

الگوی رشد و تعیین سن روزانه فانوس ماهی *Benthoosema pterotum*

در دریای عمان

تورج ولی نسب^{(۱)*} و سید پژمان حسینی شکرابی^(۲)

t_valinassab@yahoo.com

۱- مؤسسه تحقیقات شیلات ایران، تهران صندوق پستی: ۱۴۱۵۵-۶۱۱۶

۲- دانشگاه آزاد اسلامی واحد علوم و تحقیقات، تهران صندوق پستی: ۱۴۵۱۵-۷۷۵

تاریخ دریافت: تیر ۱۳۸۹ تاریخ پذیرش: بهمن ۱۳۸۹

چکیده

فانوس ماهی *Benthoosema pterotum* گونه غالب فانوس ماهیان دریای عمان را تشکیل می‌دهد. تعداد ۳۰۰ عدد فانوس ماهی در بهار و زمستان ۱۳۸۸ بصورت تصادفی از اعماق مختلف دریای عمان به روش ترال میان آبی برداشت شد. نسبت جنسی ۰/۳۶: ۰/۶۴ نر به ماده بود. مقطع نازکی (۸۰-۶۰ میکرومتر) از اتولیت‌های ساجیتا با استفاده از روش پولیش تهیه گردید. این مقاطع نشان دادند که حلقه‌های رشد اتولیت فانوس ماهی بصورت روزانه تشکیل می‌گردد و وضعیت سنی آن بصورت رشد روزانه می‌باشد. در نهایت، طول عمر این گونه کوتاه (حداکثر ۳۴۹ حلقه رشد شمارش شد) و احتمالاً کمتر از یک سال می‌باشد. ارتباط رشد روزانه (تعداد روز) با طول استاندارد بصورت خطی: $SL=0.87D+12.37$ ($R^2=0.97$) و با وزن فانوس ماهی بصورت توانی: $W=0.00003D^{1.754}$ ($R^2=0.95$) بیان شد. علاوه بر این ارتباط فاکتورهای ریخت‌سنجی اتولیت شامل وزن و طول با رشد روزانه بصورت خطی (بترتیب $R^2=0.96$ و $R^2=0.83$) مشاهده شد. نتایج نشان داد که نرخ رشد فانوس ماهی از ۰/۲۴۱ میلیمتر در روز با افزایش اندازه بدن و سن به ۰/۱۳۸ در روز کاهش می‌یابد.

لغات کلیدی: فانوس ماهی، *Benthoosema pterotum*، اتولیت، ریخت‌سنجی، دریای عمان

مقدمه

فانوس ماهیان از خانواده Myctophidae، ماهیانی میان‌زی (Mesopelagic) بوده و تاکنون ۲۵۰ گونه از آن شناسایی شده است (Nelson, 2006). این خانواده براساس استخوان‌شناسی (Osteology)، الگوهای قرارگیری لکه‌های نوری (Photophore) روی بدن و خصوصیات لاروی به دو زیر خانواده Myctophinae و Lampanctinae و ۳۲ جنس تقسیم‌بندی شده‌اند (Paxton et al., 1984; Wang & Chen, 2001). پراکنش جغرافیایی فانوس ماهیان بسیار گسترده بوده و تمام اقیانوس‌های جهان بجز مناطق ساحلی را در بر گرفته، اما فراوانی آنها در مناطق گرمسیری و نیمه‌گرمسیری بیشتر گزارش شده است (Paxton, 1972, 1979; FAO, 2001). فانوس ماهیان دارای رفتار مهاجرتی عمودی- شبانه‌روزی بوده، بطوریکه در طول شب جهت تغذیه و تولید مثل به لایه‌های سطحی آب ۷۰-۳۰ متری و در روز به لایه‌های عمیق آب در دو لایه ۱۳۰-۸۰ متری و ۴۵۰-۲۵۰ متری، مهاجرت می‌کنند (ولی‌نسب، ۱۳۸۴؛ Peary et al., 1979; Clarke, 1973; Johanesson & Valinassab, 1994; Valinassab et al., 2007). دریای عمان از نظر ذخایر شیلاتی بسیار غنی بوده، بخصوص دارای مقادیر قابل توجهی از ماهیان میان‌زی می‌باشد (Gartner, 1993)، بطوریکه آب و هوای اقیانوسی مناسب در نتیجه فراجوشی (Upwelling) فصلی در اثر مانسون جنوب غربی در قسمت شمالی اقیانوس هند باعث بالا رفتن و رونق تولیدات اولیه و در نتیجه فراوانی ذخایر ماهیان میان‌زی شده است (FAO, 2001). فانوس ماهی گونه *Benthosema pterotum* (Alcock, 1890)، گونه شاخص و غالب را در بین ماهیان میان‌زی دریای عمان بخود اختصاص داده بطوریکه حداقل ۹۶ درصد و گاهی اوقات تا ۹۹ درصد ترکیب صید در لایه مزوپلاژیک دریای عمان را شامل می‌شود (Nafpaktitis & Nafpaktitis, 1969; Gjosaeter & Tilseth, 1988; Johanesson & Valinassab, 1994; Valinassab et al., 2007).

اتولیت یا سنگ گوش جزو اولین ساختارهایی است که بعد از تخم‌گذاری لاروها از تخم شروع به تشکیل شدن می‌نماید و در سر تا سر عمر ماهی به رشد خود ادامه می‌دهد (Brothers, 1984; Campana & Neilson, 1985). اتولیت تنها بخشی از بدن ماهی است که در لوله گوارش ماهیان شکارچی سالم و قابل شناسایی باقی می‌ماند (Dye & Rivaton & Bourret, 1999).

(Longenecker, 2004). اطلاعات مربوط به ساختار سنی و رشد در روشن ساختن تأثیرات محیط روی رشد و بقا و همچنین میزان موفقیت در خصوص بازگشت شیلاتی مورد استفاده قرار می‌گیرد و همچنین این اطلاعات در خصوص ماهیان بالغ، تأثیر نرخ فعالیت‌های صید و صیادی روی ذخایر، میزان بازدارندگی قوانین صید و صیادی و اطلاع از زندگی گذشته ماهیان را نشان می‌دهد (Stevenson & Compagna, 1992).

یکی از پارامترهای حساس و مهم برای مدیریت ذخایر، آگاهی از اطلاعات گذشته (مانند سن) ماهی و صحت این اطلاعات می‌باشد (Compagna, 2001; Green et al., 2009). اتولیت بعنوان یکی از مناسب‌ترین گزینه‌ها جهت تعیین سن ماهیان دریایی گرمسیری و نیمه گرمسیری جهت برآورد سن بشمار می‌رود (Hilbron & Walters, 1992; Green et al., 2009). شمارش حلقه‌های سالانه رشد برای تمام ماهیان از جمله ماهیان جوان، لاروها، ماهیان اعماق و برخی از ماهیان گرمسیری که دارای طول عمر یک سال یا کمتر می‌باشند کاربرد نداشته از این‌رو تکنیک شمارش حلقه‌های رشد روزانه اتولیت، راهکار از بین بردن این مشکل می‌باشد (Stevenson & Compagna, 1992). این روش در سال ۱۹۷۰ میلادی شروع به گسترش کرد و در قرن بیستم مورد استفاده قرار گرفت (Stevenson & Compagna, 1992; Morales-Nin, 2000). (Green et al., 2009). Pannella (۱۹۷۱) برای اولین بار به بررسی رشد روزانه در برخی از ماهیان پرداخت و همچنین Campana و Neilson (۱۹۸۵) به تحقیق درخصوص توصیف رشد روزانه در بین بسیاری از ماهیان پرداختند. از طرفی، توسط محققین متعددی دوره عمری اکثر ماهیان مزوپلاژیک یک سال یا کمتر از آن گزارش شده و از این رو اهمیت استفاده از حلقه‌های رشد روزانه در تعیین سن این نوع از ماهیان بیشتر به چشم می‌خورد (Gartner, 1991a; Javier & Panfili, 2000; Morales-Nin, 2000; Green et al., 2009).

مواد و روش کار

نمونه‌های فانوس ماهی *B. pterotum* توسط گشت‌های دریای در محدوده آب‌های ایرانی دریای عمان بوسیله شناور صیادی پرناتالای یک (Prantalay 1) در اعماق ۲۶۰-۱۵۰ متری با تور ترال میان آبی (چشمه ۹ میلیمتر در قسمت کیسه)

صید شدند. تعداد ۳۰۰ فانوس ماهی در فصول مجاز صید در سال ۱۳۸۸ (بهار و زمستان) بصورت تصادفی از اعماق مختلف جمع‌آوری و در انبار سردخانه شناور در کیسه‌های علامت‌گذاری شده در برودت ۱۸- درجه سانتیگراد منجمد شده و در حالت منجمد به خشکی منتقل شد. پس از انجمادزدایی نمونه‌ها در آزمایشگاه، زیست‌سنجی فانوس ماهی (طول کل و طول استاندارد) در سمت چپ بدن با استفاده از کولیس دیجیتال (با دقت ۰/۰۱ میلی‌متر) و همچنین وزن ماهی‌ها توسط ترازوی دیجیتال (با دقت ۰/۰۰۱ گرم) و جنسیت نمونه‌ها با توجه به حضور غدد نورزا در لبه فوقانی ساقه دم (Supracaudal luminous organ) برای نرها و یا غدد نورزای تحتانی (Infracaudal luminous organ) برای ماده‌ها از روی ظاهر ثبت شد و برای نمونه‌های کوچک که این غدد بطور کامل مشخص نبوده، برای اطمینان بیشتر از روش تشریح و مشاهده گنادها، تعیین جنسیت انجام گردید.

طبق روشهای ارائه شده توسط (Javier & Panfili, 2000; Jenke, 2002; Linkowski, 1991; Takagi et al., 2006; Morales-Nin, 2000) اولین مرحله برای آماده‌سازی سنگ گوش‌ها، جهت برش طولی- جلویی (Frontal) و خواندن حلقه‌های رشد روزانه، قالب‌گیری آنها با رزین ترموپلاستیک انجام، تا امکان تهیه سطح مقطع از آنها فراهم شود، برای قالب‌گیری ابتدا مقداری رزین ترموپلاستیک را پس از مخلوط کردن با سخت‌کننده‌ها، شفاف‌کننده‌ها و کاتالیزورهای خاص به آن و هم زدن به مدت دو دقیقه اجازه داده تا حباب‌های هوا بوجود آمده خارج گشته، سپس به مقدار دو قطره از مخلوط را روی لام قرار داده و پس از ۳۰ تا ۶۰ دقیقه که از ویسکوزیته رزین کاسته شد، اتولیت‌ها از جهتی که شیار سولکوس (Sulcus) در پایین قرار گیرد از کنار قطره وارد رزین شدند. هر لام محتوی یک اتولیت بوده و لامها توسط قلم الماسه کدگذاری شده و در مکانی ثابت به مدت ۴۸ ساعت قرار گرفته تا رزین کاملاً سخت گردد. پس از قالب‌گیری اتولیت‌ها، در دو مرحله سطح لام حاوی اتولیت قالب‌گیری شده توسط دست یا روی سطح ثابت، با دقت بصورت دایره‌وار بطور مستقیم توسط کاغذ سمباده‌های شماره ۳۲۰، ۴۰۰، ۱۰۰۰، ۲۰۰۰ و ۲۵۰۰ مرطوب شده پولیش داده شدند. در مرحله اول پولیش، ابتدا نمونه‌ها با کاغذ سمباده شماره‌های کمتر از ۲۰۰۰ پولیش شده (هرچه به مرکز اتولیت نزدیکتر شده شماره کاغذ سمباده‌ها افزایش می‌یابد) که با نزدیک شدن به ناحیه مرکزی اتولیت (منطقه‌ای سیاه رنگ)، عمل پولیش متوقف شد و با حرارت‌دهی (۹۰-۷۰ درجه سانتیگراد در آون به مدت ۵ ساعت) رزین نمونه‌ها از حالت جامد به مایع تبدیل شده، سپس اتولیت را زیر لوپ برگردانده (شیار سولکوس در بالا قرار گیرد) و دوباره طبق مراحل ذکر شده اتولیت روی لام جدید با رزین جدید قالب‌گیری شد. پس از آماده شدن قالب‌ها مرحله دوم پولیش شروع شد،

نگهداری نمونه‌های ماهی جهت اندازه‌گیری رشد روزانه با استفاده از اتولیت در مایعاتی مانند فرمالین، فرمالدئید، الکل ۷۰ درصد و موادی با اسیدیته متوسط بر روی اتولیت اثر سوء گذاشته و بهترین روش، انجماد ماهی‌ها در ۱۸- درجه سانتیگراد یا درجه برودت کمتر بوده و در غیر این صورت نگهداری ماهی‌ها در الکل ۹۵ درصد می‌باشد (Green et al., 2009; Javier & Panfili, 2000). اتولیت ساجیتای راست و چپ هر ماهی به روش از میان آبششی خارج شد (Linkowski 1991; Secor et al., 1992; Green et al., 2009). در این روش برای استخراج اتولیت ساجیتا راست، ابتدا سرپوش آبششی سمت راست ماهی توسط پنس کنار زده شد و با گرفتن استخوان‌های کپسول شنوایی و شکستن آن، نوک اتولیت ساجیتا راست نمایان شده و با استفاده از پنس مخصوص کاشت مو سر اتولیت راست خارج شد، تمام موارد ذکر شده برای استخراج اتولیت چپ نیز صورت گرفت (شکل ۱). بعد از استخراج اتولیت‌ها بطور مجزا هر اتولیت در یک شیشه ساعت حاوی آب ولرم شستشو داده سپس توسط دستمال کاغذی تمیز و خشک شده و در گلیسرین ۷۰ درصد به مدت ۱۲ ساعت قرار داده شدند، پس از سپری شدن این زمان دو باره اتولیت‌ها با آب مقطر شستشو داده و با دستمال کاغذی خشک و در نهایت بصورت خشک هر کدام از اتولیت‌ها در ظروف پلاستیکی دربدار ایندرفت یا میکروتیوب نگهداری شدند (Chilton & Beamish, 1982; Brothers, 1984; Morales-Nin, 1988; Secor et al., 1992; Beamish & Mahnken,

۲۴ ساعت تلقی می‌شود) (Morales-Nin, 2000; Green *et al.*, 2009). از نقاط مختلف سطح مقطع‌ها (در بزرگ نمایی کل ۱۰۰۰ X) توسط میکروسکوپ دوربین دار Motic مدل BA-3000 برنامه Motic Images plus 2.0 عکس تهیه و توسط برنامه Adobe photoshop 16.0 این تصاویر مختلف روی هم قرار گرفته و تعیین سن با دقت بیشتر بر روی کاغذ A3 نیز انجام پذیرفت. طبق روش‌های ارائه شده، شمارش حلقه‌های رشد روزانه با بزرگ نمایی کل ۱۰۰۰ X زیر میکروسکوپ نوری توسط یک فرد با فاصله زمانی انجام شده و میانگین این دو شمارش (در صورتی که $CV < 0.5$ باشد)، سن فانوس ماهی را بصورت روزانه میسر می‌نماید (Morales-Nin, 1988, 2000; Linkowski, 1991; Javier & Panfili, 2000; Li *et al.*, 2008) (شکل ۲).

شمارش حلقه‌های رشد روزانه برای هر نمونه دو بار، یک بار از لبه اتولیت تا مرکز و بار دیگر از مرکز تا لبه اتولیت تکرار شد و در صورت عدم وجود اختلاف معنی‌دار بین این دو شمارش، میانگین دو عدد طبق معادله (۱) ملاک عمل قرار گرفت (Chang, 1982; Jones, 1992).

$$CV_j = \frac{((\sum_{i=1}^D x_{ij} - \bar{x}_j) / D - 1)^{1/2}}{\bar{x}_j} \quad \text{معادله (۱)}$$

$$\bar{x}_j = \frac{1}{D} \sum_{i=1}^D x_{ij}$$

که در آن:

CV_j : ضریب تغییرات سن ماهی j ؛ D : تعداد دفعات شمارش، X_{ij} : برابر سن i مشخص شده برای ماهی j و $\bar{x}_j$: برابر میانگین سن ماهی j ، می‌باشد. اگر نتیجه این فرمول کمتر از ۰/۵ گردد، برآورد میانگین جهت تعیین سن قابل قبول و در غیر این صورت اتولیت باید دوباره شمارش شود (Laine *et al.*, 1991).

سن ماهی j ، می‌باشد. اگر نتیجه این فرمول کمتر از ۰/۵ گردد، برآورد میانگین جهت تعیین سن قابل قبول و در غیر این صورت اتولیت باید دوباره شمارش شود (Laine *et al.*, 1991).

نرخ رشد (GR) این گونه برای تعیین میزان رشد روزانه در رده‌های سنی با توجه به معادله ۲ محاسبه شد (King, 2007).

$$GR = \text{Log} \left(\frac{L_2 - L_1}{t_2 - t_1} \right) \quad \text{معادله (۲)}$$

بدین نحو که دوباره نمونه‌ها با دقت توسط کاغذ سمباده مرطوب با شماره‌های بیشتر از ۱۰۰۰ بصورت دایره‌وار پولیش شده و با نزدیک شدن به مرکز اتولیت عمل پولیش متوقف شده و در مرحله آخر، نمونه با کاغذ سمباده شماره ۲۵۰۰ خیس شده تعویض و در حضور ۳ میلی‌لیتر آلومینا برای هر نمونه، عمل پولیش تا پدیدار شدن مرکز اتولیت (Centra Primordium) که نقطه‌ای سیاه رنگ می‌باشد، ادامه پیدا کرد. در نهایت قطر مقاطع به ۸۰-۶۰ میکرومتر رسید. لازم به ذکر است که در تمام مراحل اول و دوم پولیش و مخصوصاً مرحله آخر بطور مداوم نمونه‌ها با آب مقطر شسته و زیر میکروسکوپ برای مشاهده رسیدن یا نرسیدن به مرکز اتولیت بازبینی می‌شدند تا حلقه رشدی در اثر پولیش اضافی از بین نرود (Morales-Nin, 2000; Moku *et al.*, 2005; Takagi *et al.*, 2006). مطالعه و بررسی مقاداری از برش‌ها به نظر می‌رسید که علائم رشد خیلی واضح نیستند و دوایر رشد روزانه به سختی زیر میکروسکوپ با بزرگ نمایی کل ۱۰۰۰ X قابل شمارش بودند. از اینرو در بین روش‌های حرارت دادن مستقیم توسط چراغ الکلی، حرارت‌دهی در آون با دمای ۱۲۰ درجه سانتیگراد (Secor *et al.*, 1992; Popper & Lu, 2000; Morales-Nin, 1992) غوطه‌وری در اسیدکلریدریک (HCl) ۲ درصد و غوطه‌وری در اتیلن دی آمین تترا اسید (EDTA) ۵ درصد (Jenke, 2002; Green *et al.*, 2009)، که تمام این روش‌ها باعث می‌شوند نواحی شفاف (Light-zone) که دارای پروتئین اتولین بیشتری هستند پر رنگتر شده و دوایر رشد واضح تر گردند، بهترین روش با توجه به نتایج مشابه بدست آمده در فانوس ماهیان و یا جهت رشد روزانه در دیگر گونه‌ها، روش غوطه‌وری در EDTA ۵ درصد با $pH = 7/2 - 7/6$ به مدت ۱-۲ دقیقه (مدت زمان غوطه‌وری رابطه مستقیم با اندازه اتولیت دارد) انتخاب شد (Linkowski *et al.*, 1993; Linkowski, 1991). برای مشاهده حلقه‌های رشد لام حامل برش در دو الی سه قطره EDTA ۵ درصد با $pH = 7/5$ (بافر شده با پتاس) به مدت ۶۰-۱۲۰ ثانیه قرار گرفته (برای جلوگیری از تخریب حلقه‌های رشد، اتولیت‌های کوچک مدت زمان کمتری در محلول EDTA قرار گرفتند)، سپس نمونه‌ها را با آب مقطر فراوان شستشو و به مدت سه دقیقه در آب قرار داده و پس از خشک شدن، نمونه‌ها در زیر میکروسکوپ نوری با مشاهده لایه‌های تاریک و روشن، بصورت روزانه تعیین سن شدند (هر خط تاریک و روشن معادل

نتایج

آزمون مربع کای برای جنسیت اختلاف معنی‌داری را نشان داد ($P < 0.000$). نسبت جنسیت نر: ماده برابر ۳۶/۰:۶۴/۰ گزارش شد. تمام اتولیت‌های واقع در کیسول شنوایی فانوس ماهی *B. pterotum* زیر لوپ توسط پنس مخصوص کاشت موی سر استخراج شد (شکل ۱). در واقع شکل ۱ مشخص نمود که اتولیت ساجیتا از دیگر اتولیت‌ها (لاپیلوس و ستاره‌ای) از نقطه نظر اندازه بزرگتر بود و جهت انجام برش و بررسی سن این گونه فانوس ماهی مناسب‌تر است.

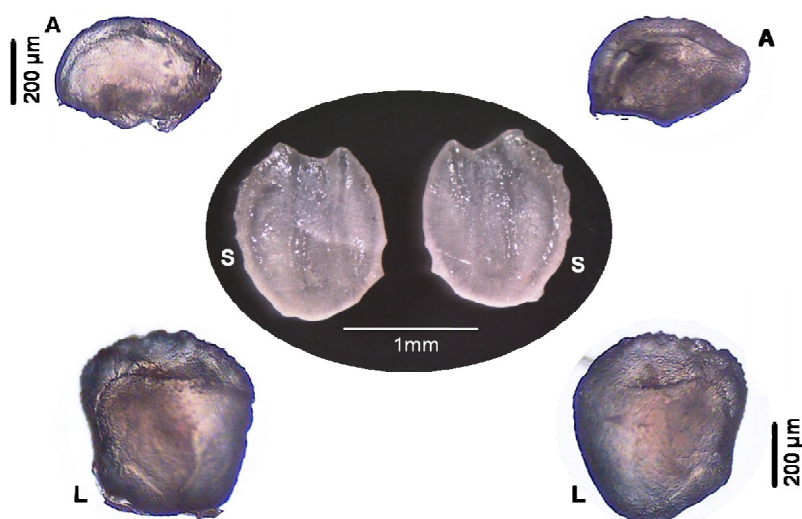
با توجه به مهاجرت‌های شبانه‌روزی (diurnal vertical migration) این گونه فانوس ماهی جهت تغذیه، خطوط تاریک و روشن بصورت روزانه در این گونه ثبت می‌گردد بطوریکه در شکل ۲ که قسمتی از ناحیه نزدیک به لبه اتولیت را نشان می‌دهد این خطوط تاریک و روشن قابل مشاهده است.

در فرمول فوق GR نرخ رشد (Growth Rate) برحسب میلیمتر در روز، L_1 برابر طول اولیه ماهی در زمان t_1 و L_2 طول در زمان t_2 ماهی می‌باشد.

با توجه به این که در رشد روزانه سن معادل تعداد حلقه‌های رشد که برابر تعداد روز (۲۴ ساعت) هستند، محاسبه می‌شود و اکثر این ماهیان طول عمر کمتر از یک سال دارند، رابطه طول و سن این گروه از ماهیان بصورت رگرسیون خطی نمایش داده می‌شود (Hayashi, 2001a; Moku, 2001).

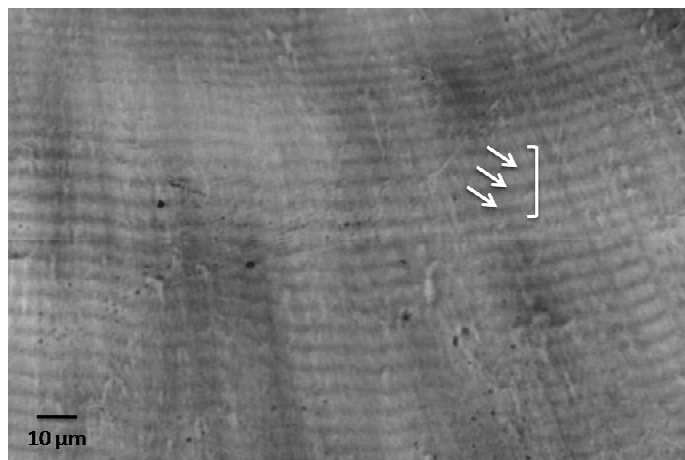
$$D = aSL + b \quad \text{معادله (۳)}$$

که در این رابطه: D = سن ماهی (تعداد روز)، a = عرض از مبدا، SL = طول استاندارد (میلیمتر)، b = شیب خط بین طول استاندارد و سن می‌باشد. تمامی محاسبات، معادلات و ترسیم رگرسیون توسط نرم‌افزارهای Excel 2007 و SPSS نسخه ۱۵ انجام شد.



شکل ۱: اتولیت‌های مختلف استخراج شده از گونه *Benthosema pterotum* در آبهای دریای عمان (طول کل: ۴۹/۵۱ میلیمتر) (۱۳۸۸)

A: سنگ گوش ستاره‌ای (Asteriscus)، S: سنگ گوش پیکانی (Sagitta)؛ L: سنگ گوش لاپیلوس (Lapillus)



شکل ۲: مشاهده حلقه‌های رشد روزانه (پیکانها نشان‌دهنده سه روز می‌باشد) در ناحیه خارجی (External zone) اتولیت

Benthosema pterotum

شد (جدول ۱). در نتیجه وضعیت سنی این گونه کمتر از ۱ سال تخمین زده شد. رابطه بین تعداد حلقه‌های رشد روزانه یا D (Daily growth rings increments) و طول استاندارد (SL بر حسب میلیمتر) بصورت خطی برابر: $SL=0.87D+12.37$ ($R^2=0.971$) و رابطه بین تعداد حلقه‌های رشد روزانه (D) و وزن فانوس ماهی (W برحسب گرم) بصورت توانی برابر: $W=0.00003D^{1.754}$ ($R^2=0.950$) بیان شد (نمودارهای ۱ و ۲).

در این تحقیق تمام حلقه‌های رشد روزانه دو بار با فاصله زمانی توسط یک فرد شمارش شد و نظر به اینکه در تمام نمونه‌ها ضریب تغییرات دو بار شمارش حلقه‌های رشد کمتر از ۰/۰۵ مشاهده شد ($CV < 0.05$)، میانگین دو بار شمارش برای هر نمونه انتخاب گردید.

بزرگترین نمونه طولی فانوس ماهی (میلیمتر $TL = 51/55$) دارای سنی برابر ۳۴۹ روز و کوچک‌ترین نمونه طولی فانوس ماهی (میلیمتر $TL = 20/90$) دارای سنی برابر ۹۷ روز برآورد

جدول ۱: میانگین‌های طول و وزن فانوس ماهی به همراه مقادیر خطای انحراف معیار طی سال ۱۳۸۸ ($P < 0.05$).

مشخصات نمونه‌ها	تعداد	میانگین	خطای انحراف معیار	حداقل	حداکثر
طول کل (میلیمتر)	۱۱۷	۳۵/۷۹	۰/۷۸	۲۰/۹۰	۵۱/۵۰
	۱۸۳	۴۰/۰۷	۰/۴۲	۲۳/۶۷	۵۱/۵۵
	۳۰۰	۳۸/۵۳	۰/۴۲	۲۰/۹۰	۵۱/۵۵
طول استاندارد ماهی (میلیمتر)	۱۱۷	۲۸/۶۶	۰/۶۳	۱۶/۶۰	۴۰/۹۱
	۱۸۳	۳۲/۵۳	۰/۳۳	۱۹/۶۶	۴۲/۱۸
	۳۰۰	۳۱/۱۳	۰/۳۴	۱۶/۶۰	۴۲/۱۸
وزن ماهی (گرم)	۱۱۷	۰/۳۳	۰/۰۱	۰/۰۵	۰/۸۲
	۱۸۳	۰/۴۸	۰/۰۱	۰/۰۷	۰/۸۴
	۳۰۰	۰/۴۲	۰/۰۱	۰/۰۵	۰/۸۴

همچنین رابطه تعداد حلقه‌های رشد روزانه (D) با طول اتولیت (Otolith Length) OL بصورت زیر می‌باشد:

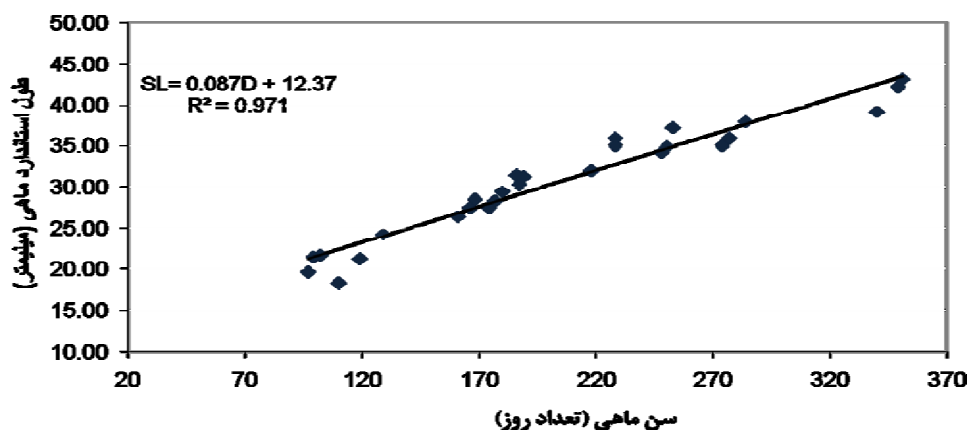
$$(R^2=0.83) OL=3.612D+1022.239$$

که در این رابطه تعداد حلقه‌های رشد روزانه (D) و OL طول اتولیت است (نمودار ۴).

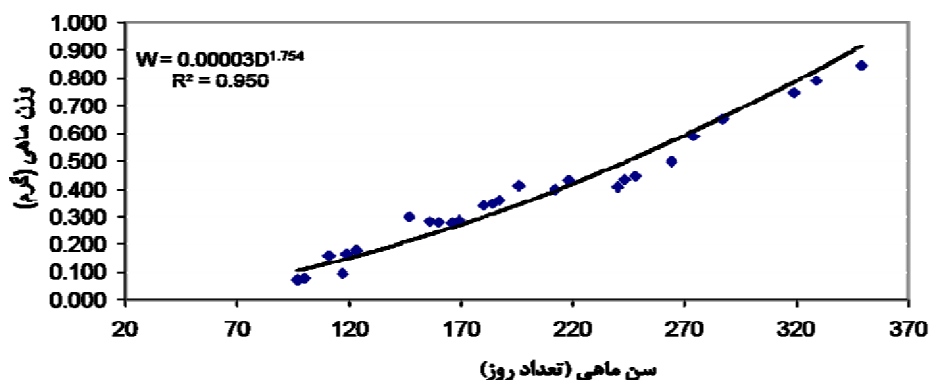
رابطه خطی بین تعداد حلقه‌های رشد روزانه (D) با وزن (OW برحسب گرم) و طول (OL بر حسب میکرومتر) اتولیت بصورت زیر گزارش شده است:

$$(R^2=0.96) OW=0.00001D-0.00035$$

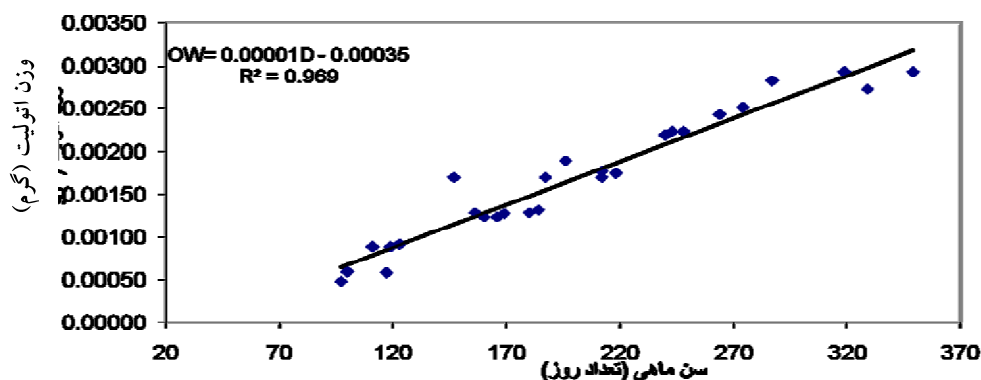
که در این رابطه: تعداد حلقه‌های رشد روزانه (D) و وزن اتولیت (Otolith Weighth) OW می‌باشد (نمودار ۳).



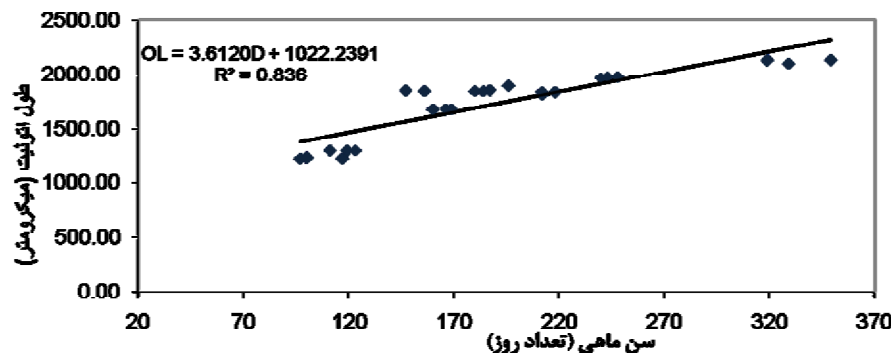
نمودار ۱: ارتباط رشد روزانه فانوس ماهی *Benthosema pterotum* و طول استاندارد در آبهای دریای عمان (۱۳۸۸)



نمودار ۲: ارتباط رشد روزانه فانوس ماهی *Benthosema pterotum* و وزن ماهی در آبهای دریای عمان (۱۳۸۸)



نمودار ۳: ارتباط رشد روزانه فانوس ماهی *Benthosema pterotum* و وزن اتولیت در آبهای دریای عمان (۱۳۸۸)



نمودار ۴: ارتباط رشد روزانه فانوس ماهی *Benthosema pterotum* و طول اتولیت در آبهای دریای عمان (۱۳۸۸)

بحث

یک سال یا در اکثر موارد کمتر از یک سال بوده است. در نتیجه، حداکثر و حداقل سن روزانه حاصله از رده‌های طولی مرتبط در تحقیق حاضر روی فانوس ماهی *B. pterotum* نیز در راستای این نظر می‌باشد. لازم به ذکر است که تحقیقات صورت گرفته درخصوص گونه *Benthosema pterotum* توسط Gjosaeter (۱۹۷۷ و ۱۹۷۸) و Ozawa و Penaflo (۱۹۹۰)، تنها به بررسی ساختار میکرونی درون اتولیت و ارتباط آن با مراحل مختلف زندگی فانوس ماهی و اثبات وجود رشد روزانه در گونه مزبور پرداخته و به بررسی مقدار رشد روزانه و ارتباط آن با وزن و طول و دیگر پارامترهای ماهی و اتولیت آن اشاره ننموده‌اند. در گونه‌هایی از خانواده دیگر ماهیان مشاهده شده که با افزایش رشد و سن، وزن اتولیت نیز بطور خطی بوده است. بعنوان مثال در شگ ماهی اقیانوس آرام چنین روندی دیده می‌شود (Beamish, 1979)، همین رابطه درخصوص سن و وزن اتولیت ماهی *Trisopterus minutus* بصورت خطی بیان شده است (Metin & Ilkyaz, 2008)، در دو گونه *Pleuronectes platessa* و *Gadus morhua* نیز این رابطه با همبستگی بالا گزارش شده است (Cardinale et al., 2004) که با نتایج این تحقیق مشابه می‌باشد.

Linkowski و Fey (۲۰۰۶) به بیان رابطه بین رشد روزانه ماهیان جوان گونه *Gadus morhua* دریای بالتیک پرداخته بطوریکه رابطه رشد روزانه با وزن ماهی رابطه نمایی با همبستگی بالا ($R^2 = 0.843$)، با طول استاندارد رابطه خطی با همبستگی بالا ($R^2 = 0.908$) و همچنین ارتباط متغیرهای ریخت‌سنجی اتولیت شامل عرض، طول و وزن اتولیت با رشد

طبق تحقیقات صورت گرفته، وضعیت سنی فانوس ماهی *B. pterotum* بصورت رشد روزانه گزارش شده است (Gjosaeter, 1977, 1987; Ozawa & Penaflo, 1990)، همچنین اثبات وضعیت سنی در دیگر گونه‌های فانوس ماهیان (خانواده Myctophidae) بصورت رشد روزانه مشهود بوده، بطوریکه با توجه به مهاجرت‌های شبانه‌روزی این گونه ماهیان جهت تغذیه، خطوط تاریک و روشن بصورت روزانه در اتولیت ساجیتا ثبت می‌گردد (Gartner, 1991a; Linkowski, 1991; Giragosov & Ovcharov, 1992; Suthers, 1996; Hayashi et al., 2001a,b; Moku et al., 2001, 2005). با تهیه مقطع از اتولیت ساجیتا فانوس ماهی *B. pterotum* در این تحقیق وضعیت سنی این گونه بصورت روزانه همسو با تحقیقات صورت پذیرفته، گزارش شد.

Linkowski و همکاران (۱۹۹۳) سن فانوس ماهی *Ceratoscopelus warmingii* در ناحیه شمال شرقی اقیانوس اطلس را در حداکثر طول استاندارد ۶۸ میلی‌متر برابر ۳۹۰ روز گزارش نموده است. نتایج تحقیق Takagi و همکاران (۲۰۰۶) با بررسی ۳۰ فانوس ماهی *Symbolophorus californiensis* وضعیت سنی این گونه را بین ۸۱ تا ۵۴۱ روز نشان داده است و حداکثر سن فانوس ماهی *Vinciguerria nimbaria* در طول استاندارد ۵۵ میلی‌متر برابر با ۲۴ روز گزارش شده است (Javier & Panfili, 2000)، همچنین Moku و همکاران (۲۰۰۱) حداکثر سن فانوس ماهی *Diaphus thefa* را ۱۷۷ روز در رده طول ۲۶ (میلی‌متر) $SL =$ و حداقل ۱۲ روز برای طول ۵ (میلی‌متر) $SL =$ گزارش نموده است. نتایج این تحقیقات نشان می‌دهد که در سایر مناطق جهان سن فانوس ماهیان حداکثر

رشد روزانه با طول استاندارد، وزن و طول اتولیت مشاهده و ارتباط مستقیم و توانی بین رشد روزانه و وزن فانوس ماهی مشاهده شد. همچنین ارتباط نرخ رشد با اندازه و سن بصورت منفی گزارش گردید.

تشکر و قدردانی

بدینوسیله از پروفسور Beatriz Morales-Nin از مؤسسه تحقیقات شیلات مدیترانه اسپانیا بدلیل ارائه رهنمودهای ارزنده در راستای نحوه برش اتولیت‌ها به روش پولیش با توجه به امکانات موجود، دکتر Tomasz B. Linkowski و Zofia Bystydzienska-Dolata دانشجوی دکتری تخصصی شیلات، از مؤسسه شیلات لهستان به خاطر آماده‌سازی تعدادی برش از اتولیت‌ها و دکتر فرخ پرافکنده و دکتر ابوالقاسم کمالی، که در طول اجرای این تحقیق از هیچ گونه راهنمایی و مساعدتی دریغ نکردند، تشکر و قدردانی می‌نماییم.

منابع

ولی‌نسب، ت.، ۱۳۸۴. ارزیابی ذخایر و پراکنش فانوس ماهیان *Bentho-sema pterotum* در آب‌های ایرانی دریای عمان. مجله علمی پژوهشی شیلات. سال چهاردهم، پاییز ۱۳۸۴، شماره ۲. صفحات ۱۰۱ تا ۱۱۰.

Alcock A.W., 1890. On the bathybial fishes collected in the Bay of Bengal during the season 1889-1890. Animals and Magazine of Natural History, 33:197-222.

Beamish R.J., 1979. Differences in the age of Pacific hake (*Merluccius productus*) using whole otoliths and sections of otoliths. Journal of Fisheries Research, 36:141-151.

Beamish R.J. and Mahnken, C., 2001. A critical size and period hypothesis to explain natural regulation of salmon abundance and the link age to climate change. Progress Oceanography, 49:423-437.

Brothers E.B., 1984. Otolith studies on early life history stages of fishes applications to systematics. In: Moser, G. (ed.). Ontogeny and

روزانه بترتیب با R^2 برابر با ۰/۹۰۴، ۰/۸۸۶ و ۰/۸۸۶ بطور قوی بصورت خطی بیان نمود، که با نتایج تحقیق حاضر مشابه می‌باشد. لازم بذکر است که تمام مشخصات ریخت‌سنجی اتولیت تابع رشد بدنی ماهیان بوده و با افزایش سن، این متغیرها افزایش پیدا می‌نماید (Campana & Neilson, 1985).

Moku و همکاران (۲۰۰۱) با بررسی رشد روزانه ۳۶ عدد از نابالغین و ۱۳ عدد از لاروهای فانوس ماهی *Diaphus theta* (از خانواده Myctophidae)، ارتباط بین رشد روزانه و طول استاندارد این ماهیان را خطی و ضرایب همبستگی در مرحله جوانی و لاروی بترتیب $R^2 = 0.932$ و $R^2 = 0.942$ را برای این ارتباط‌ها محاسبه نموده، نتایج تحقیق Takagi و همکاران (۲۰۰۶)، رابطه رشد روزانه و طول استاندارد دو گونه فانوس ماهیان *Ceratoscopelus* و *Symbolophorus californiensis* و *warmingii* را با ضرایب همبستگی بالا بترتیب برابر $R^2 = 0.976$ و $R^2 = 0.979$ گزارش نموده است. Rahman و Cowan (۲۰۰۶)، رابطه سن شگ ماهی آب‌های بنگلادش را بصورت ماهانه بیان نموده و رابطه آن را با طول کل ماهی با ضریب همبستگی بالا ($R^2 = 0.9343$) بصورت خطی مشاهده کرد. رابطه بین رشد روزانه و طول استاندارد فانوس ماهی *B. pterotum* نیز مشابه تحقیقات ذکر شده، با همبستگی بالا بصورت خطی گزارش شده است.

نرخ رشد از ۰/۱۳۸ میلیمتر در روز در طول استاندارد ۴۲/۱۸ میلیمتر به ۰/۲۴۱ میلیمتر در روز در طول استاندارد ۱۹/۶۶ میلیمتر در فانوس ماهی *B. pterotum* افزایش یافته بطوریکه با افزایش طول ماهی نرخ رشد کندتر می‌شود. نتایج تحقیقات زیادی اثبات می‌نماید که نرخ رشد در گونه‌های مختلف فانوس ماهیان با افزایش اندازه بدن کاهش پیدا می‌نماید (Kawaguchi & Mauchline, 1982; Gartner, 1991b). بطور مثال، نرخ رشد فانوس ماهی *Diaphus theta* در مراحل جوانی بعد از دگردیسی دارای نرخ رشد ۰/۲۸ میلیمتر در روز (Moku et al., 2001) و برای فانوس ماهی *Myctophum asperum* درست در همین مرحله ۰/۲۰ میلیمتر در روز گزارش شده است (Hayashi et al., 2001b).

این تحقیق نشان داد که حلقه‌های رشد در اتولیت ساجیتا فانوس ماهی *B. pterotum* بصورت روزانه تشکیل می‌شود و با شمارش حلقه‌های رشد روزانه اتولیت بزرگترین فانوس ماهی صید شده در این تحقیق، احتمالاً سن این گروه از ماهیان کمتر از یک سال تخمین زده می‌شود. ارتباط مستقیم و خطی بین

- systematics of fishes. Special Publication. No. 1. American Society of Ichthyologists and Herpetologists. Lawrence, Kansas. pp.50-57.
- Campana S.E., 2001.** Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fisheries Biology*, 59:197-242.
- Campana S.E. and Neilson J.D., 1985.** Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*, 42:1014-1032.
- Cardinale M., Doering-Arjes P., Kastowasky M. and Mosegaard H., 2004.** Effects of sex, stock and environment on the shape of known-age Atlantic cod (*Gadus morhua*) otoliths. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*, 61:158-167.
- Chang W.Y.B., 1982.** A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*, 39:1208-1210.
- Chilton D.E. and Beamish R.J., 1982.** Age determination methods for fishes studied by the ground fish program at the Pacific Biological Station. *Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science*, 60:102P.
- Clarke T.A., 1973.** Some aspects of the ecology of lanternfishes (Myctophidae) in the Pacific Ocean near Hawaii. *Journal of Fisheries Science*, 71:401-434.
- Dye T.S. and Longenecker K.R., 2004.** Manual of Hawaiian fish remains identification based on the skeletal reference collection of Alan C. Ziegler and including otoliths. Society for Hawaiian Archaeology Special Publication. 134P.
- FAO, 2001.** Trilateral workshop on lanternfish in the Gulf of Oman. *FAO Fisheries Report*, 665:22P.
- Fey D.P. and Linkowski T.B., 2006.** Predicting juvenile Baltic cod (*Gadus morhua*) age from body and otolith size measurements. *Journal of Marine Science*, 63:1045-1052.
- Gartner J.V., 1991a.** Life histories of three species of lanternfishes (Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. I. Age and growth patterns. *Journal of Marine Biology*, 111:21-27.
- Gartner J.V., 1991b.** Life histories of three species of lanternfishes (Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico. II. Morphological and microstructure analysis of sagittal otoliths. *Journal of Marine Biology*, 111:11-20.
- Gartner J.V., 1993.** Patterns of reproduction in the dominant lanternfish species of the eastern Gulf of Mexico. With a review of reproduction among tropical, subtropical. Myctophidae. *Journal of Marine Science*, 52:721-750.
- Giragosov V.Y. and Ovcharov O.P., 1992.** Age and growth of the lanternfish *Myctophum nitidulum* (Myctophidae) from the tropical Atlantic. *Journal of Applied Ichthyology*, 32:34-42.
- Gjosaeter H., 1987.** Primary growth increments in otoliths of six tropical Myctophid species. *Journal of Biology and Oceanography*, 4:359-382.
- Gjosaeter J., 1977.** Aspects of the distribution and ecology of the Myctophidae from the west and Northern Arabian Sea. Final report. *FAO*, Bergen. 41P.
- Gjosaeter J. and Tilseth S., 1988.** Spawning behaviour, egg and larval development of the myctophidae fish *Benthosema pterotum*. *Journal of Marine Biology*, 98:1-6.

- Greely T.M., Gartner J.V. and Torres J.J., 1999.** Age and growth of *Electrona antarctica* (Pisces: Myctophidae), the dominant mesopelagic fish of southern Ocean. Journal of Marine Biology, 133:145-1588.
- Green B.S., Mapastone B.D., Carlos G. and Begg G.A., 2009.** Tropical fish otoliths: Information for assessment, management and ecology. Springer Pub. London. UK. 313P.
- Hayashi A., Kawaguchi K., Watanabe H. and Ishida M., 2001a.** Daily growth increment formation and its lunar periodicity in otoliths of the myctophid fish, *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae). Journal of Fisheries Science, 67:811-817.
- Hayashi A., Watanabe H., Ishida M. and Kawaguchi K., 2001b.** Growth of *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae) in the Kuroshio and transitional waters. Journal of Fisheries Science, 67:983-984.
- Hilborn R. and Walters C.J., 1992.** Quantitative fisheries stock assessment: Choice, dynamics and uncertainty. New York Pub. 279P.
- Javier T. and Panfili J., 2000.** Otolith microstructure examination and growth patterns of *Vinciguerrina nimbaria* (Photichthyidae) in the tropical Atlantic Ocean. Journal of Fisheries Research, 46:131-145.
- Jenke J., 2002.** A guide to good otolith cutting. Western Australia Fisheries Research, 141:21P.
- Johannesson K. and Valinassab T., 1994.** Survey of mesopelagic fish resources within the Iranian exclusive economic zone of the Oman Sea. Final Report. FAO Publication, 81P.
- Jones C.M. , 1992.** Development and application of the otolith increment technique. pp.1-11. In: (D.K. Stevenson and S.E. Campana eds.). Otolith microstructure examination and analysis Canadian Special Publication of Fisheries Aquatic Science, 117:126P.
- Kawaguchi K. and Mauchline J., 1982.** Biology of Myctophid fishes (family Myctophidae) in the Rockall Trough, northeastern Atlantic Ocean. Journal of Biology and Oceanography, 1:337-373.
- King M., 2007.** Fisheries biology, assessment and management. Fishing News Book. Blackwell Press. 340P.
- Laine A.O., Momot W.T. and Ryan A., 1991.** Accuracy of using scales and cleithra for aging northern pike from an oligotrophic Ontario Lake. Journal of Fisheries Management, 11:220-225.
- Lewis P.D. and Mackie M., 2002.** Methods used in the collection, preparation and interpretation of narrow barred Spanish Mackerel. Western Australia Fisheries Research Report, 143:23P.
- Li X., Chen Y., He D. and Chen F., 2008.** Otolith characteristics and age determination of an endemic *Ptychobarbus dipogon* (Regan, 1905) in the Yarlung Tsangpo River Tibet. Journal of Environmental Biology Fisheries, 8:53-61.
- Linkowski T.B., 1991.** Otolith microstructure and growth patterns during the early life history of lanternfishes (Family Myctophidae). Canadian Journal of Zoology, 69:177-179.
- Linkowski T.B., Radtke R.L. and Lenz P.H., 1993.** Otolith microstructure, age and growth of two species of *Ceratoscopelus* (Myctophidae) from the eastern North Atlantic. Journal of Marine biology, 167:237-260.
- Longenecker K., 2008.** Relationships between otolith size and body size for Hawaiian Reef fishes. Pacific Science, 62:533-539.

- Metin G. and Ilkyaz T., 2008.** Use of otolith and weight in age determination of cod (*Trisopterus minutus*). Turkish Journal of Fisheries, 2:293-297.
- Moku M., Hayashi A., Mori K. and Watanabe Y., 2005.** Validation of daily otolith increment formation in the larval myctophid fish *Diaphus* spp.. Journal of Fisheries Biology, 67:1481-1485.
- Moku M., Ishimaru K. and Kawaguchi K., 2001.** Growth of larval and juvenile *Diaphus theta* (Myctophidae) in the transitional waters of the Western North Pacific. Journal of Ichthyology Research, 48:385-390.
- Morales-Nin B., 1988.** Caution in the use of daily increments for ageing tropical fishes. Fishbyte, August 5-6, 1988.
- Morales-Nin B., 1992.** Determination of growth in bony fishes from otolith microstructure. FAO Fisheries Technical Paper, 322:51P.
- Morales-Nin B., 2000.** Review of growth regulation processes of otolith daily increment formation. Journal of Fisheries Research, 46:53-67.
- Nafpaktitis B.G. and Nafpaktitis M., 1969.** Lanternfishes (Family: Myctophidae) collected during cruises 3 and 6 of R/V "Anton Bruun in the Indian Ocean. National Historical Science, 5:1-7.
- Nelson J.S., 2006.** Fishes of the world. John Wiley and Sons Publication. 601P.
- Ozawa T. and Penaflor G.C., 1990.** Otolith microstructure and early ontology of a myctophid species *Benthosema pterotum*. Journal of Japan Fisheries Science, 56:1987-1995.
- Pannella G., 1971.** Fish Otoliths: Daily growth layers and periodical patterns. Journal of Science, 173:1124-1127.
- Paxton J.R., Ahlstrom E.H. and Moser H.G., 1984.** Myctophidae relationships. In: (H.G. Moser ed.). Ontogeny and systematics of fishes. Special Publication. No. 1. American Society of Ichthyology and Herpetologists, Lawrence, Kansas. pp.239-244.
- Paxton J.R., 1972.** Osteology and relationships of the lanternfishes (Family: myctophidae). National Historical Science, 13:1-81.
- Paxton J.R., 1979.** Nominal genera and species of lanternfishes (Family: Myctophidae). Contrib. National Historical Science, 332:1-28.
- Peary W.G., Lorz H.V. and Peterson W., 1979.** Comparison of the feeding habits of migratory and non-migratory *Stenobrachius leucopsarus* (Myctophidae). Journal of Marine Biology, 51:1-8.
- Popper A.N. and Lu Z., 2000.** Structure function relationship in fish otolith organs. Journal of Fisheries Research, 46:15-25.
- Rahman M.J. and Cown I.G., 2006.** Lunar periodicity in growth increment formation in otoliths of hilsa shad (*Tenualosa ilisha*, Clupeidae) in Bangladesh waters. Journal of Fisheries Research, 81:342-344.
- Rivatton J. and Bourret P., 1999.** Les Otolithes des Poissons de l'Indo-Pacifique. Institute de recherche pour le development, France. 12:378P.
- Secor D.H., Dean J.M. and Laban E.H., 1992.** Manual for otolith removal and preparation for microstructure. In: (D.K. Stevenson and S.E. Campana eds.). Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries Aquatic Science Series, 117:126P.

- Sparre P., Ursine E. and Venema S.C., 1992.** Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1- manual., FAO, Rome, Italy. 337P.
- Stevenson D.K. and Campana S.E., 1992.** Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries Aquatic Science Series, 11:126P.
- Suthers I.M., 1996.** Spatial variability of recent otolith growth and RNA indices in pelagic juvenile *Diaphus kapalae* (Myctophidae): and effect of flow disturbance near an island. Journal of Marine Freshwater Research, 47:273-282.
- Takagi K., Akihiko Y., Moku, M. and Sassa, C., 2006.** Age and growth of lanternfishes, *Symbolophorus californiensis* and *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae), in the Kuroshio-Oyashio Transition Zone. Journal of Ichthyology Research, 53:281-289.
- Valinassab T., Pierce G.J. and Johannesson K., 2007.** Lanternfish (*Bentosema pterotum*) resources as a target for commercial exploitation in the Oman Sea. Journal of Applied Ichthyology, 23:573-577.
- Wang J.T. and Chen C., 2001.** A review of lanternfishes (Families: Myctophidae and Neoscopelidae) and their distributions around Taiwan and the Tungsha Island with notes on seventeen new records. Zoological Studies, 40:103-126.

Growth pattern and daily growth increment in lanternfish (*Benthosema pterotum*) of the Oman Sea

Valinassab T.^{(1)*} and Hosseini Shekarabi P.⁽²⁾

t_valinassab@yahoo.com

1- Iranian Fisheries Research Organization, P.O. Box: 14155-6116 Tehran, Iran

2- Islamic Azad University, Science and Research Branch, P.O. Box: 1415-755 Tehran, Iran

Received: July 2010

Accepted: February 2011

Keywords: Lanternfish, *Benthosema pterotum*, Otolith, Morphometric, Oman Sea

Abstract

Lanternfish (*Benthosema pterptum*) is one of the most important fish species in the Oman Sea. We randomly sampled 300 myctophids from different depths in spring and winter 2009 in the Oman Sea using mid-water trawls. Male to female sex ratio was 0.36:0.64. The thin sections (60-80µm) of sagitta otoliths of the fish were prepared using polishing method. These sections showed that increment growth rings of lanternfish otolith are formed daily and the age condition is distinguishable on a daily basis. We found the life span of the species to be short (with a maximum of 349 micro-increments counted) and probably less than a year. The relationship between standard length (SL) and daily growth increment (D) was expressed as the linear equation: $SL=0.87D+12.37$ ($R^2=0.97$). The relationship between lanternfish weight (W) and daily growth increment (D) was expressed as power equation: $W=0.00003D^{1.754}$ ($R^2=0.95$). Furthermore, morphometrical characteristics of otolith including otolith weight and length and daily growth increment relationships were expressed as linear equation ($R^2=0.96$ and $R^2=0.83$). The results showed that lanternfish growth rate were in the range 0.241mm/d-1 to 0.138mm/d-1 and decreased by body size and age in this range.

*Corresponding author