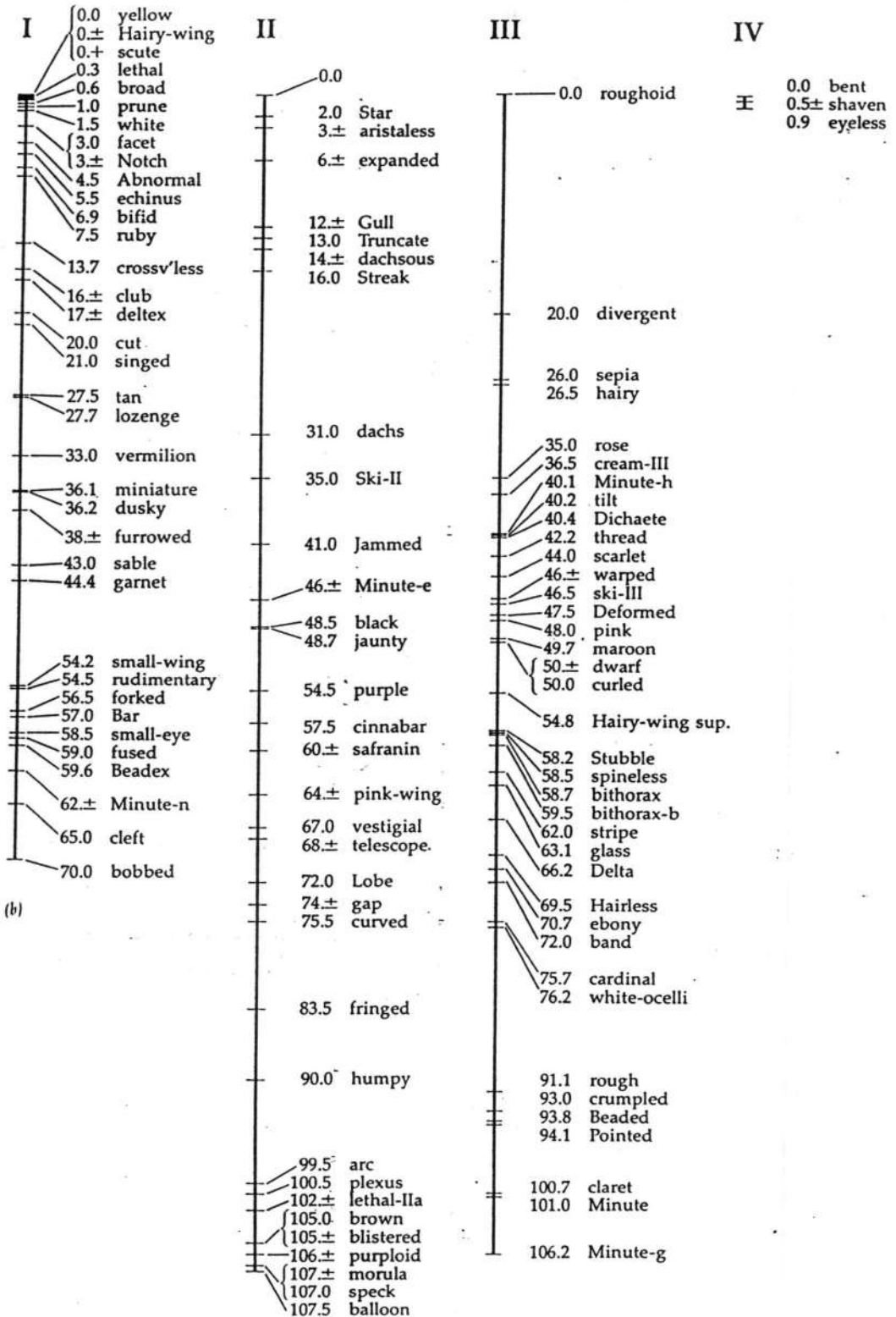
Tiga alternatif urutan faktor-faktor y, w, dan m yang mungkin pada kromatida kromosom kelamin X *D. melanogaster* (Ayala dan Kiger, 1984)

Akan tetapi dari ketiga alternatif itu hanya alternatif I yang sesuai dengan gambaran data frekuensi tipe-tipe rekombinan. Dalam hal ini terlihat bahwa frekuensi rekombinasi antara w-m adalah sebesar 0,330, antara y-w sebesar 0,007, dan antara y-m sebesar 0,335.

Oleh karena frekuensi rekombinasi antara y - w sebesar 0,07 dan antara w - m sebesar 0,330, maka frekuensi kelas rekombinan yang terjadi karena peristiwa pindah silang ganda seharusnya mendekati $0,00231 (0,007 \times 0,330)$. Kelas rekombinan yang paling jarang adalah yang terbentuk karena faktor w berekombinasi dengan faktor y dan m, dan frekuensinya adalah sebesar $\frac{9}{10.495} = 0,00086$. Kelas rekombinan inilah yang terbentuk karena peristiwa pindah silang ganda.

Urutan faktor yang bersifat linier pada kromosom yang dikemukakan oleh Sturtevant, lebih lanjut berperan sebagai kerangka acuan bagi seluruh kerja di bidang genetika pada masa-masa berikutnya. Kerangka acuan ini pula yang kemudian terbukti menghasilkan karya penemuan model linier molekul ADN beberapa dasawarsa berikutnya.

Model pemetaan kromosom sebagaimana yang diperkenalkan Sturtevant terbukti telah menjadi dasar atau acuan seluruh upaya pemetaan genetis. Peta kromosom pada *D. melanogaster* yang dihasilkan oleh Sturtevant dkk. ditunjukkan pada gambar 2.13.



Gambar 2.13

Peta parsial kromosom *D. melanogaster* yang dibuat oleh Sturtevant dkk. Kromosom I adalah kromosom kelamin X (Ayala dan Kiger, 1984)

L. Interferensi Genetis

Ayala dan Kiger (1984) menyatakan bahwa apabila letak faktor-faktor tidak terlalu jauh maka frekuensi rekombinasi dapat dipandang sebagai suatu perkiraan probabilitas bahwa suatu peristiwa rekombinasi (karena peristiwa pindah silang) akan terjadi antara faktor-faktor itu. Perkiraan ini dapat digunakan untuk menentukan apakah peristiwa-peristiwa rekombinasi yang terjadi pada suatu kromosom berdiri sendiri-sendiri satu sama lain.

Pengkajian lebih lanjut memperlihatkan peluang peristiwa-peristiwa rekombinasi pada kromosom tersebut, berdiri sendiri-sendiri satu sama lain atau ada interferensi. Interferensi (I) di sini menunjuk kepada keadaan di mana ada pengaruh dari satu peristiwa rekombinasi atas peristiwa rekombinasi lainnya. Data hasil persilangan pada gambar 2.11 digunakan untuk pengkajian. Frekuensi peristiwa rekombinasi ganda yang diharapkan adalah sebesar 0,00231 ($0,330 \times 0,007$). Akan tetapi frekuensi pindah silang ganda yang terjadi adalah sebesar 0,00086 ($9/10.495$). Frekuensi ini jauh lebih rendah dibandingkan dengan frekuensi yang diharapkan.

Nilai interferensi dapat dihitung dengan cara $I = 1 - c$. Besaran c disebut koefisien koinsidensi yang merupakan nisbah antara frekuensi peristiwa rekombinasi ganda yang terjadi dan yang diharapkan. Oleh karena itu

berdasarkan data hasil silang uji tersebut, $I = 1 - 0,00086/0,00231 = 1 - 0,374 = 0,626$.

Besarnya nilai interferensi sangat bergantung pada letak faktor-faktor yang terlibat pada peristiwa pindah silang. Apabila letak faktor-faktor itu sangat jauh satu sama lain atau terpisah oleh sentromer, maka nilai I dapat menjadi 0; sebaliknya jika jarak kedua faktor semakin dekat satu sama lain, maka nilai I semakin besar. Dalam hal ini nilai $I = 1$ terjadi jika jarak kedua faktor sangat dekat satu sama lain.

Dari uraian yang telah dikemukakan terlihat bahwa rentang nilai interferensi adalah dari 0 - 1. Interferensi yang mempunyai nilai pada rentang itu disebut interferensi positip. Nilai interferensi yang positip memperlihatkan bahwa pindah silang pertama mempengaruhi kejadian pindah silang kedua yang berlangsung di dekatnya (Gardner, 1991). Berkenaan dengan nilai pindah silang, Gardner (1991) mengatakan bahwa pada mikroorganisme tertentu terutama bakteriofag, nilai koefisien koinsidensi lebih besar dari 1. Nilai koefisien koinsidensi yang lebih besar dari satu membuktikan bahwa pindah silang pertama meningkatkan peluang pindah silang tambahan di dekatnya. Pada keadaan semacam itu jelas terlihat bahwa nilai interferensi bersifat negatip. Interferensi yang mempunyai nilai negatip disebut interferensi negatip, sekalipun penamaan ini agak membingungkan.

M. Pindah Silang pada Individu Jantan *Drosophila*

Morgan adalah orang pertama yang melaporkan pada 1912 bahwa peristiwa rekombinasi spontan tidak terjadi pada individu jantan *D. melanogaster* sebagaimana yang dinyatakan Slatko (1978) maupun Botella dan Mensua (1983).

Ayala dan Kiger (1984) juga mengemukakan bahwa pada individu jantan dalam banyak jenis Diptera, termasuk dalam marga *Drosophila*, peristiwa pindah silang tidak pernah terjadi. Satu contoh persilangan yang memperlihatkan bahwa pada individu jantan *Drosophila*, tidak terjadi peristiwa pindah silang selama meiosis, ditunjukkan pada gambar 2.14.

Berkenaan dengan kejadian pindah silang pada individu jantan *Drosophila*, Rothwell (1983) menyebutkan bahwa pada *Drosophila*, secara normal pindah silang tidak terjadi pada individu jantan. Pendapat Rothwell (1983) sejalan dengan yang dikemukakan Strickberger (1985) yang mengatakan bahwa apabila individu jantan *Drosophila* digunakan sebagai induk heterozigot pada suatu silang uji, akan ditemukan pautan penuh pada tiap kelompok pautan. Akan tetapi pada bagian lain dinyatakan bahwa "Sekalipun hal itu benar untuk individu-individu jantan pada sebagian besar stok *Drosophila*, beberapa perkecualian telah ditemukan" (laporan Hiratzumi, Kidwell dan Kidwell, serta Woodruff maupun Thompson).

Parental cross: $\frac{b}{b} \frac{pr}{pr} \text{♀} \times \frac{+}{+} \frac{+}{+} \text{♂}$

Test cross: $\frac{b}{b} \frac{pr}{pr} \text{♀} \times \frac{+}{b} \frac{+}{pr} \text{♂}$

	Phenotype	Observed number	Expected from independent assortment
Progeny: Parental types	$\frac{b}{b} \frac{pr}{pr}$ Black body	374	193
	$\frac{+}{b} \frac{+}{pr}$ Purple eye		
	$\frac{+}{b} \frac{pr}{pr}$ Wild type	398	193
Recombinant types	$\frac{b}{b} \frac{+}{pr}$ Black body	0	193
	$\frac{+}{b} \frac{pr}{pr}$ Purple eye	0	193
Total:		772	772

Gambar 2.14

Contoh silang uji pada *D. melanogaster* yang memperlihatkan bahwa pada individu jantan tidak terjadi pindah silang (Ayala dan Kiger, 1984)

Botella dan Mensua (1983) mengatakan bahwa sejak 1971 Hiraizumi melaporkan adanya rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* yang berasal dari suatu populasi alami di Harlingen (Texas Selatan). Dewasa ini rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* sudah ditemukan pula di berbagai bagian dunia seperti pada banyak wilayah di Amerika Serikat, Australia, Yunani, Yugoslavia, Rusia, Israel, Taiwan dan Jepang (Hiraizumi, 1977; Matthews dan Hirauzumi, 1978; Henderson dkk., 1978; Slatko, 1978;

Botella dan Mensua, 1983). Hiraizumi (1977) yang mengutip Hiraizumi (1971) menyatakan bahwa pada sekurang-kurangnya 20% kromosom II T - 007 individu jantan dari populasi alami *D. melanogaster* di Harlingen (Texas Selatan) terjadi rekombinasi; sebaliknya Matthews dan Hiraizumi (1978) melaporkan bahwa sekurang-kurangnya 50% kromosom II dan III individu jantan *D. melanogaster* di San Benito, Texas Selatan, mengalami rekombinasi.

Kejadian rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* tidak sama sebagaimana yang berlangsung pada individu betina (Henderson dkk., 1978; Botella dan Mensua, 1983). Frekuensi rekombinan pada individu jantan tergolong rendah. Informasi yang terungkap dari laporan Kidwell dkk. (1977) memperlihatkan gambaran semacam itu; sedangkan informasi Slatko (1978) yang mengutip Hiraizumi dkk. (1973) maupun Slatko dan Hiraizumi (1973) memperlihatkan bahwa pada kromosom II frekuensi rekombinan sebesar 3,5% tetapi pada kromosom III sebesar 2%. Henderson dkk. (1978) juga menyatakan bahwa frekuensi rekombinasi tersebut rendah.

Dewasa ini sudah diketahui bahwa kejadian rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* diinduksi oleh elemen-elemen genetik tertentu misalnya yang dijumpai pada kromosom II dan III (Hiraizumi, 1977; Slatko, 1978; Matthews dan Hiraizumi, 1978; Hiraizumi, 1979). Matthews dan Hiraizumi (1978) menyatakan pula bahwa efek induksi elemen-elemen genetik tersebut terhadap rekombinasi jantan

pada kromosom III jauh lebih kecil dibandingkan pada kromosom II. Selain induksi elemen-elemen genetik ada keterlibatan *transposable element* tertentu terhadap rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* (Matthews dan Hiraizumi, 1978; Slatko, 1978; Botella dan Mensua, 1983).

Kejadian rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* juga diikuti fenomena-fenomena genetik tak lazim seperti frekuensi mutasi yang tinggi, sterilitas yang tinggi, penurunan jumlah turunan, distorsi rasio transmisi pada meiosis, gagal berpisah serta aberasi kromosom lain, peningkatan fenomena lethal dan sebagainya (Kidwell dkk., 1977; Hiraizumi, 1977; Matthews dan Hiraizumi, 1978; Slatko, 1978; Hiraizumi, 1979; Botella dan Mensua, 1983).

Frekuensi rekombinasi yang rendah pada individu jantan *D. melanogaster* dapat meningkat akibat penurunan jumlah turunan sebagai salah satu fenomena genetik tak lazim yang biasanya menyertai rekombinasi itu. Hiraizumi (1977) menyatakan bahwa frekuensi rekombinasi pada individu jantan meningkat sejalan dengan kenaikan tingkat distorsi.

Rekombinasi pada individu jantan *Drosophila* juga dilaporkan pada *D. ananassae* (Kidwell dkk., 1977; Singh dan Singh, 1986). Kidwell dkk. (1977) bahkan mengemukakan bahwa frekuensi kejadiannya lebih tinggi dibandingkan pada *D. melanogaster*. Singh dan Singh (1986) juga menyatakan bahwa rekombinasi pada individu jantan itu tergolong perkecualian.



N. Faktor-Faktor yang Mempengaruhi Pindah Silang

Rothwell (1983) menyebutkan beberapa faktor telah dilaporkan berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang. Faktor-faktor itu adalah: efek sentromer, kondisi lingkungan internal (hormon), umur, suhu, radiasi, beberapa kation divalen dan perubahan struktur kromosom. Selain faktor-faktor yang telah disebutkan Strickberger (1985) menyebutkan dua faktor lain yang juga berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang. Kedua faktor itu adalah efek sitoplasma dan efek genotip.

Gen-gen penanda yang letaknya di sekitar sentromer dilaporkan sulit mengalami peristiwa pindah silang sekalipun jarak antaranya cukup jauh. Rothwell (1983) melaporkan, selain efek sentromer, kondisi lingkungan internal (hormon) seperti kondisi internal tubuh individu jantan *Drosophila* juga berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada *Drosophila*. Informasi semacam juga dijumpai pada ulat sutera betina, sekalipun pada berbagai jenis lain pindah silang dilaporkan terjadi pada individu betina maupun jantan. Pada mencit frekuensi pindah silang pada individu betina hampir 25% lebih tinggi daripada yang terjadi pada individu jantan. Pada manusia belum ada informasi yang jelas berkenaan dengan hal itu sekalipun dilaporkan pada para wanita frekuensi pindah silang sekitar 40 - 50% lebih tinggi daripada yang terjadi pada laki-laki.

Rothwell (1983) maupun Strickberger (1985) menyebutkan bahwa pada *Drosophila*, frekuensi pindah silang individu betina yang masih muda lebih tinggi; semakin tua umur frekuensi pindah silang semakin menurun. Fenomena semacam juga ditemukan pada individu jantan yang semakin tua. Laporan Kidwell dkk. (1977) membuktikan hal itu. Rothwell (1983) juga menyebutkan bahwa pada laki-laki, semakin tua tampaknya frekuensi pindah silang semakin tinggi, sedangkan pada wanita semakin tua frekuensi pindah silang semakin menurun.

Berkenaan dengan efek suhu terhadap frekuensi pindah silang baik Rothwell (1983) maupun Strickberger (1985) menyatakan bahwa pada individu betina *Drosophila* penyimpangan dari suhu normal (makin tinggi atau makin rendah) cenderung meningkatkan frekuensi pindah silang. Pada kromosom III individu jantan *D. melanogaster*, laporan Kidwell dkk. (1977) belum memperlihatkan suatu pola yang mantap, sekalipun untuk kelompok persilangan tertentu terlihat ada penurunan frekuensi rekombinan jika suhu meningkat dari 18°C hingga 29°C.

Pada *Drosophila* radiasi memperlihatkan efek yang jelas, yaitu meningkatkan frekuensi pindah silang (Rothwell, 1983). Peningkatan frekuensi pindah silang itu terjadi di bagian kromosom yang biasanya kurang mengalami pindah silang (misalnya di sekitar sentromer); bahkan dinyatakan bahwa peningkatan itu pun terjadi pada individu jantan dan

sel-sel somatis (yang biasanya sulit dijumpai peristiwa pindah silang). Strickberger (1985) menyebutkan bahwa radiasi sinar X terbukti meningkatkan frekuensi pindah silang pada *Drosophila* betina maupun jantan, sebagaimana yang dilaporkan oleh Whitinghill dan yang lainnya.

Pada tahun 1950-an, Levins melaporkan bahwa beberapa kation divalen seperti Ca^{++} dan Mg^{++} dapat juga mengubah frekuensi pindah silang (Rothwell, 1983); dinyatakan bahwa pemberian kalsium berlebih mengakibatkan penurunan frekuensi pindah silang setelah empat hari selama satu minggu. Informasi semacam dikemukakan pula oleh Strickberger (1985), bahkan ditambahkan bahwa Neel pernah melaporkan terjadinya peningkatan frekuensi pindah silang, jika larva dilaparkan; dikemukakan pula bahwa Suzuki sudah membuktikan peningkatan frekuensi pindah silang pada *Drosophila* yang sebelumnya telah disuntik dengan antibiotika semacam mitomycin C dan actinomycin D. Penurunan frekuensi pindah silang pada ragi karena pengaruh perlakuan kafein sudah pernah dilaporkan (Burns, 1983). Dalam hubungan ini dikemukakan lebih lanjut bahwa pada perlakuan tersebut kafein dicampur pada medium ragi. Disebutkan pula bahwa selain penurunan frekuensi pindah silang, juga terjadi peningkatan frekuensi pemutusan kromosom.

Pada *Drosophila* perubahan struktur kromosom menurunkan frekuensi pindah silang (Rothwell, 1983). Delesi pada satu kromosom dapat berinterferensi dengan pindah silang pada

bagian-bagian kromosom yang biasanya mengalami pindah silang. Efek semacam juga diperlihatkan oleh inversi, translokasi resiprok dan duplikasi. Informasi lain yang mempertegas efek perubahan struktur kromosom seperti termaksud juga dikemukakan oleh Strickberger (1985). Bahkan dinyatakan bahwa pada kondisi heterozigot suppresor pindah silang (faktor C) mengurangi pindah silang pada pasangan homolog tertentu (yang mengandung faktor C tersebut). Akan tetapi Strickberger (1985) menambahkan bahwa Sturtevant, Schultz, Redfield dan sebagainya juga sudah membuktikan bahwa aberasi kromosom semacam itu yang terjadi pada satu pasang kromosom akan meningkatkan frekuensi pindah silang pada kromosom-kromosom non homolog lainnya yang normal (tidak mengalami aberasi kromosom).

Strickberger (1985) mengemukakan bahwa eksperimen Thoday, Boam dan Lawrence membuktikan adanya faktor-faktor pindah silang yang terdapat di dalam sitoplasma *Drosophila*. Dinyatakan bahwa individu-individu betina yang telah terseleksi berkenaan dengan karakternya yang mengalami penurunan frekuensi pindah silang akan mewariskan karakter tersebut melalui turunan betinanya. Frekuensi pindah silang pada lokus-lokus yang sama di berbagai strain *Drosophila* terbukti juga bervariasi (Strickberger, 1985). Dinyatakan bahwa informasi ini dilaporkan oleh Levine yang mempelajarinya pada *D. pseudoobscura*. Adanya efek genotip sebagaimana pada *D. pseudoobscura* tersebut dijumpai pada

D. melanogaster (Strickberger, 1985) khususnya berkenaan dengan kromosom III. Disebutkan bahwa satu gen pada kromosom III (c3G) pada kondisi homozigot akan menghalangi kejadian pindah silang pada individu betina, tetapi akan mempermudah kejadian pindah silang termaksud pada kondisi heterozigot.

O. Pindah Silang yang Terjadi di dalam Gen

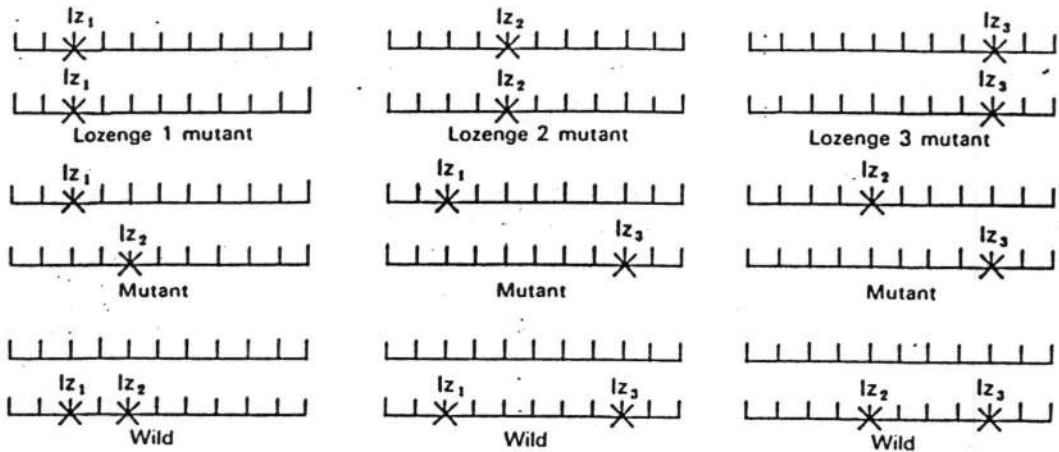
Pindah silang di dalam gen sudah diketahui beberapa dasawarsa berselang. Dewasa ini sudah diketahui bahwa kejadian itu berlangsung pada makhluk hidup aseluler, makhluk hidup seluler prokariotik maupun eukariotik; di lingkungan *Drosophila*, khususnya *D. melanogaster*, berbagai laporan telah memberi informasi tentang hal itu.

Rothwell (1983) menyatakan bahwa pindah silang dalam gen lebih sering dilaporkan terjadi di lingkungan mikroorganisma; dikatakan bahwa hal itu disebabkan karena pindah silang dalam gen lebih mudah dideteksi pada mikroorganisma. Di kalangan mikroorganisma, frekuensi kejadian pindah silang dalam gen yang sangat rendah dapat diimbangi oleh jumlah turunan yang sangat banyak dalam jangka waktu yang relatif sangat singkat. Strobeck dan Morgan (1978) yang mengutip Carlson (1971) menyatakan bahwa laju pindah silang dalam lokus rudimenter *D. melanogaster* adalah antara $7,6 \times 10^{-4}$ - $5,2 \times 10^{-6}$.

Satu contoh pindah silang dalam gen di kalangan *D. melanogaster* yang pernah dilaporkan (Rothwell, 1983) adalah yang berlangsung di dalam gen *lozenge* pada kromosom X. Gambar 2.15 secara diagramatis memperlihatkan efek pindah silang dalam gen *lozenge* pada kromosom X *D. melanogaster*.

Fenotip wujud mata pada deretan teratas dari gambar 2.15 adalah ciri mutan seperti layaknya dikenal. Fenotip wujud mata pada deretan tengah juga tergolong mutan (Rothwell, 1983) sekalipun tidak disebutkan tipe mutan yang mana; sedangkan fenotip wujud mata pada deretan paling bawah adalah tipe normal. Atas dasar laporan Rothwell (1983) maupun pustaka lain tidak ditemukan informasi tentang fenotip mutan-mutan pada lokus *lozenge* dalam kedudukan *cis* pada kedua kromosom X. Oleh karena itu atas dasar pustaka yang digunakan, belum diketahui fenotip wujud mata dari mutan-mutan pada lokus *lozenge* dalam kedudukan *cis* tersebut; belum diketahui pula apakah fenotip wujud mata itu merupakan suatu mutan baru.

Berkenaan dengan peran pindah silang dalam gen Strobeck dan Morgan (1978) menyatakan bahwa rekombinasi tersebut dapat meningkatkan rata-rata maupun varian jumlah alela secara signifikan.



Gambar 2.15

Efek pindah silang dalam gen pada *D. melanogaster*. Pada deretan teratas ditunjukkan 3 mutan pada lokus *lozenge*. Pada deretan tengah ditunjukkan posisi *trans* mutan-mutan pada lokus *lozenge* hasil persilangan. Pada deretan paling bawah diperlihatkan posisi *cis* dari mutan-mutan termaksud pada F₂ setelah terjadi pindah silang dalam lokus *lozenge* (Rothwell, 1983)

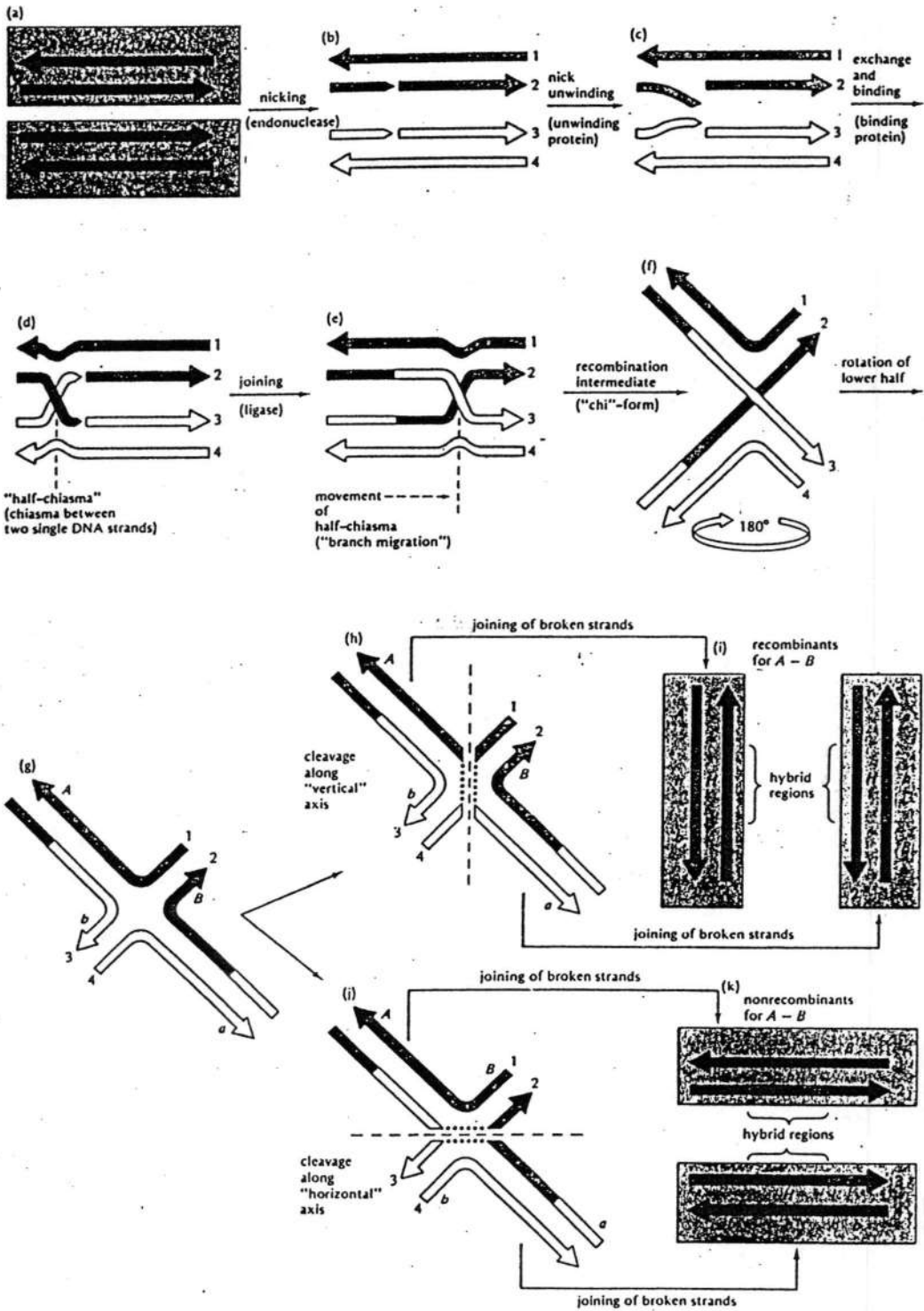
Contoh pindah silang dalam gen juga dikemukakan oleh Tamarin (1991). Contoh itu berkenaan dengan pindah silang dalam lokus *w*. Fenotip warna mata mutan pada lokus *w* dalam kedudukan *cis* pada kromosom X (individu jantan) memang disebutkan tetapi tidak ada informasi bahwa itu adalah fenotip suatu mutan baru.

P. Konversi Gen (Gene Conversion)

Gardner (1991) mengatakan bahwa konversi gen adalah rekombinasi nonresiprok yang antara lain berakibat terhadap rasio tetrad (untuk sesuatu pasang alela) yang bukan sebagai 1 : 1 (seperti 6 : 2 atau 5 : 3). Lebih lanjut di-

nyatakan pula bahwa konversi gen merupakan proses di mana satu gen mengalami replikasi berlebih daripada yang diharapkan. Pada bagian lain dikatakan bahwa orang mungkin berpendapat bahwa konversi gen adalah suatu akibat dari mutasi; hanya saja frekuensi kejadiannya jauh lebih tinggi daripada kejadian mutasi, serta selalu menghasilkan alela yang ada pada kromosom homolognya. Dinyatakan pula bahwa tampaknya konversi gen adalah suatu konsekuensi langsung rekombinasi klasik, bilamana penanda-penanda genetik yang digunakan sangat dekat jaraknya. Satu penjelasan tentang kejadian konversi gen ditunjukkan pada gambar 2.16.

Dari gambar 2.16 tersebut terlihat bahwa konversi gen merupakan rekombinasi nonresiprok; dan itulah yang menyebabkan munculnya alela mutan sebagaimana yang telah dikemukakan.



Gambar 2.16

Model rekombinasi atas dasar model rekombinasi Holliday, yang antara lain akan memunculkan produk konversi gen (Strickberger, 1985)

Q. Peranan Pindah Silang terhadap Variabilitas dalam Populasi

Rothwell (1983) menyatakan bahwa manfaat pindah silang sebagai suatu sumber variabilitas menambah variabilitas yang diakibatkan oleh pilihan secara bebas. Lebih lanjut dinyatakan bahwa bersama dengan proses pilihan bebas, peristiwa pindah silang mempunyai peranan besar terhadap variabilitas yang timbul karena proses reproduksi seksual; dan dalam hubungan itu oleh karena peristiwa pindah silang selalu terjadi pada tiap meiosis, kombinasi-kombinasi baru selalu terbentuk terus-menerus. Dikemukakan pula bahwa oleh karena itu peristiwa pindah silang mempercepat laju produksi kombinasi-kombinasi baru dari materi genetik.

Penjelasan lebih rinci tentang peranan pindah silang terhadap variabilitas, di samping peranan proses pilihan bebas, akan dikemukakan lebih lanjut. Menurut Rothwell (1983), pada manusia yang mempunyai 23 pasang kromosom akan dijumpai 2^{23} tipe (macam) gamet, sebagai akibat pilihan bebas. Akan tetapi dinyatakan bahwa tipe gamet sejumlah 2^{23} tersebut hanyalah merupakan suatu jumlah minimum untuk jumlah tipe gamet pada manusia. Oleh karena peristiwa pindah silang dapat terjadi pada titik manapun sepanjang kromosom, maka jumlah kombinasi-kombinasi baru yang dapat dihasilkan menjadi berubah-ubah; dan dalam hubungan ini tiap peristiwa pindah silang memperbanyak jumlah tipe gamet sebanyak dua kali lipat. Kombinasi-

kombinasi alela yang baru memungkinkan adanya suatu kombinasi fenotip yang luas; dan variabilitas di tingkat fenotip yang luas semacam itulah yang akan menjalani proses seleksi alam. Dinyatakan bahwa semakin besar variabilitas, semakin besar pula peluang tipe-tipe variabilitas teradaptasikan pada berbagai kondisi lingkungan; demikian pula semakin besar jumlah tipe-tipe yang berlainan, semakin besar peluang munculnya bentukan-bentukan superior pada suatu periode waktu tertentu, dan semakin cepat laju perubahan evolusioner. Oleh karena itu tepat pernyataan Rothwell (1983) bahwa sumbangan pindah silang bagi kumpulan variabilitas melalui peningkatan rekombinasi alela-alela terpaut merupakan suatu faktor besar pada evolusi bentuk-bentuk kehidupan yang lebih tinggi dan tidak dapat diabaikan.

Hasil penelitian Carson (1954) pada *Drosophila robusta* yang dikutip Futuyama (1979) memperlihatkan gambaran yang sepadan dengan konsepsi yang sudah lama dianut berkenaan dengan rekombinasi khususnya pada reproduksi seksual. Menurut konsepsi tersebut rekombinasi seksual memungkinkan suatu populasi cepat beradaptasi terhadap kondisi lingkungan yang sedang berubah. Laporan Charlesworth dkk. (1979) juga memperlihatkan makna yang sama. Akan tetapi pada bagian lain Futuyama (1979) menyatakan bahwa rekombinasi seksual dapat saja tidak banyak berperan mempercepat proses evolusi. Mengutip Eshel dan Feldman

(1970), Felsentein (1974) dan Williams (1975), Futuyama (1979) mengemukakan bahwa genotip-genotip hasil rekombinasi dapat saja segera hilang kembali akibat rekombinasi juga; dan hanya genotip tertentu saja yang dapat bertahan, diwariskan, dan berkembang. Gambaran informasi semacam juga dapat dijumpai pada Thompson (1977) maupun Anest dan Templeton (1978). Lebih lanjut atas dasar laporan Williams (1975), Futuyama (1979) menyatakan bahwa efek rekombinasi terhadap laju evolusi masih terbuka untuk diperdebatkan; rupanya efek rekombinasi berkenaan dengan pelestarian jenis juga dipertanyakan.

Berkenaan dengan peranan rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster*, Henderson dkk. (1978) menyatakan bahwa adalah beralasan untuk berpendapat bahwa rekombinasi tersebut mempunyai pengaruh terhadap jumlah variabilitas pada populasi alami.

Pindah silang atau rekombinasi dalam gen juga mempunyai peran terhadap variabilitas dalam populasi. Strobeck dan Morgan (1978) yang mengutip Watt (1972) mengemukakan bahwa sudah diketahui bahwa rekombinasi dalam gen dapat berperan sebagai suatu agen penghasil variabilitas baru yang kuat sebagaimana halnya mutasi. Freeling (1978) bahkan menyatakan bahwa "*recon*" (*unit of recombination*) sudah dipandang sebagai suatu unit seleksi alam yang secara potensial penting.

BAB III

BAB III
KERANGKA KONSEPTUAL
PENELITIAN DAN PENGAJUAN HIPOTESIS

A. Kerangka Konseptual Penelitian

Peranan rekombinasi akibat pindah silang selama meiosis sebagai sumber variabilitas pada makhluk hidup yang berbiak secara seksual dipandang melengkapi variabilitas akibat proses pilihan bebas. Rumus variabilitas pada makhluk hidup yang berbiak secara seksual juga ditampilkan tanpa memperhatikan peranan pindah silang.

Pandangan tentang peranan rekombinasi akibat pindah silang itu masih dapat dipermasalahkan. Rumus variabilitas tersebut yang dianut selama ini dapat diperbaiki pula.

Selama meiosis pindah silang berlangsung mendahului proses pilihan bebas. Berbagai fenomena lain dapat diungkap untuk mempermasalahkan kembali pandangan tentang variabilitas itu maupun rumusnya yang terkait.

Banyak fenomena itu dapat dikaji secara eksperimental pada *D. melanogaster*. Fenomena-fenomena itu antara lain: a. selalu terjadinya pindah silang selama meiosis; b. kejadian pindah silang pada individu jantan dalam perbandingan dengan kejadian pada individu betina; c. efek berbagai faktor luar dan dalam sel terhadap pindah silang;

d. peranan pindah silang terhadap mutasi gen; e. kejadian pindah silang dalam gen.

Sejak lama pindah silang dinyatakan tidak terjadi pada individu jantan *Drosophila*. Sejak 1971 bermunculan laporan-laporan tentang kejadian pindah silang pada individu jantan *D. melanogaster*, yang kemudian dinyatakan sebagai perkecualian. Sekalipun frekuensi pindah silang yang dilaporkan pada kromosom II dan III individu jantan *D. melanogaster* tergolong rendah, fenomena itu terlihat demikian luas pada populasi alami. Oleh karena itu dipandang perlu untuk mengungkap pindah silang pada individu jantan *D. melanogaster* hanya dalam batas stok laboratorium. Dalam hubungan ini dapat dikaji lagi frekuensi pindah silang, persentase populasi yang mengalami pindah silang itu, maupun aspek lain seperti jumlah turunan silang uji yang berguna untuk mengungkap apakah peristiwa itu merupakan perkecualian atau bukan perkecualian. Jika persentase populasi *D. melanogaster* yang tercakup maupun frekuensi pindah silang cukup tinggi maka informasi itu mungkin sangat penting untuk mengungkap peranan pindah silang terhadap variabilitas dibandingkan peranan proses pilihan bebas.

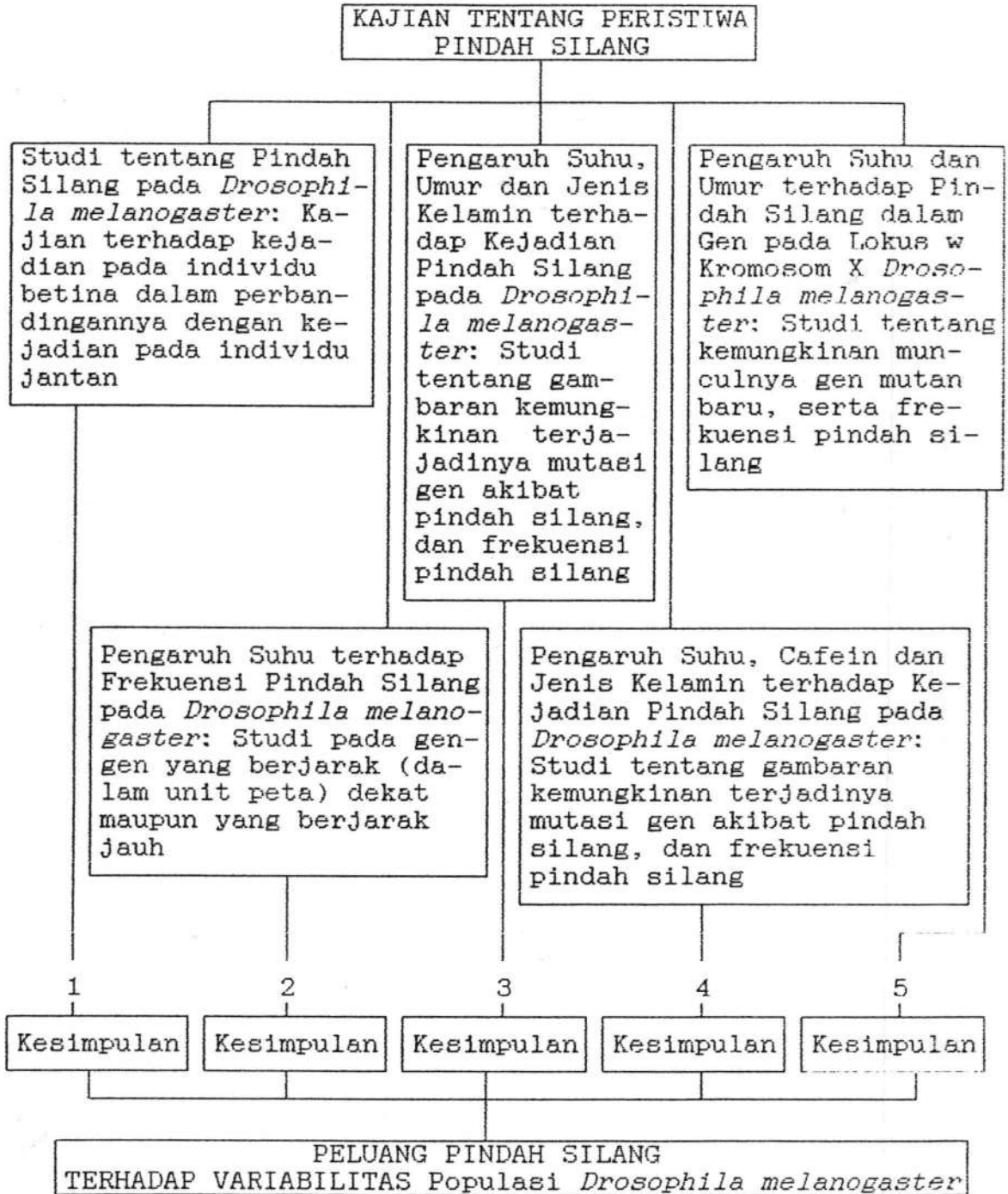
Efek beberapa faktor luar dan dalam sel terhadap pindah silang sudah diungkap, tetapi yang lebih bermakna adalah mengungkap efek kombinasi dari faktor-faktor itu. Efek kombinasi faktor-faktor itu dapat diukur pengaruhnya ter-

hadap frekuensi pindah silang maupun terhadap munculnya gen mutan baru. Efek kombinasi itu dapat diperlakukan pada individu betina maupun jantan, pada penanda-penanda berjarak dekat maupun jauh, pada kromosom kelamin maupun autosom, serta pada penanda-penanda di dalam satu gen.

Informasi tentang efek faktor-faktor luar dan dalam sel maupun kombinasinya seperti tersebut pada *D. melanogaster* sangat berarti dalam upaya mengungkap peranan pindah silang terhadap variabilitas populasi dibandingkan dengan peranan proses pilihan bebas. Informasi itu bermanfaat pula untuk mengkaji kembali pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang.

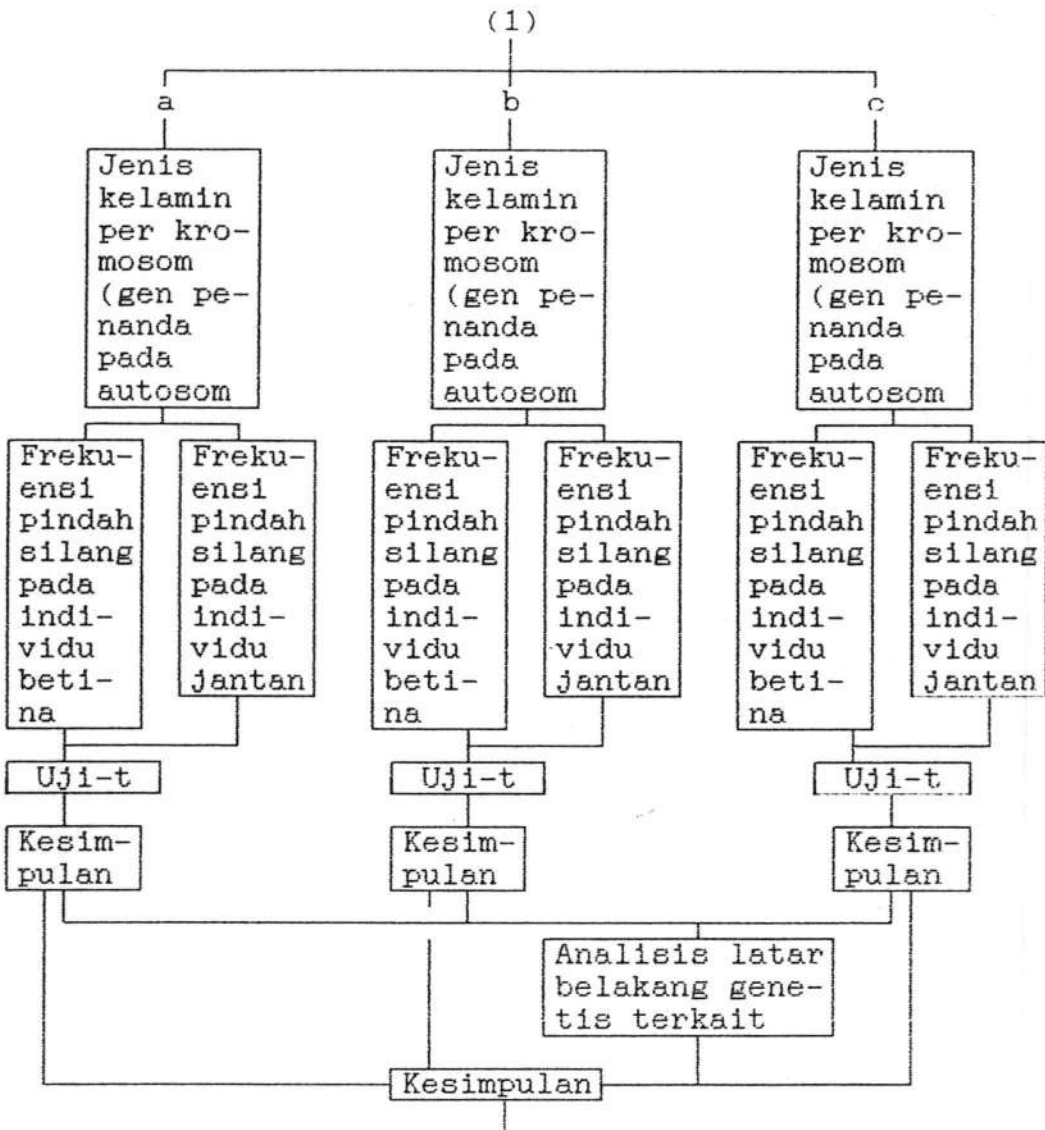
Bersama dengan informasi pustaka informasi yang terungkap dari kajian eksperimental pada *D. melanogaster* seperti tersebut sangat berguna sebagai dasar perbaikan rumus variabilitas yang berlaku selama ini.

Atas dasar kerangka konseptual yang telah dikemukakan, model teoritis untuk menjawab masalah penelitian, ditunjukkan pada gambar 3.1 dan 3.2 (3.2.1.sampai dengan 3.2.5).



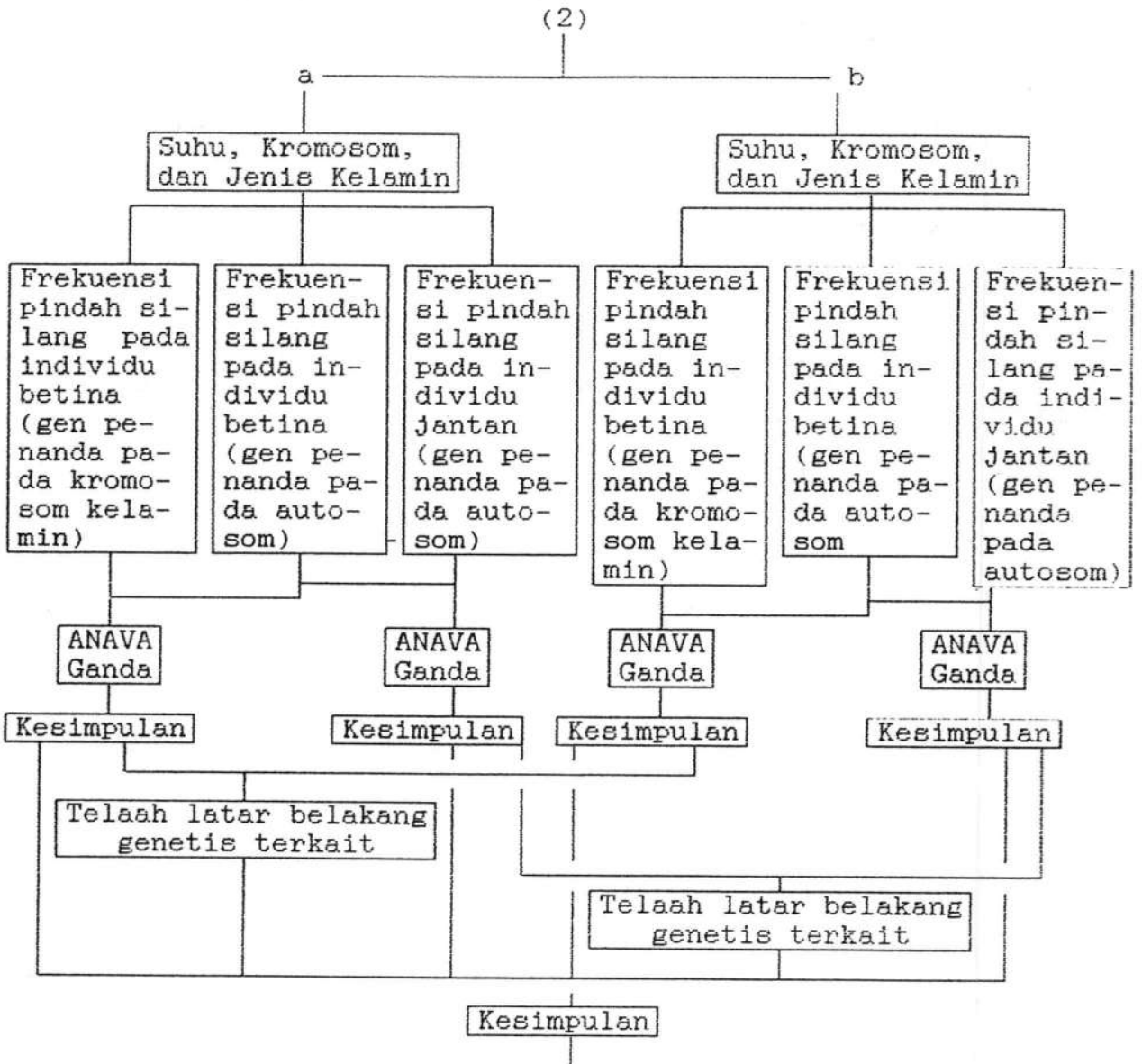
Gambar 3.1

Bagan model teoritis yang memperlihatkan kelima penelitian tergabung sebagai suatu sistem



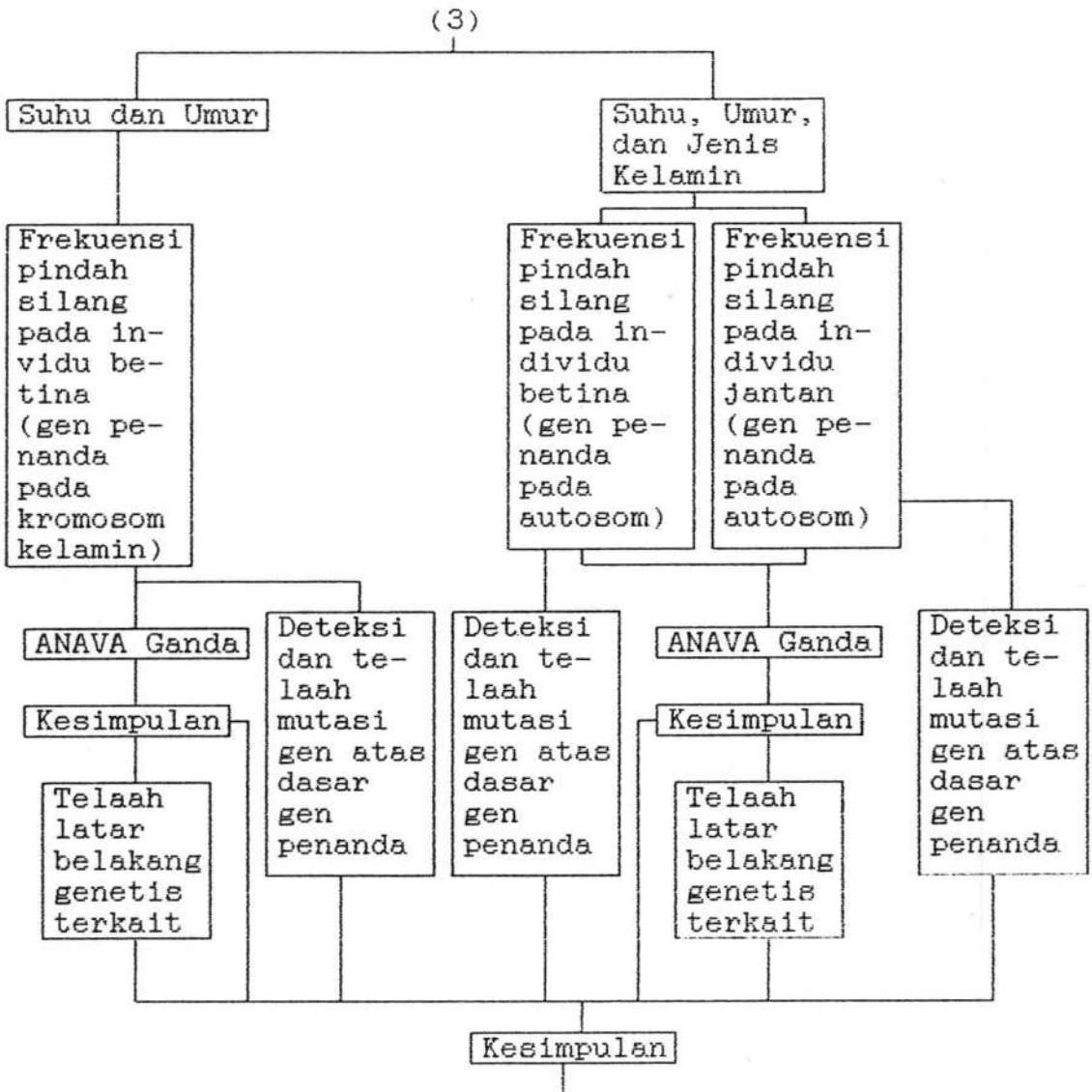
Gambar 3.2.1

Bagan model teoritis untuk Penelitian 1



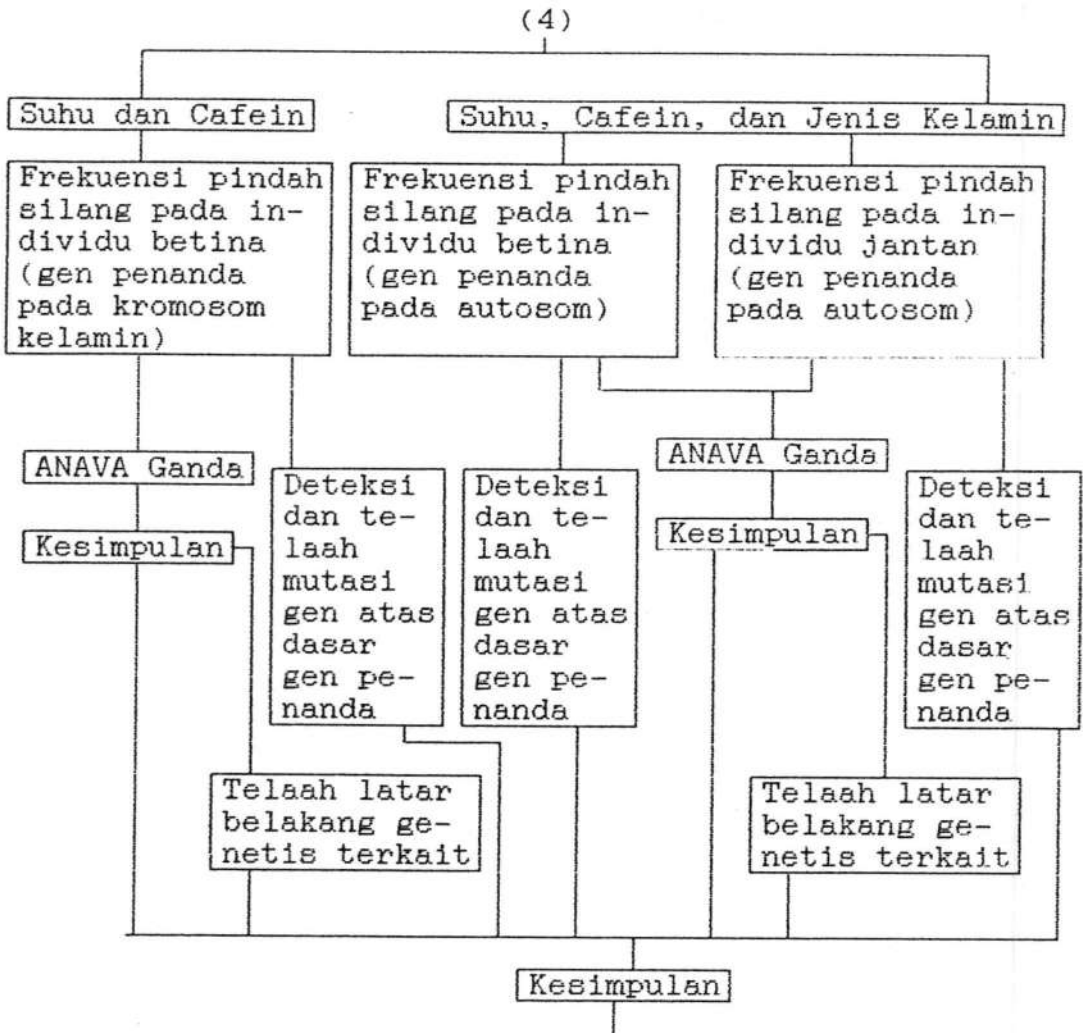
Gambar 3.2.2

Bagan model teoritis untuk Penelitian 2



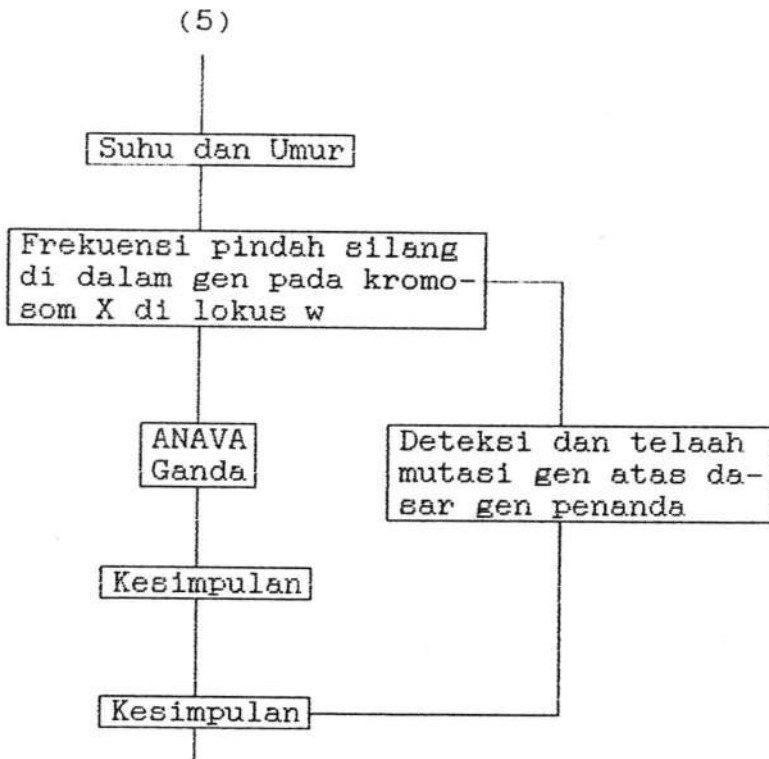
Gambar 3.2.3

Bagan model teoritis untuk Penelitian 3



Gambar 3.2.4

Bagan model teoritis untuk Penelitian 4



Gambar 3.2.5

Bagan model teoritis untuk Penelitian 5

B. Hipotesis

Atas dasar kerangka konseptual penelitian, hipotesis yang dirumuskan berkenaan dengan peristiwa pindah silang pada *D. melanogaster* adalah seperti di bawah ini.

- a. Frekuensi pindah silang pada individu jantan tidak berbeda dengan yang terjadi pada individu betina.
- b. Dalam jarak penanda dekat maupun jauh pada kromosom-kromosom efek suhu berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang.
- c. Efek suhu, umur, jenis kelamin serta interaksinya berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang.
- d. Efek suhu, cafein, jenis kelamin serta interaksinya berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang.
- e. Efek suhu, umur serta interaksinya berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di dalam gen.

BAB IV

BAB IV

METODE PENELITIAN

Secara keseluruhan metode penelitian pada ke lima macam penelitian adalah metode eksperimen. Populasi pada tiap penelitian adalah biakan induk dari masing-masing strain *Drosophila melanogaster* di Bagian Genetika Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG. Sampel pada tiap penelitian berupa unit-unit eksperimen dalam 7 ulangan. Rincian metode penelitian dalam rangkaian penelitian ini disajikan secara terpisah pada tiap penelitian.

Biakan *Drosophila* yang digunakan baik strain Normal maupun strain mutan pada mulanya diperoleh dari Bagian Genetika Laboratorium Biologi Jurusan Biologi FMIPA ITB. Biakan-biakan itu tetap dipelihara di Bagian Genetika Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG.

A. Penelitian 1

I. Judul

Studi tentang Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Kajian terhadap kejadian pada individu betina dalam perbandingannya dengan kejadian pada individu jantan

II. Garis Besar Urutan Kerja

Pengkajian tentang kejadian pindah silang pada individu betina dan jantan dilakukan dalam lingkup kromosom II,

III, dan IV. Seluruh pengkajian ini dilakukan dalam 3 rangkaian penelitian (1a, 1b, dan 1c) yang memanfaatkan gen penanda yang berbeda. Persilangan-persilangan untuk penelitian 1a, 1b, dan 1c (lengkap dengan gen-gen penanda-nya) ditunjukkan satu demi satu.

1. Penelitian 1a

a. Persilangan Induk

a.1. Gen penanda pada kromosom II

a.2.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{ bdp}$

a.2.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} \text{ bdp}$

a.2. Gen penanda pada kromosom III

a.3.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{ ssro}$

a.3.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} \text{ ssro}$

a.3. Gen penanda pada kromosom IV

a.4.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{ cley}^2$

a.4.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} \text{ cley}^2$

b. Silang uji

Matriks silang uji

Kromo- som	Silang uji	Ulangan						
		1	2	3	4	5	6	7
II	$\sigma^{\wedge} bdp \times \varphi F_1 a.2.1.$							
	$\varphi bdp \times \sigma^{\wedge} F_1 a.2.1.$							
	$\sigma^{\wedge} bdp \times \varphi F_1 a.2.2.$							
	$\varphi bdp \times \sigma^{\wedge} F_1 a.2.2.$							
III	$\sigma^{\wedge} ssro \times \varphi F_1 a.3.1.$							
	$\varphi ssro \times \sigma^{\wedge} F_1 a.3.1.$							
	$\sigma^{\wedge} ssro \times \varphi F_1 a.3.2.$							
	$\varphi ssro \times \sigma^{\wedge} F_1 a.3.2.$							
IV	$\sigma^{\wedge} cley^2 \times \varphi F_1 a.4.1.$							
	$\varphi cley^2 \times \sigma^{\wedge} F_1 a.4.1.$							
	$\sigma^{\wedge} cley^2 \times \varphi F_1 a.4.2.$							
	$\varphi cley^2 \times \sigma^{\wedge} F_1 a.4.2.$							

2. Penelitian 1b

a. Persilangan induk

a.1. Gen penanda pada kromosom II

a.2.1. $\sigma^{\wedge} N \times \varphi bcl$ a.2.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} bcl$

a.2. Gen penanda pada kromosom III

a.3.1. $\sigma^{\wedge} N \times \varphi ered$ a.3.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} ered$

b. Silang uji

Matriks silang uji

Kro- mo- som	Silang uji	Ulangan						
		1	2	3	4	5	6	7
II	$\sigma^{\wedge} bcl \times \varphi F_1 a.2.1.$							
	$\varphi bcl \times \sigma^{\wedge} F_1 a.2.1.$							
	$\sigma^{\wedge} bcl \times \varphi F_1 a.2.2.$							
	$\varphi bcl \times \sigma^{\wedge} F_1 a.2.2.$							
III	$\sigma^{\wedge} ered \times \varphi F_1 a.3.1.$							
	$\varphi ered \times \sigma^{\wedge} F_1 a.3.1.$							
	$\sigma^{\wedge} ered \times \varphi F_1 a.3.2.$							
	$\varphi ered \times \sigma^{\wedge} F_1 a.3.2.$							

Catatan: Gen penanda di kromosom IV pada penelitian 1b (dan 1c berikutnya) tidak dilibatkan lagi.

3. Penelitian 1c

a. Persilangan induk

a.1. Gen penanda pada kromosom II

a.2.1. $\sigma^{\wedge} N \times \varphi bvg$ a.2.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} bvg$

a.2. Gen penanda pada kromosom III

a.3.1. $\sigma^{\wedge} N \times \varphi sess$ a.3.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} sess$

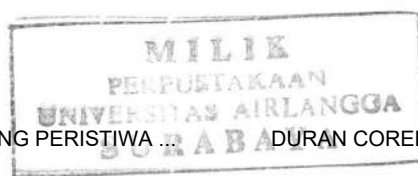
b. Silang uji

Matriks silang uji

Kro- mo- som	Silang uji	Ulangan						
		1	2	3	4	5	6	7
II	♂ bvg x ♀ F ₁ a.2.1.							
	♀ bvg x ♂ F ₁ a.2.1.							
	♂ bvg x ♀ F ₁ a.2.2.							
	♀ bvg x ♂ F ₁ a.2.2.							
III	♂ sess x ♀ F ₁ a.3.1.							
	♀ sess x ♂ F ₁ a.3.1.							
	♂ sess x ♀ F ₁ a.3.2.							
	♀ sess x ♂ F ₁ a.3.2.							

III. Alat dan Bahan

Alat dan bahan yang digunakan adalah botol biakan (terang, dari gelas) berukuran sekitar 60 ml, sumbat sepon, makanan *Drosophila* serta kertas pupasi (kertas CD). Makanan yang digunakan adalah buah pisang (rajamala), tape singkong dan gula merah (gula kelapa) dalam perbandingan 7 : 2 : 1. sebagai makanan hasil modifikasi bagi biakan-biakan *D. melanogaster*; ramuan makanan tersebut dipadatkan dengan sedikit agar, dan ditaburi pula dengan ragi (sangat sedikit). Dalam hubungan ini susunan bahan pada satu resep makanan tersebut adalah 700 gram buah pisang, 200 gram tape singkong dan 100 gram gula merah. Selain alat dan



bahan yang sudah disebutkan, untuk kepentingan pembiusan dan seleksi kelamin digunakan pula ether, *dissecting microscope*, gelas arloji, gelas beaker, jarum serangga, serta kuas kecil; untuk mematikan *Drosophila* digunakan kloroform.

IV. Cara Kerja

Tiap persilangan, baik persilangan induk maupun silang uji dilakukan di saat imago betina berumur kurang dari 8 jam (*virgin*). Jumlah pasangan pada tiap silang uji adalah satu pasang. Seluruh percobaan persilangan dilakukan pada suhu kamar. Rincian cara kerja yang lain sudah terlihat pada matriks persilangan yang telah ditunjuk. Data yang direkam pada tiap persilangan pada penelitian 1 adalah frekuensi tipe-tipe rekombinan sebagai akibat peristiwa pindah silang.

Data pada penelitian 1a, 1b, dan 1c, masing-masingnya dianalisis dengan uji-t yang digunakan untuk mengungkap perbedaan frekuensi rekombinasi antara individu jantan dan betina pada tiap persilangan (per gen penanda/per kromosom). Analisis data dengan uji-t tersebut dilakukan dengan bantuan "Manual SPS" susunan Sutrisno Hadi dan Seno Parnadiyanto. Hasil tiap uji-t pada tiap penelitian (1a, 1b, dan 1c) digunakan juga untuk analisis latar belakang genetis terkait.

V. Jadwal Penelitian

Penelitian 1 dilaksanakan sejak Agustus 1993 hingga pertengahan September 1993.

VI. Tempat Penelitian

Penelitian 1 dilaksanakan di Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG.

B. Penelitian 2

I. Judul

Pengaruh Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi pada gen-gen yang berjarak (dalam unit peta) dekat maupun yang berjarak jauh

II. Garis Besar Urutan Kerja

Pada Penelitian 2 pengkajian tentang frekuensi pindah silang pada individu betina dan jantan dalam kaitannya dengan efek suhu, dilakukan dalam lingkup kromosom II, III, dan IV. Dalam lingkup kromosom I, pengkajian tentang frekuensi pindah silang (pada Penelitian 2a maupun 2b) hanya dilakukan pada individu betina. Pengkajian efek suhu terhadap frekuensi pindah silang ini dilakukan dalam dua rangkaian penelitian (2a dan 2b) yang memanfaatkan gen penanda yang berbeda. Pada Penelitian 2a pengkajian tentang frekuensi pindah silang pada individu betina dan jantan dalam kaitannya dengan efek suhu, hanya dilakukan da-

lam lingkup kromosom IV. Persilangan-persilangan untuk penelitian 2a dan 2b ditunjukkan satu demi satu.

1. Penelitian 2a

a. Persilangan induk

a.1. Gen penanda pada kromosom I

a.1.1. $\sigma^{\wedge}N \times \text{♀}yw$

a.1.2. $\text{♀}N \times \sigma^{\wedge}yw$

a.2. Gen penanda pada kromosom IV

a.2.1. $\sigma^{\wedge}N \times \text{♀}cley^2$

a.2.2. $\text{♀}N \times \sigma^{\wedge}cley^2$

b. Silang Uji

Matriks silang uji

Kromosom	Silang uji	Ulangan						
		1	2	3	4	5	6	7
I	$\sigma^{\wedge}yw \times \text{♀}F_1 a.1.1$							
	$\sigma^{\wedge}yw \times \text{♀}F_1 a.1.2$							
IV	$\sigma^{\wedge}cley^2 \times \text{♀}F_1 a.2.1.$							
	$\text{♀}cley^2 \times \sigma^{\wedge}F_1 a.2.1.$							
	$\sigma^{\wedge}cley^2 \times \text{♀}F_1 a.2.2.$							
	$\text{♀}cley^2 \times \sigma^{\wedge}F_1 a.2.2.$							

Catatan: Silang uji sebagaimana yang terlihat pada matriks, dilakukan pada suhu kamar, 18°C, dan 28°C.

2. Penelitian 2b

a. Persilangan induk

a.1. Gen penanda pada kromosom I

a.1.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{ wm}$

a.1.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} \text{wm}$

a.2. Gen penanda pada kromosom II

a.2.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{ bcl}$

a.2.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} \text{bcl}$

a.3. Gen penanda pada kromosom III

a.3.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{ sess}$

a.3.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge} \text{sess}$

b. Silang uji

Matriks silang uji

Kromo- som	Silang uji	Ulangan						
		1	2	3	4	5	6	7
I	$\sigma^{\wedge} \text{wm} \times \text{♀ } F_1 \text{ a.1.1}$							
	$\sigma^{\wedge} \text{wm} \times \text{♀ } F_1 \text{ a.1.2}$							
II	$\sigma^{\wedge} \text{bcl} \times \text{♀ } F_1 \text{ a.2.1.}$							
	$\text{♀ } \text{bcl} \times \sigma^{\wedge} F_1 \text{ a.2.1.}$							
	$\sigma^{\wedge} \text{bcl} \times \text{♀ } F_1 \text{ a.2.2.}$							
	$\text{♀ } \text{bcl} \times \sigma^{\wedge} F_1 \text{ a.2.2.}$							
III	$\sigma^{\wedge} \text{sess} \times \text{♀ } F_1 \text{ a.3.1.}$							
	$\text{♀ } \text{sess} \times \sigma^{\wedge} F_1 \text{ a.3.1.}$							
	$\sigma^{\wedge} \text{sess} \times \text{♀ } F_1 \text{ a.3.2.}$							
	$\text{♀ } \text{sess} \times \sigma^{\wedge} F_1 \text{ a.3.2.}$							

Catatan: Silang uji sebagaimana yang terlihat pada matriks, dilakukan pada suhu kamar, 18°C, dan 28°C.

III. Alat dan Bahan

Alat dan bahan yang digunakan pada penelitian 2 pada dasarnya adalah sama seperti yang digunakan pada penelitian 1; yang berbeda adalah inkubator untuk perlakuan suhu 18°C dan 28°C.

IV. Cara Kerja

Sebagaimana pada Penelitian 1, tiap persilangan baik persilangan induk maupun silang uji pada Penelitian 2a dan

2b dilakukan di saat imago betina berumur kurang dari 8 jam (*virgin*). Jumlah pasangan pada tiap silang uji juga satu pasang. Silang uji pada Penelitian 2a dan 2b dilakukan pada suhu kamar, 18°C, dan 28°C. Kondisi cahaya pada suhu kamar remang-remang karena ruang tempat percobaan tidak terkena cahaya luar secara langsung; sedangkan ruang di dalam inkubator gelap. Rincian kerja silang uji pada Penelitian 2a maupun 2b, sudah terlihat pada matriks persilangan yang telah ditunjuk. Data yang direkam dari Penelitian 2a maupun 2b adalah frekuensi tipe-tipe rekombinan sebagai akibat peristiwa pindah silang di bawah pengaruh perlakuan suhu, baik pada individu jantan maupun betina.

Data pada Penelitian 2a maupun 2b masing-masing dianalisis dengan ANAVA ganda. Dalam hal ini ANAVA ganda digunakan untuk mengungkap efek suhu terhadap frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pindah silang pada autosom (kromosom IV) dan kromosom kelamin antara sesama individu betina, baik pada Penelitian 2a maupun 2b. ANAVA ganda juga digunakan untuk mengungkap efek suhu terhadap frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pindah silang pada individu jantan maupun betina, baik pada Penelitian 2a maupun 2b (jika pada individu jantan juga terjadi pindah silang). Pelaksanaan analisis data dengan ANAVA ganda mengikuti "Manual SPS" susunan Sutrisno Hadi dan Seno Pamardiyanto. Hasil ANAVA ganda pada Penelitian 2a maupun 2b digunakan pula untuk analisis latar belakang genetis terkait.

V. Jadwal Penelitian

Penelitian 2 dilaksanakan sejak Agustus 1993 hingga pertengahan September 1993.

VI. Tempat Penelitian

Penelitian 2 juga dilaksanakan di Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG.

C. Penelitian 3

I. Judul

Pengaruh Suhu, Umur, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang

II. Garis Besar Urutan Kerja

Pengkajian tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dilakukan dalam lingkup kromosom I dan III. Pengkajian tentang efek suhu, umur, dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang dilakukan dalam lingkup kromosom III. Dalam lingkup kromosom I pengkajian tentang frekuensi pindah silang hanya dilakukan dalam kaitannya dengan efek suhu dan umur (pengkajian hanya dilakukan pada individu betina). Penelitian 3 ini hanya merupakan satu rangkaian penelitian. Pada kromosom I maupun III digunakan 3 gen penanda. Persi-

langan-persilangan untuk Penelitian 3 (lengkap dengan gen-gen penandanya) ditunjukkan satu demi satu.

a. Persilangan induk

a.1. Gen penanda pada kromosom I

a.1.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi ywm$

a.1.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge}ywm$

a.2. Gen penanda pada kromosom III

a.2.1. $\sigma^{\wedge}N \times \varphi \text{eredro}$

a.2.2. $\varphi N \times \sigma^{\wedge}\text{eredro}$

b. Silang uji

Matriks silang uji

Kromosom	Silang uji	Umur (hari)	Suhu		
			SK	18°C	28°C
I	$\sigma^{\wedge}ywm \times \varphi F_1 \text{a.1.1}$	0	-----	-----	-----
		12	-----	-----	-----
		24	-----	-----	-----
	$\sigma^{\wedge}ywm \times \varphi F_1 \text{a.1.2}$	0	-----	-----	-----
		12	-----	-----	-----
		24	-----	-----	-----
III	$\sigma^{\wedge}\text{eredro} \times \varphi F_1 \text{a.2.1}$	0	-----	-----	-----
		12	-----	-----	-----
		24	-----	-----	-----
	$\varphi \text{eredro} \times \sigma^{\wedge}F_1 \text{a.2.1}$	0	-----	-----	-----
		12	-----	-----	-----
		24	-----	-----	-----
	$\sigma^{\wedge}\text{eredro} \times \varphi F_1 \text{a.2.2}$	0	-----	-----	-----
		12	-----	-----	-----
		24	-----	-----	-----
	$\varphi \text{aredro} \times \sigma^{\wedge}F_1 \text{a.2.2}$	0	-----	-----	-----
		12	-----	-----	-----
		24	-----	-----	-----

- Catatan:
1. Jumlah ulangan sebanyak 7 kali.
 2. Sekalipun matriks persilangan adalah sedemikian, analisis data dilakukan terpisah antara kromosom I dan III.
 3. Yang dimaksud dengan umur 0 hari adalah umur yang murang dari 8 jam.

III. Alat dan Bahan

Alat dan bahan yang digunakan pada penelitian III sama seperti yang digunakan pada Penelitian 2.

IV. Cara Kerja

Persilangan induk serta silang uji pada umur 0 hari dilakukan di saat imago betina berumur kurang dari 8 jam (*virgin*). Silang uji pada umur 12 hari dan 24 hari dilakukan di saat imago betina tepat berumur 12 hari dan 24 hari (*virgin*). Jumlah pasangan pada tiap silang uji juga satu pasang. Kondisi cahaya dalam ruang tempat percobaan maupun di dalam inkubator sama seperti pada penelitian 2. Rincian kerja silang uji pada Penelitian 3 sudah terlihat pada matriks persilangan yang telah ditunjuk. Data yang direkam dari Penelitian 3 adalah mutasi gen akibat pindah silang yang mungkin terjadi pada kromosom I dan III. Di samping itu pada Penelitian 3 juga direkam data tentang frekuensi tipe-tipe rekombinan sebagai akibat peristiwa pindah silang, di bawah pengaruh perlakuan suhu dan umur pada individu jantan dan betina.

Data tentang kejadian mutasi gen yang mungkin dianalisis secara deskriptif. Data tentang frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pindah silang pada Penelitian 3 yang bersangkutan-paut dengan kromosom I dan kromosom III dianalisis secara terpisah; masing-masingnya dianalisis dengan ANAVA ganda mengikuti "Manual SPS" susunan Sutrisno Hadi

dan Seno Pamardiyanto. ANAVA ganda digunakan untuk mengungkap efek suhu, umur, dan jenis kelamin terhadap frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pengaruh pindah silang pada kromosom III; demikian pula digunakan untuk mengungkap efek suhu dan umur terhadap frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pindah silang pada kromosom I, antara sesama individu betina. Hasil ANAVA ganda pada Penelitian 3 baik yang melibatkan kromosom I maupun kromosom III digunakan pula untuk analisis latar belakang genetik terkait.

Apabila pada Penelitian 3 ini juga terjadi mutasi gen akibat pindah silang, maka pelacakan dan pengkajian fenotip gen mutan itu dilakukan hingga ke generasi III, IV dan seterusnya, hingga ada kepastian bahwa fenotip tersebut benar-benar merupakan fenotip dari gen mutan akibat peristiwa pindah silang. Tingkat kepastian itu dicapai antara lain hingga suatu galur murni dapat diadakan.

V. Jadwal Penelitian

Penelitian 3 dilaksanakan sejak pertengahan September 1993 hingga akhir Oktober 1993.

VI. Tempat Penelitian

Penelitian 3 juga dilaksanakan di Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG.

D. Penelitian 4

I. Judul

Pengaruh Suhu, cafein, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang

II. Garis Besar Urutan Kerja

Sebagaimana pada Penelitian 3, pada Penelitian 4 ini, pengkajian tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dilakukan dalam lingkup kromosom I dan III. Pengkajian tentang efek suhu, cafein, dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang dilakukan dalam lingkup kromosom III. Dalam lingkup kromosom I, pengkajian tentang frekuensi pindah silang hanya dilakukan dalam kaitannya dengan efek suhu dan cafein (pengkajian hanya dilakukan pada individu betina). Penelitian 4 juga hanya merupakan 1 rangkaian penelitian. Pada kromosom I maupun III juga digunakan 3 gen penanda. Persilangan-persilangan untuk Penelitian 4 (lengkap dengan gen-gen penandanya, yang sama pula dengan yang digunakan pada Penelitian 3) ditunjukkan satu demi satu.

a. Persilangan induk

a.1. Gen penanda pada kromosom I

a.1.1. $\sigma^N \times \varphi ywm$ a.1.2. $\varphi N \times \sigma^ywm$

a.2. Gen penanda pada kromosom III

a.2.1. $\sigma^N \times \varphi \text{eredro}$ a.2.2. $\varphi N \times \sigma^{\text{eredro}}$

b. Silang uji

Matriks silang uji

Kro- mo- som	Silang uji	Cafein (mg)	Suhu		
I	$\sigma^ywm \times \varphi F_1 \text{a.1.1}$	0	-----	-----	-----
		10	-----	-----	-----
		20	-----	-----	-----
	$\sigma^ywm \times \varphi F_1 \text{a.1.2}$	0	-----	-----	-----
		10	-----	-----	-----
		20	-----	-----	-----
III	$\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi F_1 \text{a.2.1}$	0	-----	-----	-----
		10	-----	-----	-----
		20	-----	-----	-----
	$\varphi \text{eredro} \times \sigma^{F_1} \text{a.2.1}$	0	-----	-----	-----
		10	-----	-----	-----
		20	-----	-----	-----
	$\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi F_1 \text{a.2.2}$	0	-----	-----	-----
		10	-----	-----	-----
		20	-----	-----	-----
	$\varphi \text{aredro} \times \sigma^{F_1} \text{a.2.2}$	0	-----	-----	-----
		10	-----	-----	-----
		20	-----	-----	-----

- Catatan:**
1. Jumlah ulangan sebanyak 7 kali.
 2. Sekalipun matriks persilangan adalah sedemikian, analisis data dilakukan terpisah antara kromosom I dan III.
 3. Cafein yang digunakan adalah 0 mg, 10 mg, dan 20 mg per resep makanan (satu resep makanan adalah sebagaimana yang telah dikemukakan pada alat dan bahan dari Penelitian 1).

III. Alat dan Bahan

Hampir semua alat dan bahan yang digunakan pada penelitian 4 sama seperti yang digunakan pada Penelitian 3, terkecuali cafein.

IV. Cara Kerja

Cafein dicampur secara merata pada makanan yang telah siap dalam keadaan dingin. Tiap persilangan, baik persilangan induk maupun silang uji juga dilakukan di saat imago betina berumur kurang dari 8 jam (*virgin*). Jumlah pasangan pada tiap silang uji juga satu pasang. Kondisi cahaya dalam ruang tempat percobaan maupun di dalam inkubator sama seperti pada penelitian 2. Rincian kerja silang uji pada Penelitian 4 sudah terlihat pada matriks persilangan yang telah ditunjuk. Data yang direkam dari Penelitian 4 adalah mutasi gen akibat pindah silang yang mungkin terjadi pada kromosom I dan III, sebagaimana yang direkam pada Penelitian 3. Di samping itu pada Penelitian 4 juga direkam data tentang frekuensi tipe-tipe rekombinan sebagai akibat peristiwa pindah silang, di bawah pengaruh perlakuan suhu dan cafein pada individu jantan dan betina.

Seperti pada Penelitian 3, data tentang mutasi gen yang mungkin, dianalisis secara deskriptip. Demikian pula data tentang frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pindah silang pada Penelitian 4 yang bersangkutan dengan kromosom I dan kromosom III dianalisis secara

terpisah; dan masing-masingnya dianalisis dengan ANAVA ganda mengikuti " Manual SPS" susunan Sutrisno Hadi dan Seno Pamardiyanto. ANAVA ganda digunakan untuk mengungkap efek suhu, cafein, dan jenis kelamin terhadap frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pengaruh pindah silang pada kromosom III; demikian pula digunakan untuk mengungkap efek suhu dan cafein terhadap frekuensi tipe-tipe rekombinan akibat pindah silang pada kromosom I, antara sesama individu betina. Sebagaimana pada Penelitian 3, hasil ANAVA ganda pada Penelitian 4 baik yang melibatkan kromosom I maupun kromosom III digunakan pula untuk analisis latar belakang genetik terkait.

Apabila pada Penelitian 4 ini juga terjadi mutasi gen akibat pindah silang, maka seperti pada Penelitian 3 pelacakan dan pengkajian fenotip gen mutan itu dilakukan hingga ke generasi III, IV dan seterusnya, hingga ada kepastian bahwa fenotip tersebut benar-benar merupakan fenotip dari gen mutan akibat peristiwa pindah silang. Tingkat kepastian itu dicapai antara lain hingga suatu galur murni dapat diadakan, seperti yang telah dikemukakan pada Penelitian 3.

V. Jadwal Penelitian

Penelitian 4 dilaksanakan sejak pertengahan Oktober 1993 hingga akhir Nopember 1993.

VI. Tempat Penelitian

Penelitian 4 juga dilaksanakan di Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG.

E. Penelitian 5

I. Judul

Pengaruh Suhu dan Umur terhadap Pindah Silang dalam Gen pada Lokus *w* Kromosom X *Drosophila melanogaster*: Studi tentang kemungkinan munculnya gen mutan baru serta frekuensi pindah silang

II. Garis Besar Urutan Kerja

Pengkajian tentang kejadian pindah silang pada Penelitian 5 adalah yang berlangsung di dalam satu gen, khususnya pada lokus *w* dari kromosom I (kromosom X). Dalam hal ini penanda yang digunakan berjumlah 2 buah yang sama-sama merupakan bagian dari satu lokus. Penanda-penanda itu adalah w dan w^a . Seluruh pengkajian pada Penelitian 5 ini dilakukan dalam satu rangkaian penelitian. Persilangan-persilangan untuk Penelitian 5 (lengkap dengan penanda-penandanya) ditunjukkan lebih lanjut.

a. Persilangan induk

$$a.1. \sigma^{\wedge} w \times \text{♀} w^a$$

$$a.2. \text{♀} w \times \sigma^{\wedge} w^a$$

b. Persilangan antara F_1 menuju ke F_2

Matriks persilangan antara F_1 tersebut ditunjukkan berikut.

Persilangan	Umur (hari)	Suhu		
		SK	18°C	28°C
$\sigma^{\text{♂}} F_1 \text{ a.1.} \times \varphi F_1 \text{ a.1.}$	0	-----	-----	-----
	12	-----	-----	-----
	24	-----	-----	-----
$\sigma^{\text{♂}} F_1 \text{ a.2.} \times \varphi F_1 \text{ a.2.}$	0	-----	-----	-----
	12	-----	-----	-----
	24	-----	-----	-----

- Catatan: 1. Jumlah ulangan sebanyak 7 kali.
 2. Analisis data tidak dilakukan secara terpisah antara 2 macam (kelompok) persilangan antara sesama F_1 termaksud.
 3. Yang dimaksud dengan umur 0 hari adalah umur yang kurang dari 8 jam.

III. Alat dan Bahan

Semua alat dan bahan yang digunakan pada penelitian 5 ini, sama dengan yang digunakan pada Penelitian 3.

IV. Cara Kerja.

Persilangan induk serta persilangan-persilangan antara sesama F_1 pada umur 0 hari dilakukan di saat imago betina berumur kurang dari 8 jam (*virgin*). Persilangan-persilangan antara sesama F_1 pada umur 12 hari dan 24 hari dilakukan di saat imago betina tepat berumur 12 hari dan 24 hari (*virgin*). Jumlah pasangan pada tiap persilangan antara sesama F_1 juga satu pasang. Kondisi cahaya dalam ruang tempat percobaan maupun di dalam inkubator sama seperti pada penelitian 2. Rincian kerja persilangan-persilangan

antara sesama F_1 pada Penelitian 5 ini sudah terlihat pada matriks persilangan yang telah ditunjuk. Data yang direkam dari Penelitian 5 adalah mutasi gen akibat pindah silang dalam gen yang mungkin terjadi (pada kromosom I). Di samping itu pada Penelitian 5 juga direkam data tentang frekuensi tipe-tipe rekombinan pada umumnya dalam gen sebagai akibat peristiwa pindah silang, di bawah pengaruh perlakuan suhu dan umur.

Data tentang mutasi gen akibat pindah silang dalam gen yang mungkin dianalisis secara deskriptif. Data tentang frekuensi tipe-tipe rekombinan pada umumnya akibat pindah silang dalam gen, dianalisis dengan ANAVA ganda mengikuti "Manual SPS" susunan Sutrisno Hadi dan Seno Parnadiyanto. ANAVA ganda tersebut digunakan untuk mengungkap efek suhu dan umur terhadap frekuensi rekombinan pada umumnya akibat pindah silang dalam gen.

Pertanda yang paling jelas tentang terjadinya pindah silang di dalam gen pada Penelitian 5 ini, adalah munculnya tipe normal pada F_2 sebagai salah satu tipe rekombinan. Tipe rekombinan lain juga diharapkan muncul pada F_2 . Tipe rekombinan lain tersebut tidak mustahil merupakan tipe mutan baru. Tipe mutan baru itu akan dimurnikan. Pemurnian termaksud mungkin saja membutuhkan persilangan hingga ke generasi III, IV, dan seterusnya. Apabila ada tipe mutan baru yang berhasil ditemukan, dimurnikan, dan

dipertahankan secara definitip, maka inilah bukti bahwa peristiwa pindah silang memang dapat berakibat terbentuknya gen mutan baru.

V. Jadwal Penelitian

Penelitian 5 dilaksanakan sejak awal Nopember 1993 hingga pertengahan Desember 1993.

VI. Tempat Penelitian

Penelitian 5 juga dilaksanakan di Laboratorium Pendidikan Biologi FPMIPA IKIP MALANG.

F. Penegasan Istilah

Dalam rangkaian penelitian terdapat istilah-istilah yang perlu dijelaskan. Istilah-istilah itu adalah:

- a) persilangan induk adalah persilangan awal dari suatu rangkaian persilangan;
- b) F_1 adalah turunan langsung dari persilangan induk;
- c) F_2 adalah turunan kedua dari persilangan induk; pada rangkaian penelitian ini F_2 merupakan turunan dari persilangan antara sesama F_1 atau turunan dari silang uji;
- d) F_3 , F_4 adalah turunan ketiga dan keempat dari persilangan induk;
- e) silang uji adalah persilangan balik antara F_1 dan induk yang resesiv;

Data yang direkam pada seluruh rangkaian penelitian ini dibatasi pada penampakan fenotip; data genotip maupun biokimiawi tidak direkam. Macam penampakan fenotip adalah yang sesuai dengan tiap strain yang digunakan. Secara umum macam penampakan fenotip itu bersangkutan-paut dengan warna-warna mata (w , w^a , cl , red , se), ukuran lingkaran mata (ey^2), tekstur faset mata (ro), warna-warna tubuh (y , b , e), bentuk-bentuk sayap (dp , vg), ukuran sayap (m), kelainan vena sayap (ci), serta ukuran bristle (ss). Dalam batas tujuan rangkaian penelitian yang hendak dijangkau, kajian yang didasarkan atas data fenotip seperti yang direncanakan sudah memadai.

BAB V

BAB V

HASIL-HASIL PENELITIAN

Pada bab ini akan dikemukakan seluruh data penelitian yang bertumpu pada frekuensi pindah silang. Data frekuensi pindah silang ini direkam bukan atas dasar pengamatan sitologis, tetapi atas dasar ekspresi fenotip rekombinan hasil rekombinasi akibat pindah silang. Gen-gen penanda yang digunakan terletak pada kromosom I (X), II, III dan IV sesuai dengan kebutuhan. Sebagaimana yang sudah ditunjukkan pada bab IV, gen-gen penanda itu adalah y , w , w^a , dan m (pada kromosom X), b , dp , cl , dan vg (pada kromosom II), ss , ro , e , red , dan se (pada kromosom III), serta ci , dan ey^2 (pada kromosom IV).

A. Studi tentang Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Kajian terhadap kejadian pada individu betina dalam perbandingannya dengan kejadian pada individu jantan

Seluruh data penelitian 1 (a, b, dan c) pada suhu kamar (21° – $26,5^{\circ}$ C) ditunjukkan pada lampiran 1.a.1 sampai dengan 1.c.4. Frekuensi rekombinan relatif direkam tanpa memperhatikan frekuensi rekombinan relatif akibat pindah silang ganda. Pada kenyataannya sebagian penanda yang digunakan pada penelitian 1 berjarak lebih besar dari 20 unit peta; sebagian lagi berjarak kurang dari 20 unit peta atau kurang dari 10 unit peta. Namun demikian tujuan penelitian 1 yang mengkaji pindah silang pada individu



betina dan jantan *D. melanogaster*, sudah tercapai tanpa memperhatikan frekuensi rekombinan relatif akibat pindah silang ganda.

Sekalipun tidak tampak pada lampiran 1.a.1 sampai dengan 1.c.4 tersebut, jumlah turunan pada silang uji individu betina jauh lebih tinggi daripada yang terungkap pada silang uji individu jantan. Rincian persentase jumlah turunan hasil silang uji individu jantan dalam perbandingan dengan hasil silang uji individu betina adalah:

- a. pada kromosom II: 40,5%
- b. pada kromosom III: 52,3%
- c. pada kromosom IV: 55,6%

Secara keseluruhan persentase jumlah turunan hasil silang uji individu jantan adalah sebesar 49,5% dari jumlah turunan hasil silang uji individu betina.

Demikian pula sekalipun tidak langsung tampak pada lampiran 1.a.1 sampai dengan 1.c.4, terlihat bahwa di kalangan individu betina frekuensi pindah silang pada kromosom II dan IV jauh lebih tinggi daripada yang seharusnya sesuai dengan jarak penanda-penanda terkait; pada kromosom IV, frekuensi pindah silang tersebut bahkan belasan kali lebih tinggi (penanda $cley^2$). Pada kromosom III individu betina frekuensi pindah silang tidak terlalu menyimpang dari frekuensi yang seharusnya sesuai dengan penanda-penanda terkait.

Ringkasan analisis data hasil transformasi anguler

dari frekuensi rekombinan relatif di kromosom II dan IV penelitian 1a hasil silang uji individu jantan dan betina disajikan pada Tabel 5.1 sampai dengan 5.4 (A1 = kelamin betina, A2 = kelamin jantan). Analisis data di kromosom III tidak dilakukan dengan bantuan statistik; langsung terlihat bahwa pada kromosom III individu jantan dalam batas penanda ssro tidak terjadi pindah silang.

Tabel 5.1

Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^m N \times \phi bdp$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	-0.427
p	0.679

=====

p = dua-ekor.

Tabel 5.2

Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{bdp} \times \text{♀ N}$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	1.658
p	0.123

=====

p = dua-ekor.

Tabel 5.3

Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom IV dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{N} \times \text{♀ ciey}^2$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	-0.415
p	0.687

=====

p = dua-ekor.

Tabel 5.4

Ringkasan analisis data penelitian 1a pada kromosom IV dari persilangan induk $\sigma^1 \text{ciey}_2 \times \text{♀ N}$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	1.687
p	0.114

A1-A2	1.687
p	0.114

=====

p = dua-ekor.

Ringkasan analisis data atas hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II penelitian 1b, hasil silang uji individu jantan dan betina, disajikan pada Tabel 5.5 dan 5.6 (A1 = kelamin betina, A2 = kelamin jantan). Analisis data pada kromosom III tidak dilakukan dengan bantuan statistik, karena langsung terlihat bahwa pada kromosom III individu jantan dalam batas penanda ered tidak terjadi pindah silang.

Tabel 5.5

Ringkasan analisis data penelitian 1b pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \text{♀} \text{ bcl}$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	-0.501
p	0.632

=====

p = dua-ekor.

Tabel 5.6

Ringkasan analisis data penelitian 1b pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{ bcl} \times \text{♀} \text{ N}$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	-0.656
p	0.530

=====

p = dua-ekor.

Ringkasan analisis data hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dan III (persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{ sess} \times \text{♀} \text{ N}$) penelitian 1c, hasil silang uji individu jantan dan betina, disajikan pada

Tabel 5.7, 5.8, dan 5.9 (A1 = kelamin betina, A2 = kelamin jantan). Analisis data pada persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ sess (kromosom III) tidak dilakukan dengan bantuan statistik; langsung terlihat bahwa pada kromosom III individu jantan dalam batas penanda sess tidak terjadi pindah silang.

Tabel 5.7

Ringkasan analisis data penelitian 1c pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ bvg

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	0.295
p	0.770

=====

p = dua-ekor.

Tabel 5.8

Ringkasan analisis data penelitian 1c pada kromosom II dari persilangan induk σ^m bvg $\times \phi$ N

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	1.941
p	0.076

=====

p = dua-ekor.

Tabel 5.9

Ringkasan analisis data penelitian 1c pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\text{♂}} \text{ sess} \times \text{♀ N}$

UJI-t ANTAR KELOMPOK

=====

Sumber	X
A1-A2	11.043
p	0.000

A1-A2	11.043
p	0.000

=====

p = dua-ekor.

Hasil analisis data itu memperlihatkan bahwa hipotesis 1 tentang frekuensi pindah silang pada individu jantan dan betina untuk kromosom II dan IV diterima; untuk kromosom III ditolak. Data pada lampiran 1.a.3, 1.a.4, 1.b.3, 1.b.4, dan 1.c.3, dengan jelas juga menunjukkan bahwa hipotesis 1 tersebut ditolak pada kromosom III. Dalam hal ini terbukti bahwa pada kromosom II dan IV frekuensi pindah silang pada individu jantan *D. melanogaster* tidak berbeda dengan yang terjadi pada individu betina. Pada kromosom III frekuensi pindah silang pada individu jantan berbeda dengan yang terjadi pada individu betina, bahkan dapat dinyatakan bahwa pada kromosom III individu jantan cenderung tidak terjadi pindah silang.

B. Pengaruh Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi pada gen-gen yang berjarak (dalam unit peta) dekat maupun yang berjarak jauh

1. Pengaruh Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *D. melanogaster*: Studi pada gen-gen yang berjarak dekat

Data penelitian disajikan pada lampiran 2.a.1.1, 2.1.2.1, 2.a.3, dan 2.a.4. Rentang suhu kamar (SK) pada penelitian ini adalah $21^{\circ}\text{C} - 26,5^{\circ}\text{C}$. Oleh karena penanda yang digunakan pada penelitian 2a berjarak kurang dari 10 unit peta (1,5 dan 2 unit peta), maka frekuensi rekombinan relatif yang direkam, merupakan akibat pindah silang tunggal; dan pengkajian efek perlakuan dapat lebih mantap dilaksanakan. Ringkasan analisis data atas hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif disajikan pada Tabel 5.10 sampai dengan 5.13. Uji lanjutan ditunjukkan pada lampiran 2.a.1.2 dan 2.a.2.2.

Tabel 5.10

Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal (A = suhu, B = kromosom)

Suaber	JK	db	RK	F	R _f	p
Antar A	49.948	2	24.974	4.932	0.003	0.013
Antar B	14,544.090	1	14,544.090	2,871.984	0.983	0.000
Inter AB	17.636	2	8.818	1.741	0.001	0.188
Dalam	182.309	36	5.064	--	--	--
Total	14,793.980	41	--	--	--	--

Tabel 5.11.

Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu σ dari persilangan-persilangan induk σ^{\uparrow} strain Normal dan σ strain mutan. (A = suhu, B = kromosom)

Sumber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	39.759	2	19.880	3.333	0.003	0.046
Antar B	14,483.110	1	14,483.110	2,428.139	0.981	0.000
Inter AB	23.146	2	11.573	1.940	0.002	0.157
Dalam	214.729	36	5.965	--	--	--
Total	14,760.750	41	--	--	--	--

Tabel 5.12

Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom IV individu σ^{\uparrow} dan σ dari persilangan induk $\sigma^{\uparrow} N \times \sigma$ cley² (A = suhu, B = Jenis Kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	65.561	2	32.781	2.810	0.134	0.072
Antar B	2.376	1	2.376	0.204	0.005	0.659
Inter AB	0.872	2	0.436	0.037	0.002	0.964
Dalam	419.964	36	11.666	--	--	--
Total	488.773	41	--	--	--	--

Tabel 5.13

Ringkasan analisis data penelitian 2a pada kromosom IV individu σ^{m} dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^{\text{m}} \text{ciey}^2 \times \phi \text{N}$ (A = suhu, B = jenis kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	p
Antar A	14.230	2	7.115	1.247	0.299
Antar B	0.000	1	0.000	0.000	0.990
Inter AB	28.657	2	14.329	2.512	0.093
Dalam	205.355	36	5.704	--	--
Total	248.242	41	--	--	--

Hasil analisis itu memperlihatkan bahwa pada persilangan induk σ^{m} mutan (yw, ciey^2) $\times \phi \text{N}$ maupun $\sigma^{\text{m}} \text{N} \times \phi$ mutan (yw, ciey^2), suhu berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (di kalangan sesama individu betina). Sebaliknya pada persilangan induk $\sigma^{\text{m}} \text{N} \times \phi \text{ciey}^2$ maupun $\sigma^{\text{m}} \text{ciey}^2 \times \phi \text{N}$, suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (tanpa perbedaan kelamin). Oleh karena itu jelas terlihat bahwa pada persilangan induk σ^{m} mutan (yw, ciey^2) $\times \phi \text{N}$ maupun $\sigma^{\text{m}} \text{N} \times \phi$ mutan (yw, ciey^2) hipotesis 2 tentang pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina antara gen-gen penanda berjarak dekat diterima; dan pada persilangan induk $\sigma^{\text{m}} \text{N} \times \phi \text{ciey}^2$ maupun $\sigma^{\text{m}} \text{ciey}^2 \times \phi \text{N}$, hipotesis 2 tentang pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang pada gen penanda berjarak dekat tanpa perbedaan kelamin ditolak. Perbedaan efek suhu tersebut bersangkutan-paut dengan kondisi persilangan. Pada

persilangan induk σ^7 mutan (yw, $cley^2$) maupun persilangan resiproknya, efek suhu dikaji di antara sesama individu betina; sedangkan pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi cley^2$ maupun resiproknya, efek suhu dikaji tanpa perbedaan kelamin.

Pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi cley^2$ maupun persilangan resiproknya, frekuensi pindah silang di kromosom IV antara individu jantan dan betina tidak berbeda satu sama lain; interaksi suhu dan jenis kelamin juga tidak berpengaruh. Dengan demikian pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi cley^2$ maupun persilangan resiproknya, hipotesis 2 tentang pengaruh jenis kelamin maupun interaksinya dengan suhu terhadap frekuensi pindah silang pada gen penanda berjarak dekat ditolak.

Pada persilangan induk σ^7 mutan (yw, $cley^2$) $\times \varphi N$, hasil uji lanjutan memperlihatkan bahwa di kalangan sesama individu betina, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu $18^\circ C$ belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom I maupun IV; pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu $28^\circ C$ menyebabkan peningkatan frekuensi pindah silang pada kromosom I dan IV di kalangan sesama individu betina.

Pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ mutan (yw, $cley^2$), hasil uji lanjutan memperlihatkan bahwa di kalangan sesama individu betina pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu $18^\circ C$ belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang

pada kromosom I dan IV; pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 28°C menyebabkan terjadinya penurunan frekuensi pindah silang pada kromosom I dan IV di kalangan sesama individu betina, sedangkan frekuensi pindah silang pada kromosom-kromosom tersebut dalam suhu 18°C dan 28°C tidak berbeda nyata.

Hasil uji lanjutan berkenaan dengan frekuensi pindah silang pada kromosom I dan IV di kalangan sesama individu betina pada ke dua persilangan induk tersebut juga memperlihatkan kenyataan yang lain. Sekalipun pada ke dua persilangan induk itu, suhu berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom I dan IV di kalangan sesama individu betina, efek yang ditimbulkannya berlawanan. Pada persilangan induk σ^7 mutan (yw, $cley^2$) x ϕ N, suhu dipandang meningkatkan frekuensi pindah silang, sedangkan di lingkup persilangan induk σ^7 N x ϕ mutan (yw, $cley^2$), efek suhu terhadap frekuensi pindah silang justru sebaliknya. Kenyataan tersebut bersangkutan paut dengan perbedaan sitoplasma antara turunan pada ke dua persilangan induk itu. Pada persilangan induk σ^7 mutan (yw, $cley^2$) x ϕ N, seluruh turunan F_1 mewarisi sitoplasma strain N; sedangkan pada persilangan induk σ^7 N x ϕ mutan (yw, $cley^2$), sitoplasma berasal dari strain mutan.

Hasil analisis data (Tabel 5.10 dan 5.11) juga memperlihatkan bahwa pada persilangan induk σ^7 mutan (yw, $cley^2$) x ϕ N maupun σ^7 N x ϕ mutan (yw, $cley^2$), frekuensi pindah

silang antara kromosom I dan IV pada sesama individu betina berbeda satu sama lain. Pada ke dua persilangan induk itu, frekuensi pindah silang pada kromosom IV 87,7 - 111,6 kali lebih tinggi daripada yang terjadi pada kromosom I, sekalipun jarak penanda-penanda di ke dua kromosom itu hanya berselisih 0,5 unit peta. Atas dasar kenyataan tersebut hipotesis 2 tentang frekuensi pindah silang antara kromosom dalam batas jarak penanda dekat pada individu betina diterima. Pada bagian lain hasil analisis data juga memperlihatkan bahwa interaksi antara suhu dan kromosom tidak berpengaruh atas frekuensi pindah silang pada ke dua kromosom itu di kalangan sesama individu betina. Kenyataan tersebut terungkap baik pada persilangan induk σ^7 mutan ($yw, ciey^2$) \times ϕ N maupun σ^7 N \times ϕ mutan ($yw, ciey^2$). Oleh karena itu hipotesis 2 tentang efek interaksi suhu dan kromosom terhadap frekuensi pindah silang dalam batas jarak penanda dekat pada individu betina ditolak.

2. Pengaruh Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *D. melanogaster*: Studi pada gen-gen yang berjarak jauh

Data penelitian disajikan pada lampiran 2.b.1.1, 2.b.2.1, 2.b.3.1, dan 2.b.4.1. Rentang suhu kamar (SK) pada penelitian ini adalah $21^{\circ}\text{C} - 26,5^{\circ}\text{C}$. Oleh karena penanda yang digunakan pada penelitian 2b berjarak lebih dari 20 unit peta, maka frekuensi rekombinan relatif aki-

bat pindah silang ganda tidak dapat dideteksi; dan frekuensi rekombinan relatif yang direkam merupakan akibat dari pindah silang tunggal. Pengkajian terhadap efek perlakuan dilaksanakan dalam batas tersebut.

Ringkasan analisis data atas hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif disajikan pada Tabel 5.14 sampai dengan 5.17. Uji lanjutan ditunjukkan pada lampiran 2.b.1.2 - 2.b.1.3, 2.b.2.2 - 2.b.2.3, 2.b.3.2 - 2.b.3.5, 2.b.4.2 - 2.b.4.4.

Tabel 5.14

Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu σ dari persilangan-persilangan induk σ strain Normal dan σ strain mutan (A = suhu, B = kromosom)

Suaber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	21.004	2	10.502	1.915	0.009	0.155
Antar B	1,936.281	2	968.140	176.538	0.812	0.000
Inter AB	130.102	4	32.525	5.931	0.055	0.001
Dalam	296.137	54	5.484	--	--	--
Total	2,383.524	62	--	--	--	--

Tabel 5.15

Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal (A = suhu, B = kromosom)

Sumber	JK	db	RK	F	R)	p
Antar A	38.657	2	19.328	3.506	0.026	0.036
Antar B	1,130.451	2	565.226	102.532	0.746	0.000
Inter AB	48.537	4	12.134	2.201	0.032	0.080
Dalam	297.683	54	5.513	--	--	--
Total	1,515.328	62	--	--	--	--

Tabel 5.16

Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom II dan III individu ♂ maupun ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan (A = suhu, B = kromosom, C = jenis kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	R)	p
Antar A	13.526	2	6.763	1.526	0.001	0.223
Antar B	12,626.080	1	12,626.080	2,849.370	0.485	0.000
Antar C	6,768.946	1	6,768.946	1,527.571	0.260	0.000
Inter AB	67.693	2	33.847	7.638	0.003	0.001
Inter AC	37.715	2	18.858	4.256	0.001	0.018
Inter BC	6,139.415	1	6,139.415	1,385.502	0.236	0.000
Inter ABC	40.564	2	20.282	4.577	0.002	0.013
Ralat	319.045	72	4.431	--	--	--
Total	26,012.990	83	--	--	--	--

Tabel 5.17

Ringkasan analisis data penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^m maupun ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^m strain mutan dan ϕ strain Normal (A = suhu, B = kromosom, C = jenis kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	R ₁	p
Antar A	23.869	2	11.935	1.748	0.001	0.180
Antar B	13,199.600	1	13,199.600	1,933.370	0.562	0.000
Antar C	4,608.727	1	4,608.727	675.049	0.196	0.000
Inter AB	5.984	2	2.992	0.438	0.000	0.653
Inter AC	54.324	2	27.162	3.978	0.002	0.022
Inter BC	5,020.173	1	5,020.173	735.314	0.214	0.000
Inter ABC	69.034	2	34.517	5.056	0.003	0.009
Ralat	491.562	72	6.827	--	--	--
Total	23,473.270	83	--	--	--	--

Hasil analisis data memperlihatkan bahwa pada persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ mutan (wm, bcl, sess) perlakuan suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di kalangan sesama individu betina; tetapi pada persilangan induk σ^m mutan (wm, bcl, sess) $\times \phi N$, perlakuan suhu terbukti berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang. Pada persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ mutan (bcl, sess), maupun σ^m mutan (bcl, sess) $\times \phi N$, perlakuan suhu ternyata tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (tanpa pembe-

daan kelamin).

Atas dasar hasil persilangan itu jelas terlihat bahwa hipotesis 2 tentang pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina antara gen-gen penanda berjarak jauh ditolak pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (wm, bcl, sess), tetapi diterima pada persilangan σ^N mutan (wm, bcl, sess) $\times \varphi N$; dan pada persilangan induk $\sigma^N N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) maupun σ^N mutan (bcl, sess) $\times \varphi N$ hipotesis 2 tentang pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang antara gen-gen penanda berjarak jauh tanpa perbedaan kelamin ditolak.

Bahwa hipotesis 2 tentang pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina tersebut ditolak pada persilangan induk $\sigma^N N \times \varphi$ mutan (wm, bcl, sess), tetapi diterima pada persilangan resiproknya, penjelasannya mungkin bersangkutan-paut dengan perbedaan sitoplasma turunan antara ke dua persilangan induk itu. Secara umum efek suhu pada persilangan induk $\sigma^N N \times \varphi$ mutan (wm, bcl, sess) serta persilangan resiproknya berbeda dengan yang terungkap pada lingkup persilangan induk $\sigma^N N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) serta persilangan resiproknya. Perbedaan tersebut bersangkutan-paut dengan kondisi persilangan. Pada persilangan induk $\sigma^N N \times \varphi$ mutan (wm, bcl, sess) serta persilangan resiproknya, efek suhu dikaji di antara sesama individu betina; sedangkan pada persilangan induk $\sigma^N N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) serta persilangan resiproknya, efek suhu

dikaji tanpa perbedaan kelamin.

Pada persilangan induk σ^7 mutan (wm, bcl, sess) x φ N, hasil uji lanjutan memperlihatkan bahwa di kalangan sesama individu betina pergeseran ke suhu 28°C cenderung meningkatkan frekuensi pindah silang, sedangkan pergeseran ke suhu 18°C meningkatkan frekuensi pindah silang.

Hasil analisis data (Tabel 5.14 dan 5.15) memperlihatkan bahwa frekuensi pindah silang sangat berbeda antara kromosom pada persilangan induk σ^7 N x φ mutan (wm, bcl, sess) maupun persilangan resiproknya. Kenyataan serupa juga dijumpai pada persilangan induk σ^7 N x φ mutan (bcl, sess) maupun persilangan resiproknya (Tabel 5.16 dan 5.17). Sebagaimana yang telah dikemukakan, frekuensi pindah silang yang sangat berbeda antara kromosom tersebut, sama sekali tidak mencakup frekuensi pindah silang ganda. Dalam hubungan ini jelas terlihat bahwa hipotesis 2 tentang frekuensi pindah silang antara kromosom dalam batas jarak penanda jauh pada individu betina diterima; demikian pula halnya dengan hipotesis 2 tentang frekuensi pindah silang antara kromosom dalam batas jarak penanda jauh tanpa perbedaan kelamin. Hasil uji lanjutan memperlihatkan bahwa pada persilangan induk σ^7 N x φ mutan (wm, bcl, sess), frekuensi pindah silang pada sesama individu betina, antara kromosom I, II dan III berbeda satu sama lain; yang paling rendah frekuensinya adalah pada kromosom I, dan yang paling tinggi adalah pada kromosom II. pada per-



silangan induk σ^7 mutan (wm, bcl, sess) \times φ N hasil uji lanjutan memperlihatkan bahwa frekuensi pindah silang yang terendah adalah pada kromosom III dan I; dan yang tertinggi adalah pada kromosom II. Pada persilangan induk σ^7 N \times φ mutan (bcl, sess), frekuensi pindah silang yang lebih tinggi adalah di kromosom II yaitu sekitar 2,7 kali lebih tinggi daripada yang terungkap di kromosom III, padahal jarak penanda-penanda di ke dua kromosom tersebut hanya berselisih 0,5 unit peta. Pada persilangan resiproknya, kenyataan semacam dijumpai pula; frekuensi pindah silang di kromosom II adalah sekitar 3,1 kali lebih tinggi dari pada yang terungkap di kromosom III.

Hasil analisis data (Tabel 5.14) memperlihatkan bahwa pada persilangan induk σ^7 N \times φ mutan (wm, bcl, sess) interaksi antara suhu dan kromosom sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada ke tiga kromosom itu di kalangan sesama individu betina; pada persilangan resiproknya interaksi antara suhu dan kromosom terbukti tidak berpengaruh (Tabel 5.15). Atas dasar kenyataan tersebut hipotesis 2 tentang efek interaksi suhu dan kromosom terhadap frekuensi pindah silang dalam batas jarak penanda jauh pada individu betina diterima pada persilangan induk σ^7 N \times φ mutan (wm, bcl, sess), tetapi ditolak pada persilangan resiproknya. Perbedaan tersebut mungkin bersangkutan-paut dengan adanya perbedaan sitoplasma antara turunan di ke dua persilangan induk. Hasil uji

lanjutan interaksi tersebut memperlihatkan bahwa pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (wm, bcl, sess) pada sesama individu betina, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun 28°C tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di kromosom I. Di kromosom III hasil uji lanjutan tersebut memperlihatkan bahwa pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 28°C menurunkan frekuensi pindah silang, tetapi pergeseran ke suhu 18°C hanya cenderung menurunkan frekuensi; sebaliknya di kromosom II, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 28°C maupun 18°C belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang.

Pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) maupun persilangan resiproknya hasil analisis data (Tabel 5.16 dan 5.17) memperlihatkan bahwa frekuensi pindah silang pada individu betina sangat berbeda dengan yang terungkap pada individu jantan. Pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (bcl, sess), frekuensi pindah silang pada individu betina sebesar 1,78 kali lebih tinggi daripada yang terungkap pada individu jantan; sedangkan pada persilangan resiproknya, frekuensi pindah silang pada individu betina sebesar 1,57 kali lebih tinggi daripada yang terungkap pada individu jantan. Dalam hubungan ini jelas terlihat bahwa hipotesis 2 tentang frekuensi pindah silang pada autosom (kromosom II dan III) dalam batas jarak penanda jauh antara individu jantan dan betina diterima pada ke dua persilangan induk.

Interaksi antara suhu dan kromosom pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) terbukti sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang; pada persilangan resiproknya interaksi tersebut tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang. Perbedaan ini mungkin bersangkutan dengan perbedaan sitoplasma antara turunan di ke dua persilangan induk itu. Oleh karena itu hipotesis 2 tentang efek interaksi suhu dan kromosom terhadap frekuensi pindah silang pada autosom (kromosom II dan III) dalam batas jarak penanda jauh tanpa pembedaan kelamin diterima pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (bcl, sess), tetapi ditolak pada persilangan resiproknya. Hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) memperlihatkan bahwa pada kromosom III pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C cenderung menurunkan frekuensi pindah silang; sedangkan pergeseran ke suhu 28°C menurunkan frekuensi pindah silang. Dalam hubungan ini pada kromosom II pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C terbukti belum berpengaruh atas frekuensi pindah silang.

Interaksi antara suhu dan kelamin pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) maupun persilangan resiproknya ternyata berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (Tabel 5.16 dan 5.17). Dengan demikian hipotesis 2 tentang efek interaksi suhu dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada autosom (kromosom II dan III)

dalam batas jarak penanda jauh diterima pada ke dua persilangan induk tersebut. Hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) memperlihatkan bahwa pada individu jantan, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu $18^\circ C$ maupun ke suhu $28^\circ C$ belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang; pada individu betina pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu $18^\circ C$ belum menurunkan frekuensi pindah silang, tetapi pergeseran ke suhu $28^\circ C$ terbukti menurunkan frekuensi pindah silang. Dalam hubungan ini hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk σ^7 mutan (bcl, sess) $\times \varphi N$ memperlihatkan bahwa pada individu jantan, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu $28^\circ C$ maupun ke suhu $18^\circ C$ terbukti menurunkan frekuensi pindah silang; pada individu betina pergeseran-pergeseran suhu tersebut belum berpengaruh atas frekuensi pindah silang, sekalipun terlihat ada kecenderungan menurunkan frekuensi tersebut.

Interaksi antara kromosom dan jenis kelamin pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ mutan (bcl, sess) maupun persilangan resiproknya sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (Tabel 5.16 dan 5.17). Oleh karena itu hipotesis 2 tentang efek interaksi kromosom dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada autosom (kromosom II dan III) dalam batas jarak penanda jauh diterima pada ke dua persilangan induk ini. Hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ mutan (bcl, sess)

memperlihatkan bahwa di kromosom III pindah silang hanya terjadi pada individu betina; sedangkan di kromosom II frekuensi pindah silang pada individu betina tidak berbeda dengan yang terungkap pada individu jantan. Hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk σ^a mutan (bcl, sess) x φ N memperlihatkan frekuensi pindah silang di kromosom III antara individu betina dan jantan sangat berbeda; frekuensi pindah silang pada individu betina sekitar 50,6 kali lipat dari yang terungkap pada individu jantan. Dalam hubungan ini frekuensi pindah silang di kromosom II antara individu betina dan jantan tidak berbeda.

Interaksi antara suhu, kromosom, dan jenis kelamin pada persilangan induk σ^a N x φ mutan (bcl, sess) berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang; sedangkan pada persilangan resiproknya, interaksi tersebut sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (Tabel 5.16 dan 5.17). Dengan demikian hipotesis 2 tentang efek interaksi suhu, kromosom dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada autosom (kromosom II dan III) dalam batas jarak penanda jauh diterima pada ke dua persilangan induk ini. Hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk σ^a N x φ mutan (bcl, sess), memperlihatkan bahwa individu jantan tidak mengalami pindah silang di kromosom III pada suhu kamar, suhu 18°C maupun suhu 28°C; pada individu betina frekuensi pindah silang di kromosom III cenderung menurun jika suhu bergeser dari suhu kamar ke suhu

18°C, tetapi frekuensi pindah silang menurun jika suhu bergeser ke suhu 28°C. Dalam hubungan ini frekuensi pindah silang di kromosom II antara individu jantan dan betina belum berbeda sekalipun terjadi pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C.

Hasil uji lanjutan interaksi tersebut pada persilangan induk o⁷mutan (bcl, sess) x ♀ N memperlihatkan bahwa jika suhu bergeser dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C, maka individu jantan tidak mengalami lagi peristiwa pindah silang pada kromosom III; pada individu betina frekuensi pindah silang di kromosom III masih belum berbeda di saat terjadi pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 28°C maupun ke suhu 18°C, sekalipun jika diperhatikan terlihat ada kecenderungan peningkatan frekuensi. Dalam hubungan ini frekuensi pindah silang di kromosom II antara individu jantan dan betina belum berbeda, sekalipun terjadi pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 28°C maupun ke suhu 18°C.

C. Pengaruh Suhu, Umur, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang

Rekaman data penelitian ini ditunjukkan pada lampiran 3.1.1, 3.2.1, 3.3, dan 3.4.1. Rentang suhu kamar (SK) pada penelitian ini adalah 21°C - 27°C.

Oleh karena penanda yang digunakan pada penelitian 3 berupa tiga lokus (ywm untuk kromosom I, eredro untuk kromosom III), maka frekuensi rekombinan relatif yang direkam sudah mencakup frekuensi akibat pindah silang ganda. Akan tetapi karena jarak antara wm masih lebih besar dari 20 unit peta, maka masih ada pula frekuensi rekombinan relatif akibat pindah silang ganda (antara wm) yang tidak dapat direkam. Berkenaan dengan penanda eredro, frekuensi rekombinan relatif yang direkam memang diyakini sudah mencakup semua frekuensi rekombinan relatif akibat pindah silang ganda yang berlangsung dalam jarak lokus eredro; jarak rede maupun ero masih lebih kecil dari 20 unit peta. Pengkajian efek-efek perlakuan dilaksanakan dalam batas-batas itu.

Ringkasan analisis data atas hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif penelitian ini disajikan pada Tabel 5.18 sampai dengan 5.21. Uji lanjutan ditunjukkan pada lampiran 3.1.2 - 3.1.4, 3.2.2, dan 3.4.2. Hasil analisis data dalam hubungannya dengan pengujian hipotesis-hipotesis penelitian itu akan dikemukakan lebih lanjut.

Tabel 5.18

Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom III individu σ^{N} dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \phi$ eredro (A = suhu, B = umur, C = jenis kelamin)

Suaber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	38.530	2	19.265	3.627	0.001	0.029
Antar B	19.228	2	9.614	1.810	0.000	0.167
Antar C	39,821.150	1	39,821.150	7,498.151	0.977	0.000
Inter AB	165.548	4	41.387	7.793	0.004	0.000
Inter AC	11.992	2	5.996	1.129	0.000	0.327
Inter BC	69.195	2	34.597	6.515	0.002	0.003
Inter ABC	48.469	4	12.117	2.282	0.001	0.064
Ralat	573.566	108	5.311	--	--	--
Total	40,747.680	125	--	--	--	--

Tabel 5.19

Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom III individu σ^m dan ϕ dari persilangan induk σ^m eredro \times ϕ N (A = suhu, B = umur, C = jenis kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	R)	p
Antar A	67.310	2	33.655	3.986	0.002	0.021
Antar B	7.848	2	3.924	0.465	0.000	0.635
Antar C	39,447.990	1	39,447.990	4,671.615	0.972	0.000
Inter AB	74.856	4	18.714	2.216	0.002	0.071
Inter AC	11.232	2	5.616	0.665	0.000	0.521
Inter BC	12.025	2	6.012	0.712	0.000	0.503
Inter ABC	52.876	4	13.219	1.565	0.001	0.188
Ralat	911.972	108	8.444	--	--	--
Total	40,586.110	125	--	--	--	--

Tabel 5.20

Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom I
(X) individu ♀ dari persilangan induk ♂^N × ♀^{ywm}
(A = suhu, B = umur)

Sumber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	43.481	2	21.740	2.522	0.075	0.088
Antar B	9.813	2	4.907	0.569	0.017	0.574
Inter AB	63.560	4	15.890	1.844	0.109	0.133
Dalam	465.443	54	8.619	--	--	--
Total	582.297	62	--	--	--	--

Tabel 5.21

Ringkasan analisis data penelitian 3 pada kromosom I
(X) individu ♀ dari persilangan induk ♂^{ywm} × ♀^N
(A = suhu, B = umur)

Sumber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	76.301	2	38.151	4.543	0.132	0.015
Antar B	29.350	2	14.675	1.747	0.051	0.182
Inter AB	18.645	4	4.661	0.555	0.032	0.699
Dalam	453.501	54	8.398	--	--	--
Total	577.797	62	--	--	--	--

1. Efek Perlakuan Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III

Pada ke dua macam persilangan induk dari penelitian ini (♂^N × ♀^{eredro} dan ♂^{eredro} × ♀^N) perlakuan suhu

ternyata berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III (Tabel 5.18 dan 5.19). Atas dasar hasil penelitian ini hipotesis 3 tentang efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III tanpa perbedaan kelamin diterima.

Pemeriksaan melalui uji lanjutan memperlihatkan bahwa pada persilangan induk $\sigma^m N \times \varphi$ eredro pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang, tetapi frekuensi pindah silang pada suhu 18°C berbeda dengan yang terungkap pada suhu 28°C . Pada persilangan induk σ^m eredro $\times \varphi N$, pergeseran dari suhu kamar ke suhu 18°C belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang; sebaliknya pergeseran dari suhu kamar ke suhu 28°C meningkatkan frekuensi pindah silang.

2. Efek Perlakuan Umur terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III

Frekuensi pindah silang pada kromosom III di antara ketiga macam umur yang diperlakukan tidak berbeda satu sama lain. Kenyataan tersebut terungkap pada persilangan induk $\sigma^m N \times \varphi$ eredro maupun pada σ^m eredro $\times \varphi N$ (Tabel 5.18 dan 5.19). Atas dasar kenyataan tersebut hipotesis 3 tentang efek umur terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III tanpa perbedaan kelamin tidak diterima.

3. Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III di antara Individu Jantan dan Betina

Pada persilangan induk $\sigma^{\wedge}N \times \text{♀}$ eredro maupun σ^{\wedge} eredro $\times \text{♀} N$ frekuensi pindah silang di kromosom III antara individu jantan dan betina ternyata sangat berbeda satu sama lain (Tabel 5.18 dan 5.19). Pada ke dua macam persilangan induk itu frekuensi pindah silang pada individu betina jauh lebih tinggi daripada yang terungkap pada individu jantan; frekuensi kejadian pada individu betina sekitar 73 - 93 kali lebih tinggi. Atas dasar kenyataan tersebut hipotesis 3 tentang gambaran frekuensi pindah silang pada kromosom III antara individu betina dan jantan diterima.

Hasil penelitian ini juga memperlihatkan bahwa sekalipun selisih frekuensi pindah silang pada kromosom III antara individu jantan dan betina demikian besar, jelas terlihat bahwa peristiwa pindah silang dapat juga terjadi pada kromosom III individu jantan *D. melanogaster*. Kenyataan semacam ini sudah terungkap pada hasil penelitian 1 (a, b, dan c) serta penelitian 2 (a dan b).

4. Efek Interaksi terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III

Pada persilangan induk $\sigma^{\wedge}N \times \text{♀}$ eredro ternyata interaksi antara suhu dan umur sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang (Tabel 5.18). Sebaliknya pada persilangan induk σ^{\wedge} eredro $\times \text{♀} N$, interaksi antara suhu dan umur tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah

silang (Tabel 5.19). Oleh karena itu hipotesis 3 tentang efek interaksi suhu dan umur terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III tanpa perbedaan kelamin diterima pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \varphi$ eredro, tetapi ditolak pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi \text{ N}$. Penjelasan yang mungkin atas adanya perbedaan seperti termaksud adalah perbedaan sitoplasma pada turunan $\sigma^{\text{N}} \times \varphi$ eredro dan turunan $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi \text{ N}$. Uji lanjut memperlihatkan bahwa individu yang berumur 24 hari dalam suhu kamar serta individu yang berumur kurang dari sehari dalam suhu 18°C mengalami pindah silang dalam frekuensi yang sama. Frekuensi pindah silang tersebut ternyata lebih tinggi daripada yang dijumpai pada kelompok interaksi antara suhu dan umur yang lain.

Interaksi suhu dan jenis kelamin tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III. Hal ini terlihat pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \varphi$ eredro maupun $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi \text{ N}$ (Tabel 5.18 dan 5.19). Oleh karena itu hipotesis 3 tentang efek interaksi suhu dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III ditolak.

Interaksi umur dan jenis kelamin sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III, khususnya pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \varphi$ eredro (Tabel 5.18.); pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi \text{ N}$, interaksi itu tidak berpengaruh (Tabel 5.19). Oleh karena itu

hipotesis 3 tentang efek interaksi umur dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III diterima pada persilangan induk $\sigma^{\wedge}N \times \varphi$ eredro, tetapi ditolak pada persilangan induk σ^{\wedge} eredro $\times \varphi N$. Satu penjelasan yang mungkin atas perbedaan itu adalah perbedaan sitoplasma pada turunan $\sigma^{\wedge}N \times \varphi$ eredro dan turunan σ^{\wedge} eredro $\times \varphi N$. Uji lanjutan memperlihatkan bahwa pada individu betina yang semakin tua tidak terjadi penurunan frekuensi pindah silang.

Pada persilangan induk $\sigma^{\wedge}N \times \varphi$ eredro maupun σ^{\wedge} eredro $\times \varphi N$, interaksi suhu, umur, dan jenis kelamin tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang. Oleh karena itu hipotesis 3 tentang efek interaksi suhu, umur dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III ditolak pada ke dua persilangan induk tersebut.

Efek Perlakuan Suhu, Umur, maupun Interaksinya terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom Kelamin X

5.20 memperlihatkan individu betina ditolak pada persilangan induk $\sigma^{\wedge}N \times \varphi$ ywm, tetapi diterima pada persilangan induk σ^{\wedge} ywm $\times \varphi N$.

Perbedaan tersebut mungkin disebabkan oleh perbedaan sitoplasma turunan antara ke dua persilangan induk. Hasil uji lanjutan memperlihatkan bahwa pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C menurunkan frekuensi pindah silang pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{ ywm} \times \text{♀ N}$; tetapi pergeseran dari suhu kamar ke suhu 28°C belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang.

Umur maupun interaksi antara suhu dan umur ternyata tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang, baik pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{ N} \times \text{♀ ywm}$ maupun $\sigma^{\text{N}} \text{ ywm} \times \text{♀ N}$ (Tabel 5.20 dan 5.21). Oleh karena itu hipotesis 3 tentang efek umur maupun interaksinya dengan suhu terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom I (X) di kalangan individu betina ditolak, baik pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \text{ N} \times \text{♀ ywm}$ maupun $\sigma^{\text{N}} \text{ ywm} \times \text{♀ N}$.

Sekalipun tidak langsung tampak pada data penelitian di lampiran 3.1.1, 3.2.1, 3.3, dan 3.4.1, perlu dinyatakan bahwa peristiwa pindah silang pada kromosom I (dalam jarak penanda ywm) maupun kromosom III (dalam jarak penanda eredro) tidak berakibat munculnya sesuatu gen mutan baru. Ciri-ciri fenotip yang tampak dari hasil silang uji baik pada individu betina maupun jantan membuktikan hal tersebut.

D. Pengaruh Suhu, Cafein, dan Jenis Kelamin terhadap Kejadian Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster*: Studi tentang gambaran kemungkinan terjadinya mutasi gen akibat pindah silang dan frekuensi pindah silang

Rekaman data penelitian disajikan pada lampiran 4.1, 4.2.1, 4.3, dan 4.4.1. Rentang suhu kamar (SK) penelitian ini adalah 21°C - 27°C . Ringkasan analisis data hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif penelitian disajikan pada Tabel 5.22 s/d 5.25. Uji lanjutan ditunjukkan pada lampiran 4.2.2 - 4.2.3, dan 4.4.2. Hasil analisis data untuk pengujian hipotesis dikemukakan lebih lanjut.

Penanda pada penelitian 4 juga berupa 3 lokus yaitu ywm (kromosom I) dan eredro (kromosom III). Frekuensi rekombinan relatif yang direkam sudah mencakup frekuensi akibat pindah silang ganda; pada kromosom I, karena jarak antara lokus w dan m lebih besar dari 20 unit peta, masih ada pula frekuensi rekombinan relatif akibat pindah silang ganda (antara wm) yang tidak terdeteksi. Frekuensi rekombinan relatif dalam batas penanda eredro (kromosom III) sudah mencakup frekuensi rekombinan relatif akibat pindah silang ganda dalam jarak lokus eredro. Pengkajian efek perlakuan pada bagian ini dilaksanakan dalam batas-batas itu.

Tabel 5.22

Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom III individu σ^m dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ eredro (A = suhu, B = cafein, C = jenis kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	R)	p
Antar A	61.855	2	30.927	1.909	0.002	0.151
Antar B	61.716	2	30.858	1.905	0.002	0.152
Antar C	37,796.740	1	37,796.740	2,333.323	0.947	0.000
Inter AB	129.084	4	32.271	1.992	0.003	0.100
Inter AC	54.616	2	27.308	1.686	0.001	0.188
Inter BC	5.652	2	2.826	0.174	0.000	0.841
Inter ABC	67.979	4	16.995	1.049	0.002	0.386
Ralat	1,749.457	108	16.199	--	--	--
Total	39,927.100	125	--	--	--	--

Tabel 5.23

Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk σ^7 eredro \times ϕ N (A = suhu, B = cafein, C = jenis kelamin)

Sumber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	16.854	2	8.427	2.242	0.000	0.109
Antar B	21.856	2	10.928	2.908	0.001	0.057
Antar C	40,441.850	1	40,441.850	10,760.750	0.987	0.000
Inter AB	4.100	4	1.025	0.273	0.000	0.894
Inter AC	3.682	2	1.841	0.490	0.000	0.620
Inter BC	14.132	2	7.066	1.880	0.000	0.155
Inter ABC	53.044	4	13.261	3.528	0.001	0.010
Ralat	405.894	108	3.758	--	--	--
Total	40,961.420	125	--	--	--	--

Tabel 5.24

Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom I (X) individu ϕ dari persilangan induk σ^7 N \times ϕ ywm (A = suhu, B = cafein)

Sumber	JK	db	RK	F	R}	p
Antar A	12.475	2	6.237	0.326	0.011	0.728
Antar B	4.458	2	2.229	0.117	0.004	0.890
Inter AB	121.320	4	30.330	1.587	0.104	0.190
Dalam	1,032.177	54	19.114	--	--	--
Total	1,170.430	62	--	--	--	--

Tabel 5.25

Ringkasan analisis data penelitian 4 pada kromosom I
(X) individu ♀ dari persilangan induk ♂^{ywm} × ♀^N
(A = suhu, B = cafein)

Sumber	JK	db	RK	F	R)	p
Antar A	211.401	2	105.701	4.731	0.131	0.013
Antar B	7.514	2	3.757	0.168	0.005	0.847
Inter AB	192.159	4	48.040	2.150	0.119	0.086
Dalam	1,206.582	54	22.344	--	--	--
Total	1,617.656	62	--	--	--	--

1. Efek Perlakuan Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III

Perlakuan suhu ternyata tidak berbeda efeknya terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III. Kenyataan tersebut terlihat pada analisis data dari ke dua macam persilangan induk ($\sigma^N \times \text{♀}$ eredro dan $\sigma^{\text{eredro}} \times \text{♀} N$), sebagaimana yang ditunjukkan pada Tabel 5.22 dan 5.23. Dalam hubungan ini sudah jelas terlihat bahwa hipotesis 4 tentang efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III tanpa pembedaan kelamin tidak diterima.

2. Efek Perlakuan Cafein terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III

Pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \text{♀} N$, perlakuan cafein ternyata berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III; tetapi pada persilangan induk $\sigma^N \times \text{♀}$

eredro, perlakuan cafein tidak berpengaruh (Tabel 5.22 dan 5.23). Oleh karena itu jelas terlihat bahwa pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ eredro, hipotesis 4 tentang efek cafein terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III tanpa perbedaan kelamin ditolak, sedangkan pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi N$, hipotesis 4 tersebut diterima. Pemeriksaan lanjutan atas efek cafein terhadap frekuensi pindah silang tersebut pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi N$ menunjukkan gambaran: a. perlakuan cafein pertama kali (10 mg dalam satu resep makanan) cenderung berakibat meningkatnya frekuensi pindah silang, b. jika perlakuan cafein dalam dosis yang ditingkatkan (20 mg dalam satu resep makanan), frekuensi pindah silang berkurang kembali menuju ke frekuensi yang cenderung lebih rendah daripada frekuensi pindah silang pada keadaan tanpa perlakuan cafein.

Bahwa pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ eredro perlakuan cafein tidak memperlihatkan efek yang signifikan terhadap frekuensi pindah silang, hal ini mungkin disebabkan karena pengaruh sitoplasma. Pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ eredro, semua turunan F_1 mewarisi sitoplasma dari strain eredro; sedangkan pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi N$, sitoplasma turunan F_1 diwarisi dari strain N.

3. Pindah Silang pada Kromosom III Individu Jantan dan Betina

Sebagaimana yang telah terungkap dari penelitian 1 (penanda yang digunakan adalah ssro, ered, dan sess), pada

penelitian 4 ini pindah silang pada kromosom III individu jantan berbeda dengan yang terjadi pada individu betina (Tabel 5.22 dan 5.23). Oleh karena itu hipotesis 4 tentang gambaran frekuensi pindah silang pada kromosom III antara individu betina dan jantan juga diterima. Terbukti pula bahwa dalam batas kromosom III pindah silang memang terjadi pula pada individu jantan, sekalipun frekuensinya sangat berbeda dengan yang terjadi pada individu betina. Dalam hubungan ini jelas terlihat bahwa penolakan hipotesis 4 termaksud semakin mempertegas hasil penelitian 1 khusus yang berkenaan dengan pindah silang pada kromosom III antara individu jantan dan betina.

4. Efek Interaksi terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom III

Hasil analisis data pada Tabel 5.22 dan 5.23 menunjukkan bahwa pada persilangan induk $\sigma^N \times \varphi$ eredro maupun $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi N$, interaksi suhu dan cafein tidak berpengaruh atas frekuensi pindah silang pada kromosom III; demikian pula halnya dengan efek interaksi suhu dan jenis kelamin. Oleh karena itu hipotesis 4 tentang efek interaksi suhu dan cafein maupun interaksi suhu dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III ditolak. Hasil analisis data pada Tabel 5.22 dan 5.23 juga memperlihatkan hipotesis 4 tentang efek interaksi cafein dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada

kromosom III ditolak.

Efek interaksi antara perlakuan suhu, cafein, dan jenis kelamin ternyata sangat berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di kromosom III pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \text{♀ N}$ (Tabel 5.23); sebaliknya pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \text{♀ eredro}$, efek interaksi tersebut tidak signifikan pengaruhnya (Tabel 5.22). Oleh karena itu hipotesis 4 tentang efek interaksi suhu, cafein dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang di kromosom III ditolak pada persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \text{♀ eredro}$, tetapi diterima pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \text{♀ N}$. Penjelasan yang mungkin tentang perbedaan efek interaksi termaksud pada ke dua persilangan induk itu bersangkutan-paut dengan perbedaan sitoplasma antara ke dua kelompok turunan F_1 .

Berkenaan dengan interaksi antara suhu, cafein, dan jenis kelamin pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \text{♀ N}$, pemeriksaan melalui uji lanjutan menunjukkan bahwa di kalangan individu jantan maupun betina tidak ada pola yang berarti tentang efek kombinasi suhu dan cafein terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III.

5. Efek Perlakuan Suhu, Cafein maupun Interaksinya terhadap Frekuensi Pindah Silang pada Kromosom Kelamin X

Hasil analisis data pada Tabel 5.24 dan 5.25 menunjukkan bahwa hipotesis 4 tentang efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom I (X) di kalangan individu

betina diterima pada persilangan induk $\sigma^7 ywm \times \varphi N$ tetapi ditolak pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi ywm$. Penjelasan yang mungkin tentang perbedaan efek suhu pada ke dua persilangan induk itu bersangkutan-paut dengan perbedaan sitoplasma antara ke dua kelompok turunan F_1 . Pemeriksaan melalui uji lanjutan memperlihatkan bahwa perlakuan pergeseran suhu ke $18^\circ C$ meningkatkan frekuensi pindah silang pada kromosom I; sedangkan pergeseran suhu ke $28^\circ C$ belum berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom tersebut.

Efek cafein terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom kelamin X terlihat dari hasil analisis data, sebagaimana yang ditunjukkan pada Tabel 5.24 dan 5.25. Dalam hubungan ini terlihat bahwa pada ke dua macam persilangan induk, perlakuan cafein tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di kromosom kelamin X. Oleh karena itu jelas terlihat bahwa hipotesis 4 tentang efek cafein terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom X di kalangan individu betina memang ditolak.

Hasil analisis data pada Tabel 5.24 dan 5.25 juga memperlihatkan bahwa efek interaksi antara perlakuan suhu dan cafein tidak berpengaruh atas frekuensi pindah silang di kromosom kelamin X pada persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi ywm$ maupun $\sigma^7 ywm \times \varphi N$. Oleh karena itu hipotesis ke 4 tentang efek interaksi suhu dan cafein terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom X di kalangan individu betina juga

ditolak. Dalam hal ini terbukti bahwa gambaran tersebut sesuai dengan yang telah terungkap di kromosom III pada persilangan induk $\sigma^N \times \phi$ eredro maupun $\sigma^{\wedge} \text{eredro} \times \phi N$.

Sebagaimana pada penelitian 3, pindah silang yang dikaji pada penelitian 4 inipun tidak berakibat munculnya sesuatu gen mutan baru, baik dalam jarak penanda ywm (kromosom I individu betina) maupun dalam jarak penanda eredro (kromosom III individu betina dan jantan). Kenyataan tersebut memang tidak langsung terlihat pada data penelitian di lampiran 4.1, 4.2.1, 4.3, dan 4.4.1.

E. Pengaruh Suhu dan Umur terhadap Pindah Silang dalam Gen pada Lokus w Kromosom X *Drosophila melanogaster*: Studi tentang kemungkinan munculnya gen mutan baru serta frekuensi pindah silang

Data penelitian disajikan pada lampiran 5.1 dan 5.2. Rentang suhu kamar (SK) pada penelitian ini adalah $20,5^{\circ}\text{C}$ - 27°C . Semula data penelitian pada penelitian 5 direncanakan untuk dianalisis dengan ANAVA ganda dalam rangka pengujian hipotesis. Akan tetapi atas dasar data yang terungkap, data pada penelitian 5 ini dianalisis secara deskriptif.

Oleh karena jarak penanda yang demikian sempit (masih dalam satu lokus), diyakini sekali bahwa frekuensi rekombinan yang direkam hanya merupakan akibat pindah silang tunggal. Dalam hubungan ini pengkajian efek-efek perlakuan

pada dasarnya sangat mantap, karena bebas dari frekuensi rekombinan akibat pindah silang ganda.

Data penelitian tersebut memperlihatkan bahwa pada persilangan induk $\sigma^a w \times \phi w^a$ maupun $\sigma^a w^a \times \phi w$, perlakuan suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di lokus w kromosom X. Pada ke dua macam persilangan induk itu umur juga tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang di lokus w tersebut; demikian pula terlihat bahwa tidak ada efek dari interaksi antara suhu dan umur terhadap frekuensi pindah silang. Dalam hubungan ini jelas terlihat bahwa hipotesis 5 ditolak.

Pada penelitian 5 inipun terlihat bahwa pindah silang di dalam gen w tidak memunculkan sesuatu mutan baru. Kenyataan ini tidak langsung terlihat pada data penelitian di lampiran 5.1 dan 5.2.

BAB VI

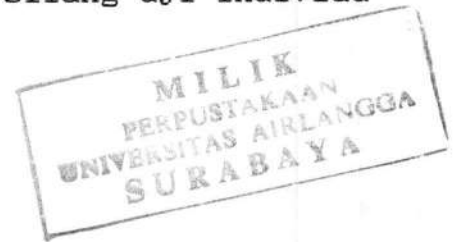
BAB VI

PEMBAHASAN

A. Pindah Silang pada Individu Betina dan Jantan *Drosophila melanogaster*

Rincian persentase jumlah turunan hasil silang uji individu jantan dalam perbandingan dengan hasil silang uji individu betina memperlihatkan adanya penurunan tajam jumlah turunan hasil silang uji individu jantan. Rincian persentase penurunan jumlah turunan hasil silang uji individu jantan adalah:

- a. pada kromosom II : 59,5%
- b. pada kromosom III: 47,7%
- c. pada kromosom IV : 44,4%



Persentase penurunan jumlah turunan tersebut secara keseluruhan tanpa memperhatikan kromosom adalah sebesar 50,5%.

Penurunan jumlah turunan hasil silang uji individu jantan adalah suatu pertanda bahwa macam pindah silang pada individu jantan yang direkam pada penelitian ini adalah seperti yang dilaporkan Hiraizumi pada tahun 1971. Penurunan jumlah turunan adalah salah satu fenomena genetis tak lazim yang menyertai kejadian rekombinasi pada individu jantan *D. melanogaster* (Kidwell dkk., 1977; Hiraizumi, 1977; Matthews dan Hiraizumi, 1978; Slatko, 1978; Hiraizumi, 1978; Botella dan Mensua, 1983). Oleh

karena itu macam pindah silang pada individu jantan di sini masih tergolong perkecualian, yang kejadiannya tidak sama dengan yang berlangsung pada individu betina, sebagaimana yang dikemukakan oleh Henderson dkk. (1978) serta Botella dan Mensua (1983).

Dari data penelitian 1 (a, b, dan c) terlihat pula bahwa di antara seluruh silang uji individu jantan yang menggunakan penanda-penanda di kromosom II hampir 100% memperlihatkan kejadian rekombinasi. Demikian pula 100% silang uji individu jantan yang menggunakan penanda di kromosom IV memperlihatkan kejadian rekombinasi itu. Akan tetapi hanya sekitar 9,5% silang uji individu jantan yang memanfaatkan penanda-penanda di kromosom III yang memperlihatkan kejadian rekombinasi. Dengan demikian terbukti bahwa kromosom II individu jantan yang mengalami rekombinasi hampir 2 kali lipat daripada yang dilaporkan Matthews dan Hiraizumi (1978) pada populasi alami *D. melanogaster* di San Benito (Texas Selatan). Sebaliknya kromosom III individu jantan yang mengalami rekombinasi hanya sekitar $\frac{1}{5}$ kali daripada yang dilaporkan Matthews dan Hiraizumi (1978). Tampaknya pada kondisi laboratorium kromosom II individu jantan yang mengalami rekombinasi menjadi berlipat; keadaan ini tampaknya tidak berlaku untuk kromosom III individu jantan, tetapi rincian penjelasannya tidak dapat dikemukakan pada penelitian ini.

Data penelitian 1 (a, b, dan c) menunjukkan bahwa frekuensi rekombinan di kromosom II individu jantan meningkat 12-13 kali lebih tinggi daripada yang dikemukakan Slatko (1978) yang mengutip Hiraizumi dkk. (1973) maupun Slatko dan Hiraizumi (1973) sebesar 3,5%. pada kromosom III individu jantan dalam jarak penanda sess terjadi peningkatan sekitar 2,5 kali daripada yang dikemukakan sebesar 2%. Dalam jarak penanda ssro dan ered, frekuensi rekombinan sebesar 0%. Peningkatan frekuensi rekombinan di kromosom II individu jantan sedemikian bahkan menyamai frekuensi rekombinan individu betina pada kromosom itu sebagaimana yang terungkap dari pengujian hipotesis 1. Frekuensi rekombinan di kromosom IV individu jantan justru 10-11 kali lebih tinggi daripada yang dilaporkan pada kromosom II.

Peningkatan frekuensi rekombinan di kromosom II individu jantan seperti yang telah disebut yaitu sebesar 12-13 kali daripada yang pernah dilaporkan sebesar 3,5% tidak dapat dijelaskan hanya atas dasar fenomena genetis tak lazim seperti penurunan jumlah turunan hasil silang uji individu jantan, sekalipun untuk kromosom II penurunan itu mencapai hampir 60%. Penjelasan yang lebih mungkin adalah yang berkenaan dengan peningkatan induksi elemen-elemen genetis ataupun peningkatan pengaruh *transposable element* terhadap rekombinasi pada individu jantan. Menurut Hiraizumi (1977), Slatko (1978), Matthews dan Hiraizumi (1978),

dan Hiraizumi (1979) ada elemen genetik tertentu di kromosom II dan III yang menginduksi rekombinasi pada individu jantan. Menurut Matthews dan Hiraizumi (1978), Slatko (1978), serta Botella dan Mensua (1983) ada keterlibatan *transposable element* terhadap rekombinasi pada individu jantan. Tampaknya pada kondisi laboratorium, efek induksi elemen-elemen genetik itu ataupun *transposable element* tersebut terhadap rekombinasi pada individu jantan menjadi berlipat ganda. Makna efek yang berlipat ganda itu adalah bahwa jumlah gamet jantan yang mewarisi genotip rekombinan berlipat ganda. Efek yang berlipat ganda itu bahkan mengakibatkan frekuensi rekombinan pada individu jantan menyamai frekuensi rekombinan pada individu betina.

Bahwa peningkatan frekuensi rekombinan pada individu jantan tersebut tidak dapat dijelaskan hanya atas dasar penurunan jumlah turunan hasil silang uji pada individu jantan, hal itu dapat terungkap dari penjelasan berikut. Andaikata penurunan itu adalah sebesar 50% maka frekuensi rekombinan pada individu jantan baru berlipat 2 kali mencapai 7%; itupun dalam batas bahwa penurunan dimaksud tidak melibatkan individu-individu yang bergenotip rekombinan. Dari gambaran data yang terungkap, penurunan tertinggi sebesar sekitar 60% memang belum dapat mengakibatkan peningkatan frekuensi rekombinan pada individu jantan mencapai 12-13 kali lipat.

Bukti lain yang menunjukkan bahwa penurunan jumlah turunan hasil silang uji pada individu jantan bukanlah penyebab peningkatan frekuensi rekombinan pada individu jantan dapat dilihat pada kromosom III. Pada silang uji individu jantan yang menggunakan penanda ssro maupun ered, frekuensi rekombinan tetap sebesar 0% sekalipun terjadi penurunan jumlah turunan sekitar 47%. Hal itu membuktikan bahwa penurunan jumlah turunan pada silang uji individu jantan tersebut tidak harus meningkatkan frekuensi rekombinan.

Bahwa frekuensi pindah silang pada kromosom II individu betina lebih tinggi daripada yang seharusnya sesuai dengan jarak penanda-penanda terkait, tampaknya hal tersebut juga berhubungan dengan efek induksi elemen-elemen genetis ataupun *transposable element*. Pustaka-pustaka yang digunakan belum memberikan informasi tentang hal ini, sehingga kepastiannya masih perlu dikaji lebih lanjut. Dalam hubungan ini terlihat bahwa penjelasan tentang fenomena semacam pada kromosom IV juga demikian, sekalipun atas dasar pustaka-pustaka yang digunakan diketahui bahwa elemen-elemen genetis ataupun *transposable element* tersebut terdapat pada kromosom II dan III. Apabila penjelasan yang dikaitkan dengan efek induksi elemen-elemen genetis ataupun *transposable element* tersebut benar, maka di lingkungan kromosom III, efek induksi itu tidak berarti.

B. Efek Perlakuan Suhu terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *D. melanogaster*

1. Efek perlakuan suhu terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina

Secara keseluruhan efek perlakuan pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C tidak selalu berakibat terjadinya peningkatan frekuensi kejadian pindah silang pada individu betina sebagaimana yang dikemukakan Rothwell (1983) dan Strickberger (1985). Sebagian perlakuan suhu pada penelitian ini memperlihatkan efek yang menurunkan frekuensi pindah silang; sebagian lagi memperlihatkan peningkatan frekuensi, tetapi ada pula yang tidak memperlihatkan efek terhadap frekuensi pindah silang. Berbagai efek pergeseran suhu terhadap frekuensi pindah silang memang dapat diungkap, sekalipun beberapa penanda yang digunakan berjarak lebih dari 20 unit peta.

Berkenaan dengan efek pergeseran suhu pada individu betina tersebut, tampaknya beberapa aspek tidak dapat diabaikan. Aspek-aspek itu adalah efek pergeseran suhu dalam kaitannya dengan kromosom, dan keadaan sitoplasma induk betina pada persilangan induk. Secara keseluruhan aspek-aspek itu dipandang menjadi latar belakang penjelasan tentang efek pergeseran suhu terhadap frekuensi kejadian pindah silang sehingga tidak selalu sama dengan yang dikemukakan oleh Rothwell (1983) dan Strickberger (1985).

Bahwa efek pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina bersangkutan-paut dengan keadaan sitoplasma, hal itu antara lain terlihat pada penelitian 2a dan 2b. Hasil penelitian 2a dan 2b memperlihatkan bahwa pada individu betina yang mewarisi sitoplasma mutan, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C , akan menurunkan frekuensi kejadian pindah silang; sebaliknya pada individu betina yang mewarisi sitoplasma Normal pergeseran suhu tersebut akan meningkatkan frekuensi kejadian pindah silang.

Berkenaan dengan pengkajian atas efek pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C terhadap frekuensi kejadian pindah silang pada individu betina, tidak terungkap kenyataan lain yang berkenaan dengan perbandingan frekuensi kejadian pada jarak penanda dekat maupun jauh.

Efek pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C terhadap frekuensi kejadian pindah silang pada sesuatu kromosom individu betina tidak selalu memperlihatkan suatu pola yang seragam. Pada kromosom I (X) atas dasar penanda-penanda yang digunakan, yw, ywm, wm dan ww^a (dalam lokus w) pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C terbukti sebagian besar tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang. Dalam jarak

penanda yw , wm dan ww^a (dalam lokus w) pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C terbukti sebagian besar tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang. Dalam jarak penanda yw , wm , dan ww^a tampak bahwa perlakuan suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang. Dalam jarak penanda ywm , sebagian besar efek suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang, tetapi pada penelitian 3 yaitu pada persilangan induk $\sigma^a ywm \times \phi N$, efek perlakuan menurunkan frekuensi. Atas dasar gambaran kenyataan tersebut dapat dinyatakan bahwa pada kromosom I (X) khususnya dalam batas jarak penanda yw maupun ywm , efek pergeseran suhu seperti tersebut terhadap frekuensi kejadian pindah silang tidak mempunyai suatu pola tertentu yang mantap.

Pada kromosom III individu betina, pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C tidak berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang dalam jarak penanda $sess$ dan $eredro$, tetapi sebagian pergeseran suhu itu berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang termaksud; pengaruh pergeseran suhu itu ternyata memperlihatkan dua pola yang berbeda. Dalam jarak penanda $sess$ sebagian efek pergeseran suhu tersebut menurunkan atau cenderung menurunkan frekuensi kejadian pindah silang. Kenyataan ini terungkap dari uji lanjutan atas efek interaksi suhu-kromosom-jenis kelamin pada lampiran

2.b.3.5 (sangat signifikan). Dalam jarak penanda eredro, efek pergeseran suhu itu sebaliknya sama sekali tidak berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang. Kenyataan itu terungkap dari nilai F hit efek interaksi suhu-jenis kelamin pada Tabel 5.18, 5.19, 5.22, dan 5.23. Atas dasar kenyataan tersebut dapat dinyatakan bahwa pergeseran suhu seperti tersebut memperlihatkan efek yang berbeda terhadap frekuensi pindah silang pada posisi yang berbeda dari kromosom III individu betina. Pada dasarnya kenyataan ini masih sejalan dengan informasi yang dikemukakan Rothwell (1983) sekalipun informasi tersebut tidak bersangkutan-paut dengan perlakuan suhu; dikatakan bahwa peristiwa pindah silang sepanjang suatu kromosom, tidak sama mudahnya pada berbagai bagian. Ada bagian kromosom yang mudah mengalami pindah silang, ada bagian yang sulit mengalami pindah silang.

Pada kromosom II (jarak penanda bcl) maupun IV (jarak penanda cley²) individu betina pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C belum berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang.

Atas dasar efek pergeseran suhu pada tiap kromosom individu betina yang telah terungkap, terlihat bahwa dalam batas penanda-penanda yang digunakan, hanya pada kromosom I dan III frekuensi pindah silang berubah akibat pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C.

Dapat dinyatakan bahwa dalam batas penanda-penanda yang digunakan di tiap kromosom individu betina, kromosom I dan III adalah yang peka terhadap efek pergeseran suhu itu.

2. Efek perlakuan suhu terhadap frekuensi pindah silang pada individu jantan

Sebagian besar perlakuan pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada individu jantan. Sebagai contoh misalnya perlakuan pada kromosom IV dan II sama sekali tidak berpengaruh (Tabel 5.12 dan 5.13 serta lampiran 2.b.3.5 dan 2.b.4.4). Untuk kromosom III sebagian besar perlakuan juga tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada individu jantan (lampiran 2.b.3.5, Tabel 5.18, 5.19, 5.22, dan 5.23). Perlakuan yang berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III individu jantan adalah pada persilangan induk σ^m mutan (bcl, sess) \times φ N. Pada perlakuan itu terlihat bahwa pergeseran ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C menurunkan frekuensi kejadian hingga ke 0% (lampiran 2.b.4.4). Dalam hubungan ini jelas terlihat bahwa hanya sebagian kecil gambaran efek pergeseran suhu terhadap frekuensi pindah silang pada individu jantan yang dapat dinyatakan masih sejalan dengan laporan Kidwell dkk, (1977).

Sebagaimana di kalangan individu betina, pada individu jantanpun terlihat bahwa dalam batas penanda yang diguna-

kan kromosom III adalah yang peka terhadap efek pergeseran suhu; hanya pada kromosom III terjadi perubahan frekuensi pindah silang akibat pergeseran suhu.

C. Frekuensi Pindah Silang antara Kromosom

Sebagaimana yang telah dikemukakan, dalam batas jarak penanda yang digunakan (dekat) pada penelitian 2a, frekuensi pindah silang yang terungkap di kalangan sesama individu betina pada kromosom IV, sekitar 87,7 - 111,6 kali lebih tinggi daripada yang terungkap pada kromosom I, padahal jarak penanda di ke dua kromosom hanya berselisih 0,5 unit peta. Perhitungan tersebut tidak hanya didasarkan pada kondisi suhu kamar, tetapi juga pada suhu 18°C dan 28°C. Jika perhitungan hanya didasarkan pada kondisi suhu kamar, khususnya di lingkup persilangan induk $\sigma^N \times \text{♀}$ mutan ($yw, cley^2$), maka frekuensi kejadian yang terungkap pada kromosom IV, dapat mencapai sekitar 92 - 165 kali lebih tinggi daripada yang terungkap pada kromosom I.

Seyogyanya selisih frekuensi pindah silang antara ke dua kromosom (I dan IV) dalam batas jarak penanda yang hanya berselisih 0,5 unit peta, tidaklah sedemikian besar. Kenyataan ini dapat merupakan suatu bukti bahwa pemetaan yang didasarkan atas frekuensi pindah silang (dalam unit peta) bukan merupakan ukuran peta yang sebenarnya, sebagaimana yang dikemukakan Rothwell (1983). Frekuensi pindah

silang yang terungkap pada kromosom I dalam batas jarak penanda yw memang cukup menyimpang, jika diperhatikan bahwa jarak antara y dan w adalah sejauh 1,5 unit peta; tetapi frekuensi pindah silang pada kromosom IV jauh lebih menyimpang (jarak penanda ci dan ey^2 pada kromosom IV, adalah sebesar 2,0 unit peta).

Penyimpangan frekuensi pindah silang pada kromosom I dan IV individu betina dalam batas penanda yw dan ciy^2 seperti tersebut tampaknya bersangkut-paut dengan efek induksi elemen-elemen genetik ataupun *transposable element* sebagaimana yang telah dikemukakan meskipun keberadaan elemen-elemen itu belum dilaporkan pada kromosom IV maupun I. Pengkajian untuk memastikan penjelasan tentang hal ini masih perlu dilakukan.

Berbeda dengan pengkajian frekuensi pindah silang antara kromosom dalam batas jarak penanda dekat, pengkajian dalam batas jarak penanda jauh (lebih dari 20 unit peta) pada individu betina sebenarnya tidak terlalu teliti; frekuensi pindah silang ganda memang tidak dapat direkam. Akan tetapi tanpa mengabaikan adanya pindah silang ganda, pengkajian dalam batas jarak penanda jauh dilakukan pula.

Dalam batas jarak penanda jauh yang digunakan pada penelitian 2b, frekuensi pindah silang yang terungkap di kalangan sesama individu betina pada kromosom II adalah yang tertinggi dibandingkan dengan yang terungkap pada kromosom

I dan III; frekuensi pindah silang yang terungkap pada kromosom I dan III dapat dinyatakan tidak jauh berbeda satu sama lain. Kenyataan tersebut terlihat pada perhitungan yang didasarkan pada kondisi suhu kamar maupun pada kondisi suhu 18°C dan 28°C . Frekuensi pindah silang yang terungkap pada kromosom II adalah 1,4 - 1,5 kali lebih tinggi daripada yang terungkap pada kromosom III; dan hal tersebut tidak terlalu sejalan dengan selisih jarak penanda pada kromosom I, II, dan III. Sebagaimana diketahui jarak mw pada kromosom I adalah 34,6 unit peta, jarak bcl pada kromosom II adalah 32 unit peta, dan jarak sess pada kromosom III adalah sejauh 32,5 unit peta. Kenyataan tersebut dapat juga merupakan bukti bahwa pemetaan kromosom seperti yang telah dikemukakan bersifat relatif.

Frekuensi pindah silang yang terungkap pada kromosom III relatif tidak terlalu menyimpang dari jarak penanda sess (32,5 unit peta); tetapi yang terungkap pada kromosom I dan II dapat dinyatakan cukup menyimpang dari jarak penanda mw (34,6 unit peta) dan bcl (32 unit peta). Sebagaimana yang telah dinyatakan pada penelitian 2a, penjelasan tentang fenomena yang menyimpang inipun bersangkutan dengan efek induksi elemen-elemen genetik ataupun *transposable element*.

Dalam batas jarak penanda jauh yang digunakan pada penelitian 2b, frekuensi pindah silang yang terungkap pada

kromosom II di kalangan individu jantan juga terbukti lebih tinggi daripada yang terungkap di kromosom III. Pada persilangan induk $\sigma^N \times \phi$ mutan (bc1, sess), kromosom III individu jantan bahkan tidak mengalami pindah silang; sebaliknya pada persilangan induk $\sigma^{\text{mutan}} \text{ (bc1, sess)} \times \phi^N$, frekuensi pindah silang di kromosom II individu jantan terbukti 81,5 kali lebih tinggi daripada yang terungkap di kromosom III.

D. Pindah Silang pada *Drosophila melanogaster* dalam Hubungannya dengan Umur

Secara keseluruhan efek umur terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina *D. melanogaster* atas dasar kajian pada kromosom I (dalam jarak penanda ywm) dan kromosom III (dalam jarak penanda eredro) tidak sesuai dengan yang dikemukakan oleh Rothwell (1983) dan Strickberger (1985). Dalam hubungan ini memang tidak dapat diabaikan bahwa masih mungkin ada pula pindah silang ganda yang tidak dapat direkam frekuensinya, yaitu yang terjadi antara lokus w dan m. Akan tetapi data frekuensi pindah silang pada kromosom I (dalam jarak penanda ywm) dan pada kromosom III (dalam jarak penanda eredro) dapat dianalisis untuk mengungkap efek umur terhadap frekuensi pindah silang. Seperti yang telah dikemukakan, menurut Rothwell (1983) dan Strickberger (1985) pada individu betina yang semakin tua, frekuensi pindah silang semakin menurun;

padahal informasi yang terungkap dari penelitian 3 memperlihatkan bahwa efek umur pada kromosom I maupun III individu betina tidak signifikan. Sebagian efek umur terhadap frekuensi pindah silang pada individu jantan *D. melanogaster* atas dasar kajian pada kromosom III (dalam jarak penanda eredro) sesuai dengan laporan Kidwell dkk. (1977); seperti diketahui atas dasar kajian pada kromosom III dinyatakan bahwa pada individu jantan yang semakin tua, frekuensi rekombinasi semakin berkurang. Efek umur terhadap rekombinasi di kromosom III individu jantan pada persilangan induk $\sigma^N \times \phi$ eredro, memang ada yang menurunkan frekuensi; tetapi pada persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \phi^N$ efek tersebut tidak signifikan.

E. Efek Cafein terhadap Frekuensi Pindah Silang pada *D. melanogaster*

Atas dasar pengkajian pada kromosom I (dalam jarak penanda ywm) dan kromosom III (dalam jarak penanda eredro) individu betina, secara keseluruhan efek cafein terhadap frekuensi pindah silang pada *D. melanogaster*, tidak sesuai dengan yang terungkap pada ragi, seperti yang dikemukakan oleh Burns (1983). Hasil penelitian memperlihatkan bahwa seluruh perlakuan cafein terhadap frekuensi pindah silang pada individu betina terbukti tidak signifikan, termasuk interaksinya dengan faktor-faktor lain. Sebagaimana diketahui Burns (1983) menyebutkan bahwa ragi yang menerima

perlakuan 0,1 persen cafein melalui makanan, mengalami penurunan frekuensi pindah silang. Informasi tentang efek cafein tetap dapat dinyatakan demikian, sekalipun masih mungkin ada pula pindah silang ganda yang tidak dapat direkam frekuensinya, yaitu yang mungkin terjadi antara lokus w dan m.

Di kalangan individu jantan, atas dasar pengkajian pada kromosom III (dalam jarak penanda eredro), dapat pula dinyatakan bahwa efek cafein terhadap frekuensi pindah silang, kurang sesuai dengan yang terungkap pada ragi. Efek interaksi suhu, cafein dan jenis kelamin terhadap frekuensi pindah silang pada kromosom III individu jantan di lingkup persilangan induk $\sigma^{\text{eredro}} \times \varphi \text{ N}$ memang sangat signifikan. Akan tetapi dari uji lanjutan terungkap bahwa efek cafein pada individu jantan tersebut tidak memperlihatkan suatu pola yang jelas.

F. Pindah Silang di dalam Gen

Frekuensi pindah silang dalam satu lokus memang sangat kecil; bahkan pada suhu 18°C tidak terjadi pindah silang. Dalam hal ini frekuensi kejadian yang terungkap tidak dapat begitu saja diberlakukan untuk berbagai lokus lain, pada kromosom I (X) maupun kromosom-kromosom lain; diperlukan berbagai informasi tentang frekuensi kejadian pindah silang dalam gen di berbagai lokus.

Berkenaan dengan pindah silang dalam gen ini terlihat bahwa dalam batas satu lokus (dalam hal ini lokus w) tidak semua individu betina mengalami pindah silang. Sebagaimana yang telah dikemukakan informasi inipun belum langsung diberlakukan untuk lokus-lokus lain, baik pada kromosom I (X) maupun pada autosom-autosom.

Hasil penelitian memperlihatkan bahwa frekuensi kejadian pindah silang di dalam lokus (khususnya dalam lokus w) tidak berubah karena pengaruh pergeseran suhu dari suhu kamar ke suhu 18°C maupun ke suhu 28°C . Kenyataan yang terungkap semacam ini tidak sesuai dengan informasi yang dikemukakan oleh Rothwell (1983) dan Strickberger (1985) tentang efek suhu terhadap frekuensi pindah silang pada *Drosophila*. Efek umur maupun efek interaksi umur dan suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang di dalam lokus gen tersebut.

Gambaran sepintas ini seolah memperlihatkan bahwa perlakuan pergeseran suhu, umur maupun interaksinya tidak berpengaruh terhadap frekuensi kejadian pindah silang dalam rentang jarak yang sangat pendek (di dalam satu lokus); akan tetapi kepastian tentang hal ini pada dasarnya belum dapat diperoleh hanya atas dasar informasi dari satu lokus saja. Dibutuhkan banyak informasi lagi yang diperoleh dari berbagai lokus untuk memastikan hal tersebut; dan informasi dari berbagai lokus itu tidak hanya terbatas

pada kromosom I (X), tetapi juga pada kromosom II, III, dan IV.

G. Pindah Silang dan Pemetaan Kromosom: Kajian atas dasar kenyataan pada *Drosophila melanogaster*

Dewasa ini pemanfaatan frekuensi rekombinan akibat pindah silang untuk kepentingan pemetaan kromosom misalnya pada *D. melanogaster*, adalah salah satu cara pemetaan kromosom di samping cara-cara lain. Frekuensi rekombinan akibat pindah silang yang dimanfaatkan untuk pemetaan kromosom, dapat berasal dari pindah silang selama meiosis maupun mitosis (Strickberger, 1985). Pada *D. melanogaster* frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis yang dimanfaatkan untuk pemetaan kromosom berasal dari kejadian pada individu betina.

Cara-cara pemetaan kromosom yang lain adalah misalnya yang didasarkan pada pemetaan sitologis. Pemetaan sitologis memanfaatkan macam-macam aberasi kromosom seperti defisiensi, duplikasi, translokasi dan inversi (Strickberger, 1985). Oleh karena itu pemetaan sitologis tersebut dapat dibuat atas dasar informasi dari kromosom metafase mitosis maupun pada kromosom raksasa kelenjar ludah. Selain pemetaan sitologis ada pula macam-macam cara pemetaan kromosom yang lain.

Sekalipun tidak memperlihatkan posisi secara tepat

(misalnya yang berkenaan dengan jarak antara lokus), pemetaan kromosom atas dasar data frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis, masih menghasilkan peta urutan lokus pada kromosom secara benar. Urut-urutan lokus hasil pemetaan atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis, tidak berbeda dengan hasil dari ke tiga pemetaan yang lain.

1. Kelemahan Pemetaan Kromosom atas Dasar Frekuensi Rekombinan Akibat Pindah Silang

Sekalipun dapat dihasilkan peta urutan lokus pada kromosom secara benar, sebagaimana yang telah dikemukakan, pada pemetaan yang didasarkan atas frekuensi rekombinan akibat pindah silang, posisi lokus-lokus tersebut bersifat relatif. Dalam hubungan ini Rothwell (1983) juga menyatakan bahwa kita tidak boleh mengartikan unit-unit peta sebagai ukuran jarak yang tepat. Dikatakan lebih lanjut bahwa kejadian pindah silang sepanjang sesuatu kromosom tidak sama mudahnya; demikian pula kejadian pindah silang terbukti dipengaruhi oleh faktor-faktor lingkungan eksternal maupun internal. Faktor-faktor lingkungan eksternal itu mencakup suhu, radiasi, nutrien tertentu, sedangkan faktor lingkungan internal mencakup pula kondisi hormonal. Oleh karena itu dinyatakan pula bahwa pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang seharusnya dilakukan pada kondisi yang benar-benar terkontrol.

Hasil rangkaian penelitian di kalangan individu betina pada dasarnya membenarkan informasi dari pustaka yang telah disebutkan. Sekalipun tidak terlalu sejalan dengan informasi pustaka, efek perlakuan suhu, umur serta cafein dapat berpengaruh terhadap frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis tergantung pada macam kromosom ataupun posisi pada kromosom. Kejadian pindah silang antara bagian-bagian sepanjang sesuatu kromosom bahkan tidak selalu sama mudahnya. Frekuensi rekombinan akibat pindah silang dalam jarak penanda yang hampir sama antara satu kromosom dengan yang lainnya, juga terbukti dapat ber-selisih demikian besar. Kenyataan semacam itu terlihat misalnya pada kejadian pindah silang dalam jarak penanda *yw* (kromosom I) dan *cley*² (kromosom IV), maupun dalam jarak penanda *mw* (kromosom I), *bcl* (kromosom II), dan *sess* (kromosom III), yang penjelasannya berkaitan dengan efek induksi elemen-elemen genetik ataupun *transposable element*. Kenyataan tersebut tentu saja langsung berpengaruh terhadap ketelitian pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis.

Hasil penelitian juga menunjukkan bahwa pada *D. melanogaster* frekuensi rekombinan akibat pindah silang di kalangan individu betina selama meiosis dapat juga berbeda antara individu-individu yang memiliki latar belakang sitoplasma yang berbeda sekalipun rangkaian penelitian ini.

secara khusus tidak mengkaji hal ini. Dalam hal ini frekuensi rekombinan akibat pindah silang pada individu yang memiliki latar belakang sitoplasma dari strain mutan dapat tidak sama dengan frekuensi pada individu yang memiliki latar belakang strain Normal. Informasi tentang efek dari latar belakang sitoplasma terhadap frekuensi rekombinan akibat pindah silang pada individu betina *D. melanogaster* memang masih perlu dikaji lebih lanjut melalui penelitian. Apabila kemudian perbedaan latar belakang sitoplasma semacam itu memang berpengaruh terhadap frekuensi rekombinan seperti tersebut, maka pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis seharusnya memperhatikan hal itu.

Hasil penelitian juga mengungkap kejadian pindah silang antara penanda yang berjarak sangat dekat satu sama lain, khususnya dalam sesuatu lokus. Kenyataan ini memang bukan merupakan sesuatu yang baru, karena sudah dilaporkan pada berbagai pustaka. Sekalipun terbukti frekuensi rekombinan akibat pindah silang tersebut tidak terpengaruh oleh suhu, umur, maupun interaksinya, adalah kurang tepat jika pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang tidak memperhatikan kenyataan tersebut.

2. Cara Pemetaan Kromosom atas Dasar Frekuensi Rekombinan Akibat Pindah Silang selama Meiosis pada *D. melanogaster*

Bahwa peristiwa pindah silang pada individu jantan *D. melanogaster* merupakan perkecualian, seperti yang terungkap pula pada penelitian 1, hal itu membenarkan kenyataan pemetaan kromosom *D. melanogaster* selama ini atas dasar frekuensi rekombinan selama meiosis yang berasal dari kejadian pada individu betina. Belum cukup alasan memanfaatkan frekuensi rekombinan pindah silang pada individu jantan *D. melanogaster* untuk pemetaan kromosom, apalagi jika terbukti peristiwa tersebut bersangkutan-paut dengan elemen-elemen genetik tertentu ataupun *transposable element*.

Informasi dari pustaka maupun dari hasil rangkaian penelitian ini menunjukkan bahwa cara pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis, masih perlu dikaji kembali dan ditingkatkan. Pengkajian kembali cara pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis tersebut hanya bersangkutan-paut dengan jarak antara lokus; dan tidak bersangkutan-paut dengan urutan linier lokus-lokus. Bagaimanapun cara pemetaan kromosom semacam ini (yang memanfaatkan tiga lokus sebagai penanda) sudah mampu memperlihatkan urutan linier lokus-lokus secara benar.

Pengkajian kembali cara pemetaan tersebut yang bersangkutan-paut dengan jarak antara lokus bertujuan agar informasi tentang jarak antara lokus yang terungkap semakin realistis, sekalipun jarak atau posisi lokus pada kromosom

masih tetap bersifat relatif. Bagaimanapun karena kondisi struktur kromosom, adalah sulit mengharapkan bahwa pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis dapat mengungkap posisi lokus-lokus pada kromosom sebagaimana adanya. Seperti diketahui kondisi struktur kromosom pada makhluk hidup eukariotik memang berlipat-lipat.

Bahwa faktor-faktor lingkungan internal seperti suhu, radiasi dan sebagainya berpengaruh terhadap frekuensi rekombinan akibat pindah silang, hal itu dapat merupakan alasan penyusunan peta kromosom secara genetis yang memperlihatkan posisi gen pada kromosom bukan sebagai titik-titik tetapi posisi dalam rentang jarak. Namun demikian harus diakui bahwa upaya ini mengundang banyak permasalahan lain.

Oleh karena faktor-faktor lingkungan eksternal seperti suhu, radiasi, dan sebagainya, yang telah dilaporkan berpengaruh terhadap frekuensi rekombinan akibat pindah silang, dapat berbeda-beda dari satu belahan bumi ke yang lainnya, maka seyogyanya pemetaan kromosom seperti tersebut dilakukan secara spesifik pada berbagai belahan bumi, sepanjang upaya itu dipandang perlu. Apabila upaya tersebut dilakukan memang akan berakibat adanya lebih dari satu (beberapa) peta kromosom untuk sesuatu jenis (dalam hal ini misalnya *D. melanogaster*); namun demikian peta-peta

spesifik tersebut lebih sesuai dengan kondisi-kondisi lingkungan yang berlaku di tiap belahan bumi.

Apabila pada waktunya terbukti bahwa frekuensi pindah silang pada kromosom I, II, III, dan IV juga dipengaruhi oleh efek induksi elemen-elemen genetik ataupun *transposable element*, maka pemetaan kromosom secara genetik pada *D. melanogaster* harus dapat menghindari efek tersebut. Populasi *D. melanogaster* yang digunakan adalah yang bebas dari elemen-elemen genetik ataupun *transposable element* itu. Tidak mustahil hal inipun perlu diperhatikan pada pemetaan kromosom secara genetik jenis-jenis makhluk hidup diploid lain yang berbiak secara seksual.

Pemetaan kromosom pada *D. melanogaster* yang didasarkan atas frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis memang tetap memanfaatkan lokus-lokus yang sudah terungkap posisinya pada saat ini; tetapi lokus-lokus yang digunakan sebagai penanda hendaknya yang berjarak kurang dari 10 unit peta satu sama lain. Pemetaan kromosom pada kelompok makhluk hidup lain pun, yang didasarkan atas frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis hendaknya memanfaatkan pula lokus-lokus penanda yang berjarak kurang dari 10 unit peta semacam itu.

Jarak antara lokus tersebut (kurang dari 10 unit peta) yang dianjurkan ini bertujuan untuk menghindari kejadian pindah silang ganda yang tidak terdeteksi, sekalipun upaya

ini pun harus diakui belum banyak memberikan jaminan bahwa dalam jarak sekecil itu sudah tidak terjadi lagi pindah silang ganda.

Informasi dari Gardner (1991) memang memperlihatkan bahwa hingga ke jarak 20 unit peta peningkatan frekuensi rekombinan akibat pindah silang masih mengikuti pola garis lurus. Memperhatikan kenyataan tersebut, tampaknya pemetaan kromosom itu memang memanfaatkan lokus-lokus penanda yang berjarak antara 10 hingga 20 unit peta, tidak perlu mempertimbangkan adanya pindah silang ganda yang tidak terdeteksi. Akan tetapi atas dasar kenyataan bahwa pindah silang juga terjadi antara penanda-penanda yang sangat dekat (bahkan di dalam satu lokus), sebagaimana yang juga dijumpai pada penelitian ini, pada dasarnya pindah silang ganda masih dapat terjadi dalam jarak antara lokus-lokus penanda sebesar 10 hingga 20 unit peta; bahkan antara lokus-lokus penanda yang kurang dari 10 unit petapun masih mungkin terjadi pindah silang ganda. Itulah alasannya seperti yang telah dikemukakan, sekalipun jarak antara lokus penanda yang disarankan tersebut, harus disadari bahwa upaya itu belum banyak memberi jaminan sudah tidak terjadi lagi pindah silang ganda dalam rentang jarak sekecil itu, yang dapat mengganggu ketelitian pemetaan kromosom.

Telah dikemukakan bahwa pada *D. melanogaster* frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis dapat juga

berbeda antara individu-individu yang berlatar belakang sitoplasma berbeda, sekalipun rangkaian penelitian ini secara khusus tidak mengkaji hal ini. Oleh karena itu andai-kata memang demikian maka pemetaan kromosom atas dasar frekuensi rekombinan akibat pindah silang selama meiosis, pada *D. melanogaster* maupun pada kelompok makhluk hidup lainnya, seharusnya memperhatikan hal tersebut. Dalam hal ini pemetaan kromosom semacam itu harus menginformasikan macam persilangan induk mana yang dimanfaatkan.

H. Pindah Silang dan Variabilitas: Kajian atas Dasar Temuan pada *Drosophila melanogaster*

1. Pindah Silang Selalu Terjadi Selama Meiosis

Seperti yang telah dikemukakan, peristiwa pindah silang selalu terjadi pada tiap meiosis (Rothwell, 1983). Kenyataan yang terungkap dari rangkaian penelitian ini juga membenarkan hal tersebut. Dari seluruh percobaan persilangan yang dilakukan (penelitian 1 sampai dengan 4), terlihat bahwa selalu terjadi pindah silang pada kromosom I, II, III, dan IV *D. melanogaster*.

Oleh karena peristiwa pindah silang selalu terjadi pada tiap meiosis maka rekombinasi akibat pindah silang memang selalu terjadi pada tiap meiosis; dan bahkan rekombinasi itu terjadi pada tiap kromosom. Data penelitian pada *D. melanogaster* (penelitian 1 sampai dengan 4) berupa fre-

kuensi rekombinan memang secara langsung membenarkan itu.

2. Peranan Pindah Silang dan Proses Pilihan Bebas terhadap Variabilitas Gamet Selama Meiosis

Sebagaimana diketahui peristiwa pindah silang terjadi pada fase awal dari meiosis yaitu pada tahap zigoten dan pachyten dari profase I meiosis (Gardner, 1991). Jelaslah bahwa rekombinasi akibat pindah silang tersebut juga berlangsung pada fase awal dari meiosis tersebut. Di lain pihak proses pilihan bebas berlangsung pada tahap awal dari metafase meiosis. Dalam hal ini sangat jelas terlihat bahwa sekalipun sama-sama berlangsung selama meiosis peristiwa pindah silang terjadi mendahului proses pilihan bebas.

Peranan pindah silang terhadap variabilitas gamet sudah sejak lama diketahui, di samping peranan proses pilihan bebas. Rothwell (1983), memang menyatakan bahwa pindah silang mempunyai peranan besar terhadap variabilitas gamet. Akan tetapi secara mendasar terlihat bahwa peranan tersebut lebih kecil dibandingkan dengan peranan dari proses pilihan bebas. Kesimpulan bahwa peranan pindah silang terhadap variabilitas gamet lebih kecil daripada peranan proses pilihan bebas tersebut didasarkan pada informasi (Rothwell, 1983) yang menyatakan bahwa;

- a. pindah silang menambah variabilitas yang telah ada sebagai akibat proses pilihan bebas;
- b. pindah silang mempercepat laju produksi kombinasi-

kombinasi baru dari materi genetis;

c. pada manusia yang mempunyai 23 pasang kromosom akan dijumpai 2^{23} tipe gamet sebagai akibat proses pilihan bebas dimana tipe gamet sebanyak 2^{23} tersebut merupakan jumlah minimum.

Pendapat atau anggapan bahwa peranan pindah silang terhadap variabilitas gamet memang besar, tetapi lebih kecil daripada peranan proses pilihan bebas, benar-benar kurang sesuai dengan kenyataan. Atas dasar kenyataan bahwa pindah silang selalu terjadi selama meiosis bahkan pada tiap kromosom sebagaimana yang terungkap pada *D. melanogaster*, mendahului proses pilihan bebas, dan dapat terjadi pada titik mana pun sepanjang kromosom, maka peranan pindah silang terhadap variabilitas gamet adalah sangat besar dan secara potensial sangat penting sekalipun pada individu jantan *Drosophila* sudah diketahui tidak terjadi pindah silang sebagaimana lazimnya.

Apabila dikaji secara cermat tidak mustahil pindah silang mempunyai peranan utama terhadap variabilitas gamet, dibandingkan dengan peranan proses pilihan bebas. Dalam hal ini peranan dari proses pilihan bebas justru menambah variabilitas yang telah ada sebagai akibat peristiwa pindah silang.

Adapun alasan bahwa peristiwa pindah silang tidak mustahil mempunyai peranan yang utama terhadap variabilitas

gamet daripada peranan proses pilihan bebas (dan peranan dari proses pilihan bebas hanya menambah variabilitas yang telah ada sebagai akibat peristiwa pindah silang), sesungguhnya telah dikemukakan. Sebagaimana yang telah disebutkan alasan itu adalah bahwa pindah silang:

- a. selalu terjadi selama meiosis bahkan pada tiap kromosom,
- b. terjadi mendahului proses pilihan bebas,
- c. dapat terjadi pada titik manapun sepanjang kromosom.

Selain itu ada pula alasan lain yang akan dikemukakan lebih lanjut. Di bawah ini akan dikemukakan suatu pemikiran teoritis (pengandaian) yang berkenaan dengan alasan lain itu.

Variabilitas gamet yang terjadi akibat pindah silang ini bahkan sangat tinggi karena peristiwa itu selalu terjadi (bahkan di tiap kromosom) serta dapat terjadi di titik manapun sepanjang kromosom. Oleh karena itu andai-kata tidak pernah ada proses pilihan bebas pada awal metafase meiosis, sebenarnya gamet-gamet yang dihasilkan sudah beranekaragam akibat peristiwa pindah silang yang sudah terjadi di awal meiosis. Dalam hubungan ini sangat jelas terlihat bahwa peranan pindah silang itulah yang utama; dan peranan proses pilihan bebas itu justru menambah variabilitas yang telah ada sebelumnya.

Bahwa peranan peristiwa pindah silang terhadap varia-

bilitas gamet yang dipandang lebih kecil daripada peranan proses pilihan bebas, dan sekedar menambah variabilitas yang telah ada, hal tersebut mungkin berkaitan langsung dengan kronologi sejarah. Adalah kenyataan yang tidak dapat dipungkiri bahwa proses pilihan bebas (yang lebih dikenal sebagai hukum Mendel II) memang lebih dahulu diungkap daripada peristiwa pindah silang. Proses pilihan bebas diungkap sekitar tiga dasawarsa sebelum tahun 1900; sedangkan peristiwa pindah silang baru diungkap pada tahun 1911. Barangkali akibat waktu penemuan yang lebih dahulu, yang didukung oleh pamor atau wibawa ilmiah yang demikian tinggi, peranan proses pilihan bebas terhadap variabilitas gamet dipandang demikian besar; dan peranan peristiwa pindah silang kalah pamor dan kalah wibawa, sehingga dipandang sekedar menambah variabilitas yang sudah ada akibat proses pilihan bebas.

Apakah penjelasan tersebut benar, tidak dapat dipastikan dan mungkin tidak terlalu penting dipersoalkan. Bagaimanapun yang terpenting adalah bahwa atas dasar alasan-alasan yang telah disebut tidak mustahil peranan pindah silang terhadap variabilitas gamet secara potensial sangat penting dan utama.

Pengungkapan peranan peristiwa pindah silang terhadap variabilitas gamet sedemikian bukanlah meremehkan arti peranan proses pilihan bebas terhadap variabilitas gamet;

apalagi memperkecil pamor atau wibawa ilmiah dari proses pilihan bebas. Pamor atau wibawa ilmiah proses pilihan bebas tetap utuh. Adalah tidak dapat digugat bahwa penemuan hukum-hukum genetika yang berkenaan dengan proses pemisahan bebas dan proses pilihan bebas (yang lebih dikenal sebagai hukum Mendel I dan II) oleh JG. Mendel, telah menopang tumbuh dan berkembangnya kegiatan penelitian di bidang genetika pada masa-masa sesudahnya bahkan hingga masa kini; dan salah satu contoh rangkaian kegiatan penelitian itulah yang justru mengungkap penemuan peristiwa pindah silang pada tahun 1911.

Dari informasi pustaka maupun dari hasil rangkaian penelitian ini terlihat bahwa beberapa faktor lingkungan internal maupun eksternal berpengaruh terhadap frekuensi rekombinan akibat peristiwa pindah silang. Faktor-faktor itu antara lain yang juga terungkap pada rangkaian penelitian ini, adalah kelamin, umur, suhu, cafein, serta interaksi dari beberapa faktor tersebut. Sekalipun efek dari faktor-faktor lingkungan internal dan eksternal tersebut terhadap frekuensi rekombinan akibat pindah silang beranekaragam, tetapi sebagian diantaranya terbukti meningkatkan frekuensi. Hal tersebut tentu saja lebih memperbesar lagi peranan peristiwa pindah silang terhadap variabilitas gamet; demikian pula terhadap genotip dan fenotip.

3. Peristiwa Pindah Silang dan Timbulnya Mutan Baru

Hasil penelitian yang terungkap pada penelitian 3 maupun 4 sama sekali tidak memperlihatkan timbulnya sesuatu mutan baru akibat peristiwa pindah silang yang telah berlangsung di bawah beberapa kondisi perlakuan lengkap dengan interaksinya. Hasil penelitian yang terungkap pada penelitian 5 juga demikian, sekalipun seperti diketahui penelitian 5 itu secara khusus mengkaji peristiwa pindah silang yang berlangsung dalam satu lokus. Pindah silang dalam lokus w yang dikaji pada penelitian 5 terbukti juga tidak memperlihatkan munculnya sesuatu fenotip mutan baru. Tamarin (1991) memang menyebutkan fenotip warna mata yang tidak dapat dibedakan dari fenotip w^a jika alela w dan w^a berada dalam kedudukan *Cis* pada lokus w akibat pindah silang dalam gen. Oleh karena itu jelas terlihat bahwa penelitian 5 juga belum mampu memperlihatkan secara mantap munculnya sesuatu mutan baru akibat pindah silang dalam gen.

Secara langsung atau khusus dari antara pustaka yang digunakan tidak ada satu pun yang mengkaji peranan pindah silang terhadap timbulnya mutan baru. Seperti yang telah disebutkan, pengkajian tidak langsung tersebut dilakukan dalam hubungannya dengan pindah silang dalam gen dan *gene conversion*. Seperti yang telah dikemukakan Strobeck dan Morgan (1978) yang mengutip Watt (1972) memberi informasi

tentang peranan pindah silang dalam gen terhadap munculnya variasi baru seperti halnya mutasi. Demikian pula Rothwell (1983) memberi informasi tentang pindah silang dalam lokus *lozenge*; sedangkan Tamarin (1991) memberi informasi tentang pindah silang dalam lokus *white*, dan *gene conversion* antara lain dikaji oleh Gardner (1991).

Bahwa rangkaian penelitian ini, khususnya penelitian 5 belum mampu memperlihatkan munculnya mutan baru yang dapat dipertahankan sama sekali tidak mengecilkan arti informasi dari pustaka seperti yang telah dikemukakan. Sekalipun tidak langsung dikaji sudah dapat dinyatakan bahwa pindah silang memang dapat memunculkan gen mutan baru. Dalam hubungan ini sebenarnya tidak sulit memahami atau menjelaskan informasi dari pustaka seperti termaksud. Di waktu yang akan datang masih sangat dibutuhkan lagi berbagai kajian eksperimental yang bersangkutan-paut dengan peranan peristiwa pindah silang terhadap munculnya gen mutan yang baru.

Peristiwa pindah silang memang dapat terjadi pada setiap titik sepanjang kromosom. Oleh karena itu adalah wajar jika titik tempat terputusnya kromosom, yang akan diikuti oleh sesuatu peristiwa pindah silang, justru berada di dalam suatu lokus; dapat dibayangkan bahwa penyambungan kembali setelah pemutusan semacam itu cukup besar peluangnya memunculkan gen mutan baru. Berkenaan

dengan titik tempat terjadinya pindah silang atau titik tempat terputusnya kromosom, adalah tidak wajar jika membayangkan bahwa titik tersebut selalu berada pada batas antara satu lokus dengan lokus yang lain. Posisi titik-titik tempat terjadinya pemutusan kromosom yang akan diikuti oleh sesuatu peristiwa pindah silang, secara mendasar harus dipandang bersifat acak sepanjang sesuatu kromosom. Sejauh ini tidak ada sesuatu alasan pun yang memastikan bahwa posisi titik-titik termaksud selalu berada pada batas antara satu lokus dengan lokus lain.

Bahwa peristiwa pindah silang juga dapat memunculkan gen mutan baru, hal itu tentu saja sangat mendukung peranan peristiwa pindah silang terhadap variabilitas gamet, genotip, dan fenotip. Dalam hal ini, andaikata memang demikian, peranan tersebut tidak hanya disebabkan oleh rekombinasi gen tetapi juga disebabkan munculnya gen mutan baru akibat peristiwa pindah silang.

4. Efek Lain dari Peristiwa Pindah Silang terhadap Variabilitas Gamet, Fenotip dan Genotip

Atas dasar kenyataan bahwa peristiwa pindah silang selalu terjadi pada tiap meiosis, bahkan pada tiap kromosom sebagaimana yang terungkap pada *D. melanogaster*, dapat terjadi pada titik manapun sepanjang kromosom, serta dapat terjadi di dalam sesuatu lokus, ada pula efek lain dari

peristiwa tersebut terhadap variabilitas gamet, fenotip dan genotip. Selama ini variabilitas gamet yang akan memunculkan F_2 dinyatakan dalam 2^n dimana n adalah jumlah pasangan gen yang dilibatkan (Strickberger, 1985); dan variabilitas fenotip F_2 juga dinyatakan dalam 2^n , sedangkan variabilitas genotip F_2 dinyatakan dalam 3^n . Gambaran variabilitas akan terwujud demikian, apabila ada dominasi dalam tiap pasangan gen; demikian pula tiap pasangan gen itu memisah dan melakukan pilihan bebas selama meiosis.

Gambaran variabilitas sebagaimana yang telah dikemukakan akan terwujud apabila pasangan-pasangan itu berada pada kromosom yang berbeda. Seperti diketahui pasangan-pasangan gen yang terletak pada kromosom yang berbeda akan memisah dan melakukan pilihan bebas selama meiosis. Dalam hubungan ini jelas terlihat bahwa gambaran variabilitas itu, sama sekali belum terkait dengan pasangan-pasangan gen yang letaknya pada kromosom yang sama. Gambaran variabilitas itu belum terkait dengan pasangan-pasangan gen yang tidak memisah dan melakukan pilihan secara bebas selama meiosis.

Bagaimana gambaran variabilitas gamet, fenotip, dan genotip jika sebagian pasangan gen itu memisah dan melakukan pilihan secara bebas tetapi sebagian lainnya tidak demikian? Bagaimanapun pasangan-pasangan gen itu tidak selalu harus memisah dan melakukan pilihan secara bebas.

Pada kenyataannya memang gen-gen terangkai per kromosom. Oleh karena itu sebenarnya mudah dipahami bahwa memang belum realistis apabila gambaran variabilitas itu hanya terkait dengan pasangan-pasangan gen yang memisah dan melakukan pilihan secara bebas selama meiosis. Sepatutnya gambaran variabilitas itu mencakup pasangan-pasangan gen yang memisah dan melakukan pilihan secara bebas maupun yang tidak demikian.

Atas dasar kenyataan-kenyataan yang berkenaan dengan peristiwa pindah silang seperti yang telah disebutkan, gambaran variabilitas gamet, fenotip, dan genotip, yang mencakup pasangan-pasangan gen yang memisah dan melakukan pilihan secara bebas selama meiosis maupun yang tidak demikian seharusnya berturut-turut 2^i , 2^i , dan 3^i , dimana:

- besarnya $i = 1, 2, \dots, n$;
- n lebih tepat disebut pasangan penanda (pasangan penanda ini dapat berupa pasangan-pasangan gen yang berbeda, tetapi dapat juga berupa pasangan-pasangan alela ganda pada suatu lokus).

Apabila pada persilangan induk hanya dilibatkan satu tanda beda, maka besarnya $i = n = 1$. Apabila dua penanda atau lebih dilibatkan pada persilangan induk, maka besarnya i berkisar antara $1 \rightarrow n$ (jumlah penanda yang dilibatkan). Jika pada keadaan ini besarnya $i = 1$, maka sudah pasti bahwa pasangan-pasangan penanda sama sekali tidak

memisah dan melakukan pilihan secara bebas; pada keadaan semacam ini sama sekali tidak terjadi peristiwa pindah silang selama meiosis sebagai akibat (mungkin) jarak antara penanda sangat dekat (termasuk masih berada dalam satu lokus). Sebaliknya jika $i \neq 1$ termasuk $i = n$, maka pasangan-pasangan penanda memang memisah dan melakukan pilihan secara bebas; dapat pula terjadi bahwa proses pemisahan dan pilihan sudah berlangsung tetapi tidak secara bebas karena memang sudah terjadi peristiwa pindah silang.

Atas dasar rumus variabilitas serta keterangannya yang telah dikemukakan terlihat jelas bahwa rumus tersebut tidak harus didukung oleh prasyarat adanya pemisahan dan pilihan bebas antara tiap pasangan penanda selama meiosis, sebagaimana halnya rumus variabilitas selama ini. Rumus variabilitas gamet (yang menurunkan F_2) sebesar 2^n , variabilitas fenotip F_2 sebesar 2^n , dan variabilitas genotip F_2 sebesar 3^n (Gardner, 1991) memang didukung oleh prasyarat seperti tersebut. Oleh karena itu rumus baru ini terbukti lebih luas lingkupnya dan tentu saja lebih luwes dalam penggunaannya.

Dengan rumus variabilitas yang baru ini pula semakin mudah dipahami kenyataan bahwa reproduksi seksual (khususnya meiosis) memiliki peranan yang sangat besar terhadap timbulnya variabilitas makhluk hidup. Semakin mudah pula kita melihat betapa besar peranan dari peristiwa pindah

silang selama meiosis terhadap variabilitas makhluk hidup, karena peristiwa pindah silang diperhatikan pada rumus baru tersebut; tidak demikian halnya pada rumus variabilitas selama ini dimana peristiwa pindah silang kurang diperhatikan. Selama ini variabilitas makhluk hidup yang disebabkan oleh reproduksi seksual (khususnya meiosis) pertama kali dan terutama selalu dikaitkan dengan proses pemisahan dan pilihan bebas; seperti yang telah disebutkan sebelum ini peranan peristiwa pindah silang dipandang hanya menambah variabilitas yang telah ada, yang diakibatkan oleh proses pemisahan dan pilihan bebas selama meiosis, tanpa memperhatikan bahwa yang lebih dahulu terjadi adalah peristiwa pindah silang.

Bahwa pindah silang selalu terjadi selama meiosis pada tiap kromosom sebagaimana yang terungkap pada *D. melanogaster*, bahkan pada titik manapun sepanjang kromosom, hal itu mempunyai dampak yang lain. Pendapat yang menyatakan bahwa pada manusia yang memiliki 23 pasang kromosom, akan dijumpai jumlah minimum tipe gamet sebanyak 2^{23} (Rothwell, 1983) terbukti tidak tepat bahkan pemutusan kromosom yang selanjutnya diikuti oleh pindah silang dapat terjadi di dalam sesuatu lokus. Pemutusan semacam itu yang diikuti pindah silang tentu meningkatkan jumlah tipe gamet. Dalam hubungan ini jumlah minimum tipe gamet pada makhluk hidup diploid tidak tepat dinyatakan dalam rumus (misalnya) 2^k ,

dimana k adalah jumlah pasangan kromosom. Pada dasarnya jumlah minimum itu tidak dapat ditetapkan.

BAB VII

BAB VII

KESIMPULAN DAN SARAN

Banyak telaah terhadap peristiwa pindah silang telah dilakukan dari sudut tinjauan genetis maupun yang mengarah ke tinjauan evolusioner, terutama peranannya terhadap variabilitas. Beberapa kesimpulan dan saran dapat dikemukakan sebagai berikut:

A. Kesimpulan

- a.1. Pindah silang pada individu jantan *Drosophila melanogaster* tergolong perkecualian, tetapi frekuensinya pada kromosom II dan IV sama dengan pada individu betina; pada kromosom III frekuensinya tidak demikian.
2. Pada individu jantan hampir 100% kromosom II, 9,5% kromosom III, dan 100% kromosom IV mengalami rekombinasi pindah silang.
3. Terjadi peningkatan frekuensi rekombinan pindah silang pada kromosom II dan III individu jantan, masing-masing 9-11 serta 2,5 kali daripada yang dilaporkan; diduga akibat peningkatan induksi elemen genetis ataupun *transposable element* pada kondisi laboratorium.
- b.1. Di kalangan individu betina dan jantan (penanda dekat maupun jauh) tanpa membedakan kromosom, efek suhu terhadap frekuensi pindah silang, tergantung kepada macam persilangan induk.



2. Di kalangan individu betina dan jantan pada penanda dekat, suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang, tetapi pada penanda jauh suhu mulai berpengaruh, khususnya pada kromosom III; kromosom III lebih peka terhadap efek suhu.
 3. Di kalangan individu betina (penanda dekat maupun jauh), frekuensi pindah silang antara kromosom tidak sesuai dengan penanda antara kromosom; diduga ada efek elemen genetik ataupun *transposable element*.
- c.1. Pada kromosom III (penanda eredro) individu betina dan jantan suhu tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang; makin tua individu betina tidak mengalami penurunan frekuensi, sedangkan pada sebagian perlakuan, makin tua individu jantan mengalami penurunan frekuensi, dan interaksi suhu - umur juga tidak berpengaruh.
2. Pada kromosom I (penanda ywm) individu betina pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang tergantung pada macam persilangan induk; umur maupun interaksinya dengan suhu tidak berpengaruh.
- d.1. Pada kromosom III (penanda eredro) individu betina dan jantan suhu maupun kafein tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang; efek interaksi suhu - kafein tergantung pada macam persilangan induk.
2. Pada kromosom I (penanda ywm) individu betina, pengaruh suhu terhadap frekuensi pindah silang, tergant-

tung pada macam persilangan induk; cafein maupun interaksinya dengan suhu tidak berpengaruh.

- e. Suhu, umur dan interaksinya tidak berpengaruh terhadap frekuensi pindah silang dalam gen di lokus *w* kromosom I.
- f. Ketelitian pemetaan kromosom secara genetis terpengaruh oleh faktor-faktor eksternal maupun internal yang dapat berbeda-beda di berbagai belahan bumi; dan dapat terpengaruh oleh elemen genetis ataupun *transposable element*.
- g.1. Dibanding peranan pilihan bebas, peranan peristiwa pindah silang selama meiosis terhadap variabilitas populasi *D. melanogaster* adalah yang utama dan secara potensial sangat penting; peranan proses pilihan bebas justru menambah variabilitas yang telah ada akibat peristiwa pindah silang; pada makhluk hidup diploid lain yang berbiak secara seksual kesimpulan ini berlaku pula.
2. Rumus variabilitas gamet, fenotip dan genotip yang diusulkan adalah 2^i , 2^i , dan 3^i , di mana $i = 1, 2, \dots, n$; notasi n menunjuk kepada penanda dan tidak selalu identik dengan gen pada lokus yang berlainan.

B. Saran

- a. Pemetaan kromosom *D. melanogaster* secara genetis hanya didasarkan pada individu betina, dan dapat dilakukan

secara spesifik di berbagai bagian dunia, jika perlu. Pemetaan itu bila perlu dapat memperlihatkan posisi lokus dalam rentang jarak bukan sebagai "titik-titik" sepanjang kromosom; hendaknya dimanfaatkan penanda-penanda yang berjarak kurang dari 10 unit peta. Sekali-pun masih perlu ditelaah pemetaan itu hendaknya menyertakan informasi tentang latar belakang sitoplasma terkait, dan dilakukan pada populasi yang belum terpengaruh elemen genetik ataupun *transposable element*. Cara-cara pemetaan itu mungkin berlaku pula untuk makhluk hidup diploid lain yang pembiakannya secara seksual.

- b. Disarankan agar ada pengkajian yang lebih terpusat pada peluang munculnya gen mutan akibat pindah silang. Disarankan pula agar pengkajian itu terutama memanfaatkan pindah silang dalam satu lokus, baik pada *D. melanogaster* maupun jenis makhluk hidup diploid lain yang berbiak secara seksual.

LAMPIRAN

DAFTAR PUSTAKA

- Adrian M., and R.D. Owen, 1960. *General Genetics*. Charles E. Tuttle Company, New York.
- Annest, J.L., and A.R. Templeton, 1978, "Genetic Recombination And Clonal Selection In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 89.
- Ayala, F.J. and J.A. Kiger Jr., 1984. *Modern Genetics*, The Benjamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park California.
- Botella, L.M., and J.L. Mensua, 1983, "Analysis of Male Recombination In Third Chromosomes of *Drosophila melanogaster*", *Genetica* 61.
- Brooks, L.D., 1986, "The Organization of Genetic Variation for Recombination in *Drosophila melanogaster*", *Dissertation Abstracts International* Vol. 46 No. 07.
- Burns, G.W., 1983, *The Science of Genetics: An Introduction to heredity*, Macmillan Publishing Co., Inc. New York.
- Carpenter, A.T.C., 1979, "Synaptonemal Complex And Recombination Modules In Wild-Type *Drosophila melanogaster* Females", *Genetics* 92.
- Charlesworth, D., B. Charlesworth and C. Strobeck, 1979, "Selection For Recombination In Partially Self-Fertilizing Populations", *Genetics* 93.
- Cook, L.M., 1976. *Population Genetics*, Chapman and Hall, London.
- Demerec, M. and B. P. Kaufmann, 1957. *Drosophila Guide*, Washington D.C.: Carnegie Institution of Washington.
- Denell, R.E., and D.O. Keppy, 1979, "The Nature of Genetic Recombination Near The Third Chromosome Centromere of *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 93.
- Dobzhansky, Th., 1950. "The Genetics Basis of Evolution", *Scientific American*, Vol. 182. No. 1
- Dobzhansky, Th., 1951. *Genetics and The Origin of Species*. Columbia University Press, New York.

- Elseth, G.D., K.D. Baumgardner., 1984, *Genetics*, Addison-Wesley Publishing Company, London.
- Engels, E.P., 1983, "The P Family of Transposable Elements In *Drosophila*", *Ann-Rev. Genet* 17.
- Freeling, M., 1978, "Allelic Variation At The Level of Intragenic Recombination", *Genetics* 89.
- Futuyma, D.J., 1979. *Evolutionary Biology*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland Massachusetts.
- Gardner, E.J. and D. Peter Snustad, 1991. *Principles of Genetics*, John Wiley & Sons, New York.
- Goodenough, U., 1978. *Genetics*, Hold Rinehard and Winston, New York.
- Grell, R.F., 1978, " A Comparison of Heat And Interchromosomal Effects on Recombination And Interference In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 89.
- Grenn, M.M., 1980, "Transposable Elements In *Drosophila* And Other Diptera", *Ann. Rev. Genet.* 14.
- Henderson, S.A., R.C. Woodruff and J.N. Thompson., 1978, "Spontaneous Chromosome Breakage At Male Meiosis Associated With Male Recombination In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 88.
- Herskowitz, I.H., 1977. *Principles of Genetics*, Macmillan Publishing Co., Inc., New York.
- Hiraizumi, Y., 1979, "A New Method To Distinguish Between Meiotic And Premeiotic Recombinational Events In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 92.
- Hiraizumi, Y., 1979, "A Model of The Negative Corellation Between Male Recombination And Transmission Frequency In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 93.
- Kidwell, M.G., J.F. Kidwell and J.A.Sved, 1977, "Hybrid Dysgenesis In *Drosophila melanogaster*: A Syndrome of Aberrant Traits Including Mutation, Sterility And Male Recombination", *Genetics* 86.
- King, R.C., "*Drosophila melanogaster*. An Introduction", Handbook of Genetics Vol. III edited by R.C., King, 1975. Plenum Press, New York and London.

- King, R.C. and J. D. Mohler, "The Genetic Analysis of Oogenesis in *Drosophila melanogaster*", Handbook of Genetics Vol. III edited R.C. King, 1975, Plenum New York and London.
- Lee, E. and P.A. Parson, 1981, *Behavior Genetics and Evolution*, McGraw-Hill Book Company, New York.
- Mahowald, A.P. and P.A. Hardy, 1985, "Genetics of *Drosophila* Embryogenesis", *Ann. Rev. Genet.* 19.
- Markert, C.L. and H. Ursprung, 1971. *Developmental Genetics*. Prentice-Hall Inc., Englewood Cliffs New Jersey.
- Matthews, K.A. and Y. Hiraizumi, 1978, "An Analysis of Male-Recombination Elements In A Natural Population of *Drosophila melanogaster* In South Texas", *Genetics* 88.
- Maxson, L.R. and C.H. Daugherty, 1985, *Genetics: A Human Perspective*, Wm. C. Brown Publishers, Dubuque-Iowa.
- Mayr, 1978. "Evolution", *Scientific American* Vol. 239, No. 3.
- Minkoff, E.C., 1983, *Evolutionary Biology*, Addison-Wesley Publishing Co., Reading-Massachusetts.
- O'Brien and J. Stephen, "Temperature-Sensitive Mutation in *Drosophila melanogaster*", Handbook of Genetics Vol. III edited by R.C. King, 1975, Plenum Press, New York and London.
- Pai, A.C., 1985. *Foundation of Genetics*. MacGraw-Hill Book Company, New York.
- Rothwell, M.V., 1983. *Understanding Genetics*. Macmillan Publishing Co. Inc. New York.
- Sandler, L. and P. Szauter, 1978, "The Effect of Recombination-Defective Meiotic Mutants on Fourth-Chromosome Crossing Over In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 90.
- Sarin, C., 1984. *Genetics*, MacGraw-Hill Publishing Company Limited, New Delhi.
- Shorrock, B. 1972. *Drosophila*, Ginn & Company Limited, London.

- Singh, A.K., and B.M. Singh, 1986, "Inversion Karyotypes And Crossing Over In *Drosophila annanassae*", *Drosophila Information Service* 63.
- Slatko, B.E., 1978, Evidence For Newly Induced Genetic Activity Responsible For Male Recombination Induction In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 90.
- Slatko, B.E., 1978, "Parameters of Male And Female Recombination Influenced by The T-007 Second Chromosome In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 90.
- Spiess, E.B. and A.C. Allen, 1962, "Release of Genetic Variability through Recombination, VI, Second and third Chromosomes of *Drosophila melanogaster*" *Biological Abstract* Vol 39 Number 1.
- Stansfield, W.D., 1983. *Theory and Problems of Genetics*. MacGraw-Hill Book Company, Tokyo.
- Stebbins, G.L., 1971. *Processes of Organic Evolution*. Prentice-Hall, Inc. Englewood Cliffs-New Jersey.
- Stebbins, G.L. 1982. *Darwin to DNA, Molecules to Humanity*, W.H. Freeman and Company, San Francisco.
- Strickberger, M.W. 1962. *Experiment in Genetics with Drosophila*. John Wiley and Sons, Inc. New York.
- Strickberger, M.W., 1985. *Genetics*, Macmillan Publishing Company, New York.
- Strobeck, C., and K. Morgan, 1978, "The Effect of Intragenic Recombination On The Number of Alleles In A Finite Population", *Genetics* 88.
- Sutrisno Hadi dan S. Pamardiyanto, 1993, *Manual SPS Paket Midi*, Universitas Gajah Mada, Yogyakarta.
- Tamarin, Robert, 1991. *Principles of Genetics*, Wm. C. Brown Publishers, Boston.
- Thompson, V., 1977, Recombination And Response to Selection In *Drosophila melanogaster*", *Genetics* 85.
- Tracey, M.L. and B. Dempsey, 1981, "Recombination Rate Variability In *D. melanogaster* Females Subjected to Temperature Stress", *Heredity* 72.
- Volpe, E.P., 1981. *Understanding Evolution*. W.C. Brown Company Publishers, Dubugue-Iowa.

Wallace, B., 1981. *Basic Population Genetics*, Columbia University Press, New York.

Watson, J.D., N.H. Hopkins, J.W. Roberts, J.A. Steitz, and A.M. Weiner, 1987. *Molecular Biology of The Gene I - II*. The Benyamin/Cummings Publishing Company, Inc., Menlo Park California.

LAMPIRAN-LAMPIRAN

Lampiran 1.a.1

Data Penelitian 1a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ bdp (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ}C$)

=====

Kasus	A	X
1	1	39.640
2	1	41.440
3	1	43.850
4	1	44.710
5	1	44.430
6	1	41.320
7	1	43.390
8	2	43.800
9	2	42.940
10	2	42.420
11	2	44.710
12	2	44.250
13	2	39.640
14	2	43.910

=====

Lampiran 1.a.2

Data Penelitian 1a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk σ^m bdp $\times \phi N$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ}C$)

=====

Kasus	A	X
1	1	44.200
2	1	44.140
3	1	43.340
4	1	43.570
5	1	41.610
6	1	39.170
7	2	40.920
8	2	40.570
9	2	43.170
10	2	42.590
11	2	40.920
12	2	37.940
13	2	40.920

=====

Lampiran 1.a.3

Data Penelitian 1a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^a N \times \sigma^+ ssro$ (SK = $21^\circ - 26,5^\circ C$)

Kasus	A	X
1	1	34,51
2	1	32,52
3	1	34,94
4	1	33,34
5	1	32,01
6	1	32,33
7	1	30,79
8	2	0
9	2	0
10	2	0
11	2	0
12	2	0
13	2	0
14	2	0

Lampiran 1.a.4

Data Penelitian 1a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^+ ssro \times \sigma^a N$ (SK = $21^\circ - 26,5^\circ C$)

Kasus	A	X
1	1	32,77
2	1	36,75
3	1	35,00
4	1	33,46
5	1	30,79
6	1	33,52
7	1	33,77
8	2	0
9	2	0
10	2	0
11	2	0
12	2	0
13	2	0
14	2	0

Lampiran 1.a.5

Data Penelitian 1a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \varphi$ ciey² (SK = 21⁰ - 26,5⁰C)

=====

Kasus	A	X
1	1	38.000
2	1	38.650
3	1	38.760
4	1	39.060
5	1	34.880
6	1	30.980
7	1	37.700
8	2	38.530
9	2	37.940
10	2	39.990
11	2	38.700
12	2	35.970
13	2	35.850
14	2	34.880

=====

Lampiran 1.a.6

Data Penelitian 1a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV dari persilangan induk σ^7 ciey² x φ N (SK = 21⁰ - 26,5⁰C)

=====

Kasus	A	X
1	1	39.000
2	1	36.930
3	1	37.520
4	1	40.570
5	1	41.270
6	1	41.780
7	1	37.410
8	2	41.900
9	2	33.340
10	2	32.830
11	2	38.760
12	2	37.820
13	2	36.090
14	2	37.110

=====

Lampiran 1.b.1

Data Penelitian 1b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^m N \times \varphi bcl$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ}C$)

```

=====
Kasus  A  X
-----
1      1  40.630
2      1  41.550
3      1  42.130
4      1  40.980
5      1  39.870

6      1  42.070
7      1  41.550
8      2  44.710
9      2  40.920
10     2  39.760

11     2  39.520
12     2  43.740
=====

```

Lampiran 1.b.2

Data Penelitian 1b hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^m bcl \times \varphi N$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ}C$)

```

=====
Kasus  A  X
-----
1      1  41.550
2      1  43.850
3      1  40.570
4      1  42.530
5      1  30.690

6      1  40.110
7      1  44.030
8      2  38.820
9      2  44.030
10     2  39.470

11     2  39.350
12     2  44.080
13     2  42.880
14     2  43.680
=====

```


Lampiran 1.b.3

Data Penelitian 1b hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^m N \times \varphi$ ered (SK = $21^\circ - 26,5^\circ C$)

Kasus	A	X
1	1	19,46
2	1	24,80
3	1	26,56
4	1	22,30
5	1	24,80
6	1	25,40
7	1	24,95
8	2	0
9	2	0
10	2	0
11	2	0
12	2	0
13	2	0
14	2	0

Lampiran 1.b.4

Data Penelitian 1b hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk σ^m erdro $\times \varphi N$ (SK = $21^\circ - 26,5^\circ C$)

Kasus	A	X
1	1	21,64
2	1	24,65
3	1	22,55
4	1	25,92
5	1	21,89
6	1	23,11
7	1	23,34
8	2	0
9	2	0
10	2	0
11	2	0
12	2	0
13	2	0
14	2	0

Lampiran 1.c.1

Data Penelitian 1c hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \phi$ bvg (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)

Kasus	A	X
1	1	44.030
2	1	43.800
3	1	44.140
4	1	41.440
5	1	42.130
6	2	42.800
7	2	42.020
8	2	44.660
9	2	43.050
10	2	39.230
11	2	45.000

Lampiran 1.c.2

Data Penelitian 1c hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom II dari persilangan induk σ^7 bvg $\times \phi$ N (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ} C$)

Kasus	A	X
1	1	43.390
2	1	41.610
3	1	42.590
4	1	43.740
5	1	41.610
6	1	43.170
7	1	43.280
8	2	38.650
9	2	35.240
10	2	42.820
11	2	43.850
12	2	34.450
13	2	42.990

Lampiran 1.c.3

Data Penelitian 1c hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \text{♀ sess}$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ}\text{C}$)

Kasus	A	X
1	1	34,70
2	1	35,73
3	1	37,35
4	1	33,13
5	1	39,52
6	1	34,70
7	1	24,88
8	2	0
9	2	0
10	2	0
11	2	0
12	2	0
13	2	0
14	2	0

Lampiran 1.c.4

Data Penelitian 1c hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III dari persilangan induk $\sigma^{\text{sess}} \times \text{♀ N}$ (SK = $21^{\circ} - 26,5^{\circ}\text{C}$)

Kasus	A	X
1	1	29.000
2	1	31.050
3	1	30.790
4	1	27.420
5	1	32.580
6	1	31.560
7	1	31.630
8	2	3.580
9	2	8.910
10	2	12.660
11	2	0.000
12	2	0.000
13	2	0.000
14	2	12.110

ampiran 2.a.1.1

ata Penelitian 2a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I dan IV individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal (SK = 21^o - 26,5^oC)

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	0.000	41	3	2	40.220
2	1	1	4.130	42	3	2	41.900
3	1	1	0.000				
4	1	1	4.210				
5	1	1	0.000				
6	1	1	0.000				
7	1	1	5.000				
8	1	2	41.670				
9	1	2	41.380				
10	1	2	38.350				
11	1	2	40.570				
12	1	2	40.740				
13	1	2	42.940				
14	1	2	40.860				
15	2	1	0.570				
16	2	1	3.970				
17	2	1	0.000				
18	2	1	0.000				
19	2	1	7.710				
20	2	1	0.000				
21	2	1	4.170				
22	2	2	36.930				
23	2	2	36.810				
24	2	2	40.510				
25	2	2	43.110				
26	2	2	36.870				
27	2	2	41.210				
28	2	2	37.050				
29	3	1	4.210				
30	3	1	4.970				
31	3	1	7.040				
32	3	1	5.070				
33	3	1	4.440				
34	3	1	6.020				
35	3	1	4.760				
36	3	2	41.670				
37	3	2	43.280				
38	3	2	44.830				
39	3	2	39.000				
40	3	2	37.940				

ampiran 2.a.1.2

uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal

** UJI-t ANTAR A

=====

Sumber	X
A1-A2	0.919
p	0.633
A1-A3	-2.141
p	0.037
A2-A3	-3.060
p	0.004

=====

p = dua-ekor.

Lampiran 2.a.2.1

Data Penelitian 2a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I dan IV individu σ dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain Normal⁺ dan σ strain mutan (SK = 21^o - 26,5^oC)

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	8.530	41	3	2	38.410
2	1	1	0.000	42	3	2	35.670
3	1	1	0.000				
4	1	1	0.000				
5	1	1	3.800				
6	1	1	4.590				
7	1	1	0.000				
8	1	2	40.800				
9	1	2	39.470				
10	1	2	43.800				
11	1	2	39.230				
12	1	2	41.500				
13	1	2	41.440				
14	1	2	41.730				
15	2	1	7.040				
16	2	1	4.520				
17	2	1	0.000				
18	2	1	5.710				
19	2	1	0.000				
20	2	1	0.000				
21	2	1	4.370				
22	2	2	37.820				
23	2	2	33.650				
24	2	2	41.730				
25	2	2	39.170				
26	2	2	38.880				
27	2	2	38.760				
28	2	2	37.700				
29	3	1	0.000				
30	3	1	4.370				
31	3	1	0.000				
32	3	1	0.000				
33	3	1	0.000				
34	3	1	0.000				
35	3	1	0.000				
36	3	2	36.150				
37	3	2	37.700				
38	3	2	39.290				
39	3	2	42.020				
40	3	2	37.940				

ampiran 2.a.2.2

uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 2a pada kromosom I dan IV individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀ strain mutan

** UJI-t ANTAR A

=====

Sumber	X
A1-A2	1.202
p	0.235
A1-A3	2.580
p	0.014
A2-A3	1.377
p	0.174

=====

p = dua-ekor.

lampiran 2.a.3

Data Penelitian 2a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV individu σ^m dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^m N \times \phi$ ciey² (SK = 21^o - 26,5^oC)

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	36.930	41	3	2	38.410
2	1	1	40.110	42	3	2	35.670
3	1	1	40.110				
4	1	1	44.480				
5	1	1	38.230				
6	1	1	44.030				
7	1	1	37.940				
8	1	2	40.800				
9	1	2	39.470				
10	1	2	43.800				
11	1	2	39.230				
12	1	2	41.500				
13	1	2	41.440				
14	1	2	41.730				
15	2	1	40.570				
16	2	1	38.410				
17	2	1	36.390				
18	2	1	40.920				
19	2	1	41.670				
20	2	1	39.410				
21	2	1	28.590				
22	2	2	37.820				
23	2	2	33.400				
24	2	2	41.730				
25	2	2	39.170				
26	2	2	38.880				
27	2	2	38.760				
28	2	2	37.700				
29	3	1	31.760				
30	3	1	37.820				
31	3	1	33.890				
32	3	1	41.900				
33	3	1	42.590				
34	3	1	44.540				
35	3	1	32.330				
36	3	2	36.150				
37	3	2	37.700				
38	3	2	39.290				
39	3	2	42.020				
40	3	2	37.940				

ampiran 2.a.4

ata Penelitian 2a hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom IV individu σ^7 dan σ^8 dari persilangan induk σ^7 cley² x σ^8 N (SK = 21⁰ - 26,5⁰ C)

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	40,740	41	3	2	40,220
2	1	1	43,740	42	3	2	41,900
3	1	1	42,820				
4	1	1	39,870				
5	1	1	42,420				
6	1	1	43,620				
7	1	1	36,630				
8	1	2	41,670				
9	1	2	41,380				
10	1	2	38,350				
11	1	2	40,570				
12	1	2	40,740				
13	1	2	42,940				
14	1	2	40,860				
15	2	1	38,470				
16	2	1	42,360				
17	2	1	41,780				
18	2	1	41,840				
19	2	1	42,020				
20	2	1	35,970				
21	2	1	42,190				
22	2	2	36,930				
23	2	2	36,810				
24	2	2	40,510				
25	2	2	43,110				
26	2	2	36,870				
27	2	2	41,210				
28	2	2	37,050				
29	3	1	38,820				
30	3	1	39,930				
31	3	1	40,690				
32	3	1	33,210				
33	3	1	39,640				
34	3	1	40,690				
35	3	1	40,280				
36	3	2	41,670				
37	3	2	43,280				
38	3	2	44,830				
39	3	2	39,000				
40	3	2	37,940				

ampiran 2.b.1.1

ata Penelitian 2b hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinasi relatif pada kromosom I, II, dan III individu σ dari persilangan-persilangan induk $\sigma^{\text{strain Normal}}$ dan σ strain mutan (SK - 21^o - 26,5^oC)

=====				=====			
Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
-----				-----			
1	1	1	27.130	41	2	3	34.630
2	1	1	29.670	42	2	3	36.390
3	1	1	30.400	43	3	1	28.320
4	1	1	29.060	44	3	1	27.280
5	1	1	25.480	45	3	1	26.640
6	1	1	30.530	46	3	1	30.070
7	1	1	29.330	47	3	1	31.560
8	1	2	40.630	48	3	1	30.660
9	1	2	41.550	49	3	1	31.630
10	1	2	42.130	50	3	2	44.660
11	1	2	40.980	51	3	2	43.390
12	1	2	39.870	52	3	2	44.830
13	1	2	42.070	53	3	2	44.660
14	1	2	41.550	54	3	2	42.710
15	1	3	34.700	55	3	2	39.230
16	1	3	36.150	56	3	2	40.340
17	1	3	37.350	57	3	3	25.700
18	1	3	33.130	58	3	3	26.850
19	1	3	39.520	59	3	3	31.050
20	1	3	38.290	60	3	3	36.510
21	1	3	44.660	61	3	3	34.630
22	2	1	29.270	62	3	3	31.690
23	2	1	28.730	63	3	3	35.240
24	2	1	28.320				
25	2	1	28.320				
26	2	1	28.040				
27	2	1	28.450				
28	2	1	28.380				
29	2	2	44.430				
30	2	2	43.800				
31	2	2	44.140				
32	2	2	44.310				
33	2	2	41.780				
34	2	2	42.300				
35	2	2	42.590				
36	2	3	36.690				
37	2	3	34.020				
38	2	3	36.870				
39	2	3	32.960				
40	2	3	38.060				

=====

Lampiran 2.b.1.2

Uji lanjutan efek kromosom pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu σ^+ dari persilangan-persilangan induk σ^+ strain Normal dan σ^- strain mutan

*** UJI-T KRUSKAL S

=====

Suaber X

B1-B2 -18.758

p 0.000

B1-B3 -8.422

p 0.000

B2-B3 10.336

p 0.000

=====

p = dua-ekor.

ampiran 2.b.1.3

uji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom pada analisis
 data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀
 dari persilangan-persilangan induk ♂ strain Normal dan ♀
 strain mutan

** Matriks Uji-t Inter AB

A,B	1,1	1,2	1,3	2,1	2,2	2,3	3,1	3,2	3,3
1,1	0.000	-9.950	-7.099	0.239	-11.612	-5.480	-0.520	-11.210	-2.291
p	1.000	0.000	0.000	0.807	0.000	0.000	0.611	0.000	0.024
1,2	9.950	0.000	2.651	10.188	-1.663	4.469	9.429	-1.260	7.659
p	0.000	1.000	0.006	0.000	0.098	0.000	0.000	0.211	0.000
1,3	7.099	-2.851	0.000	7.337	-4.514	1.618	6.578	-4.111	4.808
p	0.000	0.006	1.000	0.000	0.000	0.108	0.000	0.000	0.000
2,1	-0.239	-10.188	-7.337	0.000	-11.851	-5.719	-0.759	-11.448	-2.529
p	0.807	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.542	0.000	0.014
2,2	11.612	1.663	4.514	11.851	0.000	6.132	11.092	0.403	9.322
p	0.000	0.098	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.691	0.000
2,3	5.480	-4.469	-1.618	5.719	-6.132	0.000	4.960	-5.729	3.190
p	0.000	0.000	0.108	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.003
3,1	0.520	-9.429	-6.578	0.759	-11.092	-4.960	0.000	-10.689	-1.770
p	0.611	0.000	0.000	0.542	0.000	0.000	1.000	0.000	0.079
3,2	11.210	1.260	4.111	11.448	-0.403	5.729	10.689	0.000	8.919
p	0.000	0.211	0.000	0.000	0.691	0.000	0.000	1.000	0.000
3,3	2.291	-7.659	-4.808	2.529	-9.322	-3.190	1.770	-8.919	0.000
p	0.024	0.000	0.000	0.014	0.000	0.003	0.079	0.000	1.000

p = dua-ekor.

Lampiran 2.b.2.2

Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal

** UJI-t ANTAR A

=====

Sumber	X
A1-A2	-2.639
p	0.011
A1-A3	-1.126
p	0.264
A2-A3	1.513
p	0.132

=====

p = dua-ekor.

Lampiran 2.b.2.3

Uji lanjutan efek kromosom pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom I, II, dan III individu ♀ dari persilangan-persilangan induk ♂ strain mutan dan ♀ strain Normal

** UJI-t ANTAR B

=====

Sumber	X
B1-B2	-11.304
p	0.000
B1-B3	1.962
p	0.052
B2-B3	13.265
p	0.000

=====

p = dua-ekor.

ampiran 2.b.3.1

ata Penelitian 2b hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinasi relatif pada kromosom II, dan III individu σ^{\wedge} dan ϕ dari pergilangan-perlangan induk σ^{\wedge} strain Normal dan ϕ strain mutan (SK = 21^o - 26,5^oC)

Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
1	1	1	1	44.710	41	2	1	2	42.300	81	3	2	2	36.510
2	1	1	1	40.920	42	2	1	2	42.590	82	3	2	2	34.630
3	1	1	1	39.760	43	2	2	1	0.000	83	3	2	2	31.690
4	1	1	1	39.760	44	2	2	1	0.000	84	3	2	2	35.240
5	1	1	1	40.920	45	2	2	1	0.000					
6	1	1	1	39.520	46	2	2	1	0.000					
7	1	1	1	43.740	47	2	2	1	0.000					
8	1	1	2	40.630	48	2	2	1	0.000					
9	1	1	2	41.550	49	2	2	1	0.000					
10	1	1	2	42.130	50	2	2	2	36.690					
11	1	1	2	40.980	51	2	2	2	34.020					
12	1	1	2	39.870	52	2	2	2	38.270					
13	1	1	2	42.070	53	2	2	2	32.960					
14	1	1	2	41.550	54	2	2	2	38.060					
15	1	2	1	0.000	55	2	2	2	34.630					
16	1	2	1	0.000	56	2	2	2	36.390					
17	1	2	1	0.000	57	3	1	1	44.250					
18	1	2	1	0.000	58	3	1	1	42.590					
19	1	2	1	0.000	59	3	1	1	39.710					
20	1	2	1	0.000	60	3	1	1	40.570					
21	1	2	1	0.000	61	3	1	1	42.020					
22	1	2	2	34.700	62	3	1	1	43.570					
23	1	2	2	36.150	63	3	1	1	43.910					
24	1	2	2	37.350	64	3	1	2	44.660					
25	1	2	2	33.130	65	3	1	2	43.390					
26	1	2	2	39.520	66	3	1	2	44.830					
27	1	2	2	39.290	67	3	1	2	44.660					
28	1	2	2	44.660	68	3	1	2	42.710					
29	2	1	1	39.110	69	3	1	2	39.230					
30	2	1	1	42.250	70	3	1	2	40.340					
31	2	1	1	43.170	71	3	2	1	0.000					
32	2	1	1	41.550	72	3	2	1	0.000					
33	2	1	1	43.510	73	3	2	1	0.000					
34	2	1	1	38.470	74	3	2	1	0.000					
35	2	1	1	39.930	75	3	2	1	0.000					
36	2	1	2	44.430	76	3	2	1	0.000					
37	2	1	2	43.800	77	3	2	1	0.000					
38	2	1	2	44.140	78	3	2	2	25.700					
39	2	1	2	44.310	79	3	2	2	26.850					
40	2	1	2	41.780	80	3	2	2	31.050					

ampiran 2.b.3.2

uji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom pada analisis
 data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^7 dan
 ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^7 strain
 Normal dan ϕ strain mutan

** MATRIKS UJI-t INTER AB

A,B	1,1	1,2	2,1	2,2	3,1	3,2
1,1	0.000	28.128	-1.188	29.491	-1.650	32.000
p	1.000	0.000	0.237	0.000	0.099	0.000
1,2	-28.128	0.000	-29.316	1.363	-29.778	3.872
p	0.000	1.000	0.000	0.174	0.000	0.000
2,1	1.188	29.316	0.000	30.678	-0.462	33.188
p	0.237	0.000	1.000	0.000	0.650	0.000
2,2	-29.491	-1.363	-30.678	0.000	-31.141	2.509
p	0.000	0.174	0.000	1.000	0.000	0.014
3,1	1.650	29.778	0.462	31.141	0.000	33.650
p	0.099	0.000	0.650	0.000	1.000	0.000
3,2	-32.000	-3.872	-33.188	-2.509	-33.650	0.000
p	0.000	0.000	0.000	0.014	0.000	1.000

p = dua-ekor.

Lampiran 2.b.3.3

Uji lanjutan efek interaksi suhu - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^m dan ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^m strain Normal dan ϕ strain mutan

** MATRIKS UJI-t INTER AC

A,C	1,1	1,2	2,1	2,2	3,1	3,2
1,1	0.000	-23.723	0.120	-23.669	-0.659	-20.842
p	1.000	0.000	0.900	0.000	0.519	0.000
1,2	23.723	0.000	23.844	0.055	23.064	2.881
p	0.000	1.000	0.000	0.955	0.000	0.005
2,1	-0.120	-23.844	0.000	-23.789	-0.779	-20.963
p	0.900	0.000	1.000	0.000	0.556	0.000
2,2	23.669	-0.055	23.789	0.000	23.010	2.826
p	0.000	0.955	0.000	1.000	0.000	0.006
3,1	0.659	-23.064	0.779	-23.010	0.000	-20.183
p	0.519	0.000	0.556	0.000	1.000	0.000
3,2	20.842	-2.881	20.963	-2.826	20.183	0.000
p	0.000	0.005	0.000	0.006	0.000	1.000

p = dua-ekor.

Lampiran 2.b.3.4

Uji lanjutan efek interaksi kromosom - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^m dan ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^m strain Normal dan ϕ strain mutan

** MATRIKS UJI-t INTER BC

B,C	1,1	1,2	2,1	2,2
1,1	0.000	-1.317	64.065	10.108
p	1.000	0.189	0.000	0.000
1,2	1.317	0.000	65.382	11.425
p	0.189	1.000	0.000	0.000
2,1	-64.065	-65.382	0.000	-53.957
p	0.000	0.000	1.000	0.000
2,2	-10.108	-11.425	53.957	0.000
p	0.000	0.000	0.000	1.000

p = dua-ekor.

ampiran 2.b.3.5

ni lanjutan efek interaksi suhu - kromosom - jenis kelamin pada ana-
 lisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^7 dan ϕ
 dari persilangan-persilangan induk σ^7 strain Normal dan ϕ strain mutan

MATRIKS UJI-t INTER ABC

A,B,C	1,1,1	1,1,2	1,2,1	1,2,2	2,1,1	2,1,2	2,2,1	2,2,2	3,1,1	3,1,2	3,2,1	3,2,2
1,1,1	0.000	0.070	36.734	3.114	0.170	-1.780	36.734	5.042	-0.932	-1.332	36.734	8.590
p	1.000	0.943	0.000	0.003	0.860	0.076	0.000	0.000	0.643	0.184	0.000	0.000
1,1,2	-0.070	0.000	36.664	3.045	0.100	-1.850	36.664	4.972	-1.002	-1.402	36.664	8.520
p	0.943	1.000	0.000	0.004	0.917	0.065	0.000	0.000	0.321	0.162	0.000	0.000
1,2,1	-36.734	-36.664	0.000	-33.620	-36.564	-38.514	0.000	-31.692	-37.666	-38.066	0.000	-28.144
p	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
1,2,2	-3.114	-3.045	33.620	0.000	-2.944	-4.894	33.620	1.927	-4.046	-4.446	33.620	5.476
p	0.003	0.004	0.000	1.000	0.005	0.000	0.000	0.055	0.000	0.000	0.000	0.000
2,1,1	-0.170	-0.100	36.564	2.944	0.000	-1.950	36.564	4.872	-1.102	-1.502	36.564	8.420
p	0.860	0.917	0.000	0.005	1.000	0.052	0.000	0.000	0.274	0.134	0.000	0.000
2,1,2	1.780	1.850	38.514	4.894	1.950	0.000	38.514	6.822	0.848	0.448	38.514	10.370
p	0.076	0.065	0.000	0.000	0.052	1.000	0.000	0.000	0.596	0.660	0.000	0.000
2,2,1	-36.734	-36.664	0.000	-33.620	-36.564	-38.514	0.000	-31.692	-37.666	-38.066	0.000	-28.144
p	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
2,2,2	-5.042	-4.972	31.692	-1.927	-4.872	-6.822	31.692	0.000	-5.974	-6.374	31.692	3.549
p	0.000	0.000	0.000	0.055	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.001
3,1,1	0.932	1.002	37.666	4.046	1.102	-0.848	37.666	5.974	0.000	-0.400	37.666	9.522
p	0.643	0.321	0.000	0.000	0.274	0.596	0.000	0.000	1.000	0.693	0.000	0.000
3,1,2	1.332	1.402	38.066	4.446	1.502	-0.448	38.066	6.374	0.400	0.000	38.066	9.922
p	0.184	0.162	0.000	0.000	0.134	0.660	0.000	0.000	0.693	1.000	0.000	0.000
3,2,1	-36.734	-36.664	0.000	-33.620	-36.564	-38.514	0.000	-31.692	-37.666	-38.066	0.000	-28.144
p	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
3,2,2	-8.590	-8.520	28.144	-5.476	-8.420	-10.370	28.144	-3.549	-9.522	-9.922	28.144	0.000
p	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	1.000

p = dua-ekor.

ampiran 2.b.4.1

ata Penelitian 2b hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinasi relatif pada kromosom II dan III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan persilangan induk σ^7 strain mutan dan ϕ strain Normal (SK = 21⁰ - 26,5⁰)

Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
1	1	1	1	42.880	41	2	1	2	44.890	81	3	2	2	30.460
2	1	1	1	44.030	42	2	1	2	43.740	82	3	2	2	33.270
3	1	1	1	39.470	43	2	2	1	0.000	83	3	2	2	34.630
4	1	1	1	39.350	44	2	2	1	0.000	84	3	2	2	33.770
5	1	1	1	44.080	45	2	2	1	0.000					
6	1	1	1	42.880	46	2	2	1	0.000					
7	1	1	1	43.680	47	2	2	1	0.000					
8	1	1	2	41.550	48	2	2	1	0.000					
9	1	1	2	43.850	49	2	2	1	0.000					
10	1	1	2	40.570	50	2	2	2	30.920					
11	1	1	2	42.250	51	2	2	2	36.390					
12	1	1	2	40.690	52	2	2	2	30.980					
13	1	1	2	41.550	53	2	2	2	32.140					
14	1	1	2	44.030	54	2	2	2	32.580					
15	1	2	1	0.000	55	2	2	2	33.400					
16	1	2	1	8.910	56	2	2	2	32.390					
17	1	2	1	12.660	57	3	1	1	41.210					
18	1	2	1	0.000	58	3	1	1	41.030					
19	1	2	1	0.000	59	3	1	1	41.900					
20	1	2	1	0.000	60	3	1	1	43.850					
21	1	2	1	12.110	61	3	1	1	44.480					
22	1	2	2	29.000	62	3	1	1	41.030					
23	1	2	2	31.050	63	3	1	1	42.360					
24	1	2	2	30.790	64	3	1	2	44.770					
25	1	2	2	27.420	65	3	1	2	40.460					
26	1	2	2	32.580	66	3	1	2	37.350					
27	1	2	2	31.560	67	3	1	2	37.110					
28	1	2	2	31.630	68	3	1	2	37.520					
29	2	1	1	40.340	69	3	1	2	42.420					
30	2	1	1	44.890	70	3	1	2	39.930					
31	2	1	1	44.710	71	3	2	1	0.000					
32	2	1	1	43.680	72	3	2	1	0.000					
33	2	1	1	40.280	73	3	2	1	0.000					
34	2	1	1	41.210	74	3	2	1	0.000					
35	2	1	1	37.520	75	3	2	1	0.000					
36	2	1	2	36.630	76	3	2	1	0.000					
37	2	1	2	41.610	77	3	2	1	0.000					
38	2	1	2	41.780	78	3	2	2	34.510					
39	2	1	2	43.740	79	3	2	2	28.180					
40	2	1	2	44.830	80	3	2	2	31.820					

Lampiran 2.b.4.2

Uji lanjutan efek interaksi suhu - jenis kelamin pada analisis data penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^7 strain mutan dan ϕ strain Normal

** MATRIKS UJI-t INTER AC

A,C	1,1	1,2	2,1	2,2	3,1	3,2
1,1	0.000	-12.908	2.706	-14.174	2.473	-12.740
p	1.000	0.000	0.008	0.000	0.015	0.000
1,2	12.908	0.000	15.615	-1.266	15.381	0.168
p	0.000	1.000	0.000	0.207	0.000	0.862
2,1	-2.706	-15.615	0.000	-16.880	-0.234	-15.447
p	0.008	0.000	1.000	0.000	0.811	0.000
2,2	14.174	1.266	16.880	0.000	16.647	1.434
p	0.000	0.207	0.000	1.000	0.000	0.152
3,1	-2.473	-15.381	0.234	-16.647	0.000	-15.213
p	0.015	0.000	0.811	0.000	1.000	0.000
3,2	12.740	-0.168	15.447	-1.434	15.213	0.000
p	0.000	0.862	0.000	0.152	0.000	1.000

p = dua-ekor.

Lampiran 2.b.4.3

Uji lanjutan efek interaksi kromosom - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^7 strain mutan dan ϕ strain Normal

** MATRIKS UJI-t INTER BC

B,C	1,1	1,2	2,1	2,2
1,1	0.000	0.803	50.266	12.720
p	1.000	0.569	0.000	0.000
1,2	-0.803	0.000	49.463	11.917
p	0.569	1.000	0.000	0.000
2,1	-50.266	-49.463	0.000	-37.546
p	0.000	0.000	1.000	0.000
2,2	-12.720	-11.917	37.546	0.000
p	0.000	0.000	0.000	1.000

p = dua-ekor.

MILIK
PERPUSTAKAAN
UNIVERSITAS AIRLANGGA
SURABAYA

ampiran 2.b.4.4

ji lanjutan efek interaksi suhu - kromosom - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 2b pada kromosom II dan III individu σ^a dan ϕ dari persilangan-persilangan induk σ^a strain mutan dan ϕ strain Normal

** MATRIKS UJI-t INTER ABC

A,B,C	1,1,1	1,1,2	1,2,1	1,2,2	2,1,1	2,1,2	2,2,1	2,2,2	3,1,1	3,1,2	3,2,1	3,2,2
1,1,1	0.000	0.192	26.869	8.422	0.383	-0.087	30.314	6.911	0.052	1.719	30.314	7.132
p	1.000	0.842	0.000	0.000	0.705	0.928	0.000	0.000	0.957	0.086	0.000	0.000
1,1,2	-0.192	0.000	26.677	8.230	0.190	-0.279	30.122	6.719	-0.140	1.527	30.122	6.940
p	0.842	1.000	0.000	0.000	0.844	0.778	0.000	0.000	0.884	0.127	0.000	0.000
1,2,1	-26.869	-26.677	0.000	-18.447	-26.487	-26.956	3.445	-19.958	-26.817	-25.150	3.445	-19.737
p	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	0.001	0.000
1,2,2	-8.422	-8.230	18.447	0.000	-8.040	-8.509	21.892	-1.511	-8.370	-6.703	21.892	-1.290
p	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.131	0.000	0.000	0.000	0.198
2,1,1	-0.383	-0.190	26.487	8.040	0.000	-0.469	29.932	6.529	-0.330	1.337	29.932	6.750
p	0.705	0.844	0.000	0.000	1.000	0.645	0.000	0.000	0.741	0.182	0.000	0.000
2,1,2	0.087	0.279	26.956	8.509	0.469	0.000	30.401	6.998	0.139	1.806	30.401	7.219
p	0.928	0.778	0.000	0.000	0.645	1.000	0.000	0.000	0.885	0.071	0.000	0.000
2,2,1	-30.314	-30.122	-3.445	-21.892	-29.932	-30.401	0.000	-23.403	-30.262	-28.595	0.000	-23.182
p	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
2,2,2	-6.911	-6.719	19.958	1.511	-6.529	-6.998	23.403	0.000	-6.859	-5.192	23.403	0.221
p	0.000	0.000	0.000	0.131	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	0.820
3,1,1	-0.052	0.140	26.817	8.370	0.330	-0.139	30.262	6.859	0.000	1.667	30.262	7.080
p	0.957	0.884	0.000	0.000	0.741	0.885	0.000	0.000	1.000	0.096	0.000	0.000
3,1,2	-1.719	-1.527	25.150	6.703	-1.337	-1.806	28.595	5.192	-1.667	0.000	28.595	5.413
p	0.086	0.127	0.000	0.000	0.182	0.071	0.000	0.000	0.096	1.000	0.000	0.000
3,2,1	-30.314	-30.122	-3.445	-21.892	-29.932	-30.401	0.000	-23.403	-30.262	-28.595	0.000	-23.182
p	0.000	0.000	0.001	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000	0.000	0.000	1.000	0.000
3,2,2	-7.132	-6.940	19.737	1.290	-6.750	-7.219	23.182	-0.221	-7.080	-5.413	23.182	0.000
p	0.000	0.000	0.000	0.198	0.000	0.000	0.000	0.820	0.000	0.000	0.000	1.000

p = dua-ekor.

ampiran 3.1.1

ata Penelitian 3 hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom III individu σ^{a} dan ϕ dari persilangan induk σ^{a} N x ϕ eredro (SK = 21° - 27° C)

Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
1	1	1	1	0.000	41	1	3	2	41.320
2	1	1	1	0.000	42	1	3	2	39.060
3	1	1	1	0.000	43	2	1	1	7.920
4	1	1	1	0.000	44	2	1	1	10.470
5	1	1	1	0.000	45	2	1	1	0.000
6	1	1	1	0.000	46	2	1	1	0.000
7	1	1	1	0.000	47	2	1	1	0.000
8	1	1	2	35.060	48	2	1	1	12.520
9	1	1	2	35.060	49	2	1	1	8.910
10	1	1	2	36.690	50	2	1	2	35.910
11	1	1	2	35.180	51	2	1	2	40.630
12	1	1	2	34.880	52	2	1	2	36.630
13	1	1	2	36.270	53	2	1	2	37.640
14	1	1	2	35.060	54	2	1	2	37.110
15	1	2	1	0.000	55	2	1	2	39.290
16	1	2	1	0.000	56	2	1	2	37.170
17	1	2	1	0.000	57	2	2	1	0.000
18	1	2	1	0.000	58	2	2	1	0.000
19	1	2	1	0.000	59	2	2	1	0.000
20	1	2	1	0.000	60	2	2	1	0.000
21	1	2	1	0.000	61	2	2	1	0.000
22	1	2	2	35.670	62	2	2	1	0.000
23	1	2	2	39.350	63	2	2	1	0.000
24	1	2	2	38.590	64	2	2	2	38.530
25	1	2	2	32.830	65	2	2	2	37.170
26	1	2	2	38.940	66	2	2	2	37.880
27	1	2	2	38.530	67	2	2	2	39.170
28	1	2	2	35.790	68	2	2	2	37.760
29	1	3	1	7.270	69	2	2	2	36.810
30	1	3	1	4.620	70	2	2	2	40.400
31	1	3	1	5.590	71	2	3	1	0.000
32	1	3	1	0.000	72	2	3	1	0.000
33	1	3	1	11.090	73	2	3	1	0.000
34	1	3	1	0.000	74	2	3	1	0.000
35	1	3	1	0.000	75	2	3	1	0.000
36	1	3	2	36.270	76	2	3	1	0.000
37	1	3	2	36.930	77	2	3	1	0.000
38	1	3	2	39.520	78	2	3	2	38.170
39	1	3	2	37.940	79	2	3	2	35.850
40	1	3	2	42.250	80	2	3	2	37.520

Sambungan Lampiran 3.1.1

Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
81	2	3	2	38.170	121	3	3	2	37.110
82	2	3	2	39.110	122	3	3	2	35.180
83	2	3	2	38.410	123	3	3	2	38.120
84	2	3	2	39.170	124	3	3	2	34.760
85	3	1	1	0.000	125	3	3	2	38.350
86	3	1	1	0.000	126	3	3	2	36.450
87	3	1	1	0.000					
88	3	1	1	6.290					
89	3	1	1	0.000					
90	3	1	1	7.920					
91	3	1	1	4.250					
92	3	1	2	38.290					
93	3	1	2	36.150					
94	3	1	2	33.830					
95	3	1	2	35.370					
96	3	1	2	36.450					
97	3	1	2	32.900					
98	3	1	2	35.430					
99	3	2	1	7.920					
100	3	2	1	0.000					
101	3	2	1	0.000					
102	3	2	1	0.000					
103	3	2	1	0.000					
104	3	2	1	0.000					
105	3	2	1	0.000					
106	3	2	2	39.470					
107	3	2	2	36.450					
108	3	2	2	34.570					
109	3	2	2	34.570					
110	3	2	2	36.330					
111	3	2	2	33.460					
112	3	2	2	36.570					
113	3	3	1	0.000					
114	3	3	1	0.000					
115	3	3	1	0.000					
116	3	3	1	0.000					
117	3	3	1	0.000					
118	3	3	1	0.000					
119	3	3	1	0.000					
120	3	3	2	35.240					

lampiran 3.1.2

Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^{N} dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^{\text{N}} \times \phi$ eredro

** UJI-t ANTAR A

Suaber	X
A1-A2	-1.352
p	0.176
A1-A3	1.341
p	0.179
A2-A3	2.693
p	0.008

p = dua-ekor.

ampiran 3.1.3

ji lanjutan efek suhu - kromosom pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^{\wedge} dan ϕ dari persilangan induk σ^{\wedge} N x ϕ eredro

** MATRIKS UJI-t INTER AB

A,B	1,1	1,2	1,3	2,1	2,2	2,3	3,1	3,2	3,3
1,1	0.000	-0.943	-4.400	-4.592	-1.601	-1.492	-1.532	-0.914	-0.575
p	1.000	0.650	0.000	0.000	0.108	0.135	0.125	0.634	0.574
1,2	0.943	0.000	-3.457	-3.649	-0.658	-0.549	-0.589	0.030	0.368
p	0.650	1.000	0.001	0.001	0.519	0.591	0.564	0.975	0.715
1,3	4.400	3.457	0.000	-0.192	2.800	2.908	2.869	3.487	3.826
p	0.000	0.001	1.000	0.842	0.006	0.005	0.005	0.001	0.000
2,1	4.592	3.649	0.192	0.000	2.992	3.100	3.060	3.679	4.017
p	0.000	0.001	0.842	1.000	0.004	0.003	0.003	0.001	0.000
2,2	1.601	0.658	-2.800	-2.992	0.000	0.108	0.069	0.687	1.026
p	0.108	0.519	0.006	0.004	1.000	0.910	0.944	0.501	0.308
2,3	1.492	0.549	-2.908	-3.100	-0.108	0.000	-0.039	0.579	0.918
p	0.135	0.591	0.005	0.003	0.910	1.000	0.968	0.571	0.636
3,1	1.532	0.589	-2.869	-3.060	-0.069	0.039	0.000	0.618	0.957
p	0.125	0.564	0.005	0.003	0.944	0.968	1.000	0.545	0.657
3,2	0.914	-0.030	-3.487	-3.679	-0.687	-0.579	-0.618	0.000	0.339
p	0.634	0.975	0.001	0.001	0.501	0.571	0.545	1.000	0.735
3,3	0.575	-0.368	-3.826	-4.017	-1.026	-0.918	-0.957	-0.339	0.000
p	0.574	0.715	0.000	0.000	0.308	0.636	0.657	0.735	1.000

p = dua-ekor.

Lampiran 3.1.4

Uji lanjutan efek kromosom - jenis kelamin pada analisis data
 Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ
 dari persilangan induk σ^7 N x ϕ eredro

** MATRIKS UJI-t INTER EC

B,C	1,1	1,2	2,1	2,2	3,1	3,2
1,1	0.000	-47.052	3.372	-48.246	1.989	-49.322
p	1.000	0.000	0.001	0.000	0.046	0.000
1,2	47.052	0.000	50.424	-1.195	49.041	-2.270
p	0.000	1.000	0.000	0.233	0.000	0.024
2,1	-3.372	-50.424	0.000	-51.618	-1.383	-52.694
p	0.001	0.000	1.000	0.000	0.166	0.000
2,2	48.246	1.195	51.618	0.000	50.236	-1.075
p	0.000	0.233	0.000	1.000	0.000	0.284
3,1	-1.989	-49.041	1.383	-50.236	0.000	-51.311
p	0.046	0.000	0.166	0.000	1.000	0.000
3,2	49.322	2.270	52.694	1.075	51.311	0.000
p	0.000	0.024	0.000	0.284	0.000	1.000

p = dua-ekor.

ampiran 3.2.1

ata Penelitian 3 hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan
relatif pada kromosom III individu o[♂] dan o[♀] dari persilangan induk
o[♂] eredro x o[♀] N (SK = 21^o ± 27^oC)

Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
1	1	1	1	0.000	41	1	3	2	35.610	81	2	3	2	38.410	121	3	3	2	35.850
2	1	1	1	0.000	42	1	3	2	40.510	82	2	3	2	35.000	122	3	3	2	34.200
3	1	1	1	0.000	43	2	1	1	0.000	83	2	3	2	40.050	123	3	3	2	32.960
4	1	1	1	0.000	44	2	1	1	0.000	84	2	3	2	40.740	124	3	3	2	33.650
5	1	1	1	0.000	45	2	1	1	6.020	85	3	1	1	4.620	125	3	3	2	38.410
6	1	1	1	0.000	46	2	1	1	0.000	86	3	1	1	5.740	126	3	3	2	35.670
7	1	1	1	0.000	47	2	1	1	5.740	87	3	1	1	0.000					
8	1	1	2	37.110	48	2	1	1	0.000	88	3	1	1	0.000					
9	1	1	2	37.350	49	2	1	1	7.270	89	3	1	1	0.000					
10	1	1	2	38.940	50	2	1	2	34.570	90	3	1	1	8.910					
11	1	1	2	36.150	51	2	1	2	39.170	91	3	1	1	0.000					
12	1	1	2	34.330	52	2	1	2	37.230	92	3	1	2	35.730					
13	1	1	2	37.640	53	2	1	2	37.520	93	3	1	2	35.610					
14	1	1	2	35.000	54	2	1	2	37.290	94	3	1	2	37.640					
15	1	2	1	0.000	55	2	1	2	36.930	95	3	1	2	36.930					
16	1	2	1	0.000	56	2	1	2	35.670	96	3	1	2	32.580					
17	1	2	1	0.000	57	2	2	1	4.410	97	3	1	2	35.490					
18	1	2	1	0.000	58	2	2	1	0.000	98	3	1	2	34.330					
19	1	2	1	21.810	59	2	2	1	4.250	99	3	2	1	0.000					
20	1	2	1	0.000	60	2	2	1	0.000	100	3	2	1	0.000					
21	1	2	1	6.020	61	2	2	1	0.000	101	3	2	1	0.000					
22	1	2	2	38.530	62	2	2	1	0.000	102	3	2	1	0.000					
23	1	2	2	37.520	63	2	2	1	0.000	103	3	2	1	0.000					
24	1	2	2	37.640	64	2	2	2	37.110	104	3	2	1	0.000					
25	1	2	2	37.760	65	2	2	2	38.760	105	3	2	1	0.000					
26	1	2	2	36.210	66	2	2	2	39.820	106	3	2	2	33.830					
27	1	2	2	37.410	67	2	2	2	38.700	107	3	2	2	34.270					
28	1	2	2	38.350	68	2	2	2	39.520	108	3	2	2	38.170					
29	1	3	1	0.000	69	2	2	2	37.880	109	3	2	2	39.170					
30	1	3	1	0.000	70	2	2	2	39.350	110	3	2	2	36.270					
31	1	3	1	9.100	71	2	3	1	0.000	111	3	2	2	37.410					
32	1	3	1	0.000	72	2	3	1	0.000	112	3	2	2	36.810					
33	1	3	1	5.650	73	2	3	1	0.000	113	3	3	1	0.000					
34	1	3	1	10.470	74	2	3	1	0.000	114	3	3	1	0.000					
35	1	3	1	0.000	75	2	3	1	0.000	115	3	3	1	0.000					
36	1	3	2	41.670	76	2	3	1	0.000	116	3	3	1	0.000					
37	1	3	2	38.290	77	2	3	1	5.230	117	3	3	1	0.000					
38	1	3	2	36.990	78	2	3	2	33.580	118	3	3	1	0.000					
39	1	3	2	35.730	79	2	3	2	37.470	119	3	3	1	0.000					
40	1	3	2	40.690	80	2	3	2	38.880	120	3	3	2	36.630					

ampiran 3.2.2

uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom III individu σ^m dan ϕ dari persilangan induk σ^m eredro \times ϕ N

** UJI-t ANTAR A

Suaber	X
A1-A2	0.597
p	0.559
A1-A3	2.688
p	0.008
A2-A3	2.091
p	0.037

p = dua-ekor.

Lampiran 3.3

Data Penelitian 3 hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinasi relatif pada kromosom I individu σ dari persilangan induk $\sigma^N \times \phi ywm$ (SK = $21^{\circ+}$ - $27^{\circ C}$)

=====				=====			
Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
-----				-----			
1	1	1	40.690	41	2	3	34.200
2	1	1	33.090	42	2	3	33.890
3	1	1	33.090	43	3	1	34.700
4	1	1	33.020	44	3	1	34.510
5	1	1	34.570	45	3	1	30.000
6	1	1	37.470	46	3	1	31.630
7	1	1	40.160	47	3	1	30.400
8	1	2	33.270	48	3	1	34.330
9	1	2	34.270	49	3	1	30.590
10	1	2	35.610	50	3	2	34.200
11	1	2	33.460	51	3	2	29.800
12	1	2	38.940	52	3	2	31.370
13	1	2	30.130	53	3	2	34.630
14	1	2	37.940	54	3	2	37.350
15	1	3	32.580	55	3	2	29.600
16	1	3	27.760	56	3	2	36.870
17	1	3	37.580	57	3	3	35.000
18	1	3	42.250	58	3	3	40.460
19	1	3	35.730	59	3	3	32.770
20	1	3	35.120	60	3	3	34.700
21	1	3	39.580	61	3	3	37.290
22	2	1	33.830	62	3	3	33.710
23	2	1	34.700	63	3	3	34.940
24	2	1	38.760				
25	2	1	35.240				
26	2	1	34.330				
27	2	1	36.570				
28	2	1	34.700				
29	2	2	35.000				
30	2	2	37.640				
31	2	2	30.200				
32	2	2	32.010				
33	2	2	30.920				
34	2	2	34.450				
35	2	2	32.330				
36	2	3	30.850				
37	2	3	29.330				
38	2	3	33.210				
39	2	3	33.340				
40	2	3	34.270				

Lampiran 3.4.2

Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 3 pada kromosom I individu ♀ dari persilangan induk ♂ ywm x ♀ N

tt UJI-t ANTAR A :

Sumber	X
A1-A2	2.993
p	0.004
A1-A3	1.806
p	0.073
A2-A3	-1.187
p	0.239

p = dua-ekor.

Lampiran 4.1

Data Penelitian 4 hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinasi relatif pada kromosom III individu σ^7 dan ϕ dari persilangan induk $\sigma^7 N \times \phi$ eredro (SK - 21 σ^+ - 27 ϕC)

asus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
1	1	1	1	3.340	41	1	3	2	43.620	81	2	3	2	37.110	121	3	3	2	33.69
2	1	1	1	0.000	42	1	3	2	33.130	82	2	3	2	36.690	122	3	3	2	34.33
3	1	1	1	0.000	43	2	1	1	4.210	83	2	3	2	39.350	123	3	3	2	34.88
4	1	1	1	0.000	44	2	1	1	3.580	84	2	3	2	34.630	124	3	3	2	37.23
5	1	1	1	0.000	45	2	1	1	8.130	85	3	1	1	0.000	125	3	3	2	38.29
6	1	1	1	0.000	46	2	1	1	0.000	86	3	1	1	0.000	126	3	3	2	32.33
7	1	1	1	0.000	47	2	1	1	0.000	87	3	1	1	0.000					
8	1	1	2	34.820	48	2	1	1	0.000	88	3	1	1	0.000					
9	1	1	2	36.690	49	2	1	1	12.110	89	3	1	1	0.000					
10	1	1	2	36.870	50	2	1	2	37.170	90	3	1	1	0.000					
11	1	1	2	32.900	51	2	1	2	39.110	91	3	1	1	0.000					
12	1	1	2	32.650	52	2	1	2	37.880	92	3	1	2	35.850					
13	1	1	2	37.880	53	2	1	2	37.700	93	3	1	2	37.940					
14	1	1	2	29.270	54	2	1	2	31.880	94	3	1	2	36.810					
15	1	2	1	0.000	55	2	1	2	40.340	95	3	1	2	34.140					
16	1	2	1	0.000	56	2	1	2	38.820	96	3	1	2	30.920					
17	1	2	1	0.000	57	2	2	1	0.000	97	3	1	2	36.750					
18	1	2	1	0.000	58	2	2	1	0.000	98	3	1	2	34.330					
19	1	2	1	0.000	59	2	2	1	0.000	99	3	2	1	38.060					
20	1	2	1	0.000	60	2	2	1	5.130	100	3	2	1	3.390					
21	1	2	1	0.000	61	2	2	1	3.890	101	3	2	1	0.000					
22	1	2	2	38.590	62	2	2	1	5.740	102	3	2	1	4.130					
23	1	2	2	39.110	63	2	2	1	0.000	103	3	2	1	0.000					
24	1	2	2	34.630	64	2	2	2	35.730	104	3	2	1	0.000					
25	1	2	2	35.490	65	2	2	2	33.340	105	3	2	1	0.000					
26	1	2	2	37.230	66	2	2	2	38.350	106	3	2	2	37.230					
27	1	2	2	37.230	67	2	2	2	38.940	107	3	2	2	40.160					
28	1	2	2	37.820	68	2	2	2	38.590	108	3	2	2	34.760					
29	1	3	1	0.000	69	2	2	2	36.570	109	3	2	2	36.450					
30	1	3	1	0.000	70	2	2	2	38.590	110	3	2	2	35.490					
31	1	3	1	0.000	71	2	3	1	0.000	111	3	2	2	40.400					
32	1	3	1	0.000	72	2	3	1	0.000	112	3	2	2	38.760					
33	1	3	1	0.000	73	2	3	1	0.000	113	3	3	1	0.000					
34	1	3	1	0.000	74	2	3	1	0.000	114	3	3	1	8.330					
35	1	3	1	0.000	75	2	3	1	0.000	115	3	3	1	3.630					
36	1	3	2	34.270	76	2	3	1	0.000	116	3	3	1	4.250					
37	1	3	2	38.940	77	2	3	1	0.000	117	3	3	1	0.000					
38	1	3	2	37.290	78	2	3	2	36.570	118	3	3	1	0.000					
39	1	3	2	35.550	79	2	3	2	38.120	119	3	3	1	4.290					
40	1	3	2	33.340	80	2	3	2	36.330	120	3	3	2	34.630					

Lampiran 4.2.1

Data Penelitian 4 hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinasi relatif pada kromosom III individu σ^{\wedge} dan ϕ dari persilangan induk σ^{\wedge} eredro x ϕ N ($SK = 21^{\circ} - 27^{\circ}C$)

Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X	Kasus	A	B	C	X
1	1	1	1	0.000	41	1	3	2	38.000	81	2	3	2	36.450	121	3	3	2	35.610
2	1	1	1	0.000	42	1	3	2	32.460	82	2	3	2	36.330	122	3	3	2	38.350
3	1	1	1	0.000	43	2	1	1	6.290	83	2	3	2	37.520	123	3	3	2	34.270
4	1	1	1	0.000	44	2	1	1	0.000	84	2	3	2	39.290	124	3	3	2	38.700
5	1	1	1	3.630	45	2	1	1	5.530	85	3	1	1	0.000	125	3	3	2	34.200
6	1	1	1	0.000	46	2	1	1	0.000	86	3	1	1	0.000	126	3	3	2	36.990
7	1	1	1	0.000	47	2	1	1	0.000	87	3	1	1	0.000					
8	1	1	2	36.750	48	2	1	1	0.000	88	3	1	1	0.000					
9	1	1	2	34.570	49	2	1	1	0.000	89	3	1	1	0.000					
10	1	1	2	35.000	50	2	1	2	31.690	90	3	1	1	5.290					
11	1	1	2	35.850	51	2	1	2	35.300	91	3	1	1	0.000					
12	1	1	2	36.330	52	2	1	2	35.120	92	3	1	2	36.750					
13	1	1	2	34.570	53	2	1	2	37.700	93	3	1	2	37.410					
14	1	1	2	34.570	54	2	1	2	35.850	94	3	1	2	33.340					
15	1	2	1	0.000	55	2	1	2	36.030	95	3	1	2	38.700					
16	1	2	1	0.000	56	2	1	2	36.870	96	3	1	2	38.230					
17	1	2	1	0.000	57	2	2	1	0.000	97	3	1	2	38.170					
18	1	2	1	0.000	58	2	2	1	8.530	98	3	1	2	38.350					
19	1	2	1	0.000	59	2	2	1	0.000	99	3	2	1	0.000					
20	1	2	1	0.000	60	2	2	1	0.000	100	3	2	1	8.720					
21	1	2	1	0.000	61	2	2	1	0.000	101	3	2	1	4.050					
22	1	2	2	36.390	62	2	2	1	0.000	102	3	2	1	5.260					
23	1	2	2	39.230	63	2	2	1	0.000	103	3	2	1	0.000					
24	1	2	2	36.270	64	2	2	2	39.000	104	3	2	1	3.720					
25	1	2	2	36.510	65	2	2	2	36.270	105	3	2	1	0.000					
26	1	2	2	39.410	66	2	2	2	36.750	106	3	2	2	38.760					
27	1	2	2	37.820	67	2	2	2	38.270	107	3	2	2	35.490					
28	1	2	2	35.610	68	2	2	2	40.280	108	3	2	2	34.760					
29	1	3	1	0.000	69	2	2	2	40.340	109	3	2	2	35.490					
30	1	3	1	0.000	70	2	2	2	35.730	110	3	2	2	37.580					
31	1	3	1	0.000	71	2	3	1	0.000	111	3	2	2	35.550					
32	1	3	1	0.000	72	2	3	1	0.000	112	3	2	2	35.060					
33	1	3	1	0.000	73	2	3	1	0.000	113	3	3	1	0.000					
34	1	3	1	0.000	74	2	3	1	0.000	114	3	3	1	0.000					
35	1	3	1	0.000	75	2	3	1	0.000	115	3	3	1	0.000					
36	1	3	2	37.050	76	2	3	1	0.000	116	3	3	1	0.000					
37	1	3	2	39.640	77	2	3	1	0.000	117	3	3	1	0.000					
38	1	3	2	37.170	78	2	3	2	38.170	118	3	3	1	0.000					
39	1	3	2	37.410	79	2	3	2	39.000	119	3	3	1	0.000					
40	1	3	2	30.530	80	2	3	2	35.940	120	3	3	2	37.580					

ampiran 4.2.2

ji lanjutan efek cafein pada analisis data Penelitian 4 pada kromatogram
 III individu σ^{\wedge} dan ρ dari persilangan
 induk σ^{\wedge} eredro x ρ N

** UJI-t ANTAR B

=====

Sumber	X
B1-B2	-1.855
p	0.063
B1-B3	0.407
p	0.688
B2-B3	2.262
p	0.024

=====

p = dua-ekor.

Lampiran 4.2.3

Uji lanjutan efek interaksi suhu - cafein - jenis kelamin pada analisis data Penelitian 4 pada kromosom III individu σ^a dan ϕ dari persilangan induk σ^a eredro x ϕ N

MATRIKS UJI-t INTER ABC

A,B,C	1,1,1	1,1,2	1,2,1	1,2,2	1,3,1	1,3,2	2,1,1	2,1,2	2,2,1	2,2,2	2,3,1	2,3,2
1,1,1 p	0.000 1.000	-33.639 0.000	0.500 0.624	-35.514 0.000	0.500 0.624	-34.276 0.000	-1.129 0.260	-33.766 0.000	-0.676 0.508	-36.259 0.000	0.500 0.624	-35.716 0.000
1,1,2 p	33.639 0.000	0.000 1.000	34.140 0.000	-1.875 0.060	34.140 0.000	-0.637 0.533	32.510 0.000	-0.127 0.895	32.964 0.000	-2.619 0.010	34.140 0.000	-2.076 0.038
1,2,1 p	-0.500 0.624	-34.140 0.000	0.000 1.000	-36.015 0.000	0.000 1.000	-34.777 0.000	-1.630 0.102	-34.267 0.000	-1.176 0.240	-36.759 0.000	0.000 1.000	-36.216 0.000
1,2,2 p	35.514 0.000	1.875 0.060	36.015 0.000	0.000 1.000	36.015 0.000	1.238 0.216	34.385 0.000	1.748 0.080	34.839 0.000	-0.744 0.535	36.015 0.000	-0.201 0.835
1,3,1 p	-0.500 0.624	-34.140 0.000	0.000 1.000	-36.015 0.000	0.000 1.000	-34.777 0.000	-1.630 0.102	-34.267 0.000	-1.176 0.240	-36.759 0.000	0.000 1.000	-36.216 0.000
1,3,2 p	34.276 0.000	0.637 0.533	34.777 0.000	-1.238 0.216	34.777 0.000	0.000 1.000	33.147 0.000	0.510 0.617	33.601 0.000	-1.982 0.047	34.777 0.000	-1.439 0.149
2,1,1 p	1.129 0.260	-32.510 0.000	1.630 0.102	-34.385 0.000	1.630 0.102	-33.147 0.000	0.000 1.000	-32.637 0.000	0.454 0.656	-35.130 0.000	1.630 0.102	-34.587 0.000
2,1,2 p	33.766 0.000	0.127 0.895	34.267 0.000	-1.748 0.080	34.267 0.000	-0.510 0.617	32.637 0.000	0.000 1.000	33.091 0.000	-2.493 0.014	34.267 0.000	-1.949 0.051
2,2,1 p	0.676 0.508	-32.964 0.000	1.176 0.240	-34.839 0.000	1.176 0.240	-33.601 0.000	-0.454 0.656	-33.091 0.000	0.000 1.000	-35.583 0.000	1.176 0.240	-35.040 0.000
2,2,2 p	36.259 0.000	2.619 0.010	36.759 0.000	0.744 0.535	36.759 0.000	1.982 0.047	35.130 0.000	2.493 0.014	35.583 0.000	0.000 1.000	36.759 0.000	0.543 0.595
2,3,1 p	-0.500 0.624	-34.140 0.000	0.000 1.000	-36.015 0.000	0.000 1.000	-34.777 0.000	-1.630 0.102	-34.267 0.000	-1.176 0.240	-36.759 0.000	0.000 1.000	-36.216 0.000
2,3,2 p	35.716 0.000	2.076 0.038	36.216 0.000	0.201 0.835	36.216 0.000	1.439 0.149	34.587 0.000	1.949 0.051	35.040 0.000	-0.543 0.595	36.216 0.000	0.000 1.000
3,1,1 p	0.229 0.814	-33.411 0.000	0.729 0.526	-35.286 0.000	0.729 0.526	-34.048 0.000	-0.900 0.627	-33.537 0.000	-0.447 0.660	-36.030 0.000	0.729 0.526	-35.487 0.000
3,1,2 p	35.474 0.000	1.835 0.066	35.975 0.000	-0.040 0.967	35.975 0.000	1.198 0.232	34.345 0.000	1.708 0.087	34.799 0.000	-0.784 0.559	35.975 0.000	-0.241 0.805

p = dua-ekor.

(tersambung)

Sambungan Lampiran 4.2.3

A,B,C	1,1,1	1,1,2	1,2,1	1,2,2	1,3,1	1,3,2	2,1,1	2,1,2	2,2,1	2,2,2	2,3,1	2,3,2
3,2,1	2.498	-31.141	2.998	-33.016	2.998	-31.778	1.369	-31.268	1.823	-33.761	2.998	-33.218
p	0.013	0.000	0.004	0.000	0.004	0.000	0.170	0.000	0.068	0.000	0.004	0.000
3,2,2	34.336	0.696	34.836	-1.179	34.836	0.059	33.207	0.569	33.660	-1.923	34.836	-1.320
p	0.000	0.505	0.000	0.239	0.000	0.952	0.000	0.577	0.000	0.054	0.000	0.167
3,3,1	-0.500	-34.140	0.000	-36.015	0.000	-34.777	-1.630	-34.267	-1.176	-36.759	0.000	-36.216
p	0.624	0.000	1.000	0.000	1.000	0.000	0.102	0.000	0.240	0.000	1.000	0.000
3,3,2	34.751	1.111	35.251	-0.764	35.251	0.474	33.622	0.984	34.075	-1.508	35.251	-0.985
p	0.000	0.268	0.000	0.547	0.000	0.642	0.000	0.672	0.000	0.130	0.000	0.662

p = dua-ekor.

(bersambung)

Sambungan Lampiran 4.2.3

A,B,C	3,1,1	3,1,2	3,2,1	3,2,2	3,3,1	3,3,2
1,1,1	-0.229	-35.474	-2.498	-34.336	0.500	-34.751
p	0.814	0.000	0.013	0.000	0.624	0.000
1,1,2	33.411	-1.835	31.141	-0.696	34.140	-1.111
p	0.000	0.066	0.000	0.505	0.000	0.268
1,2,1	-0.729	-35.975	-2.998	-34.836	0.000	-35.251
p	0.526	0.000	0.004	0.000	1.000	0.000
1,2,2	35.286	0.040	33.016	1.179	36.015	0.764
p	0.000	0.967	0.000	0.239	0.000	0.547
1,3,1	-0.729	-35.975	-2.998	-34.836	0.000	-35.251
p	0.526	0.000	0.004	0.000	1.000	0.000
1,3,2	34.048	-1.198	31.778	-0.059	34.777	-0.474
p	0.000	0.232	0.000	0.952	0.000	0.642
2,1,1	0.900	-34.345	-1.369	-33.207	1.630	-33.622
p	0.627	0.000	0.170	0.000	0.102	0.000
2,1,2	33.537	-1.708	31.268	-0.569	34.267	-0.984
p	0.000	0.087	0.000	0.577	0.000	0.672
2,2,1	0.447	-34.799	-1.823	-33.660	1.176	-34.075
p	0.660	0.000	0.068	0.000	0.240	0.000
2,2,2	36.030	0.784	33.761	1.923	36.759	1.508
p	0.000	0.559	0.000	0.054	0.000	0.130
2,3,1	-0.729	-35.975	-2.998	-34.836	0.000	-35.251
p	0.526	0.000	0.004	0.000	1.000	0.000
2,3,2	35.487	0.241	33.218	1.380	36.216	0.965
p	0.000	0.805	0.000	0.167	0.000	0.662
3,1,1	0.000	-35.246	-2.269	-34.107	0.729	-34.522
p	1.000	0.000	0.024	0.000	0.526	0.000
3,1,2	35.246	0.000	32.976	1.139	35.975	0.724
p	0.000	1.000	0.000	0.256	0.000	0.522

p = dua-ekor.

(bersambung)

Sambungan Lampiran 4.2.3

A,B,C	3,1,1	3,1,2	3,2,1	3,2,2	3,3,1	3,3,2
3,2,1	2.269	-32.976	0.000	-31.838	2.998	-32.253
p	0.024	0.000	1.000	0.000	0.004	0.000
3,2,2	34.107	-1.139	31.838	0.000	34.836	-0.415
p	0.000	0.256	0.000	1.000	0.000	0.682
3,3,1	-0.729	-35.975	-2.998	-34.836	0.000	-35.251
p	0.526	0.000	0.004	0.000	1.000	0.000
3,3,2	34.522	-0.724	32.253	0.415	35.251	0.000
p	0.000	0.522	0.000	0.682	0.000	1.000

p = dua-ekor.

Lampiran 4.3

Data Penelitian 4 hasil transformasi angular dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I individu σ^m dari persilangan induk $\sigma^m N \times \sigma^f ywm$ (SK $-21^\circ - 27^\circ C$)

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	29.600	41	2	3	31.240
2	1	1	28.450	42	2	3	33.770
3	1	1	37.520	43	3	1	33.270
4	1	1	34.880	44	3	1	30.460
5	1	1	33.650	45	3	1	29.900
6	1	1	33.830	46	3	1	33.270
7	1	1	32.830	47	3	1	27.560
8	1	2	34.570	48	3	1	37.470
9	1	2	29.800	49	3	1	27.900
10	1	2	31.690	50	3	2	31.560
11	1	2	30.790	51	3	2	30.920
12	1	2	33.710	52	3	2	30.530
13	1	2	27.970	53	3	2	37.940
14	1	2	26.490	54	3	2	36.390
15	1	3	31.630	55	3	2	40.400
16	1	3	35.790	56	3	2	40.280
17	1	3	34.200	57	3	3	35.240
18	1	3	36.090	58	3	3	25.100
19	1	3	39.470	59	3	3	33.130
20	1	3	15.890	60	3	3	28.250
21	1	3	40.920	61	3	3	30.920
22	2	1	38.000	62	3	3	28.380
23	2	1	29.930	63	3	3	32.650
24	2	1	34.390				
25	2	1	35.430				
26	2	1	31.440				
27	2	1	30.460				
28	2	1	34.140				
29	2	2	28.660				
30	2	2	40.740				
31	2	2	34.270				
32	2	2	29.330				
33	2	2	38.060				
34	2	2	32.830				
35	2	2	28.110				
36	2	3	30.460				
37	2	3	39.060				
38	2	3	34.820				
39	2	3	33.710				
40	2	3	31.560				

Lampiran 4.4.1

Data Penelitian 4 hasil transformasi anguler dari frekuensi rekombinan relatif pada kromosom I individu σ° dari persilangan induk σ° ywm x σ° N (SK = 21° - 27° C)

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	37.170	41	2	3	40.110
2	1	1	31.180	42	2	3	40.280
3	1	1	38.760	43	3	1	22.950
4	1	1	30.130	44	3	1	36.210
5	1	1	41.670	45	3	1	33.890
6	1	1	36.990	46	3	1	32.710
7	1	1	41.090	47	3	1	27.560
8	1	2	40.920	48	3	1	30.920
9	1	2	37.640	49	3	1	23.810
10	1	2	36.930	50	3	2	36.090
11	1	2	32.140	51	3	2	33.210
12	1	2	34.140	52	3	2	38.060
13	1	2	19.550	53	3	2	31.560
14	1	2	31.500	54	3	2	37.760
15	1	3	40.510	55	3	2	32.650
16	1	3	32.770	56	3	2	34.020
17	1	3	24.650	57	3	3	33.340
18	1	3	34.140	58	3	3	34.700
19	1	3	32.460	59	3	3	35.240
20	1	3	38.760	60	3	3	35.430
21	1	3	34.630	61	3	3	36.270
22	2	1	36.990	62	3	3	35.240
23	2	1	41.610	63	3	3	36.570
24	2	1	35.000				
25	2	1	40.340				
26	2	1	34.200				
27	2	1	43.280				
28	2	1	40.740				
29	2	2	32.010				
30	2	2	29.060				
31	2	2	27.630				
32	2	2	42.820				
33	2	2	37.760				
34	2	2	42.650				
35	2	2	42.710				
36	2	3	41.550				
37	2	3	38.700				
38	2	3	31.180				
39	2	3	32.770				
40	2	3	39.060				

Lampiran 4.4.2

Uji lanjutan efek suhu pada analisis data Penelitian 4 pada kromosom individu ♀ dari persilangan induk ♂ ywm x ♀ N

** Uji-t ANTAR A

Sumber	X
A1-A2	-2.047
p	0.043
A1-A3	0.964
p	0.659
A2-A3	3.012
p	0.004

p = dua-ekor.

Lampiran 5.1

Data Penelitian 5 tentang frekuensi rekombinan relatif dari pindah silang dalam gen, pada kromosom I (individu ♀) dari persilangan induk $\sigma^a w \times \phi^w$

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	0	41	2	3	0
2	1	1	0	42	2	3	0
3	1	1	0	43	3	1	0
4	1	1	0	44	3	1	0
5	1	1	0	45	3	1	0
6	1	1	0	46	3	1	0
7	1	1	0	47	3	1	0
8	1	2	0	48	3	1	0
9	1	2	0	49	3	1	0
10	1	2	0	50	3	2	0
11	1	2	0	51	3	2	0
12	1	2	0	52	3	2	0
13	1	2	0	53	3	2	0
14	1	2	0	54	3	2	0
15	1	3	0	55	3	2	0
16	1	3	0	56	3	2	0
17	1	3	0	57	3	3	0
18	1	3	0	58	3	3	0
19	1	3	0	59	3	3	0
20	1	3	0,66	60	3	3	0
21	1	3	0	61	3	3	0
22	2	1	0	62	3	3	0
23	2	1	0	63	3	3	0
24	2	1	0				
25	2	1	0				
26	2	1	0				
27	2	1	0				
28	2	1	0				
29	2	2	0				
30	2	2	0				
31	2	2	0				
32	2	2	0				
33	2	2	0				
34	2	2	0				
35	2	2	0				
36	2	3	0				
37	2	3	0				
38	2	3	0				
39	2	3	0				
40	2	3	0				

Lampiran 5.2

Data Penelitian 5 tentang frekuensi rekombinan relatif dari pindah silang dalam gen, pada kromosom I (individu ♀) dari persilangan induk ♂^w × ♀^w

Kasus	A	B	X	Kasus	A	B	X
1	1	1	0	41	2	3	0
2	1	1	0	42	2	3	0
3	1	1	0,34	43	3	1	0
4	1	1	0	44	3	1	0
5	1	1	0	45	3	1	0
6	1	1	0	46	3	1	0,54
7	1	1	0	47	3	1	0
8	1	2	0	48	3	1	0
9	1	2	0	49	3	1	0
10	1	2	0	50	3	2	0
11	1	2	0	51	3	2	0
12	1	2	0	52	3	2	0
13	1	2	0	53	3	2	0
14	1	2	0	54	3	2	0
15	1	3	0	55	3	2	0
16	1	3	0	56	3	2	0
17	1	3	0	57	3	3	0
18	1	3	0	58	3	3	0
19	1	3	0	59	3	3	0
20	1	3	0	60	3	3	0
21	1	3	1,35	61	3	3	0
22	2	1	0	62	3	3	0
23	2	1	0	63	3	3	0
24	2	1	0				
25	2	1	0				
26	2	1	0				
27	2	1	0				
28	2	1	0				
29	2	2	0				
30	2	2	0				
31	2	2	0				
32	2	2	0				
33	2	2	0				
34	2	2	0				
35	2	2	0				
36	2	3	0				
37	2	3	0				
38	2	3	0				
39	2	3	0				
40	2	3	0				