

KELENTURAN FENOTIPIK UDANG GALAH (*Macrobrachium rosenbergii*) STRAIN MUSI, BARITO, GIMacro, DAN PERSILANGANNYA PADA LINGKUNGAN BERSALINITAS

Wartono Hadie¹⁾, Komar Sumantadinata²⁾, Ronny Rachman Noor³⁾, Subandriyo⁴⁾,
Odang Carman²⁾, dan Lies Emmawati Hadie⁴⁾

ABSTRAK

Penelitian kelenturan fenotipik udang galah (*Macrobrachium rosenbergii*) dilakukan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰. Tiga strain yaitu Barito (BB), Musi (MM), dan GIMacro (GG) digunakan untuk membentuk dan mengevaluasi populasi dasar tersebut pada salinitas yang berbeda. Perkawinan secara *fullsib* dan *dialele crosses* dilakukan di dalam dan di antara strain. Larva hasil dari persilangan tersebut dipelihara pada bak kerucut dengan menggunakan sistem air jernih pada salinitas 12‰–15‰. Pasca larva yang dihasilkan dari masing-masing persilangan dibesarkan di tambak pada tiga salinitas media yang berbeda selama lima bulan. Selanjutnya udang yang sudah dewasa diseleksi dan disimpan pada masing-masing level salinitas. Populasi dasar yang terbentuk memiliki karakter genetik seperti $h^2 = 0,43 \pm 0,23$ (0‰); $0,39 \pm 0,12$ (10‰); dan $0,372 \pm 0,12$ (15‰); sedangkan heritabilitas kelenturannya adalah $h_{pl}^2 = 0,057 \pm 0,06$. Opulasi dasar dibentuk secara sintesis dengan komposisi genetik 25% (BB), 25% (GG), dan 50% (MM) dengan mengawinkan antara BB x MM dan hasilnya dikawinkan dengan GG.

ABSTRACT: *Phenotypic plasticity of Macrobrachium rosenbergii strain of Musi, Barito, and GIMacro and the crosses in three different salinity. By: Wartono Hadie, Komar Sumantadinata, Ronny Rachman Noor, Subandriyo, Odang Carman, and Lies Emmawati Hadie*

Research on phenotypic plasticity of giant freshwater prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) were conducted at three different salinity levels i.e. 0‰, 10‰, and 15‰. Strain Barito (BB), GIMacro (GG), and Musi (MM) were used in this research to form the base population and its evaluation at different salinity. Fullsibs crosses were done within and between strains. Larva from those of crosses reared using conical tanks with the salinity 12‰–15‰. Postlarvae from each set of relatives reared at three different salinity levels for 5 months. After then, selection of adult prawn were carried to choose the better and kept them at the salinity pool as a base population medium. Base population formed have the character of genetic is $h^2 = 0.43 \pm 0.23$ (0‰), 0.39 ± 0.12 (10‰), and 0.372 ± 0.12 (15‰), while heritability of plasticity is $= 0.057 \pm 0.06$. The synthetic strain was formed with the composition of genetic from each strains is 25% (BB), 25% (GG), and 50% (MM) by crossed between BB x MM and its result crossed by GG. This base population will be used as a new forming variety candidate of prawn which hold up to fluctuation salinity up to 15‰.

KEYWORDS: *phenotypic plasticity, reaction norms, heritability, Macrobrachium rosenbergii*

PENDAHULUAN

Kelenturan fenotipik adalah kemampuan suatu individu atau genotip untuk menghasilkan lebih dari satu alternatif bentuk morfologi, status fisiologis dan atau tingkah laku sebagai respon terhadap perubahan kondisi lingkungan (West-Eberhard, 1989; Noor, 1996). Sultan (1987) dan Taylor & Aarssen (1988) mendefinisikan kelenturan fenotipik sebagai variasi ekspresi fenotip dari suatu genotip sebagai respon terhadap kondisi lingkungan tertentu, dan dapat

meningkatkan kemampuan individu untuk tetap bertahan hidup dan bereproduksi pada kondisi lingkungan tersebut. Selanjutnya kelenturan fenotipik menunjukkan seberapa besar variasi tingkat ekspresi fenotip suatu genotip berdasarkan kondisi lingkungan yang berbeda.

Agar tidak terjadi perubahan ekstrim dan mengarah kepada evolusi yang independen, maka gen-gen kelenturan fenotipik bekerja merelokasi sumber daya yang dimiliki individu tersebut, yang mengakibatkan

¹⁾ Peneliti pada Balai Riset Perikanan Budidaya Air Tawar, Bogor

²⁾ Fakultas Perikanan dan Ilmu Kelautan, Institut Pertanian Bogor

³⁾ Peneliti pada Balai Penelitian Ternak, Bogor

⁴⁾ Peneliti pada Pusat Riset Perikanan Budidaya, Jakarta

terjadinya perubahan fenotip. Contoh paling mudah dari bentuk kelenturan adalah perubahan bentuk tubuh pada ikan koki sebagai strategi terhadap predator (Parsons, 1997).

Ketahanan udang galah pada salinitas yang relatif tinggi pada umumnya kurang baik sehingga mengakibatkan kematian bahkan mencapai 50% (Smith *et al.*, 1975). Demikian pula dengan pertumbuhannya juga lebih rendah dibanding dengan udang yang dipelihara pada kolam air tawar (Hadie *et al.*, 2001). Hal ini diduga karena kemampuan gen regulasi osmotik belum bekerja, sehingga regulasi osmotiknya memerlukan cadangan energi yang tinggi dan alokasi energi untuk pertumbuhan menjadi kurang. Masalah demikian akan teratasi jika gen kelenturan telah terekspresi, sehingga perubahan salinitas yang dihadapi di habitatnya tidak lagi menjadi stresor lingkungan.

Dalam kaitannya dengan aspek genetik, terdapat tiga teori utama berkenaan dengan kelenturan fenotipik. Teori pertama, menggambarkan kelenturan fenotipik sebagai suatu sifat yang dikontrol oleh gen-gen yang terletak pada lokus yang berbeda dengan gen-gen yang mengontrol rataan sifat pada lingkungan tertentu (Scheiner & Lyman, 1989; 1991). Teori kedua menggambarkan kelenturan fenotipik sebagai suatu fenomena seleksi, untuk rataan sifat yang berbeda pada lingkungan yang berbeda (Via & Lande, 1985; Via, 1993). Teori ketiga menggambarkan kelenturan fenotipik sebagai fungsi homosigositas dan mengasumsikan bahwa jumlah perubahan fenotip pada lingkungan yang berbeda merupakan suatu fungsi menurun dari jumlah lokus heterosigot (Gillespie & Turrelli, 1989).

Kelenturan fenotipik sebagai mekanisme adaptasi suatu organisme terhadap lingkungan yang beragam, bergantung kepada: pertama bahwa genotip yang mengontrol perkembangan organisme dan mempengaruhi norma reaksi. Selanjutnya ditambahkan ada dua kategori kontrol genetik dari kelenturan (Schlichting, 1986; Schlichting, 1986, Jink & Pooni, 1988; Scheiner & Lyman 1989), yaitu **(a)** sebagai kepekaan alel dimana seluruh lokus gen diekspresikan dalam setiap lingkungan. Setiap individu mempunyai kepekaan alel yang berbeda yang merupakan pengaruh langsung dari lingkungan, **(b)** Kontrol regulator yaitu suatu kontrol dimana tidak semua lokus gen diekspresikan dalam setiap lingkungan. Ekspresi gen diatur melalui lokus regulator yang mengontrol ekspresi sejumlah besar gen struktural melalui gen operator. Kedua: tekanan-tekanan yang dapat mempengaruhi arah evolusi dalam lingkungan yang berbeda (Schlichting & Pagliucci, 1993).

Bila gen kelenturan terhadap salinitas dapat terekspresi, maka udang galah dapat dipelihara di tambak air payau yang lahannya tersedia cukup luas. Luasan lahan demikian sangat membantu manajemen budi daya udang galah yang efisien. Menurut New & Singholka (1985) manajemen budi daya akan lebih baik jika menggunakan luasan kolam $\geq 1.000 \text{ m}^2$, sedangkan lahan demikian dapat diperoleh di daerah pertambakan air payau. Pertumbuhan udang galah di air payau belum optimal dan masih berada di bawah rataan pertumbuhan udang galah yang dipelihara di air tawar (Hadie *et al.*, 2001).

Tujuan penelitian ini adalah untuk mengevaluasi kelenturan fenotipik terhadap salinitas udang galah strain Musi, Barito, dan GIMacro. Sedangkan manfaat dan sasaran penelitian yang ingin dicapai adalah tersedianya varietas baru udang galah dengan kelenturan yang tinggi terhadap salinitas. Dengan demikian varietas udang galah tersebut dapat dikembangkan dari lingkungan air tawar hingga air payau.

BAHAN DAN METODE

Penelitian ini dilakukan pada April 2002—Januari 2004 di Instalasi Riset Kesehatan Ikan, Pasar Minggu dan Loka Riset Pemuliaan dan Teknologi Perikanan Budidaya Air Tawar, Sukamandi, serta tambak air payau di Karawang. Penelitian dilaksanakan dalam dua generasi.

Penelitian bersifat eksperimental dilakukan di unit pembenihan dan di kolam. Penelitian ini dirancang dengan menggunakan pola faktorial. Faktor pertama adalah strain (S. Barito, S. Musi, dan GIMacro); faktor kedua adalah salinitas (0‰, 10‰, 15‰) dengan ulangan tiga kali. Seluruh kombinasi faktor diuji secara simultan. Sampel yang diamati ≥ 50 ekor/plot. Waktu seleksi dilakukan pada dewasa kelamin (5 bulan). Sampling dilakukan sebulan sekali terhadap biota dan kualitas lingkungan.

Hewan Uji

Induk yang digunakan dalam penelitian ini adalah 3 strain udang galah yang berasal dari populasi Sungai Barito, Sungai Musi, dan GIMacro. Dari setiap strain masing-masing 50 pasang dan setiap strain digunakan lima pasang.

Setiap induk dari populasi yang berbeda digunakan tanda nomor (*tag*) untuk mempermudah manajemen dan perkawinan. Jenis *tag* terbuat dari lempeng plastik bernomor dengan pengikat benang elastik, dan jarum. Jarum dengan diameter 0,7 mm; panjang 43,8 mm; benang berdiameter 0,3 mm; panjang lempeng plastik 11,1 mm; dan lebar lempeng 2,4 mm.

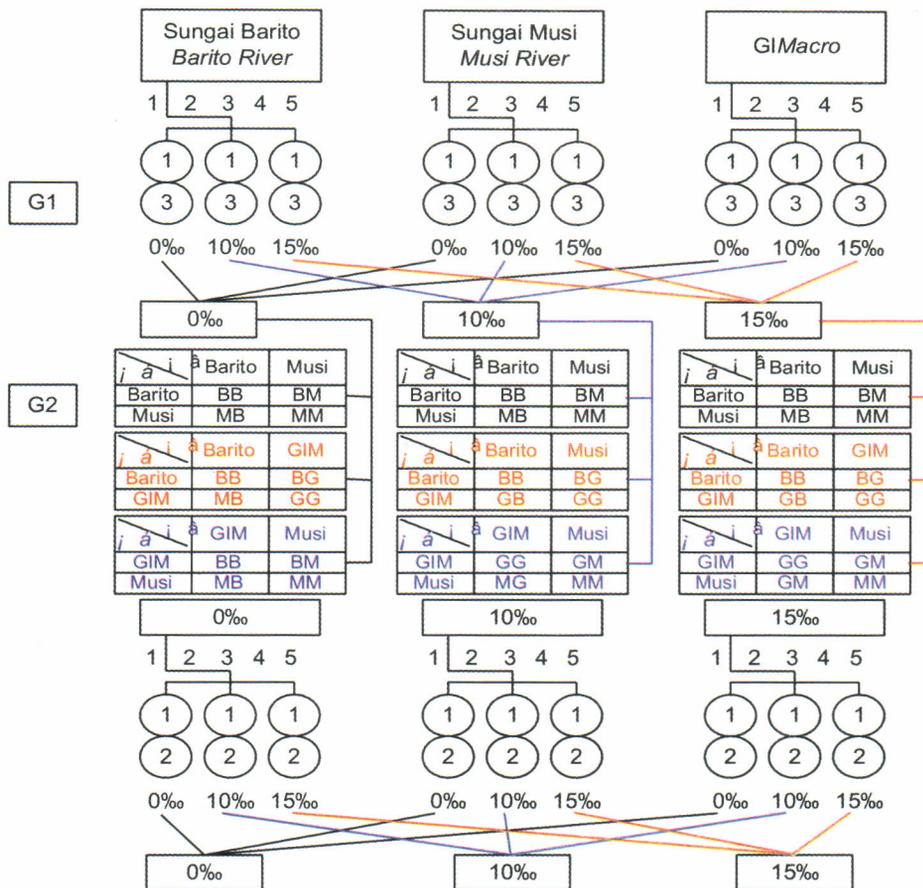
Tag dipasang di pertengahan antara *cephalothorax* (kepala) dan *abdomen* (badan) yang merupakan daerah *molting line*. Titik masuknya benang tag pada ketinggian $\pm 1/3$ tinggi badan arah ventral. Benang diikat tidak terlalu kuat agar tidak terganggu saat terjadi pertumbuhan.

Perkawinan

Perkawinan dilakukan secara *fullsib* sebanyak lima pasangan dari setiap populasi (Gambar 1), dan dicatat nomor tag yang digunakan dalam perkawinan. Perkawinan dilakukan dalam bak teraso ukuran 60 cm x 60 cm x 40 cm³. Induk yang sudah ovulasi dan dibuahi dipelihara pada bak beton ukuran 5 m x 2 m x 0,5 m³ hingga embrio berkembang sempurna dengan warna telur coklat keabu-abuan. Induk dengan telur kemudian ditetaskan dalam wadah *fiber glass* volume 50 L dengan salinitas 8‰ secara terpisah sesuai dengan nomor tag. Pada generasi pertama (G₁)

perkawinan dilakukan secara *fullsib* dari masing-masing strain kemudian keturunannya dipelihara pada tiga tingkat salinitas (0‰, 10‰, dan 15‰) hingga dewasa. Tahapan ini merupakan langkah untuk membentuk induk yang teradaptasi pada tingkat salinitas sebagai *pool* induk yang akan digunakan untuk membentuk G₂. Pada generasi kedua perkawinan dilakukan secara *fullsib* dengan persilangan inter dan intra strain.

Pada generasi kedua (G₂) dilakukan perkawinan dua arah (*diallele crossing*) antar tiga strain yakni Barito (BB), Musi (MM), dan GIMacro (GG). Keturunan yang diperoleh dari penelitian ini dipelihara ke dalam tiga tingkat salinitas hingga dewasa. Pada tahapan ini akan diperoleh 27 galur yaitu sembilan galur dari masing-masing tingkat salinitas. Parameter genetik yang diamati meliputi: heritabilitas, respon seleksi, kelenturan fenotipik, heritabilitas kelenturan, dan karakter populasi dasar.



Gambar 1. Skema seleksi udang galah untuk membentuk populasi dasar udang galah dengan karakter kelenturan terhadap salinitas. 1—5 adalah pasangan, (‰) adalah *pool* untuk individu terseleksi pada kelompok salinitas, ①—③ adalah ulangan

Figure 1. Selection schematic of *Macrobrachium rosenbergii* to form base population with the trait of phenotypic plasticity to the salinity. 1—5 fullsib crosses, (‰) is salinity pool of selected individual stock, ①—③ replication

Pemeliharaan Larva

Larva hasil dari setiap pasangan dipelihara pada bak yang terpisah menggunakan sistem air jernih (*clear water system*) pada salinitas 12‰—15‰ dengan kepadatan 100 ekor/L. Bak larva yang digunakan adalah *fiber glass* berbentuk kerucut. Pemeliharaan larva hingga menjadi pascalarva selama 30 hari, digunakan pakan standar untuk larva udang galah (Aquacop, 1983).

Pembesaran Pascalarva

Pascalarva yang dihasilkan dari pemeliharaan larva kemudian dibesarkan dalam media bersalinitas 0‰, 10‰, 15‰ sesuai plot perlakuan masing-masing di tambak. Masing-masing plot berukuran 2 x 25 m² kedalaman 90 cm sebanyak 162 buah (Gambar 2).

Pakan yang diberikan pada PL hingga dewasa adalah pakan standar komersial berupa pelet (UG800, UG801, UG802, UG803). Salinitas selama pemeliharaan dipertahankan sesuai perlakuan dengan kisaran ± 2‰ dengan menggunakan pompa. Pembuatan air payau sesuai dengan perlakuan dibuat pada petakan khusus, sehingga air yang masuk ke dalam tambak sesuai dengan perlakuan. Pakan diberikan sebanyak tiga kali sehari dengan ransum 3%—5% bobot badan per hari.

Seleksi

Metode seleksi untuk memilih calon induk dilakukan pada umur 5 bulan menggunakan metode *within family*. Pemangkasan (*culling level*) dilakukan pada nilai rataan ditambah satu standar deviasi dengan maksimum 30% untuk disimpan sebagai calon induk generasi selanjutnya.

Calon-calon induk hasil seleksi disimpan masing-masing sesuai dengan ploting salinitas. Dengan demikian maka setiap strain mempunyai perwakilan pada masing-masing salinitas (0‰, 10‰, dan 15‰). Setiap calon induk terseleksi diberikan nomor *tag* dan dicatat dalam pengkalan data.

Analisis Data

Pengumpulan data morfologi udang dilakukan setiap bulan. Jumlah contoh untuk data morfologi (bobot dan panjang) adalah 50 ekor per plot. Data yang dikumpulkan meliputi sintasan, panjang, dan bobot udang galah ditabulasi kemudian dianalisis untuk pengujian ANOVA, heritabilitas kelenturan, dan norma reaksi.

Heritabilitas kelenturan (h_{PL}^2) dianalisis dengan menggunakan prinsip Scheiner & Lyman (1989) dengan rumus:

$$h_{PL}^2 = \frac{\sigma_{G \times E}^2}{\sigma_P^2}$$

di mana:

h_{PL}^2 : heritabilitas kelenturan

$\sigma_{G \times E}^2$: interaksi antar genetik dan lingkungan (salinitas)

σ_P^2 : total keragaman fenotip

Ragam kelenturan fenotipik dicari dengan rumus Scheiner & Lyman (1991):

$$\sigma_{PL}^2 = \frac{\sigma_E^2 + 4 \sigma_{S \times E}^2}{\sigma_P^2}$$

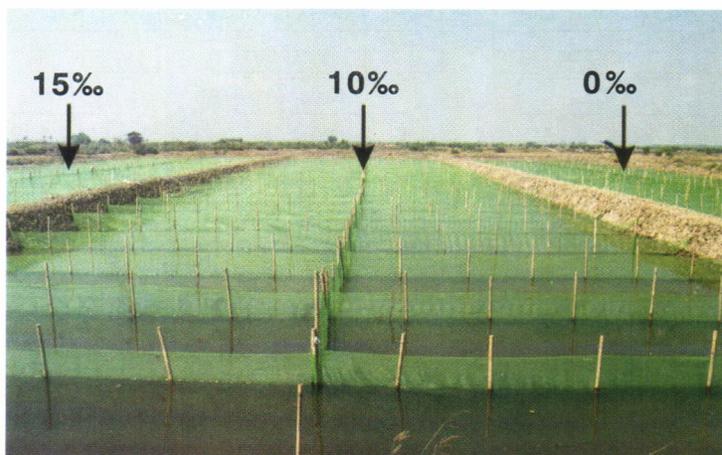
di mana:

σ_{PL}^2 : ragam kelenturan fenotipik

σ_E^2 : ragam lingkungan salinitas

$\sigma_{S \times E}^2$: ragam interaksi dire dengan salinitas

σ_P^2 : keragaman fenotip total



Gambar 2. Petakan tambak memperlihatkan blok salinitas dan 54 plot pada masing-masing petak untuk pembesaran PL hingga calon induk

Figure 2. Pond used for rearing of giant prawn from juvenile to adult, showed three different salinity blocks and 54 plot per salinity block

Jumlah kelenturan fenotipik dihitung dengan metode Scheiner & Lyman (1989) dengan menggunakan rumus:

$$CV = \frac{SD}{X} \times 100\%$$

di mana:

CV : koefisien variasi *least square mean* (LSM)

SD : standar deviasi

X : rata-rata populasi

Sedangkan arah kelenturan ditentukan dengan menggunakan korelasi Spearman dengan program SAS: SPEARMAN'S RHO Proc. CORR.

Standard error (SE) untuk heritabilitas ($h^2 + SE$) dianalisis dengan metode Becker (1984):

$$\sqrt{\frac{2(1-t)^2[1+(k-1)t]^2}{k(k-1)(s-1)}}$$

di mana:

k = jumlah anak yang digunakan

s = sex

t = korelasi interkelas

HASIL DAN BAHASAN

Norma Reaksi

Norma reaksi adalah suatu fungsi pengekspresian fenotip termasuk di dalamnya pertumbuhan dari genotip yang dipengaruhi oleh variabel lingkungan (Angilleta *et al.*, 2003). Dalam hal ini (Gambar 3) norma reaksi adalah suatu perbedaan rata-rata karakter pertumbuhan udang galah pada dua lingkungan yang berbeda (Scheiner, 1993; Noor, 1996). Arah garis menunjukkan kemampuan genotip dalam melawan cekaman lingkungan (sebagai perbedaan rata-rata karakter bobot antara salinitas 0‰ dan 10‰, dan antara 0‰ dan 15‰).

Norma reaksi menurut Stearn *et al.* (1991) merupakan suatu gambaran yang mencerminkan distribusi lingkungan ke dalam distribusi fenotip. Norma reaksi dapat dinyatakan dalam bentuk garis atau kurva yang menghubungkan fenotip dengan lingkungan (Suzuki *et al.*, 1986; Stearn *et al.*, 1991).

Perpotongan garis antar genotip pada salinitas yang berbeda mengartikan adanya perpindahan *ranking* genotip pada lingkungan yang berbeda. Dalam penelitian ini perpotongan garis pada kelompok betina terjadi antara genotip BG dan BB, antara BM dan BB, dan antara BG dan BB, membuat perubahan *ranking* bobot badan pada lingkungan salinitas 10‰. Sedangkan pada salinitas 15‰ perubahan mencolok terjadi pada genotip BG terhadap BB, MM, MG.

Kelompok jantan perubahan *ranking* yang ekstrim terjadi pada genotip BG yang mengungguli semua genotip lain dalam lingkungan salinitas 10‰. Namun demikian pada salinitas 15‰ *ranking* dari genotip tersebut digantikan oleh GG, sedangkan *ranking* genotip BB dan MB digantikan oleh genotip GM. Perpotongan garis demikian menurut Stearn *et al.* (1991) menunjukkan adanya beda nyata antar genotip.

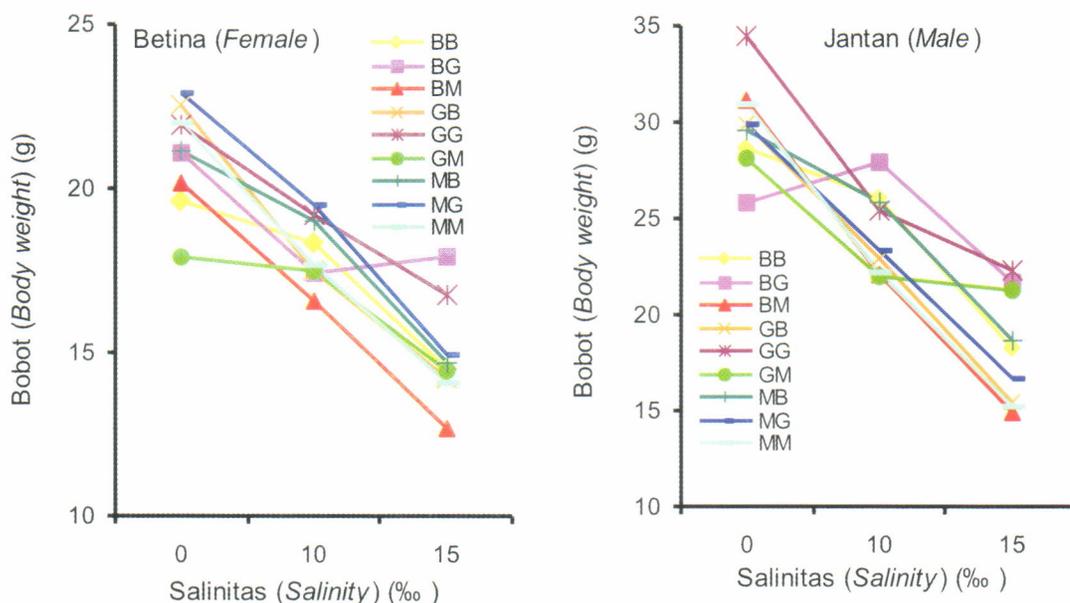
Stearn *et al.* (1991) selanjutnya menyatakan bahwa adanya perpotongan garis norma reaksi mempunyai dua arti penting sehubungan dengan distribusi fenotip pada lingkungan, yaitu pertama adanya perubahan *ranking* genotip di sebelah kiri titik perpotongan dengan di sebelah kanannya. Kedua apakah variasi sifat tersebut dapat diwariskan atau tidak.

Kemampuan melawan cekaman lingkungan salinitas dinyatakan dengan arah kelenturan. Arah kelenturan menunjukkan kemampuan genotip dalam melawan cekaman lingkungan yang diperlihatkan sebagai perbedaan rata-rata karakter bobot antara salinitas 0‰ sebagai lingkungan favorit dengan salinitas 10‰, dan 15‰ sebagai lingkungan yang menimbulkan cekaman.

Secara keseluruhan pada kelompok betina terdapat dua genotip yang tumbuh lebih baik dibanding genotip lainnya pada salinitas 15‰, yaitu GG dan BG. Genotip GM mempunyai pertumbuhan yang stabil pada salinitas 0‰ hingga 10‰, tetapi kemudian menurun pada salinitas 15‰. Sebaliknya genotip BG menurun pada salinitas 10‰ tetapi meningkat kembali pada salinitas 15‰. Genotip BB relatif stabil pada salinitas 0‰ hingga 10‰, tetapi menurun pada salinitas 15‰.

Genotip BG pada individu jantan mempunyai pertumbuhan yang lebih baik pada salinitas 10‰ dibanding pada salinitas 0‰ maupun salinitas 15‰. Pada salinitas 10‰ genotip BG, GG, BB, dan GB memiliki bobot yang lebih baik dibanding genotip lainnya, sedangkan pada salinitas 15‰ tiga genotip yaitu BG, GG, dan GM mempunyai bobot yang lebih baik.

Pertumbuhan udang dikendalikan oleh fungsi fisiologis dan diawali oleh kerja enzimatik. Pertumbuhan genotip pada lingkungan yang berbeda dari lingkungan tawar ke lingkungan payau, dipengaruhi oleh kemampuan adaptasi enzimatik (Angilleta *et al.*, 2003). Invasi organisme air tawar ke dalam lingkungan payau, akan mengakibatkan perubahan fisiologis yang didasarkan seberapa besar kemampuan adaptasi enzim. Holopainen *et al.* (1997) juga menegaskan hubungan antara proses fisiologis dan ekspresi fenotipik dari morfologi yang spesifik, sebagai pertahanan terhadap predator juga merupakan



Gambar 3. Norma reaksi dari sembilan genotip udang galah pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ masing-masing dihitung berdasarkan rata-rata jantan dan betina secara terpisah
 Figure 3. Reaction norms from the nine genotype in 0‰, 10‰, and 15‰ salinity analyzed by population mean of male and female separately

kelenturan fenotipik yang dikontrol oleh gen. Enzim adaptif salinitas pada organisme tersebut mungkin belum cukup konsentrasinya, sehingga akan kekurangan energi untuk proses anabolik dan katabolik sebagai kunci pertumbuhan. Sementara itu efisiensi pertumbuhan menurut Angelita *et al.* (2003), akan meningkat jika ada penurunan laju pembongkaran protein dan transfer ion, karena adanya penggunaan energi pada proses fisiologi tersebut. Idealnya adalah enzim adaptif salinitas tersedia dalam konsentrasi yang cukup sehingga energi yang seharusnya digunakan untuk perawatan fisiologis (osmoregulasi) dapat dialokasikan untuk pertumbuhan. Hal ini dapat dicapai jika gen kelenturan pada salinitas telah terekspresi.

Dari Gambar 3 terlihat bahwa genotip GM menunjukkan garis mendatar yang berarti mempunyai pertumbuhan yang tidak berbeda nyata ($P > 0,05$) antara lingkungan favorit (0‰) dengan salinitas 10‰ dan 15‰. Dari teori Angilleta *et al.* (2003) menunjukkan bahwa genotip ini mempunyai kelenturan enzimatis pada salinitas sehingga menghasilkan bobot badan yang relatif stabil pada berbagai salinitas.

Koefisien Variasi Bobot Badan

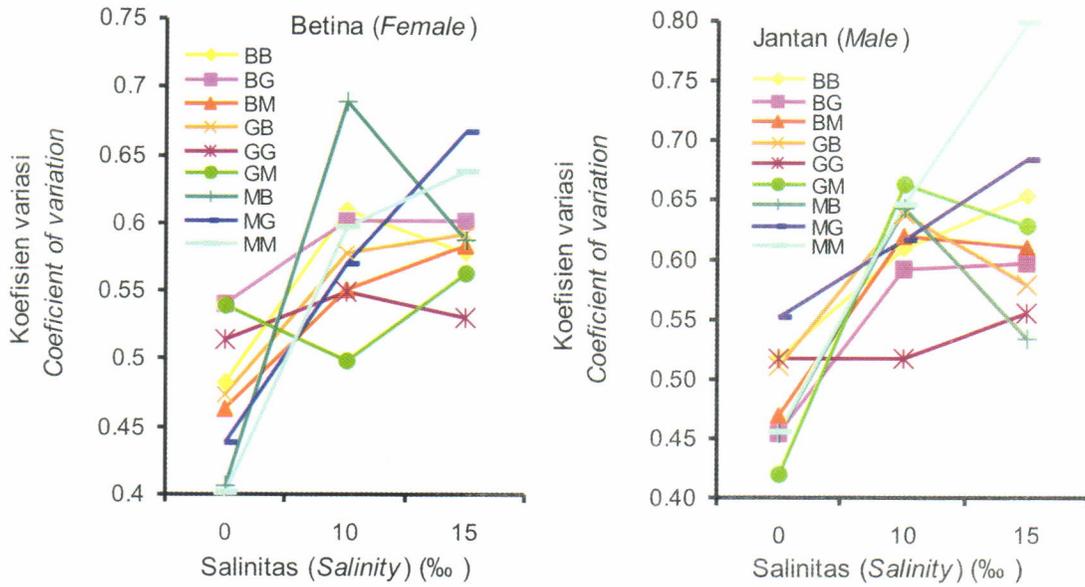
Koefisien variasi dari bobot badan pada berbagai salinitas seperti yang terlihat pada Gambar 4, memperlihatkan keragaman yang cukup tinggi pada beberapa genotip. Koefisien variasi pada bobot badan individu jantan menunjukkan variasi yang lebih tinggi

dibanding betina. Koefisien yang paling tinggi tampak pada genotip MM dan nilainya jauh lebih tinggi dibanding dengan genotip lainnya. Semakin tinggi salinitas maka makin tinggi koefisien variasi pada genotip tersebut. Pada genotip BB lebih rendah dibanding MM, namun polanya serupa.

Genotip MG mempunyai nilai koefisien variasi yang berada di antara genotip MM dan BB tetapi memiliki pola yang sama yakni makin tinggi salinitas makin tinggi koefisien variasinya. Perbedaan pola dijumpai pada genotip BM, GB, dan MB. Pada ketiga genotip tersebut koefisien variasi bobot yang lebih rendah pada salinitas yang tinggi. Genotip yang lain yakni BG dan GG memiliki koefisien variasi yang sedang tetapi memiliki pola seperti yang pertama.

Arah pertumbuhan bobot badan dari masing-masing genotip dalam lingkungan salinitas yang berbeda (0‰, 10‰, dan 15‰), terjadi penurunan pada salinitas 10‰, dan 15‰ pada seluruh genotip, kecuali BG jantan pada 10‰ dan BG betina pada salinitas 15‰. Pada salinitas 10‰ masih terlihat variasi bobot, namun pada salinitas 15‰ terlihat kisaran bobot yang lebih kecil.

Koefisien variasi pada individu betina memperlihatkan keragaman yang cukup tinggi yang tampak pada genotip MG, MM, BM, dan GB. Pada keempat genotip tersebut memperlihatkan koefisien variasi yang semakin tinggi pada salinitas tinggi. Namun demikian genotip MB, BB, BG, dan GG terlihat sebaliknya dari yang pertama yaitu semakin tinggi



Gambar 4. Koefisien variasi bobot badan udang galah yang dipelihara pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰. Figure 4. Coefficient of variation on body weight of *Macrobrachium rosenbergii* reared in the salinity 0‰, 10‰, and 15‰

salinitas semakin rendah koefisien variasinya. Hal ini mengartikan bahwa pertumbuhan individu-individu dalam populasi pada lingkungan salinitas tinggi relatif seragam dan tertekan. Suatu perbedaan pola didapat pada genotip GM betina, yang mempunyai nilai koefisien variasi rendah pada 10‰ tetapi meningkat lagi pada salinitas 15‰. Dengan demikian terdapat tiga pola koefisien variasi, pertama makin tinggi salinitas makin tinggi koefisien variasinya. Kedua makin tinggi salinitas makin rendah koefisien variasinya, dan kelompok ketiga yaitu pada genotip GM yang menurun pada salinitas 10‰ tapi meningkat pada salinitas 15‰.

Cara lain untuk menentukan kelenturan fenotipik adalah dengan menghitung interaksi antara genotip dengan lingkungan (salinitas) dan membuat peringkat dengan korelasi Spearman (Scheiner & Lyman, 1991). Besarnya nilai koefisien variasi menunjukkan kelenturan suatu genotip, sedangkan nilai korelasi Spearman menunjukkan arah dari kelenturan. Hasil penghitungan koefisien variasi dan korelasi Spearman dapat dilihat pada Tabel 1.

Dari tabel tersebut terlihat bahwa strain BB, MM, dan GG berinteraksi dengan salinitas, yang berarti menunjukkan perbedaan kelenturan antar strain terhadap salinitas. Koefisien variasi *least square mean* (LSM) terbesar dimiliki oleh genotip MM (59,08), MG (58,99), sedangkan nilai terkecilnya adalah GG (52,90), dan BM (54,909).

Perbedaan besarnya koefisien variasi dalam berbagai salinitas tersebut menunjukkan adanya kelenturan fenotipik terhadap salinitas. Keragaman

fenotip tertinggi dimiliki pada individu udang jantan dari genotip MM. Dengan demikian genotip tersebut memiliki keragaman yang luas dalam arti potensi kelenturannya yang lebih baik dibanding genotip lainnya. Pada udang betina keragaman yang cukup tinggi terjadi pada salinitas 10‰ dari genotip MB, namun pada salinitas 15‰ genotip MM dan MG memiliki keragaman yang lebih baik. Hal tersebut didukung pula oleh hasil evaluasi secara molekuler oleh Nugroho *et al.* (2004) bahwa strain Musi (MM) memiliki keragaman genetik yang tinggi.

Berdasarkan uji lanjut berpasangan terlihat bahwa genotip MM berbeda kelenturan fenotipiknya dibanding genotip lainnya. Perbedaan tersebut pada umumnya disebabkan oleh perbedaan jumlah dan arah kelenturannya jika dibandingkan dengan kelenturan fenotipik strain lainnya.

Kelenturan yang tinggi pada MM mengartikan bahwa genotip MM lebih dapat melenturkan sifat bobot badan dibandingkan dengan genotip yang lainnya jika dipelihara di lingkungan bersalinitas. Menurut Taylor & Aarssen (1988), menyatakan bahwa genotip-genotip dengan kelenturan fenotipik yang tinggi memiliki respon tinggi terhadap lingkungan.

Interaksi Genotip dan Lingkungan

Bobot badan udang galah pada lingkungan salinitas berbeda disajikan pada Gambar 5-7. Pada Gambar 5 terlihat bahwa persilangan yang berasal dari induk-induk yang dipelihara pada salinitas 0‰, genotip GG dan MM memiliki pertumbuhan yang terbaik pada salinitas 0‰.

Tabel 1. Hasil analisis sidik ragam dua arah, koefisien variasi (CV) dan nilai korelasi Spearman antar genotip berpasangan pada rataan sifat bobot badan

Table 1. Two way analysis of variance, coefficient of variance (CV) and Spearman correlation (ρ) among fair genotype on the trait of body weight

Variabel pengukuran Variable measurement	Genotip Genotype		Interaksi Interaction	CV		Korelasi Spearman Spearman correlation
	A	B		A	B	
Bobot badan	BB	GG	S	56.99	52.90	0.367
Body weight	BB	MM	S	56.99	59.08	0.750 *
	BB	BG	NS	56.99	56.06	0.283
	BB	BM	SS	56.99	54.90	0.683 *
	BB	GB	NS	56.99	56.39	0.450
	BB	GM	NS	56.99	55.25	-0.100
	BB	MB	NS	56.99	55.37	0.717 *
	BB	MG	NS	56.99	58.94	0.333
	BG	BM	SS	56.06	54.90	0.150 *
	BG	GB	SS	56.06	56.39	0.283
	BG	GG	S	56.06	52.90	-0.067 *
	BG	GM	S	56.06	55.25	-0.183
	BG	MB	NS	56.06	55.37	0.583
	BG	MG	NS	56.06	58.94	0.050
	BG	MM	SS	59.08	59.08	0.360 *
	BM	GB	NS	54.90	56.39	0.367
	BM	GG	NS	54.90	52.90	0.767 *
	BM	GM	NS	54.90	55.25	0.500
	BM	MB	SS	54.90	55.37	0.550
	BM	MG	SS	54.90	58.94	0.171
	BM	MM	NS	54.90	59.08	0.950 *
	GB	GG	SS	56.39	52.90	0.517
	GB	GM	NS	56.39	55.25	0.383
	GB	MB	NS	56.39	55.37	0.367
	GB	MG	NS	56.39	58.94	0.068
	GB	MM	NS	56.39	59.08	0.250 *
	GG	GM	SS	52.90	55.25	0.617 *
	GG	MB	SS	52.90	55.37	0.250
	GG	MG	SS	52.90	58.94	0.567 *
	GG	MM	SS	52.90	59.08	0.633 *
	GM	MB	S	55.25	55.37	0.133
	GM	MG	NS	55.25	58.94	-0.017 *
GM	MM	NS	55.25	59.08	0.383 *	
MB	MG	NS	55.37	58.94	0.019	
MM	MB	NS	59.08	55.37	0.517 *	
MM	MG	NS	59.08	58.94	0.383 *	

Keterangan (Note): NS ($P>0.05$), S ($P<0.05$), SS ($P<0.01$)

Dari gambar tersebut terlihat bahwa pada pemeliharaan dengan salinitas 0‰, progeneri dari induk GG yang disimpan pada salinitas 0‰ menghasilkan bobot badan yang paling besar. Demikian pula dari

induk yang disimpan pada salinitas 10‰, GG masih memberikan bobot badan yang paling baik. Sebaliknya induk-induk dari genotip BM, MG, GM, dan GB yang disimpan pada salinitas 15‰ memberikan bobot badan yang lebih baik dibanding genotip lainnya.

Dengan demikian penyimpanan induk genotip GG pada salinitas 0‰ hingga 10‰ memberikan pertumbuhan yang baik untuk dipelihara pada salinitas 0‰. Sedangkan pada genotip BM, MG, GM, dan GB yang disimpan pada salinitas 15‰, progeninya dapat tumbuh baik pada salinitas 0‰, tetapi tidak melebihi GG.

Pemeliharaan progeni pada salinitas 10‰ dari induk-induk yang disimpan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ memberikan pola yang berbeda dibanding pada salinitas 0‰, seperti yang terlihat pada Gambar 6.

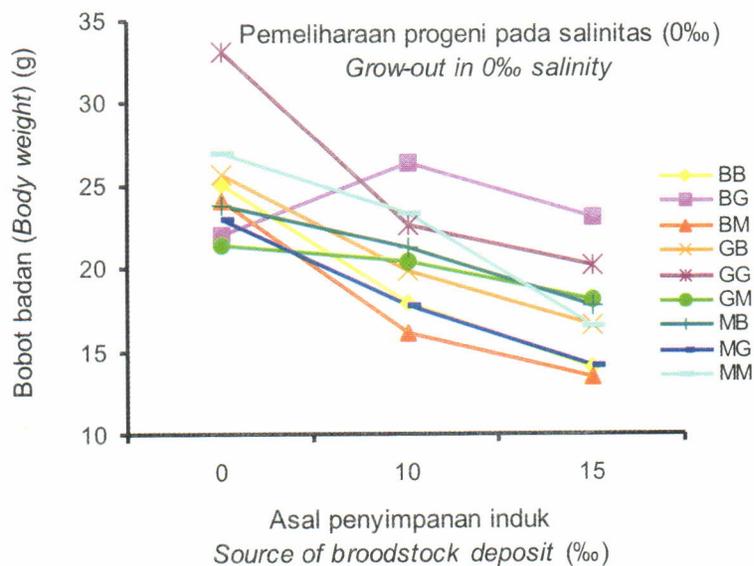
Dari gambar tersebut terlihat bahwa induk yang di simpan pada salinitas 0‰, progeninya tidak memperlihatkan perbedaan yang berarti jika dipelihara pada salinitas 10‰. Akan tetapi genotip BB dan BG yang berasal dari salinitas 10‰ progeninya mempunyai pertumbuhan yang lebih baik jika dipelihara pada salinitas 10‰ dibanding genotip lainnya.

Induk-induk yang disimpan pada salinitas 15‰, ternyata berpengaruh kurang baik pada GM dan GB dibanding genotip lain di mana ada penurunan pertumbuhan jika dipelihara pada salinitas 10‰. Dengan demikian penyimpanan induk pada salinitas

10‰ secara khusus memberikan pengaruh baik pada progeni BB dan BG, sedangkan penyimpanan pada salinitas 15‰ memberikan pengaruh baik pada MM dan BM. Khusus pada BM makin tinggi salinitas penyimpanan induk makin baik pertumbuhannya jika dipelihara pada salinitas 10‰.

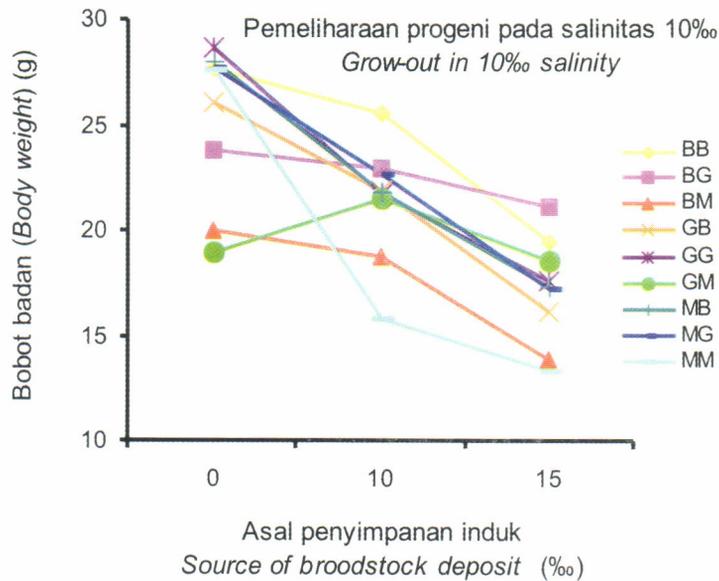
Pemeliharaan progeni pada salinitas 15‰ dari induk-induk yang disimpan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ dapat dilihat pada Gambar 7. Dari gambar tersebut terlihat bahwa progeni dari induk yang disimpan pada salinitas 0‰ menghasilkan bobot badan yang beragam dalam salinitas 15‰. Namun demikian GG dan BG memberikan bobot terbaik dibanding genotip lainnya. Pertumbuhan dari genotip BB dan GB dari induk yang disimpan pada salinitas 10‰ lebih baik dibanding genotip lainnya, tetapi pertumbuhannya menurun jika induknya disimpan pada salinitas 15‰. Penyimpanan induk GG pada salinitas 15‰ memberikan pengaruh yang baik jika dipelihara pada salinitas 15‰, bahkan lebih baik jika dibanding dengan penyimpanan pada salinitas 0‰. Pada genotip BM pertumbuhannya akan semakin baik jika induknya disimpan pada salinitas yang semakin tinggi, walaupun pertumbuhannya tidak lebih baik dibanding genotip lainnya.

Pengaruh yang tidak baik terjadi pada GB di mana penyimpanan induk hanya efektif hingga 10‰ dan akan menurun pertumbuhan progeninya jika disimpan pada salinitas 15‰. Genotip BG dan GM memiliki pertumbuhan yang relatif stabil pada penyimpanan induk hingga salinitas 10‰. Pertumbuhan genotip MM memiliki pola yang sama dengan GG di mana



Gambar 5. Bobot badan udang galah progeni dari induk yang disimpan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ yang dipelihara pada salinitas 0‰

Figure 5. Body weight of *Macrobrachium rosenbergii* progeny reared in 0‰ of salinity resulted from broodstocks keeps in the salinity 0‰, 10‰, and 15‰



Gambar 6. Bobot badan udang galah progeni dari induk yang disimpan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ yang dipelihara pada salinitas 10‰.

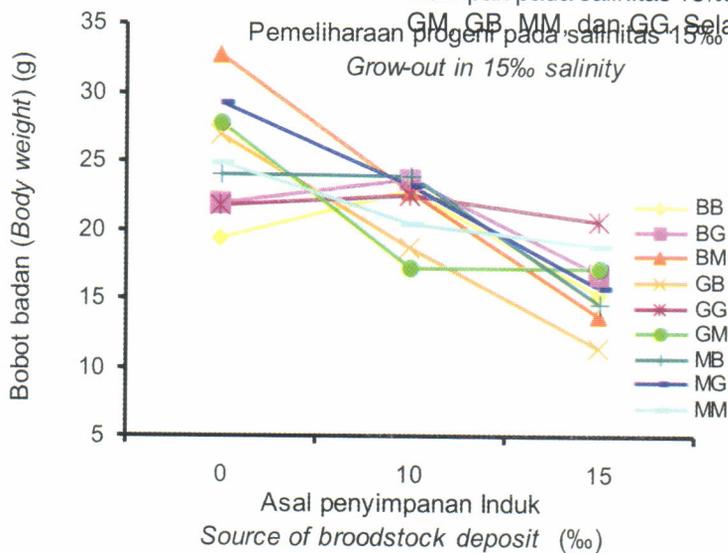
Figure 6. Body weight of *Macrobrachium rosenbergii* progeny reared in 10‰ of salinity resulted from broodstocks keeps in the salinity 0‰, 10‰, and 15‰.

penyimpanan induk pada salinitas 15‰, memberikan pertumbuhan yang lebih baik dibanding genotip lainnya pada pemeliharaan dalam salinitas 15‰.

Secara keseluruhan pemeliharaan progeni pada salinitas 10‰ dari induk yang disimpan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰, memberikan keseragaman yang lebih baik dibanding salinitas 15‰. Dengan demikian

penyimpanan induk akan lebih efisien jika dilakukan pada salinitas 10‰.

Ditinjau dari segi hasil persilangan genotip antar strain, maka terdapat beberapa kandidat yang mempunyai pertumbuhan lebih baik pada salinitas 10‰. Beberapa genotip tersebut adalah BG, GG, dan MM yang disimpan pada salinitas 0‰. Genotip BB, BG, GG, dan MM yang disimpan pada salinitas 10‰. Sedangkan untuk genotip yang disimpan pada salinitas 15‰ adalah genotip BM, MG, GM, GB, MM, dan GG. Selain MM, BB, dan BM



Gambar 7. Bobot badan udang galah progeni dari induk yang disimpan pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ yang dipelihara pada salinitas 15‰.

Figure 7. Body weight of *Macrobrachium rosenbergii* progeny reared in 15‰ of salinity resulted from broodstocks keeps in the salinity 0‰, 10‰, and 15‰.

keempat genotip lainnya melibatkan GIMacro (GG). Dengan demikian ada pengaruh yang dominan dari GIMacro dalam mendukung pertumbuhan.

Pola Kelenturan Fenotipik

Pola kelenturan fenotipik yang didasarkan pada hubungan antara pertumbuhan dan kematangan gonad dapat dilihat pada Gambar 8.

Guntrip & Sibly (1998) membuat pendekatan dalam menjelaskan karakterisasi kelenturan fenotipik yang berhubungan dengan perkembangan spesialisasi organisme pada lingkungannya. Spesialisasi tidak dapat berkembang jika tidak ada interaksi genotip-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 genotip-lingkungan, tergantung pada norma reaksi dari genotip. Artinya bahwa ada genotip yang tumbuh lebih baik pada satu lingkungan tetapi tidak pada lingkungan lain.

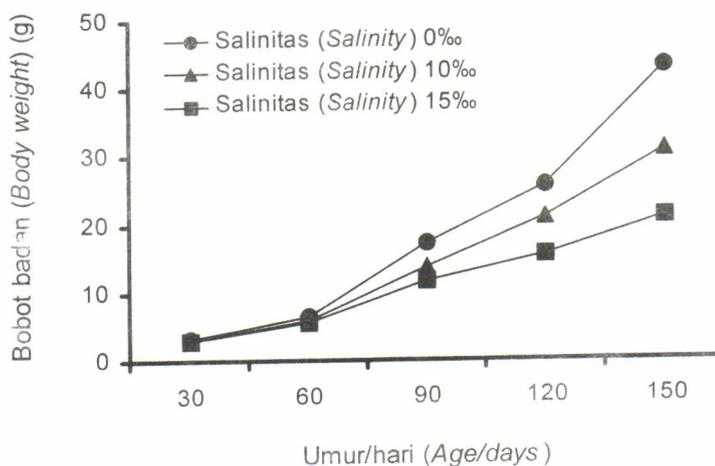
Pola ini merupakan strategi udang untuk mengalokasikan energinya apakah untuk tumbuh ataukah untuk reproduksi. Fenomena demikian disebut *cost of plasticity*, yaitu suatu alternatif yang harus dibayar agar populasi tetap bertahan (*fitness*). Model yang baik untuk kasus ini adalah percobaan Reznick (1989) dengan menggunakan *Poecillia 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 genotip mempunyai kelenturan fenotipik atau tidak (Wilbur & Colin, 1973).

Dari gambar tersebut terlihat bahwa ukuran pada saat kematangan gonad tidak sama. Artinya bahwa bobot badan bukan harga mutlak untuk matang gonad demikian pula dengan umur pada saat matang gonad. Pada udang yang dipelihara dalam salinitas 15‰, waktu kematangan gonad tidak secepat udang yang dipelihara pada salinitas 0‰ dan 10‰. Dengan demikian umur juga bukan penentu yang mutlak dalam kematangan gonad.

Sesuai dengan fenomena yang ditemukan oleh Reznick (1990) bahwa pertumbuhan udang galah dalam salinitas yang berbeda, menghasilkan laju pertumbuhan yang berbeda pula, masuk dalam kelompok pertumbuhan fleksibel. Artinya udang galah akan menekan laju pertumbuhan untuk dapat melanjutkan reproduksinya walaupun tidak mencapai ukuran maksimal seperti pada lingkungan dan atau pakan optimal.

Garis horizontal terputus menunjukkan ukuran bobot kematangan gonad pertama dan garis terputus vertikal menunjukkan umur genotip pada kematangan gonad pertama. Ruang yang berada dalam kedua garis ini adalah suatu nilai yang harus dibayar oleh udang sebagai akibat cekaman lingkungan. Udang telah mengubah strategi pertumbuhan yakni mengubah alokasi energi untuk tumbuh menjadi energi untuk kematangan gonad pada ukuran yang lebih kecil dibanding salinitas di bawahnya sehingga populasi tetap *fitness*, fenomena ini disebut *cost of plasticity*.

Kematangan gonad pertama terjadi pada umur 120 hari pada salinitas 0‰ dan 10‰, sedangkan pada salinitas 15‰ terjadi pada umur 135 hari. Perkembangan gonad pada udang galah tersebut mengikuti pola fleksibel yaitu pola kedua dari hipotesis Wilbur & Colin (1973). Lebih jauh pola ini menurut



Gambar 8. Pola pertumbuhan fleksibel dari rata-rata seluruh genotip pada tiga tingkat salinitas yang berbeda dan dikelompokkan berdasarkan salinitas

Figure 8. Flexible growth model from the mean of all genotype reared in three different salinity and pooled by salinity

Reznick (1989), adalah suatu pola organisme yang fleksibel yakni untuk mencapai kematangan gonadnya tidak dibatasi oleh umur dan atau ukuran tertentu. Artinya pada lingkungan dan pakan yang optimal organisme akan tumbuh lebih cepat dan demikian pula dengan kematangan gonadnya. Akan tetapi jika berada dalam lingkungan dan atau pakan yang tertekan, kematangan gonad akan tercapai pada ukuran tubuh yang lebih kecil dan umur yang lebih tua. Pola fleksibel ini selanjutnya oleh Smith-Gill (1983) disimpulkan sebagai gen aditif dari kelenturan atau disebut sebagai kelenturan aditif. Dengan demikian sifat lentur dari genotip tersebut dapat diseleksi dan memberikan respons positif.

Heritabilitas Kelenturan

Dalam penelitian ini nilai heritabilitas diukur dengan menggunakan komponen varian, di mana interaksi genotip-lingkungan merupakan total pengaruh interaksi lingkungan terhadap induk betina dan lingkungan terhadap induk jantan.

Pengukuran heritabilitas kelenturan dapat dilakukan dengan menggunakan metode varian komponen dua arah ataupun regresi (Scheiner & Lyman, 1989). Dalam penelitian ini heritabilitas dihitung dengan komponen varian dan hasilnya dapat dilihat pada Tabel 2.

Dari tabel tersebut diperoleh nilai untuk semua genotip sebesar $0,070 \pm 0,48$. Nilai suatu karakter menurut Scheiner & Lyman, (1989) selalu lebih rendah dari h^2 karakter itu sendiri bahkan kurang dari separuhnya. Namun demikian telah didapatkan suatu nilai heritabilitas dari kelenturan karakter bobot badan dan ini merupakan data dasar yang baik untuk keperluan seleksi pada masa mendatang. Nilai ragam kelenturan fenotipik menunjukkan variasi fenotip pada berbagai lingkungan salinitas (Scheiner & Lyman, 1989). Hal ini berarti sesuai dengan hasil yang

diperoleh menunjukkan bahwa ketiga strain tersebut mempunyai variasi fenotipik yang tinggi, sehingga ada peluang untuk diseleksi.

Agar populasi dapat memiliki kelenturan adaptif, maka dibutuhkan guncangan variabel lingkungan dalam intensitas dan arus waktu (generasi). Schlichting & Pigliucci (1993) mengelompokkan kelenturan fenotipik ke dalam regulasi genetik melalui gen khusus kelenturan. Dengan cara lokus regulator mengupayakan mengontrol struktur ekspresi gen kelenturan terhadap ketergantungan kontrol lingkungan. Lokus regulator ini berbeda dengan lokus yang bertanggung jawab pada ekspresi karakter pada lingkungan tunggal.

Moran (1992) juga menggambarkan regulasi suatu bentuk utama kelenturan fenotipik disebut *polyphenism*. Artinya bahwa pada satu genotip tunggal dapat memproduksi dua atau lebih fenotip yang berbeda dalam merespon satu sinyal lingkungan. Polipenisme dikontrol oleh sebuah pengubah perkembangan (*developmental switch*) yang diisyaratkan oleh perubahan lingkungan. Seringkali isyarat tersebut bisa berupa kehadiran predator yang mengakibatkan perubahan perkembangan organisme. Selanjutnya organisme tersebut akan menghasilkan alat bertahan atau strategi tingkah laku (Pfennig, 1992; Dodson, 1989). Kunci penentu perawatan kelenturan adaptif adalah keakuratan dalam merespon faktor lingkungan yang akan bekerja sebagai isyarat yang diterima oleh sistem reseptor (Moran, 1992).

Hasil tidak langsung lain, tetapi penting adalah kontrol dari ekspresi kelenturan fenotipik yaitu biaya untuk *fitness* tapi lentur. *Cost of plasticity* bukanlah biaya yang berarti fenotip, tetapi adalah *tradeoffs* antara kemampuan untuk merespons lingkungan dengan karakter lain untuk tetap *fitness*. Sebagai contoh organisme harus memilih biaya *fitness* diberikan agar lentur daripada tidak lentur tetapi harus melawan perubahan lingkungan (Newman, 1992).

Tabel 2. Analisis varian untuk bobot badan udang pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰
Table 2. Variance analysis of body weight in the three different salinity i.e. 0‰, 10‰, and 15‰

Sumber Source	DB	JK	KT	Model Model	Nilai F (F value)	Prob.
Genotip (<i>Genotype</i>)	8	9,240,975	1,155,121	1.6	7.47	P>0.01
Sex	1	74,423,234	74,423,234	2.6	481.46	P>0.01
Salinitas (<i>Salinity</i>)	2	106,769,277	53,384,638	3.6	345.35	P>0.01
Genotipe*Salinitas (GxE) (<i>Genotype*Salinity</i>)	16	13,510,507	844,406	4.6	5.46	P>0.01
Genotip*Salinitas*Sex (<i>Genotype*Salinity* Sex</i>)	26	18,132,123	697,389	5.6	4.51	P>0.01
Dalam populasi (<i>Within population</i>)	8,042	1,243,128,799	154,579			
Jumlah (<i>Total</i>)	8,095					

Menurut Moran (1992), kelenturan fenotipik adalah sebagai jaminan jika muncul tantangan lingkungan yang menstimulasi pengeluaran energi yang banyak untuk pemeliharaan fungsi fisiologis dan struktur morfologi yang dibutuhkan. Jadi *tradeoff* lebih ditujukan kepada lentur pada karakter yang berhubungan dengan *fitness* seperti strategi reproduksi, misalnya berhubungan dengan jumlah telur.

Pada kenyataannya kelenturan fenotipik pada beberapa taksa, adalah kunci keberhasilan menguasai habitat baru sebagai *invader*. Hal ini memperlihatkan bahwa kelenturan fenotipik sering memberikan keuntungan yang lebih banyak daripada biaya mengatasi variabel lingkungan tanpa membuat kelenturan (Rollwagen, 1996).

Kualitas Air

Suhu air selama penelitian adalah berkisar antara 28°C—32°C. Suhu optimum bagi udang galah adalah pada kisaran 25°—31°C (New & Singholkha, 1985). Untuk keseluruhan hasil penelitian dapat dikatakan bahwa suhu air selama penelitian berada pada titik yang baik bagi kehidupan udang galah.

Dari hasil pengukuran yang dilakukan, ditunjukkan bahwa pH air 7,9—8,4 selama penelitian masih memenuhi syarat pH yang baik untuk pemeliharaan udang galah. Sesuai dengan pendapat New & Singholkha (1985) yang menyatakan bahwa pH optimum bagi udang galah adalah antara 7,0—8,5.

Nilai kandungan amonia yang baik bagi pertumbuhan udang galah adalah di bawah 0,1—0,45 mg/L (Colt & Armstrong, 1981), namun kandungan amonia selama penelitian berkisar antara 0,08—0,1 mg/L. Hasil ini menunjukkan masih dalam kisaran yang baik. Rata-rata kandungan nitrit yang diperoleh selama penelitian berkisar antara 0,17—0,28 mg/L. Nilai kandungan nitrit ini dinyatakan cukup baik bagi pertumbuhan udang galah. Kisaran normal kandungan nitrit bagi udang galah adalah kurang dari 5 mg/L (Suharto *et al.*, 1988).

Secara keseluruhan nilai kualitas air (selain salinitas) masih berada dalam kisaran optimum untuk pertumbuhan udang galah.

KESIMPULAN

1. Udang galah strain Musi, Barito, dan GIMacro memiliki kelenturan fenotipik terhadap salinitas hingga 15‰ pada karakter bobot badan. Pola kelenturan fenotipik yang dimiliki populasi tersebut adalah pola kelenturan aditif.
2. Nilai heritabilitas kelenturan pada karakter bobot badan dari populasi tersebut mencapai $0,057 \pm 0,12$ — $0,124 \pm 0,52$ dan keragaman kelenturan fenotipik mencapai 0,338—0,623.

DAFTAR PUSTAKA

- Angilleta, M.J., R.S. Wilson, C.A. Navas, and R.S. James. 2003. Tradeoffs and the evolution of thermal reaction norms. *Trends in Ecology and Evolution*, 18(5): 234—240.
- Aquacop. 1983. Intensive larval rearing in clear water of *M. rosenbergii* (de Man anuene stocks) at Center Oceanologique du Pacifique, Tahiti, Handbook of Mariculture. Vol.1. *Crustacean Aquaculture*, p. 179—187.
- Becker, W.A. 1984. *Manual of Quantitative Genetics*. Fourth Edition. Published by Academic Enterprises, Pulman, Washington, 54pp.
- Colt, J.E. and D.A. Armstrong. 1981. Nitrogen toxicity to fish, crustacean, and mollusks. *Proceeding of the Bioengineering Symposium for Fish Culture*. American Fisheries Society. Fish Culture Section, Bethesda Maryland, p. 39—42.
- Dodson, S. 1989. Predator-induced reaction norms. *Bio-science*, 39(7): 447—452.
- Falconer, D.S. and T.F.C. Mackey. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4th Ed. Longman, Malaysia, p. 122—203.
- Gillespie, J.H. and M. Turrelli. 1989. Genotype-environment interaction and the maintenance of phylogenetic variation. *Genetics*, 121: 129—138.
- Guntrip, J. dan R.M. Sibly. 1998. Phenotypic plasticity, genotype-by-environment interaction and the analysis of generalism and specialization in *Callosobruchus maculatus*. *Heredity*, 81: 198—204.
- Hadie, L.E., W. Hadie, Jaelani, I.I. Kusmini, dan Sudarto. 1998. Implementasi indeks seleksi dalam upaya peningkatan pertumbuhan udang galah (*Macrobrachium rosenbergii*). *J. Pen. Per. Indonesia*, Puslitbangkan, Jakarta. 4(1): 47—54.
- Hadie, L.E. dan W. Hadie. 1999. Efektivitas seleksi terhadap perbaikan mutu genetik udang galah. *Prosiding Seminar Hasil Penelitian Genetika Ikan*. INFIGRAD, Puslitbang Perikanan dan Dirjen. Perikanan. Deptan. Jakarta, p. 30—34.
- Holopainen, I.J., J. Aho, M. Vornanen, dan H. Huuskonen. 1997. Phenotypic plasticity and predator effects on morphology and physiology of crucian carp in nature and in the laboratory. *J. of Fis. Biol.*, 50: 781—798.
- Jink, J.L. and H.S. Pooni. 1988. The genetik basis environmental sensitifity. *Proc. of the Second International Conference on Quantitative Genetics Sinauer Assoc.*, Sanderland, MA, 6 pp.
- Moran, N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *Amer. Nat.* 139(5): 971—989.
- New, M.B. and Singholkha. 1985. Freshwater prawn farming. A Manual for the culture of *Macrobrachium rosenbergii*. *FAO Fish. Tech. Pap.* (225) Rev.1:118 pp.
- Newman, R.A. 1992. Adaptive plasticity in amphibian metamorphosis. *Bioscience*, 42(9): 671—678.
- Noor, R.R. 1996. *Genetika Ternak*. Penebar Swadaya, Jakarta, 200 pp.
- Nugroho, E., T. Kurniasih, W. Hadie, dan L.E. Hadie. 2004. Evaluasi Variasi Genetik Udang Galah GIMacro,

- Musi, dan Barito dengan menggunakan penciri DNA. *Prosiding Hasil Penelitian Balai Riset Perikanan Budidaya Air Tawar*, 12 pp.
- Parson, K.E. 1997. Role of dispersal ability in the phenotypic differentiation and plasticity of two marine gastropods. I. *Shape*. *Oecologia*, 110: 461—471.
- Pfennig, D.W. 1992. Proximate and functional causes of polyphenism in an anuran tadpole. *Func. Ecol.*, 6: 167—174.
- Reznick, D.N. 1989. Life history evolution of Guppies. 2. Repeatability of field observations and the effects of season on life history. *Evolution*, 43: 1,285—1,297.
- Rollwagen, G. 1996. Phenotypic plasticity and its role in the success and evolution of introduced species. http://ist-socrates.berkeley.edu:7521/projects/IB160/material/Term_Paper/G_Rollwagen.html.
- Scheiner, S.M. 1993. Genetic and Evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology Systematics*, 24: 35—68.
- Scheiner, S.M. and R.F. Lyman, 1989. The genetics of phenotypic plasticity I. *Heritability*. *J. Evol. Biol.*, 2: 95—107.
- Scheiner, S.M. and R.F. Lyman. 1991. The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *J. Evol. Biol.*, 4: 23—50.
- Schlichting, C.D. and M. Pagliucci. 1993. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *J. Evol. Ecol.*, 8:154—168.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17: 661—693.
- Smith, T.I.J., P.A. Sandifer, and W.E. Jenkins. 1975. Growth and survival of prawn *M. rosenbergii*, pond reared at different salinities. *International Conference on Macrobrachium farming*, p. 309—328.
- Smith-Gill, S.J. 1983. Developmental plasticity. Developmental conversions versus phenotypic modulation. *Am. Zool.*, 23: 47—56.
- Stearn, S.C., G. De Jong, and B. Newman. 1991. The effect of phenotypic plasticity of genetics correlation. *TREE*. 6: 123—127.
- Suharto H.H. dan A. Ismail. *Operasional Pembesaran Udang Galah*. Puslitbang Perikanan. Departemen Pertanian, Jakarta, 1988, p. 47—62.
- Sultan, S.E. 1987. Evolutionary implication of phenotypic plasticity in plants. *J. Evol. Biol.*, 21: 127—178.
- Suzuki, D.T., A.J.F. Griffith, J.H. Miller, dan R. Lewontin. 1986. *An Introduction to Genetics Analysis Third Ed.* W.H. Freeman and Co, New York, 7 pp.
- Taylor, D.R. and I.W. Aarssen. 1988. An interpretation of phenotypic plasticity in *Agropyron repens* (Graminae). *Am. J. Bot.*, 75: 401—413.
- Via, S. 1993. Regulatory genes and reaction norms. *Amer. Nat.* 142: 374—378.
- Via, S. and R. Lande. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39: 505—522.
- West-Eberhard, M.J. 1989. *Phenotypic plasticity and the Annual Review Ecological Systematics*, 17: 249—278.
- Wilbur, H.M. and J.P. Collins. 1973. Ecological aspects of amphibian metamorphosis. *Science*, 182: 1,305—1,314.