

Meningkatkan Ketahanan Karang Melalui Evolusi Terbantu: Tinjauan Pemuliaan Selektif Dan Manipulasi Holobion

Enhancing Coral Resilience Through Assisted Evolution: A Review of Selective Breeding and Holobion Manipulation

Dining Nika Alina¹, Anggini Fuji Astuti², Ismail Maqbul¹

¹Program Studi Ilmu Kelautan, Fakultas Perikanan dan Ilmu Kelautan, Universitas Padjadjaran, Jatinangor, Indonesia

²Program Studi Ilmu Kelautan, Fakultas Bengkulu, Universitas Bengkulu. Jl. WR. Supratman, Kandang Limun, Kecamatan Muara Bangkahulu, Bengkulu 38371, Indonesia

*Korespondensi : nika.alina@unpad.ac.id

Abstrak

Terumbu karang, ekosistem laut yang sangat produktif namun rentan, menghadapi ancaman parah dari perubahan iklim, terutama pemutihan karang akibat peningkatan suhu laut dan pengasaman. Konservasi konvensional tidak lagi memadai, sehingga diperlukan pendekatan inovatif seperti evolusi terbantu (*assisted evolution*) untuk mempercepat adaptasi karang. Literatur *review* ini membahas dua strategi inti evolusi terbantu: pemuliaan selektif (*selective breeding*) dan manipulasi holobion (meliputi manipulasi simbiosis dan mikrobioma). Pemuliaan selektif melibatkan persilangan karang toleran stres untuk menghasilkan keturunan yang tangguh, sementara manipulasi holobion berfokus pada rekayasa komunitas alga simbiosis (*Symbiodiniaceae*) dan mikrobioma bakteri untuk meningkatkan ketahanan. Meskipun masih dalam tahap pengembangan, studi awal menunjukkan hasil yang menjanjikan dalam meningkatkan kelangsungan hidup karang. Dalam konteks Indonesia, yang kaya akan keanekaragaman hayati laut, terdapat potensi besar untuk penerapan evolusi terbantu. Inisiatif seperti lokakarya toleransi termal dan program restorasi skala besar menunjukkan kesiapan, meskipun sebagian besar upaya restorasi masih konvensional. Untuk memajukan pendekatan ini, diperlukan studi percontohan lokal, pengumpulan data genetik yang komprehensif, keterlibatan masyarakat, dan kerangka regulasi yang mendukung. Dengan demikian, Indonesia dapat menjadi pemimpin regional dalam penelitian dan aplikasi evolusi terbantu untuk memastikan masa depan terumbu karang yang lebih tangguh.

Kata Kunci: Evolusi terbantu, Konservasi karang, Pemuliaan selektif, Manipulasi holobion.

Abstract

Coral reefs, highly productive yet vulnerable marine ecosystems, face severe threats from climate change, particularly coral bleaching driven by rising sea temperatures and ocean acidification. Conventional conservation methods are no longer sufficient, necessitating innovative approaches such as assisted evolution to accelerate coral adaptation. This literature review discusses two core strategies of assisted evolution: selective breeding and holobion manipulation (including symbiont and microbiome manipulation). Selective breeding involves crossing stress-tolerant corals to produce resilient offspring, while holobion manipulation focuses on engineering symbiotic algal communities (*Symbiodiniaceae*) and bacterial microbiomes to enhance tolerance. Although still in developmental stages, early studies show promising results in improving coral survival. In the Indonesian context—home to remarkable marine biodiversity—there is substantial potential for implementing assisted evolution. Initiatives such as thermal tolerance workshops and large-scale restoration programs indicate readiness, though most restoration efforts remain conventional. To advance this approach, local pilot studies, comprehensive genetic data collection, community engagement, and supportive regulatory frameworks are essential. Consequently, Indonesia has the opportunity to become a regional leader in assisted evolution research and applications, ensuring a more resilient future for its coral reefs.

Keywords: Assisted evolution, Coral conservation, Selective breeding, Holobion manipulation.

PENDAHULUAN

Terumbu karang merupakan salah satu ekosistem laut yang paling produktif dan beragam, namun juga termasuk yang paling rentan terhadap perubahan iklim global. Peningkatan suhu permukaan laut dan pengasaman laut akibat konsentrasi karbon dioksida atmosfer yang meningkat telah menyebabkan berbagai gangguan fisiologis pada karang, termasuk peristiwa pemutihan yang meluas dan kematian massal (Hughes *et al.*, 2017). Pemutihan karang terjadi ketika tekanan lingkungan menyebabkan karang mengeluarkan simbiosis alga mereka (*Symbiodiniaceae*), yang mengakibatkan hilangnya warna dan penurunan kapasitas fotosintetik, padahal keduanya sangat penting untuk kelangsungan hidup karang (Baker, Glynn, & Riegl, 2008). Di bawah skenario pemanasan global saat ini, sebagian besar spesies karang diperkirakan tidak memiliki waktu yang cukup untuk beradaptasi secara alami terhadap perubahan lingkungan yang cepat (Hoegh-Guldberg *et al.*, 2007).

Menghadapi tantangan ini, upaya konservasi konvensional seperti pembentukan Kawasan Konservasi Perairan (KKP), transplantasi karang, dan restorasi habitat semakin dianggap tidak cukup untuk menjamin keberlanjutan ekosistem karang. Oleh karena itu, pendekatan berbasis bioteknologi inovatif diperkenalkan sebagai pendekatan pelengkap, dan bahkan berpotensi mempercepat pencapaian dalam strategi konservasi modern. Salah satu pendekatan tersebut adalah evolusi terbantu (*assisted evolution*), sebuah upaya untuk mempercepat proses adaptasi alami karang melalui intervensi yang ditargetkan, seperti pemuliaan selektif dan manipulasi holobion (Van Oppen, Oliver, Putnam, & Gates, 2015).

Evolusi terbantu memanfaatkan pemahaman ekologi, genetika, dan mikrobiologi untuk meningkatkan kapasitas adaptif karang terhadap stresor lingkungan di masa depan. Pendekatan ini bertujuan tidak hanya untuk mempertahankan spesies yang ada tetapi juga untuk meningkatkan ketahanan populasi karang terhadap pemanasan dan pengasaman laut, yang diproyeksikan akan menjadi semakin ekstrem pada abad ini (K. M. Quigley, Bay, & Oppen, 2019). Poin-poin kunci evolusi terbantu pada karang meliputi pemuliaan selektif individu yang toleran panas, hibridisasi untuk menciptakan kombinasi genetik baru, dan metode manipulasi holobion untuk meningkatkan toleransi stres, sambil memprioritaskan pemeliharaan keanekaragaman genetik dan mempertimbangkan implikasi etika secara cermat (Cecchini, Nitta, Sena, & Du, 2024).

Literatur *review* ini bertujuan untuk meninjau pendekatan evolusi terbantu dalam konteks konservasi karang yang adaptif terhadap perubahan iklim. Fokus utama adalah pada dua strategi kunci: pemuliaan selektif (*selective breeding*) dan manipulasi holobion (*holobiont manipulation*), termasuk sub-strategi yang melibatkan manipulasi simbiosis dan mikrobioma. Selain membahas prinsip dasar dan studi terkini, artikel ini juga meninjau perkembangan metodologi, aplikasi di lingkungan lapangan dan laboratorium, serta tantangan dan arah masa depan untuk implementasinya. Dengan demikian, tinjauan ini diharapkan dapat menjadi referensi konseptual dan praktis bagi peneliti, pengelola kawasan laut, dan pembuat kebijakan yang peduli terhadap masa depan ekosistem terumbu karang.

METODE

Bahan Kajian

Metode yang digunakan dalam penelitian ini adalah studi pustaka (*literature review*) yang dilakukan dengan menelusuri berbagai teori dan temuan ilmiah yang relevan. Sumber data diperoleh melalui pencarian di Google Scholar dan Scopus, dengan fokus mengambil jurnal nasional dan diutamakan internasional tanpa menyeleksi tahun penerbitan untuk memperoleh bahan kajian yang mendalam untuk mempertahankan gagasan topik ini mulai berkembang hingga saat ini. Kata kunci yang digunakan meliputi “*assisted evolution in coral*,” “*coral selective breeding*,” “*coral microbiome manipulation*,” “*coral symbiont manipulation*,” dan “*coral restoration*”, yang dikombinasikan menggunakan operator Boolean untuk memperoleh publikasi yang relevan.

PEMBAHASAN

Evolusi Terbantu dalam Konservasi Karang

Evolusi terbantu (*assisted evolution*) adalah pendekatan inovatif dalam bioteknologi konservasi yang bertujuan untuk mempercepat adaptasi spesies terhadap tekanan lingkungan yang berubah dengan cepat, khususnya sebagai respons terhadap krisis iklim (Van Oppen et al., 2015). Dalam konteks ekosistem laut, pendekatan ini telah menerima perhatian luas karena potensinya untuk meningkatkan ketahanan karang terhadap tekanan termal, pengasaman laut, dan penyakit. Berbeda dengan evolusi alami, yang bergantung pada seleksi alam jangka panjang, evolusi terbantu memanfaatkan intervensi ilmiah yang ditargetkan untuk memperkuat sifat adaptif pada organisme dalam jangka waktu yang lebih singkat.

Dasar pemikiran di balik evolusi terbantu didasarkan pada pertimbangan bahwa laju perubahan iklim antropogenik jauh melebihi laju adaptasi alami karang. Proses evolusi tradisional—seperti mutasi, seleksi, dan aliran gen—terjadi selama banyak generasi dan seringkali terlalu lambat untuk mengimbangi tekanan lingkungan saat ini. Namun, spesies tidak harus secara pasif menghadapi perubahan; sebaliknya, mereka dapat didorong untuk beradaptasi lebih cepat melalui rekayasa berbasis seleksi dan simbiosis. Ini dapat mencakup berbagai teknik, mulai dari pemilihan induk yang toleran panas hingga manipulasi simbiosis fotosintetik untuk meregulasi komunitas mikroba yang mendukung kesehatan karang. Oleh karena itu, intervensi proaktif manusia dianggap perlu untuk memfasilitasi kelangsungan hidup spesies karang di Era Antroposen (Anthony et al., 2017).

Strategi evolusi terbantu pada karang umumnya terbagi dalam beberapa kategori: pemuliaan selektif genotipe yang toleran suhu, paparan terkontrol terhadap stresor subletal untuk menginduksi aklimatisasi, hibridisasi antar populasi yang berbeda secara genetik, dan manipulasi holobion karang (yaitu, inang karang, alga simbiosis, dan mikrobiota). Pendekatan ini bertujuan untuk meningkatkan sifat adaptif seperti toleransi suhu, resistensi penyakit, dan ketahanan terhadap stres, baik melalui peningkatan genetik maupun melalui modifikasi asosiasi simbiosis, dalam upaya mengatasi keterbatasan alami yang bergerak lambat dibandingkan dengan perubahan lingkungan yang cepat seperti peningkatan suhu laut tahunan (K. Quigley, Id, & Article, 2020).

Pemuliaan selektif (*selective breeding*), misalnya, melibatkan persilangan karang yang menunjukkan kinerja superior di bawah kondisi stres untuk menghasilkan keturunan dengan sifat adaptif yang ditingkatkan. Manipulasi holobion (*holobiont manipulation*), di sisi lain, menargetkan komponen non-genetik dari sistem karang—seperti *Symbiodiniaceae* dan mikroba terkait—yang memainkan peran penting dalam kesehatan karang dan toleransi lingkungan (Buerger, Coppin, Pearce, Chakravarti, & Oakeshott, 2020).

Meskipun konsep evolusi terbantu masih dalam pengembangan, studi percontohan telah menunjukkan hasil yang menggembirakan dalam hal peningkatan kelangsungan hidup karang dan kinerja fisiologis di bawah tekanan. Selanjutnya, strategi ini dianggap sebagai pendekatan adaptasi aktif untuk konservasi, sejalan dengan prinsip-prinsip manajemen adaptif dalam menghadapi ketidakpastian iklim. Pendekatan ini juga melengkapi upaya restorasi karang yang ada, yang seringkali hanya berfokus pada pemulihan struktur habitat tanpa meningkatkan kapasitas kelangsungan hidup organisme di masa depan.

Strategi Inti Evolusi Terbantu

Membangun fondasi konseptual evolusi terbantu, beberapa strategi yang ditargetkan telah dikembangkan untuk meningkatkan kapasitas adaptif karang. Strategi-strategi ini dirancang untuk secara langsung memengaruhi sifat genetik inang karang atau memodulasi komposisi dan fungsi mitra simbiosisnya dalam holobion (Humanes et al., 2024). Setiap pendekatan didasarkan pada mekanisme biologis spesifik dan diadaptasi untuk mengatasi kerentanan utama dalam respons karang terhadap stresor yang disebabkan oleh iklim. Integrasi strategi-strategi ini ke dalam inisiatif restorasi terumbu karang menawarkan potensi untuk membangun sistem terumbu yang lebih kuat dan tangguh.

Bagian ini memberikan tinjauan rinci tentang dua strategi inti evolusi terbantu yang paling banyak dipelajari dan menjanjikan dalam konservasi karang: pemuliaan selektif dan manipulasi holobion. Meskipun kedua pendekatan ini memiliki tujuan yang sama untuk meningkatkan ketahanan karang, keduanya berbeda secara signifikan dalam target, metodologi, dan tantangannya.

Pemuliaan selektif berfokus pada peningkatan sifat genetik melalui reproduksi terkontrol genotipe unggul, sedangkan manipulasi holobion memanfaatkan plastisitas dan keragaman hubungan simbiosis untuk meningkatkan kinerja karang. Setiap strategi akan dibahas dalam hal konsep dasar, metode praktis, dan perkembangan ilmiah terkini.

Pemuliaan Selektif (*Selective Breeding*)

Pemuliaan selektif adalah strategi kunci dalam pendekatan evolusi terbantu, yang bertujuan untuk meningkatkan ketahanan karang terhadap perubahan lingkungan, khususnya suhu tinggi dan pengasaman laut. Strategi ini didasarkan pada prinsip-prinsip pemuliaan klasik: memilih individu karang dengan toleransi tinggi terhadap tekanan lingkungan (kinerja adaptif) sebagai induk, kemudian menyilangkannya secara terkontrol untuk menghasilkan keturunan yang unggul (Howells *et al.*, 2022; Drury *et al.*, 2022). Dalam konteks konservasi modern, pemuliaan selektif pada karang bertujuan tidak hanya untuk meningkatkan ketahanan fisiologis tetapi juga untuk menjaga keanekaragaman genetik populasi dan kapasitas reproduksi jangka panjang.

Berbeda dengan rekayasa genetik, pemuliaan selektif mengandalkan variabilitas genetik alami dalam populasi karang, namun mengarahkan proses ini melalui intervensi manusia. Hal ini membuatnya lebih dapat diterima secara etika dan teknis, serta memungkinkan integrasi dengan program restorasi habitat yang sudah ada.

Pemuliaan selektif pada karang biasanya melibatkan serangkaian langkah, dimulai dengan identifikasi koloni donor yang menunjukkan kinerja superior dalam toleransi suhu lapangan melalui uji tekanan termal. Koloni-koloni ini biasanya dipilih berdasarkan data pemantauan jangka panjang, pengujian eksperimental, atau catatan peristiwa pemutihan sebelumnya. Gamet kemudian dikumpulkan dari koloni yang dipilih selama musim pemijahan massal, diikuti dengan fertilisasi terkontrol dan pembesaran larva di laboratorium atau pembibitan *ex situ* (Randall *et al.*, 2020). Larva karang hasil persilangan (*planula*) kemudian ditumbuhkan dalam sistem akuakultur laut hingga tahap juvenil (*bentik*), sebelum ditransplantasikan kembali ke habitat alami mereka untuk pengujian kelangsungan hidup dan adaptasi (Humanes *et al.*, 2021).

Banyak penelitian telah menunjukkan hasil yang menjanjikan dari pendekatan ini. Proyek percontohan di lokasi seperti Great Barrier Reef telah menunjukkan bahwa keturunan dari induk yang dibiakkan secara selektif dapat menunjukkan tingkat kelangsungan hidup yang jauh lebih tinggi pada suhu tinggi dibandingkan dengan kelompok kontrol (Howells *et al.*, 2022). Meskipun menjanjikan, pemuliaan selektif juga menghadirkan tantangan, termasuk kebutuhan akan pemantauan jangka panjang, pemeliharaan keanekaragaman genetik, dan kesulitan logistik dalam peningkatan skala di seluruh sistem terumbu karang yang besar. Penelitian oleh (K. M. Quigley *et al.*, 2019) menunjukkan bahwa keturunan dari persilangan antara populasi karang genus *Acropora* dari lokasi yang berbeda menunjukkan peningkatan toleransi suhu dan peningkatan kinerja fotosintetik simbiosis dibandingkan dengan keturunan dari populasi lokal saja. Studi ini juga menyoroti pentingnya pemilihan induk dari lokasi dengan tekanan termal tinggi, karena individu-individu ini kemungkinan telah mengalami seleksi alam untuk suhu ekstrem. Selain itu, Reef Restoration and Adaptation Program (RRAP) di Australia telah melakukan uji coba lapangan skala besar untuk memvalidasi kinerja larva hasil pemuliaan selektif yang diinokulasi dengan simbiosis termotoleran, sebagai bagian dari strategi konservasi adaptif di Great Barrier Reef (Condie *et al.*, 2021).

Meskipun menjanjikan, pemuliaan selektif juga menghadapi beberapa keterbatasan dan tantangan. Salah satu tantangan utama adalah musim pemijahan yang terbatas, yang hanya terjadi sekali setahun untuk sebagian besar spesies karang, yang secara langsung membatasi frekuensi program pemuliaan. Selain itu, ada risiko depresi *outbreeding* jika persilangan dilakukan antara populasi yang terlalu jauh secara genetik atau ekologis, sehingga penting untuk mempertimbangkan asal ekologis induk dalam desain pemuliaan (Banaszak *et al.*, 2023; Keith *et al.*, 2016). Fenomena ini dapat mengakibatkan hilangnya kombinasi gen adaptif yang telah terbentuk secara lokal (Hagedorn *et al.* 2021). Sebaliknya, terlalu fokus pada penyilangan individu dengan toleransi tinggi terhadap panas dapat menyebabkan penyempitan keragaman genetik, sehingga populasi hasil pemuliaan menjadi kurang fleksibel terhadap tekanan lingkungan lain seperti penyakit atau perubahan kualitas air (Buerger *et al.*, 2020). Dalam konteks konservasi, juga penting untuk menjaga

keseimbangan antara peningkatan adaptasi spesifik terhadap stres dan pemeliharaan keanekaragaman genetik, memastikan populasi mempertahankan fleksibilitas adaptif kedepan (Humanes et al., 2024).

Oleh karena itu, pengembangan pemuliaan selektif harus dilakukan dengan pendekatan berbasis bukti dan dilengkapi dengan pemantauan jangka panjang kinerja keturunan di lingkungan alami. Selanjutnya, sinergi antara teknik pemuliaan selektif dan strategi konservasi lainnya seperti restorasi habitat, pengelolaan tekanan lokal, dan perlindungan kawasan sangat penting untuk memastikan keberhasilan jangka panjang. Dengan kemajuan teknologi dan pemahaman yang lebih baik tentang genetika populasi karang, pemuliaan selektif memiliki potensi besar untuk menjadi bagian integral dari perangkat konservasi terumbu karang di era perubahan iklim.

Tabel 1. Beberapa studi eksperimen strategi untuk meningkatkan ketahanan karang melalui pemuliaan selektif

No.	Tujuan Penelitian	Utama Jenis Karang	Metode Pemuliaan Selektif	Hasil / Temuan Kunci Disederhanakan	Lokasi	Referensi
1	Menguji cara praktis mengembangkanbiakkan karang tahan panas.	<i>Acropora digitifera</i>	persilangan antarinduk tahan panas.	Metode ini secara teknis dilakukan, meski ada tantangan saat bibit ditanam kembali ke laut.	Republic of Palau	(Humanes et al., 2021)
2	Mengukur pewarisan sifat tahan panas.	<i>Acropora digitifera</i>	Menyilangkan induk yang tahan panas (HH) dengan induk yang kurang tahan panas (LL).	Sifat tahan panas dapat diwariskan. Keturunan dari HH 1°C lebih tahan panas daripada keturunan dari induk LL.	Republic of Palau	(Humanes et al., 2024)
3	Menguji persilangan antar populasi dingin	efek <i>Acropora tenuis</i> & <i>A. millepora</i>	Menyilangkan karang dari satu daerah hangat dengan karang dari daerah dingin.	Keturunan dengan induk dari daerah hangat memiliki peluang hidup 2,2 kali lebih tinggi saat terjadi tekanan panas.	Ningaloo Reef, Western Australia	(Lago, Kiefer, Strader, Nobre, & Stephanie, 2025)
4	Menguji ketahanannya dari populasi ekstrim.	transfer <i>Platygyra daedalea</i> (<i>Symbiodinium</i> spp.)	Menyilangkan induk jantan dari Teluk Persia (tahan panas) dengan induk betina dari Samudera Hindia (kurang tahan panas).	Keturunan hasil silangan menunjukkan peningkatan daya tahan hingga 84% pada suhu tinggi.	Persian Gulf (Saadiyat Island) dan Indian Ocean (Al Aqah Island), UAE	(Emily J Howells et al., 2021)
5	Menilai peningkatan keragaman adaptif	genetik <i>Acropora tenuis</i>	Menyilangkan karang dari terumbu karang dengan suhu berbeda.	Pemuliaan selektif meningkatkan variasi genetik terkait dengan ketahanan panas.	Great Barrier Reef, Australia	(K. Quigley et al., 2020)

Manipulasi Holobion (*Holobiont Manipulation*)

Istilah holobion mengacu pada unit biologis yang terdiri dari organisme inang (dalam hal ini, karang) dan seluruh komunitas mikroorganisme yang hidup bersimbiosis dengannya, termasuk alga fotosintetik, bakteri, arkea, jamur, dan virus (Rosenberg, Koren, Reshef, Efrony, & Zilber-Rosenberg, 2007; Voolstra & Ziegler, 2020). Dalam ekosistem karang, interaksi antara inang dan komunitas mikrobanya tidak hanya penting untuk metabolisme dasar tetapi juga untuk ketahanan terhadap tekanan lingkungan, kemampuan beradaptasi, dan pemulihan setelah gangguan (Peixoto et al., 2021).

Dengan memahami karang sebagai holobion, pendekatan konservasi dapat bergeser dari hanya berfokus pada organisme inang menjadi strategi yang lebih holistik dan integratif yang mencakup dinamika komunitas simbiotiknya. Manipulasi holobion karang adalah cabang penting dari kerangka evolusi terbantu, yang bertujuan untuk meningkatkan ketahanan karang dengan sengaja mengelola komposisi dan fungsi simbiotiknya. Strategi ini adalah bagian dari evolusi terbantu yang menargetkan komponen non-genetik organisme karang, dengan fokus utama pada mitra simbiosisnya: *Symbiodiniaceae* dan mikrobiota terkait.

Kemampuan beradaptasi karang sangat dipengaruhi oleh fleksibilitas dan komposisi simbiotiknya. Misalnya, beberapa spesies karang mampu berasosiasi dengan klad simbion yang berbeda, masing-masing dengan toleransi yang bervariasi terhadap suhu atau intensitas cahaya (Lajeunesse et al., 2018). Mengubah komunitas simbion ini, baik secara alami (melalui pengocokan atau penggantian) atau melalui intervensi, dapat meningkatkan ketahanan karang terhadap tekanan termal, pengasaman, dan penyakit tanpa mengubah genom inang, dan strategi ini menawarkan jalur yang menjanjikan.

Selain itu, mikrobioma bakteri yang hidup di jaringan mukosa, kerangka, atau gastrodermis karang juga memainkan peran penting dalam menjaga keseimbangan fisiologis karang, misalnya melalui produksi antibiotik alami, detoksifikasi senyawa berbahaya, dan penyediaan nutrisi esensial (Ziegler et al., 2019). Oleh karena itu, keberhasilan manipulasi holobion terletak pada kemampuannya untuk mengelola dua komponen kunci: simbion fotosintetik dan mikrobioma bakteri-karang.

Dasar pemikiran untuk menargetkan holobion berasal dari bukti yang berkembang bahwa perubahan dalam komunitas simbion dapat secara signifikan memengaruhi respons karang terhadap tekanan lingkungan. Misalnya, klad *Symbiodiniaceae* tertentu lebih toleran terhadap suhu tinggi daripada yang lain, dan karang yang menjadi inang klad ini menunjukkan ketahanan yang lebih besar terhadap pemutihan. Demikian pula, taksa bakteri yang bermanfaat dapat membantu dalam siklus nutrisi, pertahanan patogen, dan mitigasi stres oksidatif. Melalui manipulasi eksperimental komunitas ini—baik dengan memperkenalkan *strain* yang toleran stres atau dengan merekayasa mikrobioma—kelangsungan hidup karang di bawah kondisi yang merugikan dapat ditingkatkan (Buerger et al., 2020; Peixoto et al., 2017).

Manipulasi Simbion (*Symbiont Manipulation*)

Manipulasi simbion merupakan pendekatan utama dalam manipulasi holobion yang menargetkan komunitas dinoflagellata *Symbiodiniaceae*, penyedia hingga 90% energi karang melalui fotosintesis namun sangat sensitif terhadap stres lingkungan seperti peningkatan suhu (Lajeunesse et al., 2018). Gangguan hubungan ini menjadi penyebab utama pemutihan karang. Pendekatan ini mengubah komposisi simbion dalam jaringan karang untuk mendukung klad atau *strain* yang lebih toleran terhadap tekanan termal atau pengasaman. Karena simbion dapat diperoleh secara vertikal atau horizontal, terdapat peluang intervensi dengan memaparkan larva atau juvenil karang pada *strain Symbiodiniaceae* yang telah terbukti tahan stres (Baker et al., 2008). Tujuannya meliputi penggantian simbion rentan dengan *strain* tahan panas, introduksi simbion hasil adaptasi eksperimental, dan pengaturan infeksi simbion sejak tahap awal kehidupan karang guna membangun kemitraan yang lebih tahan stres.

Manipulasi simbion melibatkan tiga tahap utama. Pertama, isolasi dan kultur simbion dari lingkungan ekstrem untuk memperoleh *strain* yang berevolusi panas dan stabil fisiologinya (Buerger et al., 2020; K. M. Quigley et al., 2023). *Strain* kemudian dikultur in vitro di bawah kondisi terkontrol untuk menilai pertumbuhan dan respons stresnya (Baker et al., 2008; Suggett et al., 2022) serta

diidentifikasi secara molekuler (Buerger et al., 2020). Kedua, inokulasi dilakukan dengan memperkenalkan simbiosis hasil kultur ke larva atau polip aposimbiotik selama fase awal perkembangan agar terbentuk simbiosis yang stabil (Damjanovic et al., 2019; Rosado et al., 2019). Ketiga, transplantasi atau penggantian simbiosis dilakukan dengan mengintroduksi simbiosis baru yang lebih toleran panas pada karang dewasa, misalnya melalui stres termal ringan diikuti inokulasi atau mikroinjeksi (Buerger et al., 2020; E. J. Howells et al., 2011; Emily J. Howells et al., 2021).

Salah satu simbiosis yang banyak diteliti adalah *Durussdinium trenchii*, yang menunjukkan toleransi termal lebih tinggi dibanding *Cladocopium*. Inokulasi eksperimental dengan *D. trenchii* terbukti meningkatkan resistensi pemutihan karang. Teknik seperti kultur in vitro, prakondisi termal, dan pengocokan simbiosis terarah juga digunakan untuk mengoptimalkan kemitraan karang-alga (Buerger et al., 2020; E. J. Howells et al., 2011).

Meskipun menjanjikan, keberlanjutan jangka panjang simbiosis hasil manipulasi dan dampak ekologisnya masih perlu dikaji. Penggantian simbiosis karang dapat menimbulkan risiko ekologis. Kasus yang terdokumentasi adalah simbiosis invasif *Symbiodinium trenchii* menyebar di The Greater Caribbean, menyebabkan kalsifikasi inang berkurang hampir setengahnya dibandingkan dengan simbiosis asli, yang menunjukkan bahwa simbiosis baru ini "tidak beradaptasi" dan dapat "mengganggu stabilitas dan fungsi ekosistem" (Pettay et al. 2015). Risiko tambahan mencakup hilangnya keanekaragaman hayati akibat "potensi penyebaran beberapa spesies yang resisten" (Guibert 2024) dan *trade-off* pertumbuhan, karena simbiosis *Durussdinium* dapat menghambat pertumbuhan karang meskipun memberikan toleransi terhadap panas (Guibert 2024). Eksperimen transplantasi jangka panjang menunjukkan fleksibilitas simbiosis yang terbatas, dengan sebagian besar karang kembali ke jenis simbiosis asli dalam 7-12 bulan, dan karang yang bertahan dengan jenis sub-optimal mengalami "tingkat kematian yang tidak proporsional" di bawah tekanan tambahan (Eugenia 2007). Namun, pendekatan evolusi eksperimental terkini menunjukkan harapan untuk mempertahankan laju pertumbuhan sambil meningkatkan toleransi termal (Guibert 2024).

Manipulasi Mikrobioma (*Microbiome Manipulation*)

Manipulasi mikrobioma menargetkan komunitas bakteri dan arkea yang berasosiasi dengan karang untuk meningkatkan kesehatan dan ketahanan terhadap stres lingkungan. Konsorsium mikroba ini mendiami kompartemen jaringan karang, lendir, dan kerangka karbonat. Mikroba yang berasosiasi dengan karang melakukan peran penting dalam fiksasi nitrogen (misalnya, Diazotrof seperti Cyanobacteria), siklus karbon (misalnya, *Roseobacter spp.*), produksi antimikroba (misalnya, *Pseudoalteromonas* dan *Bacillus spp.*), dan detoksifikasi spesies oksigen reaktif (misalnya, *Endozoicomonas* dan *Alteromonas*) (Peixoto et al., 2017; Ziegler et al., 2016). Gangguan pada mikrobioma, yang sering dipicu oleh stres lingkungan, dapat menyebabkan peningkatan kerentanan terhadap penyakit dan pemutihan (Thompson et al., 2015).

Perubahan komposisi mikrobioma dapat menjadi jelas selama periode stres lingkungan, seperti pemutihan karang. Ketidakseimbangan ini, yang dikenal sebagai disbiosis, sering dikaitkan dengan penurunan fungsi mikroba dan peningkatan kerentanan karang terhadap patogen dan penyakit (Ziegler et al., 2019). Disbiosis dapat melibatkan hilangnya taksa yang bermanfaat atau peningkatan bakteri oportunistik yang mengganggu stabilitas fisiologis karang. Akibatnya, manipulasi mikrobioma telah muncul sebagai strategi untuk memulihkan atau memperkuat kumpulan mikroba yang mendukung ketahanan karang, baik melalui intervensi probiotik atau dengan membangun kembali komunitas mikroba asli yang diketahui memberikan toleransi stres (Peixoto et al., 2017; Zaneveld et al., 2016).

Intervensi dalam domain ini meliputi penerapan probiotik—yang disebut Mikroorganisme Bermanfaat untuk Karang (*Beneficial Microorganisms for Corals* - BMCs)—untuk memperkenalkan atau memulihkan taksa yang bermanfaat (Epstein, et al. 2019; Peixoto et al., 2017). Dua pendekatan utama dalam manipulasi mikrobioma adalah penggunaan probiotik, dan transplantasi mikrobioma. Probiotik karang melibatkan inokulasi karang dengan *strain* mikroba terpilih yang memberikan manfaat fisiologis, seperti meningkatkan toleransi stres dan respons imun (Damjanovic et al., 2019; Peixoto et al., 2017). Pendekatan ini didasarkan pada penggunaan konsorsium bakteri yang dikenal sebagai BMC, yang dipilih berdasarkan kemampuannya untuk menghasilkan senyawa antioksidan dan antimikroba, menekan bakteri patogen seperti *Vibrio spp.*, dan meningkatkan efisiensi

metabolisme simbiosis (Rosado et al., 2019). Probiotik ini biasanya diberikan melalui perendaman larva atau fragmen karang dalam suspensi bakteri, atau melalui aplikasi langsung ke koloni dewasa menggunakan semprotan atau implan berbasis gel (Peixoto et al., 2021; Rosado et al., 2019). Transplantasi mikrobioma, di sisi lain, berusaha untuk membangun kembali atau menambah kumpulan mikroba asli dengan mentransfer seluruh komunitas mikroba dari karang donor yang sehat ke penerima, dengan tujuan memulihkan keseimbangan dan ketahanan mikroba (Doering et al., 2021; Epstein et al., 2019). Misalnya, anggota genus *Endozoicomonas* secara konsisten ditemukan pada karang sehat dan diyakini mendukung akuisisi nutrisi dan modulasi imun. Inokulasi dengan *strain* BMC yang dikultur telah menunjukkan efek positif pada kelangsungan hidup, pertumbuhan, dan ketahanan larva karang di bawah stres panas eksperimental (Peixoto et al., 2017).

Studi eksperimental telah menunjukkan potensi pendekatan tersebut, Rosado et al. (2019) melaporkan bahwa aplikasi bakteri probiotik yang diisolasi dari *Mussismilia hispida* meningkatkan kelangsungan hidup karang hingga 40% setelah paparan suhu tinggi (32°C) selama 10 hari. Peixoto et al. (2021) mengembangkan kerangka kerja Jaringan Probiotik Karang, mengklasifikasikan dan mengevaluasi kandidat BMC berdasarkan fungsi ekologis dan keamanannya. Selanjutnya, (Doering et al., 2021) berhasil mentransplantasikan mikrobioma dari fragmen karang *Pocillopora sp.* dan *Porites sp.* dengan koloni karang yang hidup di habitat variabilitas tinggi dan rendah, menghasilkan kolonisasi yang efektif dan peningkatan toleransi stres. Temuan ini memperkuat pandangan bahwa mikrobioma karang tidak hanya indikator kesehatan tetapi juga komponen yang dapat dimanipulasi untuk meningkatkan ketahanan karang. Namun, penerapan praktis di lingkungan terumbu alami masih dalam tahap awal, dan penelitian lebih lanjut diperlukan untuk menilai keamanan ekologis, stabilitas kolonisasi, dan spesifisitas inang-mikroba (Doering, Maire, Oppen, & Blackall, 2023).

Potensi dan Kesiapan Evolusi Terbantu di Indonesia

Indonesia, sebagai episentrum keanekaragaman hayati laut di dalam Segitiga Terumbu Karang (*Coral Triangle*), memiliki potensi signifikan untuk implementasi strategi evolusi terbantu di masa depan dalam konservasi terumbu karang. Meskipun belum ada aplikasi eksperimental skala besar dari pemuliaan selektif atau manipulasi holobion yang dilaporkan di dalam negeri, beberapa inisiatif yang sedang berjalan menunjukkan peningkatan kesiapan dan keselarasan dengan prinsip-prinsip inti evolusi terbantu (Van Oppen et al., 2015).

Salah satu contoh yang menjanjikan adalah kolaborasi terbaru antara Yayasan Konservasi Alam Nusantara (YKAN), The Nature Conservancy, dan Stanford University, yang menyelenggarakan lokakarya berbasis lapangan di Raja Ampat pada tahun 2025. Program ini berfokus pada integrasi data toleransi termal karang ke dalam perencanaan restorasi terumbu. Ini mencakup pengumpulan fragmen karang dari berbagai zona terumbu dan pengujian awal respons termal mereka—meletakkan dasar penting untuk pemuliaan selektif di masa depan atau penyaringan ketahanan stres pada populasi karang Indonesia (YKAN, 2025).

Selain itu, proyek restorasi fisik skala besar, seperti the Mars Assisted Reef Restoration System (MARRS) di Sulawesi, menunjukkan bahwa Indonesia memiliki infrastruktur logistik dan sumber daya manusia untuk mendukung intervensi lanjutan. Proyek ini menggunakan struktur baja modular (*reef stars*) untuk menstabilkan terumbu yang terdegradasi dan memfasilitasi pertumbuhan kembali karang. Di “Hope” Reef, dekat Makassar, tutupan karang meningkat dari kurang dari 2% menjadi hampir 70% dalam empat tahun, disertai dengan peningkatan biomassa ikan sebesar 260%—menunjukkan respons ekologis yang menguntungkan yang dapat mendukung integrasi lebih lanjut metode evolusi terbantu seperti inokulasi probiotik atau penanaman simbiosis yang toleran termal (Coral Triangle Center, 2022).

Meskipun ada kemajuan ini, sebagian besar kegiatan restorasi di Indonesia masih terbatas pada metode konvensional seperti coral gardening dan penempatan substrat buatan. Tinjauan komprehensif terhadap 500 proyek di seluruh negeri menemukan bahwa kurang dari 20% menggabungkan pemantauan ilmiah atau penilaian kinerja jangka panjang, dan hampir tidak ada yang menyertakan intervensi adaptif berdasarkan ketahanan genotipe atau fenotipe karang (Bostrom-Einarsson et al., 2020). Hal ini menyoroti baik kesenjangan maupun peluang: kebutuhan untuk menghubungkan ilmu restorasi dengan strategi inovatif berbasis sifat seperti evolusi terbantu. Penelitian terbaru menunjukkan peningkatan kapasitas Indonesia dalam penerapan

bioteknologi karang. Berbagai studi telah berhasil memanfaatkan rekayasa genetika spesies *Symbiodinium*, pemberian probiotik, dan teknik kultur jaringan untuk meningkatkan ketahanan karang (Dawis & Alvice, 2024). Beberapa penelitian telah dilakukan terkait mikrobioma (Alina et al., 2022; Mhuantong et al., 2019) dan simbiosis karang (Pratomo et al., 2022) yang memberikan pemahaman awal untuk studi lebih lanjut penerapan evolusi terbantu.

Untuk mendorong pengembangan pendekatan tersebut, beberapa langkah persiapan direkomendasikan. Pertama, studi percontohan lokal harus dimulai menggunakan mikrofragmentasi dan inokulasi simbiosis yang toleran termal atau konsorsium mikroba, dengan fokus pada lokasi terumbu yang didukung dengan baik seperti di Bali, Wakatobi, atau Raja Ampat. Studi-studi ini harus mengintegrasikan pengujian terkontrol dan pemantauan pasca-penempatan untuk menilai kompatibilitas inang-simbion dan stabilitas ekologis. Kedua, penekanan yang lebih besar harus diberikan pada pengumpulan data genetik dan kinerja termal dari populasi karang lokal untuk menginformasikan desain pemuliaan selektif dan untuk menghindari hasil maladaptif dari outbreeding. Ketiga, kerangka kerja keterlibatan masyarakat dan pengelolaan bersama yang efektif akan sangat penting untuk membangun kapasitas lokal dan pengelolaan jangka panjang. Inisiatif seperti program penjaga terumbu berbasis masyarakat yang sudah beroperasi di Gili Trawangan dan Komodo dapat berfungsi sebagai titik masuk untuk upaya evolusi terbantu partisipatif (Earth.org, 2022).

Terakhir, dukungan kebijakan akan memainkan peran yang menentukan (Razak et al., 2022). Peraturan Indonesia saat ini belum secara eksplisit membahas pelepasan simbiosis yang dikultur di laboratorium atau produk mikroba ke lingkungan laut. Mengembangkan kerangka peraturan yang hati-hati dan berbasis sains—disertai dengan pedoman etika dan konsultasi pemangku kepentingan—akan sangat penting untuk memungkinkan implementasi yang aman dan inklusif. Dengan keanekaragaman hayati yang kaya, pengalaman restorasi yang ada, dan keterlibatan ilmiah yang berkembang, Indonesia memiliki posisi yang baik untuk menjadi pemimpin regional dalam penelitian dan aplikasi evolusi terbantu, terutama dalam menghadapi tekanan perubahan iklim yang semakin intensif.

KESIMPULAN DAN SARAN

Terumbu karang, sebagai ekosistem laut yang sangat vital, menghadapi ancaman serius akibat perubahan iklim global, terutama peningkatan suhu permukaan laut dan pengasaman laut yang menyebabkan pemutihan dan kematian massal. Menyadari bahwa upaya konservasi konvensional tidak lagi memadai untuk mengatasi laju perubahan ini, evolusi terbantu (*assisted evolution*) muncul sebagai pendekatan bioteknologi inovatif yang menawarkan harapan baru. Strategi ini bertujuan untuk mempercepat kapasitas adaptif karang terhadap stresor lingkungan yang terus meningkat, melampaui kemampuan adaptasi alami yang lambat.

Dua strategi inti dalam evolusi terbantu adalah pemuliaan selektif dan manipulasi holobion. Pemuliaan selektif berfokus pada identifikasi dan persilangan karang dengan genotipe yang secara alami lebih toleran terhadap tekanan, menghasilkan keturunan yang lebih tangguh. Sementara itu, manipulasi holobion menargetkan komponen non-genetik dari sistem karang, yaitu simbiosis fotosintetik (*Symbiodiniaceae*) dan mikrobioma bakteri, untuk meningkatkan ketahanan karang melalui pengocokan simbiosis, inokulasi *strain* toleran, atau transplantasi komunitas mikroba yang bermanfaat. Studi-studi awal telah menunjukkan hasil yang menjanjikan dari kedua pendekatan ini dalam meningkatkan kelangsungan hidup dan kinerja fisiologis karang di bawah kondisi stres.

Dalam konteks Indonesia, yang merupakan pusat keanekaragaman hayati terumbu karang, potensi penerapan evolusi terbantu sangat besar. Meskipun implementasi skala besar belum dilaporkan, inisiatif yang ada, seperti lokakarya toleransi termal di Raja Ampat dan program restorasi terumbu Mars di Sulawesi, menunjukkan kesiapan infrastruktur dan sumber daya manusia. Namun, sebagian besar proyek restorasi di Indonesia masih menggunakan metode konvensional dan kurang mengintegrasikan pendekatan adaptif berbasis sains. Oleh karena itu, diperlukan langkah-langkah persiapan, termasuk studi percontohan lokal, pengumpulan data genetik dan kinerja termal yang lebih komprehensif, serta penguatan keterlibatan masyarakat.

Kajian ini diharapkan memberikan informasi kemajuan terkini dalam strategi evolusi terbantu—terutama pemuliaan selektif dan manipulasi holobion—serta mengidentifikasi

kesenjangan implementasi di wilayah yang kurang diteliti seperti Indonesia. Dengan menyoroti kebutuhan akan aplikasi spesifik wilayah dan data mikroba serta simbiosis yang terlokalisasi, artikel ini berkontribusi pada semakin banyaknya literatur yang menjembatani inovasi eksperimental dengan konservasi terumbu terapan.

DAFTAR PUSTAKA

- Alina, D. N., Rachmawati, R., Zamani, N. P., & Madduppa, H. (2022). Exposure at low tide leads to a different microbial abundance of intertidal coral *Acropora pulchra*. *Marine Biology Research*, 18(9–10), 520–530. <https://doi.org/10.1080/17451000.2023.2169464>
- Anthony, K., Bay, L. K., Costanza, R., Firn, J., Gunn, J., Harrison, P., Walshe, T. (2017). New interventions are needed to save coral reefs. *Nature Ecology & Evolution*, 1(October), 1420–1422. <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0313-5>
- Baker, A. C., Glynn, P. W., & Riegl, B. (2008). Estuarine, Coastal and Shelf Science Climate change and coral reef bleaching: An ecological assessment of long-term impacts, recovery trends and future outlook. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 80(4), 435–471. <https://doi.org/10.1016/j.jecss.2008.09.003>
- Banaszak, A. T., Marhaver, K. L., Miller, M. W., Hartmann, A. C., Albright, R., Hagedorn, M., ... Chamberland, V. F. (2023). Un Decade On Ecosystem Restoration Applying coral breeding to reef restoration: best practices, knowledge gaps, and priority actions in a rapidly-evolving field. *Restoration Ecology*, 31(7). <https://doi.org/10.1111/rec.13913>
- Bostrom-Einarsson, L., Babcock, R. C., Bayraktarov, E., Ceccarelli, D., Cook, N., Id, S. C. A. F., ... Mcleod, I. M. (2020). Coral restoration – A systematic review of current methods, successes, failures and future directions. *PLoS ONE*, 15(1), 1–24.
- Buerger, P., Coppin, C. W., Pearce, S. L., Chakravarti, L. J., & Oakeshott, J. G. (2020). Heat-evolved microalgal symbionts increase coral bleaching tolerance. *Science Advances*, 6(20), 1–8. Diambil dari <https://doi.org/10.1126/sciadv.aba2498>
- Cecchini, P., Nitta, T., Sena, E., & Du, Z. Y. (2024). Saving coral reefs: significance and biotechnological approaches for coral conservation. *Advanced Biotechnology*, 1–27. <https://doi.org/10.1007/s44307-024-00049-1>
- Condie, S. A., Anthony, K. R. N., Babcock, R. C., Baird, M. E., Beeden, R., Fletcher, C. S., ... Westcott, D. A. (2021). Large-scale interventions may delay decline of the Great Barrier Reef. *Royal Society Open Science*, 8(201296). Diambil dari <https://doi.org/10.1098/rsos.201296>
- Damjanovic, K., Van Oppen, M. J. H., Menéndez, P., & Blackall, L. L. (2019). Experimental inoculation of coral recruits with marine bacteria indicates scope for microbiome manipulation in *Acropora tenuis* and *Platygyra daedalea*. *Frontiers in Microbiology*, 10(JULY), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.01702>
- Dawis, A. M., & Alvihe, A. (2024). Utilization of Biotechnology for Coral Reef Engineering and Conservation in the Face of Climate Change. *Science Get Journal*, 01(3), 28–34. Diambil dari <https://doi.org/10.69855/science.v1i3.88>
- Doering, T., Maire, J., Oppen, M. J. H. Van, & Blackall, L. L. (2023). Advancing coral microbiome manipulation to build long-term. *Microbiology Australia*, (March), 36–40. <https://doi.org/10.1071/MA23009>
- Doering, T., Wall, M., Putschim, L., Rattanawongwan, T., Schroeder, R., Hentschel, U., & Roik, A. (2021). Towards enhancing coral heat tolerance: a “microbiome transplantation” treatment using inoculations of homogenized coral tissues. 1–16.
- Epstein, H. E., Smith, H. A., Torda, G., & Oppen, M. J. H. Van. (2019). Microbiome engineering: enhancing climate resilience in corals. (Figure 1), 1–9. <https://doi.org/10.1002/fee.2001>
- Eugenia MS. 2007. Diversity and ecology of *Symbiodinium* in pocilloporid corals. The University of Queensland.
- Guibert, I. (2024). Assisted evolution of algal symbionts to enhance coral reef bleaching tolerance: A success story. *Global Change Biology*, 30(November 2023), 1–3. <https://doi.org/10.1111/gcb.17150>

- Hagedorn M, Page CA, Neil KLO, Flores DM, Tichy L, Conn T. 2021. Assisted gene flow using cryopreserved sperm in critically endangered coral. *Appl. Biol. Sci.* 118(38):1–7. doi:10.1073/pnas.2110559118.
- Hoegh-guldberg, O., Mumby, P. J., Hooten, A. J., Steneck, R. S., Greenfield, P., Gomez, E., ... Hatzioios, M. E. (2007). Coral Reefs Under Rapid Climate Change and Ocean Acidification. *Science*, 318(5857), 1737–1742. <https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Howells, E J, Beltran, V. H., Larsen, N. W., Bay, L. K., & Willis, B. L. (2011). Coral thermal tolerance shaped by local adaptation of photosymbionts. *Nature Climate Change*, 2(1), 1–5. <https://doi.org/10.1038/nclimate1330>
- Howells, Emily J, Abrego, D., Liew, Y. J., Burt, J. A., Meyer, E., & Aranda, M. (2021). Enhancing the heat tolerance of reef-building corals to future warming. (August).
- Hughes, T. P., Kerry, J. T., Álvarez-noriega, M., Álvarez-romero, J. G., Anderson, K. D., Baird, A. H., ... Sommer, B. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543, 373–377. <https://doi.org/10.1038/nature21707>
- Humanes, A., Beauchamp, E. A., Bythell, J. C., Carl, M. K., Craggs, J. R., Edwards, A. J., ... Guest, J. R. (2021). An Experimental Framework for Selectively Breeding Corals for Assisted Evolution. *Frontiers in Marine Science*, 8(May), 1–18. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.669995>
- Humanes, A., Lachs, L., Beauchamp, E., Bukorou, L., Buzzoni, D., Bythell, J., ... Guest, J. R. (2024). Selective breeding enhances coral heat tolerance to marine heatwaves. *Nature Communications*, 15(8703). <https://doi.org/10.1038/s41467-024-52895-1>
- Keith, S. A., Maynard, J. A., Edwards, A. J., Guest, J. R., Bauman, A. G., Hooiconk, R. Van, ... Keith, S. A. (2016). Coral mass spawning predicted by rapid seasonal rise in ocean temperature. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283. Diambil dari <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2016.0011>
- Lago, A. K., Kiefer, K., Strader, M. E., Nobre, T. B., & Stephanie, F. (2025). Selective breeding enhances coral heat tolerance even over small spatial scales. (1), 1–20.
- Lajeunesse, T. C., Parkinson, J. E., Gabrielson, P. W., Jeong, H. J., Reimer, J. D., Voolstra, C. R., ... Reimer, J. D. (2018). Systematic Revision of *Symbiodiniaceae* Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts Article Systematic Revision of *Symbiodiniaceae* Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts. *Current Biology*, 28(16), 2570–2580.e6. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.07.008>
- Li, J., Yang, Q., Dong, J., Sweet, M., Zhang, Y., & Liu, C. (2023). Microbiome Engineering : A Promising Approach to Improve Coral Health. *Engineering*, 28, 105–116. <https://doi.org/10.1016/j.eng.2022.07.010>
- Mhuantong, W., Nuryadi, H., Trianto, A., & Sabdono, A. (2019). Comparative analysis of bacterial communities associated with healthy and diseased corals in the Indonesian sea. *Pe*, 7, 1–20. <https://doi.org/10.7717/peerj.8137>
- Peixoto, R. S., Rosado, P. M., Catharine, D., Leite, D. A., Rosado, A. S., & Bourne, D. G. (2017). Beneficial Microorganisms for Corals (BMC): Proposed Mechanisms for Coral Health and Resilience. 8(March), 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00341>
- Peixoto, R. S., Sweet, M., Villela, H. D. M., Cardoso, P., Thomas, T., Voolstra, C. R., ... Bourne, D. G. (2021). Coral Probiotics: Premise, Promise, Prospects. *Annual Review of Animal Biosciences*, 9, 265–288. Diambil dari <https://doi.org/10.1146/annurev-animal-090120-115444>
- Pettay DT, Wham DC, Smith RT, Iglesias-prieto R, Lajeunesse TC. 2015. Microbial invasion of the Caribbean by an Indo-Pacific coral zooxanthella. 112(24):7513–7518. doi:10.1073/pnas.1502283112.
- Pratomo, A., Bengen, D. G., Zamani, N. P., Lane, C., Humphries, A. T., Borbee, E., ... Madduppa, H. (2022). Diversity and distribution of *Symbiodiniaceae* detected on coral reefs of Lombok , Indonesia using environmental DNA metabarcoding. *PeerJ*, 10. <https://doi.org/10.7717/peerj.14006>

- Quigley, K., Id, O., & Article, O. (2020). Genome-wide SNP analysis reveals an increase in adaptive genetic variation through selective breeding of coral. *Molecular Ecology*, 29(12), 2176–2188. <https://doi.org/10.1111/mec.15482>
- Quigley, K. M., Alvarez, C., Jean, R., Raina, B., Pernice, M., & Oppen, M. J. H. Van. (2023). Heat-evolved microalgal symbionts increase thermal bleaching tolerance of coral juveniles without a trade-off against growth. *Coral Reefs*, 42(6), 1227–1232. <https://doi.org/10.1007/s00338-023-02426-z>
- Quigley, K. M., Bay, L. K., & Oppen, M. J. H. Van. (2019). The active spread of adaptive variation for reef resilience. (June), 11122–11135. <https://doi.org/10.1002/ece3.5616>
- Randall, C. J., Negri, A. P., Quigley, K. M., Foster, T., Ricardo, G. F., Webster, N. S., ... Heyward, A. J. (2020). Sexual production of corals for reef restoration in the Anthropocene. *Marine Ecology Progress Series*, 635, 203–232. Diambil dari <https://doi.org/10.3354/meps13206>
- Razak, T. B., Boström-Einarsson, L., Alisa, C. A. G., Vida, R. T., & Lamont, T. A. C. (2022). Coral reef restoration in Indonesia: A review of policies and projects. *Marine Policy*, 137. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2021.104940>
- Rosado, P. M., Leite, D. C. A., Duarte, G. A. S., Chaloub, R. M., Jospin, G., Nunes, U., ... Peixoto, R. S. (2019). Marine probiotics: increasing coral resistance to bleaching through microbiome manipulation. *The ISME Journal*, 921–936. <https://doi.org/10.1038/s41396-018-0323-6>
- Rosenberg, E., Koren, O., Reshef, L., Efrony, R., & Zilber-Rosenberg, I. (2007). The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nature Reviews Microbiology*, 5(5), 355–362. <https://doi.org/10.1038/nrmicro1635>
- Suggett, D. J., Nitschke, M. R., Hughes, D. J., Bartels, N., Camp, E. F., Dileria, N., ... Warner, M. E. (2022). Toward bio-optical phenotyping of reef-forming corals using Light-Induced Fluorescence Transient-Fast Repetition Rate fluorometry. *Limnology and Oceanography*, 20(3), 172–191. Diambil dari <https://doi.org/10.1002/lno.10479>
- Thompson, J. R., Rivera, H. E., Closek, C. J., & Medina, M. (2015). Microbes in the coral holobiont: Partners through evolution, development, and ecological interactions. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology*, 4(176), 1–20. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2014.00176>
- Van Oppen, M. J. H., Oliver, J. K., Putnam, H. M., & Gates, R. D. (2015). Building coral reef resilience through assisted evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(8), 2307–2313. <https://doi.org/10.1073/pnas.1422301112>
- Voolstra, C. R., & Ziegler, M. (2020). Adapting with Microbial Help: Microbiome Flexibility Facilitates Rapid Responses to Environmental Change. 2000004, 1–9. <https://doi.org/10.1002/bies.202000004>
- Zaneveld, J. R., Burkepile, D. E., Shantz, A. A., Pritchard, C. E., McMinds, R., Welsh, R., ... Thurber, R. V. (2016). Overfishing and nutrient pollution interact with temperature to disrupt coral reefs down to microbial scales. *Nature Communications*, 7(May), 1–12. <https://doi.org/10.1038/ncomms11833>
- Ziegler, M., Grupstra, C. G. B., Barreto, M. M., Eaton, M., Baomar, J., Zubier, K., ... Voolstra, C. R. (2019). environmental change in a host-specific manner. *Nature Communications*, 10(3029). <https://doi.org/10.1038/s41467-019-10969-5>
- Ziegler, M., Roik, A., Porter, A., Zubier, K., Mudarris, M. S., Ormond, R., & Voolstra, C. R. (2016). Coral microbial community dynamics in response to anthropogenic impacts near a major city in the central Red Sea. *Marine Pollution Bulletin*, 105(2), 629–640. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.12.045>