

Pertumbuhan Siput Lola (*Trochus niloticus* L. 1767) di Perairan Kepulauan Banda Naira  
Kabupaten Maluku Tengah  
(Growth Siput lola (*Trochus niloticus* L. 1767) Of Banda Naira Islands Waters,  
Central Maluku Regency)

Safrudin La Abukena<sup>1</sup>, Yusli Wardiatno<sup>2</sup>, Isdradjat Setyobudiandi<sup>2</sup>, & Abraham S Khouw<sup>4</sup>

<sup>1</sup>Program Doktor, Program Studi Pengelolaan Sumberdaya Perairan, SPs IPB. Email: Abukena\_saf@yahoo.com

<sup>2</sup>Staf Pengajar Departemen Manajemen Sumberdaya Perairan FPIK-IPB

<sup>3</sup>Staf Pengajar Jurusan Manajemen Sumberdaya Perairan FPIK-Unpatti

Memasukkan: Mei 2014, Diterima: Agustus 2014

ABSTRACT

Maluku as a major producer, reached the highest production of siput lola (*T. niloticus*) in 1989 with production about 250 tons (6.8 billion) but then drastically decreased to 14.2 tons in 2005. This study was conducted over 16 months (March 2012 - June 2013) in the waters of the Banda Islands. The purpose of the study was to determine the individual and population growth of trochus snails. Individual growth rate (K) of siput lola resource for diameter basalt (DB) was equal to 0.2439 (von Bertalanffy models) and 0.3571 (Gompertz models). Maximum size ( $S_{\infty}$ ) that could be achieved for diameter basalt was equal to 91.73 mm (von Bertalanffy models) and 88.52 mm (Gompertz models). The population growth rate (r) of siput lola resource was at 0.1469 with a maximum amount that could be reached as many as 401 ind or 122 ind ha<sup>-1</sup> (von Bertalanffy models) and 191 ind or 58 ind ha<sup>-1</sup> (Gompertz models) within a period of 24 months.

**Keywords :** Growth, *Trochus niloticus*, Banda Naira islands

ABSTRAK

Maluku dikenal sebagai penghasil utama Siput lola (*T. niloticus*), dengan produksi tertinggi dicapai pada tahun 1989 sekitar 250 ton (6,8 milyar) dan menurun secara drastis pada tahun 1990 menjadi 95,1 ton, serta pada tahun 2005 sebesar 14,2 ton. Penelitian ini dilakukan selama 16 bulan (Maret 2012 - Juni 2013) di perairan Kepulauan Banda. Tujuan penelitian adalah mengetahui pertumbuhan individu dan populasi siput lola di perairan Kepulauan Banda Naira. Pengambilan sampel didasarkan pada metode transek perpotongan garis (*line intercept transect method*). Laju pertumbuhan individu (K) sumberdaya siput lola untuk diameter basal (DB) adalah sebesar 0,2439 (model von Bertalanffy) dan 0,3571 (model Gompertz). Ukuran maksimum ( $S_{\infty}$ ) yang bisa dicapai untuk diameter basal adalah sebesar 91,73 mm (model von Bertalanffy) dan 88,52 mm (model Gompertz). Laju pertumbuhan populasi (r) sumberdaya siput lola adalah sebesar 0,1469 dengan jumlah populasi maksimum yang bisa dicapai sebanyak 401 ind atau 122 ind ha<sup>-1</sup> (model von Bertalanffy) dan 191 ind atau 58 individu ha<sup>-1</sup> (model Gompertz) dalam kurun waktu 24 bulan.

**Kata Kunci :** Pertumbuhan, *Trochus niloticus*, Kepulauan Banda Naira

PENDAHULUAN

Kepulauan Pasifik merupakan daerah penghasil dan pemasok utama produksi siput lola (*T. niloticus*) di dunia. Pada tahun 1998 permintaan pasar dunia terhadap cangkang siput lola diperkirakan sebesar 7.000 ton/tahun dengan nilai mencapai 50 - 60 juta dolar Amerika dan 70% diekspor ke Jepang yang didatangkan dari kepulauan Pasif dan sisanya dari Indonesia. Selanjutnya dikatakan bahwa di Maluku yang

dikenal sebagai penghasil utama siput lola, puncak produksi tertinggi terjadi pada tahun 1989 dengan nilai sekitar 250 ton (6,8 milyar) dan menurun secara drastis pada tahun 1990 menjadi 95,1 ton (2,7 milyar) (Braley 1993). Selanjutnya pada tahun 2005 produksinya hanya sebesar 14,2 ton ((Data statistik DKP Propinsi Maluku 2005).

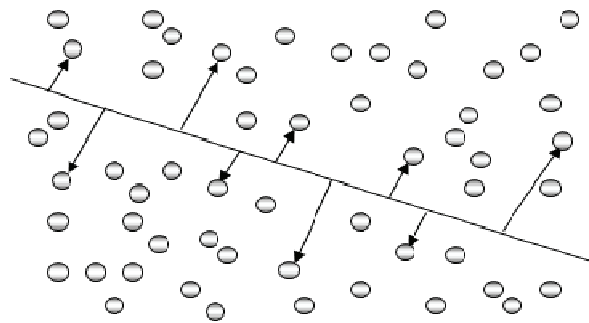
Siput lola bagi masyarakat pesisir pulau-pulau kecil sangat bermanfaat, untuk meningkatkan pendapatan karena mempunyai nilai jual tinggi serta

permintaan yang selalu meningkat. Oleh karena itu masyarakat selalu berupaya untuk memaksimalkan pemanfaatan sumberdaya perikanan ini. Pemanfaatan yang intensif yang tidak sesuai dengan potensi lestari atau *Maximum Sustainable Yield* (MSY), telah menyebabkan terjadinya kelebihan tangkap (*over exploited*) dan hal ini terjadi disemua perairan Indonesia (Arifin 1993). Untuk mempertahankan stok siput lola dari ambang kepunahan dan juga menjaga agar produksinya tetap lestari maka perlu dilakukan penelitian terhadap pertumbuhan Siput Lola di perairan Kepulauan Banda.

**BAHAN DAN CARA KERJA**

Penelitian pertumbuhan siput lola ini dilakukan pada zona eksploitasi (subintertidal) perairan Kepulauan Banda Naira sejak bulan Maret 2012 sampai dengan bulan Juni 2013. Lokasi penelitian terletak pada Lintang Selatan 04° 31'17.2" dan Bujur Timur 129° 40' 24.6" (Gambar 1).

Pengambilan sampel didasarkan pada metode transek perpotongan garis (*line intercept transect method*), yang dikembangkan oleh Loya (1978) dan Marsh *et al.* (1984). Transek dipasang sejajar garis pantai pada kedalaman lebih dari 4 meter dengan panjang 400 meter dan lebar 3 meter sebanyak 2 transek. Luas areal pengamatan sebesar 2400 m<sup>2</sup> dan luas areal penelitian 32.875 m<sup>2</sup>. Pengamatan dilakukan pada malam hari dengan menggunakan alat penyelam snorkeling dan scuba serta 3 orang penyelam. Setiap kali pengamatan diletakkan 2 buah transek menggunakan tali. Semua individu



**Gambar 2** Skema *line intercept transect method*

siput lola yang berada dalam garis transek diukur diameter basal dan jumlah individu. Selanjutnya sampel ditempatkan kembali pada habitatnya (*sampling with replacement*) untuk keperluan pengukuran bulan berikutnya. Skema *line intercept transect method* dapat dilihat pada Gambar 2.

Untuk analisis parameter pertumbuhan individu maka nilai  $x$  diameter basal (DB) pada waktu  $t$  dan  $y$  adalah DB pada waktu  $t+1$  (von Bertalanffy), sedangkan nilai  $x$   $\log$  DB pada waktu  $t$  dan  $y$   $\log$  DB pada waktu  $t + 1$  (Gompertz). Untuk parameter Pertumbuhan populasi maka nilai  $x$  waktu  $t$  dan nilai  $y$  adalah  $\log$  jumlah individu pada waktu  $t$  ( $N_t$ ) (von Bertalanffy), sedangkan Daya dukung lingkungan (*environmental carrying Capacity* =  $K$ ) dan laju pertumbuhan (Gompertz).

Dalam penelitian ini penentuan parameter pertumbuhan (laju pertumbuhan dan ukuran asymptotik didasarkan pada model pertumbuhan von Bertalanffy (pertumbuhan individu pada lingkungan yang tidak terbatas) dan model pertumbuhan Gompertz (pertumbuhan individu pada lingkungan yang terbatas).

Model pertumbuhan von Bertalanffy adalah:

$$S_t = S_\infty [1 - e^{-K(t-t_0)}]$$

Sedangkan model pertumbuhan Gompertz adalah:

$$S_t = S_\infty \times e^{-e^{-K(t-t^*)}}$$

dimana:

$S_t$  = Ukuran organisme pada waktu  $t$

$S_\infty$  = Ukuran asymptotik (ukuran tak berhingga)



**Gambar 1** Lokasi Penelitian

K = Laju pertumbuhan

$t_0$  = Umur pada saat ukuran sama dengan 0

$t$  = saat terjadinya pembengkokkan pertumbuhan

Pertumbuhan populasi adalah unit biologi yang menunjukkan perubahan dalam jumlah yang dipengaruhi oleh natalitas (B), mortalitas (M), imigrasi (I) dan emigrasi (E). Jika N adalah jumlah individu dan t adalah waktu, maka  $dN/dt$  adalah laju perubahan jumlah organisme per unit waktu pada suatu bagian secara langsung (t), sehingga  $dN/Ndt$  adalah laju perubahan jumlah organisme per unit waktu per individu pada suatu bagian secara langsung (t).

Pertumbuhan populasi dalam suatu lingkungan dapat diukur dengan dua cara yakni pertumbuhan populasi pada lingkungan yang tidak terbatas dan pertumbuhan populasi pada lingkungan yang terbatas.

1. Pertumbuhan populasi pada lingkungan yang tidak terbatas dapat dinyatakan dengan rumus eskponensial yang menggambarkan model deterministik yakni:

$$N_t \equiv N_0 \times e^{rt}$$

dimana:

$N_t$  = Kepadatan populasi pada waktu t

$N_0$  = Kepadatan populasi pada waktu 0

e = Bilangan logaritma natural = 2,718282

r = laju pertumbuhan

2. Pertumbuhan populasi pada lingkungan yang terbatas akan menyimpang dari bentuk eskponensial sebagai akibat dari meningkatnya populasi. Pada kondisi terbatas ini, populasi akan menunjukkan pertumbuhan secara sigmoid yang menggambarkan model logistik yakni:

$$\frac{dN}{dt} = rN \left( 1 - \frac{N}{K} \right)$$

Dan

$$N_t = \frac{K}{1 + e^{(a-rt)}}$$

dengan

$$a = \ln \frac{(K - N_0)}{N_0}$$

dimana:

K = Daya dukung lingkungan (*environmental carrying Capacity*)

## HASIL

### Distribusi Ukuran

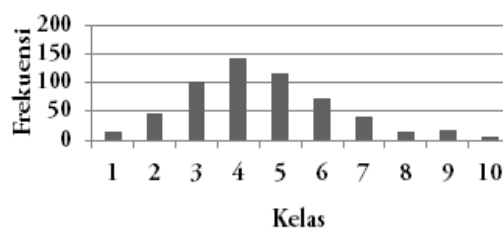
Distribusi ukuran diameter basal dari organisme siput lola (*Trochus niloticus*) yang diperoleh selama pengamatan disajikan pada Gambar 3.

Gambar 3 memperlihatkan kelompok ukuran (*cohort*) terdistribusi secara normal. Hasil pengukuran diameter basal dari 576 individu berkisar antara 60.44 – 123.57 mm dengan rata-rata 82.24 mm. Sementara frekuensi tertinggi diperoleh untuk ukuran diameter basal pada selang kelas ke-4 79.36 – 85.67 mm; tengah kelas 82.52 mm dengan frekuensi 143 individu. Sementara frekuensi terendah diperoleh untuk ukuran diameter basal pada selang kelas ke-10 (117.28 – 123.59 mm; tengah kelas 120.44 mm dengan frekuensi 7 individu).

### Pertumbuhan Individu

#### Model Pertumbuhan von Bertalanffy

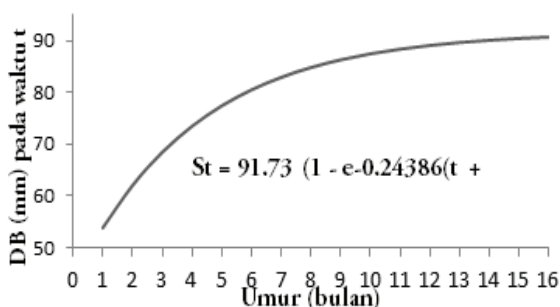
Nilai laju pertumbuhan (K) yang diperoleh adalah sebesar 0.2437, diameter basal asymptotik ( $S_\infty$ ) sebesar 91.73 mm, umur pada saat  $S = 0$  ( $t_0$ ) sebesar 2.6224 dan lama hidup (L) sebesar 12.31 tahun. Selanjutnya parameter pertumbuhan individu tersebut disubstitusikan ke dalam persamaan per-



Gambar 3. Distribusi ukuran siput lola berdasarkan diameter basal

tumbuhan von Bertalanffy untuk memperoleh model pertumbuhan seperti yang disajikan pada Gambar 4.

Kurva pertumbuhan tersebut memperlihatkan bahwa individu-individu muda dan juvenile bertumbuh secara cepat hingga mencapai ukuran dewasa pada umur sekitar 7 bulan atau pada ukuran diameter basal 82,95 mm, kemudian berkurang secara perlahan dan menjadi konstan pada umur 12 bulan.



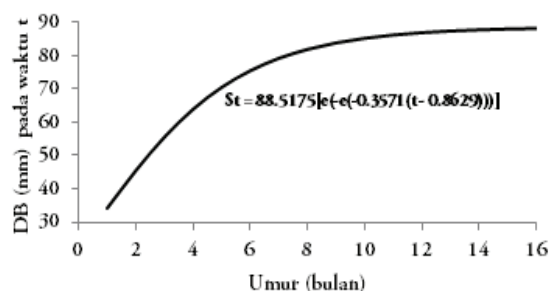
Gambar 4. Kurva pertumbuhan von Bertalanffy untuk ukuran diameter basal

### Model Pertumbuhan Gompertz

Berbeda dengan model pertumbuhan von Bertalanffy, Schnute (1981) mengemukakan model pertumbuhan Gompertz, dimana model ini dikembangkan untuk individu-individu yang bertumbuh pada lingkungan yang terbatas. Dasar ilmiahnya adalah bahwa pada lingkungan yang terbatas pertumbuhan individu sangat dipengaruhi oleh faktor-faktor lingkungan dimana individu-individu tersebut hidup, diantaranya ketersediaan makanan ataupun kompetisi di dalam populasi dalam memanfaatkan ruang yang terbatas.

Nilai laju pertumbuhan (K) menurut model pertumbuhan Gompertz adalah sebesar 0.3571, diameter basal asymptotik ( $S_{\infty}$ ) sebesar 88.51 mm, umur pada saat  $S = 0$  ( $t_0$ ) sebesar 0.8629 dan lama hidup (L) sebesar 8.40 tahun. Selanjutnya parameter pertumbuhan individu tersebut disubstitusikan ke dalam persamaan pertumbuhan Gompertz untuk memperoleh model pertumbuhan seperti yang disajikan pada Gambar 5.

Kurva pertumbuhan tersebut memperlihatkan bahwa individu-individu muda dan juvenile bertumbuh



Gambar 5. Kurva pertumbuhan Gompertz untuk ukuran diameter basal

secara cepat hingga mencapai ukuran dewasa pada umur sekitar 7 bulan atau pada ukuran diameter basal 79.16 mm, kemudian berkurang secara perlahan dan menjadi konstan pada umur 12 bulan

### Pertumbuhan Populasi

#### Model Pertumbuhan von Bertalanffy

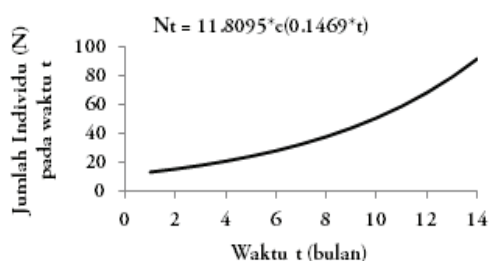
Data hasil pengamatan terhadap pertumbuhan populasi selama 16 bulan dapat dilihat pada tabel 1.

Hasil analisis terhadap parameter pertumbuhan populasi siput lola yang hidup pada perairan pantai Kepulauan Banda selama 16 bulan pengamatan, mengikuti model pertumbuhan populasi von Bertalanffy disajikan pada Gambar 6.

Kurva pertumbuhan populasi model von Bertalanffy memperlihatkan bahwa jumlah individu mula-mula ( $N_0$ ) dari populasi siput lola yang hidup pada zona eksploitasi adalah sebanyak 12 individu. Populasi ini bertumbuh dengan laju pertumbuhan ( $r = 0,1469$ ), dan Jika populasi tersebut dibiarkan bertumbuh selama 24 bulan, maka populasi akan mencapai jumlah 401 individu.

Tabel 1. Hasil pengamatan pertumbuhan populasi siput lola pada zona eksploitasi

Bulan (t)	$N_t$	$\ln N_t$	Bulan (t)	$N_t$	$\ln N_t$
1	7	19.459	8	46	3.828.641
2	13	25.649	9	51	3.931.826
3	19	29.444	10	56	4.025.352
4	27	32.958	11	59	4.077.537
5	33	34.965	12	61	4.110.874
6	38	36.375	13	65	4.174.387
7	42	37.376	14	68	4.219.508

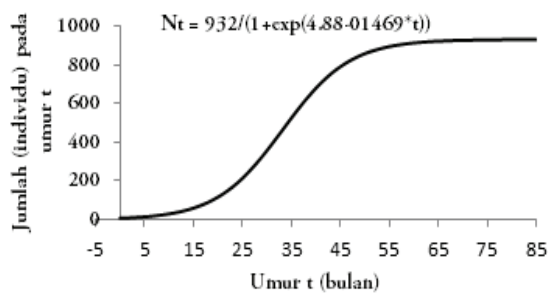


Gambar 6. Kurva pertumbuhan populasi model von Bertalanffy

### Model Gompertz

Hasil analisis terhadap parameter pertumbuhan populasi siput lola yang hidup pada zona eksploitasi di perairan Kepulauan Banda selama 16 bulan pengamatan, mengikuti model pertumbuhan populasi Gompertz disajikan pada Gambar 7.

Kurva memperlihatkan bahwa jika populasi diasumsikan bertumbuh pada lingkungan yang terbatas (model pertumbuhan Gompertz) dengan Daya dukung lingkungan (*environmental carrying Capacity*) sebesar 932 individu, maka laju pertumbuhan ( $r = 0.1469$ ). Jika populasi tersebut dibiarkan bertumbuh selama 24 bulan, maka populasi akan mencapai jumlah 191 individu.



Gambar 7. Kurva Pertumbuhan Populasi Model Gompertz

## PEMBAHASAN

Kelompok ukuran (*cohort*) siput lola (*Trochus niloticus*) diameter basal yang diperoleh selama penelitian terdistribusi secara normal. Hal ini mengindikasikan bahwa ukuran-ukuran tersebut telah mewakili populasi yang disampling. Individu-individu yang terdapat pada daerah pengamatan didominasi oleh organisme juvenil

yakni pada selang kelas ke-3 sampai dengan selang kelas ke-5 ( $\pm 62,85\%$ ). Sementara organisme dewasa yang terwakili hanya mencapai  $\pm 6,94\%$ .

Ukuran maksimum dari siput lola pada penelitian ini yakni 9.17 cm, jauh lebih kecil dari semua ukuran yang pernah diperoleh pada penelitian sebelumnya di beberapa lokasi yang berbeda yakni di Australia sebesar 15.01 cm (Nash 1985), Tongatapu sebesar 9.5 cm (Pakoa *et al.* 2010), Jepang sebesar 13.27 cm (Honman 1988), New Caledonia sebesar 13.30 cm (Bour 1989), Banda 12.38 cm (Arifin, 1993) dan Wallis Island sebesar 12.23 cm (Lemouellie & Chauvet 2008). Hal ini mengindikasikan bahwa sumberdaya siput lola ukuran maksimumnya mengalami penurunan.

Jika pertumbuhan populasi model von Bertalanffy dibandingkan dengan model Gompertz, maka terdapat perbedaan jumlah populasi yang sangat signifikan diantara kedua modelnya. Pertumbuhan populasi menurut model Gompertz lebih lambat dibandingkan dengan model von Bertalanffy. Hal ini dikarenakan populasi yang bertumbuh pada lingkungan yang terbatas akan dipengaruhi oleh kondisi lingkungan tersebut diantaranya terbatasnya ruang untuk bertumbuh, adanya kompetisi antar individu dalam populasi, dan ketersediaan makanan, sehingga akan memperlambat proses pertumbuhan populasi (Schnute 1981).

Pada model von Bertalanffy, populasi akan mencapai 401 individu atau 122 individu  $ha^{-1}$  pada  $t$  sama dengan 24 bulan, sementara dengan model Gompertz populasi hanya akan mencapai jumlah 191 individu atau 58 individu  $ha^{-1}$ , atau dengan kata lain pertumbuhan populasi model Gompertz hanya mencapai  $\pm 50\%$  dari pertumbuhan populasi model von Bertalanffy.

Kepadatan populasi yang ada di perairan Kepulauan Banda tidak berbeda dengan kepadatan yang ditemukan di Tubbataha Reefs Natural Park, Palawan, Philippines dimana kepadatan berkisar dari 0-100 ind  $ha^{-1}$  (Dolorosa *et al.* 2010; Gonzales *et al.* 2008), Cook island sebesar 10 ind  $ha^{-1}$  (Chamber 2007) dan Solomo island

sebesar 40-75 ind ha<sup>-1</sup> (Foale 1998). Ketiga negara tersebut telah melakukan perlindungan terhadap populasi siput lola dengan jalan moratorium produksi selama 5 tahun.

Pertumbuhan populasi memiliki suatu konsep yang dinamakan pertumbuhan *autocatalytic*, dimana individu-individu akan bertambah secara terus menerus selama lingkungan biotik dan abiotik tetap mendukung. Tetapi pada suatu saat akan mencapai titik keseimbangan sehingga pertumbuhan menjadi lambat dan akhirnya berhenti. Hal yang sama juga terlihat pada hasil prediksi pertumbuhan populasi model von Bertalanffy yang merupakan model pertumbuhan yang digunakan pada lingkungan yang tidak terbatas dan hasilnya dalam waktu 24 bulan jumlah populasi sebesar 401 individu lebih besar dari model pertumbuhan Gompertz.

Laju pertumbuhan siput lola pada penelitian ini adalah sebesar 0.1469 lebih kecil dibandingkan dengan laju pertumbuhan yang diperoleh di beberapa daerah seperti di Australia sebesar 1.3607 (Moorhouse 1932, dalam Hoang *et al.* 2008), pulau Saparua sebesar 1.884 (Leimena *et al.* 2005, 2007) dan Pulau Rhun sebesar 0.6800 (Arifin 1993). Perbedaan yang sangat besar ini diduga akibat aktifitas masyarakat yang sering memanfaatkan ekosistem lamun dan karang sebagai tempat mencari ikan dan berbagai jenis biota laut menggunakan alat tangkap yang tidak ramah lingkungan seperti jaring berukuran mata jaring tidak selektif, akar tuba, potassium, dan bom. Akibatnya ekosistem mengalami penurunan kualitas dan makanan alaminya seperti krustasea kecil (copepoda, ostracoda dan isopoda), foraminifera, radiolaria, spicularia sponge, serta fragmen dari koloni hydroid, larva polychaeta, nematoda, fitoplankton (*Rhizosolenia*, *Rhabdonema*, *Thalassionema* dan *Eucampia*), mengalami penurunan. Pada akhirnya kondisi tersebut dapat menyebabkan terjadi penurunan laju pertumbuhan. Apabila tidak diatasi secepatnya, siput lola dapat berpotensi mengalami kepunahan.

## KESIMPULAN

Laju pertumbuhan individu (*K*) Siput lola (*T. niloticus*) untuk diameter basal adalah sebesar 0,2439 (model von Bertalanffy) dan 0,3571 (model Gompertz).

Ukuran maksimum (*S<sub>∞</sub>*) yang bisa dicapai untuk diameter basal adalah sebesar 91,73 mm (model von Bertalanffy) dan 88,52 mm (model Gompertz).

Laju pertumbuhan populasi (*r*) sumberdaya *Siput lola* (*T. niloticus*) adalah sebesar 0,1469 dengan jumlah populasi maksimum yang bisa dicapai sebanyak 401 individu (model von Bertalanffy) dan 191 individu (model Gompertz) dalam kurun waktu 24 bulan.

## DAFTAR PUSTAKA

- Arifin, Z. 1993. Sebaran geografis, habitat, dan perikanan siput Lola (*Trochus niloticus*) di Maluku, *J. Fak. Perikanan Unsrat II*. 3: 40-48.
- Braley, R. 1993. *Trochus niloticus* (Siput lola) production in Maluku Province, Eastern Indonesia", *SPC Trochus Information Bulletin*. 2: 4-9.
- Dolorosa, RG., AM. Songco, V. Calderon, R. Magbanua, & JA. Matillano. 2010. Population structure and abundance of *Trochus niloticus* in Tubbataha Reefs Natural Park, Palawan, Philippines with notes on poaching effects. *SPC Trochus Information Bulletin*. 15 : 17-23
- Foale S. 1998. Assessment and management of the trochus fishery at West Nggela, Solomon Islands: An interdisciplinary approach. *Ocean and Coastal Management* 40:187-207.
- Gonzales B.J., JB. Becira, & JG. Gonzales. 2008. Macro-invertebrates in coral reefs of Pag-asa Island, Kalayaan Island Group, Palawan, Philippines. p. 30-34. In: *Gonzales B.J. (ed). Pag-asa Island and Adjacent Reef Resource Assessment, Kalayaan Island Group, Kalayaan, Palawan. WPU-CFMT and the Municipality of Kalayaan*. 73 p.
- Hoang, DH., HT. Tuyen, & HD. Lu. 2008.

- Growth rate of *Trochus niloticus* (L., 1767) fed different food types. *SPC Trochus Information Bulletin* 14: 7-11
- Honma K. 1988. Growth of the coral-reef gastropod *Trochus niloticus* L. *Galaxea* 7:1-12
- Marsh LM , RH Bradbury, & RE Reichelt. 1984. Determination of the physical parameters of coral distributions using line transect data. *Coral Reefs* 2: 175-180.
- Pakoa, K., K. Friedman, & H, Damlamian. 2010. The status of trochus (*Trochus niloticus*) in Tongatapu Lagoon, Kingdom of Tonga. *Trochus and Other Marine Molluscs Information Bulletin*. 15 : 3-16
- Leimena, HEP., TS. Subahar, & Adianto. 2005. Estimasi Daya Dukung dan Pola pertumbuhan Populasi Keong Lola (*Trochus niloticus*) di Pulau Saparua, Kabupaten Maluku Tengah. *Jurnal Matematika dan Sains* 3: 75-80
- Leimena, HEP., TS. Subahar, & Adianto. 2007. Kepadatan, Biomassa, Dan Pola Distribusi Keong Lola (*Trochus niloticus*) Di Pulau Saparua, Kabupaten Maluku Tengah. *Berk. Penel. Hayati*: 12: 73-78
- Lemouellic, S., & C. Chauvet. 2008. *Trochus niloticus* (Linnaeus 1767) growth in Wallis Island. *SPC Trochus Information Bulletin* 14:2-6.
- Loya Y. 1978. Plotless and transect method. In *Coral Reefs: Research Methods* (eds. D.R. Stoddart, R.F. Yohannes). UNESCO, Paris, pp. 197-217.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Aquatic Science* 38: 1128-1140.