

Juhočeská univerzita v Českých Budějovicích
Fakulta rybářstva a ochrany vod
Výskumný ústav rybářský a hydrobiologický

Bakalárska práca

Faktory ovplyvňujúce nástup pohlavnej dospelosti u rýb a možnosti skrátenia generačného intervalu - prehľadová štúdia

Autor: Margaréta Garayová

Vedúci bakalárskej práce: doc. Ing. Martin Kocour, Ph.D.

Konzultant bakalárskej práce: Ing. Martin Prchal, Ph.D.

Študijný program a obor: B4103 Zootechnika, Rybárstvo

Forma štúdia: Prezenčná

Ročník štúdia: 3.

České Budějovice, 2021

Vyhlásenie

Vyhlasujem, že som autorom tejto kvalifikačnej práce a že som ju vypracovala len s použitím prameňov a literatúry uvedených v zozname použitých zdrojov (viď Opatrenie rektora R 452 z 4. 12. 2020).

V Českých Budějoviciach dňa 3. mája 2021

Podpis

Pod'akovanie

Rada by som pod'akovala všetkým, ktorí mi boli nápomocní, či už svojimi radami, znalosťami alebo len podporou. Hlavne by som rada pod'akovala môjmu školiteľovi doc. Ing. Martinovi Kocourovi, Ph.D. za užitočné pripomienky, ochotu a usmernenie pri písaní tejto práce.

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta rybnářství a ochrany vod

Akademický rok: 2018/2019

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(projektu, uměleckého díla, uměleckého výkonu)

Jméno a příjmení:	Margaréta GARAYOVÁ
Osobní číslo:	V18B006P
Studijní program:	B4103 Zootechnika
Studijní obor:	Rybnářství
Téma práce:	Faktory ovlivňující nástup pohlavní dospělosti u ryb a možnosti zkrácení generačního intervalu – přehledová studie
Zadávací katedra:	Výzkumný ústav rybnářský a hydrobiologický

Zásady pro vypracování

Pohlavní dospělost je možno chápat jako znak, resp. fenotypový projev. Z chovatelského hlediska je nástup pohlavní dospělosti u ryb mnohdy důležitý znak, neboť ovlivňuje ostatní znaky (např. rychlost růstu, kvalitu masa, chování ryb v obsádkách a s tím spojený stres, zdravotní stav a kondici ryb), ale i atraktivitu ryb pro konzumenta apod. Ovlivnění nástupu pohlavní dospělosti tak může být pro chovatele důležité. U ryb chovaných pro maso může být výhodné nástup pohlavní dospělosti co nejvíce oddálit, naopak šlechtitelé by mnohdy uvítali zkrácení nástupu pohlavní dospělosti, tedy generačního intervalu. Může tím dojít například k rychlejší kumulaci genetického zisku v selekčních programech. Nástup pohlavní dospělosti u ryb ovlivňuje celá řada faktorů, a to vnitřní (druh ryby, genetická predispozice, zdravotní a kondiční stav apod.) i vnější. Z vnějších faktorů je asi tím nejdůležitějším teplota vody v průběhu ontogenetického vývoje, která souvisí s okolním klimatem, svoji roli ale může hrát i fotoperioda, výživa, hustota obsádky, sociální postavení jedince v hejnu, fyzikálně chemické parametry vody a další.

Cílem této práce je vypracovat ucelenou přehledovou studii o nástupu pohlavní dospělosti u ryb, faktorech, které se na ní podílejí, a možnostech zkrácení generačního intervalu. Tyto informace budou pro chovatele a šlechtitele ryb v ČR jistě přínosné. Řešení práce bude spočívat i) ve vyhledání literárních zdrojů zabývajících se problematikou pohlavního dospívání ryb a zkracování generačního intervalu (databáze Web of Science, Scopus, internet – orientace na vědecké články a jiné odborné publikace), ii) jejich rozřídění (např. dle faktorů a jejich významu, druhů ryb apod.) a iii) vypracování práce v logické struktuře s tím, že hlavní důraz bude kladen na problematiku hospodářsky významných druhů ryb v ČR. Práce by měla obsahovat nejnovější a z hlediska tématu nejzásadnější poznatky. Autor práce by měl projeviti snahu alespoň o dílčí statistickou analýzu výtěžných informací.

Rozsah pracovní zprávy:	30-50 stran
Rozsah grafických prací:	dle potřeby
Forma zpracování bakalářské práce:	tištěná

Seznam doporučené literatury:

- Ben Ammar, I., Teletchea, F., Milla, S., Ndiaye, W.N., Ledore, Y., Missaoui, H., Fontaine, P., 2015. Continuous lighting inhibits the onset of reproductive cycle in pikeperch males and females. *Fish Physiology and Biochemistry* 41(2): 345-356
- Carrillo, M., Zanuy, S., Felip, A., Bayarri, M.J., Moles, G., Gomez, A., 2009. Hormonal and environmental control of puberty in perciform fish the case of sea bass. *Trends in Comparative Endocrinology and Neurobiology* 1163: 49-59.
- Carter, V., Pierce, R., Dufour, S., Arme, C., Hoole, D., 2005. The tapeworm *Ligula intestinalis* (Cestoda Pseudophyllidea) inhibits LH expression and puberty in its teleost host, *Rutilus rutilus*. *Reproduction* 130(6): 939-945.
- Davis, K.B., 2009. Age at puberty of channel catfish, *Ictalurus punctatus*, controlled by thermoperiod. *Aquaculture* 292(3-4): 244-247.
- Davies, P.R., Hanyu, I., 1986. Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp: I. Under conditions of high temperature. *Aquaculture* 51(3-4): 277-288.
- Davies, P.R., I. Hanyu, K. Furukawa & M. Nomura. 1986. Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp II. Under conditions of low temperature. *Aquaculture* 52: 51-58.

- Hermelink, B., Wuertz, S., Trubiroha, A., Rennert, B., Kloas, W., 2011. Influence of temperature on puberty and maturation of pikeperch, *Sander lucioperca*. *General and Comparative Endocrinology* 172(2): 282-292
- Juntti, S.A., Fernald, R.D., 2016. Timing reproduction in teleost fish: cues and mechanisms. *Current Ppinion in Neurobiology* 38: 57-62.
- Nocillado, J.N., Elizur, A., 2008. Neuroendocrine regulation of puberty in fish: Insights from the grey mullet (*Mugil cephalus*) model. *Molecular Reproduction and Development* 75(2): 355-361
- Okuzawa, K., 2002. Puberty in teleosts. *Fish Physiology and Biochemistry* 26:31-41.
- Polícar, T., Podhorec, P., Stejskal, V., Kozák, P., Svinger, V., Alavi, S.M.H., 2011. Growth and survival rates, puberty and fecundity in captive common barbel (*Barbus barbus* L.) under controlled conditions. *Czech Journal of Animal Science* 56(10): 433-442.
- Taranger, G.I., Carrillo, M., Schulz, R.W., Fontaine, P., Zanuy, S., Felip, A., Weltzien, F.A., Dufour, S., Karlsen, O., Norberg, B., Andersson, E., Hansen, T., 2010. Control of puberty in farmed fish. *General and Comparative Endocrinology* 165(3): 483-515.
- Tsikliras, A.C., Stergiou, K.I., 2015. Age at maturity of Mediterranean marine fishes. *Mediterranean Marine Science* 16(1): 5-20.
- Wootton, R.J., Smith, C., 2015. *Reproductive biology of teleost fishes*. John Wiley & Sons, Oxford, UK. 496 pp
- Yoneda, M., Yamamoto, M., Yamada, T., Takahashi, M., Shima, Y., 2015. Temperature-induced variation in sexual maturation of Japanese anchovy *Engraulis japonicus*. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 95(6): 1271-1276.

Vedoucí bakalářské práce: **doc. Ing. Martin Kocour, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Konzultant bakalářské práce: **Ing. Martin Prchal, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání bakalářské práce: **11. ledna 2019**

Termín odevzdání bakalářské práce: **4. května 2020**

V Českých Budějovicích dne 25. února 2019




prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan

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

prof. Ing. Tomáš Randák, Ph.D.
ředitel

Obsah

1.ÚVOD	3
2.CIEĽ PRÁCE	5
3.LITERÁRNY PREHĽAD	6
3.1.Puberta (nástup puberty)	6
3.2.Začiatok puberty	7
3.3.Prvá zrelosť, dospelosť	7
3.4.Veľkostná a veková variabilita pri počiatku procesu puberty	8
3.5.Rola pohlavia s nástupom pohlavnej dospelosti	10
3.6.Endokrinný systém v súvislosti so začiatkom reprodukcie	13
3.6.1.Os mozog-hypofýza-gonády.....	14
3.6.2.Hypotalamo – hypofýzový komplex.....	15
3.6.3.Mozgové faktory vplývajúce na funkciu gonadotropínov v hypofýze	16
3.6.3.1. <i>GnRH (gonadotropin – releasing hormone)</i>	16
3.6.3.2. <i>Dopamín</i>	17
3.6.4.Hypofýza a gonadotropíny	17
3.6.5.Epifýza	18
3.6.5.1. <i>Melatonín</i>	19
3.6.5.2. <i>Melatonín v spojitosti s reprodukciou</i>	20
3.7.Dôsledky puberty	21
3.8. Externé faktory ovplyvňujúce nástup pohlavného dospievania / začiatok reprodukcie	23
3.8.1. Svetelný režim	23
3.8.1.1. <i>Lososovité</i>	24
3.8.1.2. <i>Ostriežovité</i>	30
3.8.1.3. <i>Kaprovité</i>	32
3.8.2. Teplota	35
3.8.2.1. <i>Kaprovité</i>	37
3.8.2.2. <i>Ostriežovité</i>	39
3.8.2.3. <i>Lososovité</i>	41
3.8.3. Ostatné faktory	45
3.9. Skrátenie generačného intervalu	45
4. ZÁVER	49
5.PREHĽAD POUŽITEJ LITERATÚRY	51

6.ABSTRAKT	58
7.ABSTRACT.....	60

1. ÚVOD

Pohlavnú dospelosť môžeme chápať ako znak, respektíve fenotypový prejav. Predtým ako dosiahnu pohlavnú dospelosť, jedinci prechádzajú cez vývojové obdobie puberty alebo inak povedané pohlavné dospievanie, pri ktorom sa z nezrelých jedincov juvenilov stávajú jedinci pohlavne zrelí a schopní sa reprodukovať. Obdobie pohlavného dospievania je veľmi významné a lepšie pochopenie puberty, poprípade jej kontrola, má veľký význam. Pre koho, či z akého hľadiska je to dôležité? Nástup puberty u rýb ovplyvňuje iné znaky ako sú napríklad rýchlosť rastu či hmotnosti, kvalitu mäsa, chovanie rýb, náchylnosť rýb na parazity, imunitný systém a celkovo zdravotný stav rýb. Z hľadiska komerčnej akvakultúry je predčasná puberta jeden z hlavných problémov u niektorých druhov rýb, keďže môže negatívne ovplyvňovať tieto znaky a pre to by bolo výhodné, keby existoval spôsob ako oddialiť pubertu. Ovplyvnenie či regulácia nástupu pohlavnej dospelosti môže byť pre chovateľa dôležitá aj podľa toho za akým účelom ryba chová. Keď si zoberieme ryby chované pre mäso, tak oddialiť nástup puberty by mohlo byť výhodné ale oproti tomu u rýb chovaných za účelom šľachtenia by bolo výhodné urýchliť nástup pohlavnej dospelosti, teda skrátiť generačný interval, čím by mohlo dôjsť k rýchlejšej kumulácii genetického zisku v selekčných programoch. Nástup pohlavnej dospelosti u rýb ovplyvňuje celá rada faktorov, a to buď vnútorné alebo vonkajšie.

Medzi vnútorné faktory radíme napríklad druh ryby, genetickú predispozíciu, zdravotný a kondičný stav, veľkosť a vek rýb a pohlavie rýb, pričom môžeme povedať, že procesy od nástupu puberty až po samotnú reprodukciu u kostnatých sú riadené endokrinným systémom. Akú rolu zohráva pohlavie či vek a veľkosť rýb pri nástupe puberty? Aký vplyv má endokrinný systém? Je dobre známe že žľazy endokrinného systému majú významný vplyv na nástup pohlavnej dospelosti, ale jedná sa iba o hypofýzu, alebo aj nejaká ďalšia má významný vplyv? Ako vyzerá systém celej nervovo-hormonálnej regulácie a aké sú pre nás najdôležitejšie hormóny a ďalšie faktory ovplyvňujúce pohlavnú dospelosť?

Z vonkajších faktorov sú pre nás najdôležitejšie teplota vody a svetelný režim. Tieto faktory môžu byť primárne alebo vedľajšie v súvislosti s vplyvom na nástup pohlavnej dospelosti. U ktorých druhov rýb je primárny faktor teplota a u ktorých zase fotoperioda? Aké ďalšie faktory môžu vplývať na nástup puberty? Poznáme nejaké spôsoby ako skrátiť generačný interval a dala by sa využiť manipulácia s danými

faktormi aby sme toho docielili? V tejto bakalárskej práci som sa zameriavala na ryby prítomne či minulo žijúce na území ČR a SR, prípadne na ryby komerčne či inak významné.

2.CIEĽ PRÁCE

Cieľom tejto práce je vypracovanie ucelenej prehľadovej štúdií o nástupe pohlavnej dospelosti u rýb, faktoroch, ktoré ovplyvňujú daný nástup a možnostiach skrátenia generačného intervalu. Tieto informácie majú ďalej poslúžiť chovateľom a šľachtiteľom rýb v ČR. Riešenie práce spočíva vo vyhľadávaní literárnych zdrojov skúmajúce problematiku pohlavného dospievania rýb a skracovania generačného intervalu. Medzi tieto zdroje patria rôzne vedecké články a iné odborné publikácie. Potom roztriedenie týchto zdrojov (podľa faktorov, významu, druhov rýb atď.) a vypracovanie práce v logickej štruktúre s tým, že hlavný dôraz sa dáva na hospodársky významné ryby v ČR a SR. Práca by mala obsahovať najnovšie a najzásadnejšie poznatky.

3.LITERÁRNY PREHĽAD

3.1.Puberta (nástup puberty)

Puberta je vývojové obdobie zahrnujúce prechod od nezrelého juvenila po zrelého dospelého jedinca schopného sa reprodukovať. Schopnosť reprodukcie napovedá funkčnosť osy mozog-hypofýza-gonády. Podľa Thope (2007) je dospievanie definované ako proces alokácie energie počas vývoja k rastu a diferenciácií zárodočného tkaniva na gonády a ku konečnej produkcii zrelých gamét. Dospelé stavovce produkujú gaméty, pohlavné bunky, ktoré majú kompetenciu konkurenčne fungovať ako partner na párenie alebo rodič. Jedná sa o dlhodobé a náročné úlohy z mnohých hľadísk, ktoré si vyžadujú integrujúcu reguláciu rôznych životných procesov ako sú: extrakcia energie z vonkajšieho prostredia, regulácia rastu a energetického metabolizmu, vývoj sekundárnych pohlavných znakov, reprodukčné správanie a tak ďalej. Produkcia zrelých pohlavných buniek a hormónov je funkciou pohlavných žliaz, pričom sú tieto pohlavné žľazy riadené endokrinným systémom ktorý je zvyčajne zapojený do koordinácie zložitých vývojových a fyziologických procesov (Taranger a kol., 2010). Obdobie puberty je veľmi dôležité a jej lepšie pochopenie, prípadne jej kontrola v teleostoch má veľký význam nielen pre základnú biológiu reprodukcie rýb, ale aj pre akvakultúru a chov rýb. Napríklad trvá 4 až 18 rokov na dosiahnutie pohlavnej zrelosti u druhov rýb ako sú jesetery, vyza alebo tuniaky, ktoré dorastajú do pomerne veľkej veľkosti pred začiatkom ich puberty. Potrebný je čas, krmivo, pracovná sila a náklady na priestor na chov týchto druhov rýb a odchov plôdikov. Práve z hľadiska efektivity a ekonomiky by bolo výhodné mať možnosť urýchliť nástup puberty a tým spôsobiť predčasné dozrievanie gamét a získať oplodnené vajíčka v požadovanom čase (Okuzawa, 2002). Naopak, z hľadiska komerčnej akvakultúry, je predčasná puberta u mnohých druhov rýb zdrojom viacerých problémov, pričom tieto môžu negatívne ovplyvňovať kvalitu mäsa, vonkajší vzhľad, zdravotný stav či rastovú schopnosť. Vyvrcholenie problémov môže byť až vysoká mortalita v húfe (Brännäs a kol., 2005; Taranger a kol., 2010). Druhy ktorých sa to hlavne týka sú lososovité ryby, za určitých okolností i kapor rybničný (*Cyprinus carpio*) alebo morský vlk (*Dicentrarchus labrax*). Pri týchto druhoch by bolo prínosom, keby existoval spôsob ako potlačiť alebo oddialiť pubertu (Goos, 1993).

3.2. Začiatok puberty

Dostupné informácie o tom kedy nastáva začiatok puberty sú rôzne. Podľa Okuzawa (2002) nástup puberty v teleostoch nastáva niekedy po diferenciácií pohlavných žliaz s charakteristickým nástupom spermatogenezie u samcov a oogenezie u samíc. U niektorých rýb môžeme pozorovať fenomén, ktorý bol tiež nazvaný ako „puberta“. Pri tomto fenoméne pozorujeme nekompletnú gametogeneziu, ktorá je sprevádzaná zvýšenou hladinou gonadotropínu v hypofýze alebo krvi, GnRH v mozgu alebo v hypofýze. Pozorujeme ho počas neresiacej sezóny, jeden rok pred štartom pravej puberty (Okuzawa, 2002). Podľa Tarangel a kol. (2010) puberta začína po diferenciácií pohlavia a je zahájená dozrievaním zárodočných buniek a úplnou funkčnou diferenciáciou somatických buniek, ktorých hlavná funkcia je podpora pohlavných žliaz. Na rozdiel od ľudí u ktorých sú spermácia a ovulácia pokladané za počiatok či prostriedok puberty, u rýb sú pokladané za vrchol puberty.

3.3. Prvá zrelosť, dospelosť

Thorpe (2007) referuje prvú zrelosť skôr ku vrcholu procesu (puberty), ako ku procesu samotnému. Dosiahnutie prvej zrelosti bude s veľkou pravdepodobnosťou založené na proximálnych signáloch, externých alebo interných, a je do značnej miery nezávislé na veku alebo veľkosti rýb.

V prípade definície dospelosti je to komplikovanejšie, keďže každý autor udáva nejakú inú definíciu. Keď sa ako príklad vezme definícia dospelosti v chove hospodárskych zvierat, tak sa vžili 3 základné definície dospelosti. Jedná sa o pohlavnú, chovateľskú a telesnú dospelosť. Pohlavná dospelosť je definovaná ako vek, kedy nastupuje začiatok funkcie pohlavných orgánov (tvorba gamét). U chovateľskej dospelosti sa jedná o obdobie, kedy jedinci už spĺňajú požiadavky na vek, telesný vývin a hmotnosť pre ich využitie. Plemenní jedinci musia dosiahnuť primeraný stupeň vývoja, ktorý sa vyjadruje dosiahnutím 60-80% hmotnosti tela z hmotnosti v tzv. telesnej dospelosti. Pri telesnej dospelosti sa jedná o obdobie plnej pohlavnej aktivity a dosiahnutie maximálnych produkčných schopností. Všeobecne táto dospelosť začína ukončením rastu jedinca a ukončením vývinu kostí (Zapletal a Macháček, 2015). V prípade rýb je to viac-menej podobné, ale tieto termíny sa príliš často nepoužívajú.

Namiesto nich sa definujú termíny A50 a L50, kedy zrelosť udáva podiel pohlavne dospelých jedincov v populácii (väčšinou využívané v prirodzených populáciách) ako funkciu veku alebo veľkosti. A50 a L50 sú bežnými indikátormi veku a veľkosti pri dospelosti, pričom A50 udáva vek pri ktorom je 50% jedincov z osádky či populácií dospelých a L50 udáva veľkosť pri ktorej je 50% jedincov z osádky či populácií dospelých (Marty a kol., 2014). Pre chovateľské, ale primárne šľachtiteľské účely je potrebné, aby v období prvého umelého výteru bola populácia aspoň z 90% pohlavne dospelá, ale v podmienkach ČR a SR to nastáva u najvýznamnejších hospodárskych rýb 1 až 2 roky po dosiahnutí A50.

3.4. Veľkostná a veková variabilita pri počiatku procesu puberty

Keď si zoberieme ako príklad vtáky alebo cicavce, tak zistíme že u väčšiny z nich je rast determinovaný. To znamená, že po dosiahnutí dospelosti ich rast sa inhibuje. Ale akonáhle si zoberieme ako príklad ostatné stavovce, v našom prípade ryby, tak môžeme prísť na to, že ich rast je neurčitý. Neurčitý rast značí to, že ryby a stavovce im podobné, rastú po celý svoj život aj keď rýchlosť rastu neustále klesá so zvyšujúcim sa vekom. Pre tieto stavovce teda platí tvrdenie, že čím je tento živočích starší tak tým bude aj väčší. Tiež treba dodať a poznamenať, že vek nie je jediný parameter ktorý ovplyvňuje veľkosť rýb, ba nie je ani ten najdôležitejší (Vladić a Petersson 2015).

V 20. storočí sa poukázalo na to, že namiesto veku rýb determinujúceho nástup puberty, determinuje nástup puberty veľkosť rýb (Frost a Kipling 1967). Aby sme preskúmali aký má vplyv vek a veľkosť rýb na nástup puberty, tak je potrebné si objasniť určitú prahovú hranicu. V tomto prípade by táto prahová hranica bola definovaná ako veľkosť pri ktorej sme u minimálne 50% jedincov zaznamenali nástup puberty. Pravdepodobnosť nástupu puberty sa zvyšuje so zvyšujúcou sa veľkosťou rýb ale veľkostná prahová hranica pri nástupe puberty sa znižuje so zvyšujúcim sa vekom. Preto neexistuje žiadny vzťah medzi veľkostnou a vekovou prahovou hranicou. Bolo by potrebné podotknúť že priemerná veľkosť rýb sa zvyšuje so stúpajúcim sa vekom, ale to neznamená že staršia ryba potrebuje väčšie telo aby dozrela na dospelého jedinca ktorý je schopný sa reprodukovať. Pri zhrnutí týchto dostupných informácií sa dá povedať, že pomaly rastúce ryby iniciujú pubertu pri vyššom veku a menšej

veľkosti a rýchlo rastúce ryby iniciujú pohlavné dospievanie pri nižšom veku a väčšej veľkosti. (Morita a kol. 2005).

Sú tu iné významné faktory, externé a interné, ktoré sa na tom podieľajú. Pod pojmom interné si predstavíme najmä genetické faktory. A pri externých sa hlavne jedná o teplotu, kvalitu vody, dostatok jedla, svetelný režim, predátory atď. (Vladić a Petersson, 2015). Je preukázané, že existuje genotypová a fenotypová variabilita v prípade veku i veľkosti u druhoch rýb ktoré sú komerčne chované (Taranger a kol., 2010). V dnešnej dobe vieme, že hranica medzi genotypovou a fenotypovou variabilitou v prípade veku a veľkosti rýb je veľmi úzka a je ťažké determinovať do akej miery sa na ňu podieľajú genetické a environmentálne faktory (Morita a kol. 2005). Veľa štúdií zameraných na veľkosť a vek rýb pri nástupe puberty sú založené na pozorovaní druhov divokých populáciách. Taktiež veľa štúdií preukázalo veľkú fenotypovú variabilitu u veku a veľkosti rýb pri nástupe puberty a podstatnú genotypovú variabilitu medzi populáciami ale aj medzi jedincami v tej istej populácii (Tarangel a kol. 2010).

Vek a veľkosť rýb pri dosiahnutí pohlavnej dospelosti sú dva z najdôležitejších faktorov ovplyvňujúce zdravotní stav rýb. Pri skoršom nástupe puberty sa zvyšuje pravdepodobnosť prežitia do reprodukcie. Naopak pri oneskorenom nástupe puberty sa zvyšuje veľkosť a tým aj plodnosť. Preto existuje kompromis, na ktorý sú zamerané viaceré štúdie (Morita a kol. 2005). Vek jednotlivých druhov pri dosiahnutí pohlavnej dospelosti je popísaný v Tab. č.1. Z vývojového hľadiska sa dajú pozorovať pozoruhodné fakty čo sa týka vekovej a veľkostnej variability rýb pri pohlavnom dospievaní. Neskorý nástup puberty alebo až úplné vynechanie puberty je jeden z nich. Tento jav nastáva keď sa okolité podmienky stávajú nepriaznivé až úplne nevyhovujúce. Ako ďalší príklad si môžeme zobrať dôsledok väčšej veľkosti rodiča na veľkosť pri ktorom pohlavne dospejú ich potomkovia. Tento dôsledok, inhibujúci alebo stimulujúci, závisí na mnohých faktoroch ako sú plodnosť, miera úmrtnosti potomkov, kvalita potomkov (Stearns and Koella, 1986; Tarangal a kol., 2010). Ak si porovnáme vek a veľkosť jedincov z rôznych životných podmienok, v tomto prípade umelo chované ryby a ryby z voľnej prírody, dôjdeme k zisteniu, že medzi týmito jedincami sú rozdiely. V tomto prípade pozorujeme redukcii veku a veľkostí jedincov z toho istého druhu v umelo chovných podmienkach v porovnaní jedincov z voľnej prírody. Faktory, vďaka ktorým vznikli tieto rozdiely, sú hlavne externé, ktoré potlačili zdedené vlastnosti. Dostupnosť potravy a podmienky pre rast sa predpokladá,

že sú jedny z hlavných faktorov (Svásand a kol., 1996). Tieto faktory spolu so zvýšenou adipozitou a energetických zásob sa predpokladajú za príčinu skorého nástupu puberty u väčšiny umelo chovaných druhov rýb. Táto skutočnosť tiež ponúka možnosť pre šľachtiteľské selekčné programy, keďže fenotypové reakcie môžu potlačiť/zakryť genetickú variabilitu a tým stimulovať alebo inhibovať pohlavné dospievanie u rýb (Tarangal a kol., 2010).

3.5.Rola pohlavia s nástupom pohlavnej dospelosti

Nepoznáme len vekovú a veľkostnú variabilitu pri nástupe pohlavného dospievania, ale aj pohlavnú variabilitu. To znamená že pri väčšine našich druhov samec pohlavne dospieva skôr ako samica. Na príklade kapra vystihuje dôvody neskoršieho dospievania samíc Horváth (1985). Samica kapra odovzdáva podstatné množstvo výživných látok do vajíčok na podporu plôdikov počas dlhého obdobia, ako kompromis proti neposkytnutiu žiadnej rodičovskej ochrany a starostlivosti po vytrení. A z tohto dôvodu je kubický objem vajíčka v jeho konečnej podobe miliónkrát väčší ako v pôvodnej somatickej bunke, z ktorej sa vyvinula. Takéto vzniknuté bunky vyžadujú značný čas na vývoj a veľké množstvo výživných látok čo sa prejaví neskorším pohlavným dospetím samíc. Samce kaprov tak dospievajú o 1 až 2 roky skôr ako samice. Neskorší nástup dospelosti pozorujeme samozrejme aj u iných oviparných druhov rýb ako napríklad u pstruha dúhového (*Oncorhynchus mykiss*), kedy samce dospejú skôr o jeden rok. Treba ale podotknúť, že samice pstruha môžu dospieť v tom veku ako samce pričom to závisí na rýchlosti rastu a genetických predispozícií (Lucas a kol., 2019). Podobnú variabilitu pozorujeme aj u dlhovekých druhov rýb ako sú jesetery, kedy samice vstupujú do puberty neskôr ako samci. Napríklad u vyzy veľkej (*Huso huso*) sa tento rozdiel pohybuje okolo dvoch rokov a u jesetera perzského (*Acipenser persicus*) aj okolo 3 či 4 rokov. Aj u ďalších jeseterovitých ako sú jeseter malý (*Acipenser ruthenus*), jeseter ruský (*Acipenser gueldenstaedtii*) či jeseter hviezdnatý (*Acipenser stellatus*) sa preukázalo neskoršie pohlavné dospetie u samíc o 1 až niekoľko rokov (Chebanov a Galich, 2013). Celkovo sa u väčšiny rýb ČR a SR pozoruje skorší nástup pohlavnej dospelosti u samíc oproti samcom (viz. Tab. č.1).

Tab. č.1: Prehľad priemerného veku pri dosiahnutí pohlavnej dospelosti našich rýb v podmienkach ČR a SR (so zameraním i na pohlavie).

Druh ryby	Priemerný vek pri dosiahnutí pohlavnej dospelosti rýb v podmienkach ČR a SR (so zameraním i na pohlavie)
Amur biely (<i>Ctenopharyngodon idella</i>)	V 6-8. roku (Baruš a kol., 1995)
Belička európska (<i>Alburnus alburnus</i>)	V 3. roku (Baruš a kol., 1995)
Boleň dravý (<i>Aspius aspius</i>)	V 3-4. roku samci; 4-5. roku samice (podľa lokácie) (Baruš a kol., 1995)
Čerebľa pestrá (<i>Phoxinus phoxinus</i>)	V 2. roku (Baruš a kol., 1995)
Červenica ostrobruchá (<i>Scardinius erythrophthalmus</i>)	V 3. roku (ojedinele v 2. roku) (Baruš a kol., 1995)
Hlaváč bieloplutvý (<i>Cottus gobio</i>)	V 1-2. roku samci; 2-3. roku samice (Baruš a kol., 1995)
Hlaváč pásoplutvý (<i>Cottus poecilopus</i>)	V 2. roku (Baruš a kol., 1995)
Hlavatka podunajská (<i>Hucho hucho</i>)	V 4. roku samci; 5-6. roku samice (Dubský a kol., 2003)
Hrebenačka fľkaná (<i>Gymnocephalus cernuus</i>)	V 2-3 roku (ojedinele v 1. roku) (Baruš a kol., 1995)
Hrúz škvrnitý (<i>Gobio gobio</i>)	V 2. roku (ojedinele v 1. roku) (Baruš a kol., 1995)
Hrúzovec sieťovaný (<i>Pseudorasbora parva</i>)	Do 1. roka (u populácií o nízkej hustote) (Pinder a kol., 2005; Gozlan a kol., 2010)
Jalec hlavatý (<i>Leuciscus cephalus</i>)	V 3. roku (Baruš a kol., 1995)
Jalec maloústy (<i>Leuciscus leuciscus</i>)	Do 2. roka (Baruš a kol., 1995)
Jalec tmavý (<i>Leuciscus idus</i>)	V 3-4. roku (v dunajských vodách už v 2. roku) (Baruš a kol., 1995)
Jeseter malý (<i>Acipenser ruthenus</i>)	V 3-6. roku (najčastejšie 4-5) samci; 4-9. roku (najčastejšie 6-8) samice (Chebanov a Galich, 2013)
Jeseter ruský (<i>Acipenser gueldenstaedtii</i>)	V 11-13. roku samci; 12-16. roku samice (Chebanov a Galich, 2013)
Kapor rybniční (<i>Cyprinus carpio</i>)	V 3-4. roku samci; 4-5. roku samice (Baruš a kol., 1995)
Karas zlatistý (<i>Carassius carassius</i>)	V 3. roku (Baruš a kol., 1995)
Kolok veľký (<i>Zingel zingel</i>)	V 3. roku (Baruš a kol., 1995)
Lieň sliznatý (<i>Tinca tinca</i>)	V 3-4. roku (ojedinele už v 2. roku) (Baruš a kol., 1995)
Lipeň tymiánový (<i>Thymallus thymallus</i>)	V 2-3. roku samci; 3-4. roku samice (Dubský a kol., 2003)

Tab. č.1: Pokračovanie

Druh ryby	Priemerný vek pri dosiahnutí pohlavnej dospelosti rýb v podmienkach ČR a SR (so zameraním i na pohlavie)
Lopatka dúhová (<i>Rhodeus amarus</i>)	V 1. roku (ojedinele do 1. roka) (Baruš a kol., 1995)
Losos atlantický (<i>Salmo salar</i>)	Veľmi rôzne (podľa environmentálnych podmienok, lokalite...) (Lucas a kol., 2019)
Mieň sladkovodný (<i>Lota lota</i>)	V 3-4. roku (Baruš a kol., 1995)
Mrena severná (<i>Barbus barbus</i>)	V 2-3. roku samci; 4-5. roku samice (Baruš a kol., 1995)
Nosáľ sťahovavý (<i>Vimba vimba</i>)	V 2-3. roku samci; 3-4. roku samice (Baruš a kol., 1995)
Ostriež zelenkastý (<i>Perca fluviatilis</i>)	V 1-3. roku samci; 2-4. roku samice (Baruš a kol., 1995)
Ovsienka striebriстая (<i>Leucaspis delineatus</i>)	V 2. roku (Baruš a kol., 1995)
Pichľavka siná (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	V 1. roku (Baruš a kol., 1995)
Pleskáč siný (<i>Abramis ballerus</i>)	V 3-4. roku; samci o rok skôr ako samice (Baruš a kol., 1995)
Pleskáč tuponosý (<i>Abramis sapa</i>)	V 4. roku samci; 5. roku samice (Baruš a kol., 1995)
Pleskáč vysoký (<i>Abramis brama</i>)	V 2-11. roku (podľa lokality) (Baruš a kol., 1995)
Pleskáč zelenkavý (<i>Abramis bjoerkna</i>)	V 2-4. roku (Baruš a kol., 1995)
Ploska pásavá (<i>Alburnoides bipunctatus</i>)	V 1. roku (Baruš a kol., 1995)
Plotica červenooká (<i>Rutilus rutilus</i>)	V 1-3. roku samci; 2-4. roku samice (podľa úživnosti vôd) (Baruš a kol., 1995)
Plotica lesklá (<i>Rutilus pigus</i>)	V 2-3. roku samci; 3-4. roku samice (podľa úživnosti vôd) (Baruš a kol., 1995)
Píž vrchovský (<i>Sabanejewia balcanica</i>)	V 1-2. roku (Baruš a kol., 1995)
Podustva severná (<i>Chondrostoma nasus</i>)	V 4-7. roku (záleží na konkrétnych podmienkach a rýchlosti rastu) (Baruš a kol., 1995)
Pstruh dúhový (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	V 2-3. roku (samice o rok neskôr ako samci) (Lucas a kol., 2019)
Pstruh potočný (<i>Salmo trutta m. fario</i>)	V 2-3. roku samci; 3-4. roku samice (Dubský a kol., 2003)
Sih maréna (<i>Coregonus maraena</i>)	V 2. roku samci; 3. roku samice (Dubský, 2015)
Sih peled (<i>Coregonus peled</i>)	V 2. roku (Dubský, 2015)
Sivoň alpský (<i>Salvelinus alpinus</i>)	V 2. roku (Liu a Duston, 2016)

Tab. č.1: Pokračovanie

Druh ryby	Priemerný vek pri dosiahnutí pohlavnej dospelosti rýb v podmienkach ČR a SR (so zameraním i na pohlavie)
Sivoň potočný (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	V 2-3. roku samci; 3. roku samice (Dubský a kol., 2003)
Slíž severný (<i>Barbatula barbatula</i>)	V 1-2. roku (podľa lokality) (Baruš a kol., 1995)
Slnčnica pestrá (<i>Lepomis gibbosus</i>)	V 1-2. roku (Baruš a kol., 1995)
Sumček hnedý (<i>Ameiurus nebulosus</i>)	V 2-3. roku (Baruš a kol., 1995)
Sumec veľký (<i>Silurus glanis</i>)	V 3-6. roku; spravidla samice o rok neskôr ako samce (Baruš a kol., 1995)
Šabľa krivočiara (<i>Pelecus cultratus</i>)	V 3-6. roku (Baruš a kol., 1995)
Štika severná (<i>Esox lucius</i>)	V 1-2. roku samci; 2-3. roku samice (Dubský, 2015)
Tolstolobik biely a pestrý (<i>Hypophthalmichthys molitrix/nobilis</i>)	V 6-7. roku (Baruš a kol., 1995)
Úhor európsky (<i>Anguilla anguilla</i>)	V 3-4. roku samci; 6-8 roku samice (van Ginneken a Maes, 2005)
Vyza veľká (<i>Huso huso</i>)	V 12-14. roku samci; 16-18. roku samice (generační interval 4-5 rokov) (Chebanov a Galich, 2013)
Zubáč veľkoústý (<i>Sander lucioperca</i>)	V 3-5. roku (ojedinele u samcov už v 2. roku života; samce dospievajú o rok skorej ako samice) (Baruš a kol., 1995)
Zubáč volžský (<i>Sander volgensis</i>)	V 3-5 roku (Baruš a kol., 1995)

3.6. Endokrinný systém v súvislosti so začiatkom reprodukcie

Reprodukčnú schopnosť dosiahnu ryby počas komplexného vývojového procesu puberty, definovaného vývojom jedinca z pohlavne nedospelého, neschopného reprodukcie, na jedinca pohlavne dospelého, schopného sa reprodukovať. U samcov sa puberta vyznačuje začiatkom spermatogeneze (Schultz a kol., 2010). Za to začiatok oogeneze je poznamenaný ako nástup puberty u samíc (Lubzens a kol., 2010).

Aj keď neuroendokrinológia, priesečník vedného oboru neurológie a endokrinológie, je stále pomerne mladá a informácie o regulačných mechanizmoch, ktoré regulujú reprodukciu u rýb, sú neúplné (Zohar a kol., 2010), tak môžeme s pomerne veľkou istotou tvrdiť, že procesy od začiatku puberty až po samotnú reprodukciu u kostnatých rýb sú riadené endokrinným systémom (Tarangel a kol., 2010).

Endokrinný systém zahŕňa os mozog-hypofýza-gonády, ktorá je pri hormonálnej regulácii rozmnožovania nepostradateľná. Grafické a schematické zobrazenie osy je zobrazené na Obr. č.1. Je podstatné zmieniť ďalšie faktory, ktoré majú vplyv na túto os a procesy v nej. Z externých faktorov by sa dalo priložiť najväčšiu dôležitosť na svetelný režim, keď sa to týka lokalít s vyššou nadmorskou výškou aj keď viaceré faktory ako teplota vody, kvalita vody, predátori, dostupnosť potravy a veľa iných sú významné pre rôzne druhy rýb. Biologické hodiny organizmu a výživný stav sa zaraďujú medzi interné faktory (Weltzien a kol., 2004).

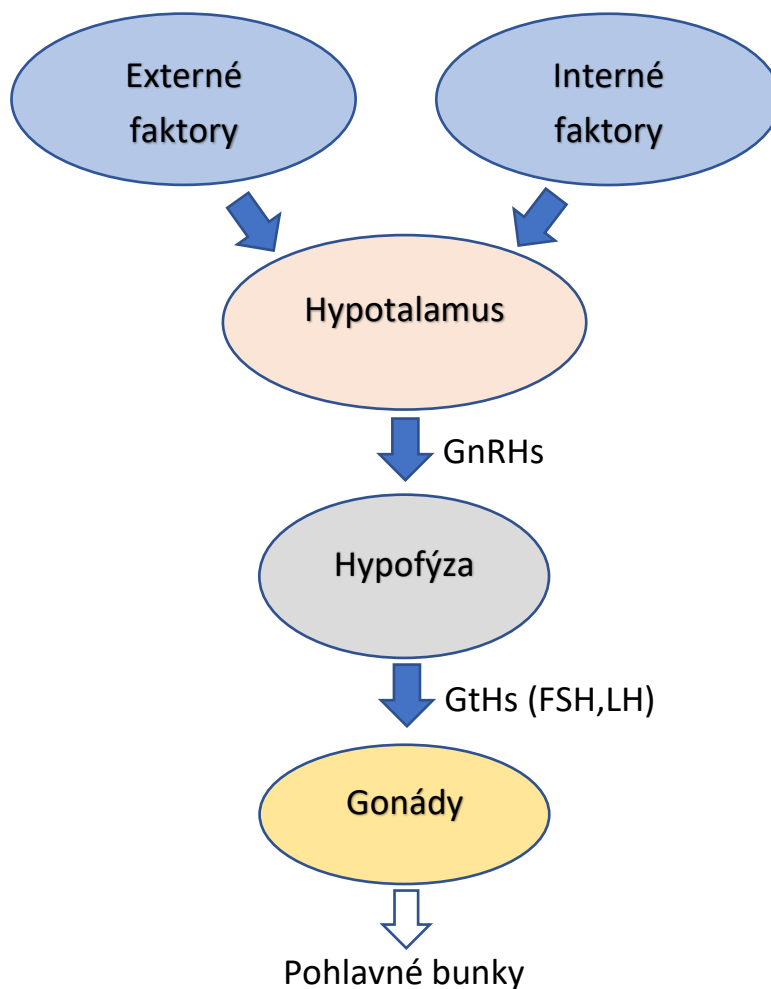
3.6.1.Os mozog-hypofýza-gonády

Táto os, ktorej dôležitosť bola spomenutá v predchádzajúcej kapitole, sa skladá z troch fyziologicky spojených zložiek. Prepojenie medzi CNS, centrálnou nervovou sústavou, a hormonálnou sústavou zaoštarávajú neuroendokrinné neuróny sústreďujúce sa v preoptickej časti mozgu, nazývaného tiež hypotalamus alebo podlôžko. Na týchto špecifických neurónoch sa zlučujú stimulačné a inhibičné vstupy a v dôsledku toho vzniká integrovaný výstup vo forme GnRHs (gonadotropin-releasing hormones) (Weltzien a kol., 2004).

U stavovcov sa považuje aktivácia GnRHs ako spúšťače puberty (Tarangel a kol., 2010). GnRHs priamo inervujú bunky produkujúce gonadotropíny (gonadotropes) v hypofýze (Weltzien a kol., 2004), v tomto prípade sa presnejšie jedná o inerváciu buniek v strednej časti adenohipofýzy (Dubský a kol., 2003), pričom má za následok stimuláciu produkcie a uvoľňovanie dvoch GtHs (gonadotropíny).

Gonadotropíny sú síce rozdielne ale i podobné, a to v ich chemickej stavbe. V minulosti boli GtHs nazývané ako GtHs I a GtHs II ale novodobo ich poznáme pod inými pomenovaniami a tie sú folikulo-stimulačný hormón a luteinizačný hormón so špecifickými označeniami FSH a LH. Tieto dva GtHs sú uvoľňované do obehu a ich hlavná funkcia je stimulácia pohlavných žliaz, pričom mechanizmus tejto reakcie spočíva vo vytvorí väzby na špecifické membránové receptory. U samcov sa pravdepodobne jedná o väzbu na Sertoliho a Leydigové bunky. (Weltzien a kol., 2004). Podľa Schultz a kol., (2010) obidva GtHs stimulujú u samcov produkciu pohlavných, steroidných hormónov pohlavných žliaz priamou aktiváciou Leydigových buniek. U samíc, GtHs stimulujú ovariálne folikuly pre produkciu pohlavných, steroidných hormónov pohlavných žliaz (Nagahama a kol., 1993).

Pohlavné žľazy, inak nazývané aj ako gonády, plnia dve hlavné funkcie. Prvá funkcia je tvorba pohlavných buniek, pričom sa tento dej odohráva pri procese nazývaného spermatogenéza u samcov a oogenéza u samíc. Druhá funkcia spočíva v produkcii pohlavných steroidov (steroidogenesis) a rastových faktorov, ktoré sú významné regulátory reprodukcie. Pri regulácii reprodukcie pôsobia pohlavné steroidy a rastové hormóny dvoma spôsobmi. Môžu inervovať tkanivá pohlavných žliaz priamo, a to autokrinne či parakrinne, alebo cez pozitívne alebo negatívne spätné väzby na hypotalamus a hypofýzu a to endokrinným spôsobom (Weltzien a kol., 2004).



Obr. č. 1: Os mozog-hypofýza-gonády (obrázok upravený podľa Weltziena a kol., 2007 a Tarangela a kol., 2010).

3.6.2. Hypotalamo – hypofýzový komplex

Hypofýza spolu s hypotalamom vytvárajú funkčný celok, dôležitý pri neurohormonálnej regulácii organizmu (Dubský a kol., 2003). V tomto komplexe,

nachádzajúcom sa u všetkých stavovcov, je aktivita hypofýzy z pomerne veľkej časti riadená množstvom neuropeptidov a neurotransmitérov, ktoré patria do skupiny neurohormónov, a sú produkované špecifickými populáciami neurónov. Celkovo je podstata mechanizmu týchto neurohormónov veľmi podobná pri porovnaní štvornožcov s rybami, ale rozdielnosť spočíva v spôsobe ako neurohormóny dosiahnu ich cieľovú bunku v hypofýze. Pre pochopenie hypotalamo – hypofýzového komplexu musíme najprv dobre poznať jeho neuroanatomickú organizáciu. Napríklad povaha, pôvod a lokácia neurohormónov nám poskytuje dôležitú informáciu ako mozog riadi hypofýzu (Zohar a kol., 2010).

3.6.3. Mozgové faktory vplývajúce na funkciu gonadotropínov v hypofýze

Veľké množstvo rôznych mozgových faktorov pôsobí stimulačne na produkciu a uvoľňovanie gonadotropínov *in vitro*, ale len malá časť z týchto faktorov je schopná reagovať *in vivo*. Medzi faktory, ktoré jasne dokázali funkčnú významnosť patria GnRH, dopamín, NPY (Neuropeptid Y), GABA (Kyselina gama-aminomaslová) a KiSS (Kisspeptíny) (Zohar a kol., 2010).

3.6.3.1. GnRH (gonadotropin – releasing hormone)

V mozgu teleostoch bola dokázaná prítomnosť peptidu, ktorý je svojou štruktúrou a biologickou aktivitou podobný LHRH (Luteinizing Hormone Releasing Hormone) nachádzajúci sa u cicavcov (Scott, 1987). LHRH bola objavená v sedemdesiatich rokoch nezávisle dvoma vedeckými skupinami, ktoré sa zaoberali faktormi, ktoré ovplyvňujú sekréciu luteinizačného hormónu (Amoss a kol., 1971, Matsuo a kol., 1971). Jeho primárna štruktúra bola definovaná ako pGlu-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Leu-Arg-Pro-Gly-NH₂ (Zohar a kol., 2010). Práve LHRH pôsobí stimulačne na produkciu a uvoľňovanie obidvoch GtHs (LH i FSH) nie len *in vitro* ale aj *in vivo* (Scott, 1987). Preto bolo neskôr označenie LHRH nahradené označením GnRH (Zohar a kol., 2010). Keď si ako príklad zoberieme primárnu štruktúru GnRH u lososa kety (*Oncorhynchus keta*), ktorá bola definovaná ako Pyro-Gly-His-Trp-Ser-Tyr-Gly-Trp-Leu-Pro-Gly-NH₂, tak zistíme odlišnosť len v dvoch aminokyselinách v porovnaní s GnRH u cicavcov (Scott, 1987).

GnRH je produkovaný a vylučovaný z neuroendokrinných neurónov lokalizovaných v rôznych častiach mozgu. U všetkých stavovcov a teleostoch je

produkcia a vylučovanie gonadotropínov stimulovaná GnRH, pričom neuróny GnRH inervujú hypofýzu priamo. Tiež s vysokou pravdepodobnosťou pôsobí parakrinne na gonády a boli zaznamenané rôzne účinky, ktoré má na rozdielne hormóny hypofýzy, napríklad regulátor prolaktínu, či rastového hormónu. Jedna z látok, ktorá sa pôsobí oproti GnRH je dopamín (Weltzien a kol., 2004).

3.6.3.2. Dopamín

Dopamín je malý neurotransmitér, ktorý je syntetizovaný z tyrozínu cez dvojstupňovú reakciu zahŕňajúcu enzýmy tyrozín hydroxylázu a DOPA-dekarboxylázu v hypotalame. Dopamín je známy pre vykonávanie širokého okruhu efektov v mozgu cicavcov a tiež pre efekty, ktoré má na hormóny hypofýzy, predovšetkým na sekréciu prolaktínu u cicavcov (Zohar a kol., 2010).

U veľkého množstva teleostov sa ukázal dopamín ako významný inhibítor vylučovania gonadotropínov cez mechanizmy, ktoré majú pravdepodobne rôznu prispôsobivú dôležitosť u rozdielnych druhov rýb (Zohar a kol., 2010). Môže byť inhibítorne pôsobiť na systém GnRH (gonadotropin-releasing hormone) ako samotný alebo priamo na gonadotropíny v hypofýze. V inhibícii dopamínom pravdepodobne spĺňajú dôležitú úlohu D-2 receptory (Weltzien a kol., 2004).

3.6.4. Hypofýza a gonadotropíny

Hypofýza alebo podmozgová žľaza je žľaza s vnútorným vylučovaním. Svojou koordinačnou a nadriadenou funkciou predstavuje najdôležitejšiu žľazu endokrinnnej sústavy. Je nadriadená voči ostatným žľazám a spolu s hypotalamom tvoria hypotalamo-hypofýzový komplex, ktorého funkcia tkvie v neurohormonálnej regulácii organizmu. Hypofýza je nepárová žľaza, vajcovitého tvaru pozostávajúca z adenohypofýzy a neurohypofýzy (Dubský a kol., 2003). Adenohypofýza predstavuje časť hypofýzy, ktorá obsahuje rôzne bunky produkujúce hormóny hypofýzy a predstavuje tak žľazovú časť (Weltzien a kol., 2004). U rýb je trojdielna, pozostávajúca zo žľazovej prednej, strednej a zadnej časti. Stredná časť je u rýb najväčšia a hormóny za ktorých sekréciu je zodpovedná sú zhodné s hormónmi vyšších stavovcov. Tieto hormóny sú somatotropín (rastový hormón), adrenokortikotropné hormóny, tyreotropný hormón a gonadotropné hormóny (Dubský a kol., 2003). Neurohypofýza primárne pozostáva zo zväzkov neurosekrečných

vlákien, pochádzajúcich z rôznych častí mozgu, a vylučujúcich rozličné peptidy v blízkosti buniek hypofýzy (Weltzien a kol., 2004).

GtHs sú hormóny kontrolujúce činnosť pohlavných žliaz. Folikulostimulacný hormón pôsobí u ikernačiek na vývoj a dozrievanie folikulov vaječníkov, u mliečňakov podnecuje vývoj semenného epitelu a produkcie, respektíve dozrievanie pohlavných buniek, spermii. Preto by sa dalo povedať, že FSH je nevyhnutný pre celý proces spermatogenézy (Dubský a kol., 2003). Štúdie *in vitro* a *in vivo* preukázali významnosť FSH v súvislosti s kontrolou ranných štádií gametogenézy, spermatogenézy u samcov a oogenézy u samíc (Zohar, 2021). LH ovplyvňuje u mliečňakov rast zárodočného tkaniva semenníkov a sekréciu testosterónu. U ikernačiek vyvoláva ovuláciu v spolupráci s FSH (Dubský a kol., 2003). Na rozdiel od FSH, ktorého významnosť je spojená s ranným štádiom gametogenézy, dôležitosť LH je spojovaná s konečným alebo tzv. finálnym štádiom gametogenézy, ovulácia a konečné dozrievanie vajčiek značené ako FOM (final oocyte maturation) u samíc a tvorba spermii u samcov. Produkcia a sekrécia LH je veľmi dôležitý faktor pri neresení mnohých významných druhov komerčne chovaných rýb, keďže jeho neuvoľnenie z hypofýzy u generačných rýb je často hlavným dôvodom ich neúspechu sa vytrieť. Posledné roky sa oblasť reprodukcie komerčne chovaných rýb posunula od používania gonadotropínov k použitiu GnRHs. Napriek tomu sa i v oblasti biotechnológie gonadotropínov objavili nové možnosti ako napríklad použitie FSH a LH plazmidov, transfer somatických FSH a LH génov a rekombinantné FSH a LH terapie pre indukciu gametogenézy u chovaných rýb (Zohar, 2021).

3.6.5. Epifýza

Tak ako hypofýza, je epifýza alebo inak šuškovité teliesko žľaza s vnútorným vylučovaním patriaca do endokrinný sústavy (Dubský a kol., 2003) a tvorí spolu s CNS (centrálne nervová sústava) tzv. neurohormonálny regulačný systém (Falcón a kol., 2007). Epifýza vzniká v medzmozgu a jej tvar u kostnatých rýb pripomína plochý váčok (Dubský a kol., 2003). U mnohých skúmaných druhov rýb sa šuškovité teliesko predstavuje ako vezikula pripojená k stropu medzmozgu štíhlou stopkou. U väčšiny prípadov bola lokalizovaná pod oknom v lebke, v mieste kde presvitá svetlo (Falcón a kol., 2010), tesne pod kryciami kosťami lebečnej steny (Dvořák a kol., 2014). Práve lokalizácia epifýzy je hlavnou príčinou citlivosti epifýzy na svetlo z dôvodu

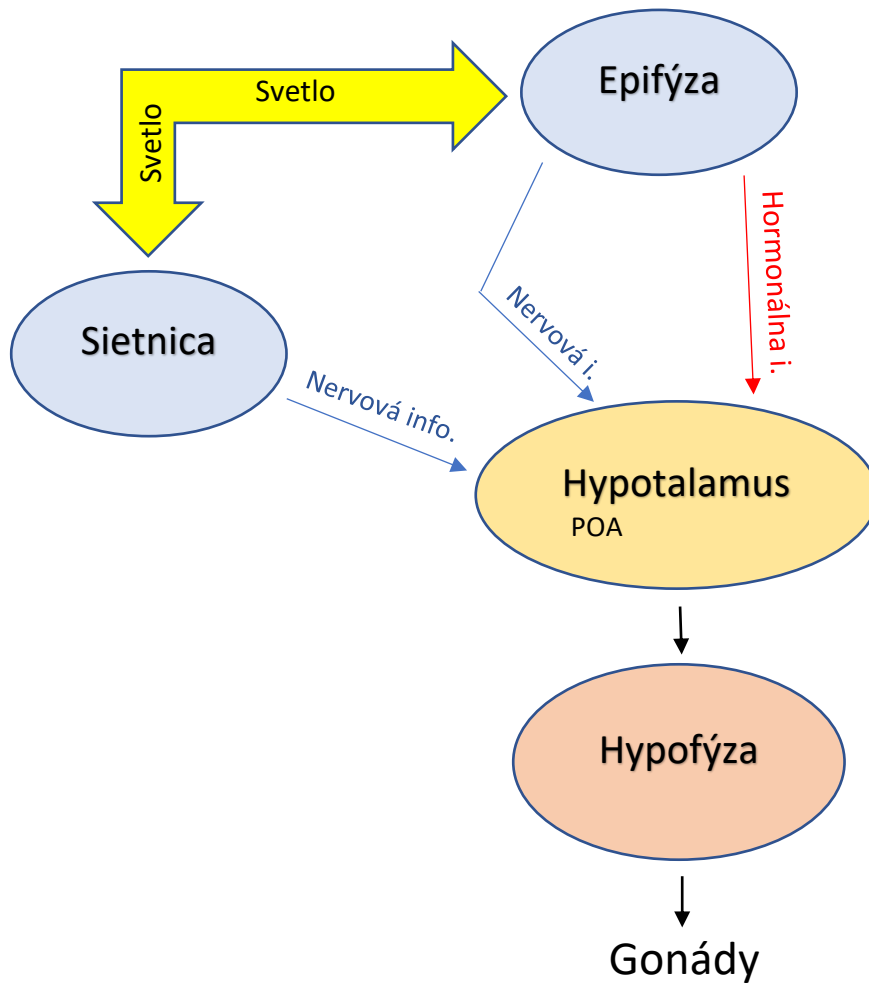
pomerne tenkých kostí lebečnej steny a absencie chromatofórov na pokožke v tejto oblasti (Dubský a kol., 2003). Vezikula je tvorená pseudostratifikovaným epitelom, ktorý má otvor do mozgovomiechového moku. Boli tiež opísané folikulové aj kompaktné žľazy. Epitel epifýzy je tiež z časti tvorený fotoreceptorovými bunkami, ktoré nadväzujú synaptické kontakty s neurónami druhého radu, ktoré vysielajú svoje axóny do mozgu. Vďaka tomuto zisteniu sa dá povedať, že epifýza sa podobá zjednodušenej sietnici (Falcón a kol., 2010). Epifýza produkuje hormóny melatonín a serotonín, a práve regulácia a riadenie produkcie a sekrécie týchto hormónov v závislosti na intenzite svetla svedčí o vplyvu epifýzy na denné a sezónne biorytmy rýb (Dubský a kol., 2003). Medzi tieto biorytmy zaraďujeme reprodukciu, migráciu, pigmentáciu, rast (Hardeland a kol., 2006), ale aj pohlavné dospievanie či sociálne správanie (Helfman a kol., 2009).

3.6.5.1. Melatonín

Melatonín spolu so serotonínom sú hormóny produkované epifýzou (Dubský a kol., 2003). Hormón melatonín je svojím zložením definovaný ako N-acetyl-5methoxytryptamin (Hardeland a kol., 2006) a je syntetizovaný z tryptofánu zobrahaného z epifýzových buniek (Falcón a kol., 2007). V prípade melatonínu je jeho produkcia zaobstaraná i sietnicou oka a jeho sekrécia sa odohráva počas denného svetelného režimu za tmy, keď pomáha regulovať rybie odpovede na denné a ročné svetelné režimy. Z toho nám vyplýva, že svetlo ovplyvňuje jeho denné rytmy a to tak, že svetlo jeho tvorbu inhibuje. Keď sa ako príklad zoberú druhy rýb neresiace sa na jeseň, tak hladina melatonínu sa bude zvyšovať so skracujúcim sa dňom, tým pádom bude melatonín stimulovať ryby k výteru (Helfman a kol., 2009). Z toho vyplýva že u druhov rýb neresiacich sa na jar, bude hladina melatonínu klesať s predlžujúcim sa dňom, tým pádom bude melatonín inhibovať ryby k výteru. Melatonín tiež pôsobí ako imunostimulátor, cytoprotektívny prostriedok (Hardeland a kol., 2006) a regulátor mnohých fyziologických procesov a správania pri svojej úlohe udržiavateľa aktivity cirkadiálneho rytmu, denných zmien teplotných preferencií a zmien rastu a sfarbení spojených so svetelnými a teplotnými zmenami (Helfman a kol., 2009).

3.6.5.2. Melatonín v spojitosti s reprodukciou

Štúdie, ktoré sa zaoberali vplyvom svetelného režimu na biorytmy rýb, zistili jeho dôležitosť pri pohlavnom dospievaní u rýb. Už Hoover (1937) v roku 1937 sa zaoberal svetelným režimom ako jedným z významných kontrolných faktorov u reprodukcie rýb, presnejšie u lososovitých. Samozrejme skúmanie vplyvu fotoperiody na nástup puberty neostalo iba u lososovitých. Skúmali sa aj ďalšie druhy rýb ako napríklad ostriež zelenkastý (*Perca fluviatilis*), zubáč veľkousty (*Sander lucioperca*) či morský vlk kde sa taktiež dokázal významný vplyv svetelného režimu na nástup pohlavnej dospelosti (Rodríguez a kol., 2001; Abdulfatah a kol., 2007; Ammar a kol., 2015). Štúdia Burgerhouta a kol., (2019) poukázala na veľký potenciál melatonínu v súvislosti s indukciou puberty u úhora európskeho (*Anguilla anguilla*). Na Obr. č.2 je vidieť schému vplyvu svetla na pohlavné dospievanie, kedy svetlo dopadá na fotoreceptory sietnice, tyčinky a čapíky, ale dopadá tiež na epifýzu. Práve v tomto okamihu začína synchronizácia vnútorných hodín. Nervové informácie sú nervovou dráhou prenášané zo sietnice a epifýzy do hypotalamu v medzimozgu. Tieto informácie poskytujú indikáciu o dĺžke dňa či svetelných odchýlkach v okolitom prostredí. Hormonálna informácia je prenášaná melatonínom, pričom jeho produkcia odráža dĺžku dňa či sezónu. V sietnici je melatonín autokrinný alebo parakrinný, ktorý sa lokálne metabolizuje. Oproti melatonínu sietnice je melatonín epifýzy vylučovaný do mozgovomiechového moku alebo krvi kde potom účinkuje na konkrétne ciele prostredníctvom svojich receptorov. Napríklad v hypotalame melatonín ovplyvňuje produkciu faktorov, ktoré ovplyvňujú sekréciu hormónov hypofýzy. Receptory melatonínu boli identifikované v oblastiach, ktoré majú vplyv na funkciu hypofýzy, vrátane POA (preoptic area), ktorý tiež prijíma nervový vstup z epifýzy aj zo sietnice. Melatonín ovplyvňuje samotnú hypofýzu a tým pádom i produkciu hormónov (Falcón a kol., 2010).



Obr. č. 2: Vplyv svetla na pubertu a samotnú reprodukciu rýb (obrázok upravený podľa Falcón a kol., 2010).

3.7.Dôsledky puberty

V komerčne produkčnom rybárstve alebo len pri menšom chove sa pokladá za dôležité pozorovať rôzne takzvané produkčné parametre ako sú rýchlosť rastu, kvalita mäsa, zdravotný stav, miera prežitia v húfe, vonkajší vzhľad, chuť do jedla, agonistické správanie a iné. Dosiachnutie pohlavnej dospelosti, stav keď jedinec je schopný reprodukcie, sa predpokladá za jeden z faktorov, ktorý môže mať veľmi veľké dôsledky na tieto tzv. produkčné parametre (Tarangel a kol., 2010).

Jeden z týchto dôsledkov je na rast a váhu rýb, keďže puberta vyúsťuje k smerovaniu zásob a energie od rastu a zachovaniu tela k rastu pohlavných žliaz,

tvorbu gamét, reprodukčnému správaniu (Kadri a kol. 1996). Napríklad si môžeme všimnúť energetické obmedzenia ktoré sú najviac evidentné počas reprodukcie, keďže v tomto období je energetický výdaj vyšší ako energetický príjem (Hendry and Beall, 2004). U mnohých druhov môžeme pozorovať čiastočné alebo úplne pozastavenie príjmu potravy počas neresenia (Kadri a kol. 1996), ako napríklad u lososovitých rýb ktoré počas neresenia pozastavujú príjem potravy a uloženú energiu využívajú na reprodukciu (Kadri a kol. 1995).

Puberta môže mať aj priaznivé dopady na rýchlosť rastu alebo apetít rýb. V populáciách, či súrodeneckých skupinách pozorujeme bežne väčších jedincov, čo môže byť následok toho že nejakí jedinci pohlavne dospeli skôr (Tarangel a kol., 2010), keďže u jedincov v prvých štádiách puberty pozorujeme vyšší somatický rast v porovnaní s jedincami ktorí ešte nedosiahli pubertu. Táto skutočnosť je najviac charakteristická pre lososa atlantického (*Salmo salar*), kedy sledujeme náhle vzplanutie rastu u dospievajúcich jedincov na jar a začiatkom leta s najväčším rozdielom vo váhe okolo júna (Kadri a kol., 1996).

Keďže pri neskoršej fáze puberty sa príjem potravy spomaľuje, energiu ktorá je potrebná na sexuálne správanie, fyzickú aktivitu a až na samotnú reprodukciu, si ryba začína brať z masa a jej útroch (Love a R.M., 1980). Zvyšujúci sa apetít so zvyšujúcim sa rastom by sa pravdepodobne dal využiť pri chove rýb, avšak u lososa atlantického je to komplikovanejšie, keďže dospievajúci/pohlavne dospelý losos má biednu kvalitu mäsa (Tarangel a kol., 2010, Aksnes a kol., 1986). Aksnes a kol. (1986) sa vo svojej štúdií venoval vyhodnoteniu zmien, ktoré vznikli počas pohlavného dospievania u lososa atlantického. Zmeny boli viditeľné nie iba medzi dospievajúcimi jedincami a jedincami ktorí ešte nevstúpili do puberty, ale aj medzi samicou a samcom tohto druhu. Bola pozorovaná výrazne zhoršená kvalita mäsa v neskoršom období puberty, a práve pre to by sa mali producenti lososa atlantického vyhnúť zabíjaniu a spracovaniu lososa v tejto biologickej kondícii.

Nástup pohlavnej dospelosti môže mať efekt aj na imunitný systém rýb a následkom toho aj efekt na citlivosť rýb voči nemociam či celkový zdravotný stav daných rýb. Mnoho štúdií dokázalo že nástup puberty má negatívny dopad na imunitnú odpoveď a pri niektorých druhoch sa pozorovali rozdiely v množstve lymfocytov medzi pohlavne dospelými a pohlavne nedospelými jedincami (Skarstein a kol., 2001). Štúdia Houa a kol. (1999), ktorá si na pokus vybrala karasa striebřitého (*Carassius auratus*) a pstruha dúhového pozorovala u karasa zvýšenú hladinu

imunoglobínu M v období leta a zníženú okolo zimy. V prípade dozrievania pohlavných žliaz, pozorujeme najvyššiu hladinu IgM na jar, pri sezóne neresu. Na rozdiel od pstruha, u ktorého hladina imunoglobínu M klesá a je výrazne nižšia v období trenia. Pravdepodobne tento fakt je jedným z príčin vysokej citlivosti na ochorenia u rýb lososovitých. V prípade imunosupresie u druhu lososovitých, štúdie dokázali významný vplyv kortizolu, aj keď vplyvy pohlavných hormónov na báze steroidov nemôžu byť zanedbateľné (Hou a kol., 1999). Zo strany intenzity parazitov vyskytujúcich sa u rýb, Skarstein a kol. (2001) zistil, že neresiace sa samce sivoňa alpského (*Salvelinus alpinus*) majú vyššiu intenzitu vyskytujúcich sa parazitov ako samce nedospelé, pričom u samíc nebol zistený významný rozdiel. Dosiahnutie pohlavnej dospelosti môže tiež spôsobovať zmenu homeostázy. Pri lososovitých rybách to môže viesť až k ohrozeniu ich hypoosmoregulačných schopností, ktoré sú riadené tzv. osmoregulačnými hormónmi ako napríklad rastový hormón, prolaktín alebo vasotocín. U samca lososa keta, ktorý sa blížil k obdobiu trenia, sa zistila zvýšená hladina vasotocínu, na druhej strane u samice sa zistila klesajúca hladina vasotocínu spolu so znižujúcou sa toleranciou salinity (Makino a kol., 2007).

3.8. Externé faktory ovplyvňujúce nástup pohlavného dospievania / začiatok reprodukcie

U mnohých druhov rýb je reprodukčný cyklus kontrolovaný a synchronizovaný ročnými environmentálnymi zmenami s ohľadom na lokálne klimatické podmienky a dostupnosť prirodzenej potravy. U mnohých environmentálnych faktorov bol pozorovaný ich vplyv na nástup tohto reprodukčného cyklu, tzv. nástup pohlavnej dospelosti. Svetelný režim, teplota vody, zrážky, dostupnosť potravy alebo kvalita či hladina vody patria medzi tieto vybrané faktory. Tiež treba zmieniť že u každého podnebia krajiny sú iné primárne faktory, ktoré ovplyvňujú nástup puberty. Napríklad v prípade krajín mierneho pásma hlavné podnety, ktoré spúšťajú reprodukčný cyklus u rýb sú zmeny svetelného režimu a teploty (Tarangel a kol., 2010) a práve týmito dvoma faktormi sa budem v nasledujúcich kapitolách najviac zaoberať.

3.8.1. Svetelný režim

To že svetelný režim alebo lepšie povedané manipulácia so svetelným režimom, tzv. fotostimulácia, má významný vplyv na pohlavné dospievanie u rýb sme sa

presvedčili už v roku 1937. Hoover (1937) viedol pokus v ktorom chcel zistiť či sexuálna aktivita u rýb je ovplyvňovaná dĺžkou svetelného režimu. Na pokus si vybral sivoňa potočného (*Salvelinus fontinalis*) u ktorého umelo navodil sezónne zmeny svetelného cyklu. Prvé ikry sa samiciam odobrali už koncom augusta čo je približne 3-4 mesiace skôr, ako je ich prirodzený čas dozrievania. To znamená že sivone držané v týchto umelo vytvorených podmienkach dospievali o 3-4 mesiace skôr, ako sivone držané v prirodzených podmienkach. Postupom času sa táto manipulácia a regulácia fotoperiody zdokonaľovala (Bromage a kol., 1992). Bromage a kol. (2001) udáva fotoperiodu za kľúčový environmentálny faktor pre iniciáciu a úspešné ukončenie puberty u druhov rýb žijúcich na území mierneho až subpolárneho pásma, pričom sa zabezpečí vhodné sezónne načasovanie reprodukcie podľa priaznivých podmienok pre potomstvo. Tarangel a kol. (2010) sa s týmto tvrdením stotožňuje. Práve preto je regulácia svetelného režimu ale aj ostatných environmentálnych faktorov ako napríklad teploty, jedným z hlavných záujmov budúceho rozvoja odvetia akvakultúry (Wang a kol., 2010). V nasledujúcich kapitolách sa budem zameriavať hlavne na naše druhy alebo druhy ktoré sú komerčne významné, dôsledne študované a môžu poskytnúť dôležité informácie využiteľné aj v prípadoch našich rýb.

3.8.1.1. Lososovité

Väčšina lososovitých sa trie na jeseň alebo v zime, pričom pohlavné dospieť nastáva o rok skôr, kedy na začiatku sú ryby pod svetelným režimom krátkym a postupne predlžujúcim sa a potom pod skracujúcim sa svetelným režimom. Práve táto informácia je dôvodom prečo zo začiatku konštantne dlhá a potom krátka fotoperioda je najčastejšie využiteľný systém pri regulácii reprodukcie u rýb lososovitých (Bromage a kol., 2001). Na rozdiel od kaprovitých druhov rýb, špecificky kapor rybničný, kde sa teplota považuje za primárny faktor (Horváth, 1985), u lososovitých sa fotoperiódou považuje za hlavný faktor ktorý upravuje sezónne načasovanie pohlavného dospievania (Tarangel a kol., 1998).

Jedna z prvých lososovitých rýb o ktorej sa vyskytli štúdie o vplyve fotoperiódou na pohlavné dospievanie je losos atlantický (Tarangel a kol., 2010). Losos je považovaný z historického hľadiska za rybársky významný druh, kedy v dobe prirodzených ťahov lososa do riek Českých patril medzi obľúbené druhy rýb vyhľadávané športovými rybármi. Losos je významný a známy hlavne svojou vynikajúcou kvalitou mäsa, ktoré sa predáva mrazené, sušené, solené ale aj čerstvé

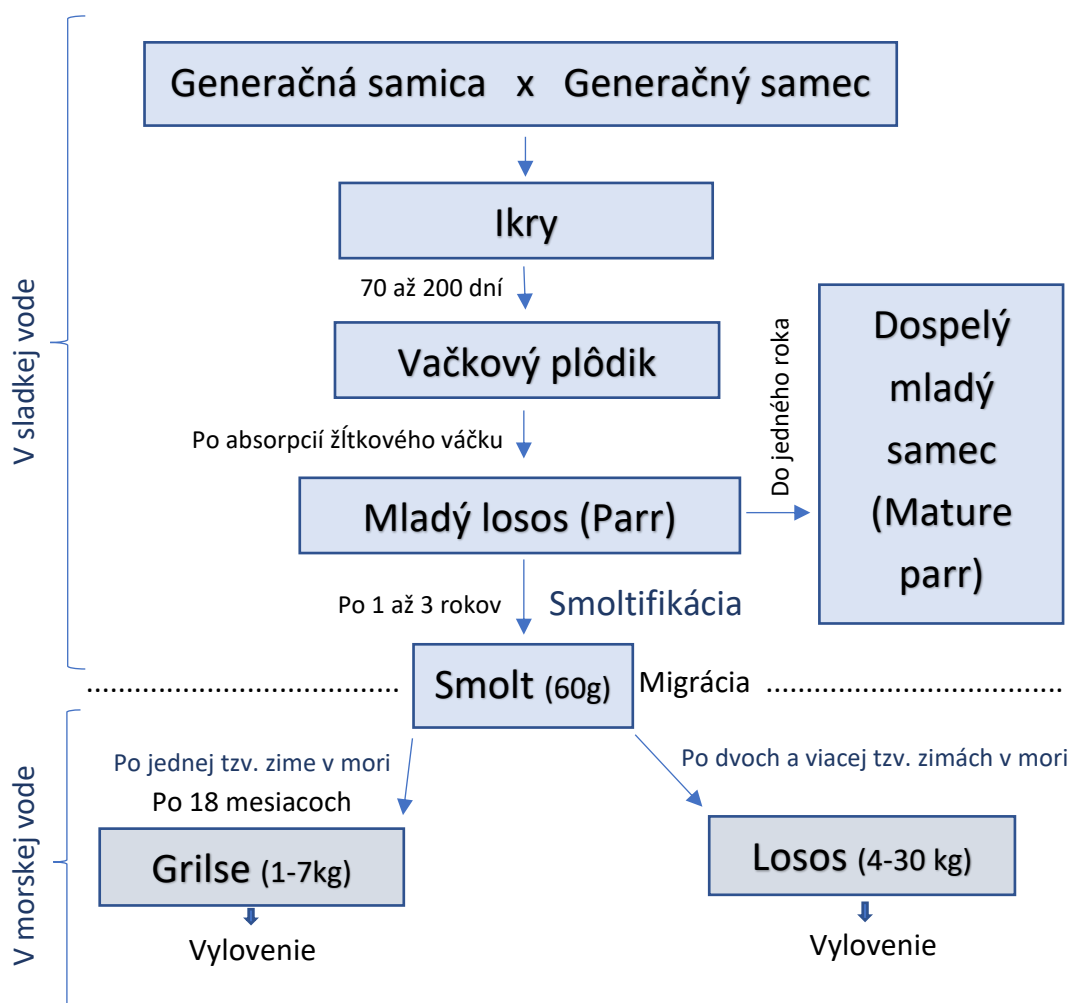
(Hanel a Lusk, 2005). V dnešnej dobe patria losos atlantický a pstruh dúhový medzi jedny z najvýznamnejších druhov rýb v akvakultúre. Poznáme napríklad sladkovodné zariadenia, ktorých využitie spočíva v odchove lososa ale aj ostatných lososovitých rýb k štádiu plôdika alebo k tzv. „smolt stage“. Potom sú tieto rybky transportované do sladkovodných alebo morských fariem, ku príkladu morské kliecky, kde dorastajú (Lucas a kol., 2019). Na Obr. č.3 je opísaný produkčný cyklus lososa ukazujúci špecifické životné štádiá aj s informáciou či dané štádium prebieha v sladkej či slanej vode. Treba podotknúť že väčšina anadromných lososovitých rýb má tento generalizovaný cyklus. Losos môže pohlavne dospieť po jednej zime v slanej vode tzv. „sea-winter“, pričom u lososa atlantického je tento jav uvedený ako „grisling“ (Lucas a kol., 2019). Toto včasné pohlavné dospieťie je závažný problém pri chove lososa atlantického, keďže pri procese dochádza k zníženiu kvality mäsa a pozastavenie rastu počas tretej sezóny (Tarangel a kol., 1999). Väčšinou sa to deje v regiónoch s vyššou teplotou vody ktorá iniciuje rýchlejší rast (Lucas a kol., 2019). Tarangel a kol. (1999) dodáva že u pohlavne dospelých lososov ktorí sú držaní v morskej vode cez pohlavné dospievanie sa zaznamenala vysoká mortalita. Podľa štúdií z roku 1999 sa dá povedať že účinky nepretržitého osvetlenia na vek prvej zrelosti nie sú spôsobené účinkami fotoperiódou na rastový výkon ako taký, ale sú lepšie vysvetlené modelom zahrňajúcim fotoperiodickú zmenu načasovania tzv. „kritického obdobia“. Je to obdobie počas ktorého môže byť zastavené sexuálne dozrievanie (Tarangel a kol., 1999) a kvôli dôvodom už spomenutých vyššie je potlačenie sexuálneho dospetia prioritou pri komerčnom chove lososa. Inhibícia pohlavného dospetia sa dosahuje fotoperiodickou manipuláciou vo forme nepretržitého osvetlenia, ktoré je aplikované medzi zimou a letom počas druhého roka v ktorom sú lososy v mori. Toto 6-mesačné obdobie v režime nepretržitého osvetlenia je považované za najefektívnejšie (Tarangel a kol., 1998; Leclercq a kol., 2010). Podľa Leclercq a kol. (2010) toto 6-mesačné obdobie môže byť výrazne zredukované na 4-mesačné obdobie bez ohrozenia efektívnosti potlačenia sexuálneho dospetia.

O rok na to sa objavila štúdia ktorá porovnávala efektívnosť alternatívnych techník zabezpečujúcich umelú fotoperiodu. Jednalo sa o 50W ‘modré’ svetlo, 232W ‘zelené’ svetlo a 400W ‘červené’ svetlo ktoré sa porovnávalo so štandardným 400W ‘bielym’ svetlom. Vo výsledku táto štúdia preukázala že alternatívne svetelné technológie môžu efektívne potlačiť sexuálne dozrievanie a to s najlepšou finančnou návratnosťou poskytnutím správneho nastavenia úrovne intenzity svetla (Leclercq

a kol., 2011). Hansen a kol. (2017) dodáva že zníženie výskytu pohlavne dospelých jedincov pod umelým svetelným režimom je dôsledok primárne intenzity svetla ako technológie svetla či svetleného spektra, pričom v jeho štúdií bolo dokázané že zníženie intenzity svetla znižovalo účinok stimulujúceho rastu, ale všetky druhy intenzity svetla znižovali výskyt sexuálne zreých jedincov. Štúdia Imslanda a kol. (2014) skúmala nielen vplyv fotoperiody na nástup pohlavného dospievania lososov ale tiež súčasný vplyv teploty. Tiež sa skúmal vplyv týchto faktorov na rast rýb, kedy hlavným záujmom bolo zistiť aká kombinácia by bola najlepšia aby bolo čo najmenej percento pohlavne dospelých jedincov ale s vyššou rýchlosťou rastu. Ryby boli držané pod dvoma fotoperiodami (nepretržité osvetlenie LL a prirodzené osvetlenie) a pod dvoma rôznymi teplotami (8,3 °C a 12,7 °C) od júna do júla nasledujúci rok. Výsledky ukázali, že jedinci ktorí boli držaní pod LL pri teplote 8,3 °C vykazovali zlepšené parametre rastu, ale aj požadovaný znížený výskyt sexuálne zreých jedincov.

V dnešnej dobe je čoraz viac a viac požadované a dôležité v akvakultúre odchovať lososa v recirkulačných systémoch do tržnej veľkosti. Ale vyskytli sa problémy pri pokusoch odchovu a to vrátane vysokej prevalencie predčasne dospievajúcich samcov lososa v recirkulačných systémoch RAS (Good a kol., 2014). Štúdia Gooda a kol. (2016) sa zamerala práve na tento problém, kedy chceli zistiť či redukovaná fotoperioda v prvom roku života v recirkulačných systémoch môže napomôcť v oddialení pohlavnej dospelosti u lososov. V tejto štúdií boli lososy hneď po vykúlení držané v recirkulačnom systéme pod redukovaným 16L/8D alebo nepretržitým 24L/0D svetelným režimom jeden rok a po roku bola aplikovaná 24L/0D fotoperioda až do vylovenia, kedy sa svetlo označuje ako L a tma ako D. Celkovým zistením tejto štúdie je, že redukovaná fotoperiódá 16L/8D v prvom roku života lososov nepreukázala zníženie počtu predčasne dospelých samcov v ich druhom roku rastu, ba naopak sa ukazuje že fotoperioda 16L/8D bola spojená so signifikantne zvýšenou úrovňou dozrievania u samcov. Oproti tomu, u lososov držaných pri fotoperiode 24L/0D v prvom roku života sa preukázalo menšie percento pohlavne dospelých jedincov v ich druhom roku života.

Štúdie striktne zamerané na manipuláciu svetelného režimu v RAS u lososov sú extrémne limitované a preto v tomto ohľade je lepšie pochopenie fyziológie rýb v RAS a vyvinutie najlepších postupov regulovania fotoperiody aby sa dosiahlo oddialenie skorého dozrievania veľmi žiadúce a dôležité.



Obr. č.3: Produkčný cyklus lososa ukazujúci špecifické životné štádia (Obrázok upravený podľa Lucas a kol., 2019)

Podobnú reakciu na nepretržitú fotoperiodu vykazujú ďalšie ryby, ako napríklad sivoň potočný či alpský. Liu a Duston (2016) sa zaoberali problémom vysokého percenta pohlavne dospelých rýb u dvojročných sivoňov alpských. Viedli výskum vplyvu nepretržitého osvetlenia LL na nástup puberty u sivoňov. Ale na rozdiel od väčšiny výskumov doteraz spomenutých, sa nezamerali iba na vplyv fotoperiódou alebo teploty ale aj na iný, a to príjem krmiva. Sivoňov o hmotnosti cca 110g držali 18 týždňov cez zimu (od 16.novembra do 1.apríla) pod vopred stanovenými, umelo vytvorenými podmienkami. Týchto podmienok bolo 6 so spomínanými tromi faktormi. Prirodené osvetlenie/nepretržité osvetlenie 24L/0D za fotoperiodu, 10 °C alebo 5 °C za teplotu a príjem potravy denne alebo žiadnu potravu. 1.apríla boli ryby vrátené do podmienok: prirodené osvetlenie, 10 °C a príjem krmiva denne. Výsledky potvrdili vplyv nepretržitého osvetlenia na oddialenie nástupu puberty pričom pri 10

°C pozastavili mieru dospievania u samíc a samcov aj keď u samcov s väčšou úspešnosťou (♀ 49%, ♂ 19%). Pri 5 °C avšak eliminovali úplne nástup pohlavnej dospelosti u samíc a u samcov bola miera iba 6%. V porovnaní prirodzený svetelný režim mal vysokú mieru dospievania a to pri 10 °C (♀ 94%, ♂ 43%) a pri 5 °C (♀ 87%, ♂ 45%). Neprijímanie potravy nepreukázalo žiadne zdravotné následky a s kombináciou nepretržitého osvetlenia bolo vysoko efektívne v pozastavení nástupu puberty a to ako pri 10 °C (♀ 0%, ♂ 2%) tak aj pri 5 °C (♀ 0%, ♂ 7%).

O dva roky neskôr Liu a Duston (2018) poukázali na to, že efektivita LL na oddialenie puberty je závislá na dátume kedy sa navodia umelé podmienky a tiež na tom, ako dlho budú trvať dané podmienky. Výsledky preukázali efektivitu nepretržitého osvetlenia zavedeného medzi 13.augustom a 1.októbrom s ukončením 1.apríla. Takto zavedené LL znížilo mieru dospievania pod 10%. Oproti tomu miera dospievania u nepretržitého osvetlenia zavedeného 1.decembra a končiaceho 1.apríla bola 33%, pričom miera dospievania 50% sa preukázala pri prirodzenom osvetlení. Pri všetkých pokusoch boli ryby vrátené 1.apríla do podmienok prirodzeného osvetlenia. Efektivita LL bola pozorovaná aj keď končiaci dátum bol od 1.februára do 1.júna. Tiež bola demonštrovaná dôležitosť vrátenia rýb do režimu prirodzeného osvetlenia na jar. Ryby držané pod konštantne dlhým nepretržitým osvetlením po celý rok (od októbra po október) mali relatívne vysoké percento mieri dospievania (31%).

Lundova a kol. (2018) preukázali u ďalšieho druhu sivoňa, a to sivoňa potočného, že predĺžená fotoperioda 18L/6D nielen oddaľuje nástup pohlavnej dospelosti, nezávisle od zdroja umelého osvetlenia, ale tiež stimulovala rast ako u samíc tak aj u samcov. Ich priemerná hmotnosť sa pohybovala medzi 100–150 g a experiment sa uskutočnil vo vonkajších nádržiach s prirodzenou teplotou vody od 21.júna do 6.novembra. Bola pozorovaná aj zvyšujúca sa rezistencia rýb k plesňovým ochoreniam pod týmito umelo nastavenými podmienkami. Lundova a kol. (2019) potvrdzujú tieto zistenia a dodávajú že stačí krátkodobá aplikácia fotoperiody 18L/6D na oddialenie nástupu puberty s pozorovaným zvyšujúcim sa rastom. Experiment sa uskutočnil vo vonkajších plastových obdĺžnikových prietokových nádržiach s prirodzenou teplotou vody. Priemerná hmotnosť sivoňov bola 192 ± 37.9 g. Podľa zistených výsledkov odporúčajú 66-dňovú aplikáciu tejto fotoperiody od 19.septembra do 24.novembra, keďže jej predĺžená aplikácia nepreukázala žiadne iné výsledky a bola iba ekonomicky náročnejšia.

Poslednú rybu z tejto čel'ade treba zmieniť a to je pstruh dúhový, ktorý je v našich podmienkach jedným z najviac významných hospodárskych druhov rýb. U nás jeho chov hlavne plní účel intenzívnej výroby konzumnej ryby ale je aj vysadzovaný do voľných vôd, jedná sa hlavne o vodné nádrže alebo ako doplnková ryba ku kaprovým rybníkom. Patrí medzi obľúbené druhy rýb športových rybárov (Hanel a Lusk, 2005). Pstruh dúhový sa prirodzene vytiera medzi koncom jesene a jarom kedy vek pri ktorom dosahujú pohlavnú dospelosť sa pohybuje medzi 2-3 rokmi (Lucas a kol., 2019). V 20.storočí sa objavili rôzne štúdie zamerané na vplyv fotoperiody na reprodukčný cyklus u pstruha dúhového. Jedna z nich preukázala, že samice pstruha držané od februára pri konštantnej teplote (8,5 - 9 °C) a nepretržitom či konštantne dlhom osvetlení, vykazujú koncom roka skorší nástup pohlavnej dospelosti a to o cca 2 mesiace. Kým u samíc pstruhov držaných pod tými istými podmienkami, ale krátkym svetelným režimom 6L/18D sa preukázalo oddialenie nástupu pohlavnej dospelosti o cca 5 mesiacov (Duston a Broomage, 1986). Duston a Broomage (1987) dodávajú že náhla redukcia fotoperiody poskytuje dôležitý podnet pre skorší nástup reprodukčného cyklu. Ich výsledky jasne ukazujú že redukcia fotoperiody má aj okrem iného doplnkovú úlohu a tá úloha spočíva v synchronizácii doby trenia medzi jedincami, aby čas medzi prvým vytreným jedincom a posledným bol čo najkratší. Napríklad u rýb držaných pod konštantne dlhou fotoperiodou bol tento čas 12 týždňov, ale u rýb kde sa aplikovala redukcia fotoperiody bol tento čas len 6 týždňov. Štúdia Randalla a Broomage (1998) je vo všeobecnej zhode s predchádzajúcimi výsledkami štúdií, keď ich výsledky demonštrovali, že vystavenie pstruhov dlhej konštantnej fotoperiode a potom náhlejšej redukcii daného svetelného režimu po 3 až 4 mesiacoch môže urýchliť nástup reprodukčného cyklu o až 4 mesiace. Davies a kol. (1999) to potvrdili svojou štúdiou kedy po 3-4 mesiacoch (1.február-10.máj) 18L/6D aplikovali redukciu fotoperiody 6L/18D a táto kombinácia dokázala urýchliť dospievanie o 3 až 4 mesiace. Bromage a kol. (2001) dodáva že tento prepínač z dlhých dní do tzv. krátkych dní je veľmi dôležitý aj z hľadiska vývojového. Dokázalo sa, že hoci pstruhy ktoré boli držané po celý rok pod dlhou fotoperiodou pohlavne dospejú skôr oproti pstruhom pod prirodzeným svetelným režimom, ale sú menej vyvinuté ako pstruhy u ktorých bola aplikovaná kombinácia dlhého a potom krátkeho svetelného režimu.

Keď si to zoberieme v celku, tak nám vyjde zhrnutie a to také že manipulácia svetelným režimom je prioritou pri rybách lososovitých či už hovoríme o nepretržitom svetelnom režime, konštantne dlhom či krátkom. Kombináciou týchto fotoperiód

dokážeme nielen skrátiť či predĺžiť generačný interval ale môže to mať aj dodatočný efekt, ako to bolo dokázané u pstruha dúhového. Tiež netreba zabudnúť že kombináciou tohto faktora z inými, napr. teplotou či príjmom potravy, môžeme doceliť lepšie výsledky ako keby sme sa sústredili iba na fotoperiodu samotnú.

3.8.1.2. Ostriežovité

Podobne ako u čeľadi lososovitých aj druhy tejto čeľade boli podrobené mnohým štúdiám v súvislosti s vplyvom a manipuláciou svetelného režimu na generačný interval či samotnú reprodukciu rýb. Štúdie predpokladali že kľúčovým environmentálnym signálom pre týchto jedincov vstupujúcich do cyklu pohlavného dospievania je jesenné zníženie svetelného režimu (Carillo a kol., 2009). Podľa Bedgashi a kol. (2004) je nepretržité osvetlenie dôležitý nástroj pre výskum a akvakultúru morského vlka.

Morský vlk bol jeden z prvých medzi študovanými druhmi z tejto čeľade. Dôkaz o efekte nepretržitého osvetlenia na dozrievanie pohlavných žliaz morského vlka bol získaný Bedgashim a kol. (2004). Títo autori uviedli, že juvenilné ryby vystavené nepretržitému osvetleniu po celý rok vykazujú drastickú redukciu v počte samcov, ktorý vstupujú do predčasnej puberty. Podobný vplyv nepretržitého osvetlenia bol pozorovaný aj u ostrieža zelenkastého (Migaud a kol., 2006).

Výsledky štúdie Rodrigueza a kol. (2001) dokazujú významný a priaznivý účinok konštantne dlhého a predĺženého svetelného režimu na redukciu gonádového vývoja čo má za následok oneskorenie prvého pohlavného dospetia. Na druhej strane sa zvyšuje rast v komerčialnom veku s potenciálnym využitím v akvakultúre. Ďalšia štúdia Rodrigueza a kol. (2001) preukázala že skrátením fotoperiody sa skraca je generačný interval a prvé pohlavné dospetie morských vlkov sa dostaví v predstihu.

Podobné výsledky štúdií zameraných na vplyv rôznych fotoperiod u rýb ostriežovitých boli pozorované aj u ostrieža zelenkastého. V roku 2007 sa preukázalo že aplikáciou konštantne dlhého svetelného režimu môžeme doceliť inhibíciu nástupu pohlavného dospievania u ostrieža. Ostrieže boli udržiavané v recirkulačných systémoch pod konštantne dlhou fotoperiodou 17L/7D od juvenilného štádia (2g) až kým ich počiatková váha nebola 114g. Potom nasledovali prvé dva fototermálne zníženia, ktoré mali indukovať gonadogenézu. Tieto zníženia boli buď rýchle (6 týždňov) alebo pomalé (16 týždňov) pričom pre každé boli aplikované 4 klesajúce fotoperiody (0h, 1h, 4h, 8h). Výsledky ukázali že jedinci držaní pri 17L/7D

nereagovali na klesajúcu teplotu vody, zatiaľ čo samice a samce držané pri ostatných 3 fotoperiodách vykazovali normálny vývoj pohlavných žliaz pri tých istých teplotných podmienkach (Abdulfatah a kol., 2007). Abdulfatah a kol. (2011) potom vo svojej ďalšej podobnej štúdií na samiciach ostrieža zelenkastého pozoroval že na účinnú a efektívnu indukciu oogenézy je potrebné 4h alebo 8h zníženie fotoperiody, pričom sa predpokladá že 1h zníženie fotoperiody je blízko prahu citlivosti pod ktorým samice nevnímajú zmeny fotoperiody. Ďalej potvrdil vplyv neustálej fotoperiody 17L/7D na potlačenie puberty a oddialenie nástupu reprodukčného cyklu u samiciach ostriežov. Takéto alebo podobné účinky konštantnej a dlhej fotoperiody sa pozorovali aj u ostrieža žltého (*Perca flavescens*) za svetelného režimu 14L/10D (Shewmon a kol., 2007).

Štúdie o vplyve fotoperiody na pohlavné dospievanie u ďalšej ostriežovitej ryby na seba nenechali dlho čakať. V tomto prípade sa jedná o rybu pre nás významnú nielen svojím vysoko kvalitným mäsom a vplyvom na rybiu osádku v našich voľných vodách ale tiež pre jej obľúbenosť u športových rybárov (Hanel a Lusk. 2005). V roku 2015 sa objavila prvá správa o inhibujúcom efekte fotoperiody na nástup reprodukčného cyklu u zubáča veľkoustého. Ammar a kol. (2015) spravili výskum v ktorom poukázali na dôležitosť fotoperiody pri nástupe pohlavnej dospelosti u zubáča. Ich cieľom bolo determinovať efekt dvoch fotoperiód (prirodzené a nepretržité osvetlenie) na nástup reprodukčného cyklu u zubáča. Dvojročné samce a samice zubáča s hmotnosťou cca 950 g boli držané 153 dní pod prirodzeným osvetlením alebo pod nepretržitým osvetlením 24L/0D. Po 153 dňoch sa preukázalo že nepretržité osvetlenie 24L/0D ktoré bolo aplikované v júni, úplne inhibuje alebo oddiaľuje nástup pohlavnej dospelosti ako u samcov tak i u samíc. Vyzerá to tak že pod takými svetelnými podmienkami samotné zníženie teploty nestačí na indukciu reprodukčného cyklu. Predpokladá sa, že fotoperioda je hlavný externý faktor ktorý synchronizuje nástup reprodukčného cyklu a jej manipuláciou vieme doceliť oddialenie pohlavnej dospelosti aj pri znížení teploty. Ale Ammar a kol. (2015) dodávajú že role v ktorých fotoperioda a teplota hrajú v súvislosti s nástupom pohlavnej dospelosti musia byť ďalej a viac preštudované a nakoniec aj boli keď Hermelink a kol. (2017) skúmali účinok svetelného režimu v kombinácii s režimom tepelným na pohlavné dospieť trojročného zubáča. Oni svojimi zisteniami oponujú Ammarovi a kol. (2015), keď podľa ich výskumu je teplota hlavný externý faktor ktorý synchronizuje nástup reprodukčného cyklu a dlhý svetelný režim s 12L a 14L

urýchľuje dospievanie, kým krátka fotoperioda oddaľuje pohlavné dospieť. Následkom toho je možno manipuláciu s fotoperiódou implementovať ako jednoduché a nákladovo efektívne opatrenie na predĺženie dostupnosti neresiacich sa zubáčov pod komerčnými podmienkami ak sa samozrejme súčasne aplikuje optimálny teplotný protokol. Toto môže byť predovšetkým užitočné v recirkulačných systémoch. Aj keď ako hlavný externý faktor uvádzajú teplotu, dodávajú že fotoperioda by nemala byť prehliadaná pre budúci rozvoj akvakultúry zubáča (Hermelink a kol., 2017).

Podľa mňa môžeme očakávať inhibíciu nástupu pohlavnej dospelosti pod podmienkami nepretržitého osvetlenia u zubáča aj u ostrieža, ale vplyv ďalších fotoperiód bude úzko závislý na ďalších faktoroch ako je napríklad teplota, vek rýb či režim stravy.

3.8.1.3. Kaprovité

Čeľaď kaprovité sú z mnohých hľadísk jednou z najviac študovaných skupín rýb. Podľa De Vlaminga (1972) čeľaď *Cyprinidae* získava viacej pozornosti než nejaké iné skupiny rýb kvôli vysokému počtu druhov a relatívne malej veľkosti mnohých druhov rýb v tejto čeľadi. Na mnohé druhy boli robené štúdie čo sa týka efektu environmentálnych faktorov, primárne svetelný režim a teplota. Medzi tieto druhy patria kapor rybníčný, mrena severná (*Barbus barbus*), hrúzovec sieťovaný (*Pseudorasbora parva*), plotica červenooká (*Rutilus rutilus*), lieň sliznatý (*Tinca tinca*), jalec hlavatý (*Leuciscus cephalus*), dánio pruhované (*Danio rerio*), labeo avanské (*Labeo rohita*) alebo katla (*Catla catla*). Štúdie preukázali, že u kaprovitých rýb iniciácia oogenézy vyžaduje skrátenie svetelného režimu ale na druhej strane dozrievanie gonád vyžaduje predĺženie svetelného režimu (Wang a kol., 2010). Treba podotknúť že pri mnohých štúdiách sa skúmali vplyvy zmien fotoperiody a teploty súčasne (De Vlaming, 1972). Podľa Teletchea a kol. (2009) uplatnenie dlhej konštantnej fotoperiody počas začiatku reprodukčného cyklu má inhibičný účinok u niektorých druhov patriacich do skupiny rýb, ktoré sa trú skoro na jar ale stimulačný u iných kaprovitých rýb.

Ku príkladu Davies a kol. (1986) skúmali indukciu pohlavnej dospelosti manipulovaním teploty a svetelného režimu. Japonské kapre „magoi“ boli držané pri teplote 16 °C a fotoperiode buď krátkej 12L/12D alebo dlhej 16L/8D. Po 3 mesiacoch a premiestnení rýb do vody s teplotou 24 °C a fotoperiodou buď krátkou alebo dlhou

štúdie preukázali, že fotoperiodizmus má vplyv vo finálnom štádiu pohlavnom dospievaní u samíc kapra. Väčšina samíc premiestených z fotoperiody 12L/12D do 16L/8D sa hneď vytreli ale samice premiestnené zo svetelného režimu 16L/8D do 12L/12D neboli pripravené na trenie. Tiež samice premiestnené zo svetelného režimu 16L/8D do fotoperiody 16L/8D s teplotou 24 °C boli schopné trenia ale samice transportované z 12L/12D do 12L/12D s teplotou 24 °C neboli. Po 6 mesiacoch držané samice v podmienkach 16L/8D sa tiež vytreli po premiestení do podmienok 12L/12D. Predpokladá sa že táto skupina samíc bola bližšie ku konečnému pohlavnému dospeti a nepotrebovala stimuláciu dlhým svetelným režimom. To značí že dlhý svetelný režim s kombináciou zvýšenej teploty navodzuje pohlavné dospenie.

Experimenty uskutočnené Poncinom a kol. (1987) na troch druhoch rýb, ktoré sa vytierajú na jar až začiatkom leta, ukazujú že skrátenie svetelného režimu má inhibujúce účinky na pubertálny vývoj. Ale schopnosť reprodukovať sa preukázala pod dlhou konštantnou fotoperiodou 16.5L/7,5D u jalca a lieňa a pod konštantou krátkou fotoperiodou 10L/14D u mreny severnej. Predpokladá sa, že druhy ako mrena severná, lieň sliznatý a jalec hlavatý majú špecifické odpovede na zmeny fotoperiody.

V roku 2014 bola publikovaná štúdia zameriavajúca sa na ďalšiu kaprovitú rybu v súvislosti s vplyvom svetelného režimu na pohlavné dospievanie a to na hrúzovca sieťovaného. Je to malá sladkovodná kaprovitá ryba žijúca na území Ázie a Európy s pohlavným dospetím zvyčajne v prvom roku svojho života. V Číne je veľmi populárnym pokrmom a je sľubná kandidátka na použitie v environmentálnej toxikológii a štúdiách zaoberajúcich sa rybím správaním. Juvenili hrúzovca boli vystavené siedmym rôznym svetelným režimom, 0L/24D, 4L/20D, 8L/16D, 12L/12D, 16L/8D, 20L/4D, 24L/0D, od novembra do januára a boli kŕmené 2-krát denne. Teplota bola konštantná 23 °C plus mínus 1 °C. Výsledky ukázali že pod konštantne dlhým svetelným režimom, 24L/0D, 20L/4D, 16L/8D, sa nielen dá výrazne stimulovať rast juvenila ale aj skrátiť generačný interval samíc hrúzovca o približne 2 mesiace (Zhu a kol., 2014).

Opačné výsledky boli dokázané v ďalšej štúdií inej kaprovitej ryby držanej pod konštantne dlhým svetelným režimom. Štúdia bola zameraná na všadeprítomnú kaprovitú rybu ploticu červenookú (Ammar a kol., 2020), rybu významnú nielen pre rekreačný rybolov ale aj pre ich úlohu ako indikátorový druh na narušenie endokrinného systému (Tyler a Jobling, 2008). Plotica patrí do skupiny kaprovitých, ktorý iniciujú vývoj pohlavných žliaz počas jesene, pod vplyvom klesajúcej teploty

a svetelného režimu a trie sa skoro na jar. Počas experimentu boli plotice rozdelené do 6 tankov, z toho 3 tanky boli pod vplyvom dlhej konštantnej fotoperiode 16L/8D a ďalšie 3 pod simulovanej prirodzenej fotoperiode. V takýchto podmienkach boli držané a študované 149 dní. Výsledky ukázali, že konštantne dlhá perióda mala inhibičný účinok najmä na najintegračnejšie parametre ako sú GSI (gonadosomatický index) u samcov i samíc, priemer oocytov a proces oogenézy u samíc. Ovplyvnilo to aj ďalšie mechanizmy ako napr. reguláciu spermatogenézy u samcov a reguláciu syntézy vitelogenínu u samíc. Vo výsledku sa preukázal inhibičný účinok konštantnej dlhej fotoperiode na pohlavné dospievanie samcov i samíc plotice červenookej. Naopak skrátenie svetelného režimu umožnilo indukciu reprodukčného cyklu u samcov ale aj u samíc plotice. Plotica vykazuje podobnú reakciu na manipuláciu svetelného režimu ako ďalšie druhy rýb vytierajúce sa skoro na jar, napríklad ostriež zelenkastý alebo zubáč veľkousty (Ammar a kol., 2020). Prehľad vplyvu rôznych fotoperiód na pohlavné dospieťie vid'. Tab. č.2.

Tab. č.2: Prehľad vplyvu rôznych fotoperiód na nástup reprodukčného cyklu u našich rýb (alebo u rýb komerčne významných).

Druh ryby	Urýchlenie pohlavného dospetia	Oddialenie pohlavného dospetia
Hrúzovec sieťovaný (<i>Pseudorasbora parva</i>)	Režim 24L/0D, 20L/4D, 16L/8D (o cca 2 mesiace) (Zhu a kol., 2014)	?
Jalec hlavatý (<i>Leuciscus cephalus</i>)	?	Skrátenie svetelného režimu (Poncin a kol., 1987)
Kapor rybníční (<i>Cyprinus carpio</i>)	Režim 16L/8D (+↑ °C) (Davies a kol., 1986)	Pravdepodobne 12L/12D (krátka fotoperioda) (Davies a kol., 1986)
Lieň sliznatý (<i>Tinca tinca</i>)	?	Skrátenie svetelného režimu (Poncin a kol., 1987)
Losos atlantický (<i>Salmo salar</i>)	V RAS pri 16L/8D u samcov (Good a kol., 2016) Pre lososy to nemá komerčne význam	4 až 6-mesačné obdobie v režime nepretržitého osvetlenia (Tarangel a kol., 1998; Leclercq a kol., 2010)
Morský vlk (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	Skrátenie fotoperiody (Rodriguez a kol., 2001)	Nepretržité alebo konštantne dlhé osvetlenie (Rodriguez a kol., 2001)
Mrena severná (<i>Barbus barbus</i>)	?	Skrátenie svetelného režimu (Poncin a kol., 1987)
Ostriež zelenkastý (<i>Perca fluviatilis</i>)	Náhla alebo pomalá redukcia fotoperiody 4h alebo 8h (u samiciach) (Abdulfatah a kol., 2011)	Režim 17L/D (Abdulfatah a kol., 2007; (Abdulfatah a kol., 2011)
Ostriež žltý (<i>Perca flavescens</i>)	?	14L/10D (Shewmon a kol., 2007)
Plotica červenoooká (<i>Rutilus rutilus</i>)	Skrátenie fotoperiody (Ammar a kol., 2020)	Režim 16L/8D (Ammar a kol., 2020)

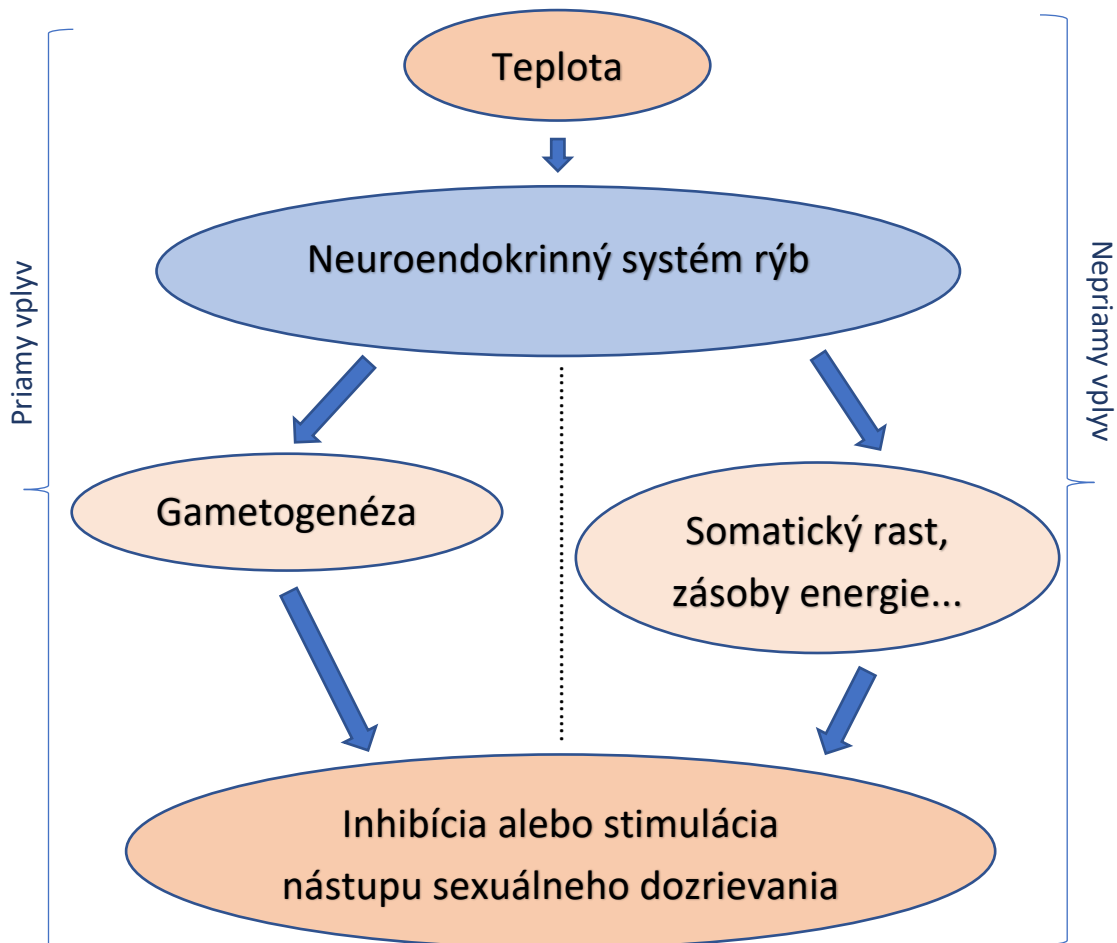
Tab. č.2: Pokračovanie

Druh ryby	Urýchlenie pohlavného dospetia	Oddialenie pohlavného dospetia
Pstruh dúhový (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	Nepretržitá či konštantne dlhá fotoperioda u samiciach (o 2 mesiace) (Duston a Broomage, 1986) Kombináciou 18L/6D s náhlou redukciou fotoperiody 6L/18D (o 3-4 mesiace) (Davies a kol., 1999)	6L/18D u samiciach (o 5 mesiacov) (Duston a Broomage, 1986)
Sivoň alpský (<i>Salvelinus alpinus</i>)	?	24L/0D (začiatok august až október a koniec 1.apríl), dôležité prejsť na jar na prirodzené osvetlenie (Liu a Duston, 2016) • dokázaný vplyv °C a ne/prijmu potravy
Sivoň potočný (<i>Salvelinus fontinalis</i>)	?	18L/6D stačí krátkodobá aplikácia (66 dní) (Lundova a kol., 2018; Lundova a kol 2019)
Zubáč veľkoústý (<i>Sander lucioperca</i>)	Režim 12L/12D, 14L/10D (Hermelink a kol., 2017) • očakávaný veľký vplyv °C	Režim 24L/0D (Ammar a kol., 2015) X krátka fotoperioda (Hermelink a kol., 2017) • očakávaný veľký vplyv °C

3.8.2. Teplota

U ektotermných živočíchov ako sú ryby, je teplota dôležitý environmentálny faktor ovplyvňujúci u jednotlivca rýchlosť metabolizmu, somatický rast, čas na vývoj a tým pádom aj ontogenetické prechody ako napr. metamorfóza a pre nás špecificky nástup pohlavného dospievania či celkový proces sexuálneho dozrievania (Angilleta, 2009). V prípade kostnatých rýb teplota vody plní významnú úlohu pretože to môže ovplyvňovať všetky fyziologické procesy a endokrinné regulácie, napríklad stimulovať alebo inhibovať gametogézu a tým sa dostaví pohlavné dospetie buď v predstihu alebo s oneskorením (čo je pre nás podstatné). To bol príklad priameho ovplyvnenia puberty teplotou, ale potom je tu ešte jedna možnosť a to ovplyvnenie nepriame a to vzniká keď teplota vody neovplyvní začiatok puberty ako taký, ale ovplyvní somatický rast alebo energetickú zásobu a tieto parametre pôsobia na nástup pohlavnej dospelosti (Tarangel a kol., 2010). Na Obr. č.4 je znázornený priamy a nepriamy vplyv teploty na nástup pohlavnej dospelosti. Kuparinen a kol. (2011) poznamenali že typicky vek a veľkosť rýb sa znižuje pri sexuálnom dozrievaní a stúpajúcou teplotou, ale celkový výsledok bude závisieť na korelácií medzi rýchlosťou rastu a dospievaním, pričom hlavný vplyv na celkový proces sexuálneho

dozrievania budú mať možné vekové a veľkostné hranice rýb. Teplota môže hrať majoritnú alebo minoritnú rolu v prípade regulácie reprodukčného cyklu u rýb, pričom tá rola okrem iného bude závisieť na druhu rýb (Tarangel a kol., 2010). U lososovitých sa teplota považuje skôr za minoritný faktor (Bromage a kol., 2001; Davies a Bromage, 2002), kdežto u kaprovitých je teplota považovaná za kľúčový faktor v prípade regulácie reprodukčného cyklu, pre nás špecificky regulácia nástupu reprodukčného cyklu (Peter a Yu, 1997). U ostriežovitých je to stále úplne nejasné, ale u mnohých druhov bol indukovaný reprodukčný cyklus práve zníženou teplotou (Tarangel a kol., 2010). Ku príkladu špecificky u zubáča veľkoústeho teplotu ako hlavný faktor uvádza Hermelink a kol. (2017), ale podľa Ammara a kol. (2015) je hlavný faktor skôr photoperioda.



Obr. č.4: Znázornenie priameho a nepriameho vplyvu teploty na nástup pohlavného dospievania (Tarangel a kol., 2010).

3.8.2.1. *Kaprovité*

Ako už bolo spomenuté, teplota sa považuje za najdôležitejší faktor v súvislosti s nástupom pohlavnej dospelosti u kaprovitých rýb (Peter a Yu, 1997). Pre nás je z tejto čeľade významný hlavne kapor rybničný, ktorý je pôvodom z Európy a Ázie. Kapor rybničný je široko rozšírený a drží status obľúbenej ryby pre akvakultúru. Jedným z hlavných dôvodov tohto statusu je jeho veľká tolerancia širokého okruhu environmentálnych faktorov (Lucas a kol., 2019). Ale v tejto časti sa zameriam iba na jeden faktor, a to teplotu. Kapor je teplomilný druh (Dubský a kol., 2003), ktorý žije nielen v miernom pásme ale aj v subtropickom či tropickom a tak je adaptovaný na širší okruh teploty vody a to od skoro zamrzenej až po 35 °C a viac, pričom optimum sa pohybuje medzi 20 °C až 30 °C (Lucas a kol., 2019), kedy je pre intenzívny rast podstatná teplota vody 20 °C a viac. A ako to aj napovedá tu je tiež vysoko dôležitá korelácia medzi teplotou a nástupom pohlavného dozrievania (Horváth, 1985). Primárna rola v tomto aspekte je potvrdená rôznymi faktami. Podľa Crivelli (2006) pohlavné žľazy samice kapra sú pod konštantným vývojom keď teplota vody sa udržuje nad 16 °C. Podľa Horvátha (1985) nesmie priemerná denná teplota klesnúť pod 15 °C aby sa pohlavné žľazy samice neustále vyvíjali. S týmto faktom sa objavila i možnosť odhadu doby potrebnej na pohlavné dozretie s využitím sumy denných stupňov. Denné stupne si vypočítame násobením dní a priemernej teploty vody v dňoch, kedy teplota vody neklesla pod 15 °C. U kapra rybničného sa udáva 10 000 až 11 000 denných stupňov potrebných na pohlavné dospieť jedincov.

Keď si zoberieme samicu kapra držanou pod tropickými teplotnými podmienkami tak táto samica pohlavne dozreje v prvom roku života (Woynarovich a Horváth, 1980). Podobné výsledky boli pozorované Guptou (1975), kedy kapre boli držané pod konštantou teplotou 23 °C od ikier. Samci pod takýmito teplotnými podmienkami pohlavne dospeli už v 6 mesiacoch kým samice skoro o polovicu neskôr a to v 14 mesiacoch. V 15 mesiaci 25% z nich začali vytierať. Tiež bolo pozorované, že väčšie ryby dospeli skôr ako menšie. V Indii v rybničných chovoch bol pozorovaný podobný výsledok, kedy samci dospeli v 6 mesiacoch, ale u samíc bol pozorovaný skorší nástup pohlavnej dospelosti, kedy samice dospeli už v 8 mesiacoch (Panneswaran a kol., 1972). Ďalšia z tropických krajín, ktorá sa zaoberala reprodukčnou biológiou kapra je Etiópia. Výskum sa odohrával v tropickom rezervoári od augusta do júla ďalšieho roka a teplota v tomto období sa pohybovala v rozmedzí 18,9 °C až 23,1 °C. Ako sa dalo očakávať jedince boli pohlavne zrelé do

jedného roka, samce skôr ako samice, a samce s menšou veľkosťou ako samice. V mesiacoch október a november boli odpozorované menšie percentá jedincov so zrelými pohlavnými žľazami. Táto oblasť má každoročné zrážky s 1823 mm kedy dlhé dažde sa vyskytujú medzi májom a augustom a krátke dažde medzi novembrom a februárom (Hailu, 2013). Štúdia Tessema a kol. (2020) sa ako ďalšia venovala reprodukčnej biológii kapra v Etiópii ale v inej oblasti pozorovala podobné výsledky. Teplota počas výskumu sa pohybovala v rozmedzí 21,1 °C a 25,1 °C a každoročné zrážky v tom období boli 1200 mm. Najväčšie hodnoty gonadosomatického indexu sa pozorovali u jedincov medzi februárom a aprílom pričom najvyššie hodnoty sa ukázali v apríli čo môže byť zapríčinené vyššou teplotou, teplota atmosféry - 26 °C; teplota vody – 23 °C. Prítomnosť zrážok v tomto období sa môže tiež považovať za jeden z dôvodov výskytu jedincov s vyššími hodnotami GSI. Keďže v tropických oblastiach nie sú veľké zmeny teploty ako napríklad v miernom pásme, tak sa dá predpokladať, že aj ďalšie faktory, v tomto prípade hlavne prítomnosť zrážok, budú vplývať na nástup pohlavného dospievania u kapra v tropických oblastiach.

Ale napríklad kapor, ktorý žije v subtropických podmienkach dospieva neskôr a to v druhom roku života (Horváth, 1985). Tempero a kol. (2006) udáva že pod prirodzenými podmienkami Nového Zélandu samce kapra dospejú v druhom roku a samice kapra v treťom roku života. V južnej Európe sa ale pohlavné dospieť začína oddaľovať s rozmedzím 3-4 rokov. V strednej Európe to trvá 4-5 rokov (Schaperclaus, 1967), pričom z pohľadu denných stupňov popísaných Horváthom (1985), kapor potrebuje 4 vegetačné sezóny na rast a zbieranie týchto stupňov. Za týchto podmienok nazbiera priemerne 2 500 denných stupňov za jednu vegetačnú sezónu. V severnej Európe to môže trvať 5 a viac rokov kým kapre pohlavne dospejú (Solewski, 1958). V 20. storočí Kuzmin (1957) a Martyshev (1973) pozorovali podobné výsledky v súvislosti s vekom pri nástupe pohlavnej dospelosti v jednej krajine a to v dnešnom Rusku. Najskorší nástup puberty bol spozorovaný na juhu krajiny.

Skorší nástup puberty v tropických oblastiach alebo oblastiach s vyššou teplotou vody sa nebude týkať len kapra ale aj napríklad amura bieleho (*Ctenopharyngodon idella*), ktorý pohlavne dospieva v rozmedzí 2-8 rokov kedy dlhší proces pohlavného dospievania sa odohráva v chladnejších vodách. Podobne to má tolstolobik biely (*Hypophthalmichthys molitrix*) i tolstolobik pestrý (*Hypophthalmichthys nobilis*), ktorý pohlavne dospeje do 2 rokov v teplých oblastiach, ale v chladnejších vodách to môže trvať 5 i viac rokov (Lucas a kol., 2019), či jalec hlavatý ktorý z pravidla

dospieva v treťom roku života dospieva neskôr v chladnejších vodách. Ako príklad môžeme uviesť jalce z Oravskej údolnej nádrže a jej prítokoch, ktoré sú charakteristické chladnejšou vodou. V tejto oblasti jalce dospievajú v 4. až v 5. roku života, samce skôr ako samice (Baruš a kol., 1995).

3.8.2.2. Ostriežovité

Na rozdiel od kaprovitých, kde sa teplota udáva ako hlavný faktor ovplyvňujúci nástup pohlavného dospetia u ostriežovitých to nie je úplne tak jasné. Štúdie objavili že zníženie teploty vody u rýb ostriežovitých, špecificky u ostriežov, spôsobilo indukciu pohlavného dospievania (Dabrowski a kol., 1996; Migaud a kol., 2002; Abdulfatah a kol., 2007). Prat a kol. (1999) pozoroval podobné výsledky aj pri morskom vlkovi. Avšak tento priaznivý výsledok vplyvu teploty mohol byť spôsobený a priamo byť závislý na konštantnej fotoperiode aplikovanej v týchto štúdiách ako napovedajú protichodné výsledky získané pri štúdiách ostrieža zelenkastého (Migaud a kol., 2002; Abdulfatah a kol., 2007).

Štúdia Shewmona a kol. (2007) dala lepší pohľad na tento vzájomný vplyv teploty a svetelného režimu u ostrieža. Bola zameraná na manipuláciu enviromentálnych faktorov, teploty a fotoperiody, a tiež na vplyv tejto manipulácie ktorý má na rast a nástup pohlavnej dospelosti. Cieľom bolo vyhodnotiť rozličné vplyvy fotoperiody a teploty a aby sa toho dosiahlo, používali sa 4 rôzne parametre: CT 23 °C (konštantná teplota), CP 14L/10D (konštantná fotoperioda), NT (prirodzená teplota) a NP (prirodzená fotoperioda). Pri podmienkach CPCT sa ukázal najlepší rast a počas trvania výskumu jedinci nedosiahli pohlavnú dospelosť. Oproti tomu pri NPNT sa pozoroval najbiednejší rast jedincov ale objavil sa najväčší posun v dozrievaní pohlavných žliaz čo malo za následok skorší nástup puberty. Ostrieže pod podmienkami NPCT and CPNT dosiahli priemerné hodnoty v súvislosti s rastom a sexuálnym vývojom. Oba faktory NT and NP sú potrebné pre úplné dospetie samíc i samcov ostriežov pričom každý z faktorov reguluje inú časť regulačného cyklu. NP faktor nezávisle na teplote iniciuje sexuálny vývoj samíc i samcov. Avšak bez NT faktoru, špecificky bez vystaveniu rýb nízkej/klesajúcej teplote, vývoj nebol neprerušovaný u oboch pohlaviach. Celkovo môžeme povedať že nástup pohlavného dospievania u ostrieža je ovplyvnený viac fotoperiodou než teplotou, aj keď teplota zostáva druhým najdôležitejším faktorom pri nástupe puberty a najdôležitejším

faktorom v súvislosti s rastom rýb. Aj keď v tejto štúdií boli skúmané jedince ostrieža žltého, podobné výsledky môžeme očakávať aj u nášho ostrieža zelenkastého.

V kapitole svetelný režim som sa už okrajovo dotkla témy vplyvu teploty na nástup pohlavnej dospelosti u zubáča veľkoústeho, ale hlavná pozornosť bola na fotoperiode a preto to v tejto časti trochu viac rozpišem. V roku 2011 sa Hermelink a kol. (2011) zaoberali efektom rôznych teplôt na nástup puberty u juvenilov zubáča. Táto štúdia trvala 5 mesiacov a teploty pod ktorými boli dvojročné zubáče držané boli 6, 9, 12, 15, a 23 °C a fotoperioda bola vždy 12L/12D. Teplota vody v ktorej boli jedinci celý život držaní až do začiatku experimentu bola 23 °C. Reprodukčné parametre ako GSI či vývojová fáza pohlavných žliaz boli pravidelne zaznamenané. Podobne ako u výsledkov Shewmona a kol. (2007) aj zubáč vykazoval najlepší rast pri 23 °C v porovnaní s ostatnými teplotami. Aj keď zubáče držané pod podmienkami 23 °C vykazovali najlepší rast, tak vývoj ich pohlavných žliaz stagnoval. Tým pádom došlo k oneskoreniu nástupu puberty. Na druhej strane u jedincov držaných pri teplote vody v rozmedzí 9 – 15 °C sa pozoroval urýchlený vývoj pohlavných žliaz čo malo za následok skorší nástup pohlavného dospetia. Tieto výsledky jasne ukazujú že úplne postačuje len manipulácia teploty, v tomto prípade nízkej teploty, na indukciu puberty u samíc aj samcoch zubáča veľkoústeho. Hermelink a kol. (2011) udávajú že držanie nedospelých jedincov pri konštantnej teplote 12 °C po 3 mesiace je najlepší spôsob ako dosiahnuť nástup pohlavného dospetia zubáča v RAS. Na túto štúdiu potom nadväzuje ďalšia a to štúdia Hermelinka a kol. (2013) v ktorej držali teplotou indukované pubertálne jedince ďalšie 4 mesiace pod teplotami 12, 14, 16, 18 a kontrolná skupina pod 23 °C. Výsledky ukázali že samice držané pod 14 °C dosiahli ako prvé vitelogenézu aj keď i samice, ktoré boli držané pri teplote 12 °C boli tiež schopné dosiahnuť neskoršiu vitelogenézu, ale v porovnaní so samicami držanými pod 14 °C to dosiahli o cca 2 týždne neskôr. Na druhej strane teplota nad 14 °C inhibovala tento proces. Celkovo bolo dokázané že teplota okolo 14 °C je optimálna pre podporu vitelogenézy a spermatogenézy po tom ako bola indukovaná puberta pri 12 °C. Hermelink a kol. (2017) v roku 2017 publikoval článok nie len o vplyve teploty ale aj súčasnom vplyve fotoperiody. Ich výskum dokázal že majoritnú rolu v nástupe pohlavného dospetia má teplota, kedy pri účinných teplotných podmienkach fotoperioda vykazovala len malý vplyv na nástup puberty u 3 ročných nedospelých jedincov, ale dodáva že fotoperioda nemôže byť prehliadaná.

3.8.2.3. *Lososovité*

Aj keď lososovité ryby ukazujú silnú závislosť na fotoperiode v súvislosti s nástupom pohlavného dospievania a je dokázané že aj pri absencii ďalších faktorov fotoperioda sama dokáže úplne regulovať reprodukčný vývoj (Bromage a kol., 2001), dnes je známe že aj rola teploty, špecificky jesenná klesajúca teplota, plní dôležitú aj keď nie úplne kľúčovú rolu pri nástupe puberty. Štúdie tiež ukázali že fotoperioda a teplota vzájomne pôsobia v súvislosti s finálnym dospetím a ovuláciou (Pankhurst a King, 2010). Niekoľko nedávnych štúdií poskytlo prídavnú evidenciu o tom, že vyššia teplota vody (oproti prirodzeným podmienkam) v priebehu života je aspoň z časti zodpovedná za skorší nástup puberty u lososa atlantického (Good a Davidson, 2016). V kapitole svetelný režim už bola spomenutá dlhotrvajúca štúdia, ktorá porovnávala rôzne kombinácie fotoperiody a teploty vody, kedy Imsland a kol. (2014) pozoroval zvyšujúce sa percento samcov, ktorý vstúpili do puberty predčasne (66 vs. 11%) keď boli držaní pod 12,7 °C verzus 8,3 °C, v tomto poradí. Počas tejto štúdie lososy pred smoltifikáciou (cca 15,9 g) boli držané v sladkej vode 11 mesiacov, potom premiestnené do slanej vody na 2 mesiace. Po týchto 2 mesiacoch v slanej vode boli lososy zvážené (169-586 g) a identifikované ako dospelí či nedospelí. Jedinci chovaní pod CL (continuous light) a vyššou teplotou vody (12,7 °C) rástli o 70 až 330% rýchlejšie ako ostatní a tiež bolo demonštrované najvyššie percento samcov, ktorý vstúpili do puberty predčasne (82%). Imsland a kol. (2014) to uzavrel s tým že dlhotrvajúce držanie lososov atlantických pod CL ale nižšou teplotou vody (8,3 °C) vedie k lepším výsledkom. V tomto prípade hovoríme o lepšom vybalansovaní požadovaných prvkov, rastu a nežiadúcej predčasnej dospelosti. Na základe týchto výsledkov Imsland a kol. (2014) predpokladá že aj keď je svetelný režim primárnym faktorom ovplyvňujúci nástup puberty, teplota pravdepodobne kontroluje rozsah tohto vplyvu fotoperiody na nástup pohlavného dospievania u lososa atlantického.

Podobne aj Fjellidal a kol. (2011) poukázal na to, že kombináciou zvýšenej teploty a CL môžeme docieľiť predčasné dospetie samcov lososa atlantického počas alebo ihneď po smoltifikácii. V experimente boli mladé lososy (83 g), predtým držané pri fotoperiode 12L/12D, vystavené svetelnému režimu 24L/0D a teplote 5, 10 a 16 °C po dobu 6 týždňov (od 1.decembra do 14.januára). Predčasný nástup puberty bol primárne pozorovaný u mladých samcov lososa (parr) držaných pri 16 °C s 24-h fotoperiodou vzhľadom na to, že 47% samcov chovaných pri 16 °C začali dospievať (GSI \geq 1.5%) už po 6 týždňoch pri týchto podmienkach. Po ďalších 2 mesiacoch (teraz

už v slanej vode s podmienkami: 8,9 °C a 24L/0D) sa u tých istých samcov zvýšila hodnota GSI na 7,3%. Žiadny dospievajúci samci neboli pozorovaní po iniciačnom 6 týždňovom skúšobnom procese pri teplotách 5 a 10 °C v kombinácii s hocijkou fotoperiodou (aj s CL) (Fjelldal a kol., 2011).

Pri chove lososa atlantického v RAS, prirodzená tendencia by mala byť nastavenie teploty vody, pri ktorej je známe že optimalizuje rast. Avšak ako už bolo spomínané vyšší rast je všeobecne spojený s predčasným dospetím, hlavne u samcov lososa čo je nežiaduce. Je potrebné hlbšie preskúmanie aby sa identifikoval rozsah teploty vody ktorý bude poskytovať akceptovaný rast jedincov, ako aj dostatočné zníženie miery dozrievania. Dostupné informácie napovedajú že počas produkcií lososa na pevnine by bolo potrebné vyhnúť sa náhlemu zvýšeniu teploty (Good a Davidson, 2016). Fjelldal a kol. (2011) and Melo a kol. (2014) naznačili dôležitosť zvýšenej teploty vody (napr. z 12 na 16 °C) pri začiatku pohlavného dozrievania samcov, bezprostredne po období smoltifikácie. Good a Davidson (2016) podotkli, že bola pozorovaná zvýšená prevalencia predčasne pohlavne dospievajúcich samcov lososa atlantického keď jedinci tesne po smoltifikácii (70-110 g) boli premiestnení z prietokových systémov s teplotou 12-13 °C do RAS s teplotou 14-16 °C.

Jedna z ďalších rýb z tejto čeľade u ktorej bol skúmaný vplyv teploty na nástup pohlavnej dospelosti je sivoň alpský. Pri tomto druhu je jeden z najvýznamnejších problémov vysoké percento pohlavne dospelých rýb pri dosiahnutí druhého roku života. Liu a Duston (2016) sa zaoberali týmto problémom a v roku 2016 publikovali štúdiu nie len o vplyve teploty na nástup pohlavnej dospelosti u siveňov, ale aj o súčasnom vplyve fotoperiody a absencii potravy. Táto štúdia bola už spomenutá pri kapitole svetelný režim avšak so zameraním na fotoperiodu. V tomto prípade sa zameriam viac na teplotu. Výsledky štúdie ukázali že pri teplote 5 °C (♀ 87%, ♂ 45%) bolo menšie percento dospelých jedincov ako pri 10 °C (♀ 94%, ♂ 43%) pričom boli jedinci držaní pod prirodzeným svetelným režimom a kŕmení denne. Výmenou svetelného režimu na CL sa percento dospelých jedincov znížilo pri oboch teplotách, pri 10 °C (♀ 49%, ♂ 19%) a pri 5 °C (♀ 0%, ♂ 6%). Pri jedincoch, ktorý mali CL a neprijímali žiadne krmivo sa percento dospelých jedincov znížilo najviac a to ako aj pri 10 °C (♀ 0%, ♂ 2%) aj pri 5 °C (♀ 0%, ♂ 7%) (Liu a Duston, 2016). Táto štúdia svojimi výsledkami dokázala, že aj keď teplota má vplyv na nástup puberty, najväčší dopad má svetelný režim.

Davies a Bromage (2002) došli k podobnému záveru u pstruha dúhového a to že svetelný režim má primárny vplyv na nástup puberty u pstruha, aj keď teplota vody má pravdepodobne modulujúci efekt na čas dospievania a ovulácie. Pstruhy boli držané pod 2 teplotnými podmienkami a to pod teplotou v rozsahu 0–20,5 °C alebo v rozsahu 7,0–10,5 °C. U rýb sa odpozorovala schopnosť oddialiť dospievanie a ovuláciu keď boli vystavené extrémnym teplotám, vysokým či nízkym. Wilkinson a kol. (2010) skúmali vplyv zvýšenej teploty vody (od zimy po jar) na pstruhov, ktoré sú pod umelými svetelnými podmienkami. Tieto dve teploty boli simulovaný prirodzený každoročný cyklus (8-18 °C) a simulovaný prirodzený každoročný cyklus so zvýšenou zima-jar teplotou vody (maximálne o 5 °C). U rýb, ktoré boli držané pri zvýšenej teplote vody (a umelou fotoperiodou) sa zistilo významne vyššie percento dospelých jedincov ako u rýb držaných pri prirodzenej teplote (39.8 ± 3.3% a 17.5 ± 5.3% pre zvýšenú teplotu a prirodzenú teplotu v uvedenom poradí). O tom že fotoperioda, nie teplota, je hlavný faktor ovplyvňujúci nástup puberty svedčí aj fakt, že percento dospelých jedincov bol výrazne vyšší pod prirodzenou fotoperiodou nezávisle na teplote vody. Ale z uvedených výsledkov vyplýva, že aj keď teplota nie je hlavný faktor tak ostáva faktorom významným pre reguláciu reprodukčného cyklu (nástup puberty či ovplyvnenie doby výteru) u lososovitých rýb. Prehľad vplyvu rôznych teplôt na nástup pohlavného dospievania vid'. Tab. č.3.

Tab. č.3: Prehľad vplyvu rôznych teplotných podmienok na nástup pohlavného dospievania u našich rýb (alebo u rýb komerčne významných).

Druh ryby	Teplotné podmienky pri skoršom nástupe puberty	Teplotné podmienky pri neskoršom nástupe puberty
Amur biely (<i>Ctenopharyngodon idella</i>)	V teplých vodách okolo 2. roku (Lucas a kol., 2019)	Vo vodách chladnejších okolo 8. roku (Lucas a kol., 2019)
Jalec hlavatý (<i>Leuciscus cephalus</i>)	?	V chladnejších vodách (príklad Oravská údolná nádrž) v 4. až 5. roku (samce/samice)
Kapor rybníčný (<i>Cyprinus carpio</i>)	<ul style="list-style-type: none"> • Pri nepretržitej teplote 23 °C – samice dospejú do 14. mesiaca a samce do 6. mesiaca (Gupta, 1975) • V tropických podmienkach – do 1. roku (Woynarovich a Horváth, 1980) • V subtropických podmienkach – v 2. roku života (Horváth, 1985) • V podmienkach Južnej Európy – v 3-4. roku (Horváth, 1985) 	<ul style="list-style-type: none"> • V podmienkach severnej Európy – v 5. roku a neskôr (Solewski, 1958)
Losos atlantický (<i>Salmo salar</i>)	<p>Zvýšená teplota vody (Good a Davidson, 2016)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Hlavný vplyv má svetelný režim 	<p>Nižšia teplota vody (5-10 °C) (Fjelldal a kol., 2011)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Hlavný vplyv má svetelný režim
Morský vlk (<i>Dicentrarchus labrax</i>)	Zníženie teploty vody (Prat a kol., 1999)	?
Ostriež žltý (<i>Perca flavescens</i>) (i zelenkastý (<i>Perca fluviatilis</i>) ?)	<p>Zníženie teploty vody</p> <ul style="list-style-type: none"> • Vysoký vplyv fotoperiody (Shewmon a kol., 2007) 	<p>Konštantná teplota o 23 °C</p> <ul style="list-style-type: none"> • Vysoký vplyv fotoperiody (Shewmon a kol., 2007)
Pleskáč zelenkavý (<i>Abramis bjoerkna</i>)	?	V chladnejších vodách o rok neskôr (Baruš a kol., 1995)
Pstruh dúhový (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	Zvýšená teplota vody o max 5 °C (Wilkinson a kol., 2010)	?
Sivoň alpský (<i>Salvelinus alpinus</i>)	<p>Pri 10 °C</p> <ul style="list-style-type: none"> • Najväčší vplyv má fotoperioda • Vplyv diéty (Liu a Duston, 2016) 	<p>Pri 5 °C</p> <ul style="list-style-type: none"> • Najväčší dopad má fotoperioda • Vplyv diéty (Liu a Duston, 2016)
Tolstolobik (biely a pestrý) (<i>Hypophthalmichthys molitrix/nobilis</i>)	V teplých vodách do 2. roku (Lucas a kol., 2019)	V chladnejších vodách v 5. roku a neskôr (Lucas a kol., 2019)
Zubáč veľkouсты (<i>Sander lucioperca</i>)	<p>Pri 12 °C po dobu 3 mesiacov (Hermelink a kol., 2011)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Vplyv fotoperiody (Hermelink a kol., 2017) 	<p>Pri 23 °C (najlepší rast) (Hermelink a kol., 2011)</p> <ul style="list-style-type: none"> • Vplyv fotoperiody (Hermelink a kol., 2017)

3.8.3. Ostatné faktory

Samozrejme, nie len teplota a svetelný režim ovplyvňuje nástup pohlavného dospievania u rýb. Existujú ďalšie environmentálne faktory ktoré ovplyvňujú nástup puberty, ale tieto faktory boli oveľa menej študované. Medzi tieto faktory patria napríklad salinita, množstvo zrážok, hladina vody či perióda dlhotrvajúceho plávania (Tarangel a kol., 2010). Výsledky štúdie Hailu (2013) a Tessema a kol. (2020) napovedajú tomu že množstvo a prítomnosť zrážok vplývajú na nástup pohlavnej dospelosti kapra rybníčného v tropických oblastiach. Melo a kol. (2014) pozorovali vplyv salinity, morskej vody na nástup pohlavnej dospelosti u lososa atlantického pričom morská voda vykazovala najsilnejší stimulačný efekt, v porovnaní so sladkovodnou vodou, na nástup spermatogenézy čo malo za následok nástup pohlavného dospievania u samcov.

Prípad úhora európskeho je špeciálny, keďže tento druh má dlhý životný cyklus, ktorý sa pohybuje medzi 8-20 rokmi (van Ginneken a Maes, 2005). Úhori sa vytierajú iba raz po migrácií dlhej 6000 km a poznatky o kontrole reprodukcie u tohto druhu nie sú ani zďaleka jasné. Van Ginneken a kol. (2007) prišli k názoru, že obdobie dlhotrvajúceho plávania môže byť fyziologický stimul nevyhnutný pre nástup pohlavného dospievania u úhora európskeho. Burgerhout a kol. (2013) ale prišli pri ich výskume k názoru, že dlhotrvajúce plávanie, ktoré bolo považované za jeden z navrhovaných prírodných spúšťačov, nepostačuje na indukciu dospievania u chovaných samcov úhorov.

3.9. Skrátenie generačného intervalu

Keď sa jedná o možnosti skrátenia generačného intervalu tak si treba hlavne ujasniť prečo by sme sa o to pokúšali, pre koho by to bolo výhodné a tiež u ktorých druhov by to bolo prínosné? Jedna z týchto skupín ľudí by boli šľachtitelia keďže by skrátením generačného intervalu došlo k rýchlejšej kumulácii genetického zisku v selekčných programoch. Ďalšia skupina ľudí, pre ktorých by to bolo výhodné sú chovatelia generačných rýb s dlhším generačným intervalom keďže týmto rybám trvá niekoľko rokov kým dosiahnu pohlavnú dospelosť a počas tohto obdobia sa na tieto ryby spotrebovávajú krmivo, čas, pracovná sila a náklady na priestor či údržbu. To by mohol byť jeden dôvod, a to hľadisko ekonomiky. Ďalší by mohol byť z hľadiska efektivity pretože sa spôsobí skoršie dozretie pohlavných buniek a tým pádom sa

získajú ikry v potrebnom čase (Okuzawa, 2002). Z našich rýb by sa to hlavne týkalo druhov s dlhším generačným intervalom ako napríklad kapor rybníčný, mrena severná, sumec veľký, hlavátka podunajská (*Hucho hucho*), úhor európsky, jesetery a atď.

Kapor rybníčný bol jeden z hlavných druhov na ktoré sa moja práca zamerala kvôli jeho dôležitosti a významnosti v českom rybníkárstve. U kapra rybníčného, ako aj u mnohých kaprovitých rýb, sa pokladá teplota za primárny faktor ovplyvňujúci nástup puberty (Peter a Yu, 1997), aj keď iný faktor, napr. fotoperioda preukázala že má vplyv na nástup puberty u kaprovitých rýb (Poncín a kol. 1987; Ammar a kol., 2020). Podľa zistených informácií dosiahnutie skrátenia generačného intervalu u kapra rybníčného sa dá dokázať udržiavaním kapra pri konštantnej teplote 23 °C pričom vyústi do dosiahnutia pohlavnej dospelosti, samce v 6. mesiaci a samice v 14. mesiaci (Gupta, 1975). Táto informácia len potvrdzuje výsledky ďalších štúdií z tropických krajín, kde kapre prirodzene dospievajú do 1. roku (Woynarovich a Horváth. 1980). Podobné reakcie by sa dali očakávať aj u iných kaprovitých druhov ako napríklad amur biely, tolstolobici, či jalec hlavatý, keďže je dokázané skoršie pohlavné dospieťie týchto druhov v teplejších vodách kedy sa rozdiely pohybujú v rokoch (Lucas a kol., 2019; Baruš a kol., 1995). Crivelli (2006) dodáva že pohlavné žľazy samice kapra sú pod neustálym vývojom keď teplota vody neklesne pod 16 °C. Horváth (1985) súhlasí ale udáva 15 °C namiesto 16 °C s tým, že kapor aby pohlavne dospel, potrebuje nazbierať 10 000 až 11 000 denných stupňov čo v našich podmienkach trvá 4 až 5 rokov. Keďže sa jedná o počítanie dní v ktorých teplota vody neklesne pod 15 °C tak prirodzene iba v rybníkoch nebudeme vedieť dosiahnuť skorší nástup pohlavnej dospelosti u kaprov, ale mohli by sme využiť recirkulačný systém, kde je možné nastaviť požadovanú teplotu. Samozrejme v období kedy teplota vody je 15 °C a viac, bolo by zbytočné a iba ekonomicky náročné kapre držať v RAS. Toto obdobie sa pohybuje od polovice apríla do začiatku októbra v závislosti na podmienkach rybníka. Podľa mňa by sa dal skombinovať chov v rybníku a RAS, kedy by sa plôdiky vysadili do rybníka a nechali sa tam do októbra ďalšieho roka. Hneď začiatkom októbra ďalšieho roka by sa jedinci premiestnili do RAS s kontrolovanou teplotou 20-23 °C do mája ďalšieho roka. Tohto mája až júna by pravdepodobne mohli dosiahnuť pohlavnú dospelosť s tým že priemerná teplota vody počas obdobia v rybníku by sa mala pohybovať medzi 20-22 °C. Davies a kol. (1986) dopĺňa, že svetelný režim 16L/8D by mal prispieť k urýchleniu nástupu puberty. Na druhú stranu u plotice červenookej vieme dosiahnuť skrátenie generačného intervalu skrátením fotoperiody (Ammar

a kol., 2020), pričom podľa dostupných štúdií skrátenie svetelného režimu bude pravdepodobne mať inhibičný účinok na nástup puberty u kaprovitých rýb ako sú mrena severná, lieň sliznatý, jalec hlavatý, kapor rybničný či hrúzovec sieťovaný (Poncin a kol., 1987; Zhu a kol., 2014).

Podobné výsledky ako u plotice červenookej (Ammar a kol., 2020) sa potvrdili aj u ostrieža žltého, zelenkastého a zubáča veľkousteho. U ostriežov môžeme doceliť skorší nástup pohlavnej dospelosti skrátením fotoperiody a znížením teploty vody (Shewmon a kol., 2007; Abdulfatah a kol., 2011). Ale hoci sa hovorí o súčasnom vplyve teploty vody a svetelného režimu, podľa Shewmona a kol. (2007) sa za primárny faktor dá považovať fotoperioda aj keď teplota vody bude mať najväčší vplyv na rast jedincov. Oproti tomu u zubáča veľkousteho sa preukázala teplota za primárny faktor. Hermelink a kol. (2011) dokázali, že urýchlený vývoj pohlavných žliaz u zubáča vieme doceliť keď sú ryby držané pri teplote 9-15 °C. Podľa nich držanie nezrelých cca dvojročných jedincov po 3 mesiace pri tepote 12 °C je najlepší spôsob ako doceliť nástup pohlavnej dospelosti v RAS. Pri konštantnej fotoperiode 12L/12D. Štúdie dokázali priaznivý vplyv fotoperiod 12L a 14L na urýchlený nástup pohlavnej dospelosti, ale treba mať na vedomí, že nepretržité osvetlenie 24L/0D či krátka fotoperioda nástup oddiaľuje (Hemelink a kol., 2017; Ammar a kol., 2015). Môžeme predpokladať podľa dostupných informácií, že u rýb ostriežovitých skrátenie generačného intervalu nebude závisieť len na teplotnom režime alebo na svetelnom režime samotných, ale aj na správnej manipulácii oboch faktorov keďže nesprávna manipulácia jedného z nich môže mať negatívny efekt na skorší nástup pohlavnej dospelosti.

V prípade lososa atlantického či sivoňa alpského je skrátenie generačného intervalu komerčne nevýznamné, keďže predčasné pohlavné dospievanie má negatívny efekt na kvalitu mäsa (Aksnes a kol., 1986; Liu a Duston, 2016), ale z hľadiska výskumného to vieme doceliť u lososa v RAS pri 16L/8D u samcov (Good a kol., 2016) a dá sa predpokladať, že súčasný vplyv zvýšenej teploty by mohol doceliť urýchlenie nástupu pohlavnej dospelosti (Good a Davidson, 2016). U sivoňov a pstruhovi dúhovom toho vieme doceliť zvýšenou teplotou (približne o 5 °C oproti prirodzenej teplote) (Liu a Duston, 2016; Wilkinson a kol., 2010) ale hlavný ovplyvňujúci faktor bude fotoperioda. U samíc pstruha dúhového sa dokázalo urýchliť nástup pohlavnej dospelosti nepretržitou 24L/0D či konštantne dlhou 18L/6D fotoperiodou o 2 mesiace (Duston a Broomage, 1986). Neskôr bolo dokázané že náhla

redukcia fotoperiody poskytuje dôležitý podnet pre skorší nástup pohlavnej dospelosti. Davies a kol. (1999) zistili, že kombinácia svetelného režimu 18L/6D, pod ktorým boli pstruhy držané 3-4 mesiace, a potom náhla redukcia fotoperiody 6L/18D dokáže urýchliť nástup pohlavnej dospelosti o 3-4 mesiace. Treba dodať, že teplota pri výskume Dustna a Broomaga (1986) bola konštantná 8,5-9 °C ale pri výskume Daviesa a kol. (1999) sa pohybovala v rozmedzí 0-20,5 °C, pričom to len potvrdzuje, že kľúčový faktor u pstruha dúhového je fotoperioda v súvislosti s nástupom pohlavnej dospelosti.

4. ZÁVER

V tejto bakalárskej práci bol popísaný proces pohlavného dospievania rýb, bola zdôraznená dôležitosť tohto obdobia a jeho lepšie pochopenie, pričom jeho kontrola má veľký význam z chovateľského aj zo šľachtiteľského hľadiska. Napríklad u druhov rýb, ktorým dosiahnutie pohlavnej zrelosti trvá niekoľko rokov by bolo výhodné urýchliť nástup puberty a tým dosiahnuť pohlavnú dospelosť v požadovanom čase. Pre chovateľov je nástup puberty u rýb veľakrát dôležitý znak, keďže ovplyvňuje ostatné znaky ako sú napríklad rýchlosť rastu či hmotnosti, kvalitu mäsa, chovanie rýb, náchylnosť rýb na parazitov, imunitný systém a celkovo zdravotný stav rýb. Boli podrobne opísané vnútorné a vonkajšie faktory ovplyvňujúce nástup pohlavnej dospelosti u rýb. Práca bola zameraná na ryby v súčasnosti či v minulosti žijúce na území ČR a SR.

Ako príklad vieme uviesť rolu pohlavia, kedy u väčšiny druhov rýb vyskytujúcich sa na území ČR a SR je preukázané že samice dospievajú neskôr ako samci. Pri endokrinnom systéme sa pozornosť zameriava hlavne na os mozog-hypofýza-gonády, ktorej úloha pri nástupe pohlavnej dospelosti je nepostrádateľná a jej funkčnosť napovedá schopnosti sa reprodukovať. Z hypotalama, preoptickéj časti mozgu, sú vylučované tzv. spúšťače puberty GnRHs (gonadotropin-releasing hormones), ktoré priamo inervujú bunky produkujúce gonadotropíny v hypofýze čo má za následok stimuláciu produkcie a vylučovanie dvoch GtHs (gonadotropíny), folikulo-stimulačný hormón a luteinizačný hormón so špecifickými označeniami FSH a LH, ktoré potom ďalej stimulujú pohlavné žľazy vo vytvorení pohlavných buniek, pohlavných steroidov a rastových faktorov. Epifýza je ďalšia žľaza z endokrinnnej sústavy, ktorá sa podieľa na regulácii nástupu dospievania, majúca vplyv na denné a sezónne biorytmy rýb, medzi ktoré patrí i nástup pohlavnej dospelosti.

Z vonkajších faktorov bola pozornosť zameraná hlavne na teplotu vody a svetelný režim pričom aj pri ďalších faktoroch, ako množstvo zrážok, salinita či dlhotrvajúce plávanie bol preukázaný ich vplyv na nástup puberty. Za najdôležitejší faktor u kaprovitých rýb je podľa zistených informácií teplota vody. Obdobne, ako bolo preukázané vo viacerých štúdiách, je vplyv teploty vody pokladaný za primárny faktor ovplyvňujúci nástup pohlavného dospievania u zubáča veľkoustého. Oproti tomu u druhov lososovitých a niektorých druhov ostriežovitých rýb považujeme za primárny faktor svetelný režim. Ale aj keď je jeden z faktorov primárny, ten druhý s ním úzko

súvisí a súčasne vplýva na nástup puberty aj keď možno nie v takom meradle. Je preto veľmi komplikované určiť, ktorý z týchto faktorov najviac vplýva bez brania v úvahu ten druhý a aj ďalšie možné faktory ako napríklad príjem krmiva.

5. PREHLAD POUŽITEJ LITERATÚRY

- Abdulfatah, A., Fontaine, P., Kestemont, P., Gardeur, J.N., Marie, M., 2011. Effects of photothermal kinetics and amplitude of photoperiod decrease on the induction of the reproduction cycle in female Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 322–323: 169–176.
- Abdulfatah, A., Fontaine, P., Marie, M., 2007. Effects of the photoperiodic and thermal kinetics on the induction of the reproduction cycle in the perch *Perca fluviatilis*. In: Abstract Book of the Eighth International Symposium on Reproductive Physiology of Fish, Saint-Malo, France, 3–8 June 2007, 92-93.
- Aksnes, A., Gjerde, B., Roald S.O., 1986. Biological, chemical and organoleptic changes during maturation of farmed Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture* 53(1), 7-20. ISSN 00448486.
- Ammar, I.B., Milla, S., Ledoré, Y., Teletchea, F., Fontaine, P., 2020. Constant long photoperiod inhibits the onset of the reproductive cycle in roach females and males. *Fish Physiology and Biochemistry* 46(1), 89-102. ISSN 0920-1742.
- Ammar, I.B., Teletchea, F., Milla, S., Ndiaye, W.N., Ledoré, Y., Missaoui, H., Fontaine, P., 2015. Continuous lighting inhibits the onset of reproductive cycle in pikeperch males and females. *Fish Physiology and Biochemistry* 41, 345–356.
- Amoss, M., Burgess, R., Blackwell, R., Vale, W., Fellows, R., Guillemin, R., 1971. Purification, amino acid composition and N-terminus of the hypothalamic luteinizing hormone releasing factor (LRF) of ovine origin. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 44(1), 205-210. ISSN 0006291X.
- Angilletta, J.R., 2009. Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis, 1st edn. Oxford University Press, USA. pp. 302. ISBN: 9780198570875
- Baruš, V., Oliva, O., 1995. Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes) 2.díl. Praha: Academia. Fauna ČR a SR. 18-441 s. ISBN 80-200-0218-9.
- Begtashi, I., Rodríguez, L., Moles, G., Zanuy, S., Carrillo, M., 2004. Long-term exposure to continuous light inhibits precocity in juvenile male European sea bass *Dicentrarchus labrax*, L. I. Morphological aspects. *Aquaculture* 241(1-4), 539-559. ISSN 00448486.
- Brännäs, E., Chaix, T., Nilsson, J., Eriksson L.O., 2005. Has a 4-generation selection programme affected the social behaviour and growth pattern of Arctic charr *Salvelinus alpinus*? *Applied Animal Behaviour Science* 94(1-2), 165-178. ISSN 01681591.
- Bromage, N., Porter, M., Randall, C., 2001. The environmental regulation of maturation in farmed finfish with special reference to the role of photoperiod and melatonin. *Aquaculture* 197, 63–98.
- Bromage, N., Randall, C., Davies, B., McAndrew, B., 1992. The control of reproduction in salmonid fish. *Icelandic Agricultural Sciences* 6, 11-23.
- Burgerhout, E., Brittijn, S.A., Tudorache, CH., De Wijze, D.L., Dirks, R.P., van den Thillart, G.E., 2013. Male European eels are highly efficient long distance swimmers: Effects of endurance swimming on maturation. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology* 166(3), 522-527. ISSN 1095-6433.
- Burgerhout, E., Lokman, P.M., van den Thillart, G.E., Dirks R.P., 2019. The time-keeping hormone melatonin: a possible key cue for puberty in freshwater eels *Anguilla spp.* *Rev. Fish Biol. Fisheries* 29, 1–21.
- Carrillo, M., Zanuy, S., Felip, A., Bayarri, M.J., Molés, G., Gómez, A., 2009. Hormonal and Environmental Control of Puberty in Perciform Fish. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1163(1), 49-59. ISSN 00778923.
- Crivelli, A., 2006. The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *Journal of Fish Biology*. 18. 271 - 290.

- Dabrowski, K., Ciereszko, R.E., Ciereszko, A., Toth, G.P., Christ, S.A., ElSaidy, D., Ottobre, J.S., 1996. Reproductive physiology of yellow perch *Perca flavescens*: environmental and endocrinological cues. *J. Appl. Ichthyol.* 12, 139–148.
- Davies, B., Bromage, N., Swanson, P., 1999. The brain–pituitary–gonadal axis of female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: Effects of photoperiod manipulation. *Gen. Comp. Endocrinol.* 115, 155–166.
- Davies, B., Bromage, N., 2002. The effects of fluctuating seasonal and constant water temperatures on the photoperiodic advancement of reproduction in female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 205, 183–200.
- Davies, P.R., Hanyu, I., Furukawa, K., Nomura, M., 1986. Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp. *Aquaculture* 52(2), 137-144. ISSN 00448486.
- De Vlaming, V.L., 1972. Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review. *Journal of Fish Biology* 4(1), 131-140. ISSN 0022-1112.
- Dubský, K., 2015. Chov ryb v rybnících pro stavební zaměření. 2. vyd. SRŠ a VOŠ Vodního hospodářství a ekologie ve Vodňanech. 93,115-116 s. ISBN 978-80-87096-20-8.
- Dubský, K., Šrámek, V., Kouřil, J., 2003. Obecné rybářství. Praha: Informatorium. 139-167 s. ISBN 80-7333-019-9.
- Duston, J., Bromage, N.R., 1986. Photoperiodic mechanisms and rhythms of reproduction in the female rainbow trout. *Fish Physiol. Biochem.* 2, 35–51.
- Duston, J., Bromage, N.R., 1987. Constant photoperiod regimes and the entrainment of reproduction in the female rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 65, 373–384.
- Dvořák, P., 2014. Anatomie a fyziologie ryb. Vodňany: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod. 189 s. ISBN 978-80-87437-80-3.
- Falcón, J., Besseau, L., Sauzet, S., Boeuf, G., 2007. Melatonin effects on the hypothalamo–pituitary axis in fish. *Trends in Endocrinology & Metabolism* 18(2), 81-88. ISSN 10432760.
- Falcón, J., Migaud, H., Muñoz-Cueto, J.A., Carrillo, M., 2010. Current knowledge on the melatonin system in teleost fish. *General and Comparative Endocrinology* 165(3), 469-482. ISSN 00166480.
- Fjellidal, P.G., Hansen, T., Huang, T.S., 2011. Continuous light and elevated temperature can trigger maturation both during and immediately after smoltification in male Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture* 321(1–2), 93-100. ISSN 0044-8486.
- Frost, W.E., Kipling, CH., 1967. A Study of Reproduction, Early Life, Weight-Length Relationship and Growth of Pike *Esox lucius* L. in Windermere. *The Journal of Animal Ecology* 36(3), 651-693. ISSN 00218790.
- Good C., Davidson J., Earley R.L., Lee, E., Summerfelt, S., 2014. The impact of water exchange rate and biofiltration on water-borne hormones in recirculation aquaculture systems containing sexually maturing Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture Research and Development* 5, 1-7.
- Good, C., Davidson, J., 2016. A review of factors influencing maturation of Atlantic salmon *Salmo salar* with focus on water recirculation aquaculture system environments. *Journal of the world aquaculture society* 47, 605– 632.
- Good, C., Weber, G.M., May, T., Davidson, J., Summerfelt, S., 2016. Reduced photoperiod (18 h light vs. 24 h light) during first-year rearing associated with increased early male maturation in Atlantic salmon *Salmo salar* cultured in a freshwater recirculation aquaculture system. *Aquaculture Research* 47(9), 3023– 3027.
- Goos, H.J.Th., 1993. Pubertal development: big questions, small answers. In: *Cellular Communication in Reproduction*. Edited by F. Facchinetti, I.W. Henderson, R. Pierantoni and A.M. Polzonetti-Magni. *Journal of Endocrinology Ltd*, Bristol, UK. pp. 11-20

- Gozlan, R.E., Andreou, D., Asaeda, T., Beyer, K., Bouhadad, R., Burnard, D., Caiola, N., Cakic, P., Djikanovic, V., Esmaeili, H.R., Falka, I., Golicher, D., Harka, A., Jeney, G., Kováč, V., Musil, J., Nocita, A., Povz, M., Poulet, N., Virbickas, T., Wolter, C., Serhan Tarkan, A., Tricarico, E., Trichkova, T., Verreycken, H., Witkowski, A., Guang Zhang, C., Zweimueller, I., Britton, J., 2010. Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understanding of freshwater fish invasions. *Fish and Fisheries* 11, 315-340.
- Gupta, S., 1975. The Development of Carps Gonads in Warm Water Aquaria. *Journal of Fish Biology* 7, 775-782.
- Hailu, M., 2013. Reproductive aspects of common carp *Cyprinus Carpio* L, 1758 in Amerti reservoir, Ethiopia. *J. Ecol. Nat. Environ.* 5(9), 260–264.
- Hanel, L., Lusk, S., 2005. Ryby a mihule České republiky: rozšíření a ochrana = Fishes and lampreys of the Czech republic : distribution and conservation. Vlašim: Český svaz ochránců přírody. 303-352 s. ISBN 80-86327-49-3.
- Hardeland, R., Pandi-Perumal S.R., Cardinali, D.P., 2006. Melatonin. *The International Journal of Biochemistry and Cell Biology* 38(3), 313-316. ISSN 13572725.
- Helfman, G., Collete, B.B., Facey, E.D., Bowen, W.B., 2009. The diversity of fishes biology, evolution and ecology. John Wiley and Sons, New Jersey. pp. 505. ISBN 978-1-4051-2494-2.
- Hendry, A.P., Beall, E., 2004. Energy use in spawning Atlantic salmon. *Ecology of Freshwater Fish* 13(3), 185-196. ISSN 0906-6691.
- Hermelink, B., Kleiner, W., Schulz, C., Kloas, W., Wuertz, S., 2017. Photo-thermal manipulation for the reproductive management of pikeperch *Sander lucioperca*. *Aquaculture International* 25, 1– 20.
- Hermelink, B., Wuertz, S., Rennert, B., Kloas, W., Schulz, C., 2013. Temperature control of pikeperch *Sander lucioperca* maturation in recirculating aquaculture systems: induction of puberty and course of gametogenesis. *Aquaculture* 400, 36–45.
- Hermelink, B., Wuertz, S., Trubiroha, A., Rennert, B., Kloas, W., Schulz, C., 2011. Influence of temperature on puberty and maturation of pikeperch *Sander lucioperca*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 172, 282–292.
- Hoover, E.E., 1937. Experimental modification of the sexual cycle in trout by control of light. *Science* 86(2236), 425-426. ISSN 0036-8075.
- Horváth, L., 1985. Egg Development (Oogenesis) in the Common Carp *Cyprinus Carpio* L. In: Muir, J.F., Roberts, R.J. (eds.) *Recent Advances in Aquaculture 2*. Springer, Boston, MA. pp. 32-72. ISBN 978-1-4684-8736-7.
- Hou, Y., Suzuki, Y., Aida, K., 1999. Changes in Immunoglobulin Producing Cells in Response to Gonadal Maturation in Rainbow Trout. *Fisheries science* 65(6), 844-849. ISSN 0919-9268.
- Chebanov, M.S., Galich, E.V., 2013. Sturgeon Hatchery Manual. FAO. Ankara. pp. 2-12. ISBN 978-92-5-106823-6
- Imsland, A.K., Handeland, S.O., Stefansson, S.O., 2014. Photoperiod and temperature effects on growth and maturation of pre- and post-smolt Atlantic salmon. *Aquac. Int.* 22, 1331–1345.
- Kadri, S., Metcalfe, N.B., Huntingford, F.A., Thorpe, J.E., 1995. What Controls the Onset of Anorexia in Maturing Adult Female Atlantic Salmon? *Functional Ecology* 9(5), 790-797. ISSN 02698463.
- Kadri, S., Mitchell, D.F., Metcalfe, N.B., Huntingford, F.A., Thorpe, J.E., 1996. Differential patterns of feeding and resource accumulation in maturing and immature Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture* 142(3-4), 245-257. ISSN 00448486.
- Kuparinen, A., Cano, J.M., Loehr, J., Herczeg, G., Gonda, A., Merilä, J., 2011. Fish age at maturation is influenced by temperature independently of growth. *Oecologia* 167, 435–443.

- Kuzmin, N., 1957. Razvitie vozproizvoditelnoj szisztemi u karpov, obitájusih v ráznuh sirotah. VNIORH Izvesztija 63, 1-64.
- Leclercq, E., Migaud, H., Taylor, J.F., Hunter, D., 2010. The use of continuous light to suppress pre-harvest maturation in sea-reared Atlantic salmon *Salmo salar* can be reduced to a four-month window. *Aquaculture Research* 41(10), 709-714.
- Leclercq, E., Taylor, J.F., Sprague, M., Migaud, H., 2011. The potential of alternative lighting-systems to suppress preharvest sexual maturation of 1+ Atlantic salmon *Salmo salar* post-smolts reared in commercial sea-cages. *Aquacultural Engineering* 44(2), 35-47.
- Liu, Q., Duston, J., 2016. Preventing sexual maturation in Arctic charr by 24h light overwinter and suppressing somatic growth. *Aquaculture* 464, 537–544. ISSN 0044-8486.
- Liu, Q., Duston, J., 2018. Efficacy of 24h light to reduce maturation in Arctic charr *Salvelinus alpinus* is dependent on both the start date and duration. *Aquaculture* 484, 44-50. ISSN 0044-8486.
- Love, R.M., 1980. Maturation. In: *The Chemical Biology of Fishes II*. Academic Press, London, pp. 36-46.
- Lubzens, E., Young, G., Bobe, J., Cerda, J., 2010. Oogenesis in teleosts: How fish eggs are formed. *General and Comparative Endocrinology* 165(3), 367-389. ISSN 00166480.
- Lucas, J.S., Southgate, P.C., Tucker, C.S., 2019. *Aquaculture: farming aquatic animals and plants*. Third edition. Hoboken, NJ: Wiley Blackwell. pp. 363-385. ISBN 978-1-119-23086-1.
- Lundova, K., Matousek, J., Prokesova, M., Sebesta, R., Policar, T., Stejskal, V., 2019. The effect of timing of extended photoperiod on growth and maturity of brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Aquacult. Res.* 50, 1697-1704.
- Lundova, K., Matousek, J., Prokesova, M., Vanina, T., Sebesta, R., Urban, J., Stejskal, V., 2018. The effects of a prolonged photoperiod and light source on growth, sexual maturation, fin condition, and vulnerability to fungal disease in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Aquac. Res.* 50(1), 256–267.
- Makino, K., Onuma, T.A., Kitahashi, T., Ando, H., Ban, M., Urano, A., 2007. Expression of hormone genes and osmoregulation in homing chum salmon: A minireview. *General and Comparative Endocrinology* 152(2-3), 304-309. ISSN 00166480.
- Marty, L., Rochet, M.J., Ernande, B., 2014. Temporal trends in age and size at maturation of four North Sea gadid species: Cod, haddock, whiting and Norway pout. *Marine Ecology Progress Series* 497, 179-197.
- Martyshev, F., 1973. Prudovoe rubovodstvo. Izd. Viisz. Skola. pp. 1-425.
- Matsuo, H., Baba, Y., Nair, R.M.G., Arimura, A., Schally, A.V., 1971. Structure of the porcine LH- and FSH-releasing hormone. I. The proposed amino acid sequence. *Biochemical and Biophysical Research Communications* 43(6), 1334-1339. ISSN 0006291X.
- Melo, M.C., Andersson E., Fjellidal, P.G., Bogerd, J., Franca, L.R., Taranger, G.L., Schulz, R.W., 2014. Salinity and photoperiod modulate pubertal development in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Endocrinology* 220, 319–332.
- Migaud, H., Fontaine, P., Sulistyó, I., Kestemont, P., Gardeur, J.N., 2002. Induction of out-of-season spawning in Eurasian perch *Perca fluviatilis*: Effects of rates of cooling and cooling durations on female gametogenesis and spawning. *Aquaculture* 205, 253-267.
- Migaud, H., Wang, N., Gardeur, J.N., Fontaine, P., 2006. Influence of photoperiod on reproductive performances in Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture* 252, 385–393.
- Morita, K., Morita, S.H., Fukuwaka, M., Matsuda, H., 2005. Rule of age and size at maturity of chum salmon *Oncorhynchus keta*: implications of recent trends among *Oncorhynchus spp.* *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62(12), 2752-2759. ISSN 0706-652X.

- Nagahama, Y., Yoshikuni, M., Yamashita, M., Sakai, N., Tanaka, M., 1993. Molecular endocrinology of oocyte growth and maturation in fish. *Fish Physiol. Biochem.* 11(1-6), 3-14.
- Okuzawa, K., 2002. Puberty in teleosts. *Fish Physiology and Biochemistry* 26(1), 31-41. ISSN 09201742.
- Pankhurst, N.W., King, H.R., 2010. Temperature and salmonid reproduction: implications for aquaculture. *Journal of Fish Biology* 76(1), 69–85.
- Parneswaran, S., Alikunhi, K.H., Sukumaran, K.K., 1972. Observations on the maturation, fecundity and breeding of common carp *Cyprinus carpio*. *Indian Journal of Fisheries* 19, 110-124.
- Peter, R.E., Yu, K.L., 1997. Neuroendocrine regulation of ovulation in fishes: basic and applied aspects. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 7, 173–197.
- Pinder, A.C., Gozlan, R., Britton, R., 2005. Dispersal of the invasive topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* in the UK: A vector for an emergent infectious disease. *Fisheries Management and Ecology* 12, 411 - 414.
- Poncin, P., Melard, C., Philippart, J.C., 1987. Utilisation de la température et de la photopériode pour contrôler la maturation sexuelle en captivité de trois espèces de poissons cyprinidés européens: *Barbus barbus L.*, *Leuciscus cephalus L.*, *Tinca tinca L.* Résultats préliminaires. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 304, 1-12. ISSN 0767-2861.
- Prat, F., Zanuy, S., Bromage, N., Carrillo, M., 1999. Effects of constant short and long photoperiod regimes on the spawning performance and sex steroid levels of female and male sea bass. *J. Fish Biol.* 54, 125–137.
- Randall, C.F., Bromage, N., 1998. Photoperiodic history determines the reproductive response of rainbow trout to changes in daylength. *J. Comp. Physiol.* 183, 651–660.
- Rodríguez, L., Begtashi, I., Zanuy, S., Shaw, M., Carrillo, M., 2001. Changes in plasma levels of reproductive hormones during first sexual maturation in European male sea bass *Dicentrarchus labrax L.* under artificial day lengths. *Aquaculture* 202, 235-248.
- Rodríguez, L., Zanuy, S., Carrillo, M., 2001. Influence of day length on the age at first maturity and somatic growth in male sea bass *Dicentrarchus labrax L.* *Aquaculture* 196, 159–175.
- Scott, A.P., 1987. *Reproductive Endocrinology of Fish*. Chester-Jones, I., Ingleton, P.M., Phillips, J.G. ed. *Fundamentals of Comparative Vertebrate Endocrinology*. Boston, MA: Springer US. pp. 223-256. ISBN 978-1-4899-3619-6.
- Shewmon, L.N., Godwin, J.R., Murashige, R.S., Daniels, H.V., 2007. Environmental manipulation of growth and sexual maturation in yellow perch *Perca flavescens*. *J. World Aquacult. Soc.* 38, 383–394.
- Schaperclaus, W., 1967. *Lehrbuch der Teichwirtschaft*, Paul Parey, Berlin. pp. 1-582.
- Schultz, R.W., Andersson, E., Tarangel, G.L., 2006. Photoperiod manipulation can stimulate or inhibit pubertal testis maturation in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Anim. Reprod.* 3, 121–126.
- Schultz, R.W., De França, L.R., Lareyre, J.J., Legac, F., Chiarini-Garcia, H., Nobrega, R.H., Miura, T., 2010. Spermatogenesis in fish. *General and Comparative Endocrinology* 165(3), 390-411. ISSN 00166480.
- Skarstein, F., Folstad, I., Liljedal, S., 2001. Whether to reproduce or not: immune suppression and costs of parasites during reproduction in the Arctic charr. *Canadian Journal of Zoology* 79(2), 271-278. ISSN 1480-3283.
- Solewski, W., 1958. Onserwacje na d rocwojem idojrzewa nien gonad u Karpia, *Biul. Zakl. Biol. Stawów* 6, 35-46.
- Stearns, S.C., Koella, J.C., 1986. The Evolution of Phenotypic Plasticity in Life-History Traits: Predictions of Reaction Norms for Age and Size at Maturity. *Evolution* 40(5), 893-913. ISSN 00143820.

- Svåsand, T., Jorstad, K.E., Ottera, H., Kjesbu, O.S., 1996. Differences in growth performance between Arcto-Norwegian and Norwegian coastal cod reared under identical conditions. *Journal of Fish Biology*, 49(1), 108-119. ISSN 0022-1112.
- Tarangel, G.L., Carrillo, M., Schultz, R.W., Fontaine, P., Zanuy, S., Felip, A., Weltzien, F.A., Dufour, S., Karlsen, Ø., Norberg, B., Andersson E., Hansen, T., 2010. Control of puberty in farmed fish. *General and Comparative Endocrinology* 165(3), 483-515. ISSN 00166480.
- Taranger, G.L., Haux, C., Hansen, T., Stefansson, S.O., Bjornsson, B.T., Walther, B.T., Kryvi, H., 1999. Mechanisms underlying photoperiodic effects on age at sexual maturity in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture* 177, 47–60.
- Taranger, G.L., Haux, C., Stefansson, S.O., Bjornsson, B.T., Walther, B.T., Hansen, T., 1998. Abrupt changes in photoperiod affect age at maturity, timing of ovulation and plasma testosterone and oestradiol-17 beta profiles in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Aquaculture* 162, 85–98.
- Teletcheas, F., Fostier, A., Kamler, E., Gardeur, J.N., Le Bail, P.Y., Jalabert, B., Fontaine, P., 2009. Comparative analysis of reproductive traits in 65 freshwater fish species: application to the domestication of new fish species. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 19(4), 403-430. ISSN 0960-3166.
- Tempero, G.W., Ling, N., Hicks, B.J., Osborne, M.W., 2006. Age composition, growth, and reproduction of koi carp *Cyprinus carpio* in the lower Waikato region, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 40(4), 571-583.
- Tessema, A., Getahun, A., Mengistou, S., Fetahi, T., Dejen E., 2020. Reproductive biology of common carp *Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758 in Lake Hayq, Ethiopia. *Fish. Aquatic Sci.* 23(16), 1-10.
- Thorpe, J.E., 2007. Maturation responses of salmonids to changing developmental opportunities. *Marine Ecology Progress Series* 335, 285-288. ISSN 0171-8630.
- Tyler, CH.R., Jobling, S., 2008. Roach, Sex, and Gender-Bending Chemicals: The Feminization of Wild Fish in English Rivers. *BioScience* 58(11), 1051-1059. ISSN 1525-3244.
- van Ginneken, V.J.T., Dufour, S., Sbaihi, M., Balm, P., Noorlander, K., De Bakker, M., Doornbos, J., Palstra, A., Antonissen, E., Mayer, I., van den Thillart, G.E., 2007. Does a 5500-km swim trial stimulate early sexual maturation in the European eel *Anguilla anguilla* L.? *Comp. Biochem. Physiol.* 147, 1095–1103.
- van Ginneken, V.J.T., Maes, G.E., 2005. The European eel *Anguilla anguilla* Linnaeus, its lifecycle, evolution and reproduction: a literature review. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 15, 367–398.
- Vladic, P., Petersson, E., 2015. Mating Behavior, Mate Choice and Mating Success in Atlantic Salmon., ed. *Evolutionary Biology of the Atlantic Salmon*. CRC Press. pp. 153-175. ISBN 9780429169731.
- Wang, N., Teletchea, F., Kestemont, P., Milla, S., Fontaine, P., 2010. Photothermal control of the reproductive cycle in temperate fishes. *Reviews in Aquaculture* 2(4), 209-222. ISSN 17535123.
- Weltzien, F.A., Andersson, E., Andersen, Ø., Shalchian-Tabrizi, K., Norberg, B., 2004. The brain–pituitary–gonad axis in male teleosts, with special emphasis on flatfish Pleuronectiformes. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular and Integrative Physiology* 137(3), 447-477. ISSN 10956433.
- Wilkinson, R.J., Longland, R., Woolcott, H., Porter, M.J.R., 2010. Effect of elevated winter–spring water temperature on sexual maturation in photoperiod manipulated stocks of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. *Aquaculture* 309(1–4), 236-244.
- Woynarovich, E., Horváth, L., 1980. *The Artificial Propagation of Warm-Water Finfishes - A Manual for Extension*. FAO. Fisheries Technical Paper No. 201. pp. 1-182.

- Zapletal, D., Macháček, M., 2015. Chov Hospodářských zvířat. Veterinární a farmaceutická univerzita Brno: Fakulta veterinární hygieny a ekologie. 10-11s.
- Zhu, D., Yang, K., Gul, Y., Song, W., Zhang, X., a Wang, W., 2014. Effect of photoperiod on growth and gonadal development of juvenile Topmouth Gudgeon *Pseudorasbora parva*. Environmental Biology of Fishes 97(2), 147-156. ISSN 0378-1909.
- Zohar, Y., 2021. Fish reproductive biology – Reflecting on five decades of fundamental and translational research. General and Comparative Endocrinology 300, 113544. ISSN 00166480.
- Zohar, Y., Muñoz-Cueto, J.A., Elizur, A., Kah, O., 2010. Neuroendocrinology of reproduction in teleost fish. General and Comparative Endocrinology 165(3), 438-455. ISSN 00166480.

6.ABSTRAKT

Faktory ovplyvňujúce nástup pohlavnej dospelosti u rýb a možnosti skrátenia generačného intervalu - prehľadová štúdia

Cieľom práce bolo vypracovať ucelenú prehľadovú štúdiu o nástupe pohlavnej dospelosti, faktoroch, ktoré daný nástup ovplyvňujú a možnostiach ako skrátiť generačný interval. Pohlavná dospelosť sa dá chápať ako znak, resp. fenotypový prejav, pričom pred dosiahnutím dospelosti prechádzajú jedinci vývojovým obdobím puberty. Obdobie puberty u rýb je veľmi významné či už pre chovateľov alebo šľachtiteľov, keďže ovplyvňuje celú radu dôležitých parametrov. Nástup puberty ovplyvňujú mnohé faktory, a to buď vnútorné alebo vonkajšie.

Medzi vnútorné faktory radíme druh ryby, genetickú predispozíciu, zdravotný a kondičný stav, veľkosť a vek rýb a pohlavie rýb a najdôležitejšie, endokrinný systém. Z role pohlavia môžeme tvrdiť, že u väčšiny druhov rýb v ČR i SR samice dospievajú neskôr oproti samcom. To, že jedinci sú pohlavne zrelí napovedá funkčnosti osy mozog-hypofýza-gonády, ktorej úloha je nepostradateľná. GnRHs (gonadotropin-releasing hormones) alebo inak tzv. spúšťače hormónov s ich vplyvom na hypofýzu a vylučovanie LH (luteinizačný hormón) a FSH (folikulostimulačný hormón), ktoré ďalej ovplyvňujú pohlavné žľazy sú stredom tejto osy. Ďalšia žľaza z vnútorným vylučovaním, ktorá ovplyvňuje nástup puberty je epifýza s hormónom melatonín.

Vonkajších faktorov je mnoho, ale zameranie tejto práce bolo na faktory ovplyvňujúce nástup pohlavnej dospelosti našich rýb a to sú teplota vody a fotoperioda. Z uvedených informácií môžeme tvrdiť, že teplota je kľúčový faktor u kaprovitých a fotoperioda zase u lososovitých. U ostriežovitých to nie je dodnes jednoznačné.

U kaprovitých vieme doceliť skrátenie generačného cyklu vyššou konštantnou teplotou. U ostrieža zelenkastého (*Perca fluviatilis*) vieme doceliť skrátenie generačného cyklu skrátením fotoperiody so súčasťou klesajúcou teplotou. U dvojročného zubáča veľkoústeho (*Sander lucioperca*) to vieme dosiahnuť pri teplote 12 °C po dobu troch mesiacov. Skoršie dosiahnutie dospelosti u pstruha dúhového (*Oncorhynchus mykiss*) najlepšie docielime nepretržitým osvetlením v jarnom období a následne náhlou redukciou fotoperiody spolu so zvýšenou teplotou. U lososa atlantického (*Salmo salar*) a sivoňov nepretržitým osvetlením spôsobíme oddialenie

puberty ale zvýšená teplota pôsobí na nich tiež stimulačne v súvislosti s nástupom puberty. Z uvedených informácií usudzujem, že aj keď jeden faktor môže hrať primárnu rolu, ďalšie faktory vplývajú, niekedy významne. Manipuláciou týchto a viacej faktorov môžeme doceliť skrátenie generačného intervalu našich rýb, čo je cieľom šľachtiteľov v ČR a SR.

Kľúčové slová: puberta, teplota, svetelný režim, pohlavné dospievanie, fotoperioda, os mozog-hypofýza-gonády

7.ABSTRACT

Factors affecting the onset of sexual maturity and the ways of shortening of generation interval - overview study

The aim of this thesis was to develop a comprehensive overview study on the onset of sexual maturity, the factors that affect the onset and the possibilities of shortening of generation interval. Sexual maturity can be understood as a trait, resp. phenotypic expression, with individuals undergoing puberty before reaching adulthood. Puberty in fish is very important for farmers or breeders, as it affects a number of important parameters. The onset of puberty is influenced by many factors, either internal or external.

Internal factors include fish species, genetic predisposition, health and fitness condition, the size and age of fish, sex of fish, and most importantly, the endocrine system. Based on the role of sex, we can state that in most species of fish in the Czech Republic and Slovakia, females mature later than males. The fact that individuals are sexually mature points out the functionality of the brain-pituitary-gonadal axis, which role is indispensable. GnRHs (gonadotropin-releasing hormones) or otherwise so-called hormone triggers with their effect on the pituitary gland and the secretion of LH (luteinizing hormone) and FSH (follicle-stimulating hormone), which further affect the gonads, are the center of this axis. Another gland with internal secretion that influences the onset of puberty is the pineal gland with the hormone melatonin.

There are many external factors, but the thesis focuses on factors influencing the onset of sexual maturity of our fish and these are water temperature and photoperiod. From the obtained information, we can claim that in carp fish the key factor is the temperature, whereas in salmonid fish it is the photoperiod. For perch fish, this is still not clear.

Taking into consideration carp fish, we can shorten the generation interval with a constant higher temperature. On the other hand, in the case of perch (*Perca fluviatilis*), we can achieve the shortening of the generation interval by shortening the photoperiod simultaneously with the decreasing of the temperature at the right time. Concerning a two-year old pikeperch (*Sander lucioperca*), we can achieve the same result at a temperature of 12 ° C for the period of three months. In the case of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), early maturation may be best achieved by continuous light in the spring followed by a sudden reduction of the photoperiod together with an

increased temperature. In the case of atlantic salmon (*Salmo salar*), brook trout (*Salvenilus fontinalis*) and artic charr (*Salvenilus alpinus*), continuous fotoperiod causes a delay in puberty, however, the increased temperature has a stimulating effect on the onset of puberty for them, too. To sum up the gained information, I conclude that even though one factor may play a primary role on the maturation, other factors also have an impact, sometimes even significant. By manipulating with the above mentioned and other factors, we can achieve a shortening of the generation interval in our fish, which may be the goal of breeders in the Czech Republic and Slovakia.

Key words: puberty, temperature, light regime, sexual maturity, photoperiod, brain-pituitary-gonadal axis