

SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

MIGRACIJA RIBA
FISH MIGRATION

SEMINARSKI RAD

Andreja Kljajić

Preddiplomski studij biologije

(Undergraduate Study of Biology)

Mentor: Prof. dr. sc. Milorad Mrakovčić

Zagreb, 2009.

SADRŽAJ

1. UVOD.....	2
2. DEFINICIJA MIGRACIJE.....	3
2.1 Razine kretanja.....	3
2.2 Terminologija.....	4
3. MIGRACIJA RIBA.....	5
3.1 Zašto ribe migriraju?.....	5
3.2 Oceanodromija.....	5
3.2.1 Vrste otvorenih oceana, plavoperajna tuna.....	6
3.2.2 Vrste kontinentalne podine, Europski brancin, <i>Dicentrachus labrax</i>	7
3.2.3 Vrste kontinentalne podine, Sjevernomorski iverak.....	8
3.3 Diadromija.....	9
3.3.1 Anadromija.....	10
3.3.2 Katadromija.....	12
3.3.3 Amfidromija.....	13
4. MIGRATORNI MEHANIZMI.....	14
4.1 Orijentacijsko plivanje.....	14
4.2 Navigacija i povratak kući.....	15
5. ISTRAŽIVAČKE TEHNIKE.....	17
6. ENDOKRINA SEKRECIJA I OSMOREGULACIJA.....	18
7. LITERATURA.....	21
8. SAŽETAK.....	22
9. SUMMARY.....	22

1. UVOD

Migracija je česta osobina životnog tijeka mnogih ekonomski važnih vrsta riba. Za mnoge od njih te kretnje su opsežne a redovite sezonske promjene u populaciji imaju znatnu važnost za komercijalno ribarstvo. Stoga je razumijevanje migracija važno za održavanje eksploatacije zaliha ribe. Razumijevanje u ovom kontekstu može uključivati poznavanje sezonskog povećavanja i smanjivanja količine riba što omogućuje ribarima da uspješno usmjere svoje aktivnosti. Alternativno, ono može uključivati detaljnije znanje koje omogućuje razvoj realnih modela o dinamici populacija što se može iskoristiti za određivanje različitih strategija ulova. Kako god, migracija riba je vrlo širok pojam a uključuje između ostalog i ekologiju ponašanja cijelih populacija dok se na drugu stranu fokusira na neurobiologiju senzornih sustava koji omogućuju orijentacijska i navigacijska svojstva individua. Migracija je sastavni dio života riba koje životni instinkt tjera na promjenu staništa radi stvaranja potomstva i obično je to put kojim su prošli njihovi roditelji i kojim će proći i njihovi potomci. Pretpostavlja se kako je sama migracija i put koji je potrebno proći da bi se dospjelo u određeno područje ili stanište genetički uvjetovano i zapisano u genima u obliku nekih nama nepoznatih karata koje pokušavamo uočiti i razumjeti. Kod drugih se vrsta stjecanje iskustva o povoljnim migratornim putovima uči od roditelja ili odraslih članova populacije što je vrlo zanimljivo ponašanje koje možemo uočiti kod riba. No, osim znanja kako migrirati potrebna je i vještina korištenja raznih prirodnih pojava koje mogu pomoći samim ribama na njihovom putu a to su prije svega morske struje koje štede energiju plivačima na dalekom putu. Postoji nekoliko tipova migratornih strategija i nazivamo ih različitim nazivima o kojima će biti riječ dalje u tekstu.

2. DEFINICIJA MIGRACIJE

'Migracija' je riječ koja se upotrebljava u standardnom govoru i mnogi od nas, laici ili znanstvenici imamo saznanje o tome što ona znači. Pored toga, teško je pronaći generalno prihvaćenu definiciju i postoji gotovo onoliko interpretacija koliko je knjiga koje se dotiču ove teme. Oni koji se bave različitim skupinama životinja koriste ih u različitim kontekstima. Ornitolozi često povezuju migraciju sa nekim oblikom dugoročne kretnje između područja zimovanja i mriješta koje se tiču populacija i individua. To je posve drugačije od entomološkog poimanja koji ima mala očekivanja za populacije a kamoli za pojedince.

Iako se beskrajno može debatirati o detaljima različitih definicija, postoji općeprihvaćen dogovor da 'migracija' uključuje kretnje individua i populacija s jednog, često dobro poznatog, područja ili staništa na drugo. Nadalje, migracija ukazuje na postojanje cikličnog elementa koje se razlikuje od disperzije. Treba naglasiti da mnoge ribe također čine *vertikalne* kretnje, često povezane za ciklusom noć-dan koji se također opisuje kao 'migracija'. No ipak, najprije je potrebno razmotriti razine kretanja.

2.1 Razine kretanja

Neke litoralne vrste, primjerice vrste roda Blenniidae čine sezonske obalne kretnje koje ne premašuju nekoliko kilometara. U toplim vodama, vrste poput *Clupea harengus*, *Scomber scombrus*, *Gadus morthua* i *Pleuronectes platessa* rade mnogo veće kretnje i preko nekoliko stotina kilometara. Na kraju, mnoge vrste migriraju na udaljenosti veće od nekoliko tisuća kilometara. To su primjeri diadromnih vrsta poput jegulja (*Anguilla* spp.) te Atlantska pastrva (rod *Salmo*) i Pacifička pastrva (rod *Oncorhynchus*), koje migriraju između slatkih voda i otvorenog mora, kao i brojne vrste tuna, sabljarki i velikih morskih pasa koji rade transoceanske migracije.

2.2 Terminologija

Da bi se definirao pojam migracije potrebno je razumijevanje nekoliko termina koji se koriste za opisivanje migracije riba. Sljedeće termine predložio je Myers (1949). Oceanodromija podrazumijeva 'prave migratorne ribe koje migriraju unutar mora'. Potamodromija: 'Prave migratorne ribe koje migriraju u okviru slatkih voda'.

Diadromija: 'Prave migratorne ribe koje migriraju između mora i slatkih voda'.

Kada je Myers (1949) prvi put predložio termin 'diadromija' također je definirao i subkategorije 'anadromiju' i katadromiju' koje su se dugo upotrebljavale u literaturi o ribama kao i 'amfidromija'. Ove subkategorije podrazumijevaju različite oblike diadromije u kojima se smjer kretanja i životni stadiji koji su uključeni u migraciju razlikuju. U novije vrijeme te su se kategorije proširile i redefinirale.

Anadromija podrazumijeva diadromne ribe kod kojih se većina prehrane i rasta odvija u moru s time da se migracija odnosi na odrasle jedinke koje migriraju u slatke vode radi reprodukcije. To su primjerice pastrva, haringa i morska paklara.

Katadromija obuhvaća diadromne ribe koje se većinom hrane i rastu u slatkim vodama dok se odrasli oblici sele u more radi reprodukcije. Primjer takvih riba su Američka i Europska jegulja.

Amfidromija podrazumijeva diadromne čiji ličinački stadiji migriraju ubrzo nakon što se izlegnu potaknuti prvim hranjenjem. Nakon toga slijedi migracija malih mladih riba iz mora natrag u slatku vodu gdje se nastavlja hranjenje i rast te reprodukcija. Primjer je *ayu*, japanski losos (*Plecoglossus altivelis*).

3. MIGRACIJA RIBA

3.1 Zašto ribe migriraju?

Morska staništa su kompleks mnogih fizičkih i biotičkih činilaca kao što su dostupnost hrane ili abundacija predatora. U slatkim vodama, rijekama i jezerima, postoji sličnost ali i različitost u uvjetima staništa. Ti uvjeti mogu biti stalni ili privremeni odnosno sezonski. Sa svojom raznolikošću teško je moguće da jedno stanište bude prikladno za sve životne stadije pa stoga mnoge ribe pokazuju upravo sezonske promjene staništa. Stanište s nekoliko velikih predatora i mnogo plijena možda je idealno za mlade stadije no ne i za odrasle oblike iste vrste. Kako bi dozele optimum iskorištavanja staništa mnoge su se vrste riba prilagodile migracijom u staništa prikladnija za njihovo hranjenje, rast i reprodukciju. Rezultat takvog ponašanja je populacija koja nije ograničena brojem jedinki koje može podržavati jedno stanište. Poboljšano preživljavanje i reprodukcijaska uspješnost glavna je selektivna prednost migratornog ponašanja.

3.2 Oceanodromija

Premda su odrasli stadiji mnogih vrsta otvorenog oceana veliki i snažni plivači, pojedinci mnogih vrsta su ili jajašca ili slobodni ličinački stadiji prepušteni vodenim strujama koje imaju važnu ulogu u životnom ciklusu većine vrsta. U otvorenom moru, za razliku od estuarija, mogu se uočiti dvije različite struje. Oceanske struje dominiraju u dubokim morima dok plimne struje imaju više utjecaja na kontinentalnim podinama. U glavnim oceanskim uvalama malen je utjecaj plime a površinska cirkulacija potaknuta je rasprostranjenim planetarnim sustavom vjetrova .Na taj način nastaju subtropski vrtlozi koji cirkuliraju u smjeru kazaljke na satu na području sjeverne hemisfere i u smjeru suprotnom od kazaljke na satu na južnoj hemisferi. Ti virovi su ograničeni na ta područja pomoću zonalnih struja koje struje istočno ili zapadno. Dok su struje otvorenog oceana generalno prilično spore (3-7 cm/s) i iščezavaju na dubini od 100-200m, zapadne struje poput Golske ili Sjeverno Atlantske , mnogo su jače (50-100cm/s) te dopiru do dubine od 1000m.

Postoje iznimni dokazi koji ukazuju na utjecaj oceanskih struja na ličinačke stadije nekoliko vrsta jegulja od područja izljevanja u otvorenom oceanu do slatkovodnih staništa gdje se mladi oblici hrane i razvijaju u odrasle. Schmidt (1922, 1923) je prvi opisao migraciju

Europske jegulje *Anguilla anguilla* od Sargaškog mora. Kasnijom hidrografskom analizom Sjevernog Atlantika uočeno je da se ličinke jegulje (leptocephalus) prenose uz pomoć Golfske i Sjeverno Atlantske struje do Europskih kontinentalnih podinama u periodu manjem od 3 godine . U plitkim morima dominiraju plimne struje. Na Europskom kontinentalnoj podini plimni valovi rotiraju se od prilike jednom u svakih 12,5 sati .

Većina pravih koštunjača mrijeste se u srednjim vodama i njihova pelagička jaja obično plove nizvodno sa povratnom strujom. U nekom kasnijem stadiju njihova života, odrasli moraju načiniti neke kompenzatorne kretnje ako se populacija zadrži u istom hidrografskom sistemu. Dok takve kretnje mogu uključivati odrasle koji moraju plivati protiv struje, to ne mora nužno biti potrebno. U otvorenom oceanu , riba može iskoristiti dubokomorske protustruje (npr. Plava tuna).

3.2.1 Vrste otvorenih oceana, plavoperajna tuna

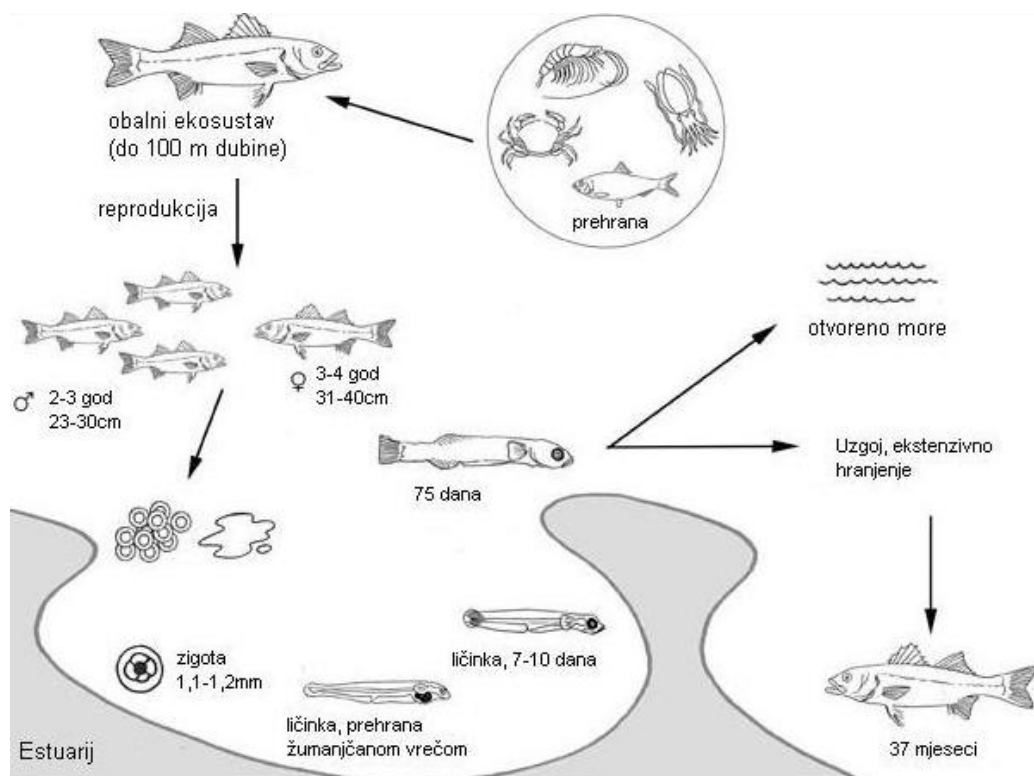
Sjevernoatlantska plava tuna rasprostranjena je istočno i zapadno. Na zapadu je koncentrirana oko Sredozemnog mora, s najvećom koncentracijom oko Balearsko otočje, Tirenskog mora i središnjeg Jadrana gdje se i mrijesti. Ženke na istoku sazrijevaju ranije (4-5 godina) i dosežu manju maksimalnu veličinu od onih na zapadu. Mrijeste se u svibnju i lipnju. Nakon mrijesta, neke od njih započinju migraciju kroz Gibraltar i to u plovama od 10 000 jedinki. Nakon toga, ove ribe migriraju sjeverno, vjerojatno vođene Sjevernoatlantskom strujom. Do 1920. smatralo se kako ove sjeverne migracije nisu dosezale dalje od Engleskog kanala. No ipak, čini se kako migracijski krug doseže sve do sjevera Norveške, s nekim jedinkama koji putuju i do 500 km u nekoliko mjeseci. Između studenog i veljače, plava tuna se dubljim vodama vraća na jug. U proljeće se vraća na površinu zapadne obale Španjolske i Portugala, gdje iskorištava male vrtložne struje za hranjenje prije nego što ponovno krenu prema Mediteranu strujom koja prolazi kroz Gibraltar.

Smatralo se da se zapadna plavoperajna tuna većinom mrijesti u Meksičkom zaljevu i Floridskom tjesnacu i to u periodu od travnja do lipnja. Ženke za koje se smatralo da se mrijeste u dobi od 8 godina, mogu živjeti 20 godina i više te narasti do 3 m dužine i 600 kg težine. Ovisno o njezinoj veličini, pojedina ženka može proizvesti od 1 do 30 milijuna jaja u jednoj sezoni. Iako se vrlo malo zna o kretanjima između zapadnih i istočnih grupa, iz dosadašnjih satelitskih praćenja obilježenih jedinki vidljivo je kako se 12 uspješno lociranih

jedinki, u periodu od svibnja do srpnja, nalazi u području srednjeg Atlantika s ograničenjem na Bermudske i Azorske otoke . Nije poznato jesu li se te ribe mrijestile, no rezultati istraživanja ukazuju kako je migratorno ponašanje kompleksno. I najmanje miješanje zapadnih i istočnih populacija mogle bi dovesti do promjena u populacijama zbog samih razlika u veličini populacija. Iako je moguće načiniti modele koji bi predvidjeli posljedice miješanja dviju populacija teško je sa sigurnošću reći koji bi od njih bio točno prikazao moguć utjecaj jedne populacije na drugu.

3.2.2 Vrste kontinentalne podine, *Europski brancin, Dicentrarchus labrax*

Europski brancin nalazi se na području od Sredozemnog mora, duž Atlantske obale sjeverno od Maroka do Irske na sjeverozapadu i Norveške na sjeveroistoku. Mrijesti se između veljače i lipnja a čini se kako temperatura pritom ima vrlo važnu ulogu za određivanje vremena i lokacije mrijesta. Njihova jaja rijetko se nalaze u vodama ispod 8.5-9 °C . Nakon mrijesta, sljedeća 2 do 3 mjeseca rastuće ličinke otplavljaju se u zaštićene uvale i estuarije gdje se hrane i rastu iduće 4-5 godine (Sl. 1.) .Konvencionalno obilježavanje pokazalo je kako se mladi oblici ne odlaze dalje od 80 km od mjesta gdje su se izlegli ali se sazrijevanjem povećava raspon njihovih sezonskih kretnji. Metode praćenja odraslih oblika uhvaćenih za vrijeme ljetnog hranjenja govore kako se pojedine jedinke obično vraćaju na specifična područja hranjenja. Čini se kako su sezonske kretnje odraslih bas striktno povezane sa temperaturom okoliša i razvojem reprodukcijskog sustava. Adolescentne jedinke, klasificirane kao zrele ali se nikada nisu mrijestile, prezimuju u vodama čija temperatura pada ispod 9 °C premda ženke u potpunosti ne razvijaju gonade. Uspješni razvoj gonada u zimskom razdoblju ovisi o obitavanju u vodi iznad 10 °C pa stoga radi postizanja spolne zrelosti one na sjevernom području moraju migrirati na jug i/ili zapad u jesen i zimu. U ljeto, ima tendenciju kretanja u plitke i toplije vode a zimi u dublje. Saznanja o utjecaju temperature okoliša na sezonske kretnje omogućuju predviđanje utjecaja klimatskih promjena na distribuciju i strukturu populacija. Na primjer ako se zimske temperature povise neće biti potrebe za migracijom sa sjevernih područja na zapad. Nadalje, populacija koja će i dalje prezimljivati na zapadu Engleskog kanala neće više imati doticaj s adolescentima ili odraslim jedinkama sa sjevera.



Slika 1. Životni ciklus Europskog brancina

(Preuzeto i prilagođeno iz <http://www.fao.org>)

3.2.3 Vrste kontinentalne podine, Sjevernomorski iverak

Iverak je komercijalno važna vrsta Sjevernog mora. Počela se proučavati 1990. i danas znamo o ovoj vrsti više nego o bilo kojoj drugoj komercijalnoj vrsti Europskih voda. Glavni uzorak migracije sjevernomorskog iverka ustanovljen je pomoću konvencionalne metode obilježavanja i istraživačkim putovanjima na relaciji Sjevernog zaljeva i Sjevernog mora te Engleskog kanala. U jesen, odrasli napuštaju sjeverna područja te migriraju južno gdje se vrhunac mrijesta zbiva u kasnom siječnju i veljači dok je vrhunac mrijesta u istočnom Engleskom kanalu u ranom siječnju (Houghton i Harding 1976). Tijekom kasne zime i početkom proljeća vraćaju se na sjever. Vrijeme ovih migracija pokazalo se vrlo dobro strukturirano. Istraživanje opsežnih putovanja pokazala su da mužjaci završavaju svoj put prije migracije ranije a poslije migracije kasnije od ženki što potvrđuje ranije pretpostavke da mužjaci provode više vremena na području mrijesta od ženki. Osim toga, pokazalo se kako

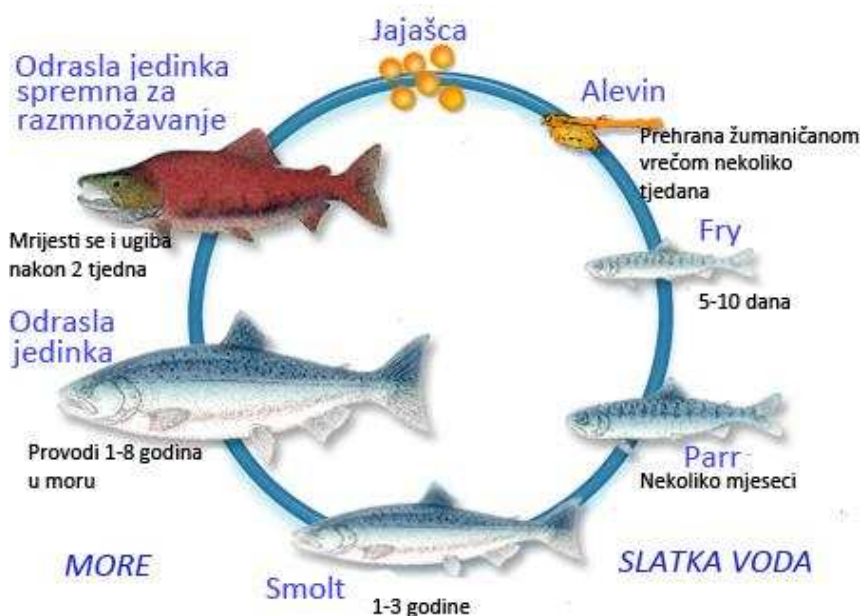
mlade ženke prate odrasle u tzv. Simulaciji migracije (eng. 'dummy run' migration) kako bi naučile lokacije područja mrijesta. Nedavne široko pojasne telemetrijske tehnike otkrile su detalje o načinu na koji ove ribe migriraju. Istraživanje pomoću sonara opremljenog s pripadajućom akustičnom opremom kao i eksperimenti s elektroničkom pohranom podataka ukazale su na povezanost tih migracija sa selektivnim transportom pomoću plimnih struja. To ponašanje okarakterizirano je kao kružni uzorak vertikalne kretnje u fazi plimne struje. Dok transport pomoću plimnih struja može vidljivo reducirati energetske troškove migracije on također pruža sigurni način migracije za ribe koje se inače ne bi mogle snalaziti između područja hranjenja i mrijesta. No ipak, nedavni podaci pokazuju da u područjima Sjevernog mora gdje su brzine plimnih struja male, kao što je Njemački zaljev, ove ribe migriraju direktnim plivanjem uz morsko dno radije nego korištenjem plimnih struja. Te činjenice podupire ideja da metabolička cijena određuje izbor mehanizma migracije i da iverci koriste plimne struje samo kada su one učinkovite za reduciranje cijene same migracije čuvajući pritom energiju za reprodukciju. Sva dosadašnja saznanja pomogla su u stvaranju modela koji bi mogli predvidjeti sezonske promjene u kretanju populacija radi što boljeg praćenja odnosa unutar populacija ali i međusobnog odnosa više populacija koje se međusobno susreću kada se njihovi migracijski pravci isprepliću.

3.3 Diadromija

Mnogo je vrsta riba koje migriraju iz slatkih voda u more bez nekog pravilnog uzorka koji bi se mogao pripisati sezoni ili određenoj životnoj dobi. Također ima i onih koje čine slične kretnje na kratkim udaljenostima. One nisu potpuno diadromne i neke se njihove kretnje uopće ne mogu ni nazvati migracijom. Takve su vrste najbolje opisane kao fakultativne lualice.

3.3.1 Anadromija

U anadromne ribe ubrajamo paklare porodica Petromyzontidae, Geotriidae i Mordaciidae, zatim Acipenseridae (jesetre), Salmonidae (lososi, pastrve, zlatovčice i bakalari), Osmeridae i Retropinnidae, Aplochitonidae, Salangidae, Clupeidae (sleđevke), Engraulidae, Ariidae, Gasterosteidae, Gadidae (bakalar), Percichthyidae i Gobiidae (McDowall 1988). Daleko najbolji primjeri anadromije su različite vrste lososa (rodovi *Oncorhynchus* i *Salmo*; (Groot i Margolis 1991). Te se ribe tipično mrijeste u šljunčanom dijelu gornjeg toka rijeke. Nakon što se iz jajašca izlegu mladi oni ostaju u šljunčanom dijelu rijeke prije nego što sazriju za život u riječnom toku (Sl. 2.).



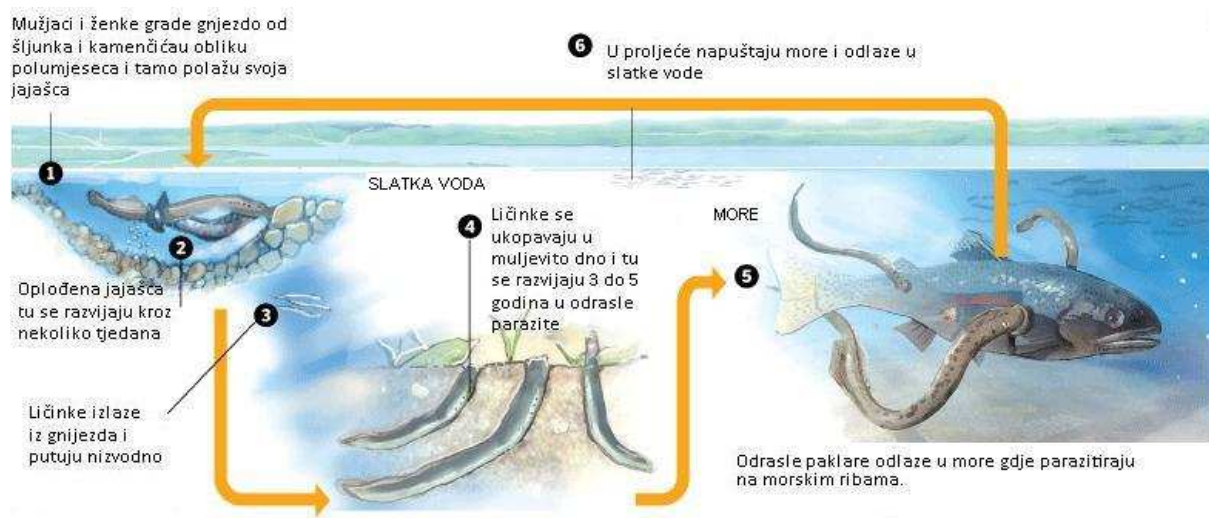
Slika 2., Životni ciklus lososa

(Preuzeto i prilagođeno iz <http://beena0721.files.wordpress.com>)

Ponašanje nakon sazrijevanja je različito ovisno o vrsti. Kod ružičastog ili keta lososa (*O. gorbuscha* i *O. keta*), uočeno se brze nizvodne kretnje prema moru. Kod vrste Atlantskog lososa, mladi lososi mogu provesti nekoliko godina hraneći se i rastući u slatkim vodama prije nego što krenu prema moru. Trajanje života u moru, gdje se odvija većina rasta, varira od samo dvije godine kod ružičastog lososa do pet ili šest godina kod chinook lososa

(*O. Tsawytscha*). Kada lososi u moru dosegnu zrelost, migriraju prema kopnu i ulaze u ušće rijeke. Kreću se uzvodno u periodu od nekoliko tjedana do nekoliko mjeseci, tijekom kojih se ne hrane i energija se iz tijela prenosi u reproduktivne organe. U mnogih vrsta Pacifičkog lososa, mrijest je popraćen neizbježnom smrću dok kod drugih vrsta izmoreni odrasli oblici mogu oporaviti i ponovno tijekom sljedećih godina postati spolno zreli.

Paklare imaju sličan životni ciklus. Mužjaci i ženke napuštaju more i grade gnijezdo od šljunka i kamenja u mirnom dijelu rijeka. Nakon razvoja, mlade paklare putuju nizvodno gdje se ukopavaju u muljevito dno i tamo provode 3 do 5 godina prije nego što se razvijaju u odrasle parazitske jedinice. Nakon metamorfoze slijedi odlazak u more gdje parazitiraju na morskim ribama (Sl. 3.). Karakteristično svojstvo povratka i uzvodne migracije sjeverne paklare (*Geotria australis*) je da spolna zrelost ne nastupa i do 18 mjeseci nakon što odrasle jedinice napuste more. Osim toga, za vrijeme boravka u slatkim vodama nema ni hranjenja.



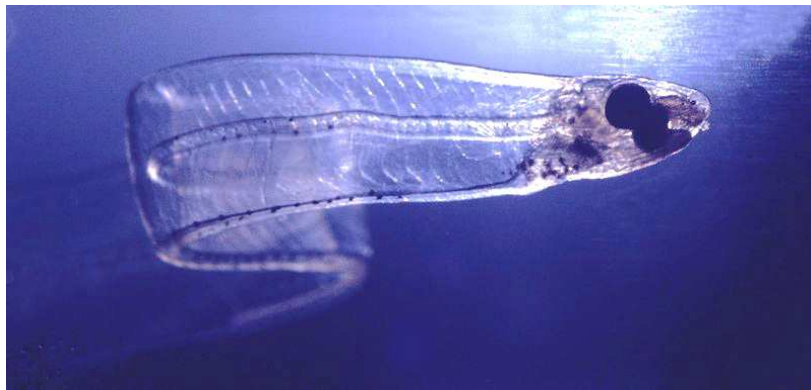
Slika 3., Životni ciklus morske paklare

(Preuzeto i prilagođeno iz www.boston.com)

3.3.2 Katadromija

Katadromne ribe uključuju porodice Anguilidae (slatkovodne jegulje), Galaxiidae , Clupeidae, Engraulidae, Mugilidae (sivi cipali), Centropomidae , Percichtyidae, Bovichtidae Scorpaneidae (pločoglavke), Kuhlidae , Tetrapontidae, Lutjanidae , Cottidae, Gobiidae i Pleurinctidae.

Životni ciklusi 15 vrsta jegulja (Angullidae) vrlo su slični. Odrasle ribe mrijeste se u moru, obično u tropskim i subtropskim vodama te na velikim oceanskim dubinama nakon čega ugibaju. Iz jajašaca se izlegu karakteristične ličinke staklarke (*Leptocephalus*) koje su bočno spljoštene i prozirne te nimalo ne sliče odrasloj jegulji (Sl. 4.). One se godinu do dvije hrane i rastu u moru a nakon toga se uz pomoć oceanskih struja vraćaju na obalna područja od kuda potječu njihovi roditelji. Metamorfoza se odvija u obalnim vodama i to najprije u staklasti oblik jegulje, 'slender', a potom u 'elver' koji se iz mora vraćaju u rijeke. Kao elveri i kasnije kao žute jegulje, postepeno prodiru uzvodno, hraneći se i rastući se tijekom mnogo godina. Razdoblje sazrijevanja veoma varira i najduže je kod Novozelandske dugoperajne jegulje (*Anguilla dieffenbachii*), kod koje ženka može imati čak 80 godina kada dosegne spolnu zrelost i krene prema moru.



Slika 4., *Leptocephalus*

(Preuzeto iz <http://umafish.com>)

Neki cipali (*Mugilidae*) također su katadromne ribe. Mrijeste se u moru te su ličinke primarno morske. Mladi stadiji ulaze u rijeke i tamo se zadržavaju do svoje zrelosti nakon koje migriraju nizvodno natrag u more.

Australski baramundi grgeč (*Lates calcarifer*) podliježe sličnoj migraciji. Uzvodni prodor u neke rijeke Papue, Nova Gvineja je vrlo značajan. Zanimljivo i karakteristično svojstvo ove vrste je da samo mužjaci žive u slatkim vodama. Ženke su zapravo mužjaci koji su napustili slatkovodno stanište i zadržali se u estuarijima i plimnim područjima

3.3.3 Amfidromija

Amfidromija je prisutna kod članova sljedećih porodica: Galaxiidae, Aplochitonidae, Prototroctidae, Clupeidae, Pinguipedidae, Cottidae, Elotridae i Gobiidae. To je zadnja uočena potkategorija diadromije, no unatoč tome predstavlja jasne i osobite uzorke migracije. Tipični primjer na području sjeverne hemisfere je Japanski ayu odnosno japanski losos (*Plecoglossus altivelis*). Mrijesti se u slatkim vodama tijekom jeseni gdje se i sama jaja razvijaju. Ličinke odmah nakon izljetanja kreću prema moru gdje žive tijekom nekoliko mjeseci prije nego što se tijekom proljeća vrate u slatkovodna staništa. Tijekom ljeta se razvijaju i rastu te se mrijeste i do jeseni ugibaju. Vrlo sličan životni ciklus uočen je kod velikog broja južnih inanga. Oni se mrijeste u jesen i ranu zimu. Novo izglele ličinke emigriraju u more gdje se hrane i rastu tijekom zime prije nego što se u proljeće vrate u slatke vode. Kod Novozelandskog inanga (*Galaxias maculatus*), koja je poput japanskog lososa jednogodišnja vrsta, sazrijevanje se događa tijekom prvog ljeta a odrasli se mrijeste i ugibaju u nadolazećoj jeseni. No, druge vrste amfidromnih inanga mogu sazrijeti tek druge ili treće jeseni. Takve vrste preživljavaju mrijest i ponovno se mogu mrijestiti tijekom sljedećih godina. Od 25 vrsta diadromnih riba, oko polovica njih su anadromne, a po jedna četvrtina katadromne i amfidromne. Anadromne ribe najviše se pojavljuju u hladnim i subpolarnim vodama, katadromne u toplim i tropskim vodama a amfidromne u područjima oceanskih otoka te tropskih i hladnih voda. Evolucija ovih triju formi i diadromije može biti povezana s poboljšanjem životne strategije i različitih geografskih područja. Anadromija je favorizirana u hladnijim područjima gdje je biološka produkcija veća u moru nego u slatkim vodama. More je tako bolji biom za prehranu i rast zato što je sami razvoj mnogo brži a preživljavanje je mnogo veće. Katadromija se javlja u toplijim područjima zato što je u slatkim vodama biološka produkcija veća nego u moru, pa se stoga većina trofičkih životnih stadija zadržava u slatkim vodama iz istog razloga zbog kojeg anadromne ribe provode većinu trofičkog stadija u moru.

4. MIGRATORNI MEHANIZMI

4.1 Orijentacijsko plivanje

Iako vodene struje imaju glavnu ulogu u migraciji nekih vrsta riba, posebice onih otvorenog mora, također postoje i dokazi o tome da se neke vrste kreću neovisno o vodenim strujama. Atlantski bakalar migrira preko hladnih voda ($<0\text{ }^{\circ}\text{C}$) plivanjem duž dubokih struja tople oceanske vode ($2\text{-}2,5\text{ }^{\circ}\text{C}$). Istraživanja praćenjem koja uključuju plave morske pse (*Prionace glauca*) i plavoperajnu tunu ukazuju na to da ove ribe mogu zadržavati stalni pravac u otvorenom moru krećući se neovisno o vodenim strujama. Kada je uočeno da te ribe mogu koristiti vanjske putovne znakove krećući se neovisno o vodenim strujama, došlo je do kontroverze o relativnoj važnosti orijentacijskog plivanja u migracijama, posebice za velike i aktivne vrste kao što su losos i tuna. Postoje još mnogi nedostupni podaci o kretanjama u otvorenim morima koji bi mogli riješiti ovu zanimljivu spoznaju. Postoji mogućnost kompromisa između cijene migracije, kao što su povećanje utroška energije kao i rizika predacije i koristi koja može uključivati bolje preživljavanje i reproduktivni uspjeh. Ako je to tako, troškovi koristi kompromisa različiti su za pojedine skupine riba ovisno o kompleksu okolišnih i bioloških faktora koje je iskusila pojedina skupina. Primjerice, Sjevernomorski iverak (list) iskorištava plimne struje tijekom svojih migracija prije i nakon mrijesta u područjima gdje su one dovoljno brze za očuvanje njihove energije. U područjima gdje su plimne struje spore, oni plivaju direktno uz morsko dno umjesto korištenja plimnih struja.

4.2 Navigacija i povratak kući

Vrlo zanimljivo pitanje postavlja se kod migracije riba a to je povratak. Na jednom kraju spektra raznolikosti nalaze se jasni dokazi sposobnosti povratka u nekih vrsta. Uzmimo na primjer Pacifičke i Atlantske losose. Odrasli imaju sposobnost povratka na šljunčano dno na kojem su se mrijestili nekoliko godina prije. Takve mogućnosti povratka čini se ovise o mladim ribama koje uče svojstva svojeg 'doma' prije nego što se upute prema moru, i kasnije se korištenjem nebeskih, geomagnetskih i mirisnih tragova vrata s morskih pučina u rijeke. U svrhu istraživanja mirisnih signala za povratak kući dva su znanstvenika zatočila losose iz dviju različitih područja rijeke. Polovica od jedne skupine imala je zaštićene nosnice smotuljcima od vate. Pojedinci koji nisu imali zaštićene nosnice, nakon ponovnog puštanja u rijeke vratili su se svojim populacijama iz kojih su prvobitno oduzeti a oni koji su imali nosnice zaštićene vatom nisu mogli locirati vode iz kojih potječu te ih je većina odlutala u krivo područje rijeke. Na taj način se potvrdila pretpostavka da se dio riba vraća u svoje vode pomoću mirisnih signala. U usporedbi, Europske i Japanske jegulje mrijeste se u otvorenom moru na lokacijama koje osiguravaju mogućnost pasivne migracije do kontinentalne podine uz pomoć oceanskih struja. Za razliku od lososa, mlade jegulje koje dolaze do kontinentalne podine nemaju prijašnjih iskustava sa slatkovodnim staništima pa se čini nevjerojatnim da pojedinci mogu prepoznati iste rijeke koje su njihovi roditelji napustili prije nekoliko godina.

Za migratorne ribe koje u potpunosti žive u moru, poput iverka i bakalara, konvencionalne studije obilježavanjem daju uvid u podatke o opetovanom godišnjem povratku na isto mjesto mrijesta. Uzimajući u obzir opsežan broj pojedinih riba i mali broj dostupnih područja za mrijest, neizbježna je mogućnost da će se neke od njih mrijestiti na mjestu gdje su se same izlegle. Kakogod, još ne postoje dokazi, usporedivo s onima za losose, koji bi upućivali na vjerojatnost da se odrasli koriste nekim posebnim mehanizmom za povratak na područja od kuda sami potječu. S druge strane postoje podaci da se kod nekih morskih vrsta, poput sleđa, postojanost lokalne populacije osigurava primoranjem pojedinaca na 'učenje' migracijskih putova i područja mrijesta od odraslih iz iste populacije. Takav mehanizam bi bio u skladu s opažanjima simulacijske migracije u kojoj mlade ribe prije mrijesta prate odrasle. S eksperimentalnog gledišta, razumijevanje migracije lososa pomogla je činjenica da mlade ribe mogu biti obilježene prije nego što krenu u more. Rezultat je mogućnost određivanja, s nekim odstupanjima, broja riba koje se vraćaju u svoje rodne rijeke a koliko ih odlazi na mrijest u druge rijeke. S druge strane, prikupljanje podataka o ribama

koje se mrijeste u otvorenom moru mnogo je teže s obzirom da još ne postoje tehnike obilježavanja jajašaca i ličinki na način koji omogućuje prepoznavanje pojedine ribe u njenom kasnijem odraslom stadiju. Zašto neke ribe posjeduju veću preciznost u povratku kući od ostalih? Pretpostavljeno, razina preciznosti bit će funkcija većeg reproduktivnog uspjeha i veće cijene povratka kući s jednog područja mrijesta nasuprot onog drugog. Primjerice, relativno niska cijena migracije odraslog lososa u odabiru jedne rijeke nasuprot drugog lososa koji je udaljen nekoliko milja uz obalu ali koji odabire već poznatu rijeku koja je dokazano dobra za mrijest. S druge strane, nedavna istraživanja Norveškog sleđa govori da odabir područja mrijesta ovisi o kondiciji ribe, cijeni migracije i vjerojatnosti preživljavanja ličinki. Evolucija povratka u nekih anadromnih vrsta obično je u vezi s mehanizmom koji dopušta ribi vraćanje u područja mrijesta koja omogućuju produkciju velikog broja potomaka. Kako god, zbog limitirajuće razine protoka gena između populacija, povratak također može biti mehanizam koji dopušta lokalnim populacijama diadromnih riba prilagodbu na lokalne uvijete.

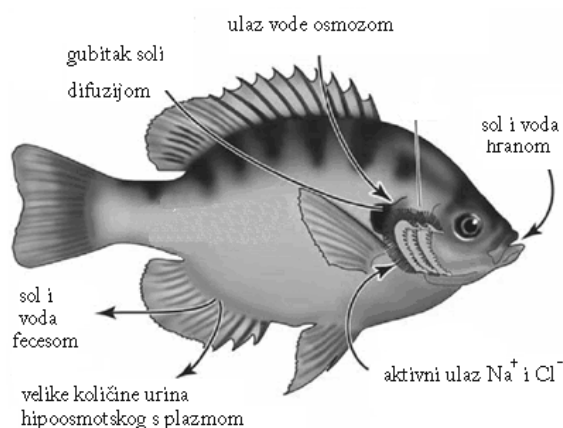
5. ISTRAŽIVAČKE TEHNIKE

Označavanje i druge jednostavne metode markiranja koriste se od sredine sedamnaestog stoljeća u smislu našeg što boljeg razumijevanja biologije riba, Označavanje nam govori gdje se pojedina riba nalazi, gdje je ulovljena, obilježena i ponovno ulovljena. Ako su obilježavanje i ponovni ulov u dovoljno velikom vremenskom razmaku, koji može biti nekoliko mjeseci ili čak godina, konvencionalno obilježavanje može dati informacije o identitetu skupina riba, njihovim kretanjama, migracijskim rutama, količini, rastu i smrtnosti. Nekoliko je metoda za obilježavanje riba. Obilježavanje žigom ili rezom peraje brz je i jednostavan način za obilježavanje velikog broja riba, dok se kemijsko obilježavanje primjerice tetraciklinima, antibioticima koji se talože posebice u kalcificiranim dijelovima i fluoresciraju po ultravioletnom svjetlom, može primijeniti na velik broj riba i ostaje kao trajna oznaka. Alternativno, mnogi tipovi oznaka mogu se staviti na ribu. Vanjska obilježja uključuju Petersenov disk koji se stavlja na iverke i druge slične ribe, dok unutrašnje oznake uključuju male kodirane žice za masivno obilježavanje mladih lososa. Jednostavno obilježavanje može biti vrlo korisno za opisivanje uzoraka kretnji populacija ali nam vrlo malo govori o tome kako ribe migriraju.

6. ENDOKRINA SEKRECIJA I OSMOREGULACIJA

Iako postoji vjerojatnost da hormoni imaju veliku važnost u osmoregulaciji migratornih riba, nedostaju mnogi detalji o samim tjelesnim procesima koji se zbivaju u organizmu migratornih riba. Mnoga pitanja koja se postavljaju u vezi s hormonima još su otvorena. Peptid koji se naziva Rektin čini se važnim faktorom u kontroli sekrecije rektalne žljezde kod *Squalus*, *Scyliorhinus* i *Raja*. Adenozin stimulira sekreciju rektalne žljezde a somatostatin je vjerojatno inhibitor sekrecije. Postoje također dokazi da steroidni hormoni reguliraju koncentraciju ureje kao i permeabilnost za vodu. Tiroidini hormoni i prolaktin također su uključeni u osmoregulaciju. Mnogo više se zna o osmoregulaciji koštunjača. Uočeno je da prolaktin povećava permeabilnost membrana i da ima utjecaj na zadržavanje natrija u slatkovodnih vrsta. Jedna vrsta lososa nakon prilagodbe na more i povratka u slatku vodu pokazala je povećanu koncentraciju prolaktina u plazmi i do deset puta nego što je njegova vrijednost za boravka u slatkoj vodi. U obrnutom slučaju, nakon prilagodbe na slatku vodu i povratka u more prolaktin u plazmi naglo pada i mijenja osmolalnost. Arginin vazotocin utječe na bubrežnu funkciju morskih i slatkovodnih vrsta. Hormon rasta smatra se važnim za regulaciju tolerancije na sol u mladim anadromnih vrsta. Bolton et al. (1987) uočio je da hormon rasta utječe na osmoregulaciju reducirajući razinu plazamskog kalcija, natrija i magnezija. Adrenokortikotropin i tiotropin mogu utjecati na osmoregulaciju stimuliranjem sekrecije ciljanih žlijezda. Štitna žlijezda aktivnija je u migratornih diadromnih vrsta, ali specifičan učinak tiroksina na vodu i ravnotežu iona nije dovoljno poznat. Bubrežno tkivo producira andrenokortikosteroide koji utječu na bubrežni sustav u vidu regulacije tjelesnih tekućina kod morskih i slatkovodnih vrsta. Kortizol je vjerojatno najvažniji hormon uključen u osmoregulaciju. Kod mladih stadija lososa uočena je njegova uloga u prilagodbi na slanu vodu. Koncentracija plazmatskog natrija bila je niža u slatkovodnih i morskih vrsta nakon injiciranja kortizola a koncentracije kalija su bile više. Također utječe na propusnost mokraćnog mjehura u riba adaptiranih na morsku vodu. Sa znanstvenog stajališta neke su činjenice o utjecajima hormona poznate no još se mnogo toga treba istražiti a kako je velik broj različitih migratornih vrsta različiti su i utjecaji i tipovi hormona koji ima omogućuju migraciju.

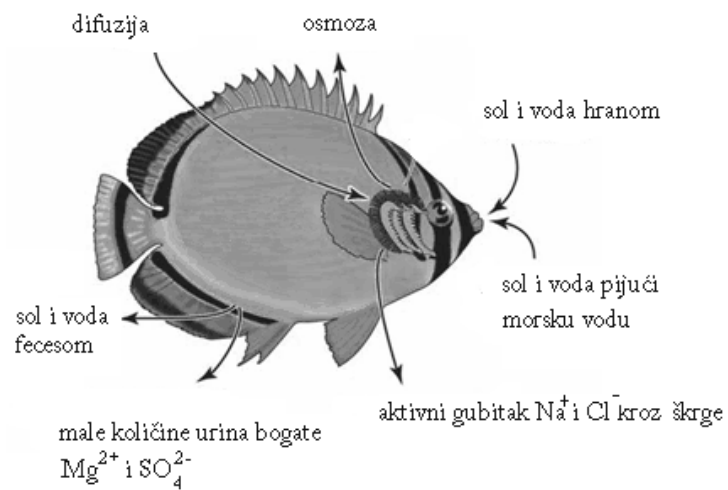
Poznate su činjenice da kod slatkovodnih riba (Sl. 5.) koje se nađu u hipotoničnom mediju dolazi do prodiranja vode kroz škrge i kožu te gubitka soli kroz škrge. Pritjecanje vode kroz škrge regulira se aktivnošću bubrega odnosno urin je slabije koncentracije. Koncentraciju NaCl-a reguliraju bubrežne cjevčice koje aktivno apsorbiraju ione natrija i klora. U mokraći se 2,5% do 24,5% dušičnih produkata izlučuje u obliku kreatina, kreatinina i mokraćne kiseline a kroz škrge se izbacuju ureja i amonijak.



Slika 5., Osmoregulacija kod slatkovodnih riba

(Preuzeto i prilagođeno iz <http://www.incikefali.net>)

S druge strane morske ribe (Sl. 6.) u hipertoničnom mediju dehidriraju zbog izlaženja vode kroz škrge i kožu, stvaraju mokraću veće koncentracije od krvi dok se ioni natrija i klora izlučuju preko škržnog epitela a veći ioni kao što su magnezij i sulfat urinom. Zanimljivo je da koncentracija soli izlučena u tekućinama može biti dvostruko veća od one u okolnom moru.



Slika 6., Osmoregulacija kod morskih riba

(Preuzeto i prilagođeno iz <http://www.incikefali.net>)

7. LITERATURA

Groot, C., Margolis, L. (1991): Pacific Salmon Life Histories, Vancouver: University of British Columbia Press.

Hart, P. J. B., Reynolds, J. D (2002): The Handbook of Fish Biology and Fisheries, 1st edition, Wiley-Blackwell

Houghton, R. G., Harding, D. (1976): The plaice of the English Channel: spawning and migration. Journal du Conseil. Conseil International pour l'Exploration de la Mer 36, 229-39

McDowal, R.M. (1988): Diadromy in Fishes: Migrations Between Freshwater and Marine Environments. London: Croom Helm

Pough, F. H., Janis C. M., Heiser J. B (2005): Vertebrate life, 7th edition. Prentice Hall International Ltd., London

Myers, G.S. (1949): Usage of anadromous, catadromous and allied terms for migratory fishes. Copeia 1949, 89-87.

Schmidt, J. (1992): The breeding places of the eel. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B211, 179-208

Young, J. Z. (1995): The life of vertebrates, Clarendon Press, Oxford

www.boston.com

<http://www.fao.org>

<http://www.incikfali.net>

<http://www.ribe-hrvatske.com/Index2.htm>

http://www.sciencedaily.com/articles/f/fish_migration.htm

iz <http://umafish.com>

[http://hr.wikipedia.org/wiki/Migracija_\(zoologija\)](http://hr.wikipedia.org/wiki/Migracija_(zoologija))

8. SAŽETAK

Migracija riba je važan i sastavni dio života riba. Ona može biti iz slatke vode u more ili iz mora u slatke vode. One su potaknute potrebom za parenjem i osnivanjem pomlatka. Pomoću mnogih prirodnih pojava sele se iz jednog staništa u drugo i pritom su vođene mirisnim podražajima, nebeskim i geomagnetskim tragovima koje im pomažu i pri povratku kući. Migracija riba nije bitna samo za znanstvenike koji žele bolje shvatiti biologiju vrsta koje migriraju već i za ribare koji svoje putove usmjeravaju upravo prema putovima migracije riba.

U ovome radu izložen je pregled migracijskih tipova i nekih poznatih vrsta te njihovih migratornih specifičnosti. Osim toga, predstavljene su neke uobičajene tehnike istraživanja migracija riba kao kratak opis fizioloških promjena.

9. SUMMARY

Migration of fish is an important and integral part of the life of fish. It can be from fresh water into the sea or from sea to fresh water. They are encouraged by the need for breeding and the establishment of youth branches. With many natural phenomena are moving from one habitat to another guided by olfactory stimulations, air and geomagnetic traces that help them and at returning to home. Migration of fish is not only essential for scientists who want to better understand the biology of species which migrate, but for fishermen who direct their paths just to fish migration routes.

In this work is presented an overview of types of migration and some known species and their migratory characteristics. In addition, presented are some common techniques of research fish migration as a brief description of the physiological changes.