



Szent István Egyetem

**TERMÉSZETESVÍZI HALFAJOK IVARI CIKLUSÁNAK
VIZSGÁLATA**

Doktori értekezés tézisei

Lefler Kinga Katalin

GÖDÖLLŐ

2010

A doktori iskola

megnevezése: Állattenyésztés-tudományi Doktori Iskola

tudományága: Mezőgazdaság-tudomány

alprogram: Halbiológia és halgazdálkodás

vezetője: Dr. Mézes Miklós
egyetemi tanár, MTA levelező tagja
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,
Állattudományi Alapok Intézet
Takarmányozástani Tanszék

Témavezető: Dr. Szabó Tamás
egyetemi docens, C.Sc.,
SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,
Környezet- és Tájgazdálkodási Intézet
Halgazdálkodási Tanszék

.....

.....

.....

.....

Az iskolavezető jóváhagyása

A témavezető jóváhagyása

1. A MUNKA ELŐZMÉNYEI, CÉLKITÜZÉSEK

1.1. A munka előzményei

A téma indoklása ökológiai szempontból

A XIX. századtól kiteljesedett átfogó folyószabályozási munkálatok következtében Európa vízrendszerének nagy része átalakult. A XX. században a folyókon gátakat és hidroelektromos műveket építettek. Az egyoldalú beavatkozások ökológiai szempontból negatív következményeket vontak maguk után. A jellemző folyóvízi élőhely-típusok elvesztették korábbi karakterüket, a folyami halak szaporodásához alapvető fontosságú ívóhelyek pedig elszigetelődtek. A mesterséges beavatkozások végső soron az áramló vizek halközösségének (rheofil fajok) elszegényedését eredményezték. Ehhez az ipari tevékenység hatására jelentkező és a század második felében egyre súlyosbodó vízminőségi problémák is hozzájárultak (SZABÓ 2001).

Magyarországon a veszélyeztetett halfajok többsége folyóvizekben él. Ezt jelzi például, hogy a hazai folyóvízi halfajok 61 %-át, míg az állóvízi halfajok 12 %-át nyilvánították védetté a közelmúltban (GYÖRE et al. 2000). Ennek oka az, hogy az elmúlt másfél évszázadban az emberi tevékenység számos vonatkozásban megváltoztatta a folyóvíz-rendszerek természetes állapotát, ami kedvezőtlenül hatott a halállományok alakulására is (KIRCHHOFER és HEFTI 1996). A folyók szabályozása, a növekvő ipari tevékenység és az ehhez párosuló szennyezések hatására romlott a vizek minősége, így az áramló vizek halpopulációi megfogyatkoztak.

A Nemzeti Biodiverzitás-monitorozó Program „Halgazdálkodás, halászat, horgászat” c. részprogramja célul tűzte ki a folyóvizek biológiai

sokféleségének megőrzését. Ez részben megvalósítható a még természetesnek tekinthető vízterületek megóvásán, valamint az emberi tevékenység által már megváltoztatott élőhelyek rekonstrukcióján keresztül. A keltetőházi halszaporítás és a védett, tavi környezetben történő ivadéknevelés, majd az ezt követő természetes vízi halasítás szintén hozzájárulhat az áramlást kedvelő halfajok megőrzéséhez (LUSK 1995).

A téma indoklása gazdasági szempontból

A folyóvízi fajok halászati és horgászati jelentőségük következtében a hazai folyóvizek gazdasági szempontból értékes halfajai közé tartoznak. A hazai horgásztársadalom és a nyugat-európai felvevőpiac igénye gazdasági szempontból indokolja a fajok keltetőházi szaporítását és a természetes vizek rendszeres halasítását. A természetes vízi halasítás alapjául szolgáló ivadék keltetőházi előállításának alapvető feltétele a fajok ivari ciklusának és gametogenezisének ismerete.

A téma indoklása tudományos szempontból

A valódi csontoshalak (*Teleostei*) szaporodásbiológiája iránt az elmúlt években megnövekedett az érdeklődés, az egyes fajok természetvédelmi és gazdasági jelentősége miatt. A hazai tógazdasági haltermelésben fontos szerepet betöltő halfajok szaporítása az anyahalak hormonkezelésétől a zsenge ivadék előállításáig halkeltetőkben történik. A fajok sikeres szaporításának egyik feltétele szaporodásbiológiájuk megismerése volt. Elsőként a ponty (*Cyprinus carpio*) ivari ciklusát és gametogenezisét tárták fel (HORVÁTH 1980). Ez a későbbiekben alapot nyújtott egyes a növényevő halfajok, így a compó (*Tinca tinca*), a csuka

(*Esox lucius*) és a harcsa (*Silurus glanis*) ilyen irányú vizsgálatának elvégzéséhez.

A külföldi akvakultúrákban gazdasági jelentőséggel bíró halfajoknál szintén feltárták e folyamatokat, így például a hidegvízi szivárványos pisztrángnál (*Oncorhynchus mykiss*), a trópusi országokban kiemelt jelentőségű tilápia fajoknál és az afrikai harcsánál (*Clarias gariepinus*) (RICHTER et al. 1982), továbbá a kaviár előállításához nélkülözhetetlen tokféléknél (*Acipenseridae*) (DOROSHOV 1985). Ezek mellett a gametogenezis feltárása a molekuláris biológiai és biotechnológiai kutatások középpontjában álló, az egyéb gerinces állatok tanulmányozásához modellként szolgáló zebra dánió (*Danio rerio*) esetében is megtörtént (SELMAN et al. 1993).

1.2. Célkitűzések

Vizsgálataim célja a balin (*Aspius aspius*, Linnaeus, 1758), a bagolykeszeg (*Abramis sapa*, Pallas, 1814), a jász (*Leuciscus idus*, Linnaeus, 1758), a márna (*Barbus barbus*, Linnaeus, 1758), a bodorka (*Rutilus rutilus*, Linnaeus, 1758), a karikakeszeg (*Blicca bjoerkna*, Linnaeus, 1758) és a paduc (*Chondrostoma nasus*, Linnaeus, 1758) szaporodásbiológiai mutatóinak, így a

- gonado-szomatikus indexnek,
- a petefészekben található, eltérő fejlődési stádiumban lévő sejtek százalékos arányának,
- a folliculusok átmérőinek,
- valamint három szexuáliszteroid hormon (tesztoszteron, progeszteron, 17β -ösztradiol) koncentrációjának meghatározása volt az ivari ciklus különböző időpontjaiban.

Célom volt továbbá a Balatonban élő karikakeszeg és bodorka petefejlődésének vizsgálata annak érdekében, hogy összehasonlítsam az álló- illetve folyóvízi élettér adta lehetőségek hatását az ivari ciklusra az egyes fajoknál.

2. ANYAG ÉS MÓDSZER

2.1. A vizsgálatok helye, körülményei

Vizsgálataimat a SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar, Halgazdálkodási Tanszékén (Gödöllő) és a SZIE, Állatorvos-tudományi Kar, Kórbonctani és Igazságügyi Állatorvostani Tanszékén (Budapest) végeztem.

A halállomány begyűjtése 2003-2007 között a Duna folyó szigetközi, ercsi valamint paksi szakaszán történt. A Balatonból származó mintákat 2006-2007 között Tihany térségéből halászott halakból nyertük.

2.2. A vizsgált halfajok

Munkám során a balin, a bagolykeszeg, a jász, a márna, a bodorka, a karikakeszeg, és a paduc ivari ciklusát és oogeneziséét vizsgáltam.

2.3. A vizsgált szaporodásbiológiai mutatók

2.3.1. A gonado-szomatikus index (GSI) meghatározása

Az ivari ciklusról a petefészek tömegének testtömeghez viszonyított aránya ad pontos képet. A statisztikai értékelés során a gonado-szomatikus indexet használtam, amelyet a következő módszerrel számítottam:

$$\text{GSI (\%)} = \text{petefészek tömege (g)} \times 100 / \text{testtömeg (g)}$$

2.3.2. A különböző fejlődési állapotban lévő ivarsejtek egymáshoz viszonyított arányának vizsgálata

Az egyes mintavételi időpontokban az egyedek petefészkeiből elkészített szövettani metszeteken megszámláltam a protoplazmatikus, a

vakuolizálódás, illetve a vitellogenezis stádiumában lévő oocytákat. Az oogenezis különböző stádiumait BROMAGE és CUMARANATUNGA (1988) besorolása alapján határoztam meg. A meglévő stádiumok mellé egy általam kialakított besorolást, a „gyűrűs” vakuolizálódás állapotát, is hozzárendeltem, mert ennek felhasználásával lehetőségem volt a „teljes” vakuolizálódás stádiumába tartozó sejtekkel való összevetésre is.

2.3.3. A petefészekben lévő folliculusok átmérőinek meghatározása

A kifogott halak petefészkeiből 1g-ot mértem ki, a mintákat maceráltam és a folliculusokat egyesével lemértem okulármikrométer használatával. A kapott adatokat a teljes petefészkekre extrapoláltam és a továbbiakban ezeket az eredményeket használtam fel az értékeléshez.

2.3.4. A vérplazma szexuáliszteroid hormon szintek meghatározása

Két mintavételi évben (2006 és 2007) vizsgálataimat vérvétellel is kiegészítettem, mert lehetőségem nyílt a vérplazma szexuáliszteroid hormonszintek változásainak nyomkövetésére is.

A vizsgált egyedektől a kifogást követően 1-2 órán belül a farokvénából (*vena caudalis*) vérmintát vettem.

Előzetes mérésekkel meghatároztam a vizsgálatához szükséges vérplazma mennyiségét, amelyek a következők voltak: tesztoszteron (T) 50 μ l, 17 β -ösztradiol (E₂) 100 μ l, progeszteron (P₄) 200 μ l.

A szteroidokat dietil-éterrel extraháltam, az éteres fázist bepároltam és -20°C-on abszolút etanolban tároltam a meghatározások elvégzéséig.

A szexuáliszteroidok mennyiségi meghatározása radioimmunoassay (RIA) módszerrel történt. A tesztoszteron RIA JALLAGEAS (1975), a

progeszteron ABRAHAM et al. (1971), a 17- β -ösztadiol mérése pedig MIKHAIL et al. (1970) módszerével történt.

2.4. Matematikai statisztikai értékelés

A statisztikai értékeléshez a Microsoft Excel 97 és Windows GraphPad Prism 4.0 programcsomagokat használtam. A GSI értékek meghatározásánál az egyes mintavételi hónapokban kapott eredményeket egyszempontos variancia-analízissel (ANOVA) (Tukey's Multiple Comparison test), valamint kétmintás t-próba segítségével hasonlítottam össze $P \leq 0.05$ szignifikancia-szint mellett.

3. EREDMÉNYEK

3.1. A Dunából gyűjtött fajok ivari ciklusának bemutatása

3.1.1. A balin ivari ciklusa

A kora tavaszi, márciusi, ívási időszakban a balin GSI értéke igen magas. A Petefészkekben kizárólag csak a vakuolizálódás előtti illetve a vitellogenezis stádiumában lévő sejteket találtam, ami egyértelműen arra utal, hogy a petefészkekben íváásra érett oocyták vannak. Az érett folliculusok átmérője ekkor a legnagyobb, eléri a 2000 μm -t. A 17- β -ösztadiol koncentrációja közepesnek mondható, ami a petefejlődés ívás előtti befejeződésével magyarázható. Az ívást követően áprilisban a GSI értéke 1 % alá csökken, a petefészkek döntő tömegét a protoplazmás fejlődési szakasz különböző stádiumaiban lévő oocyták adják, a szikkel telt, vitellogenezis stádiumában lévő sejtek kiürülnek. A petefészkekben emellett mitotikusan osztódó oogoniumok, az ívást megelőzően nem ovulált oocyták és az ívás során le nem rakott ikrák is vannak. Az utóbbi két sejtcsoport felszívódási folyamaton megy keresztül. A kora tavaszi ívást egy hosszú, nyári regenerációs időszak követi. A tesztoszteron koncentrációja ekkor éri el legmagasabb értékét. A szaporodásbiológiai paraméterek alakulását figyelve megállapítható, hogy az oocyták fejlődése október hónapban vesz lendületet. Ekkor a petefészkek relatív tömege az eddigi érték nyolcszorosára nő, amelynek oka, hogy megindul a szikfelhalmozódás. A petefészkek tömegének döntő részét a vitellogenezis fejlődési állapotban lévő oocyták teszik ki, melyek mérete eléri az 1800 μm -t. Miután a petesejtek fejlődését és a szikanyag felhalmozását a 17- β -ösztadiol hormon szabályozza annak vérplazma koncentrációja ekkor a legmagasabb. A GSI értékének téli hónapok alatt

történő további növekedése azt jelzi, hogy az ikrásokban az ívást megelőző 3-4 hónapban még intenzív sejtépítő folyamatok zajlanak. Ezek azonban már nem „minőségi” változások (átmenet egyik fejlődési állapottól a következőbe), hanem a már kialakult, vitellogenezis stádiumában lévő sejtek gyarapodása. Erre utal a folliculusok átmérőinek növekedése is, ami igen kismértékű október és március hónapok között.

3.1.2. A bagolykeszeg ivari ciklusa

A bagolykeszeg petefészkekében kora tavasszal a petesejtekre már nem jellemző a minőségi átalakulás, azaz egyik fejlődési stádiumból a másikba történő átalakulás. A vitellogenezis stádiumában lévő, szikkel telt oocyták ovulációra éretten töltik ki az ováriumokat. Ezek mellett csak protoplazmás, vakuolizálódás előtti stádiumban lévő, sejtek vannak jelen a petefészkekben. A GSI értéke fajra jellemzően igen magas, ami az ívárra érett, vitellogenezis stádiumában lévő sejtek nagyságára és mennyiségére utal. A folliculusok átmérője eléri a 2400 μm -t. A vérplazmában mért szexuális szteroid hormonok koncentrációi magasak. A progeszteron a végső oocyta érést stimuláló szteroidként (SCOTT és CANARIO, 1987) szabályozza az ovulációs folyamatokat. Általában alacsonynak mondható értékei mellett koncentrációja ekkor jellemzően magasabb. Áprilisban a petefészkek relatív tömege tovább nő, feltételezhetően ekkor következik be az ívás, majd a GSI értéke hirtelen csökken. Nyár közepén a petefészkekben már csak a protoplazmás, illetve a vakuolizálódás stádiumában lévő oocyták találhatóak. Az ováriumok relatív tömege és ezzel párhuzamosan a petefejlődésért felelős szteroid hormonok mennyisége is fokozatosan csökken. Az folliculusok nagysága nem haladja meg az 1400 μm -t. Augusztusban a GSI értéke 2 % alá csökken

és megkezdődik az igen rövid, néhány hetes nyári regenerációs időszak. Az ivarsejtek fejlődését szabályozó 17- β -ösztradiol koncentrációja alig mérhető és a sejtek nagysága homogén eloszlást mutat 800-1200 μm között. A tesztoszteron koncentrációja ezzel szemben emelkedő tendenciát mutat, majd ősz elején egy része átalakul 17- β -ösztradiollá, ami stimulálja a rövid nyári "leállást" követő fejlődési folyamatokat. Bagolykeszegben a szikberakódás szeptemberben kezdődik el, októberre a sejtek döntő többsége a vitellogenezis stádiumába kerül és a téli hónapokban, illetve az ívást megelőző kora tavaszi időszakban a sejtek között minőségi átalakulások már nem jellemzőek. Ebben az időszakban elérik íváskori GSI értékük 60-70 %-át., az oocyták átmérője eléri az 1800 μm -t.

3.1.3. A jász ivari ciklusa

A jászra vonatkozó adatok alapján megállapítható, hogy már az ívás előtti időszakban nagy az ovárium relatív tömege és az ívásig a GSI értéke még tovább növekszik. Március hónapban éri el a rendkívül magasnak mondható maximális értékét (19,02 %). Ekkor a vitellogenezis stádiumában lévő sejtek leginkább méretben gyarapodnak, de nem zárható ki számbeli növekedésük sem. A szikkel telt oocyták közel 80 %-a az 1300-1600 μm -es mérettartományba esik. A jász ívása április hónapra is elhúzódik, a folliculusok növekedése még ekkor is fennáll, átmérőjük elérheti a 2100 μm -t. Az ívást követően a vitellogenezis stádiumában lévő sejtek mennyisége 20 % alá csökken, és a szövettani metszeteken jól detektálhatók a kiürült, ovulált folliculusok. Az elhúzódo ívásnak köszönhetően a petefészkek relatív tömege jelentősen lecsökken, ezzel párhuzamosan a vérplazma progeszteron koncentrációja is csökkenő tendenciát mutat. Az ivarsejtek fejlődése a 17- β -ösztradiol és a

tesztoszteron hormon szint emelkedésének köszönhetően azonban tovább folytatódik. Júliusra a GSI 1 %-ra csökkenő értéke azt jelzi, hogy ekkora tehető a jász fajra jellemző, néhány napos nyári regenerációs időszak, a folliculusok átmérője ebben az időszakban alig éri el az 1000 μ m-t. A 17- β -ösztadiol júniusi minimumát követően növekszik és stimulálja az ováriumot a protoplazmás állapotban lévő oocytákat a vakuolizálódás stádiumába történő átalakulására. A vitellogenezis folyamata korán, már augusztusban megkezdődik, jelentősen növelve ezzel a petefészkek relatív tömegét és a folliculusok nagyságát. A vakuolizálódás folyamata a nyár második felében rendkívül intenzív, de szeptember-október hónapra befejeződik. A petefészket felépítő, a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták mérete, szeptember-októberben már rendkívül homogén, októberben megközelítik a tavaszi íváskor jellemző folliculus nagyságot.

3.1.4. A márna ivari ciklusa

A tavaszi időszakban az eltérő fejlődési stádiumban lévő sejtek számának egymáshoz viszonyított aránya alig változik a márna petefészkekben. A GSI értékeit figyelembe véve azonban megállapítható, hogy a sejtépítő folyamatok januártól kezdve folyamatosan zajlanak. Ezt támasztja alá nemcsak a vérplazma tesztoszteron koncentrációnak rendkívül magas értéke, hanem a folliculusok átmérőinek alakulása is, amelyek elérhetik az 1800 μ m-t. Márciusban feltehetően bekövetkezik az első ívás, ekkor a legmagasabb a GSI értéke. A progeszteron koncentrációja ekkor éri el legmagasabb szintjét, biztosítva ezzel az oocyták végső érését. A folliculusok átmérője 2200 μ m-re növekszik és ez a növekedés áprilisban tovább folytatódik. Májusban a GSI értéke fokozatosan csökken és ezzel párhuzamosan csökken a vérplazma 17- β -

ösztadiol koncentrációja is. A petefészekben a nyári hónapok elejéig még találhatóak a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták, valamint jelentős százalékban a vakuolizálódás stádiumában lévő sejtek is, ami folyamatos sejtutánpótlásra utal. A sejtek fejlődésért felelős 17- β -ösztadiol és tesztoszteron koncentrációja július hónapig ingadozik, követve az ivarsejtek fejlődésének tendenciáját. A GSI értéke júliusban még nem éri el minimum értékét, ugyanis a petefészekben még az érett, de nem ovulált, valamint a follikulusból kikerült, de le nem rakott ikrák felszívódása zajlik. A karikakeszegéhez hasonló, igen rövid regenerációs időszak augusztusra befejeződik. Szeptemberben a márna és a karikakeszeg petefészkében lévő sejtek bizonyos tekintetben igen hasonló képet mutatnak. Petefészkeik szinte azonos arányban tartalmazzák a különböző fejlődési stádiumban lévő oocytákat, a vérplazma progeszteron koncentrációjára a lassú emelkedés jellemző, míg a tesztoszteron szintje csökkenő tendenciát mutat. Októberben a GSI értéke a márnánál fele akkora, mint a karikakeszegnél. Az index értéke azonban a késő őszi és a téli hónapokban is növekszik. A sejtek minőségbeli átalakulása egyik fejlődési stádiumból a másikba is lassabb ütemben megy végbe, mint a karikakeszegben. A vitellogenezis feltehetően egyik faj esetében sem szünetel a téli hónapokban, amit az a vizsgálati eredményem támaszt alá, hogy a kora tavaszi hónapokban vett mintákban a vitellogenezis stádiumában lévő sejtek száma meghaladta az októberben meghatározott értéket. Október és január között a vakuolizálódó sejtek és a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták száma is szignifikánsan nőtt.

3.1.5. A bodorka ivari ciklusa

Hazánkban a bodorka ívása kora tavasszal, március-április hónapban zajlik 8,1 – 13,4 °C fokos vízben. Márciusban a dunai bodorkák petefészkeiben kizárólag csak vakuolizálódás előtti, valamint a vitellogenezis stádiumában lévő sejteket találtam. A szikkel telt oocyták száma jóval meghaladja a protoplazmás stádiumban lévő sejtek mennyiségét, ami egyértelműen utal a hamarosan bekövetkező tömeges ovulációra. A GSI értéke is magas (13,77 %), közel azonos a balinnál és a bagolykeszegnél mért értékekkel. A protoplazmás sejtek átmérője nem haladja meg a 400 µm-t, míg a szikkel telt oocyták homogén eloszlást mutatnak 1100-1700 µm között. A bodorka ívási időszaka rövid, áprilisra kiürülnek a petefészekből az érett oocyták és az ovárium döntő tömegét (83 %) a vakuolizálódás előtti sejtek adják. A GSI értéke ebben az időszakban lecsökken, majd nyár végéig további 0,74 %-al süllyed. Az oogenezisért felelős 17-β-ösztadiol és tesztoszteron koncentrációk a legalacsonyabb szintre süllyednek, míg a progeszteron szintje az áprilisban mért értékhez képest nő. Októberre a vitellogenezis stádiumában lévő sejtek aránya eléri a 40 %-ot. A GSI értéke ugrásszerűen megemelkedik, eléri az íváskori érték 63 %-át. A szexuáliszteroidok koncentrációi is emelkedő tendenciát mutatnak, hasonlóan a jászban tapasztaltakéhoz. A téli hónapok alatt (október és március között) a GSI értékének növekedése, az eltérő fejlődési stádiumok százalékos arányának változása, valamint a folliculusok méretbeli növekedése azt jelzi, hogy az ívást megelőző 3-4 hónapban még intenzív sejtépítő folyamatok zajlanak. A már kialakult, vitellogenezis stádiumában lévő, sejtek gyarapodása már nem számszerű, hanem az egyes sejtek méretbeli növekedését jelenti.

3.1.6. A karikakeszeg ivari ciklusa

Az ívást megelőző egy-másfél hónapban (március) a GSI értéke igen magas (7,88 %), az ováriumban pedig mindhárom fejlődési stádiumot képviselő oocyták jelen vannak. A folliculusok átmérője azonban a következő hónapig már csak kis mértékben változik. A szexuáliszteroidok koncentrációja a vérplazmában ekkor még közepesnek mondható. A tavaszi környezeti tényezők hatására a zavartalan oogenezist biztosító mindkét hormon (17- β -ösztadiol, tesztoszteron) szintje még növekszik, felkészítve az egyedeket a szaporodásra. Áprilisban ismét lendületet az oogenezis, ami a nappalok hosszabodásával, a hőmérséklet növekedésével és a növekvő táplálék bázissal magyarázható (GLENN és WILLIAMS 1976). A GSI értéke (12,6 %) rövid időn belül szinte megduplázódik. Ezzel párhuzamosan a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták száma is nő és azok mennyisége eléri a vakuolizálódó sejtek számát. A vitellogenezis stádiumában lévő folliculusok átmérője eléri az 1500 μm -t. A vérplazmában mérhető tesztoszteron szintje ugrásszerűen megnő, a legmagasabb értékét RINCHARD et al. (1997) a végső oocytaérés alatt mérték. Ezzel egyidejűleg a 17- β -ösztadiol koncentrációja is emelkedik. Az ívás feltehetően már április végén, május elején megkezdődik, 13,4 – 17,8 °C vízhőmérséklet mellett. A 17- β -ösztadiol íváskori alacsony koncentrációjának lehetséges magyarázata, hogy a folyamatos ívás miatt nem alakul ki jellemző csúcs, mivel a karikakeszeg jellemzően többször ívó faj, így petefészkében egy ívási időszakban több ikraadag ér meg egyidejűleg. BRYLIŃSKA és ŻBIKOWSKA (1997) vizsgálatai alátámasztották azt a korábban leírt megfigyelést, hogy a karikakeszeg, élőhelytől függően, egy adott évben ívhat egyszer egy ívási

időszakon belül, de kétszer vagy akár többször is. Legjellemzőbb ívási gyakoriságként (78,3 %) az egy ívási időszakon belüli kétszeri ívást figyelték meg. A második ívás júniusban történik 18-29 °C vízhőmérséklet mellett. Saját vizsgálataim során nem találtam egy évben egyszer ívó egyedeket, a mintázott egyedekre - az általam vizsgált szaporodásbiológiai mutatók alapján, - kivétel nélkül az elhúzódozó, többszöri ívás volt jellemző.

Az adott halfaj esetében az időben igen elhúzódozó április-május és júniusi ívási időszakot csak egy igen rövid, néhány hetes regenerációs időszak követi júliusban. Az oogenezis, ezt követően, augusztus-szeptember hónapokban vesz lendületet. Augusztusban megkezdődik a GSI értékének növekedése (3,81 %). A petefészkek relatív tömegének a növekedéséhez a vakuolizálódás stádiumába lépő, valamint a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták járulnak hozzá döntő mértékben. A vakuolizálódó oocyták átmérője 300-550 µm, a szikanyaggal telítődő sejteké pedig 600-1000 µm között alakul. Ebben az időszakban megkezdődik a progeszteron koncentrációjának fokozatos emelkedése, bár ez a szteroid jellemzően alacsony szinten marad az egész ivari ciklus folyamán más fajok esetében is. A vitellogenezis fejlődési szakaszban lévő oocyták száma a vakuolizálódókéhoz képest ekkor még elhanyagolható. Októberben viszont ugrásszerűen megnő a vakuolizálódó sejtek mennyisége és ezáltal a szikkel teli oocyták száma is fokozatosan nő. A vakuolizálódó sejtek számaránya majdnem kétszeresét teszik ki a vitellogenezis stádiumában lévő sejteknek. A vakuolizálódás-vitellogenezis minőségi átalakulás a petefészkek relatív tömegének nagymértékű növekedésével jár együtt. A GSI értéke a szeptemberben mérhető értékhez képest kétszeresére nő. Október és március között a

petefészek téli „nyugalmi állapotba” kerül. Sem a petefészek relatív tömegében, sem a vakuolizálódó és a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták egymáshoz viszonyított arányában nem történik számottevő változás. A progeszteron szintje lecsökken, míg a végső érésért és az ovulációért felelős 17- β -ösztadiol koncentrációja nő. A tesztoszteron, mint a 17- β -ösztadiol előhormonja, vérplazmában mért koncentrációja ugyancsak nő.

3.1.7. A paduc ivari ciklusa

A paducra vonatkozó szaporodásbiológiai adatok alapján megállapítható, hogy már az ívás előtti időszakban igen magas az ovárium relatív tömege és az ívásig a GSI értéke még tovább nő. Márciusban már eléri a többi egyszervű faj íváskori, rendkívül magasnak mondható GSI értékét (15,7 %). Ekkor a petefészekben a néhány százaléknyi “gyűrűs”, azaz kezdetleges vakuolizálódás állapotában lévő sejten kívül kizárólag a vitellogenezis valamint a protoplazmás fejlődési stádiumban lévő oocyták vannak jelen. A GSI értéke áprilisban tovább emelkedik. A sejtek átmérője ekkor éri el maximális értékét, amely homogén eloszlást mutat 2000-3000 μm között. Az ívás március végén kezdődik és áprilisban tovább folytatódik 9,6-13,4 °C vízhőmérséklet mellett. Áprilisban az oogenezis szabályozásáért felelős szteroidok (17- β -ösztadiol, tesztoszteron) koncentrációja csökkenő tendenciát mutat, ellenben az ovuláció folyamatához nélkülözhetetlen progeszteron szintje a márciusi értékhez képest növekszik. Az ívást követően a petefészek relatív tömege 2,14 %-ra csökken, az ováriumból kiürülnek az érett, szikkel telt oocyták, és a fejlődést stimuláló 17- β -ösztadiol koncentrációja is lecsökken. A progeszteron koncentrációjában

tapaszthatunk ugyan enyhe növekedést, ami feltehetően annak köszönhető, hogy az ovuláció után üresen maradt folliculusok még termelhetnek progeszteront, mint ahogy azt KAGAWA et al. (1983) aranyhal ováriumában megfigyelték. Júniusban a petefészkekben megkezdődik a rövid, néhány hetes nyári regenerációs időszak. Júliusban az ivarmirigyekben maradt folliculusok átmérői nem haladják meg az 1400 μm -t, azonban nagyobb intenzitással folytatódik a vakuolizálódás stádiumában lévő sejtek átalakulása, ezáltal a petefészek relatív tömege is néhány százalékkal nő. A jászhoz hasonlóan a vitellogenezis folyamata igen korán, már augusztusban megkezdődik, növelve ezzel a petefészek relatív tömegét és a folliculusok nagyságát. Augusztustól októberig a 17- β -ösztadiol koncentrációja folyamatos emelkedő tendenciát mutat, tükrözve az intezív ivarsejtfejlődési folyamatokat. A petefészkekben a vitellogenezis stádiumába átalakuló sejtek mennyiségének folyamatos emelkedése jelentős GSI érték növekedést okoz. A petefészek relatív tömege a tél beállta előtt eléri az íváskori érték több, mint 50 %-át. A folliculusok átmérőjének homogén eloszlása októberre eléri a 2400 μm -t.

3.2. A Balatonban gyűjtött egyedek eredményeinek kiértékelése

3.2.1. A bodorka ivari ciklusa

Bodorkában az ívás már igen alacsony vízhőmérséklet (4,0–14,2 °C) mellett, a kora tavaszi időszakban, március hónapban elkezdődik. Ekkor a petefészkekben szinte kizárólag csak vakuolizálódás előtti, valamint a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták találhatóak. A szikkel telt oocyták száma jóval meghaladja a protoplazmás stádiumban lévő sejtek mennyiségét, ami egyértelműen utal a hamarosan bekövetkező ívásra. A GSI értéke igen magas (15 %), meghaladja, igaz csak néhány százalékkal,

a Dunában gyűjtött bodorkában tapasztalt értéket (13,77 %). Mind a tesztoszteronra, mind a 17- β -ösztradiolra, ekkor igen magas érték jellemző. Az ívást követően a tesztoszteron és a 17- β -ösztadiol szintje hirtelen lecsökken és ezzel párhuzamosan drasztikusan csökken a petefészek relatív tömege is, alig 1,5 %-ra. Míg a dunai egyedekben csak néhány százalékban (1,52 %) marad a petefészekben szikkel telt oocyta és üres follikulum, addig a Balatonból gyűjtött egyedek ováriumában ezt a néhány százalékot (2 %) az üres follikulumok és az atretizálódó sejtek teszik ki. A sejtek átmérője ekkor nem haladja meg az 1700 μ m-t. Júliusra teljesen “kiürülnek” a petefészek és kizárólag (100 %) csak protoplazmás állapotban lévő sejtek találhatóak meg. A 17- β -ösztadiol koncentrációja a vérben minimálisra csökken, de csökken a tesztoszteron szintje is. A progeszteron szint viszont ekkor kezd emelkedni a késő tavaszi alacsony értékeket követően. Nyár végén megkezdődik a sejtek minőségbeli átalakulása és közel 31 %-ban megjelennek a vakuolizálódás kezdeti állapotában lévő, az ún. “gyűrűs” vakuolizálódó oocyták. Ezek a sejtek azonban csak kis mértékben járulnak hozzá a petefészek tömegének növeléséhez, amelyet a GSI értékének mérsékelt növekedése is tükröz. Novemberre a petefészek relatív tömege eléri a 11 %-ot, az ovárium döntő tömegét a vitellogenezis stádiumában lévő sejtek adják, melyek mennyisége jócskán meghaladta a protoplazmás állapotban lévőek számát. A sejtek nagyok, nagyságuk megközelíti a márciusban vizsgált follikulumok méretét. A 17- β -ösztadiol szint ugrásszerűen megemelkedik és ezzel párhuzamosan a másik két szexuáliszteroid koncentrációja is növekvő tendenciát mutat, utalva az intenzív petefejlődés folyamatára.

A téli (október és március közötti) hónapokban az ikrásokban, az ívást megelőző 3-4 hónapban még intenzív sejtépítő folyamatok zajlanak.

3.2.2. *A karikakeszeg ivari ciklusa*

Ennek a halfajnak az esetében a szövettani metszetek értékelése során jól látszik, hogy még az ívás előtti szakaszban is intenzív sejtépítő folyamatok zajlanak a petefészekben, amelyet a nagy mennyiségben megtalálható vakuolizálódó sejtek jelzik. A folliculusok átmérője ekkor még nem haladja meg a 900 μm -t és a végső oocyta érést szabályozó progeszteron koncentrációja is viszonylag magas. A fejlődési folyamatok a vízhőmérséklet fokozatos növekedésével párhuzamosan indulnak újra a téli kényszernyugalmi állapot után. Áprilisban az oogenezis ismét lendületet vesz, a GSI értéke rövid időn belül megnégyszereződik. Az ívás döntő mértékben áprilisban zajlik, azonban a GSI értékének ívást követő ingadozása azt jelzi, hogy az ívás a Balatonban éppoly elhúzódozó folyamat, mint a Dunában élő egyedeknél. Ebben a hónapban az oogenezisért felelős 17- β -ösztadiol és tesztoszteron szintje ugrásszerűen megemelkedik, a sejtek nagysága eléri az 1400 μm -t és a folliculusok méretének heterogén eloszlása is az áprilisi ívást követő további parciális ovulációra utal. Habár májusban lecsökken a petefészek tömege, de az ováriumban marad még végső érés előtt álló oocyta, amelyek csak júniusban ovulálnak és ezt követően megtörténik az ívás. Tavasz végén a petefészkek már csak néhány százalékban tartalmaznak vakuolizálódó sejteket, a tesztoszteron koncentrációja is lecsökken, de a 17- β -ösztadiol azonos mennyiségben van jelen a keringésben, ami a további ivarsejt-termelésre utal. Júniusban a GSI értéke újra nő, újabb sejtek jutnak el a végső érés stádiumába, amelyek nagysága eléri az 1600 μm -t. Az időben igen elhúzódozó ívási időszakot egy rövid, néhány hetes regenerációs időszak követi július hónapban (RINCHARD és KESTEMONT 1996).

Erre az időszakra kiürülnek a vitellogenezis stádiumában lévő sejtek a petefészkekből, az ovárium döntő tömegét a protoplazmás fejlődési állapotban lévő sejtek adják. A hormon koncentrációk lecsökkennek, a GSI értéke nem éri el az 1 %-ot. A szervezetben minimálisra csökken a reprodukcióra fordított energia. Az oogenezis először augusztus hónapban vesz lendületet, amelyhez hasonlót tapasztaltam a dunai faj esetében is. Augusztusban a petefészek relatív tömegének a növekedéséhez a vakuolizálódás stádiumába lépő, valamint a néhány százalékban (1,42 %) a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták járulnak hozzá döntő mértékben. Ezzel párhuzamosan emelkedni kezd a 17- β -ösztadiol koncentrációja a vérplazmában. Ősszel megkezdődik az vakuolumok képződése a sejtekben. A folliculusok átmérői viszonylag homogén eloszlást mutatnak 200-800 μ m között. Novemberben kezdődik az intenzív szikberakódás folyamata, ami a petefészek relatív tömegének nagymértékű növekedésével jár együtt. Az ivarsejtek fejlődésével párhuzamosan növekszik az oogenezist szabályozó szteroid hormonok koncentrációja. A GSI értéke a szeptemberben mért értékekhez képest a kétszeresére nő. Ez egyértelmű különbség a Dunában és a Balatonban élő karikakeszeg egyedek között, hiszen ugyanezek a változások a Dunában élő egyedeknél októberben kezdődnek. Ennek oka feltételezhetően a Balatonban uralkodó kiegyenlítettebb életfeltételek. A Balatonban ugyanis az álló víztömeg miatt gazdagabb a táplálékbázis, kevesebb a táplálék konkurens faj, a hatalmas, nem áramló víztömeg az alacsony vízszint és a kiegyenlített víz hőmérséklet miatt később hűl le az őszi folyamán, így az ott élő karikakeszeg populációk csak november hónapban kezdik meg a felkészülést a téli kényszernyugalmi állapotra.

A téli „nyugalmi állapotban“ a vakuolizálódó és a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták egymáshoz viszonyított számarányában nem történik számottevő változás.

3.3. Új tudományos eredmények

1. Balin, bagolykeszeg, jász, márna, bodorka, karika keszeg és paduc fajokban meghatároztam a gonado-szomatikus index (GSI) értékének változásait az éves ivari ciklus folyamán.

2. Leírtam a petefészkekben zajló sejtépítő folyamatok dinamikáját a különböző fejlődési állapotok megjelenésén keresztül valamint a fejlődő folliculusok átmérőjének meghatározásával.

3. Meghatároztam a gametogenezist befolyásoló fontosabb ivari szteroidok koncentrációinak változását az ivari ciklus során.

4. Részben feltártam az általam vizsgált halfajokra jellemző eltérő ívási gyakoriság (egyszer ill. többszörívó) petefészkek-morfológiai és hormonális hátterét.

5. Vizsgálataim eredményei alapján megcáfoltam azt a szakirodalomban fellelhető információt (HALAČKA et al., 1997), mely szerint a paducban a vitellogenezis októberben befejeződik, mivel saját vizsgálataim eredményei alapján az még a tavaszi hónapokban is folytatódik.

6. Összehasonlítottam az eltérő típusú élővizekben (álló - és folyóvíz) található azonos fajok (bodorka, karikakeszeg) szaporodásbiológiai tulajdonságait és feltártam a közöttük lévő eltéréseket.

4. KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

4.1. Következtetések

A balin, a bagolykeszeg, a bodorka - Balatonban élő állományukat is beleértve -, a jász és a paduc esetében a vakuolizáció időszaka az őszi hónapokban történik. Az ívást megelőző 3-4 hónapban a már kialakult, vitellogenezis stádiumában lévő sejtek gyarapodnak tovább. Ez nem számbeli, hanem az egyes sejtek méretbeli növekedését jelenti.

A GSI-re és az oocyta átmérő alakulására vonatkozó eredményeim megerősítik azokat a korábban leírt megfigyeléseket, miszerint a balin, a bagolykeszeg, a bodorka, a jász és a paduc az egy alkalommal ívó fajok közé tartoznak.

A márna petefészkeiben a késő őszi és a téli hónapokban nem csak mennyiségi változások zajlanak, mint ahogy azt a GSI értékének szignifikáns emelkedése mutatta. Október és április hónapok között a vakuolizálódó sejtek száma szignifikánsan csökkent, miközben a vitellogenezis stádiumában lévő oocyták száma szignifikáns mértékben nőtt. Ez a minőségi változás azt jelenti, hogy a vakuolizálódó sejtek egy részében befejeződik a vezikulumok képződése és megkezdődik a vitellogenezis, azaz a szikfelhalmozódás folyamata.

A márnában és a karikakeszegben – a Balatonban élő egyedekben is - a vakuolizáció a tavaszi hónapokban is folytatódik. Ebben az időszakban nem csak mennyiségi változások, hanem „minőségi jellegű” átalakulások is történnek, azaz átmenet egyik fejlődési állapotból a következőbe.

A GSI-re és az oocyta átmérő alakulására vonatkozó eredményeim megerősítik azokat a korábban leírt megfigyeléseket, miszerint a márna és a karikakeszeg az egy ívási időszakban többször ívó fajok közé tartoznak.

Az egyes fajok részletes szaporodásbiológiai folyamatainak ismeretében módunkban áll meghatározni az egyes áramlást kedvelő halfajok keltetőházi halszaporításának pontos időzítését, ezáltal biztosítva az anyahalak begyűjtésének és az anyák tartásának időtartamát. Ez utóbbi egy-egy gazdaságban komoly értékmérő tulajdonságként szerepel. A pontosabb időzítés egyúttal elősegítheti, hogy a szaporítani kívánt egyedeket, a lehetőségekhez képest, minél kevesebb stresszhatás érje.

4.2. Javaslatok

Amennyiben SALLAI (2008) által kezdeményezett fajlagos tilalmi időszak bevezetése hazánkban komolyabb formátumot öltene, javaslatot tennék arra vonatkozóan, hogy adataimat figyelembe véve kerüljenek az általam is vizsgált halfajok védettséget jelentő státuszba az adott szaporodási időszakon belül. A jelenleg érvényben lévő fajlagos tilalmi időszak mára esetében május 2 - június 15. Figyelembe véve a mára szaporodásbiológiai sajátosságait, miszerint ívási időszaka április hónap közepétől kezdődik, fajlagos védettséget ettől az időponttól kezdve kellene kapnia.

A 2010. évtől a 88/2009 (VII. 17.) FVM-KvVM együttes rendelet szerint május 2 - június 15 között nem fogható a jászkeszeg, a paduc és a szilvaorrú keszeg. A rendelet a fent említett fajok közül esetleg a szilvaorrú keszegnek jelent némi védelmet, mely faj az említett három közül a legkésőbb ívik hazánkban. Kísérleteim eredményei azonban azt bizonyítják, hogy sem a jásznak (**március**-április hónap), sem a paducnak (**március-április** hónap) az ívási időszaka nem esik bele a fent említett időintervallumba. Ennek alapján javaslom a rendelet felülvizsgálatát.

Javaslom továbbá a vizsgált halfajok ivari ciklusának további, mélyrehatóbb kutatását, az egyes ivari szteroidok koncentrációinak változásának részletesebb feltárását, hogy ezáltal átfogóbb képet kaphassunk a környezetünkben élő halfajok szaporodásbiológiájáról és ívási viselkedésükről.

5. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉHEZ KAPCSOLÓDÓ PUBLIKÁCIÓK

5.1. Tudományos közlemények folyóiratban

▣ **LEFLER K.**, GÁL J., DEMETER GY. (2006): A víz hőmérséklet hatása a szivárványos pisztráng (*Oncorhynchus mykiss*) embrionális fejlődésére és a kelési eredményekre. Effect of water temperature on the embryonic development and hatching results of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Magyar Állatorvosok Lapja*, 128 (9) 565-569.

▣ **K. K. LEFLER**, Á. HEGYI, F. BASKA, J. GÁL, Á. HORVÁTH, B. URBÁNYI, T. SZABÓ (2008): Comparison of ovarian cycles of Hungarian riverine fish species representing different spawning strategies. *Czech Journal of Animal Science*, 53 10: 441-452.

▣ KOTRIK L., HETYEY CS., HEGYI Á., GÁL J., URBÁNYI B., **LEFLER K. K.** (2008): Az ultrahang vizsgálat alkalmazása az afrikai harcsa ivari működésének jellemzésében *Magyar Állatorvosok Lapja*, 130 (8), 475.

5.2. Könyvrészlet

▣ SZABÓ T., **LEFLER K. K.**, HORVÁTH L., (2004): A fenékjáró küllő (*Gobio gobio*) szaporodásbiológiájának áttekintése irodalmi adatok és saját vizsgálatok alapján. In: Kálmán E., Csanády A-né: A Tisza és környezete a 2000. évi rendkívüli vízszennyezések után. Bay Zoltán Alapítvány Anyagtudományi és Technológiai Intézete. 293-295.

▣ SZABÓ T., **LEFLER K. K.**, URBÁNYI B., HORVÁTH L., BASKA F., (2004): Folyóvízi keszgyék szaporodásbiológiájának vizsgálata és indukált szaporításuk fejlesztése. In: Kálmán E., Csanády A-né: A Tisza és környezete a

2000. évi rendkívüli vízszennyezések után. Bay Zoltán Alapítvány Anyagtudományi és Technológiai Intézete. 287-292.

5.2. Konferencia kiadványban teljes terjedelemben megjelent publikációk

▣ **LEFLER K. K.**, KOMÁROMI J., BASKA F., HORVÁTH L., SZABÓ T. (2003): Gazdasági szempontból jelentős folyóvízi halfajok ivari ciklusának vizsgálata. *EU Konform Mezőgazdaság és Élelmiszerbiztonság*, II. kötet 51-56.

▣ **LEFLER K.**, KOMÁROMI J., BASKA F., HORVÁTH L., SZABÓ T. (2003): Folyóvízi halfajok petefészkekének szövettani vizsgálata az ivari ciklus során. *XXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás*, HAKI, Szarvas, *Halászatfejlesztés*, 113-121.

▣ **LEFLER K.**, KOMÁROMI J., BASKA F., HORVÁTH L., SZABÓ T. (2003): Gazdasági szempontból jelentős folyóvízi halfajok ivari ciklusának vizsgálata. *XXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás*, HAKI, Szarvas, *Halászatfejlesztés*, 141-146.

▣ **LEFLER K. K.**, BASKA F., SZABÓ T. (2005): Különböző ívási stratégiát képviselő folyóvízi halfajok ivari ciklusának összehasonlítása. *XXIX. Halászati Tudományos Tanácskozás*, Szarvas, *Halászatfejlesztés*, 7-16.

▣ GÁL D., **LEFLER K. K.**, A. RÓNYAI (2005): Effect of temperature on the sexual maturation of pike-perch (*Sander lucioperca* L.). In: C.I. Hendry, G. Van Stappen, M. Wille and P. Sorgeloos (Eds.) *Larvi'05 Fish and Shelfish Larviculture Symposium*, Gent, 160-163.

▣ **LEFLER K. K.**, F. BASKA, T. SZABÓ (2006): Ovarian cycle of riverine fish species with economic importance. *AQUA 2006*, Firenze, Italy 516.