

Roditeljska skrb kod riba

Lučev, Antonia Jelena

Undergraduate thesis / Završni rad

2019

Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj: **University of Split / Sveučilište u Splitu**

Permanent link / Trajna poveznica: <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:226:350838>

Rights / Prava: [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-26**



Repository / Repozitorij:

[Repository of University Department of Marine Studies](#)



UNIVERSITY OF SPLIT



SVEUČILIŠTE U SPLITU
SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA
PREDDIPLOMSKI STUDIJ MORSKO RIBARSTVO

Antonia Jelena Lučev

RODITELJSKA SKRB KOD RIBA

Završni rad

Split, rujan 2019.

SVEUČILIŠTE U SPLITU
SVEUČILIŠNI ODJEL ZA STUDIJE MORA
PREDDIPLOMSKI STUDIJ MORSKO RIBARSTVO

RODITELJSKA SKRB KOD RIBA

Završni rad

Predmet: Ribarstvena biologija i ekologija I

Mentor:

Izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Student:

Antonia Jelena Lučev

Split, rujan 2019.

Sveučilište u Splitu
Sveučilišni odjel za studije mora
Preddiplomski studij Morsko ribarstvo

Završni rad

RODITELJSKA SKRB KOD RIBA

Antonia Jelena Lučev

Sažetak

Roditeljska skrb razvijena je kod samo 25% vrsta riba, ali je jako raznolika. Slatkovodne vrste riba više skrbe o potomcima (57% porodica) nego morske vrste (16% porodica). Postoji pet mogućih načina provođenja roditeljske skrbi: odsustvo skrbi nakon skrivanja (ne)oplođenih jaja, skrb mužjaka, skrb ženke, biparentalna i multiparentalna skrb. Skrb samo mužjaka (očinska) dominira s 84%. Skrb samo ženki (majčinska) je tipično povezana s unutarnjim nošenjem potomstva. Roditeljska skrb poboljšava preživljavanje i razvoj mladih. Tri glavna troška skrbi su smanjeno preživljavanje roditelja, produljeno vrijeme do idućeg mrijesta i smanjen fekunditet u budućnosti. Roditeljska skrb kod riba manifestira se u traženju sigurnog mjesta za polaganje jaja, u zaštiti već izlegnutih jaja (od hipoksije, sušenja, patogena), gradnji gnijezda, obrani i hranjenju mladih što je rijetko i kratkoročno. Neke vrste riba razvile su specijalne morfološke strukture na tijelu za čuvanje jaja. Nose ih tako na specijaliziranim koštanim kukama, na koži abdomena, ispod škrga, u ustima ili ih čuvaju u utrobi (viviparija). Čuvanje slobodno plivajućih stadija kod riba je rijetkost. Roditeljska skrb kod riba bitno se razlikuje u odnosu na skrb kod drugih kralježnjaka. Znanstvenici smatraju da je roditeljska skrb kod riba imala utjecaj na evoluciju roditeljske skrbi kod životinja generalno.

(32 stranice, 18 slika, 2 tablice, 62 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

Ključne riječi: ribe, koštunjače, hrskavičnjače, roditeljska skrb

Mentor: izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

Ocjenjivači:

1. doc. dr. sc. Marin Ordulj
2. prof. dr. sc. Svjetlana Krstulović Šifner
3. izv. prof. dr. sc. Josipa Ferri

University of Split
Department of Marine Studies
Undergraduate study Marine Fishery

BSc Thesis

PARENTAL CARE IN FISHES

Antonia Jelena Lučev

Abstract

Parental care is evolved in only 25% of fish species, but is highly variable. The freshwater species provide more care for offspring (57% families) than marine species (16% families). There are five possible types of parental care: absence of care after hiding (un)fertilized eggs, male, female, biparental and multiparental care. The male-only care (paternal) dominates with 84%. Female-only (maternal) care is typically associated with internal bearing. The benefit of parental care is that it improves survival and development of young. Three main costs are decreased parental survival, increased time until the next breeding attempt and reduced future fecundity. The parental care in fishes is manifested in finding a protected place for laying eggs, in protection of already hatched eggs (from hypoxia, drying, pathogens), nest building, defence and feeding which is rare and short-term. Some fish species have developed special morphological structures on the body to guard eggs. They carry them in hook, on the skin of abdomen, under the gills, in mouth or keep them in the womb (vivipary). Safeguarding free floating forms in fish is seldom. Parental care in the fish differs greatly from the care in other vertebrates. Scientists considered that parental care in fish has affected the evolution of parental care in animals generally.

(32 pages, 18 figures, 2 tables, 62 references, original in: Croatian)

Keywords: fish, teleosts, elasmobranchs, parental care

Supervisor: Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

Reviewers:

1. Marin Ordulj, PhD / Assistant Professor
2. Svjetlana Krstulović Šifner, PhD / Full Professor
3. Josipa Ferri, PhD / Associate Professor

SADRŽAJ:

1. UVOD	1
2. RAZRADA TEME	2
2.1. Tipovi roditeljske skrbi	2
2.2. Načini roditeljske skrbi	5
2.2.1. Skrb u stadiju jaja	5
2.2.2. Viviparija.....	10
2.2.3. Čuvanje slobodno plivajućih stadija	11
2.3. Različiti primjeri roditeljske skrbi.....	12
2.4. Posljedice roditeljske skrbi.....	14
2.5. Evolucija roditeljske skrbi kod riba	18
2.5.1. Filogenija roditeljske skrbi.....	19
2.6. Razlika roditeljske skrbi kod riba i drugih kralježnjaka	23
3. ZAKLJUČCI.....	27
4. LITERATURA	28

1. UVOD

Kod životinjskih vrsta koje pripadaju nadrazredu riba (Pisces) otkriveni su vrlo raznoliki načini skrbi za potomstvo. Pod pojmom skrbi obuhvaćeni su svi odnosi roditelja prema potomcima od trenutka oplodnje do njihovog samostalnog života (Wootton i Smith, 2014). Mnoge ribe ne brinu za svoja jajašca niti za mlade jedinke. Prema istraživanjima koje su proveli Breder i Rosen (1966), oko 25% ribljih vrsta pokazuje neki od tipova roditeljske skrbi. Istražujući ovo područje znanstvenici su točno definirali pojam skrbi kod riba, njenu funkciju i tipove, utjecaj na jednog ili oba roditelja koji ju provode, kao i na razvoj pomlatka o kojem se skrbi. Funkcija roditeljske skrbi je povećavanje stope preživljavanja i kvalitete pomlatka u ranim razvojnim stadijima što uključuje sofisticiraniju skrb (npr. provjeravanje pomlatka, opskrbu fetusa hranjivima izravno kroz vezu s majkom) i zaštitu od predatora (kanibalizam). Roditeljska skrb zahtijeva veliku energetska potrošnju roditelja što se odražava na njihov rast i daljnju reproduktivnu sposobnost.

Prema Blumer (1979) i Keenleyside (1979), poznato je mnoštvo oblika roditeljske skrbi (Slika 1). Najraširenija je zaštita ranih razvojnih stadija kroz agresivnu obranu koja uključuje teritorijalnost povezanu s pripremom mjesta za razmnožavanje i/ili zaštitu položenih jaja. Tip roditeljske skrbi može varirati unutar iste porodice. Razlikujemo djeljivu i nedjeljivu skrb. Djeljiva skrb je ona koja se dijeli među potomcima jednoliko (zaštita od predatora), dok je nedjeljiva skrb ograničena na manji broj potomaka ili na samo jednog (hranjenje) (Wootton i Smith, 2014).



Slika 1. Riba iz porodice Cichlidae okružena mladima (izvor:

<https://scicomstation.wordpress.com>).

2. RAZRADA TEME

Kod tipova roditeljske skrbi kod riba razmatra se ulaganje roditelja nakon oplodnje jer prije oplodnje samo ženke brinu o pomlatku (žumanjak, zaštitna membrana jaja). Nakon oplodnje, osim ženki, brigu o potomstvu preuzima sam mužjak, ali i oba roditelja zajedno ili naizmjenice. Od 500 istraživanih porodica riba, njih oko 30% pokazuje neki oblik roditeljske skrbi i to u velikom broju slučajeva (78%) skrb provodi samo jedan roditelj i to najčešće mužjak (Balshine i Sloman, 2011).

2.1. Tipovi roditeljske skrbi

S obzirom na to da li skrbe i na koji način o svom potomstvu, razlikujemo pet tipova roditeljske skrbi kod riba i to:

1) *odsustvo skrbi nakon oplodnje*

Do izostanka skrbi dolazi kada nijedan roditelj ne može povećati vjerojatnost preživljavanja pomlatka nakon oplodnje. Ovo objašnjava tip mrijesta u kojem se gamete otpuštaju u vodeni stupac bez daljnjeg investiranja roditelja. Ovakav tip skrbi opažen je kod porodica Clupeidae i Engraulidae, kod mnogih koraljnih te nekih slatkovodnih vrsta riba.

2) *očinska skrb*

Istraživanja pokazuju da je skrb mužjaka kod riba mnogo zastupljenija od skrbi ženki. Točnije, istraživanja pokazuju da ona doseže i do oko 84% od ukupne skrbi kod riba (Balshine i Sloman, 2011). Ukoliko mužjak preuzme skrb o jajima koja uključuje obranu od predatora, ali ne hranjenje i inkubaciju, to omogućava mnogim skupinama jaja da budu istovremeno zbrinuta, a ženkama da se mrijeste nekoliko puta tijekom sezone mrijesta štedeći im energiju i osiguravajući vrijeme potrebno za hranjenje. Čuvanje potomaka u ustima mužjaka omogućava skrb više legla istovremeno i to onih u stadiju jaja i slobodno plivajućih jedinki.

3) *majčinska skrb*

Ova je skrb manje zastupljena kod riba, iako se pretpostavlja da ženke uspješnije skrbe o jajima od mužjaka. Kod skrbi slobodno plivajućih stadija, rijetko je moguće da ženka skrbi o više legla istovremeno. Skrb ženki kod riba se javlja i kod živorodnih vrsta kod kojih nije moguće sa sigurnošću utvrditi očinstvo. Ako ženke proizvode nekoliko legla

po sezoni mrijesta, produžit će se sezona mrijesta, mužjaci će tražiti nove ženke, a to često rezultira napuštanjem mužjaka. Ako se ženke mrijeste jednom, u isto vrijeme tijekom sezone mrijesta, selekcija će biti usmjerena na mužjake jer oni ne mogu povećati broj jaja, za razliku od ženki koje ne gube mogućnost stvaranja drugih legla.

4) *biparentalna skrb*

Korisna je u slučajevima kada su dva roditelja koja zajedno skrbe o potomstvu barem dvostruko uspješnija u reprodukciji, nego kad skrbi samo jedan od njih. Prednosti biparentalne skrbi su što dvije odrasle jedinke zajedno mogu lakše otjerati predatora kojeg, zbog veličine ili brojnosti, ne može otjerati samo jedan roditelj. Također, jedan roditelj može ostati uz mlade, dok drugi roditelj tjera predatora ili jedan od roditelja, u manje zahtjevnim periodima, može biti oslobođen dužnosti čuvanja kako bi se nahranio (Perrone i Zaret, 1979). Jedan je roditelj često dovoljan za obranu jaja od predatora, ali ne i za uspješno čuvanje slobodno plivajućih mladih jedinki. Korist od biparentalne skrbi ne ide u prilog razvoju poliginije kod riba (Barlow, 1974).

5) *multiparentalna skrb*

Javlja se u slučajevima kad jedinka može pružiti pomoć korisnu za više od jednog legla. Pretpostavka je da se pojavljuje kad mužjak kontrolira pristup k više mjesta za čuvanje jaja. Nakon što se jaja izlegu ženke mogu ostati i čuvati mlade ili mogu napustiti teritorij zajedno s mladima. Ako mladi ostanu na teritoriju mužjaka poslije izlijeganja, mužjak je u mogućnosti investirati u potomstvo, kao što je zaštita mladih od predatora. Skrb jedne ženke i dva mužjaka o leglu čini se nevjerojatnom jer zahtjeva od ženke da leže jaja u serijama, a potom ih čuva zajedno s mužjacima. To je oblik roditeljskog ulaganja koji bi mužjaci individualno mogli provesti bez troška za ženu. Ovakav oblik skrbi omogućava mužjacima pristup mrjestilištima, a ženki daje slobodu hranjenja i omogućava daljnju produkciju jaja. Što se tiče slobodno plivajućih stadija, teoretski je moguće provesti ovakav tip skrbi s obzirom na to da ako dvije ribe mogu bolje zaštititi leglo, onda bi tri trebale još bolje. Mužjak i dvije ženke mogli bi se brinuti o mladima obiju ženki ili bi ženka mogla leći jaja za svakog od dva mužjaka, a u oba slučaja sve tri jedinke se brinu o mladima (Perrone i Zaret, 1979). Pretpostavkom da briga triju riba o leglu povećava reproduktivni uspjeh za nešto manje od 50% od skrbi dviju riba, gubitak reproduktivnog uspjeha koji bi rezultirao napuštanjem treće ribe bio bi manji nego gubitak napuštanjem jedne od riba kod biparentalnog tipa skrbi. Ako se pak dogodi da jedna od tri ribe napusti leglo, druge dvije imaju dvije opcije – ili napustiti leglo ili ostati sbrbiti o tuđim potomcima. Ovaj tip skrbi kod slobodno plivajućih stadija još uvijek nije pronađen.

Kod vrsta *Sarotheron galileaus* (Slika 2A) i *Ameiurus nebulosus* (Slika 2B) unutar iste populacije pojavljuju se tri različita tipa skrbi (mužjaka, ženke i biparentalna).



A

B

Slika 2. A) *Sarotheron galileaus* i B) *Ameiurus nebulosus* (izvor: A)

<http://www.israquarium.co.il/Fish/IsraelFish/Sarotherodon%20galilaeus%20galilaeus.html>; B) http://www.hlasek.com/ameiurus_nebulosus1en.html).

Čimbenici koji određuju koji tip roditeljske skrbi će se razviti su:

1) *stupanj pouzdanosti očinstva*

Kod riba razlikujemo vanjsku i unutarnju oplodnju. Ako ženka pusti gamete u vodeni stupac ili ako pristup drugim mužjacima nije ograničen, očinstvo ne može biti utvrđeno sa sigurnošću. Niska pouzdanost očinstva negativno utječe na roditeljsko investiranje mužjaka. Očinstvo sa sigurnošću može biti utvrđeno samo kad su jaja položena na površini ili u gnijezdu unutar teritorija mužjaka te oplođena pri polaganju. U takvim slučajevima bi mužjak trebao skrbiti o potomcima.

2) *razlika spolova u sposobnosti ulaganja poslije izlijeganja jaja*

Mužjaci i ženke nemaju istu sposobnost pružanja skrbi pomlatku. Ženka koja mnogo ulaže u jaja bit će ograničena u daljnjim ulaganjima u potomstvo. S obzirom da jaja sadrže zalihe hrane, ženka se mora hraniti da bi producirala druge grupe jaja. Kako je briga o jajima nekompatibilna s hranjenjem trošak čuvanja jaja za ženku je velik i sprječava produkciju većeg broja novih jaja. Naspram tome, mužjaci bi trebali biti u boljem fiziološkom stanju za čuvanje jaja zbog relativno niskih troškova proizvodnje sperme (DeMartini, 1976). Također, mužjaci mogu skrbiti o više legla istovremeno kod skupina jaja koja ne uključuju inkubaciju i hranjenje, već isključivo čuvanje od predatora jer imaju mogućnost mnogostrukog mriještenja u kratkim intervalima između hranjenja. Primjer je mužjak *Aequidens portalegrensis* koji se može mrijestiti na dnevnoj bazi, dok ženke te

vrste ne mogu više od jednom svakih pet dana (Polder, 1971). Ova razlika spolova pronađena je i kod porodice Cichlidae (Fryer i Iles, 1972).

3) dostupnost partnera

Kod čuvanja legla, vrijednost mužjakova roditeljskog ulaganja trebala bi se poslije izlijeganja jaja smanjiti na razinu koja smanjuje šanse za dodatni mrijest čime se osigurava njegova skrb o potomcima. Iako čuvanje jaja može omogućiti ulaganje u više različitih legla istovremeno, čuvanje mladih trebao bi biti ograničavajući čimbenik jer bi suprotno zahtijevalo od mužjaka da smanji svoju zaštitu mladih dok se udvara i mrijesti čime bi povećao rizik od gubljenja potomstva. Riba bi trebala biti sposobna čuvati više od jednog legla u isto vrijeme ako ispunjava neke od sljedećih uvjeta:

- a) da su jaja čuvana u tjelesnoj šupljini pa mogu biti nošena zajedno s mladima iz prethodnog legla koji se sele u potrazi za hranom,
- b) da se sva legla razvijaju simultano i u blizini tako da svi mladi počinju plivati u isto vrijeme (javlja se kad se ženke mrijeste istovremeno),
- c) vrijeme izlijeganja je različito, ali mladi ostaju na mjestu mrijesta dok se zadnja jaja ne izlegu (vrlo rijetko jer mlade ribe moraju same pronaći hranu).

2.2. Načini roditeljske skrbi

Ribe su razvile različite načine skrbi o potomstvu koji se mogu podijeliti na skrb u stadiju jaja, rađanje živih mladih (viviparija) i čuvanje neovisnih, slobodno plivajućih stadija.

2.2.1. Skrb u stadiju jaja

Fekunditet kod riba varira od dva kod nekih morskih pasa pa sve do 300 milijuna kod velikog bucnja (*Mola mola*) godišnje. Na žalost samo oko 30 jajašaca velikog bucnja preživi do sezone parenja, a svako je jaje manje od točke na kraju ove rečenice. Pravilo kod riba je da veći broj jaja polažu vrste koje se ne brinu za potomstvo, a manji broj one koje se brinu. Također, vrste koje žive u nepovoljnim temperaturnim uvjetima imaju veća jaja koja im osiguravaju uspješnije preživljavanje u prirodi. Broj jaja i njihova veličina obrnuto su proporcionalni, odnosno što su jaja veća, njihov broj je manji i obrnuto. S

obzirom na veličinu jaja prema starosti ribe, izraženo u količini jaja po kilogramu tjelesne mase, razlikujemo dvije skupine riba. U prvoj se skupini povećanjem tjelesne mase povećava i količina jaja (šaran, *Cyprinus carpio*), a u drugih riba se broj jaja sa starosti smanjuje po kilogramu mase (salmonidi). Fekunditet ne pokazuje nužno točan fertilitet, odnosno broj stvarno položenih jaja. Zrela jaja koja ne budu izbačena prilikom mriještenja podliježu resorpciji. Proteini, masti i minerali u resorbiranim jajima se koriste za rast i produkciju ostalih jaja. Broj položenih jaja varira unutar vrste, a ovisi o veličini ribe, broju oplodjenih jaja i fiziološkom stanju ženke.

U vrijeme sezone parenja ribe polažu jaja na razna mjesta kao što su:

1) *na kamenja i alge ili u obliku užeta koja se drže zajedno prianjajućom membranom*

Vrste poput *Lophius* spp. prije polaganja jaja oblože želatinoznim vanjskim omotačem (Ofstad i Laurensen, 2007). Neke anadromne vrste, poput *Salmo salar*, *Acipenser* spp. i *Oncorhynchus* spp., u supstratu kopaju rupe u koje polažu jaja, zakapaju ih i odmah napuste (Slika 3A). Jaja također mogu biti položena i u ljušturu školjkaša i puževa (porodica Cyprinidae, vrsta *Rhodeus* spp.) (Slika 3B).



A

B

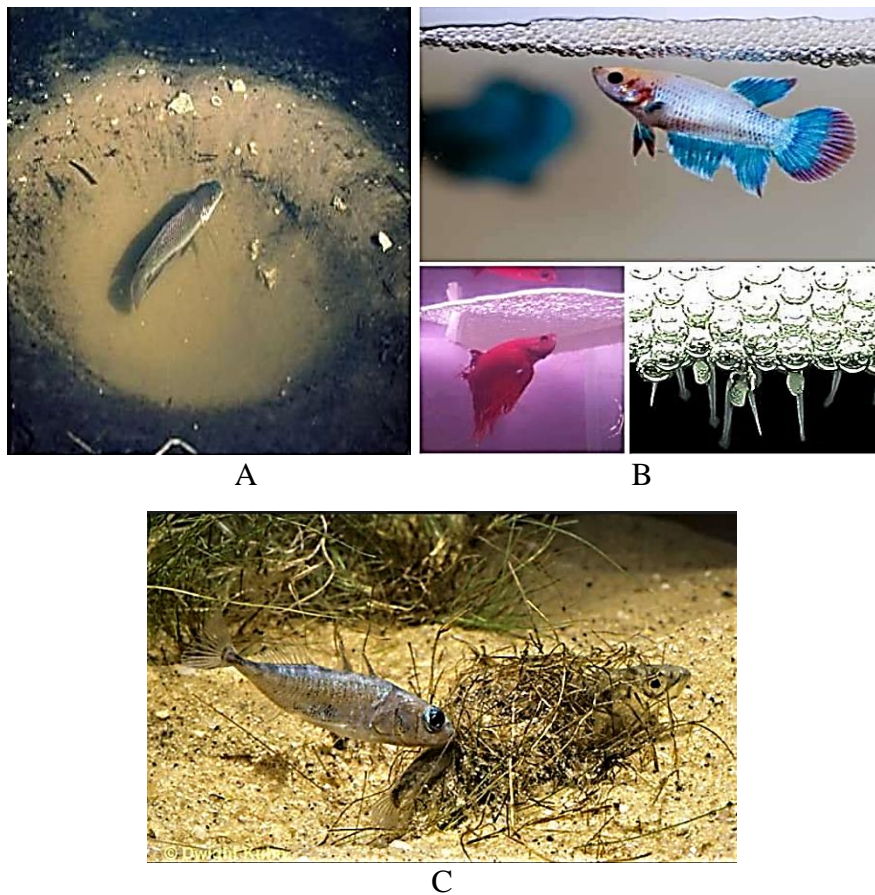
Slika 3. A) *Protopterus* polaže jaja u rupe u supstratu. B) Jaja vrste *Rhodeus* spp. položena u napuštenu ljušturu puža (izvor:

<https://www.slideshare.net/asimhaq1/parental-care-in-fishes-by-tanzeeba-amin>).

2) *polaganje jaja u gnijezda*

Gnijezdo izgrađuje sam mužjak ili mužjak i ženka zajedno, ali nikad sama ženka. Kao materijal za gradnju koriste alge, šljunak i tjelesne izlučevine. Najčešći tipovi gnijezda su zdjelasta (*Centrarchidae*, *Cichlidae*), kružna (*Amia calva*), gnijezda nalik jazbini,

bačvasta (*Gasterosteus aculeatus*), u obliku šalice, plutajuća i pjenasta gnijezda (*Betta* sp., Slika 4).

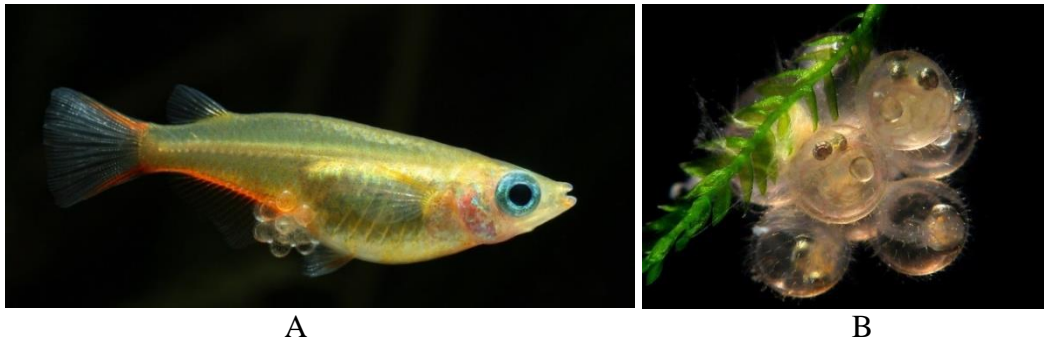


Slika 4. A) Kružno gnijezdo (*Amia calva*); B) Pjenasto gnijezdo (*Betta* sp.); C) Ženka *Gasterosteus aculeatus* u bačvastom gnijezdu (izvor za A) i B)

<https://www.slideshare.net/asimhaq1/parental-care-in-fishes-by-tanzeeba-amin>; izvor za C) <https://dkphoto.photoshelter.com/image/I0000Ou4UFDc8WrI>.

3) na tijelu roditelja

Zabilježeno je više različitih načina na koje ribe nose i istovremeno čuvaju svoja jajašca na svom tijelu. Kod vanjskog nošenja jaja se pričvršćuju za tijelo roditelja ili se čuvaju u posebnim strukturama (Wootton i Smith, 2014). Neke vrste (*Oryzia latipes*, Adrianichthyidae) pričvršćuju jaja za ženku pomoću ljepljivih niti vrlo brzo nakon mrijesta i tako ih čuvaju sve dok ih ženka "ne otrese" o vegetaciju (Slika 5).



Slika 5. A) Ženka *Oryzias latipes* nosi jaja; B) Jaja ostavljena na vegetaciji.

(izvori: A) www.seriouslyfish.com/species/oryzias-woworae/;

B) [www.nikonsmallworld.com/galleries/2008\)-photomicrography-competition/embryonated-eggs-of-oryzias-latipes-japanese-rice-fish-in-vesicularia-dubya](http://www.nikonsmallworld.com/galleries/2008)-photomicrography-competition/embryonated-eggs-of-oryzias-latipes-japanese-rice-fish-in-vesicularia-dubya)).

Vrsta *Kurtus gulliveri* (Kurtidae) je jedinstvena jer jedinke imaju koštanu kuku koja nosi skupinu (ne)oplođenih jaja dok se ne izlegu, a ona također ima i funkciju zaštite od mulja te nošenja jakim plimnim kretanjima vode. Nije poznato kako se jaja pričvrste na kuku (Wootton i Smith, 2014) (Slika 6A).

Kod mnogo filogenetski različitih porodica javlja se čuvanje jaja u ustima. Jedan ili oba roditelja sakupljaju jaja prije ili nedugo nakon oplodnje u usta (Slika 6B). Kod mnogih afričkih vrsta porodice Cichlidae, nakon sakupljanja jaja u usta, ženka gricka analnu peraju ili genitalno područje mužjaka, koji zatim ispušta spermu što rezultira oplođenim jajima u ustima ženke. Kod *Bujurquina vittata* (Cichlidae) ljepljiva jaja se prvo polože na lišće gdje ih roditelji provjetravaju prsnim perajama dok se ne izlegu mladi (otprilike 32 sata), a zatim se inkubiraju u ustima od strane oba roditelja. Kod ovog tipa čuvanja jaja za normalan razvoj neophodno je njihovo miješanje. Zanimljivo je da se pripadnici porodice Cichlidae mogu hraniti i za vrijeme čuvanja jaja u ustima. Bukalna šupljina vrsta koje čuvaju jaja u ustima veća je nego kod srodnih vrsta koje ne čuvaju jaja na taj način. Postoje čak i razlike unutar vrste kada samo jedan spol čuva jaja. Spol koji čuva jaja ima veću bukalnu šupljinu od spola koji ne skrbi. Primjer je vrsta *Apogon doederleini* (Apogonidae) kod koje mužjak ima veću bukalnu šupljinu od ženke u sezoni razmnožavanja, ali i nakon nje, što ukazuje na prilagodljivu fleksibilnost u morfologiji bukalne šupljine.



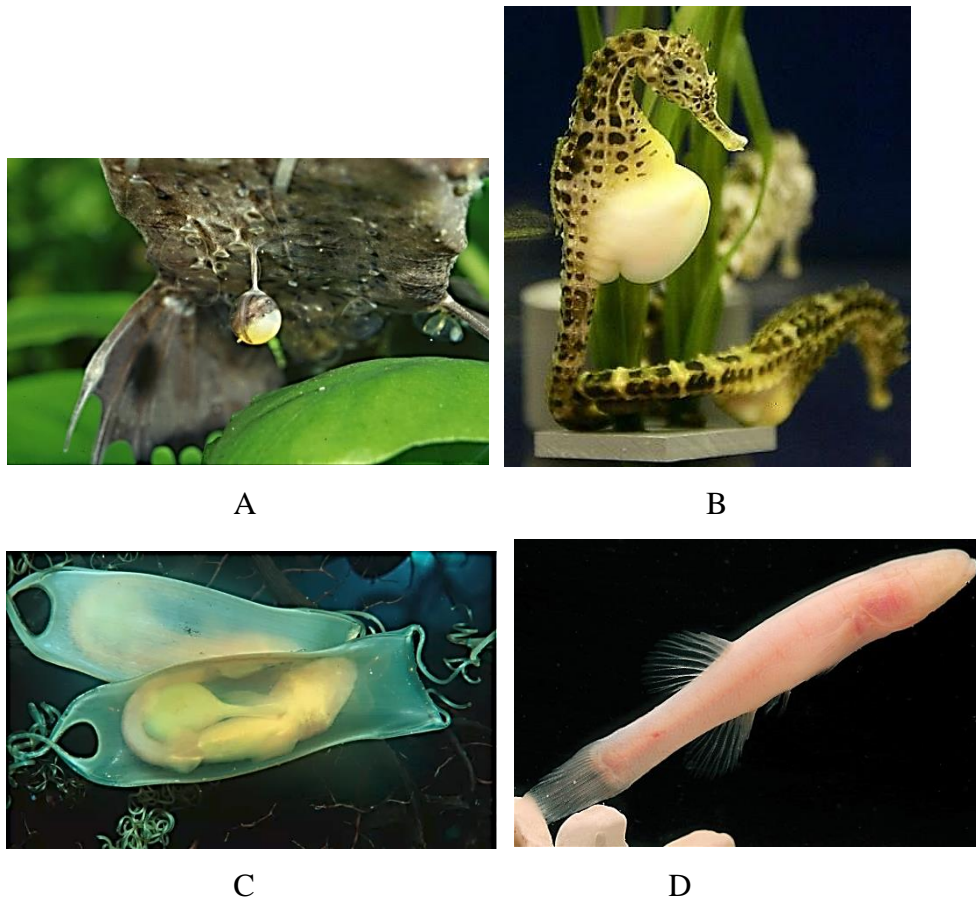
A



B

Slika 6. Čuvanje jaja A) na koštanoj kuci (*Kurtus gulliveri*) i B) u ustima mužjaka (*Opistognathus aurifrons*) (izvor: <https://www.dailymail.co.uk/sciencetech/article-2313928/Yellow-headed-jawfish-Male-fish-takes-task-protecting-eggs--cramming-mouth.html>).

Čuvanje jaja na koži zastupljeno je kod nekoliko porodica i poznato je da zahtjeva morfološke prilagodbe. Kod porodice Aspredinidae jaja su pričvršćena za ventralnu površinu kože ili direktno na tijelo (*Pterobunocephalus* spp.). Mogu biti obješena za specijalizirana tkiva koja služe kao mjesto prihvaćanja embrija (Wootton i Smith, 2014). Te se izrasline javljaju samo tijekom vremena plodnosti i pretpostavlja se da pružaju mjesto razmjene plinova i hranjiva između ženke i potomaka (Slika 7A). Također, neke vrste kao što su riba šilo (*Hippocampus* spp.) i morski konjic (*Syngnathus* spp.) pohranjuju jaja u trbušnu vrećicu (Slika 7B). Neke vrste morskih pasa i raža štite jaja pomoću kožnatih čahura poznatih pod nazivom sirenine torbice (Slika 7C). Kod vrsta porodice Amblyopsidae, jaja se čuvaju u škržnoj komori i čak premještaju u kloaku kako bi se preciznije smjestila. Amblyopsidae čuvaju potomke najduže od svih ribljih vrsta (Helfman i sur., 2009) (Slika 7D).



Slika 7. Čuvanje jaja. A) Ženka *Platystacus cotylephorus* nosi mlade pričvršćene za abdomen; B) u trbušnoj vrećici (*Syngnathus* spp.); C) u kožnatoj čahuri (*Scyliorhinus canicula*); D) čuvanje jaja u škržnoj komori kod Amblyopsidae (izvor: https://www.aquaticrepublic.com/common/image.php?image_id=4805).

2.2.2. Viviparija

Kod hrskavičnjača viviparija je zastupljena kod rodova *Scoliodon* i *Mustelus* koje čuvaju mlade u uterusu. Kod koštunjača vivipariju nalazimo kod rodova *Zoarces*, *Gambusia* i *Poecilia*, koje mlade čuvaju u ovariju u kojem se hrane embriotrofičkim materijalom (najčešće otpuštene folikule oocita). Na Slici 8 prikazana je viviparija limunskog morskog psa (*Negaprion brevirostris*).



Slika 8. Viviparija kod morskog psa (*Negaprion brevirostris*) (izvor: <https://www.quora.com/What-are-some-examples-of-viviparous-animals>).

2.2.3. Čuvanje slobodno plivajućih stadija

Ovaj tip skrbi pronađen je kod porodica Gasterosteridae, Centachidae i Ictaluridae. Kod ribe diska *Symphysodon* spp. (Cichlidae) jedinke hrane svoje mlade sekrecijom mukusa iz tijela (Buckley i sur., 2010) (Slika 9). Istraživanja mukusa su pokazala da se u prva tri tjedna nakon izlijevanja mladih razina antitijela i proteina u njegovom sastavu jako povećava, a četvrti tjedan vraća opet na razinu prije izlijevanja mladih što se stavlja u paralelu s majčinim mlijekom kod sisavaca.



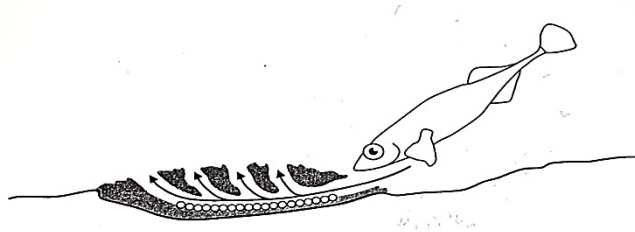
Slika 9. *Symphysodon* spp. s mladima (izvor: www.pinterest.com/pin/575334921140844667/).

2.3. Različiti primjeri roditeljske skrbi

Različitim načinima provođenja skrbi moguće je zaštititi mlade od hipoksije, sušenja i patogena, osigurati im hranu te postići bolju kvalitetu pomlatka:

1) zaštita od hipoksije i sušenja

Kako bi ih zaštitili od hipoksije i sušenja roditelji provjetravaju izlegnuta jaja. Provjetravanje ima više oblika, a često uključuje strujanje vode preko jaja korištenjem prsnih peraja čime se uklanjaju metabolički ostaci i donosi voda bogata kisikom (Slika 10). Kako bi spriječili gubljenje jaja tijekom ovog procesa roditelji se simultano kreću prema naprijed koristeći rep, što je energetski vrlo zahtjevno i može se usporediti s trčanjem u mjestu. Ovakav način zaštite često varira s obzirom na uvjete u okolišu.



Slika 10. Provjetravanje jaja prsnim perajama kod koljuške (*Gasterosteus aculeatus*).

Strelice pokazuju smjer strujanja vode u gnijezdu (izvor: Wootton i Smith, 2014).

Drugi način zaštite mladih od hipoksije i sušenja poznat je kod nekih vrsta porodice Cichlidae, koje, da bi adekvatno oksigenirale rane razvojne stadije jaja, odlažu potomke na vegetaciju iznad supstrata. Mnogi embrionalni stadiji ove porodice proizvode mukusna vlakna iz žlijezda na glavi i na taj način sprječavaju raspršenje iz gnijezda nakon izlijeganja. Treći, ujedno i najradikalniji način zaštite od hipoksije i sušenja je filijalni kanibalizam koji nastaje kao odgovor na smanjene količine dostupnog kisika. Poznat je kod koraljne vrste *Stegastes leucostictus* (Pomacentridae) koja pokazuje uklanjanje manjeg broja jaja u razvoju iz gnijezda čime ubrzava napredak drugih jaja uz veću stopu preživljavanja.

Postoje i atipične vrste riba čija jaja su izložena zraku tijekom razvoja ili se mrijeste na kopnu. U oba slučaja jaja i embriji pokazuju prilagodbe koje ograničavaju isušivanje. Jedna vrsta kopnenog mrijesta kod koje postoji i roditeljska skrb zabilježena je kod *Coppella arnoldi* (Lebiasinidae) koja poslije mrijesta polaže jaja s unutarnje strane lišća

koje visi iznad površine vode(Slika 11). Mužjak laganim udaranjem repa o površinu vode sprječava isušivanje jaja.



A

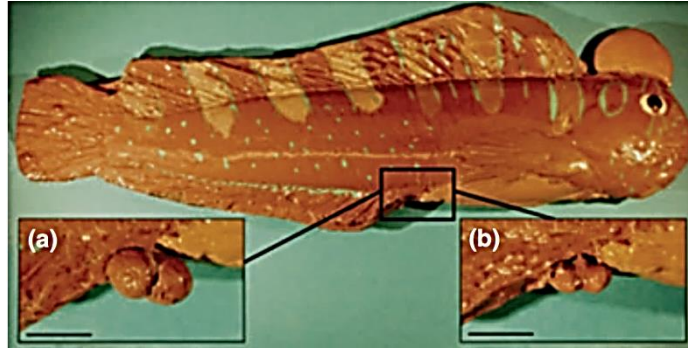
B

Slika 11. *Coppella arnoldi*. A) Iskakanje roditelja iz vode, kako bi B) položili jaja na unutarnju stranu lista (izvor:

https://sta.uwi.edu/fst/lifesciences/sites/default/files/lifesciences/documents/ogatt/Copella_arnoldi%20-%20Splash%20Tetra.pdf).

2) zaštita od patogena

Pripadnici nekih vrsta riba (npr. *Etheostoma crossopterum* (Percidae) i *Salaria pavo* (Blenniidae)) da bi zaštitili jaja od patogena (bakterije, gljivice) trljaju svoja tijela o površinu jaja (Wootton i Smith, 2014). Tako istovremeno čiste jaja i ostavljaju na njima zaštitni mukus, a u epidermalnom mukusu mužjaka *E. crossopterum* pronađene su antimikrobne tvari. Također, mužjak koji čuva jaja proizvodi znatno veće količine mukusa od mužjaka koji trenutno ne obavlja roditeljsku skrb. Kod vrste *S. pavo*, antimikrobni spojevi nastaju u paru analnih žlijezda pa ženke preferiraju mužjake većih analnih žlijezda zbog bolje zaštite jaja (Pizzolon i sur., 2010) (Slika 12). Ova proizvodnja antimikrobnih spojeva za zaštitu također se ubraja u oblik roditeljske skrbi.



Slika 12. (a) Velike i (b) male analne žlijezde na modelu vrste *Salaria pavo* (mjerilo je 5 mm) (izvor: Pizzolon i sur., 2010).

3) hranjenje

Hranjenje potomaka od strane roditelja kod riba je rijetko, no pomaganje pri nalaženju hrane često je zastupljeno. Kod nekih vrsta porodice Cichlidae roditelj proizvodi epidermalni mukus bogat aminokiselinama koje mladi grickaju s tijela roditelja u prvih 30 dana života, iako već nakon prvih 15 dana započinju paralelno i s egzogenim hranjenjem te se sve manje oslanjaju na mukus (Wootton i Smith, 2014). Ovakav način skrbi zabilježen je kod *Symphysodon* spp. i *Amphilophus citrinellus* kod koje rani razvojni stadiji putem epidermalnog mukusa dobivaju hormone poput prolaktina, hormona rasta i tiroksina koji reguliraju razvoj. Neke vrste količinu dostupne hrane povećavaju:

- a) kopanjem perajom; roditelj brzo udara prsnim perajama po supstratu;
- b) podizanjem lista; roditelj uhvati list u usta i vuče po supstratu, pri čemu se podižu male čestice hrane, a mladi stoje sa strane i njima se hrane. Ovakvi tipovi ponašanja karakterističniji su za ženke nego za mužjake (Wootton i Smith, 2014).

2.4. Posljedice roditeljske skrbi

Sudjelovanje roditelja u skrbi za potomstvo predstavlja energetska trošak, što uvelike utječe na to koji će spol skrbiti o mladima i koliko će biti roditeljsko ulaganje. Veća potrošnja energije može ograničiti količinu energije dostupne za buduće cikluse razmnožavanja ili može ograničiti tjelesni rast. Ovaj efekt smanjenog rasta posebno osjećaju ženke kod kojih postoji veza između veličine i fekunditeta, ali može imati i utjecaj na uspjeh reprodukcije mužjaka. Jedinke s dužim životnim vijekom trebale bi više ulagati u buduće potomke nego u sadašnje, dok bi jedinke s kratkim životnim vijekom trebale više

ulagati u postojeće potomke, a relativno manje u buduće zbog moguće smrti. Također, jedinke u siromašnijim staništima s manjim šansama za preživljavanje trebale bi investirati relativno veći dio resursa u sadašnjem trenutku od onih u boljim uvjetima.

Tri poznata troška skrbi kod riba su:

- 1) trošak parenja – skrb mužjaka može smanjiti broj mriještenja koje mužjak može postići tijekom sezone mriješta,
- 2) trošak preživljavanja – skrb oba spola može biti reducirana vjerojatnošću preživljavanja roditelja do narednih sezona mriješta,
- 3) budući troškovi plodnosti – skrb oba spola može ograničiti njihov rast i kasniju plodnost (ovo može biti naročito relevantno za ribe zbog njihovog neodređenog rasta).

Mužjaci mogu izgubiti partnera za mriješt zbog pružanja skrbi jer imaju potencijalni trošak parenja. Uloga teritorijalnosti kod ženki nema troška jer ženka počinje skrbiti odmah po oplodnji ulažući u jaja i najčešće teritorijalnost nije karakteristična za njih, za razliku od mužjaka kod kojih osnovu skrbi čini teritorijalnost. (Gross i Sargent, 1985). Što se tiče ulaganja roditelja u potomke, kod riba ono uključuje: stvaranje žumanjka u jajetu koji predstavlja hranu do trenutka izlijeganja, stvaranje jaja sa zaštitnim omotačem, odlaganje jaja u gnijezda, čuvanja jaja i mladih nakon izlijeganja. Nepouzdanost utvrđivanja očinstva kod teritorijalnih vrsta u riba se može spriječiti tako da mužjaci onemoguće pristup drugim mužjacima njihovim partnericama. Što je manje mužjak siguran da je leglo genetski njegovo, manji su i izgledi da će ulagati u isto.

Troškovi preživljavanja se manifestiraju u slučajevima kada kod roditelja zbog skrbi dolazi do promjena u izgledu (obojenost) ili ponašanju (udvaranje) što ga čini lakše podložnim predatorima. Primjer je mužjak tupokljunog šila (*Syngnathus typhle*, Syngnathidae) čija je mogućnost da postane plijen 11 puta veća dok nosi mlade u trbušnoj vrećici. Mladi su jarko žuto obojeni i time remete njegovu kriptičnu obojenost (Slika 13). To je oblik ekološkog troška.



Slika 13. A) Mužjak i B) jaja vrste *Syngnathus* spp. (izvor: A)

https://es.wikipedia.org/wiki/Pez_pipa_de_bah%C3%ADa; B)

www.researchgate.net/figure/A_Syngnythus-abaster-B-Brood-pouch-C-Embrxo-D-Eggs-E-Ovary-F-Bowel_fig2_259679307).

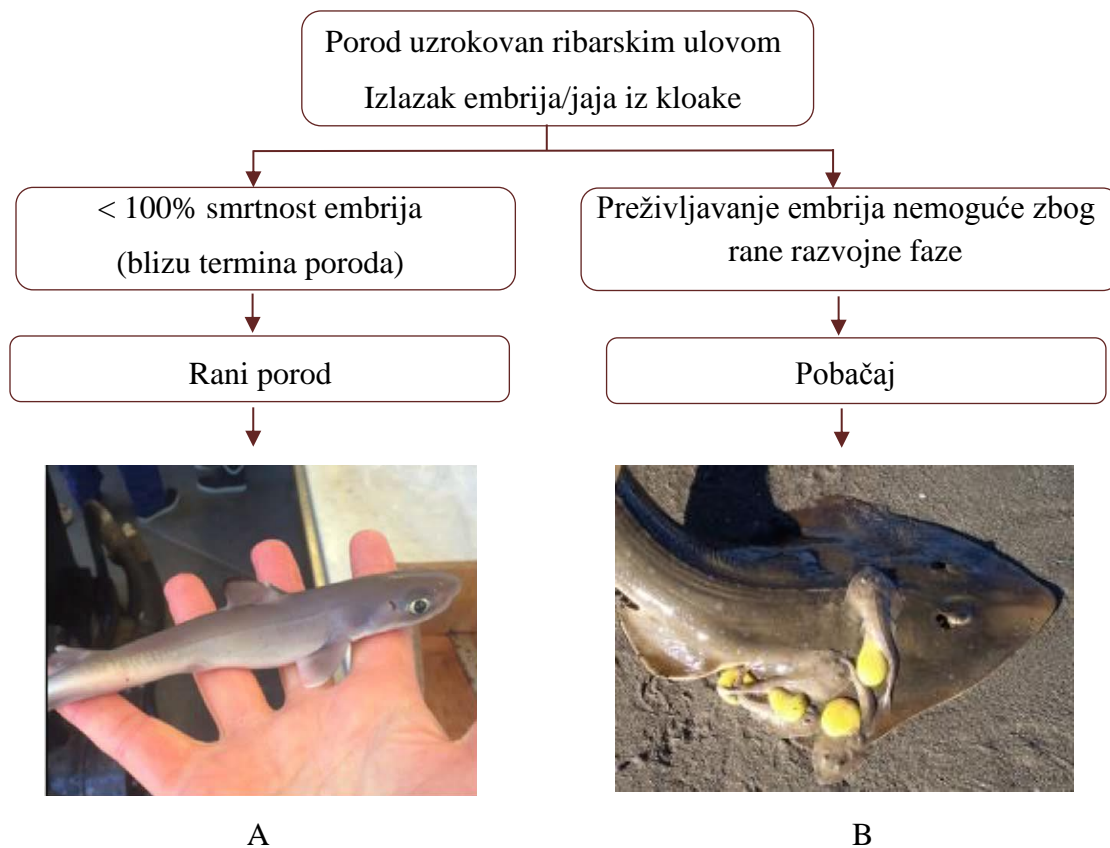
Do troška preživljavanja također dolazi i ako se energija jedinke potroši na skrb čime se povećava rizik od mortaliteta. Primjer nalazimo kod vrste *Cottus gobio* (Cottidae) čiji mužjaci pokazuju deseterostruko povećanje stope smrtnosti tijekom sezone mrijesta što se dovodi u vezu s pogoršanjem tjelesne kondicije. Značajno povećanje stope mortaliteta mužjaka u mrijestu uspoređeno je s mužjacima koji nisu u mrijestu od strane tima kanadskih znanstvenika (Dufrense i sur., 1990). Rezultati studije potvrdili su kako troškovi skrbi mogu biti osjetljivi na promjene u okolišu roditelja, a takav primjer nalazimo kod mužjaka koljuške (*Gasterosteus aculeatus*, Gasterosteidae). Kod mužjaka koji su bili u mogućnosti vidjeti i osjetiti ženke zabilježena je oko 20% veća stopa mortaliteta nego kod izoliranih mužjaka. Kondicija mužjaka značajno je bila smanjena i kod mužjaka koji su vidjeli potencijalne predatore svojih potomaka dok su se brinuli za njih, za razliku od mužjaka koji su bili izolirani.

Kod vrsta koje čuvaju jaja u ustima također je zabilježeno povećanje stope mortaliteta. Mužjaci porodice Opisthognathidae (*Opisthognathus aurifrons*), u usporedbi s jedinkama koje ne čuvaju jaja u ustima, ozbiljno su ugroženi jer tijekom provođenja skrbi imaju 86% manju stopu hranjenja. Ukoliko žele uzeti hranu, mužjaci moraju jaja položiti na supstrat. Ograničenje hranjenja javlja se i kod ženki vrste *Haplochromis argens* (Cichlidae). One koje su skrbile izgubile su 61% tjelesne mase u usporedbi s izoliranim ženkama kojima su jaja bila oduzeta odmah nakon mrijesta. Ograničena hranidba utjecala je na učestalost mrijesta, ali ne i na fekunditet (Wootton i Smith, 2014). Za razliku od toga,

kod biparentalnog načina čuvanja jaja u ustima, kao npr. kod vrste *Sarotherodon galilaeus* (Cichlidae), ženke će preuzeti trošak skrbi na sebe pod uvjetom da i mužjak i ženka reduciraju učestalost mrijesta i veličinu jaja, kako bi se oplodnja dogodila u isto vrijeme. Unatoč vezanosti troškova s ograničenjima hranjenja, čuvanje mladih u ustima je efikasan način skrbi s obzirom da zahtijeva malo energije za provođenje. Čuvanje jaja u ustima mužjaka zabilježeno je i kod vrste *Apogon unicolor* (Apogonidae) te kod ženki iz roda *Tilapia*.

Neki oblici skrbi mogu biti energetski zahtjevni, a trošak može dovesti do smanjenja kapaciteta za produkciju budućih potomaka. Kod vrste *Amatitlania nigrofasciata* (Cichlidae) ženke gube energiju provjetranjem jaja što utječe na smanjenu učestalost mrijesta u usporedbi sa ženkama koje ne skrbe. Također je poznato da je njihova investicija u sljedeće leglo manja što je veće prethodno leglo o kojem skrbe. Kod mužjaka iste vrste kao posljedica skrbi javlja se ograničen rast i smanjena tjelesna kondicija. Skrb nosi trošak za mužjake ako se njihova učestalost razmnožavanja smanjuje kao rezultat skrbi jer je ili inkompatibilna s traženjem partnera i udvaranjem ili indirektno zbog energetskih zahtjeva skrbi. Ovaj trošak uočen je kod mužjaka vrsta *Apogon notatus* (Apogonidae), *Polycentrus schomburgkii* (Polycentridae), *Chromis notata* (Pomacentridae) i *Trichopodus trichopterus* (Osphronemidae).

Morski psi, raže i drugi njihovi srodnici iz razreda hrskavičnjača (Chondrichthyes) su najsporije rastući i najstariji kralježnjaci (Dulvy i sur., 2014) koji pokazuju neke od najviših razina majčinskog ulaganja u potomstvo i imaju najduža razdoblja gestacije u životinjskom carstvu (Cortés, 2000; Dulvy i sur., 2014). Navedene karakteristike učinile su ih osjetljivima na izlov što se očituje u smanjenju njihovih populacija (Graham i sur., 2001; Stobutzki i sur., 2002; Cortés i sur., 2007; Oliver i sur., 2015). Viviparija je kod hrskavičnjača zastupljena sa 60% (placentalna 9%, aplacentalna 51%), dok 40% opada na ovipariju (Dulvy i Reynolds, 1997). Istraživanja pokazuju da njihovim ciljanim i/ili slučajnim ulovom dolazi do prijevremenog rađanja mladih, ovisno o stadiju gestacije ženke (Adams i sur., 2018), Slika 14. Stupanj gestacije kod ovih vrsta može se odrediti po veličini žumanjčane vreće. *Urolophus halleri* nosi mlade u utrobi tri mjeseca, a sadržaj žumanjčane vreće se gotovo u potpunosti apsorbira tek dva tjedna prije izlaska jaja iz utrobe ženke (Babel, 1966).



Slika 14. Gestacijski stadij ženke u trenutku ulova utječe na ishod preživljavanja embrija. A) Ranije izlegnuti morski pas *Squalus megalops* (cca 24 cm duljine). B) Embriji uginule raže *Rhinobatos annulatus* sa žumanjčanim vrećama (izvor: Adams i sur., 2018).

2.5. Evolucija roditeljske skrbi kod riba

U carstvu životinja raznolikost roditeljske skrbi kreće se od jednostavne pohrane jaja do unutrašnje gestacije kod ženki i viviparije. U skrb može biti uključena sama ženka, sam mužjak ili oba spola. U ovom području biologije nadrazred Pisces je značajan jer daje uvid u evoluciju filogenije skrbi kod kralježnjaka što omogućava shvaćanje samog postanka skrbi. Roditeljska skrb se javlja češće kod slatkovodnih porodica riba (57%) nego kod morskih (16%). Istraživanja su pokazala da tome vjerojatno doprinose veća varijabilnost slatke vode i relativna dostupnost supstrata, koja u usporedbi s morskim okolišem olakšava grupiranje jaja u skupine (Baylis, 1981).

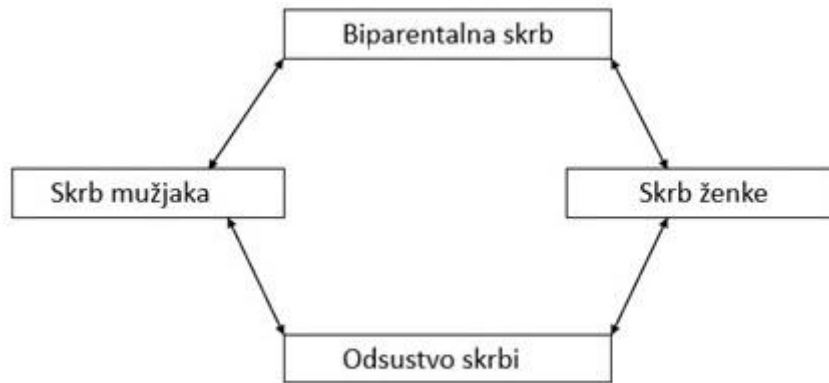
Prema istraživanju Blumera (1982) roditeljska skrb postoji kod 21% koštunjača što je oko 87 porodica. Kod 78% porodica mužjak ili ženka samostalno skrbe o potomcima, a

kod 22% porodica provodi se biparentalna skrb. Skrb mužjaka (61% porodica) učestalija je od skrbi ženke (39% porodica) iako nijedan spol nije bolje prilagođen za provođenje skrbi. Iznimkom se može smatrati unutarnja oplodnja za živorođene ili nošenje embrija u utrobi kod mužjaka *Sygnathidae* spp. i *Hippocampus* spp. Smatra se da je cjelokupna dominacija skrbi mužjaka povezana s većom rasprostranjenošću vanjske oplodnje. Od 89% porodica kod kojih je zastupljena vanjska oplodnja, u 76% skrb o mladima preuzima mužjak. Skrb ženke za potomstvo (86%) je povezana s unutarnjom oplodnjom koja je prisutna kod oko 11% porodica. Roditeljska skrb mužjaka u slučajevima s unutarnjom oplodnjom poznata je kod porodica Apogonidae, Cottidae i Pantodontidae. Rađanje živih jedinki kod riba razvijalo se više puta i neovisno od unutarnje oplodnje (Gross i Sargent, 1985).

Iako su u ovom području provedena mnoga istraživanja, i dalje se ne zna sa sigurnošću zašto kod riba i vodozemaca dominira skrb mužjaka u usporedbi s dominacijom skrbi ženke kod drugih životinja, kako su se različiti načini roditeljske skrbi razvijali kod riba, zašto se biparentalna skrb razvila iz skrbi mužjaka i koje je podrijetlo samostalne majčinske skrbi.

2.5.1. Filogenija roditeljske skrbi

Općenito prihvaćeni model razvoja roditeljske skrbi kod riba s vanjskom oplodnjom prikazan je na Slici 15 prema podacima dobivenima proučavanjem 422 porodice riba koštunjača (Gross i Sargent, 1985). Postoje četiri moguća tipa roditeljske skrbi: bez skrbi, skrb mužjaka, skrb ženke i biparentalna skrb. Puna strelice pokazuju pretpostavljeni smjer evolucije među tipovima skrbi (Slika 15) Porodice čije vrste pokazuju više tipova skrbi, brojene su više puta. Smatra se da se samostalna skrb mužjaka razvila iz stadija bez skrbi, a biparentalna skrb iz stadija skrbi mužjaka. Evolucijsko podrijetlo skrbi ženke s vanjskom oplodnjom nije tako dobro istraženo i pretpostavlja se da je mogla nastati iz stadija bez skrbi, ali i iz stadija biparentalne skrbi.



Slika 15. Smjer evolucije među tipovima roditeljske skrbi kod riba. (izvor: Gittleman, 1981).

Pod pretpostavkom da nije uobičajeno da se dvije adaptivne mutacije pojave istovremeno (Lewontin, 1974), samo bi jedan spol trebao promijeniti stadij roditeljskog ponašanja (Gittleman, 1981). Kad se ova mogućnost uvrsti u Barlowu hipotezu zaključujemo kako bi se evlucijske promjene mogle pojaviti samo između: stadija bez roditeljske skrbi i stadija skrbi mužjaka, stadija skrbi mužjaka i stadija biparentalne skrbi, stadija biparentalne skrbi i stadija skrbi ženke te stadija skrbi ženke i stadija bez roditeljske skrbi. Sve te promjene spadaju u prijelazna stanja. Od 87 porodica koštunjača koje pokazuju postojanje nekog oblika roditeljske skrbi, 18 porodica pokazuje pojavu prijelaznih stanja (Gittleman, 1981) (Tablica 1).

Prijelaz iz stadija bez roditeljske skrbi u stadij skrbi mužjaka najčešći je prijelaz i javlja se kod pet porodica i šest rodova (Tablica 1). Vrste unutar ove skupine pokazuju malu količinu skrbi, obično ne više od teritorijalne obrane i provjetravanja jaja (Characidae), snažnu intraseksualnu kompeticiju između mužjaka (Cyprinodontidae) ili seksualni dimorfizam u veličini i/ili obojenosti (Gobiesocidae, Cottidae). Kod porodice Ariidae pojavljuje se tranzicija stadija bez roditeljske skrbi i mužjaka koji čuvaju jaja u ustima. Jedina vrsta u ovoj skupini kod koje roditeljska skrb izostaje je *Hexanematichthys australis* što može biti posljedica invazije u slatku vodu gdje su jaja manja i brojnija te ih ostavljaju kod srodnih graditelja gnijezda.

Analizom pet taksonomskih skupina (*Etheostoma*, *Clinocotus*, Cyprinodontidae, Cyprinidae, *Tetraodon*) uočena je tranzicija od stadija bez roditeljske skrbi prema stadiju skrbi mužjaka, i u svakom slučaju je preostali dio takse unutar porodice ili podreda imao

stadij bez roditeljske skrbi, a najjednostavnije objašnjenje je da je skrb mužjaka dobivena iz stadija bez skrbi. Stadij skrbi mužjaka u stadij biparentalne skrbi druga je najčešća tranzicija koja se javlja u pet rodova (*Loricaria*, *Ophicephalis*, *Amphirion*, *Eupomacentrus*, *Pomacentrus*) (Tablica 1). Kod njih je zapažena žestoka kompeticija za povoljna mjesta za mriještenje, diferencijacija uloge spola, produžena roditeljska skrb. Kod većine vrsta stadija biparentalne skrbi vrijeme zaštite produžuje se kroz slobodno plivajući stadij tako što ženke izravno štite mlade, a mužjaci tjeraju predatore (Barlow, 1974). Prijelaz iz stadija biparentalne skrbi u stadij skrbi ženke javlja se kod dva roda, *Apistogramma* i *Nannochromis* (Cichlidae), koja pokazuju spolni dimorfizam (mužjaci su veći) i različitu obojenost. Stadij bez roditeljske skrbi u stadij skrbi ženke pokazuju ribe porodice Salmonidae. Sve vrste sa stadijem skrbi ženke su roda *Oncorhynchus*. Ove vrste se razlikuju od drugih pripadnika porodice po tome što su semelparne (Breder i Rosen, 1966). Analiza podrijetla porodice Salmonidae pokazala je da je stadij skrbi ženke naslijeđen iz stadija bez roditeljske skrbi što je najjednostavnije objašnjenje s obzirom da se kod ostatka porodice Salmonidae ne pojavljuje roditeljska skrb.

Tablica 1. Prijelazna stanja roditeljske skrbi kod 18 porodica koštunjača (Gittleman, 1981).

Porodica (Rod)	Stadij bez skrbi	Skrb mužjaka	Biparentalna skrb	Skrb ženke	Reference
Characidae	2	7	/	/	Breder i Rosen (1966), Sterba (1963), Krekorian i Dunham (1972a,b), Nelson (1964)
Cyprinidae	17	9	/	/	Breder i Rosen (1966), Scott i Crossmann (1973), Miller i Robison (1973), Wheeler (1969), Andrews i Flickinger (1974)
Claridae (<i>Clarias</i>)	1	1	/	/	Breder i Rosen (1966)
Ariidae	1	5 ^a	/	/	Breder i Rosen (1966), Atz (1958)
Callichthyidae	1	2 ^b	/	/	Breder i Rosen (1966)
Gobiesocidae	1	5	/	/	Wheeler (1969), Ruck (1971, 1973), Marliave i DeMartini (1977), Martin i Martin (1971)
Cyprinodontidae	4	4	/	/	Breder i Rosen (1966), Scott i Grossmann (1973), Miller i Robison (1973), Echelle (1973), Itzkowitz (1974), Mertz i Barlow (1966)
Cottidae (<i>Clinocottus</i>)	1	1	/	/	Breder i Rosen (1966), Perrone i Zaret (1979)
Percidae (<i>Etheostoma</i>)	6	5	/	/	Breder i Rosen (1966)
Tetraodontidae (<i>Tetraodon</i>)	1	2	/	/	Breder i Rosen (1966)
Gobiidae (<i>Gobius</i>)	1	9	/	/	Breder i Rosen (1966), Wheeler (1969)
Anabantidae (<i>Ctenopoma</i>)	1	1	/	/	Lowe-McConnell (1975), Forselius (1957)
Loricaridae (<i>Loricaria</i>)	/	1	1 ^b	/	Breder i Rosen (1966)
Ophicephalidae (<i>Ophicephalus</i>)	/	1	2	/	Breder i Rosen (1966), Lowe-McConnell (1975)
Pomacentridae (<i>Amphiprion</i>)	/	3	4	/	Allen (1972), Ross (1978), Reese (1964), Fishelson i sur. (1974), Fricke (1974), Moyer i Sawyers (1973)
(<i>Eupomacentrus</i>)	/	2	1 ^b	/	Breder i Rosen (1966), Brockmann (1973), Myrberg (1972)
(<i>Pomacentrus</i>)	/	3	2	/	Reese (1964), Fishelson i sur. (1974.)
Apogonidae (<i>Apogon</i>)	/	5 ^a	1 ^a	/	Breder i Rosen (1966), Marshall (1965)
Cichlidae (<i>Apistogramma</i>)	/	/	2	3	Breder i Rosen (1966), Sterba (1963), Burchard (1965)
(<i>Nannochomis</i>)	/	/	1	1 ^b	Breder i Rosen (1966), Sterba (1963)
Salmonidae	10	/	/	5	Breder i Rosen (1966), Sterba (1963), Scott i Grossmann (1973)

^a čuvanje u ustima, ^b podaci iz akvarija

2.6. Razlika roditeljske skrbi kod riba i drugih kralježnjaka

Različite grupe kralježnjaka pokazuju značajne razlike u pogledu roditeljske brige i tipa parenja. Kod gotovo svih vrsta ptica i sisavaca briga za potomstvo važna je dužnost roditelja, a sastoji se od pronalaženja i donošenja hrane potomcima, obrane od predatora, itd. Kod vrsta riba koje pokazuju roditeljsku skrb, osobito kod koštunjača, dominira skrb mužjaka, što je u potpunoj suprotnosti s dominantnom skrbi ženki kod sisavaca, odnosno skrbi obaju roditelja kod ptica. Budući ženke sisavaca nose mlade u trudnoći i brinu se za njih tijekom dojenja (laktacije), odnosno puno ulažu u svoje potomstvo, ne čudi da je većina sisavaca (preko 90%) razvila poliginični sustav parenja u kojem se isključivo ženka brine za mlade. Ipak i tu ima iznimki, kao npr. u vučjem čoporu pari se jedino dominantni par (alfa mužjak i alfa ženka), a za mladunčad se brine cijeli čopor. Drugi primjer je pigmejski marmoset (*Callithrix pygmaea*), najmanja živuća vrsta majmuna, kod koje mužjak pomaže prilikom poroda i sudjeluje u daljnjoj brizi za potomstvo tako što otac nosi mlade na leđima i vraća ih majci na hranjenje (Slika 16).



Slika 16. Pigmejski marmoset (*Callithrix pygmaea*) nosi mlade na leđima (izvor:

<https://www.flickr.com/photos/35040514@N07/3252190919>).

Roditeljske ribe rijetko donose hranu mladima jer su oni mnogo manji i sami lakše pronalaze sitne planktonske račiće i bentičke beskralježnjake kojima se hrane. Kad bi odrasle ribe i htjele skupljati hranu za potomke, bilo bi im teško formirati ju u jedinstvenu masu koju bi uspješno donijeli mladima jer ih istovremeno moraju štititi od predatora. Izuzetak od ovog pravila zabilježen je kod porodice Cichlidae (*Symphysodon* spp.). Kod vrste *Cichlasoma citrinellum* koja živi u ekosustavu u kojem vlada veliko natjecanje za dobro uzgojno mjesto, a

razina uspjeha uzgoja mladih je niska pa su roditeljske jedinke agresivne i monogamne, o mladima skrbe oba roditelja (Rogers, 1987).

Način skrbi kod kralježnjaka utječe na veličinu legla pa su ona kod ptica i sisavaca mnogo manja nego kod riba. S obzirom na veličinu potomaka, odraslim jedinkama riba lakše je obraniti svoje mlade jer su predatori uglavnom mnogo manji od njih, za razliku od predatora kod ostalih kralježnjaka kod kojih su mladi slične veličine kao i odrasli, pa tako i sami predatori. Zato je kod drugih vrsta kralježnjaka uspješna obrana mladih od predatora rijetka.

Iako žive u istom ekosustavu, briga za potomstvo kod riba i morskih sisavaca iz reda kitova (Cetacea) uvelike se razlikuje (Tablica 2). Kod Cetacea razdoblje gestacije traje 10–16 mjeseci, a briga za mlade od jedne do četiri godine ovisno o vrsti (Slika 17). Mladunci dobrog dupina (*Tursiops truncatus*) ponekad ostaju uz majku i do šeste godine života. Ženke morskih sisavaca rađaju u prosjeku jedno mlado u nekoliko godina (Mijošek, 2013).



Slika 17. Dojenje novorođenčeta bijelog kita (*Delphinapterus leucas*) (izvor: Kinze, 2002).

Tablica 2. Vrijeme trajanja perioda gestacije, skrbi za potomstvo te broj mladih po okotu u određenom vremenskom periodu kod morskih sisavaca.

Vrsta sisavca	Vrijeme trajanja		Broj mladih po okotu/vremenski period (godina)	Važnije karakteristike vrste
	gestacije (mjesec)	skrbi za potomstvo (mjesec)		
dobri dupin (<i>Tursiops truncatus</i>)	12	18	1/3–6	ponekad mladunci ostaju uz majku i do 6 godina
kratkokljuni obični dupin (<i>Delphinus delphis</i>)	10–11	/	1/1	ženke se međusobno pomažu oko srbi za mlade, kao i pri samom porodu
prugasti dupin (<i>Stenella coeruleoalba</i>)	12	18	1/3–4	/
krupnozubi dupin (<i>Ziphius cavirostris</i>)	12	12	1/2–3	/
bjelogrli dupin (<i>Globicephala melas</i>)	/	36–48	1/5	/
veliki kit (<i>Balaenoptera physalus</i>)	10–12	/	1/2–3	/
ulješura (<i>Physeter macrocephalus</i>)	14–16	24	1/3–6	ženke tvore "marguerite" formaciju pri obrani mladunaca

Ženke ulješure (*Physeter macrocephalus*) razvile su poseban način obrane mladunaca. One tvore tzv. "marguerite" formaciju u kojoj okruže mladunce tako da su im glave okrenute prema mladuncima, a repovi prema napadačima (Karaa, 2016) (Slika 18).



Slika 18. Ženke ulješure (*Physeter macrocephalus*) u "marguerite" formaciji (izvor: Karaa, 2016).

Kod vanjske oplodnje u riba, pod uvjetom da je teritorij zaštićen od drugih mužjaka, a period plodnosti ženke kratak, sumnje u očinstvo nema. Kod unutarnje oplodnje kod ostalih kralježnjaka (gmazova, ptica, sisavaca) očinstvo nikada nije moguće utvrditi sa 100% sigurnošću. Primjer je studija u kojoj su uspoređeni rezultati mužjaka crvenokrilog kosa (*Agelaius phoeniceus*) kojem je napravljena vazektomija i normalnog mužjaka. U gnijezdu steriliziranog mužjaka pojavilo se jedno ili više oplodjenih jaja (Bray i sur., 1975) iz čega se zaključuje da su drugi mužjaci uspjeli oploditi jaja unatoč tome što je kontrolni mužjak čuvao svoj teritorij.

3. ZAKLJUČCI

Iako je roditeljska skrb kod riba zastupljena u svega 25% porodica, tipovi i načini skrbi te vrijeme trajanja vrlo su raznoliki. Prednosti roditeljske skrbi su povećavanje stope preživljavanja potomaka i poboljšavanje njihovog razvoja. Nedostaci su joj što smanjuje stopu preživljavanja roditelja, produljuje vrijeme do nove reprodukcije i smanjuje fekunditet u budućim reprodukcijama.

Mnoge vrste ne brinu o jajima, ali ih instinktivno odmah po izlijeganju ostavljaju na zaštićenim ili teže dostupnim mjestima (rupe u tlu, ljuštore školjkaša i puževa). Neke pak provode roditeljsku skrb osiguravajući jaja od hipoksije i sušenja njihovim provjetravanjem, filijalnim kanibalizmom te zaštitom od bakterijskih i gljivičnih infekcija. Druge vrste brinu o jajima tako da ih čuvaju na ili u svome tijelu. Treće vrste pak rađaju žive mlade, a tek rijetke se i brinu o slobodno plivajućim jedinkama. O jajima riba se u velikoj većini brine mužjak (61% porodica), iako skrb ponekad preuzima i ženka (39% porodica) ili oba roditelja zajedno (22% porodica). Multiparentalna skrb (tri roditelja) jako je rijetka.

Za razliku od drugih kralježnjaka za ribe je karakteristična nepouzdanost utvrđivanja očinstva za teritorijalne vrste, činjenica da rijetko donose hranu mladima i rijetko inkubiraju jaja te sposobnost obrane jaja od predatora.

Ribe su jako osjetljive na stres koji, kod vrsta kao što su morski psi i raže, lako izaziva prijevremeno rođenje ili uginuće što utječe na smanjenje njihovih populacija u morima i oceanima. Jedan od takvih stresova je i ribarski ulov.

Roditeljska skrb kod riba značajna je za razumijevanje evolucije skrbi općenito jer provedena istraživanja daju uvid u filogeniju roditeljske skrbi kod kralježnjaka.

4. LITERATURA

- Adams KR, Fetterplace LC, Davis AR, Taylor MD, Knott NA. 2018. Sharks, rays and abortion: the prevalence of capture-induced parturition in elasmobranchs. *Biological Conservation*, 217: 11–27.
- Allen GR. 1972. *The Anemone Fishes: Their Classification and Biology*. Neptune City, N. J.: T. F. H. Publications.
- Andrews AK, Flickinger SA. 1974. Spawning requirements and characteristics of the fathead minnow. *Proceedings 27th Annual Conference South Eastern Association of Game and Fish Commissioners*, str. 759-766.
- Atz J. 1958. A mouthful of babies. *Animal Kingdom*, 61: 182-186.
- Babel JS. 1966. Reproduction, Life History, and Ecology of the Round Stingray, *Urolophus halleri* Cooper. *Fish Bulletin*, 137: 1–104.
- Balshine S, Sloman K. 2011. Parental care in fishes. U: Farrell AP (ur.), *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*. Academic Press, San Diego, 1: str. 670–677.
- Barlow GW. 1974. Contrasts in social behavior between Central American cichlid fishes and coral-reef surgeon fishes. *American Zoologist*, 14: 9–34.
- Baylis JR. 1981. The evolution of parental care in fishes, with reference to Darwin's rule of male sexual selection. *Environmental Biology of Fishes*, 6: 223–251.
- Blumer LS. 1979. Male Parental Care in the Bony Fishes. *The Quarterly Review of Biology*, 54: 149–161.
- Blumer LS. 1982. A bibliography and categorization of bony fishes exhibiting parental care. *Zoological journal of the Linnean Society*, 76: 1–22.
- Bray O, Kennelly J, Guarino J. 1975. Fertility of eggs produced on territories of vasectomized redwinged blackbirds. *The Wilson Bulletin*, 87: 187–195.
- Breder CM, Rosen DE. 1966. *Modes of Reproduction in Fishes*. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ, 941 str.
- Brockmann HJ. 1973. The function of poster-coloration in the Beaugregory, *Eupomacentrus leucostrictus* (Pomacentridae, Pisces). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 33: 13-34.

- Buckley J, Maunder RJ, Foey A, Pearce J, Val AL, Sloman KA. 2010. Biparental mucus feeding: a unique example of parental care in an Amazonian cichlid. *The Journal of Experimental Biology*, 213: 3787–3795.
- Burchard J. 1965. Family structure in the dwarf cichlid, *Apistogramma trifasciatum*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 22: 150-162.
- Cortés E. 2000. Life history patterns and correlations in sharks. *Reviews in Fisheries Science*, 8: 299–344.
- Cortés E, Brown CA, Beerhircher L. 2007. Relative abundance of pelagic sharks in the western north Atlantic Ocean, including the Gulf of Mexico and Caribbean Sea. *Gulf and Caribbean Research*, 19: 37–52.
- DeMartini E. 1976. The adaptive significance of territoriality and egg cannibalism in the painted greenling, *Oxylebius pictus* Gill, a northeastern Pacific marine fish. Doktorska disertacija, Sveučilište u Washingtonu, 298 str.
- Dufrense F, FitzGerald GJ, Lachance S. 1990. Age and size related differences in reproductive success and reproductive costs in threespine sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Behavioral Ecology*, 1: 140–47.
- Dulvy NK, Reynolds JD. 1997. Evolutionary transitions among egg-laying, live-bearing and maternal inputs in sharks and rays. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B, Biological sciences*, 264: 1309–1315.
- Dulvy NK, Fowler SL, Musick JA, Cavanagh RD, Kyne PM, Harrison LR, Carlson JK, Davidson LNK, Fordham SV, Francis MP, Pollock CM, Simpfendorfer CA, Burgess GH, Carpenter KE, Compagno LJV, Ebert DA, Gibson C, Heupel MR, Livingstone SR, Sanciangco JC, Stevens JD, Valenti S, White WT. 2014. Extinction risk and conservation of the world's sharks and rays. *eLife*, 3: 1–34.
- Echelle AA. 1973. Behavior of the pupfish *Cyprinodon robustus*. *Copeia*, str. 68-76
- Fishelson L, Popper D, Avidor A. 1974. Biosociology and ecology of pomacentrid fishes around Sinai Peninsula (northern Red Sea). *Journal of Fish Biology*, 6: 119-133
- Forselius S. 1957. Studies of anabantid fishes. I-III- *Zoologiska bidrag fran Uppsala*, 32: 93-598
- Fricke H. 1974. Öko-Ethologie das monogamen Anemonenfisches *Amphiprion bicinctus* (Freiwasseruntersuchung aus dem Rotem Meer). *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 36: 429-512
- Fryer G, Iles T. 1972. The cichlid fishes of great lakes of Africa: their biology and evolution. T.F.H. Publications, Neptune City, NJ, 641 str.

- Gittleman JL. 1981. The Phylogeny of Parental Care in Fishes. *Animal Behaviour*, 29: 936–941.
- Graham KJ, Andrew NL, Hodgson KE. 2001. Changes in relative abundance of sharks and rays on Australian South East Fishery trawl grounds after twenty years of fishing. *Marine and Freshwater Research*, 52: 549–561.
- Gross MR, Sargent RC. 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *American zoologist*, 25: 807–822.
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE, Bowen BW. 2009. *The Diversity of Fishes: Biology, Evolution, and Ecology*. Wiley-Blackwell, 736 str.
- Iitzkowitz M. 1974. The effects of other fish on the reproductive behaviour of the male *Cyprinodon variegatus* (Pisces, Cyprinodontidae). *Behaviour*, 48: 1-22
- Karaa S. 2016. First record of live stranded sperm whales *Physeter macrocephalus* in the Gulf of Gabes, Tunisia. *Cahiers de Biologie Marine*, 57: 329–333.
- Keenleyside MHA. 1979. *Diversity and Adaptation in Fish Behaviour*. Springer-Verlag, Berlin, str. 124–147.
- Kinze CC. 2002. *Photographic Guide to the Marine Mammals of the North Atlantic*. Oxford University Press.
- Krekorian CO, Dunham DW. 1972a: Preliminary observations on the reproductive and parental behaviour of the spraying characid *Copeina arnoldi*. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 31: 419-437.
- Krekorian CO, Dunham DW. 1972b: Preliminary observations on the reproductive and parental behaviour of the spraying characid *Copeina arnoldi*: role of spawning surface, *Animal Behaviour*, 20: 356-360.
- Lewontin RC. 1974. *The Genetic Basis of Evolutionary Change*. Columbia University Press, New York, 346 str.
- Lowe-McConnell R. 1975. *Fish Communities in Tropical Waters: Their Distribution, Ecology and Evolution*. New York: Longman
- Marliave JB, DeMartini EE. 1977. Parental behaviour of intertidal fishes of the Stichaeid genus *Xiphistes*. *Canadian Journal Zoology*, 55: 60-63.
- Marshall NB. 1965. *The Life of Fishes*, London: Weidenfeld & Nicholson.
- Martin RA, Martin CL. 1971. Reproduction of the clingfish, *Gobiesox strumosus*. *Quarterly Journal of The Florida Academy of Sciences*, 33: 275-278.

- Mertz JC, Barlow GW. 1966. On the reproductive behaviour of *Jordanella floridae* (Pisces, Cyprinodontidae) with special reference to a quantitative analysis of parental fanning. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 23: 537-554.
- Mijošek T. 2013. Morski sisavci u Jadranskom moru. Završni rad, Sveučilište u Zagrebu, 24 str.
- Miller RS, Robinson HW. 1973. *Fishes of Oklahoma*. Norman: Oklahoma State University Press.
- Moyer JT, Sawyers CE. 1973. Territorial behavior of anemonefish *Amphiprion xanthurus* with notes on life history. *Japanese Journal of Ichthyology*, 20: 85-93.
- Myrberg AA. 1972. Ethology of the bicolor damselfish, *Eupomacentrus partitus* (Pisces, Pomacentridae): a comparative analysis of laboratory and field behaviour. *Animal Behaviour Monographs*, 5: 197-283.
- Nelson K. 1964. Behavior and morphology in the glandellocaudine fishes (Ostariophysi, Characidae). *University of California Publications in Zoology*, 75: 59-152.
- Ofstad LH, Laurenson C. 2007. Biology of anglerfish *Lophius piscatorius* in Faroese waters. Dostupno s: <http://ices.dk/sites/pub/CM%20Documents/CM-2007/K/K0707.pdf>; pristupljeno: travanj, 2019.
- Oliver S, Braccini M, Newman SJ, Harvey ES. 2015. Global patterns in the bycatch of sharks and rays. *Marine Policy*, 54: 86–97.
- Perrone Jr M, Zaret TM. 1979. Parental Care Patterns of Fishes. *The American Naturalist*, 113: 351–361.
- Pizzolon M, Giacomello E, Marri L, Marchini D, Pascoli F, Mazzoldi C, Berica Rasotto M. 2010. When fathers make the difference: efficacy of male sexually selected antimicrobial glands in enhancing fish hatching success. *Functional Ecology*, 24: 141–148.
- Polder J. 1971. On gonads and reproductive behavior in the cichlid fish *Aequidens portalegrensis* (Hensel). *Netherlands Journal of Zoology*, 21: 265–365.
- Reese ES. 1964. Ethology and marine zoology. *Oceanography and Marine Biology – An Annual Review*, 2: 455-488.
- Rogers W. 1987. Sex ratio, monogamy and breeding success in the Midas cichlid (*Cichlasoma citrinellum*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 21: 47–51.
- Ross RM. 1978. Reproductive behavior of the anemonefish *Amphiprion melanopus* on Guam. *Copeia* 1978, str. 103-107.

- Ruck JG. 1971. Development of the lumpfish *Trachelochismus melobesia* (Pisces, Gobiessocidae). Zoology Publication from Victoria University of Wellington, 64: 1-12.
- Ruck JG. 1973. Development of the clingfish *Diplocrepis puniceus* and *Trachelochismus pinnulatus* (Pisces: Gobiessocidae). Zoology Publication from Victoria University of Wellington. 66: 1-12.
- Scott WB, Crossman EJ. 1973, Freshwater Fishes of Canada. Fish. Res. Bd. Can. Bull., 184.
- Sterba G. 1963. Freshwater Fishes of the World. London: Vista.
- Stobutzki IC, Miller MJ, Heales DS, Brewer DT. 2002. Sustainability of elasmobranchs caught as bycatch in a tropical prawn (shrimp) trawl fishery. Fish Bulletin, 100: 800–821.
- Wheeler A. 1969. The Fishes of the British Isles and North-West Europe. London: Macmillan.
- Wootton RJ, Smith C. 2014. Reproductive Biology of Teleost Fishes. Wiley & Sons, Oxford, 496 str.