

# Zajednice riba i školjkaša

---

**Dadić, Marija**

**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:226:703917>

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

*Download date / Datum preuzimanja:* **2025-01-19**



*Repository / Repozitorij:*

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



UNIVERSITY OF SPLIT



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

**Marija Dadić**

**ZAJEDNICE RIBA I ŠKOLJKAŠA**

**Završni rad**

**Split, rujan 2019.**

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

**ZAJEDNICE RIBA I ŠKOLJKAŠA**

**Završni rad**

**Predmet:** Odnosi među morskim organizmima

**Mentor:**

Prof. dr. sc. Svjetlana Krstulović Šifner

**Student:**

Marija Dadić

**Split, rujan 2019.**

**ZAJEDNICE RIBA I ŠKOLJKAŠA****Marija Dadić****Sažetak**

U ovome radu opisane su zajednice školjkaša i riba. Ribe formiraju tri tipa partnerstva sa školjkašima: školjkaši ribama služe kao inkubator, kao privremeno sklonište ili kao stalno sklonište. Europska gavčica (*Rhodeus amarus*) je vrsta ribe iz porodice šarana (Cyprinidae) koja tvori obavezne odnose sa slatkovodnim školjkašima. Školjkaši služe kao inkubatori, pružajući jajima i ličinkama kisik i zaštitu, oslobađajući time ribe od bilo kojeg oblika roditeljske skrbi. U središnjoj i zapadnoj Europi gavčice se mrijeste u četiri vrste školjkaša: *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Anodonta anatina* i *A. cygnea*. Ženke europske gavčice polažu jaja u unutarnje i vanjske parne škrge školjkaša. One su razvile morfološke, fiziološke i psihološke prilagodbe na inkubaciju jaja u školjkašima. Razvojem unutar školjkaša gavčice izbjegavaju suočavanje s predatorima na početku svog životnog ciklusa. Gavčice polažu manji broj jaja u različite jedinice školjkaša i na taj način mnogi potomci ovih riba preživljavaju čak i ako uginu jedan ili više školjkaša u koje su položili svoje spolne produkte.

(21 stranica, 4 slike, 43 literaturna navoda, jezik izvornika: hrvatski)

**Ključne riječi:** Europska gavčica (*Rhodeus amarus*), školjkaši, odnosi

**Mentor:** Prof. dr. sc. Svjetlana Krstulović Šifner

**Ocjenjivači:** 1. Doc. dr. sc. Marin Ordulj  
2. Doc. dr. sc. Vedrana Nerlović  
3. Prof. dr. sc. Svjetlana Krstulović Šifner

## ASSOCIATIONS BETWEEN FISHES AND BIVALVES

**Marija Dadić**

### **Abstract**

This thesis presents the relationship between mussels and fish. Fishes form three basic types of partnerships with bivalves: the mussel serving as an incubator, as a temporary shelter or as a permanent shelter. European bitterlings (*Rhodeus amarus*) are small cyprinid fishes that form obligatory associations with freshwater mussels. The mussels serve as incubators, providing the eggs and larvae with oxygen and protection thus releasing the fish from any form of parental care. In central and western Europe bitterlings spawn in four species of freshwater mussels: *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Anodonta anatina* and *A. cygnea*. Female European bitterlings deposit eggs into both inner and outer paired gills of mussels. They display remarkable morphological, physiological and behavioral adaptations for using mussels as incubators for their eggs. Due to their development inside the mussel the bitterlings were relieved from coping early in their life with predators. Many of the bitterling species, place a few eggs into different mussels, thus many offspring still survive even if one or several mussels, in which they laid their sex products, died.

(21 pages, 4 figures, 43 references, original in: Croatian)

**Keywords:** European bitterling (*Rhodeus amarus*), mussels, associations

**Supervisor:** Svjetlana Krstulović Šifner, PhD / Full Professor

**Reviewers:**

1. Marin Ordulj, PhD / Assistant Professor
2. Vedrana Nerlović, PhD / Assistant Professor
3. Svjetlana Krstulović Šifner, PhD / Full Professor

## SADRŽAJ:

1. UVOD .....	1
2. RAZRADA TEME.....	4
2.1. Gavčice i njihovi slatkovodni domaćini školjkaši .....	4
2.1.1. Privučenost europske gavčice školjkašima i izbor mjesta za odlaganje jaja .....	5
2.1.2. Prilagodbe gavčica na razvoj unutar slatkovodnih školjkaša .....	7
2.1.3. Reproductivno ponašanje mužjaka i ženki .....	9
2.1.4. Prednosti i nedostaci za školjkaše i moguća koevolucija partnerstva školjkaša i gavčica .....	13
2.2. Ostali primjeri zajednica riba i školjkaša .....	14
2.2.1. Strmorinci i školjkaši .....	14
2.2.2. Odnos vrste <i>Liparis inquilinus</i> s češljačama.....	15
2.2.3. Odnos vrste <i>Urophycis chuss</i> s češljačama.....	15
3. ZAKLJUČCI .....	17
4. LITERATURA.....	18

## 1. UVOD

Školjkaši su razred beskraljeznjaka (Bivalvia) koji pripada koljenu mekušaca (Mollusca). Poznato je oko 20000 recentnih i oko 15000 fosilnih vrsta (Matoničkin, 1978). Iako ih većina živi u moru, rjeđe obitavaju u slatkim vodama dok kopnenih vrsta uopće nema (Matoničkin, 1978). Školjkaši su većinom sesilni ili slabo pokretni. Posjeduju lijevu i desnu vapnenačku ljušturu, odnosno valvu, koje su spojene elastičnom vezom ili ligamentom. Kod najviše školjkaša ljušture su spojene na leđnoj strani, a ligament koji ih spaja je elastičan na vlažnom, a krhak na suhom. Ljušture se zatvaraju pomoću dva snažna mišića aduktora. Tijelo im je bilateralno simetrično, često produljeno i uvijek sa strane stisnuto (Matoničkin, 1978). Čitavo tijelo školjkaša zatvoreno je unutar ljuštura, a ljušture izlučuje plašt. Plašt unutar ljušture formira veliku tjelesnu šupljinu koja sadrži glavu, unutarnje organe, škrge i stopalo. Glava školjkaša je zakržljala dok je radula potpuno nestala. Osjetni organi su pomaknuti na rubove plašta i sifone te su izloženi vanjskim podražajima. Školjkaši posjeduju unutrašnju i vanjsku škrgu na svakoj strani tijela koje im služe za izmjenu plinova i prikupljanje hrane. Stražnji rubovi plašta produžuju se i definiraju dva otvora – ventralni inhalacijski i dorzalni ekshalacijski sifon. Školjkaši se mogu uvući u različite vrste podloga kao što su mekani i tvrdi sedimenti, drvo i stijene. One su sigurne od grabežljivaca unutar supstrata i održavaju kontakt s vodom uz pomoć svojih izduženih sifona u svrhu hranjenja, disanja i razmnožavanja. Na sifonima se nalaze fotoreceptori, kemoreceptori i mehanoreceptori. Veličina i masa školjkaša može biti različita, od dužine 3 mm pa sve do mase od 250 kg (Matoničkin, 1978).

Ribe formiraju 3 tipa partnerstva sa školjkašima:

- 1. Školjkaši služe kao inkubator:** neke slatkovodne ribe polažu jaja u škrge školjkaša koristeći ih kao inkubator za jaja i ličinke što u potpunosti zamjenjuje roditeljsku skrb ribe.
- 2. Školjkaši služe kao privremeno sklonište:** neke se morske ribe privremeno skrivaju unutar plaštane šupljine školjkaša nekoliko mjeseci kada su mlade ili dok ne migriraju na mrjestilišta.
- 3. Školjkaši služe kao stalna skloništa:** neke se morske ribe skrivaju unutar plaštane šupljine školjkaša odmah nakon spuštanja iz planktona i tu ostaju tijekom juvenilnog i adultnog stadija svog životnog ciklusa.

Ličinke većine slatkovodnih školjkaša iz porodice Unionidae su privremeni obligatni ektoparaziti koji napadaju škrge ili peraje riba (Karplus, 2014). Ličinke se prvo inkubiraju u vanjskim škragama školjkaša u posebno modificiranim vodenim cijevima zatim se prenose u

ribu domaćina. Iz jednog školjkaša može izaći oko 300000 nametničkih glohidija. Glohidija je ličinka preko koje se školjkaš prikači na škrge ili peraje riba, a budući da ribe slobodno plivaju, prenose glohidije u nova područja. Kad se školjkašima približi riba, prihvate svojim ljuskama za njezine peraje ili škrge. Za vrijeme nametničkog života koji traje 2-10 tjedana, u glohidiji se razvija probavilo, škrge, mišići zatvarači, stopalo i konačno ljuske (Matoničkin, 1978). Nakon infekcije cista se raspadne i minijaturni školjkaš padne na sediment kako bi dovršio razvoj. Struktura glohidije proučavana je svjetlosnim i elektronskim mikroskopom (Wood, 1974; Nezlin i sur., 1994). Glohidija ima dvije zakrivljene ljuštore i nestaničnu nit od sredine plašta do zglobne linije ljuštore. Nestanična nit je ljepljiva i elastična te sprječava potonuće ličinke u supstrat, a pomaže i pri kontaktu s domaćinom. Neke glohidije su selektivne i ostaju vezane samo za prikladan domaćina, dok neke nastanjuju veliki broj domaćina.

Postoje tri različita tipa mamaca koje koriste školjkaši:

1. **Mamac u obliku mišićne resice** (Slika 1): šareni rubovi plašta koji oponašaju male ribice. Takvi rubovi se pojavljuju samo kod zrelih ženki dok su kod mlađi i mužjaka rudimentarni. Rubovi plašta mogu imati lažne pjege za oči, peraje i bočnu prugu. Mahanje se pojavljuje samo u oplodjenim, a nikad u neoplodjenim ženkama (Kraemer, 1970; Haag i sur., 1998).
2. **Pulsirajuće papile rubova plašta**: rubovi plašta ženke modificirani su u obojene konusne papile koje brzo pulsiraju (Haag i sur., 1998).
3. **Superkonglutinat** (Slika 2): riboliki mamac koji sadrži veliki broj glohidija. Ovaj mamac potječe iz ekshalacijskog otvora školjkaša u prozirnoj sluzavoj cjevčici koja može biti do 2,5 m duljine (Haag i sur., 1995; Roe i sur., 2001).



**A****B**

**Slika 1.** *Lampsilis altilis* (A) i mamac u obliku mišićne resice, *Lampsilis subangulata* (B) sa superkonglutinatnim mamcem (izvor: Karplus, 2014).

U detaljnom pregledu o parazitizmu između školjkaša i ličinki Barnharta i suradnici (2008), među ostalim raspravljaju o porijeklu parazitizma ličinki, morfologiji glohidije, strategijama infekcije domaćina i evoluciji specifičnosti za domaćina. Školjkaši posjeduju određene prilagodbe za hvatanje ribe i prenošenje glohidije. To su: izokrenuti zubi koji čine rub ljuštura za držanje ribe, mogućnost brzog zatvaranja ljuštura (~ 0,1 s), plaštani mamac i konstrukcijski dio plašta koji se stavlja oko glave ribe.

U ovom radu naglasak je na ulozi školjkaša u biologiji ribe gavčice: privlačenje školjkaša i riba, izbor mjesta za polaganje jaja, prilagodbe jaja, embrija i ličinki na razvoj unutar školjkaša, utjecaj školjkaša na reproduktivno ponašanje mužjaka i ženke, štete i koristi za školjkaša od odnosa s ribama i moguća koevolucija partnerstva školjkaša i gavčice te odnosi školjkaša s drugim ribama.

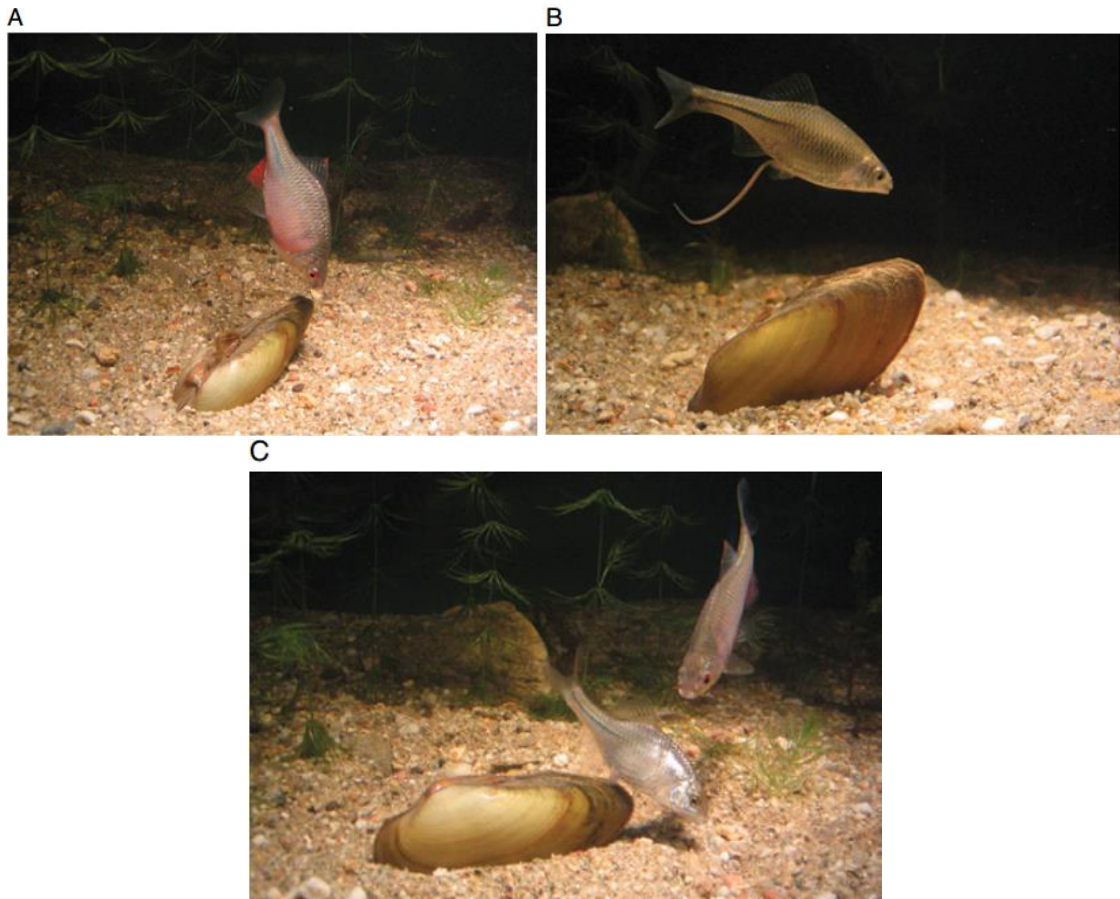
## 2. RAZRADA TEME

### 2.1. Gavčice i njihovi slatkovodni domaćini školjkaši

*Rhodeus amarus* ili europska gavčica (engl. *European bitterling*) je vrsta ribe iz porodice šarana (Cyprinidae), reda šaranki (Cypriniformes). Europska gavčica je s leđne strane sivozelena, na bokovima i truhu srebrnkasta, duga 6 do 7 cm. Tvori obavezne (obligatne) odnose sa slatkovodnim školjkašima. Školjkaši služe ribi kao inkubatori, pružajući jajima i ličinkama kisik i zaštitu, oslobađajući time istu od bilo kojeg oblika roditeljske skrbi. Postoji oko četrdeset vrsta gavčica koje pripadaju trima rodovima *Rhodeus*, *Tanakia* i *Acheilognathus*, svi članovi potporodice Acheilognathinae (Arai, 1988). Ove ribe se obično pojavljuju u istočnoj Aziji, tek nedavno dospjele su i u središnju i zapadnu Europu. Slatkovodni školjkaši iz obitelji Unionidae koji služe kao domaćini gavčicama pripadaju trima potporodicama: Ableminae, Anodontinae i Unioninae, međutim povezuju se i s porodicom Margaritiferidae (Liu i sur., 2006; Smith i sur., 2004).

Tijekom sezone mrijesta mužjaci formiraju male teritorije oko školjkaša (Slika 2 A), koje brane od drugih mužjaka. Mužjaci koji su svadbena obojeni udvaraju se ženkaama i vode ih do njihovih školjkaša. Ženke nose nekoliko jaja u škrge školjkaša uz pomoć izduženog ovipozitora, koji se umeće u ekshalacijski sifon (Slika 2 B i 2 C). Teritorijalni mužjaci izbacuju spermu iznad inhalacijskog sifona, a time se sperma prenosi na jaja inhalacijskom strujom školjkaša i oplodnja se odvija unutar škrge domaćina. Nekoliko tjedana kasnije slobodno plivajuće ličinke napuštaju školjkaše kroz ekshalacijski sifon (Wiepkema, 1961; Smith i sur., 2004).

Nedavno su provedena istraživanja o prilagodbama gavčica na život u školjkašima (Aldridge, 1999) i izboru mjesta polaganja jaja (Smith i sur., 2000b, 2001). Tek u posljednja dva desetljeća su istraživači shvatili da je partnerstvo školjkaša i gavčice idealan model za proučavanje ekologije ponašanja te za povezivanje ponašanja s dinamikom populacija (Smith i sur., 2000a, 2004, 2006). Prednosti ovog modela su male veličine riba, mogućnost razmnožavanja u zatočeništvu i sposobnost manipuliranja gustoćom i kvalitetom resursa (Smith i sur., 2004).



**Slika 2.** Europska gavčica i slatkovodni školjkaš *Unio pictorum*. (A) mužjak u svadbenom ruhu pregledava školjkaša, (B) ženka s produženim ovipozitorom, (C) ženka ovipozitorom unosi jaja u školjkaša s mužjakom u blizini (izvor: Karplus, 2014).

### 2.1.1. Privučenost europske gavčice školjkašima i izbor mjesta za odlaganje jaja

U laboratorijskom istraživanju ispitano je privlačenje europske gavčice i školjkaša. Nekoliko mjeseci prije istraživanja prikupile su se ribe i školjkaši u dobi od pola godine prije spolnog sazrijevanja i bez iskustva razmnožavanja. Svaka skupina se sastojala od dva mužjaka i dvije ženke te su im predstavljene dvije „lutke“ odnosno zamjenska skloništa. Promatralo se koliko puta je riba iznad svake „lutke“ izvela položaj „glava prema dolje“ (Slika 2 A) što dovodi do ispuštanja muških i ženskih gameta. Neiskusne jedinice nisu mogli razlikovati školjkaše i kamen slične veličine. Također je bilo moguće uvjeriti ribe da je obrnuta posuda za cvijeće školjkaš koristeći miris školjkaša kao stimulan.

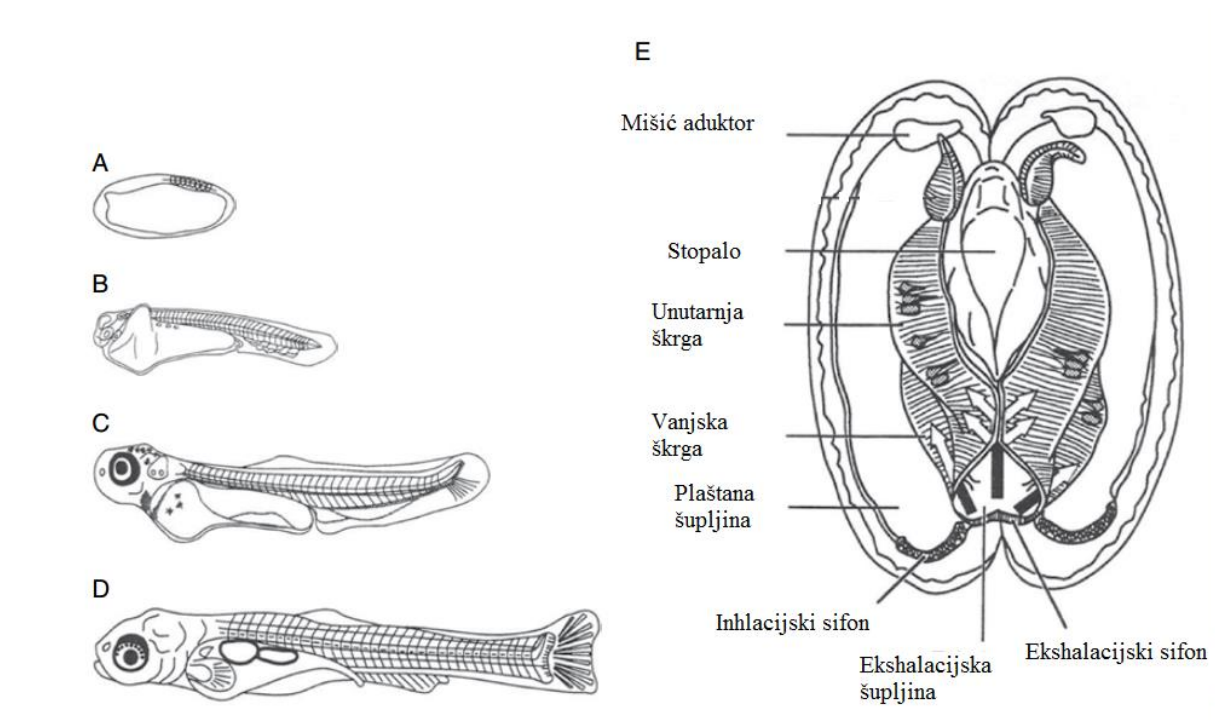
U središnjoj i zapadnoj Europi gavčice se mrijeste u četiri vrste školjkaša: *Unio pictorum*, *U. tumidus*, *Anodonta anatina* i *A. cygnea*. Prva istraživanja o mogućoj različitoj

primjeni slatkovodnih školjkaša kao domaćina gavčica provedena je u blizini Cambridgea u Engleskoj, u sporom plitkom drenažnom kanalu rijeke Cam (Reynolds i sur., 1997). Školjkaši su uklonjeni iz kanala i prevezeni u laboratorij gdje je praćen srednji broj ličinki u svakoj vrsti školjkaša. Razina oslobođenih ličinki varirala je među vrstama prema sljedećem redoslijedu: *Unio pictorum* > *Anodonta anatina* > *U. tumidus* > *A. cygnea*. Prema Reynoldsu i suradnicima (1997) razlike u broju ličinki koje oslobađaju pojedine vrste školjkaša mogu biti uzrokovane ranim izbacivanjem embrija i nezrelih ličinki, diferencijalnim odlaganjem jaja u svaku vrstu školjkaša od strane gavčice ili kombinacijom ta dva. Također je ispitana smrtnost ovisna o gustoći kod svih četiriju vrsta školjkaša. Smrtnost ovisna o gustoći bila je najveća za *A. cygnea* (Smith i sur., 2000b). Smatra se da je smrtnost embrija ovisna o gustoći u školjkašima narasla zbog natjecanja za kisik u škržnoj komori (Smith i sur., 2001). Prema tim istraživanjima trebalo bi izbjegavati školjkaša koji je već zaražen mnogim embrijima. Mills i Reynolds (2002b) pružili su dokaze iz niza eksperimenata da su stope ventilacije školjkaša važan čimbenik za odabir mjesta za odlaganje jaja. Gavčice se radije mrijeste u školjkašima koje imaju višu stopu ventilacije nego u onima s niskom stopom ventilacije. Usporedbom stupnjeva ventilacije četiriju vrsta europskih školjkaša pronađene su značajne razlike među vrstama. Ženke gavčica su preferirale visoke stope ventilacije unutar vrsta, a moguće je da su koristile i sekundarne vizualne ili mirisne znakove pri odabiru među različitim vrstama.

Ženke europske gavčice polažu jaja u unutarnje i vanjske parne škrge školjkaša. Položaj jaja na škragama školjkaša vjerojatno ovisi o duljini ovipozitora ženke. U mnogim istraživanjima je pronađeno da veličina školjkaša ne utječe na preferenciju riba. U većim i manjim školjkašima embriji se obično nalaze u području škrge najbližih ekshalacijskom sifonu (Smith i sur., 2004). Slatkovodni školjkaši iz potporodica Anodontinae i Unioninae polažu svoju glohidiju samo u vanjskim škragama. Glohidije mogu negativno utjecati na embrije gavčica koji se razvijaju u njihovoj neposrednoj blizini tako što ih ubijaju ili se natječu s njima za kisik. Europska gavčica polaže jaja samo u unutarnje škrge oplodene ženke školjkaša i unutarnje i vanjske škrge mužjaka i neoplođene ženke (Mills i Reynolds, 2003a).

### **2.1.2. Prilagodbe gavčica na razvoj unutar slatkovodnih školjkaša**

Većina spoznaja o prilagodbama gavčica za razvoj unutar slatkovodnih školjkaša potječe od istraživanja Aldridgea (1999) o europskim gavčicama. Gavčice su razvile morfološke, fiziološke i psihološke prilagodbe na inkubaciju jaja u školjkašima. Zbog njihovog razvoja unutar školjkaša, gavčice izbjegavaju suočavanje s predatorima na početku svog životnog ciklusa. Jaja gavčica su velika i eliptična ili u obliku kruške (Slika 3 A) a taj oblik im pomaže da se dobro uklope u međulamelarni prostor škrge školjkaša bez vezivanja za njih te omogućava difuziju znatnije količine plinova, što ujedno znači i snabdijevanje jaja većom količinom kisika. Jaja i embriji gavčica prekriveni su ljuskavim tuberkulima, a i žumanjčana vrećica ima dva bočna krila koja zajednički dodatno osiguravaju položaj jaja u škragama (Aldridge, 1999) (Slika 3 B). Kod riba s roditeljskom skrbi jaja su velika i relativno ih je malo. Kako su u ovom slučaju školjkaši preuzeli roditeljsku skrb, gavčice mogu proizvesti ili veliki broj manjih jaja ili manji broj osobito velikih jaja. Za razliku od većine riba kod kojih postoji roditeljska skrb i gdje roditelji polažu svoja jaja na jedno mjesto koje potom čuvaju, gavčice polažu manji broj jaja u različite jedinice školjkaša. Na taj način, mnogi potomci preživljavaju čak i ako uginu jedan ili više školjkaša (Aldridge, 1999). Veličina nakupina jaja je, međutim, iznimno varijabilna među različitim vrstama gavčica, a neke vrste mogu tijekom jednog mrijesta položiti i do 200 jaja (Kondo i sur., 1984; Ogawa i sur., 2000).



**Slika 3.** Različiti stadiji razvoja gavčice i struktura školjkaša: (A) jaje gavčice, (B) embrio s istaknutim režnjevima žumanjčane vrećice, (C) pojava pigmentacije oka, melanofora, riba migrira u ekshalacijsku šupljinu domaćina, (D) plivaći mjehur se ispuni plinom, razvija se bočna pruga, žumanjčana vrećica potpuno nestaje, riba napušta školjkaša, (E) prikaz unutrašnjosti školjkaša, unutarne i vanjske škrge, plaštana šupljina, ekshalacijska komora, ekshalacijski i inhalacijski sifoni, mišići aduktori (izvor: Karplus, 2014).

Jaja, embriji i ličinke gavčica mogu biti izloženi uvjetima hipoksije unutar školjkaša zbog toga što:

1. školjkaši povremeno zatvaraju svoje ljuštore u otežanim uvjetima okoline te se smanjuje razina kisika u vodi zarobljenoj unutar školjkaša;
2. voda koja dolazi do jaja već je potrošena preko škrge školjkaša ili glohidije;
3. velika jaja gavčica imaju veliku potrebu za kisikom.

Gavčice posjeduju opsežan embrionalni respiratorni sustav s visoko prokrvljenom žumanjčanom vrećicom i naborom dorzalne i analne peraje. U uvjetima hipoksije mogu koristiti etanol za glikolizu i stoga, umjesto da u tkivima stvara toksični laktat, etanol se ispušta u vodu (Wissing i Zebe, 1988).

Europska gavčica napušta školjkaša uglavnom noću aktivnim plivanjem iz ekshalacijske šupljine kako bi započela egzogeno hranjenje (Smith i sur., 2004). Ličinke gavčica potpuno su zaštićene tvrdim ljušturama školjkaša sve dok ga ne napuste. One izlaze uglavnom noću kako bi izbjegle dnevne predatore.

### 2.1.3. Reproductivno ponašanje mužjaka i ženki

Tijekom proljeća, kada temperatura vode raste i dani postanu dulji, mužjak europske gavčice u svadbenom ruhu, koje se sastoji od crvenih peraja i očiju na bazi karotenoida (Slika 2 A), brani mala područja mrijesta (4-10 m<sup>2</sup>) oko slatkovodnih školjkaša (Schaumburg, 1989). Mužjak se udvara receptivnoj ženki „drhtanjem“, izvodeći brze valove na niskoj frekvenciji, te je tako pokušava odvesti do školjkaša. Kada se nalazi iznad ekshalacijskog sifona mužjak usvaja položaj „glava dolje“ ili „kontrola sifona“ te se pomiče naprijed i dolje preko inhalacijskog sifona i izbacuje spermu, a u isto vrijeme ženka polaže jaja. Nakon polaganja jaja, mužjak otjera ženku te žestoko brani školjkaša od drugih mužjaka koji također pokušavaju oploditi jaja (Smith i sur., 2004). Mužjaci obilaze školjkaša provjeravajući njegovu prisutnost, jer školjkaš može nestati u sedimentu ili promijeniti položaj.

Mužjak ružičaste gavčice prakticira četiri različite strategije parenja (Kanoh, 1996, 2000):

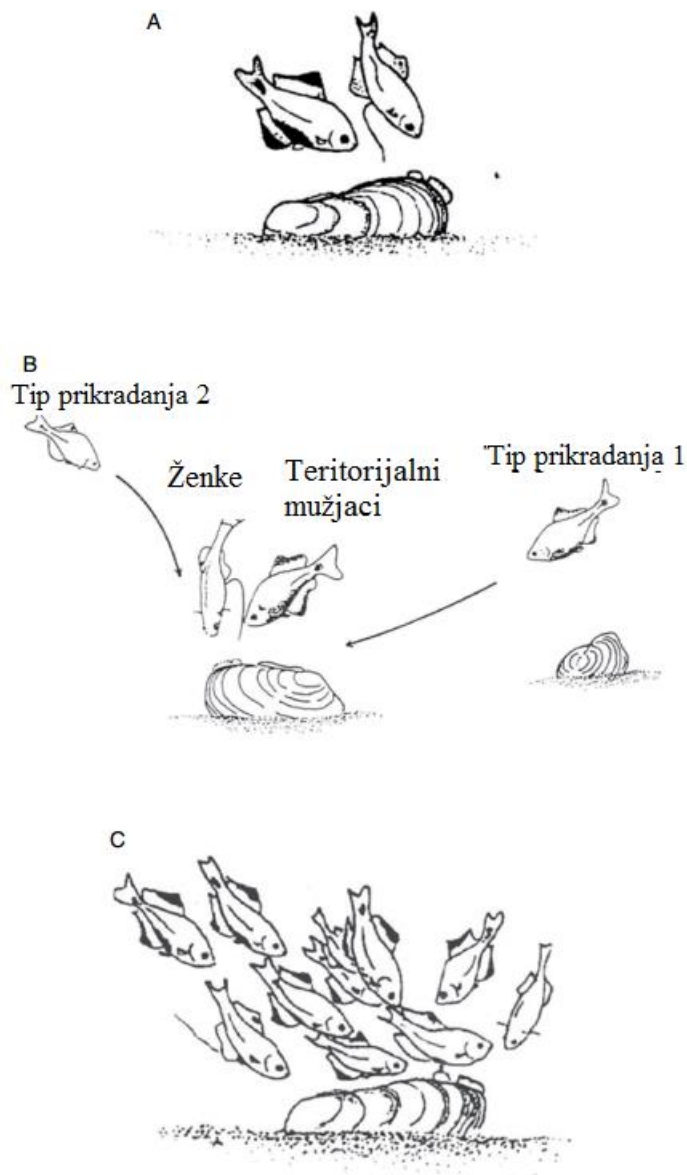
1. **Mrijest u paru:** mužjak brani teritorij, udvara se ženki te je vodi do školjkaša na mrijest. Ova strategija uključuje jednu ženku i jednog mužjaka (Slika 4 A).
2. **Mrijest u paru i prikradanje:** teritorijalni mužjaci se povremeno prikradaju susjednim mužjacima i pokušavaju oploditi jaja u drugom školjkašu (tzv. tip prikradanja 1). (Slika 4 B).
3. **Prikradanje:** mužjaci koji ne brane teritorij prikradaju se drugim mužjacima i oploduju samo jaja koja su unutar školjkaša drugih mužjaka (tzv. tip prikradanja 2). (Slika 4 B).
4. **Grupni mrijest:** skupine mužjaka koji se prikradaju i provaljuju na određeni teritorij (Slika 4 C). Kod ove strategije nema udvaranja.

Mužjaci mogu prijeći s jedne strategije parenja na drugu, s obzirom na dostupnost resursa i brojnost mužjaka (Kanoh, 2000; Mills i Reynolds, 2003a, Reichard i sur., 2004a). Veliki

mužjaci nastoje uspostaviti teritorij i braniti ga, dok mali mužjaci uglavnom prakticiraju strategiju prikradanja. Različite strategije parenja istraživane su u Japanu na maloj populaciji vrste *Rhodeus ocellatus* gdje je 46,3% bila strategija mrijesta u paru s jednim ili više mužjaka koji se prikradaju, 35,8% otpalo je na mrijest u paru, a 17,9% na grupni mrijest. Analiza izoenzima otkrila je da je 12% potomaka bilo od mužjaka koji su se prikradali. Tijekom vrhunca sezone mrijesta, a osobito kod velike gustoće mužjaka, kompeticija je visoka, s do dva događaja ejakulacije sperme u minuti (Reichard i sur., 2004b). Zbog činjenice da se izbačena sperma ne rasprši u vodi, već ulazi u škrge školjkaša, i teritorijalni mužjaci i oni koji se prikradaju izbacuju spermu prije odlaganja jaja (Kano, 1996; Candolin i Reynolds, 2002b). Mužjaci posjeduju dobro razvijen sustav spermatozoida s dokazanom proizvodnjom mucina koji produžuje dugovječnost sperme tako što polako oslobađa aktivne spermatozoide zbog sporog otapanja u vodi. Kako bi teritorijalni mužjaci nadmašili one koji se prikradaju bitna je ejakulacija sperme prije odlaganja jaja, a ne agresija, veličina tijela i post-ovipozicijska ejakulacija.

Utvrđeno je da obilje školjkaša, prostorna rasprostranjenost i kvaliteta školjkaša imaju velik utjecaj na reproduktivno ponašanje gavčica. Kad je gustoća školjkaša veća od gustoće gavčica za pretpostaviti je da će svi mužjaci koristiti strategiju mrijesta u paru. Međutim, strategija prikradanja se primjenjivala i u takvim situacijama. Moguće je da mali, neugledni mužjaci nisu u stanju privući ženke na njihove školjkaše i zato mogu prakticirati samo strategiju prikradanja (Smith i sur., 2004).





**Slika 4.** Strategije parenja gavčice *Rhodeus ocellatus*. (A) mrijest u paru, (B) mrijest u paru i prikradanje tipa 1 i tipa 2, (C) grupni mrijest (izvor: Karplus, 2014).

Ženke gavčica su se prilagodile mrijestu u slatkovodnim školjkašima. Europska gavčica se ne može uspješno reproducirati bez školjkaša u prirodnim uvjetima (Smith i sur., 2004). Gavčice posjeduju ovipozitor, odnosno posebno modificiranu urogenitalnu papilu koja im omogućuje da unesu jaja u škrge školjkaša. Ovipozitor se sastoji od izdužene cijevi koja je spojena na konusni mišićni organ u čijoj se bazi ovipozitor otvara u jajovod i mjehur. Tijekom polaganja jaja ovipozitor postaje krut na manje od sekunde zbog kontrakcije konusnog organa i pritiska urina koji pritišće jajašca niz ovipozitor (Duyvene de Wit, 1955; Smith i sur., 2004). Ovipozitor je podvrgnut cikličkim promjenama u svojoj duljini, blisko vezanima sa zrelošću

jajnika i sezonom parenja. Duži ovipozitor dopušta ženka da polažu jaja dublje u škrge školjkaša gdje je gustoća embrija niža.

Ženke spremne za mrijest usvajaju različite položaje tijela iznad školjkaša:

1. „Sifonska inspekcija“ ili „glava dolje“ – položaj sličan onom kod mužjaka, ali ženka stoji nešto strmije i tako procjenjuje kvalitetu školjkaša.
2. „Mrijest“ – ženka se pomiče naprijed i dolje te stvara kontakt s ekshalacijskim sifonom u koji stavlja svoj ovipozitor i konusni organ za mrijest (Slika 2 C)
3. „Dodirivanje“ – ženka se pomiče naprijed i dolje, stvarajući kontakt s ekshalacijskim sifonom slično kao kod „mrijesta“, ali bez umetanja ovipozitora (Wiepkema, 1961; Smith i sur., 2004). Opisano ponašanje se još naziva „varljivim ponašanjem ovipozicije“, izraženo je kod ženki koje su izložene većem broju mužjaka i signalizira spremnost ženke na mrijest.

Europska gavčica se mrijesti između travnja i kolovoza, s vrhuncem sezone mrijesta u svibnju, dok je tipičan broj jaja u rasponu od 80 do 250. Tijekom svakog odlaganja jaja se mogu polagati u različite školjkaše (Smith i sur., 2004). Ženka mora odabrati prikladnog partnera i odgovarajućeg školjkaša za mrijest. Odabir je ključan za preživljavanje i optimalan razvoj potomstva. Odabirom prikladnog partnera ženka osigurava mrijest s malim ometanjem od strane suparničkih mužjaka i prijenos dobrih gena na potomstvo. Ženke za mrijest češće odabiru veće mužjake i one sjajnije obojene. Sjajna crvena boja je posljedica karotenoida koje riba ne može sintetizirati te ona odražava njihovu kvalitetu, kondiciju i sposobnost hranjenja. Što se tiče odabira školjkaša, ženke prakticiraju kontrolu sifona prije polaganja jaja kako bi procijenile stanje školjkaša. Kvaliteta školjkaša ovisi o stupnju zaraze jajima i o vrsti školjkaša, budući da je smrtnost gavčica unutar školjkaša ovisna o gustoći i razlikuje se ovisno o vrsti školjkaša (Smith i sur., 2000b). Mrijest u visokokvalitetnim školjkašima, tj. školjkašima koji nisu zaraženi s puno jaja, također je u najboljem interesu mužjaka kako bi se osigurao opstanak potomaka. Ponekad može doći do sukoba interesa između mužjaka i ženke oko izbora školjkaša za mrijest. Ženke su izbirljivije od mužjaka, dok su mužjaci spremni za mrijest u školjkašima niske kvalitete kako ne bi trebali tražiti nove. Također, izbjegavaju visokokvalitetne školjkaše ako se oko njih nalaze mužjaci koji se prikladaju, dok je ženka dodatna sperma korisna. Ženke favoriziraju visoku razinu oslobađanja sperme, dok mužjaci razborito raspoređuju spermu među ženka. Dominacija velikih mužjaka djelomično može nadjačati izbor ženke. Međutim, preferencije ženki ne odnose se uvijek na dominantne mužjake, već je izbor partnera prvenstveno povezan s intenzitetom njihovog udvaranja. Nedavna otkrića o gavčicama

pokazuju da ženke zapravo mogu pozvati i potaknuti prikradanje mužjaka, kako bi osigurale oplodnju, kompatibilnost sperme i jajnih stanica i povećanu genetsku varijabilnost potomstva (Reichard i sur., 2007a).

#### **2.1.4. Prednosti i nedostaci za školjkaše i moguća koevolucija partnerstva školjkaša i gavčica**

Koristi za gavčice u ovom partnerstvu su jasne, međutim prednosti i nedostaci ovog odnosa za školjkaše još nisu poznati. Vrlo često se u literaturi ovaj odnos opisivao kao mutualistički, uz objašnjenje da gavčica koristi školjkaša za mrijest i kao mjesto odlaganja jaja, a školjkaš gavčicu za izvaljivanje i rasprostranjivanje ličinki glohidija. Međutim, učestalost infekcije glohidijom je mala, gavčica izbjegava infekciju glohidijom, gubi je ubrzo nakon vezivanja ili čak može razviti imunološku zaštitu od zaraze glohidijom. U eksperimentalnom istraživanju uspoređivala se razina infekcije glohidijom kod gavčica i drugih vrsta riba. Najniža razina infekcije bila je kod gavčica, što nas dovodi do zaključka da školjkaši nemaju koristi od gavčica kao domaćina. Tijekom vrhunca sezone mrijesta, velike količine sperme se ispuštaju u blizini inhalacijskog sifona školjkaša. Mills i Reynolds (2003a) su istraživali je li školjkaš ima koristi od velike količine sperme među škrgama. Uspoređene su stope rasta školjkaša s većom i onim s manjom količinom sperme te nije utvrđena nikakva razlika u rastu školjkaša što pokazuje da školjkaši nisu u stanju probaviti spermu gavčica ili je korist od navedenog unosa minimalna. Stoga danas prevladava mišljenje da je opisani odnos ipak prije komensalskog ili parazitskog karaktera, a ne mutualističkog kako se ranije pretpostavljalo. Primjerice, utvrđeni su neki učinci mrijesta gavčica na školjkaše:

- oštećenja škrge – cilijarni epitel u neposrednoj blizini jaja postaje izobličen i ponekad oštećen,
- kompeticija za kisik – velika gustoća ličinki gavčica rezultira značajnim smanjenjem kisika,
- smanjena stopa ventilacije – zbog blokade prolaska vode stopa ventilacije je smanjena što dovodi do smanjenog unosa hrane i kisika.

Nedavno su testirani učinci mrijesta gavčica na rast školjkaša (Reichard i sur., 2006). Kod školjkaša koji su zadržali veliki broj gavčica smanjio se rast dok kod drugih koji su odbacili

gavčice nije bilo smanjenog rasta. Stoga se čini da se odnos između gavčice i školjkaša razlikuje ovisno o vrstama, a može biti parazitizam ili komenzalizam. Većina izbacivanja jaja se događa odmah nakon polaganja ili unutar prvog tjedna inkubacije. Još nisu poznati mehanizmi i znakovi izbacivanja jaja od strane školjkaša. Rukovanje školjkašima, visoka razina fosfata i smanjenje kisika u vodi može dovesti do preranog izbacivanja gavčica (Reynolds i Guillaume, 1998; Mills i Reynolds, 2004). Brzo zatvaranje ljuštura dovodi do stvaranja jake ekshalacijske struje koja izbacuje jaja gavčica iz školjkaša. Međutim, nije poznato kako gavčica izaziva taj odgovor u školjkaša. *Anodonta woodiana* izbacuje gotovo sve, *Anodonta cygnea* većinu gavčica, a *Unio pictorum* inkubira jaja i ima nisku stopu izbacivanja.

Malo je dokaza o koevoluciji školjkaša i gavčica. Prema Liu i suradnicima (2006), premalo je empirijskih podataka o preferencijama među školjkašima za sveobuhvatnu procjenu podudarnosti između filogeneze tih dviju skupina. Potrebno je provesti više istraživanja o specifičnosti partnera, stupnju izbacivanja gavčica, anatomiji škrga, fiziologiji školjkaša te koristi odnosno štetnosti odnosa za ribe i školjkaše kako bi bolje razumjeli evoluciju tih partnerstva.

## **2.2. Ostali primjeri zajednica riba i školjkaša**

### **2.2.1. Strmorinci i školjkaši**

Strmorinci (Carapidae) su porodica riba koštunjača iz reda Ophidiiformes. Malih su dimenzija, tijelo im je zmijoliko i lagano svjetluca. Razmnožavaju se ovalnim jajima dužine 1 mm. Strmorinci žive slobodno, ali i kao komensali ili paraziti u nekim vrstama morskih beskralježnjaka, najčešće trpova i školjkaša. U deset rodova školjkaša pronađeno je pet vrsta strmorinaca iz dvaju rodova. Tri vrste roda *Onuxodon* tipično obitavaju u školjkašima i samo rijetko u trpovima (Arnold, 1956; Markel i Olney, 1990). Strmorinac *Carapus dubius* nastanjuje isključivo školjkaše, a *C. homei* se obično javlja u trpovima i rijetko u školjkašima. Usporedna istraživanja anatomije i morfologije strmorinaca pridonijele su razumijevanju evolucije njihove povezanosti s beskralježnjacima, uključujući školjkaše (Williams, 1984; Markel i Olney, 1990; Parmentier i Vandewalle, 2003). Međutim, nedostaju terenska ili laboratorijska istraživanja sa živim primjercima strmorinaca u odnosima sa školjkašima.

### 2.2.2. Odnos vrste *Liparis inquilinus* s češljačama

Riba *Liparis inquilinus* (engl. *snailfish*) iz porodice Liparidae većinu svog demerzalnog života provodi pod zaštitom češljače *Placopecten magellanicus*. Te se ribe u srpnju, nakon planktonskog stadija života, pri duljinama tijela oko 12 mm, spuštaju na morsko dno, ulaze u češljače te borave u njima do prosinca. U vrijeme najintenzivnije sezone mrijesta, tijekom ožujka i travnja, riba napušta češljaču i migrira u priobalje kako bi se mrijestila. Riba napušta svoje domaćine uglavnom tijekom noći kako bi se hranila malim rakovima. Češljaču često okupira nekoliko riba, a stupanj okupiranosti varira među lokalitetima. Prije nego što ribe uđu u češljaču, plivaju uz njen plašt dodirujući rubove plašta i tentakule glavom ili donjim režnjevima prsnih peraja koje sadrže okusne pupoljke. Tijekom dodira tentakuli se skupljaju, ali ljuštire i dalje ostaju otvorene. Riba ulazi u češljaču konstantnim pokretima repa. Rijetko se dogodi da češljača odbaci ribu zatvaranjem ljuštura.

Ovaj tip odnosa između vrste *L. inquilinus* i češljače je komenzalizam. Korist koju ima riba od ovog odnosa je stalna zaštita od grabežljivaca, u odnosu nema natjecanja za hranu i ribe ne uzrokuju nikakvu štetu češljačama (Able i Musick, 1976).

### 2.2.3. Odnos vrste *Urophycis chuss* s češljačama

Vrsta *Urophycis chuss* (engl. *red hake*) iz porodice Phycidae također ulazi u odnos s češljačom *Placopecten magellanicus*. Ovaj odnos ima kraći vijek trajanja zbog većih dimenzija ovih riba. Partnerstvo započinje nakon metamorfoze ribe i prestaje nakon 2-3 mjeseca kada riba preraste češljaču nakon čega i dalje ostaje neko vrijeme u blizini svog domaćina (Wigley i Theroux, 1971). Prije ulaska u češljaču riba kruži oko nekoliko njih i povremeno dodiruje plašt češljače trbušnim perajama. Nakon što se riba približi češljači na udaljenost od 1-2 cm, ulazi u nju, na što školjkaš reagira zatvaranjem ljuštura. Cijeli taj proces ulaska ribe i reakcija češljače traje manje od 30 sekundi (Musick, 1969; Steiner i sur., 1982). Pojedinačne češljače sadrže 2-4 ribe. Veće ribe uglavnom biraju veće češljače. Smatra se da to nije posljedica kompeticije, nego su velike ribe prisiljene koristiti veće češljače zbog svojih dimenzija dok male ribe mogu nasumice odabrati manje češljače. Međutim, u laboratorijskom ispitivanju je zabilježeno agresivno ponašanje jedinki vrste *U. chuss* radi skloništa gdje su veće ribe bile agresori, a manje

su uzmicale. Ipak, ranije zauzimanje skloništa ponekad je imalo prednost nad veličinom pa je i manja riba bila u stanju obraniti svoje sklonište.

Ovaj tip odnosa vrste *Urophycis chuss* s češljacama je komenzalizam. Riba je zaštićena od strane češljača, nema kompeticije za hranu, a istovremeno riba najvjerojatnije ne nanosi nikakve štete domaćinu. Čini se da je ovaj odnos više fakultativan, jer u laboratoriju mlade ribe preferiraju smještaj unutar ljuštura uginulog školjkaša u odnosu na smještanje u žive češljače (Steiner i sur., 1982).

### 3. ZAKLJUČCI

Znanstvena istraživanja koja se bave zajednicama riba i školjkaša su relativno rijetka te su stoga i saznanja o ovim odnosima nepotpuna. Najpoznatiji primjer ovakvih partnerstva su zajednice školjkaša i riba gavčica koji predstavljaju idealan model za proučavanje ekologije ponašanja te za povezivanje ponašanja s dinamikom populacija, a prednosti ovog modela su male veličine riba, mogućnost razmnožavanja u zatočeništvu i sposobnost manipuliranja gustoćom i kvalitetom resursa. Prilagodbe gavčica vjerovatno su evoluirale kako bi se osiguralo hvatanje njihovih jaja u škragama školjkaša.

Koristi za gavčice u ovom partnerstvu su jasne, međutim prednosti i nedostaci ovog odnosa za školjkaše još nisu dovoljno poznati. Danas prevladava mišljenje da je ovaj odnos komensalskog ili parazitskog karaktera, a ne mutualističkog kako se ranije pretpostavljalo. Školjkaši koriste gavčicu kako bi inkubirali i raspršili glohidije, ali se čini da gavčica u velikoj mjeri izbjegava inkubaciju glohidije te je odbacuje ili čak razvija imunološku zaštitu od inkubacije. Školjkaši stoga nemaju koristi od gavčica kao domaćina njihovih glohidija. Osim toga, postoje i negativni utjecaji mrijesta gavčica u školjkašima: oštećenje škrge, kompeticija za kisik i smanjena stopa ventilacije. Slabo su poznati i složeni mehanizmi koji reguliraju preferenciju domaćina u odnosu gavčica i školjkaša.

Kako bi u potpunosti razumjeli prirodu i značaj ovih partnerstva potrebna su daljnja intenzivna istraživanja morfologije, anatomije, fiziologije, evolucije i ponašanja različitih vrsta gavčica i školjkaša u tim složenim odnosima.

## 4. LITERATURA

- Able KW, Musick JA. 1976. Life history, ecology and behavior of *Liparis inquilinus* (Pisces: Cyclopteridae) associated with the sea scallop, *Placopecten magellanicus*. Fishery Bulletin 74: 409–421.
- Aldridge DC. 1999. Development of european bitterling in the gills of freshwater mussels. Journal of Fish Biology 54: 138–151.
- Arai R. 1988. Fish systematic and cladistic. In: Ichthyology Currents 1988 (eds Uyeno, T. and Okiyama, M.), str. 4–33. Aakura Shoten, Tokyo.
- Arnold DC. 1956. A systematic revision of the fishes of the teleost family Carapidae (Percomorpha, Blennioidea), with descriptions of two new species. Bulletin of the British Museum of Natural History; Zoology 4(6): 247–307.
- Barnhart MC, Haag WR, Roston WN. 2008. Adaptations to host infection and larval parasitism in Unionoida. Journal of the North American Benthological Society 27: 370–394.
- Candolin U, Reynolds, JD. 2002b. Adjustments of ejaculation rates in response to risk of sperm competition in a fish, the bitterling (*Rhodeus sericeus*). Proceedings of the Royal Society London Series B 269: 1549–1553.
- Duyvene de Wit JJ. 1955. Some observations on the european bitterling (*Rhodeus amarus*). Suid Afrikaanse Joernaal van Wetenskap 51: 249–251.
- Haag WR, Butler RS, Hartfield PD. 1995. An extraordinary reproductive strategy in freshwater bivalves: prey mimicry to facilitate larval dispersal. Freshwater Biology 34: 471–476.
- Haag WR, Warren Jr. ML, Shillingsford M. 1998. Host fishes and host-attracting behavior of *Lampsilis altilis* and *Villosa vibex* (Bivalvia: Unionidae).
- Kanoh Y. 1996. Pre-oviposition ejaculation in externally fertilizing fish: How sneaker male rose bitterling contrive to mate. Ethology 102: 883–899.
- Kanoh Y. 2000. Reproductive success associated with territoriality, sneaking, and grouping in male rose bitterlings, *Rhodeus ocellatus* (Pisces: Cyprinidae). Environmental Biology of Fishes 57: 143–154.
- Karplus I. 2014. Symbiosis in fishes: the biology of interspecific partnerships. John Wiley & Sons, 460 str.
- Kondo T, Yamashita J, Kano M. 1984. Breeding ecology of five species of bitterling (Pisces: Cyprinidae) in a small creek. Physiology and ecology Japan 21: 53–62.
- Kraemer LR. 1970. The mantle flap in three species of *Lampsilis* (Pelecypoda: Unionidae). Malacologia 10: 225–282.



- Liu HZ, Zhu YR, Smith C, Reichard M. 2006. Evidence of host specificity and congruence between phylogenies of bitterling and freshwater mussels. *Zoological Studies* 45: 428–434.
- Markle DF, Olney JE. 1990. Systematics of the pearlfishes (Pisces: Carapidae). *Bulletin of Marine Science* 47: 269–410.
- Matoničkin I. 1978. Bskralješnjaci: biologija nižih avvertebrata. Školska knjiga, Zagreb, 692 str.
- Mills SC, Reynolds JD. 2002b. Mussel ventilation rates as a proximate cue for host selection by bitterling, *Rhodeus sericeus*. *Oecologia* 131: 473–478.
- Mills SC, Reynolds JD. 2003a. The bitterling-mussel interaction as a test case for co-evolution. *Journal of Fish Biology* 63: 84–104.
- Mills SC, Reynolds JD. 2004. The importance of species interactions in conservation: the endangered European bitterling *Rhodeus sericeus* and its freshwater mussel hosts. *Animal Conservation* 7: 257–263.
- Musick JA. 1969. The comparative biology of two American Atlantic hakes, *Urophycis chuss* and *U. tenuis* (Pisces, Gadidae). Ph. D. thesis, Harvard University, Cambridge, MA.
- Nezlin LP, Cunjak RA, Zotin AA, Ziuganov VV. 1994. Glochidium morphology of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and glochidiosis of Atlantic salmon (*Salmo salar*): a study by scanning electron microscopy. *Canadian Journal of Zoology* 72: 15–21.
- Ogawa R, Nagata Y, Kihira H. 2000. Reviews of researches on the habitats of the bitterling *Acheilognathus longipinnis* in the Yodo river. *Memoirs Osaka Kyoiku University* 49: 33–55.
- Parmentier E, Vandewalle P. 2003. Morphological adaptations of pearlfish (Carapidae) to their various habitats. In: *Fish Adaptations* (eds Val, A.L. and Kapoor, B.G.), pp. 261–276. Oxford & IBH, India.
- Reichard M, Smith C, Jordan WC. 2004a. Genetic evidence reveals density-dependent mediated success of alternative mating behaviours in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Molecular Ecology* 13: 1569–1578.
- Reichard M, Jurajda P, Smith C. 2004b. Male-male interference competition decreases spawning rate in the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 56: 34–41.
- Reichard M, Ondrackova M, Przybylski M, Liu H, Smith C. 2006. The costs and benefits in an unusual symbiosis: experimental evidence that bitterling fish (*Rhodeus sericeus*) are parasites of unionid mussels in Europe. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 788–796.

- Reichard M, Le Comber SC, Smith C. 2007. Sneaking from a female perspective. *Animal Behaviour* 74: 679–688.
- Reynolds JD, Guillaume HP. 1998. effects of phosphate on the reproductive symbiosis between bitterling and freshwater mussels: implications for conservation. *Journal of Applied Ecology* 35: 575–581.
- Reynolds JD, Debusse VJ, Aldridge DC. 1997. Host specialization in an unusual symbiosis: european bitterling spawning in freshwater mussels. *Oikos* 78: 539–545.
- Roe KJ, Hartfield PD, Lydeard C. 2001. Phylogeographic analysis of the threatened and endangered superconglutinate-producing mussels of the genus *Lampsilis* (Bivalvia: Unionidae). *Molecular ecology* 10: 2225–2234.
- Schaumburg J. 1989. Zur Ökologie von Stichling *Gasterosteus aculeatus* L. Bitterling *Rhodeus sericeus amarus* Bloch, 1782 und Moderlischen *Leucaspis delineatus* (Heckel, 1843)-drei bestandsbedrohten einheimischen Kleinfischarten. *Berichte der Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege* 13: 145–194.
- Smith C, Reynolds JD, Sutherland WJ. 2000a. Population consequences of reproductive decisions. *Proceedings of the Royal Society London Series B* 267: 1327–1334.
- Smith C, Reynolds JD, Sutherland WJ, Jurajda P. 2000b. Adaptive host choice and avoidance of superparasitism in the spawning decisions of bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 48: 29–35.
- Smith C, Rippon K, Douglas A, Jurajda P. 2001. A proximate cue for oviposition site choice in the bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Freshwater Biology* 46: 903–911.
- Smith C, Reichard M, Jurajda P, Przybylski M. 2004. The reproductive ecology of the european bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology (London)* 262: 107–124.
- Smith C, Reichard M, Douglas A, Jurajda P. 2006. Population consequences of behaviour in the european bitterling (*Rhodeus sericeus* Cyprinidae). *Ecology of Freshwater Fish* 15: 139–145.
- Steiner WW, Luczkovich JJ, Olla BL. 1982. Activity, shelter usage, growth and recruitment of juvenile red hake *Urophycis chuss*. *Marine Ecology Progress Series* 7: 125–135.
- Wiepkema PR. 1961. An ethological analysis of the reproductive behavior of the bitterling (*Rhodeus amarus* Bloch). *Archives Neerlandises de Zoologie* 14: 103–199.
- Wigley RL, Theroux RB. 1971. Associations between post-juvenile red hake and sea scallops. *Proceedings of the National Shellfisheries Association* 61: 86–87.
- Williams JT. 1984. Synopsis and phylogenetic analysis of the pearlfish subfamily Carapinae (Pisces: Carapidae). *Bulletin of Marine Science* 34: 386–397.

- Wissing J, Zebe E. 1988. The anaerobic metabolism of the bitterling *Rhodeus amarus* (Cyprinidae, Teleostei). *Comparative Biochemistry and Physiology* 89B: 299–303.
- Wood EM. 1974. Some mechanisms involved in host recognition and attachment of the glochidium larva of *Anodonta cygnea* (Mollusca: Bivalvia). *Journal of Zoology* (London). 173: 15–30.