

**STRUKTUR GENETIKA POPULASI JAGUNG DALAM  
KESEIMBANGAN HARDY-WEINBERG DAN SILANG KERABATNYA*****THE GENETIC STRUCTURE OF CORN POPULATION IN HARDY-  
WEINBERG EQUILIBRIUM AND THEIR INBREEDING.***

Hamirul Hadini<sup>1</sup>, Nasrullah<sup>2</sup>, Taryono<sup>2</sup>, Panjisakti Basunanda<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Fakultas Pertanian Universitas Halu Oleo, Kendari

<sup>2</sup>Fakultas Pertanian Universitas Gadjah Mada, Yogyakarta

hamirulhadini@yahoo.com

***Abstract***

*Genetic structure of corn population is a important to be known before planning further development of the population, both to develop a open-pollinated cultivar and a hybrid variety. The base population which abundant in nature and often used for the development of superior corn is a population in Hardy-Weinberg equilibrium, a population which has a stable allelic structure for all loci of concern, i.e., no changes in the allelic frequencies occur from generation to generation. This article describes genotypic array, mean, and variance of random mating population ( $F = 0$ ) and theirs changes in the offspring after crosses until inbreeding coefficient,  $F = 1, F$ , and  $1/2$ .*

**Keywords:** *Corn, Genetic structure, Hardy-Weinberg equilibrium*

**Intisari**

Struktur genetika suatu populasi jagung penting diketahui dalam pemuliaan jagung, baik dalam perakitan varietas jagung bersari bebas maupun varietas hibrida. Populasi dasar yang berlimpah jumlahnya di alam dan sering digunakan untuk pengembangan jagung unggul adalah populasi dalam keseimbangan Hardy-Weinberg, suatu populasi yang struktur genetiknya stabil, yaitu tidak terjadi perubahan frekuensi alel dari generasi ke generasi. Tulisan ini akan menjelaskan larik genotip, rerata, dan ragam suatu populasi silang acak ( $F=0$ ) dan perubahan-perubahan pada keturunannya sampai pada koefisien silang ( $F$ ) = 1,  $F$ , dan  $\frac{1}{2}$ .

**Kata Kunci:** Jagung, Struktur genetika, Keseimbangan Hardy-Weinberg

**Pendahuluan**

Jagung merupakan tanaman penting baik di tingkat nasional maupun internasional sehingga menarik banyak peneliti pada berbagai bidang ilmu pertanian untuk mengembangkannya, termasuk peneliti di bidang pemuliaan tanaman. Para pemulia telah berperan nyata dalam perbaikan genetik untuk peningkatan hasil jagung melalui pengembangan jagung unggul.

Hal penting yang perlu diketahui dalam merencanakan program pemuliaan adalah struktur genetika populasi dasar yang akan dikembangkan dan struktur genetika populasi keturunannya dengan kekerabatan-kekerabatan tertentu

setelah dilakukan persilangan-persilangan. Populasi jagung yang banyak digunakan sebagai populasi dasar untuk pengembangan lebih lanjut adalah populasi dalam keseimbangan Hardy-Weinberg.

Jagung termasuk tanaman menyerbuk silang sehingga secara alami terdapat banyak populasi jagung dalam keseimbangan, baik jenis lokal yang masih tersebar luas dibudidayakan oleh petani secara tradisional maupun jenis unggul hasil pemuliaan. Populasi jagung dalam keseimbangan tersebut merupakan sumber gen potensial dalam pengembangan jagung unggul, baik bersari bebas maupun hibrida.

Populasi jagung dalam keseimbangan akan mengalami perubahan struktur bila mengalami silang kerabat sehingga komposisi genetik, rerata, dan ragam populasi juga akan turut berubah.

Tulisan ini akan menjelaskan tentang larik genotipe, rerata, dan ragam pada populasi jagung dalam keseimbangan Hardy-Weinberg atau dengan koefisien silang kerabat,  $F$ , = 0 dan perubahannya setelah mengalami silang kerabat sampai terbentuk inbred ( $F = 1$ ), koefisien silang kerabat sampai  $F$ , dan pada sekali mengalami silang diri ( $F = 1/2$ ).

### Genetika Populasi Jagung dalam Keseimbangan

Populasi merupakan suatu kelompok individu-individu *interbreeding* (saling bersilang) yang bersama pada suatu waktu dan tempat (Bernardo, 2002) atau sebagai suatu kumpulan organisme tertentu yang memiliki *gene-pool* bersama (King *et al.*, 2006). *Gene-pool* adalah semua alel yang ada dalam anggota populasi sebagai sumber gamet dalam reproduksi (Tamarin, 2001).

Jagung, walaupun dapat menyerbuk sendiri (*self-fertile*) dan berumah satu, tetapi termasuk jenis tanaman yang menyerbuk silang oleh perantara angin dan bersifat *protandry*, yaitu tepung sari lebih dahulu masak daripada putik (Hallauer *et al.*, 2010). Dalam populasi tanaman jagung, setiap tanaman mempunyai peluang yang sama untuk menyerbuki atau diserbuki tanaman lainnya, yang dikenal dengan *random mating* (bersari bebas).

Kempthorne (1973) menyatakan bahwa larik genotipe suatu populasi yang dihasilkan dari persilangan acak adalah kuadrat dari larik gamet pada populasi sebelumnya, dengan syarat setiap tetua memberi peran yang sama pada turunannya. Populasi tanaman menyerbuk silang tersusun atas banyak genotipe, misalnya genotipe  $G_1, G_2, \dots$  dengan frekuensi  $P_1, P_2, \dots$  dengan  $\sum P_i = 1$ , larik genotipe populasi tersebut adalah  $\pi = \sum_i P_i G_i$ . Jika genotipe  $G_i$  menghasilkan gamet  $B_1, B_2, \dots$ , dengan frekuensi  $p_{i1}, p_{i2}, \dots$ , maka larik gamet yang dihasilkan  $G_i$  adalah  $p_{i1}B_1 + p_{i2}B_2 + \dots = \sum_k p_{ik}B_k$  sehingga larik gamet yang dihasilkan populasi  $\pi$  adalah

$$P_1 \sum_k p_{1k} B_k + P_2 \sum_k p_{2k} B_k + \dots = \sum_i \left[ P_i \sum_k p_{ik} B_k \right] = \sum_{i,k} P_i p_{ik} B_k$$

dan frekuensi  $B_k$  adalah  $\sum_i P_i p_{ik} = p_k$ .

Persilangan tanaman dengan genotipe  $G_i$  dan  $G_j$ , dilambangkan dengan  $G_i \times G_j$ , terjadi dengan frekuensi  $P_i P_j$  akan menghasilkan keturunan dengan larik:

$$\left( \sum_k p_{ik} B_k \right) \left( \sum_l p_{jl} B_l \right) = \sum_{k,l} p_{ik} p_{jl} B_k B_l. \text{ Dengan demikian, larik genotipe keturunan}$$

semua persilangan adalah:

$$\sum_{i,j} \left[ P_i P_j \sum_{k,l} p_{ik} p_{jl} B_k B_l \right] = \sum_{i,k} \left[ P_i p_{ik} B_k \sum_{j,l} P_j p_{jl} B_l \right] = \left( \sum_{i,k} P_i p_{ik} B_k \right)^2 \tag{2.1}$$

yang merupakan kuadrat larik gamet yang dihasilkan  $\pi$ . Larik gamet yang dihasilkan keturunan ini adalah  $\sum_i p_i B_i$  dengan  $p_i = \sum_{i,j,k} P_i P_j p_{ik} p_{jl} = \sum_j P_j p_{ji}$  yang menunjukkan bahwa nilainya tetap. Persarian bebas di antara keturunan akan menghasilkan populasi dengan larik genotipe yang sama seperti sebelumnya. Populasi demikian dikatakan dalam keseimbangan karena struktur populasi tidak akan berubah, dan dikenal sebagai Keseimbangan Hardy-Weinberg. Keseimbangan Hardy-Weinberg menyatakan bahwa pada populasi dengan jumlah individu yang besar, berkembang biak secara seksual dan berpasangan

secara acak (*random mating*), maka frekuensi alel/gen dan frekuensi genotipe akan tetap dari generasi ke generasi apabila tidak terjadi mutasi, migrasi, dan seleksi (Tamarin, 2001).

Bila menyimak dua lokus, masing-masing membawa dua alel dan lokus pertama dengan alel *A* dan *a*, sedangkan lokus ke dua dengan alel *B* dan *b*. Gen di kedua lokus bertaut dengan koefisien rekombinasi *r*. Andaikan larik gamet di generasi ke 0 adalah  $P_{AB}^{(0)}AB + P_{Ab}^{(0)}Ab + P_{aB}^{(0)}aB + P_{ab}^{(0)}ab$ . Gamet *AB* yang dihasilkan pada generasi berikutnya, dilambangkan dengan  $P_{AB}^{(1)}$ , dihasilkan tanaman hasil perpasangan gamet *AB* dengan gamet lainnya dan dari perpasangan gamet *Ab* dan *aB*:

$$\begin{aligned}
 P_{AB}^{(1)} &= P_{AB}^{(0)}P_{AB}^{(0)} + P_{AB}^{(0)}P_{Ab}^{(0)} + P_{AB}^{(0)}P_{aB}^{(0)} + (1-r)P_{AB}^{(0)}P_{ab}^{(0)} + rP_{Ab}^{(0)}P_{aB}^{(0)} \\
 &= P_{AB}^{(0)}(P_{AB}^{(0)} + P_{Ab}^{(0)} + P_{aB}^{(0)} + P_{ab}^{(0)}) - r(P_{AB}^{(0)}P_{ab}^{(0)} - P_{Ab}^{(0)}P_{aB}^{(0)}) \\
 &= P_{AB}^{(0)} - r\Delta^{(0)} \quad \text{karena} \quad P_{AB}^{(0)} + P_{Ab}^{(0)} + P_{aB}^{(0)} + P_{ab}^{(0)} = 1 \quad \text{dan} \\
 \Delta^{(0)} &= P_{AB}^{(0)}P_{ab}^{(0)} - P_{Ab}^{(0)}P_{aB}^{(0)}
 \end{aligned}$$

Dengan cara yang sama akan diperoleh

$$P_{Ab}^{(1)} = P_{Ab}^{(0)} + r\Delta^{(0)}$$

$$P_{aB}^{(1)} = P_{aB}^{(0)} + r\Delta^{(0)}$$

$$P_{ab}^{(1)} = P_{ab}^{(0)} - r\Delta^{(0)}$$

Tampak bahwa

$$\begin{aligned}
 \Delta^{(1)} &= P_{AB}^{(1)}P_{ab}^{(1)} - P_{Ab}^{(1)}P_{aB}^{(1)} \\
 &= (P_{AB}^{(0)} - r\Delta^{(0)})(P_{ab}^{(0)} - r\Delta^{(0)}) - (P_{Ab}^{(0)} + r\Delta^{(0)})(P_{aB}^{(0)} + r\Delta^{(0)}) \\
 &= (1-r)\Delta^{(0)}
 \end{aligned}$$

Lebih jauh, dapat ditunjukkan  $\Delta^{(t)} = (1-r)^t \Delta^{(0)}$

Selanjutnya

$$\begin{aligned}
 P_{AB}^{(t)} &= P_{AB}^{(t-1)} - r\Delta^{(t-1)} \\
 &= P_{AB}^{(0)} - r(\Delta^{(0)} + \Delta^{(1)} + \dots + \Delta^{(t-1)}) \\
 &= P_{AB}^{(0)} - r\Delta^{(0)}[1 + (1-r) + \dots + (1-r)^{(t-1)}]
 \end{aligned}$$

$$= P_{AB}^{(0)} - \Delta^{(0)}[1 - (1-r)^t], \text{ sehingga}$$

$$\lim_{t \rightarrow \infty} P_{AB}^{(t)} = P_{AB}^{(0)} - \Delta^{(0)} \quad [2.2]$$

Jadi berlainan dengan satu lokus, untuk dua lokus keseimbangan dicapai perlahan-lahan setelah sekian banyak kali persarian bebas. Saat keseimbangan telah tercapai, tidak peduli keberadaan tautan gen, larik gamet gabungan seluruh lokus sama dengan perkalian larik gamet tiap lokus; demikian juga larik genotipenya.

Populasi diploid, suatu individu dilambangkan dengan pasangan-pasangan alel yang ada di tiap lokusnya. Untuk model satu lokus, jika alel dalam populasi adalah  $B_1, B_2, \dots, B_m$  maka larik genotipe populasi keseimbangan ( $\pi_0$ ), dengan rerata ( $\mu_0$ ) dan ragam ( $\sigma_0^2$ ). Indeks 0 untuk menggambarkan bahwa populasi ini berasal dari persarian bebas, tidak ada persilangan antar kerabat, sehingga koefisien silang kerabatnya,  $F = 0$  (Kempthorne, 1973; Nyquist, 1990):

$$\begin{aligned} \pi_0 &= \left(\sum_i p_i B_i\right)^2 = \sum_{i,j} p_i p_j B_i B_j = \sum_i p_i^2 B_i B_i + 2 \sum_{i < j} p_i p_j B_i B_j \\ &= \sum_i p_i^2 B_i B_i + \sum_{i \neq j} p_i p_j B_i B_j \end{aligned} \quad [2.3]$$

$$\begin{aligned} \mu_0 &= \sum_i p_i^2 \mu_{ii} + \sum_{i \neq j} p_i p_j \mu_{ij} \\ &= \sum_{i,j} p_i p_j \mu_{ij} \end{aligned} \quad [2.4]$$

$$\sigma_0^2 = \sum_{i,j} p_i p_j (\mu_{ij} - \mu_0)^2 \quad [2.5]$$

$$\begin{aligned} &= \sum_{i,j} p_i p_j (\mu_0 + \alpha_i + \alpha_j + \delta_{ij} - \mu_0)^2 \\ &= \sum_{i,j} p_i p_j (\alpha_i^2 + \alpha_j^2 + \delta_{ij}^2 + 2\alpha_i \alpha_j + 2\alpha_i \delta_{ij} + 2\alpha_j \delta_{ij}) \\ &= \sum_{i,j} p_i p_i \alpha_i^2 + \sum_{i,j} p_j p_j \alpha_j^2 + \sum_{i,j} p_i p_j \delta_{ij}^2 \\ &= 2 \sum_i p_i^2 \alpha_i^2 + \sum_{i,j} p_i p_j \delta_{ij}^2 \\ &= \sigma_A^2 + \sigma_D^2 \end{aligned} \quad [2.6]$$

dengan  $\alpha_i$  = pengaruh aditif alel jantan;  $\alpha_j$  = pengaruh aditif alel betina;  $\delta_{ij}$  = pengaruh dominan atau interaksi dua alel dalam individu;  $\sigma_A^2$  = ragam aditif; dan  $\sigma_D^2$  = ragam dominan.

### Genetika Populasi Jagung dalam Keseimbangan yang Mengalami Silang Kerabat

*Inbreeding* (silang kerabat) adalah persilangan antar individu-individu yang berkerabat karena memiliki moyang bersama. Dua individu yang memiliki moyang bersama akan membawa replika suatu alel dari moyangnya sehingga apabila dikawinkan akan menghasilkan keturunan yang memiliki dua alel yang sama pada suatu lokus yang berasal dari generasi sebelumnya (Bernardo, 2002; Nyquist, 1990). Akibat dari silang kerabat adalah menurunnya frekuensi lokus heterozigot dan meningkatnya frekuensi lokus homozigot dalam populasi (Falconer dan Mackay, 1996; Hallauer *et al.*, 2010). Setiap sekali terjadi silang diri, frekuensi lokus heterozigot berkurang setengahnya sehingga pada generasi ke tujuh dan ke delapan, frekuensi lokus heterozigot masing-masing akan mencapai 1/128 dan 1/256 yang diasumsikan bahwa populasi telah tersusun atas individu-individu yang mencapai homozigot. Silang diri merupakan silang kerabat yang paling kuat sehingga lebih cepat dalam memperoleh galur *inbred*. Dibutuhkan tiga generasi *full-sib* dan enam generasi *half-sib* untuk hasilkan tingkat *inbred* yang sama dengan satu generasi silang diri (Rodrigues *et al.*, 2001).

Individu homozigot pada populasi yang berbiak campuran, persarian bebas dan silang kerabat, berdasarkan atas asal usul alel penyusun individu yang homozigot terbagi atas dua macam, yaitu (1) allozigot (*allozygosity*), yaitu dua alelnya serupa (*alike in state*) tetapi berasal dari moyang yang berlainan, dan (2) autozigot (*autozygosity*) atau *identical by descent*, yaitu dua alel yang dimilikinya berasal dari moyang yang sama (Crow dan Kimura, 1970; Hartl, 1980; Kempthorne, 1973).

Kekerabatan individu diukur dengan koefisien kekerabatan (*coefficient of coancestry*; *coefficient of parentage*; *coefficient of kinship*; atau *consanguinity*)

dengan simbol  $f$ ,  $r$  atau  $\theta$ , yang mengukur kemungkinan bahwa alel acak dari suatu individu akan *identical by descent* dengan alel acak dari individu lainnya (Falconer dan Mackay, 1996; Kempthorne, 1973; Nyquist, 1990).

Bila silang kerabat berlanjut terus sampai koefisien silang kerabat  $F = 1$ , populasi yang dihasilkan akan tersusun dari individu-individu homozigot dengan larik genotipe:

$$\pi_1 = \sum_i p_i B_i B_i \tag{3.1}$$

serta rerata dan ragam genetiknya:

$$\mu_1 = \sum_{i=1} p_i \mu_{ii} \text{ dan} \tag{3.2}$$

$$\begin{aligned} \sigma_1^2 &= \sum_{i=1} p_i (\mu_{ii} - \mu_1)^2 \\ &= \frac{1}{2} \sum_{i,j} p_i p_j (\mu_{ii} - \mu_{jj})^2 \end{aligned} \tag{3.3}$$

Bila pada populasi dalam keseimbangan dengan larik genotipe  $\pi_0$  terjadi persilangan antar kerabat maka akan terbentuk populasi *inbred* dengan koefisien silang kerabat  $0 < F \leq 1$  dan larik genotipe  $\pi_F$ . Pada populasi ini, genotipe  $B_i B_i$  tersusun atas  $B_i B_i$  yang (i) autozigot dengan peluang  $F$  dan karena frekuensi alel  $B_i$  dalam populasi adalah  $p_i$  maka frekuensinya menjadi  $F p_i$  dan yang (ii) allozigot dengan frekuensi  $(1 - F) p_i^2$  karena peluang individu untuk tidak *identical by descent* adalah  $(1 - F)$ . Demikian juga untuk genotipe heterozigotnya, hanya saja heterozigot tidak mungkin autozigot. Peluang individu bergenotipe heterozigot merupakan penjumlahan peluang dari dua heterozigot penyusunnya, yaitu  $B_i B_j$  dan  $B_j B_i$ . Oleh karena itu,

$$\begin{aligned} \pi_F &= \sum_i [(1 - F) p_i^2 + F p_i] B_i B_i + \sum_{j \neq i} (1 - F) p_i p_j B_i B_j \\ &= (1 - F) \sum_i p_i^2 B_i B_i + (1 - F) \sum_{j \neq i} p_i p_j B_i B_j + F \sum_i p_i B_i B_i \\ &= (1 - F) \sum_{i,j} p_i p_j B_i B_j + F \sum_i p_i B_i B_i \\ &= (1 - F) \pi_0 + F \pi_1 \end{aligned} \tag{3.4}$$

dengan rerata  $\mu_F$  dan ragamnya  $\sigma_F^2$  adalah:

$$\begin{aligned} \mu_F &= (1-F) \sum_{i=1} \sum_{j=1} p_i p_j \mu_{ij} + F \sum_{i=1} p_i \mu_{ii} \\ &= (1-F)\mu_0 + F\mu_1 \tag{3.5} \\ &= \mu_0 + F(\mu_1 - \mu_0) ; \mu_F \text{ merupakan fungsi linear dari } F. \end{aligned}$$

atau  $\mu_F = (1-F) \sum_{i=1} \sum_{j=1} p_i p_j \mu_{ij} + F \sum_{i=1} p_i \mu_{ii}$

$$\begin{aligned} &= \mu_0(1-F) + \sum_{i=1} p_i (\mu + \alpha_i + \alpha_i + \delta_{ii}) F \\ &= \mu_0(1-F) + (\mu_0 + \sum_i p_i \alpha_i + \sum_i p_i \alpha_i + \sum_i p_i \delta_{ii}) F \\ &= \mu_0(1-F) + (\mu_0 + 0 + 0 + \sum_i p_i \delta_{ii}) F \\ &= \mu_0(1-F) + \mu_0 F + F \sum_i p_i \delta_{ii} \\ &= \mu_0 + F \sum_i p_i \delta_{ii} \tag{3.6} \end{aligned}$$

karena  $\mu_1 - \mu_0 = \sum_i p_i \delta_{ii}$  dengan  $\delta_{ii}$  adalah simpangan dominan untuk homozigot.

Ragam total,  $\sigma_F^2$ , tersusun atas ragam dalam populasi ( $\sigma_W^2$ ) dan ragam antar populasi ( $\sigma_B^2$ ):

$$\begin{aligned} \sigma_W^2 &= (1-F)\sigma_0^2 + F\sigma_1^2 \\ \sigma_B^2 &= (1-F)(\mu_0 - \mu_F)^2 + F(\mu_1 - \mu_F)^2 \quad \text{dan karena } \mu_F = (1-F)\mu_0 + F\mu_1 \end{aligned}$$

maka

$$\begin{aligned} \sigma_B^2 &= (1-F)[\mu_0 - (1-F)\mu_0 - F\mu_1]^2 + F[\mu_1 - (1-F)\mu_0 - F\mu_1]^2 \\ &= (1-F)F(\mu_0 - \mu_1)^2 [F + (1-F)] \\ &= (1-F)F(\mu_0 - \mu_1)^2 \text{ sehingga} \end{aligned}$$

$$\sigma_F^2 = (1-F)\sigma_0^2 + F\sigma_1^2 + F(1-F)(\mu_0 - \mu_1)^2 \tag{3.7}$$

(Crow dan Kimura, 1970; Jain, 1982; Nyquist, 1990).



Berdasarkan persamaan [3.4] sampai [3.7], dapat ditentukan struktur, rerata, dan ragam populasi pada sekali silang diri atau koefisien silang kerabat  $F = 1/2$  sebagai berikut:

$$\pi_{1/2} = 1/2\pi_0 + 1/2\pi_1 \tag{3.8}$$

$$\mu_{1/2} = 1/2\mu_0 + 1/2\mu_1 \tag{3.9}$$

$$\sigma_{1/2}^2 = 1/2\sigma_0^2 + 1/2\sigma_1^2 + 1/4(\mu_0 - \mu_1)^2 \tag{3.10}$$

**Kesimpulan**

Frekuensi alel/gen dan frekuensi genotipe pada populasi keseimbangan Hardy-Weinberg akan tetap dari generasi ke generasi apabila tidak terjadi mutasi, migrasi, dan seleksi dengan larik genotipe, rerata, dan ragamnya masing-masing adalah  $\pi_0 = \sum_{i,j} p_i p_j B_i B_j$ ;  $\mu_0 = \sum_{i,j} p_i p_j \mu_{ij}$ ;  $\sigma_0^2 = \sum_{i,j} p_i p_j (\mu_{ij} - \mu_0)^2$ .

Bila silang kerabat berlanjut terus sampai koefisien silang kerabat  $F = 1$ , populasi yang dihasilkan akan tersusun dari individu-individu homozigot dengan larik genotipe, rerata, dan ragam masing-masing adalah  $\pi_1 = \sum_i p_i B_i B_i$ ;  $\mu_1 = \sum_{i=1} p_i \mu_{ii}$ ; dan  $\sigma_1^2 = \sum_{i=1} p_i (\mu_{ii} - \mu_1)^2$ .

Bila pada populasi mengalami silang kerabat dengan koefisien silang kerabat  $0 < F \leq 1$  maka perubahan larik genotipe, rerata, dan ragamnya masing-masing adalah  $\pi_F = (1-F)\pi_0 + F\pi_1$ ;  $\mu_F = (1-F)\mu_0 + F\mu_1$ ; dan

$$\sigma_F^2 = (1-F)\sigma_0^2 + F\sigma_1^2 + F(1-F)(\mu_0 - \mu_1)^2$$

Dengan demikian bila populasi tersebut mengalami sekali silang diri atau dengan koefisien silang kerabat  $F = 1/2$  maka larik genotipenya adalah

$$\pi_{1/2} = 1/2\pi_0 + 1/2\pi_1 \quad \text{dengan} \quad \mu_{1/2} = 1/2\mu_0 + 1/2\mu_1 \quad \text{dan}$$

$$\sigma_{1/2}^2 = 1/2\sigma_0^2 + 1/2\sigma_1^2 + 1/4(\mu_0 - \mu_1)^2 .$$

**Daftar Pustaka**

Bernardo, R. 2002. *Breeding for Quantitative Traits in Plants*. Stemma Press, Minnesota.

- Crow, J.F. and M. Kimura. 1970. *An Introduction to Population Genetics Theory*. Burgess Publishing Company, Minnesota.
- Falconer, D. S. and T. F. C. Mackay. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4<sup>th</sup> ed. Longman, Essex, England.
- Hallauer, A. R. M. J. Carena, and J. B. Miranda. 2010. *Quantitative Genetics in Maize Breeding*. Springer, New York.
- Hartl, D.L. 1980. *Principles of Population Genetics*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Jain, J.P. 1982. *Statistical Techniques in Quantitative Genetics*. Tata McGraw-Hill, New Delhi.
- Kempthorne, O. 1973. *An Introduction to Genetic Statistics*. The Iowa State University Press, USA.
- King, R.C., W.D. Stansfield, and P.K. Mulligan. 2006. *A Dictionary of Genetics*. 7<sup>th</sup> ed. Oxford University Press. Madison Avenue, New York 10016.
- Nyquist, W.E. 1990. *Notes of Statistical Genetics, with a Fokus on Animal and Plant Breeding*. Purdue University, Indiana.
- Rodrigues, M.C., F.D. Valva, E.M. Brasil, and L.J. Chaves. 2001. Comparison among Inbreeding System in Maize. *Crop Breeding and Applied Biotechnology* 1: 105-114.
- Tamarin, R.H., 2001. *Principles of Genetics*. 7<sup>th</sup> ed. The McGraw-Hill Companies. Massachusetts.