



HUMAN ADAPTATION TO RISKY ENVIRONMENTS

YANTI ARIYANTI



**ANIMAL BIOSCIENCES STUDY PROGRAM
FACULTY OF MATHEMATICS AND NATURAL SCIENCES
IPB UNIVERSITY
BOGOR
2026**

- Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
 2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



@Hak cipta milik IPB University

IPB University



IPB University
— Bogor Indonesia —

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



STATEMENT LETTER

I hereby declare that dissertation entitled “Human Adaptation to Risky Environments” is original result of my own research supervised by supervisory committee and has never been submitted in any form at any institution before. All information from other authors cited here are mentioned in the text and listed in the reference at the end part of the dissertation.

I hereby transfer the copyright of this written work to IPB University.

Bogor, January 2026

Yanti Ariyanti
G3602201003

- Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
 2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



RINGKASAN

YANTI ARIYANTI. Adaptasi Manusia terhadap Lingkungan Berisiko.
Dibimbing oleh TRI ATMOWIDI, BAMBANG SURYOBROTO, KANTHI
ARUM WIDAYATI, dan MICHEL RAYMOND.

Adaptasi setempat (*local adaptation*) menggambarkan proses dimana suatu organisme mengembangkan sifat-sifat yang secara khusus sesuai dengan lingkungan tempat tinggalnya. Dalam ilmu biologi, hubungan antara organisme dan lingkungan ini dapat dijelaskan melalui persamaan fundamental $P = G + E + (G \times E)$, di mana fenotipe (*Phenotype*) atau sifat yang teramati merupakan hasil interaksi dinamis antara faktor genetik (*Genotype*) dan pengaruh lingkungan (*Environment*). Seperti halnya tumbuhan dan hewan, manusia juga dapat mengembangkan adaptasi lokal terhadap lingkungan tertentu yang tercermin dalam pola perilaku, persepsi, hingga karakteristik biologis. Namun demikian, bukti ilmiah mengenai adaptasi lokal pada manusia masih relatif terbatas dan belum banyak dilaporkan dalam literatur ilmiah. Studi ini menyelidiki adaptasi manusia di gunung berapi aktif, di mana generasi bertahan meskipun menghadapi risiko bencana. Dengan menerapkan kerangka dasar biologis tersebut di atas, penelitian ini mengkaji adaptasi pada tingkat kognitif, perilaku, dan genetik di kaki Gunung Semeru (Jawa Timur, Indonesia).

Melalui eksperimen lapangan berskala besar di laboratorium alami ini, dan memanfaatkan letusan besar yang terjadi selama penelitian, kami membandingkan masyarakat yang tinggal di daerah berisiko dengan orang-orang yang tinggal di daerah yang relatif lebih aman. Hasil kami menunjukkan bahwa paparan kronis terhadap bahaya vulkanik membentuk persepsi adaptif yang unik. Penduduk di zona risiko tinggi melihat manfaat yang mengimbangi ancaman objektif. Rasionalisasi spesifik ini membentuk fenotipe adaptif mendasar, yang mengesampingkan perbedaan demografis dasar seperti jenis kelamin.

Studi ini juga menemukan bahwa paparan jangka panjang juga membentuk fenotipe perilaku yang stabil berupa kehati-hatian individu yang meningkat, sementara norma sosial-budaya seperti gotong-royong menjaga kecenderungan prososial tetap stabil. Letusan Semeru tahun 2021 bertindak sebagai katalis yang memicu lonjakan solidaritas tanpa mengubah kehati-hatian. Pola ini menunjukkan strategi adaptif ganda, karena bahaya yang terus-menerus membentuk kehati-hatian pribadi, sementara bencana yang tiba-tiba memicu solidaritas kolektif.

Analisis genetik pada gen *DRD4* yang terkait dengan pencarian hal baru, mengungkapkan gambaran yang lebih kompleks. Meskipun menunjukkan perbedaan dalam frekuensi alel antar zona, variasi genetik ini tidak terkait langsung dengan pengambilan risiko finansial dalam eksperimen. Sebaliknya, faktor seperti jenis kelamin, usia, jumlah anak, dan konteks temporal relatif terhadap letusan, menunjukkan asosiasi yang signifikan. Hal ini menunjukkan bahwa keengganan terhadap risiko yang terdokumentasi di antara penduduk yang tinggal di zona berisiko tinggi bukanlah hasil semata-mata hanya dipengaruhi oleh determinasi genetik sederhana.

Secara umum, penelitian kami menunjukkan bahwa ketahanan manusia di lingkungan ekstrem dibangun oleh adaptasi multi-level yang terintegrasi. Persepsi yang terkalibrasi secara unik memungkinkan manusia tinggal. Persepsi ini

diterjemahkan menjadi fenotipe perilaku berupa kehati-hatian pribadi yang kronis, sementara norma budaya yang mengakar seperti gotong royong (saling membantu) memastikan prososialitas yang stabil dan memungkinkan respons yang kuat dan fleksibel terhadap krisis akut. Secara keseluruhan, temuan kami menunjukkan bahwa lapisan kognitif, perilaku, dan budaya ini, yang berinteraksi dengan dasar genetik yang kompleks, membentuk model komprehensif ketahanan manusia di gunung berapi aktif.

Kata kunci: adaptasi, *DRD4*, interaksi manusia-lingkungan, perilaku, risiko vulkanik

@Hak cipta milik IPB University

IPB University



Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumunkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



SUMMARY

YANTI ARIYANTI. Human Adaptation to Risky Environments. Supervised by TRI ATMOWIDI, BAMBANG SURYOBROTO, KANTHI ARUM WIDAYATI, and MICHEL RAYMOND.

Local adaptation describes the process by which organisms develop specialized traits suited to their specific environment. In biological terms, this relationship is captured by the fundamental equation $P = G + E + (G \times E)$, where phenotype (P) represents observable characteristics emerging from dynamic interactions between genetic factors (G) and environmental influences (E). Like plants and animals, humans can develop local adaptations to particular environments, reflected in perceptual frameworks, behavioural patterns, and genetical characteristics. However, scientific evidence for local adaptation in humans remains relatively limited and underreported in the scientific literature. This study investigates human adaptation to an active volcanic environment, where generations persist despite catastrophic risk. Applying this biological framework, the research examines adaptation at the cognitive, behavioural, and genetic levels on the slopes of Mount Semeru (East Java, Indonesia).

Through a large scale lab-in-the-field experiment within this natural laboratory of recurrent volcanic risk, and by exploiting an unexpected major eruption that occurred during data collection, we compared communities in the high-risk zone with those in relatively safer areas. Our findings show that chronic exposure to volcanic hazard shapes a unique adaptive perception. Residents in the high-risk zones perceive tangible and intangible benefits that offset objective threat. This context-specific rationale forms a foundational adaptive phenotype that overrides baseline demographic differences such as gender. This study also finds that long-term exposure shapes a stable behavioural phenotype of increased individual risk aversion, while socio-cultural norms such *gotong-royong* (mutual assistance) maintain stable prosocial tendencies. The 2021 Semeru eruption acted as a temporary catalyst, triggering a surge in solidarity without altering this underlying caution. This pattern demonstrates a dual adaptive strategy, where persistent hazard shapes personal caution, while sudden catastrophe triggers collective solidarity.

Genetic analysis of the *DRD4* gene, associated with novelty seeking, reveals a more complex picture. Although allele frequency differences were observed between zones, this genetic variation was not directly linked to financial risk taking in experiments. Instead, factor such as gender, age, number of children, and temporal context relative to the eruption showed significant associations. This suggest that the well-documented risk aversion among high-risk zone residents is not driven by simple genetic determinism.

Overall, our study demonstrates that human persistence in extreme environments is built through integrated multi-level adaptation. A uniquely calibrated perception of the landscape enables habitation, which translates into a chronic personal caution phenotype, while deeply rooted cultural norms like *gotong royong* ensure stable prosociality and enable a strong, flexible response to acute crises. Together, these cognitive, behavioural, and cultural layers, interacting with

@Hak_cipta IPB University

IPB University

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumunkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

a complex genetic basis, constitute a comprehensive model of human resilience on an active volcano.

Keywords: adaptation, behaviour, *DRD4*, human-environment interaction, volcanic risk

@Hak cipta milik IPB University

IPB University



Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumunkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumunkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

Copyright © 2026. Bogor Agricultural University.
All Rights Reserved

Prohibited to cite all or a part of this dissertation without referring to and mentioning the source. Citation permits to the purpose of education, research, scientific paper, report, or criticism writing only; and it does not defame the name and honor of Bogor Agricultural University.

Prohibited to republish and reproduce all or a part of this dissertation without permission of Bogor Agricultural University

HUMAN ADAPTATION TO RISKY ENVIRONMENTS

YANTI ARIYANTI

Dissertation
submitted in partial fulfillment of the requirements for
Doctoral Degree
In Major of Animal Biosciences

**ANIMAL BIOSCIENCES STUDY PROGRAM
FACULTY OF MATHEMATICS AND NATURAL SCIENCES
IPB UNIVERSITY
BOGOR
2026**



Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

Examiners in the closed examination:

- 1 Prof. Dr. Ir. Damayanti, MSc.
- 2 Prof. Ir. Harkunti Pertiwi Rahayu, Ph.D.

Examiners in the open examination:

- 1 Prof. Dr. Ir. Damayanti, MSc.
- 2 Prof. Ir. Harkunti Pertiwi Rahayu, Ph.D.

Title : Human Adaptation to Risky Environments
Nama : Yanti Ariyanti
Student ID : G3602201003

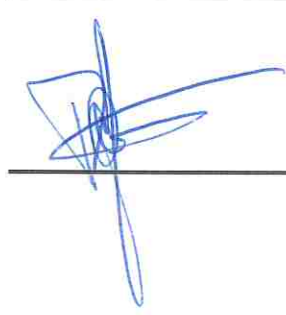
Certified by

Supervisor 1:
Prof. Dr. Drs. Tri Atmowidi, M.Si. _____

Supervisor 2:
Dr. Drs. Bambang Suryobroto _____

Supervisor 3:
Dr. Kanthi Arum Widayati, S.Si., M.Si. _____

Supervisor 4 :
Prof. Michel Raymond, Ph.D. _____



Acknowledged by

Chair of Animal Biosciences:
Prof. Dr. Drs. Tri Atmowidi, M.Si. _____
NIP 196708271993031003

Dean of Faculty of Mathematics and Natural Sciences:
Dr. Berry Juliandi, S.Si., M.Si. _____
NIP 197807232007011001

Closed Examination Date: March 5, 2026
Open Examination Date: March 31, 2026

Graduation Date:

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.



FOREWORD

I embarked on a voyage to understand risk, only to discover I was both the sailor and the sea. “Human Adaptation to Risky Environments” is the artifact of this realization, a testament to the profound truth that to study a phenomenon is, inevitably, to become its subject.

No sailor navigates uncharted waters alone. For the charts, the stars, and the steady hands that guided this vessel, I am profoundly grateful. Words cannot express my gratitude to my supervisory committee: Prof. Dr. Ir. Tri Atmowidi, S.Si., M.Si., Dr. Drs. Bambang Suryobroto, Prof. Michel Raymond, PhD, and Dr. Kanthi Arum Widayati, S.Si., M.Si. Their guidance at every step of this research has been invaluable, and without them, this work would not have been possible. I also extend my sincere thanks to Prof. Marc Willinger and Clement Mettling, PhD, for providing me with the opportunity to learn new perspectives on risk behaviour from both economic and molecular genetic points of view. My sincere thanks also go to those who provided kindness and support during my lab work in Montpellier: Dimitri Dubois, Valérie Durant, Gabriel Bayle, Yujiang Sun and Sarah Feti.

I gratefully acknowledge the generous support of the Indonesia Endowment Fund for Education Agency (LPDP) for the “Beasiswa Pendidik Dosen 2020”; the Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) France; the Institut des Sciences de l’Evolution de Montpellier (ISEM); the Center for Environmental Economic-Montpellier (CEEM); and the L’Institut de Génétique Humaine (IGH).

Finally, I wish to acknowledge my parents, my beloved husband and son, and my colleagues in Department of Biology, Institut Teknologi Sumatera. I owe my deepest gratitude to the late Prof. Ir. Ofyar Z Tamin, M.Sc., Ph.D., IPU., founding Rector of Institut Teknologi Sumatera, whose visionary leadership and steadfast belief in my potential transformed my academic path. His intellectual courage endures as a lasting legacy. I also extend my sincere thanks to Prof. Ir. Ramadhani Eka Putra, S.Si, M.Si, Ph.D. (School of Life Sciences and Technology, Institut Teknologi Bandung), the previous Head of the ITERA Biology Study Program (2018-2022), for his pivotal guidance and for encouraging me to enter this multidisciplinary field. My heartfelt thanks go to my extended support network: Dr. Sarah Nila, Dr. Winati Nurhayu, Mas Agus and family, Mas Juni, and all the participants in this study for their essential contributions. Last but not least, I also extend my gratitude to “Zoo Corner Squad” within the Animal of Biosciences major, and to all those who supported me throughout this “roller coaster” journey. Their encouragement has been invaluable in bringing this dissertation to fruition.

I hope you enjoyed reading this work!

Bogor, January 2026

Yanti Ariyanti

TABLE OF CONTENT

LIST OF TABLES	xiii
LIST OF FIGURES	xiii
LIST OF APPENDICES	xiv
I GENERAL INTRODUCTION	1
1.1 Background	1
1.2 Statement of the Problem	3
1.3 Research Objectives	3
1.4 Research Advantage	3
1.5 Novelty	3
1.6 Research Framework	4
II LITERATURE REVIEW	5
2.1 Human adaptations to local environment or extreme conditions	5
2.2 Risk definition, perspective, perceptions and risk-taking behavior	6
2.3 Background risk and risk preference	7
2.4 Dopamine D4 Receptor (DRD4) as a candidate gene associated with risk-taking behavior	8
III PERCEPTUAL ADVANTAGES OF PEOPLE LIVING IN SEMERU VOLCANIC AREAS	9
3.1 Introduction	9
3.2 Materials and methods	10
3.3 Results	16
3.4 Discussion	19
3.5 Conclusion	21
IV BEHAVIOURAL ADAPTATION TO VOLCANIC RISK: RISK TOLERANCE AND SOCIAL PREFERENCES ON MOUNT SEMERU, INDONESIA	22
4.1 Introduction	22
4.2 Materials and methods	23
4.3 Results	26
4.4 Discussion	33
4.5 Conclusion	37
V GENETIC ASPECT OF ADAPTATION TO VOLCANIC RISKY ENVIRONMENT	38
5.1 Introduction	38
5.2 Materials and methods	39
5.3 Results	42
5.4 Discussion	46
5.5 Conclusion	47
VI GENERAL DISCUSSION	49
VII CONCLUSION	52
7.1 Conclusion	52



7.2	Recommendations	52
	REFERENCES	53
	APPENDICES	66
	CURICULUM VITAE	89

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang

1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 - a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 - b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.

LIST OF TABLES

1.1	Biological traits controlled by adaptive genes	2
3.1	The 36-item responses as elements of livelihood and socio-cultural meaning in living in volcanic risk area	12
3.2	Definitions of the six core frameworks for perceptual advantages	14
3.3	Prevalence of core framework of perceptual advantage by gender and volcanic risk zone	17
3.4	Significant odds ratios for core frameworks of perceptual advantage by residential zone, controlled for gender	18
3.5	Significant odds ratios for core frameworks of perceptual advantage by gender, controlled for residential zone	19
4.1	Experimental design to elicit individual and social preferences	25
4.2	Summary statistic of demographic variables (t-test)	26
4.3	Different level of investment in the portfolio choice task under exposure effect	26
4.4	The average in investment under exposure effect for each variable (Rp) with standard deviation in parentheses	27
4.5	Variable affecting risk tolerance (amount of GP investment)	27
4.6	Comparison model of exposure levels and traumatic experiences (eruption of Mount Semeru)	28
4.7	The average in investment after the recent eruption for each variable (Rp) with standard deviation in parentheses	29
4.8	Summary of the average in investment for each variable (Rp) with standard error in parentheses	32
5.1	Different level of investment in the portfolio choice task between safe and risky area	42
5.2	Genotypic composition at the DRD4 locus of populations living around the Semeru volcano, in risky and non-risky areas	43
5.3	Genotypic differentiation between the risky and the non-risky areas	43
5.4	Predictors of investment behaviour	44

LIST OF FIGURES

1.1	Research flowchart of human adaptation to volcanic risk	4
3.1	Sampling locations on Mount Semeru, East Java, Indonesia	11
3.2	Word cloud visualization of the 36 item responses of perceived advantages, showing their relative frequency across zone-gender groups	16
4.1	Distribution of participants allocating below versus above Rp 10000 in the portfolio choice task	28
4.2	Distribution of investment before and after major eruption	29
4.3	Correlation between risk tolerance and behavioural	31
5.1	Illustration of portfolio choice task	40
5.2	Proportion of individuals investing across risk option between risky and non-risky area	42
5.3	Manhattan plot of genome-wide associations for the residence	



	in risky area phenotype	44
5.4	Manhattan plot of genome-wide associations for the risk averse (investment) phenotype	45
5.5	Plot of $-\log(P\text{-value})$ of each SNP of genome-wide associations for the combined area/investment phenotype	46
5.6	Manhattan plot of genome-wide associations for the combined gender/investment phenotype	46

LIST OF APPENDICES

Appendix 1	A log-linear model: core advantage Y_{ijk} differed between residents of safe and risky volcanic areas W_i , while controlling for gender (Z_k)	67
Appendix 2	Odds ratios of core advantages with residential zone, controlling for gender	72
Appendix 3	Odds ratios of core advantages with gender, controlling for zone	74
Appendix 4	Incentivized economic task	77
Appendix 5	Questionnaires of volcanic risk perception	85
Appendix 6	Questionnaires of demographic variables and subjective risk attitude	87

Hak Cipta Dilindungi Undang-undang
 1. Dilarang mengutip sebagian atau seluruh karya tulis ini tanpa mencantumkan dan menyebutkan sumber :
 a. Pengutipan hanya untuk kepentingan pendidikan, penelitian, penulisan karya ilmiah, penyusunan laporan, penulisan kritik atau tinjauan suatu masalah
 b. Pengutipan tidak merugikan kepentingan yang wajar IPB University.
 2. Dilarang mengumumkan dan memperbanyak sebagian atau seluruh karya tulis ini dalam bentuk apapun tanpa izin IPB University.