

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Diplomová práce

2012

Bc. Markéta Prokešová

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Ústav akvakultury

Diplomová práce

**VLIV TEPLoty VODY NA PRŮBĚH RANÉ
ONTOGENEZE U KEŘÍČKOVCE
ČERVENOLEMÉHO (*Clarias gariepinus*)**

Autor: Bc. Markéta Prokešová

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Bořek Drozd, Ph.D.

Konzultant diplomové práce: prof. Ing. Jan Kouřil, Ph.D.

Studijní program a obor: N4103 Zootechnika, Rybářství

Forma studia: Prezenční

Ročník: 2.

České Budějovice, 2012

Prohlášení o autorství:

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě, případně v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných FROV JU. Zveřejnění probíhá elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 1. 5. 2012

.....

Bc. Markéta Prokešová

Poděkování:

Tímto bych velmi ráda poděkovala vedoucímu mé diplomové práce RNDr. Bořku Drozdovi, Ph.D. Dále bych ráda poděkovala prof. Ing. Janu Kouřilovi, Ph.D. a pracovníkům Experimentálního rybochovného pracoviště a pokusnictví ve Vodňanech za cenné rady a odbornou pomoc při tvorbě této diplomové práce.

Na tomto místě bych zároveň velmi ráda poděkovala i své rodině.

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE
(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Bc. Markéta PROKEŠOVÁ**
Osobní číslo: **V10N016P**
Studijní program: **N4103 Zootechnika**
Studijní obor: **Rybářství**
Název tématu: **Vliv teploty vody na průběh rané ontogeneze u keříčkovce červenolemého (*Clarias gariepinus*)**
Zadávající katedra: **Ústav akvakultury**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :

Cílem diplomové práce je stanovení vlivu teploty na ranou ontogenezi u hospodářsky významného druhu - keříčkovce červenolemého, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822). Série několika-týdenních pokusů bude zaměřena na studium vlivu teploty na délku inkubační doby, délku endogenní, mixogenní a nástupu exogenní výživy, mortalitu, délku, hmotnost jednotlivých vývojových stádií v kritických bodech ontogeneze (včetně jejich časového nástupu) a na vyhodnocení dalších morfometrických ukazatelů.

Po hormonálně indukovaném umělém výtěru generačních ryb budou oplozené, odlepkované jikry a následně vylíhlé larvy inkubovány v kontrolovaných podmínkách (vždy tři repeticce pro jedno teplotní sledování) při různých stabilních teplotách v rozmezí 15 - 35 °C do stádia několika dní po definitivním přechodu na vnější výživu. Studentka bude sledovat a zaznamenávat čas a fáze líhnutí larev, procento vylíhnutých jedinců, později pak procento jedinců přijímajících potravu a jejich mortalitu (zohledněnou na časové ose). U nativních preparátů (vylíhlé a později potravu přijímající larvy) bude zjišťována délka (popř. další morfometrické znaky), vlhká hmotnost, suchá hmotnost a orientačně posuzován dosažený stupeň ontogenetického vývoje.

Výsledkem diplomové práce pak bude na základě stanovení všech výše zmíněných parametrů posouzení vlivu teploty na ranou ontogenezi keříčkovce červenolemého včetně vymezení letálních, subletálních a optimálních teplot pro inkubaci jiker a odchov raných ontogenetických stádií tohoto druhu. Vlastní dosažené výsledky budou porovnány s literárními údaji o vlivu teploty vody na ranou ontogenezi u tohoto i dalších druhů paprskoploutvých ryb.

Rozsah grafických prací: 15 - 30 tabulek a grafů

Rozsah pracovní zprávy: 50 - 70 stran textu

Forma zpracování diplomové práce: tištěná

Seznam odborné literatury:

- Adamek, J. (2001). Sum afrikanski - Technologia chovu. Instytut Rybactwa Środladowego, Olsztyn, 50 s.
- Hamáčková, J., Kouřil, J., Masár, J., Turanský, R. 2007. Technologie chovu keříčkovce jihoafrického - sumečka afrického (*Clarias gariepinus*). VÚRH JU Vodňany, Edice metodik (Technologická řada), č. 72, 22 s.
- Haylor, G.S., Mollah, M.F.A. (1995). Controlled hatchery production of African catfish, *Clarias gariepinus*: the influence of temperature on early development. *Aquatic Living Resources*, 8: 431-438.
- Kamler, E. (1992). Early life history of fish: An energetics approach. *Fish and Fisheries Series 4*, London: Chapman & Hall, 267 s.
- Kamler, E. (2002). Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12: 79-103.
- Kamler, E. (2008). Resource allocation in yolk-feeding fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18: 143-200.
- Kamler, E., Szلاميńska, M., Kuczyński, M., Hamáčková, J., Kouřil, J., Dabrowski, R. (1994). Temperature-induced changes of early development and yolk utilization in the African catfish *Clarias gariepinus*. *Journal of Fish Biology*, 44: 311-326.

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Bořek Drozd
Ústav akvakultury

Konzultant diplomové práce: doc. Ing. Jan Kouřil, Ph.D.
Ústav akvakultury

Datum zadání diplomové práce: 12. října 2010

Termín odevzdání diplomové práce: 15. května 2012


prof. Ing. Otomar Linhart, DrSc.
děkan

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
FAKULTA RYBÁŘSTVÍ A OCHRANY VOD
Zátiší 728/II
389 25 Vodňany (2)


Ing. Pavel Vejsada, Ph.D.
ředitel

V Českých Budějovicích dne 1. listopadu 2010

OBSAH

1. ÚVOD	8
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	10
2.1. Keříčkovec červenolemý	10
2.1.1. Taxonomické zařazení	10
2.1.2. Zeměpisné rozšíření	10
2.1.3. Introdukce	11
2.1.4. Popis druhu	11
2.1.5. Potrava	13
2.1.6. Rozmnožování v přírodě	13
2.1.7. Umělé rozmnožování	14
2.2. Ontogeneze ryb	16
2.2.1. Definice ontogeneze a ontogeneze ryb	16
2.2.2. Hlavní přístupy ke studiu rané ontogeneze ryb	17
2.2.3. Klasifikace ontogeneze	18
2.2.3.1. Embryonální perioda	18
2.2.3.2. Larvální perioda	20
2.2.3.3. Juvenilní perioda.....	21
2.2.3.4. Adultní perioda	22
2.2.3.5. Senektivní perioda	23
2.2.4. Významné události v ontogenezi ryb	24
2.2.4.1. Inkubační perioda	25
2.2.4.2. Líhnutí.....	26
2.2.4.3. Rybí larva.....	28
2.2.4.4. Příjem exogenní potravy	28
2.2.4.5. Metamorfóza.....	29
2.2.5. Faktory ovlivňující ontogenezi	30
2.2.5.1. Velikost vajíčka	31
2.2.5.2. Rodičovský efekt	31
2.2.5.3. Teplota	32
2.2.5.4. Kyslík.....	33

2.2.5.5. pH	34
2.2.5.6. Salinita	34
2.2.5.7. Světlo	35
2.2.5.8. Magnetická pole.....	35
2.2.5.9. Rozpuštěné biotické sloučeniny	36
2.2.5.10. Xenobiotika	36
2.2.5.11. Spolupůsobení hlavních faktorů	37
2.3. Raná ontogeneze u keříčkovce červenolemého	37
2.3.1. Vliv teploty vody na ranou ontogenezi u keříčkovce červenolemého	37
2.3.1.1. Délka inkubační periody	38
2.3.1.2. Přežívání při líhnutí	38
2.3.1.3. Zahájení příjmu exogenní potravy	38
2.3.1.4. Ukončení resorpce žloutkového váčku	39
2.3.1.5. Mokrá hmotnost a hmotnost sušiny	39
2.3.1.6. Energetické a chemické složení oplozených vajíček, larev při líhnutí a úplné resorpci žloutkového váčku	39
2.3.1.7. Velikost oplozených vajíček, larev při líhnutí a úplné resorpci žloutkového váčku	40
2.3.1.8. Vývojová, růstová a metabolická rychlost	40
3. CÍL PRÁCE	41
4. MATERIÁL A METODIKA	42
5. VÝSLEDKY	48
5.1. Velikost jiker	48
5.2. Inkubační perioda	49
5.3. Doba kulení	51
5.4. Vývojová rychlost	52
5.5. Zahájení příjmu exogenní potravy	54
5.6. Spotřeba žloutkového váčku	55
5.7. Růst a morfometrie při líhnutí	56
5.8. Růst a morfometrie při zahájení mixogenní výživy	61
5.9. Růst a morfometrie po strávení žloutkového váčku	65
5.10. Bioenergetika	69

5.11. Přežívání	75
6. DISKUZE	79
7. ZÁVĚR	90
8. PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY	91
9. PŘÍLOHY	104
10. ABSTRAKT	116
11. ABSTRACT	118

1. ÚVOD

Keříčkovce červenolemý je rozšířen v subtropických a tropických sladkých vodách Afriky a Asie. Díky svým vynikajícím biologickým vlastnostem, které jej předurčují k akvakulturnímu chovu, byl introdukován do mnoha oblastí světa. Keříčkovce lze chovat v silně zhuštěných obsádkách, je odolný vůči zhoršeným podmínkám prostředí (např. vysoký obsah amoniaku a organických látek, nedostatek rozpuštěného kyslíku ve vodě), tak i vůči nemocem a parazitům. Vyznačuje se dobrou růstovou schopností a brzy dosahuje pohlavní dospělosti. Je vhodný pro chov v recirkulačních systémech. Jikernačky lze uměle vytříit i několikrát během jedné sezóny. Svalovina keříčkovce červenolemého je chutná a z hlediska dietetického velice kvalitní (vysoký obsah bílkovin a malé množství tuku).

Jistou nevýhodou odchovu keříčkovce červenolemého je požadavek tohoto druhu na vyšší teplotu vody (25 – 30 °C).

Vývoj během embryonální a larvální periody představuje významný okamžik života nejen u keříčkovce červenolemého, ale obecně u všech druhů ryb. Toto období je charakterizováno zvýšenou sensitivitou vůči podmínkám vnějšího prostředí manifestovanou často vysokou mortalitou raných stádií. Studium rané ontogeneze ryb má proto klíčový význam z hlediska porozumění biologii a ekologii druhů a poskytuje tak cenné znalosti nezbytné pro jejich úspěšný odchov.

Ontogeneze však může být ovlivněna různými endogenními faktory (vliv kvality rodičů, velikost vajíčka), které předurčují kvalitu potomstva, tak i exogenními abiotickými (např. teplota, koncentrace kyslíku, pH, salinita, proudění vody) a biotickými (např. dostupnost potravy, predace, nemoci, parasitismus) faktory.

Nejvýznamnějším endogenním faktorem je velikost vajíčka, která ovlivňuje celou řadu biologických parametrů jako je např. ontogenetická rychlost, délka inkubační doby, velikost jedinců a stupeň jejich vývoje dosažený při vylíhnutí či délka periody endogenní výživy.

Za nejvýznamnější z exogenních abiotických faktorů je považována teplota, která ovlivňuje ryby jako zástupce poikilotermních živočichů v mnoha směrech

(např. vývoj, růst, metabolismus, pohyb). Proto je porozumění vlivu teploty na ranou ontogenezi nezbytné pro úspěšný chov a odchov ryb, který by měl probíhat při podmínkách nacházejících se uvnitř druhově specifického životaschopného rozsahu teplot. Úspěšného chovu ryb lze dosáhnout odchovem při optimálních teplotách, které se nacházejí uvnitř tohoto životaschopného teplotního rozmezí. Jedná se o úsek teplot, při nichž dochází k minimálním ztrátám vajíčkového plůdku.

Cílem diplomové práce je snaha posoudit vliv teploty vody na ranou ontogenezi hospodářsky významného druhu ryby - keříčkovce červenolemého – s cílem vymezit optimální teplotní podmínky pro inkubaci jiker a odchov raných ontogenetických stádií tohoto druhu nejen z hlediska přežívání, ale i z hlediska bioenergetického.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

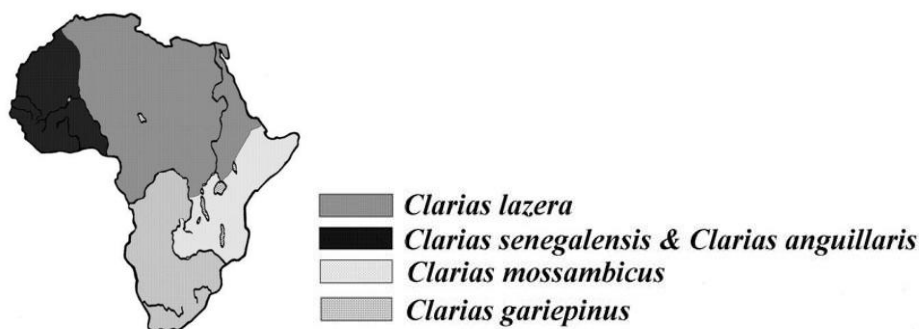
2.1. Keříčkovce červenolemý

2.1.1. Taxonomické zařazení

Keříčkovce červenolemého, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822), řadíme mezi paprskoploutvé ryby (Actinopterygii), do řádu sumci (Siluriformes), čeledi keříčkovcovití (Clariidae), rodu keříčkovce (*Clarias*) (Nelson, 2006). Český název tohoto druhu není ustálený. V literatuře tak můžeme najít pro tento druh několik synonym - např. sumček africký (Adámek, 1994; Hamáčková a kol., 2007), klarias africký (Kůrka a kol., 2000), keříčkovce jihoafrický, sumčík africký (Pokorný a kol., 2004; Hamáčková a kol., 2007), keříčkovce červenolemý (Hanel, 1997). Současným validním českým názvem je podle Hanela a Nováka (2004) keříčkovce jihoafrický. V rámci této diplomové práce však bude používán název keříčkovce červenolemý.

2.1.2. Zeměpisné rozšíření

Přírodní areál rozšíření keříčkovce červenolemého se rozprostírá téměř v celé Africe, Izraeli, Palestině, Turecku, Sýrii a zasahuje až do oblastí jižní a jihovýchodní Asie (Kůrka a kol., 2000), kde obývá tropické (Viveen a kol., 1986; Appelbaum a Kamler, 2000) a subtropické (Appelbaum a Kamler, 2000) sladké vody, které podléhají sezónním výkyvům životních podmínek (např. vysoušení). Tento druh je tvořen různými populacemi, které jsou v jednotlivých částech Afriky (**Obr. 1**) pojmenovány latinskými synonymy *Clarias mossambicus* (východní Afrika), *Clarias lazera* (severní a střední Afrika), *Clarias senegalensis* (západní Afrika) a *Clarias gariepinus* (jižní Afrika) (Viveen a kol., 1986).



Obr. 1: Geografická distribuce keříčkovce červenolemého (podle De Graaf a Janssen, 1996)

2.1.3. Introdukce

Appelbaum a Kamler (2000) a Kůrka a kol. (2000) uvádějí, že vynikající biologické vlastnosti předurčují tento druh k akvakulturnímu chovu. Proto byl keříčkovec červenolemý úspěšně introdukovan do mnoha oblastí světa, včetně České republiky. Mezi tyto vlastnosti podle Kůrky a kol. (2000) především patří: dobrá růstová schopnost, rané dospívání, odolnost vůči nedostatku rozpuštěného kyslíku ve vodě (využití atmosférického kyslíku díky přídavnému keříčkovitému aparátu), odolnost vůči nemocem a parazitům, častá reprodukce po dosažení pohlavní dospělosti (téměř každý měsíc) v závislosti na optimálních životních podmínkách, dobrá konverze krmiva, dobré konzumní a dietetické vlastnosti masa (velmi malé množství tuku 3,95 % a vysoké množství bílkovin 17,9 %) a absence svalových tzv. „Y“ kůstek (Hamáčková a kol., 2007). Další výhodou chovu keříčkovce červenolemého je to, že u tohoto druhu nehrozí rozšíření do našich volných vod a tím případné ovlivnění původní ichtyofauny. Keříčkovec červenolemý totiž není schopen přežít zimu v žádném přirozeném ekosystému ČR (Kůrka a kol., 2000), neboť pokles teplot pod 15 -16 °C je pro tento druh letální (Adámek, 1994; Adámek a Sukop, 1995).

V současnosti jsou v zemích s vyspělou akvakulturou (např. Nizozemí) produkováni také mezidruhová a mezirodová kříženci *C. macrocephalus* x *C. gariepinus* (Jantrarotai a Boonman, 1996), *Clarias gariepinus* x *Heterobranchus longifilis* (Legendre, 1986).

2.1.4. Popis druhu

Tělo keříčkovce červenolemého je torpédovitě protáhlého tvaru (Kůrka a kol., 2000; Hamáčková a kol., 2007), v oblasti břišních ploutví při pohledu zezadu stlačené. Hlava keříčkovce červenolemého je dorzoventrálně zploštělá se silnými kostěnými štítky, jež tvoří tzv. hlavovou helmici (Kůrka a kol., 2000). V oblastech původního výskytu tetno druh dorůstá do celkové délky těla až 140 cm a hmotnosti až 60 kg. Průměrná délka v přírodě však nepřesahuje 70 cm (Hamáčková a kol., 2007).

Kůže keříčkovce červenolemého je bez šupin (Viveen a kol., 1986; Kůrka a kol., 2000; Hamáčková a kol., 2007) a tmavě pigmentována v dorsálních a laterálních

částech těla. Barva hřbetu a boků je tmavě šedá až olivová a břišní partie jsou bílé (Hamáčková a kol., 2007). Podle Viveen a kol. (1986) se barva tohoto druhu stává světlejší po vystavení světlu. Během stresu vykazuje mozaiku tmavých a světlých skvrn.

Široká ústa umožňují keříčkovci červenolemému přijímat potravu různých potravních úrovní od drobného zooplanktonu po ryby. Je schopen nasávat bentos ze dna, roztrhávat pomocí malých zubů kořist na kusy a dokonce i pozřít celou rybu. Obvod otevřených úst činí jednu čtvrtinu jeho celkové délky a určuje maximální velikost kořisti (Viveen a kol., 1986).

Okolo úst jsou umístěny čtyři páry dlouhých vousů (Kůrka a kol., 2000; Hamáčková a kol., 2007). Na každé čelisti se nachází dva páry vousů, z nichž vnější jsou vždy delší než vnitřní (Kůrka a kol., 2000). Podle Viveen a kol. (1986) vousy slouží keříčkovci červenolemému k vyhledávání potravy.

Keříčkovec červenolemý má ploutve dorsální, kaudální, anální a párové ploutve pektorální a ventrální. Anální a dorsální ploutev je dlouhá a nespojitá (Viveen a kol., 1986; Kůrka a kol., 2000). Ocasní ploutev je okrouhlého tvaru. Prsní ploutve mají první paprsek přeměněn v trn (Kůrka a kol., 2000) a na vnitřní straně jsou ozubené (Hamáčková a kol., 2007). Prsní ploutve tak plní pohybovou a ochrannou funkci. Ryba je navíc schopna pomocí ploutví a ocasu pohybu po souši (Viveen a kol., 1986).

Kromě žaberního aparátu, kterým keříčkovec červenolemý dýchá kyslík rozpuštěný ve vodě (Hamáčková a kol., 2007), má tento druh vyvinuty keříčkovité výrůstky sliznice žaberní dutiny (Baruš a kol., 1995) tvořící přídavný dýchací orgán - arborescentní orgán (Viveen a kol., 1986), nadžaberní keříčkovitý aparát (Kůrka a kol., 2000), labyrintní orgán (Hamáčková a kol., 2007), pomocí něhož může využívat atmosférický kyslík. Díky atmosférické respiraci je keříčkovec červenolemý schopen přežívat v nepříznivých podmínkách (Kůrka a kol., 2000), a to i ve vodách s nulovým obsahem kyslíku (Hamáčková a kol., 2007). Je schopen přežít několik hodin i mimo vodní prostředí (Viveen a kol., 1986). Přídavný dýchací orgán se vytváří během prvních třech až čtyřech týdnů od zahájení příjmu vnější potravy. Do té doby plůdek dýchá žábami (Hamáčková a kol., 2007). Přídavný dýchací orgán se nachází v horní části žaberní dutiny za žábami (Hamáčková a kol., 2007) na druhém a čtvrtém

žaberním oblouku (Kůrka a kol., 2000). Z dorzální strany je chráněn výběžky lebečních kostí (Hamáčková a kol., 2007).

Pohlavní dimorfismus keříčkovce červenolemého je zřetelný (Hamáčková a kol., 2007). U obou pohlaví je urogenitální otvor umístěn v papile těsně za řitním otvorem (Viveen a kol., 1986). Samci mají delší pohlavní papilu kónického tvaru. Samičí papila je hvězdicového tvaru. V období před výtěrem mají jikernačky viditelně zvětšenou břišní partii (Hamáčková a kol., 2007).

2.1.5. Potrava

Hamáčková a kol. (2007) uvádí, že keříčkovce červenolemý se v přírodních podmínkách živí dravě (bezobratlými živočichy a jejich vývojovými stádii, obojživelníky, v adultní periodě především menšími rybami). Pro keříčkovce červenolemého je charakteristická zejména večerní a noční aktivita. Svou kořist vyhledává především pomocí hmatu a čichu za pomoci dlouhých vousů (Viveen a kol., 1986; Hecht a Appelbaum, 1988).

2.1.6. Rozmnožování v přírodě

Keříčkovce červenolemý, jak uvádí Hamáčková a kol. (2007), v místech přirozeného výskytu obývá především stojaté a pomalu tekoucí vody s průměrnou teplotou 25 °C a pohlavně dospívá ve dvou až třech letech. Rozmnožovací cyklus keříčkovce červenolemého začíná ve většině afrických oblastí začátkem období dešťů (Viveen a kol., 1986). Na začátku období dešťů ryby táhnou do zarostlých mělkých přítoků (Hamáčková a kol., 2007). Impulz ke tření je podle Viveen a kol. (1986) zřejmě spojen se vzestupem vodní hladiny a záplavami nížinných oblastí.

Tření ryb probíhá ve velkých hejnech dospělých samců a samic v příbřežních partiích jezer a tůní ve vodě, která je obvykle méně než 10 cm hluboká. Keříčkovce červenolemý se v přírodě vytírá na rostlinný substrát (Hamáčková a kol., 2007). V zajetí se však vytírá na různé substráty. Během výtěru může jikernačka klást jikry ve více dávkách po několik hodin. Samec (mlíčák) oplodní každou dávku vajíček uvolněním spermatu nad jikrami. Po několika sekundách samice rozprostírá pomocí ocasu

oplozená vajíčka na větší plochu. A jikry se pak přilepí na zatopenou vegetaci. Keříčkovce červenolemý patří mezi druhy ryb, které nechrání své jikry ani potomstvo, a tak po výtěru migruje hejno generačních ryb zpět do hlubších vod (Viveen a kol., 1986; Hamáčková a kol., 2007). Po několika týdnech má keříčkovce červenolemý obvykle vyvinutou novou dávku vajíček a je znova připraven k výtěru. Impulzem k dalšímu výtěru mohou být dešťové srážky, nebo přítok vody z výše položeného zdroje vody. Tímto způsobem může dojít k několika výtěrům během jedné sezóny.

V závislosti na teplotě vody se začínají z jiker po 24 - 36 hodinách od oplození kulit první jedinci. Váčkový plůdek se pak schovává mezi rostlinnou vegetací (Viveen a kol., 1986). Podle Hamáčkové a kol. (2007) se potomstvo zdržuje ještě několik měsíců po vylíhnutí v zarostlých mělkých vodách a až začátkem období sucha migruje po proudu do větších toků a hlubších partií jezer.

2.1.7. Umělé rozmnožování

V umělých odchovech dosahují jikernačky keříčkovce červenolemého pohlavní dospělosti za šest až sedm měsíců. Nejlepších výsledků z hlediska rozmnožení a odchovu plůdku je ovšem dosahováno ve stáří dvou až třech let. Mlíčáci pohlavně dospívají až ve stáří dvou let (Hamáčková a kol., 2007).

Generační ryby obou pohlaví lze odchovávat společně při teplotě vody 23 – 25 °C. Pokud jsou generační ryby keříčkovce červenolemého chovány v rybnících, vytírají se po několik měsíců v roce, což odpovídá jejich přírodnímu reprodukčnímu cyklu. U generačních ryb chovaných v umělých podmínkách recirkulačních systémů (RAS) od oplození jiker až do dospělosti je tomu trochu jinak. Tyto ryby mohou být vytírány po celý rok, neboť se u nich neprojevuje ústup gonád. Generační ryby lze tak kdykoli vytříít díky hormonální stimulaci (Viveen a kol., 1986; Hamáčková a kol., 2007) pomocí kapří hypofýzy (Hogendoorn, 1977; Hogendoorn a Vismans, 1980; Masár a kol., 1998; Adamek, 2001) nebo synteticky vyráběných kombinovaných hormonálních přípravků (De Leew a kol., 1985; Viveen a kol., 1986; Kouřil a Hamáčková 1992; Brzuska a kol., 2004).

Mlíčí samců se pro potřeby umělého rozmnožování získává preparací gonád ze zabitých mlíčáků. Jikry jsou vytírány odděleně do suchých nádob od předem anestetizovaných jikernaček, které byly předtím vhodně ošetřeny vybraným hormonálním přípravkem. Hmotnost vytřených jiker obvykle činí 10 - 20 % hmotnosti samic před výtěrem. Hmotnost jedné jikry je přibližně 1,4 mg (1 kg suchých vytřených nenabobtnaných jiker obsahuje 700 tisíc kusů vajíček). Odebrané jikry jsou následně oplozeny spermatem a inkubovány ve vodě o vhodné teplotě. Optimální teplotou pro inkubaci jiker je 25 – 27 °C. Průtok vody by měl dosahovat rychlosti 1 – 3 l · min⁻¹ a jikry by měly být během inkubační doby pravidelně kontrolovány (Viveen a kol., 1986; Hamáčková a kol., 2007).

Keříčkovce červenolemý je charakteristický poměrně nízkou oplozeností jiker (okolo 50 – 60 %). U oplozených jiker je dosahováno přežití cca 90 %. Zdravě se vyvíjející jikry mají průhlednou zelenohnědou barvu. Bílé jikry (neoplozené a uhynulé), které jsou vždy přítomné mezi vyvíjejícími se jikrami, by měly být odstraněny, aby se předešlo rozvoji plísní a jiných patogenů. Při inkubační teplotě 25 – 27 °C se plůdek začne líhnout za 23 - 27 h (**Tabulka 1**). Vylíhlé larvy keříčkovce červenolemého jsou 5 - 7 mm dlouhé a váží okolo 1,2 – 3,0 mg. Několik dní po vylíhnutí (v závislosti na teplotě vody) váčkový plůdek hledá úkryt a shromažďuje se v tmavých místech nádrže. Proto je vhodné zastínit část odchovné nádrže u přítoku (Viveen a kol., 1986; Hamáčková a kol., 2007). Zatemnění odchovné nádrže se pozitivně projeví zejména po přechodu na exogenní výživu v podobě signifikantně vyššího přežití plůdku ve srovnání s prostředím trvale osvětleným (Britz a Pienaar, 1992; Appelbaum a Kamler, 2000). Po vylíhnutí je nezbytné odstranit z odchovné nádrže zbytky jiker, poškozené a mrtvé larvy. Dále je potřeba zajistit dostatečné množství rozpuštěného kyslíku ve vodě tak, aby nasycení kyslíku nekleslo pod 50 %. U váčkového plůdku je tak dosahováno přežití 90 – 95 % (Viveen a kol., 1986; Hamáčková a kol., 2007).

Tabulka 1: Délka inkubační doby keříčkovce červenolemého v závislosti na teplotě (podle Adamek, 1994)

Teplota vody (°C)	18	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Inkubační doba (h)	57	46	38	33	29	27	25	23	22	21	20

Během třech dní po vykulení plůdek (larvy) absorbuje žlutkový váček a jeho průměrná hmotnost se během této doby zvýší na cca 3 mg díky absorpci vody, začne aktivně plavat, vyhledávat úkryty i potravu. (Viveen a kol., 1986; Hamáčková a kol., 2007).

Následný odchov plůdku až do tržní velikosti uvádí např. Viveen a kol. (1986) a Hamáčková a kol. (2007).

2.2. Ontogeneze ryb

2.2.1. Definice ontogeneze a ontogeneze ryb

Ontogenezi lze obecně definovat jako sled morfologických, anatomických, fyziologických a dalších změn (Fuiman, 1994; Fuiman a Higgs, 1997) při individuálním vývoji, který podle Sládečka (1986) začíná oplozením vajíčka a končí smrtí jedince. Podrobnější, přesnější definice ontogeneze ryb je ovšem poněkud obtížná. Vysoká rozmanitost, nedostatečná znalost zákonitostí rané ontogeneze ryb, tak i rozdílné přístupy a zkušenosti jednotlivých badatelů jsou a zřejmě ještě dlouho budou hlavními faktory zamezující vypracování jednotných vývojových schémat a související terminologie (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003), a to i přesto, že první snahy o sjednocení přístupů a učinění řádu v klasifikaci a terminologii raného vývoje ryb se datují již do období před více než sedmdesáti lety (Hubbs, 1943; Rass, 1946, 1948; Vasnetsov, 1953; Kryzhanovskij, 1949 a další). Podle Peňáze (2000, 2001) jde o poměrně složitou problematiku vyžadující holistický přístup z pohledu více vědních disciplín (embryologie, morfologie, etologie, fyziologie, ekologie). Vyloučeny by neměly být ani aspekty a potřeby praktického chovu ryb.

2.2.2. Hlavní přístupy ke studiu rané ontogeneze ryb

V současnosti existují dva odlišné hlavní přístupy ke studiu raného vývoje ryb, a to přístup saltační ontogeneze a přístup ontogeneze kontinuální (Kamler, 2002).

Saltační přístup charakterizuje ontogenezi jako sled jednotlivých ontogenetických kroků. Přechod z jednoho ontogenetického kroku (z angl. *step*) do druhého je vymezen tzv. prahem (z angl. *threshold*). Přechod mezi jednotlivými ontogenetickými kroky se děje nespojitým způsobem tzv. skokem (proto saltační teorie), kdy dochází k velice rychlým změnám v důsledku zvýšené diferenciacce buněk. Zatímco v průběhu vlastního ontogenetického kroku je morfologický, anatomický i fyziologický stav stabilizován (Kryzhanovskij, 1949; Vasnetsov, 1953; Ryzhkov, 1976; Balon, 1986).

Saltační teorie doplněná o epigenezi (interakci složek vývoje – genových produktů, buněk, tkání, orgánů a prostředí) při formování organismu, vede ke konstrukci epifenotypů, které jsou tvořeny podle instrukcí udávanými nejen vlastním genomem (Cohen 1979; Sapp 1987; Balon, 1990). Epifenotypy tvoří hierarchický sled stabilizovaných stavů (intervalů ontogeneze), které jsou rozděleny prahy (Balon 1986).

Saltační přístup má ovšem podle Kamler (2002) nejméně tři slabiny:

- 1) Morfologický stav embryí či larev ryb nezůstává během ontogenetického kroku beze změny.
- 2) Přechod z jednoho ontogenetického kroku do následujícího ontogenetického kroku není příliš rychlý, protože embrya a larvy často vykazují znaky dvou sousedních ontogenetických kroků.
- 3) S použitím saltačního přístupu není kvantifikace ontogenetického vývoje efektivní.

Druhý přístup považuje ontogenezi za kontinuální proces a ne sled libovolně definovaných ustálených ontogenetických stavů (Gorodilov, 1996; Kamler, 2002). Jakýsi konsenzus, zohledňující oba přístupy; na základě mnoha dostupných prací vytváří Kamler (2002), když definuje ontogenezi jako kontinuální děj s dočasnými zrychleními.

2.2.3. Klasifikace ontogeneze

Podle Peňáze (2000, 2001) lze raný vývoj ryb rozdělit do určitých vývojových kategorií definovaných typickými morfologickými, fyziologickými, etologickými i ekologickými znaky. Jedná se o periody, (fáze), etapy a stádia.

U ryb je rozlišováno pět period během ontogeneze: embryonální, larvální, juvenilní, adultní a senektivní (Balon, 1975).

2.2.3.1. Embryonální perioda

Embryonální perioda začíná aktivací či oplozením vajíčka spermií (Peňáz, 2000, 2001; Kamler 2002; Dubský a kol., 2003; Pokorný a kol., 2004). Tím je podle Dubského a kol. (2003) zahájen i vývoj zárodku v jikře. Následně se na animálním pólu zřetelně oddělí zárodečný terčík (blastodiscus) od žloutku a v jikře dochází k rychlému sledu kvalitativních i kvantitativních změn. Rýhování vajíček kostnatých ryb je diskoidální (terčkovité), kdy se rýhuje pouze malé množství hmoty (zárodečný terčík) ležící na masě žloutku. Zpočátku vzniká jedna vrstva buněk (blastomér). Po dosažení počtu 16 buněk, díky změně polohy dělicích vřetének, vzniká dalším dělením více vrstev. Stádium, kdy je vajíčko rozrýhováno na velké množství kulovitých buněk se nazývá morula. Výsledkem rýhování je vznik blastuly. Ta má charakter vrstevnatého útvaru (blastodermu) odděleného od žloutku rýhovací dutinou (blastocoelem). Rýhování je tzv. indeterminační. To znamená, že u buněk blastuly ještě není určen směr jejich dalšího vývoje. Následuje stádium vzniku gastruly, při němž dochází k diferenciaci buněk blastodermu na zárodečné listy (ektoderm, entoderm, mezoderm). Ektoderm vzniká z vrchní vrstvy blastodermu, entoderm pak z vrstvy spodní. Po obvodu blastodermu se vytváří ztluštělý okrajový val, na jehož zadní části vzniká zárodečný uzel. Před ním se vytváří zárodečný proužek, od kterého se rozrůstá mezoderm směrem mezi ektoderm a entoderm. Tato fáze je rozhodujícím procesem pro morfogenezi zárodku, neboť z jednotlivých částí tkáně zárodku dochází k diferenciaci jednotlivých orgánů a tělních částí (Dubský a kol., 2003; Pokorný a kol., 2004).

Jako první se zakládá chorda a nervová tkáň (Dubský a kol., 2003). Postupně začíná pracovat srdce, vytvářejí se oči a objevuje se první pigmentace (Pokorný a kol., 2004). Zárodek má tedy zpočátku nepigmentované, po určité době vývoje pigmentované, oční skvrny, jež jsou viditelné i přes jikerné obaly. Tato fáze embryonálního vývoje je označována jako stadium očních bodů (Dubský a kol., 2003). Právě v této fázi obvykle dochází k vylíhnutí embrya z obalu jikry. Zárodek (embryo) je po vylíhnutí zpočátku nepohyblivý. Po uplynutí několika hodin se začíná postupně pohybovat (Pokorný a kol., 2004). Embryonální perioda tedy zahrnuje i část vývoje po vylíhnutí vně vaječných obalů, kdy vyvíjející se jedinec ještě není schopen přijímat a trávit vnější potravu (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Vývoj embrya ovšem pokračuje intenzivně i nadále. Formují se ploutve, začínají pracovat žábry a přibývá pigmentace těla (Pokorný a kol., 2004). Vývoj, růst a pohyby zárodka se v tomto období uskutečňují asimilací energetických látek obsažených ve vajíčku, respektive ve žloutkovém váčku (endogenní výživa). Dýchání, vyměšování a pohyby jsou zajištěny díky provizorním orgánům. Z látek obsažených ve žloutku jsou syntetizovány některé nové sloučeniny (vitamíny, fermenty, DNA aj.). Absolutní množství proteinů, lipidů a glycidů v těle postupně klesá, naopak však vzrůstá absolutní a relativní obsah vody v těle. Během embryonální periody vzrůstá celková hmotnost zárodka a klesá obsah sušiny. V této periodě převažuje pasivní způsob života, neboť pohybová aktivita je silně redukována. Pohybová aktivita vzrůstá až koncem embryonální periody v souvislosti s přípravou organismu na zahájení vnější výživy (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Ten nastává koncem embryonální periody, kdy zažívací trakt zahajuje činnost, a zárodek tak vedle živin ze žloutkového váčku začíná využívat i potravu z vnějšího prostředí. Toto období (tzv. smíšené, mixogenní výživy) je považováno za konec embryonální periody a začátek larvální (Pokorný a kol., 2004). I Peňáz (2000, 2001) s Dubským a kol. (2003) uvádí, že embryonální perioda končí zahájením příjmu exogenní (vnější) potravy. Ovšem v literatuře lze nalézt i jiné definice konce embryonální periody. Nejčastěji se jedná o vylíhnutí (sumarizováno Kamler, 2002), dále začátek exogenní výživy, ukončení spotřeby žloutkového váčku (sumarizováno Peňázem, 2001).

Odolnost vůči negativním vlivům prostředí je během embryonální periody malá a úmrtnost naopak vysoká. Vyvíjející se jedinci jsou v této periodě postupně označováni jako vajíčko, zárodek a volný zárodek tzv. eleuterembryo (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Délka trvání této periody je podle Pokorného a kol. (2004) a Kamler (2002) velmi rozdílná u jednotlivých druhů (skupin – řádů, čeledí) ryb. Může trvat v řádu několika hodin až desítek dní.

V kapitole 9. Přílohy je na **Obr. 2** a **3** zachycen vývoj zárodka kapra obecného, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) v jikře a po vykulení v průběhu embryonální periody (podle Peňáze a kol., 1983).

2.2.3.2. Larvální perioda

Larvální perioda podle Peňáze (2000, 2001) začíná ve stádiu, kdy vývoj zárodka již umožňuje aktivní příjem a trávení vnější potravy. Tento stav je vzhledem k dosaženému stupni morfologického vývoje ostatních orgánů velmi flexibilní. Ovšem v literatuře lze nalézt i jiné definice počátku larvální periody (viz výše – sumarizováno Peňázem, 2001 a Kamler, 2002).

Trávicí soustava během larvální periody zahajuje funkci. Energie potřebná k výstavbě těla a k lokomotorickým funkcím je získávána enzymatickou přeměnou vnější potravy. Počátkem periody jsou současně ještě asimilovány zbytky žloutkového váčku (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Pokorný a kol. (2004) uvádějí, že v průběhu larvální periody dochází k postupnému vstřebávání žloutkového váčku a larva přechází zcela na výživu z vnějšího prostředí (exogenní výživu).

Schopnost hladovění je v tomto období velmi malá. Specifická spotřeba kyslíku dosahuje během celého ontogenetického cyklu svého maxima. Rozmezí tolerance vůči faktorům prostředí a odolnost larev začíná postupně vzrůstat. Definitivní orgány dýchání, trávení, vyměšování a lokomoce zahajují svoji funkci. Syntéza mastných kyselin se stupňuje, vzrůstá kalorická hodnota, obsah lipidů a obsah sušiny ve tkáních. Naopak začíná klesat obsah vody, proteinů a minerálních látek (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Je také dokončena diference ploutví a probíhá osifikace

jednotlivých částí kostry. Zakládají se první šupiny a larva se tak stává stále více podobná malé rybce. Tělo je více pigmentované. Jedinec se také aktivně pohybuje (Pokorný a kol., 2004).

Růst je podle Peňáze (2000, 2001) během larvální periody značně nestejněměrný a snižuje se přirozená mortalita. U některých druhů může být larvální perioda velmi zredukována, nebo naopak velmi dlouhá. Přejít z larvální do juvenilní periody probíhá metamorfózou, jež může mít charakter vývojového skoku s náhlou a podstatnou transformací morfo-fyziologických znaků (např. úhoř říční a mnoho mořských druhů), nebo má charakter evolutivních změn, které probíhají pozvolna v průběhu několika vývojových etap (většina evropských sladkovodních druhů).

Larvální perioda končí vymizením veškerých provizorních embryonálních i larválních orgánů a jejich nahrazením definitivními orgány. Tělo ryby nabývá tvaru proporčně shodného se stavem v dospělosti (Peňáz, 2000, 2001). V literatuře lze nalézt i jiné definice konce larvální periody – např. začátek exogenní výživy, ukončení spotřeby žloutkového vajíčka, vymizení dočasných orgánů a objevení definitivních orgánů dospělého, dosažení pohlavní zralosti (sumarizováno Peňázem, 2001).

Jedinci jsou v této etapě vývoje označováni jako larvy (Peňáz 2000, 2001; Dubský a kol., 2003), které jsou v chovatelské (rybářské) terminologii na začátku periody nazývány vajíčkovým plůdkem a později kmeným nebo rychleným plůdkem (Dubský a kol., 2003).

Vývoj jedince v průběhu larvální a na počátku juvenilní periody zachycuje **Obr. 4** v kapitole 9. Příloha na příkladu kapra obecného (podle Peňáze a kol., 1983).

2.2.3.3. Juvenilní perioda

Juvenilní perioda podle Peňáze (2000, 2001) a Dubského a kol. (2003) začíná dovršením metamorfózy, vznikem všech somatických struktur, dosažením tvaru a zbarvení typických pro dospělého. Dále je velmi rychle dokončeno pokrytí celého těla šupinami, dokončena diferenciací a vývoj jednotlivých orgánů (Pokorný a kol., 2004). Přítomny jsou tedy nejen šupiny, ale např. i vousky, rostrum, definitivní počet

ploutevních paprsků, jejich článkování apod. (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). V literatuře lze ovšem nalézt i jiné definice začátku juvenilní periody – např. začátek exogenní výživy, ukončení spotřeby žloutkového vajíčka, vymizení dočasných orgánů a objevení definitivních orgánů dospělého, dosažení pohlavní zralosti (sumarizováno Peňázem, 2001).

Juvenilní perioda končí dosažením pohlavní dospělosti (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003, Pokorný a kol., 2004). Toto období se dále vyznačuje ukončením intenzivní buněčné proliferace, intenzivním růstem orgánů a izometrickým růstem celého organismu (Peňáz, 2000, 2001). Právě růst je během juvenilní periody dominantním procesem (Fuiman, 1997). Postupně se zvyšuje obsah proteinů, lipidů, glycidů a kalorická hodnota. Naopak klesá obsah minerálních látek. Odolnost organismu nadále roste, a to jak vůči hladovění, tak i vůči stresovým faktorům prostředí (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

Jedinci nacházející se v této vývojové etapě jsou označováni jako juvenilové (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). V chovatelské (rybářské) terminologii se používá označení v závislosti na věku: plůdek, roček, dvouroček, násada, nebo se ke zkratce druhu ryby připojuje číselný index udávající počet prožitých vegetačních období (K_1 , \check{S}_2 apod.). Budoucí vyselektované generační, doposud nedospělé ryby jsou označovány jako remonti (Dubský a kol., 2003).

2.2.3.4. Adultní perioda

Adultní perioda (období pohlavní dospělosti), jak uvádí Pokorný a kol. (2004), je zpravidla nejdelší periodou ontogeneze. Začíná dosažením pohlavní dospělosti a zahrnuje období reprodukční aktivity (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003), jenž je podle Fuimana (1997) v této periodě dominantním procesem. Adultní perioda se vyznačuje intenzivním izometrickým růstem. Tato perioda začíná tehdy, když gonády poprvé dosáhnou III. stádia zralosti (trofoplazmatický růst oocytů, spermiogeneze) a končí objevením příznaků stáří, tj. trvalého poklesu pohlavní aktivity a růstové intenzity. Přejít do následující periody (senektivní periody) je zdlouhavý,

pozvolný, méně výrazný a u většiny druhů dosud málo známý (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

Během adultní periody se mohou vytvořit i specifické adultní morfologické znaky, typické zbarvení a specifické behaviorální projevy. Nastává rovněž změna ve složení potravy charakterizována většinou přechodem na větší potravní objekty a organizmy (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Intenzita růstu těla je v adultní periodě nižší než v juvenilní, neboť část energie se ukládá do každoročně se tvořících pohlavních produktů (Pokorný a kol., 2004). Rozmnožování se u polycyklických druhů opakuje zpravidla každým rokem. Absolutní plodnost se lineárně zvyšuje v závislosti na hmotnosti těla. První rozmnožovací cyklus může být v důsledku rozsáhlé morfofyziologické přestavby provázen dočasným snížením růstové rychlosti (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Pokorný a kol. (2004) potvrzují, že v tomto období postupně převažuje hmotnostní růst nad délkovým růstem jedince.

Jedinci jsou v průběhu této periody nazýváni dospělci (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). V chovatelské (rybářské) terminologii jsou adultní ryby určené k reprodukci označovány jako generační. Ve zkratce je pak v indexu používáno písmeno g – např. K_g (Dubský a kol., 2003).

2.2.3.5. Senektivní perioda

Posledním vývojovým obdobím života je perioda senektivní, tj. období stárnutí (Pokorný a kol., 2004). Počátek periody se vyznačuje trvalým poklesem, nebo úplnou ztrátou pohlavní aktivity, sníženou kvalitou pohlavních produktů a následně i sníženou kvalitou a množstvím potomstva. U monocyklických druhů tato perioda začíná po prvním výtěru (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

Podle Fuimana (1997) v senektivní periodě převládají individuální degenerativní procesy. Podle Peňáze (2000, 2001) a Dubského a kol. (2003) probíhají degenerativní procesy důležitých orgánů a jejich funkce tak ustává. Původní periodicita rozmnožování je narušena a produkce gonád je zajišťována nejen asimilací rezervních látek, ale i strukturálních tkání. Podíl sterilních či intersexuálních jedinců vzrůstá. Schopnost jedinců syntetizovat proteiny a následně i lipidy prudce klesá. Intenzita růstu těla klesá.

Posléze se zcela zastavuje či nabývá negativních hodnot. Výrazně se snižuje i odolnost jedince vůči chorobám (Pokorný a kol., 2004).

Procesy stárnutí jsou výraznější u samců než u samic a u rychleji rostoucích druhů a jedinců než u druhů a jedinců pomalu rostoucích. Senektivní perioda končí smrtí jedince (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003; Pokorný a kol., 2004). Dubský a kol. (2003) uvádí, že v chovatelské praxi se s rybami v senektivní periodě vzhledem k jejich selekci nesetkáváme.

2.2.4. Významné události v ontogenezi ryb

Peňáz (2000, 2001) uvádí následující významné (klíčové) události během ontogeneze ryb: aktivace vajíčka, líhnutí (kulení), zahájení příjmu vnější potravy (= nástup mixogenní výživy), ukončení resorpce žloutkového vaku (= nástup exogenní výživy), vymizení dočasných embryonálních a larválních orgánů, ukončení metamorfózy, nabytí formy dospělého, nástup pohlavní dospělosti, ústup schopnosti reprodukce a smrt (viz **Tabulka 2**).

Pokorný a kol. (2004) označuje za kritická období ontogeneze ta období, kdy vyvíjející se jedinec vstupuje v kvalitativně novou fázi interakce s vnějším prostředím: např. při kulení (líhnutí z obalu jikry), při změně dýchání (embryonální dýchání přechází na dýchání žábry) či při přechodu na vnější (exogenní) výživu.

Tabulka 2: Vývojové prahy významné z hlediska vymezení period ontogeneze ryb (podle Peňáze, 2001)

Označení	Vývojové prahy	Perioda vývoje
A	oplození (aktivace) vajíčka	Embryonální
B	líhnutí	
C	zahájení příjmu exogenní potravy	Larvální
D	úplné vstřebání endogenních energetických zásob	
E	vymizení dočasných embryonálních a larválních orgánů	
F	vytvoření definitivních orgánů a stabilizace relativního růstu	Juvenilní
G	zahájení prvního reprodukčního cyklu	
H	první příznaky stárnutí	Adultní
I	smrt	Senektivní

Správná definice významných ontogenetických událostí však často naráží na určité metodické potíže při jejich využití v praxi díky odlišnému chápání těchto pojmů vycházející z odlišného přístupu hodnocení (klasifikace) ontogeneze (viz výše) (Peňáz, 2000, 2001; Kamler, 2002). Na následujících řádcích jsou uvedeny definice (vycházející z různých pojetí klasifikace ontogeneze) často odlišně definovaných klíčových ontogenetických událostí či termínů (inkubační perioda, líhnutí, exogenní výživa, metamorfóza, larva).

2.2.4.1. Inkubační perioda

Inkubační doba je podle Dubského a kol. (2003) obdobím vývoje zárodku v jikře, tj. období od oplození jikry do vylíhnutí volných ontogenetických stádií (eleuterembryí či larev – viz Peňáz, 2002), v jehož průběhu jedinec prodělá část ontogenetického vývoje, tzn. embryonální periodu (Peňáz, 2001; Kamler, 2002). Kamler (2002) definuje inkubační periodu ($\tau_{H50\%}$) jako časový interval od aktivace vajíčka (Fe) do vylíhnutí 50 % jedinců ($H_{50\%}$). Délka inkubační periody je druhově specifická a je významně ovlivňována různými vnitřními, vnějšími abiotickými a biotickými faktory (viz kapitola 2.2.5.) v průběhu inkubace (Kamler, 2002; Pokorný a kol., 2004).

Inkubační dobu (vývoj zárodku v jikře) lze vyjádřit:

- Prostou časovou osou (ve dnech, týdnech, měsících). Tento způsob vyjádření však nezachycuje vliv teploty vody na délku inkubační doby (Dubský a kol., 2003).
- Denními stupni (d°). Denní stupně byly navrženy Réaumurem v 18. století (Kamler, 2002). Tento způsob je přesnější než předchozí, neboť zohledňuje vliv teploty vody na délku inkubační doby. Denní stupně se používaly v líhňářské praxi, protože umožňují stanovit stádium vývoje a přibližný okamžik kulení plůdku. Inkubační doba (suma denních stupňů) je vypočtena jako součet průměrných denních teplot vody během inkubace (Dubský a kol., 2003). Podle Kamler (2002) však používání denních stupňů není příliš spolehlivým měřítkem ontogenetického vývoje, protože denní stupně jsou teplotně závislou veličinou.

- Hodinovými stupni (h°). Hodinové stupně slouží k vyjádření dějů trvajících kratší časový úsek. Jsou založeny na stejném principu jako výše uvedené denní stupně (Dubský a kol., 2003).
- Fyziologickými denními stupni (PD°). Fyziologické denní stupně jsou denní stupně korigované pomocí teplotního korekčního faktoru (q), který byl odvozený Winbergem (1971) ze závislosti spotřeby kyslíku na teplotě. Lze je stanovit pomocí jednoduchého matematického výpočtu: $PD^\circ = \tau/q$, kde τ je doba vývoje. Podle Kamler (2002) jsou PD° založeny na dvou mylných předpokladech: 1) Teplota urychluje ontogenetickou rychlost podobným způsobem, jakým je urychlována metabolická rychlost. Ontogenetická rychlost je však urychlena teplotou podobným způsobem jako rychlost růstu. 2) Závislost teploty na ontogenetické rychlosti se neliší mezidruhově. Toto však neplatí. Používání fyziologických denních stupňů jako teplotně nezávislého měřítka ontogenetického vývoje je tedy taktéž nevhodné.
- Efektivními denními stupni (D°_{eff}). Tento způsob vyjádření délky inkubační doby se jeví jako nejvhodnější. Pouze efektivními denními stupni lze vyjádřit přesnou délku inkubační periody (postup stanovení je popsán níže v kapitole 4. Materiál a metodika). Efektivní denní stupně jsou nejen teplotně nezávislou veličinou, ale zvýrazňují mezidruhové rozdíly a naopak snižují rozdíly mezi populacemi v rámci jednoho druhu. Tento přístup může být používán k vyjádření nejen ontogenetického vývoje, ale i růstu a metabolismu, neboť v těchto úsecích ontogeneze zůstává vztah mezi ontogenetickou rychlostí a teplotou stejný (Kamler, 2002).

2.2.4.2. Líhnutí

Podle Kamler (2002) je líhnutí důležitou událostí (okamžikem) nejen pro vědecké bádání, ale především pro rybářskou praxi (líhňarství), a lze jej snadno rozpoznat. Téměř všechny studie a vědecké práce hodnotící vlivy různých faktorů na ontogenetickou rychlost u ryb považují dobu do vylíhnutí za stěžejní událost.

Kamler (1992) a Dubský a kol. (2003) definují líhnutí jako událost, kdy zárodek opouští vaječné obaly a přechází do naprosto odlišného (vnějšího) prostředí, se kterým

má mnohem bezprostřednější interaktivní vztah. Líhnutí (kulení) plůdku probíhá v důsledku tzv. napřimovacích pohybů embryí v jikrách v závěrečné fázi inkubace, kdy se tyto pohyby stávají stále častější, v konečné fázi pak vedou až k prasknutí jikerných obalů a osvobození embryí. Ke kulení dochází většinou ocáskem napřed. Poněkud odlišně probíhá kulení u býložravých ryb (amur bílý, tolstolobik bílý a pestrý), jejichž drobné embryo je ve velkých pelagických jikrách napřímené. V závěrečné fázi inkubace jsou jikerné obaly natolik tenké, že se téměř „rozpuští“ a embrya jejich stěnou „proplavou“ (Dubský a kol., 2003).

Kulení embryí je rovněž provázeno určitými ztrátami způsobenými nefyziologickými procesy při líhnutí. Pro úspěšné líhnutí se při umělém chovu činí různá opatření, např. úprava průtoku v inkubačních přístrojích, odstraňování jikerných obalů (Dubský a kol., 2003).

Ryby po vylíhnutí značně mění své chování, kdy smyslové orgány začínají informovat organismus o vnějším prostředí (Peňáz, 2001). Po vylíhnutí nastávají první motivované vědomé pohybové reakce a prostorové přesuny směrem ke/od zdroje podnětu a můžeme poprvé pozorovat jevy jako např. ukrývání, fotofobie a reofilie. Po vylíhnutí rapidně vzrůstá intenzita metabolických procesů a spotřeba kyslíku, která se zvyšuje o více než jeden řád. Významně se také zvyšuje citlivost vůči stresovým a letálním faktorům prostředí (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

Podle Peňáze (2000, 2001), Kamler (2002) a Dubského a kol. (2003) je okamžik líhnutí i u téhož druhu (případně jedné populace) velmi flexibilní událost z časového hlediska i hlediska dosaženého stupně morfologického vývoje v závislosti na různých abiotických vnitřních a vnějších faktorech (viz kapitola 2.2.5.). Zvláště v laboratorních chovech jsou někdy podmínky chovu, odchovu značně odlišné od přírodních podmínek. Toto může často vést k předčasnému líhnutí. Tato skutečnost by však neměla hrát primární roli při vymezení vývojových period (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003). Případné nesrovnalosti ve stáří, velikosti a stupni morfologického vývoje v okamžiku líhnutí vzniklé díky nestandardním experimentálním podmínkám by měly být odstraněny při zpracování dat pomocí průměrné situace, kdy se ze sledované skupiny právě vylíhlo 50 % jedinců (Peňáz, 2001). Přesnou metodu stanovení doby

líhnutí 50 % jedinců uvádí Kamler a kol. (1998). (Pozn. autorky: Tato metoda se používá i pro další ontogenetické události – např. přechod na mixogenní výživu).

2.2.4.3. Rybí larva

Všechny druhy kostnatých ryb mají po určitou dobu (v závislosti na druhu a vnitřních a vnějších faktorech) ve svém ontogenetickém vývoji stádium larvy (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

Na definici „larvy“ (co to je, od kdy to je, co to má atd.) existuje celá řada názorů (sumarizováno v práci Urho, 2002). V zásadě převládají dva názory. První z nich chápe larvu jako vylíhnutého ve vodním prostředí volně se pohybujícího jedince daného druhu, který zahájil příjem a trávení vnější potravy, u něhož jsou patrné larvální znaky (dočasné struktury mizející během metamorfózy). Alternativní přístup (zastávaný především anglo-americkými vědci) označuje jako larvu čerstvě vylíhlého jedince (jedince, který právě opustil jikerné obaly), který ještě nezačal přijímat vnější potravu (sumarizováno Kamler, 1992, 2002). Stádium, u kterého již došlo k vymizení dočasných embryonálních a larválních znaků (orgánů, struktur) a vzniku definitivních struktur (znaků) nalézáných pak u dospělců, se již nazývá juvenil (Peňáz, 2001).

2.2.4.4. Příjem exogenní potravy

Přesný okamžik zahájení příjmu exogenní potravy (schopnosti přijmout a trávit vnější potravu) je často dosti obtížné stanovit, a to jak v přírodních, tak i v experimentálních/chovatelských podmínkách. Proto je vhodné kombinovat přímé pozorování přítomnosti potravních partikulí v zažívacím traktu s pozorováním dalších symptomů souvisejících se schopností přijímat a trávit exogenní potravu - např.: vznik dutiny ve střevě, peristaltické pohyby střeva, produkce žluči, naplnění plynového měchýře, perforovaná ústa, pohyblivá čelist, pokročilé nebo úplné vstřebání žloutkového vaku, specifické potravní chování atd. (Peňáz, 2000, 2001).

Během vývoje uvnitř jikry a po různě dlouhou dobu po vylíhnutí (v závislosti na druhu ryby a různých faktorech) je jedinec vyživován pouze z masy žloutkového váčku (období vnitřní čili endogenní výživy) (Kamler, 1994, 2002 a 2008).

Při přechodu „plůdku“ na vnější potravu se podle Dubského a kol. (2003) postupně zmenšuje žloutkový váček (až zaniká), současně se formuje trávicí ústrojí a plůdek začíná přijímat první vnější potravní partikule (tzv. období smíšené čili mixogenní výživy). V určitém okamžiku „plůdek“ stráví poslední zbytky žloutkového váčku a je vyživován jen za pomoci aktivního příjmu pouze exogenní potravu z vnějšího prostředí (období vnější čili exogenní výživy). Proto je velmi důležité, aby ve fázi mixogenní výživy byly v potravní nabídce obsaženy potravní partikule o velikosti, která odpovídá fyziologickým schopnostem daného druhu. V přírodě plní úlohu první přirozené potravu ryb nejčastěji jemný zooplankton (vířníci, nálevníci, nauplia buchaneček). Hladovění v důsledku nedostatečné či velikostně nevhodné potravní nabídky vede poměrně rychle k úhynu „plůdku“, neboť v této fázi vývoje nemá prakticky žádné zásobní látky potřebné pro přežití (Dubský a kol., 2003).

2.2.4.5. Metamorfóza

Metamorfóza ryb ve většině případů nemá ráz náhlého vývojového skoku nastávajícího ke konci larvální periody. Spíše převažuje charakter postupných změn probíhajících během celé larvální periody. Výraznou celkovou metamorfózu z našich zástupců ryb prodělává např. úhoř říční, *Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758) částečnou pak piskoř pruhovaný, *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) nebo sekavci rodu *Cobitis* (larvy s vnějšími žábry, dospělci dýchají pomocí klasických žaber). Celá řada dočasných embryonálních a larválních orgánů však v průběhu vývoje postupně zcela mizí, bez náhrady, tj. nejsou přeměněny v nové homologní orgány u juvenilních jedinců (žloutkový váček, cévní systém ploutevního lemu a žloutkového váčku s respirační funkcí, vnější žábry sekavcovitých apod.) (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

Přesné stanovení stádia, kdy larvální perioda končí (a metamorfóza je dokončena) a nastupuje perioda juvenilní, je velice obtížné. Komplikace spočívá především

v asynchronii zániku struktur starých a vzniku jednotlivých nových struktur, tj. vše probíhá v poměrně rozvleklém období. Pro indikaci přechodu z larvální do juvenilní periody jsou významná následující kritéria: zánik všech dočasných struktur a vznik všech definitivních orgánů. Zejména se jedná o vytvoření šupinného pokryvu, kompletního ploutevního ústrojí (úplný počet paprsků, které jsou alespoň zčásti segmentované), přepážky v nozdrách, vousků, rostra, pigmentace a zbarvení, definitivních proporcí těla a izometrický růst) (Peňáz, 2000, 2001; Dubský a kol., 2003).

2.2.5. Faktory ovlivňující ontogenezi

Ontogeneze ryb je ovlivněna celou řadou vnitřních (endogenních) a vnějších (exogenních) faktorů. Mezi endogenní faktory patří vliv rodičů (jejich kvality na potomstvo) a velikost vajíčka (množství a kvalita žloutku), která je však také odvozena od kvality parentální linie. Exogenní faktory dělíme na základě fyzikální povahy na abiotické (teplota, koncentrace rozpuštěného kyslíku, salinita, pH, světlo) a biotické (predace, parazitismus, choroby, vnitro- a mezidruhová kompetice, a to především o prostor a potravu) (Wootton, 1990; Kamler, 2002). Nelze však jednoznačně říci, který z faktorů je tím nejdůležitějším (z pohledu člověka jsou to faktory snadno se modulující a studující – teplota, pH, kyslík), neboť faktory mezi sebou korelují, vzájemně interferují a doplňují se. Společně pak vytvářejí jakousi síť vnitřních a vnějších podmínek pro vývoj jedince v čase a prostoru. Míra predace (být či nebýt polapen a zkonzumován) je dána schopností kořisti (larvy ryb) uniknout před predátorem a je přímo úměrná únikové rychlosti (z angl. „critical swimming speed“) (Wootton, 1990). Úniková rychlost je ovlivněna dosaženým ontogenetickým stupněm (Green a Fisher, 2004) a vzrůstá s rostoucí teplotou (vliv abiotického exogenního faktoru) na určitou úroveň a poté opět klesá (Wieser, 1991). Ontogenetický stupeň (nejčastěji je sledována velikost eleuterembryí/larev při kulení) je ovlivněn jak kvalitou rodičovské generace (vliv endogenních faktorů) (Wootton, 1990; Panagiotaki a Geffen, 1992; Kamler, 2005), tak teplotou vody (a dalších vlivů abiotických exogenních faktorů), kdy se vzrůstající teplotou ontogenetický stupeň (velikost vylíhlých jedinců) klesá (Peňáz a kol., 1983; Kamler a kol., 1998). Velikost larev (ontogenetický stupeň) pak determinuje velikost využívané potravy (toto pravidlo

zvláště platí pro příjem prvních potravních partikulí a poté při přechodu na exogenní výživu), míru vnitro- i mezidruhové kompetice o potravní zdroje a míru predace (Wootton, 1990). Tím se celý kruh de facto uzavírá (Pozn.: Záměrně byla celá situace zjednodušena).

Na dalších řádcích jsou podrobněji popsány vlivy vybraných endogenních a exogenních (abiotických) faktorů na ontogenezi ryb.

2.2.5.1. Velikost vajíčka

Podle Kamler (2002) je silná pozitivní závislost mezi inkubační periodou a průměrem vajíčka. Při vnitrodruhovém srovnávání Rojas-Beltran a Gillet (1995) zjistili, že nejmenší vajíčka se líhnou dříve. Peňáz (2000, 2001) uvádí, že s velikostí vajíčka a objemem žloutku souvisí i velikost jedinců, stupeň morfologického vývoje dosažený při vylíhnutí, začátku příjmu exogenní výživy a vyčerpání zásob žloutkového váčku. Objem žloutku má mimořádný vliv na charakter ontogeneze, strategii rozmnožování a na přítomnost a dobu metamorfózy (Hayes a Armstrong, 1943; Gall, 1974; Peňáz, 1983; Thorpe a kol., 1984; Balon, 1985, 1999; Fleger – Balon, 1989; Kamler, 1992).

Velikost vajíčka podle Kamler (2002) nemá významný vliv na ontogenetickou rychlost před vylíhnutím. Uvádí však značné množství důkazů, které potvrzují, že u larev se žloutkovým váčkem (jedinců po vylíhnutí) je doba potřebná k dosažení konkrétního vývojového kroku pozitivně závislá na velikosti vajíčka.

2.2.5.2. Rodičovský efekt

Vliv rodičů na ontogenetickou rychlost v období endogenní výživy ryb je podle Kamler (2002) potřeba více prozkoumat, neboť dosud se touto problematikou zabývalo pouze několik studií u několika málo druhů ryb. Např. Escaffre a Bergot (1984) uvádí, že u pstruha duhového, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) se inkubační perioda oplozených jiker významně liší mezi samci použitými na výtěr. Slomińska a kol. (1995) zaznamenali významný pozitivní vztah mezi délkou inkubační periody a váhou samců u síha malého, *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758). Peňáz

a Štěrba (1969) zjistili, že vliv na výtěr použitých samců (stejného věku a velikosti) na délku inkubační periody je zanedbatelný u jelce tlouště, *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758).

2.2.5.3. Teplota

Teplota je mnohými autory považována za jeden z nejdůležitějších abiotických exogenních faktorů ovlivňující ontogenezi u ektotermních živočichů (ryb) (Kamler, 2002). V zásadě existují dva aspekty vlivu teploty na ontogenezi. Uvnitř životaschopného rozsahu teplot výrazně ovlivňuje rychlost ontogeneze, a působí tak jako řídicí faktor. Zatímco mimo tento teplotní rozsah je faktorem letálním (Brett, 1979).

Vyšší teplota vody vývoj urychluje a nižší teplota zpomaluje. Teplota se však musí pohybovat v přijatelném fyziologickém rozmezí daného druhu, neboť při nižších teplotách (než je toto rozmezí) se výrazně zpomaluje vývoj. Při vyšších teplotách naopak hrozí větší výskyt různých vývojových vad a projevují se i mírné diference v některých meristických znacích (počet šupin v postranní čáře, počet ploutevnických paprsků), které se však neodchylují z uváděného rozmezí pro daný druh (Kamler, 2002; Dubský a kol., 2003).

Z hlediska vlivu teploty na ryby jsou stanoveny následující teplotní zóny. Zóna teplotní tolerance, která představuje rozmezí teplot, při nichž mohou ryby žít bez odchylek ve vývoji a růstu. Za hranicemi zóny teplotní tolerance se nachází zóna teplotní rezistence, a to jak na straně vysokých, tak i nízkých teplot (Lapkin a kol., 1981). Jedinci v této zóně přežívají po určité období, ale nejsou však schopni dokončit celý životní cyklus a špatně rostou (Wieser, 1991). Tyto zóny jsou pak ohraničeny prahovými letálními teplotami, při nichž jedinci hynou (Lapkin a kol., 1981). Uvnitř zóny teplotní tolerance se nachází úsek teplot optimálních (Pavlov, 2007). Optimální teploty mohou být různé pro různorodé životní procesy (vývoj, růst, přežívání, metabolismus) (Kamler, 2002; Pavlov, 2007). Peňáz a kol. (1983) navrhují za optimální teplotní podmínky z hlediska přežívání považovat teploty, při nichž přežívá alespoň 60 % jedinců. Pavlov (1989) uvádí tzv. „ekonomické“ nebo „technické“ pojetí optima,

při němž je možné získat co nejmenší ztráty plůdku o požadovaných morfologických parametrech v určitých úsecích vývoje.

Ryby tolerující úzký rozsah teplot jsou označovány jako stenotermní druhy. Ryby, které tolerují naopak široké rozmezí teplot, jsou označovány jako eurytermní (Wieser, 1991). Z hlediska ontogeneze je rozsah tolerovaných teplot pro embryonální vývoj však vždy užší než rozsah tolerovaných teplot pro juvenilní a adultní vývoj. Ryby můžeme dále rozdělit na chladnomilné (tolerující chladné teploty), teplomilné (tolerující vysoké teploty) a mezotermní druhy ryb (preferující střední rozsah teplot) (Wieser, 1991; Kamler, 2002).

2.2.5.4. Kyslík

Obsah kyslíku je považován za limitující faktor pro výskyt ryb (Brett, 1979) a poklesne-li pod kritickou koncentraci, je i faktorem letálním. Dostatečné množství rozpuštěného kyslíku je nezbytné zejména pro embrya ryb vyvíjející se uvnitř vaječných obalů, neboť jejich krevní oběh je málo vyvinut a difúze kyslíku přes jikerné obaly hraje důležitou roli (Kamler, 1976, 1992). Proto by měl být kyslíkový deficit považován, obdobně jako predace, za hlavní faktor embryonální mortality u oviparních druhů ryb (Kryzhanovskij, 1949).

Zhukinskij (1986) a Kamler (1992) popisují u několika vybraných druhů ryb zpomalení embryonálního vývoje při nedostatku kyslíku. Snížení obsahu kyslíku v periviteliní tekutině ale také zahajuje dřívější (předčasné) líhnutí stimulací chorionální sekrece a embryonální pohyblivost (Buznikov, 1961; Rothbard, 1981; Shireman a Smith, 1983; DiMichele a kol., 1986). Snížená hladina kyslíku tedy ovlivňuje inkubační periodu dvěma protikladnými způsoby.

Ve srovnání s teplotou byla/je až doposud kyslíku věnována mnohem menší pozornost vědeckých pracovníků, neboť donedávna bylo obtížné regulovat jeho obsah ve vodě na určitou hodnotu (odchylující se od nasycení daným parciálním tlakem vzduchu v závislosti na teplotě). Dnes jsou však již vyráběná komerčně dostupná směšovací čerpadla, jež umožňují udržet stabilní požadované nízké/vysoké množství kyslíku ve vodě po dlouhou dobu (Kamler, 2002).

2.2.5.5. pH

Podle Sayer a kol. (1993) jsou raná ontogenetická stádia velice citlivá především na nízké hodnoty pH, při nichž dochází k prolongaci inkubační periody (Peterson a kol., 1980; Rask, 1983; Dave, 1985; Valtonen a Laitinen, 1988; Laitinen, 1994). Ke zpoždění líhnutí však může docházet i při vyšších hodnotách pH (Dave, 1985). Při nízkém pH dále může docházet ke zvýšení mortality plůdku v důsledku narušení formace perivitelinního prostoru (u jiker), nebo nenaplnění plynového měchýře (u larev), kdy většina larev nezačne vůbec přijímat potravu a zemře (Duis, 2001). Ztráta chuti k přijímání potravy u ryb vystavených nízkému pH je vysvětlována sníženou chemorepcí a stresem souvisejícím se zvýšením hladiny glukózy v krevní plasmě.

Podle Kamler (2002) hodnoty pH, které se odchylují od optimálních hodnot, mají zpomalující efekt na inkubační periodu, neboť takovéto hodnoty pH snižují embryonální pohyblivost a inhibují aktivitu chorionu.

2.2.5.6. Salinita

Podle Kamler (2002) dosud není zaznamenán prokazatelný vliv salinity na ontogenetickou rychlost. Holliday a Blaxter (1960) však zaznamenali při nízké salinitě oddálení okamžiku líhnutí. Kinne a Kinne (1962) doplňují, že tento vliv je zvláště zjevný při vysokých teplotách. Oddálení okamžiku líhnutí je podle nich způsobeno sníženým obsahem kyslíku ve vodě, který klesá se zvyšující se salinitou a teplotou, a tak dochází ke zpomalení ontogeneze. Další možností jak vysvětlit oddálení periody líhnutí je vliv hydratace, jež je vyšší u embryí než u larev ryb. Absorpce vody embryí z okolní vody totiž může být při vysokých salinitách velice omezena. Fuiman a Trojnar (1980) uvádí u pakaprovce severního, *Catostomus commersonii* (Lacepède, 1803), že průměr vajíčka je inverzně závislý na vodivosti vody, která je sladkovodním ekvivalentem salinity. Změny ve výsledném průměru vajíček vznikají v důsledku rozdílu ve velikosti perivitelinního prostoru. Vysoká vodivost u malého perivitelinního prostoru snižuje pohyb embryí v pozdější embryogenezi, a tím narušuje proces líhnutí (Kamler, 2002).

2.2.5.7. Světlo

Vliv světelných podmínek na ranou ontogenezi ryb nebyl doposud příliš zkoumán (výjimku tvoří lososovité ryby). Dostatek světla během inkubace jiker urychluje ontogenezi během embryonální periody např. u slunečnice obecné, *Lepomis macrochirus* (Rafinesque, 1819), pstruha duhového, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792), lososa nerky, *Oncorhynchus nerka* (Walbaum, 1792), pstruha sevanského, *Salmo ischchan* (Kessler, 1877) či bajkalských síhů rodu *Coregonus* (Toetz, 1966; MacCrimmon a Kwain, 1969; Leitritz a Lewis, 1976; Ryzhkov, 1976; Chernyaev, 1981). U lososa obecného, podobně jako u dalších lososovitých ryb, je situace zcela odlišná, kdy světlo naopak vyvolává zpomalení ontogenetické rychlosti až smrt (proto se musí jikry po celou dobu inkubace nacházet v temnu) (Ryzhkov, 1976).

Na rozdíl od larev mnoha druhů ryb, larvy keříčkovce červenolemého jsou fotofobické (preferují zatemněnou část nádrže) a jsou taktilní (chemoreceptivní predátoři) (Hecht a Appelbaum, 1988). Při přílišném osvětlení (nezatemnění) je začátek příjmu vnější potravy u tohoto druhu opožděn o cca pět hodin oproti odchovu v úplné tmě (Appelbaum a Kamler, 2000).

2.2.5.8. Magnetická pole

Podle Formicki a kol. (1997) mají embrya vystavená přírodnímu magnetickému poli v období mezi uzavřením blastoporu a počátkem motility embryí uvnitř jikry osu těl v severozápadně-jihovýchodním směru. Embrya vystavená umělému horizontálnímu magnetickému poli (jež je silnější než přírodní magnetické pole) v tomto období mají uvnitř jikry osu těl v severojižním, nebo severovýchodně-jihozápadním směru. Zvětšení síly magnetického pole se projevuje prodloužením inkubační doby, zvýšením synchronizace líhnutí a snížením mortality (Formicki a Winnicki, 1998). Expozice vajíček nebo spermatu proměnlivému magnetickému poli před oplozením má za následek zpomalení vývoje a zpoždění líhnutí. Podobný výsledek byl pozorován však i u vajíček vystavených účinkům tohoto pole jednu hodinu po aktivaci. Pozdější expozice však vývoj naopak urychluje a zvyšuje stupeň malformace (Formicki a kol., 2004).

2.2.5.9. Rozpuštěné biotické sloučeniny

Ve vodě rozpuštěné biotické sloučeniny, např. části vířníků, mohou stimulovat čichové receptory embryí některých druhů ryb (u pražmy velké, *Pagrus major*, Temminck a Schlegel, 1843, potvrdili Takii a kol., 1995). Toto vede ke zvýšení sekrece enzymů potřebných k líhnutí a následně ke zkrácení doby od aktivace vajíčka po vylíhnutí. Další pokusy využívající krystalické aminokyseliny prokazují, že aktivními stimulanty, jež významně zkracují inkubační periodu, jsou volné aminokyseliny (L-glutamová kyselina, taurin, L-tryptofan, L-prolin a L-cystin). Rozvětvené aminokyseliny (L-valin, L-isoleucin a L-leucin) naopak dobu inkubační periody prodlužují (Takii a kol., 1997).

2.2.5.10. Xenobiotika

Velice obsáhlou kapitolu tvoří vliv xenobiotik (cizorodých látek) na vývoj ryb. Obecně lze říci, že xenobiotika vždy ovlivňují vývoj ryb negativním způsobem. V následujících řádcích je pouze zlomek těchto prací z oboru vodní toxikologie.

Podle Brooks a kol. (1997) vede vystavení raných ontogenetických stádií účinkům insekticidů, chlorovaných a polychlorovaných bifenylnů ke zhoršení vývoje, snížení životaschopnosti a ke vzniku četných malformací. Některé z těchto látek jsou lipofilní. Vzhledem k tomu, že žloutkový váček je bohatý na lipidy (Kamler, 1992), jsou lipofilními xenobiotiky ohrožena zejména stadia se žloutkovou výživou (Kamler 2002).

Těžké kovy (např. Pb, Cd a Cu) mohou snižovat bobtnání vajíček vedoucí k vytvoření nedostatečně velkého perivitelinního prostoru. Vytvoření příliš malého perivitelinního prostoru může vést ke snížení pohyblivosti embrya, jež způsobuje potlačení respirace, která má nepříznivý vliv na líhnutí. Těžké kovy způsobují retardaci vývoje v důsledku poklesu mitotického dělení buněk a inhibice syntézy proteinů v chorionu. Toxicita těžkých kovů se také projevuje kardiovaskulárními poruchami, kosterními a lebečními malformacemi, které jsou výsledkem zvýšených chromozomálních aberací a sníženého počtu mitotických dělení (Jeziarska a Witeska, 2001).

2.2.5.11. Spolupůsobení hlavních faktorů

Společný vliv teploty a salinity při 100% nasycení vzduchem byl zkoumán např. Kinne a Kinne (1962). Ti zjistili, že nejkratší inkubační perioda u halančíkovce skvrnitého, *Cyprinodon macularius* (Baird a Girard, 1853) je dosažena při nejnižší salinitě při všech teplotách. Naopak nejdelší inkubační perioda je dosažena při nejvyšší salinitě. Vliv teploty na délku inkubační periody halančíkovce skvrnitého je více než 20krát vyšší než vliv salinity.

Vlivem teploty a váhy vajíčka na délku vývoje se zabývali Kamler a Kato (1983) u pstruha duhového, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) a Rombough (1985) u lososa čavyči, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum, 1792). Bylo zjištěno, že vliv váhy jikry na ontogenetickou rychlost je 70 – 300krát menší než vliv teploty.

2.3. Raná ontogeneze u keříčkovce červenolemého

Doposud provedené studie zabývající se chovem keříčkovce červenolemého byly zaměřeny na odchov tohoto druhu v Africe (Viveen a kol., 1986; De Graaf a Janssen, 1996), v oteplených vodách (Kamler a kol., 1994), v rybnících v oblastech mírného pásma během letního období (Adámek, 1994) a v umělých podmínkách recirkulačních systémů (Hamáčková a kol., 2007). Raná ontogeneze u tohoto druhu byla zkoumána např. Legendre a Teugels (1991), Haylor a Oyegunwa (1993), Kamler a kol. (1994), Haylor a Mollah (1995), Osman a kol. (2008).

2.3.1. Vliv teploty vody na ranou ontogenezi u keříčkovce červenolemého

Vliv teploty na ontogenetický vývoj keříčkovce červenolemého je důležité znát pro úspěšný odchov tohoto druhu v umělých podmínkách. Teplota je totiž jedním z nejdůležitějších abiotických exogenních faktorů ovlivňující ontogenezi ryb (Kamler, 2002).

Doposud provedené studie se zabývaly vlivem teploty vody na ranou ontogenezi keříčkovce červenolemého od oplození až po úplnou resorpci žloutkového vajíčka

ve stálých teplotách vody v rozmezí od 15 do 35 °C (Haylor a Mollah, 1995; Kamler a kol., 1994).

2.3.1.1. Délka inkubační periody

Délka inkubační periody (a také dalších vývojových událostí) by měla být nejen u teplomilných druhů ryb (jakým je např. keříčkovce červenolemý) vyjadřována pomocí teplotně nezávislých efektivních denních stupňů (D°_{eff}) (Tatarko, 1965; Kokurewicz, 1970, 1971; Vovk, 1974; Peňáz a kol., 1983; Haylor a Mollah, 1995; Kamler a kol., 1994).

Kamler a kol. (1994) uvádí, že délka inkubační periody keříčkovce červenolemého je přibližně deset efektivních denních stupňů. Podle Haylor a Mollah (1995) by však měla být inkubační perioda tohoto druhu delší (cca 13 D°_{eff}). Délka inkubační periody keříčkovce červenolemého se zkracuje s rostoucí teplotou vody. Vyšší teploty během inkubace také zvyšují synchronii líhnutí (Kamler a kol., 1994; Haylor a Mollah, 1995).

2.3.1.2. Přežívání při líhnutí

Podle Haylor a Mollah (1995) mohou být vajíčka keříčkovce červenolemého úspěšně líhnuta při teplotách vody mezi 20 a 35 °C (s maximálním přežíváním vykulených jedinců při 30 °C). Žádné larvy se však podle Haylor a Mollah (1995) nelíhnou při teplotě 15 °C. Tato teplota je blízká teoretickému odhadu dolní prahové letální teploty (t_0) 14,5 °C. Kamler a kol. (1994) provedla tento teoretický odhad také a uvádí, že embryonální vývoj keříčkovce červenolemého je teoreticky zastaven při $t_0 = 17,36$ °C.

2.3.1.3. Zahájení příjmu exogenní potravy

Znalost doby do zahájení příjmu exogenní potravy je důležitá z hlediska odchovu ryb. Tento okamžik totiž ovlivňuje následné přežití a růst larev (Kamler, 1992). Goryczko (1968), Jones (1972), Elliott (1984) a Appelbaum (1989) doporučují předkládat krmivo larvám ryb v okamžiku, kdy dosáhnou schopnosti přijímat exogenní

potravu (tj. začnou plavat a hledat potravu s ještě neúplně vstřebaným žloutkovým váčkem).

Haylor a Mollah (1995) uvádí, že délka doby do zahájení příjmu exogenní potravy u keříčkovce červenolemého je 26,3 D°_{eff} . Tato doba se zkracuje se zvyšující se teplotou vody mezi 20 a 35 °C.

2.3.1.4. Ukončení resorpce žloutkového váčku

Podle Haylor a Mollah (1995) činí doba do úplné resorpce žloutkového váčku u keříčkovce červenolemého 35,7 D°_{eff} . Délka doby do úplné resorpce žloutkového váčku se zkracuje se zvyšující se teplotou vody mezi 20 a 35 °C.

2.3.1.5. Mokrá hmotnost a hmotnost sušiny

Průměrná mokrá hmotnost vajíčka při oplození je 1,459 mg a suchá hmotnost oplozeného vajíčka činí 0,413 mg (Kamler a kol., 1994).

Množství vody obsažené ve vylíhlých larvách se snižuje se zvyšující se teplotou vody (Kamler a kol., 1994; Haylor a Mollah, 1995). Haylor a Mollah (1995) uvádí, že teplota vody významně ovlivňuje mokrou hmotnost keříčkovce červenolemého i při prvním příjmu potravy.

Hmotnost sušiny vylíhnutých larev však není významně ovlivněna inkubační teplotou (Kamler a kol., 1994; Haylor a Mollah, 1995).

2.3.1.6. Energetické a chemické složení oplozených vajíček, larev při líhnutí a úplné resorpci žloutkového váčku

Kalorická hodnota a obsah uhlíku v sušině klesá během periody endogenní výživy (ve směru: vajíčko, - vylíhlá larva, - larva se spotřebovaným žloutkovým váčkem). Kalorické hodnoty bezpopelnaté (organické) sušiny dosahují podobných hodnot v těle larev při líhnutí i v okamžiku úplné resorpce žloutkového váčku. Sušina vajíček obsahuje oproti tělům larev vysoký obsah síry, který může být způsoben přítomností mukopolysacharidů uvolňovaných (potřebných) při líhnutí (Kamler a kol., 1994).

Podle Kamler a kol. (1994) mají teploty během odchovu vliv na kompozici těl larev keříčkovce červenolemého. Při zvýšení teploty z 22,1 na 25 °C byl zaznamenán pokles obsahu sušiny a naopak zvýšení obsahu uhlíku a množství energie v sušině. Další zvýšení teploty z 25 na 28,1 °C má však opačný efekt (Kamler a kol., 1994).

Z energetického hlediska je podle Kamler a kol. (1994) energie obsažená v oplozeném vajíčku spotřebována během periody endogenní výživy zejména na růst a metabolismus (92 – 94 %). Zbylá energie je vyloučena při líhnutí s metabolity.

2.3.1.7. Velikost oplozených vajíček, larev při líhnutí a úplné resorpci žloutkového váčku

Velikost těl larev při vylíhnutí (vyjádřená pomocí sušiny, obsahu minerálů, proteinů a energie ve tkáni) se snižuje se zvyšující se inkubační teplotou mezi 22,1 – 28,1 °C. Velikost těl larev při úplné resorpci žloutkového váčku se naopak zvyšuje se zvyšující se teplotou vody mezi 22,1 a 25 °C. Při dalším zvýšení teploty z 25 na 28,1 °C velikost larev však mírně klesá (Kamler a kol., 1994).

Přibližně tři čtvrtiny hmotnosti sušiny vajíčka (vč. proteinů) se do konce periody endogenní výživy přemění na masu larvální tkáně. Efektivita přeměny energie masy žloutkového váčku je však zhruba o dvě třetiny nižší (Kamler a kol., 1994).

2.3.1.8. Vývojová, růstová a metabolická rychlost

Vývojová, růstová a metabolická rychlost rostou s rostoucí teplotou vody. Avšak jejich zrychlení není stejnoměrné. Vývojová a růstová rychlost spolu vzájemně interferují, ale naopak se velice liší od hodnot metabolické rychlosti. Zvýšení teploty z 22,1 na 25 °C zvyšuje výrazněji vývojovou rychlost oproti metabolické rychlosti. Další zvýšení teploty z 25 na 28,1 °C se však projevuje opačným způsobem (Kamler a kol., 1994).

3. CÍL PRÁCE

Cílem diplomové práce je posouzení vlivu teploty na ranou ontogenezi hospodářsky významného druhu ryby – keříčkovce červenolemého, *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) - s cílem stanovit letální, subletální a optimální teplotní podmínky pro inkubaci jiker a odchov raných ontogenetických stádií tohoto druhu.

Dílčí cíle:

- 1) Zjistit závislost délky inkubační periody na teplotě vody a odvodit související parametry.
- 2) Porovnat závislost délky periody od vylíhnutí do zahájení příjmu exogenní výživy na teplotě vody a závislost délky periody od vylíhnutí po úplnou spotřebu žloutkového váčku na teplotě vody a způsobu odchovu (s/bez podávání startérových krmiv).
- 3) Zjistit závislost míry přežívání jednotlivých ontogenetických stádií v kritických bodech ontogeneze na teplotě vody.
- 4) Posoudit vliv teploty vody na délku těla, hmotnost a objem žloutkového váčku v kritických vývojových momentech.
- 5) Zjistit závislost energetické a chemické kompozice těl jednotlivých ontogenetických stádií (oplozené vajíčko, vylíhlá larva, larva po strávení žloutkového váčku) na teplotě vody.

4. MATERIÁL A METODIKA

Vybraným zkoumaným, komerčně významným, druhem ryby byl keříčkovce červenolemý (*Clarias gariepinus*). U tohoto druhu byl studován vliv teploty na ranou ontogenezi během periody od oplození vajíčka (aktivace, Fe) do úplné resorpce žloutkového vřívku (Re). V rámci diplomové práce byl použit přístup klasifikace rané ontogeneze ryb a rozlišování klíčových ontogenetických událostí podle Kamler (2002). Za počátek embryonální periody je považován okamžik oplození vajíčka a za její konec pak líhnutí 50 % jedinců (H_{50}). Tento okamžik je považován i za začátek larvální periody. Jedinci jsou v této periodě označováni jako larvy.

Celkem bylo uskutečněno šest několikatydenních pokusů (údaje o datech jednotlivých pokusů jsou uvedeny v **Tabulce 3**), které probíhaly na Experimentálním rybochovném pracovišti a pokusnictví ve Vodňanech a v akvarijní místnosti ÚA FROV JU v Českých Budějovicích. Pohlavní produkty keříčkovce červenolemého pro účely těchto pokusů byly získány pomocí umělého výtěru generačních ryb (**Obr. 5**). Ovulace u samic bylo dosaženo hormonální stimulací pomocí Ovopelu (kombinovaný přípravek obsahující GnRHa + inhibitor dopaminu; dávka = 1 peleta \cdot kg⁻¹) (**Obr. 6**). Jikry jednotlivých samic byly uměle vytřeny separátně do suchých misek (**Obr. 7**). Mlíčí bylo získáno od zabitých samců, kterým bylo vypreparováno testes (tři samci na jeden výtěr) (**Obr. 8**). Vytřené jikry byly osemeněny mlíčím samců (**Obr. 9**) a aktivovány vodou. Směs spermatu, jiker a vody byla promíchávána po dobu 1 minuty (**Obr. 10**). Jikry byly následně odlepkovány pomocí směsi talku (mastence mletého) a vody po dobu jedné hodiny (**Obr. 11**). Odlepkované jikry a vylíhlé larvy byly inkubovány v kontrolovaných podmínkách při 34 různých stabilních teplotách (viz **Tabulka 3**) v rozmezí 17,39 – 38,56 °C do stádia několika dní po úplné resorpci žloutkového vřívku. Teploty byly udržovány pomocí teplotu kontrolujícího chladicího/ohřevného zařízení a měřeny pomocí automatických záznamových teploměrů s přesností na 0,1 °C (RT-F53, Qi Analytical, Ltd., Česká republika) v intervalu 0,5 h. Výměna vody v inkubačních aparátech byla uskutečňována každý den. K výměně vody v inkubačních aparátech byla použita prokysličená voda ze zásobních nádrží o odpovídající teplotě. Koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě v inkubačních aparátech a zásobních

nádržích byly měřeny pomocí ručního kombinovaného pH/oximetru (fa Hach) a po celou dobu inkubace/odchovu dosahovaly hodnot 70 – 100% nasycení vody kyslíkem a pH v rozpětí 7 – 8,5. Fotoperioda byla zpočátku (Fe – H₅₀) udržována v režimu 12 h světla : 12 h tmy. Po vylíhnutí larev však byly všechny inkubační aparáty zakryty černou fólií (doporučení Appelbaum a Kamler, 2000).

K inkubaci jiker a odchovu larev byly použity dva druhy inkubačních aparátů. V prvních dvou pokusech byla použita akvária s temperovanou vodní lázní o objemu 100 l, do nichž byly umístěny skleněné kádinky o objemu vody 1000 ml (**Obr. 12 a 13**). V následujících čtyřech pokusech sloužily jako inkubační zařízení plastové žlaby o objemu 200 l, do nichž byly umístěny uhelonové kolíčky a taktéž skleněné kádinky o objemu 1000 ml (**Obr. 14 a 15**). V každé temperované vodní lázni tak byly čtyři skleněné kádinky (čtyři opakování) značené písmeny A, B, C, D. A v každé z nich bylo inkubováno 50 ks jiker (v prvním pokusu) či 100 ks jiker (v pokusech dalších). Tyto kádinky sloužily ke sledování a popsání jednotlivých kritických ontogenetických momentů a přežívání. K odběru vzorků pro morfometrické a energeticko-chemické analýzy sloužili jedinci inkubovaní ve skleněných kádinkách E – H (1000 ks jiker · kádinka⁻¹; pokus 1 a 2) či na uhelonových kolíčkách (30 000 ks jiker · žlab⁻¹; pokus 3 - 6). Uhynulé jikry a larvy byly odstraňovány několikrát za den (**Obr. 16**).

V prvních dvou pokusech byly simulovány podmínky umělého odchovu keříčkovce červenolemého (materiálu pro produkci tržních ryb) na líhních. Vylíhnuté larvy byly (1 – 2 dny před uvažovaným začátkem mixogenní vyživy) krmeny každé tři hodiny dekapulovanými živými naupliemi žábřonožky solné *Artemia salina* (L.), a to až do konce pokusu (**Obr. 17**). V následujících čtyřech pokusech vylíhlé larvy krmeny nebyly (z důvodu zamezení vlivu jiných parametrů než je teplota a zamezení ovlivnění energetických a chemických analýz přijatou potravou).

Tabulka 3: Časové a teplotní údaje pro jednotlivé pokusy uskutečněné v rámci diplomové práce (v letech 2009 – 2012)

Pořadí pokusu	Datum (od – do)	Rozmezí teplot (interval)	Inkubační teploty (průměr ± S. D.; °C)							
Pokus 1	17. 7. 2009	17-39 °C	17,52	21,49	24,00	27,27	30,32	33,21	35,60	38,56
	4. 7. 2009	(3 °C)	±0,09	±0,05	±0,04	±0,29	±0,24	±0,25	±0,45	±0,50
Pokus 2	16. 7. 2010	25,5-33 °C	25,48	27,13	28,55	30,16	31,57	33,18		
	27. 7. 2009	(1,5 °C)	±0,25	±0,19	±0,22	±0,26	±0,14	±0,11		
Pokus 3	2. 2. 2011	17-25°C	17,39	18,88	20,62	22,94	25,19			
	11. 2. 2011	(2 °C)	±0,10	±0,08	±0,21	±0,03	±0,10			
Pokus 4	18. 7. 2011	27-35°C	27,19	29,09	31,47	33,66	35,10			
	22. 7. 2011	(2 °C)	±0,12	±0,17	±0,14	±0,06	±0,11			
Pokus 5	22. 7. 2011	27-35°C	27,17	29,34	31,44	33,58	35,24			
	23. 7. 2011	(2 °C)	±0,04	±0,11	±0,04	±0,03	±0,17			
Pokus 6	23. 1. 2012	23-31°C	23,22	25,36	27,11	29,30	31,21			
	28. 1. 2012	(2 °C)	±0,15	±0,27	±0,07	±0,13	±0,04			

Na tomto místě je však nutno podotknout, že některé z uskutečněných výtěrů (2. a 6. výtěr) nebyly příliš úspěšné, neboť při nich bylo dosaženo velmi nízkého přežívání jedinců.

V rámci diplomové práce byly sledovány následující parametry:

- Velikost (výška a šířka), chemické složení (obsah C, N, S), energetická hodnota, obsah popelu a suchá hmotnost vajíček
- Délka inkubační periody (Fe - H₅₀) vyjádřená v hodinách po oplození (hPF)
- Délka doby kulení [doba od vykolení 5 % jedinců (H₅) po vykolení 95 % jedinců (H₉₅)]
- Průběh kulení (% vykolených jedinců v čase; logity)
- Počet efektivních denních stupňů (D°_{eff}) – teplotně nezávislé vyjádření délky inkubační doby (Fe – H₅₀)
- Embryonální vývojová rychlost během (V_H)
- Teplota biologické nuly (t₀) [spodní prahová letální teplota, při níž je ontogenetický vývoj zastaven]

- Nejnižší životaschopná teplota (t_{lowest})
- Délka periody od vykulení (H_{50}) po začátek příjmu vnější potravy (S_{50}) a po úplnou spotřebu žloutkového váčku (Re_{50}) v závislosti na způsobu odchovu (s/bez krmení vnější potravy)
- Celková délka těla (TL), délka těla (SL), mokrá a suchá hmotnost (W_w a W_d) raných ontogenetických stádií při H_{50} , S_{50} a Re_{50}
- Objem žloutkového váčku (Y_sV) při H_{50} a S_{50}
- Přežívání jedinců (v intervalech $Fe - H_{50}$, $H_{50} - Re_{50}$, $Fe - Re_{50}$)
- Chemické složení těl larev (obsah C, N, S), energetická hodnota, obsah popelu a suchá hmotnost při H_{50} a Re_{50}

Čerstvě vytřené jikry (150 ks) byly vyfotografovány pomocí binokulární lupy s fotoaparátem a byly změřeny 2 parametry (šířka a výška jiker). Poté byly jikry zváženy po 50 ks na analytických vahách a byla stanovena průměrná mokrá hmotnost 1 jikry. Během pokusu č. 3 byly odebrány vzorky jiker (2x 5000 ks jiker), které byly skladovány v mrazničce při teplotě $-32\text{ }^{\circ}\text{C}$. Tyto vzorky sloužily pro zjištění suché váhy, energetické hodnoty 1 jikry, obsahu popelu a chemických prvků (C, N, S) v jikrách.

Inkubované jikry byly pravidelně kontrolovány každé dvě hodiny ve skleněných kádinkách (A, B, C, D) v rámci všech teplot. V okamžiku zpozorování prvních vykulených jedinců byla doba kontrol zkrácena na 30 minut.

Při dosažení kritických ontogenetických bodů (H_{50} , S_{50} a Re_{50}) byly odebrány vzorky 30 ks živých larev z kádinky E, F, G, H (pokusy č. 1 a 2), popř. z kolíčky umístěné ve žlabu (pokusy č. 3 – 6). Odebrané larvy byly následně anestetizovány v roztoku hřebíčkového oleje (koncentrace silice $0,05\text{ ml}\cdot\text{l}^{-1}$ vody) a vyfotografovány na boku pomocí optické soustavy Olympus binokulární mikroskop (Olympus, SZX 9) s digitálním fotoaparátem (Olympus Camedia C5060UW), (**Obr. 18**). Digitální obrázky byly zpracovány softwarem analýzy obrazu (MicroImage version 3.0.1. pro Windows) a celkově byly měřeny čtyři morfometrické parametry (TL, SL, Y_sL – šířka žloutkového váčku a Y_sD – výška žloutkového váčku). Takto změřeni jedinci (30 ks) byli zváženi na analytických vahách (zjištění průměrné individuální mokré

hmotnosti - W_w) a poté byli (v pokusu č. 1 a 2) rozděleni po 10 ks do keramických kalíšků a sušení v sušičce při teplotě 65 °C po dobu 1 dne. Poté byli vysušení jedinci zváženi na analytických váhách (zjištění průměrné individuální suché hmotnosti – W_d).

Během pokusu č. 3 byly při H_{50} a Re_{50} odebrány vzorky larev pro chemické analýzy. Vzorky larev odebírané při H_{50} byly přeneseny do 4 % roztoku PFA na dobu cca 15 minut (aby ztvrdnul žloutkový váček, který byl následně odstraněn) a poté byly opláchnuty studenou vodovodní vodou. Takto ošetřené larvy byly uloženy v Eppendorfkách do mrazničky a skladovány při -32 °C. Žloutkové váčky larev skladované na šupinkovém ledu (aby nedocházelo k degradaci vzorku rozmražením) byly odstraněny pomocí pinzety pod binokulárním mikroskopem. Počty odpreparovaných žloutkových váčků byly zaznamenávány. Vzorky jedinců s odpreparovaným žloutkovým váčkem byly následně skladovány v Eppendorfkách v mrazničce při teplotě -32 °C. U vzorků larev odebíraných při Re_{50} byl zaznamenán počet larev a následně byly uskladněny v Eppendorfkách v mrazničce při teplotě -32 °C. Tyto vzorky byly spolu se vzorky vajíček podrobeny energetickým a chemickým analýzám (zjištění obsahu C, N a S; energetické hodnoty, obsahu popela a suché hmotnosti) provedeným firmou Laboratoř Písek – Ing. Josef Němec. Vzorky byly spáleny v kalorimetrické bombě v kyslíkové atmosféře. Bylo stanoveno spalné teplo (energie) a spaliny byly absorbovány do roztoku hydroxidu sodného. V takto vzniklém roztoku byly stanoveny uhličitany (obsah uhlíku) a po oxidaci sírany (obsah síry) a dusičnany (obsah dusíku). Stanovení dusičnanů bylo provedeno podle SOP (standardní operační postup), jehož principem je nitrace fenolu dusičnany přítomnými ve vzorku, vzniklý nitrofenol je vydestilován s vodní parou, v alkalickém prostředí, vznikne žluté zbarvení a fotometricky se vyhodnotí. Sírany byly stanoveny turbidimetricky podle metody EPA 375.4, kdy sírany přítomné ve vzorku reagují s chloridem barnatým za vzniku síranu barnatého, který vytvoří suspenzi. Turbidita suspenze je změřena na spektrofotometru a obsah síranů se určí pomocí kalibrační křivky. Uhličitany byly stanoveny acidometrickou titrací s potenciometrickou indikací bodu ekvivalence.

Pro zjištění vztahu mezi vývojovou rychlostí ($V = \tau^{-1}$, dny^{-1}) a inkubační teplotou (t , °C) během embryonální periody (V_H , od Fe do H_{50}) byl použit lineární model

(Kamler, 2002): $V = a + b \cdot t$, z něhož byly odvozeny další dva významné parametry. Prvním je teplota biologické nuly (prahová teplota, při které je ontogeneze teoreticky zastavena, t_0): $t_0 = -a / b$. Druhým parametrem je počet efektivních denních stupňů (počet denních stupňů nad teplotou biologické nuly; D_{eff}): $D_{\text{eff}} = \tau \cdot (t - t_0) = b^{-1}$.

Nejnižší životaschopná teplota (teplota, při které ještě ontogeneze probíhá; t_{lowest}) byla vypočítána pomocí matematického modelu navrženého Kamler (2002): $t_{\text{lowest}} = 1,34 + 0,929 \cdot t_0$.

Doba líhnutí 5, 50, 75 a 95 % jedinců (H_5 , H_{50} , H_{75} a H_{95}) byla vypočtena pomocí hodnot kumulativních procent vylíhnutých jedinců (P), které byly linearizovány převodem z procent na logity: $\text{logit} = \log_{10} [(0,01 \cdot P / (1 - 0,01 \cdot P))]$ a vyneseny proti logaritmu času.

Objem žloutkového váčku (Y_{sV} , v ml) byl vypočítán podle vzorce pro protáhlý sféroid: $Y_{sV} = [\pi / 6] \cdot Y_{sL} \cdot Y_{sD}^2$, kde Y_{sL} a Y_{sD} je šířka a výška žloutkového váčku (Blaxter a Hempel, 1963).

Ke statistickému zhodnocení dat pro níže uvedené parametry (pro nalezení staticky průkazných rozdílů mezi teplotami) byla použita jednocestná ANOVA (analýza variance) s následným Tukey HSD testem (program Statistica 7.0; firma Stat Soft, Inc.). Statisticky analyzované parametry byly: délka inkubační periody, délka doby líhnutí, velikost vylíhlých larev (TL, SL) při H_{50} , velikost larev (TL, SL) při S_{50} , velikost larev (TL, SL) při Re_{50} , objem žloutkového váčku při H_{50} , objem žloutkového váčku při S_{50} , přežívání $Fe - H_{50}$, $H_{50} - Re_{50}$, $Fe - Re_{50}$.

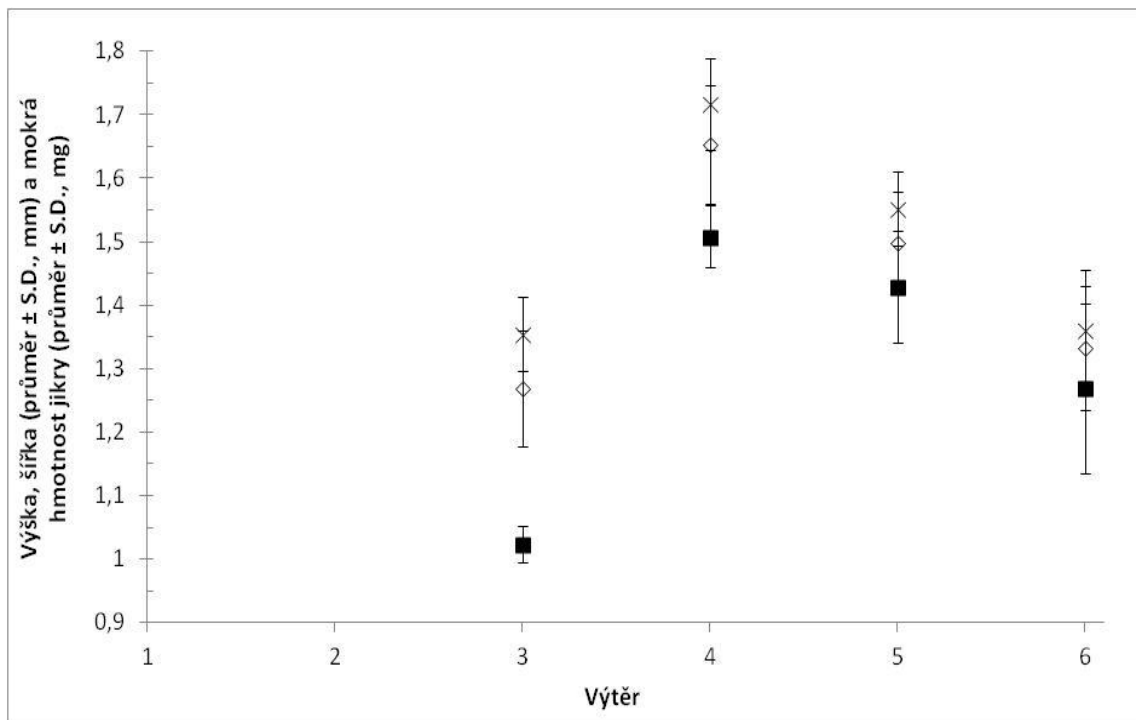
Ke grafickému znázornění zkoumaných parametrů byl použit Microsoft Office Excel 2007.

Předložená diplomová práce vznikala za finanční podpory grantových projektů: CENAKVA CZ.1.05/2.1.00/01.0024 a KONTAKT ME10126.

5. VÝSLEDKY

5.1. Velikost jiker

Velikost (výška, šířka; mm) a hmotnost (mokrá hmotnost; mg) čerstvě vytřených jiker se lišila mezi výtěry (**Graf 1**). Nejnižších hodnot (výška, šířka, mokrá hmotnost) bylo dosaženo při třetím výtěru (1,36 mm, 1,27 mm a 1,02 mg). Naopak nejvyšších hodnot bylo dosaženo při čtvrtém výtěru (1,72 mm, 1,65 mm a 1,51 mg).

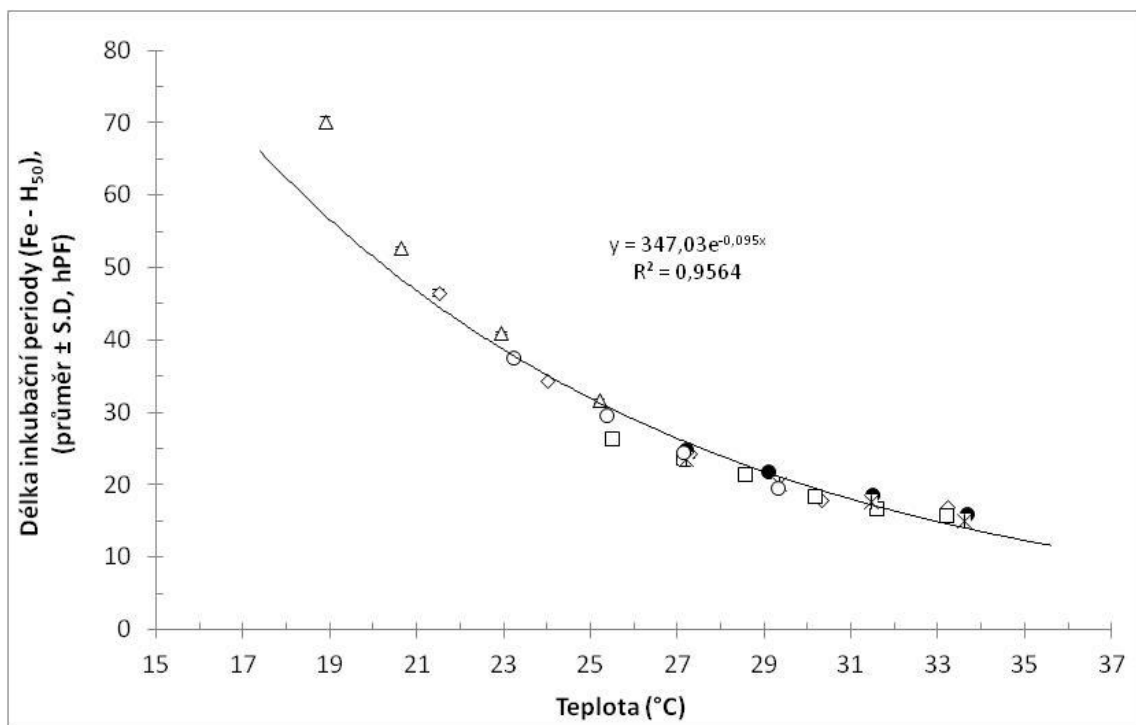


Graf 1: Velikost (šířka, výška; průměr \pm S. D.; mm) a hmotnost (mokrá hmotnost; průměr \pm S. D.; mg) čerstvě vytřených jiker keříčkovce červenolemého při jednotlivých výtěrech uskutečněných v rámci diplomové práce.

×, výška jikry; ◇, šířka jikry; ■, mokrá hmotnost jikry

5.2. Inkubační perioda

Délka inkubační periody (Fe - H₅₀) se významně lišila v závislosti na teplotě vody [$F_{(22, 69)} = 2618,9$; $p < 0,0001$]. Délka inkubační periody se zkracovala se zvyšující se teplotou vody (**Graf 2, 3; Tabulka 4**). Nejdelší inkubační perioda (70,08 hPF) byla zjištěna při nejnižší teplotě vody (18,88 °C) a nejkratší délka inkubační periody (15,12 hPF) pak byla zaznamenána při teplotě vody 33,58 °C. Žádní jedinci se nevykuli při teplotách vody 17,32; 17,52; 35,1; 35,24; 35,6 a 38,56 °C. Při teplotě 17,52 °C byl však zpozorován začátek kulení (embryonální pohyby) některých jiker, které se však nedokulily. Ve stáří 75,42 hPF pak při této teplotě nepřeživala žádná oplozená jikra.



Graf 2: Závislost délky inkubační periody (Fe - H₅₀; průměr ± S. D.; hPF) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců exponenciální funkcí.

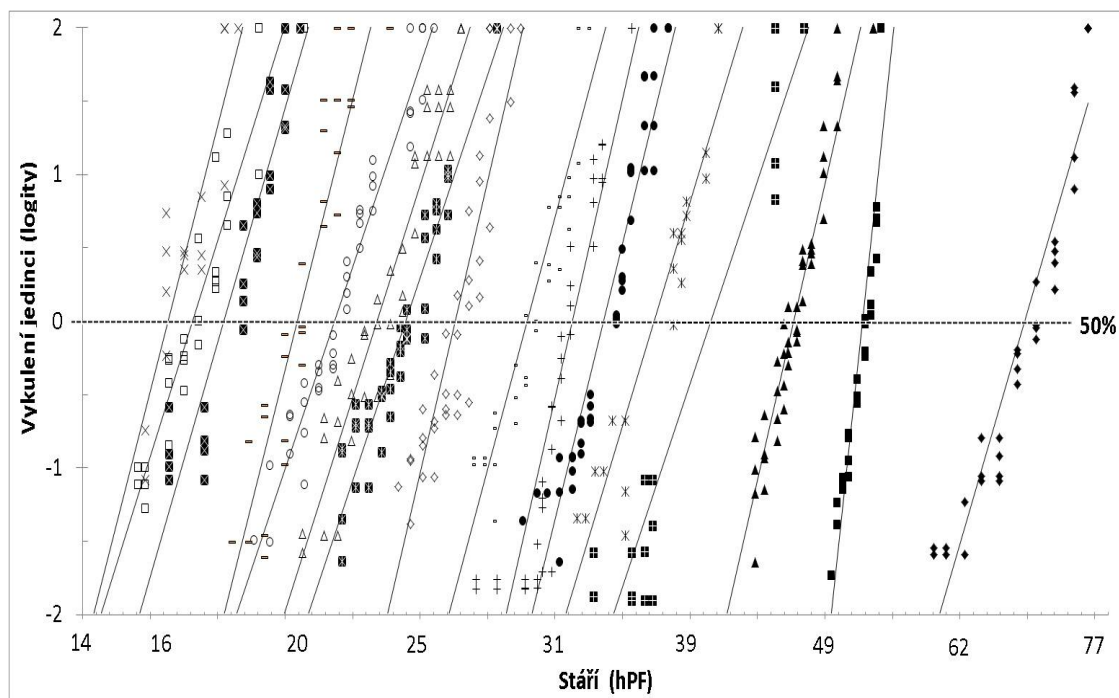
—◇—, 1. výtěr; —□—, 2. výtěr; —△—, 3. výtěr; —●—, 4. výtěr; —*—, 5. výtěr; —○—, 6. výtěr; R², korelační koeficient

Tabulka 4: Délka inkubační periody (Fe – H₅₀; průměr ± S. D.; hPF) v závislosti na teplotě vody u keříčkovce červenolemého. Skupiny se stejným horním indexem (a – g) se od sebe signifikantně nelišily při $p < 0,01$ (Tukey test).

Teplota (°C)	Inkubační perioda (průměr ± S. D.; hPF)
18,88	70,08 ± 0,74
20,62	52,71 ± 0,15
21,49	46,52 ± 0,50
23,22	37,58 ± 0,91
24	34,33 ± 0
25,19	31,65 ± 0,21
25,36	29,60 ± 0,35
25,48	26,40 ± 0,37
27,11	24,43 ± 0,73 ^a
27,13	23,73 ± 0,33 ^a
27,17	23,46 ± 0,78 ^a
27,19	24,96 ± 0,49 ^a
27,27	24,23 ± 0,41 ^a
28,55	21,44 ± 0,11
29,3	19,60 ± 0,47 ^b
29,34	20,06 ± 0,25 ^b
30,16	18,46 ± 0,22 ^c
30,32	17,90 ± 0,22 ^{c, d}
31,44	17,75 ± 0,49 ^{c, d, e}
31,57	16,79 ± 0,18 ^{d, e, f}
33,18	15,77 ± 0,18 ^{f, g}
33,21	16,92 ± 0,08 ^{e, f, g}
38,56	15,13 ± 0,68 ^g

Tabulka 5: Rovnice regrese ($y = ax + b$) a korelační koeficienty (R^2) pro matematické vyjádření závislosti kumulativního procenta vylíhlých jedinců (vyjádřeného v logitech a vyneseno na zlogaritmovanou osu času; hPF) v závislosti na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého.

Teplota (°C)	$y = ax + b$	R^2
18,88	31,638x - 58,15	0,9147
20,62	86,243x - 148,15	0,8626
21,49	40,345x - 67,246	0,9311
22,94	27,66x - 44,405	0,9384
23,22	30,476x - 47,643	0,8975
24	37,593x - 57,36	0,9136
25,19	40,686x - 61,138	0,8721
25,36	34,403x - 50,545	0,8751
25,48	39,751x - 56,286	0,8245
27,17	29,019x - 39,407	0,9133
27,27	27,648x - 38,133	0,9382
28,55	27,481x - 36,452	0,9537
29,34	36,833x - 47,841	0,8659
30,32	31,955x - 39,764	0,8926
31,57	29,433x - 35,943	0,8947
33,18	36,201x - 43,549	0,7779

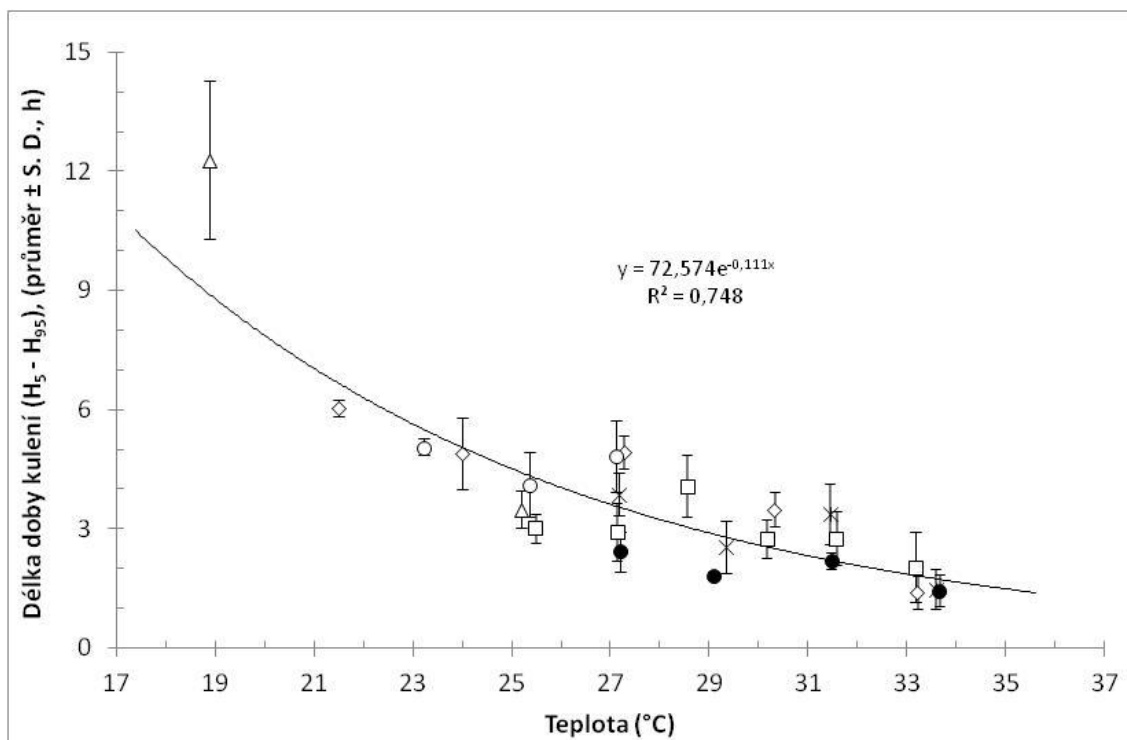


Graf 3: Kumulativní procento vylíhlých jedinců (převáděno na logity a vyneseno na zlogaritmovanou osu času; hPF) v závislosti na inkubační teplotě (°C) u keříčkovce červenolemého (regresní parametry jsou uvedeny v **Tabulce 5**). Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců lineárními funkcemi ($y = ax + b$). H_{50} (okamžik líhnutí 50 % jedinců) odpovídá logitu 0.

— ◆ —, 18,88 °C; — ■ —, 20,62 °C; — ▲ —, 21,49 °C; — ▣ —, 22,94 °C; — * —, 23,22 °C;
 — ● —, 24 °C; — + —, 25,19 °C; — - —, 25,36 °C; — ◇ —, 25,48 °C; — △ —, 27,17 °C;
 — ▤ —, 27,27 °C; — ○ —, 28,55 °C; — - —, 29,34 °C; — ▥ —, 30,32 °C; — □ —, 31,57 °C;
 — × —, 33,18 °C

5.3. Doba kulení

Délka doby kulení ($H_5 - H_{95}$) se signifikantně lišila v závislosti na teplotě vody [$F_{(22, 69)} = 25,616$; $p < 0,0001$]. Délka doby kulení se zkracovala se zvyšující se teplotou vody, tzn., že s rostoucí teplotou vody rostla synchronie líhnutí jiker keříčkovce červenolemého (**Graf 3 a 4**). Při nejnižší teplotě vody (18,88 °C) byla délka doby kulení 12,29 h a při nejvyšší teplotě vody (33,66 °C) pak délka doby líhnutí poklesla na 1,44 h.

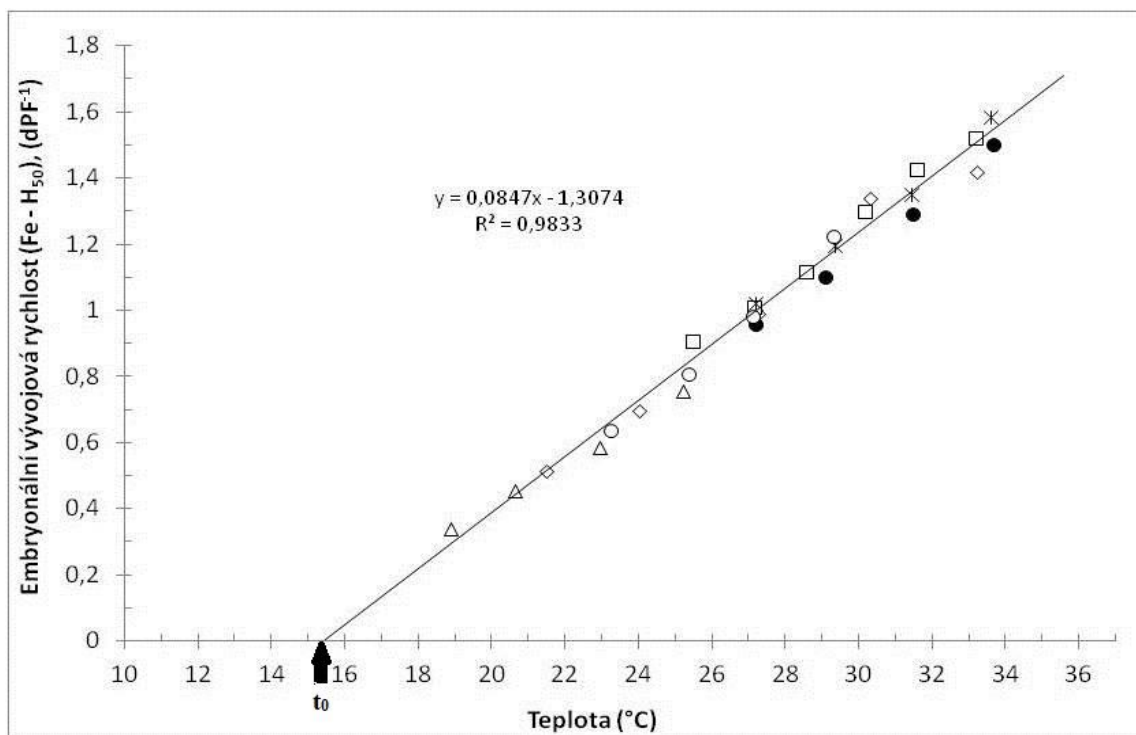


Graf 4: Závislost délky doby kulení ($H_5 - H_{95}$; průměr \pm S. D.; h) na teplotě vody ($^{\circ}\text{C}$) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců exponenciální funkcí ($y = a \cdot e^{-bx}$).

—◇—, 1. výtěr; —□—, 2. výtěr; —△—, 3. výtěr; —●—, 4. výtěr; —*—, 5. výtěr; —○—, 6. výtěr; R^2 , korelační koeficient

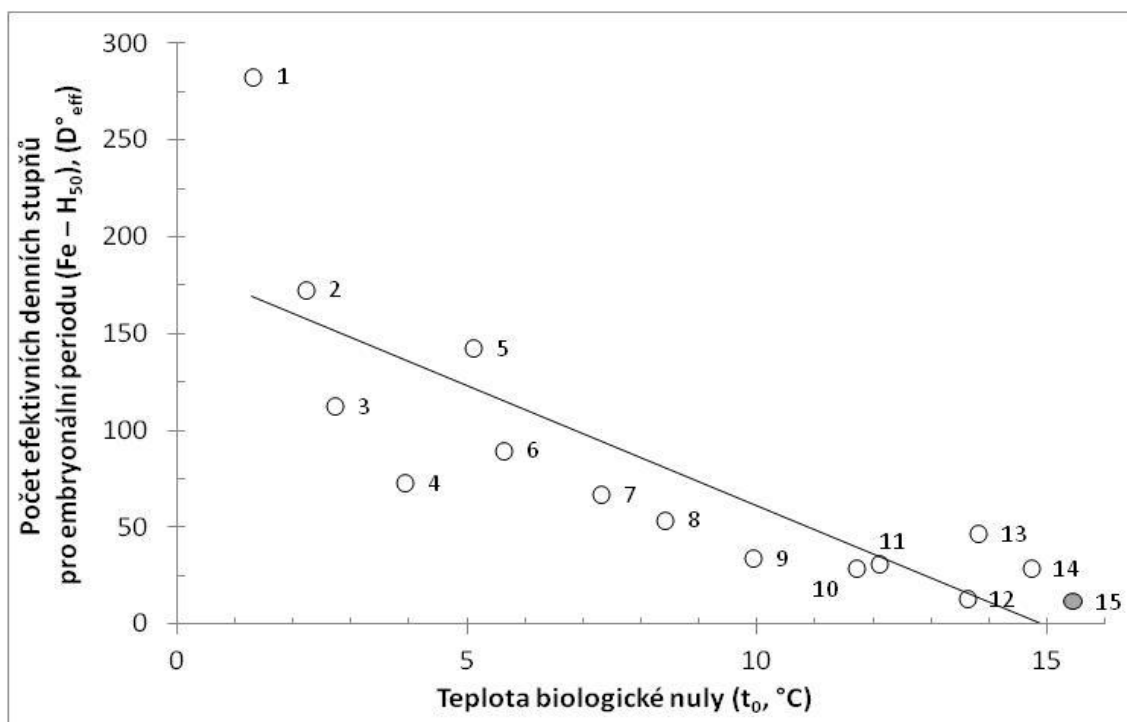
5.4. Vývojová rychlost

Embryonální vývojová rychlost ($Fe - H_{50}$) rostla se zvyšující se teplotou vody (**Graf 5**). Pomocí lineárního vztahu mezi embryonální vývojovou rychlostí (dPF^{-1}) a teplotou vody bylo matematicky i graficky odhadnuto, že embryonální vývoj keříčkovce červenolemého je teoreticky zastaven při teplotě vody (t_0) $15,44^{\circ}\text{C}$ a že nejnižší životaschopnou teplotou (t_{lowest}) je $15,68^{\circ}\text{C}$. Dále byla pomocí rovnice pro embryonální vývojovou rychlost a teplotu stanovena hodnota počtu efektivních denních stupňů. Po uplynutí necelých 12 efektivních denních stupňů (11,81) dochází k líhnutí larev keříčkovce červenolemého. Mezidruhové porovnání počtu efektivních denních stupňů (D°_{eff}) a teploty biologické nuly (t_0) je zachyceno v **Grafu 6**.



Graf 5: Závislost embryonální vývojové rychlosti ($Fe - H_{50}$; dPF^{-1}) na teplotě vody ($^{\circ}C$) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců lineární funkcí ($y = ax + b$).

—◇—, 1. výtěr; —□—, 2. výtěr; —△—, 3. výtěr; —●—, 4. výtěr; —*—, 5. výtěr;
—○—, 6. výtěr; t_0 , teplota biologické nuly; R^2 , korelační koeficient

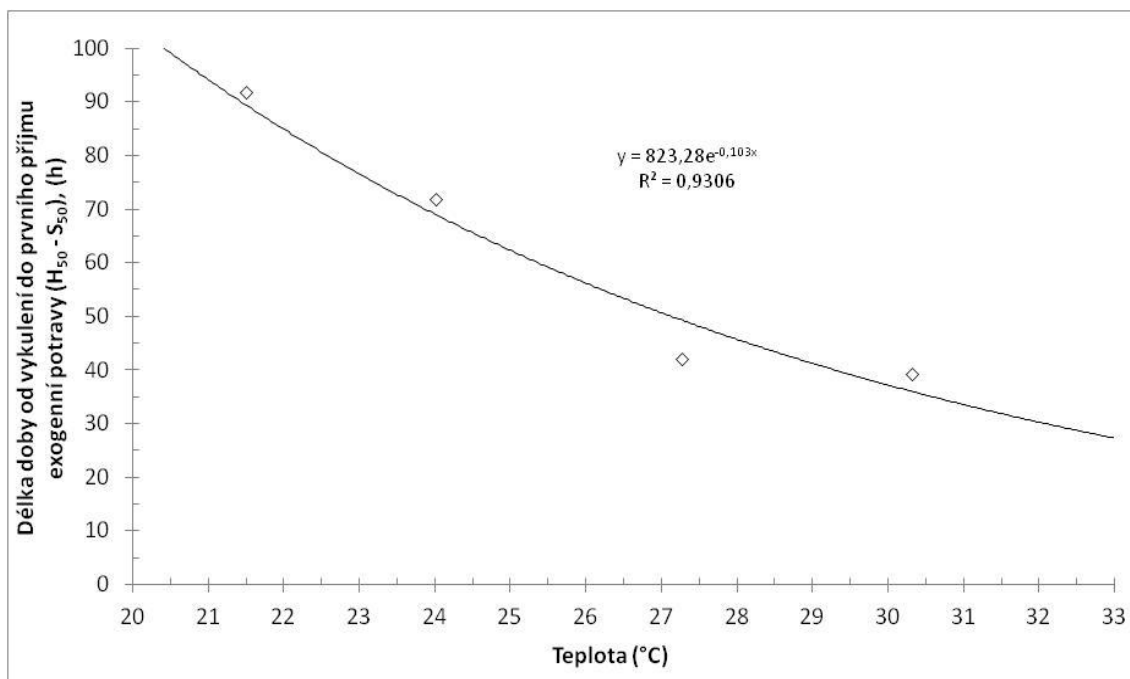


Graf 6: Závislost počtu efektivních denních stupňů (D_{eff}) na teplotě biologické nuly (t_0 , °C) pro embryonální vývoj ($Fe - H_{50}$) u keříčkovce červenolemého (15, vypočtená hodnota v rámci diplomové práce) a vybraných druhů ryb (1 – 14, údaje podle Kamler, 2002). Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců lineární funkcí ($y = ax + b$).

1 - *Oncorhynchus mykiss*, 2 - *Hucho hucho*, 3 - *Thymallus thymallus*, 4 - *Esox lucius*, 5 - *Leuciscus leuciscus*, 6 - *Perca fluviatilis*, 7 - *Rutilus rutilus*, 8 - *Chondrostoma nasus*, 9 - *Cyprinus carpio*, 10 - *Tinca tinca*, 11 - *Barbus barbus*, 12 - *Ctenopharyngodon idella*, 13 - *Oreochromis niloticus*, 14 - *Carassius carassius*, 15 - *Clarias gariepinus*

5.5. Zahájení příjmu exogenní potravy

Délka doby od vykolení (H_{50}) do přijetí první potravní partikule (začátek mixogenní výživy, S_{50}) se zkracovala se zvyšující se teplotou vody. Nejdélší délka doby od H_{50} do S_{50} (91,83 h) byla zaznamenána při teplotě vody 21,49 °C a nejkratší délka této doby (39,42 h) pak byla zjištěna při teplotě 30,32 °C (**Graf 7**).

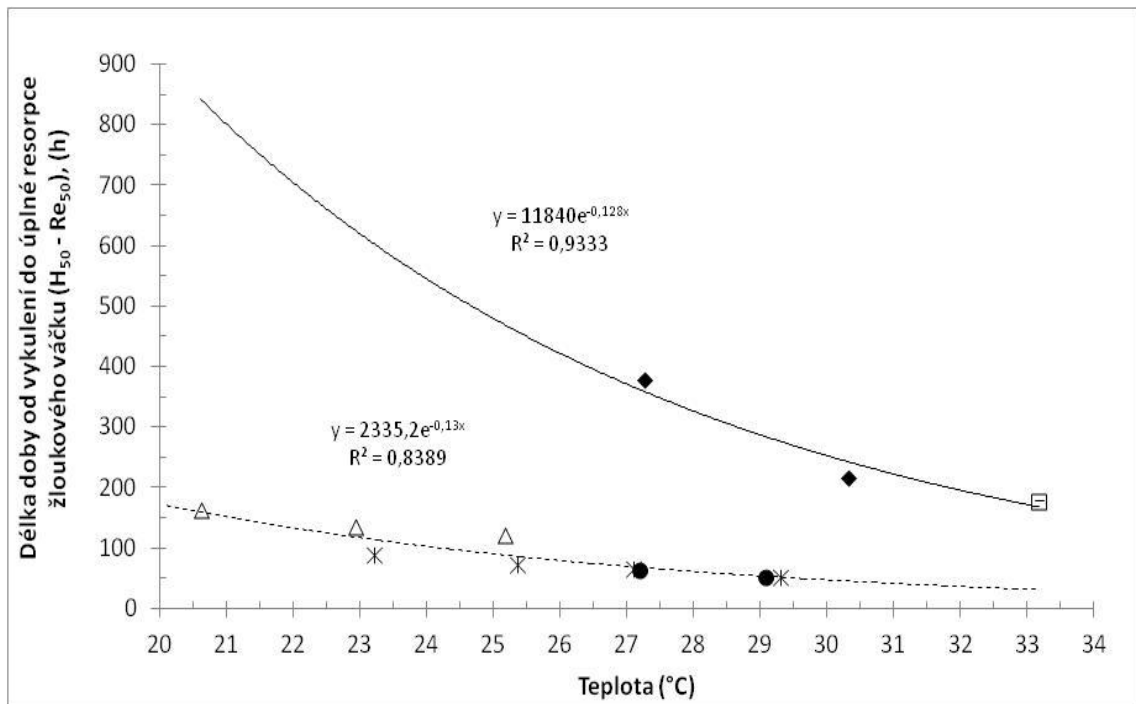


Graf 7: Závislost délky doby od vykulení do zahájení příjmu exogenní potravy ($H_{50} - S_{50}$; h) na teplotě vody ($^{\circ}\text{C}$) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců exponenciální funkcí ($y = a \cdot e^{-bx}$).

— \diamond —, 1. výtěr; R^2 , korelační koeficient

5.6. Spotřeba žloutkového váčku

Délka periody od vykulení 50 % jedinců po úplnou spotřebu masy žloutkového váčku u 50 % jedinců (interval $H_{50} - Re_{50}$) se zkracovala se zvyšující se teplotou vody. Při podávání vnější potravy (nauplií žábřonožky solné) se perioda $H_{50} - Re_{50}$ pohybovala v rozmezí 178,40 – 379,27 h, bez podávání externí potravy pak v rozmezí hodnot 52,79 – 163,29 h (**Graf 8**).



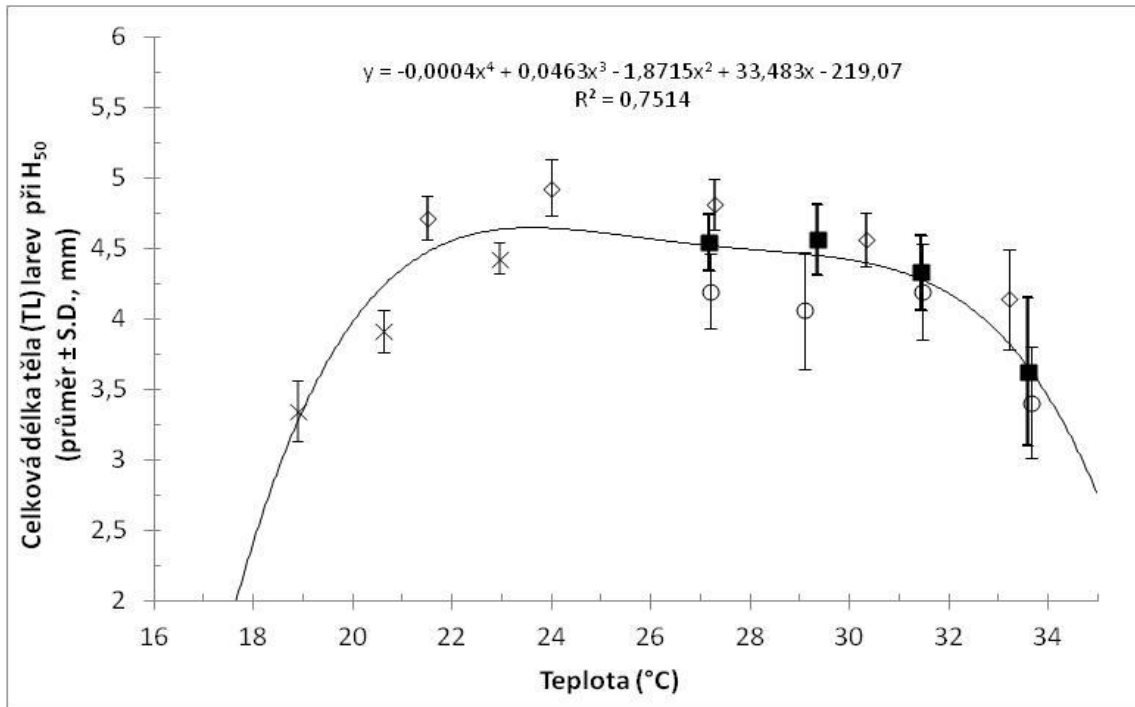
Graf 8: Závislost délky doby od vykuknutí po úplnou spotřebu žloutkového váčku ($H_{50} - Re_{50}$; h) na teplotě vody ($^{\circ}C$) a způsobu odchovu (s/bez podávání vnější potravy) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců exponenciální funkcí ($y = a \cdot e^{-bx}$).

Odchov s podáváním vnější potravy: —◆—, 1. výtěr; —□—, 2. výtěr

Odchov bez podávání vnější potravy:△....., 3. výtěr;●....., 4. výtěr;*....., 6. výtěr; R^2 , korelační koeficient

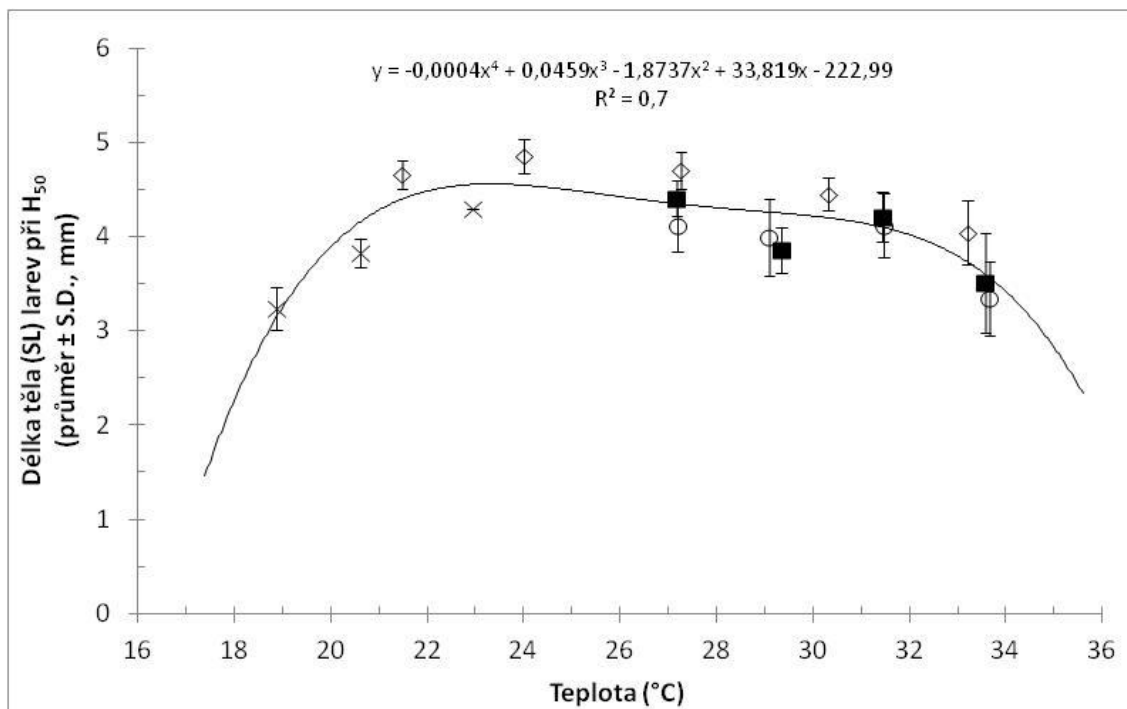
5.7. Růst a morfometrie při líhnutí

Celková délka těla larev (TL) a délka těla larev (SL) keříčkovce červenolemého při líhnutí (H_{50}) se lišila v závislosti na teplotě vody [TL: $F_{(16, 382)} = 58,923$; $p < 0,0001$; SL: $F_{(16, 382)} = 58,671$; $p < 0,0001$] (**Graf 9 a 10**). Největší TL a SL byly zaznamenány v rámci teplotního rozmezí $21,49 - 31,47^{\circ}C$ (plato **Grafu 9 a 10**). Za hranicemi tohoto rozmezí se hodnoty TL a SL výrazně snižovaly.



Graf 9: Závislost celkové délky těla (TL) larev při H_{50} (průměr ± S. D.; mm) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 4. řádu ($y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx + e$).

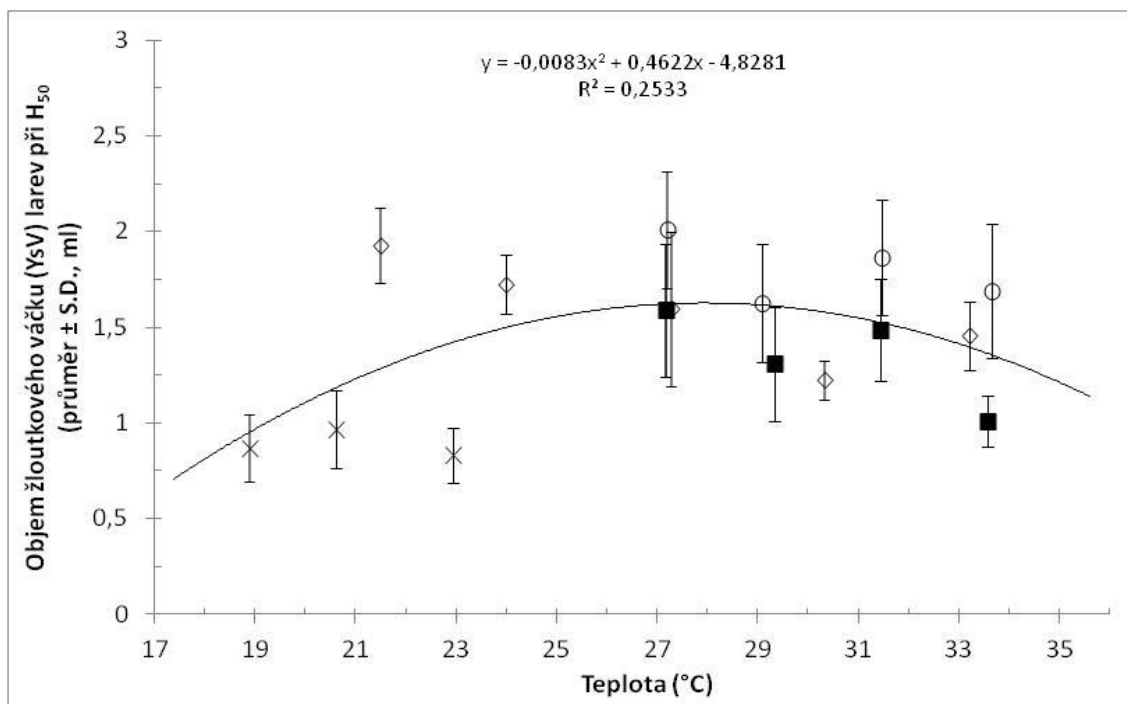
— ◇ —, 1. výtěr; — × —, 3. výtěr; — ○ —, 4. výtěr; — ■ —, 5. výtěr; R^2 , korelační koeficient



Graf 10: Závislost délky těla (SL) larev při H₅₀ (průměr ± S. D.; mm) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 4. řádu ($y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx + e$).

— ◊ —, 1. výtěr; — × —, 3. výtěr; — ○ —, 4. výtěr; — ■ —, 5. výtěr; R², korelační koeficient

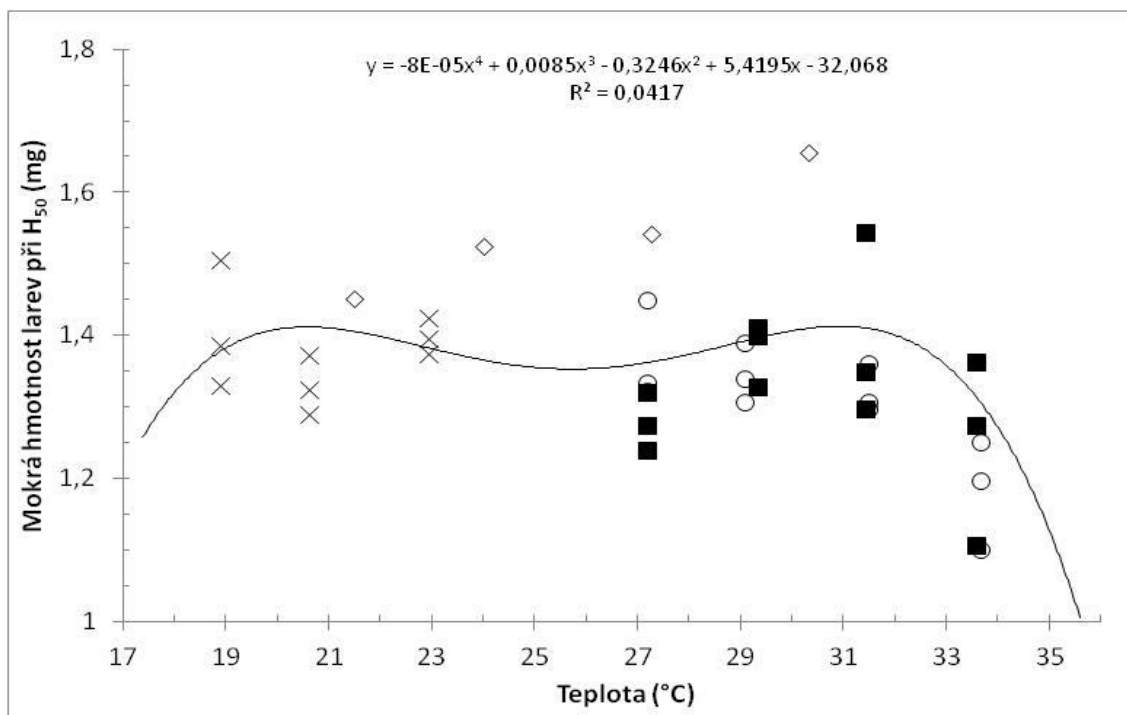
Objem žloutkového váčku (YsV) čerstvě vylíhlých larev (při H₅₀) se signifikantně liší v závislosti na teplotě vody [$F_{(16, 382)} = 50,773$; $p < 0,0001$]. YsV klesá s rostoucí teplotou vody (**Graf 11**) v rámci všech výtěrů (vliv velikosti jiker na objem žloutkového váčku je zhodnocen v kapitole 6. Diskuze).



Graf 11: Závislost objemu žloutkového váčku (YsV) larev při H₅₀ (průměr ± S. D.; ml) na teplotě vody (°C) u křídlovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 2. řádu ($y = ax^2 + bx + c$).

— ◊ —, 1. výtěr; — × —, 3. výtěr; — ○ —, 4. výtěr; — ■ —, 5. výtěr; R², korelační koeficient

Mokrā hmotnost čerstvě vylíhlých larev (při H₅₀) dosahovala nejvyšších hodnot v rámci teplotního rozmezí 21,49 – 31,47 °C (plato **Grafu 12**). Mimo hranice tohoto intervalu pak mokrā hmotnost čerstvě vylíhlých larev klesala.

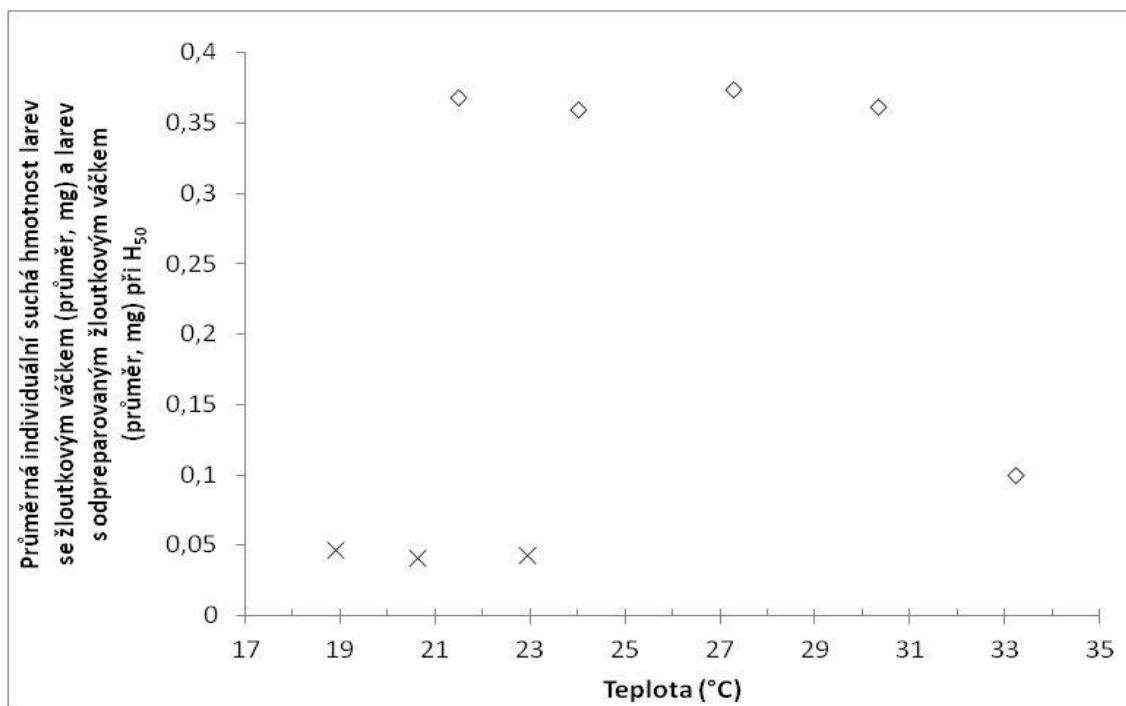


Graf 12: Závislost mokré hmotnosti čerstvě vylíhlých larev (při H₅₀; mg) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 4. řádu ($y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx + e$).

— ◊ —, 1. výtěr; — × —, 3. výtěr; — ○ —, 4. výtěr; — ■ —, 5. výtěr; R², korelační koeficient

Průměrná individuální suchá hmotnost čerstvě vylíhlých larev (při H₅₀) se žlutkovým váčkem (v teplotním intervalu 21,49 – 30,32 °C) i larev s odpreparovaným žlutkovým váčkem (v intervalu teplot 18,89 – 23,1 °C) se v závislosti na teplotě nelišila. Výjimku tvořila teplota 33,21 °C, kdy byla naměřena výrazně nižší hodnota suché hmotnosti čerstvě vylíhlých larev (**Graf 13**).

Masa žlutkového váčku tvořila přibližně 89 % suché hmotnosti čerstvě vylíhlé larvy keříčkovce červenolemého při H₅₀. Zbytek těla (somatické tkáně) larvy pak činil pouze 11 % suché hmotnosti čerstvě vylíhlé larvy (vyplývá z **Grafu 13**).

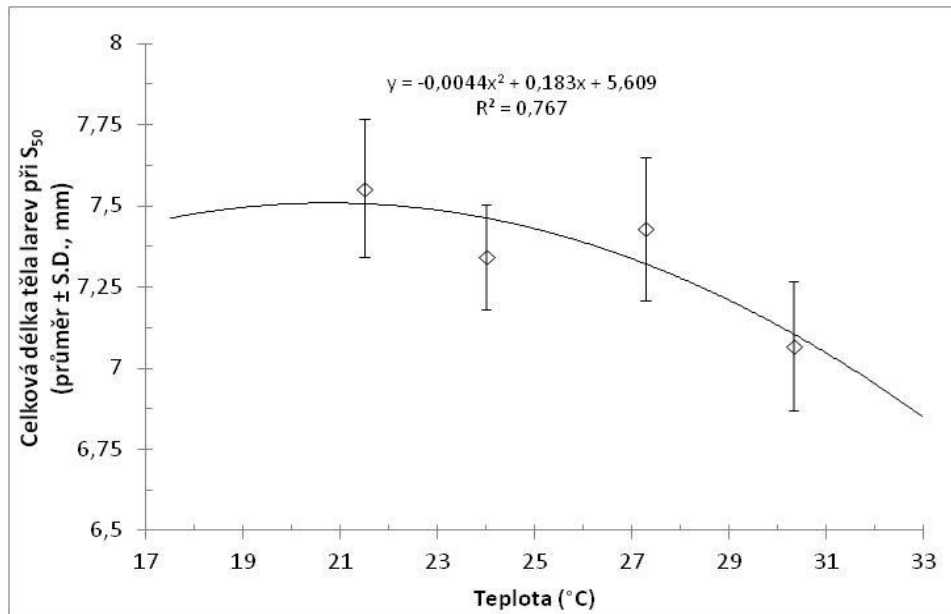


Graf 13: Závislost průměrné individuální suché hmotnosti larev se žlutkovým váčkem (průměr; mg) a larev s odpreparovaným žlutkovým váčkem (průměr; mg) při H₅₀.

◇, průměrná individuální suchá hmotnost larev se žlutkovým váčkem při H₅₀ (1. výtěr);
 ×, průměrná individuální suchá hmotnost larev s odpreparovaným žlutkovým váčkem při H₅₀ (3. výtěr)

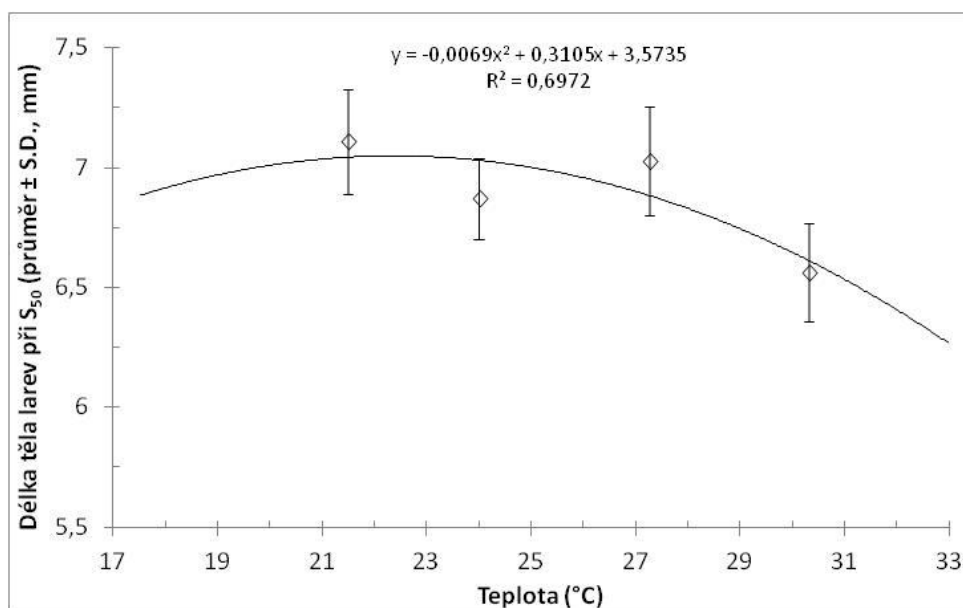
5.8. Růst a morfometrie při zahájení mixogenní výživy

Celková délka těla larev (TL) a délka těla larev (SL) při zahájení mixogenní výživy (příjemem prvních exogenních potravních partikulí) u 50 % jedinců (S₅₀) závisela na teplotě vody [TL: $F_{(3, 68)} = 18,001$; $p < 0,0001$; SL: $F_{(3, 68)} = 23,263$; $p < 0,0001$]. Celková délka těla larev a délka těla larev při zahájení mixogenní výživy u 50 % jedinců se zkracovala se zvyšující se teplotou vody (**Grafy 14 a 15**).



Graf 14: Závislost celkové délky těla larev při S₅₀ (průměr ± S. D.; mm) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 2. řádu ($y = ax^2 + bx + c$).

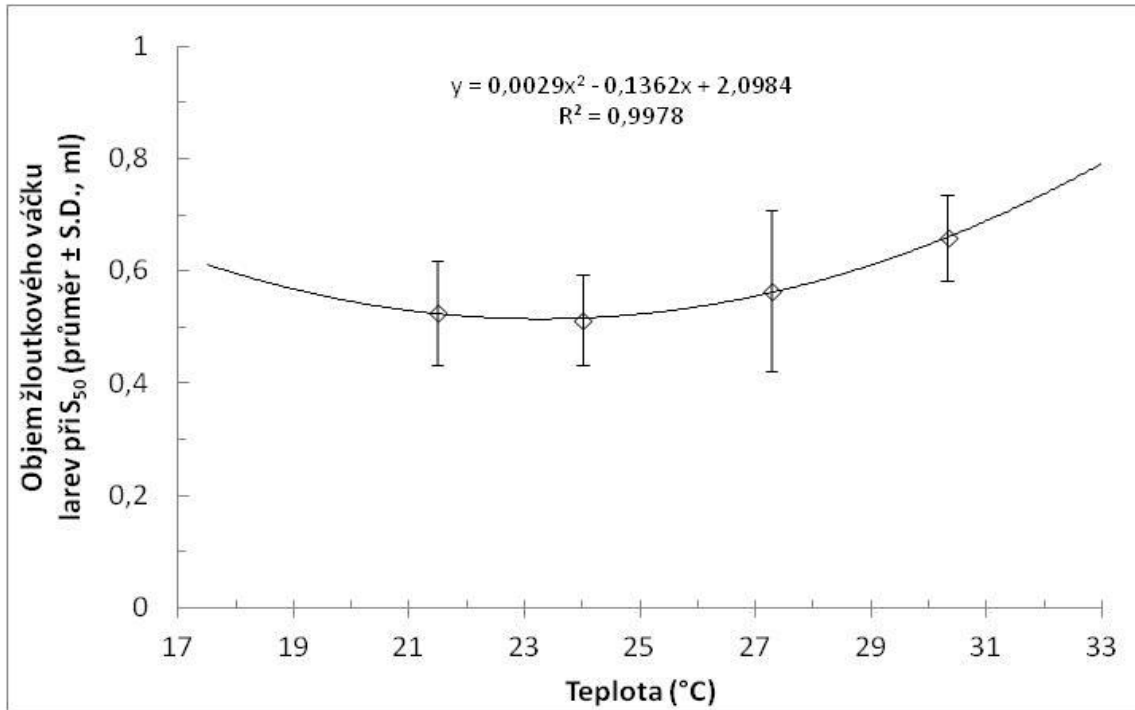
— ◇ —, 1. výtěr; R^2 , korelační koeficient



Graf 15: Závislost délky těla larev při S₅₀ (průměr ± S. D.; mm) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 2. řádu ($y = ax^2 + bx + c$).

— ◇ —, 1. výtěr; R^2 , korelační koeficient

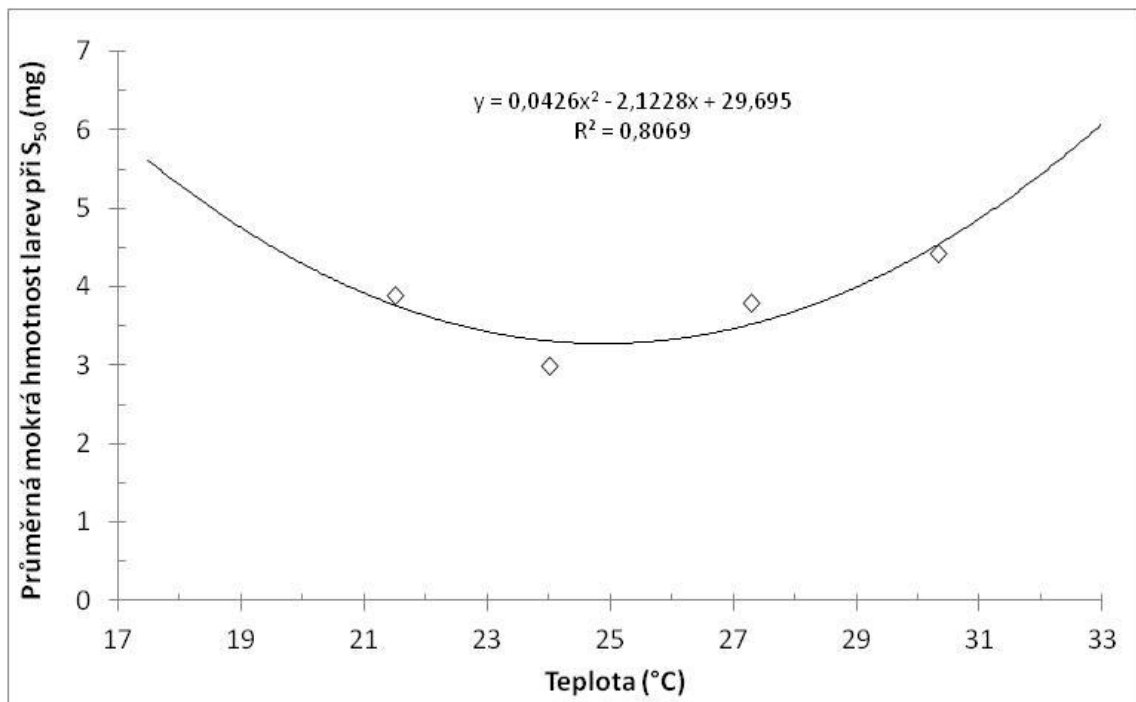
Objem žloutkového váčku larev při S_{50} závisel na teplotě vody [$F_{(3, 68)} = 7,2592$; $p < 0,0001$]. Objem žloutkového váčku larev při S_{50} nabýval vyšších hodnot s rostoucí teplotou vody (**Graf 16**).



Graf 16: Závislost objemu žloutkového váčku larev při S_{50} (průměr \pm S. D.; ml) na teplotě vody ($^{\circ}\text{C}$) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 2. řádu ($y = ax^2 + bx + c$).

— \diamond —, 1. výtěr; R^2 , korelační koeficient

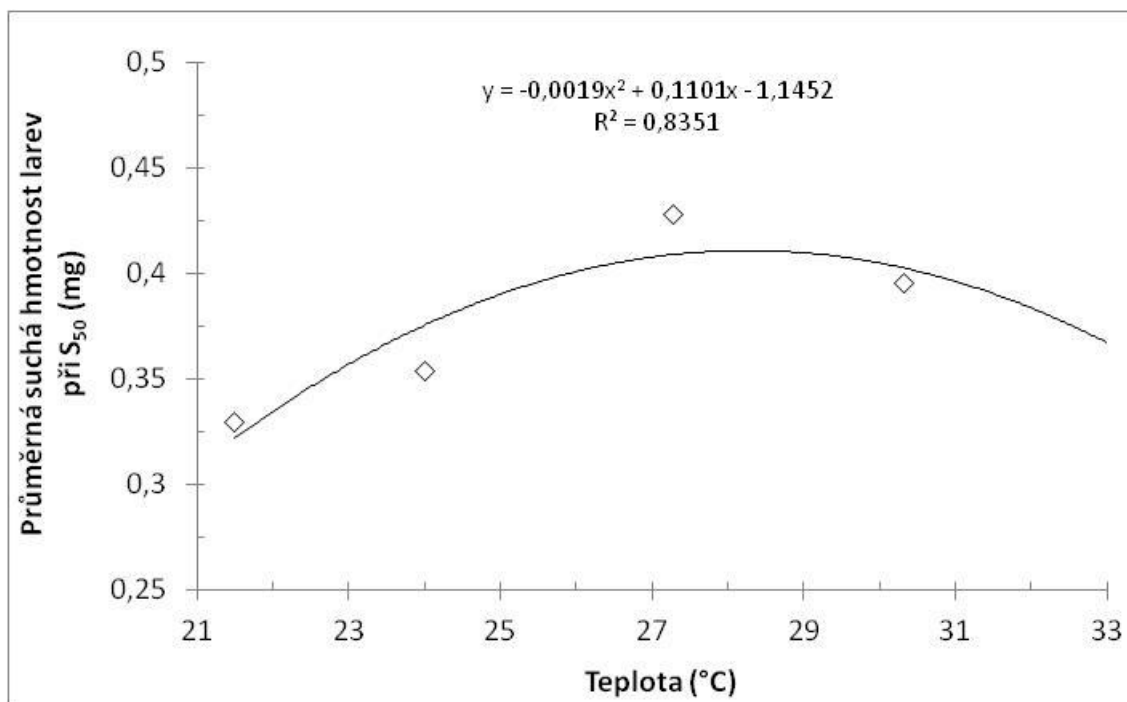
Průměrná individuální mokrá hmotnost larev (včetně žloutkového váčku) keříčkovce červenolemého při S_{50} rostla se zvyšující se teplotou vody v intervalu 24 – 30 $^{\circ}\text{C}$ (**Graf 17**).



Graf 17: Závislost průměrné individuální mokré hmotnosti larev při S₅₀ (průměr; mg) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 2. řádu ($y = ax^2 + bx + c$).

— ◇ —, 1. výtěr; R², korelační koeficient

Průměrná individuální suchá hmotnost larev keříčkovce červenolemého při S₅₀ rostla se zvyšující se teplotou v intervalu 21,49 – 27,27 °C. Poté klesala (**Graf 18**).



Graf 18: Závislost průměrné individuální suché hmotnosti larev při S₅₀ (průměr; mg) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 2. řádu ($y = ax^2 + bx + c$).

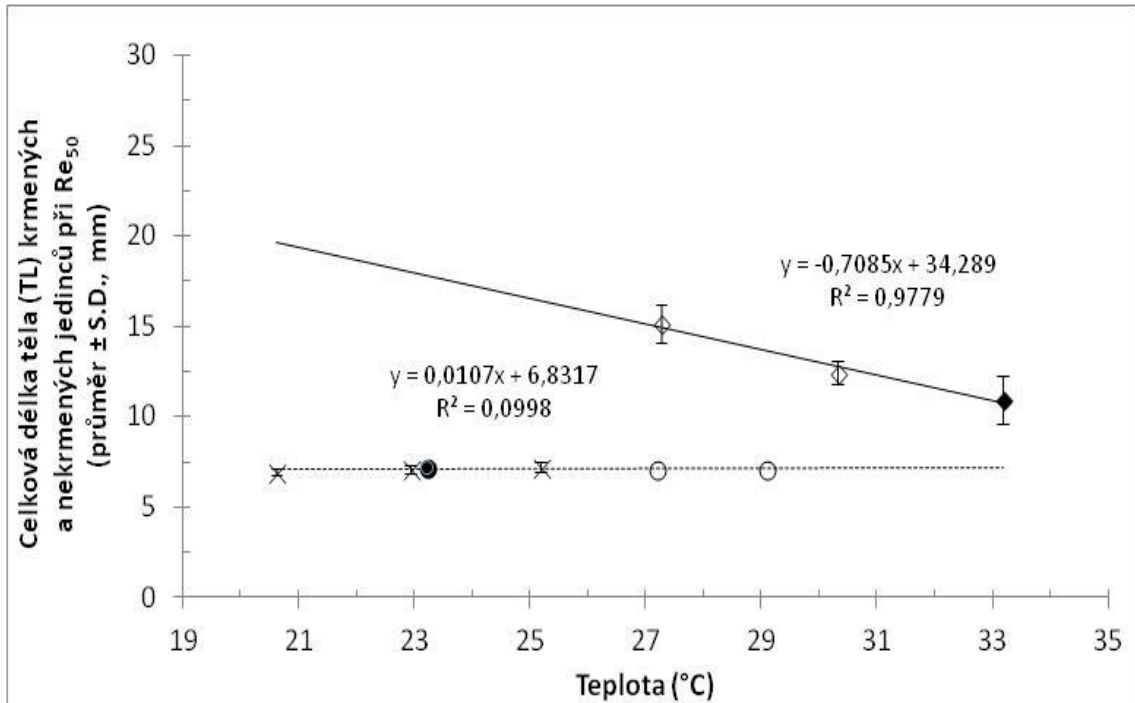
— ◊ —, 1. výtěr; R², korelační koeficient

5.9. Růst a morfometrie po strávení žloutkového váčku

Celková délka těla jedinců (TL; **Graf 19**) a délka těla (SL; **Graf 20**) larev po strávení žloutkového váčku (po přechodu na exogenní výživu; Re₅₀) se při nepodávání vnější potravy (nauplií žábřonožky solné) statisticky nelišila mezi teplotami v širokém teplotním rozmezí 22,94 – 29,09 °C při $p = 0,05$. Velikost larev (TL i SL) se lišila od všech ostatních jen při nejnižší teplotě, tj. 20,62 °C [TL: $F_{(5,162)} = 4,1190$; $p = 0,01$; SL: $F_{(5,162)} = 4,7225$; $p = 0,01$].

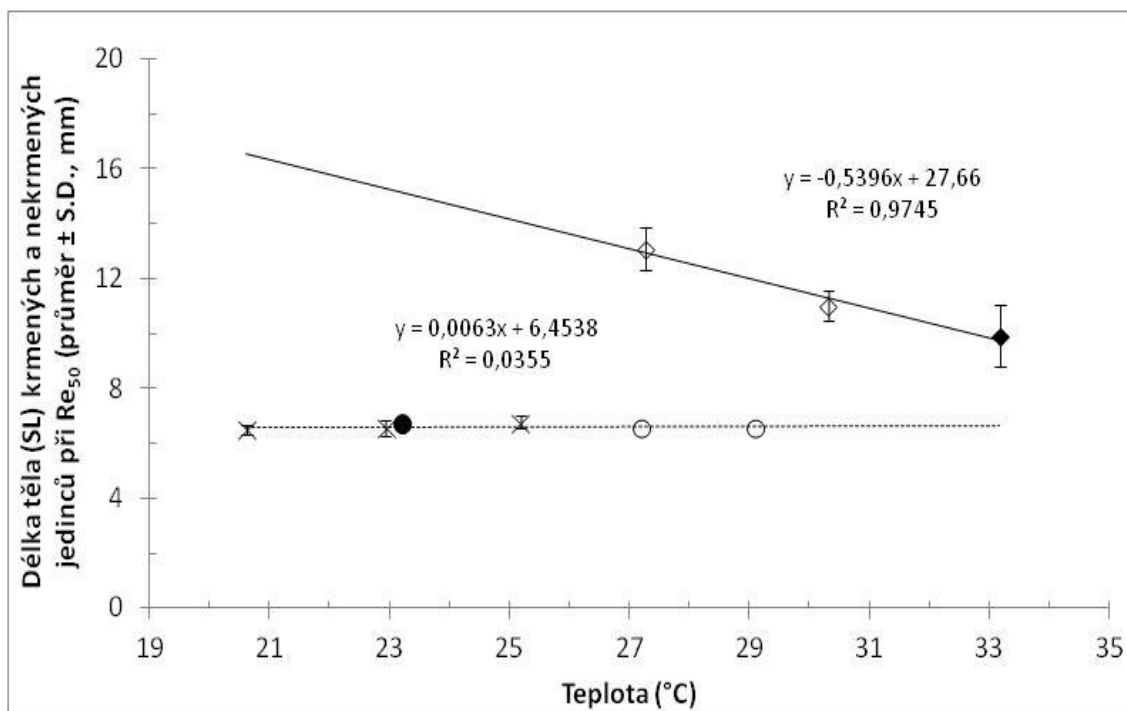
Velikost larev (TL i SL), kterým byla nabízena vnější potrava (nauplie žábřonožky solné), po strávení žloutkového váčku (při Re₅₀) se významně lišila v závislosti na teplotě vody [$F_{(2,77)} = 106,10$; $p < 0,001$]. Se zvyšující se teplotou vody se celková délka těla (TL) i délka těla (SL) larev při Re₅₀ snižovala (**Grafy 19, 20**).

Z **Grafů 19** a **20** dále také vyplývá, že velikost larev (platí pro TL a SL) krmených vnější potravou dosahovala přibližně dvojnásobných hodnot při srovnatelných teplotách ve srovnání s larvami, které nebyly krmeny externí potravou (nauplii žábřonožky solné).



Graf 19: Závislost celkové délky těla (TL; průměr \pm S. D.; mm) krmených (1. výtěr) a nekrmených (3. a 4. výtěr) larev při Re_{50} na teplotě vody ($^{\circ}C$) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců lineární funkcí ($y = ax + b$).

— \diamond —, 1. výtěr; — \blacklozenge —, 2. výtěr; $\cdots \times \cdots$, 3. výtěr; $\cdots \circ \cdots$, 4. výtěr; $\cdots \bullet \cdots$, 6. výtěr;
 R^2 , korelační koeficient



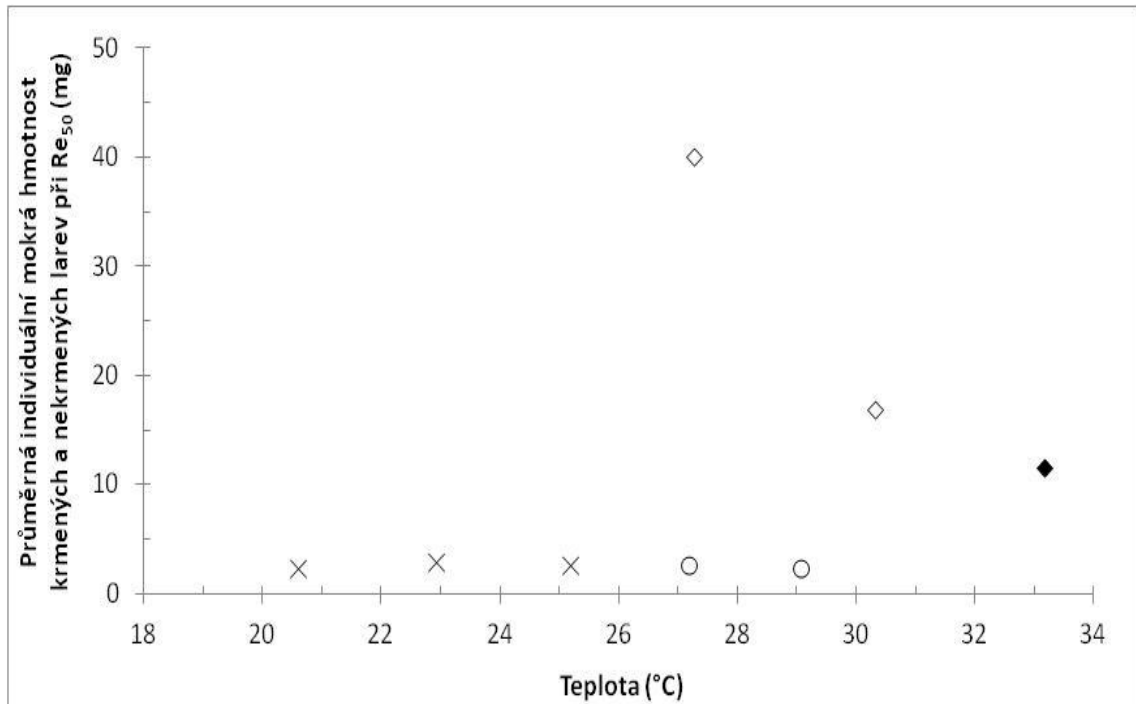
Graf 20: Závislost délky těla (SL; průměr \pm S. D.; mm) krmených (1. výtěr) a nekrmených (3. a 4. výtěr) larev při Re_{50} (průměr \pm S. D.; mm) na teplotě vody ($^{\circ}C$) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců lineární funkcí ($y = ax + b$).

— ◇ —, 1. výtěr; — ◆ —, 2. výtěr; ×, 3. výtěr; ○, 4. výtěr;•....., 6. výtěr; R^2 , korelační koeficient

Průměrná individuální mokrá a suchá hmotnost larev po strávení žlutkového váčku (při Re_{50}) dosahovala v pokusech, kdy larvám nebyla nabízena vnější potrava (nauplia žábronožky solné), srovnatelných průměrných hodnot, tj. mezi teplotami se hmotnost larev při Re_{50} nelišila (**Grafy 21, 22**). (Pozn.: Z důvodu nedostatku dat nemohly být pro tyto parametry provedeny odpovídající statistické analýzy).

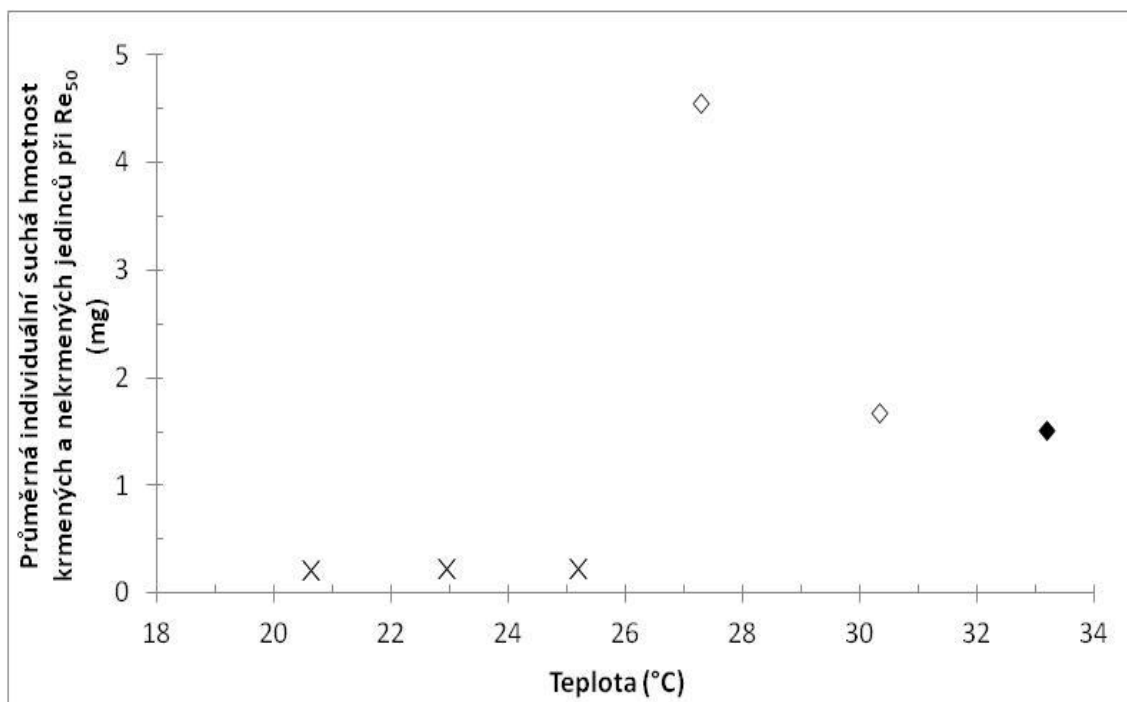
U larev krmených vnější potravou klesala mokrá i suchá průměrná individuální hmotnost (hodnocená při Re_{50}) se vzrůstající teplotou (**Grafy 21, 22**).

Při srovnání mokré a suché průměrné individuální hmotnosti larev po přechodu na exogenní výživu (při Re_{50}) mezi jednotlivými způsoby odchovu (s/bez podávání vnější potravy) bylo zjištěno, že larvy krmené oproti larvám nekrmeným dosahují v případě obou sledovaných hmotnostních parametrů mnohem vyšších hodnot (**Grafy 21, 22**).



Graf 21: Závislost průměrné individuální hmotnosti (průměr; mg) krmených (1. výtěr) a nekrmených (3. a 4. výtěr) larev při Re_{50} na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého.

◇, 1. výtěr; — ◆ —, 2. výtěr; ×, 3. výtěr; ○, 4. výtěr



Graf 22: Závislost průměrné individuální suché hmotnosti (průměr; mg) krmených (1. a 2. výtěr) a nekrmených (3. výtěr) larev při Re_{50} na teplotě vody ($^{\circ}C$) u keříčkovce červenolemého.

◇, 1. výtěr; — ◆ —, 2. výtěr; ×, 3. výtěr

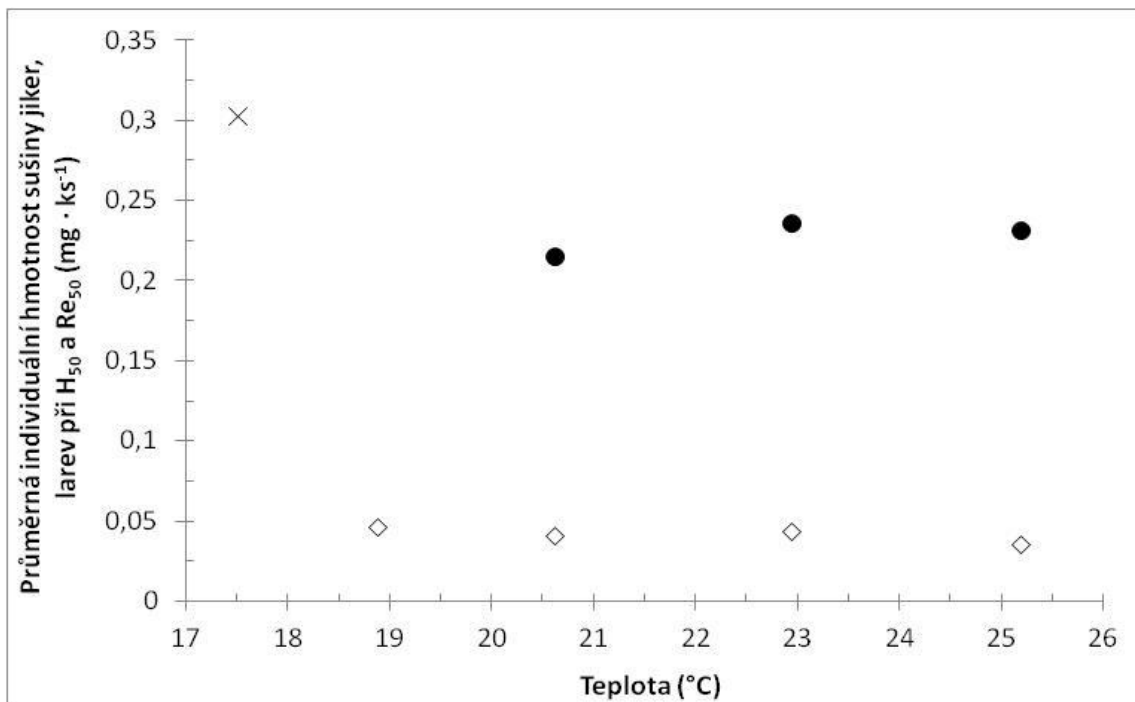
5.10. Bioenergetika

Bioenergetický aspekt rané ontogeneze keříčkovce červenolemého v závislosti na teplotě vody byl analyzován pouze pro výtěr 3 (únor 2011).

Průměrná hmotnost vytřené neoplozené jikry činila $1,024 \pm 0,02$ mg. Průměrná hmotnost sušiny neoplozených jiker byla $0,303 \text{ mg} \cdot \text{jikra}^{-1}$, tzn. sušina tvořila zhruba 29 % hmotnosti jikry (cca 71 % hmotnosti čerstvě vytřené jikry bylo tvořeno vodou). Hmotnost sušiny těla larev při vylíhnutí (H_{50}) po odpreparování žloutkového váčku činila v průměru 0,0415 mg, tj. 13,7 % hmotnosti sušiny jikry. Těla larev po přechodu na exogenní výživu (Re_{50}) dosahovala v průměru 0,227 mg, tj. 75,03 % hmotnosti sušiny jiker. Z toho vyplývá, že žloutkový váček při vylíhnutí (H_{50}) tvoří v průměru 61,33 % hmotnosti sušiny jiker a také že přibližně 25 % hmotnosti sušiny jiker nebylo

během embryonální a larvální periody použito na stavbu tělních tkání, tj. bylo využito jako energie pro larvální metabolismus jedince (**Graf 23**).

Hmotnost sušiny larev po vylíhnutí (H_{50} ; hodnocena larva po odpreparování žloutkového váčku) a po přechodu na vnější výživu (Re_{50}) se mezi teplotami nelišila (pro nedostatek údajů však nemohly být provedeny odpovídající statistické analýzy).



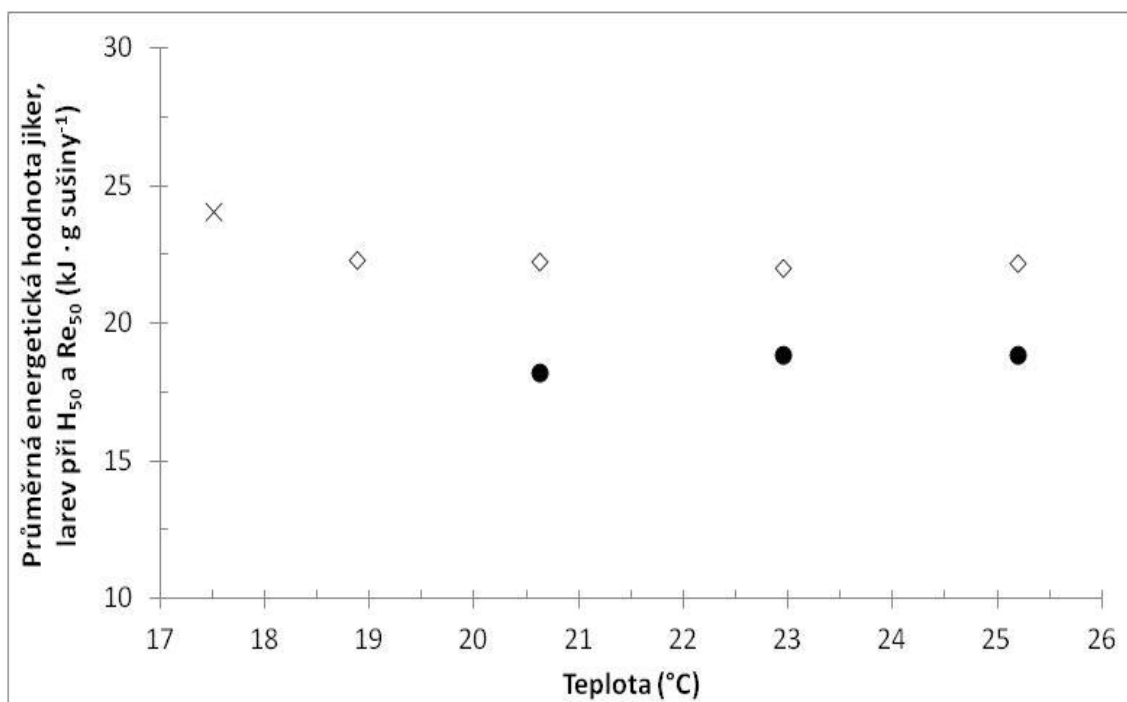
Graf 23: Závislost průměrné individuální hmotnosti sušiny jiker, larev při H_{50} (po odpreparování žloutkového váčku) a larev při Re_{50} ($\text{mg} \cdot \text{ks}^{-1}$) na teplotě vody ($^{\circ}\text{C}$) u keříčkovce červenolemého (výtěr 3).

×, průměrná hmotnost sušiny jiker; ◇, průměrná hmotnost sušiny larev při H_{50} po odpreparování žloutkového váčku; ●, průměrná hmotnost sušiny larev při Re_{50}

Průměrná energetická hodnota jiker byla $24,08 \text{ kJ} \cdot \text{g sušiny}^{-1}$. Průměrná energetická hodnota těla (somatických tkání) larev po vylíhnutí (H_{50}) po odpreparování žloutkového váčku činila v průměru $22,216 \text{ kJ} \cdot \text{g sušiny}^{-1}$, tj. 92,26 % energetické hodnoty jiker. Těla larev po přechodu na exogenní výživu (Re_{50}) dosahovala v průměru $18,679 \text{ kJ} \cdot \text{g sušiny}^{-1}$, tj. 77,57 % energetické hodnoty jiker. Z toho vyplývá,

že energetická hodnota jedinců (stádií) se během embryonální a larvální periody snižuje (ve směru: vajíčko – vylíhlá larva – larva po přechodu na exogenní výživu) (**Graf 24**).

Energetická hodnota larev po vylíhnutí (H_{50} ; hodnoceny larvy po odpreparování žloutkového váčku) a po přechodu na exogenní výživu (Re_{50}) se mezi teplotami nelišila (pro nedostatek údajů však nemohly být provedeny odpovídající statistické analýzy).



Graf 24: Závislost průměrné individuální energetické hodnoty jiker, larev při H_{50} (po odpreparování žloutkového váčku) a jedinců při Re_{50} ($\text{kJ} \cdot \text{g sušiny}^{-1}$) na teplotě vody ($^{\circ}\text{C}$) u keříčkovce červenolemého.

×, průměrná energetická hodnota jiker; ◇, průměrná energetická hodnota jedinců při H_{50} po odpreparování žloutkového váčku; ●, průměrná energetická hodnota u jedinců při Re_{50}

Průměrná suchá váha (vyjádřená pomocí $\text{mg} \cdot \text{ks}^{-1}$), podobně jako účinnost hmotnostní konverze (vyjádřená pomocí $\% \cdot \text{ks}^{-1}$) se zvyšovala ve směru: čerstvě vylíhlá larva ($0,04 \text{ mg} \cdot \text{ks}^{-1}$; $14,7 \% \cdot \text{ks}^{-1}$) – larva po přechodu na exogenní výživu ($0,23 \text{ mg} \cdot \text{ks}^{-1}$; $76,67 \% \cdot \text{ks}^{-1}$). Průměrná suchá hmotnost těl čerstvě vylíhlých larev (H_{50}) a larev po zahájení exogenní výživy (Re_{50}) byla srovnatelná při teplotách vody v rozmezí $18,88 - 25,19 \text{ }^{\circ}\text{C}$ (**Tabulka 6**).

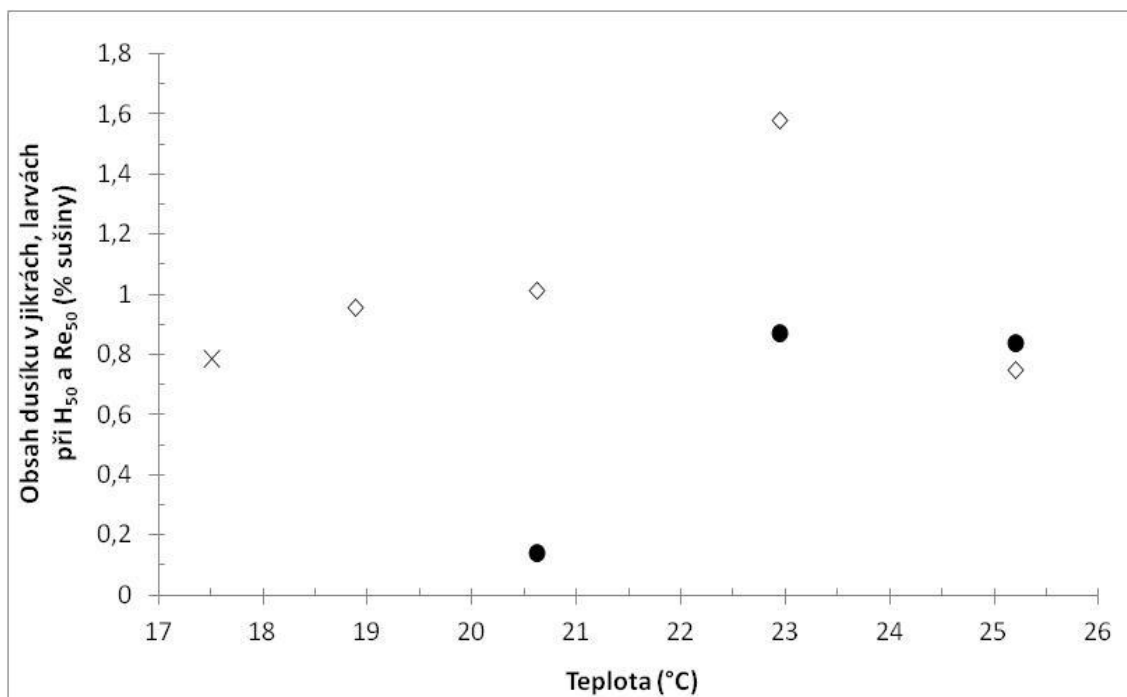
Průměrná energetická hodnota sušiny (vyjádřená pomocí $J \cdot mg$ sušiny⁻¹), podobně jako účinnost energetické konverze (vyjádřená pomocí $\% \cdot mg$ sušiny⁻¹) u keříčkovce červenolemého klesala ve směru: vytřená jikra ($24,08 J \cdot mg^{-1}$; 100 %) – čerstvě vylíhlá larva ($22,22 J \cdot mg$ sušiny⁻¹; 92,26 %) – larva po přechodu na exogenní výživu ($18,68 J \cdot mg$ sušiny⁻¹; 77,57 %). Průměrná energetická hodnota sušiny, podobně jako účinnost energetické konverze těl čerstvě vylíhlých larev (H_{50}) a larev po zahájení exogenní výživy (Re_{50}), byla srovnatelná při teplotách vody v rozmezí 18,88 – 25,19 °C (**Tabulka 6**).

Tabulka 6: Bioenergetické parametry - průměrná suchá váha ($mg \cdot ks^{-1}$), účinnost hmotnostní konverze ($\% \cdot ks^{-1}$), průměrná energetická hodnota ($J \cdot ks^{-1}$), účinnost energetické konverze ($\% \cdot ks^{-1}$) – u různých ontogenetických stádií (vytřená neoplozená jikra, larva po vylíhnutí – H_{50} a larva po přechodu na exogenní výživu – Re_{50}) v závislosti na teplotě vody u keříčkovce červenolemého.

Stádium	Teplota vody (°C)	Průměrná suchá váha ($mg \cdot ks^{-1}$)	Účinnost hmotnostní konverze ($\% \cdot ks^{-1}$)	Průměrná energetická hodnota		Účinnost energetické konverze	
				($J \cdot mg^{-1}$)	($J \cdot ks^{-1}$)	($\% \cdot mg^{-1}$)	($\% \cdot ks^{-1}$)
Neoplozená jikra	Xx	0,30	100,00	24,08	7,19	100	100
Larva při H_{50}	18,88	0,05	16,67	22,33	1,04	92,74	14,48
	20,62	0,04	13,33	22,27	0,91	92,5	12,65
	22,94	0,04	13,33	22,05	0,96	91,58	13,33
	25,19	0,04	13,33	22,21	0,78	92,22	10,88
Larva při Re_{50}	20,62	0,22	73,33	18,24	4,09	75,76	56,91
	22,94	0,24	80,00	18,91	4,46	78,52	62,01
	25,19	0,23	76,67	18,89	4,37	78,43	60,77

Obsah dusíku dosahoval v jikrách v průměru 0,789 % hmotnosti sušiny. Obsah dusíku v těle čerstvě vylíhlých larev (H_{50}) (hodnoceny larvy s odpreparovaným žloutkovým váčkem) rostl se vzrůstající teplotou z 18,88 na 22,94 °C (0,957; 1,1016 a 1,581 % hmotnosti sušiny larvy při 18,88; 20,62 a 22,94 °C). Další zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke snížení obsahu dusíku v těle čerstvě vylíhlých larev (0,749 % hmotnosti sušiny larvy). Obsah dusíku v těle jedinců se během larvální periody (H_{50} – Re_{50}) snižoval se vzrůstající teplotou (z 20,62 na 22,94 °C). Další zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke zvýšení obsahu dusíku v těle jedinců během

larvální periody. Obsah dusíku v larvách po přechodu na vnější výživu (Re_{50}) tvořil 0,14; 0,875 a 0,841 % hmotnosti sušiny při teplotě vody 20,62; 22,94 a 25,19 °C. Údaj pro teplotu 18,88 °C nebyl získán z důvodu úhynu všech jedinců v této teplotě během larvální periody (**Graf 25**).

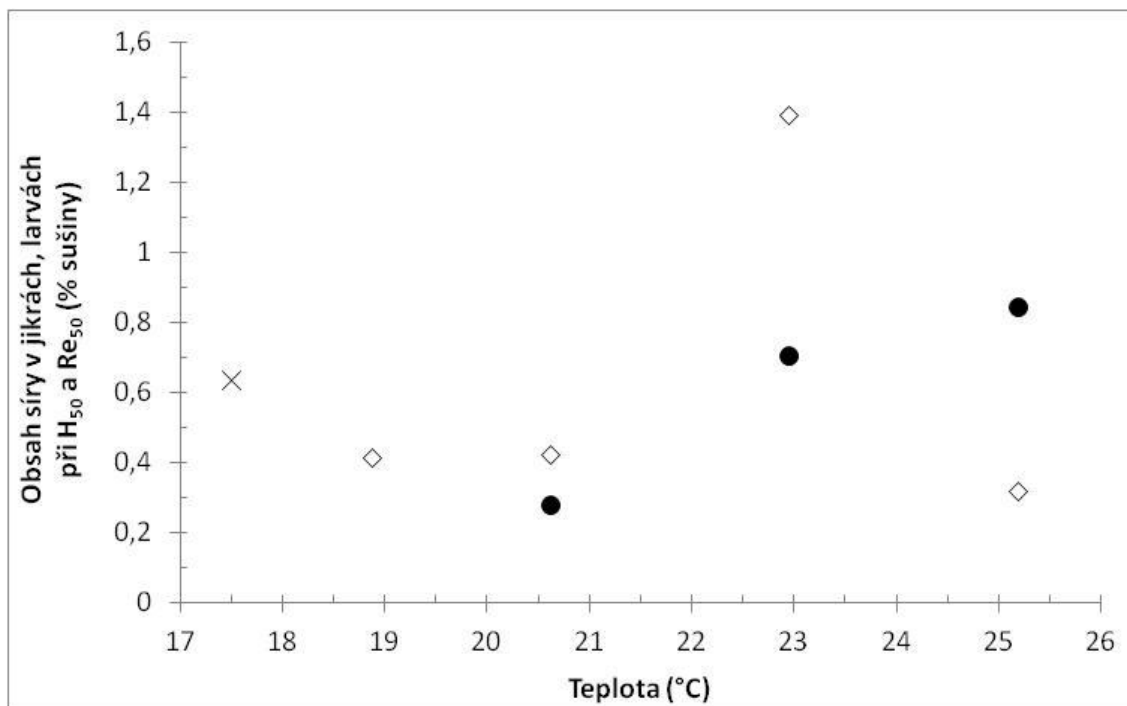


Graf 25: Závislost obsahu dusíku (průměr; % sušiny) v jikrách, larvách při H_{50} (po odpreparování žloutkového váčku) a larvách při Re_{50} na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého.

x, obsah dusíku v jikrách; ◇, obsah dusíku u čerstvě vylíhlých larev (H_{50}) po odpreparování žloutkového váčku; ●, obsah dusíku v larvách po přechodu na exogenní výživu jedinců (Re_{50})

Obsah síry v jikrách byl v průměru 0,637 % hmotnosti sušiny. Obsah síry v těle larev při H_{50} po odpreparování žloutkového váčku se v závislosti na teplotě vody zvyšoval se vzrůstající teplotou vody (0,414; 0,421 a 1,394 % hmotnosti sušiny larvy při 18,88; 20,62 a 22,94 °C). Další zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke snížení obsahu síry v těle čerstvě vylíhlých larev (0,320 % hmotnosti sušiny larvy). Obsah síry v těle jedinců se během larvální periody (H_{50} – Re_{50}) snižoval se vzrůstající teplotou (z 20,62 na 22,94 °C). Další zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke zvýšení obsahu

síry v těle jedinců během larvální periody. Obsah síry v larvách po přechodu na exogenní výživu (Re_{50}) tvořil 0,281; 0,708 a 0,846 % hmotnosti sušiny při teplotě vody 20,62; 22,94 a 25,19 °C. Údaj pro teplotu 18,88 °C nebyl získán z důvodu úhynu všech jedinců v této teplotě během larvální periody (**Graf 26**).

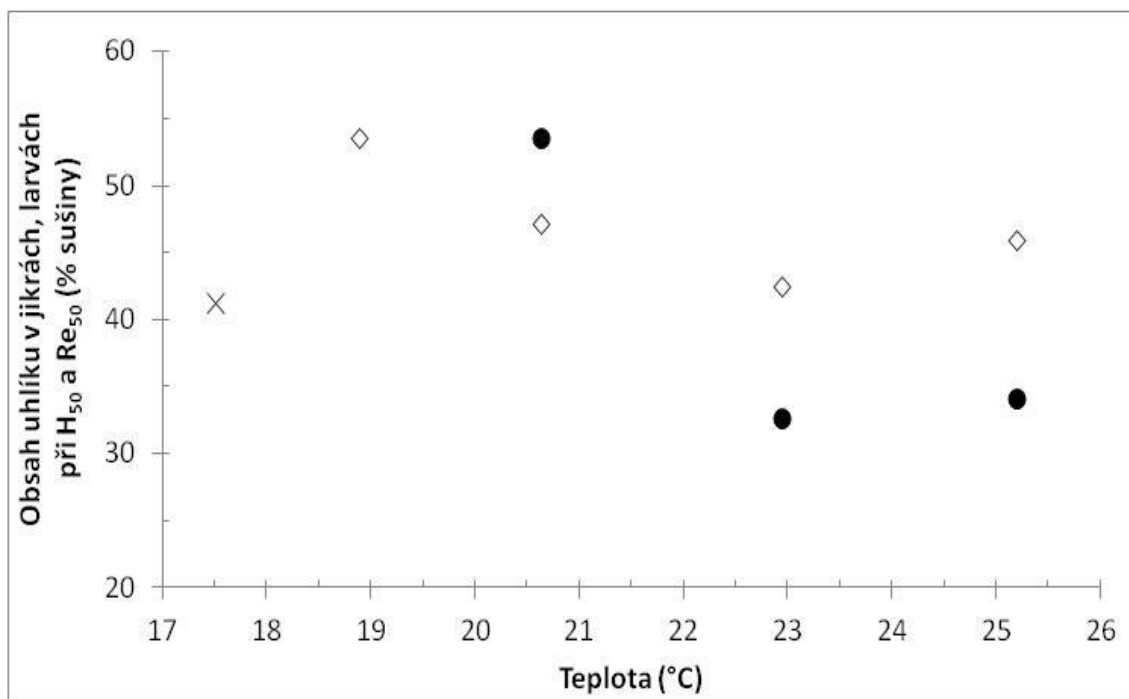


Graf 26: Závislost obsahu síry (průměr; % sušiny) v jikrách, larvách při H_{50} (po odpreparování žloutkového váčku) a larvách při Re_{50} na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého.

×, obsah síry v jikrách; ◇, obsah síry v čerstvě vylíhlých larvách (H_{50}) po odpreparování žloutkového váčku; ●, obsah síry v larvách po přechodu na exogenní výživu (Re_{50})

Obsah uhlíku v jikrách tvořil v průměru 41,29 % hmotnosti sušiny. Obsah uhlíku v těle larev při H_{50} po odpreparování žloutkového váčku se v závislosti na teplotě vody snižoval se vzrůstající teplotou vody (53,59; 47,12 a 42,48 % hmotnosti sušiny larvy při 18,88; 20,62 a 22,94 °C). Další zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke zvýšení obsahu uhlíku v těle čerstvě vylíhlých larev (45,89 % hmotnosti sušiny larvy). Obsah uhlíku v těle jedinců se během larvální periody ($H_{50} - Re_{50}$) zvýšil při teplotě 20,62 °C. Zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke snížení obsahu uhlíku v těle jedinců během larvální periody. Obsah uhlíku v larvách po přechodu na exogenní výživu (Re_{50})

se snižoval se zvyšující se teplotou z 20,62 °C na 22,94 °C (z 53,53 na 32,66 % hmotnosti sušiny). Další zvýšení teploty na 25,19 °C pak vedlo ke zvýšení obsahu uhlíku 34,08 % hmotnosti sušiny). Údaj pro teplotu 18,88 °C nebyl získán z důvodu úhynu všech jedinců v této teplotě během larvální periody (**Graf 27**).



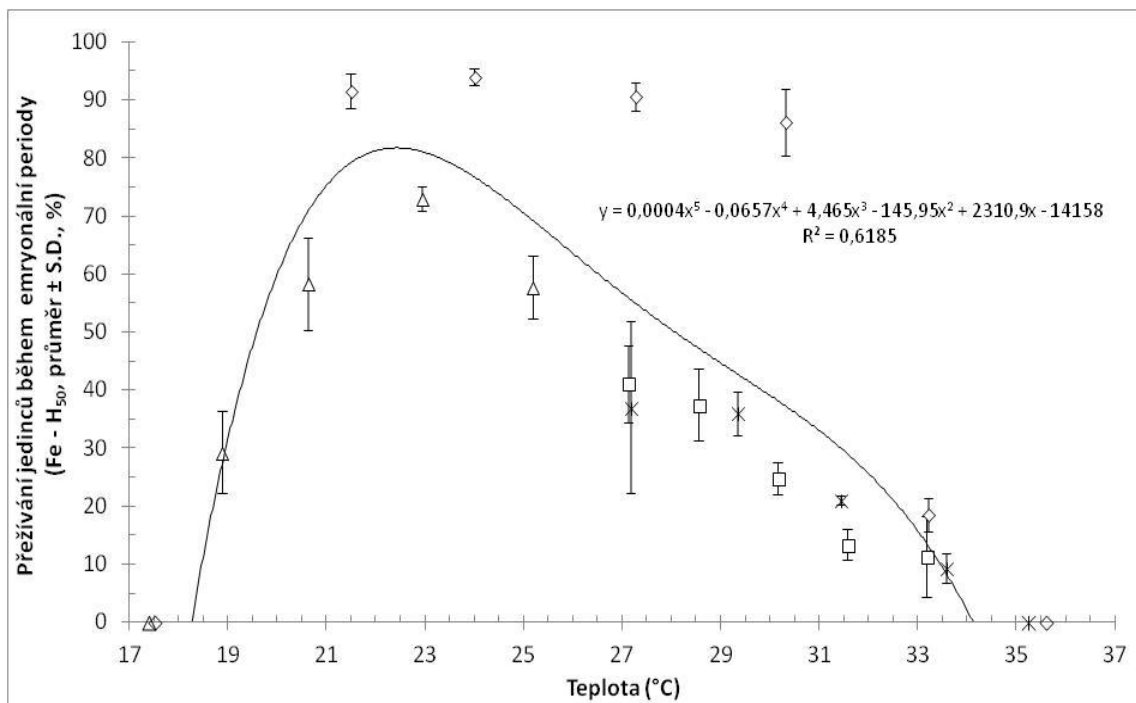
Graf 27: Závislost obsahu uhlíku (průměr; % sušiny) v jikrách, larvách při H₅₀ (po odpreparování žlutkového vácku) a larvách při Re₅₀ na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého.

x, obsah uhlíku v jikrách; ◇, obsah uhlíku v čerstvě vylíhlých larvách (H₅₀) po odpreparování žlutkového vácku; ●, obsah uhlíku v larvách po přechodu na exogenní výživu (Re₅₀)

5.11. Přežívání

Míra přežívání jedinců během embryonální periody (Fe – H₅₀) se signifikantně lišila v závislosti na teplotě vody [$F_{(17, 54)} = 80,760$; $p < 0,0001$]. Míra přežívání jedinců během embryonální periody v závislosti na teplotě vody dosahovala hodnot 0 – 94,03 %. Nejvyšších hodnot přežívání bylo zjištěno pro teploty 20,62 – 30,32 °C. Naopak při teplotách vody 17,39; 17,52; 35,24; 35,6 a 38,56 °C všechna oplozená vajíčka uhynula (**Graf 28**). Z **Grafu 28** je však také patrné, že při prvním výtěru

bylo na rozdíl od následujících výtěrů (2., 3., 5.) dosaženo značně vyšších hodnot přežívání při srovnatelných teplotách vody. Tyto významné rozdíly v přežívání během prvního výtěru a ostatních výtěrů byly pravděpodobně ovlivněny kvalitou použitých generačních ryb (a následně i pohlavních produktů). Při prvním výtěru byly použity generační ryby (i pohlavní produkty) o signifikantně vyšší kvalitě než v případě dalších výtěrů. Při dalších výtěrech 2 – 6 byly použity mladší samice s méně kvalitními pohlavními produkty. Pravděpodobně proto bylo při těchto výtěrech naměřeno při srovnatelných teplotách nižší přežívání v rozmezí 9,33 – 73 % (výtěry 2, 3 a 5). Dva výtěry (4. a 6. výtěr) nebyly kvůli velmi nízkým hodnotám přežívání (0,71 – 6,8 %) při vyhodnocování přežívání vůbec analyzovány.

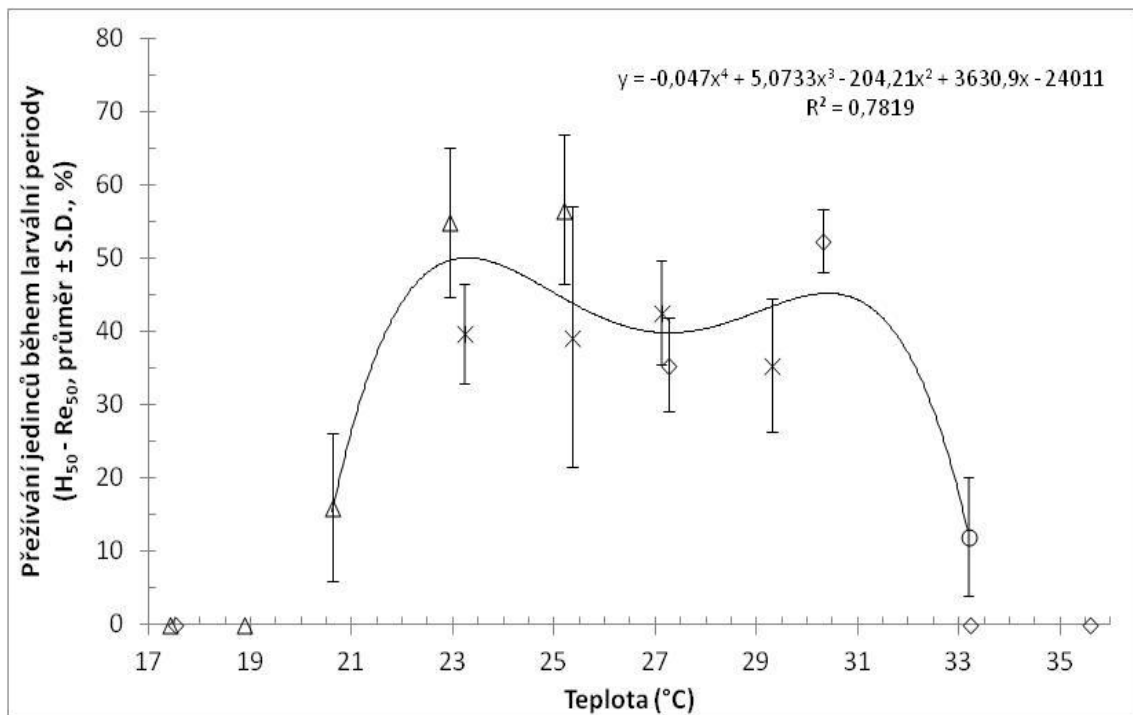


Graf 28: Závislost přežívání jedinců během embryonální periody (Fe – H₅₀; průměr ± S. D.; %) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data (z 2., 3. a 5. výtěru) byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 5. řádu ($y = ax^5 + bx^4 + cx^3 + dx^2 + ex + f$).

◇, 1. výtěr; —□—, 2. výtěr; —△—, 3. výtěr; —*—, 5. výtěr; R², korelační koeficient

Míra přežívání jedinců během embryonální periody ($H_{50} - Re_{50}$) se signifikantně lišila v závislosti na teplotě vody [$F_{(9, 30)} = 7,8882$; $p < 0,0001$]. Přežívání jedinců během larvální periody v závislosti na teplotě vody dosahovalo hodnot 0 – 56,59 %. Nejvyšších hodnot bylo dosaženo pro teploty 22,94 – 30,32 °C. Naopak všechny larvy odchovávané při teplotách 18,88 a 33,21 °C během larvální periody uhynuly (**Graf 29**). Při těchto teplotách byl pozorován velký počet malformovaných (vývojově poškozených) jedinců (**Obr. 19 a 20**).

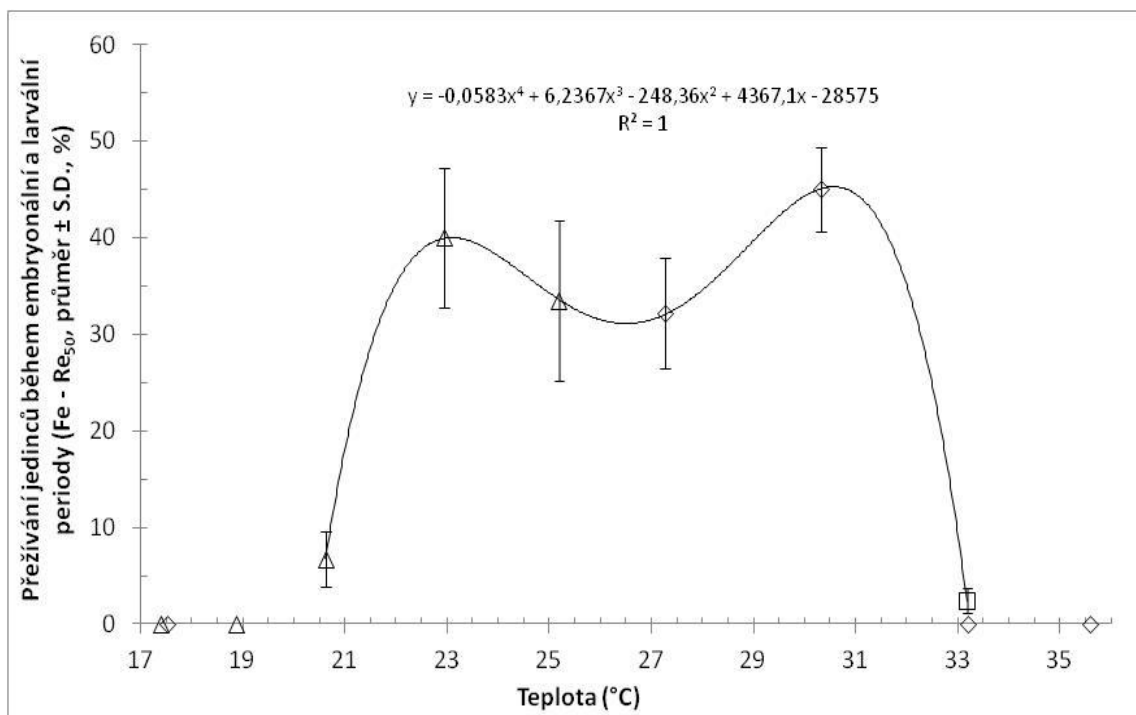
Vlivem nákazy bakteriózou uhynuly všechny larvy před úplnou resorpcí žloutkového vaku během pokusu 1 při teplotách 21,49 a 24 °C, a proto tyto dvě teploty byly vyloučeny při všech následných analýzách. Pro nízké přežívání larev (viz výše) nebyly ve výsledcích zohledněny také dva výtěry 4 a 5.



Graf 29: Závislost přežívání jedinců během larvální periody ($H_{50} - Re_{50}$; průměr \pm S. D.; %) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 4. řádu ($a = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx + e$).

—◇—, 1. výtěr; —○—, 2. výtěr; —△—, 3. výtěr; —*—, 6. výtěr; R^2 , korelační koeficient

Celková míra přežívání jedinců během embryonální a larvální periody (Fe – Re₅₀) se významně lišila v závislosti na teplotě vody [$F_{(5, 18)} = 33,619$; $p < 0,0001$]. Celková míra přežívání jedinců během embryonální a larvální periody v závislosti na teplotě vody dosahovala hodnot 0 – 45,06 %. Nejvyššího přežívání bylo dosaženo při 22,94 – 30,32 °C. Naopak všechny larvy odchované při teplotách vody 17,52; 17,39; 18,88; 33,21; 35,24; 35,6 a 38,56 °C uhynuly (**Graf 30**). Při vyhodnocování celkového přežívání jedinců během embryonální a larvální periody nebyly použity některé výtěry (4., 5. a 6. výtěr), neboť během nich byly zjištěny podezřele nízké hodnoty přežívání jedinců i při teplotách vody, které jsou doporučovány jinými autory (Viveen a kol., 1986; Kamler a kol., 1994; Haylor a Mollah, 1995; Hamáčková a kol., 2007) k odchovu keříčkovce červenolemého v kontrolovaných podmínkách (důvody: viz výše).



Graf 30: Závislost celkové míry přežívání během embryonální a larvální periody (Fe – Re₅₀; průměr ± S. D.; %) na teplotě vody (°C) u keříčkovce červenolemého. Data byla proložena na základě metody nejmenších čtverců polynomiální funkcí 4. řádu ($y = ax^4 + bx^3 + cx^2 + dx + e$).

—◇—, 1. výtěr; —□—, 2. výtěr; —△—, 3. výtěr; R^2 , korelační koeficient

6. DISKUZE

V souladu s odbornými studii zabývajícími se ontogenezí keříčkovce červenolemého (Adamek, 1994; Kamler a kol., 1994; Haylor a Mollah, 1995; Hamáčková a kol., 2007) byla v rámci předložené diplomové práce (dále DP) nalezena a popsána závislost průběhu raného ontogenetického vývoje tohoto druhu ryby na teplotě vody. Podobně jako u dalších druhů ryb, např. kapra obecného, *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Peňáz a kol., 1983), síha malého, *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) (Luczyński a Kirklewska, 1984), pstruha obecného, *Salmo trutta* (Linnaeus, 1758) (Raciborski, 1987), délka inkubační periody keříčkovce červenolemého (dále jen keříčkovce) jeví inverzně proporcí vztah s teplotou vody. Inkubační perioda keříčkovce tak dosahuje nejvyšších hodnot při nejnižší inkubační teplotě (70,08 hPF při 18,88 °C) a nejnižších hodnot pak při teplotách nejvyšších (15,12 hPF při 33,58 °C).

Podobný trend vykazují i délka doby líhnutí (interval $H_5 - H_{95}$). Na základě výsledků předložené DP a prací Kamler a kol. (1994) či Haylor a Mollah (1995) synchronizace líhnutí u keříčkovce roste se zvyšující se teplotou vody (v rozpětí 1,5 – 12 hodin při 33,5 – 19 °C).

Embryonální vývojová rychlost (V_H ; vyjádřená pomocí inverzní hodnoty délky inkubační periody) u keříčkovce naopak jeví pozitivní lineární závislost s teplotou vody (V_H roste se zvyšující se teplotou). Teplota biologické nuly (t_0) a počet efektivních denních stupňů (D°_{eff}) pro embryonální periodu, tj. biologických parametrů odvozených z V_H , dosahovaly v rámci předložené DP srovnatelných hodnot ($t_0 = 15,44$ °C, $D^{\circ}_{\text{eff}} = 11,81$) s výsledky prací Kamler a kol. (1994) ($t_0 = 17,36$ °C, $D^{\circ}_{\text{eff}} = 9,68$) či Haylor a Mollah (1995) ($t_0 = 14,5$ °C, $D^{\circ}_{\text{eff}} = 13$).

Na základě mezidruhového srovnávání hodnoty t_0 a počtu D°_{eff} pro embryonální periodu vývoje lze říci, že keříčkovce červenolemý představuje teplomilný druh ryby s krátkou délkou inkubační periody a naopak s vysokou prahovou letální teplotou. Podobných hodnot t_0 a D°_{eff} dosahují např. tolstolobik bílý, *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) ($t_0 = 16$; $D^{\circ}_{\text{eff}} = 8$; Kamler, 2002), amur bílý, *Ctenopharyngodon idella* (Valenciennes, 1844) ($t_0 = 13,6$; $D^{\circ}_{\text{eff}} = 13$; Kamler, 2002)

či karas obecný, *Carassius carassius* (Linnaeus, 1758) ($t_0 = 14,7$; $D^{\circ}_{\text{eff}} = 29$; Kamler, 2002).

V souladu s výsledky studií Viveen a kol. (1986), Haylor a Mollah (1995) a výsledky předložené DP, délka periody od vykulení (H_{50}) do zahájení příjmu exogenní potravy (S_{50} , začátek mixogenní výživy) či do úplného resorbování masu žloutkového váčku (Re_{50} , začátek exogenní výživy) u keříčkovce klesá se zvyšující se teplotou vody. Podle Viveen a kol. (1986) začne keříčkovce vyhledávat potravu během 3 dnů po vykulení. Haylor a Mollah (1995) tento údaj zpřesňují a uvádí, že doba do zahájení příjmu prvních exogenních potravních partikulí je 28 h při teplotě 20 °C a méně než 12 h při teplotách 30 °C a 35 °C. Na základě výsledků předložené DP larvy keříčkovce začínají přijímat exogenní potravu po uplynutí 90 – 40 hodin od vykulení (při teplotách 21 – 30 °C) a k úplné resorpci žloutkového váčku dochází po 160 – 50 hodinách po vykulení larvy z jikry (při teplotách 20 – 29 °C). Dále bylo v rámci předložené DP zjištěno, že interval $H_{50} - Re_{50}$ se při srovnatelných teplotách významně (až šestinásobně) prodlužuje v důsledku podávání potravy larvám (nabízena byla nauplia žábronožky solné) oproti situaci, kdy larvy po celou dobu využívaly jako jediný zdroj energie masu žloutkového váčku (nebyla jim nabízena potrava).

Vliv inkubační teploty na velikost čerstvě vylíhlých larev paprskoploutvých ryb (třída Actinopterygii) je různý (Drozd, 2011). Velikost larev při líhnutí může být nezávislá na teplotě vody jako např. u sledě obecného, *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758) (Blaxter a Hempel, 1963), pstruha černomořského, *Salmo labrax* (Pallas, 1814) či piskoře pruhovaného, *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) (Drozd, 2011). Další autoři popisují trend, kdy se snižuje velikost vylíhlých larev s klesající inkubační teplotou - např. u platýsa *Hippoglossoides elassodon* (Jordan a Gilbert, 1880) (Alderdice a Forrester, 1974) či tresky obecné, *Gadus morhua* (Linnaeus, 1758) (Pepin a kol., 1997). Nejčastěji však velikost larev při líhnutí vykazuje nepřímo úměrnou závislost na teplotě vody, tzn., že při nižších teplotách vody se líhnou větší larvy (Peňáz a kol., 1983; Kamler a kol., 1994, 1998; Ojanguren a Braña, 2003; Martell a kol., 2005). Tento typ závislosti je popisován i u keříčkovce červenolemého. Kamler a kol. (1994) uvádí, že velikost larev při vylíhnutí se snižuje se zvyšující se teplotou vody v rozsahu teplot 21,1 – 28,1 °C. V rámci výsledků předložené DP byl popsán tento trend pro teplotní

rozmezí 23 – 33,5 °C. Z toho vyplývá, že jedinci inkubovaní při vyšších teplotách vody dosahují těsně po vylíhnutí nižšího ontogenetického stupně (menší velikosti) než jedinci líhnoucí se při teplotách nižších. Největší velikost larev (hodnoceno na základě celkové délky těla a délky těla) byla zaznamenána při teplotách 24,49 – 31,47 °C. Mimo toto teplotní rozmezí pak byla velikost larev výrazně snížena. Tento pokles velikosti vylíhlých larev byl pravděpodobně způsoben časnější sekrecí enzymů potřebných k líhnutí (Hayes a kol., 1953), zvýšením embryonální motility a následně pak předčasným líhnutím menších, méně vyvinutých jedinců (Blaxter, 1969; Peňáz, 1974; Kamler a kol., 1998; Blaxter, 1992) při vyšších teplotách.

U některých druhů ryb je velikost larev při zahájení příjmu vnější potravy (S_{50} , začátek mixogenní výživy) i při úplné resorpci žloutkového váčku (Re_{50} , zahájení exogenní výživy) nezávislá na teplotě vody - např. u limandy žlutoocasé, *Limanda ferruginea* (Storer, 1839) (Howell, 1980), platýsovice tmavoskvrnného, *Paralichthys dentatus* (Linnaeus, 1766) (Johns a kol., 1981), kambaly velké, *Psetta maxima* (Linnaeus, 1758) (Quantz, 1985), vranky *Cottus bairdi* (Girard, 1850) (Docker a kol., 1986), síha malého, *Coregonus albula* (Linnaeus, 1758) (Dostatni a Luczynski, 1991), ostroretky stěhovavé, *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758) (Kamler a kol., 1998), sledě obecného, *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758) (Geffen, 2002), tresky jednoskvrnné, *Melanogrammus aeglefinus* (Linnaeus, 1758) (Martell a kol., 2005) či piskoře pruhovaného, *Misgurnus fossilis* (Linnaeus, 1758) (Drozd, 2011). U jiných druhů ryb je uváděna buď negativní, nebo pozitivní korelace mezi velikostí těla larev při úplné resorpci žloutkového váčku a teplotou (Kamler, 1992).

Velikost larev keříčkovce červenolemého při zahájení příjmu vnější potravy (S_{50}) vykazovala v rámci předložené DP podobný trend (délka larev se snižuje se zvyšující se teplotou vody), jaký popsali u tohoto druhu již Kamler a kol. (1994). Pro velikost larev keříčkovce přecházejících výlučně na exogenní výživu (larvy s resorbovaným žloutkovým váčkem, Re_{50}) byl však zaznamenán zcela jiný trend (pravděpodobně v důsledku použití širšího rozsahu teplot), než který byl popsán Kamler a kol. (1994). V této studii velikost larev při Re_{50} jevila pozitivní lineární závislost (délka larev rostla se zvyšující se teplotou vody) v teplotním intervalu 22,1 – 25 °C. Při dalším zvýšení teploty (z 25 na 28 °C) však velikost larev mírně klesla. V rámci předložené DP se trend

popisující závislost velikosti larev po přechodu na exogenní výživu (Re_{50}) na teplotě prostředí významně lišil v závislosti na designu pokusu, tj. zda byla, či nebyla larvám během pokusu po vykulení nabízena vnější potrava (nauplia žábřonožky solné). Jestliže larvy byly krmeny exogenní potravou, tak velikost larev (vyjádřeno pomocí TL a SL) po resorpci žloutkového vřčku (Re_{50}) vykazovala výraznou negativní lineární závislost na teplotě vody (v intervalu 27 – 33 °C), tj. klesala s rostoucí teplotou. Naopak v případě nekrmení larev vnější potravou (larvy byly během celého pokusu odkázány pouze na energii uloženou ve žloutkovém vřčku) lze považovat velikost larev po přechodu na exogenní výživu za teplotně nezávislý parametr, tj. s rostoucí či klesající teplotou se velikost larev významně neměnila. Z toho vyplývá, že jedinci, kteří byli při líhnutí na nižším ontogenetickém stupni ve vyšších teplotách vody, dosahují při úplné resorpci žloutkového vřčku obdobné velikosti jako jedinci v nižších teplotách. Tento údaj potvrzuje Winbergovu hypotézu (Winberg, 1987) o podobné konečné velikosti poikilotermních živočichů inkubovaných při různých teplotách vody. Výjimku z tohoto pravidla tvořila pouze teplota 20,62 °C, u které byla zaznamenána signifikantně nižší velikost larev (TL = 6,9 mm) oproti ostatním teplotám (TL = 7,07 – 7,2 mm) pravděpodobně v důsledku suboptimálního/subletálního charakteru (hranice suboptimality a subletality nebyly doposud definovány žádným autorem) této teploty na vývoj a růst larev keříčkovce červenolemého. Zajímavým zjištěním docíleným v rámci předložené DP byla skutečnost, že larvy krmené vnější potravou dosahovaly v průměru dvojnásobku (TL = 11 – 15 mm) velikosti larev, které krmeny nebyly (TL = 6,9 – 7,2 mm).

Objem žloutkového vřčku larev keříčkovce při líhnutí v rámci předložené DP pozitivně koreloval s velikostí vytřených jiker, tzn., že čím byla velikost neoplozené jikry větší, tím měl žloutkový vřček vylíhlých larev větší objem. Tato skutečnost je v souladu se sumarizujícím konstatováním Peňáze (2000, 2001), neboť s velikostí vajíčka a objemem žloutku souvisí nejen velikost vylíhlých jedinců, ale i jejich dosažený stupeň morfologického vývoje, a dále pak i časový aspekt nástupu mixogenní a exogenní výživy. V rámci předložené DP objem žloutkového vřčku larev při zahájení příjmu exogenní potravy (při přechodu na mixogenní výživu) však nabýval vyšších hodnot s rostoucí teplotou vody. Kamler a kol. (1998) toto vysvětlují tím,

že larvy odchované ve vyšších teplotách vody v relativním měřítku pomaleji resorbují žloutkový váček, než larvy inkubované při teplotách nižších.

U mnoha druhů ryb se mokrá hmotnost larev při líhnutí snižuje se zvyšující se inkubační teplotou. Obdobně je tomu i u čerstvě vylíhlých larev keříčkovce červenolemého (Kamler a kol., 1994; Haylor a Mollah, 1995) či střevle bahenní, *Eupallasella percnurus* (Pallas, 1811) (Kamiński, 2006). Tento jev je Kamler a kol. (1994) a Haylor a Mollah (1995) zdůvodňován tím, že larvy keříčkovce červenolemého obsahují při nižších inkubačních teplotách více vody (saturace tělních tkání vodou je vyšší).

Průměrná individuální mokrá hmotnost čerstvě vylíhlých larev však v rámci výsledků předložené DP jevila pozitivní lineární závislost s teplotou vody v rozmezí 19 – 31,5 °C, tj. rostla se zvyšující se teplotou vody (1,3 – 1,65 mg · larva⁻¹) (tento trend je zvláště patrný z výsledků 1. výtěru). Teplota 31 °C pak představuje bod zlomu, neboť mokrá hmotnost larev při H₅₀ od této teploty směrem k teplotám vyšším rapidně klesala až k podprůměrným hodnotám (1,2 mg · larva⁻¹). Naproti tomu, hmotnost sušiny (průměrná individuální suchá hmotnost) vylíhlých larev se v rámci výsledků předložené DP významně nelišila mezi teplotami (0,36 – 0,374 / 0,045 – 0,05 mg · larva⁻¹ pro larvy s/bez žloutkového váčku) v teplotním rozmezí 21,49 – 30,32 °C. Z toho vyplývá, že suchá hmotnost při vylíhnutí představuje u keříčkovce červenolemého teplotně nezávislý parametr. K podobným závěrům dospěly u tohoto druhu i Kamler a kol. (1994) či Haylor a Mollah (1995). Výjimku z tohoto pravidla tvořila teplota 33,21 °C, kdy byla suchá hmotnost čerstvě vylíhlých larev výrazně nižší (na 0,1 mg) oproti teplotám ostatním (nižším teplotám). Kamler a kol. (1998) toto snížení vysvětlují tím, že při vyšších teplotách vody dochází k předčasnému líhnutí menších, méně vyvinutých embryí, která mají nižší hmotnost sušiny tkáně. Při porovnání výsledků (trendů) získaných v rámci předložené DP pro průměrnou individuální mokrou a suchou hmotnost larev keříčkovce červenolemého po vylíhnutí při srovnatelných teplotních podmínkách, lze dojít k opačnému závěru ohledně množství vody v tělních tkáních v závislosti na teplotě vody, než k jakému došli u tohoto druhu Kamler a kol. (1994) či Haylor a Mollah (1995), tj. saturace somatických tkání vodou u jedince po vylíhnutí roste se zvyšující se teplotou vody. V předložené DP bylo dále zjištěno, že masa

žloutkového váčku tvoří přibližně 90 % celkové suché hmotnosti larvy keříčkovce červenolemého po vylíhnutí.

Haylor a Mollah (1995) uvádí, že teplota během odchovu významně ovlivňuje mokrou hmotnost keříčkovce červenolemého při zahájení příjmu potravy. Podle zjištěných údajů v rámci předložené DP, průměrná individuální mokrá hmotnost larev keříčkovce červenolemého při zahájení mixogenní výživy (při S_{50}) klesá s rostoucí teplotou vody do teploty 24 °C a poté však opět roste se zvyšující se teplotou vody. Tento trend byl patrně způsoben zvětšováním velikostí larev s klesající teplotou vody a nárůstem objemu žloutkového váčku vlivem zvyšující se teploty vody. Naopak průměrná individuální suchá hmotnost larev keříčkovce červenolemého při S_{50} roste se zvyšující se teplotou vody v intervalu 21,5 – 27 °C ($0,32 - 0,42 \text{ mg} \cdot \text{larva}^{-1}$) a poté opět klesá ($0,37 \text{ mg} \cdot \text{larva}^{-1}$).

Průměrná individuální mokrá i suchá hmotnost larev keříčkovce červenolemého po přechodu na exogenní výživu (žloutkový váček je plně resorbován; Re_{50}) se při srovnatelných teplotních podmínkách signifikantně lišila v rámci výsledků předložené DP v závislosti na podávání/nepodávání vnější potravy larvám v řádu stovek procent (larvy krmené nauplii žábřonožky solné dosahovaly pěti- až desetinásobku hmotnosti larev exogenní potravou nekrmených). U larev krmených vnější potravou se navíc projevoval silný vliv teploty na velikost larev při Re_{50} , která rapidně klesala s rostoucí teplotou vody. Naopak v případě larev, které po celou dobu využívaly jako jediný zdroj energie masu žloutkového váčku (larvy nebyly krmeny), nebyl potvrzen, v souladu s výsledky Kamler a kol. (1994), vliv teploty na velikost těchto larev po přechodu na vnější výživu, tj. individuální mokrá i suchá váha larev po resorpci žloutkového váčku se nelišila mezi teplotami.

Zóna teplotní tolerance z hlediska přežívání pro ranou ontogenezi keříčkovce červenolemého leží na základě výsledků předložené DP mezi 19 a 33 °C. Teploty nacházející se uvnitř tohoto intervalu tak výrazným způsobem ovlivňují průběh ontogeneze, zatímco teploty ležící mimo tento interval představují letální podmínky (Brett, 1979). Hamáčková a kol. (2007) uvádí, že optimální teploty [teploty, při nichž přežívání dosahuje více jak 60 % - Peňáz a kol. (1983), Ozernyuk a kol. (1987), Kostomarova (1991)] pro inkubaci jiker keříčkovce červenolemého leží

mezi 25 a 27 °C. Vysokých hodnot přežívání (přesahujících hranici přežívání 60 %, tj. hranici teplotního optima) zaznamenali Haylor a Mollah (1995) při teplotách 20 – 35 °C (66 – 82 % vykulených larev z iniciálního počtu nasazených jiker). V rámci předložené DP však kritérium přežívání více jak 60 % v rámci některých pokusů dosaženo nebylo [a to ani ve výše zmíněných optimálních teplotách vody uváděných Hamáčkovou a kol. (2007)]. Přesto lze považovat teploty v rozmezí 23 – 30 °C za teplotní optimum pro embryonální a larvální periodu keříčkovce červenolemého, kdy se v závislosti na výtěru přežívání pohybovalo v rozmezí 24,8 – 94 % během embryonální periody a 35,4 – 56,6 % během larvální periody. Na podporu tohoto tvrzení Hamáčková a kol. (2007) uvádí, že pro keříčkovce je obecně charakteristická poměrně nízká oplozenost (okolo 40 – 50 %) jiker v závislosti na výtěru (respektive na kvalitě generačních ryb a podmínkách při vlastním výtěru).

Zóny suboptimálních teplot pro embryonální i larvální periodu leží za hranicemi rozmezí optimálních teplot, a to v intervalu 21 – 23 °C a 30 – 33 °C. Jedná se o teploty, při nichž je přežívání embryí i larev výrazně sníženo oproti teplotám optimálním. Nižší přežívání v suboptimálních teplotách je podle Dubského a kol. (2003) způsobeno výrazným zpomalením vývoje při nižších teplotách vody a naopak častým výskytem různých vývojových vad při vyšších teplotách vody.

Teploty pod 17,52 °C a nad 35,24 °C lze považovat za letální již pro embryonální periodu. Avšak během pokusů uskutečněných v rámci předložené DP část embryí při teplotě 17,52 °C dlouho v jikře přežívala. Dokonce byly zpozorovány u některých jedinců první embryonální pohyby (embrya se uvnitř jiker vrtěla), ale nakonec se žádný jedinec nedokulil a ve stáří tři dny od oplození již při této teplotě nepřežíval žádný jedinec. Obdobné pozorování učinili i Haylor a Mollah (1995) při teplotě 15 °C (embrya hynula ve stáří 62 hPF). Při dlouhotrvajícím kontinuálním působení stabilních teplot nižších než 19 °C či naopak vyšších než 33 °C se tyto teploty projevují jako letální až pro larvální periodu vývoje.

Kamler a kol. (1994) uvádí, že teploty během inkubace jiker a odchovu larev významně upravují energetickou i chemickou skladbu těla u keříčkovce červenolemého. Průměrná individuální mokrá (v průměru 1 – 1,5 mg · jikra⁻¹) i suchá (v průměru 0,3 mg · jikra⁻¹) hmotnost neoplozené jikry zjištěná v rámci předložené DP je v souladu

s výsledky Kamler a kol. (1994). Vajíčko keříčkovce červenolemého je tak přibližně ze dvou třetin tvořeno vodou a jednu třetinu pak tvoří sušina.

Podle Kamler a kol. (1994) se do konce mixogenní výživy (než larva ztratí zbytky žloutkového váčku) přemění v somatické larvální tkáni přibližně tři čtvrtiny celkové sušiny vajíček (uvažovány jsou především proteiny, které jsou hlavní složkou sušiny). V rámci předložené DP bylo dosaženo podobných výsledků. Během embryonální periody (interval Fe – H₅₀) se v somatické tkáni přeměnilo přibližně 13 % hmotnosti sušiny vajíček. U larev po přechodu na exogenní výživu (při úplné resorpci žloutkového váčku) se přeměnilo v tělní tkáni zhruba 75 % původní hmotnosti sušiny neoplozeného vajíčka. Z toho vyplývá, že během intervalu od oplození po přechod na vnější výživu dochází k nenávratné ztrátě přibližně jedné čtvrtiny hmotnosti sušiny vajíček. Tento hmotnostní úbytek je patrně způsoben ztrátou hmoty při líhnutí (v podobě vaječných obalů) a v podobě energie potřebné k udržení basálního metabolismu, tvorbě orgánů či pohybu. Tímto tak nebyla v rámci předložené DP potvrzena hypotéza uvedená Kamler a kol. (1994) a to, že obsah sušiny v larvách při úplné resorpci žloutkového váčku je vyšší než u vajíček díky absorpci minerálů z vody rybami během periody mixogenní výživy.

Jak bylo zjištěno na základě výsledků předložené DP, v souladu se závěry Kamler a kol. (1994), u keříčkovce červenolemého průměrná energetická hodnota sušiny (vyjádřená pomocí $J \cdot \text{mg sušiny}^{-1}$), podobně jako účinnost energetické konverze (vyjádřená pomocí $\% \cdot \text{mg sušiny}^{-1}$), klesá ve směru: vytřená jikra ($24,1 J \cdot \text{mg sušiny}^{-1}$, 100 %) – čerstvě vylíhlá larva ($22,1 J \cdot \text{mg sušiny}^{-1}$, 92 %) – larva po přechodu na exogenní výživu ($18,7 J \cdot \text{mg sušiny}^{-1}$, 77 %).

Účinnost individuální energetické konverze masy žloutkového váčku (procento energie žloutkového váčku využité na stavbu tělních tkání pro jednoho jedince) dosahuje v průměru o jednu třetinu nižších hodnot v rámci všech teplot ve srovnání s účinností individuální hmotnostní konverze (procento hmotnosti sušiny vytřené jikry využité na stavbu tělních tkání pro jednoho jedince) u larev keříčkovce červenolemého po přechodu na exogenní potravu, jak je patrné na základě výsledků dosažených v rámci předložené DP i práce Kamler a kol. (1994). Při mezidruhovém srovnání, např. se střevlí bahenní, *Eupallasella percunurus* (Pallas, 1811) (45 – 50 % - Kamiński

a kol., 2006), sleděm obecným, *Clupea harengus* (Linnaeus, 1758) (36 a 49 % - Overnell, 1997), ostroretkou stěhovavou, *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758) (45 – 48 % - Kamler a kol., 1998), patří keříčkovce červenolemý mezi druhy s vysokou individuální energetickou konverzí masy žloutkového váčku (60 % - předložená DP, 67 % - Kamler a kol., 1994).

Celkový obsah dusíku je na základě výsledků studie Kamler a kol. (1994) i výsledků předložené DP signifikantně vyšší u larev krátce po vylíhnutí (a to dokonce i po odpreparování žloutkového váčku) než je tomu u čerstvě vytřených jiker (obsah N = 0,8 % celkové sušiny vajíčka). V souladu se závěry práce Kamler a kol. (1994) bylo v rámci předložené DP dále zjištěno, že obsah dusíku v těle larev keříčkovce červenolemého po vylíhnutí je teplotně závislý parametr s nejednotným trendem průběhu v závislosti na teplotě vody, kdy obsah dusíku v tělních tkáních roste (v rozmezí 0,9 – 1,6 % z celkové sušiny · larva⁻¹) se zvyšující se teplotou vody v intervalu teplot 19 – 23 °C. Další zvýšení teploty (z 23 na 25 °C) však naopak vede, podobně jako v případě závěrů Kamler a kol. (1994), k rapidnímu poklesu procentuálního zastoupení dusíku v tkáních vylíhlých larev. Kamler a kol. (1994) pak ještě dodávají, že další nárůst teploty (z 25 na 28,1 °C) má za následek naopak další zvýšení obsahu dusíku v tkáních čerstvě vylíhlých larev.

Při ukončení resorpce masy žloutkového váčku (Re₅₀) je celkový obsah dusíku v těle larev nižší (obsah N se pohyboval v intervalu 0,14 – 0,88 % z celkové sušiny larvy při Re₅₀) v teplotním intervalu 20,6 – 25,2 °C než je tomu u čerstvě vylíhlých larev, jak vyplývá z výsledků Kamler a kol. (1994) i předložené DP. Tento údaj potvrzuje i Kamler a kol. (1994). Další zvýšení teploty z 25 na 28,1 °C pak vede podle Kamler a kol. (1994) ke zvýšení procentuálního zastoupení dusíku v tělních tkání larev po přechodu na exogenní výživu. V rámci předložené DP, bylo při teplotě 20,6 °C dosaženo výrazně nižších hodnot obsahu dusíku v somatických tkáních larev po úplné resorpci žloutkového váčku ve srovnání s ostatními teplotami. Při teplotě 18,9 °C dokonce nebylo dochováno do stádia Re₅₀ dostatečné množství larev pro prvkové analýzy. Toto zjištění vypovídá o tom, že ještě teploty okolo 21 °C nepředstavují z bioenergetického hlediska zdaleka optimální teplotní podmínky pro odchov keříčkovce červenolemého.

Výše popsaný trend obsahu dusíku v sušině somatických tkáních larev keříčkovce červenolemého při vylíhnutí i po přechodu na exogenní výživu se shoduje s trendem popsaným Kamler a kol. (1994) (viz výše), avšak absolutní hodnoty obsahu dusíku ve tkáních larev naměřené v rámci předložené DP představují mnohem nižší, o jeden řád nižší, hodnoty než výsledky uváděné Kamler a kol. (1994). Důvod této diskrepance může být pravděpodobně odlišnost v metodě použité pro stanovení dusíku u obou prací.

Síra z hlediska svého obsahu v jikrách i tělních tkáních larev a dalších ontogenetických stádií představuje mikrobiogenní prvek (procentické zastoupení síry ve tkáních ryb je v řádu desetin až jednotek procent). Přesto je velice důležitým chemickým prvkem převážně během rané ontogeneze ryb. Kamler a kol. (1994) uvádí, že sušina vajíček keříčkovce červenolemého obsahuje oproti larvám vysoký obsah síry, jenž může být způsoben přítomností mukopolysacharidů, které obsahují síru a jsou uvolňovány během procesu líhnutí. Obsah síry v jikrách byl v rámci výsledků předložené DP zjištěn na hladině cca 0,6 % z celkové sušiny vajíčka. Při líhnutí se obsah síry v těle larev po odpreparování žloutkového váčku zvyšoval (rozmezí 0,4 – 1,4 % z celkové sušiny · larva⁻¹) se stoupající teplotou vody v intervalu 18,9 – 22,9 °C, jak je patrné z výsledků předložené DP i Kamler a kol. (1994). Podle Kamler a kol. (1994) další zvýšení teploty (z 22 °C na 25 °C) vede k poklesu procentuálního zastoupení síry v čerstvě vylíhlých larvách a naopak další nárůst teploty (z 25 na 28,1 °C) má za následek další zvýšení obsahu síry v larvách po vylíhnutí. Obsah síry v těle larev po ukončení resorpce žloutkového váčku (Re₅₀) má stoupající tendenci (rozmezí hodnot: 0,3 – 0,7 % z celkové sušiny · larva⁻¹) s rostoucí teplotou vody v intervalu 20,6 – 25, 2 °C, jak vyplývá z výsledků předložené DP i výsledků Kamler a kol. (1994). Podle Kamler a kol. (1994) vede další zvýšení teploty (z 25 na 28,1 °C) ke snížení obsahu síry v těle larev po přechodu na exogenní výživu. V případě obsahu síry v jikrách a dále pak v larvách však výše popsané trendy (v rámci předložené DP i práce Kamler a kol., 1994) nemusí být obecně validní, neboť vedle toho, že obsah síry jak v jikrách, tak i v tkáních embryí, larev a dalších ontogenetických stádií je silně závislý na kvalitě rodičovské generace (včetně podmínek chovu generačních ryb), tak obsah síry obecně nabývá hodnot pouze v řádu desetin

hmotnostního procenta sušiny. Z toho vyplývá, že je možné při zpracování vzorků během chemických analýz udělat chybu a popsat tak de facto neexistující závislosti obsahu tohoto prvku v jikrách i tělních tkáních ryb v závislosti na teplotě vody (této skutečnosti nasvědčuje i výše popsaná nejednotnost vztahu obsahu síry a teploty vody).

Procentuální zastoupení uhlíku v sušině podle Kamler a kol. (1994) klesá ve směru jikra – čerstvě vylíhlá larva – larva po přechodu na exogenní výživu. V rámci předložené DP byl však nalezen vyšší obsah uhlíku v čerstvě vylíhlých larvách keříčkovce červenolemého (42,5 – 53,5 % z celkové sušiny · larva⁻¹) než ve vytřených jikrách (41 % z celkové sušiny · larva⁻¹), kdy obsah uhlíku v sušině vykulených larev klesal s rostoucí teplotou vody v intervalu 18,9 – 22,9 °C (53,5 – 42,5 % z celkové sušiny · larva⁻¹). Podobný trend v rámci popsaných teplot popisuje i Kamler a kol. (1994). Další zvýšení teplot (z 22 na 25 °C) vede podle Kamler a kol. (1994) ke snížení obsahu uhlíku v těle vylíhlých larev. V rámci předložené DP byl však při tomto zvýšení teplot pozorován nárůst (46 % z celkové sušiny · larva⁻¹) procentického zastoupení uhlíku v tělních tkáních čerstvě vykulených larev.

Při ukončení resorpce žloutkového váčku je obsah uhlíku v těle jedinců v průměru nižší v porovnání se situací u čerstvě vylíhlých larev, jak je patrné z výsledků předložené DP (výjimku tvořila teplota 20,6 °C) i práce Kamler a kol. (1994).

V souladu s výsledky Kamler a kol. (1994), bylo v rámci předložené DP zjištěno, že procentické zastoupení uhlíku v tělech larev keříčkovce červenolemého po přechodu na exogenní výživu roste v intervalu 22,9 – 25,2 °C. Další zvýšení teploty (z 25 na 28 °C) pak vede podle Kamler a kol. (1994) naopak k poklesu obsahu uhlíku v larvách po úplné resorpci masy žloutkového váčku.

Na základě výsledků předložené DP (v kombinaci s výsledky prací Verreth a Den Biemen, 1987; Kamler a kol., 1994) se z bioenergetického hlediska jako optimální teplotní podmínky pro odchov raných ontogenetických stádií (násad pro další chov v podmínkách recirkulačních akvakulturních systémů) keříčkovce červenolemého jeví teploty v rozmezí 23 – 28 °C.

7. ZÁVĚR

- 1) Délka inkubační periody (interval od oplození vajíček do okamžiku vylíhnutí 50 % jedinců; $Fe - H_{50}$), periody líhnutí (interval od vylíhnutí 5 % jedinců do vylíhnutí 95 % jedinců; $H_5 - H_{95}$), periody od vylíhnutí do zahájení příjmu exogenní potravy ($H_{50} - S_{50}$) a periody od vylíhnutí do úplné resorpce žloutkového váčku ($H_{50} - Re_{50}$) keříčkovce červenolemého klesá se zvyšující se teplotou vody.
- 2) Díky podávání exogenní potravy je významně prodloužena délka periody $H_{50} - Re_{50}$ a zvětšena velikost larev [vyjádřeno pomocí celkové délky těla (TL), délky těla (SL) a suché hmotnosti (Wd)] při Re_{50} , ve srovnání s odchovem larev bez podávání umělých krmiv.
- 3) Velikost (TL, SL a Wd) larev při líhnutí (H_{50}), zahájení příjmu exogenní potravy (S_{50}) a úplné resorpci žloutkového váčku (Re_{50} , kdy je larvám předkládána exogenní potrava) klesá s rostoucí teplotou vody. Naopak v případě nekrmení larev vnější potravou lze považovat velikost larev při Re_{50} za teplotně nezávislý parametr (s rostoucí či klesající teplotou se velikost larev významně nemění).
- 4) Objem žloutkového váčku larev (YsV) keříčkovce červenolemého při líhnutí (H_{50}) pozitivně koreluje s iniciální velikostí čerstvě vytřených vajíček, tj. s rostoucí velikostí neoplozených jiker se zvětšuje velikost žloutkového váčku u čerstvě vylíhlých larev.
- 5) Kompozice (obsah sušiny, energetická hodnota sušiny, obsah dusíku, síry a uhlíku) těl larev při H_{50} a larev při Re_{50} je závislá na teplotě vody.
- 6) Keříčkovce červenolemý patří mezi druhy s vysokou individuální energetickou konverzí masы žloutkového váčku (v průměru $60 \% \cdot ks^{-1}$).
- 7) Zóna teplotní tolerance z hlediska přežívání pro ranou ontogenezi keříčkovce červenolemého leží mezi 19 a 33 °C s teplotním optimem mezi 23 a 30 °C. Suboptimální teploty leží v intervalu 21 – 23 °C a 30 – 33 °C. Teploty pod 17,5 °C a nad 35,5 °C lze považovat za letální již pro embryonální periodu (interval $Fe - H_{50}$), teploty pod 19 °C a nad 33 °C pak za letální pro larvální periodu (interval $H_{50} - Re_{50}$) vývoje.
- 8) Teplotní optimum pro odchov raných ontogenetických stádií keříčkovce červenolemého z bioenergetického hlediska leží mezi 23 a 28 °C.

8. PŘEHLED POUŽITÉ LITERATURY

- 1) Adamek, J. (1994): Rozród, podchów suma afrykanskiego *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822). Czesc II – Komunikaty Rybackie, 1: 11-13.
- 2) Adamek, J. (2001): Sum afrykanski – Technologia chowu. Instytut Rybactwa Srodladowego, Olsztyn, 50s.
- 3) Adámek, Z. (1994): Letní chov tilapie a sumečka afrického v rybnících. JU v ČB VÚRH ve Vodňanech, Edice metodik č. 43, 12 s.
- 4) Adámek, Z., Sukop, I. (1995): Summer outdoor culture of African catfish (*Clarias gariepinus*) and tilapias (*Oreochromis niloticus* and *O. aureus*). Aquatic Living Resources, 8: 445-448.
- 5) Alderdice, D. F., Forrester, C. R. (1974): Early development and distribution of the flathead sole (*Hippoglossoides elassodon*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 31: 1899-1918.
- 6) Appelbaum, S. (1989): Can inert diets be used more successfully for feeding larval fish? (Thoughts based on indoor observations). Polskie Archiwum Hydrobiologii, 36 (4): 435-437.
- 7) Appelbaum, S., Kamler, E. (2000): Survival, growth, metabolism and behaviour of *Clarias gariepinus* (Burchell, 1822) early stages under different light conditions. Aquaculture, 22: 269-287.
- 8) Balon, E. K. (1975): Terminology of intervals in fish development. Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 32: 1663-1670.
- 9) Balon, E. K. (1986): Saltatory ontogeny and evolution. Rivista di Biology Forum, 79: 151-190.
- 10) Balon, E. K. (1990): Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. Guelph Ichthyology Reviews, 1: 1-48.
- 11) Balon, E. K. (1999): Alternative ways to become a juvenile or a definitive phenotype (and on some persisting linguistic offenses). Environmental Biology of Fishes, 56: 17-38.

- 12) Balon, E. K. (ed.) (1985): Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives. Developments in Environmental Biology of Fishes 5, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht, Holandsko, 280 s.
- 13) Baruš, V., Oliva, O. (eds) (1995): Mihulovci a ryby (2). Academia. Praha, 698 s.
- 14) Blaxter, J. H. S. (1969): Development: eggs and larvae. Fish Physiology, 3: 177-252.
- 15) Blaxter, J. H. S. (1992): The effect of temperature on larval fishes. Netherlands Journal of Zoology, 42: 336-357.
- 16) Blaxter, J. H. S., Hempel, G. (1963): The influence the egg size on herring larvae (*Clupea harengus*). Journal du Conseil Permanent International pour l'Exploration de la Mer, 28, 211-240.
- 17) Brett, J. R. (1979): Environmental factors and growth. Fish Physiology, 8: 599-675.
- 18) Britz, P. J., Pienaar, A. G. (1992): Laboratory experiments on the effects of light and cover on the behaviour and growth of African catfish, *Clarias gariepinus* (Pisces Clariidae). Journal of Zoology, 227: 43-62.
- 19) Brooks, S., Tyler, C. R., Sumpter, J. P. (1997): Egg quality in fish: What makes a good egg? Reviews in Fish Biology and Fisheries, 7: 387-416.
- 20) Brzuska, E., Kouřil, J., Adamek, J., Stupka, Z., Bekh, V. (2004): The application of/D-Tle⁶, ProNHEt⁹/mGnRH (Lecirelin) with the dopaminergic inhibitor metoclopramide to stimulate ovulation in African catfish (*Clarias gariepinus*). Czech Journal of Animal Science, 49 (7): 303-312.
- 21) Buznikov, G. A. (1961): Hyaluronidase and hatching enzyme in embryogenesis of teleost fishes. In: Kryzhanovskij, S. G. (ed.). Raboty po Ekologicheskoj Morfologii i Fiziologii Ryb. Trudy Instituta Morfologii Zivotnych AN SSSR, 33, s. 173-218 (v ruštině).
- 22) Cohen, J. (1979): Maternal constraints in development. In: Newth, D. R., Balls, M. (eds.). Maternal Effects in Development. Cambridge University Press. Cambridge, s. 1-28.
- 23) Dave, G. (1985): The influence of pH on the toxicity of aluminium, cadmium, and iron to eggs and larvae of the zebrafish, *Brachydanio rerio*. Ecotoxicology and Environmental Safety, 10: 253-267.

- 24) De Graaf, G., Janssen, J. (1996): Handbook on the artificial reproduction and pond rearing of the african catfish *Clarias gariepinus* in sub-saharan Africa. Nefisco foundation. Amsterdam. Holandsko. FAO. Fisheries Technical Paper č. 362 Rome, M-44, 109 s.
- 25) De Leew, R., Goos, Th. J. H., Richter, J. J. C., Eding, H. E. (1985): Pimozide – LHRHa induced breeding of the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell). *Aquaculture*, 44: 295-302.
- 26) DiMichele, L., Powers, D. A., DiMichele, J. A. (1986): Developmental and physiological consequences of genetic variation at enzyme synthesizing loci in *Fundulus heteroclitus*. *American Zoologist*, 26: 201-208.
- 27) Docker, M. F., Medland, T. E., Beamish, F. W. H. (1986): Energy requirements and survival in embryos mottled sculpin (*Cottus vairdi*). *Journal of Zoology*, 64: 1104-1109.
- 28) Dostatni, D., Luczynski, M. (1991): Duration of eleutheroembryonic phase of *Coregonus albula* (L.) larvae reared at different constant temperatures. *Aquaculture and Fisheries Management*, 22: 19-24.
- 29) Drozd, B. (2011): Study of selected population parameters of weatherfish *Misgurnus fossilis* (Cypriniformes, Cobitidae): early life history and status of ploidy in fish from Lužnice River floodplain area. Doktorská disertační práce, Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, Vodňany, 122 s.
- 30) Dubský, K., Kouřil, J., Šrámek, V. (2003): *Obecné rybářství*. Informatorium. Praha. 308 s.
- 31) Duis, K. (2001): Toxicity of acidic post-mining lake water to early life stages of tench, *Tinca tinca* (Cyprinidae). *Water Air Soil Pollution*, 132: 373-388.
- 32) Elliott, J. M. (1984): Numerical changes and population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta* in a lake district stream, 1966-1983. *Journal of Animal Ecology*, 53: 327-50.
- 33) Escaffre, A. M., Bergot, P. (1984): Utilization of the yolk in rainbow trout alevins (*Salmo gairdneri* Richardson): effect of egg size. *Reproduction Nutrition Development*, 24: 449-460.

- 34) Fleger-Balon, Ch. (1989): Direct and indirect development in fishes – examples of alternative life-history styles. In: Bruton, M. N. (ed.). Alternative life-history styles of animals. Perspective in Vertebrate Science. 6. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht. Holandsko, s. 71-100.
- 35) Formicki, K., Bonislawska, M., Jasiński, M. (1997): Spatial orientation of trout (*Salmo trutta* L.) and rainbow trout (*Onconhyrchus mykiss* Walbaum) embryos in natural and artificial magnetic fields. *Reproduction Nutrition Development*, 27: 29-40.
- 36) Formicki, K., Sadowski, M., Tanski, A., Korzelecka-Orkisz, A., Winnicki A. (2004): Behaviour of trout (*Salmo trutta* L.) larvae and fry in a constant magnetic field. *Journal of Applied Ichthyology*, 20: 290–294.
- 37) Formicki, K., Winnicki, A. (1998): Reactions of fish embryos and larvae to constant magnetic fields. *Italian Journal of Zoology*, 65: 479-482.
- 38) Fuiman, L. A. (1994): The interplay of ontogeny and scaling in the interactions of fish larvae and their predators. *Journal of Fish Biology*, 45: 5-79.
- 39) Fuiman, L. A., Higgs, D. M. (1997): Ontogeny, growth and the recruitment process. In: Chambers, R. C., Trippel, E. A. (eds.). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall, Londýn, Velká Británie, s. 225-249.
- 40) Fuiman, L. A., Trojnar, J. R. (1980): Factors affecting egg diameter of white suckers (*Catostomus commersoni*). *Copeia*, 4: 699-704.
- 41) Gall, G. A. E. (1974): Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. *California Fish and Game*, 60: 26-35.
- 42) Geffen, A. J. (2002): Length of gerring larvae in relation to age and time of hatching. *Journal of Fish Biology*, 60: 479-485.
- 43) Gorodilov, Y. N. (1996): Description of the early ontogeny of the Atlantic salmon, *Salmo salar*, with a novel system of interval (state) identification. *Environmental Biology of Fishes*, 47: 109-127.
- 44) Goryczko, K. (1968): Feeding of salmonid fish with granulated feed. *Opracowanie Zakładu Gospodarki Rybackiej w Rzekach i Zbiornikach Zaporowych*. Instytut Rybactwa Srodladowego č. 26, Olsztyn, Polsko, 15 s.

- 45) Green, B. S., Fisher, R. (2004): Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 299, 115 – 132.
- 46) Hamáčková, J., Kouřil, J., Masár, J., Turanský, R. (2007): Technologie chovu keříčkovce jihoafrického – sumečka afrického (*Clarias gariepinus*). JU v ČB VÚRH ve Vodňanech, Edice metodik č. 22, 19 s.
- 47) Hanel, L. (1997). Klíč k určování ryb a mihulí. 1. Vydání, EkoCentrum Brno, 85 s.
- 48) Hanel, L., Novák, J., (2004): České názvy živočichů V. Ryby a rybovití obratlovci (Pisces) 4: Paprskoploutví (Actinopterygii) – Kostnatí (Neopterygii) – Trnobříšší (Characiformes) – Nahohřbetí (Gymnotiformes). Národní muzeum (zoologické oddělení), Praha, 172 s.
- 49) Hayes, F. R., Armstrong, F. H. (1943): Growth of the salmon embryo. *Canadian Journal of Research*, 21D: 19-33.
- 50) Hayes, F., Pelluet, D., Gorham, E. (1953): Some effects of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology*, 31: 42-51.
- 51) Haylor, G. S., Mollah, M. F. A. (1995): Controlled hatchery production of African catfish, *Clarias gariepinus*: the influence of temperature on early development. *Aquatic Living Resources*, 8: 431-438.
- 52) Haylor, G. S., Oyegunwa, O. (1993): Onset of airbreathing and development of accessory breathing organs in relation to temperature in the African catfish, *Clarias gariepinus* (Burchell). *Aquaculture and Fisheries Management*, 24: 253-60.
- 53) Hecht, T., Appelbaum, S. (1988): Observations on intraspecific aggression and coeval sibling cannibalism in juvenile *Clarias gariepinus* (Claridae Pisces) under controlled conditions. *Journal of Zoology*, 214: 21-44.
- 54) Hogendoorn, H. (1977): Progress in the controlled propagation of *Clarias lazera* (Cuvier and Valenciennes). *Actes de Coloques du C. N. E. X. O.*, 4: 123-130.
- 55) Hogendoorn, H., Vismans, M. M. (1980): Controlled propagation of the African catfish, *Clarias lazera* (C. and W.). II. Artificial reproduction. *Aquaculture*, 21: 39-53.

- 56) Holliday, F. G. T., Blaxter, J. H. A. (1960): The effects of salinity on the developing eggs and larvae of the herring. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 39: 591-603.
- 57) Howell, H. (1980): Temperature effects on growth and yolk utilization in yellowtail flounder, *Limanda ferruginea*, yolk-sac larvae. *Fishery Bulletin*, 78: 731-739.
- 58) Hubbs, C. L. (1943): Terminology of early stages of fishes. *Copeia*, 4: 260.
- 59) Chernyaev, Zh. A. (1981): Effect of temperature and light on embryonic development of coregonid fishes in the Baikal Lake. In: Reshetnikoc, Yu. S. (eds.). *Tezisy Dokl. Vtorogo Vsesoyuzn. Soveshch. Po Biologii i Biotekhnike Razvedeniya Sigovykh Ryb. Ministerstvo Rybnogo Khozjajstva SSSR, Akademiya Nauk AAAR, Petrozavodsk, SSSR, s. 22-25 (v ruštině)*.
- 60) Jantrarotai, W., Boonman, C. (1996): Use of dried layer waste in diets for hybrid catfish *Clarias macrocephalus x C. gariepinus*. *The Progressive Fish-Culturish*. 58: 273-276.
- 61) Jezierska, B., Witeska, M. (2001): *Metal Toxicity to Fish*. Wydawnictwo Akademii Podlaskiej, Siedlce, Polsko, 318 s.
- 62) Johns, D. M., Howell, W. H., Klein-MacPhee, G. (1981): Yolk utilization and growth to yolk-sac absorption in summer flounder (*Paralichthys dentatus*) larvae at constant and cyclic temperatures. *Marine Biology*, 63: 301-308.
- 63) Jones, A. (1972): Studies on egg development and larval rearing of turbot *Scophthalmus maximus* L. in the laboratory. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 52: 965-86.
- 64) Kamiński, R., Kamler, E., Korwin-Kossakowski, M., Myszkowski, L., Wolnicki, J. (2006): Effects of different incubation temperatures on the yolk-feeding stage of *Eupallasella percnurus* (Pallas). *Journal of Fish Biology*, 68: 1077 – 1090.
- 65) Kamler, E. (1976): Variability of respiration and body composition during early developmental stages of carp. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 23: 431-485.
- 66) Kamler, E. (1992): *Early life history of fish: An energetics approach*. Fish and Fisheries Series. 4, Chapman & Hall, Londýn, Velká Británie, 267 s.

- 67) Kamler, E. (2002): Ontogeny of yolk-feeding fish: an ecological perspective. *Fish Biology and Fisheries*, 12: 79-103.
- 68) Kamler, E. (2005): Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 15: 399–421.
- 69) Kamler, E. (2008): Resource allocation in yolk-feeding fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18: 143-200.
- 70) Kamler, E., Kato, T. (1983): Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and egg size. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 30: 271-306.
- 71) Kamler, E., Keckeis, H., Bauer-Nemeschkal, E. (1998): Temperature induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. *Journal of Fish Biology*, 53: 658-682.
- 72) Kamler, E., Slamińska, M., Kuczyński, M., Hamáčková, J., Kouřil, J., Dabrowski, R. (1994): Temperature-induced changes of early development and yolk utilization in the African catfish *Clarias gariepinus*. *Journal of Fish Biology*, 44: 311-326.
- 73) Kinne, O., Kinne, E. M. (1962): Rates of development in embryos of a cyprinodont fish exposed to different temperature-salinity-oxygen combinations. *Canadian Journal of Zoology*, 40: 231-253.
- 74) Kokurewicz, B. (1970): The effect of temperature on embryonic development of *Tinca tinca* (L.) and *Rutilus rutilus* (L.). *Zoologica Poloniae*, 20: 317-37.
- 75) Konkurewicz, B. (1971): Warunki termiczne a rozwój i rozrod niektórych gatunków. *Samodzielna Pracownia Upowszechniania Postępu IRS* č. 47, Wrocław, Zabieniec, Polsko, 18 s.
- 76) Kostomarova, A. A. (1991): The loach *Misgurnus fossilis*. In: Dettlaff, T. A., Vassetzky, S. G. (eds.): *Animal species for developmental studies: vertebrates*. Plenum Publishing, New York, USA, s. 125-144.
- 77) Kouřil, J., Hamáčková, J., Barth, T. (1992): Indukce ovulace jikernaček sumečka afrického (*Clarias gariepinus*) pomocí analogu GnRH, dopaminergního inhibitoru isofloxythepinu a kapří hypofýzy. In: *Sborník z konference Ichtyologické sekcie Slovenské zoologické spoločnosti pri SAV*, Bratislava, Slovensko, s. 81-85.

- 78) Kryzhanovskij, S. G. (1949): Ekologo-morfologičeskije zakonomernosti razvitija karpovyh, vjunovyh i somovyh ryb (Cyprinoidei i Siluroidei) [The rules of ecological and morphological development in cyprinid-, cobitid- and sheatfishes (Cyprinoidea and Siluroidea)]. Trudy Instituta Morfologii Životnyh AN SSSR, 1, 5-332 (v ruštině).
- 79) Kůrka, R., Prokeš, M., Baruš, V. (2000): Biometrical characteristics of *Clarias gariepinus*, aquaculture reared in the Czech Republic. In: Mikešová, J. (ed): Sborník referátů ze IV. České ichtyologické konference, JU v ČB VÚRH ve Vodňanech, Vodňany, s. 131-135.
- 80) Laitinen, M. (1994): Calcium and magnesium concentrations in ova, bone and muscle and wuality of reproductive products of the perch (*Perca fluviatilis* L.) in an acid and a neutral lake. Polskie Archiwum Hydrobiologii, 41: 495-506.
- 81) Lapkin, V. V., Svirskij, A. M., Golovanov, V. K. (1981): Vozrastnaja dynamika izbirajemyh i letalnyh temperatur ryb. Zoologičeskii Žurnal, 60 (12): 1792-1801.
- 82) Legendre, M. (1986): Seasonal changes in sexual maturity and HCG-induced breeding of the catfish, *Heterobranchus longifilis* Val. (Clariidae), reared in Ebrié Lagoon (Ivory Coast). Aquaculture, 55: 201-213.
- 83) Legendre, M., Teugels, G. G. (1991): Development and thermal tolerance of eggs in *Heterobranchus longifilis* and comparison of larval developments of *H. longifilis* and *Clarias gariepinus*. Aquatic Living Resources, 4: 227-240.
- 84) Leitritz, E., Lewis, R. C. (1976): Trout and salmon culture. State of California of Fish and Game. Fish Bulletin, 164: 1-196.
- 85) Luczyński, M., Kirklewska, A. (1984): Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature. Aquaculture, 42: 43-55.
- 86) MacCrimmon, H. R., Kwain, W. (1969): Influence of light on early development and meristic characters in the rainbow trout, *Salmo gairnderi* Richardson. Canadian Journal of Zoology, 47: 631-637.
- 87) Martell, D. J., Kieffer, J. S., Trippel, E. A. (2005): Effects of temperature during early life history on embryonic and larval development and growth in haddock. Journal of Fish Biology, 66: 1558-1575.

- 88) Masár, J., Turanský, R., Krupka, I. (1998): Možnosti zavedenia umelého chovu sumca nílského u nás. Slovenský chov, 1: 29.
- 89) Nelson, J. S. (2006): Fishes of the world. 4. vydání, John Wiley & Sons, New York, USA, 601 s.
- 90) Ojanguren, A. F., Braña, F. (2003): Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. Journal of Fish Biology, 62: 580-590.
- 91) Osman, A. G. M., Wuertz, S., Mekkawy, I. A., Verreth, J., Kirschbaum, F. (2008): Journal of Applied Ichthyology, 24: 187-195.
- 92) Overnell, J. (1997): Temperature and efficiency of development during endogenous feeding in gerring embryos and yolk-sac larvae. Journal of Fish Biology, 50: 358-365.
- 93) Ozernyuk, N. D., Alexeeva, T. A., Ziniciyev, V. V., Zotin, A. I. (1987): Ob optimalnykh usloviyakh induktsii ikry [The optimal condition for fish egg incubation]. Rybnoje Chozjajstvo, 7: 44-47 (v ruštině).
- 94) Panagiotaki, P., Geffen, A. J. (1992): Parental effects on size variation in fish larvae. Journal of Fish Biology, 41: 37-42.
- 95) Pavlov, D. A. (1989): Lososevye (biologiya razvitiya i vosproizvodstvo). Izd-vo MGU, Moskva, Rusko, 214 s. (v ruštině)
- 96) Pavlov, D. A. (2007): Morfologičeskaja izmenčivost v rannem ontogenezi kostistych ryb. Geos. Moskva. 263 s. (v ruštině)
- 97) Peňáz, M. (1974): Influence of water temperature on incubation and hatching in *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758). Zoologické Listy, 23: 53-59.
- 98) Peňáz, M. (1983): Ecomorphological laws and saltation in the early ontogeny of Salmonoidei. Folia Zoologica, 32 (4): 365-373.
- 99) Peňáz, M. (2000): Towards classification and terminology of early life history stages in fishes (Jak v klasifikaci a terminologii raných vývojových stádií ryb). In: Mikešová, J. (Ed.): Sborník referátů ze IV. České ichtyologické konference, JU v ČB VÚRH ve Vodňanech, s. 243-248.
- 100) Peňáz, M. (2001): A general framework of fish ontogeny: a review of the ongoing debate. Folia Zoologica, 50 (4): 241-256.

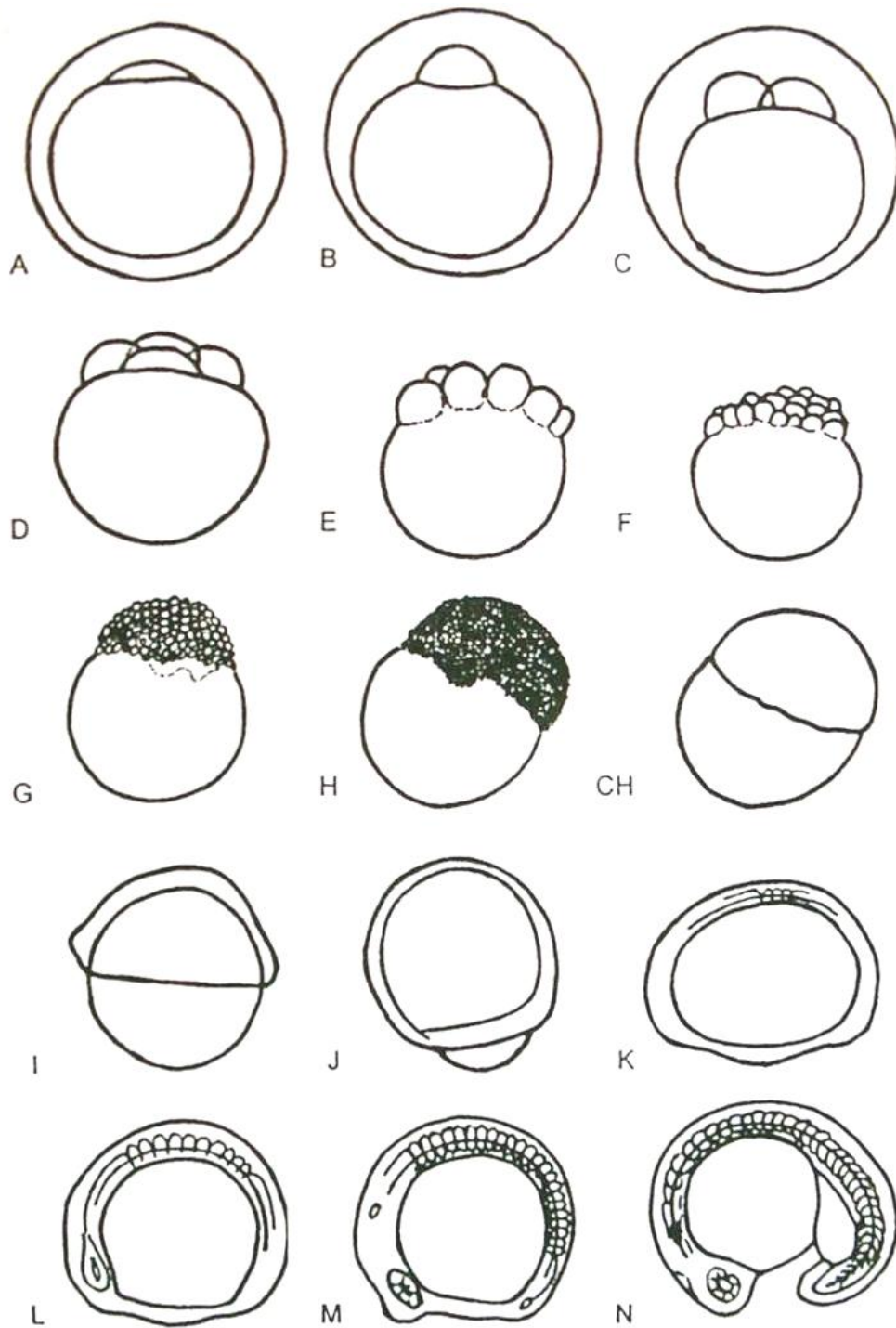
- 101) Peňáz, M., Prokeš, M., Kouřil, J., Hamáčková, J. (1983): Early development of the carp, *Cyprinus carpio*. Acta Scintarium Naturalium Academiae Scintarum Bohemoslovacae, Brno, 17: 1-40.
- 102) Peňáz, M., Štěrba, O. (1969): Notes on the incubation period, growth and mortality of the chub, *Leuciscus cephalus* (Linné, 1758), in the early life-history stages. Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovenicae, 33: 56-70.
- 103) Pepin, P., Orr, D. C., Anderson, J. T. (1997): Time to hatch and larval size in relation to temperature and egg size in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 54: 2-10.
- 104) Peterson, R. H., Daye, P. G., Metcalfe, J. L. (1980): Inhibition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) hatching at low pH. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 37: 770-774.
- 105) Pokorný, J., Lucký, Z., Lusk, S., Pohunek, M., Jurák, M., Štědranský, E., Prášil, O. (2004): Velký encyklopedický rybářský slovník. Fraus, Plzeň, 649 s.
- 106) Quantz, G. (1985): Use of endogenous energy sources by larval turbot, *Scophthalmus maximus*. Transactions of the American Fisheries Society, 114: 558-563.
- 107) Raciborski, K. (1987): Energy and protein transformation in sea trout (*Salmo trutta* L.) larvae during transition from yolk to external food. Polskie Archiwum Hydrobiologii, 34: 437-502.
- 108) Rask, M. (1983): The effect of low pH on perch, *Perca fluviatilis* L., 1. Effect of low pH on the development of eggs of perch. Annales Zoologici Fennici, 20: 73-76.
- 109) Rass, T. S. (1946): [Stages of ontogeny in teleost fishes]. Stupeni ontogeneza kostistykh ryb (Teleostei). Zoologicheskii Zhurnal, 25(2): 26-48. (v ruštině)
- 110) Rass, T. S. (1948): [On the life periods and regularities of development and growth of fishes]. O periodakh zhizni a zakonomernostyakh razvitiya i rosta ryb. Izvestiya AN SSSR, seriya Biologicheskaya, 3: 236-251. (v ruštině)
- 111) Rojas-Beltran, R., Gillet, C. (1995): The quality of eggs and larvae of whitefish *Coregonus lavaretus* L. from Lake Léman: effects of female origin. Archiv für Hydrobiologie, 46 (Special Issue): 309-314.

- 112) Rombough, P. J. (1985): Initial egg weight, time to maximum alevin wet weight, and optimal ponding times for chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42: 287-291.
- 113) Rothbard, S. (1981): Induced reproduction in cultivated cyprinids. The common carp and the group of Chinese carps: 1. The technique of induction, spawning and hatching. Bamidgeh, 33: 103-121.
- 114) Ryzhkov, L. P. (1976): Morpho-Physiological Peculiarities and Transformation of Matter and Energy in Early Development of Freshwater Salmonid Fishes. Kareliya. Petrozavodsk, SSSR. 288 s. (v ruštině)
- 115) Sapp, J. (1987): Beyond the gene. Cytoplasmic inheritance and the struggle for authority in genetics. Oxford University Press. New York. 266 s.
- 116) Sayer, M. S. J., Reader, J. P., Dalziel, T. T. K. (1993): Freshwater acidification: effects on the early life stages of fish. Reviews in Fish Biology and Fisheries, 3: 95-132.
- 117) Shireman, J. V., Smith, C. R. (1983): Synopsis of biological data on the grass carp, *Ctenopharyngodon idella* (Cuvier and Valenciennes, 1844). OSN FAO Fisheries Synopses, 135: 86 s.
- 118) Sládeček, F. (1986): Rozmnožování a vývoj živočichů – Základy vývojové biologie. Academia. Praha. 478 s.
- 119) Slomińska, I., Wilkońska, H., Jeierska, B. (1995): Comparison of vendace eggs incubation from different lakes. Komunikaty Rybackie 1, 8-10.
- 120) Takii, K., Nakamura, M., Tanaka, Y., Kumai, H. (1995): Diluted rotifer, *Brachionus plicatilis* (Muller), extract as culture medium stimulates hatching of red sea bream, *Pagrus major* (Temminck & Schlegel). Aquaculture Research, 26: 243-247.
- 121) Takii, K., Seoka, M., Nakamura, M., Tanak, Y., Kumai, H. (1997): Amino acids stimulate hatching of red sea bream, *Pagrus major*. Suiuanshoku, 45: 109-113.
- 122) Tatarko, K. I. (1965): Effect of temperature on the embryonic development in *Necora puber* (Brachyura, Portunidae). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 71: 787-98.

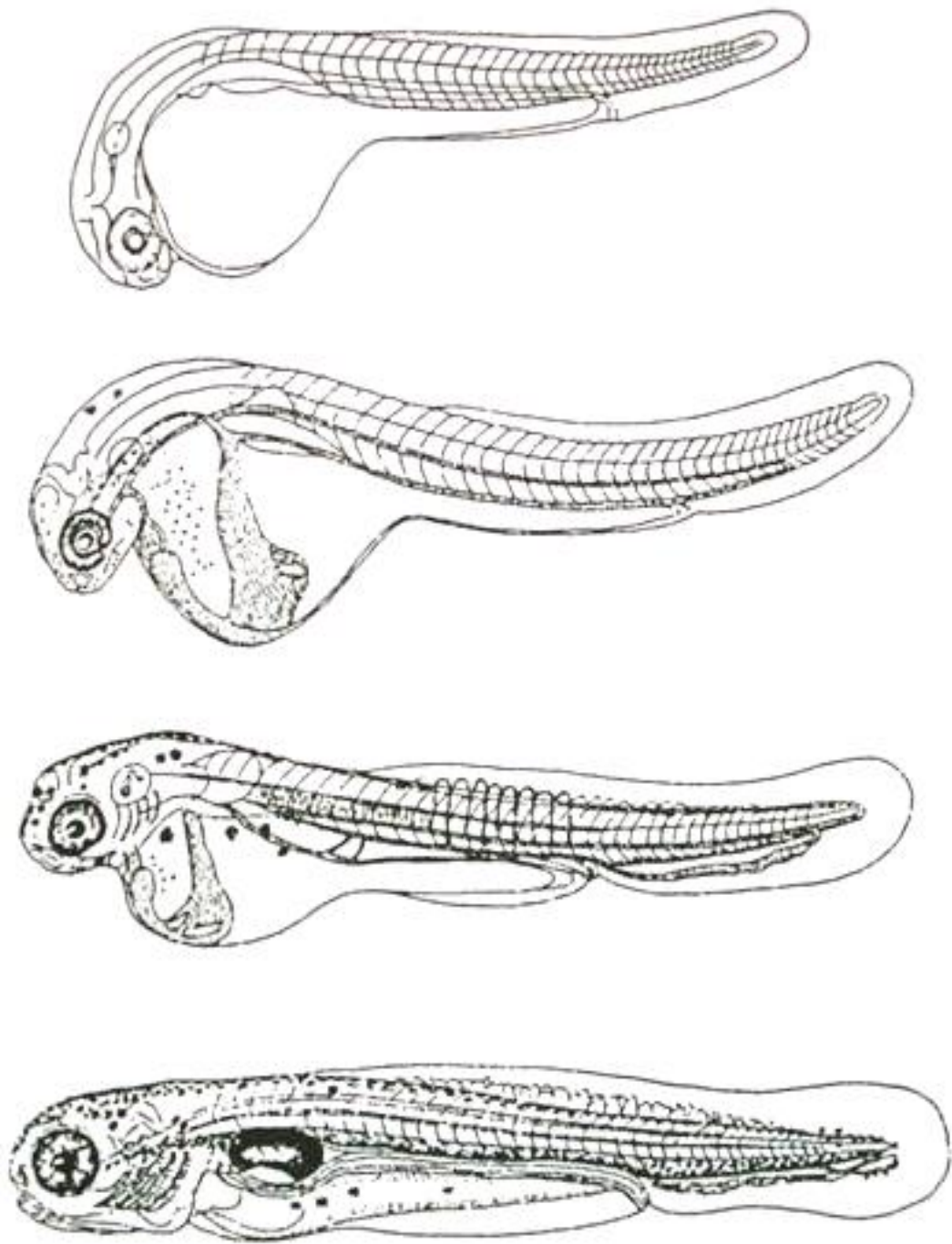
- 123) Thorpe, J. E., Miles, M. S., Keay, D. S. (1984): Developmental rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture*, 43: 289-305.
- 124) Toetz, D. W. (1966): The change from endogenous to exogenous sources of energy in bluegill sunfish larvae. *Investments in Indiana Lakes and Streams*, 7: 115-146.
- 125) Urho, L. (2002): Characters of larvae – what are they? *Folia Zoologica*, 51 (3): 161-256.
- 126) Valtonen, T., Laitinen, M. (1988): Acid stress in respect to calcium and magnesium concentrations in the plasma of perch during maturation and spawning. *Environmental Biology of Fishes*, 22: 147-154.
- 127) Vasnetsov, V. V. (1953): [Developmental stages of bony fishes]. In: Pavlovskij, E. N. (ed.). *Ocherki po Obshchim Voprosam Ikhtiologii*. Akademiya Nauk Press, Moskva, Rusko, s. 207-217. (v ruštině)
- 128) Verreth, J., Den Biemen, H. (1987): Quantitative feed requirements of African catfish (*Clarias gariepinus* Burchell) larvae fed with decapsulated cysts of *Artemia*. I. The effect of temperature and feeding level. *Aquaculture*, 63: 251-267.
- 129) Viveen, W. J. A. R., Richter, C. J. J., Van Oordt, P. G. W. J., Janssen, J. A. L., Huisman, E. A. (1986): Practical manual for the culture of the African catfish (*Clarias gariepinus*). The Netherlands Ministry for Development Cooperation. Section for Research and Technology. Hague, Holandsko, 128 s.
- 130) Vovk, P. S. (1974): [Reactions of grass carp embryos and larvae on temperature]. In: Vladimirov (ed.). *Raznokachestvennost Rannego Ontogeneza y Ryb VI Naukova Dumka, Kiev, Ukrajina (SSSR)*, s. 191-226. (v ruštině)
- 131) Wieser, W. (1991): Physiological energetics and ecophysiology. In: Winfield, I. J. Nelson, J. S. (eds.). *Cyprinid Fishes: Systematics, Biology and exploitation*. Fish and Fisheries Series. 3. Chapman & Hall, Londýn, Velká Británie. s. 426-455.
- 132) Winberg, G. G. (1971): *Methods for the Estimation of Production of Aquatic Animals*. Academic Press, Londýn, Velká Británie, 175 s.
- 133) Winberg, G. G. (1987): [Effect of temperature on the rate of ontogenetic development]. In: Alimov, A. F. (ed.). *Produksionnogi biologicheskie Issledovaniya Vodnykh Ekosistem*. Trudy Instituta Morfologii Zivotnykh AN SSSR, 165, s. 5-34 (v ruštině)

- 134) Wootton, R. J. (1990): Biotic interactions: I. Predation and parasitism, II. Competition and mutualism. In: Wootton, R. J. (ed.). Ecology of Teleost Fishes. Fish and Fisheries Series. 1. Chapman and Hall, Londýn, Velká Británie, s. 196–237.
- 135) Zhukinskij, V. N. (1986): [Influence of Abiotic Factors on Variability and Viability of Fishes During Early Ontogenesis]. Agropromizdat, Moskva, Rusko, 245 s. (v ruštině)

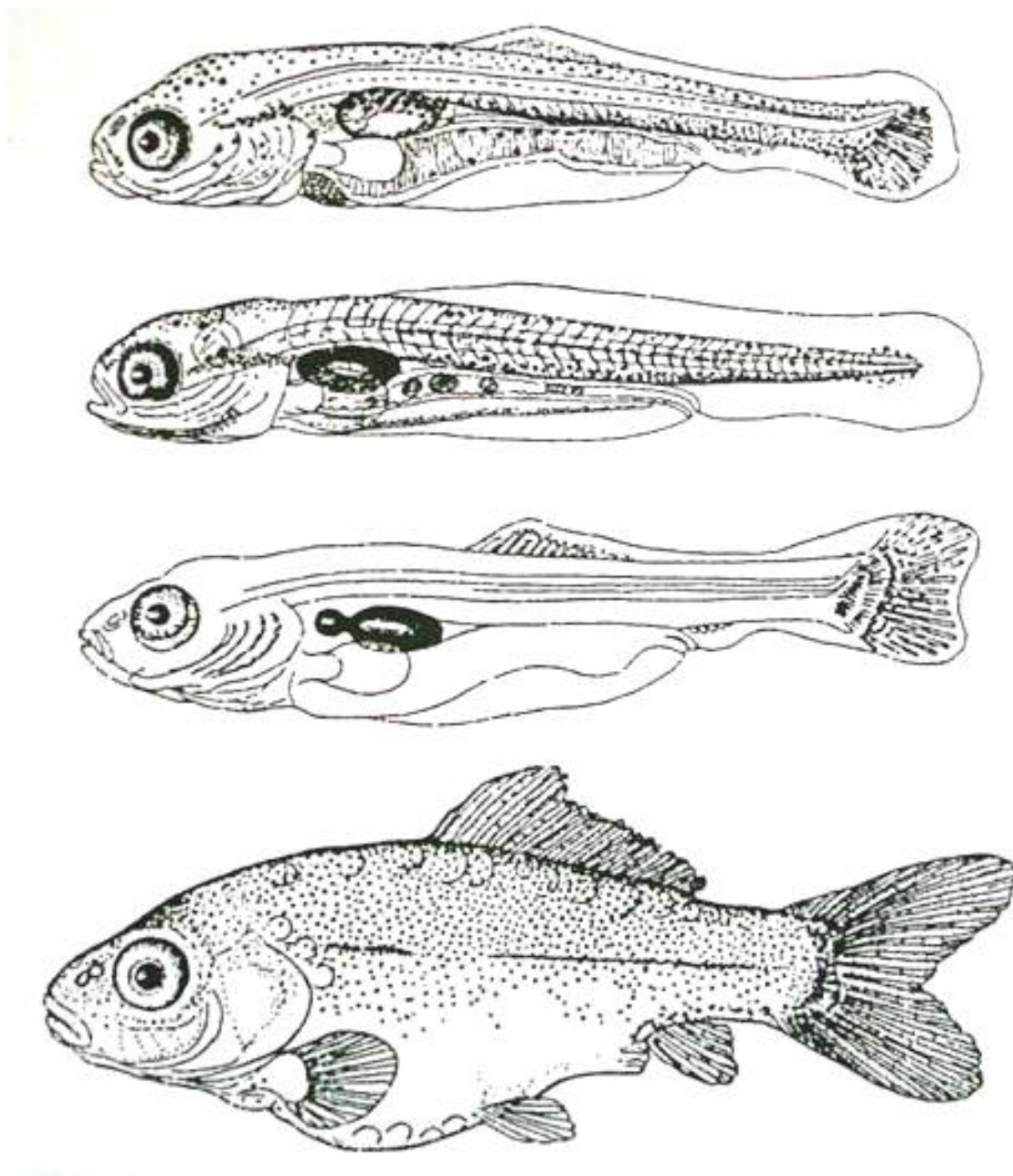
9. PŘÍLOHY



Obr. 2: Vývojová stádia kapra obecného v průběhu embryonální periody (vývoj v jikře)
A, B – formování blastodisku, C až H – rýhování a vznik moruly, CH – stádium blastuly,
I, J – stádium gastruly, K až N – formování zárodku (podle Peňáze a kol., 1983).



Obr. 3: Vývojová stádia kapra obecného v průběhu embryonální periody – vývoj po vykultivování (podle Peňáze a kol., 1983)



Obr. 4: Vývojová stádia kapra obecného v průběhu larvální a na počátku juvenilní periody (podle Peňáze a kol., 1983)



Obr. 5: Generační samice keříčkovce červenolemého před výtěrem



Obr. 6: Hormonální stimulace (injikace) ovulace pomocí hormonálního přípravku Ovopel u samic keříčkovce červenolemého



Obr. 7: Umělý výtěr jiker u keříčkovce červenolemého



Obr. 8: Preparace testes ze zabitých samců keříčkovce červenolemého



Obr. 9: Osemenění jiker spermatem u keříčkovce červenolemého



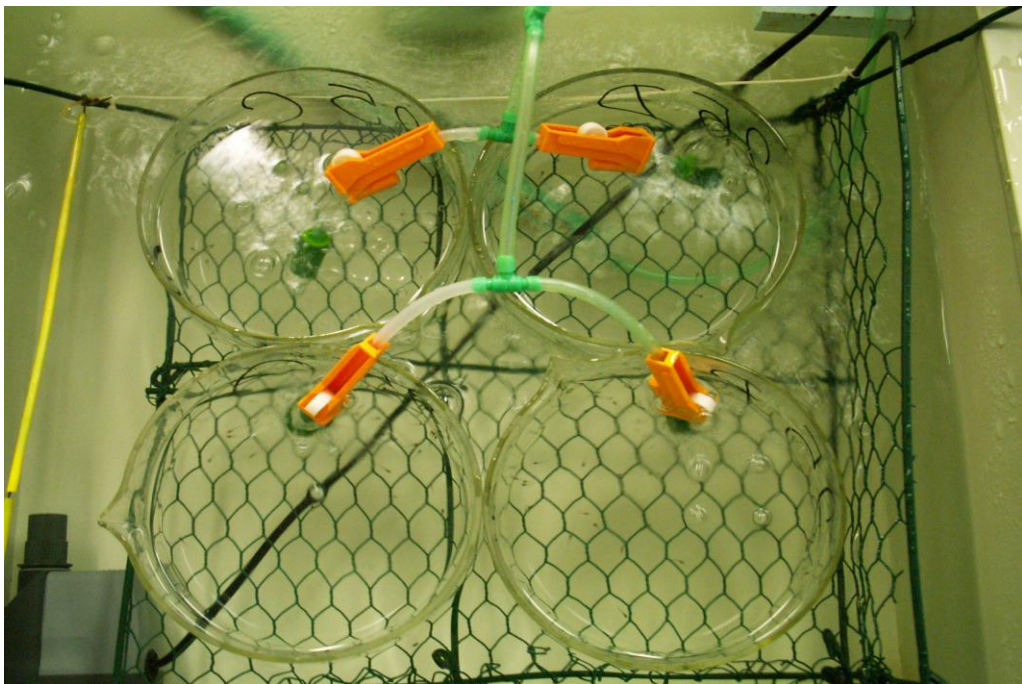
Obr. 10: Aktivace pohlavních produktů vodou a následné promíchávání oplozených jiker keříčkovce červenolemého



Obr. 11: Odlepkovávání jiker keříčkovce červenolemého pomocí mletého mastence (talku)



Obr. 12 a 13: Pohled na inkubační aparáty k inkubaci jiker a larev během pokusů v letech 2009 a 2010



Obr. 14 a 15: Pohled na inkubační aparáty k inkubaci jiker a larev během pokusů v letech 2011 a 2012



Obr. 16: Odstraňování uhynulých jiker a vykulených larev keříčkovce červenolemého během pokusů



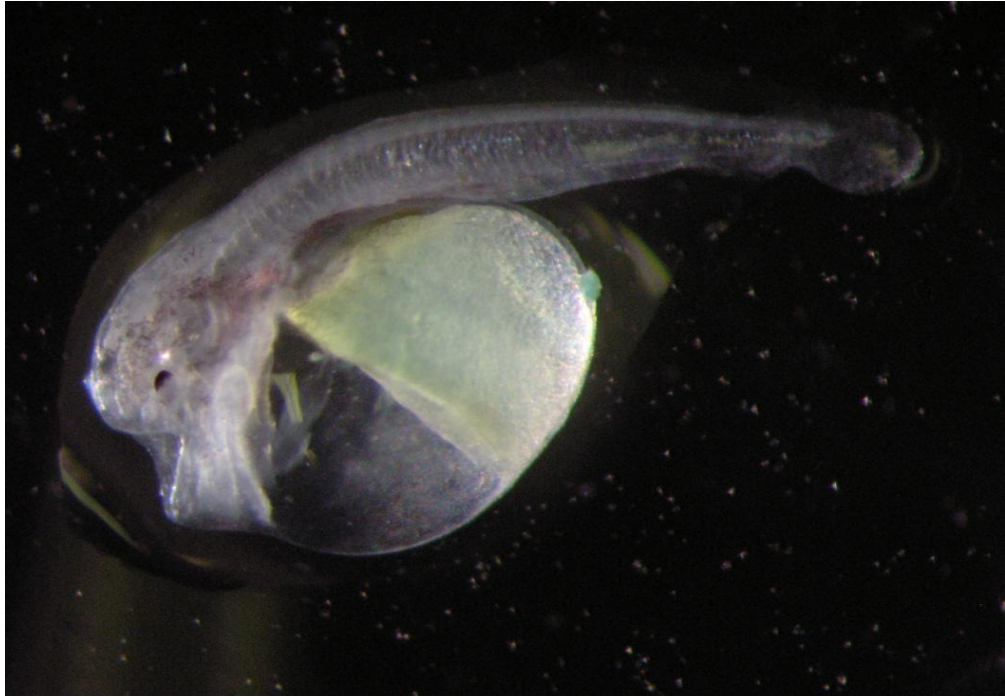
Obr. 17: Inkubace krmiva (žábřonožky solné) pro vykulené larvy keříčkovce červenolemého



Obr. 18: Analýza průběhu ontogeneze (pořizování fotodokumentace a následné obrazové analýzy) z morfometrického hlediska pomocí optické metody a PC



Obr. 19: Pohled na malformovaného jedince (pokřivená páteř)



Obr. 20: Pohled na malformovaného jedince (vodnatý perikard)

10. ABSTRAKT

Vliv teploty vody na průběh rané ontogeneze u keříčkovce červenolemého

(*Clarias gariepinus*)

V rámci diplomové práce byl zkoumán vliv teploty (rozmezí teplot: 17,4 – 38,6 °C) na ranou ontogenezi (během intervalu od oplození vajíček po úplnou spotřebu žloutkového vajíčka u 50 % jedinců; Fe – Re₅₀) u keříčkovce červenolemého (*Clarias gariepinus*). Bylo zjištěno, že délka inkubační periody (interval od oplození do okamžiku vylíhnutí 50 % jedinců; Fe - H₅₀), délka periody líhnutí (interval od vylíhnutí 5 % jedinců do vylíhnutí 95 % jedinců; H₅ – H₉₅), délka periody do zahájení příjmu exogenní potravy (interval od H₅₀ do zahájení příjmu exogenní potravy u 50 % jedinců; H₅₀ – S₅₀) a délka periody do úplné resorpce žloutkového vajíčka (H₅₀ – Re₅₀) vykazují nepřímo úměrnou závislost na inkubační teplotě. Délka periody do úplné resorpce žloutkového vajíčka se významně prodlužuje (přibližně šestinásobně) díky podávání exogenní potravy (ve srovnání s experimenty, kdy nebylo použito žádné externí krmivo). Embryonální vývoj je teoreticky zastaven při teplotě 15,4 °C a líhnutí nastává po uplynutí zhruba 12 efektivních denních stupňů. Velikost larev se během embryonální a larvální periody zvětšuje. Velikost larev při H₅₀, S₅₀ a Re₅₀ vyazuje nepřímo úměrnou závislost na inkubační teplotě. Velikost jedinců při Re₅₀ je zvětšena (přibližně dvojnásobně) díky podávání exogenní potravy (ve srovnání s experimenty, kdy nebylo použito žádné externí krmivo). Objem žloutkového vajíčka larev se během embryonální a larvální periody snižuje. Objem žloutkového vajíčka larev při H₅₀ koreluje s velikostí jiker a při S₅₀ pak jeví přímo úměrnou závislost na inkubační teplotě. Suchá hmotnost žloutkového vajíčka larev při H₅₀ činí 89 % celkové suché hmotnosti vylíhlé larvy. Během periody endogenní výživy se v larvální somatické tkáni přemění cca 75 % hmotnosti sušiny jiker. Efektivita přeměny energie (J · ks⁻¹) během periody endogenní výživy je nižší (60 % · ks⁻¹). Energetická hodnota sušiny a obsah síry v sušině se během periody endogenní výživy (vajíčko, vylíhlá larva, larva se spotřebovaným žloutkovým vajíčkem) snižuje. Obsah dusíku a uhlíku v sušině se během embryonální periody zvyšuje a během larvální periody se naopak snižuje. Zóna teplotní tolerance z hlediska přežívání pro ranou ontogenezi keříčkovce červenolemého leží mezi 19 a 33 °C (s teplotním optimem mezi 23 a 30 °C),

tzn., že tento druh patří mezi teplomilné druhy ryb. Suboptimální teploty leží v intervalu 21 – 23 °C a 30 – 33 °C. Teploty pod 17,5 °C a nad 35,5 °C lze považovat za letální již pro embryonální periodu (Fe – H₅₀). Teploty pod 19 °C a nad 33 °C pak za letální pro larvální periodu vývoje (H₅₀ – Re₅₀). Teplotní optimum pro ranou ontogenezi keříčkovce červenolemého z hlediska bioenergetického leží mezi 23 – 28 °C.

Klíčová slova: Abiotické faktory; Clariidae; Inkubace; Siluriformes; Teplotní tolerance; Vývoj

11. ABSTRACT

Effect of water temperature on early life history in African catfish

(*Clarias gariepinus*)

In the present M. Sc. thesis the effect of water temperature (thermal range: 17.4 – 38.6 °C) on early life history (during interval from egg fertilization to full yolk sac depletion by 50 % of larvae; Fe – Re₅₀) in African catfish (*Clarias gariepinus*) was examined. Length of the incubation period (i. e. interval from egg fertilization to the moment of hatching of 50 % of individuals; Fe - H₅₀), length of the hatching period (i. e. interval from hatching of 5 % of individuals to hatching of 95 % of individuals; H₅ – H₉₅), length of the period up to the first intake of exogenous food (i. e. interval from H₅₀ to the first intake of exogenous food by 50 % of individuals; H₅₀ – S₅₀) and length of the period up to the full yolk sac resorption (H₅₀ – Re₅₀) were inversely proportional to the incubation temperature. Period of the yolk sac resorption was significantly prolonged (approximately six times) because of using of exogenous food (compared to treatments without added external food supplies). Embryonic development was theoretically stopped at temperature 15.4 °C and hatching occurred after c. 12 effective day-degrees. Size of larvae increased during embryonic and larval period. Size of larvae at H₅₀, S₅₀ and Re₅₀, was inversely proportional dependent on the incubation temperature. Size of individuals at Re₅₀ was increased (approximately twice) because of using of exogenous food (compared to treatments without added external food supplies). Yolk sac volume (YsV) decreased during embryonic and larval period. YsV at H₅₀ was correlated with size of egg and YsV at S₅₀ was inversely proportional to the incubation temperature. A dry weight of yolk sac at H₅₀ represented c. 89 % of total dry weight of hatched larvae. During the period of endogenous feeding c. 75 % of dry weight of egg was converted into the larval somatic tissues. Efficiency of energy conversion during the period of endogenous feeding is lower (60 %). The energetical value of total dry matter and content of sulfur in dry matter was decreasing during the period of endogenous feeding (in order: egg, hatched larvae, larvae at Re₅₀). Content of nitrogen and carbon in dry matter was increasing during the embryonic period and afterwards was decreasing during the larval period. In term of survival, the zone of thermal tolerance for early life history in African catfish

ranges from 19 to 33 °C (with thermal optimum between 23 and 30 °C), i. e. this fish belongs to the typical thermophilous species. The suboptimal temperatures lies within intervals 21 – 23 °C and 30 – 33 °C, respectively. Temperatures below 17.5 °C as well above 35.5 °C can be considered as the lethal temperatures already during embryonic period and those below 19 °C and above 33 °C as the lethal ones during larval period, respectively. In term of bioenergy, the thermal optimum for early life history in African catfish lies between 23 – 28 °C.

Key words: Abiotic factors; Clariidae; Incubation; Ontogeny; Siluriformes; Thermal tolerance