

TRADE-OFFS DAN COST OF PLASTICITY SIFAT PERTUMBUHAN DAN REPRODUKSI PADA PERSILANGAN UDANG GALAH (*Macrobrachium rosenbergii*) DALAM SALINITAS BERBEDA

Wartono Hadie^{*)}, Irin Iriana Kusmini^{**)}, dan Lies Emmawati Hadie^{*)}

ABSTRAK

Penelitian dilakukan untuk mengevaluasi pengaruh salinitas pada karakter pertumbuhan dan reproduksi dalam bentuk *trade-offs* dan *cost of plasticity*. Benih udang galah dengan bobot $0,01 \pm 0,012$ g dipelihara pada tiga level salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰ dengan tiga ulangan. Sembilan persilangan diperoleh dari perkawinan antar dan dalam strain. Hasil penelitian menunjukkan bahwa pada salinitas 10‰, udang memperlambat pertumbuhan sebesar 16,4% dan pada salinitas 15‰ memperlambat pertumbuhan 34,5%. *Trade-offs* terjadi dengan menurunkan fekunditas sebesar 0,47% pada salinitas 10‰, dan sebesar 18,73% pada salinitas 15‰. Sintasan udang mengalami penurunan sebesar 33,04% pada salinitas 10‰, dan 41,99% pada salinitas 15‰. Pertumbuhan udang terbaik terjadi pada salinitas 0‰ dengan rata-rata bobot mencapai 25,16 g, sintasan sebesar 63,17%, dan fekunditas berjumlah 23.384 butir telur.

ABSTRACT: *Trade-offs and cost of plasticity trait of growth and reproduction on the crosses of Macrobrachium rosenbergii reared various of salinities. By: Wartono Hadie, Irin Iriana Kusmini, and Lies Emmawati Hadie*

Research aimed to evaluated the effects of growth and reproduction trait in salinity expressed on the trade-offs and cost of plasticity. Giant prawn juvenile 0.01 ± 0.012 g of body weight were reared at three different salinities level i.e. 0‰, 10‰, and 15‰ with three replications. Nine crosses strain were obtained from cross breeding between and within strain. Result of research indicated that salinity of 10‰, prawn slower the growth equal to 16.4% and at salinity of 15‰ slower the growth up to 34.5%. Trade-offs happened by decreasing fecundity equal to 0.47% and 18.73% at salinity 10‰ and 15‰ respectively. Decreased of survival rate were 33.04% and 41.99% at salinity 10‰ and 15‰ respectively. The best performance is that salinity of 0‰ are 25.16 g, 63.17%, and 23,384 eggs for the body weight, survival rate, and fecundity respectively.

KEYWORDS: *trade-offs, cost of plasticity, salinity, M. rosenbergii*

PENDAHULUAN

Ontogenesis udang galah terjadi pada dua ekosistem yang berbeda yaitu ekosistem tawar pada salinitas (0‰) dan ekosistem payau pada salinitas hingga 30‰ di daerah estuarine (Ling, 1969). Hal tersebut merupakan potensi internal udang galah untuk hidup dan tumbuh pada media bersalinitas. Pada umumnya suatu spesies hidup pada lingkungan berfluktuasi, oleh karena itu setiap spesies secara fenotipe harus fleksibel atau secara genetik harus

bervariasi (Scheiner & Goodnight, 1984). Fleksibilitas individu adalah keadaan bagi individu tersebut dapat bertahan hidup dan bereproduksi pada lingkungan yang bervariasi dengan cara mengubah fenotipenya (lentur) atau mempertahankan fenotipenya agar tetap stabil (homeostasis).

Ketahanan udang galah pada salinitas yang relatif tinggi pada umumnya kurang baik, sehingga mengakibatkan kematian hingga mencapai 50% (Sandifer *et al.*, 1975). Demikian

^{*)} Peneliti pada Pusat Riset Perikanan Budidaya, Jakarta

^{**)} Peneliti pada Balai Riset Perikanan Budidaya Air Tawar, Bogor

pula dengan pertumbuhannya juga lebih rendah dibanding dengan udang yang dipelihara di kolam air tawar (Hadie *et al.*, 2004). Hal ini karena kemampuan gen yang mengatur regulasi osmotik belum terekspresi, 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.

Domestikasi udang galah yang sudah berlangsung hingga saat ini dilakukan dengan tujuan untuk pengembangan budi daya di perairan tawar. Namun demikian udang galah dalam siklus hidupnya mempunyai stadium larva yang hidup pada air payau dan ini diduga sebagai potensi gen toleran salinitas. Tingkat adaptasi terhadap salinitas pada stadium pascalarva untuk pembesaran di tambak air payau merupakan masalah bagi budi daya (Sandifer *et al.*, 1975) karena kematian yuwana selama adaptasi dari air tawar ke air payau tersebut cukup tinggi.

Kelenturan fenotipik sebagai salah satu mekanisme adaptasi suatu organisme terhadap lingkungan yang beragam, bergantung kepada genotipe yang mengontrol perkembangan organisme dan mempengaruhi norma reaksi. Ada dua kategori kontrol genetik dari kelenturan (Schlichting, 1986; Schlichting & Levin, 1986; Jink & Pooni, 1988; Scheiner & Lyman, 1989). Pertama, sebagai kepekaan alel di mana seluruh lokus gen diekspresikan dalam setiap lingkungan. Setiap individu mempunyai kepekaan alel berbeda yang merupakan pengaruh langsung dari lingkungan. Kedua, kontrol regulator yaitu suatu kontrol di mana tidak semua lokus gen diekspresikan dalam setiap lingkungan. Ekspresi gen diatur melalui lokus regulator yang mengontrol ekspresi sejumlah besar gen struktural melalui gen operator. Tekanan-tekanan dapat mempengaruhi arah evolusi dalam lingkungan yang berbeda (Schlichting & Pigliucci, 1995).

Pada umumnya suatu spesies hidup pada lingkungan yang berbeda sepanjang waktu dan atau tempat. Untuk tetap hidup pada lingkungan yang bervariasi, suatu spesies harus secara fenotipe harus fleksibel atau secara genetik bervariasi (Scheiner & Goodnight, 1984). Fleksibilitas individu adalah keadaan di mana individu tersebut dapat bertahan hidup dan bereproduksi pada lingkungan bervariasi

dengan cara mengubah fenotipenya atau mempertahankan fenotipenya agar tetap stabil (homeostasis).

Dengan kontrol gen regulator, kelenturan fenotipik ditentukan oleh lokus yang berbeda dari gen-gen yang bertanggung jawab untuk terekspresinya suatu rataan sifat pada beberapa lingkungan. Sebagai bukti adanya kontrol gen regulator adalah metamorfosis pada amfibi (Semlitsch, 1987; Newman, 1988), pada perubahan bentuk (*seasonal polyphenism*) dari serangga yang dipengaruhi oleh musim (Moran, 1992).

Penelitian ini bertujuan untuk membentuk populasi dasar udang galah yang memiliki kelenturan fenotipik yang tinggi terhadap salinitas dan mengevaluasi potensi genetik pada populasi dasar. Sedangkan manfaat dan sasaran penelitian yang ingin dicapai adalah untuk menyediakan varietas baru udang galah dengan kelenturan yang tinggi terhadap salinitas.

BAHAN DAN METODE

Induk yang digunakan dalam penelitian ini adalah tiga strain udang galah yang berasal dari populasi Sungai Musi (MM), Sungai Barito (BB), dan *GIMacro* (CG) masing-masing sebanyak 50 pasang. Setiap populasi ditampung secara terpisah dirawat dengan baik sampai matang gonad.

Induk-induk yang telah matang gonad dari ketiga strain tersebut kemudian dikawinkan sesama strain dan antar strain. Sembilan persilangan diperoleh dari ketiga strain secara *full diallele crosses* (Tabel 1). Dari setiap pasangan tersebut diperoleh pascalarva yang kemudian dipelihara pada tiga *level* salinitas, yaitu 0‰, 10‰, dan 15‰ dengan menggunakan tiga petakan tambak yang masing-masing disekat dengan menggunakan waring. Penelitian dilakukan selama lima bulan hingga mencapai ukuran induk dan matang telur.

Pakan yang diberikan selama pemeliharaan yuwana hingga ukuran induk adalah pakan standar komersial berupa pelet udang galah (UG800, UG801, UG802, UG803). Pakan diberikan tiga kali sehari sebanyak 10% dari bobot badan pada bulan pertama dan 3%—5% dari bobot badan per hari pada bulan kedua hingga akhir penelitian.

Pengumpulan data dilakukan pada saat udang telah mencapai ovulasi dan telur telah

Tabel 1. Persilangan dua arah antar strain udang galah

Table 1. Full diallele crosses between three strain of giant freshwater prawn

| ♀ \ ♂ | Barito (BB) | Musi (MM) | GIMacro (GG) |
|--------------|-------------|-----------|--------------|
| Barito (BB) | BB | BM | BG |
| Musi (MM) | MB | MM | MG |
| GIMacro (GG) | GB | GM | GG |

berada di ruang pengeraman (*brood chamber*). Telur dihitung dengan menggunakan metode grafimetrik. Bobot badan diamati setiap bulan, jumlah contoh untuk pengukuran bobot badan adalah 50 ekor per plot. Sintasan diamati pada akhir penelitian yaitu pada bulan kelima.

HASIL DAN BAHASAN

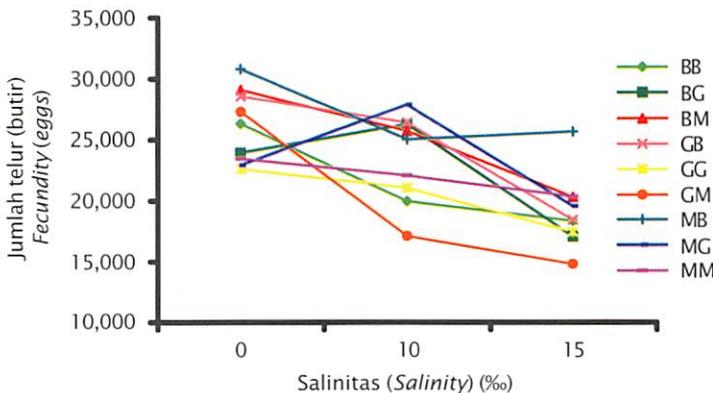
Trade-offs Sifat Reproduksi

Penurunan laju pertumbuhan yang terjadi pada lingkungan salinitas 15‰, berakibat pada bergesernya waktu pematangan gonad pertama dari 120 hari pada salinitas 0‰—10‰ menjadi 135 hari pada salinitas 15‰. Respons sifat reproduksi udang pada lingkungan bersalinitas diekspresikan pada jumlah telur yang berbeda pada setiap level salinitas. Rataan jumlah telur tertinggi ($P < 0,01$) dimiliki oleh genotipe MB, kelompok kedua ($P < 0,05$) oleh genotipe BM, GB, GM sedangkan kelompok ketiga ($P > 0,05$) adalah BG, GG, GM, dan MM. Kemampuan reproduksi menurut Moran (1992), dapat dihubungkan

dengan strategi *fitness* dari populasi suatu spesies sehubungan dengan kondisi lingkungan tertentu yang dikenal dengan biaya kelenturan.

Trade-offs adalah salah satu strategi *fitness* dari setiap individu (Moran, 1992). Oleh karena itu, jumlah telur yang dihasilkan pada saat udang galah mampu bertahan pada salinitas tertentu juga diartikan sebagai hasil sifat kelenturannya. Strategi *fitness* yang dinyatakan dengan kemampuan reproduksi merupakan gambaran kemampuan genotipe tersebut pada berbagai lingkungan salinitas. Penurunan bobot badan udang galah sebagai respons terhadap tingginya salinitas media menyebabkan adanya perubahan kemampuan memproduksi telur (Gambar 1).

Dalam penelitian ini *trade-offs* terjadi pada genotipe yang dipelihara pada salinitas 15‰, yakni berupa penurunan jumlah telur yang berkisar antara 16,7% dan 45%. GM merupakan genotipe yang paling besar penurunan jumlah telurnya pada salinitas 15‰ dibanding dengan



Gambar 1. Rataan jumlah telur udang galah generasi kedua (G_2) pada setiap persilangan yang dipelihara pada tiga salinitas yang berbeda

Figure 1. Average of total eggs of giant freshwater prawn each cross of strain reared in the three different salinity

genotipe lainnya yang mencapai 45%. Sebaliknya MB merupakan genotipe yang paling kecil mengalami penurunan jumlah telur sebanyak 16,7%.

Fenomena *trade-offs* terhadap jumlah telur demikian juga dapat digunakan untuk melakukan seleksi. Dengan menghitung koefisien korelasi (*r*) antara bobot badan dan jumlah telur ternyata ada hubungan antara bobot badan dengan jumlah telur yang dihasilkan. Nilai *r* yang tinggi berarti bahwa dengan memilih induk dengan ukuran bobot badan yang besar akan diperoleh jumlah telur yang banyak pula. Dengan kata lain nilai *r* antara bobot badan dan jumlah telur adalah rekomendasi dari individu yang akan diseleksi. Korelasi antara bobot badan dan jumlah telur pada salinitas 0‰, 10‰, 15‰ masing-masing adalah 0,916; 0,797; dan 0,710. Secara keseluruhan nilai korelasi antara jumlah telur dengan bobot badan pada salinitas 0‰ hingga 15‰ mencapai *r* = -0,595. Artinya ada penurunan jumlah telur dengan meningkatnya salinitas media. Rendahnya jumlah telur pada salinitas 15‰ adalah sebagai akibat tekanan lingkungan salinitas sehingga alokasi energi untuk reproduksi lebih besar dibanding pada salinitas 0‰ sebagai media normal untuk hidup udang galah.

Trade-offs Sifat Pertumbuhan

Kelenturan fenotipik pola fleksibel berhubungan dengan fungsi waktu, karena karakter ini bersifat lentur adaptif dan ini

berhubungan dengan terekspresinya gen pengatur kelenturan (Smith-Gill, 1983). Induk yang terpapar pada lingkungan dalam jangka waktu lama, memungkinkan terekspresinya atau *switch on* gen kelenturan dan mewariskan kepada keturunannya.

Walaupun pola ini belum nyata pada genotipe yang dipaparkan pada lingkungan salinitas tertentu, nampaknya ada kecenderungan peningkatan keragaan hasil dari induk yang disimpan pada salinitas 10‰ seperti terlihat pada Tabel 2.

Dari hasil yang diperoleh, nampaknya ada beberapa pilihan untuk menyimpan induk hasil seleksi pada pool salinitas perlakuan. Pada induk hasil seleksi yang disimpan pada salinitas 0‰, keturunannya mempunyai pertumbuhan yang cenderung menurun pada salinitas 15‰. Pada induk yang disimpan pada salinitas 10‰, tidak ada perubahan pertumbuhan pada salinitas 0‰, tetapi pertumbuhannya lebih baik pada salinitas 15‰ dibandingkan pada penyimpanan induk yang pertama. Induk yang disimpan dalam salinitas 15‰, terlihat ada perbaikan keragaan pertumbuhan pada salinitas 15‰, tetapi terjadi penurunan keragaan pada salinitas 10‰ dan 0‰. Dengan mempertimbangkan respons seleksi per generasi diharapkan ada pengaruh adaptif selama penyimpanan induk dalam salinitas tersebut. Fenomena ini cukup menarik untuk dilihat pada generasi berikutnya mengingat akan makin stabilnya ekspresi gen kelenturan dengan lamanya genotipe mengalami tekanan lingkungan.

Tabel 2. Penurunan bobot udang galah generasi kedua (*G*₂) sebagai respons terhadap penyimpanan induk pada salinitas berbeda

Table 2. Decreasing of body weight of giant freshwater prawn second generation (*G*₂) as a response on broodstock storage in different salinity media

| Penampungan induk pada salinitas Storage of broodstock at salinity ‰ | Pertumbuhan keturunan udang galah yang dipelihara pada salinitas <i>Growth of progeny of giant prawn reared at the salinity</i> | | | | |
|--|--|------------------|------------------------------------|------------------|------------------------------------|
| | 0‰ | 10‰ | | 15‰ | |
| | Bobot Weight (g) | Bobot Weight (g) | Penurunan bobot of body weight (%) | Bobot Weight (g) | Penurunan bobot of body weight (%) |
| 0 ‰ | 25.50 | 21.82 | 14.43 | 15.54 | 39.05 |
| 10 ‰ | 25.48 | 21.52 | 15.54 | 17.30 | 32.10 |
| 15 ‰ | 24.54 | 20.58 | 16.13 | 17.00 | 30.72 |

Trade-offs Sifat Sintasan

Rataan sintasan yang diperoleh pada akhir penelitian terlihat adanya tiga kelompok yang berbeda nyata pada salinitas 0‰ dan 10‰ tetapi tidak berbeda pada salinitas 15‰. Pada Gambar 2, terlihat bahwa variasi yang nyata tampak antar genotipe dan persilangannya pada salinitas 0‰ dan salinitas 10‰ ($P < 0,05$), namun tidak terlihat pada salinitas 15‰ ($P > 0,05$). Hal tersebut memperlihatkan bahwa salinitas 15‰ secara umum masih merupakan tekanan lingkungan yang nyata pada generasi ini.

Adanya tiga kelompok pertumbuhan yang berbeda nyata ($P < 0,01$) pada pemeliharaan dalam salinitas 0‰ dan 10‰, memperlihatkan adanya variasi pertumbuhan hasil persilangan pada kedua level salinitas tersebut. Namun pada salinitas 15‰ menunjukkan keseragaman ($P > 0,05$), yang mengartikan bahwa semua genotipe menganggap salinitas tersebut sebagai stresor. Pengaruh salinitas terhadap sintasan cukup bermakna ($P < 0,01$), yaitu pada salinitas 10‰, sintasan menurun sebanyak 33,19%; sedangkan pada salinitas 15‰ penurunan sintasan sebesar 42,18% dibanding salinitas 0‰ dengan rata-rata 63,17%. Nilai tersebut cukup signifikan pada sistem akuakultur karena berarti ada penurunan produksi. Namun demikian di bidang pemuliaan, hasil ini merupakan langkah awal, selanjutnya dengan memanfaatkan laju perbaikan genetik dengan nilai heritabilitas dan respons terhadap seleksi maka peningkatan produksi dapat dicapai pada generasi selanjutnya.

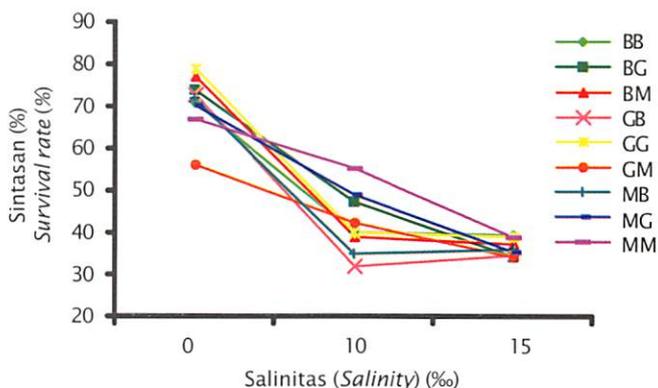
Trade-offs adalah mekanisme bertahan atau pilihan lentur yang berhubungan dengan *fitness*. Tiga jenis *trade-offs* yang dikemukakan

oleh Angilleta *et al.* (2003) berhubungan dengan alokasi energi dan pengaruhnya terhadap aktivitas enzimatik dan fisiologis lainnya.

Kelompok pertama adalah *allocation trade-offs*, dimana organisme mempunyai keragaan yang baik pada rentang lingkungan yang luas dengan mekanisme fisiologis memperbanyak konsentrasi isozim, kepadatan organel, dan jumlah sel. Kedua *Aquisition Trade-offs*, di mana organisme mempunyai keragaan yang baik pada rentang lingkungan yang sempit dengan mekanisme fisiologis memperbanyak konsentrasi isozim spesifik dan melakukan stabilisasi intraseluler. Ketiga adalah *specialist-generalist trade-offs*, di mana organisme mempunyai keragaan yang baik pada lingkungan spesifik dengan mekanisme fisiologis membuat enzim yang fleksibel dan stabilisasi enzim. Implikasi dari model tersebut dilihat pada kemampuan menghadapi cekaman lingkungan, sempit atau luasnya lingkungan yang dapat ditolerir, dan akhirnya bisa bertahan atau tidak. Hasil penelitian ini menunjukkan bahwa udang galah dikategorikan dalam kelompokkan pertama yaitu *allocation trade-offs*.

Biaya Kelenturan (Cost of Plasticity)

Biaya kelenturan suatu organisme merupakan sesuatu yang harus ditanggung untuk tetap menjaga kelangsungan populasi tersebut (*fitness*). Biaya kelenturan udang galah yang dipelihara dalam salinitas hingga 15‰, ditunjukkan dengan adanya penekanan beberapa karakter agar aktivitas biologis tetap normal. Beberapa karakter yang diamati berupa fekunditas, pertumbuhan, dan sintasan (Tabel



Gambar 2. Grafik sintasan udang galah generasi kedua (G_2) pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰

Figure 2. Survival rate of giant prawn second generation (G_2) at salinity of 0‰, 10‰, and 15‰

Tabel 3. Biaya kelenturan (% penurunan) udang galah yang dipelihara pada salinitas 0‰, 10‰, dan 15‰

Table 3. Cost of plasticity (% of decreasing) giant freshwater prawn reared in the three different salinity i.e. 0‰, 10‰, dan 15‰

| Karakter Trait | Nilai pada lingkungan favorit Value in the favorite environment (0‰) | Biaya kelenturan Cost of plasticity in the salinity (10‰) | Biaya kelenturan Cost of plasticity in the salinity (15‰) |
|------------------------------|--|---|---|
| Fekunditas (butir) Fecundity | 23,384 | 0.47 | 18.73 |
| Bobot (g) Weight | 25.16 | 15.27 | 34.11 |
| Sintasan (%) Survival rate | 63.17 | 33.04 | 41.99 |

2). Pada generasi kedua ini biaya kelenturan masih cukup tinggi, namun pola kelenturan fleksibel (Hadie *et al.*, 2004) memberikan harapan bahwa pada generasi selanjutnya dapat dikurangi. Dengan kata lain, meningkatnya toleransi terhadap salinitas pada generasi berikutnya biaya kelenturan udang galah pada salinitas akan semakin kecil.

Biaya kelenturan udang galah mengartikan bahwa jika udang dipelihara pada salinitas yang lebih tinggi akan menurunkan produksi sebagai akibat mempertahankan aktivitas biologi agar berjalan normal. Namun demikian tidak semua karakter biologi seperti pertumbuhan, reproduksi, dan sintasan dapat tetap bertahan normal, hal ini yang disebut kelenturan fleksibel (Reznick, 1989). Sebaliknya ada suatu jenis yang memaksakan untuk tidak merubah perkembangan karakter pada lingkungan yang berbeda dan sebagai akibatnya bisa fatal yaitu kematian, pola terakhir ini disebut kelenturan non fleksibel.

KESIMPULAN

Trade-offs udang galah yang dipelihara tiga tingkat salinitas terlihat dengan semakin rendahnya pertumbuhan udang pada salinitas 15‰ sebagai upaya untuk tetap menjaga eksistensi populasi. Biaya kelenturan (cost of plasticity) dalam upaya menjaga aktivitas biologi dan reproduksi tetap berjalan normal ditunjukkan dengan memperlambat laju pertumbuhan sebesar 15,27%; 34,11%; dan masing-masing pada salinitas 10‰ dan 15‰. Biaya kelenturan pada sifat fekunditas sebesar 18,87% pada salinitas 15‰.

DAFTAR PUSTAKA

Angilleta, M.J., R.S. Wilson, C.A. Navas, dan R.S. James. 2003. Trade-offs and the evolution of thermal reaction norms. *TREE*, 18(5): 234–240.

Hadie, W., K. Sumantadinata, R.R. Noor, Subandriyo, O. Carman, dan L.E. Hadie. 2004. Kelenturan fenotipik udang galah (*Macrobrachium rosenbergii*) strain Musi, Barito, dan GIMacro, serta persilangannya pada lingkungan bersalinitas. *J. Pen. Per. Indonesia*, 10(5): 33–46.

Jink, J.L. and H.S. Pooni. 1988. The genetic basis environmental sensitivity. *Proc. of the Second International Conference on Quantitative Genetics Sinauer Assoc.*, Sanderland, MA.

Ling, S.W. 1969. The general biology and development of *Macrobrachium rosenbergii* (de Man). *FAO World Sci. Conf. on the Biol. and Culture of Shrimp and Prawn, Mexico City*, p. 9–21.

Moran, N.A. 1992. The evolutionary maintenance of alternative phenotypes. *American Naturalist*, 139: 971–989.

Newman, R.A. 1988. Adaptive plasticity in development of *Scaphiopus couchii* tadpole in desert ponds. *Evolution*, 42: 774–783.

Reznick, D.N. 1989. Life history of Guppies.2. Repeatability of field observations and the effects of season on life history. *Evolution*, 43: 1,285–1,297.

Sandifer, P.A., J.S. Hopkin, and T.I.J. Smith. 1975. Observation on salinity tolerance and osmoregulation in reared *M. rosenbergii* post

- larvae (Crustacea: Caridea). *Aquaculture*, 6:103.
- 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 C.J. Goodnight. 1984. The comparison of phenotypic plasticity and genetic variation in population of grass *Danthonia spicata*. *Evolution*, 38: 845—855.
- Schlichting, C.D. and M. Pigliucci. 1995. Gene regulation, quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *J. Evol. Ecol.*, 8: 154—168.
- Schlichting, C.D. and D.A. Levin. 1986. Effects of inbreeding on phenotypic plasticity in cultivated Phlox. *Theor. Appl. Genet.*, 72: 114—119.
- Schlichting, C.D. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 661—693.
- Semlitsch, R.D. 1987. Paedomorphosis in *Ambystoma talpoideum*: effects of density, food, and pond drying. *Ecology*, 68: 994—1,002.
- Smith-Gill, S.J. 1983. Developmental plasticity. *Developmental Conversions Versus Phenotypic Modulation Am. Zool.*, 23: 47—56.