

تأثیر مراقبت و اندازه بدن والدین در موفقیت تولیدمثلی ماهی سیچلاید گورخری (*Cichlasoma nigrofasciatum*)

❖ محمد نوید فرصت‌کار؛ گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، ایران
❖ محمدعلی نعمت‌اللهی؛ گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، ایران
❖ مریم هدایتی راد؛ گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، ایران

چکیده

ماهی سیچلاید گورخری (*Cichlasoma nigrofasciatum*) از مشهورترین ماهیان زینتی آب شیرین است که هر دو جنس آن از تخم‌ها و لاروها مراقبت می‌کنند. این مطالعه با هدف بررسی تأثیر مراقبت والدین و اندازه بدن آنها در موفقیت تولیدمثلی این ماهی انجام شد. درصد تفریخ در ۴ تیمار مراقبتی: ۱. حضور هر دو جنس، ۲. فقط ماده، ۳. فقط نر و ۴. بدون والد اختلاف معنی داری داشت ($P < 0.05$). میانگین درصد تفریخ در تیمارهای ذکرشده به ترتیب ۹۴/۸۱، ۹۳/۳۶، ۸۶/۱۵ و ۸۴/۴۴ درصد بود. اختلاف معنی داری بین تیمار هر دو والد با تیمار فقط ماده همچنین، تیمار بدون والد با تیمار فقط نر وجود نداشت. به علاوه، در آزمایش تأثیر اندازه بدن در موفقیت تولیدمثلی مشاهده شد که ارتباط مثبتی بین اندازه والدین و تعداد تخم‌ها وجود دارد ($P < 0.01$)، اما بین اندازه مولدان و درصد تفریخ، همبستگی مثبتی مشاهده نشد. در نتیجه، می‌توان گفت که تکثیر موفق این ماهی به حضور هر دو جنس و اندازه بزرگ‌تر آنها بستگی دارد.

واژگان کلیدی: اندازه بدن، تعداد تخم، سیچلاید گورخری، موفقیت تولیدمثلی، نرخ تفریخ.

۱. مقدمه

به فردترین شیوه مراقبت والدین از نوزادان همچین، انواع نمونه‌های جفت‌گیری از سیستم تک‌همسری تا چندهمسری است (Jonna, 2003). در میان سیچلایدی‌هایی با مراقبت والدینی، ماهیان ماده فعالیت بیشتری برای محافظت از تخم‌ها نشان می‌دهند (برای مثال، تهویه تخم‌ها و لاروهای تازه تفریخ‌شده)؛ در حالی که، ماهیان نر به حفظ قلمرو مشغول‌اند و پتانسیل بیشتری را برای دفاع از لانه بروز می‌دهند (Lavery and Keenleyside, 1990). ماهی سیچلاید گورخری لقاح خارجی دارد و دارای دوشکلی جنسی است؛ ماده‌ها در ناحیه شکم لکه نارنجی‌شکلی را بروز می‌دهند و از ماهیان نر کوچک‌ترند. البته باید ذکر شود که در این ماهی جنس ماده، با وجود اندازه کوچک‌تر، زمان بیشتری را برای مراقبت از تخم‌ها صرف می‌کند (Lavery and Keenleyside, 1990). با این حال اطلاعاتی در مورد سطح مراقبت هر یک از جنس‌ها طی تولیدمثل در این ماهی در دسترس نیست.

اندازه بدن جنس نر یکی از مهم‌ترین خصوصیات است که یک ماهی ماده از آن به‌منزله کیفیت ژنتیکی جفت نر و پتانسیلی برای حفظ نسل بعد استفاده می‌کند (Andersson, 1994). برای مثال، اندازه بدن در جنس نر ماهی سیامی جنگجو (*Betta splendens*) در موفقیت تولیدمثلی آن تأثیر دارد، بدین صورت که میزان مراقبت از لانه در افراد بزرگ‌تر با شدت بیشتری انجام می‌شود (Jaroensutasinee and Jaroensutasinee, 2001). به علاوه، باید توجه داشت که همآوری در یک جنس از ماهیان به اندازه جنس ماده وابسته است (Kolm and Ahnesjö, 2005). مشخص شده است که اندازه بزرگ‌تر نر و ماده در ماهی گورامی آبی (*Trichogaster trichopterus*) (Degani, 1989) و ماهی سیامی جنگجو (*Betta splendens*) (Clotfelter et al., 2006) باعث تولید تعداد بیشتر تخم می‌شود. همچنین، نشان داده شده است که اندازه مولدان در موفقیت تولیدمثلی خورشید ماهی آبشش آبی (*Lepomis macrochirus*) مؤثر است (Coleman et al., 1985).

در سلسله جانوران، ماهیان انواع بسیار مختلفی از مراقبت والدینی را نشان می‌دهند. حدود ۲۰ درصد از ماهیان *Actinopterygii* مراقبت والدینی دارند (Mank et al., 2005). مراقبت والدینی یا صرف هزینه برای حفظ نسل بعد، دامنه‌ای را از پنهان‌کردن ساده تخم‌ها تا لقاح داخلی و تولید نوزادان کامل شامل می‌شود (Gross and Sargent, 1985). این مراقبت را می‌تواند فقط جنسیت ماده، نر یا هر دو مولد انجام دهد. مراقبت والدی باعث افزایش بقا و عملکرد بهتر در نسل بعد خواهد شد (Gross, 2005). به این منظور، Gross (2005) به دو سؤال مهم اشاره کرده است: «چه کسی مراقبت می‌کند؟» و «چه میزان مراقبت می‌کند؟» در خانواده‌های ماهیان که مراقبت والدینی نشان می‌دهند، تقریباً در ۲۲ درصد هر دو والد در این امر نقش دارند و در ۷۸ درصد باقیمانده یا جنس نر یا جنس ماده به مراقبت از تخم‌ها می‌پردازند (Gross and Sargent, 1985). البته باید توجه شود که در این دسته اخیر، تعداد خانواده‌هایی که فقط جنس نر در مراقبت نقش دارند بیشتر است (۶۱ درصد) و در ۳۹ درصد نیز فقط جنس ماده این مسئولیت را بر عهده دارد. در ماهیانی که نرهای بزرگ‌تر از ماده‌ها دارند، اغلب جنس نر است که نقش مراقب را بر عهده دارد (Pyron, 1996). همه خانواده‌های مراقبت‌کننده، ۸۹ درصد لقاح خارجی و ۱۱ درصد لقاح داخلی دارند. در ۷۶ درصد از مراقبت‌کننده‌های با لقاح خارجی، نرها این وظیفه را دارند و در ۸۶ درصد از مراقبت‌کننده‌های با لقاح داخلی، جنس ماده به مراقبت از تخم‌ها می‌پردازد (Gross and Sargent, 1985).

خانواده سیچلیده (*Cichlidae*) از رده ماهیان استخوانی (*Osteichteyes*)، زیر رده *Actinopterygii* و راسته سوف‌ماهی‌شکلان (*Perciformes*) است. این خانواده نمونه‌ای تکامل‌یافته از مهره‌داران است که بسیاری از ویژگی‌های مربوط به سادگی تکثیر و تخم‌ریزی را در خود دارد (Changizi et al., 2008). بررسی رفتارهای سیچلاید ماهیان حاکی از منحصر

۲.۲. آزمایش مراقبت والدینی

۴ تیمار (با ۳ تکرار) تعریف شد: حضور هر دو مولد، فقط مولد ماده، فقط مولد نر و بدون حضور هیچ‌یک از مولدان. برای به‌حداقل رساندن تأثیر اندازه بدن، ۱۲ ماهی نر و ۱۲ ماهی ماده بالغ با اندازه‌های تقریباً مساوی انتخاب شدند (طول استاندارد در نرها: ۹/۱-۷/۹ cm و در ماده‌ها: ۶/۹-۵/۹ cm). از این ۲۴ ماهی به طور تصادفی یک نر و یک ماده انتخاب شدند و به‌منزله جفت در هر یک از تانک‌های آزمایشی قرار داده شدند. همه جفت‌ها تخم‌گذاری کردند. بعد از تخم‌گذاری بر اساس نوع تیمار، ماده یا نر یا هر دو به آرامی خارج شدند. از این لحظه تا زمان تفریح لاروها آزمایش مراقبت ادامه داشت.

به منظور تخم‌ریزی، هر تانک قبل از غذادهی بررسی شد. پمپ هوا خاموش شد و در صورت وجود تخم از گلدان‌های حاوی تخم عکس‌برداری صورت گرفت. تعداد تخم‌ها بر اساس همین عکس‌ها شمرده شد. تخم‌ها در ابتدا قهوه‌ای روشن بودند و با تکامل، رنگ آنها نیز تیره‌تر شد. لاروهای تفریح‌شده بر اساس خارج کردن گلدان‌ها و خالی کردن لاروها درون بشقاب سفیدرنگ شمارش شدند. نرخ تفریح طبق فرمول $100 \times$ (تعداد کل تخم‌ها/تعداد تخم تفریح‌شده) = HR محاسبه شد.

۳.۲. آزمایش اندازه بدن

تعداد ۱۰ ماهی نر و ۱۰ ماهی ماده با اندازه‌های متفاوت (البته همه ماده‌ها از کوچک‌ترین نر، کوچک‌تر بودند) از تانک‌های ذخیره انتخاب شدند و به صورت تصادفی به‌منزله جفت درون ۱۰ تانک آزمایشی قرار داده شدند. هر دو مولد نر و ماده تا انتهای آزمایش یعنی تفریح تخم‌ها در تانک نگهداری شدند. میانگین \pm انحراف معیار طول استاندارد مولدان و دامنه این طول به ترتیب $7/95 \pm 0/70$ و $9/2-7$ cm در نرها و $6/01 \pm 0/58$ و $6/9-4/8$ cm در ماده‌ها اندازه‌گیری شد. تعداد تخم و نرخ تفریح به‌منزله عناصر تولیدمثل موفق در نظر گرفته شدند. نحوه برداشت این اطلاعات مشابه آزمایش مراقبت والدین بود.

مشخص کردن تأثیر مراقبت والدین و اندازه بدن هر جنس در موفقیت تولیدمثلی در ماهی سیچلاید گورخری، اطلاعات مفیدی را در اختیار پرورش‌دهندگان ماهیان زینتی قرار می‌دهد که با توجه به آن می‌توان ذخیره ماهیان مولد را اصلاح کرد و نتایج آن را در مقیاس تجاری به کار گرفت. بنابراین، هدف از مطالعه حاضر نشان‌دادن میزان مشارکت مولدان نر و ماده همچنین، اندازه آنها در مراقبت از تخم‌ها و به دنبال آن موفقیت در تولیدمثل است.

۲. مواد و روش‌ها

۱.۲. ماهی

ماهیان بالغ (۴۰ عدد در مجموع) حدوداً شش‌ماهه از یک کارگاه تکثیر و پرورش ماهیان زینتی در شهرستان کرج خریداری شدند. بعد از انتقال به آزمایشگاه، ماهیان نر و ماده به صورت مجزا درون تانک‌های ۱۲۰ لیتری قرار داده شدند. این دو تانک مجهز به فیلترهای فیزیکی ساده بودند و دمای آب به وسیله بخاری آکواریوم بین ۲۷-۲۹ درجه سانتی‌گراد تنظیم شد. رژیم نوری نیز در ۱۲ ساعت روشنایی به ۱۲ ساعت تاریکی حفظ شد. ماهیان به مدت ۲ هفته در این تانک‌ها نگهداری شدند و هر ۴ روز یک‌سوم از آب مخازن با آب تمیز جایگزین می‌شد. ماهیان با استفاده از غذای تجاری بیومار تا مرز اشتها ۲ بار در روز (۰۹:۰۰ و ۱۵:۰۰) تغذیه می‌شدند. بنابراین، ۲ آزمایش طراحی شد که یکی تأثیر مراقبت والدین و دیگری اندازه بدن آنها در جنبه‌های تولیدمثلی ماهی سیچلاید گورخری بود. یک گلدان سفالی کوچک در هر تانک آزمایشی، به‌منزله بستر تخم‌ریزی، قرار داده شد. این کوزه‌ها دهان‌گشاد انتخاب شدند تا عکس‌برداری و در نتیجه شمارش تخم‌ها به راحتی صورت گیرد. طی هر ۲ آزمایش، ماهیان درون تانک‌هایی به حجم ۳۶ لیتر ($30 \times 30 \times 40$ cm) و با شرایط یکسان قرار داده شدند. دما در $28 \pm 1^\circ C$ تنظیم شد و تانک‌ها به وسیله یک سنگ هوای متصل به پمپ هوای مرکزی اکسیژن‌دهی شدند.

۴.۲. آنالیز آماری

نتایج آزمایش مراقبت والدینی با استفاده از آنالیز واریانس یک طرفه (ANOVA) تجزیه و تحلیل شد. میانگین‌ها با آزمون چنددامنه‌ای دانکن در سطح معنی‌دار $P < 0,05$ مقایسه شدند. در آزمایش اندازه بدن نیز از آزمون هم‌بستگی پیرسون برای ارتباط بین اندازه بدن و تعداد تخم و نرخ تفریح استفاده شد. برای تجزیه و تحلیل آماری از نرم‌افزار SPSS و برای محاسبه T و انحراف معیار از نرم‌افزار Excel استفاده شد.

۳. نتایج

۱.۳. تأثیر مراقبت والدین

نرخ تفریح در میان ۴ تیمار مراقبتی به طور معناداری متفاوت بود ($n=12$, $H=8/538$, $P=0/036$) (جدول ۱). میانگین نرخ‌های تفریح در تیمارهای بدون والد، فقط نر، فقط ماده و هر دو والد به ترتیب ۸۴/۴۴، ۸۶/۱۵، ۹۳/۳۶ و ۹۴/۸۱ درصد بود. نرخ تفریح در تیمارهای بدون والد و فقط نر بر اساس

آزمون دانکن با اندکی تفاوت با هم مشابه بودند. این وضعیت برای تیمارهای فقط ماده و هر دو والد نیز دیده شد (جدول ۱). نرخ‌های تفریح در تیمارهای فقط ماده و هر دو والد به طور معناداری از هر دو تیمار فقط نر و بدون والد بالاتر بود. در ابتدای آزمایش طول استاندارد ماهیان نر و ماده و میانگین تعداد تخم تولیدی در هر تیمار نیز اندازه‌گیری شد که در جدول ۱ آورده شده است.

۲.۳. تأثیر اندازه بدن

تعداد تخم ارتباط مثبتی با طول استاندارد در ماهی نر ($r=0/542$, $P=0/105$) و ارتباط معنادار مثبتی با طول استاندارد ماهی ماده ($r=0/826$, $P=0/003$) داشت ($P < 0,01$) (جدول ۲). تفاوت معناداری بین نرخ تفریح با طول استاندارد هر یک از جنس‌ها مشاهده نشد. با توجه به جدول ۲ مشخص است که طول هر یک از جنس‌ها در نرخ تفریح تأثیر معنی‌داری نداشته است، اما طول آنها و به خصوص طول استاندارد جنس ماده در تعداد تخم‌ها مؤثر است.

جدول ۱. میانگین \pm انحراف معیار طول استاندارد ماهیان نر و ماده، تعداد تخم‌ها و درصد تفریح آنها در ماهی سیپچلاید گورخری (*Cichlasoma nigrofasciatum*): n تعداد تکرارها برای هر تیمار است.

متغیرها	تیمارهای مراقبت والدینی			
	بدون والد (n=3)	فقط نر (n=3)	فقط ماده (n=3)	هر دو والد (n=3)
نرخ تفریح (SL (cm)	۸۳±۰/۴۵	۸۵/۵۶±۰/۵۰	۸۳±۰/۳۰	۸۶±۰/۲۶
ماده (SL (cm)	۶۱/۰۶±۰/۲۰	۶۱/۱±۳/۷۳	۶۱/۲±۰/۲	۶۱/۵۶±۰/۳۰
تعداد تخم	۳۴۹±۵۲	۳۹۴±۵۵	۴۲۱±۳۶	۴۱۰±۶۴
نرخ تفریح	۸۴/۴۴±۲/۲۳ (b)	۸۶/۱۵±۳/۷۳ (b)	۹۳/۳۶±۲/۱۲ (a)	۹۴/۸۱±۳/۲۴ (a)

حروف لاتین غیرمشترک نشان‌دهنده معنی‌دار بودن است ($P < 0.05$).

جدول ۲. ضریب هم‌بستگی پیرسون بین طول استاندارد ماهیان نر و ماده، تعداد تخم‌ها و نرخ‌های تفریخ در ماهی سیچلاید گورخری (*Cichlasoma nigrofasciatum*)؛ مقادیر p در پراتنز آمده است، $n=10$.

نرخ تفریخ	تعداد تخم
-۰/۰۴۴	**۰/۸۲۶
(۰/۹۰۴)	(۰/۰۰۳)
۰/۳۱۶	۰/۵۴۲
(۰/۳۷۴)	(۰/۱۰۵)

** $P \leq 0.01$

سه‌خاره (*Gasterosteus aculeatus*) (Amundsen, 2003) و گورامی بهشتی (*Macropodus opercularis*) (Haung and Cheng, 2006)، احتمالاً به این علت است که جنس نر مطمئن شود ژنتیک خود را به‌خوبی به نسل بعد انتقال داده است (Gross and Sargent, 1985). علاوه بر این، ذکر شده است که مراقبت پدرانه به تعداد جفت‌های در دسترس برای ماهی نر بستگی دارد (Werren et al., 1980). مسلماً اگر ماهی نر به مراقبت از تخم‌ها مشغول باشد، شانس خود را برای جفت‌گیری با دیگر ماده‌ها از دست خواهد داد. با در نظر گرفتن این آزمایش و توجه به درصد پایین تفریخ در تیمار بدون والد، می‌توان پیشنهاد کرد که در یک محیط بسته کوچک، مانند فضای آکواریوم، حضور هر دو جنس یا فقط جنس ماده برای به‌دست‌آوردن تعداد نوزادان بیشتر لازم است.

۲.۴. تأثیر اندازه بدن مولدان

تعداد تخم از مهم‌ترین شاخص‌های تولیدمثل موفق در ماهیان است. هم‌آوری اغلب به اندازه ماده در یک گونه بستگی دارد (Kolm and Ahnesjö, 2005). در چندین گونه زینتی برای مثال ماهی سیامی جنگجو (*Betta splendens*) (Clotfelter et al., 2006)، گورامی بهشتی (Haung and Cheng, 2006) و ماهی دیسکوس (*Symphysodon discus*) (Chellappa et al., 2005) مشخص شده است که تعداد تخم ارتباط مستقیمی با اندازه بدن

۴. بحث و نتیجه‌گیری

۴.۱. تأثیر مراقبت والدینی

معمول‌ترین حالت مراقبت والدین به این صورت است که هر دو جنس از قلمرو تولیدمثلی خود دفاع می‌کنند و به مراقبت از تخم‌ها می‌پردازند (Gross, 2005). در این مطالعه مشاهده شد که ماهی ماده اغلب وقت خود را صرف رفتارهای مراقبتی می‌کند و ماهی نر به میزان بسیار کمتر، در هنگام دورشدن ماده از محل تخم‌ریزی، نقش مراقب را بر عهده دارد؛ می‌توان بیان کرد که نقش اصلی ماهی نر حفظ قلمرو تولیدمثلی و دفاع از ماده و تخم‌هاست و زمان بسیار ناچیزی را برای مراقبت مستقیم از تخم‌ها صرف می‌کند. میانگین نرخ‌های تفریخ در تیمار هر دو والد از تیمارهای دیگر بیشتر بود که در کنار تیمار فقط ماده با دو تیمار دیگر یعنی فقط نر و بدون والد اختلاف معنادار داشت ($P < 0.05$) (جدول ۱). این نتایج نشان می‌دهد که هر دو جنس نر و ماده در کنار هم قادرند که رفتارهای مراقبتی را بهتر ایفا کنند و تعداد فرزندان نسل بعد را افزایش دهند. نقش ماهی نر زمانی پراهمیت است که جفت در یک جمعیت از ماهیان قرار داده شود که در این حالت باید رفتارهای حفظ قلمرو تولیدمثلی ماهی نر و تأثیر آن در درصد تفریخ را مد نظر قرار داد.

غالب‌بودن ماهی نر نسبت به ماهی ماده در مراقبت از تخم‌ها در گونه‌هایی با لقاح خارجی، مانند ماهی

رابطه مثبت دارد، اما این ارتباط با جنس ماده منفی است (جدول ۲). این تفاوت را می‌توان این گونه توضیح داد که در این آزمایش جفت‌ها به صورت کاملاً تصادفی انتخاب شدند و ماهیان ماده این فرصت را نداشتند که خود به انتخاب جفت بپردازند. در حالت طبیعی ماده‌های بزرگ‌تر، نرهای بزرگ‌تر و قوی‌تر را انتخاب می‌کنند که پیشنهاد می‌شود بر اساس نوع رفتار این ماهیان آزمایش‌های بیشتری در خارج از محیط آکواریوم انجام شود.

در جمع‌بندی می‌توان گفت که مراقبت والدین در ماهی سیچلاید گورخری تأثیر مثبتی در موفقیت تولیدمثلی آنها دارد و بیشترین میزان تفریح تخم‌ها نیز به هنگام حضور هر دو والد صورت می‌گیرد. همچنین، تعداد تخم ارتباط مستقیمی با اندازه هر دو مولد دارد و به ویژه طول ماهی ماده در این امر نقش بسزایی خواهد داشت.

جنس ماده دارد. در این مطالعه مشاهده شد که اندازه ماهی ماده در تعداد تخم‌ها تأثیر معناداری دارد و طول استاندارد نر نیز اثر مثبتی در آن می‌گذارد (جدول ۲). تعداد تخم بیشتر در جفت ماهیان سیچلاید گورخری را، که اندازه جنس نر آنها بزرگ‌تر است، می‌توان به رفتارهای انتخاب جفت در این ماهی نسبت داد. ماهیان ماده در این گونه ترجیح می‌دهند که نرهای بزرگ‌تر و قوی‌تر را انتخاب کنند تا از لحاظ حفظ قلمرو مطمئن باشند (Lavery and Keenleyside, 1990). در نتیجه با اطمینان از فراهم شدن محیط مناسب تخم‌ریزی، جنس ماده تخمک‌های بیشتری تولید می‌کند و با آسودگی خاطر به مراقبت از آنها می‌پردازد.

درصد تفریح نیز یکی دیگر از شاخص‌های مهم تولیدمثلی در ماهیان است. در مطالعه حاضر مشاهده شد که درصد تفریح با اندازه بزرگ‌تر در ماهی نر

References

- [1]. Amundsen, T., 2003. Fishes as models in studies of sexual selection and parental care. *Journal of Fish Biology* 63, 17-52.
- [2]. Andersson, M.B., 1994. *Sexual selection*. Princeton University Press, 602 p.
- [3]. Changizi, R., Matinfar, A., Jamili, S., Ghiasvand, Z., 2008. Comparing the breeding indices in different sex ratio and photoperiod in *Cichlosoma nigrofasciatum* as an ornamental fish. *Pajouhesh & Sazandegi* 79, 135-146.
- [4]. Chellappa, S., Câmara, M., Verani, J., 2005. Ovarian development in the Amazonian red discus, *Symphysodon discus* Heckel (Osteichthyes: Cichlidae). *Brazilian Journal of Biology* 65, 609-616.
- [5]. Clotfelter, E.D., Curren, L.J., Murphy, C.E., 2006. Mate choice and spawning success in the fighting fish *Betta splendens*: the importance of body size, display behavior and nest size. *Ethology* 112, 1170-1178.
- [6]. Coleman, R.M., Gross, M.R., Sargent, R.C., 1985. Parental investment decision rules: a test in bluegill sunfish. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18, 59-66.
- [7]. Degani, G., 1989. The effect of temperature, light, fish size and container size on breeding of *Trichogaster trichopterus*. *Israeli Journal of Aquaculture* 41, 67-67.
- [8]. Gross, M.R., 2005. The evolution of parental care. *The Quarterly review of biology* 80, 37-45.
- [9]. Gross, M.R., Sargent, R.C., 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *American Zoologist* 25, 807-822.
- [10]. Haung, W., Cheng, F.-L., 2006. Effects of Temperature and Floating Materials on Breeding by the Paradise Fish (*Macropodus opercularis*) in the Non-reproductive Season. *Zoological studies* 45, 475-482.
- [11]. Jaroensutasinee, M., Jaroensutasinee, K., 2001. Sexual size dimorphism and male contest in wild Siamese fighting fish. *Journal of fish biology* 59, 1614-1621.
- [12]. Kolm, N., Ahnesjö, I., 2005. Do egg size and parental care coevolve in fishes? *Journal of Fish Biology* 66, 1499-1515.
- [13]. Lavery, R.J., Keenleyside, M.H., 1990. Parental investment of a biparental cichlid fish, *Cichlasoma nigrofasciatum*, in relation to brood size and past investment. *Animal behaviour* 40, 1128-1137.
- [14]. Mank, J.E., Promislow, D.E., Avise, J.C., 2005. Phylogenetic perspectives in the evolution of parental care in ray-finned fishes. *Evolution* 59, 1570-1578.
- [15]. Pyron, M., 1996. Sexual size dimorphism and phylogeny in North American minnows. *Biological Journal of the Linnean Society* 57, 327-341.
- [16]. Werren, J.H., Gross, M.R., Shine, R., 1980. Paternity and the evolution of male parental care. *Journal of Theoretical Biology* 82, 619-631.