

AKADEMIA ROLNICZA W SZCZECINIE
WYDZIAŁ RYBACTWA MORSKIEGO
I TECHNOLOGII ŻYWNOŚCI

MAŁGORZATA BONISŁAWSKA

WPŁYW TEMPERATURY NA TEMPO
I PRZEBIEG EMBRIOGENEZY U RYB

D-1070



MFN 6285

Rozprawa doktorska
wykonana w Zakładzie Anatomii
i Embriologii Ryb

Promotor
prof. dr hab. Aleksander Winnicki

SZCZECIN 2001

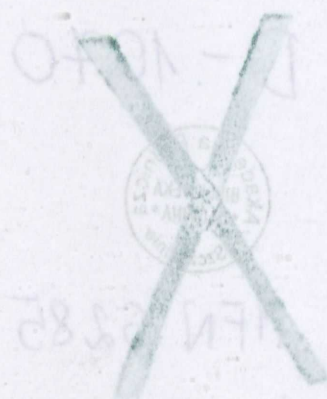
AKADEMIA ROLNICZA W SZCZECINIE
WYDZIAŁ RYBACTWA MORSKIEGO
I TECHNOLOGII ŻYWNOSCI

MARGARZATA BOKSZAŃSKA



C2-D.59469

Rozprawa doktorska
Wykonana w Zakładzie Anatomii
i Embriologii Ryb
Promotor
prof. dr hab. Aleksander Winiński



D. 417 / 2016

**Pracę wykonano przy finansowym
wsparciu Komitetu Badań Naukowych
w ramach projektu badawczego
(promotorskiego)
nr 5 P06D 011 18,
za co składam
serdeczne podziękowania**

*Składam najszczerze podziękowania
Panu prof. dr hab. Aleksandrowi Winnickiemu
za wszechstronną pomoc, dzielenie się
swoim osobistym doświadczeniem
oraz za życzliwość i cierpliwość
okazaną w trakcie powstawania pracy*

*Dziękuję
Panu prof. dr hab. Krzysztofowi Formickiemu
za serdeczność i pomoc przy realizowaniu
niniejszej pracy*

*Szczególne podziękowania pragnę złożyć
Panu mgr inż. Andrzejowi Sobocińskiemu
za pomoc w przygotowaniu
graficznej strony pracy*

*Dziękuję także wszystkim Koleżankom
i Kolegom, za pomoc i duchowe wsparcie*

SPIS TRESCI

1. WSTĘP.....	3
1.1 Tło ewolucyjne. Pojęcia podstawowe	3
1.2 Temperatura a ryby	9
2. PRZEGLĄD PIŚMIENNICTWA	15
3. CEL PRACY.....	23
4. MATERIAŁ I METODY	25
4.1 Materiał.....	25
4.2 Metody.....	26
4.2.1 Zapłodnienie	26
4.2.2 Inkubacja	26
4.2.3 Pomiary temperatury inkubacji i jej zakres	28
4.2.4 Obserwacja przebiegu rozwoju zarodkowego	30
4.2.5 Pomiary średnic jaj, komórek jajowych i larw	31
4.2.6 Czas trwania rozwoju zarodkowego i tempo embriogenezy	32
4.2.7 Efekty zapłodnienia i przetrwalność	33
4.2.8 Metody statystyczne	33
4.2.9 Analiza wody	34
5. WYNIKI.....	35
5.1 Wprowadzenie	35
5.2 Warunki fizyczne i chemiczne wody	35
5.3 Wpływ temperatury na długość rozwoju zarodkowego u ryb	36
5.4 Przebieg embriogenezy i tempo rozwoju zarodkowego w jajach inkubowanych w różnych temperaturach	38
5.5 Wylęganie się i charakterystyka wylęgniętych larw	39
5.6 Wymiary jaj, komórek	41
5.7 Wpółciżność S/V	44
6. DYSKUSJA.....	45
7. WNIOSKI	50
8. BIBLIOGRAFIA.....	60
9. DOKUMENTACJA	75

Pracę dedykuje Rodzicom

SPIS TREŚCI

1. WSTĘP	3
1.1 Tło ewolucyjne. Pojęcia podstawowe	3
1.2 Temperatura a ryby	9
2. PRZEGLĄD PIŚMIENNICTWA	15
3. CEL PRACY	23
4. MATERIAŁ I METODY	25
4.1 Materiał	25
4.2 Metody	26
4.2.1 Zapłodnienie	26
4.2.2 Inkubacja	26
4.2.3 Pomiary temperatury inkubacji i jej zakres	28
4.2.4 Obserwacje przebiegu rozwoju zarodkowego	30
4.2.5 Pomiary średnic jaj, komórek jajowych i larw	31
4.2.6 Czas trwania rozwoju zarodkowego i tempo embriogenezy	32
4.2.7 Efekty zapłodnienia i przeżywalność	33
4.2.8 Metody statystyczne	33
4.2.9 Analiza wody	34
5. WYNIKI	35
5.1 Wprowadzenie	35
5.2 Warunki fizyczne i chemiczne wody	35
5.3 Wpływ temperatury na długość rozwoju zarodkowego u ryb	36
5.4 Przebieg embriogenezy i tempo rozwoju zarodkowego w jajach inkubowanych w różnych temperaturach	38
5.5 Wykluwanie się i charakterystyka wylęgniętych larw	39
5.6 Wymiary jaj, komórek jajowych	41
5.7 Współczynnik S/V	44
6. DYSKUSJA	45
7. WNIOSKI	58
8. BIBLIOGRAFIA	60
9. DOKUMENTACJA	75

1. WSTĘP

1.1 Tło ewolucyjne. Pojęcia podstawowe

Trzy czwarte powierzchni naszej planety, pokrywają wody, w tym 95% stanowią wody słone a 5% – słodkie. Począwszy od maleńkich rwących potoków, aż do wielkich oceanów, nieustannie tętnią bogatym życiem, przebiegającym w zadziwiająco odmiennych warunkach.

W przyrodzie rzadko spotyka się akweny wodne „zbyt ciepłe”, „zbyt chłodne”, „zbyt zasolone” itd., w których nie bytowały by organizmy żywe, w tym również ryby. Wiadomym jest, że w tym wielkim „podwodnym królestwie” zwierząt czołowe miejsce zajmuje właśnie ta grupa kręgowców, cechująca się wielką liczebnością i różnorodnością.

Z pośród istot żywych zdecydowana większość zamieszkuje wody (stanowi główną część biomasy całego globu). Nic w tym dziwnego, bowiem w wodach pierwotnego oceanu powstało życie i następowało późniejsze różnicowanie jego form.

Historia życia na Ziemi to długotrwały, postępujący na drodze ewolucji proces ponawianych prób opuszczenia środowiska wodnego przez organizmy. Wynosząc w swych ciałach „krople oceanu” zmuszane były one do dostosowania się do nowych warunków otaczającego ich środowiska poprzez próby stworzenia mechanizmów homeostazy.

Woda w fazie płynnej, która stanowi niezbędne medium dla realizowania procesów życiowych i ma największy udział w strukturach żywych, może być wielce zróżnicowana pod wieloma względami jak np. ciśnienia, gęstości, zasolenia, temperatury itp. Nic więc dziwnego, że w ciągu nieustannie trwających zmian ewolucyjnych zasadniczą rolę odgrywają różnego rodzaju „dążenia” do uniezależnienia się od warunków jakie ona stwarza, a przede wszystkim od temperatury. Tak więc w królestwie zwierzęcym gdzie organizmy osiągnęły „szczyt złożoności” tych prób nastąpiło znacznie więcej stąd i zróżnicowanie pod względem gatunków jest większe, a z pośród wszystkich taksonów jedynie kręgowcom udało się skutecznie oderwać od wody i wytworzyć w miarę skuteczny mechanizm homeostazy.

Ryby na przestrzeni wieków, żyjąc w otchłani i głębinach wód słonych, słodkich czy też estuariach, wykształciły w procesie ewolucji liczne przystosowania pozwalające im swobodnie żyć, rozradzać się i rozwijać. Wbrew powszechnemu sądowi o stałości środowiska wodnego, występujące w nim czynniki (zarówno biotyczne jak i abiotyczne) oddziałując na organizmy powodują znaczne niekiedy różnicowania nie tylko w obrębie gromad, rzędów, rodzin, rodzajów, gatunków, lecz także pośród osobników jednego taksonu.

To właśnie idioadaptacje – szczegółowe zmiany przystosowawcze – termin wprowadzony przez Sieviercova (1967a,b) (z gr. *idios* – swój własny) – umożliwiały rozprzestrzenianie się gatunków, a także wyodrębnianie nowych, bliżej lub dalej spokrewnionych z nimi taksonów. Inaczej nazywane aromorfozami, są swego rodzaju skokami jakościowymi wzbogacającymi zarówno poziom organizacji (morfa) jak i wogóle stopień przystosowania gatunku do życia w nowych warunkach, a to sprzyja rozszerzaniu (powiększaniu) arealu jego występowania.

Jednym z ważniejszych czynników modulujących procesy przystosowawcze i wywierających przemożny wpływ na procesy ewolucyjne jest temperatura i o niej właśnie w tym miejscu będzie przede wszystkim mowa.

Już w V wieku przed naszą erą filozofowie jońscy, których bardzo intrygowały zjawiska „powstawania przyrody” próbowali sformułować prawo przekształcania się pierwotnej materii, a także określić porządek tych przemian w otaczającym świecie, szczególnie zwracając uwagę na temperaturę.

Czynnik termiczny – zimno i ciepło – nazywane przez Anaksymandra „przeciwieństwami” według tegoż filozofa powstały jako pierwsze i to właśnie one dały początek różnym stanom skupienia – poczynając od ziemi – najgęstszej, poprzez wodę, powietrze, aż po lotny ogień. Anaksymenes zaś zauważył już wówczas związek między temperaturą, a stanem skupienia materii: ogień był dlań ciałem najgorętszym i najrzadszym, kamień zaś najbardziej gęstym i najzimniejszym.

Czym jest temperatura? Z łaciny słowo to oznacza „właściwe zmieszanie”. Każdy żywy organizm odczuwa jej istnienie, posiadając stałą, określoną ciepłotę ciała w przypadku zwierząt stałocieplnych – homojotermów (z greckiego *homoios* – znaczy taki sam) lub też będąc poikilotermicznym zwierzęciem (gr. *poikilos* –

różnorodny) nie dysponującym takimi mechanizmami regulacji temperatury ciała jak ssaki lub ptaki. Temperatura ciał tych zwierząt zmienia się w zależności od zmian temperatury otoczenia i jest na ogół jej bliska. Pomimo tej stałej zależności wodne organizmy zmiennocieplne (w tym ryby) potrafią wykorzystywać właściwości termiczne środowiska do dokonywania korzystnych zmian temperatury swego ciała, bo przecież duże masy wody cechują się szczególną stabilnością cieplną (mają duże ciepło właściwe) – niewielkie są dobowe zmiany temperatur (pomijając warstwy powierzchniowe), a także co jest bardzo ważne, zmiany sezonowe zachodzą powoli.

To właśnie temperatura jest jednym z bardzo ważnych czynnikiem ograniczającym życie organizmów na danym obszarze lub w danym zbiorniku wodnym naszej planety, czego dowodem jest stosunkowo ubogie życie na pustyniach i w obszarach arktycznych.

Shelford w 1913 r. wykazał, że „nadmiar” jakiegoś czynnika środowiska lub jego „niedobór” może działać jako czynnik ograniczający, oraz, że rozmieszczenie każdego gatunku zależy od zakresu jego tolerancji w stosunku do zmian poszczególnych czynników środowiska – to sformułowanie zwane „prawem tolerancji” Shelforda pomaga w zrozumieniu rozmieszczenia organizmów na określonych obszarach. Zakres tolerancji danego organizmu w stosunku do zmian jednego czynnika może być wąski, a w stosunku do innego szeroki, stąd – w odniesieniu do termiki – stenotermy – organizmy o wąskim zakresie tolerancji, a przeciwieństwem ich są eurytermy – których zakres tolerancji jest szeroki.

Samo pojęcie temperatury jest powszechne w życiu codziennym i związane ze zjawiskami zachodzącymi nie tylko w przyrodzie na Ziemi w ściśle określonych granicach temperatur, ale również w przestrzeni kosmicznej.

Temperatura jako fizyczny parametr materii, ściśle związany z energią, zajmuje ważne miejsce we wszystkich działach fizyki, i ażeby wyjaśnić sens pojęcia temperatury należy również zająć się podstawowymi aspektami pojęcia energii, gdyż właśnie temperatura jest bezpośrednio związana z energią kinetyczną atomów i cząsteczek, z których zbudowane są organizmy żywe i odgrywa modulującą rolę podczas zachodzących procesów w przyrodzie.

Dla fizyków temperatura rozpatrywana jest jako miara energii kinetycznej ruchu postępowego cząsteczek substancji (Kane i Sternheim 1988).

Mówiąc o wzroście lub spadku temperatury mamy na myśli przemiany zachodzące wówczas w organizmie, bo temperatura istnieje tylko jako cecha ciała materialnego. Odczuwane przez nas codziennie zmiany temperatury otoczenia czyli po prostu uczucie ciepła lub zimna to nic innego jak miara tego jak szybko następuje wymiana energii pomiędzy ciałami.

Badając wszelkie zmiany temperatury – czyli przepływ energii w przyrodzie – należy również zwrócić uwagę na przemiany energii z jednej postaci w inną podczas przekazywania jej z układu do układu. Nauką zajmującą się badaniem stanów energetycznych różnorodnych układów w tym również biologicznych niezbędna w rozważaniach, do wyjaśniania i interpretowania różnorodnych procesów, zjawisk zachodzących w żywych organizmach i w układach jakie tworzą się w przyrodzie jest termodynamika.

Wszelkie procesy zachodzące w przyrodzie zgodne są z prawami termodynamiki. Te różnorodne przemiany energetyczne ujęte są jako zasady termodynamiki a pierwsza z nich – jako jedno z najważniejszych praw przyrody – wyraża zależność pomiędzy zmianą energii wewnętrznej rozpatrywanego układu, ciepłem dostarczoną do układu i pracą wykonaną przez układ, stąd przyrost energii wewnętrznej układu zamkniętego jest równy sumie doprowadzonego ciepła i wykonanej pracy.

Druga zasada termodynamiki dotycząca pojęcia „porządku we Wszechświecie” postuluje wzrost entropii w procesach samorzutnych w układach zamkniętych lub wzrost entropii przyrody, tzn. układu i otoczenia razem wziętych, w trakcie procesów nieodwracalnych.

W ciągu życia nieustannie toczą się procesy nieodwracalne i jak pisał Bogdan Baranowski (1979) „Życie jest możliwe wyłącznie dzięki procesom nieodwracalnym – istnieje jak gdyby w oceanie procesów nieodwracalnych i każde wyjście z tego oceanu na ląd odwracalnych stanów oznacza śmierć”. W pozornej sprzeczności z zasadą wzrostu entropii są przemiany zachodzące w żywych organizmach. Towarzyszy im przecież wiązanie pierwiastków w złożone związki

chemiczne oraz powstawanie najmniejszych układów otwartych żywej jednostki – komórek o wysokim stopniu uporządkowania dążących do termodynamicznego stanu równowagi, którego nigdy nie osiągają (w stanie żywym). Jednakże po każdej zmianie wprowadzonej z zewnątrz powracają one do stanu równowagi dynamicznej (Wawrzyniak 1998).

Procesy życiowe, związane ze wzrostem i szybkim rozwojem organizmu jako układu nietrwałego, ograniczają entropię poprzez różnorakie procesy nieodwracalne. Entropia w zależności od efektywności zachodzących przemian nieodwracalnych w organizmie wzrasta – gdy zwiększa się tempo wzrostu organizmu i dąży do minimum – w miarę dojrzewania organizmu i wówczas to ustala się stan stacjonarny (w rozumieniu termodynamiki procesów nieodwracalnych). Procesy nieodwracalne powodowane przez bodźce termodynamiczne różnego typu np. różnica temperatur, różnica sił, potencjałów chemicznych i in. przejawiają się przemieszczeniem energii, masy, bądź też przebiegiem reakcji biochemicznych. Kierunek ich przepływu zdąża do tego by zmniejszyć bodźce i zredukować je do zera, a więc cały układ zdąża do utrzymania stanu równowagi, w którym bodźce są równe zeru i to jest wynikiem procesu nieodwracalnego.

Przy badaniu metabolizmu zwierząt zmiennocieplnych jak wiadomo ma zastosowanie w biologii prawo van't Hoffa-Arrheniusa – mówiące, że wraz ze wzrostem temperatury o 10°C szybkość reakcji wzrasta 2–4 krotnie – podobnie jak ma to miejsce w trakcie procesów chemicznych i biochemicznych (Embody 1934; Ljubitzkij 1934; Ivlieva 1981; Vinberg 1983). Ta jakże prosta reguła nie sprawdza się jednak we wszystkich przedziałach temperatur. W niskich temperaturach przy różnicy temperatur 10°C tempo metabolizmu zwierząt wodnych wzrasta 3,5 raza, zaś w wysokich tylko 2 razy. Z zasady van't Hoffa wynika konieczność wyznaczenia dla każdego gatunku temperatur letalnych oraz określenie zakresu temperatur, dla których prawo to jest słuszne i ma zastosowanie.

Miarą zmian tempa metabolizmu organizmów w dowolnym przedziale temperatur jest współczynnik temperaturowy Q_{10} . Wyznacza on krotność zmian tempa metabolizmu w przeliczeniu na dziesięciostopniowy przedział temperatur i wyraża się równaniem:

$$Q_{10} = (V_2/V_1)^{10/(t_2-t_1)}$$

gdzie V_2 i V_1 to tempo metabolizmu w temperaturze t_2 , t_1 (Vinberg 1983; Klekowski i Fisher 1993).

August Krogh (1914, 1916, 1941) jako pierwszy podjął próbę zdefiniowania warunków, w których zwierzęta zmiennocieplne (badane przez niego gatunki: złota rybka, żaba, ropucha, poczwarka *Tenebrio molitor*, pies) zachowują metabolizm podstawowy. Według niego, u zwierząt nieaktywnych lokomotorycznie (jednakże nie śpiących), najedzonych, nie poddawanych stresom, zachodzące wówczas przemiany energetyczne to metabolizm podstawowy lub „zerowy”. Zależność zwiększania się podstawowej przemiany materii wraz ze wzrostem temperatury przedstawił on jako wykres sporządzony na podstawie licznych danych empirycznych, a noszący nazwę krzywej Krogha (1914). Krzywa zależności tempa metabolizmu od temperatury w skrócie nazywana krzywą M–T jest krzywą normalną.

Nieco inaczej zależność tę przedstawił Stroganow (1939, 1940), który na podstawie własnych badań przeprowadzonych na rybach, dodatkowo zaznaczył (na pewnym odcinku krzywej Krogha) „termiczną strefę adaptacji”, w której przemiana materii wzrasta tylko nieznacznie w wyniku zwiększanej temperatury. Ta strefa adaptacji odpowiada granicom temperatur, w obrębie których procesy przemian metabolicznych zachodzą w sposób najbardziej skoordynowany. Strefa ta później została nazwana strefą względnej niezależności termicznej (Duncan i Klekowski 1975). Jest ona związana u poszczególnych gatunków z różnymi temperaturami i ukazuje przystosowanie się organizmów do życia w określonych warunkach termicznych.

Poziom metabolizmu podstawowego zwierząt poikilotermicznych jest regulowany bezpośrednio przez temperaturę, zaś metabolizm rutynowy, a szczególnie aktywny (typy metabolizmu wyróżnione przez Fry (1957) w znacznym stopniu uzależnione są od tego czynnika, co potwierdzili w swoich badaniach Opaliński (1974) i Rakusa-Suszczewski (1975, 1980).

Oddziaływanie temperatury na tempo przemian energetycznych u poikilotermów jest regulowane wieloma znanymi, a także nie poznanymi jeszcze mecha-

nizmami, których rodzaj zależy od przedziału temperatur, stanu fizjologicznego organizmu, gatunku do jakiego należy dany organizm itp., dlatego organizmy należy traktować jako układy multistabilne (Wieser 1973).

Najprostszą miarą metabolizmu żywych organizmów jest zużycie tlenu, w procesie oddychania, który to proces jest niczym innym jak spalaniem mieszaniny substancji organicznych – białek, węglowodanów, tłuszczu. Każdy z ww związków zużywa przy spalaniu pewną ilość O_2 a produkuje CO_2 .

Na tej podstawie można określić współczynnik oddechowy RQ (*Quotiens respiratorius*):

$$RQ = V_{CO_2}/V_{O_2}$$

gdzie: V_{CO_2} – wydany dwutlenek węgla;

V_{O_2} – zużyty tlen

Współczynnik ten pozwala na obliczenie ilości określonych substancji organicznych spalanych w procesie metabolizmu. RQ waha się teoretycznie od 0,7 do 1,0.

1.2 Temperatura a ryby

Wody różnych stref klimatycznych na Ziemi zamieszkiwane są (pomimo znacznego zróżnicowania termicznego) przez jedną z liczniejszych gromad poikilotermów – ryby, w której to gromadzie:

- gatunki zostały skazane lub noszą wyraźne znamiona zmienności cieplności;
- opanowały one różniące się pod względem termicznym nisze ekologiczne;
- wykształciły mechanizmy i sposoby zapewniające im prawidłowy przebieg procesów życiowych w danym środowisku;
- wykształciły zdolności do przetrwania, a także zapewnienia potomstwu w trakcie rozrodu odpowiednich mechanizmów dostosowawczych do warunków termicznych, bądź to wyższych (ryby ciepłolubne), bądź niższych – łososiowate, w jakich rozród się odbywa, a wszystko to aby zachować gatunek i opanować coraz to nowe obszary hydrosfery;
- podejmowały i podejmują coraz to nowe próby uniezależnienia się od niesprzyjających procesom życiowym, warunków termicznych otoczenia. Ilustra-

cją powyższego jest m.in. to, że np. wśród ryb antarktycznych z rodziny *Nothoenidae*, są takie, u których najprawdopodobniej notuje się najniższe temperatury letalne, jak chociażby *Trematoma lodowa Trematomus bernacchii* (Boulenger 1902), żyjąca w wodzie o średniej temperaturze $-1,9^{\circ}\text{C}$ (roczne wahania temperatury rzędu $0,1^{\circ}\text{C}$), ginie przy temperaturze 6°C . Życie w tak niskiej temperaturze umożliwia temu gatunkowi występujące we krwi glikoproteidy. Ich obecność we krwi obniża jej punkt zamarzania do $-2,07^{\circ}\text{C}$. To przystosowanie pozwala rybom z tej rodziny przebywać na płyciznach, gdzie w wyniku okresowego zlodowacenia powierzchni temperatura jest wyjątkowo niska (Załączowski 1997).

Przeciwnieństwo stanowią niewielkich rozmiarów ryby z rodziny karpieńcowatych (*Cyprinodontidae*). *Cyprinodon macularius*, to gatunek zarówno typowo eurytermiczny jak i euryhalinowy znoszący zakres temperatur od 10 do 40°C i zasolenie w równie szerokich granicach (Lowe i Heath 1969). Inny gatunek z tej rodziny *Cyprinodon nevadensis*, którego górna granica tolerancji termicznej wynosi $+42^{\circ}\text{C}$, a który bytuje w gorących źródłach Doliny Śmierci (pogranicze Arizony i Kalifornii) w których temperatura dochodzi do $+47,5^{\circ}\text{C}$, grupuje się w miejscach zbiorników, w których stały powiew wiatru ochładza wodę. Jeszcze inny gatunek pochodzący z tej rodziny, *Cyprinodon salinus*, żyjący w strumieniu Salt Creek, narażony jest na bardzo duże dobowe i sezonowe wahania temperatury dochodzące do kilkunastu stopni (w ciągu roku od 0 do 40°C). Populacja tego gatunku ryby po corocznym wysychaniu strumienia odradza się wiosną na nowo (Załączowski 1997);

Podstawowym elementem przystosowawczym organizmów żywych i ich strategicznym atrybutem od którego zależy postęp ewolucyjny jest dążenie do homeostazy, która polega m. in. szczególnie u ryb na zapewnieniu „niezmienności” parametrów środowiska wewnętrznego (co w znacznej mierze zostało osiągnięte) oraz na dążeniu do stałocieplności.

O ile homeostaza chemiczna powiodła się znakomicie, o tyle wytworzenie homeostazy termicznej u poikilotermów nie powiodło się i nie może się powieść

ze względu na dużą przewodność cieplną medium, w którym poikilotermy bytują – wody.

Nie jest bowiem możliwe, aby temperatura ciała ryb była niższa od otoczenia, gdyż, jak wiadomo, nie zachodzi tutaj zjawisko utraty ciepła przez parowanie. Również podniesienie temperatury ciała wodnych poikilotermów powyżej temperatury otaczającej je wody przez dłuższy okres czasu jest niemożliwe, a to dlatego, że ciągły przepływ krwi przez aparat skrzelowy wyrównuje temperaturę między płynami ustrojowymi a wodą (Hardy 1976). Wyjątek stanowią szybkożyjące tuńczyki. Ich potężna muskulatura wynosi prawie $\frac{3}{4}$ całkowitej masy ciała, a dzięki „specjalnym wymiennikom” temperatura mięśni może przewyższać temperaturę otaczającej wody nawet o 10°C . Duże ilości ciepła wytwarzające się podczas pracy tych mięśni przekazywane są do układu krwionośnego, co zmniejsza ilość ciepła przechodzącego do środowiska (Załachowski 1997).

Z powyższego wynika, że istnieją mniej lub bardziej wyraźne sposoby i udane próby, chociaż częściowego regulowania temperatury. Dotyczy to przede wszystkim organizmów dorosłych. W odniesieniu do zarodków takich zjawisk się nie obserwuje bowiem skazane są one na przebieg całej embriogenezy poza organizmem matczynym a zatem ich procesy życiowe odbywają się zawsze w takich temperaturach wody, w jakich ich rozród w warunkach naturalnych się odbywa.

Podstawą istnienia każdego gatunku w zajmowanej przezeń niszy ekologicznej jest możliwość swobodnego krzyżowania się i wydawania na świat płodnego potomstwa, a istniejący szereg czynników warunkujących rozród i rozwój – w czym wiodącą rolę odgrywa czynnik termiczny – ściśle określa jego granicę.

Pomimo, że ryby dorosłe jako w pełni wykształcone „układy” – mogą przebywać w wodach o szerokim zakresie temperatur (wody Polski od około 0°C do 30°C) (oczywiście przez określony czas jeśli jest to temperatura z pogranicza ich tolerancji) to jednak rozwój składnej przez nie ikry odbywa się zawsze w wodzie o zakresie temperatur, jaką pary rodzicielskie obrały na miejsce rozrodu. Nie oznacza to jednak, że temperatura rozwoju zarodkowego jest niezmienna w trakcie, i właśnie w tym względzie natura niejako „wyposażyła” ryby w pewne mechanizmy umożliwiające przetrwanie zarodkom w nieco innych, niekorzystnych



na ogół warunkach otoczenia. Co więcej wbrew pozornemu skazaniu rozwijających się zarodków na „bierne” realizowanie przebiegu procesów rozwojowych w stale zmieniających się warunkach środowiska (w tym i termicznych) okazuje się, że charakteryzują się one znaczną morfo-fizjologiczną plastycznością pozwalającą na przetrwanie najważniejszego w istnieniu każdego gatunku – okresu embriogenezy.

Ilustracją tego zjawiska, może być pojęcie tzw. temperatury skrajnej. Okazuje się bowiem, że u przedstawicieli tego samego gatunku efekty oddziaływań temperatur skrajnych nie są tożsame. W jednym przypadku mogą być przyczyną wyraźnych anomalii, a w przypadku innych par rodzicielskich nie powodować takich skutków.

Określenie temperatury optymalnej dla rozrodu a tym bardziej dla rozwoju zarodkowego różnych gatunków ryb, bądź osobników jednego taksonu jest trudne, zważywszy również na inne ważne czynniki (wpływające na przebieg embriogenezy) takie jak np. tlen i dwutlenek węgla w wodzie, na których zachowanie wpływa również temperatura, a także na specyficzne warunki hydrologiczne poszczególnych zbiorników wodnych.

Wrażliwość ikry jest bardzo różna – w zależności od etapu rozwoju zarodkowego, a przede wszystkim w zależności od pory roku jaką dany gatunek wybrał na czas swojego rozrodu.

Niewielkich rozmiarów ikra ryb tarła wiosennego toleruje wahania temperatury w dosyć szerokich granicach np. szczupak. Wynika to z ekologii jego rozrodu. Płycizny i rozlewiska stanowiące miejsca tarłowe oraz znaczące dobowe zmiany temperatur w miesiącach wiosennych, powodują szybkie nagrzewanie się wód płytkich w ciągu dnia, i dosyć szybki spadek temperatury nocą.

U ryb łososiowatych przystępujących do tarła w okresie jesienno-zimowym, rozwój zarodkowy jaj o dużych rozmiarach trwa bardzo długo i nawet niewielkie wahania temperatur mogą powodować niekorzystne zmiany bądź wręcz ich śmierć. Stąd dążenie, aby w warunkach kontrolowanej inkubacji ikry temperatura wody była mniej więcej wyrównana.

Również w późniejszym okresie życia – wylęgnięte larwy, narybek – ich wzrost, zerowanie i zachowanie uzależnione są od termiki wód w jakich one przebywają. Doskonale zdają sobie z tego sprawę hodowcy, pragnący w jak najkrótszym czasie otrzymać rybę o masie towarowej. Ten ważny, modulujący procesy życiowe, czynnik jakim jest temperatura odgrywa znaczącą rolę na kolejnych etapach życia ryb, w stabilnym termicznie środowisku wodnym. Temperatura nie oddziałuje bezpośrednio na organizm jako taki, lecz wpływa na reakcje metaboliczne w nim zachodzące, również, bądź to bezpośrednio bądź pośrednio, poprzez oddziaływanie na enzymy. Temperatura, w której katalizowana jest największa liczba przemian biochemicznych to temperatura optymalna. Prawdopodobnie jednym z osiągnięć ewolucji są zdolności adaptacyjne enzymów, które pozwalają im na prawidłowe funkcjonowanie w wewnętrznym środowisku termicznym danego organizmu (Hardy 1976).

Należy przy tym pamiętać, że enzymy jako białka łatwo ulegają inaktywacji termicznej i przekroczenie granic temperatur optymalnych powoduje zmiany nieodwracalne.

Zgodność przemian energetycznych organizmu ze wzrostem temperatury (wcześniej wspomniana reguła van't Hoffa) zachodzi w środowisku naturalnym w określonych przedziałach temperatur, które jak wiadomo są inne u różnych gatunków w zależności od ich biologii. Temperatury np. od 2 do ok. 18°C, optymalne dla przebiegu normalnych czynności życiowych ryb łososiowatych są zbyt niskie, dla ciepłolubnych karpowatych prawidłowo funkcjonujących w przedziale temperatur 8–30°C (Puczkow 1962).

Mimo, że zjawisko to jest oczywiste, powszechnie obserwowane i znane są mniej więcej tego przejawy wyznaczające w wartościach liczbowych te zależności w przełożeniu na tempo i formy przemian w embriogenezie, wpływów zmian termiki otoczenia, to jednak dokładniejsza analiza dotychczas zgromadzonej wiedzy przywodzi do wniosku, iż to co dzisiaj na ten temat wiadomo nie w pełni wyjaśnia mechanizmy leżące u podstaw zaobserwowanych zależności, że zgromadzone fakty znakomicie informują o ilościowym wymiarze zależności temperatura – rozwój osobniczy, nie dają natomiast podstaw do jednoznacznego wyth-

maczenia samej istoty obserwowanych zjawisk jako, że przy głębszej analizie skutków oddziaływania temperatury na przebieg procesów życiowych ten uproszczony schemat substrat – temperatura, absolutnie nie wystarcza, że zjawisko jest bardziej złożone, że skutek realizuje się nie w wyniku bezpośredniego oddziaływania ciepła na substrat, ale w zasadzie pośrednio przez zmodulowane przez temperaturę właściwości innych czynników materialnych (właściwości fizyczne wody, obecność w niej gazów, przez oddziaływanie temperatury na protoplazmę, zawarte w niej substancje regulujące przemianę materii).

2. PRZEGLĄD PIŚMIENNICTWA

Jako, że temperatura jest jednym z najważniejszych czynników środowiska (przez niektórych zwany czynnikiem imperatywnym!), który u ryb, podobnie jak i u wszystkich zwierząt poikilotermicznych odgrywa zasadniczą modulującą rolę w przygotowaniu do i w przebiegu rozrodu oraz w zasadniczy sposób wpływa na tempo i przebieg embriogenezy, dlatego też pośród mnóstwa prac traktujących o rozrodzie i embriofizjologii ryb prawie w każdej znajdują się jakieś mniejsze lub większe odniesienie do temperatury.

Historia badań wpływu temperatury na rozwój i czas trwania embriogenezy u ryb sięga odległej przeszłości. Doświadczenia takie prowadzono na całym świecie, między innymi w Ameryce, gdzie prawdopodobnie jako pierwszy w 1859 roku Stephen H. Ainsworth na podstawie przeprowadzonych badań i otrzymanych wyników skonstruował tabelę przedstawiającą czas trwania rozwoju jaj troci w różnych temperaturach (cyt. za Embury 1934).

Również próbę wyjaśnienia wpływu termiki wód na tempo rozwoju zarodkowego jaj ryb podjął 1870 roku Green, który stworzył regułę mówiącą o wydłużaniu bądź skracaniu czasu trwania embriogenezy pstrąga źródlanego – *Salvelinus fontinalis* Mitchil. (o 5 dni) przy wzroście bądź spadku temperatury o 1°F (w temperaturze inkubacji – 50°F – wylęg następował po 50 dniach) (cyt. za Embury 1934).

Zasadę stałej ilości jednostek termicznych rozwoju zarodkowego ryb podważył Reibisch (1902), który na podstawie badań Dannevig (1894) (cyt. za Reibisch 1902) prowadzonych na dorszu (*Gadus morrhua*) i gładzicy (*Pleuronectes platessa*) (ikra inkubowana była w zakresie temperatur od około -1°C do $+14^{\circ}\text{C}$), stwierdził, że w przypadku tych dwóch gatunków ryb, suma jednostek termicznych czasu trwania embriogenezy nie jest stała, lecz regularnie wzrasta wraz z rosnącą temperaturą. Uznał również, że stosowane przez niego jednostki termiczne – stopniodni, powinny być liczone nie od 0°C , lecz od „temperatury punktu progowego”, która pomimo, że niższa od 0°C pozwala na rozwój jaj (w przypadku dorsza była to temp. w zakresie 0°C do -1°C). Wówczas obliczenia ilości jednostek termicznych dokonywane od „temperatury progowej” nie wska-

zywały dużej różnicy w ilości uzyskanych jednostek (Reibisch 1902). Również bardzo szczegółowe badania nad śmiertelnością jaj dorsza i ich tempem rozwoju w czterech stałych temperaturach prowadził Bonnet (1939)

Scheminzky i Gauster (1924) w swym artykule traktującym o biologii rozwoju pstrąga wyrazili pogląd (zgodny ze wcześniejszym stwierdzeniem Heina (1907a,b), mówiący o zależności występującej pomiędzy temperaturą a czasem trwania embriogenezy wyrażoną zawsze stałą ilością stopniodni rozwoju zarodkowego pstrąga.

W późniejszym okresie również inni badacze stwierdzili, że mimo pewnych odchyień w ciągu rozwoju, wiek zarodków w stadium zaoczkowania, wyrażony w stopniodniach jest wielkością mniej więcej stałą, niezależną od temperatury inkubacji (Tåning 1952; Kowalska 1959).

Pogląd Gray'a (1928) na temat większego wpływu temperatury na uczynienie enzymu rozpuszczającego osłonkę jajową u pstrąga potokowego (tuż przed opuszczeniem jaja przez zarodek) niż na sam proces morfogenezy, czego efektem są wylęgnięte przedwcześnie niedorozwinięte larwy inkubowane w wysokich temperaturach, został podważony przez Nikiforova i Trusova (1950), którzy stwierdzili (na podstawie badań przeprowadzonych na ikrze siewrugi i śliza), że w obniżonej temperaturze następuje zwolnienie procesów morfogenezy przy stałej szybkości gromadzenia fermentu wyklucia, co powoduje wypadanie z osłonek jeszcze nie uformowanych zarodków, ale zdolnych w środowisku o optymalnych warunkach do dalszego prawidłowego rozwoju.

Badaniem wpływu temperatury na tempo morfogenezy pstrąga potokowego (*Salmo trutta* m. *fario* L.), w poszczególnych stadiach (wyróżnił 12 stadiów rozwojowych) embriogenezy, bardzo szczegółowo zajmował się Ljubitzkij (1934). Stwierdził on, że rozwijające się struktury w jaju w niektórych stadiach odznaczają się większą wrażliwością na zmiany termiczne otaczającego środowiska a do obliczeń szybkości rozwoju zastosował równanie van't Hoffa (dla ujęcia biologicznego w odpowiedniej formie).

W tym samym czasie związkiem pomiędzy temperaturą (zastosował bardzo szeroki zakres temperatur – od 1,64°C do 15,5°C) a okresem inkubacji czterech

ryb z rodziny łososiowatych – łosoś, troć wędrowna, troć jeziorowa pstrąg tęczy, zajmował się Embury (1934), który zaznaczył, że wpływ wysokich temperatur wyraża się zmniejszoną ilością stopniodni a związek pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego a temperaturą określił wyznaczając stałą Q_{10} za pomocą formuły Arrheniusa.

W późniejszym czasie wielu polskich jak i zagranicznych badaczy zajmowało się zagadnieniem wpływu temperatury na czas trwania embriogenezy zarówno ryb tarła jesiennego, wczesno- wiosennego jak i letniego a w tym:

- łosoś – *Salmo salar* L. (Ivanov 1949; Hayes i in. 1953; Hamor i Garside 1976; Gunnes 1979, Ryžkov 1979; Pavlov i Fribrich 1981, Thorpe i in. 1984; Pavlov 1985; Wallace i Heggberget 1988; Berg i Moen 1999:);
- keta – *Oncorhynchus keta* (Walb.) (Jensen i Alderdice 1984),
- nerka – *Oncorhynchus nerka* (Walb.) (Hendry i in. 1998);
- czawycza – *Oncorhynchus tshawytscha* (Walb.) (Alderdice i Velsen 1978);
- troć – (*Salmo trutta* L.) (Kaj i Lewicka 1962; Killeen i in. 1999);
- pstrąg potokowy – *Salmo trutta m. fario* L. (Kowalska 1957, 1959; Jungwirth i Winkler 1984);
- pstrąg tęczy – *Oncorhynchus mykiss* (Walb.) (Timošina 1972, Ryžkov 1979),
- golec – *Salvelinus alpinus* (L.) (Swift 1965; Jungwirth i Winkler, 1984);
- sielawa – *Coregonus albula* (L.) (Łuczyński i in. 1979; Łuczyński i Szutkiewicz 1984; Łuczyński i Kirklewska 1984, Łuczyński 1987);
- lipień – *Thymallus thymallus* (L.) (Kokurewicz 1978; Jungwirth i Winkler 1984);
- głowacica – *Hucho hucho* (L.) (Jungwirth i Winkler 1984);
- sandacz – *Stizostedion lucioperca* (L.) (Stegman i Przybysławski 1949; Kokurewicz 1969; Muntian 1975; Cieśla i in. 1993);
- okoń – *Perca fluviatilis* L. (Kokurewicz 1969; Delos i in. 1992);
- szczupak – *Esox lucius* L. (Lecyk 1965; Chicewicz i Mańkowska 1970);
- leszcz – *Abramis brama* (L.) (Privolniew i Razumovskij 1939; Dziekońska 1956, 1958; Herzig i Winkler 1986; Kucharczyk i in. 1997, 1998);



- płoć – *Rutilus rutilus* (L.) (Kokurewicz 1970),
- lin – *Tinca tinca* (L.) (Rezničenko i in. 1968, Kokurewicz 1970; Geldhauser 1995),
- karp – *Cyprinus carpio* L. (Stegman i Przybysławski 1949; Tatarko 1965; Peňáz i in. 1983; Kaur i in. 1986; Górny 1988);
- amur biały – *Ctenopharyngodon idella* (Val.) (Korwin – Kossakowski 1997a, b);
- boleń – *Aspius aspius* (L.) (Kujawa i in. 1997),

Badania ostatniego dziesięciolecia ukazują, że zagadnienie to wciąż interesuje naukowców, którzy badają występujące zależności pomiędzy temperaturą inkubacji jaj a czasem trwania embriogenezy i wpływie tego czynnika na morfogenezę na coraz to innych gatunkach ryb (Rana 1990a; Kamler i in. 1994, 1998; Hamel i in. 1997; Hendry i in. 1998; Benoit i Pepin 1999; Bermudes i Ritar 1999; Weltzien i in. 1999).

Pauly i Pullin (1998) zgromadziwszy dane na temat wielkości jaj kilkudziesięciu gatunków ryb morskich z 36 rodzin, powiązali tę cechę charakteryzującą poszczególne gatunki z temperaturą ich rozwoju zarodkowego i czasem wylęgu.

Berg i Moen (1999) prowadząc badania na temat wymagań termicznych podczas embriogenezy 47 populacji łososia norweskiego (udomowionych i dzikich) stwierdzili, że czas od momentu zapłodnienia jaj do wylęgu larw u łososia norweskiego jest różny w tych samych temperaturach i specyficzny dla danej populacji.

Z powyższych zestawień wynika, że wymienieni w nich autorzy prowadząc badania na różnych gatunkach ryb stosowali szerokie zakresy temperatur inkubacji ikry wyznaczając temperatury optymalne dla danego gatunku. Sprawdzali wpływ wysokiej i niskiej temperatury na poszczególne stadia embriogenezy (śmiertelność), na czas trwania rozwoju zarodkowego (ilość jednostek termicznych – stopniodni lub stopniogodzin od zapłodnienia do wylęgu), masę i wielkość wylęgniętych larw, procent przeżycia, stosując przy opracowywaniu wyników różnorodne testy i modele matematyczne.

Szczegółowego opracowania wczesnego rozwoju zarodkowego a także wpływu tego także ważnego czynnika jakim jest temperatura na tempo, długość trwania rozwoju zarodkowego, wielkość wylęgniętych larw karpia dokonali Peñáz i in. (1983). Zastosowanie szerokiego zakresu temperatur podczas inkubacji ikry – od 10,14°C do 31,66°C (średnio co 2°C) pozwoliło na określenie zakresu temperatur optymalnych i zaobserwowanie wyraźnego skrócenia (temperatury najwyższe) lub wydłużenia (temperatury niskie) czasu trwania rozwoju zarodkowego (Peñáz i in. 1983).

Wielu badaczy, w celu matematycznego wyrażenia wpływu temperatury (T) na tempo rozwoju zarodkowego (V), wyrażonego jako zmiana czasu trwania poszczególnych etapów rozwoju zarodkowego (τ) (od zapłodnienia do uzyskania określonych stadiów) w zróżnicowanych warunkach termicznych, wprowadzało a następnie stosowało różnorodne wzory i modele, które wciąż są udoskonalane a mają na celu prognozowanie czasu trwania poszczególnych stadiów rozwojowych w zróżnicowanych warunkach termicznych (Bělehrádek 1930; Blaxter 1969; Coombs i Hiby 1970; Hamor i Garside 1976; Alderdice i Velsen 1977; Jungwirth i Winkler 1984; Łuczyński i Kirklewska 1984; Herzig i Winkler 1986; Wallace i Hegglert 1988; Rana 1990a; Kamler i in. 1994, 1998; Kujawa i in. 1997; Kucharczyk i in. 1997; Benoit i Pepin 1999; Bermudes i Ritar 1999; Jonassen i in. 1999; Killeen i in. 1999; Weltzien i in. 1999).

Kamler (1992) przedstawiła zastosowanie 8 różnych modeli matematycznych określających czas trwania embriogenezy różnych gatunków ryb w zróżnicowanych warunkach termicznych, którymi to modelami w swych badaniach posługiwali się ww autorzy. Na podstawie danych uzyskanych z badań własnych a także zaczerpniętych z szerokiej gamy prac dotyczących tego zagadnienia dokonała zestawienia tabelarycznego zastosowania tych modeli dla określenia czasu trwania rozwoju zarodkowego (do stadium wylęgu 50%) 37 gatunków ryb w szerokim zakresie temperatur inkubacji a także dla 14 gatunków ryb podała wartości efektywnych stopniodni (D°_{eff}), do obliczeń których stosowała wzór Vinberga (1987):

$$D^{\circ}_{\text{eff}} = t_{\text{eff}} \cdot \tau$$

$$t_{\text{eff}} = (t - t_0)$$

gdzie: t_{eff} – efektywna temperatura;

t_0 – temperatura zera biologicznego;

τ – czas – podany w dniach

a następnie wyznaczyła zakres temperatur optymalnych (podane w formie wykresu) (Kamler 1992).

Hamel i in. (1997) również wykorzystali ww model w celu prognozowania tempa rozwoju zarodkowego jaj *Catostomus commersoni*. Rozwój jaj przebiegał na sześciu – różniących się termiką wody – tarliskach. W wodach cieplejszych (4 stanowiska) ilość dni potrzebna do osiągnięcia poszczególnych stadiów rozwojowych wyliczona na podstawie modelu była bardzo zbliżona do rzeczywistej ilości dni otrzymanych podczas embriogenezy obserwowanej na tarliskach. Większe rozbieżności pojawiły się pomiędzy czasem trwania rozwoju zarodkowego prognozowanym a odnotowanym na dwóch stanowiskach charakteryzujących się niższą temperaturą wody w porównaniu z czterema innymi.

Należy również zaznaczyć, że temperatura oddziałuje od samego początku embriogenezy nie tylko na sam czas trwania embriogenezy ale tuż po aktywacji i zapłodnieniu jaja wpływa na szybkość tworzenia się przestrzeni perywitelarnej i z czym związany jest proces twardnienia osłonki jajowej kończący wchłanianie wody przez jajo (Zotin 1961; Winnicki 1968a; Winnicki i in. 1968, Korzelecka i in. 1998). W trakcie postępującego rozwoju termika otoczenia oddziałuje na rozwój komórek mięśniowych embrionów (Usher i in. 1994, Matschak i in. 1998; Pavlov i Šadrin 1998), aktywność ruchową (motorykę embrionalną) rozwijających się zarodków w jaju (Klinkhardt i in. 1987; Korzelecka 1999), rozwój gruczołów wyklucia i aktywność proteolityczną płynu wyklucia (Hayes i in. 1953; Łuczyński 1987; Rechulicz 2000) a także rozwój ilości kręgów, promieni w płetwach, zębów gardłowych, wyrostków filtracyjnych (Orska 1956; Tatarko 1968; Kokurewicz i Witkowski 1993; Pavlov i Šadrin 1998).

Ustalono również, że temperatura inkubacji ikry wpływa w późniejszym okresie na wzrost, przeżywalność, zdrowotność larw (Wood 1932; Muntian 1967; Coombs i Hiby 1979; Kaur i in. 1986, Łuczyński 1987; Kamler i Stachowiak

1992; Kucharczyk i in. 1998; Kujawa i in 1998; Dostatni i in. 1999; Jonassen i in. 1999; Szczerbowski i in. 1999) a także na bioenergetykę zarodków i czas resorpcji woreczka żółtkowego (Kamler i Kato 1983, Łuczyński i Szutkiewicz 1984; Rana 1990a,b; Kamler i in. 1994, 1998; Overnell 1997; Parra i in. 1999; Jaworski 2000).

Termika wód stanowiąca swoiste tło życia ryb w dalszym ich rozwoju osobniczym reguluje wszelkie przemiany i procesy fizjologiczne związane z procesem zachowania ciągłości gatunkowej (rozrodem) i wpływa na:

- zmianę masy gonad tarlaków (Horoszewicz 1981; Bieniarz i Epler 1991);
- dojrzewanie i jakość produktów płciowych (Epler i in. 1981; Kokurewicz 1981; Żuromska 1981; Jensen i Alderdice 1984, Košelev 1984; Bieniarz i Epler 1991);
- czas przystępowania do rozrodu i intensywność tarła (Wilkońska i Żuromska 1967; Żuromska 1967; Backiel i Horoszewicz 1970; Bierienbiejm 1971; Kokurewicz 1971; Horoszewicz i in. 1981; Košelev 1984; Bieniarz i Epler 1991; Hamel i in. 1997);

Temperatura jest ważnym czynnikiem wywierającym wpływ na rozród i tempo rozwoju zarodkowego i zatem na długość trwania embriogenezy u ryb ale nie jedynym. Obok temperatury istnieje szereg równie ważnych ściśle z nią współdziałających czynników, charakteryzujących środowisko wodne w tym: – zawartość O_2 (Murisier 1918; Garside 1959, Winnicki 1967, Chodźer 1974; Hamor i Garside 1976); odczyn wody (pH) (Krishna 1953; Bilko 1977), zasolenie (Vernidub 1947; Pietrova 1956; Guomin i in. 1998:), światło (Hazard i Eddy 1951; Goryczko 1965); wstrząsy (Jensen i Alderdice 1983; 1989) i inne.

Zarówno najstarsze jak i współczesne piśmiennictwo światowe jak i nasze – rodzime, zagadnienie wpływu termiki środowiska na ryby, na wszelkie ich procesy życiowe traktuje bardzo obszernie, ale przy bardziej wnikliwej lekturze tego co napisano rodzi się uczucie niedosytu, jako, że wiele we wspomnianych dociekania i wnioskowaniu jest nieokreśloności i eklektyzmu.

3. C. Powyższe więc skłoniło nas do badań nad przebiegiem i tempem embriogenezy i podjęcia próby uściślenia dotychczasowych poglądów na temat, istoty i mechanizmów oddziaływań termicznych w sensie jakościowym przy jednoczesnym wykorzystaniu w tych rozważaniach obfitego bagażu wiedzy faktograficznej zgromadzonego w annałach nauki światowej.

Wskazując na dotychczasowe dane dotyczące wpływu temperatury na ryby w okresie ich wczesnej ontogenezy, ze szczególnym uwzględnieniem niewłomnie ustalonych faktów, że temperatura jest jednym z najważniejszych czynników determinujących tempo i przebieg ontogenezy w różnych temperaturach inkubacji jaj.

Użytkując w trakcie badań wyniki w powiązaniu z danymi niezależnymi z bogatego piśmiennictwa dotyczącego przedmiotu, stającą się w ten sposób materiałną (faktograficzną) podstawą, winny pozwolić na dokładniejsze i głębsze ujawnienie i lepiej poznanie genetycznych obserwowanych zależności oraz na znalezienie wspólnego dla wszystkich ryb obiektywnego wyznacznika określającego także a nie inne tempo przebiegu ontogenezy w różnych temperaturach.

Jest to, jak się wydaje, o tyle ważne, że pogląd, iż przyspieszenie przez wyższą, a spowolnienie przez niższą temperaturę tempa rozwoju jest wielokrotnie nieprecyzyjne przez to, że nie tłumaczy w sposób kompletny wszelkiego rodzaju odchyleń w tempie rozwoju, a samo pojęcie „wpływ temperatury” zawiera już wielki stopień nieokreśloności i w takim razie prawie stopnia (a jeśli) – to tylko w znacznym stopniu nie odpowiada na pytanie dlaczego, oraz czy tylko czynnik termiczny (bezpośredni wpływ temperatury na tempo przemian oksydoredukcyjnych) jest tutaj ważny i czy istnieje jakikolwiek inny, a także odrębny, który w sposób pośredni tłumaczyłby inne wpływy temperatury, a przy tym mógłby tłumaczyć nie tylko to, że

Gdyby się to udało, można byby lepiej określić tempo i przebieg tych zjawisk rozpatrywanych w powiązaniu z latwowymi warunkami ekologicznymi w doświadczeniach ryb do wielokrotności ich warunków ekologicznych w których ich rozwój się realizuje.

3. CEL PRACY

Celem niniejszej pracy było dokładne prześledzenie tempa embriogenezy (stadia) i czasu trwania rozwoju zarodkowego w jajach wybranych gatunków ryb inkubowanych w różnych zakresach temperatur – optymalnych, skrajnych, a niekiedy bliskich letalnym i w oparciu o wyniki uzyskane z przeprowadzonych doświadczeń, a także o szczegółowe dane zaczerpnięte z piśmiennictwa, na podjęcie próby syntezy dotychczasowej wiedzy o wpływie temperatury na ryby w okresie ich wczesnej ontogenezy, ze szczególnym uwzględnieniem morfomechanicznych zjawisk leżących u podstaw obserwowanych prawidłowości wyznaczających tempo i przebieg embriogenezy w różnych temperaturach inkubacji jaj.

Uzyskane w trakcie badań wyniki w powiązaniu z danymi zaczerpniętymi z bogatego piśmiennictwa dotyczącego przedmiotu, stanowiąc swoistą materialną (faktograficzną) podstawę, winny pozwolić na dokładniejsze i głębsze ujawnienie i lepsze poznanie genezy obserwowanych zależności oraz na znalezienie wspólnego dla wszystkich ryb obiektywnego wyznacznika określającego takie a nie inne tempo przebiegu embriogenezy w różnych temperaturach.

Jest to, jak się wydaje, o tyle ważne, że pogląd, iż przyspieszenie przez wyższe, a spowolnienie przez niskie temperatury tempa rozwoju jest wielce nieprecyzyjne przez to, że nie tłumaczy w sposób kompleksowy wszelkiego rodzaju odchyłeń w tempie rozwoju, a samo pojęcie „wpływ temperatury” zawiera tak wielki stopień nieokreśloności i w żadnym prawie stopniu (a jeśli – to tylko w nieznacznym) nie odpowiada na pytanie dlaczego?, oraz czy tylko czynnik termiczny (bezpośredni wpływ temperatury na tempo przemian oksydoredukcyjnych) jest tutaj ważny i czy istnieje (lub istnieją) jakiś inny stały odnośnik, który w sposób pełniejszy tłumaczyłby istotę wpływu temperatury, a przy tym mniej formalnie niż dzisiaj się to czyni.

Gdyby się to udało można byłoby lepiej określić sens biologiczny tych zjawisk rozpatrywanych w powiązaniu z łańcuchem przemian ewolucyjnych w dostosowaniu ryb do wielce zróżnicowanych warunków hydrologicznych w jakich ich rozwój się realizuje.

Zakładając, że tempo przemian biochemicznych (energetycznych) rozwijającego się wewnątrz jaja zarodka zależeć musi od dostępu doń tlenu z otaczającej jajo wody, zaś szybkość dyfuzji (a raczej), ilość dyfundującego gazu zależy od różnicy ciśnienia parcjalnego po obu stronach warstwy przez którą gaz dyfunduje, oraz od p o w i e r z c h n i przez którą dyfuzja się odbywa, postanowiono w trakcie badań dodatkowo dokonywać dokładnych pomiarów jaj i wyliczać wartość współczynnika S/V określającego stosunek powierzchni do objętości, pozwalającego na ujawnienie ewentualnych zależności między tempem rozwoju zarodkowego a wartością tego współczynnika właśnie, wyznaczającego sprawność dyfuzyjną struktur otaczających rozwijające się wewnątrz jaj zarodki. Przyjęto przy tym, że w identycznych warunkach termicznych dyfuzja O_2 do wnętrza jaj małych (korzystniejszy współczynnik S/V) będzie znacząco szybsza niż do wnętrza jaj większych rozmiarów, a zatem tempo przemian energetycznych i tempo morfogenezy będzie w tym pierwszym przypadku szybsze niż w przypadku jaj dużych.

Jeśli zaś tak, to można by zakładać, że nie temperatura jako taka, a raczej nie tylko temperatura otoczenia jest wyznacznikiem decydującym o szybkości rozwoju zarodkowego.

Właśnie wyjaśnieniu tego zagadnienia służyło wyznaczenie współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) u badanych gatunków ryb, jak również obliczenia tegoż u innych ryb, których wymiary jaj odnotowane zostały przez innych badaczy.

Wydaje się, że niektóre z tych ustaleń mogłyby mieć zastosowanie aplikacyjne w wylęgarnictwie jako, że w praktyce, w trakcie inkubacji jaj, nie zawsze poświęca się dostatecznie wiele uwagi znacznemu niekiedy zróżnicowaniu jaj pod względem ich wymiarów, a to jak wynika z wcześniejszych naszych badań nie pozostaje bez wpływu na przebieg i efekty inkubacji jaj (Bonisławska i in. 2000).

4. MATERIAŁ I METODY

4.1 Materiał

Badania prowadzono w latach 1998–2001 w Zakładzie Anatomii i Embriologii Ryb, a także w laboratoriach terenowych zlokalizowanych w Izdebnie k/ Sierakowa nad jeziorem Krzemień (lipiec 1998, 2000 r.) i w Jastarni na Półwyspie Helskim (maj, czerwiec 2000 r.).

Materiał do badań stanowiły produkty płciowe (jaja i plemniki) pozyskane od dojrzałych osobników 12 gatunków ryb wymienionych w Tabeli I.

Tabela I. Materiał doświadczalny i jego pochodzenie

Gatunek	Tarliska	Sezon badawczy
Ryby tarła jesiennego		
Troć (<i>Salmo trutta</i> L.)	rzeka Rega (okolice Trzebiatowa)	listopad – marzec 1998/99; 1999/00; 2000/01
Pstrąg tęczowy (<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walb.))	stawy rybne w Żelkowie	grudzień – styczeń 1998/1999
Sieja (<i>Coregonus lavaretus</i> (L.)), Sielawa (<i>Coregonus albula</i> (L.))	jezioro Śrem	grudzień – marzec 1999/00; 2000/01
Ryby tarła wczesno-wiosennego		
Okoń (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	strefa przyujściowa Odry do Zalewu Szczecińskiego	kwiecień 1998
Karaś złocisty (<i>Carassius auratus</i> (L.))	hodowla akwariowa	marzec 2000
Szczupak (<i>Esox lucius</i> L.)	Wisła (okolice Włocławka)	maj 1999, 2000, 2001
Ryby tarła wiosenno-letniego		
Leszcz (<i>Abramis brama</i> (L.))	jezioro Krzemień	czerwiec 1998
Słonecznica (<i>Leucaspis delineatus</i> (Heck.))	jezioro Krzemień	lipiec 1998
Śledź bałtycki tarła wiosennego (<i>Clupea harengus membras</i> L.)	Zatoka Pucka okolice Jastarni	maj – czerwiec 2000
Jazgarz (<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.))	jezioro Krzemień	maj – czerwiec 2001
Wzdrega (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.))	jezioro Krzemień	maj – czerwiec 2001

Ponadto jako materiał do obliczeń i analiz wykorzystano dane z piśmiennictwa naukowego zawierające informacje o długości embriogenezy ryb w różnych temperaturach, jak również dane dotyczące zróżnicowania jaj pod względem ich wielkości u różnych gatunków ryb. Zbiory danych liczbowych uzyskanych zarówno w trakcie eksperymentów oraz pozyskane ze źródeł piśmienniczych poddano tym samym zabiegom obliczeń statystycznych.

4.2 Metody

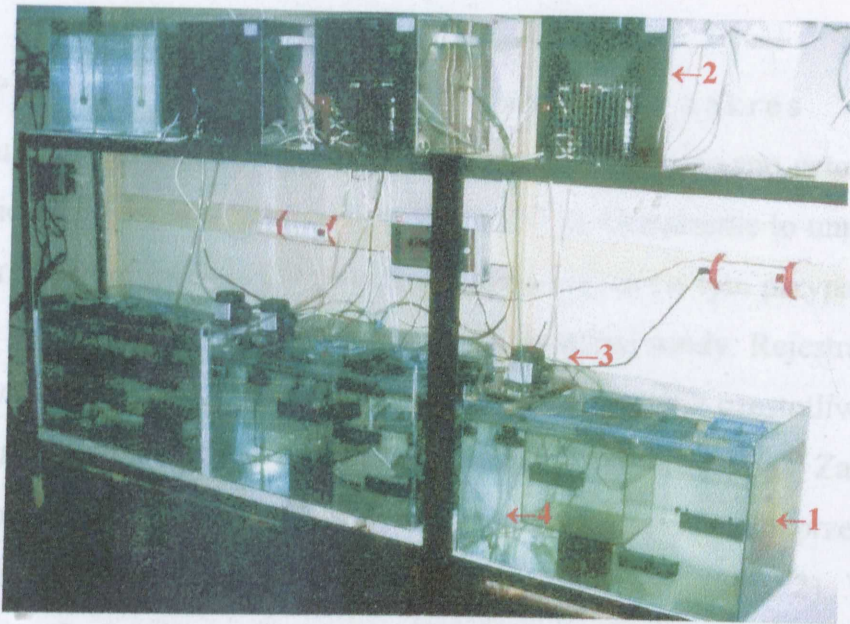
4.2.1 Zapłodnienie

Produkty płciowe były pobierane od gotowych do rozrodu osobników, bądź na tarliskach – skąd przewożono je do Zakładu w termosach (troć, sieja, sielawa, szczupak, leszcz, słonecznica, śledź), bądź od tarlaków transportowanych do Zakładu (okoń, karaś, jazgarz, wzdręga). W laboratorium dokonywano zaplemnienia jaj metodą „na sucho”^{*}. Do aktywacji używano wody filtrowanej o temperaturze optymalnej, charakterystycznej dla poszczególnych gatunków ryb.

4.2.2. Inkubacja

Po zakończeniu procesu wchłaniania wody (tworzenie się w jajach przestrzeni perywitelarnej) jaja aklimowano do właściwych temperatur inkubacji, a następnie rozkładano je do plastikowych pojemników – swego rodzaju koszyków, które umieszczano w akwariach wmontowanych w zestawy urządzeń hydromechanicznych mających na celu utrzymanie stałej (dla danego gatunku) temperatury wody (dzięki ciągłemu kontrolowanemu procesowi jej schładzania w obiegu zamkniętym). Każdy zestaw składał się z akwarium o pojemności 60 bądź 100 litrów (1) oraz z urządzenia hydromechanicznego wykonanego przez Zakłady Elektromechaniki Chłodniczej – Arctipol, a który stanowiły: agregat schładzający wodę (2), pompa (3), czujnik temperatury (4) (Ryc. 1). W opisanym zestawie urządzeń inkubowano jaja troci, siei, sielawy, szczupaka, karasia, leszcza, jazgarza, wzdręgi.

^{*}Ta powszechnie używana nazwa nie jest zbyt precyzyjna, ponieważ jedynie mieszanie gamet męskich i żeńskich odbywa się bez udziału wody. Do samego zapłodnienia dochodzi przecież w środowisku wodnym. Z tego względu wydaje się bardziej trafna nazwa „zaplemnienie na sucho”.



Ryc. 1 Zestaw urządzeń do inkubacji jaj w warunkach kontrolowanych i w obiegu zamkniętym wody (objaśnienia w tekście)

Zapłodnione jaja okonia (w formie taśm) inkubowano na mini krześliskach zawieszonych w aparatach wylęgowych typu Weissa podłączonych do obiegu zamkniętego filtrowanej wody o stałej temperaturze, zaś ikrę pozostałych gatunków ryb (słonecznica, leszcz i śledź) w szalkach Petri'ego wypełnionych stale wymienianą wodą z pobliskich naturalnych zbiorników tj. jeziora – słonecznica, leszcz – i Zatoki Puckiej – śledź.

Poza tym ikrę ryb tarła wiosenno – letniego (szczupak, jazgarz, wzdręga) ze względu na jej dużą naturalną tolerancję na wyższe temperatury inkubowano w 60-cio litrowych akwariach z wodą ogrzewaną za pomocą grzałek, z termostatem umożliwiającym utrzymanie temperatury na określonym poziomie.

4.2.3 Pomiary temperatury inkubacji i jej zakres

W celu ciągłego zapisu i rejestracji temperatury zastosowano czterokanałowy elektroniczny rejestrator temperatury AKO 15710. Urządzenie to umożliwiało ciągłą rejestrację temperatury w 4 punktach pomiarowych (w tym przypadku były to akwaria z wodą), w których umieszczono odpowiednie sondy. Rejestrator poza tym zapisywał dane z ostatnich 10 tygodni (zapis wyników z częstotliwością co 15 minut) i umożliwiał wydruk wykresów wybranej sondy i tygodnia. Zaletą rejestratora było to, że mógł on pracować bez zasilania sieciowego przez ponad 36 godzin dzięki automatycznie ładowanym akumulatorom (Ryc. 2). Wahania temperatur sięgały $0,1^{\circ}\text{C}$ w ciągu doby. Starano się aby wahania temperatury w poszczególnych doświadczeniach nie przekraczały $0,1^{\circ}\text{C}$.



Ryc 2. Rejestrator temperatury AKO 15710

Dokładne dane dotyczące temperatury inkubacji jaj zebrane zostały w Tabeli II.

Tabela II. Temperatury inkubacji ikry badanych gatunków ryb

Gatunek	Zakres temperatur inkubacji (°C)
Sezon badawczy 1998/99	
Troć (<i>Salmo trutta</i> L.)	10,3 (± 2)
Pstrąg tęczowy (<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walb.))	8,7 ($\pm 0,1$)
Szczupak (<i>Esox lucius</i> L.)	5,1; 13,0 ($\pm 0,1$)
Okoń (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	14,0 ($\pm 0,1$)
Leszcz (<i>Abramis brama</i> (L.))	18,0 (± 1)
Słonecznica (<i>Leucaspis delineatus</i> (Heck.))	20,0 (± 1)
Sezon badawczy 1999/00	
Troć (<i>Salmo trutta</i> L.)	5,4; ($\pm 0,1$) 9,4 (± 2)
Sieja (<i>Coregonus lavaretus</i> (L.)), Sielawa (<i>Coregonus albula</i> (L.))	5,1; ($\pm 0,1$) 8,1 (± 2)
Szczupak (<i>Esox lucius</i> L.)	6,5; 11,0; 17,4 ($\pm 0,1$)
Śledź bałtycki tarła wiosennego (<i>Clupea harengus membras</i> L.)	12,0; 13,0 ($\pm 0,1$)
Karaś złocisty (<i>Carassius auratus</i> (L.))	20,5 ($\pm 0,1$)
Sezon badawczy 2000/01	
Troć (<i>Salmo trutta</i> L.) Sieja (<i>Coregonus lavaretus</i> (L.)), Sielawa (<i>Coregonus albula</i> (L.))	4,5; 6,8; 10,0; 13 ($\pm 0,1$)
Szczupak (<i>Esox lucius</i> L.)	4,0; 6,0; 8,0; 10,0; 12,0; 15,0; 16,0 ($\pm 0,1$)
Jazgarz (<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.))	14,0; 16,0; 18,0; 20,0 ($\pm 0,1$)
Wzdreğa (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.))	14,0; 16,0; 18,0; 20,0; 24,0; 26,0 ($\pm 0,1$)

4.2.4 Obserwacje przebiegu rozwoju zarodkowego

Przebieg rozwoju zarodkowego był pod stałą kontrolą. W wybranych momentach tego rozwoju dokonywano w miarę precyzyjnych obserwacji *in vivo* i oglądane pod mikroskopem ważniejsze obrazy rejestrowano (utrwalano) na taśmach video w celu pełnej dokumentacji obserwowanych zjawisk, co z kolei pozwoliłoby w późniejszym stosownym czasie na dokonanie precyzyjnej analizy przebiegu rozwoju zarodkowego do uzyskania obrazów poklatkowych włącznie.

Do rejestracji przebiegu embriogenezy posłużono się zestawami urządzeń stosowanych wcześniej w Zakładzie Anatomii i Embriologii Ryb, pozwalających na obserwację inkubowanych jaj w dwóch płaszczyznach – pionowej (obraz tradycyjny) i poziomej wiązkach światła (Winnicki i Korzelecka 1997).

W skład każdego z zestawów wchodziły:

mikroskop (1) zaopatrzony w obiektyw 2× firmy Nikon; (2) umożliwiający umieszczenie na stoliku obiektów o znacznych rozmiarach (jaja), z zamontowaną na tubusie górnym kamerą cyfrową (3), monitor (4) zapewniający stały podgląd obrazu i wybór momentów wartych utrwalenia, na taśmach magnetowidu (5) i wreszcie komputer, w pamięci którego obrazy były dodatkowo utrwalone, co było niezbędne dla ewentualnej późniejszej, w miarę potrzeb, analizy obrazu.

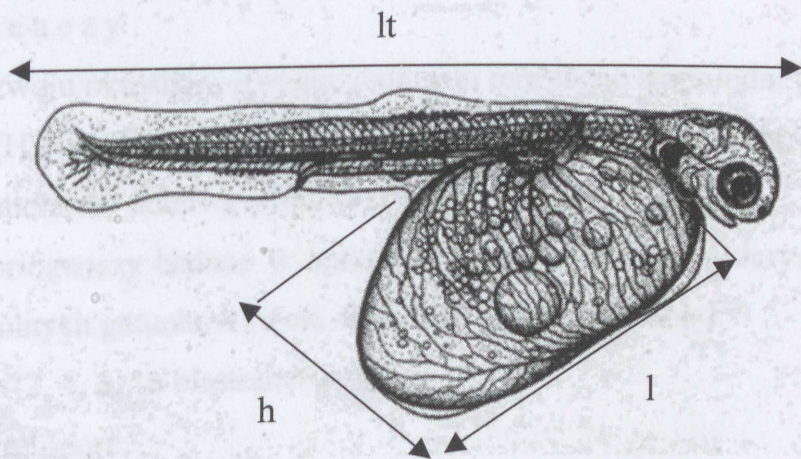


Ryc. 3 Zestaw do rejestracji przebiegu embriogenezy *in vivo* (objaśnienia w tekście)

4.2.5 Pomiary średnic jaj, komórek jajowych i larw

Obrazy jaj po napęczeniu nagrywano w pionowej i poziomej wiązkach światła na taśmach video, a następnie przy pomocy specjalistycznego oprogramowania Multiscan v. 6.08. odtwarzając obraz w magnetowidzie dokonywano precyzyjnych pomiarów dwóch średnic jaj (dłuższej i krótszej) (Bartel 1971) (z dokładnością 0,01mm) oraz komórki jajowej, a następnie uśredniano te wartości. Liczebność prób wynosiła zwykle nieco ponad 30 jaj, ale w niektórych przypadkach do kilkuset (troć – 778 jaj). Pomiarów dokonywano w próbie jaj pozyskanych od jednej samicy, a także w próbach stanowiących mieszaninę jaj pozyskanych od kilku samic tego samego gatunku.

W taki sam sposób rejestrowano świeżo wylęgnięte larwy (po 30 sztuk – troć, sielawa, sieja, szczupak, 15-jazgarz, wzdręga w poszczególnych temperaturach inkubacji) a następnie dokonywano pomiarów długości całkowitej ciała larw (*longitudo totalis* – l.t.) oraz długości (l) i wysokości (h) woreczka żółtkowego (rysunek poniżej), a także, w przypadku larw troci, ważono je, stosując wagę elektroniczną WPE 30, z dokładnością 0,01g.



Objętość i powierzchnię jaj i oddzielnie komórek jajowych obliczano stosując wzory na objętość kuli $V = 4/3 \cdot \pi r^3$ (mm³) i jej powierzchnię $S = 4 \cdot \pi r^2$ (mm²); wyniki tych obliczeń były wykorzystane do wyznaczenia współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) jaj i komórek jajowych.

Objętość woreczka żółtkowego (V_e) u troci, siei, sielawy, szczupaka i jazgarza obliczano według wzoru na objętość elipsoidy wydłużonej

(Blaxter i Hemple 1963; Łuczyński i Szutkiewicz 1984; Pavlov 1985; Bermudes i Ritar 1999; Gisbert i in. 2000; Rechulicz 2000):

$$V_e = \pi/6 \cdot l \cdot h^2 \text{ (mm}^3\text{)}$$

gdzie: l – długość woreczka żółtkowego (mm),

h – wysokość woreczka żółtkowego (mm),

zaś w przypadku wzdregi, u której woreczek żółtkowy jest w postaci dwóch oddziałów zastosowano do obliczeń jego objętości (V_s) połączone (zsumowane) dwa wzory – na objętość elipsoidy wydłużonej (V_e) i objętość walca (V_w):

$$V_s = V_e + V_w \quad V_w = \pi \cdot (h/2)^2 \cdot l \text{ (mm}^3\text{)}$$

$$V_s = (\pi/6 \cdot l_1 \cdot h_1^2) + [\pi \cdot (h_2/2)^2 \cdot l_2] \text{ (mm}^3\text{)}$$

gdzie: l_1 – długość pierwszego oddziału woreczka żółtkowego – elipsoida (mm),

h_1 – wysokość pierwszego oddziału woreczka żółtkowego – elipsoida (mm),

l_2 – długość drugiego oddziału woreczka żółtkowego – walec (mm),

h_2 – wysokość drugiego oddziału woreczka żółtkowego – walec (mm)

4.2.6 Czas trwania rozwoju zarodkowego i tempo embriogenezy

Długość rozwoju określano stosując jednostki termiczne stopniodni (D°) lub stopniogodziny (H°) – iloczyn liczby dni (lub godzin) trwania embriogenezy przez średnią temperaturę dobową (Embrey 1934).

Tempo embriogenezy badano w oparciu o wyznaczone (charakterystyczne) etapy u poszczególnych gatunków (u ok. 60% badanych osobników):

- bruzdkowanie (2, 4, 8, 16 blastomerów);
- zamknięcie blastoporu;
- pojawienie się zawiązków serca – powolna pulsacja serca;
- pojawienie się silnego pigmentu w oczach;
- początek pigmentacji ciała;
- wylęganie się larw a w tym:

– pierwsze wylęgi;

– 50% wylęgu;

– koniec wylęgu;

4.2.7 Efekty zapłodnienia i przeżywalność

Procent zapłodnionych jaj obliczano w poszczególnych próbach na etapie zamykania blastoporu poddając analizie 100 sztuk jaj.

Przeżywalność mierzona odsetkiem wylęgniętych larw określono po zakończeniu procesu opuszczania osłonek jajowych z określonej grupy zapłodnionych jaj (liczba ikry różna dla poszczególnych gatunków), wybranych na etapie zamykania blastoporu.

4.2.8 Metody statystyczne

Uzyskane wyniki z badań opracowywano statystycznie przy zastosowaniu programów: Statistica 5,1 Pl. 97.

Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego – określonym za pomocą wzoru: $V = (\tau_{50\%w})^{-1}$, (gdzie: V – tempo rozwoju; $\tau_{50\%w}$ – czas potrzebny do osiągnięcia stadium 50% wylęgu) (Kamler 1992; Kamler i in. 1994; 1998) – a temperaturą inkubacji, przedstawiono dla badanych gatunków ryb za pomocą funkcji regresji liniowej,

$$V_{50\%w} = a + b \cdot T$$

gdzie: T – temperatura,

na podstawie której następnie wyznaczano $t_0 = -a/b$ (temperatura zera biologicznego, przy której rozwój zarodkowy teoretycznie nie przebiega – jest to również punkt przecięcia prostej regresji z osią x).

Efektywne stopniodni ($D_{\text{eff}} = \tau \cdot t_{\text{eff}}$), określano wykorzystując parametry równania regresji gdzie $D_{\text{eff}} = 1/b$ (Vinberg 1987; Kamler 1992; Kamler i in. 1994; 1998; Weltzien i in. 1999).

Dla długości, masy ciała, i objętości woreczka żółtkowego świeżo wylęgniętych larw badanych gatunków ryb inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych wody przeprowadzono jednoczynnikową analizę wariancji (ANOVA) (Stanisz 1998).

Analizy parametrów wielkościowych larw wylęgniętych z jaj inkubowanych w wodzie o zróżnicowanej termice, dokonywano bądź u osobników pochodzących z jaj od jednej samicy, bądź mieszanki jaj (z jednego sezonu), a także z kilku mieszanek jaj o bardzo zbliżonych parametrach wielkościowych, gdyż jak dowo-

dzą wcześniejsze badania, wielkość ikry wpływa na czas trwania embriogenezy (Bonisławska i in. 2000), a także mogą występować zróżnicowania jaj pomiędzy populacjami (Berg i Moen 1999).

W celu porównania średnich parametrów wielkościowych (długość ciała, objętość woreczka żółtkowego) larw pochodzących z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych zastosowano test Tukeya – porównania dokonywano tylko pomiędzy larwami wylęgniętymi z jaj pochodzących od pojedynczych samic, lub z poszczególnych mieszanek. Dodatkowo tylko u troci porównano parametry wielkościowe larw samic nr 1, 2, 3.

Również tego testu – najbardziej polecanego do porównywania średnich post-hoc – użyto przy porównywaniu średnich średnic jaj (komórek jajowych) poszczególnych gatunków ryb pochodzących bądź od różnych samic bądź z poszczególnych mieszanek (Stanisz 1998).

Zróżnicowanie wielkościowe jaj ze zbiorowiska pochodzących od pojedynczych ikrzyc a także z poszczególnych mieszanek przedstawiano w postaci histogramów stosując dla sprawdzenia ich przebiegu test normalności W Shapiro-Wilka (Stanisz 1998).

4.2.9 Analiza wody

We wszystkich wariantach doświadczeń (na początku, w połowie okresu ich trwania i tuż przed wylęgiem) dokonywano analizy wody i badano: – zawartość tlenu $\text{mg O}_2/\text{dm}^3$ tradycyjną metodą miareczkową Winklera, wartość pH, twardość ogólną – $\text{mg CaCO}_3/\text{dm}^3$, zawartość azotanów – $\text{mg NO}_3/\text{dm}^3$, azotynów – $\text{mg NO}_2/\text{dm}^3$, azotu całkowitego – mg/dm^3 , siarczanów – $\text{mg SO}_4/\text{dm}^3$, fosforanów rozpuszczonych – $\text{mg PO}_4/\text{dm}^3$, fosforu ogólnego – $\text{mg P}/\text{dm}^3$ oraz chlorków – $\text{mg Cl}/\text{dm}^3$.

5. WYNIKI

5.1 Wprowadzenie

Wyniki 3-letnich badań przeprowadzonych w przeważającej większości w laboratoriach Zakładu oraz niektórych wykonanych *in situ*, w pobliżu naturalnych tarlisk zostały w sensie liczbowym zebrane i zestawione w tabelach i zamieszczone w osobnym rozdziale p.t. „Dokumentacja”. Uznano, że mnogość tych tabel zawierających mnóstwo informacji liczbowych zamieszczona w tekście rozdziału „Wyniki” utrudniała by lekturę pracy, chociaż dokumentacja ta jest niezbędna, jako podstawa do skonstruowania osobnych diagramów, wykresów i rysunków stanowiących swoistą syntezę tego co w dokumentacji zostało zgromadzone, a część których w celu „nie zaciemniania” tekstu również została zamieszczona w rozdziale „Dokumentacja” przy zachowaniu kolejnej numeracji i zaznaczeniu odsyłacza D. Poza tym zgromadzone zestawienia danych liczbowych stanowią dokument i pozwalają czytelnikowi na swobodniejszy ogląd, a nawet inną interpretację zjawisk niż ta jaka została zaprezentowana w pracy.

Wobec powyższego, tekst rozdziału „Wyniki” będzie stanowił opis zdarzeń i uzyskanych wyników ilustrowany syntetycznymi zestawieniami zbiorczymi, z oczywistym odwoływaniem się, wszędzie tam gdzie trzeba, do zamieszczonej w załączeniu do tekstu dokumentacji.

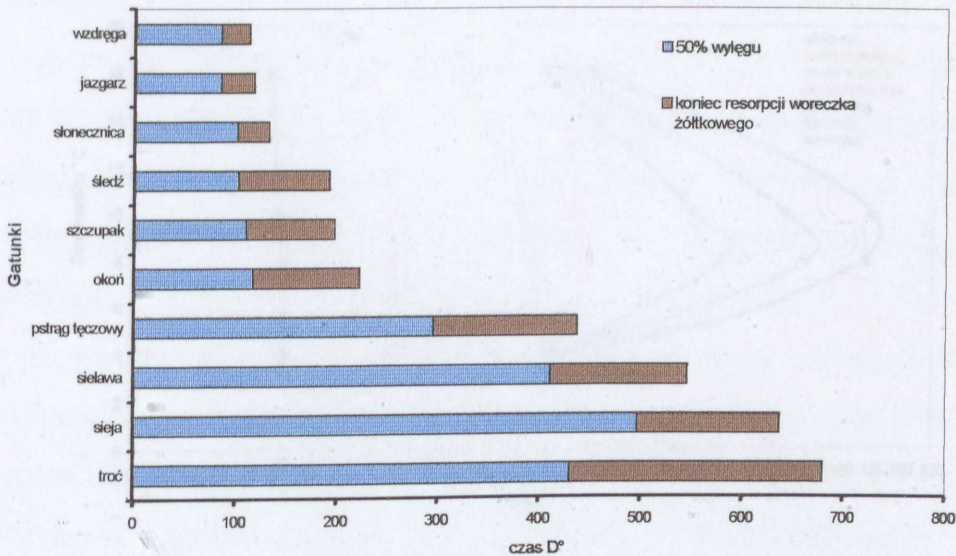
5.2 Warunki fizyczne i chemiczne wody podczas inkubacji

Z zestawienia otrzymanych w czasie badań w poszczególnych sezonach badawczych danych, dotyczących parametrów fizycznych i chemicznych wody (Tab. III) wynika, że w zróżnicowanych warunkach termicznych, pomimo zachodzących zmian w zawartości tlenu $\text{mg O}_2/\text{dm}^3$, wartości pH, twardości ogólnej – $\text{mg CaCO}_3/\text{dm}^3$, zawartości azotanów – $\text{mg NO}_3/\text{dm}^3$, azotynów – $\text{mg NO}_2/\text{dm}^3$, azotu całkowitego mg/dm^3 , siarczanów – $\text{mg SO}_4/\text{dm}^3$, fosforanów rozpuszczonych – $\text{mg PO}_4/\text{dm}^3$, fosforu ogólnego – $\text{mg P}/\text{dm}^3$ oraz chlorków – $\text{mg Cl}/\text{dm}^3$, w czasie postępującego rozwoju zarodkowego wartości te mieściły się w przedziałach charakteryzujących I (sporadycznie II) klasę czystości wód (Kubiak i in.

1999), przez co nie stanowiły dodatkowego czynnika powodującego jakiejkolwiek zaburzenia podczas embriogenezy.

5.3 Wpływ temperatury na długość rozwoju zarodkowego u ryb

Zgodnie z oczekiwaniami czas trwania rozwoju zarodkowego był różny (niekiedy znacznie) u poszczególnych gatunków (Ryc.4; Tab. IV–XI).



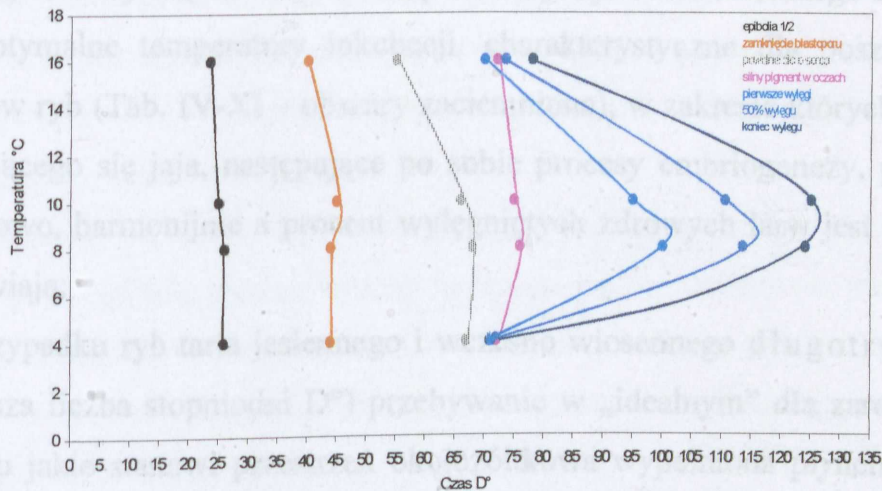
Ryc 4. Czas trwania rozwoju zarodkowego w temperaturach optymalnych – podany w stopniodniach (D°) dla 10 gatunków ryb

Jednakże powyższe stwierdzenia nie wyczerpują całości zagadnienia, bowiem długość rozwoju zarodkowego od aktywacji do wyklucia mierzona w jednostkach termicznych (stopniodniach – D° lub stopniogodzinach – H°) jak wynika to z wykresów nie jest jednakowa i trwa najdłużej w temperaturach niskich, średnio w temperaturach średnich i najkrócej w temperaturach skrajnie wysokich charakterystycznych dla danego gatunku ryb (Ryc. 5–6, 7–10 D).

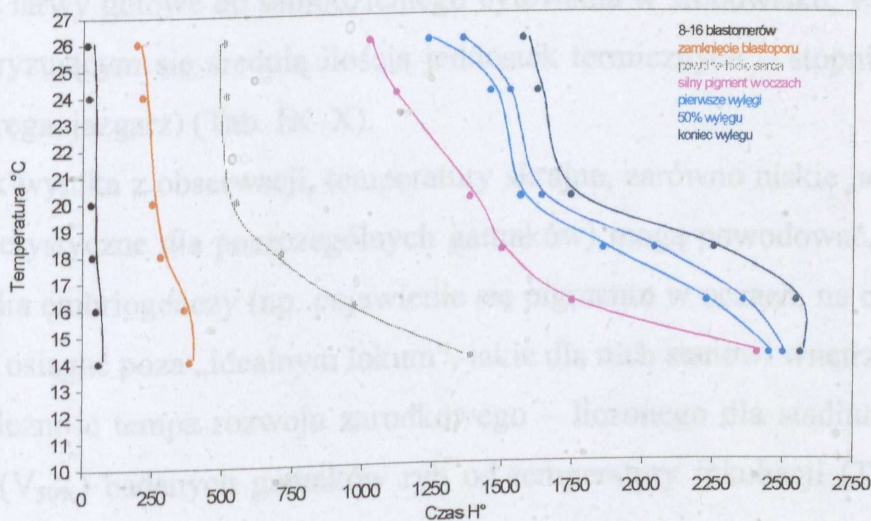
Powyższe stwierdzenia dotyczą jedynie wartości średnich, bowiem dokładna analiza wykazuje, iż nawet w obrębie tego samego gatunku a nawet w obrębie reprezentatywnej próby jaj (od tego samego osobnika) długość inkubacji nie jest jednakowa (Ryc. 7a,b D; Tab. IV, VII).

Ciekawym, wydaje się fakt, względnie stałej (pomimo zróżnicowanej termiki wody podczas inkubacji) liczby jednostek termicznych (stopniodni D°) po-

trzebnych do osiągnięcia wczesnych (epibolia $\frac{1}{2}$; zamknięcie blastoporu) etapów embriogenezy np. szczupak (Ryc. 5; Tab. VIII); troć, sielawa, sieja (Ryc. 7–9 D; Tab. IV–VI), czego nie zaobserwowano w przypadku wzdręgi (Ryc. 6; Tab. IX), jazgarza (Ryc. 10 D; Tab. X) a u których to gatunków różnice w czasie trwania poszczególnych stadiów rozwojowych w zróżnicowanych warunkach termicznych zaznaczają się wyraźniej.



Ryc. 5 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) w różnych temperaturach inkubacji



Ryc. 6 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* L.) w różnych temperaturach inkubacji

5.4 Przebieg embriogenezy i tempo rozwoju zarodkowego w jajach inkubowanych w różnych temperaturach

Z zestawienia (Tab. IV–XI) i diagramów porównawczych (Ryc. 5–6; 7–10 D) wynika, że wpływ temperatury na przebieg embriogenezy jest wyraźny i inaczej manifestuje się szczególnie w zestawieniu porównawczym – różne gatunki (Ryc. 4), natomiast ogólny przebieg i następstwo po sobie kolejnych faz (stadiów) realizuje się według bardzo podobnego, jeśli nie tożsamego schematu.

Optymalne temperatury inkubacji, charakterystyczne dla poszczególnych gatunków ryb (Tab. IV–XI – obszary zaciemnione), w zakresie których wewnątrz rozwijającego się jaja, następujące po sobie procesy embriogenezy, przebiegają prawidłowo, harmonijnie a procent wylęgniętych zdrowych larw jest najwyższy, umożliwiając:

- w przypadku ryb tarła jesiennego i wczesno wiosennego długotrwałe (największa liczba stopniodni D°) przebywanie w „idealnym” dla zarodków otoczeniu jakie stanowi przestrzeń okołożółtkowa wypełniona płynem periwitelarnym, a ograniczona osłonkami jajowymi (troć, sielawa, sieja, szczupak) (Tab. IV–VIII),
- gatunkom rozradzającym się w okresie letnim, opuszczanie osłonek jajowych przez larwy gotowe do samodzielnego bytowania w środowisku, w czasie charakteryzującym się średnią ilością jednostek termicznych – stopniogodzin H° (wzdreğa, jazgarz) (Tab. IX–X).

Jak wynika z obserwacji, temperatury skrajne, zarówno niskie jak i wysokie (charakterystyczne dla poszczególnych gatunków) mogą powodować, iż „końcowe” stadia embriogenezy (np. pojawienie się pigmentu w oczach, na ciele) zarodki mogą osiągać poza „idealnym lokum”, jakie dla nich stanowi wnętrze jaja.

Zależność tempa rozwoju zarodkowego – liczonego dla stadium 50-cio % wylęgu ($V_{50\%w}$) badanych gatunków ryb od temperatury inkubacji (T) wyrażona równaniem regresji

$$V_{50\%w} = a + b \cdot T$$

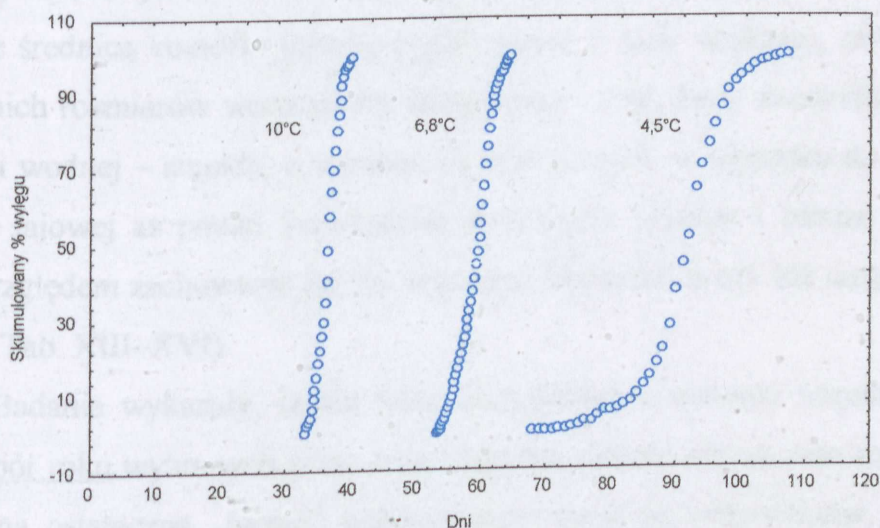
jest bardzo ścisła, na co wskazują bardzo wysokie współczynniki korelacji (r) i determinacji (r^2) (Ryc. 11–16 D; Tab. XII).

Wartości t_0 (temperatura „zera biologicznego”) i efektywnych stopniodni D_{eff} obliczone z równań regresji podano w Tabeli XII, jednakże nie we wszystkich przypadkach są to „rzeczywiste” temperatury, podczas których rozwój zarodkowy jest niemożliwy, co spowodowane jest prawdopodobnie zbyt wąskim zakresem zastosowanych temperatur.

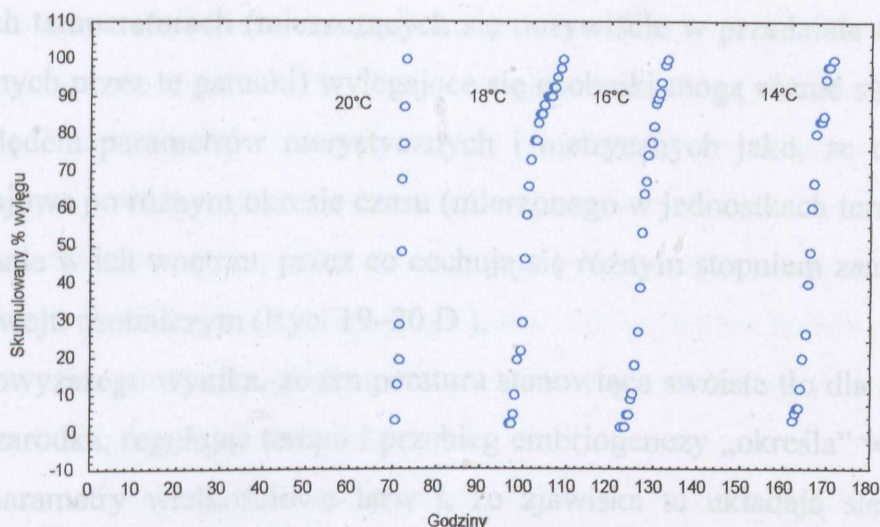
5.5 Wykluwanie się i charakterystyka wylęgniętych larw

Proces opuszczania przez zarodki wnętrza jaj, na który składa się szereg następujących po sobie i ze sobą powiązanych przemian uzależniony jest od termiki wody w jakiej się on realizuje (Ryc. 17–18).

Począwszy od bardzo wydłużonego czasu wylęgania się larw z jaj rozwijających się w niskich temperaturach, liczącego np. u sielawy w temperaturze $4,5^{\circ}\text{C}$, aż 39 dni, zaś w temperaturze $10\text{--}13^{\circ}\text{C}$ już tylko kilka dni (6–10) (Ryc. 17; Tab. V), kończąc na krótkotrwałym procesie opuszczania osłonek jajowych przez zarodki ryb tarła wiosenno-letniego – ok. 9 godzin w temp. 14°C , zaś w temp. 20°C tylko ok. 2 godzin – jazgarz (Ryc. 18; Tab. X). Szczegółowe porównywanie czasu trwania wylęgu w skrajnych temperaturach inkubacji (zarówno niskich jak i wysokich) może być nieco mylące, ze względu na zróżnicowany procent przeżycia (w większości przypadków bardzo niski), a co się z tym wiąże zmienną liczbę osobników opuszczających osłonki jajowe.



Ryc. 17 Proces opuszczania osłonek jajowych przez wylęgające się larwy sielawy (*Coregonus albula* (L.)) z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych



Ryc. 18 Proces opuszczania osłonek jajowych przez wylęgające się larwy jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych

Różny czas trwania rozwoju zarodkowego badanych gatunków ryb, w zależności od pory ich tarła (długi-jesienią i zimą; krótki- wiosną i latem), jak się okazało ma bezpośrednie przełożenie na różny stopień rozwoju osobniczego zarodków opuszczających osłonki jajowe.

Rzecz w tym, że świeżo wyklute z jaja osobniki – potocznie zwane larwami* ze względu na zróżnicowany stopień zawansowania w rozwoju osobniczym, bądź spoczywają ukryte na dnie – nieporadne o niewielkiej długości ciała w porównaniu ze średnicą komórki jajowej (tylko ponad 3 razy większa), obciążonych olbrzymich rozmiarów woreczkiem żółtkowym – troć, bądź swobodnie unoszą się w toni wodnej – smukłe, o wymiarach metrycznych w stosunku do średnicy komórki jajowej aż ponad 5-ciokrotnie większych, szybkie i bardzo samodzielne pod względem zachowania jak np. wzdrenga, słonecznica czy też jazgarz (Ryc 19–20 D, Tab. XIII–XVI).

Badania wykazały, iż nie tylko zróżnicowane warunki termiczne określonych pór roku wybranych przez poszczególne gatunki ryb na czas rozrodu, wpływają na ostateczną „formę” wylęgających się z jaj indywiduów, ale również w obrębie tego samego gatunku, a nawet u tej samej ikrzycy z jaj inkubowanych

*-rozważania na temat ułomności tego terminu zawarte są w rozdziale „Dyskusja”

w różnych temperaturach (mieszczących się oczywiście w przedziale temperatur tolerowanych przez te gatunki) wylęgające się osobniki mogą różnić się znacznie pod względem parametrów merystycznych i metrycznych jako, że opuszczają osłonki jajowe po różnym okresie czasu (mierzonego w jednostkach termicznych) przebywania w ich wnętrzu, przez co cechują się różnym stopniem zaawansowania w rozwoju osobniczym (Ryc. 19–20 D).

Z powyższego wynika, że temperatura stanowiąca swoiste tło dla rozwijającego się zarodka, regulując tempo i przebieg embriogenezy „określa” w pewnym stopniu parametry wielkościowe larw i, że zjawiska te układają się w jeden wspólny dla badanych gatunków (czasem z niewielkimi odchyleniami) schemat, prowadzący się do tego, że największy odsetek wylęgniętych larw w dobrej kondycji, charakteryzujących się największą masą i długością całkowitą ciała, a tym samym mniejszych rozmiarów woreczkiem żółtkowym, pochodził zawsze z jaj inkubowanych w warunkach najbardziej korzystnych – w temperaturach optymalnych dla poszczególnych gatunków ryb (Ryc. 21–24 D; Tab. XIII–XVI).

W zakresie temperatur odbiegających od optymalnych (skrajnie wysokie i skrajnie niskie) larwy opuszczały osłonki jajowe jako swego rodzaju „wczesniaki” (o najmniejszych rozmiarach) obarczone dużą ilością materiałów zapasowych, co sprawiło, iż były bardziej nieporadne, mniej ruchliwe, a odsetek przeżycia w populacji tych larw, wśród których coraz częściej pojawiały się różnorodne zniekształcenia, był znacznie mniejszy (Ryc. 21–24 D; Tab. XII–XVI).

Jako, że temperatury optymalne dla rozrodu u ryb tarła jesiennego (troć, sieja, sielawa) mieszczą się w niskim poziomie temperatur dodatnich, to wyżej opisane prawidłowości i zaburzenia w tempie rozwoju (głównie w długości inkubacji) obserwowano z reguły w przedziale temperatur wyższych i ich wyrazistość rosła wraz ze wzrostem temperatury.

5.6 Wymiary jaj, komórek jajowych

Wymiary jaj badanych gatunków ryb wahały się w zakresie od 6,17 mm – troć do 0,94 mm – jazgarz, czyli te pierwsze były o ok. 5,3 razy większe od tych ostatnich (Tab. XVII–XXI).

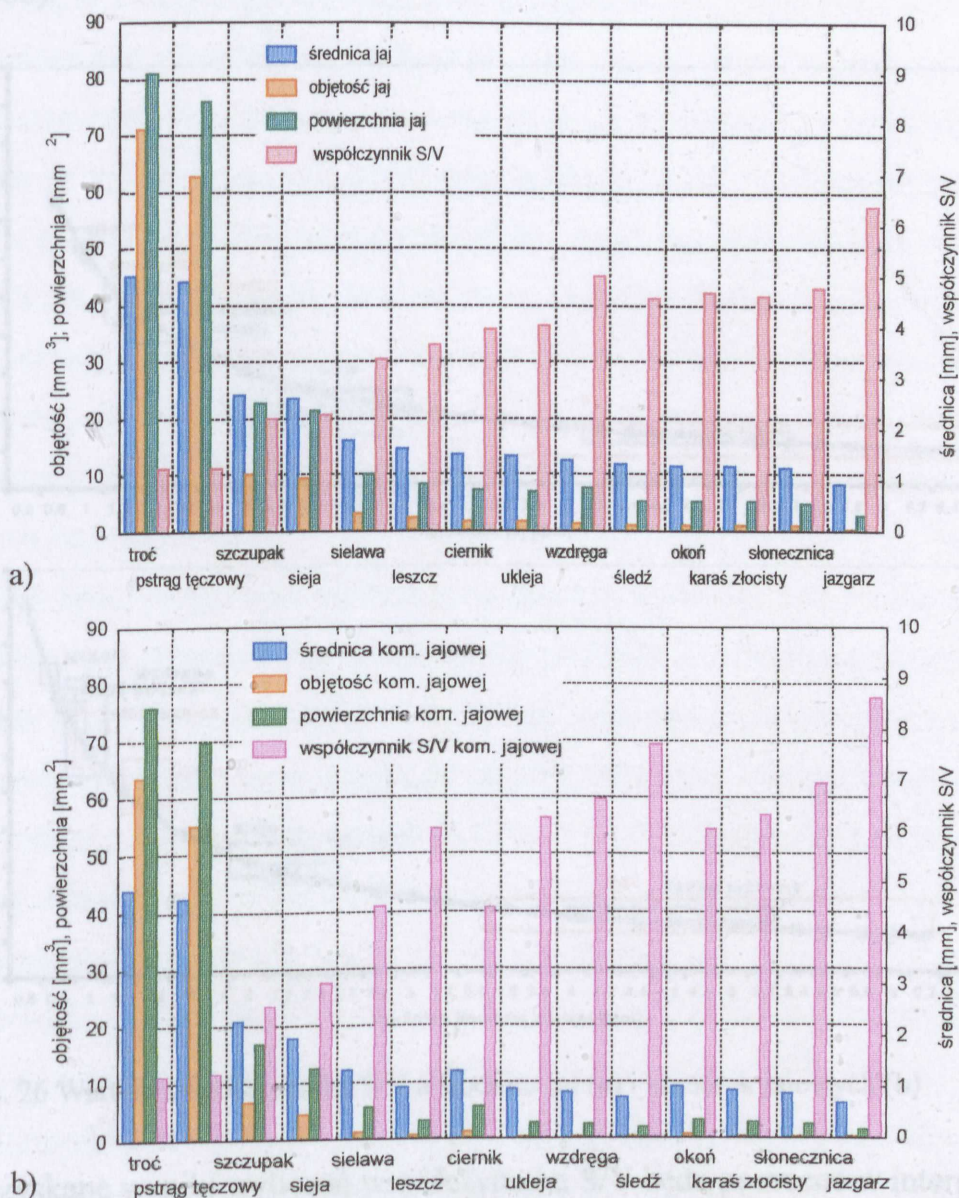
Potwierdzona została znana skądinąd prawidłowość, że jaja ryb przystępujących do rozrodu (w naszej strefie klimatycznej) w porze jesienno-zimowej (łoso-siowate) posiadają największe wymiary, zaś jaja najmniejsze składają ryby, których rozwój zarodkowy przypada na okres wiosenno-letni. Czyli, że istnieje niewątpliwie zależność wielkości jaj od temperatury w jakiej poszczególne gatunki się rozradzają. Zależność ta występuje nie tylko u jaj przez nas badanych ryb, ale posiada wymiar powszechny, jak to wynika z zestawienia danych uzyskanych przez innych badaczy (Tab. XXII).

Zauważyć jednak należy, że od powyższej reguły istnieją nieliczne wyjątki jak np. u ryby *Galeichthys feliceps* Val., (rodz. Ariusowate), która składa jaja o wyjątkowo dużej średnicy – 15,7 mm i inkubuje je w jamie gębowej (samiec) przez 75–80 dni w temperaturze 15,5–25°C (Tilney i Hecht 1993). Również za wyjątek można by było uznać jaja dwóch gatunków z rodziny karpiowatych – tołpygi pstrej (*Aristichthys nobilis* (Rich.)) i amura białego (*Ctenopharyngodon idella* (Val.)) – z wyglądu duże o średnicy 4,8 mm, jednakże zawarte we wnętrzu osłonek jajowych same komórki jajowe ($\varnothing$ 1,3–1,4 mm) nie odbiegają wielkością od rozmiarów jaj innych gatunków ryb karpiowatych, a olbrzymich rozmiarów przestrzeń perywitelarna sięgająca 97–98% objętości całego jaja, to jedno z zastosowań umożliwiające unoszenie się tych jaj w toni wodnej (Tab. XXII) (Krzywosz 2000 a,b; Makeeva i Pavlov 2000).

Interesujące są wyniki pomiarów komórek jajowych zawartych wewnątrz osłonek, a to tym bardziej, że stanowią one przecież jedyny element żywy jaja, bowiem otaczająca komórkę jajową przestrzeń perywitelarna wraz z osłonkami stanowi jedynie zewnętrzną otulinę komórki, a po jej zapłodnieniu, dla rozwijającego się zarodka.

Z zestawienia danych w Tabeli XXI wynika, że objętość komórek jajowych w jajach największych (troć) wynosi 90% objętości całego jaja, natomiast u jaj najmniejszych (jazgarz) – jedynie 40%. A gdyby porównać wymiary komórek jajowych w jajach dużych z komórkami z jaj najmniejszych rozmiarów różnice wymiarów komórek są znacznie większe niż w odniesieniu do jaj całych. Zatem prawidłowość dotycząca różnic w wymiarach obu brył (jajo, komórka jajowa) jest

w przypadku komórek jajowych jeszcze większa w jajach ryb tarła letniego niż u jesienno i komórki z jaj dużych są większe nie 5 razy jak w przypadku troci ale, aż 7 razy w odniesieniu do jaj jazgarza. W tym miejscu należy zaznaczyć, że różnice rzeczywistych wielkości podane jako objętości jaj i komórek jajowych są jeszcze bardziej wyraźne o czym świadczy zestawienie na Ryc. 25a,b; a co okazało się dopiero po zastosowaniu zabiegu przedstawiania wymiarów jaja i komórek jajowych nie w jednej płaszczyźnie (średnica – jak czyniło to wielu badaczy) lecz trójwymiarowo*.

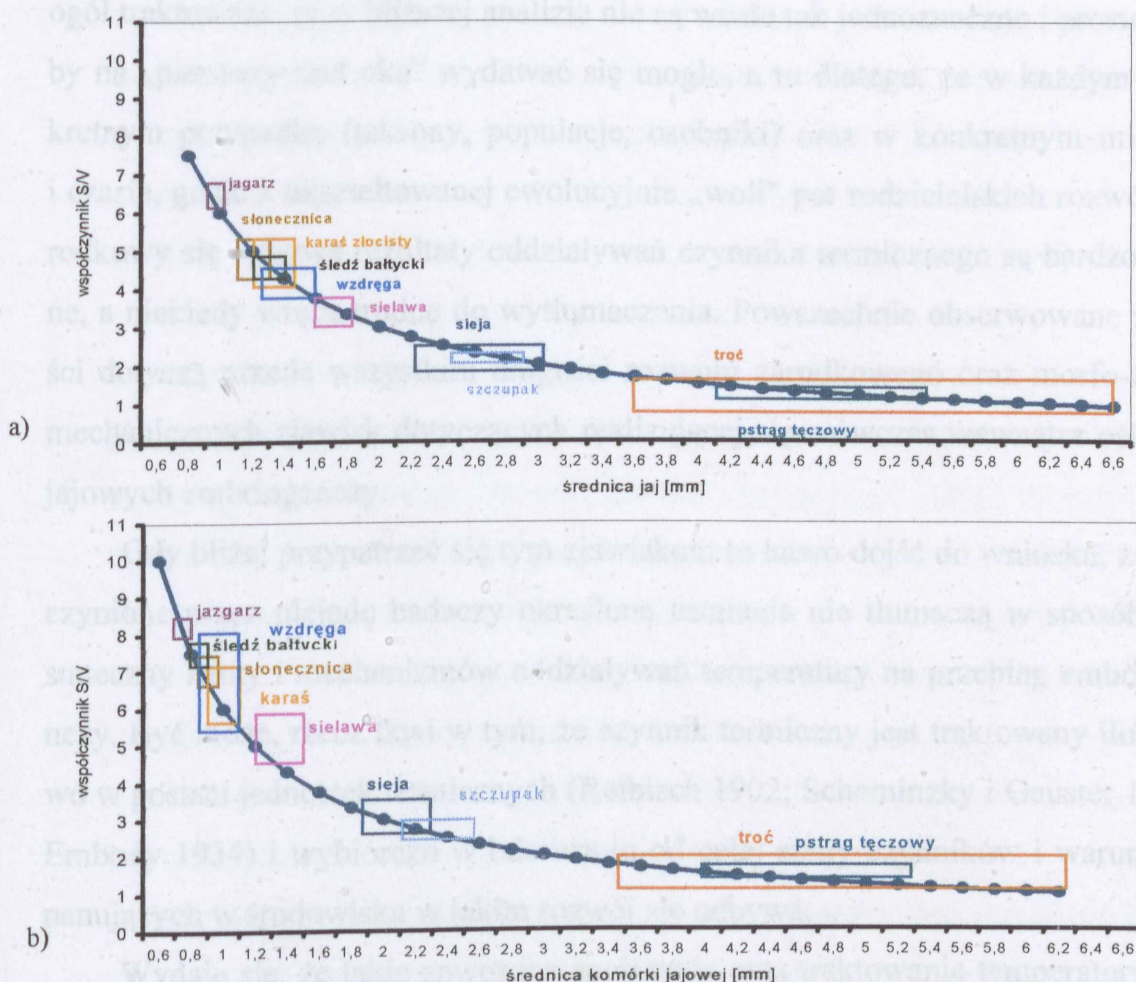


Ryc. 25 Średnice, objętości, powierzchnie i wartości współczynnika S/V jaj (a) i komórek jajowych (b) 14 gatunków ryb

* wyjaśnienie pojęcia wielkość jaja w rozdziale Dyskusja

5.7 Współczynnik S/V

Obliczenia współczynnika S/V (powierzchnia do objętości) dokonane osobno dla jaj dużych i małych rozmiarów a także dla komórek jajowych potwierdziły przypuszczenia, że jego wartości będą w tym przypadku inne. Z zestawień zawartych w Tabeli XXI oraz diagramów (Ryc. 25a,b) a także wykresu (Ryc. 26a,b) wynika, że współczynnik ten jest do 7 razy większy w przypadku jaj ryb składających jaja małe (np. jazgarz) niż jaj dużych rozmiarów (troć). Reguła ta ma również zastosowanie (i jest jeszcze bardziej wyraźna) w przypadku komórek jajowych (Ryc. 26b).



Ryc. 26 Wartość współczynnika S/V a średnica jaj (a) i komórek jajowych (b)

Uzyskane wyniki wyliczeń współczynnika S/V będą pomocne w interpretacji wpływu termiki wody w jakiej w naturalnych rozród się odbywa.

6. DYSKUSJA

Zaprezentowane wyżej wyniki badań nad tempem a zatem i czasem trwania rozwoju zarodkowego u kilku gatunków ryb słodkowodnych w zależności od temperatury wody, w jakiej rozwój zarodkowy się odbywa, w znakomitej większości potwierdziły znane skądinąd i opisywane w tysiącach prac fakty, iż takie zależności rzeczywiście istnieją, że mianowicie, w temperaturach niższych, rozwój zarodkowy trwa dłużej zaś ulega przyspieszeniu, a tym samym skróceniu w czasie, w temperaturach wyższych.

Powyższe zależności sprowadzane niemalże do swoistego aksjomatu i tak na ogół traktowane, przy bliższej analizie nie są wcale tak jednoznaczne i proste jakby na „pierwszy rzut oka” wydawać się mogło, a to dlatego, że w każdym konkretnym przypadku (taksony, populacje, osobniki) oraz w konkretnym miejscu i czasie, gdzie z ukształtowanej ewolucyjnie „woli” par rodzicielskich rozwój zarodkowy się odbywa rezultaty oddziaływań czynnika termicznego są bardzo różne, a niekiedy wręcz trudne do wytłumaczenia. Powszechnie obserwowane inności dotyczą przede wszystkim długości rozwoju zarodkowego oraz morfo-fizjologicznych zjawisk dotyczących realizującej się wówczas wewnątrz osłonek jajowych embriogenezy.

Gdy bliżej przypatrzeć się tym zjawiskom to łatwo dojść do wniosku, że poczynione przez plejadę badaczy określone ustalenia nie tłumaczą w sposób dostateczny istoty i mechanizmów oddziaływań temperatury na przebieg embriogenezy. Być może, rzecz tkwi w tym, że czynnik termiczny jest traktowany ilościowo w postaci jednostek termicznych (Reibisch 1902; Scheminzky i Gauster 1924; Embury 1934) i wybiórczo w oderwaniu od całej sumy czynników i warunków panujących w środowisku w jakim rozwój się odbywa.

Wydaje się, że takie zawężone spojrzenie oraz traktowanie temperatury tak samo i na równi z innymi czynnikami środowiska bez uwzględnienia jej (temperatury) zasadniczej różnicy i jakościowej odrębności, sprawiło, że mimo nagromadzonego ogromnego materiału faktograficznego brak jest po dzień dzisiejszy jednoznacznej odpowiedzi jak wpływ temperatury na rozwój zarodkowy się realizuje i jaki jest mechanizm tych oddziaływań.

Zgromadzona dotychczas ogromna wiedza o przedmiocie zawiera wiele nieokreśloności i niejednoznaczności. Dotyczy to zwłaszcza zawartości znaczeniowej terminów opisujących poszczególne zjawiska w rozwoju zarodkowym.

W związku z powyższym uznano za stosowne, w tym miejscu, jeszcze przed przystąpieniem do zasadniczej analizy zebranego materiału, poczynienie pewnych uściśleń dotyczących pojemności znaczeniowej poszczególnych terminów, bez czego nie sposób prawidłowo zinterpretować istotę obserwowanych zjawisk.

Tak więc:

- Długość rozwoju zarodkowego, o której sądzi się, że obejmuje ona czas od aktywacji jaj do wyklucia. Rzecz w tym, że u różnych taksonów, sam moment opuszczania osłonek jest wielce zróżnicowany, że samo wyklucie nie następuje w identycznych stadiach embriogenezy, że u tych samych taksonów a nawet wśród jaj pozyskanych od tych samych osobników, poszczególne indywidua opuszczają osłonki bądź to wcześniej, bądź później niż wyznaczony przez biologię danego gatunku optymalny moment wyklucia.

Wydaje się, że wymienione niejednoznaczności mają swoje źródło w nieuzasadnionym (aczkolwiek powszechnie przyjętym) wyodrębnieniu w trakcie przebiegu embriogenezy ryb tzw. okresu „larwalnego”, tylko na podstawie obecności woreczka żółtkowego, którym zarodek po wykluciu jest obarczony.

Na dobrą sprawę morfo– fizjologiczne różnice pomiędzy zarodkiem przed wykluciem, a świeżo wylęgniętą „larwą” są w zasadzie nieistotne i nie dotyczą zasadniczych różnic strukturalnych. Równie nieprecyzyjne jest wyodrębnienie końca okresu larwalnego skoro między „larwą” i postacią imago brak jest całkowicie zasadniczych różnic strukturalnych.

- Samo pojęcie okres larwalny jest wielce nieprecyzyjne, ponieważ przyjmuje się, że obejmuje ono czas od wyklucia do końca resorpcji woreczka żółtkowego. Rzecz w tym, że rozwijający się wewnątrz osłonek zarodek jest zdolny do przeżycia w wodzie znacznie wcześniej niż wyznacza to naturalny termin wyklucia, a nawet jak zaobserwowaliśmy w 1977 roku u leszcza i słonecznicy już od stadiów czterech blastomerów, jest zdolny do życia i rozwoju

IV w wodzie poza osłonkami. Czy to oznacza, że w tych przypadkach takie indywiduum można nazwać „larwą”?

– Pojęcie wielkość jaja jest nieprecyzyjne przez to, że „wielkość” sprowadzana jest do wymiarów. Naszym zdaniem słuszniejszym byłoby „wielkość” traktować nie dwu- lecz trójwymiarowo, a to znaczy, że za miernik wielkości przyjmować objętość jaja.

– I wreszcie wymagającym uściślenia jest pojęcie „jajo”, którym to terminem zazwyczaj określa się całe jajo, a w tym osłonki, płyn perywitelarny i komórkę jajową, bez zwracania większej uwagi na fakt, że właśnie komórka jajowa stanowi jedyną część żywą całego jaja a jej rozmiary są zawsze mniejsze niż jaja właśnie. Takie rozróżnienie jest o tyle ważne, że przy rozpatrywaniu tempa rozwoju zarodkowego w różnych temperaturach otoczenia, odniesienie do wymiarów jaja i osobno do wymiarów komórki jajowej będzie pomocne w wyjaśnieniu mechanizmu oddziaływań czynnika termicznego na przebieg procesów energetycznych ustroju.

Przystępując wreszcie do analizy uzyskanych wyników i mając na uwadze również wyżej wymienione ważniejsze uściślenia terminologiczne uznano za stosowne uzyskane wyniki rozważyć w kilku płaszczyznach:

- wpływu temperatury na a długość rozwoju zarodkowego;
- wpływu temperatury na tempo embriogenezy;
- istoty oddziaływań czynnika termicznego na wczesne stadia ontogenezy.

Długość rozwoju zarodkowego przedstawiona w stosowanych od dawna w rybactwie obiektywnych jednostkach termicznych – stopniach (D°) – u poszczególnych gatunków jest w zasadzie równa niezależnie od temperatury inkubacji, chociaż w każdym przypadku inaczej się to manifestuje.

Dotyczy to m.in. prawidłowości mówiącej o największej liczbie jednostek termicznych (stopniach D°) niezbędnych do rozwoju zarodkowego w zakresie temperatur optymalnych, powyżej i poniżej których, ilość jednostek termicznych potrzebnych do całkowitego rozwoju zarodkowego maleje (Embry 1934; Marcmann 1954; Kowalska 1959; Kokurewicz 1969; Timošina 1972, Alderdice

i Velsen 1978; Łuczyński i Szutkiewicz 1984). Uzyskane wyniki dotyczące czasu trwania rozwoju zarodkowego u troci, sielawy i siei a także dane zaczerpnięte z piśmiennictwa, a dotyczące pstrąga potokowego i palii wędrowniej (Jungwirth i Winkler 1984), zdają się zaprzeczać tej prawidłowości chociaż może to być spowodowane zawężonym zakresem (spektrum) zastosowanych temperatur.

Prawidłowość ta (jak wynikało z badań) nie dotyczy ryb tarła letniego, u których to optymalne temperatury inkubacji charakteryzują się zarówno średnią ilością dni potrzebnych do rozwoju jak i średnią ilością obiektywnych jednostek termicznych. Podobne wyniki uzyskali z badań przeprowadzonych na rybach „ciepłolubnych” Kokurewicz (1969); Kaur i in. (1986); Kujawa i in. (1997).

Zaobserwowane podczas badań, a także na podstawie informacji zaczerpniętych z piśmiennictwa, zjawisko dużego zróżnicowania w długości trwania rozwoju zarodkowego występującego wśród gatunków ryb różnych stref klimatycznych, jak również wśród poszczególnych osobników jednego gatunku a także wśród populacji jaj pochodzących od jednej ikrzycy w zróżnicowanych warunkach termicznych, ma jak się wydaje (a właściwie na pewno) podłoże ekologiczne. Zestawienie tych danych ze zróżnicowaniem wielkościowym jaj, a które to zróżnicowanie nie ogranicza się jedynie do płaszczyzny porównawczej (różne gatunki), ale w zasadzie występuje także wewnątrz tych gatunków i przejawia się w różnicach występujących między osobnikami, ich wiekiem, masą ciała, a nawet, i to wyraziście przejawia się wśród jaj pochodzących od tej samej samicy, co wynika z wcześniejszych badań (Bonisławska i Winnicki 2000) a potwierdzone zostało podczas teraźniejszych, wykazuje (jak już wcześniej sygnalizowano) znaczny stopień współzależności między wielkością jaj a czasem trwania embriogenezy.

Przy rozpatrywaniu tych zależności warto przede wszystkim, jak się wydaje, zwrócić uwagę na swoistą, skądinąd dobrze znaną, prawidłowość polegającą na tym, że ikra ryb rozradzających się w wodach o niskiej temperaturze np. w okresie jesienno-zimowym posiada z reguły większe wymiary niż ikra ryb, których rozród odbywa się w wodach znacznie cieplejszych, w przypadku naszych ryb w miesiącach wiosennych i letnich. Nawet wówczas gdy jaja ryb jesienno-tarła

nie posiadają skrajnie dużych wymiarów (sielawa) to ich struktura jest, jak wiadomo, nieco inna niż jaj ryb wiosennego tarła, co wyraża się rozmiarami względnej objętości kuli żółtkowej i przestrzeni perivitellarnej. Rzecz zrozumiała, że jaja większe, z obszerniejszą względną objętością kuli żółtkowej, będą rozwijać się wolniej niż jaja małych rozmiarów wyposażone w bardzo obszerną przestrzeń perivitellarną i rozwój ich mierzony w stopniodniach (D°) będzie relatywnie dłuższy. Warto przy okazji zwrócić uwagę, na fakt znacznie mniejszego w okresie embriogenezy stopnia zużycia żółtka u tych pierwszych i prawie całkowitego zużycia u tych drugich, co w pewnym sensie jeszcze bardziej pogłębia ten rozróżnienie, jeśli zważyć, że w momencie wyklucia zarodki ryb np. karpionatych są prawie całkowicie pozbawione żółtka, podczas gdy u ryb łososiowatych zużyte zostało zaledwie 10–15%. Kamler i Kato (1983) zaobserwowali, że osobniki pstrąga tęczowego rozwijające się z jaj o małych rozmiarach oszczędniej gospodarowały swymi uboższymi zapasami energii żółtka niż osobniki wylęgające się z dużych jaj.

Interesujące i nieco odbiegające od powyższego rozumowania są wyniki badań prowadzonych przez Tilney'a i Hecht'a (1993) na rybie – *Galeichthys feliceps* Val., (rodz. ariusowate), która składa jaja o wyjątkowo dużej średnicy – 15,7 mm i inkubuje je w jamie gębowej (samiec) przez 75–80 dni (temperatura 15,5–25°C). Fakt ten należy rozpatrywać jako interesujący „incydent”, potwierdzający regułę, bowiem z iloczynu wartości współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) przez ilość jednostek termicznych w jakich trwa rozwój embrionalny tej ryby przy uwzględnieniu wielkości wykluwającego się indywiduum, uzyskuje się liczby porównywalne – mieszczące się w przedziałach wartości uzyskiwanych dla jaj o różnych rozmiarach (Tab. XXIII).

Zróżnicowane w czasie opuszczanie osłonek jajowych przez osobniki wylęgające się z jaj o różnej wielkości stanowi swoisty mechanizm zabezpieczający populację łatwiejsze przetrwanie w przypadku krótkotrwałych niekorzystnych dla inkubacji zmian w otoczeniu, co wynika, jak to wcześniej wykazano (Bonisławska i in. 2000) ze skrócenia (w jednostkach termicznych) długości rozwoju jaj małych i wydłużenia tego okresu u jaj o większych rozmiarach, u których współ-

czynnik S/V (powierzchnia/objętość) jest mniej korzystny niż u jaj małych (Bonisławska i Winnicki 2000). Nawet bowiem wówczas, gdy część wykluwających się zarodków (larw) zginie, to jednak chociażby część może przeżyć, jeśli wylegną się przed lub po okresie chwilowego zagrożenia.

Temperatura a tempo embriogenezy

Z przeprowadzonych doświadczeń dotyczących zagadnienia wpływu temperatury inkubacji na tempo i przebieg embriogenezy u wybranych gatunków ryb wynika, że temperatura jako taka nie jest sama przez się bezpośrednim czynnikiem sprawczym, lecz będąc s.g. „atrybutem materii” stanowiącym jej „środowisko termiczne” oddziałuje na rozwijające się indywiduum jedynie pośrednio i końcowy sumaryczny efekt tego oddziaływania, jest w istocie swoistą wypadkową efektów cząstkowych spowodowanych pod jej wpływem we wszystkim co jajo i sam zarodek otacza, a także w elementach strukturalnych i środowisku wewnętrznym rozwijającego się ustroju.

Interesującym jest zaobserwowane zjawisko osiągania przez jaja ryb „zimnolubnych” określonych stadiów w „prawie” jednakowym czasie (wyznaczonym w jednostkach termicznych (stopniodniach D°) pomimo zróżnicowanej termiki wody podczas inkubacji jaj.

Prawie stała ilość stopniodni (D°) potrzebna do osiągnięcia przez rozwijające się zarodki w jaju, stadium zamykania blastoporu (a niekiedy późniejszych stadiów) jaką uzyskano w przypadku troci, sielawy, siei i szczupaka wcześniej była dostrzeżona przez Tåninga (1952) i Kowalską (1959). Widać, że skracanie czasu rozwoju zarodkowego a właściwie przyspieszanie tempa embriogenezy w temperaturach wychodzących poza zakres temperatur optymalnych nie przebiega równomiernie na wszystkich etapach rozwoju zarodkowego, a najbardziej widoczne są tu różnice właśnie po osiągnięciu stadium zamykania prągeby.

Rodzi się pytanie dlaczego w przypadku ryb tarła jesiennego zróżnicowana termika wody na początku samego rozwoju embrionalnego (do zamknięcia blastoporu) nie powoduje tak dużych odchyłeń w ilości jednostek termicznych (stopnio-

dni D°) potrzebnych do osiągnięcia danego stadium jak ma to miejsce u ryb których rozwój przebiega w znacznie wyższych temperaturach.

Jest to spowodowane jak się wydaje ekologicznymi uwarunkowaniami podczas rozwoju embrionalnego badanych gatunków ryb. Można to tłumaczyć, tym, że na samym początku embriogenezy (od moruli do stadium obrastania żółtka) zapotrzebowanie tlenu przez rozwijające się zarodki jest niewielkie, zaś przed samym wylęgiem ukształtowane zarodki zużywają kilkadziesiąt razy więcej tego gazu (Winnicki 1968b). Jako, że zawartość tlenu jest ściśle uzależniona od temperatury inkubacji (wzrasta ze spadkiem temperatury) to w jajach ryb tarła jesienne (rozwijających się w niskich temperaturach w porównaniu z rybami tarła letniego) zawartość rozpuszczonego w wodzie tlenu przy uwzględnieniu zróżnicowania termicznego, jest wysoka, a zważając na niewielkie jego zapotrzebowanie przez zarodki w tym okresie, czas trwania rozwoju zarodkowego do momentu zamykania blastoporu a niekiedy i dłużej, osiąga zbliżone wartości wyrażone w jednostkach termicznych (stopniodniach D° lub stopniogodzinach H°).

Inaczej sytuacja się przedstawia u ryb tarła wiosenno-letniego, u których, w wysokich temperaturach inkubacji, rozwój we wszystkich stadiach embriogenezy jest znacznie przyspieszony. Przekłada się to bezpośrednio na zwiększające się wielokrotnie (w końcowych stadiach) zapotrzebowanie na tlen, którego zawartość przecież w otaczającej wodzie maleje wraz ze wzrostem temperatury.

W interesie więc gatunków ryb „ciepłolubnych” jest maksymalne przyspieszenie procesów rozwojowych i jak najszybsze opuszczenie krępujących zarodki osłonek jajowych, gdyż tylko to daje szansę na samodzielne, aktywne przemieszczanie się w środowisku wodnym i wyszukiwanie miejsc, gdzie tlenu jest więcej, osłonki bowiem stanowią swoistą barierę utrudniającą oddychanie zarodka (Kryżanovskij 1949; Buznikov 1956).

Jako, że głównym wyznacznikiem ww. przemian jest tlen to wpływ temperatury na tempo embriogenezy realizuje się tylko i wyłącznie poprzez większy lub mniejszy stopień jego dyfuzji przez bariery graniczne – osłonki. Tak więc gorsze warunki tlenowe podczas embriogenezy spowalniają jej tempo.

Brak tlenu może być w skrajnych przypadkach przyczyną znacznego wydłużenia czasu rozwoju zarodkowego (Mourisier 1918; Kulmatycki 1925), bądź też skrócenia tego czasu, gdy ilość tego gazu w środowisku jest bliska-równa zapotrzebowaniu, kiedy to jaja inkubowane są np. w wilgotnej atmosferze (Woynarovich 1955) lub na zwilżonym podłożu (Winnicki 1968b), kiedy to cieniutka warstwa wody adhezyjnej pokrywającej jaja do minimum ogranicza, spowalnia dyfuzję gazu przez warstwy graniczne, tym bardziej, że atmosfera otaczająca inkubowane w ten sposób jaja zawiera wielokrotnie więcej (ok. 20%) tlenu, a zatem i różnica ciśnień parcyjnych sprzyjająca jak wiadomo przyspieszeniu dyfuzji jest większa.

Powyższe wynika ze wzoru Höffnera pomocnego w określeniu tempa dyfuzji gazów przez warstwę płynu:

$$V = K \frac{A/(p_1 - p_2) \cdot 1 \cdot \sqrt{273 + t}}{d \cdot 760 \cdot \sqrt{m}}$$

gdzie:

V- tempo dyfuzji;

A- stała wchłaniania Bunsena;

K- stała gazowa;

m- masa (ciężar molekularny gazu);

$p_1 - p_2$ różnica ciśnień parcyjnych;

t- temperatura;

d- gęstość warstwy płynu

Tempo embriogenezy wzrastające wraz z temperaturą zgodne jest z ogólnie przyjętym i stosowanym w biologii przy badaniu metabolizmu zwierząt zmiennie- cieplnych prawem van't Hoffa –Arrheniusa określającym szybkość przemian wraz ze wzrostem temperatury, choć jak wspomniano we wstępie, ta prosta reguła nie sprawdza się jednak we wszystkich przedziałach temperatur, dlatego może mieć ona prawidłowe zastosowanie tylko w przedziałach temperatur optymalnych w których rozwój przebiega bez zakłóceń.

Wyznaczone na podstawie współczynników prostych regresji wartości t_0 „zera biologicznego” (Tab. XII) prawdopodobnie z powodu zbyt wąskiego spektrum temperaturowego stosowanego podczas badań, nie były rzeczywistymi tem-

peraturami w których rozwój zarodkowy był wstrzymany, na co wcześniej wskazywała Kamler (1992). Ich wartości (choć nie wszystkie) były z reguły zawyżone, np. te dotyczące sielawy (*Coregonus albula* (L.)), dla której to wartość t_0 wynosiła $-0,4^{\circ}\text{C}$ i była bardziej prawdopodobną temperaturą (z zakresu niskich) w której rozwój sielawy jest niemożliwy, niż temperatura uzyskana podczas badań równa $1,56^{\circ}\text{C}$ (Kamler 1992). W przypadku szczupaka (*Esox lucius* L.) wartości uzyskanych temperatur „zera biologicznego”, poprzez odpowiednie wyliczenia, były bardzo zbliżone ($3,4$; $3,6^{\circ}\text{C}$) właśnie dzięki szerokiemu spektrum zastosowanych temperatur (Kamler 1992).

Warto zauważyć, że w celu znalezienia odpowiedzi na pytanie, w jaki sposób to wszystko się realizuje, zjawisko to należy rozpatrywać w różnych płaszczyznach i zarówno wprowadzenie współczynnika S/V (powierzchnia do objętości) jaj, jak i spojrzenie na te procesy poprzez pryzmat szybkości przenikania „życiodajnego gazu” jakim jest tlen na tle zróżnicowanych warunków termicznych może być pomocne w wyjaśnieniu i istoty oddziaływań czynnika termicznego na wczesne stadia ontogenezy i mechanizmu tych oddziaływań.

Ogólnie przypuszczać by można, że schemat dotyczący wylęgu larw z jaj inkubowanych w zakresie temperatur optymalnych (charakterystycznych dla danego gatunku) najlepiej przygotowanych do samodzielnego bytowania w „nowym” dla nich środowisku, u badanych w pracy gatunków, jest wspólny dla wszystkich gatunków, co ma właściwe biologiczne uzasadnienie i na co zwracają uwagę również inni badacze (Hayes i in. 1953; Lecyk 1965; Kokurewicz 1969; 1970, 1978; Timošina 1972).

Wielce pomocne w wyjaśnieniu istoty obserwowanych zjawisk okazało się zastosowanie współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) jaja.

Stwierdzono, że wartości współczynnika mają bezpośrednie przełożenie na szybkość przemian energetycznych w tkankach warunkujących tempo embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego. Pośród badanych przez nas ryb współczynnik S/V jaj jest najmniejszy ($1,15 \pm 0,19$) a tym samym najmniej korzystny u troci (*Salmo trutta* L.), korzystniejszy ($4,8 \pm 0,16$) u słonecznicy (*Leucaspis*

delineatus (Heck.)) i najbardziej korzystny, bo największy ($6,39 \pm 0,18$) u jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)).

Oczywiście konsekwencją tego będzie wybór przez określone gatunki na porę tarła niskich temperatur otoczenia (jaja duże) i odpowiednio wyższych – jaja małe.

Dodatkowo należy zaznaczyć, że temperatura jako taka oddziałuje nie tak jak by była jednym z szeregu czynników ekologicznych, lecz będąc stanem oddziałuje, w odróżnieniu od nich globalnie i kompleksowo, poczynając od procesów zachodzące w jądrze komórkowym, poprzez wszystkie przemiany i procesy fizjologiczne, płyny ustrojowe a kończąc na otaczającej organizm wodzie.

W związku z powyższym wypada zastanowić się również nad sensownością i celowością wprowadzenia pewnej klasyfikacji czynników oddziałujących na procesy życiowe organizmu i wyróżnienia przynajmniej trzech ich rodzajów:

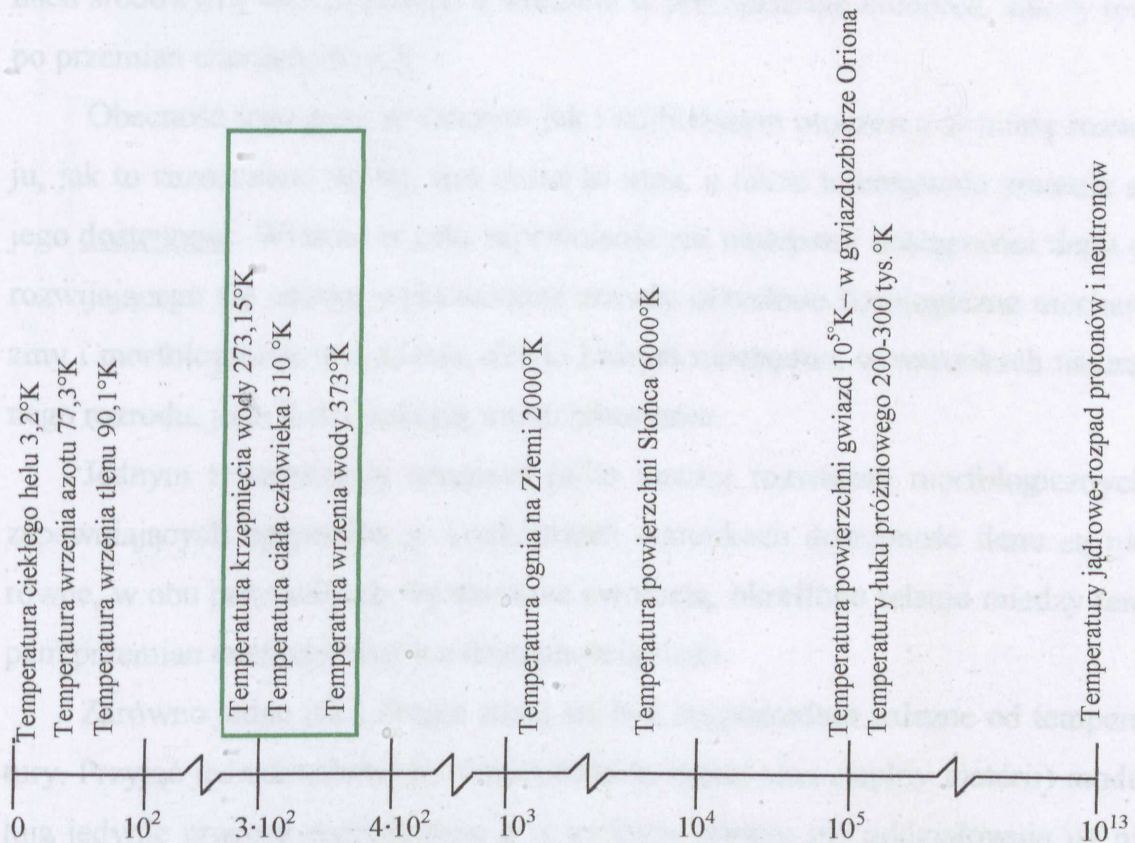
- czynniki chemiczne i fizyczne zróżnicowane ilościowo oddziałujące chwilowo lub sporadycznie;
- czynniki fizyczne stale oddziałujące z mniejszym lub większym natężeniem, jak np. pole magnetyczne, grawitacja;
- temperatura jako stan materii.

Temperatura jako czynnik uniwersalny, ponadczasowy jako miara energii kinetycznej ruchu postępowego cząsteczek substancji z których zbudowane są organizmy żywe odgrywa jedynie modulującą rolę podczas zachodzących procesów w przyrodzie. Każdy z wymienionych czynników oddziałujących na procesy życiowe można „dawkować” w skali wartości od 0 do 100%, temperatury zaś niestety nie!

W naszych ziemskich warunkach, gdzie podstawowym materiałem budulcowym organizmów żywych jest woda, niezwykle wąski przedział temperatur dla przebiegu procesów życiowych i rozwoju wynosi dla organizmów wielokomórkowych od nieco poniżej punktu zamarzania wody do kilkadziesiąt stopni Celsjusza – w dolnym przedziale fazy płynnej tego związku, a więc tam gdzie molekuły wody bytują, poruszają się swobodnie w formie nie zestalonej, do temperatur

w których istnieć może białko (niezdenaturowane) jako materialne (w naszych ziemskich warunkach) podłoże procesów życiowych.

Pewną ilustracją powyższego jest zestawienie (Ryc. 27) z którego wynika, że w bezmiarze konkretnych wartości, jednak w bardzo wąskim ich zakresie realizują się procesy życiowe, które znamy. W temperaturach niższych lub wyższych mogą istnieć jedynie formy przetrwalnikowe.



Ryc. 27. Zakres temperatur na Ziemi (zielona ramka) i we Wszechświecie (K°)

Z powyższych rozważań wynika, że przy jakichkolwiek badaniach bądź analizie wpływów temperatury na rozwój zarodkowy ryb niezbędnym (i nieuniknionym) jest uwzględnienie na pierwszym miejscu wartości współczynnika S/V (powierzchnia do objętości) tłumaczącego w najpełniejszy (jeśli nie jedyny sposób) mechanizmy oddziaływań termiki wody na inkubowane w niej jaja ryb i pozwalającego (jak to sygnalizowano wcześniej) na właściwą odpowiedź na pytanie „dlaczego”?

Wprowadzenie tego współczynnika pozwoliło wreszcie na sprowadzeniu wielu, jeśli nie większości zjawisk dotyczących oddziaływań różnych temperatur na rozwój zarodkowy do określonego „wspólnego mianownika”.

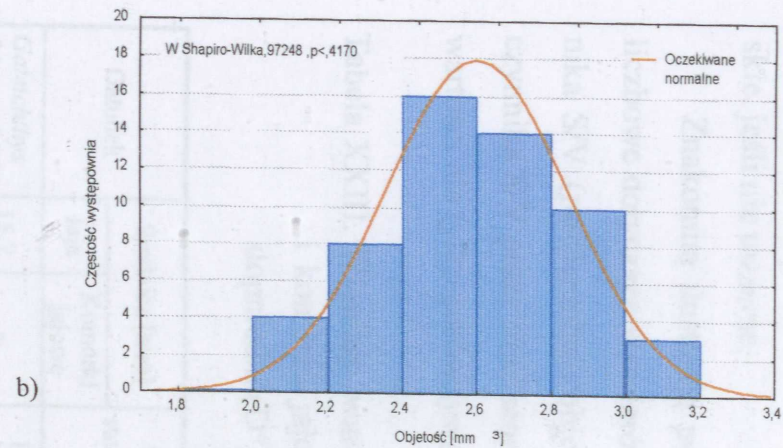
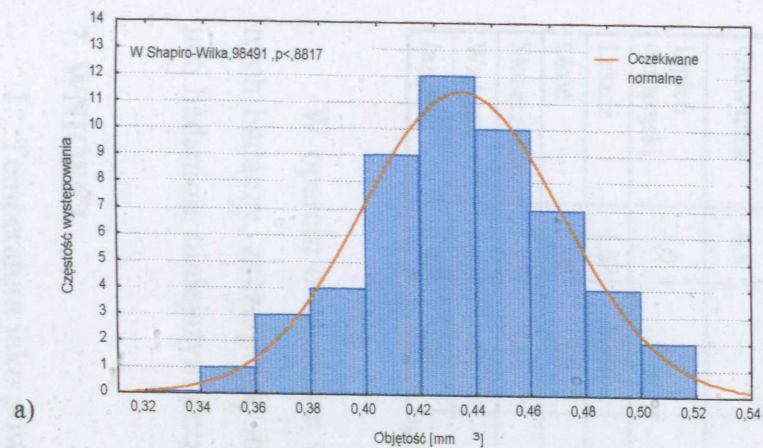
Z badań wynika, że tym „mianownikiem” bądź stałym punktem odniesienia czy też stałym i niezmiennym elementem regulującym embriogenezę w przypadku naszych badań embriofizjologicznych u ryb jest obecność i dostępność „życiodajnego” tlenu. Od jego obecności w bliższym i dalszym otoczeniu oraz w płynach środowiska wewnętrznego a wreszcie w protoplazmie komórek, zależy tempo przemian energetycznych.

Obecność tego gazu w dalszym jak i najbliższym otoczeniu w miarę rozwoju, jak to zaznaczono wyżej, jest coraz to inna, a także intensywnie zmienia się jego dostępność. Właśnie w celu zapewnienia jak najlepszej dostępności tlenu do rozwijającego się ustroju wykształcone zostały określone fizjologiczne mechanizmy i morfologiczne urządzenia, dzięki którym niezbędne, w warunkach naturalnego rozrodu, jego ilości pokryją zapotrzebowanie.

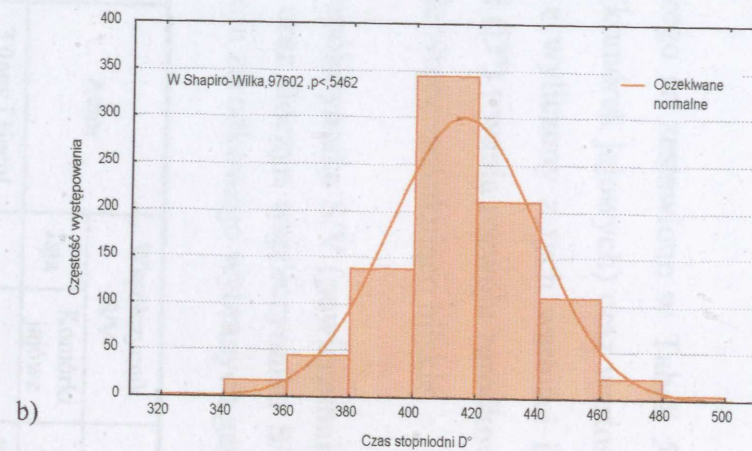
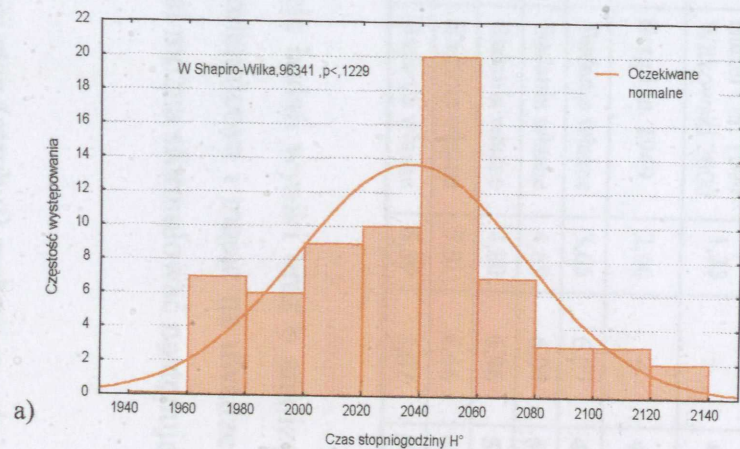
Jednym z ważniejszy urządzeń (albo inaczej rozwiązań morfologicznych) zapewniających optymalną w konkretnych warunkach dostępność tlenu są nierówne, w obu przypadkach wyznaczone ewolucją, określone relacje między tempem przemian energetycznych a dostępnością tlenu.

Zarówno jedno jak i drugie zdają się być bezpośrednio zależne od temperatury. Przyjąć jednak należy, że temperatura (a raczej stan cieplny materii) moduluje jedynie procesy energetyczne a w żadnym stopniu nie oddziałują na nie bezpośrednio.

Przy takim spojrzeniu zrozumiałe się staje zróżnicowanie wielkościowe jaj (komórek jajowych) zarówno w odniesieniu do sezonów rozrodu, jak i zróżnicowań gatunkowych, populacyjnych czy osobniczych. W tym schemacie rozumowania układu się powszechnie obserwowane zjawisko znacznego wydłużania w czasie procesu wykluwania się zarodków nawet wtedy, kiedy jaja pochodzą od tej samej ikrzycy i są inkubowane w identycznej temperaturze. Znamienne jest to, że rozkład normalny terminu wyklucia odwzorowuje wręcz przebieg krzywej charakteryzującej wielkość zbiorowiska inkubowanych jaj (Ryc. 28; 29).



Ryc. 28 Rozkład objętości jaj jazgarza (a) i sielawy (b)



Ryc. 29 Proces opuszczania osłonek jajowych przez larwy jazgarza (a) i sielawy (b) w temperaturach optymalnych

Znamienne, że zarówno u gatunków filogenetycznie odległych jak i blisko spokrewnionych, istota i tempo przemian energetyki wewnętrznej są bardzo bliskie, jeśli nie tożsame.

Znakomitą ilustracją powyższego są zestawione w Tabeli XXIII wartości liczbowe dotyczące wymiarów jaj (komórek jajowych) oraz wartości współczynnika S/V (powierzchnia/objętość), a wyliczony z tych wartości iloczyn współczynnika S/V przez ilość stopniodni (D°) trwania rozwoju zarodkowego stanowią wartości nie tylko porównywalne, ale wręcz zaskakująco bliskie.

Tabela XXIII. Wymiary, wartość współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) jaj i komórek jajowych oraz iloczyn współczynnika S/V przez ilość stopniodni (D°) rozwoju zarodkowego wybranych gatunków ryb

Gatunek	Średnica [mm]		Czas stopniodni D°	Autor	Współczynnik S/V		S/V $\times D^\circ$	
	Jaja	Komórki jajowe			Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe
<i>Galeichthys feliceps</i> (Val.)	15,7	—	1240–1875	Tilney i Hecht 1993	0,38	—	471,2–712,5	—
Troć	5,0	4,88	420	Badania własne	1,15	1,25	481,85	525
Głowacica	4,5	—	324	Bartel i in. 1999 Witkowski 2000	1,33	—	430,92	—
Lipień europejski	3,0	—	200	Berg i in. 1949	2,00	—	400,00	—
Leszcz	1,64	0,99	122,4	Badania własne	3,65	6,07	446,76	742,97
Okoń	1,28	1,00	117,0	Badania własne	4,69	6,04	548,73	706,68
Słonecznica	1,25	0,86	121,6	Badania własne	4,80	6,96	583,63	846,34
Wzdreğa	1,41	0,91	85,0	Badania własne	5,01	6,66	425,85	566,1
Jazgarz	0,94	0,70	84,7	Badania własne	6,39	8,62	541,23	730,11

W oparciu o uzyskane w trakcie badań wyniki oraz o analizę dokonań innych badaczy, zaczerpniętych z piśmiennictwa i mając na uwadze naczelny cel jaki badaniom niniejszym przyświecał można sformułować następujące

7. WNIOSKI

1. Temperatura jako powszechny stan (atrybut) materii w odniesieniu do jej wpływu na procesy życiowe nie może być traktowana jako jeden z wielu innych czynników otaczającego środowiska;

2. Wpływ temperatury na procesy życiowe we wczesnej ontogenezie (a także i później) realizuje się pośrednio i kompleksowo poprzez zmiany zachodzące pod jej wpływem w poszczególnych układach zamkniętych i otwartych, a sam jej rzeczywisty pośredni wpływ stanowi jedynie wypadkową tych efektów;
3. Podstawowym, stałym punktem odniesienia a zarazem wyznacznikiem tempa przebiegu i zewnętrznego morfologicznego wyrazu rozwoju osobniczego ryb w okresie wczesnej ontogenezy jest tlen – jego zawartość w środowisku i dostępność;
4. Podstawowym elementem warunkującym uzyskanie właściwego bilansu tlenu (zapotrzebowanie – dostępność) jest dostosowanie rozmiarów i wielkości jaj do warunków termicznych w jakich inkubacja się odbywa, co przekłada się na wartość współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) jaj;
5. Uwzględnienie wartości współczynnika S/V wyznaczającego sam moment wylęgania się zarodków w próbie, skłania do rekomendowania praktykom zajmującym się wylęgarnictwem pewnych zabiegów a to:
 - a) zadbanie, wszędzie gdzie można, o to, aby na obsadę aparatów wylęgowych, składała się ikra możliwie jednakowych wymiarów, co pozwoliłoby na uniknięcie niedogodności praktycznych i ograniczyło straty w bilansie liczbowym i kondycji wylęgu;
 - b) rozważenie możliwości zastosowania określonych farmaceutyków skracających (w czasie) okres wylęgania się zarodków (od pierwszego osobnika do ostatniego) w próbie, za czym przemawia fakt gotowości do samodzielnego bytowania w wodzie zarodków wcześniej niż wynikałoby to z fenologicznych ustaleń.

8. BIBLIOGRAFIA

1. Alderdice D.F., F.P.J. Velsen, 1978: Relation between temperature and incubation time for eggs of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). J. Fish. Res. Board Can., 35: 69–75.
2. Backiel T., L. Horoszewicz., 1970: Temperatura a ryby. Broszura IRS nr 41.
3. Baranowski B., 1979: Wiadomości chemiczne, 33: 67.
4. Bartel R., 1971: Pomiary średnicy jaj pstrąga tęczowego (*Salmo gairdneri* Rich.). Roczn. Nauk. Rol., 93-H-3: 7–17.
5. Bartel R., 2000: Łosoś *Salmo salar*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 408–415.
6. Bartel R., K. Bieniarz, P. Epler, 1999: The relationship between egg size, and the size and age of Danube salmon (*Hucho hucho* L.). Arch. Ryb. Pol., 7, 2: 221–226.
7. Baruš V., O. Oliva, 1995: Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes). Vol. 2. Academia, Praha.
8. Bělehrádek J., 1930: Temperature coefficients in biology. Biol. Rev., 5: 30–58.
9. Benoit H.P., P. Pepin, 1999: Interaction of rearing temperature and maternal influence on egg development rates and larval size at hatch in yellowtail flounder (*Pleuronectes ferrugineus*). Can. J. Fish. Aquat. Sci., 56, 5: 818–828.
10. Berg L.S., A.S. Bogdanov, N.I. Kožin, T.S. Rass, 1949: Promyslovyje ryby SSSR. Piščepromizdat', Moskva.
11. Berg O.K., V. Moen, 1999: Inter- and intrapopulation variation in temperature sum requirements at hatching in Norwegian Atlantic salmon. J. Fish Biol., 54, 3: 636–647.
12. Bermudes M., A.J. Ritar, 1999: Effects of temperature on the embryonic development of the striped trumpeter (*Latris lineata* Bloch and Schneider, 1801). Aquaculture, 176, 3–4: 245–255.
13. Bertin L., 1958: Sexualité et fécondation. In: Traité de zoologie [Grassé P.-P. (ed.)]. Masson et Cie, Paris, 13, 2: 1585–1653.
14. Bieniarz K., P. Epler, 1991: Rozród ryb. Wyd. Akademia Rolnicza w Krakowie, Kraków.

15. Bierienbejm D.A., 1971: Vlijanie temperatury vody na sroki neresta morskich promyslowych ryb. Izd. Piščevaja promyšlennost', Moskva.
16. Bilko V.P., 1977: Ustanovka dla izučenija vlijanija pH i CO₂ na embriony ryb. Hydrobiol. Žurn., 4: 122–126.
17. Blaxter, J.H.S., 1969: Development: eggs and larvae. Fish Physiol., 3: 177–252.
18. Blaxter J.H.S., G. Hemple, 1963: The influence of egg size on herring larvae (*Clupea harengus*). J. Cons. Int. Explor. Mer., 28: 211–240.
19. Bonisławska M., K. Formicki, A. Winnicki, 2000: Size of eggs and duration of embryogenesis in fish. Acta Ichthyol. Piscat., 30, 1: 61–71.
20. Bonisławska M., A. Winnicki, 2000: Duration of embryonic development and S/V (surface/volume) coefficient in fish eggs. Arch. Ryb. Pol., 8, 2: 161–169.
21. Bonnet D.D., 1939: Mortality of the cod egg in relation to temperature. Biol. Bull., 76: 428–441.
22. Boroń A., 2000: Piskorz *Misgurnius fossilis*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 347–350.
23. Buznikov T.A., 1956: Materialy po fizjologii vylupljenija embrionov kostistych ryb. Trudy Soviešč. Fizjol. Ryb, Tr. Sov. Ichtiol. Kom. AN SSSR, 8: 421–426.
24. Chicewicz M., J. Mańkowska, 1970: Rozwój zarodkowy szczupaka (*Esox lucius* L.). Rocz. Nauk Rol., 92-H-1: 27–52.
25. Cieśla M, J. Śliwiński, R. Wojda 1993: Wpływ wahań temperatury wody podczas inkubacji na przeżywalność ikry i wielkość wylęgu sandacza *Stizostadion lucioperca* (L.). Rocz. Nauk. PZW, 6: 115–124.
26. Čihař I., 1995: Przewodnik – Ryby słodkowodne. Multico, Warszawa.
27. Coombs S.H, A.R. Hiby, 1979: The development of the eggs and early larvae of blue whiting, *Micromesistius poutassou* and the effect of temperature on development. J. Fish Biol., 14: 111–123.
28. Černý K., 1977: The early development of chub – *Leuciscus cephalus* (L., 1758), rudd – *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) and roach – *Rutilus rutilus* (L., 1758). Acta Univ. Carol., Biol: 1–149.

29. Chodžer L.Č., 1974: Razvitije, rost i vyživaemost' ikry radužnoj foreli pri raznom sodieržanii kisloroda. Izv. GosNIORCh, 97: 146–149.
30. Delos Reyes M.R., H. Arzbach, E. Braum, 1992: *In situ* development of perch eggs, *Perca fluviatilis* L. (Pisces, Percidae) in a small eutrophic lake, lake Plussee, Holstein, Germany. Int. Revue ges. Hydrobiol. 77, 3: 467–481.
31. Detlaf T.A., A.S. Ginsburg, 1954: Zarodyševoje razvitije osietrovych ryb (sievriugi, osietra i bielugi) v sviazi z voprosami ich razviedienija. Izd. AN SSSR, Moskva.
32. Detlaf T.A., A.S. Ginsburg, O.I. Shmal'gauzen, 1981: Razvitije osietrovych ryb. Izd. Nauka, Moskva.
33. Dostatni D., A. Mamcarz, J. Kozłowski, P. Poczyczyński, 1999: The influence of thermal conditions during tank rearing on further growth of whitefish larvae (*Coregonus lavaretus* L.) in illuminated cages. Arch. Ryb. Pol., 7; 1: 53–63.
34. Duncan A., R.Z. Klekowski, 1975: Parameters of an energy budget. In: Methods for ecological bioenergetics [Grodziński W., R.Z. Klekowski, A. Duncan (ed.)]. Oxford Blackwell Sci. Publ.: 97–148. (IBP Handb. 24).
35. Dziekońska J., 1956: Badania nad wczesnymi stadiami rozwojowymi ryb. I. Badania nad rozwojem embrionalnym leszcza (*Abramis brama* L.) z Zalewu Wiślanego. Pol. Arch. Hydrobiol., 3: 291–305.
36. Dziekońska J., 1958: Badania nad wczesnymi stadiami rozwojowymi ryb. II. Wpływ niektórych warunków środowiska na rozwój embrionalny leszcza (*Abramis brama* L.) w Zalewie Wiślanym. Pol. Arch. Hydrobiol., 4: 194–206.
37. Embury G.C., 1934: Relation of temperature to the incubation periods of eggs of four species of trout. Trans. Am. Fish. Soc., 64: 281–292.
38. Epler P., K. Bieniarz, L. Horoszewicz, 1981: Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench *Tinca tinca* (L.). Part III. Histological characteristic of ovaries. Pol. Arch. Hydrobiol., 28, 2: 197–205.
39. Filuk J., 1962: Studia nad biologią i połowami sandacza Zalewu Wiślanego. Prace MIR, A, 11: 225–274.
40. Fry F., 1957: The aquatic respiration of fish. In: The physiology of fishes. 1. Metabolism [Brown M.E. (ed.)]. Academic Press, New York: 1–63.

41. Garside E.T., 1959: Some effects of oxygen in relation to temperature on the development of lake trout embryos. *Can. J. Zool.*, 37: 689–698.
42. Gąsowska M., 1962: Klucze do oznaczania kręgowców Polski. Cz. I. Kragłoste i ryby. PWN, Warszawa.
43. Geldhauser F., 1995: Some aspects of embryonic and larval development of tench (*Tinca tinca* (L.)). *Pol. Arch. Hydrobiol.* 42, 1–2: 87–95.
44. Gisbert E., P. Williot, F. Castello-Orvay, 2000: Influence of egg size on growth and survival of early stages of Siberian sturgeon (*Acipenser baeri*) under small scale hatchery conditions. *Aquaculture*, 183, 1–2: 83–94.
45. Goryczko K., 1965: Tarło pstrągów tęczy w listopadzie 1958. *Gospod. Rybna*, 4: 10–11.
46. Gottwald S., C. Nagieć 1967: Rozwój zarodkowy i przebieg wykluwania się stynki. *Rocz. Nauk. Rol.* 90, 1: 60–79.
47. Górny W., 1988: Wpływ obniżania temperatury wody na czas inkubacji ikry oraz ilość i jakość wylęgu karpia. *Gospod. Rybna*, 10: 6–8.
48. Gray J., 1928: The growth of fish. III. The effect of temperature on the development of the eggs *Salmo fario*. *Brit. J. Exptl. Biol.*, 6: 125–130.
49. Gunnes K., 1979: Survival and development of atlantic salmon eggs and fry at three different temperatures. *Aquaculture*, 16: 211–218.
50. Guomin Wu, Chen Kunci, Luo Jianren, Lin Guoguang, Li Dajiang, Li Hengsong, 1998: The effects of salinity on embryonic development of *Clarias fuscus*, *Clarias lazera* and their hybrid F sub (1). *J. Fish Sci. China*, Zhongguo-Shuichan-Kexue, 5, 3: 43–46.
51. Hamel P., P. Magnam, M. Lapointe, P. East, 1997: Timing of spawning and assessment of a degree-day model to predict the in situ embryonic developmental rate of white sucker, *Catostomus commersoni*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54: 2040–2048.
52. Hamor T., E.T. Garside, 1976: Developmental rates of embryos of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in response to various levels of temperature, dissolved oxygen, and water exchange. *Can. J. Zool.*, 54: 1912–1917.
53. Hardy R.N., 1976: *Temperatura a życie zwierząt*. PWN, Warszawa.

54. Hayes F.R., D. Pelluet, E. Gorham, 1953: Some effect of temperature on the embryonic development of the salmon (*Salmo salar*). Can. J. Zool., 31: 42–52.
55. Hazard T.P., R.E. Eddy, 1951: Modification of the sexual cycle in brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by control of light. Trans. Amer. Fish. Soc., 80: 158–162.
56. Hein M., 1907a: Zur Biologie der Forellenbrut. II. Über die absolute Druckfestigkeit der Bachforelleneier. Allg. Fish. Ztg., 32: 334–338.
57. Hein M., 1907b: Zur Biologie der Forellenbrut. III. Über die Wirkungen von Druck, Stoß und Fall auf die Entwicklung der Bachforelleneier, Allg. Fish. Ztg., 32: 383–387, 398–404.
58. Hendry A.P., J.E. Hensleigh, R.R. Reisenbichler, 1998: Incubation temperature, developmental biology, and the divergence of sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) within Lake Washington. Can. J. Fish Aquat. Sci., 55, 6: 1387–1394.
59. Herzig A., H. Winkler, 1986: The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Vimba vimba*. J. Fish Biol., 28: 171–181.
60. Horoszewicz L., 1981: Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench *Tinca tinca* (L.). Part I. Design for the experiment and seasonal changes in condition factors of spawners. Pol. Arch. Hydrobiol., 28, 2: 169–186.
61. Horoszewicz L., K. Bieniarz, P. Epler, 1981: Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench *Tinca tinca* (L.). Part IV. Duration and temperature of spawnings. Pol. Arch. Hydrobiol., 28, 2: 207–216.
62. Ivanov P.P., 1949: Dejstvie niskoj temperatury na niekotoryje stadii razvitiia lososia. Uč. Zap. LGU, 113: 54–61.
63. Ivlieva I.V., 1981: Temperatura sriedy i skorost' energetičeskogo obmiena u vodnych žyvtynych. Kiev.
64. Jaworski A., 2000: Model bilansu energetycznego u zarodków i larw ryb w okresie odżywiania endogennego. Praca doktorska. AR Szczecin.

65. Jensen J.O.T., D.F. Alderdice, 1983: Changes in mechanical shock sensitivity of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) eggs during incubation. *Aquaculture*, 32: 303–312.
66. Jensen J.O.T., D.F. Alderdice, 1984: Effect of temperature on short-term storage of eggs and sperm of chum salmon (*Oncorhynchus keta*). *Aquaculture*, 37: 251–265.
67. Jensen J.O.T., D.F. Alderdice, 1989: Comparison of mechanical shock sensitivity of eggs of five Pacific salmon (*Oncorhynchus*) species and steelhead trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*, 78: 163–181.
68. Jonassen T.M., A.K. Imsland, S.O. Stefansson, 1999: The interaction of temperature in fish size on growth of juvenile halibut. *J. Fish Biol.*, 54: 556–572.
69. Jungwirth M., H. Winkler, 1984: The temperature dependence of embryonic development of grayling (*Thymallus thymallus*), Danube salmon (*Hucho hucho*), arctic char (*Salvelinus alpinus*) and brown trout (*Salmo trutta fario*). *Aquaculture*, 38: 315–327.
70. Kaj J., K. Lewicka, 1962: Wpływ wielkości ikry w jajnikach troci (*Salmo trutta* L.) na rozwój embrionalny i postembrionalny. *Rocz. WSR w Poznaniu*, 12: 55–68.
71. Kamler E., 1992: Endogenous feeding period. In: *Early Life History of Fish – Energetics Approach* [Kamler E. (ed.)]. Chapman & Hall, London: 107–175.
72. Kamler E., T. Kato, 1983: Efficiency of yolk utilization by *Salmo gairdneri* in relation to incubation temperature and egg size. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 30, 3, 271–306.
73. Kamler E., J. Stachowiak, 1992: Egg size and reproductive effort in tench (*Tinca tinca* (L.)) females from heated waters. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 39, 1: 101–107.
74. Kamler E., M. Szلاميńska, M. Kuczyński, J. Hamáčková, J. Kouřil, R. Dąbrowski., 1994: Temperature-induced changes of early development and yolk utilization in the African catfish *Clarias gariepinus*. *J. Fish Biol.*, 44: 311–326.
75. Kamler E., H. Keckeis, E. Bauer-Nemeschkal, 1998: Temperature-induced changes of survival, development and yolk partitioning in *Chondrostoma nasus*. *J. Fish Biol.*, 53, 3: 658–682

76. Kane J.W., M.M. Sternheim, 1988: Fizyka dla przyrodników. PWN, Warszawa.
77. Kaur K., H.S. Toor, S. Virk 1986: Development and survival of *Cyprinus carpio* Linn. eggs at different temperatures. Indian. J. Ecol., 13, 2: 324–328.
78. Killeen J., H.A. McLay, I.A. Johnston, 1999: Development of *Salmo trutta* at different temperatures, with a quantitative scoring method for intraspecific comparisons. J. Fish Biol., 55: 382–404.
79. Klinkhardt M.B., A.A. Stroganov, D.A. Pavlov, 1987: Motoricity of Atlantic salmon embryos (*Salmo salar* L.) at different temperatures. Aquaculture, 64: 219–236.
80. Klekowski R.Z., Z. Fischer, 1993: Bioenergetyka ekologiczna zwierząt zmiennocieplnych. PAN, Warszawa.
81. Kokurewicz B., 1969: The influence of temperature on the embryonic development of the perches: *Perca fluviatilis* L. and *Lucioperca lucioperca* (L.). Zool. Pol., 19, 1: 47–67.
82. Kokurewicz B., 1970: The effect of temperature on embryonic development of *Tinca tinca* (L.) and *Rutilus rutilus* (L.), Zool. Pol., 20, 3: 317–337.
83. Kokurewicz B., 1971: Warunki termiczne a rozród niektórych gatunków ryb. IRŚ Olsztyn, Zakład Upowszechniania Postępu 47: 1–16.
84. Kokurewicz B., 1978: Wpływ temperatury na rozwój zarodkowy lipienia europejskiego. Gospod. Rybna, 2: 6–8.
85. Kokurewicz B., 1981: Effect of different thermal regimes on reproductive cycles of tench *Tinca tinca* (L.). Part VII. Embryonic development of progeny. Pol. Arch. Hydrobiol., 28, 2: 243–256.
86. Kokurewicz B., A. Witkowski, 1993: The effect of constant incubation temperature on the number of vertebrae in the tench *Tinca tinca* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.) and perch *Perca fluviatilis* L. Zool. Pol., 38: 107–122.
87. Korwin-Kossakowski M., 1997a: Inkubacja ikry amura białego *Ctenopharyngodon idella* Val. w wysokich temperaturach. I. Niektóre czynniki wpływające na śmiertelność. Komunikaty Ryb., 3: 11–13.
88. Korwin-Kossakowski M., 1997b: Inkubacja ikry amura białego *Ctenopharyngodon idella* Val. w wysokich temperaturach. II. Skrócenie czasu rozwoju. Komunikaty Ryb., 6: 2–4.

89. Kopiejewska I., 1991: Świnka. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa.
90. Korzelecka A., 1999: Motoryka embrionalna u ryb kostnoszkieletowych. Praca doktorska. Akademia Rolnicza w Szczecinie.
91. Korzelecka A., M. Bonisławska, A. Winnicki, 1998: Structure, size and spatial distribution of perch (*Perca fluviatilis* L.) egg components during incubation. Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, 1, 1, <http://www.ejpau.media.pl/Journal/english/series/1998/fisheries/art>.
92. Košelev B. V., 1984: Ekologija razmnóženija ryb. Izd. Nauka, Moskva.
93. Kowalska A., 1957: Przyczynek do zagadnienia czasu trwania rozwoju embrionalnego pstrąga potokowego (*Salmo trutta m. fario* L.) Zesz. Nauk. Univ. im Bieruta, Ser. biol, 2: 53–60.
94. Kowalska A., 1959: O wpływie temperatury na rozwój embrionalny pstrąga potokowego (*Salmo trutta m. fario* L.). Przegl. Zool., 3: 253–259.
95. Krishna D., 1953: Effect of changing pH in developing trout eggs and larvae. Nature, 171: 343.
96. Krogh A., 1914: The quantitative relation between temperature and standard metabolism in animals. Inst. Z. Physiol. Chem. Biol., 1: 491–508.
97. Krogh A., 1916: The respiratory exchange of animals and man. Longmans Green, London. (Monographs in Biochemistry).
98. Krogh A., 1941: The comparative physiology of respiratory mechanisms. Univ. of Pennsylvania Press, Philadelphia: 172.
99. Kryżanovskij S.G. 1949: Ekologo-morfologičeskie zakonomiernosti razvitia karpovyh, viunovyh i somovyh ryb (Cyprinoidei i Syluroidei). Trudy In-ta Morfologii Životnyh im. Sieviercova, AN SSSR: 5–338.
100. Kryżanovskij S.G., 1953. Osobennosti zrelyh jaic kostistyh ryb. Vopr. Ichtiol., 1: 37–62.
101. Krzywosz T., 2000a: Amur biały *Ctenopharyngodon idella*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 214–220.
102. Krzywosz T., 2000b: Tołpyga pstra *Aristichthys nobilis*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 291–294.
103. Kubiak K., A. Tórz, A. Nędzarek, 1999: Analityczne podstawy hydrochemii. Wyd. Akademii Rolniczej w Szczecinie.

104. Kucharczyk D, M. Łuczyński, R. Kujawa, P. Czerkies, 1997: Effect of temperature on embryonic and larval development of bream (*Abramis brama* L.). Aqat. Sci. 59: 214–224.
105. Kucharczyk D, M. Łuczyński, R. Kujawa, R. Kamiński, D. Ulikowski, P. Brzuzan, 1998: Influences of temperature and food on early development of bream (*Abramis brama* L.). Arch. Hydrobiol., 141, 2: 243–256.
106. Kujawa R., A. Mamcarz, D. Kucharczyk, 1997: Effect of temperature on embryonic development of asp (*Aspius aspius* L.). Pol. Arch. Hydrobiol. 44, 1–2: 139–143
107. Kujawa R., D. Kucharczyk, A. Mamcarz, 1998: Wpływ temperatury na tempo wzrostu larw bolenia (*Aspius aspius* L.) podchowrywanych w warunkach kontrolowanych. Komunikaty Ryb., 6: 29–31.
108. Kulmatycki W., 1925: Notatki o próbach wylęgu ikry ryb łososiowatych bez przepływu wody. Arch. Ryb. Pol., 1: 165–194.
109. Lange N.O, E.H. Dimitrieva, R.B. Islamgazieva, 1975: Osobiennosti razvitija žerecha *Aspius aspius* (L.) niżniego tiečenija r. Ural. Osobiennosti razvitija ryb v različnych estetviennych i eksperimentalnych uslovijach. AN SSSR Izd. Nauka, Moskva: 3–32.
110. Lecyk M., 1965: Effect of temperature on the rate of embryonic development of *Esox lucius* L. Zool. Pol., 15, 2: 101–110.
111. Ljubitzkij, A.J., 1934/35: Zur erforschung des Temperatureffekts in der Morphogenese. II. Einfluss der Temperatur auf die Etwicklungsgeschwindigkeit und wachstum des Embryos von *Salmo trutta* m. *fario* L. Zool. Jb., Abt. für Allg. Zool. und Physiol. der Tiere., 54: 405–422.
112. Lowe D.S., W.G. Heath, 1969: Behavioral and physiological responses to temperature in the desert pupfish *Cyprinodon macularius*. Physiol. Zool., 42: 53–59.
113. Łuczyński M., 1987: Uwarunkowania termiczne wczesnego rozwoju osobniczego *Coregoninae*. Acta Acad. Agricult. Techn. Olst., Protectio Aqarum et Piscatoria, No 14, Suppl. D.
114. Łuczyński M., A. Kirklewska, 1984: Dependence of *Coregonus albula* embryogenesis rate on the incubation temperature. Aqaculture, 42: 43–55.

115. Łuczyński M, R. Kolman, Cz. Grudniewski, 1979: Próba opóźniania wykluwania się sielawy przez inkubację ikry w niskiej temperaturze. Gospod. Ryb., 2: 3–6.
116. Łuczyński M., B. Szutkiewicz, 1984: Zależność długości ciała i rozmiarów woreczka żółtkowego wylęgu sielawy od temperatury inkubacji. Gospod. Ryb., 1, 7–9.
117. Makeeva A.P., D.S. Pavlov, 2000: Morfologičeskaja charakteristika i osnovnyje priznaki dla opriedielenija ikry ryb priesnych vod Rossiji. Vopr. Ichtiol., 40, 6: 780–791.
118. Mamcarz A., 2000: Boleń *Aspius aspius*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 294–300.
119. Marckmann K., 1954: Is there any correlation between metabolism and number of vertebrate and other meristic characters in the sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) Medd. Danmarks Fisk. og Hav undersogelser., 1, København.
120. Matschak T.W., T. Hopcroft, P.S. Mason, A.R. Crook, N.C. Stickland, 1998: Temperature and oxygen tension influence the development of muscle cellularity in embryonic rainbow trout. J. Fish Biol., 53, 3: 581–590.
121. Młyniec B., 1991: Różanka. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 286–289.
122. Mourisier P., 1918: L'incubation des oeufs de truite en milieu stérile et pauvre en oxygène. Extrait d. Procès-de la Soc. Vandoise des Sc. Nat.
123. Muntian S.P., 1967: Vlijaniye postojannyh temperatur inkubacji na chod vyluplenija i morfologičeskije osobiennosti embrionov sudaka. V: Obmien vieščestv i biologija ryb. Izd. Nauka, Moskva.
124. Muntian S.P., 1975: Vyluplenie zarodyšej sudaka pri različnych temperaturach inkubacji. V: Osobiennosti razvitija ryb v različnych jestiestviennyh i ekperimentalnych uslovijach. Izd. Nauka, Moskva: 66–89.
125. Nikiforov N.A., B.Z. Trusov, 1950: Vlijaniye tempieratury na embrionalnoe razvitije ryb. Dokl. AN SSSR, 73: 209–211.
126. Nikolskij G.W., 1954: Častnaja ichtiologia. Izd. Sovietskaja nauka, Moskva.
127. Opaliński K., 1974: Standard, routine, and active metabolism of the Antarctic amphipod *Paramorea walkeri* Stebbing. Pol. Arch. Hydrobiol. 21, 3/4: 423–429.

128. Orska J., 1956: The influence of temperature on the skeleton in Teleost. Zool. Pol., 7: 271–325.
129. Overnell J., 1997: Temperature and efficiency of development during endogenous feeding in herring embryos and yolk-sack larvae. J. Fish Biol., 50: 358–365.
130. Parra G., I. Ronnestad, M. Yufera, 1999: Energy metabolism in eggs and larvae of the Senegal sole. J. Fish Biol., 55: 205–214.
131. Pauly D., R.S.V. Pullin, 1988: Hatching time in spherical, pelagic, marine fish eggs in response to temperature and egg size. Environ. Biol. Fish., 22, 4: 261–271.
132. Pavlov D.A., 1985: Vlijanije temperatury na rannoj ontogenezi siemgi *Salmo salar* L. (Salmonidae). Vopr. Ichtiol., 25, 1: 116–126.
133. Pavlov D.A., F. Fribrich, 1981: Temp embrionalno-ličinočnogo razvitija siemgi (*Salmo salar*). Nauč. Dokl. Vyžš. Škol., 4: 45–51.
134. Pavlov D.A., A.M. Šadrin, 1998: Formirovanije izmienčvosti čisla miomierov i pozvonkov v rannem ontogenezie bielomorskoj sieldi *Clupea pallasii marisalbi* pod vlijanijem temperatury. Vopr. Ichtiol., 38, 2: 241–251.
135. Peňáz M., M. Prokeš, J. Kouřil, J. Hamáčková, 1983: Early development of the carp *Cyprinus carpio*. Acta Sc. Nat. Brno, 17, 2: 1–39.
136. Pietrova Z.I., 1956: Procesy rosta i differencirovki u zarodyšej niekotorych ryb, razvivajuščichsia v uslovijach povyšenoj solionnosti. Uč. Zap. LGU., 23: 118–122.
137. Privolnjev T.I., A.M Razumovskij, 1939: Vlijanie ponižennoj temperatury na raznyje stadii razvitia ikry lešča (*Abramis brama*). Dokl. AN SSSR, 23, 6: 602–605.
138. Puczkow N.W., 1962: Fizjologia ryb. PWN, Warszawa.
139. Rakusa-Suszczewski S., 1975: Respiration and osmoregulation as the expression of the adaptation of the invertebrates and fishes to life under hypostenothermic conditions. Pol. Arch. Hydrobiol., 22, 4: 521–552.
140. Rakusa-Suszczewski S., 1980: Hypostenothermic organisms. Pol. Polar Res. 1, 4: 231–241.

141. Rana J.J., 1990a: Influence of incubation temperature on *Oreochromis niloticus* (L.) eggs and fry. I. Gross embryology, temperature tolerance and rates of embryonic development. *Aquaculture*, 87: 165–181.
142. Rana J.J., 1990b: Influence of incubation temperature on *Oreochromis niloticus* (L.) eggs and fry. II Survival, growth and feeding of fry developing solely on their yolk reserves. *Aquaculture*, 87: 183–195.
143. Rechulicz J., 2000: Wpływ temperatury inkubacji na rozwój gruczołów wyklucia i wybrane parametry hodowlane u jazia – *Leuciscus idus* (L.). Praca doktorska. Akademia Rolnicza w Lublinie.
144. Reibisch J., 1902: Über den Einfluss der Temperatur auf die Entwicklung von Fisch-Eiern. *Wiss. Meeresuntersuch.* Kiel, n.f., 6: 213–231.
145. Reznichenko P.N., M.V. Gulibov, N.V. Kotlarevskaja, 1968: Vyživaniye ikry lina *Tinca tinca* (L.) pri postojannykh temperaturach ikubacii. *Vopr. Ichtiol.* 8, 3: 492–499.
146. Ryžkov L.P., 1979: Influence of temperature on morphology and physiology of salmonid embryos, larvae and alevins. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 26, 3: 397–425.
147. Scheminzky F., F. Gauster, 1924: Beiträge zur physikalisch-chemischen Biologie der Forellenentwicklung. I. Mitteilung: Die Schädigung der Membran des Forelleneies durch den elektrischen Strom. *Arch. f. Mikroskop. Anat. u. Entwicklungsmech.*, 101: 1–39.
148. Shelford V.E., 1913: *Animal Communities in Temperate America*. University of Chicago Press, Chicago.
149. Sieviercov A., 1967a: Sovremennyye problemy evolucionnoy teorii. *Leninograd*.
150. Sieviercov A., 1967b: Glavnye napravlenija evolucionnogo processa. *Moskva*.
151. Sokolov L.I. 1965: Sozrevaniye i plodovitos't sibirskogo osietra *Acipenser baeri* Br. riei Leny. *Vopr. Ichtiol.*, 5, 1: 70–80.
152. Stanisław A., 1998: *Przystępny kurs statystyki w oparciu o program STATISTICA PL na przykładach z medycyny*. StatSoft Polska, Kraków.
153. Stegman K., A. Przybysławski 1949: Wpływ niskiej temperatury na ikrę i wylęg sandacza i karpia. *Przegląd Rybacki*, 9, 9: 339–346.

154. Stroganov N.S., 1939: K aklimatyzaciji gambuzji w sieviernych širotach, 1-e soobščenie. Diejstvije tempertury na sootnošenje processov gazoobmiena i azotnogo obmiena u *Gambusia holbrooki*. Uč. Zap. MGU, vyp. 33.
155. Stroganov N.S., 1940: Fizjologičeskaja adaptacija i gazoobmien u ryb. Dokl. AN SSSR, Novaja seria, 28, vyp. 8.
156. Swift D.R., 1965: Effect of temperature on mortality and rate of development of the eggs of the windermere char (*Salvelinus alpinus*). J. Fish. Res. Bd Can., 22: 913–917.
157. Szczerbowski A., M.J. Łuczyński, D. Kucharczyk, 1999: Wpływ temperatury na wzrost i przeżywalność narybku okonia (*Perca fluviatilis* L.) podchowyanego w obiegu zamkniętym. Komun. Ryb. 6: 25–27.
158. Tadajewska M., 2000a: Jaź *Leuciscus idus*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 314–318.
159. Tadajewska M., 2000b: Kleń *Leuciscus cephalus*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 318–322.
160. Tåning A. V., 1952: Experimental study of meristic characters in fishes. Biol. Rev., 27.
161. Tatarko K.I., 1965: Vlijaniye temperatury na embrionalnoje razvitije prudovogo karpa. Hidrobiol. Žurn., Kiev 1/19: 62–66.
162. Tatarko K.I., 1968: Vlijaniye tempieratury na merističeskije priznaki ryb. Vopr. Ichtiol., 3 (50): 425–439.
163. Thorpe J.E., M.S. Miles, D.S. Keay, 1984: Developmental rate, fecundity and egg size in atlantic salmon, *Salmo salar* L. Aquaculture, 43: 289–305.
164. Tilney R.L., T. Hecht, 1993: Early ontogeny of *Galeichthys feliceps* from the south east coast of South Africa. J. Fish Biol., 43: 183–212.
165. Timošina L.A., 1972: Embrionalnoje razvitije radužnoj foreli *Salmo gairdneri irrideus* Gibb. pri raznyh temperaturach. Vopr. Ichtiol., 12, 3: 471–478.
166. Usher M.L., N.C. Stickland, J.E. Thorpe, 1994: Muscle development in Atlantic salmon (*Salmo salar*) embryos and the effect of temperature on muscle cellularity. J. Fish Biol., 44: 953–964.
167. Wallace J.C., T.G. Heggberget, 1988: Incubation of eggs of Atlantic salmon (*Salmo salar*) from different norwegian streams at temperatures below 1°C. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 193–196.

168. Wawrzyniak W., 1998: Termodynamika dla przyrodników. Wyd. Nauk. Uniwersytetu Szczecińskiego.
169. Wieser W., 1973: Temperature relations of Ectotherms: a speculative review. In: Temperature relations of ectothermic organisms [Wieser W. (ed.)]. Springer Verlag, Berlin: 1–23.
170. Weltzien F.A., M. Planas, H.J. Fyhn, 1999: Temperature dependency of early growth of turbot (*Scophthalmus maximus* L.) and its implications for developmental progress. J. Exp. Mar. Biol. Ecol., 242, 2: 201–210.
171. Wilkońska H., H. Żuromska, 1981: Effect of environmental factors and egg quality on the mortality of spawn in *Coregonus albula* (L.) and *Coregonus lavaretus* (L.). Pol. Arch. Hydrobiol., 29: 123–157.
172. Winnicki A., 1967: Embryonic development and growth of *Salmo trutta* L. and *Salmo gairdneri* Rich. in conditions unfavourable to respiration. Zool. Pol., 17: 45–58.
173. Winnicki A., 1968a: Rola i właściwości osłonek jajowych ryb łososiowatych. Praca habilitacyjna, Wyd. WSR, Olsztyn.
174. Winnicki A., 1968b: Respiration of the embryos of *Salmo trutta* L. and *Salmo gairdneri* Rich. in media differing in gaseous diffusion rate. Pol. Arch. Hydrobiol. 15 (28), 1: 24–38.
175. Winnicki A., R. Bartel, K. Goryczko., 1968: The effect of temperature on the uptake of water by the eggs and on the herdening of the egg membranes in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Rich. Zool. Pol., 18, 4: 431–441.
176. Winnicki A., A. Korzelecka, 1997: Morphomechanical aspects of the development of the bleak (*Alburnus alburnus* L.). Acta Ichthyol. Piscat., 27, 2: 17–27.
177. Witkowski A., 2000: Głowacica *Hucho hucho*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 400–405.
178. Wood A.H., 1932: The effect of temperature on the growth and respiration of fish embryos (*Salmo fario*). J. Exp. Biol., 9: 271–276.
179. Woynarovich E., 1955: Neuere Methoden der künstlichen Vermehrung von Süßwasser-Nutzfischen in Ungarn. Dtsch. Fisch. Zeit., 10: 331–338.
180. Vernidub M.F., 1947: O specifičnosti diejstvija solievych raztvorov na razvivajuščijesja jaja ryb. Dokl. AN SSSR, 58, 3: 493–496.

181. Vinberg G.G., 1983: Temperaturnyj koefficient vant-Goffa i uravnenije Arrieniusa v biologii. Žurn. Obšč. Biol., 44, 1: 31–42.
182. Vinberg G.G., 1987: Zavisimost' skorosti ontogenetičeskogo razvitija ot temperatury. In: Produkcionno-gidriobiologičeskie Issliedowanija Vodnych Ekosistem [Alimov, A.F. (ed.)]. Tr. Zool. In-ta AN SSSR, 165, 5–34.
183. Załachowski W., 1997: Ryby. PWN, Warszawa.
184. Załachowski W., 1998: Koza (*Cobitis taenia*). W Encyklopedia rybacko-wędkarska [J. Szczerbowski (red.)]. IRŚ, Olsztyn: 149-150.
185. Załachowski W., 2000: Płoc *Rutilus rutilus*. W: Ryby słodkowodne Polski [M. Brylińska (red.)]. PWN, Warszawa: 273–278.
186. Zotin A.I., 1961: Fiziologija vodnogo obmiena u zarodyšej ryb i krugloro-tych. Izd. AN SSSR, Moskva.
187. Żuomska H., 1967: Niektóre przyczyny śmiertelności jaj i larw płoci (*Ruti-lus rutilus* L.) na tarliskach jeziorowych. Rocz. Nauk. Rol. 90, 3: 557–579.
188. Żuomska H., 1981: Effect of different thermal regimes on reproductive cy-cles of tench *Tinca tinca* (L.). Part VI. Estimation of milt quality. Pol. Arch. Hydrobiol., 28, 2: 229–241.

9. DOKUMENTACJA

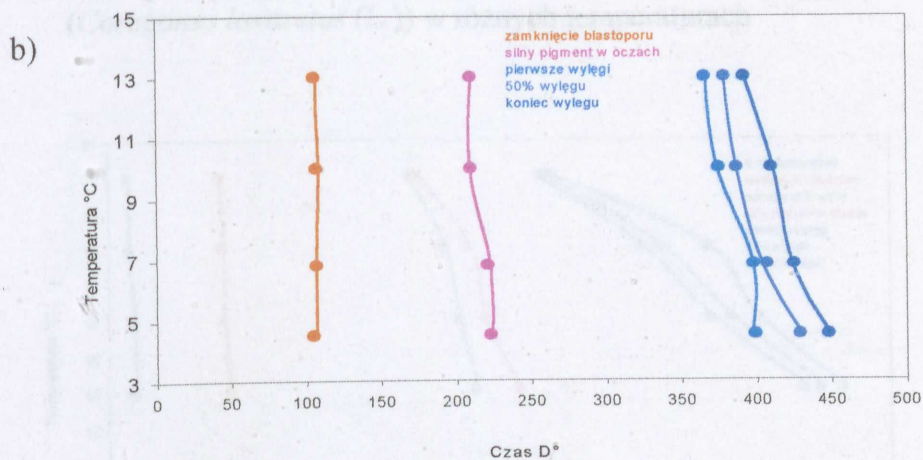
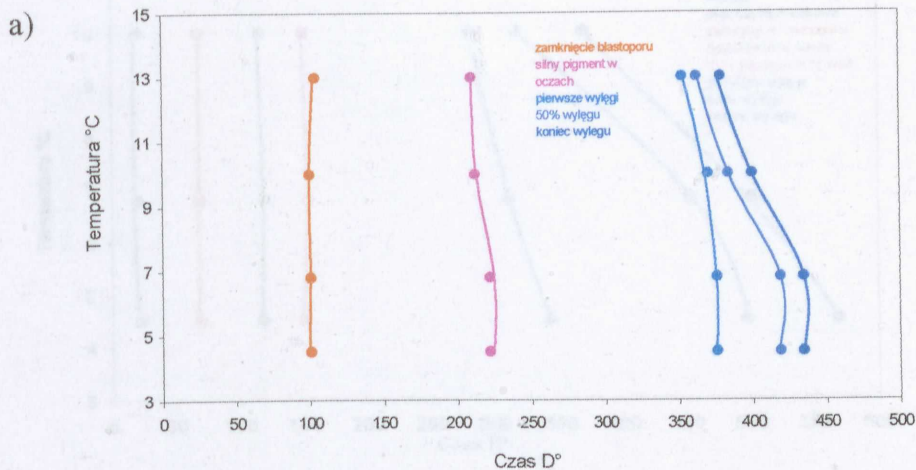
- Rycina 1 Zestaw urządzeń do inkubacji jaj w wannach kontrolowanych i w obiegu zamkniętym wody (zamieszczona w tekście str. 27)
- Rycina 2 Rejestrator temperatury AKO 15710 (zamieszczona w tekście str. 28)
- Rycina 3 Zestaw do rejestracji przebiegu embriogenezy *in vivo* (zamieszczona w tekście str. 30)
- Rycina 4 Czas trwania rozwoju zarodkowego w temperaturach optymalnych – podany w stopniach (D°) dla 10 gatunków ryb (zamieszczona w tekście str. 36)
- Rycina 5 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) w różnych temperaturach inkubacji (zamieszczona w tekście str. 37)
- Rycina 6 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego węzła (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) w różnych temperaturach inkubacji (zamieszczona w tekście str. 37)
- Rycina 7 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) w różnych temperaturach:
a) samica nr 6; b) samica nr 7
- Rycina 8 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego sielawy (*Coregonus albus* (L.)) w różnych temperaturach
- Rycina 9 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego nęka (*Coregonus hoyi* (L.)) w różnych temperaturach
- Rycina 10 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego jaźgarza (*Channichthys lucius* (L.)) w różnych temperaturach
- Rycina 11 Zakresy temperatury rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) – od zapłodnienia do 50% wyłogu, z temperaturą inkubacji: a) samica nr 6; b) samica nr 7; c) samica nr 5 (1°)

Spis rycin

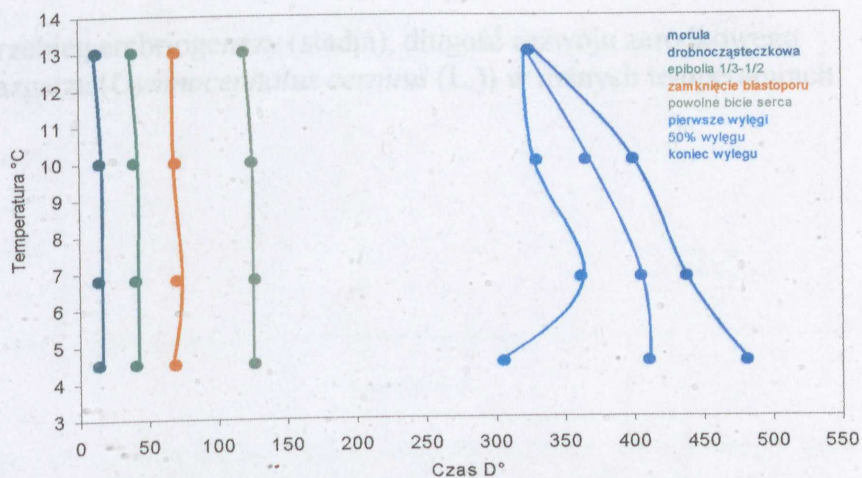
- Rycina 1 Zestaw urządzeń do inkubacji jaj w warunkach kontrolowanych i w obiegu zamkniętym wody (zamieszczona w tekście str. 27)
- Rycina 2 Rejestrator temperatury AKO 15710 (zamieszczona w tekście str. 28)
- Rycina 3 Zestaw do rejestracji przebiegu embriogenezy *in vivo* (zamieszczona w tekście str. 30)
- Rycina 4 Czas trwania rozwoju zarodkowego w temperaturach optymalnych – podany w stopniodniach (D°) dla 10 gatunków ryb (zamieszczona w tekście str. 36)
- Rycina 5 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) w różnych temperaturach inkubacji (zamieszczona w tekście str. 37)
- Rycina 6 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) w różnych temperaturach inkubacji (zamieszczona w tekście str. 37)
- Rycina 7 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) w różnych temperaturach:
a) samica nr 6; b) samica nr 7
- Rycina 8 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego sieławy (*Coregonus albula* (L.)) w różnych temperaturach
- Rycina 9 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w różnych temperaturach
- Rycina 10 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego jaźgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) w różnych temperaturach
- Rycina 11 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji:
a) samica nr 6; b) samica nr 7; c) samica nr 5 i 7

- Rycina 12 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego sielawy (*Coregonus albula* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji
- Rycina 13 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji
- Rycina 14 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) (jaja z mieszanki nr 1, 2, 3) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji
- Rycina 15 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego wzdręgi (*Scardinus erythrophthalmus* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji
- Rycina 16 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji
- Rycina 17 Proces opuszczania osłonek jajowych przez wylęgające się larwy sielawy (*Coregonus albula* (L.)) z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych (zamieszczona w tekście str. 39)
- Rycina 18 Proces opuszczania osłonek jajowych przez wylęgające się larwy jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych (zamieszczona w tekście str. 40)
- Rycina 19 Świeżo wylęgnięte larwy troci z jaj inkubowanych w temperaturach:
a) 4,5°C; b) 6,8°C; c) 10,0°C
- Rycina 20 Świeżo wylęgnięte larwy szczupaka z jaj inkubowanych w temperaturach:
a) 4,0°C; b) 10,0°C; c) 16,0°C
- Rycina 21 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw troci (*Salmo trutta* L.) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)
a) masa;
b) długość ciała;
c) objętość woreczka żółtkowego

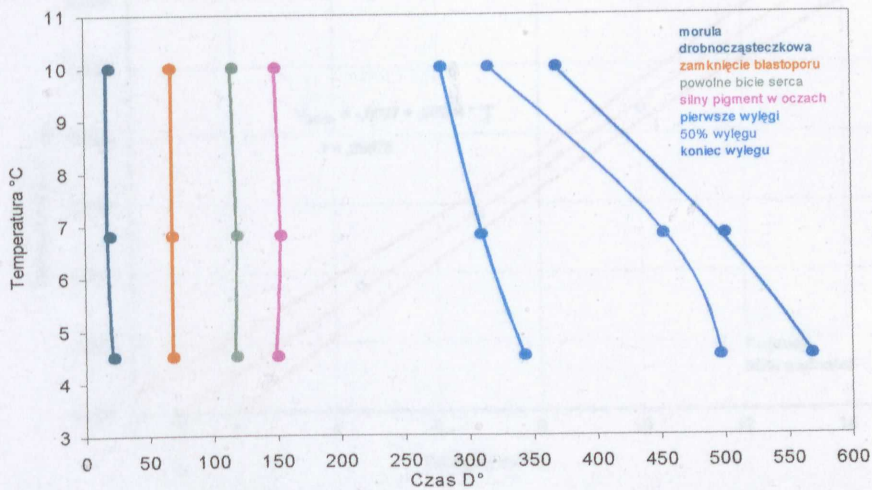
- Rycina 22 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw sielawy (*Coregonus albula* (L.)) i siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)
a) długość ciała; b) objętość woreczka żółtkowego
- Rycina 23 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw szczupaka (*Esox lucius* L.) (mieszanka nr 1 i 2) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)
a) długość ciała; b) objętość woreczka żółtkowego
- Rycina 24 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) i wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)
a) długość ciała; b) objętość woreczka żółtkowego
- Rycina 25 Średnice, objętości, powierzchnie i wartości współczynnika S/V jaj (a) i komórek jajowych (b) 14 gatunków ryb (zamieszczona w tekście str. 43)
- Rycina 26 Wartość współczynnika S/V a średnica jaj (a) i komórek jajowych (b) (zamieszczona w tekście str. 44)
- Rycina 27 Zakres temperatur na Ziemi (zielona ramka) i we Wszechświecie (K°) (zamieszczona w tekście str. 55)
- Rycina 28 Rozkład objętości jaj jazgarza (a) i sielawy (b) (zamieszczona w tekście str. 57)
- Rycina 29 Proces opuszczania osłonek jajowych przez larwy jazgarza (a) i sielawy (b) w temperaturach optymalnych (zamieszczona w tekście str. 57)



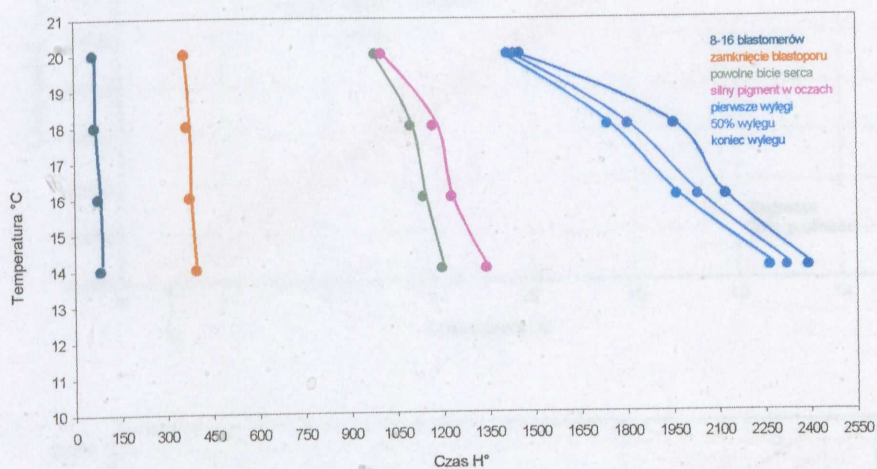
Ryc. 7 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) w różnych temperaturach:
a) samica nr 6; b) samica nr 7



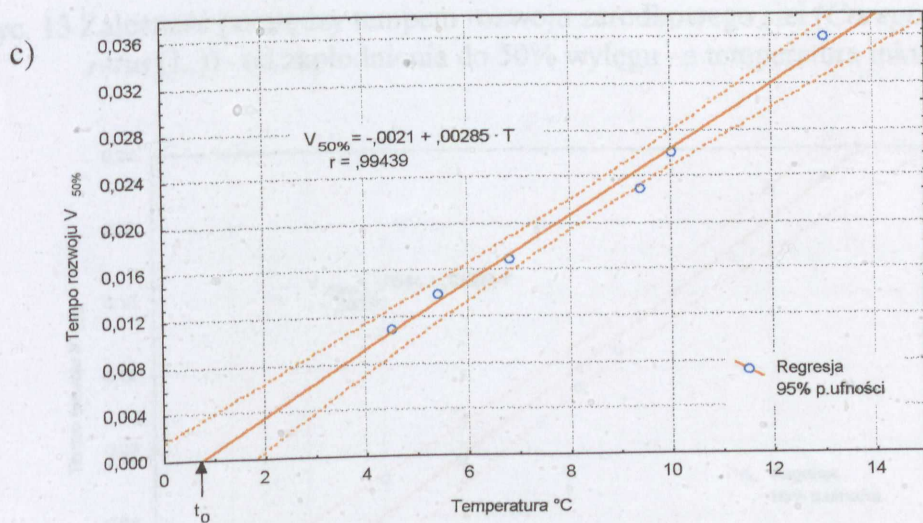
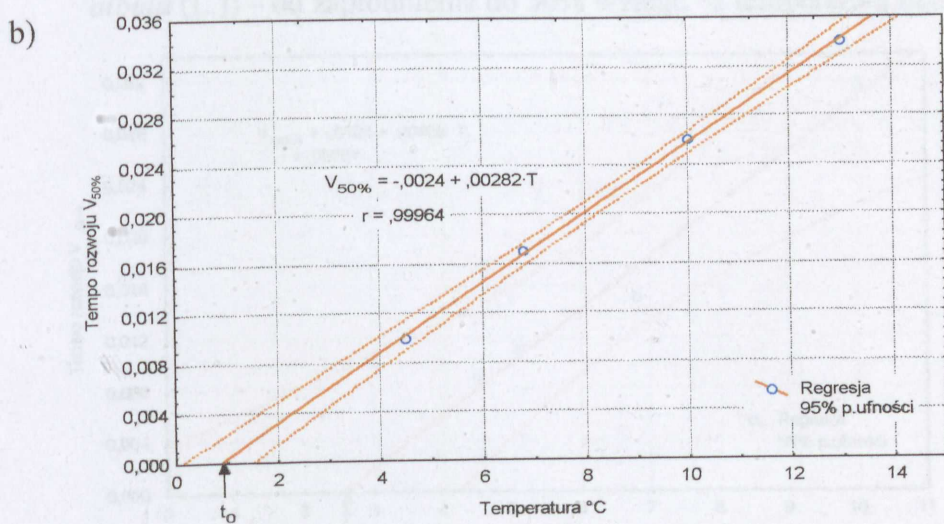
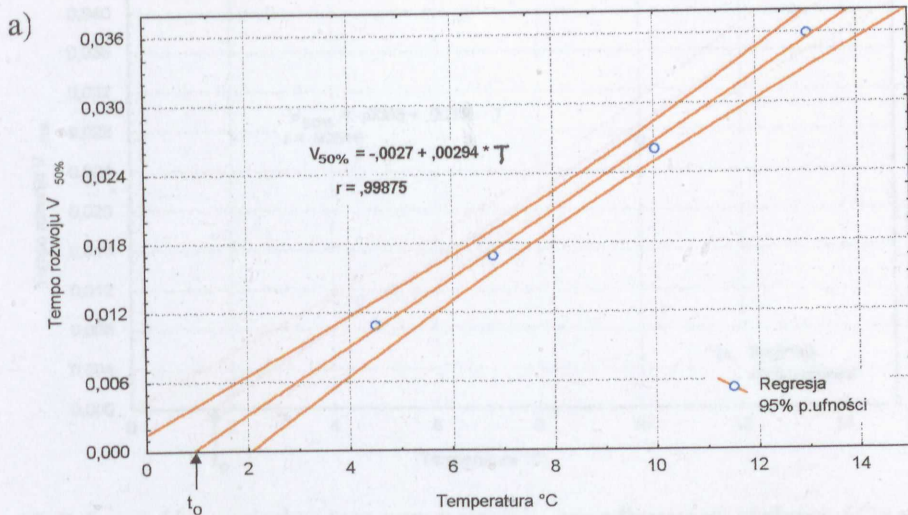
Ryc. 8 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego sielawy (*Coregonus albula* (L.)) w różnych temperaturach



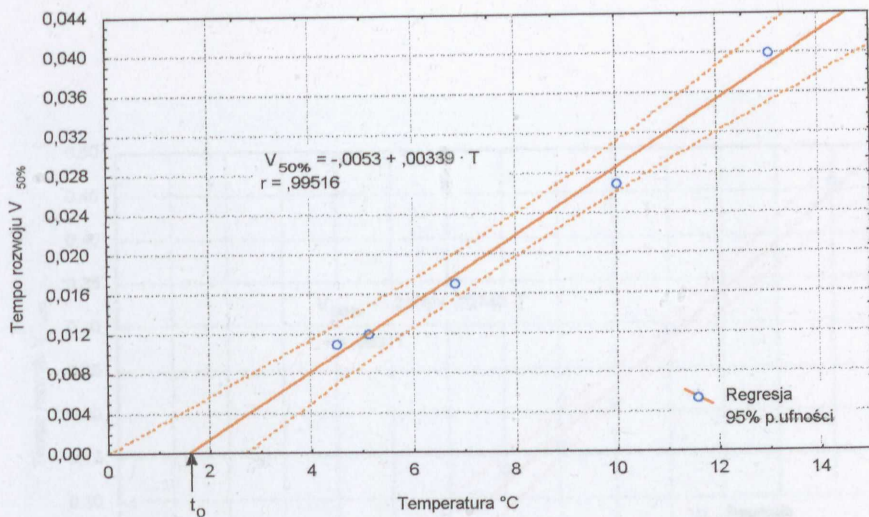
Ryc. 9 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego sieci (*Coregonus lavaretus* (L.)) w różnych temperaturach



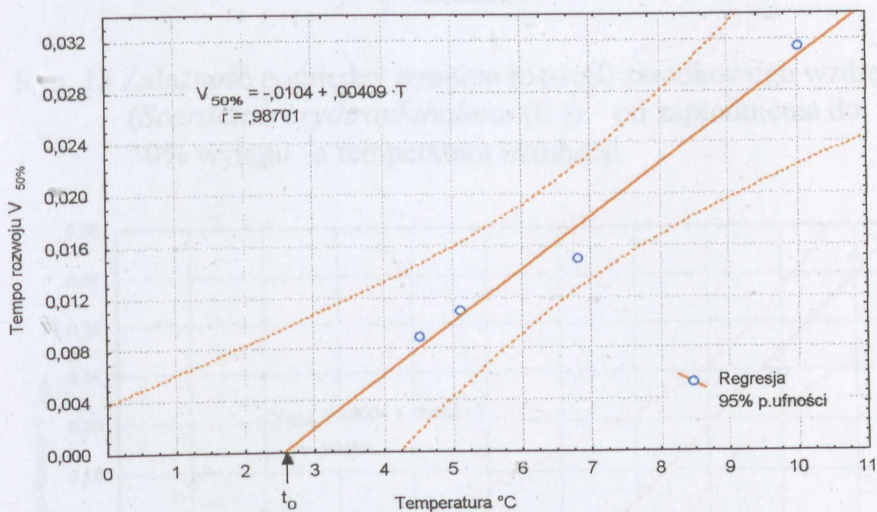
Ryc. 10 Przebieg embriogenezy (stadia), długość rozwoju zarodkowego jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) w różnych temperaturach



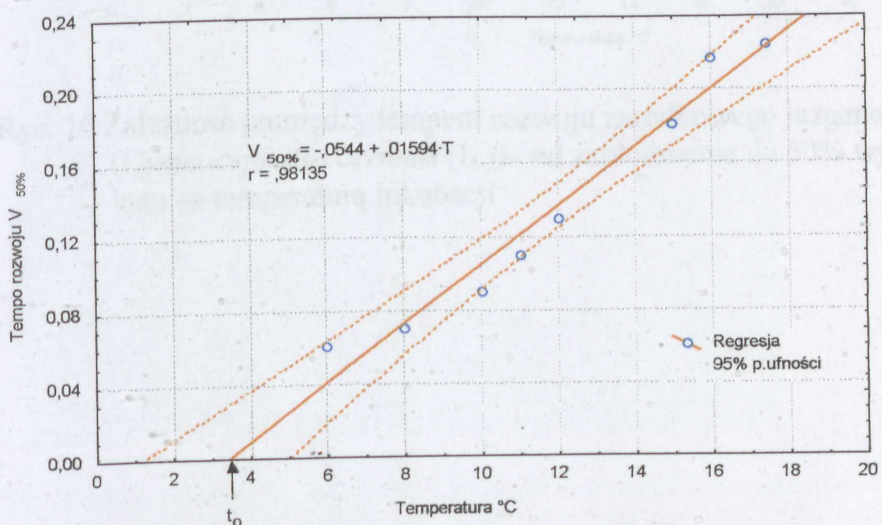
Ryc. 11 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji
 a) samica nr 6; b) samica nr 7; c) samice nr 6 i 7



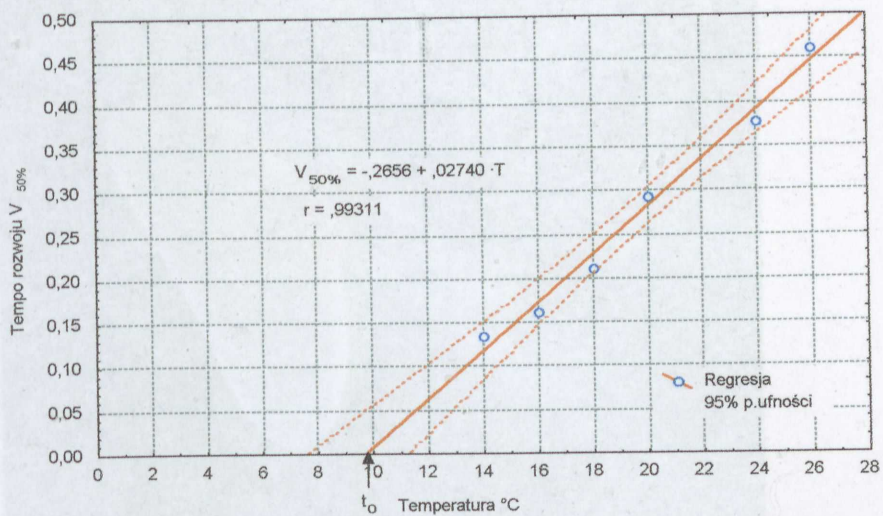
Ryc. 12 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego sielawy (*Coregonus albula* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji



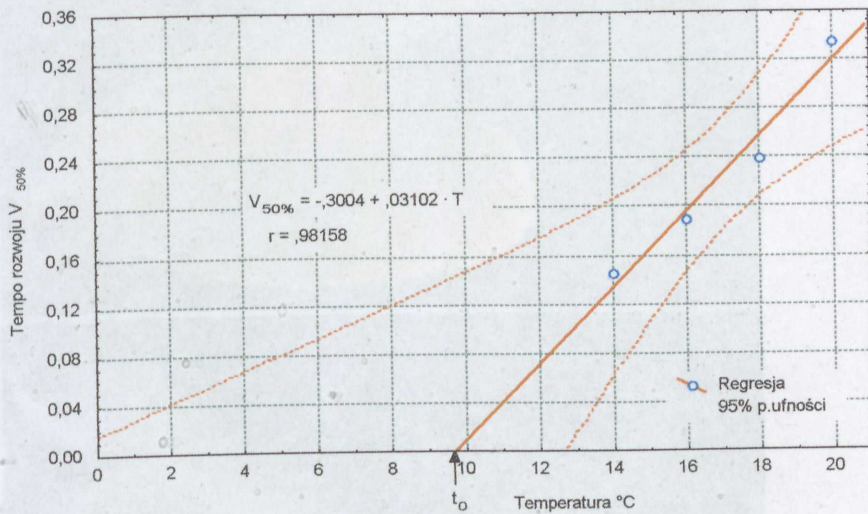
Ryc. 13 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego siei (*Coregonus lava-retus* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji



Ryc. 14 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) (jaja z mieszanki nr 1, 2, 3) – od zapłodnienia do 50% wylęgu – a temperaturą inkubacji



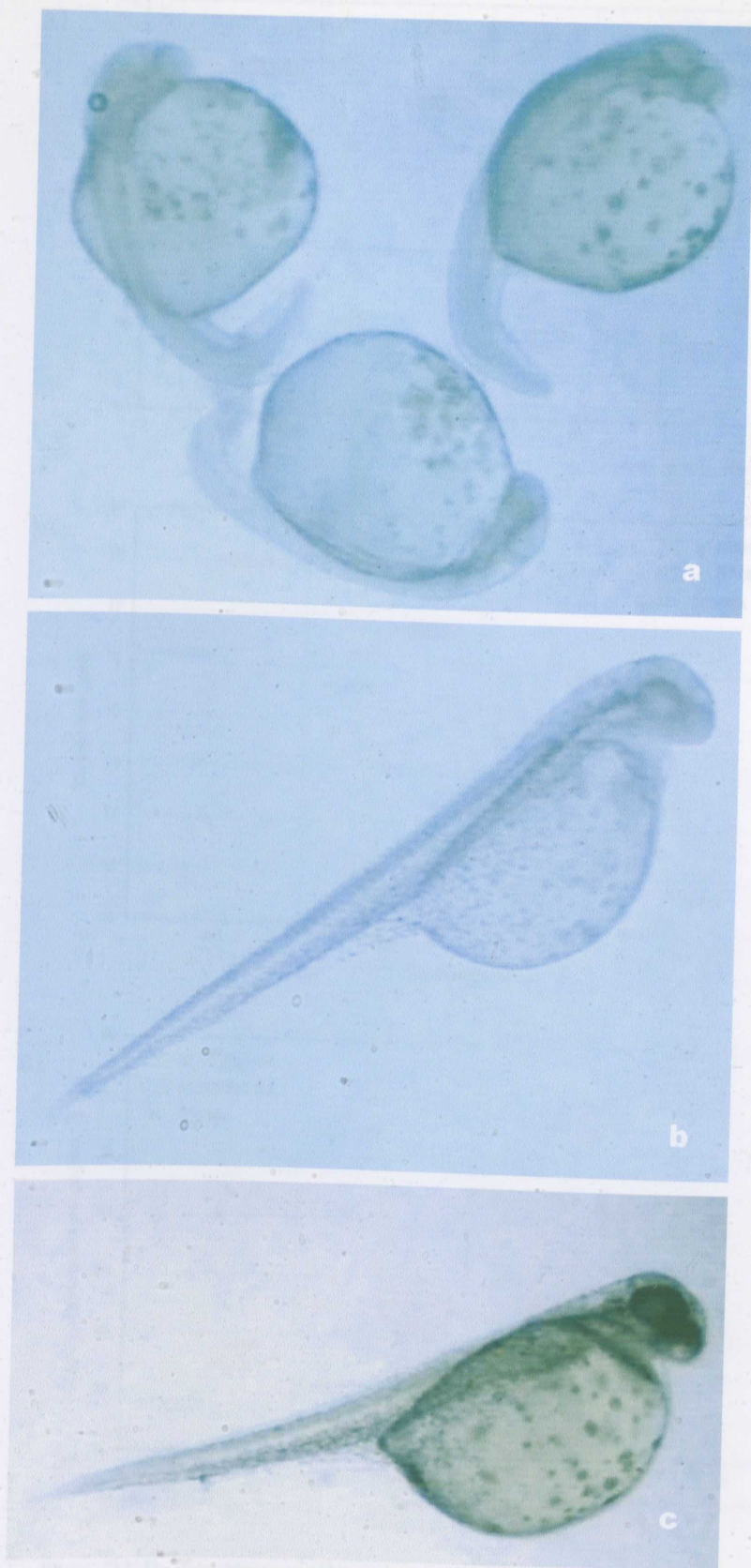
Ryc. 15 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego wzdregi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu –a temperaturą inkubacji



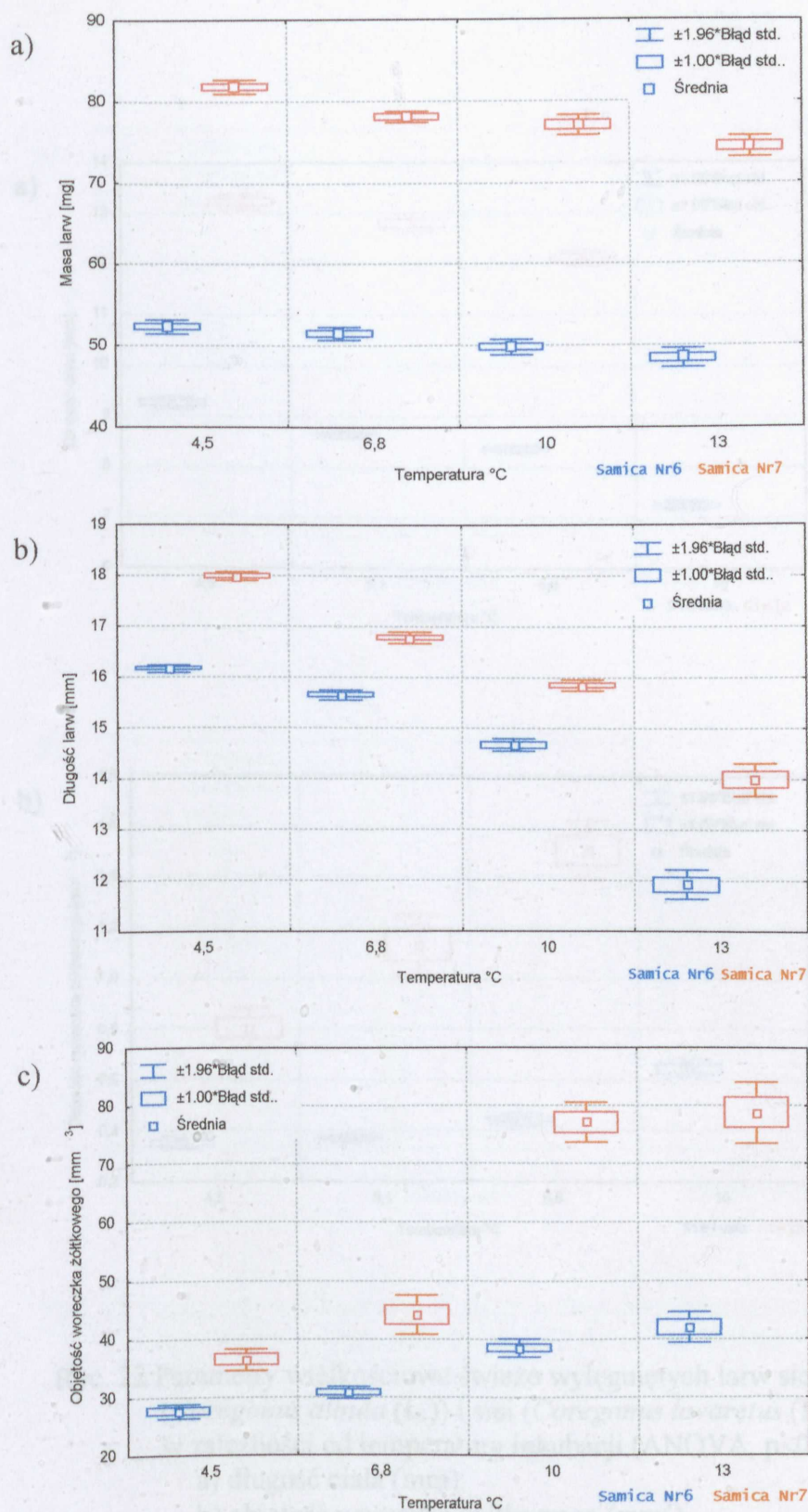
Ryc. 16 Zależność pomiędzy tempem rozwoju zarodkowego jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) – od zapłodnienia do 50% wylęgu –a temperaturą inkubacji



Rycina 19. Świeżo wylęgnięte larwy troci z jaj inkubowanych w różnych temperaturach; a – 4,5°C, b – 6,8°C, c – 10,0°C



Rycina 20. Świeżo wylęgnięte larwy szczupaka z jaj inkubowanych w różnych temperaturach; a – 4,0°C, b – 10,0°C, c – 16,0°C

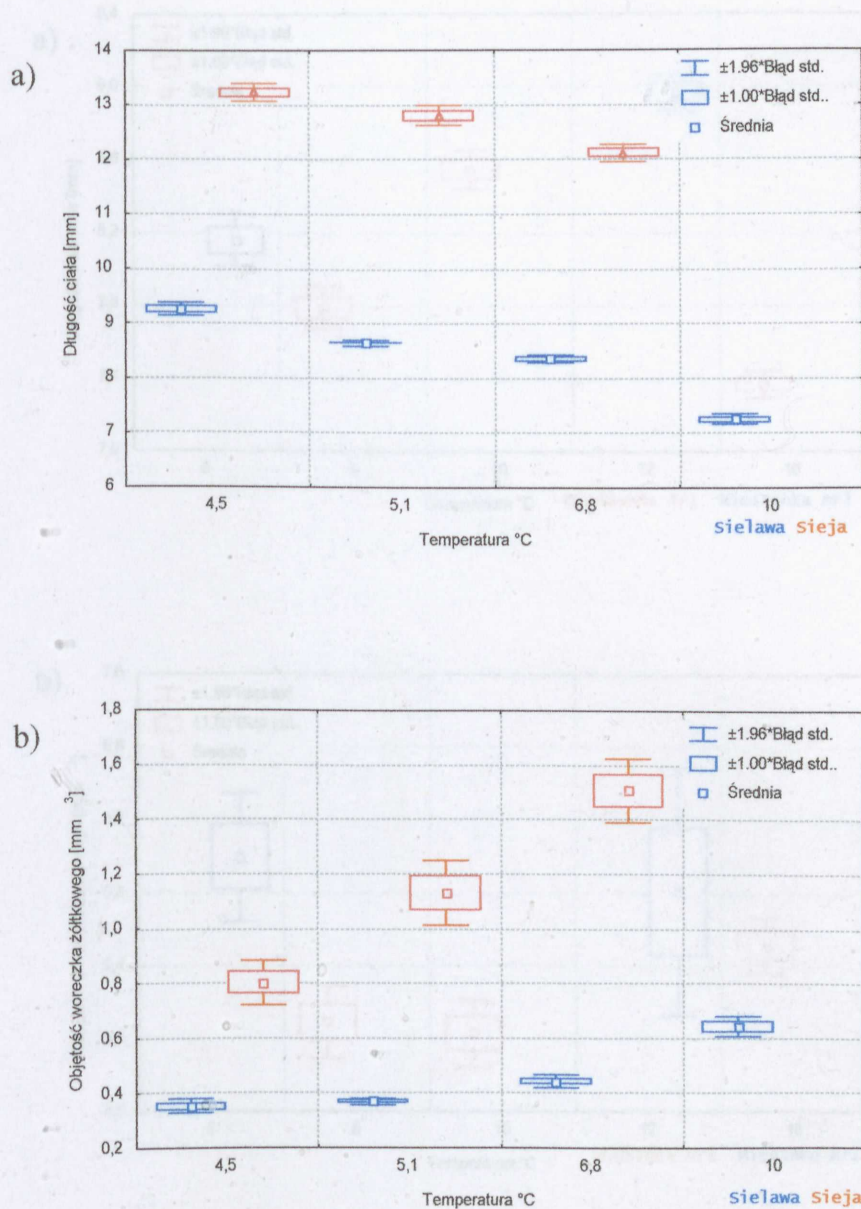


Ryc. 21 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw troci (*Salmo trutta* L.) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)

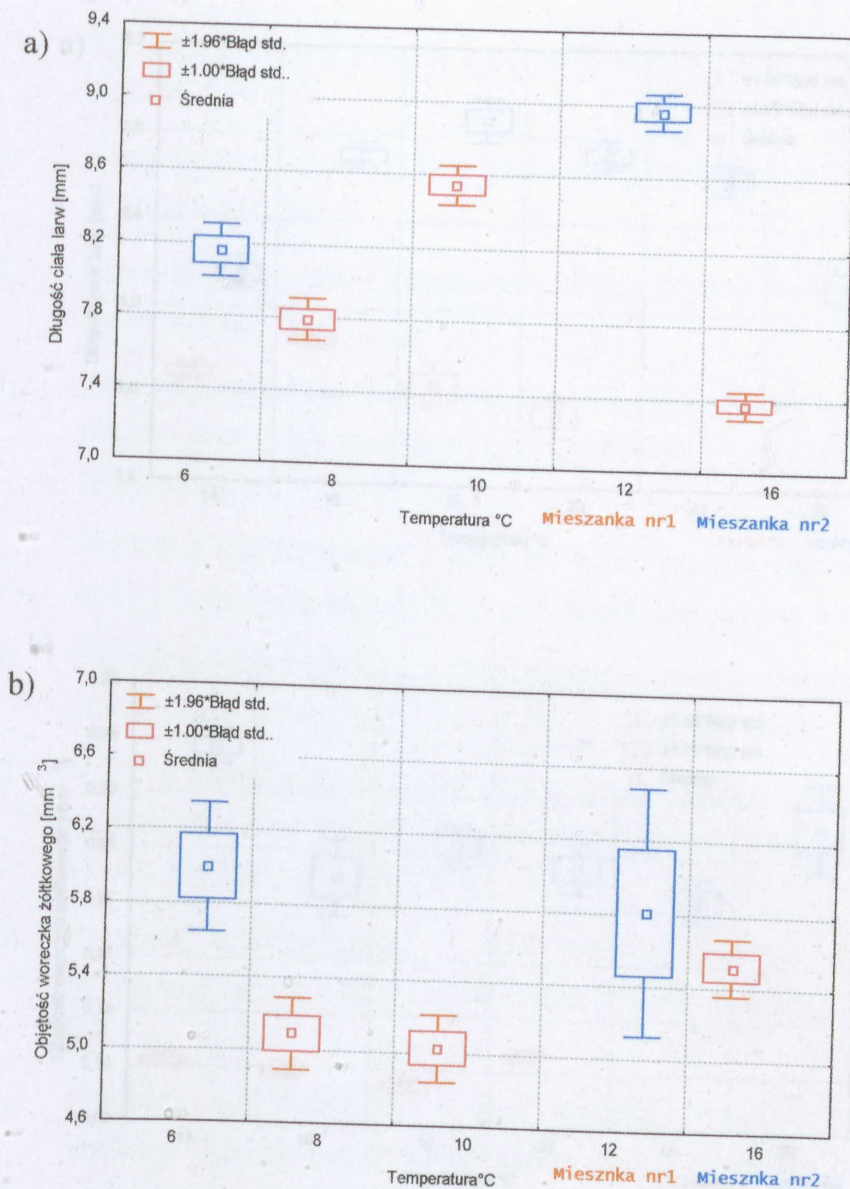
a) masa (mg);

b) długość ciała (mm);

c) objętość woreczka żółtkowego (mm³)



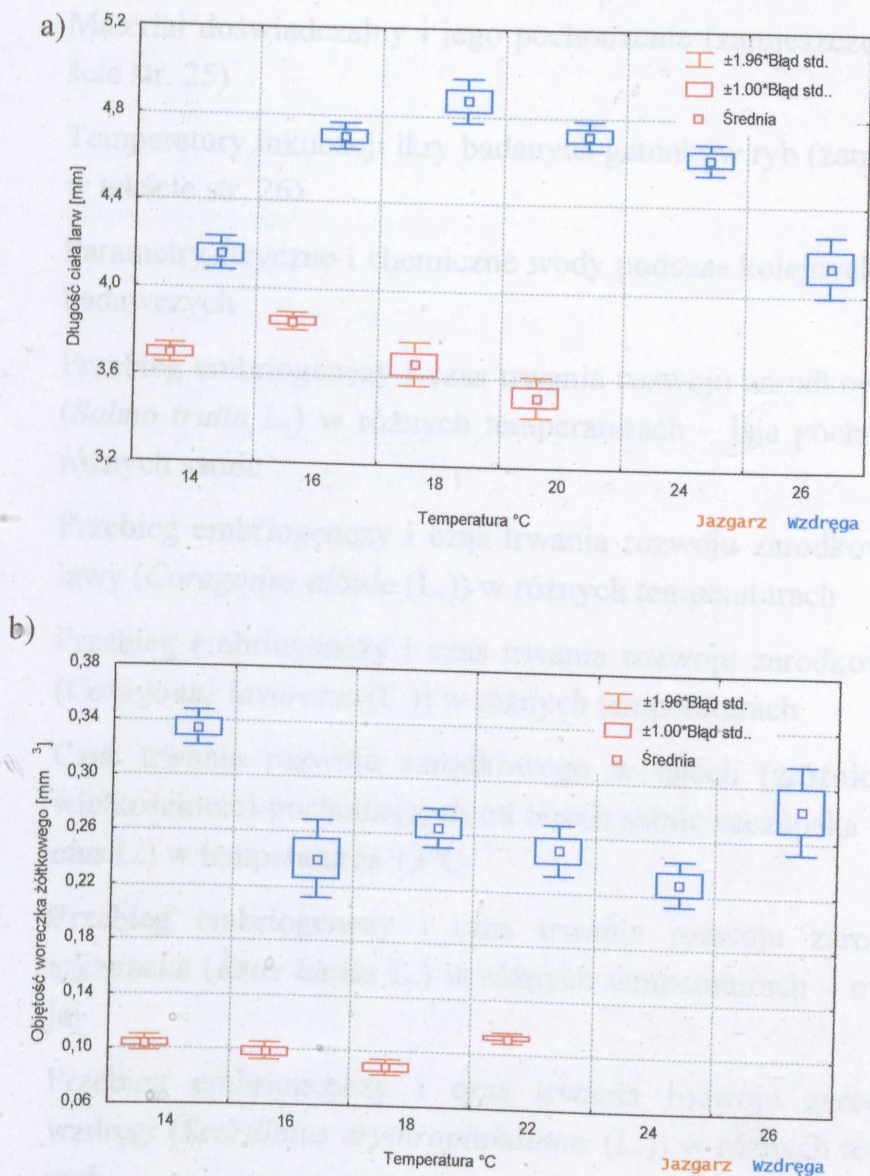
Ryc. 22 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw sielawy (*Coregonus albula* (L.)) i siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)
a) długość ciała (mm);
b) objętość woreczka żółtkowego (mm^3)



Ryc. 23 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw szczupaka (*Esox lucius* L.) (mieszanka nr 1 i 2) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)

a) długość ciała (mm);

b) objętość woreczka żółtkowego (mm³)



Ryc. 24 Parametry wielkościowe świeżo wylęgniętych larw jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) i wzdregi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) w zależności od temperatury inkubacji (ANOVA, $p < 0,01$)

a) długość ciała (mm);

b) objętość woreczka żółtkowego (mm^3)

Spis tabel

- Tabela I. Materiał doświadczalny i jego pochodzenie (zamieszczona w tekście str. 25)
- Tabela II. Temperatuty inkubacji ikry badanych gatunków ryb (zamieszczona w tekście str. 26)
- Tabela III. Parametry fizyczne i chemiczne wody podczas kolejnych sezonów badawczych
- Tabela IV. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) w różnych temperaturach – jaja pochodzące od różnych samic
- Tabela V. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego sieławy (*Coregonus albula* (L.)) w różnych temperaturach
- Tabela VI. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w różnych temperaturach
- Tabela VII. Czas trwania rozwoju zarodkowego w jajach (zróżnicowanych wielkościami) pochodzących od trzech samic szczupaka (*Esox lucius* L.) w temperaturze 13°C
- Tabela VIII. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) w różnych temperaturach – mieszanka jaj
- Tabela IX. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) w różnych temperaturach
- Tabela X. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego jazgara (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) w różnych temperaturach
- Tabela XI. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego pozostałych badanych gatunków ryb w zakresie temperatur optymalnych
- Tabela XII. Parametry funkcji regresji liniowej oraz wartości t_0 i D_{eff} wyliczone dla badanych gatunków ryb, których jaja inkubowane były w zróżnicowanych warunkach termicznych

- Tabela XIII. Charakterystyka wylęgniętych larw troci (*Salmo trutta* L.) (pochodzących z jaj pozyskanych od siedmiu samic) inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)
- Tabela XIV. Charakterystyka wylęgniętych larw sielawy (*Coregonus albula* (L.)) i siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)
- Tabela XV. Charakterystyka wylęgniętych larw szczupaka (*Esox lucius* L.) (pochodzących z 3 mieszanek jaj) inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)
- Tabela XVI. Charakterystyka wylęgniętych larw wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) i jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)
- Tabela XVII. Charakterystyka wielkościowa jaj pochodzących od pojedynczych samic troci (*Salmo trutta* L.) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$).
- Tabela XVIII. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych pochodzących z mieszanki jaj kilku samic sielawy (*Coregonus albula* (L.)) i siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$).
- Tabela XIX. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych pochodzących od pojedynczych samic oraz z mieszanki jaj kilku ikrzyc szczupaka (*Esox lucius* L.) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$)
- Tabela XX. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych (pochodzących z mieszanek od kilku ikrzyc) 8 gatunków ryb w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$).
- Tabela XXI. Wymiary, objętości, powierzchnie i wartości współczynnika S/V napęczniałych jaj i komórek jajowych u badanych gatunków ryb ($\bar{x} \pm SD$)
- Tabela XXII. Charakterystyka jaj u wybranych gatunków ryb wg różnych autorów
- Tabela XXIII. Wymiary, wartość współczynnika S/V (powierzchnia/objętość) jaj i komórek jajowych oraz iloczyn współczynnika S/V przez ilość stopniodni (D°) rozwoju zarodkowego wybranych gatunków ryb (zamieszczona w tekście na str. 58)

Tabela III. Parametry fizyczne i chemiczne wody podczas kolejnych sezonów badawczych

Temperatura °C	O ₂ mg/dm ³	pH	Zasadowość mval/dm ³	Twardość mval/dm ³	Cl mg/dm ³	SO ₄ ⁻² mg/dm ³	PO ₄ mg/dm ³	P cał. mg/dm ³	N-NH ₄ mg/dm ³	N-NO ₂ mg/dm ³	N-NO ₃ mg/dm ³
1998/1999											
8,7–10,3	7,2–10,3	7,9–8,0	3,9–4,8	7,4	51–55	30,2–45,3	0,04–0,09	0,06–0,07	0,03–0,04	0,01	0,07–0,2
13,0–14,0	8,0–9,6										
1999/2000											
5,1–5,4	7,5–12,8	8,0–8,1	2,6–5,8	6,2–8,6	49,7–53,3	33,2–124,6	0,03–0,1	0,07–0,1	0,03–0,08	0,03–0,08	0,2–0,28
9,4–8,1	8,0–11,7										
2000/2001											
4,5	6,1–12,8	7,6–8,3	2,9–4,5	5,7–7,0	39,5–60,4	24,2–32,2	0,01–0,11	0,03–0,13	0,03–0,23	0,001–0,02	0,07–0,09
6,8	9,6–8,2										
10,0	7,7–10,7										
13,0	7,4–10,4										
14,0	7,0–9,9										
16,0	7,0–9,8										
18,0	6,9–9,5										
20,0	6,4–9,2										
22,0	6,5–8,9										
24,0	5,9–8,4										
26,0	5,9–8,2										

Tabela IV. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego troci (*Salmo trutta* L.) w różnych temperaturach– jaja pochodzące od różnych samic

Samice	Nr 1	Nr 2	Nr 3	Nr 4		Nr 5		Nr 6				Nr 7			
Temperatura	10,3°C	10,3°C	10,3°C	5,4°C	9,4°C	5,4°C	9,4°C	4,5°C	6,8°C	10°C	13°C	4,5°C	6,8°C	10°C	13°C
Etapy rozwoju zarodkowego															
Zamknięcie blastoporu	105 D°	106 D°	112 D°	105 D°	103 D°	108 D°	109 D°	101 D°	100 D°	100 D°	104 D°	105 D°	107 D°	107 D°	106 D°
Silny pigment w oczach	217 D°	220 D°	225 D°	213 D°	220 D°	213 D°	220 D°	222 D°	218 D°	212 D°	210 D°	223 D°	221 D°	210 D°	210 D°
Wylęganie się larw															
Pierwsze wylęgi	378 D°	379 D°	377 D°	367 D°	385 D°	372 D°	395 D°	376 D°	391 D°	370 D°	353 D°	399 D°	398 D°	375 D°	366 D°
50% wylęgu	398 D°	421 D°	398 D°	399 D°	404 D°	399 D°	414 D°	419 D°	399 D°	384 D°	363 D°	429 D°	407 D°	387 D°	379 D°
Koniec wylęgu	421 D°	455 D°	449 D°	410 D°	423 D°	416 D°	432 D°	435 D°	419 D°	400 D°	379 D°	448 D°	425 D°	410 D°	392 D°
Liczba dni inkubacji	37–41	38–43	39–43	68–76	41–45	69–77	42–46	84–97	58–62	37–40	27–29	89–100	59–63	38–41	28–30
% zapłodnienia	66%	82%	77%	90%	81%	95%	83%	92%	92%	78%	57%	95%	93%	76%	55%
% przeżycia	50%	75%	73%	84,4%	55,6	93,7%	58,8	63%	89 %	47,2%	20,5%	62,5%	81,8%	45,8%	20,5%

Tabela V. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego sielawy (*Coregonus albula* (L.)) w różnych temperaturach

Temperatura	4,5°C M2	5,1°C M1	6,8°C M2	10°C M2	13°C M2
Etapy rozwoju zarodkowego					
Morula drobnocząsteczkowa	14 D°	13,4 D°	14 D°	15 D°	13 D°
Epibolia 1/3-1/2	41 D°	39 D°	41 D°	40 D°	39 D°
Zamknięcie blastoporu	69 D°	68 D°	71 D°	70 D°	70 D°
Słaby pigment w oczach, powolna pulsacja serca	126,5 D°	128 D°	127 D°	125 D°	120 D°
Wylęganie się larw					
Pierwsze wylęgi	306 D°	350 D°	362 D°	330 D°	325 D°
50 % wylęgu	411 D°	433 D°	405,5 D°	366 D°	325,2 D°
Koniec wylęgu	481,5 D°	530 D°	438 D°	400 D°	325,5 D°
Liczba dni inkubacji	68–107	68,6–103,9	53,2–64,4	34–40	25–25,04
% zapłodnienia	68%	69%	65%	45%	40%
% przeżycia	19,4%	46,5%	22%	3,6%	0,7%

M1 – mieszanka jaj nr 1
M2 – mieszanka jaj nr 2

Tabela VI. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w różnych temperaturach

Temperatura	4,5°C	5,1°C	6,8°C	10°C
Etapy rozwoju zarodkowego				
Morula drobnocząsteczkowa	22,5 D°	20,4 D°	20 D°	20 D°
Zamknięcie blastoporu	69 D°	68 D°	69 D°	68 D°
Powolna pulsacja serca	119 D°	122 D°	120 D°	117 D°
Silny pigment w oczach	151 D°	150 D°	154 D°	150 D° D
Wylęganie się larw				
Pierwsze wylęgi	344 D°	377 D°	310,5 D°	280 D°
50% wylęgu	497 D°	485 D°	453 D°	317 D°
Koniec wylęgu	569 D°	551 D°	501 D°	370 D°
Liczba dni inkubacji	76,4–126,4	73,9–108,0	45,7–73,7	28–38
%zapłodnienia	84%	85%	77%	51%
% przeżycia	19,2%	14,1%	3,9%	0,4%

Tabela VII. Czas trwania rozwoju zarodkowego w jajach (zróznicowanych wielkościowo) pochodzących od trzech samic szczupaka (*Esox lucius* L.) w temperaturze 13°C

Samice	Nr 1	Nr 2	Nr 3
Wylęganie się larw			
Pierwsze wylęgi	96,2 D°	97,5 D°	96,2 D°
50% wylęgu	100,1 D°	100,1 D°	98,8 D°
Koniec wylęgu	101,4 D°	102,7 D°	100,1 D°
% zapłodnienia	82%	80%	77%
% przeżycia	71%	73%	70%

Tabela VIII. Czas trwania rozwoju zarodkowego szczupaka (*Esox lucius* L.) w różnych temperaturach – mieszanka jaj

Mieszanki jaj	Nr 1			Nr 2				Nr 3		
Temperatura										
Etapy rozwoju zarodkowego	6,5°C	11°C	17,4°C	4,0°C	8,0°C	10°C	16°C	6,0°C	12°C	15°C
Epibolia ½	26 D°	25 D°	–	26 D°	26 D°	25 D°	23,5 D°	28 D°	27 D°	25 D°
Zamknięcie blastoporu	42,5 D°	43 D°	38 D°	44 D°	44 D°	45 D°	40 D°	46 D°	44 D°	42 D°
Powolna pulsacja serca	68,5 D°	65 D°	53 D°	67 D°	68 D°	66 D°	55 D°	68 D°	66 D°	62 D°
Silny pigment w oczach i na ciele	78 D°	76 D°	Po wylęgu	Po wylęgu	76 D°	75 D°	Po wylęgu	77 D°	74 D°	73 D°
Wylęganie się larw										
Pierwsze wylęgi	117 D°	87 D°	69,6 D°	71 D°	100D°	95D°	70D°	89D°	86D°	80°D
50 % wylęgu	124 D°	100 D°	78 D°	71,1 D°	113,5D°	110,5D°	73,5D°	98D°	92D°	83°D
Koniec wylęgu	130 D°	121 D°	97 D°	71,1 D°	124D°	125D°	78D°	113D°	105	88°D
Liczba dni inkubacji	18-20	7,9-11	4,1-5,57	17,75-17,78	12,5-15,5	9,5-12,5	4,38-4,88	14,8-18,8	7,2-8,8	5,33-5,87
%zapłodnienia	76%	71%	65%	69%	82%	82%	71%	86%	78%	75%
% przeżycia	60,2%	60%	15,4%	3%	50,8%	58%	14%	38%	17,3%	16%

Tabela IX. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego wzdręgi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.)) w różnych temperaturach

Temperatura	14°C	16°C	18°C	20°C	22°C	24°C	26°C
Etapy rozwoju							
8-16 blastomerów	58 H°	49 H°	36 H°	30 H°	26 H°	21 H°	15 H°
Zamknięcie blastoporu	383 H°	365 H°	279 H°	249 H°	240 H°	213 H°	191 H°
Powolna pulsacja serca	1387 H°	973 H°	711 H°	549 H°	521 H°	513 H°	505 H°
Silny pigment w oczach	2410 H°	1749 H°	1499 H°	1384 H°	–	1119 H°	1023 H°
Wylęganie się larw							
Pierwsze wylęgi	2451 H°	2229 H°	1859 H°	1564 H°	–	1455 H°	1231 H°
50% wylęgu	2500 H°	2360 H°	2042 H°	1639 H°	–	1524 H°	1355 H°
Ostatnie wylęgi	2563 H°	2549 H°	2255 H°	1744 H°	–	1623 H°	1569 H°
Liczba godzin inkubacji	175,1-183,1	139,3-159,3	103,3-125,3	78,2-87,2	–	60,6-67,6	46,6-60,3
% zapłodnienia	50%	57%	60%	60%	44%	42%	45%
% przeżycia	11%	15,5%	30%	22%	–	19,5%	17%

Tabela X. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) w różnych temperaturach

Temperatura	14°C	16°C	18°C	20°C
Etapy rozwoju				
8-16 blastomerów	82 H°	76 H°	66 H°	61 H°
Zamknięcie blastoporu	397 H°	376 H°	367 H°	360 H°
Powolna pulsacja serca	1197 H°	1136 H°	1096 H°	982 H°
Silny pigment w oczach	1340 H°	1228 H°	1168 H°	1002 H°
Wylęganie się larw				
Pierwsze wylęgi	2265 H°	1962 H°	1738 H°	1412 H°
50% wylęgu	2322 H°	2032 H°	1805 H°	1434 H°
Ostatnie wylęgi	2391 H°	2122 H°	1954 H°	1452 H°
Liczba godzin inkubacji	161,8–170,8	122,6–132,6	69,6–108,6	70,6–72,6
% zapłodnienia	42%	54%	53%	40%
% przeżycia	13%	15%	9%	7%

Tabela XI. Przebieg embriogenezy i czas trwania rozwoju zarodkowego pozostałych badanych gatunków ryb w zakresie temperatur optymalnych

Temperatury inkubacji	Etapy rozwoju zarodkowego		Wylęganie się larw			Liczba dni inkubacji	% zapłodnienia	% przeżycia
	Zamknięcie blastoporu	Pojawił się pigment w oczach	Początek wylęgu	50% wylęgu	Koniec wylęgu			
Pstrąg tęczowy (<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walb.))								
8,7°C	88 D°	170 D°	284 D°	295 D°	349 D°	32,6-40,1	62%	66%
Śledź bałtycki tarła wiosennego (<i>Clupea harengus membras</i> (L.))								
12°C	22,5 D°	133,3 D°	179,2 D°	204,2 D°	230,3 D°	14,9-19,2	74%	—
Okoń (<i>Perca fluviatilis</i> L.)								
14°C	16,3 D°	—	110 D°	117 D°	126 D°	7,9-9	90%	—
Leszcz (<i>Abramis brama</i> (L.))								
18°C	—	—	118,8 D°	122,4 D°	127,8 D°	6,6-7,1	80%	—
Słonecznica (<i>Leucaspis delineatus</i> (Heck.))								
20°C	11,5 D°	95 D°	119,1 D°	121,6 D°	123,6 D°	5,9-6,18	94%	73%
Karaś złocisty (<i>Carassius auratus</i> (L.))								
20,5°C	—	—	84,5 D°	88,8 D°	93,9 D°	4,12	77%	—

Tabela XII. Parametry funkcji regresji liniowej oraz wartości t_0 (temperatura „zera biologicznego”) i D_{eff} (efektywne stopniodni) wyliczone dla badanych gatunków ryb, których jaja inkubowane były w zróżnicowanych warunkach termicznych

Gatunek		a	b	r	r^2	p	t_0	D_{eff}
Troć	nr 6	-0,0027	0,0029	0,9985	0,9975	0,0012*	0,93	344,8
	nr 7	-0,0024	0,0028	0,9996	0,9993	0,0004*	0,86	357,1
	Suma	-0,0021	0,0028	0,9943	0,9888	0,0001*	0,74	351,3
Sielawa		-0,0053	0,0339	0,9952	0,9903	0,0004*	1,56	294,9
Sieja		-0,0103	0,0041	0,9870	0,9742	0,0129	2,54	244,4
Szczupak		-0,0544	0,0159	0,9814	0,9631	0,000*	3,41	62,74
Wzdreęga		-0,2656	0,0274	0,9931	0,9863	0,0001*	9,69	36,5
Jazgarz		-0,3004	0,3102	0,9816	0,9635	0,0184*	9,68	32,2

* Różnice statystycznie istotne

Tabela XIII. Charakterystyka wylęgniętych larw troci (*Salmo trutta* L.) (pochodzących z jaj pozyskanych od siedmiu samic) inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)

Samice	Nr 1	Nr 2	Nr 3	Nr 4		Nr 5		Nr 6				Nr 7			
Temperatura	8,7°C	8,7°C	8,7°C	5,4°C	9,4°C	5,4°C	9,4°C	4,5°C	6,8°C	10°C	13°C	4,5°C	6,8°C	10°C	13°C
Charakterystyka larw															
Masa wylęgniętych larw (mg) (ANOVA p<0,01)	90,86 ±7,38 ^C	65,06 ±3,43 ^B	60,03 ±9,19 ^A	54,67 ±5,80 ^a	50,93 ±7,57 ^b	71,30 ±2,34 ^a	68,08 ±3,53 ^b	52,30 ±2,48 ^c	51,53 ±2,24 ^{cb}	49,83 ±2,68 ^b	48,50 ±3,25 ^a	81,83 ±2,39 ^c	78,10 ±1,9 ^b	77,03 ±3,45 ^b	74,33 ±3,58 ^a
Długość całkowita larw (mm) (ANOVA p<0,01)	15,88 ±0,65 ^C	15,21 ±0,77 ^B	14,60 ±0,77 ^A	16,40 ±0,55 ^a	14,41 ±0,64 ^b	18,01 ±0,26 ^a	16,15 ±0,56 ^b	16,16 ±0,22 ^d	15,64 ±0,28 ^c	14,67 ±0,30 ^b	11,93 ±0,82 ^a	17,98 ±0,24 ^d	16,78 ±0,32 ^c	15,85 ±0,30 ^b	13,99 ±0,90 ^a
Objętość woreczka żółtkowego (mm ³) (ANOVA p<0,01)	94,36 ±20,31 ^C	37,61 ±6,66 ^A	47,39 ±14,83 ^B	26,62 ±6,98 ^a	63,68 ±17,8 ^b	54,34 ±7,90 ^a	83,98 ±11,41 ^b	27,57 ±3,37 ^b	30,74 ±2,90 ^b	38,40 ±4,36 ^a	41,94 ±7,42 ^c	36,40 ±5,26 ^c	44,11 ±9,37 ^b	77,18 ±9,53 ^a	78,76 ±14,76 ^a
[n] wylęgniętych larw na ilość zapłodnionych jaj	184	289	125	135	89	150	94	378	534	283	123	250	327	183	82
	ok.250	ok.400	ok.250	ok. 160		ok. 170		ok. 600				ok. 400			
% zniekształconych larw	11%	13%	16%	5%	31%	5,4%	21%	3%	3,9%	23,2%	35,4%	4%	4,5%	23,4%	35%

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy p<0,01 (test Tukeya)
duże litery odnoszą się do porównań parametrów wielkościowych larw 3 samic (nr 1, 2, 3)

Tabela XIV. Charakterystyka wylęgniętych larw sielawy (*Coregonus albula* (L.)) i siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)

Gatunek	Sielawa					Sieja			
Temperatura	4,5°C M2	5,1°C M1	6,8°C M2	10°C M2	13°C M2	4,5°C	5,1°C	6,8°C	10°C
Charakterystyka larw									
Długość całkowita larw (mm) (ANOVA p<0,01)	9,26 ±0,33 ^c	8,64 ±0,15 ^d	8,36 ±0,21 ^c	7,26 ±0,27 ^a	–	13,23 ±0,45 ^a	12,80 ±0,51 ^b	12,11 ±0,44 ^c	–
Objętość woreczka żółtkowego larw (mm ³) (ANOVA p<0,01)	0,35 ±0,07 ^a	0,37 ±0,03 ^a	0,44 ±0,06 ^b	0,64 ±0,1 ^c	–	0,80 ±0,23 ^a	1,13 ±0,33 ^b	1,51 ±0,33 ^c	–
[n] wylęgniętych larw (na ok. 5000 zapł. jaj)	1099	2323	968	180	35	3820	282	77	14
% zniekształconych larw	15%	16%	20%	55%	85%	20%	19,3%	43%	85,7%

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy p<0,01 (test Tukeya)

Tabela XV. Charakterystyka wylęgniętych larw szczupaka (*Esox lucius* L.) (pochodzących z 3 mieszanek jaj) inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)

Mieszanki jaj	Nr 1		Nr 2				Nr 3	
Temperatura	6,5°C	17,4°C	4,0°C	8,0°C	10°C	16°C	6°C	12°C
Charakterystyka larw								
Długość całkowita larw (mm) (ANOVA p<0,01)	9,11 ±0,23 ^b	8,01 ±0,28 ^a	–	7,79 ±0,33 ^a	8,55 ±0,29 ^b	7,40 ±0,25 ^c	8,16 ±0,31 ^a	8,97 ±0,21 ^b
Objętość woreczka żółtkowego (mm ³)(ANOVA p<0,01)	4,71 ±0,78 ^a	6,07 ±0,58 ^b	–	5,09 ±0,56 ^a	5,03 ±0,50 ^a	5,51 ±0,44 ^b	5,99 ±0,75 ^a	5,81 ±1,44 ^a
[n] wylęgniętych larw (na ok.500 zapł. jaj)	301	77	15	254	290	70	113	52
% zniekształconych larw	12%	49%	90%	13%	16%	43,5%	11%	33%

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy p<0,01 (test Tukeya)

Tabela XVI. Charakterystyka wylęgniętych larw wzdregi (*Scardinius erythrophthalmus* (L.) i jazgarza (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) z jaj inkubowanych w zróżnicowanych warunkach termicznych ($\bar{x} \pm SD$)

Gatunki	Wzdrega						Jazgarz			
Temperatura	14°C	16°C	18°C	20°C	24°C	26°C	14°C	16°C	18°C	20°C
Charakterystyka larw										
Długość całkowita larw (mm)(ANOVA p<0,01)	4,16 ±0,15 ^a	4,70 ±0,12 ^b	4,87 ±0,20 ^b	4,72 ±0,12 ^b	4,62 ±0,13 ^b	4,13 ±0,27 ^a	3,70 ±0,09 ^b	3,85 ±0,08 ^c	3,67 ±0,19 ^b	3,52 ±0,18 ^a
Objętość woreczka żółtkowego larw (mm ³) (ANOVA p<0,01)	0,33±0,03 ^b	0,24±0,06 ^a	0,26±0,03 ^a	0,25±0,04 ^a	0,23±0,03 ^{ac}	0,28±0,06 ^{ac}	0,10 ±0,01 ^{bd}	0,10 ±0,01 ^{acd}	0,09 ±0,01 ^a	0,11 ±0,01 ^{bc}
[n] wylęgniętych larw (ok. 200 zapł. jaj)	22	31	60	44	39	34	60	67	41	31
% zniekształconych larw	22%	13%	10%	11%	20%	38%	11%	9%	24%	40%

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy p<0,01 (test Tukeya)

Tabela XVIII. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych pochodzących z niezapłodnionych jaj kilku samiec śledzi (*Coregonus albus* (L.)) i siel (*Coregonus leuiscus* (L.)) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$)

Liczba jaj (n)	Śledź							
	Średnia V (mm ³)		Objętość V (mm ³)		Powierzchnia S (mm ²)		Współczynnik K/V	
	Jajko	Komórki jajowe	Jajko	Komórki jajowe	Jajko	Komórki jajowe	Jajko	Komórki jajowe
1999/2000								
90	1,71 ±0,05	1,33 ±0,04	2,66 ±0,26	0,95 ±0,14	9,35 ±0,06	4,70 ±0,44	3,50 ±0,12	4,92 ±0,24
2000/2001								
75	1,84 ±0,09	1,43 ±0,07	3,29 ±0,45	1,33 ±0,21	10,69 ±1,02	6,47 ±0,59	3,27 ±0,15	4,19 ±0,30
Śleja								
1999/2000								
90	2,42 ±1,15	1,95 ±0,65	8,48 ±1,30	3,51 ±0,32	21,62 ±1,95	11,10 ±0,67	2,29 ±0,09	3,18 ±0,09
2000/2001								
65	2,67 ±0,67	2,10 ±0,39	10,05 ±0,84	3,30 ±0,56	22,34 ±1,57	14,23 ±1,07	2,24 ±0,06	2,77 ±0,10

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy p<0,01 (test Tukeya)

Tabela XVII. Charakterystyka wielkościowa jaj pochodzących od pojedynczych samic troci (*Salmo trutta* L.) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$)

Nr samicy	Masa po wytarciu (kg)	Liczba jaj (n)	Średnica jaj - Ø (mm)	Objętość jaj - V (mm ³)	Powierzchnia jaj - S (mm ²)	Współczynnik S/V
1998/99						
1.	1,5	100	4,98 ±0,30 ^c	63,35 ±11,44	78,02 ±9,14	1,21 ±0,07
2.	1,4	100	5,31 ±0,14 ^d	78,50 ±6,06	88,58 ±4,52	1,13 ±0,03
3.	3,9	100	6,17 ±0,20 ^f	123,42 ±12,13	119,50 ±7,81	0,97 ±0,03
1999/2000						
4.	0,9	100	4,41 ±0,36 ^a	45,77 ±10,89	61,48 ±9,83	1,36 ±0,11
5.	2,1	100	5,55 ±0,12 ^e	90,04 ±5,91	96,89 ±3,89	1,08 ±0,02
2000/2001						
6.	1,3	50	4,77 ±0,13 ^b	57,12 ±4,75	77,67 ±3,99	1,26 ±0,04
7.	2,1	50	5,24 ±0,16 ^d	75,55 ±6,76	86,34 ±5,18	1,15 ±0,035

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy $p < 0,01$ (test Tukeya)

Tabela XVIII. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych pochodzących z mieszanki jaj kilku samic sielawy (*Coregonus albula* (L.)) i siei (*Coregonus lavaretus* (L.)) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$)

Sielawa								
Liczba jaj [n]	Średnica -Ø (mm)		Objętość V-(mm ³)		Powierzchnia S-(mm ²)		Współczynnik S/V	
	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe
1999/2000								
90	1,72±0,06 ^a	1,22±0,06 ^a	2,66 ±0,26	0,96 ±0,14	9,26 ±0,06	4,70 ±0,44	3,50 ±0,12	4,92± 0,24
2000/2001								
75	1,84±0,09 ^b	1,43±0,07 ^b	3,29 ±0,48	1,55 ±0,21	10,67 ±1,02	6,47 ±0,59	3,27 ±0,15	4,19 ±0,20
Sieja								
1999/2000								
90	2,62±0,11 ^c	1,88±0,06 ^c	9,48 ±1,37	3,51 ±0,32	21,62 ±1,98	11,16 ±0,67	2,29 ±0,09	3,19 ±0,09
2000/2001								
65	2,67 ±0,09 ^d	2,17±0,08 ^d	10,08 ±1,05	5,38 ±0,58	22,54 ±1,57	14,83 ±1,07	2,24 ±0,08	2,77 ±0,10

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy $p < 0,01$ (test Tukeya)

Tabela XIX. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych pochodzących od pojedynczych samic oraz z mieszanki jaj kilku ikrzyc szczupaka (*Esox lucius* L.) w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$)

Nr samicy	Masa po wytarciu (kg)	Liczba jaj (n)	Średnica – Ø (mm)		Objętość – V (mm ³)		Powierzchnia – S (mm ²)		Współczynnik S/V	
			Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe
1998/99										
1.	4,4	70	2,57 ±0,49 ^a	2,32 ±0,08 ^b	8,90 ±0,51	6,55 ±0,67	20,77 ±0,79	17,63 ±1,01	2,34 ±0,04	2,54 ±0,07
2.	1,4	70	2,75 ±0,06 ^b	2,37 ±0,07 ^c	10,86 ±0,66	6,97 ±0,61	23,71 ±0,96	16,91 ±1,16	2,18 ±0,04	2,59 ±0,09
3.	0,30	70	2,58 ±0,06 ^a	2,23 ±0,11 ^a	8,95 ±0,59	5,81 ±0,83	20,84 ±0,92	15,59 ±1,50	2,33 ±0,05	2,70 ±0,13
1999/2000										
Mieszanka 1		30	2,84 ±0,08 ^e	2,53 ±0,11 ^e	12,06 ±1,03	8,56 ±1,07	25,44 ±1,43	20,21 ±1,67	2,11 ±0,59	2,37 ±0,95
2000/2001										
Mieszanka 2		30	2,66 ±0,07 ^c	2,43 ±0,09 ^d	9,86 ±0,82	7,54 ±0,80	22,22 ±1,24	18,57 ±1,32	2,26 ±0,06	2,47 ±0,09
Mieszanka 3		30	2,77 ±0,05 ^b	2,34 ±0,52 ^c	11,16 ±0,63	6,75 ±0,44	24,14 ±0,94	17,28 ±0,76	2,17 ±0,04	2,56 ±0,56

Średnie oznaczone takimi samymi indeksami nie różnią się statystycznie wysoko istotnie przy $p<0,01$ (test Tukeya)

Tabela XX. Charakterystyka wielkościowa jaj i komórek jajowych (pochodzących z mieszanek od kilku ikrzyc) 8 gatunków ryb w poszczególnych sezonach badawczych ($\bar{x} \pm SD$)

Liczba jaj [n]	Średnica [mm]		Objętość –V [mm ³]		Powierzchnia – S [mm ²]		Współczynnik S/V	
	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe
Pstrąg tęczy (<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walb.)) – 1998/99								
75	4,9 ±0,38	4,70 ±0,37	62,77 ±14,49	55,24 ±15,75	75,94 ±11,76	69,73 ±10,80	1,23±0,1	1,29 ±0,10
Okoń (<i>Perca fluviatilis</i> L.) – 1998/99								
55	1,28 ±0,04	1,00 ±0,05	1,10±0,11	0,52 ±0,08	5,15 ±0,33	3,12 ±0,31	4,69 ±0,16	6,04 ±0,31
Karaś złocisty (<i>Carassius auratus</i> (L.)) – 1999/2000								
57	1,29 ±0,05	0,95 ±0,07	1,14 ±0,14	0,46 ±0,10	5,26 ±0,42	2,86 ±0,42	4,64 ±0,18	6,34 ±0,47
Leszcz (<i>Abramis brama</i> (L.)) – 1998/99								
52	1,64 ±0,04	0,99 ±0,04	2,33 ±0,18	0,51 ±0,06	8,51 ±0,45	3,09 ±0,24	3,65 ±0,10	6,07 ±0,25
Słonecznica (<i>Leucaspis delineatus</i> (Heck.)) – 1998/99								
100	1,25 ±0,04	0,86 ±0,04	1,03 ±0,10	0,34 ±0,05	4,93 ±0,33	2,35 ±0,23	4,80 ±0,16	6,96 ±0,36
Śledź bałtycki tarła wiosennego (<i>Clupea harengus membras</i> (L.)) – 1999/2000								
30	1,31 ±0,02	0,78 0,02±	1,17 ±0,07	0,25 ±0,02	5,36 ±0,20	1,90 ±0,12	4,60 ±0,09	7,73 ±0,24
Wzdreń (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.)) – 2000/2001								
80	1,41± 0,10	0,91±0,09	1,51± 0,31	0,40± 0,11	7,70± 2,49	2,61± 0,48	5,01± 0,65	6,66± 0,66
Jazgarz (<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)) – 2000/2001								
50	0,94± 0,03	0,70± 0,04	0,44± 0,04	0,18± 0,03	2,77± 0,15	1,54± 0,17	6,39± 0,18	8,62± 0,52

Tab XXI. Wymiary, objętości, powierzchnie i wartości współczynnika S/V napęczniałych jaj i komórek jajowych u badanych gatunków ryb ($\bar{x} \pm SD$)

Gatunek	Liczba jaj [n]	Średnica [mm]		Objętość – V [mm ³]		Powierzchnia – S [mm ²]		Współczynnik S/V	
		Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe	Jaja	Komórki jajowe
Troć (<i>Salmo trutta</i> L.)	778	5,01 ±0,80	4,88 ±0,59	71,12 ±34,11	63,58 ±22,72	81,00 ±25,9	75,97 ±18,11	1,15 ±0,19	1,25 ±0,15
Pstrąg tęczy (<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Walb.))	75*	4,9 ±0,38	4,70 ±0,37	62,77 ±14,49	55,24 ±15,75	75,94 ±11,76	69,73 ±10,80	1,23±0,1	1,29 ±0,10
Szczupak (<i>Esox lucius</i> L.)	212	2,68±0,11	2,31 ±0,11	10,33 ±1,24	6,50 ±0,87	22,90 ±1,84	16,81 ±1,51	2,23 ±0,10	2,60 ±0,12
Sieja (<i>Coregonus lavaretus</i> (L.))	186	2,61 ±0,15	1,99 ±0,16	9,42 ±1,58	4,25 ±1,05	21,49 ±2,45	12,61 ±2,07	2,31 ±0,14	3,03 ±0,25
Sielawa (<i>Coregonus albula</i> (L.))	132	1,78 ±0,10	1,34 ±0,12	3,00 ±0,50	1,29 ±0,35	10,04 ±1,10	5,68 ±1,03	3,37 ±0,18	4,52 ±0,42
Leszcz (<i>Abramis brama</i> (L.))	52	1,64 ±0,04	0,99 ±0,04	2,33 ±0,18	0,51 ±0,06	8,51 ±0,45	3,09 ±0,24	3,65 ±0,10	6,07 ±0,25
Ciernik (<i>Gasterosteus aculeatus</i> L.)	70	1,52 ±0,06	1,33 ±0,33	1,83 ±0,22	1,24 ±0,15	7,23 ±0,57	5,57 ±0,44	3,96 ±0,16	4,51 ±0,17
Ukleja (<i>Alburnus alburnus</i> (L.))	40	1,48 ±0,06	0,96 ±0,04	1,71 ±0,22	0,46 ±0,06	6,90 ±0,59	2,90 ±0,25	4,06 ±0,18	6,27 ±0,28
Wzdreń (<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (L.))	80	1,41± 0,10	0,91±0,09	1,51± 0,31	0,40± 0,11	7,70± 2,49	2,61± 0,48	5,01± 0,65	6,66± 0,66
Śledź bałtycki tarła wiosennego (<i>Clupea harengus membras</i> (L.))	30	1,31 ±0,02	0,78 0,02±	1,17 ±0,07	0,25 ±0,02	5,36 ±0,20	1,90 ±0,12	4,60 ±0,09	7,73 ±0,24
Okoń (<i>Perca fluviatilis</i> L.)	55	1,28 ±0,04	1,00 ±0,05	1,10±0,11	0,52 ±0,08	5,15 ±0,33	3,12 ±0,31	4,69 ±0,16	6,04 ±0,31
Karaś złocisty (<i>Carassius auratus</i> (L.))	57*	1,29 ±0,05	0,95 ±0,07	1,14 ±0,14	0,46 ±0,10	5,26 ±0,42	2,86 ±0,42	4,64 ±0,18	6,34 ±0,47
Słonecznica (<i>Leucaspis delineatus</i> (Heck.))	100	1,25 ±0,04	0,86 ±0,04	1,03 ±0,10	0,34 ±0,05	4,93 ±0,33	2,35 ±0,23	4,80 ±0,16	6,96 ±0,36
Jazgarz (<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.))	50	0,94± 0,03	0,70± 0,04	0,44± 0,04	0,18± 0,03	2,77± 0,15	1,54± 0,17	6,39± 0,18	8,62± 0,52

* – ikra pochodząca od pojedynczych samic

Tabela XXII. Charakterystyka jaj u wybranych gatunków ryb wg różnych autorów

Gatunek	Średnice [mm]		Temperatura inkubacji (miesiące)	Czas trwania embriogenezy	Krótka charakterystyka	Autor
	Jaja	Komórki jajowe				
Rodzina: Ariusowte (<i>Arridae</i>)						
<i>Galeichthys feliceps</i> (Val.)	19-21 15,7	–	15,5–25°C	75-80 dni	Opieka nad potomstwem; samiec jaja inkubuje w pysku	Bertin 1958; Tilney i Hecht 1993
Rodzina: (<i>Gymnarchidae</i>)						
<i>Gymnarchus niloticus</i> – mruk nilowy	10,0	–	Nil i rzeki Afryki zachodniej	3-4 dni	Płodność 1000 ziarn ikry; samiec- opieka nad potomstwem; ikra składana do gniazd z roślinności unoszących się na mętnej, słabo natlenionej wodzie	Nikolskij 1954 Załachowski 1997
Rodzina: Łososiowate (<i>Salmonidae</i>)						
<i>Salmo salar</i> L. –łosoś szlachetny	5,5-6,0 5,4-6,15 5,5-7,0	– – –	0-6°C X-I	180 dni kilka miesięcy	Płodność 5-20 tys. ziarn ikry; ikra składana do żwirowych gniazd w górskich dobrze natlenionych potokach	Bertin 1958 Thorpe i in.1984 Bartel 2000
<i>Hucho hucho</i> (L.) – głowacica	4,5-6,0 3,87-5,96	– –	5,4-14,5°C II-IV	60-16 dni –	Płodność 1,6-35 tys. ziarn ikry; ikra składana do żwirowych gniazd w górskich dobrze natlenionych potokach	Bartel i in. 1999 Witkowski 2000
<i>Thymallus thymallus</i> (L.) – lipień europejski	3,0 –3,5	–	8-10°C III-V	25 -20dni –	Płodność 2-8 tys. tysięcy ziarn ikry, jaja składane na dnie żwirowym	Berg i in. 1949 Bertin 1958
Rodzina: Jesiotrowate (<i>Acipenseridae</i>)						
<i>Huso huso</i> (L.) – białuga	3,6-4,0	–	12-14°C	8-9 dni	Płodność 500 do 1600 jaj; ikra denna przytwierdzana do kamieni	Detlaf i Ginsburg 1954 Čihař 1995
<i>Acipenser gueldenstaedtii</i> Brandt–jesiotr rosyjski	3,0-3,5	–	11,9°C 22,5°C 25,9°C	286 godz. 91 godz. 58,6 godz.	Płodność 72-837 tys. ziarn ikry; jaja składane najczęściej na podłożu żwirowym	Berg i in. 1949; Detlaf i in. 1981
<i>Acipenser baerii</i> Brandt – jesiotr syberyjski	2,5-2,7 3,1-3,9	–	V-VI	–	Płodność 79-420 tys. ziarn ikry, jaja składane najczęściej na podłożu żwirowym	Nikolskij 1954 Sokolov 1965 Gisbert i in. 2000
<i>Acipenser stellatus</i> Pall.– siewruga	2,8-3,0 2,7-3,2	–	28-20°C	44-80 godz	Płodność 155-240 tys. ziarn ikry, jaja składane najczęściej na podłożu żwirowym	Berg i in. 1949 Detlaf i Ginsburg 1954

Tabela XXII. (cd.)

Gatunek	Średnice [mm]		Temperatura inkubacji (miesiące)	Czas trwania embriogenezy	Krótka charakterystyka	Autor
	Jaja	Komórki jajowe				
Rodzina: Karpowate (<i>Cyprinidae</i>)						
<i>Chondrostoma nasus</i> (L.) – świnka	2,2 1,15-2,8	1,56	15-16°C 17-18°C III-V	10 dni 7 dni	Płodność 25-41 tys. ziarn ikry; jaja składane na dnie piaszczysto-żwirowym	Kryżanovskij 1949 Kopiejewska 1991
<i>Rutilus rutilus</i> (L.) – płoć	2,14 1,93-2,48	1,1 –	16°C IV-VI	9 dni	Płodność 2-150 tys. ziarn ikry; ikra kleista składana na roślinności	Kryżanowskij 1949 Černý 1977 Załachowski 2000
<i>Rhodeus sericeus</i> (Pall.) – różanka	2,1 3×1,25	1,95 –	IV-V –	23 dni –	Płodność 1000 jaj; rozwój w jamie skrzelowej małża gdzie jest słaby przepływ wody, słabe natlenienie, brak światła	Kryżanovskij 1949 Młyniec 1991
<i>Aspius aspius</i> (L.) – boleń	1,9-2,1 1,6	1,4	5-12°C III-V	6-21 dni	Płodność 160 tys. jaj; ikra składana na dnie żwirowym, kamienistym z szybkim przepływem wody	Lange i in. 1975 Gąsowska 1962 Mamcarz 2000
<i>Leuciscus cephalus</i> (L.) – kleń	1,99 1,5-2,0	1,27 –	18°C V-VI	4 dni	Płodność 35*10 ³ do 200*10 ³ ziarn ikry; podłoże piaszczysto-żwirowe	Kryżanovskij 1949 Černý 1977 Tadajewska 2000b
<i>Tinca tinca</i> (L.) – lin	1,9	1,0	22-23°C V-VI	3 dni	Płodność 360-400 tys. ziarn ikry; ikra kleista przytwierdzana do roślinności	Kryżanovskij 1949 Nikolski 1954
<i>Cyprinus carpio</i> L. – karp	1,5-1,8 1,65	1,2 –	16-24°C 12,6°C 31,7°C	3-5 dni 153 godz. 35 godz.	Płodność 181-1500×10 ³ ; ikra kleista składana na roślinności	Kryżanovskij 1949 Nikolski 1954 Peñaż i in 1983
<i>Leuciscus idus</i> (L.) – jaź	1,23-1,88 1,7	1,17-1,43 –	10-12°C	17 dni	Płodność 38-114 tys. ziarn ikry; ikra kleista przytwierdzona do roślinności i gałęzi	Kryżanovskij 1949 Tadajewska 2000a
<i>Aristichthys nobilis</i> (Rich.) – tołpyga pstra	4,8-5,2	1,4-1,5	24-26°C V-VI	1 dzień	Jaja półpelagiczne, unoszą się w przydennych i środkowych warstwach wody	Krzywosz 2000b Makeeva i Pavlov 2000
<i>Ctenopharyngodon idella</i> (Val.) – amur biały	3,9-5,3 4,5-5,2	1,2-1,3	17-27°C	18-53 godz	Jaja półpelagiczne, unoszą się w przydennych i środkowych warstwach wody	Krzywosz 2000a Makeeva i Pavlov 2000

Tabela XXII. (cd.)

Gatunek	Średnice [mm]		Temperatura inkubacji (miesiące)	Czas trwania embriogenezy	Krótka charakterystyka	Autor
	Jaja	Komórki jajowe				
Rodzina: Piskorzowate (<i>Cobitidae</i>)						
<i>Cobitis taenia</i> (L.) – koza	1,88 1,80-2,80 1,2-1,7	1,2	16-17°C V-VII	5 dni	Płodność 150- 500 jaj; ikra przykleja się do roślin za pomocą kleistych rzęsek	Kryżanovskij 1949 Baruš i Oliva 1995 Załachowski 1998
<i>Misgurnus fossilis</i> (L.) – piskorz	1,69-1,88	1,17-1,30	15°C IV-V 16-20°C	7-8 dni 48 56 godz	Płodność ok.11-38 tys. jaj; ikra składana na roślinach wodnych lub na mulistym dnie	Berg i in. 1949 Kryżanovskij 1949 Boroń 2000
Rodzina: Okoniowate (<i>Percidae</i>)						
<i>Percā fluviatilis</i> (L.) – okoń	1,4-2,5 2,0-2,5 2,0-2,5 1,82-2,67	0,91-1,0 – –	12,6°C 15,7°C 20,4°C 10°	13 dni 9 dni 7 dni 20dni	Płodność 12-300 tys. ziarn ikry; jaja w postaci wstęg składane na roślinności i przedmiotach podwodnych	Kryżanovskij i in. 1953 Nikolski 1954 Kokurewicz 1969 Delos Reyes i in. 1992
<i>Stizostedion lucioperca</i> (L.) –sandacz	1,3-1,4 1,5 1,23-1,37	– 1-1,05 –	16-18°C IV-VI	5-6 godz.	Płodność 200 tys.- 1 mln. Podłoże piaszczyste a także roślinne; budują gniazda; samiec opiekuje się ikłą	Berg i in. 1949 Kryżanovskij i in. 1953 Filuk 1962
<i>Gymnocephalus cernuus</i> (L.)–jazgarz	1,07-1,23 0,8-1,0	0,79-0,97 –	20-21°C 15-16°C IV-V	4,5 dnia 5 dni i 14 godz.	Płodność 29-200 tys. jaj; ikra składana na dnie piaszczysto-żwirowym	Kryżanovskij i in. 1953 Bertin 1958
Rodzina: Stynkowate (<i>Osmeridae</i>)						
<i>Osmerus eperlanus</i> (L.) – stynka	0,7-1,11 0,95	–	3,5-7,5°C 7,5-10,5°C 6°C	21 dni 15 dni 40 dni	Płodność 10-40 tys. ziarn ikry; ikra kleista składana w miejscach płytkich, dno żwirowe lub piaszczyste	Berg i in. 1949 Bertin 1958 Gottwald i Nagieć 1967



Biblioteka Główna
Zachodniopomorskiego Uniwersytetu
Technologicznego w Szczecinie

CZ.59469



001-059469-00-0