

PLASTISITAS GEN: SUATU STRATEGI SPESIES MENGHADAPI PERUBAHAN LINGKUNGAN

[Genetic plasticity: a strategy of species to deal with environmental changes]

Wartono Hadie^{1✉}, Lies Emmawati Hadie¹, Sularto² dan Waryanto¹

¹Pusat Riset Perikanan, Jakarta

² Balai Riset Pemuliaan Ikan, Sukamandi

✉ tonohadi@yahoo.com

ABSTRAK

Adaptasi yang progresif terjadi ketika konstitusi genetik suatu populasi berubah sebagai konsekuensi seleksi alam. Dengan demikian, untuk menunjukkan bahwa adaptasi telah terjadi, diperlukan bukti untuk perubahan genetik dan seleksi alam telah menjadi kekuatan kausalnya. Tujuan dari penulisan ini adalah untuk menyediakan informasi tentang kemampuan adaptasi suatu spesies dalam menghadapi perubahan lingkungan secara spasial dan temporal. Beberapa pendekatan telah dilakukan oleh beberapa peneliti untuk melihat cara adaptasi spesies terhadap perubahan lingkungan melalui genetik atau plastisitas genetik, asumsi dan pengujian, dan iklim sebagai pengarah perubahan. Pendekatan yang bisa dilakukan adalah mengukur suatu perubahan spesies melalui dasar-dasar yang terarah misalnya *phenotypic plasticity gene*, perubahan dalam spasial dan temporal, genetika molekuler, dan respons individu. Banyak penelitian sekarang melaporkan adanya peran plastisitas dalam membentuk respons fenotipik terhadap gangguan kontemporer seperti perubahan iklim. Informasi tersebut memberikan kesimpulan tentang kemampuan suatu spesies atau populasi melewati perubahan iklim dan tetap bertahan, adalah bentuk strategi spesies dalam bertahan menghadapi kondisi lingkungan suboptimal sebagai hasil perubahan iklim. Stabilitas fenotipik dalam menghadapi perubahan lingkungan juga dapat mewakili respon penting terhadap perubahan iklim yang dapat dipertimbangkan dalam konteks 'penyangga fenotipik' atau 'kompensasi genetik' dalam konteks perubahan genetik. Secara keseluruhan, tampaknya aman untuk menyimpulkan bahwa plastisitas sering membuat kontribusi yang kuat terhadap tren fenotipik yang terkait dengan perubahan iklim kontemporer.

Kata kunci: Dampak, perubahan iklim, plastisitas, strategi

ABSTRACT

Progressive adaptation occurs when the genetic constitution of a population changes as a consequence of natural selection. Thus, to demonstrate the adaptation that has taken place, the need for evidence to transform genetics and natural selection has become a causal force. The purpose of this paper is to provide information about the adaptability of a species under conditions of spatial and temporal environmental changes. Several approaches have been made by some researchers to look at how species adapt to environmental changes through genetic or genetic plasticity, principle and testing, and climate as a repetition of change. The approach that can be done is something that is focused on the phenotypic plastic gene, the change in spatial and temporal, molecular genetics, and individual response. Many studies now report the role of plasticity in the formation of phenotypic responses to climate disorders such as climate change. The information provides conclusions about the ability of a species or population to be climate change and lasting, is a form of species strategy in a protected environment as a result of climate change. Phenotypic stability in conditions of environmental change can also represent an important response to reliable climate change in the context of phenotypic buffering or genetic compensation in the context of genetic change. Overall, it seems safe to conclude that plasticity often makes a strong response to the phenotypic trends associated with contemporary.

Keywords: Impact, climate change, plasticity, strategy

Pendahuluan

Pemanasan global adalah suatu fenomena yang secara empiris telah terjadi dan dengan argumen ilmiah akan terus berlanjut. Grozier & Hutching (2014) menyebut fenomena ini sebagai perubahan iklim antropogenis (*anthropogenic climate change*) karena perubahan iklim tersebut disebabkan oleh aktivitas manusia yang memengaruhi atmosfer secara global dan mengakibatkan perubahan secara akumulatif dari generasi ke generasi.

Perubahan iklim dalam dunia akuatik memberikan dampak secara langsung dan tidak langsung kepada semua biota akuatik. Respons yang bisa muncul pada biota akuatik bergantung pada intensitas dan kondisi masing-masing spesies. Secara umum adalah respons menghindar bagi biota yang mampu bergerak cepat dan bertahan bagi biota yang tidak mampu bergerak. Jika gagal merespons terhadap cekaman lingkungan yang disebabkan perubahan iklim tersebut, baik biota yang mampu bergerak cepat maupun yang tidak maka keduanya akan mati dan punah.

Ada tiga hasil potensial dari tanggapan populasi yang bersifat sessil dan motil terhadap perubahan iklim yaitu bergerak, bertahan atau mati (Stillman & Armstrong, 2015). Populasi yang dapat bergerak, harus bergerak dan menemukan habitat baru yang dapat menyediakan lingkungan favorit bagi populasi tersebut untuk terus bertahan hidup (Chen *et al* 2011; Pinsky *et al* 2013). Bagi populasi yang bersifat tidak bergerak (sessil), maka pilihan satu-satunya adalah bertahan melalui adaptasi lokal (Pespeni *et al* 2013). Pilihan ini juga termasuk mengembangkan kemampuan bertahan melalui kelenturan fenotipik atau plastisitas fenotipik untuk tetap hidup (Evans & Hofmann, 2012). Namun untuk semua populasi baik yang mampu bergerak maupun tidak jika ambang batas terlampaui maka pilihan terakhir adalah mati (Frank dan Hoffmann 2012, Savolainen *et al* 2013).

Namun demikian pertanyaan utama yang dialamatkan dalam biologi ekologis, evolusioner, dan organisme adalah proses mana yang menghasilkan strategi ini (Kultz *et al* 2013). Hal demikian penting karena menurut Sunday *et al* (2014) akan sangat berguna untuk mendapatkan pemahaman prediktif tentang potensi tanggapan terhadap perubahan iklim. Meskipun ketiga hasil dalam menanggapi perubahan iklim ini relatif mudah diukur dengan menggunakan survei kelimpahan jenis ataupun populasi sederhana, dua pilihan pertama yaitu bergerak dan beradaptasi memerlukan informasi tentang genotipe atau fenotipe organisme dalam populasi.

Tujuan dari penulisan ini adalah untuk menyediakan informasi tentang kemampuan suatu spesies dalam menghadapi perubahan lingkungan secara spasial dan temporal.

Arti perubahan iklim bagi ekologi perairan

Perubahan iklim yang terjadi di perairan tawar menurut (Ficke *et al* 2007; Stoks *et al.* 2014, Urban 2014) menghasilkan kenaikan suhu air, rezim hidrologi

yang berubah, stratifikasi termal, penurunan oksigen terlarut dan peningkatan toksisitas polutan. Bahkan IPCC (2012) menambahkan bahwa rezim hidrologi berada dalam transisi dalam cara-cara yang spesifik secara regional, termasuk pergeseran besaran dan waktu banjir, kekeringan dan gelombang panas yang semakin intens. Peristiwa curah hujan yang lebih sering dan lebih intens memiliki banyak konsekuensi, termasuk penambahan polutan dan nutrisi ke dalam air, meningkatkan beban sedimen dan eutrofikasi.

Pengaruh perubahan iklim di laut meliputi dua penggerak fisik utama yaitu meningkatnya suhu laut dan penyerapan karbon dioksida (Hoegh-Guldberg dan Bruno 2010; Gruber 2011; Hale *et al* 2011; Koehn *et al* 2011; Doney *et al* 2012), efek pemanasan lautan hanya perubahan suhu saja sudah cukup untuk mengubah volume es Arktik, permukaan laut dan karenanya kualitas dan kuantitas habitat pesisir, salinitas, stratifikasi vertikal, cuaca (Gruber *et al* 2012; Collins 2014; Reusch 2014). Francis & Vavrus (2012) dan IPCC (2007) menyatakan bahwa perubahan tersebut mampu menyebabkan sirkulasi arus laut dan hipoksia yang berdampak buruk bagi populasi ikan. Serapan karbon dioksida berinteraksi dengan banyak fenomena yang diinduksi secara termal ini mampu meningkatkan paparan air yang bersifat korosif dan hipoksia.

Kenaikan suhu memiliki beberapa efek universal secara fisiologis pada ikan, seperti peningkatan tingkat metabolisme. Namun konsekuensi ekologisnya, kenaikan suhu bergantung pada banyak faktor, termasuk kedekatan spesifik populasi dengan ambang batas mematikan atau pertumbuhan optimal (Pörtner and Peck 2010; Somero 2010), dinamika interspecific (Finstad *et al* 2011) dan dampak penyakit (Marcos -Lopez *et al*, 2010). Seleksi untuk toleransi penyakit kemungkinan akan meningkat karena lingkungan yang lebih hangat menunjukkan peningkatan umum dalam keragaman penyakit, meningkatkan tingkat pertumbuhan populasi sebagian besar mikroorganisme (Macnab & Barber 2012). Selanjutnya, aktivitas manusia yang terus berlanjut cenderung menyebarkan patogen yang membahayakan bagi populasi ikan (Harvell *et al* 1999). Pengaruh perubahan global yang paling cepat terjadi pada ikan adalah stres fisiologis langsung karena berbagai faktor seperti penurunan pH, penurunan kadar oksigen, kenaikan suhu yang menyebabkan prevalensi dan morbiditas penyakit meningkat dalam beberapa kasus (Rijnsdorp *et al* 2009). Meskipun tekanan fisik langsung jelas membatasi pada beberapa tingkat dan mekanisme fisiologis, namun juga memengaruhi dinamika populasi ikan dan melibatkan jaring makanan (*food web*).

Dampak genetik

Toleransi pada kondisi yang dihasilkan oleh perubahan iklim memiliki basis genetik yang kuat dan menunjukkan adaptasi lokal tingkat tinggi sebagai strategi bertahan (Côté *et al* 2012; Donelson & Munday 2012; Munday *et al* 2012). Oleh karena itu sifat-sifat ini jelas berkembang secara alami sebagai pilihan. Menurut Strussmann *et al* (2010), banyak petunjuk lain yang memperlihatkan sensitivitas

Plastisitas gen

suhu dan dapat mengancam kelangsungan hidup populasi, seperti penentuan jenis kelamin, kelainan seksual dan kesuburan.

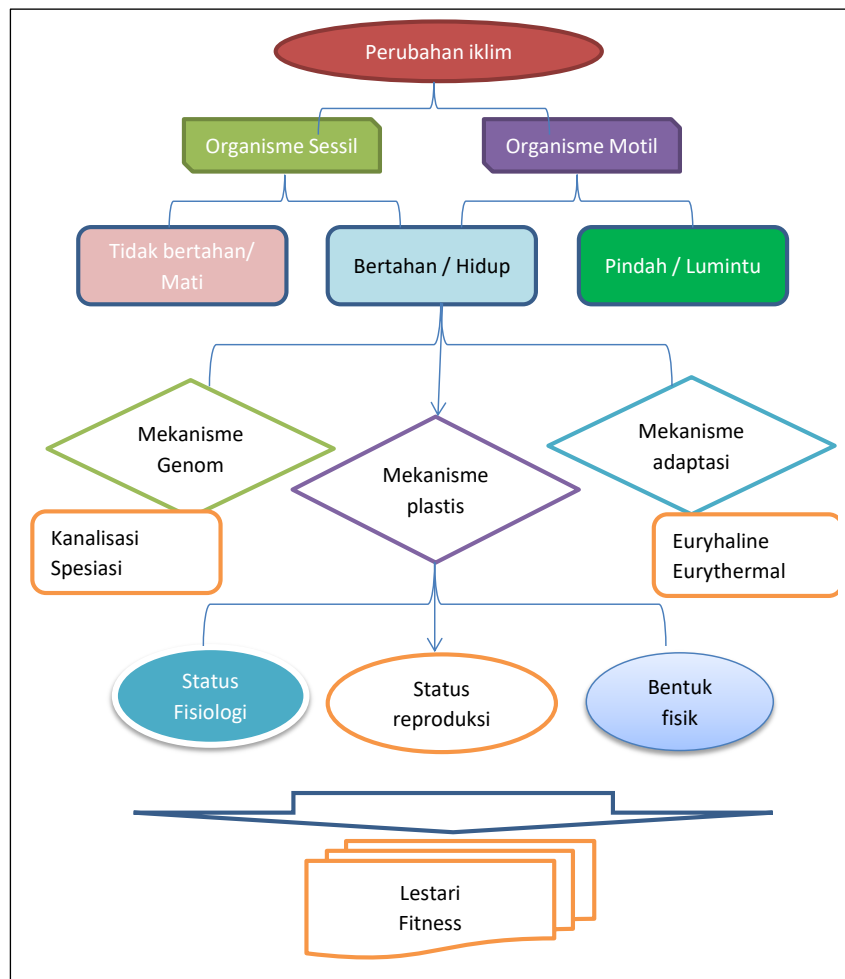
Sehubungan dengan perubahan genetik sebagai strategi bertahan dari suatu populasi, Lasne *et al* (2017), memperlihatkan model kromosom seks dan evolusi autosom menghasilkan prediksi kunci tentang dasar divergensi genom adaptif, dan model semacam itu penting dalam mempelajari genomika komparatif dan studi spesiasi. Selain diferensiasi adaptif yang terjadi antar spesies dari waktu ke waktu, seleksi juga mendukung perbedaan genetik di seluruh wilayah geografis dari subpopulasi spesies tunggal yang beradaptasi terhadap kondisi lingkungan setempat.

Strategi spesies

Setiap organisme memiliki strategi tertentu untuk menghadapi cekaman lingkungan. Dalam dengan perubahan iklim, maka tekanan utama pada lingkungan perairan adalah kaitan antara sifat fisika, kimiawi dan biologis. Untuk menghadapi perubahan yang tidak biasa, maka organisme akuatik perlu membuat strategi menghadapinya. Strategi yang dikembangkan oleh organisme akuatik adalah melindungi diri terhadap faktor yang paling sensitive yang mempengaruhi kehidupannya. Strategi bertahan sebagai respons terhadap tekanan perubahan lingkungan akuatik tergantung jenis organisme dan parameter yang paling besar pengaruhnya terhadap proses fisiologi organisme terdampak.

Organisme terdampak memiliki kondisi yang berbeda-beda, misalnya jenis yang tidak bisa bergerak (*sessil*) atau jenis yang mampu bergerak (*motil*). Kedua kelompok tersebut akan memiliki respons yang berbeda. Bagi jenis yang tidak bergerak, pilihannya hanyalah: bertahan, berubah atau mati. Bagi jenis yang mampu bergerak pilihan yang dimiliki adalah: menghindari (berpindah), bertahan, berubah, atau mati.

Mekanisme pertahanan organisme sesuai dengan intensitas cekaman lingkungan yang dihadapi diantaranya: adaptasi, plastisitas dan merubah gen (Gambar 1). Adaptasi dipilih oleh organisme jika perubahan masih berada dalam jangkauannya. Plastisitas dilakukan jika organisme berada pada cekaman lingkungan pada tarap suboptimal dengan mengemmbangkan perubahan fisiologis maupun morfologis. Pada organisme dengan cekaman lingkungan yang sangat intensif, maka perubahan dapat terjadi secara genetik (tingkat genom) sehingga mengarah kepada kanalisasi dan spesiasi.



Gambar 1. Strategi organisme akuatik dalam menghadapi cekaman lingkungan sebagai dampak perubahan iklim.

Adaptasi lokal

Adaptasi lokal terhadap pengaruh lingkungan masih berada dalam kisaran ambang toleransi umumnya berupa manajemen alokasi energi, mengurangi pertumbuhan untuk mengutamakan kemampuan bertahan. Perubahan iklim pada hewan akuatik akan mengakibatkan norma reaksi bergeser ke pengaruh lingkungan, misalnya terhadap suhu dinilai dengan menggunakan sifat kebugaran (Agren *et al* 2013), atau dengan sifat yang berkorelasi dengan aspek reproduksi (Hamilton *et al* 2013; Hadie *et al* 2004). Dalam banyak organisme, ciri-ciri ini sulit untuk diukur, tetapi dengan *Next Generations Sequencing* (NGS) besarnya perubahan ekspresi gen norma reaksi yang bergeser dapat diukur.

Adaptasi lokal terhadap suhu telah ditunjukkan dengan menggunakan pendekatan skala genom untuk ikan trout coklat (*Salmo trutta*), mengikuti beberapa generasi pada kondisi penangkaran umum (Meier *et al* 2014). Kira-kira dua persen dari gen yang diekspresikan dinyatakan secara berbeda di antara populasi, dengan fraksi signifikan dari varian hemoglobin, transport oksigen utama dan transportasi protein pernafasan (Meier *et al* 2014). Dengan adanya hubungan erat antara suhu

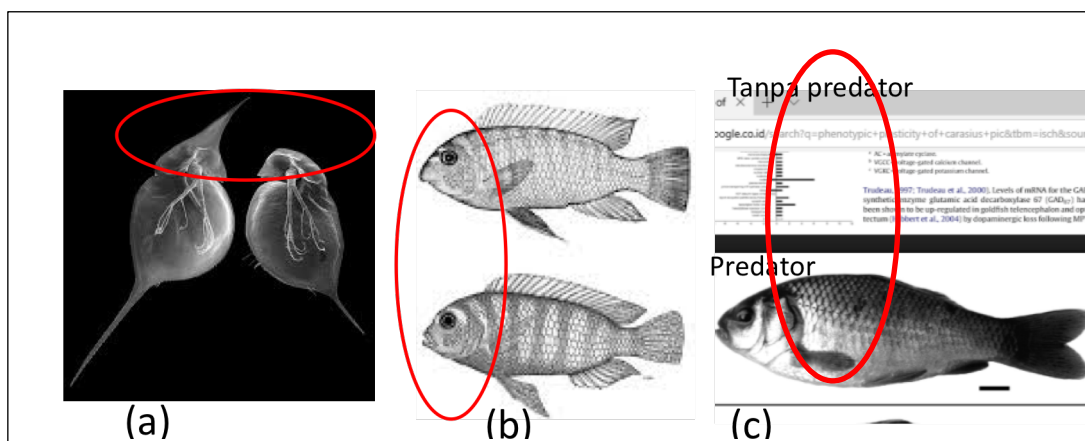
Plastisitas gen

lingkungan dan ketersediaan oksigen dan suhu optimal yang sempit dari banyak ikan salmon, pergeseran pada protein pernafasan dapat mewakili respons adaptif terhadap variasi iklim (Stillman & Armstrong, 2015).

Bukti paling meyakinkan untuk potensi tanggapan evolusioner terhadap perubahan iklim antropogenik berasal dari kasus evolusi kontemporer dalam sifat yang sangat relevan, terutama melalui adaptasi allochronic (yaitu perubahan dari waktu ke waktu) pada spesies yang terpapar (Stillman & Armstrong, 2015). Sebagai contoh, salmon sockeye (*Oncorhynchus nerka*) yang diperkenalkan ke Danau Washington pada tahun 1930an dan 1940an telah menyimpang dalam tingkat daur hidup dan sintasan pada suhu yang berbeda (Hendry *et al* 1998). Evolusi terbaru dalam toleransi termal telah terjadi pada ikan yang terpapar limbah termal, seperti mosquitofish yang diuji setelah 30 tahun terpapar air hangat yang tidak normal (Meffe *et al* 1995). Perubahan yang sedang berlangsung di banyak populasi dapat memiliki komponen evolusioner, walaupun hal ini belum diuji secara eksplisit. Schneider *et al* (2010) meneliti serangkaian waktu walleye (*Sander vitreus*) yang bertelur di berbagai danau di Minnesota, AS. Mereka menemukan korelasi kuat antara waktu es dan pemijahan yang terlepas dari tren waktu yang normal.

Plastisitas

Cara kedua sebagai strategi untuk bertahan dalam perubahan iklim adalah plastisitas fenotipik. Plastisitas fenotipik, dimana keragaman genetik yang ada dapat menghasilkan fenotip baru yang fungsinya sesuai dengan lingkungan yang berubah (Gambar 2). Sebagai contoh, dalam adaptasi lokal, kita berharap untuk melihat keragaman genetik menyertai keragaman fenotipik, sedangkan pada plastisitas fenotipik, satu genotipe menghasilkan keanekaragaman fenotipik.



Gambar 2. Plastisitas fenotipik organisme akuatik yang menunjukkan perubahan morfologis sebagai respons terhadap lingkungan. (a) dan (c): perubahan plastis akibat kehadiran predator pada lingkungannya dan (b) plastisitas berupa perubahan bentuk rahang sehubungan dengan ketersediaan pakan di lingkungannya (Holopainen *et al* 1997)

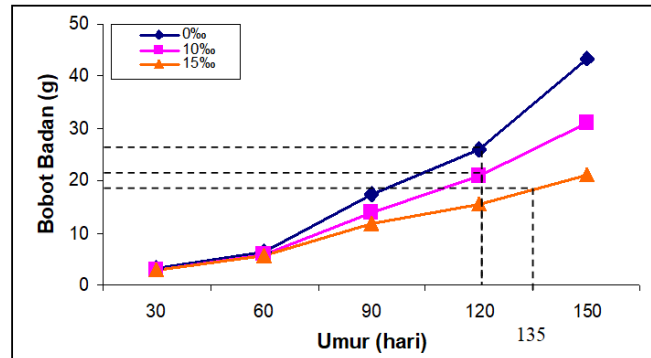
Tiga strategi adaptif telah diidentifikasi di bawah perubahan iklim yakni pertama, ketahanan akan menjadi ciri utama dalam akuakultur, dimana ikan akan kurang rentan terhadap penyakit dan parasit dan penyakit baru dan tumbuh berkembang dalam suhu air yang lebih luas. Kedua, sifat yang memaksimalkan produksi sambil meminimalkan dampak lingkungan harus ditingkatkan secara lebih efektif dengan program pemuliaan. Banyak sifat yang terkait dengan efisiensi dan ketahanan sumber daya dapat ditingkatkan dengan menggunakan alat genom baru. Ketiga, akuakultur harus lebih sering menggunakan spesies yang diperbaiki secara genetik tanpa menderita depresi yang berarti.

Pengukuran tingkat plastisitas pada organisme pada umumnya dengan melihat tren norma reaksi. Norma reaksi adalah representasi grafis perubahan fenotipik sepanjang gradien lingkungan (Scheiner 1993; Schlichting dan Pigliucci 1995; Hutchings *et al* 2007), merupakan alat standar untuk menggambarkan plastisitas. Bukti diferensiasi genetik, dan kemungkinan adaptasi, muncul melalui perbedaan bentuk, intercept dan (atau) kemiringan norma reaksi (Lande 2009; Chevin *et al* 2010). Plastisitas dalam toleransi stres biasanya berbentuk 'aklimasi', di mana sejarah keterpaparan terhadap kondisi tertentu mengubah respons organisme terhadap sebuah tantangan (Angilletta 2009; Kassahn *et al* 2009). Karena perubahan iklim melibatkan pemaparan yang berkepanjangan terhadap kondisi yang berubah, aklimasi kemungkinan akan memainkan peran kunci dalam mempengaruhi perubahan fenotipik (Stillman 2003; Hofmann dan Todgham 2010). Percobaan yang mengukur toleransi stres atau plastisitas biasanya mengekspos semua individu ke lingkungan akuakultur, mencoba mengendalikan respons aklimatisasi dan mengukur tingkat adaptif yang bisa diperoleh dalam bentuk plastisitas adaptif (Hadie *et al* 2004).

Guntrip dan Sibly (1998) membuat pendekatan dalam menjelaskan karakterisasi plastisitas fenotipik yang berhubungan dengan perkembangan spesialisasi organisme pada lingkungannya. Hal yang terutama ialah bahwa spesialisasi tidak dapat berkembang jika tidak ada interaksi genotipe-lingkungan, tetapi spesialisasi akan berjalan jika terdapat korelasi negatif di antara lingkungan. Walaupun tidak terdapat korelasi negatif di antara lingkungan, spesialisasi mungkin dapat berjalan jika terdapat interaksi genotipe-lingkungan, tergantung pada norma reaksi dari genotipe. Artinya bahwa ada genotipe yang tumbuh lebih baik pada satu lingkungan tetapi tidak pada lingkungan lain.

Pada Gambar 3. terlihat adanya plastisitas yang terjadi pada pemeliharaan udang galah selama tiga generasi dalam lingkungan salinitas yang berbeda. Dalam penelitian yang dilakukan Hadie *et al* (2004) terlihat bahwa plastisitas muncul melalui alokasi energy, menekan alokasi pertumbuhan dan kematangan gonad untuk tetap memiliki *fitness*.

Plastisitas gen



Gambar 2. Pola plastisitas bobot badan dan kematangan gonad pertama (----) udang galah pada tiga lingkungan salinitas yang berbeda (Hadie *et al* 2004).

Pola ini merupakan strategi udang untuk mengalokasikan energinya apakah untuk tumbuh ataukah untuk reproduksi. Fenomena demikian disebut *cost of plasticity*, yaitu suatu alternatif yang harus dibayar agar populasi tetap bertahan (*fitness*). Model yang baik untuk kasus ini adalah percobaan Reznick (1989) dengan menggunakan *Poecilia reticulata*, untuk melihat model kelenturan apakah fleksibel atau tidak. Pola fleksibel ini kemudian diartikan bahwa dalam perkembangannya didukung oleh gen yang adaptif. Oleh karena itu pola kelenturan demikian dapat diseleksi. Sifat perkembangan ini juga akan memperlihatkan apakah genotipe mempunyai kelenturan fenotipik atau tidak (Wilbur & Colin, 1973).

Mekanisme Genetik/genom

Stillman & Armstrong (2015) menyatakan bahwa ada enam metode untuk menyimpulkan perubahan genetik, yaitu 1) model genetik kuantitatif; 2) studi lapangan umum; 3) prediksi model; 4). evolusi eksperimental; 5). substitusi ruang-waktu dan 6). genetika molekuler. Selain itu terdapat lima metode untuk menyimpulkan perubahan plastisitas yaitu 1) model genetik kuantitatif; 2) kajian empiris umum; 3) evolusi eksperimental; 4) respons populasi secara perlahan dan 5) plastisitas individu di alam. Jadi genetika molekuler semestinya bisa membedakan secara tegas mekanisme genom terhadap perubahan iklim, walaupun ini juga masih sangat sulit diperoleh.

Studi genomik yang memungkinkan plastisitas fenotipik, atau fleksibilitas dalam menanggapi perubahan yang diakibatkan oleh perubahan iklim yang penting misalnya suhu, pH, dan salinitas dapat memberikan informasi mengenai lokus yang sangat penting. Potensi populasi untuk bertahan dalam kondisi lokal yang bergeser, dan juga untuk menyediakan transkrip yang diatur dengan sensitivitas tinggi terhadap kondisi lingkungan yang relevan secara ekologis (yaitu biomarker beresolusi tinggi) yang berguna untuk penilaian keadaan fisiologis (misalnya energetika, stres) di seluruh gradien ekologis atau spasial (Evans dan Hofmann 2012). Dalam banyak kasus, proyek *transcriptomics* telah digunakan untuk

menghasilkan mikroarray DNA pelengkap (cDNA) yang digunakan dalam menilai variasi profil ekspresi gen di seluruh populasi atau organisme dalam populasi yang terpapar pada kondisi yang berbeda. Urutan RNA dengan cepat mengganti microarray cDNA sebagai alat pilihan untuk kesimpulan skala genom mengenai plastisitas.

Hipotesis bahwa variasi plastisitas merupakan respons adaptif terhadap rezim termal yang berbeda pada kehidupan awal juga didukung oleh penemuan SNP (*single nucleotide polymorphisms*) yang terkait dengan suhu atau polimorfisme nukleotida tunggal pada cod Atlantik yang tampaknya berada dalam proses seleksi (Bradbury *et al* 2010, 2013). Contoh yang sangat menarik dari plastisitas termal genom pada ikan dilaporkan oleh Croisetière *et al* (2010) di ikan brook (*Salvelinus fontinalis*).

Komplek histokompatibilitas utama (*Major Histocompatibility Complex/MHC*) adalah seperangkat protein permukaan sel yang penting untuk sistem kekebalan yang didapat untuk mengenali molekul asing pada vertebrata, yang pada gilirannya menentukan histokompatibilitas. Para peneliti menemukan bahwa cara ekspresi gen kelas MHC berubah seiring dengan perubahan suhu dikaitkan dengan panjang pasang basa mini satelit sensitif suhu yang terkait, yang mungkin mengarahkan landasan genom untuk plastisitas terhadap suhu. Contoh yang sangat relevan pada ikan termasuk variasi kontragradien, yang terjadi bila perbedaan genetik melawan dampak lingkungan dan mengurangi variasi fenotipik antar populasi. (Conover & Schultz 1995).

Dengan demikian, perubahan genomik terhadap ekologis memiliki potensi besar untuk meningkatkan pemahaman kita tentang adaptasi lokal sebagai respons terhadap perubahan iklim (Savolainen *et al* 2013). Salah satu kemungkinan konsekuensi perubahan iklim adalah bahwa individu berpindah ke lokasi tempat mereka sebelumnya tanpa faktor fisik, seperti suhu dingin. Akibat dari dampak faktor-faktor fisik tersebut kelimpahan spesies menjadi berkurang.

Kesimpulan

Setiap organisme memiliki strategi tertentu untuk menghadapi cekaman lingkungan. Terkait perubahan iklim, maka tekanan utama pada lingkungan perairan adalah kaitan antara sifat fisika, kimiawi dan biologis. Tiga strategi yang dijalankan oleh organisme untuk bertahan pada kondisi lingkungan yang berubah oleh perubahan iklim adalah agar tetap fit adalah adaptasi, kedua adalah mengembangkan plastisitas gen dengan perubahan fisiologis hingga morfologis, dan ketiga adalah perubahan genom secara termodinamis atau bioenergetik.

Daftar pustaka.

Agren J, Oakley CG, McKay JK, Lovell JT, Schemske DW. 2013. Genetic mapping of adaptation reveals fitness tradeoffs in *Arabidopsis thaliana*, *Proceedings of*

Plastisitas gen

- the National Academy of Sciences of the United States of America. Vol. 110:21077-21082.
- Angilletta MJ. 2009. *Thermal Adaptation: A Theoretical and Empirical Synthesis*. Oxford: Oxford University Press.
- Bradbury I, Hubert S, Higgins B, Borza T, Bowman S, Paterson I, Snelgrove P. 2010. Parallel adaptive evolution of Atlantic cod on both sides of the Atlantic Ocean in response to temperature. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*. 277:3725-3734.
- Bradbury I, Hubert S, Higgins B, Bowman S, Borza T, Paterson I, Snelgrove P, 2013. Genomic islands of divergence and their consequences for the resolution of spatial structure in an exploited marine fish. *Evolutionary Applications*.6:450-461.
- Chen IC, Hill JK, Ohlemüller R, Roy DB, Thomas CD. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science*, 333:1024-1026.
- Chevin LM, Lande R, Mace GM. 2010. Adaptation, plasticity, and extinction in a changing environment: towards a predictive theory. *PLoS Biology*, 8:e1000357.
- Collins S, Rost B, Ryneerson TA. 2014. Evolutionary potential of marine phytoplankton under ocean acidification. *Evolutionary Applications*, 7:140–155.
- Conover DO, Schultz ET. 1995. Phenotypic similarity and the evolutionary significance of countergradient variation. *Trends in Ecology & Evolution*,10:248-252.
- Croisetière S, Bernatchez L, Belhumeur P. 2010. Temperature and length-dependent modulation of the MH class II β gene expression in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) by a cis-acting minisatellite. *Molecular Immunology*, 47:1817-1829.
- Crozier LG & Hutchings JA. 2014. Plastic and evolutionary responses to climate change in fish. *Evol. Appl.* 7(1): 68-87
- Donelson JM, Munday PL. 2012. Thermal sensitivity does not determine acclimation capacity for a tropical reef fish. *Journal of Animal Ecology*, 81:1126-1131.
- Doney SC, Ruckelshaus M, Duffy JE, Barry JP, Chan F, English CA, Galindo HM. 2012. Climate change impacts on marine ecosystems. *Annual Review of Marine Science*, 4:11-37.
- Evans TG, Hofmann GE. 2012. Defining the limits of physiological plasticity: How gene expression can assess and predict the consequences of ocean change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. vol. 367:1733-1745.
- Ficke AD, Myrick CA, Hansen LJ. 2007. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*,17:581–613.

- Finstad AG, Forseth T, Jonsson B, Bellier E, Hesthagen T, Jensen AJ, Hessen DO. 2011. Competitive exclusion along climate gradients: energy efficiency influences the distribution of two salmonid fishes. *Global Change Biology*,17:1703-1711.
- Francis JA, Vavrus SJ. 2012. Evidence linking Arctic amplification to extreme weather in mid-latitudes. *Geophysical Research Letters*, 39:L06801.
- Gruber N, Hauri C, Lachkar Z, Loher D, Frolicher TL, Plattner GK. 2012. Rapid progression of ocean acidification in the California Current System. *Science*, 337:220-223.
- Gruber N. 2011. Warming up, turning sour, losing breath: ocean biogeochemistry under global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society a-Mathematical Physical and Engineering Sciences*.369:1980-1996.
- Hadie W, Sumantadinata K, Noor RR, Subandriyo S, Carman C, Hadie LE. 2004. Kelenturan fenotipik udang galah (*Macrobrachium rosenbergii* de Man) strain Musi, Barito, GIMacro, dan persilangannya pada lingkungan bersalinitas. *Jurnal Penelitian Perikanan Indonesia*,10(5): 33-46.
- Hale R, Calosi P, McNeill L, Mieszkowska N, Widdicombe S. 2011. Predicted levels of future ocean acidification and temperature rise could alter community structure and biodiversity in marine benthic communities. *Oikos*, 120:661-674.
- Hamilton JA, Lexer C, Aitken SN. 2013. Genomic and phenotypic architecture of a spruce hybrid zone (*Picea sitchensis* x *P. glauca*). *Molecular Ecology*, 22: 827-841.
- Harvell CD, Kim K, Burkholder JM, Colwell RR, Epstein PR, Grimes DJ, Hofmann EE. 1999. Review: marine ecology-emerging marine diseases - climate links and anthropogenic factors. *Science*, 285:1505-1510.
- Hoegh-Guldberg O, Bruno JF. 2010. The impact of climate change on the world's marine ecosystems. *Science*, 328:1523–1528.
- Hofmann GE, Todgham AE. 2010. Living in the now: Physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annual Review of Physiology*, 72:127-145.
- Holopainen IJ, Aho J, Vornanen M, Huuskonen H. 1997. Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory. *Journal of Fish Biology*, 50(4): 781-798.
- Hutchings JA, Swain DP, Rowe S, Eddington JD, Puvanendran V, Brown JA. 2007. Genetic variation in life-history reaction norms in a marine fish. *Proceedings of the Royal Society, Series B: Biological Sciences*, 274:1693–1699.
- IPCC. 2007. Climate change 2007: the physical science basis: intergovernmental panel on climate change fourth assessment report. <http://www.ipcc.ch/> (accessed on March 2013).
- IPCC. 2012. *Managing the risks of extreme events and disasters to advance climate change adaptation*. in: Field CB, Barros V, Stocker TF, Qin D, Dokken DJ,

Plastisitas gen

- Ebi KL, Mastrandrea MD, et al., editors. A Special Report of Working Groups I and II of the Intergovernmental Panel on Climate Change. UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press, Cambridge. 582 p.
- Kassahn KS, Crozier RH, Portner HO, Caley MJ. 2009. Animal performance and stress: responses and tolerance limits at different levels of biological organisation. *Biological Reviews*, 84:277-292.
- Koehn JD, Hobday AJ, Pratchett MS, Gillanders BM. 2011. Climate change and Australian marine and freshwater environments, fishes and fisheries: synthesis and options for adaptation. *Marine and Freshwater Research*, 62:1148-1164.
- Kultz D. 2013. New frontiers for organismal biology. *Bioscience*, 63:464-471.
- Lande R. 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22:1435-1446.
- Lasne C, Sgrò CM, Connallon T. 2017. The Relative Contributions of the X Chromosome and Autosomes to Local Adaptation. *Genetics*, 205(3): 1285-1304.
- Macnab V, Barber I. 2012. Some (worms) like it hot: fish parasites grow faster in warmer water, and alter host thermal preferences. *Global Change Biology*, 18:1540–1548.
- Marcos-Lopez M, Gale P, Oidtmann BC, Peeler EJ. 2010. Assessing the impact of climate change on disease emergence in freshwater fish in the United Kingdom. *Transboundary and Emerging Diseases*, 57:293–304.
- Meffe GK, Weeks SC, Mulvey M, Kandl KL. 1995. Genetic differences in thermal tolerance of eastern mosquitofish (*Gambusia holbrooki* Poeciliidae) from ambient and thermal ponds. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52:2704–2711.
- Meier K, Hansen MM, Normandeau E, Mensberg K-LD, Frydenberg J, Larsen PF, Bekkevold D, Bernatchez L. 2014. Local adaptation at the transcriptome level in brown trout: Evidence from early life history temperature genomic reaction norms. *PLOS ONE*, 9 art. e85171
- Munday PL, McCormick MI, Nilsson GE. 2012. Impact of global warming and rising CO₂ levels on coral reef fishes: what hope for the future? *Journal of Experimental Biology*, 215:3865–3873.
- Pespeni MH, Barney BT, Palumbi SR. 2013. Differences in the regulation of growth and biomineralization genes revealed through long-term common-garden acclimation and experimental genomics in the purple sea urchin, *Evolution*, 67:1901-1914.
- Pinsky ML, Worm B, Fogarty MJ, Sarmiento JL, Levin SA. 2013. Marine taxa track local climate velocities, *Science*, 341:1239-1242.

- Pörtner HO, Peck MA. 2010. Climate change effects on fishes and fisheries: towards a cause-and-effect understanding. *Journal of Fish Biology*, 77:1745-1779.
- Reusch T. 2014. Climate change in the oceans: evolutionary vs. phenotypically plastic responses. *Evolutionary Applications*, 7:104-122.
- Reznick D.N. 1989. Life history evolution of Guppies. 2. Repeatability of field observations and the effects of season on life history. *Evolution*, 43:1285-1297.
- Rijnsdorp AD, Peck MA, Engelhard GH, Möllmann C, Pinnegar JK. 2009. Resolving the effect of climate change on fish populations. *ICES Journal of Marine Science*, 66:1570-1583.
- Savolainen O, Lascoux M, Merila J. 2013. Ecological genomics of local adaptation. *Nature Reviews Genetics*, 14: 807-820.
- Scheiner SM. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24:35-68.
- Schlichting CD and Pigliucci M. 1995. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *J. Evol. Ecol.*, 8:154-168.
- Schneider KN, Newman RM, Card V, Weisberg S, Pereira DL. 2010. Timing of walleye spawning as an indicator of climate change. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139:1198–1210.
- Guntrip, J. And R.M. Sibly. 1998. Phenotypic plasticity, genotype-by-environment interaction and the analysis of generalism and specialization in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity*, 81(2):198-204.
- Somero GN. 2010. The physiology of climate change: how potentials for acclimatization and genetic adaptation will determine 'winners' and 'losers' *Journal of Experimental Biology*, 213:912–920.
- Stillman JH and Armstrong E. 2015. Genomics are transforming our understanding of responses to climate change. *BioScience*, 65(3): 237-246.
- Stillman JH. 2003. Acclimation capacity underlies the susceptibility to climate change. *Science*, 301:65.
- Stoks R, Geerts A, De Meester L. 2014. Evolutionary and plastic responses of freshwater invertebrates to climate change: realized patterns and future potential. *Evolutionary Applications*, 7:42–55.
- Strussmann CA, Conover DO, Somoza GM, Miranda LA. 2010. Implications of climate change for the reproductive capacity and survival of New World silversides (family Atherinopsidae). *Journal of Fish Biology*, 77:1818-1834.
- Sunday JM, Calosi P, Dupont S, Munday PL, Stillman JH, Reusch TBH. 2014. Evolution in an acidifying ocean. *Trends in Ecol. and Evol.*, 29: 117-125.
- Urban J. 2014. Plasticity and genetic adaptation mediate amphibian and reptile responses to climate change. *Evolutionary Applications*, 7:88-103.
- Wilbur, H.M., and J.P. Collins. 1973. Ecological aspects of Amphibian metamorphosis. *Science*, 182:1305 -1314.