

IDENTIFIKASI CALON INDUK BELUT SAWAH *Monopterus albus* (Zuiew, 1793)  
JANTAN DAN BETINA UNTUK PEMBENIHAN DENGAN MORFOMETRIK TRUSS

IDENTIFICATION MORPHOLOGY DIFFERENTIATION BETWEEN MALE AND  
FEMALE SWAMP EEL *Monopterus albus* (Zuiew, 1793) BY TRUSS  
MORPHOMETRICS.

Theresia Santika Deska Nova<sup>1)</sup>, Indra Gumay Yudha<sup>2)</sup>, Yudha Trinoegraha Adiputra<sup>1\*)</sup>

<sup>1)</sup>Program Studi Budidaya Perairan, Universitas Lampung.

<sup>2)</sup>Program Studi Sumberdaya Akuatik, Universitas Lampung.  
Lampung

\*)alamat korespondensi : [yudha.trinoegraha@fp.unila.ac.id](mailto:yudha.trinoegraha@fp.unila.ac.id)

**Abstrak**

Pembenihan belut sawah, *Monopterus albus* (Zuiew, 1793) belum dapat dilakukan karena terbatasnya teknologi. Pembenuhan belut sawah dimulai dengan pemilihan calon induk jantan dan betina dengan mengembangkan metode praktis untuk membedakan jenis kelamin berdasarkan perbedaan morfologi tubuh. Penelitian dilakukan untuk mengidentifikasi perbedaan morfologi belut sawah jantan dan betina dengan metode morfometrik truss. Seratus ekor belut sawah jantan dan betina digunakan dengan mengukur 18 karakter fenotip pada bagian kepala, badan dan ekor. Hasil penelitian menunjukkan terdapat sepuluh karakter fenotip yang dapat digunakan untuk membedakan antara belut sawah jantan dan belut sawah betina. Lima karakter fenotip dapat menunjukkan belut sawah jantan lebih besar ukurannya dibandingkan belut sawah betina terutama pada bagian tubuh anterior nostril, panjang dari ujung depan rahang atas sampai posterior nostril, ukuran lebar mulut, panjang badan dan panjang total. Adapun belut sawah jantan lebih kecil ukurannya dibandingkan belut sawah betina pada panjang dari sudut bukaan mulut sampai belakang pangkal operkulum, panjang rahang atas, panjang kepala, lebar badan bagian *vent* dan panjang ekor. Secara praktis, bagian ventral-dorsal kepala menjadi penanda belut sawah jantan dengan lebar mulut lebih dalam dan rahang yang lebih kekar. Sedangkan belut sawah betina dapat diketahui dari bagian ekor yang lebih panjang yang diduga berkaitan dengan persiapan rongga untuk perkembangan gonad saat dewasa. Bagian badan tidak dapat dijadikan penanda untuk perbedaan jenis kelamin belut sawah.

Kata kunci: belut, fenotip, morfometrik truss, penanda jenis kelamin

**Abstract**

Swamp eel *Monopterus albus* (Zuiew, 1793) breeding was not developed due to limitation of technology. Swamp eel hatchery development may start with male and female eel brood stock differentiation with develop practical method base on morphology. Research conducted to identify morphology differentiation between male and female swamp eel applied truss morphometrics. One hundred male and female swamp eel were used and 18 phenotype characters were measured within head, body and tail parts. Results showed there were 10 phenotype characters able to use as a marker to distinguished male and female swamp eel. Five phenotype characters showed male swamp eel were bigger in size than female swamp

eel, included anterior nostril, long of upper jaws to posterior nostril, mouth deep, body and total length. Moreover, five phenotype characters also showed that male swamp eel smaller in compared to female, included length of mouth to posterior of operculum, upper jaws length, head length, vent body width and tail length. In practical, ventral -dorsal of head part able to use as a marker of male swamp eel, in specify characters deep mouth width and stronger jaws appearance. However, female swamp eel was distinguished from longer tail length that related to preparation of gonadal development while adult phase. Body part of male and female swamp eel not able to use as sex marker.

Keywords: phenotype, sex marker, swamp eel, truss network morphometrics

## PENDAHULUAN

Belut sawah (*Monopterus albus*) memiliki tubuh silindris memanjang seperti ular, tidak bersisik, mengeluarkan lendir dari seluruh bagian tubuh, tanpa sirip ekor dan sirip dada, sirip punggung dan sirip anal tereduksi menjadi lipatan kulit yang menyatu menjadi ekor, bukaan insang bersatu membentuk seperti huruf "V" dibawah kepala, rahang terbagi menjadi dua atas dan bawah dan mata yang kecil ditutupi oleh lapisan kulit (Herdiana dkk., 2017). Riani dan Ernawati (2004) menyatakan bahwa belut sawah merupakan hermaphrodit protogini yang mengubah jenis kelamin betina menjadi jantan yang ditentukan oleh umur.

Perikanan belut sawah di Indonesia masih terbatas pada penangkapan alam dan pembesaran belut sawah berukuran kecil sampai mencapai ukuran konsumsi. Populasi belut sawah diduga semakin menurun karena perairan umum air tawar dan sawah yang menjadi habitatnya berkurang luasannya karena berkompetisi untuk kebutuhan manusia sementara konsumsi belut semakin meningkat. Pembenihan belut sawah belum dapat dilakukan karena terbatasnya teknologi. Pembenihan belut sawah sudah saatnya dilakukan dengan pemilihan induk yang berkualitas sebagai inisiasinya. Tetapi sampai saat ini, belum ada metode praktis untuk membedakan jenis kelamin belut sawah berdasarkan perbedaan morfologi tubuh kecuali dengan cara dibedah dan diamati gonadnya (Riani dan Ernawati, 2004).

Strauss & Bookstein (1982) menemukan metode morfometrik truss (*truss morphometrics*) untuk mempermudah memasukkan sistematika ikan berdasarkan pengukuran organ-organ luar tubuh yang dipadukan dengan analisis statistik uni varian dan multi varian. Metode truss telah diaplikasikan pada perikanan untuk misalnya identifikasi stok ikan pada berbagai jenis ikan dan krustasea (Rawat dkk., 2017). Lim dkk. (2016) menggunakan morfometrik jaringan truss dan meristik untuk mengidentifikasi berbagai jenis kerapu (*Epinephelus*). Fitzgerald dkk. (2002) menggunakan morfometrik truss untuk menghitung perubahan kondisi biologis ikan dan membawa manfaat lain selain sistematika ikan atau penggolongan stok ikan. Pazhayamodom dkk. (2015), menggunakan morfometrik truss untuk menentukan stok dan faktor-faktor yang mempengaruhi penyebaran ikan yaitu lingkungan, pakan dan perilaku makan yang sangat sesuai untuk pembenihan. Pada ikan budi daya, Ariyanto dkk. (2011) menemukan bahwa terdapat dua kelompok varietas nila (*Oreochromis niloticus*) budi daya berdasarkan morfometrik truss yang disebabkan oleh bentuk tubuh yang berbeda.

Aplikasi morfometrik truss telah dilakukan juga pada belut oleh peneliti diluar negeri dan dalam negeri. Sarower-E-Mahfuj dkk. (2019) menggunakan morfometrik truss untuk menemukan dua populasi belut di Bangladesh sebagai dasar pertimbangan konservasi dan manajemen

eksploitasinya. Herdiana dkk. (2017) menggunakan morfometrik untuk mengidentifikasi populasi belut sawah di Jawa Barat dengan memperhatikan koefisien keragaman sehingga didapatkan populasi belut yang menandakan adanya hubungan kekerabatan antar populasi yang disebabkan oleh faktor lingkungan. Riani dan Ernawati (2004) menyatakan bahwa penggunaan induk belut dapat dibedakan menjadi dua ukuran yaitu dengan panjang total dibawah dan diatas 29 cm sebagai representasi belut jantan dan betina dewasa tetapi sangat sulit untuk membedakan belut pada tahap pra dewasa. Sampai saat ini belum pernah dilakukan pembedaan calon induk belut jantan dan betina dengan menggunakan morfometrik truss, sehingga cukup penting studi ini dilakukan dengan tujuan untuk mengidentifikasi perbedaan morfologi tubuh belut sawah jantan dan betina dengan metode morfometrik truss.

#### METODE PENELITIAN

Penelitian menggunakan belut sawah sebanyak seratus ekor yang berjenis kelamin jantan dan betina pada tahap pra dewasa dengan bobot tubuh antara 48 - 160 gram dan panjang total antara 318 - 616 mm. Pembedaan jenis kelamin belut sawah dilakukan dengan bantuan pedagang pengumpul belut sawah yang telah berpengalaman membedakan jenis kelamin belut sawah jantan dan betina. Belut sawah diperoleh dalam keadaan hidup dari pedagang pengumpul belut sawah di jalan lintas Kabupaten

Pringsewu, Provinsi Lampung. Belut sawah berasal dari Kabupaten Tulang Bawang, Provinsi Lampung karena dilokasi tersebut memiliki perairan umum air tawar berupa sungai-sungai besar yang menurut Herdiana dkk. (2017) menjadi habitat belut sawah. Belut sawah ditangkap menggunakan pancing atau membongkar sarang belut sawah dengan tangan oleh nelayan secara berkelompok pada malam hari.

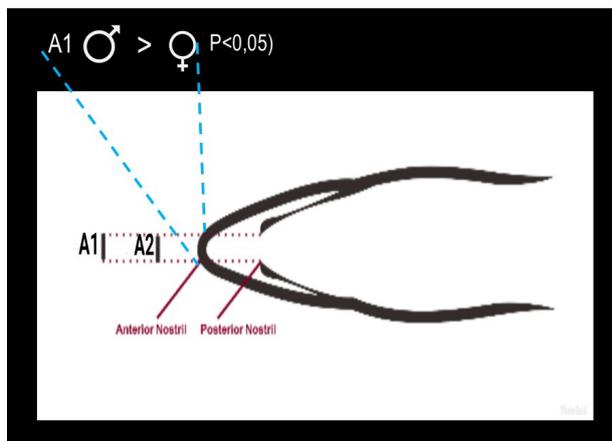
#### Analisis Data

Belut sawah jantan dan betina yang digunakan diukur pada 18 karakter fenotip pada bagian kepala, badan dan ekor (Tabel 1; Gambar 1-4) di Laboratorium Budidaya Perikanan, Fakultas Pertanian, Universitas Lampung. Belut sawah diukur dengan menggunakan perangkat lunak image analisis Image-J. Hasil pengukuran yang diperoleh kemudian ditabulasi dan dianalisis dengan menggunakan uji T yang dibandingkan dengan menggunakan panjang baku belut sawah sehingga diperoleh rasio sebagai standar untuk mengurangi bias ukuran relatif (Herdiana dkk., 2017) antara kelompok belut sawah jantan dan kelompok belut sawah betina. Hasil penelitian ini juga mengungkapkan pengalaman praktis untuk membedakan antara belut sawah jantan dan betina dari hasil studi ini sehingga saling mengkonfirmasi dan melengkapi antara teori dan penerapan yang telah dilakukan selama ini.

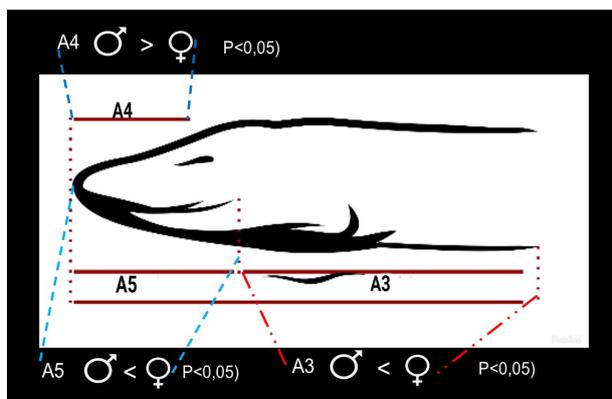
Tabel 1. Deskripsi morfometrik truss pada belut sawah (*Monopterus albus*)

Organ Tubuh	Kode Morfometrik Truss	Deskripsi Pengukuran Morfometrik Truss
Kepala	A1	Jarak anterior nostril
	A2	Jarak posterior nostril
	A3	Panjang dari sudut bukaan mulut sampai belakang pangkal operculum
	A4	Panjang dari ujung depan rahang atas sampai posterior nostril

Tubuh	A5	Panjang rahang atas
	A6	Lebar mulut
	B1	Panjang kepala
	B2	Lebar badan maksimum
	B3	Lebar badan bagian 1
	B4	Lebar badan bagian 2
	B5	Lebar badan bagian vent
	B6	Tinggi badan maksimum
	B7	Tinggi badan bagian 1
	B8	Tinggi badan bagian 2
Ekor	B9	Tinggi badan bagian vent
	B10	Panjang badan
	C1	Panjang ekor
	PT	Panjang total

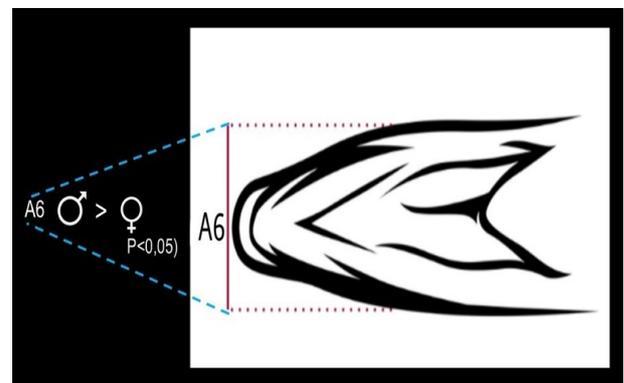


Gambar 1. Ukuran anterior nostril (A1) pada belut sawah (*Monopterus albus*) jantan lebih besar dibandingkan betina ( $P < 0,05$ ) (gambar kepala bagian dorsal dan tanpa skala).

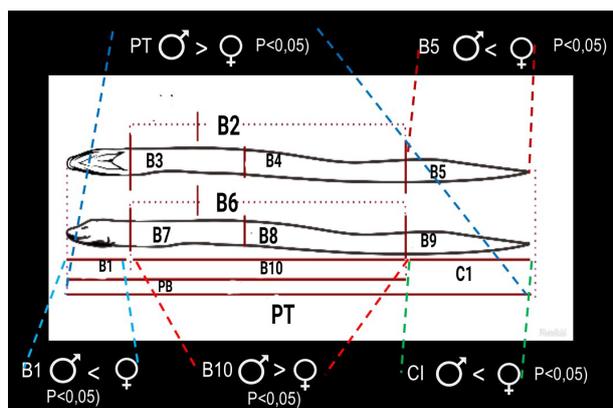


Gambar 2. Terdapat beberapa perbedaan ukuran bagian kepala pada belut sawah (*Monopterus*

*albus*) jantan dan betina ( $P < 0,05$ ). Panjang dari sudut bukaan mulut sampai belakang pangkal operkulum (A3), belut sawah jantan lebih kecil ukurnya dibandingkan betina. Panjang dari ujung depan rahang atas sampai posterior nostril (A4), belut sawah jantan lebih besar dibandingkan betina dan panjang rahang atas (A5) belut sawah jantan lebih kecil dibandingkan betina (gambar tanpa skala).



Gambar 3. Ukuran lebar mulut (A6) pada belut sawah (*Monopterus albus*) jantan lebih besar dibandingkan betina ( $P < 0,05$ ) (kepala bagian ventral dan tanpa skala).



Gambar 4. Terdapat beberapa perbedaan ukuran bagian-bagian tubuh dan ekor pada belut sawah (*Monopterus albus*) jantan dan betina ( $P < 0,05$ ). Panjang kepala (B1) dan lebar badan bagian vent (B5), belut sawah jantan lebih kecil ukurannya dibandingkan belut sawah betina. Panjang badan (B10), belut sawah jantan lebih besar dibandingkan belut sawah betina. Panjang ekor (C1), belut sawah jantan lebih kecil ukurannya dibandingkan belut sawah betina dan panjang total (PT), belut sawah jantan lebih besar dibandingkan belut sawah betina (gambar tanpa skala).

Untuk memastikan belut sawah memiliki jenis kelamin yang tepat, pembedahan dilakukan dengan mengambil delapan ekor belut sawah dari tiap jenis kelamin yang digunakan dengan mengambil bagian gonad kemudian dianalisis dengan preparat jaringan (histologi) di Balai Veteriner Lampung, unit pelaksana teknis dari Kementerian Pertanian yang berada di Jalan Untung Surapati, Bandar Lampung. Pada penelitian ini, hasil preparat histologi gonad belut sawah jantan dan betina tidak ditampilkan untuk memfokuskan pada analisis morfologi tubuh belut sawah jantan dan betina dengan menggunakan metode morfometrik truss.

## HASIL

Belut sawah yang berasal dari Indonesia menunjukkan variasi yang kuat karena perbedaan ukuran dan perubahan karakter (Arisuryanti, 2016). Meskipun Riani dan Ernawati (2004) menyatakan bahwa belut sawah ukuran 29 cm berubah dari jenis kelamin betina menjadi jantan tetapi perubahan kelamin tersebut sangat sulit diketahui dari perubahan morfologi tubuhnya atau yang dikenal dengan karakter fenotipik. Ariyanto dkk. (2011) menyatakan bahwa karakter fenotip dapat menjadi penanda antar varietas ikan pada ukuran benih. Kemudian bentuk tubuh ikan akan mengalami perubahan sesuai umur sehingga karakterisasi fenotip pada setiap tahapan tetap diperlukan. Sarower-E-Mahfuj dkk. (2019) menyarankan bahwa morfometrik truss terbukti sangat efektif untuk membedakan stok termasuk kebutuhan pembenihan, eksploitasi, restorasi habitat dan konservasi.

Pembedaan jenis kelamin belut sawah jantan dan betina yang berasal dari tangkapan alam bukan merupakan hal yang mudah karena bervariasinya bentuk tubuh, warna, performa serta jumlah yang banyak dari wadah penampungan belut sawah dipedagang pengumpul di Pringsewu, Lampung. Pengalaman pedagang pengumpul belut sawah tidak selalu dapat diandalkan karena untuk membedakan belut sawah pada tahapan dewasa relatif mudah, tetapi belut sawah pada tahapan pra dewasa untuk dijadikan calon-calon induk memiliki kesulitan tersendiri.

Pengukuran 18 karakter fenotip dari morfologi tubuh menunjukkan dari tiga bagian utama yaitu kepala, badan dan ekor yang didetailkan pada bagian-bagian ventral, dorsal dan lateral atau menjadi bagian-bagian kecil morfologi kemudian dihubungkan dengan potongan diagonal menjadi bentuk penerapan metode morfometrik jaringan truss (Rawat dkk. 2017). Kocovsky dkk. (2009), menyatakan

jumlah sampel untuk menentukan morfometrik jaringan truss dimana elemen truss atau karakter fenotipik akan menjadi tidak memiliki bias jika diuji berulang-ulang dengan jumlah sampel yang cukup banyak.

Terdapat 10 karakter fenotip dari 100 sampel belut sawah jantan dan betina pada studi ini, yang dapat digunakan untuk

membedakan antara belut sawah jantan dan belut sawah betina dan berbeda nyata ( $P < 0,05$ ) (Tabel 2). Kesepuluh karakter tersebut kemudian menunjukkan variasi hasil yaitu dimana belut sawah jantan dapat lebih besar dibandingkan belut sawah betina dan sebaliknya (Gambar 1-4).

Tabel 2. Hasil pengukuran rasio morfometrik truss pada belut sawah (*Monopterus albus*) jantan dan betina.

Organ Tubuh	Kode Morfometrik Truss	Rasio Morfometrik Truss pada Belut Sawah (mm)		Hasil Uji T ( $\alpha=0,05$ )
		Jantan	Betina	
Kepala	A1	0,013±0,001	0,011±0,001	Berbeda nyata
	A2	0,017±0,001	0,014±0,001	Tidak berbeda nyata
	A3	0,051±0,003	0,062±0,007	Berbeda nyata
	A4	0,018±0,001	0,015±0,003	Berbeda nyata
	A5	0,104±0,008	0,112±0,012	Berbeda nyata
	A6	0,048±0,004	0,045±0,004	Berbeda nyata
Tubuh	B1	0,156±0,009	0,175±0,014	Berbeda nyata
	B2	0,053±0,004	0,053±0,004	Tidak berbeda nyata
	B3	0,050±0,004	0,050±0,003	Tidak berbeda nyata
	B4	0,047±0,003	0,047±0,003	Tidak berbeda nyata
	B5	0,033±0,003	0,036±0,004	Berbeda nyata
	B6	0,058±0,004	0,059±0,003	Tidak berbeda nyata
	B7	0,054±0,003	0,055±0,008	Tidak berbeda nyata
	B8	0,050±0,003	0,052±0,004	Tidak berbeda nyata
	B9	0,042±0,003	0,043±0,004	Tidak berbeda nyata
	B10	0,841±0,017	0,825±0,014	Berbeda nyata
Ekor	CI	0,318±0,036	0,340±0,042	Berbeda nyata
	PT	1,318±0,036	1,333±0,064	Berbeda nyata

## PEMBAHASAN

Lima karakter fenotip yang menunjukkan belut sawah jantan lebih besar ukurannya dibandingkan belut sawah betina terutama pada bagian tubuh anterior nostril (Gambar 1), panjang dari ujung depan rahang atas sampai posterior nostril (Gambar 2), ukuran lebar mulut (Gambar 3), panjang badan dan panjang total (Gambar 4), sedangkan belut sawah jantan lebih kecil ukurannya dibandingkan belut sawah betina pada panjang dari sudut bukaan mulut sampai belakang pangkal

operkulum dan panjang rahang atas (Gambar 2), panjang kepala, lebar badan bagian *vent* dan panjang ekor (Gambar 4).

Secara praktis, bagian ventral-dorsal kepala menjadi penanda belut sawah jantan dengan lebar mulut lebih dalam dan rahang yang lebih kekar. Adapun belut sawah betina dapat diketahui dari bagian ekor yang lebih panjang yang diduga berkaitan dengan persiapan rongga untuk perkembangan gonad saat dewasa. Rongga tersebut dipersiapkan jika gonad membesar dan mengisi seluruh rongga tubuh induk betina, meskipun menurut

informasi fekunditas belut sawah termasuk rendah tetap membutuhkan rongga untuk menampung perkembangan telur. Pada studi ini juga menunjukkan bahwa, bagian badan belut sawah tidak dapat digunakan sebagai penanda untuk perbedaan jenis kelamin belut sawah. Hal ini disebabkan oleh variasi karakter yang terlalu luas dan belut sawah merupakan spesies kriptik dengan ciri khas yang unik karena pengaruh lingkungan yang bervariasi sehingga karakter fenotip tersebut terbentuk karena proses evolusi yang dapat teramati dari karakter genotipiknya (Arisuryanti, 2016). Menemukan metode praktis dan mudah diterapkan dimasyarakat untuk membedakan belut jantan dan betina, merupakan hal yang wajar seperti yang dilakukan oleh Hanif dkk. (2019) yang menghitung variasi sarden (*Aiblygaster clupeoides*) yang dilakukan dengan karakter fenotipik sehingga diketahui karakter kunci yaitu panjang baku yang dapat dipakai untuk membedakan antara dua populasi besar di pesisir Teluk Bengal Bangladesh.

Pembenihan belut sawah dapat dilanjutkan setelah memiliki calon-calon induk yang potensial dapat dimatangkan gonadnya secara alami dengan pemberian pakan atau pematangan gonad secara buatan dengan penyuntikan hormon. Mengamati selama ini indukan belut dalam masih tersedia maka kemungkinan besar keberhasilan untuk menciptakan induk berkualitas yang berasal dari calon induk budi daya sangat besar. Selanjutnya, pemijahan juga dapat terlaksana dengan baik jika menggunakan induk yang diketahui kualitasnya. Tahapan terakhir adalah pemeliharaan larva dan juvenil yang dapat meniru dengan membuat wadah pemeliharaan sesuai habitat aslinya yaitu dipersawahan. Jika pembenihan belut sawah dapat dilakukan, maka harapan masyarakat untuk memperbesar produksi belut tanpa bergantung dari alam dapat diwujudkan dan tidak mengganggu stok belut alam yang selama ini telah menjadi

indikator alam liar yang bersih, tidak tercemar dan berkelanjutan untuk generasi berikutnya.

## KESIMPULAN

Belut jantan dan betina dapat dibedakan dengan menggunakan metode morfometrik truss, dimana lima karakter fenotip dapat menunjukkan belut sawah jantan lebih besar ukurannya dibandingkan belut sawah betina terutama pada bagian tubuh anterior nostril, panjang dari ujung depan rahang atas sampai posterior nostril, ukuran lebar mulut, panjang badan dan panjang total, sedangkan belut sawah jantan lebih kecil ukurannya dibandingkan belut sawah betina pada panjang dari sudut bukaan mulut sampai belakang pangkal operkulum, panjang rahang atas, panjang kepala, lebar badan bagian vent dan panjang ekor.

## DAFTAR PUSTAKA

- Arisuryanti, T. 2016. *Molecular Genetic and Taxonomic Studies of the Swamp Eel (Monopterus albus Zuiew 1793)*. Dissertation. Charles Darwin University. pp 256.
- Ariyanto, D., N.Listiyowati & Imron. 2011. Analisis truss morfometrik beberapa varietas ikan nila (*Oreochromis niloticus*). *Jurnal Riset Akuakultur* 6(2):187-196.
- Fitzgerald, D.G., J.W. Nanson, T.N. Todd, & B.M. Davis. 2002. Application of truss analysis for the quantification of changes in fish condition. *Journal of Aquatic Ecosystem Stress and Recovery* 9:115-125.
- Hanif, Md. A., M.A.B. Siddik., Md. A. Islam., Md.R.Chaklader & A. Nahar. 2019. Multivariate morphometrics variability in sardine, *Amblygaster clupeoides* (Bleeker, 1894). From the Bay of Bengal coast, Bangladesh. *The Journal of Basic and Applied Zoology* 80:53, 10p.

- Herdiana, L., M.M. Kamal., N.A. Butet & R. Affandi. 2017. Keragaman morfometrik dan genetik gen COI belut sawah (*Monopterus albus*) asal empat populasi di Jawa Barat. *Jurnal Ilmu Pertanian Indonesia* 22:180-190.
- Kocovsky, P.M., J.V. Adams & C.R. Bronte. 2009. The effects of sample size on the stability of principal components analysis of truss-based fish morphometrics. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:487-496.
- Lim, S.G., M. H. Jeong., B.S. Kim., T.H. Lee., H.W. Gil & I-S. Park. 2016. Landmark-based morphometrics and meristic analysis of Serranidae. *Journal of the Korean Society of Development Biology* 20:73-85.
- Pazhayamodom, D.G., S.K. Chakraborty., A.K. Jaiswar., D. Sudheesan., A.M. Sajina & S. Jahageerdar. 2015. Stock structure analysis of 'Bombay duck' (*Harpadon nehereus* Hamilton) along the Indian coast using truss network morphometrics. *Journal Applied Ichthyology* 31:37-44.
- Rawat, S., S. Benakappa., J. Kumar., A.S. Kumar., K. Naik., G. Pandey & C.W. Pema. 2017. Identification of fish stocks based on truss morphometrics: A review. *Journal of Fisheries and Life Science* 2: 9-14.
- Riani, E. & Y. Ernawati. Hubungan perubahan jenis kelamin dan ukuran tubuh ikan belut sawah (*Monopterus albus*). *Jurnal Ilmu-Ilmu Perairan dan Perikanan Indonesia* 11: 139-144.
- Sarower-E-mahfuj, Md., A. Khatun, P. Boidya, & Md.A. Samad. 2019. Meristic and morphometrics variations of barred spiny eel *Macrogathus pancalus* populations from Bangladeshi Freshwaters: An insight into landmark-based truss network system. *Croatian Journal of Fisheries* 77: 7-18.
- Strauss, R.E., & F.L. Bookstein. 1982. The truss: Body reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology* 31: 113-135.