

# DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS

MÁRTON ALIZ

Keszthely  
2018



**Pannon Egyetem Fesztetics Doktori Iskola**

**A TAKARMÁNYOZÁS HATÁSA AZ ANYAJUHOK  
SZAPORODÁSBIOLOGIAI TULAJDONSÁGAIRA**

**DOKTORI (PhD) ÉRTEKEZÉS**

DOI:10.18136/PE.2018.672

**Írta:  
MÁRTON ALIZ**

**Konzulens:  
Dr. Husvéth Ferenc**

**Keszthely  
2018**

# A TAKARMÁNYOZÁS HATÁSA AZ ANYAJUHOK SZAPORODÁSBIOLÓGIAI TULAJDONSÁGAIRA

Az értekezés doktori (PhD) fokozat elnyerése érdekében készült a Pannon Egyetem Fesztetics Doktori Iskolája keretében

állattenyésztési tudományok tudományágban

Írta: MÁRTON ALIZ

Konzulens: Dr. Husvéth Ferenc

Elfogadásra javaslom (igen / nem)

.....

(konzulens)

A jelölt a doktori szigorlaton ..... %-ot ért el,  
Keszthely,

.....

(a Szigorlati Bizottság elnöke)

Az értekezést bírálóként elfogadásra javaslom:

Bíráló neve: ..... igen /nem

.....

(bíráló)

Bíráló neve: ..... ) igen /nem

.....

(bíráló)

A jelölt az értekezés nyilvános vitáján .....%-ot ért el.

Keszthely

.....

(a Bíráló Bizottság elnöke)

A doktori (PhD) oklevél minősítése.....

Keszthely,

.....

(az EDHT elnöke)

# Tartalomjegyzék

Kivonatok.....	6
Rövidítések jegyzéke .....	10
1. Bevezetés.....	12
2. Irodalmi összefoglaló .....	13
2.1. A juhok általános szaporodásbiológiai jellemzői és ivari ciklusa.....	13
2.2. Az ivari ciklus hormonális háttere .....	13
2.3. A tüsző fejlődése és differenciálódása az ivari ciklus folyamán .....	16
2.4. A juhok ivari működését befolyásoló tényezők.....	19
2.4.1. A fény hatása az anyajuhok ivari működésére .....	19
2.4.2. A takarmányozás (metabolithormonok és aminosavak) hatása az anyajuhok ivari működésére .....	23
2.4.3. A feromonok jelentősége .....	30
2.5. A gyakorlatban alkalmazott mesterséges szaporítási eljárások juhászatokban ...	31
3. Célkitűzések.....	33
4. Anyagok és módszerek.....	34
4.1. Emésztési vizsgálat bendőfisztulás anyajuhokkal (I. kísérlet).....	34
4.2. Vizsgálatok extenzíven tartott német húsmerinó állományban (II. kísérlet) .....	36
4.3. Kísérletek intenzív tejtermelő awassi állományban (III. kísérlet) .....	38
5. Eredmények és kiértékelésük .....	45
5.1. Az emésztési vizsgálat eredményei és azok értékelése (I. kísérlet).....	45
5.2. Vizsgálati eredmények és azok értékelése az extenzíven tartott német húsmerinó állományban (II. kísérlet) .....	50
5.3. Vizsgálati eredmények és azok értékelése az intenzíven tartott, tejelő awassi állományban (III. kísérlet).....	52
5.3.1. Az ivari ciklus kezelés előtti állapota és az ivarzásindukálás/ szinkronizálás sikeressége .....	52

5.3.2 Kondíció, testsúly, tejtermelés értékelése .....	57
5.3.3 Hormonok és metabolitok.....	59
5.4. A három kísérlet (I-III.) összefoglaló értékelése.....	65
6. Új tudományos eredmények .....	68
7. Összefoglalás .....	72
8. Köszönetnyilvánítás .....	74
9. Irodalomjegyzék .....	75
10. Publikációs tevékenység.....	104

## **Kivonatok**

### **A takarmányozás hatása az anyajuhok szaporodásbiológiai tulajdonságaira**

Az anyajuhok ivari működését befolyásoló tényezők közül a takarmányozás az egyik legmeghatározóbb faktor. Az állat tápláltsági szintje hatással van az ivarérettség bekövetkezésének idejére és kihat a szaporodásbiológiai életteljesítményre is.

Munkánk során célunk volt egy hazánkban kevésbé elterjedt takarmánynövény, a csillagfürt szaporodásbiológiai mutatókra gyakorolt pozitív hatásának fokozása és hatékonyságának vizsgálata különböző hasznosítású és fajtájú anyajuhokkal.

A különböző módon előkészített csillagfürtformák (nyers, hántolt, pelyhesített csillagfürt) fehérjéjének bendőbeli lebonthatóságát vizsgálva megállapítottuk, hogy a pelyhesítés során, hőkezelésen is átesett forma RUP (bendőben le nem bomló fehérje – rumen undegradable protein) értéke volt a legnagyobb. A hagyományosan flushingként alkalmazott rozshoz képest egységnyi takarmányra vetítve, többszörösen tartalmazza azon aminosavakat (fenilalanin, triptofán, tirozin), melyek potenciálisan perkurzorai az FSH szintézisre ható neurotranszmittereknek.

A német húsmerinó állománnyal végzett kísérletünk eredményeként a pelyhes csillagfürtöt fogyasztó csoportban szignifikánsan nőtt az ikerellések aránya a kontrollhoz viszonyítva.

Ezt követően, egy intenzíven tejelő, awassi állományban vizsgáltuk a fajta magyarországi körülmények közötti szezonálisitását, valamint az alkalmazott intenzív technológiában a tápláltság és az ivarzás indukálás/szinkronizálás eredményessége közötti összefüggést. A tenyészszezon kezdetén még acikliás, valamint már ciklikus petefészek-működést mutató anyák között szignifikáns különbségek mutatkoztak a plazma IGF-1 és az inzulin szintekben, de a pelyhes csillagfürtöt is tartalmazó megemelt abrakadag (flushing) hatására a különbségek kiegyenlítődték. Az állatok anyagcseréjét jelző paraméterek egységesebbek voltak, ami hozzájárult az ivarzás indukálás/szinkronizálás eredményességéhez és ennek következtében az anyajuhok közel fel (49%) ikerbárányokat ellett. Megállapítottuk, hogy a gesztagén kezelés előtt még acikliás ill. a ciklus tüszőfázisában lévő állatok egy része a gesztagén kezelés első napján még ovulálhat, ez azonban nem befolyásolja a fix AI (fix idejű mesterséges termékenyítés) eredményességét. A gesztagén forrás megvonásakor az állatok petefészkében esetleg fellelhető metabolikusan aktív sárgatest nincs hatással a termékenyítés sikerességére, valamint a gesztagén megvonással egyidejűleg alkalmazott eCG hatására az

anyajuhok egy részében a domináns tüsző luteinizálódik, amely csökkenti a reális esélyét a fix idejű AI -ból származó vemhesülésnek.

### **Nutritional influences on reproduction of sheep**

One of the most significant factors influencing the ovarian activity of ewes is the nutrition. The nutritional status of the animal has effects on the occurrence of puberty and reproduction performance in the whole life.

The aim of our research was to study and test the efficiency of white lupine to reproduction on different breeds of sheep kept for different purposes.

By testing the rumen degradability of different forms of lupine (whole, husked, flocculated) it has been concluded that flocculated form which underwent on the heat treatment has the highest RUP value (Rumen Undegradable Protein). This form compared to the rye, which is a traditional flushing crop in Hungary, contains in higher rate amino acids (phenylalanine, tryptophan, and tyrosine) which are potential precursors of neurotransmitters influencing FSH synthesis.

In the first part of our study conducted with pastured German Meat Merino, ewes flushed with flocked lupine has significantly increased the multiple lambing rate, compared to the control group.

The second part of our study focused on the examination of the seasonality of the Awassi breed originating from the arid area of Middle-East in Hungarian climate. In experiments the relationships between nutrition and the success of oestrus induction / synchronisation (gestagen + eCG) were studied in an intensive farming technology.

Significant endocrine differences were found between cycling and acyclic animals. Elevated insulin and IGF-1 levels were detected in animals which were cyclic before energy supplementation compared to acyclic ones but these differences were equalized as a result of flushing. Higher circulating insulin and IGF-1 levels could have beneficial effects at the ovarian level and may have stimulated folliculogenesis. Those animals which were acyclic before gestagen treatment or were in the follicular phase of the cycle may ovulate on the first day of gestagen treatment but these did not influence the success rate of the fixed time AI. Similarly, it did not affect conception following insemination irrespective of whether luteolysis occurred during gestagen treatment or not, i.e. if a metabolically active corpus luteum was present or not on the ovary on the day of gestagen removal. On the contrary, it



is no doubt that in a certain proportion of animals with dominant follicles luteinised due to the eCG treatment used at the time of gestagen removal. This result in high progesterone levels at the time of insemination and thus these ewes have not real chance of conceiving.

### **Die Wirkung der Fütterung auf die Reproduktionseigenschaften von Mutterschafen**

Von den Faktoren, welche die Reproduktion von Mutterschafen beeinflussen, die Fütterung hat einer der stärkste Wirkung. Die Kondition des Tieres hat eine Wirkung auf die Zeitpunkt der Geschlechtsreife, und die beeinflusst auch die Lebensleistung im Gebiet der Vermehrungsbiologie.

Während dieser Arbeit mein Ziel war, dass ich der Wirksamkeit einer der Futterpflanzen, die Lupine, und deren Wirkung in der Fütterung auf die vermehrungsbiologische Faktoren von Mutterschafen mit verschiedenen Genotyp und Nutzung beweise. Ich habe getestet die Verdauungsfähigkeit der verschiedenen Lupine Futtermitteln (volle Schrot, funzelte Lupine, Lupine Flocken) im Pansen. Ich stellte fest, dass die RUP Werte (Rumen Undegradable Protein) waren die Höchste bei der Lupine Flocken, die auch eine Erwärmungsbehandlung auch bekommen hatte. Dieses Lupine Futtermittel enthältet mehrmals größere Menge von Aminosäuren (Phenylalanine, Tryptophan, Tyrosin) als Roggen, der typische „flushing“ Futter. Diese Aminosäuren sind als potenzielle Ausgangstoffe für Neurotransmittern in der FSH Synthese (Fernstrom und Fernstrom, 2007) zu sehen.

In einem deutsches Fleischmerino Bestand die Forschungsgruppe wurde mit Lupine Flocken gefüttert, und die Anzahl von Zwillingslämmer war signifikant höher, als in der Kontrollgruppe.

In der Awassi Milchschafrasse – die entstammt von Naher-Osten - untersuchte ich bei den ungarischen Klimabedingungen die Wirkung der Saison, und die Zusammenhang zwischen Kondition und Ergebnisse von Brunstinduktion.

Bei einer Gruppe der Mutterschafen, die am Anfang Zuchtsaison noch azyklisch waren, und einer Gruppe der Mutterschafe mit zyklischen Eierstockaktivität sind signifikante Unterschiede zu finden in den Plasma IGF-1 und Insulin Werten. Diese Unterschiede sind sich nach dem „flushing“ mit Lupine in der Fütterung angeglichen. Ich stellte vor, dass einige Tiere am ersten Tag der Gestagen-Behandlung noch Ovulation produzieren können, aber dieser Fall beeinflusst die Ergebnisse der künstlichen Besamung nicht. In der Zeitpunkt der Entzug der Gestagen Quelle im Ovar des Tieres zufällig funktionierende Gelbkörpern

üben keine Wirkung auf die Ergebnisse der Befruchtung. Gleichzeitig mit Entzug der Gestagen Quelle und Anwendung von eCG bei einigen Tieren die dominante Follikel luteinisiert, und dieser Weise die real Chance der Befruchtung durch künstliche Besamung mit fix Termin vermindert sich.

## Rövidítések jegyzéke

<b>Fix AI</b>	fixed time artificial insemination - fix idejű mesterséges termékenyítés
<b>ARC</b>	nucleus arcuatus
<b>BCS</b>	body condition score - testkondíció pontszám
<b>BHB</b>	beta-Hydroxybutirate - béta hidroxilajsav
<b>CIDR-G</b>	controlled internal drug releasing device
<b>CL</b>	corpus luteum - sárgatest
<b>Dio1</b>	dejodináz 1 enzim
<b>Dio2</b>	dejodináz 2 enzim
<b>Dio3</b>	dejodináz 3 enzim
<b>DM</b>	dry matter - szárazanyag
<b>DHA</b>	docosahexaenoic acid - dokozahexaénsav
<b>eCG</b>	equine chorionic gonadotropin - vemhes kanca szérumban gonadotropin
<b>EPA</b>	eicosapentaenoic acid - eikozapentaénsav
<b>ER-<math>\alpha</math></b>	ösztrogén receptor $\alpha$
<b>FGA</b>	fluorogeszton-acetát
<b>FSH</b>	folliculusstimuláló hormon
<b>GABA</b>	gamma aminobutyric acid - gamma aminoajsav
<b>GnRH</b>	gonadotropin releasing hormone
<b>HHG</b>	hypothalamo-hypophyseus - gonadális tengely
<b>Hth</b>	hypothalamus
<b>IGF-1</b>	inzulinszerű növekedési faktor 1
<b>Kiss1r</b>	kisspeptin receptor
<b>KNDy</b>	kisspeptin/neurokinin B/dynorphin
<b>KP</b>	kisspeptin (metasztin)
<b>LEPR</b>	leptin receptor
<b>LH</b>	luteinizáló hormon
<b>LHrs</b>	luteinizáló hormon receptorok
<b>MAP</b>	medroxyprogesterone acetate
<b>MBH</b>	mediobasalis hypothalamus
<b>MGA</b>	melengestrol acetate

<b>NA</b>	noradrenalin
<b>NAT</b>	N-acetiltranszferáz
<b>NEFA</b>	non esterified fatty acids - nem észterifikált zsírsavak
<b>NEm</b>	a létfenntartás nettó energiaszükséglete
<b>NKB</b>	neurokinin B
<b>NPN</b>	non protein nitrogen – nem fehérje eredetű nitrogén
<b>NPY</b>	neuropeptid Y
<b>OR</b>	ovulációs ráta
<b>P<sub>4</sub></b>	progeszteron
<b>PMH</b>	pajzsmirigy hormonok
<b>POA</b>	preoptic area
<b>PT</b>	pars tuberalis
<b>PUN</b>	plasma urea nitrogen - plazma karbamid
<b>PVN</b>	nucleus paraventricularis
<b>RFRP3</b>	RF-amid típusú fehérje
<b>RDP</b>	rumen degradable protein – bendőben lebomló fehérje
<b>RUP</b>	rumen undegradable protein - bendőben le nem bomló fehérje
<b>SCG</b>	superior cervical ganglion - hátsó nyaki idegdúc
<b>SCN</b>	nucleus suprahypophysialis
<b>STH</b>	szomatotrop hormon - növekedési hormon
<b>T<sub>3</sub></b>	trijód-tironin
<b>T<sub>4</sub></b>	tiroxin
<b>TSH</b>	thyreoideastimuláló hormon
<b>VNO</b>	Vomeronasal Organ - vomeronazális szerv, Jakobson-szerv
<b>V1Rs</b>	feromon receptorok

## 1. Bevezetés

Az állatvilágban a fajok fennmaradásának, túlélésének legmeghatározóbb eleme a környezethez való alkalmazkodás képessége. Ez jelentheti többek között a klímához (időjárás, évszakok), táplálékhoz, fényviszonyok változásához történő idomulást.

A felsorolt tényezők jelentős hatással vannak a szaporodásbiológiai folyamatokra, melynek zavartalansága az ivadékok megszületésének, életben maradásának, tehát a faj fennmaradásának kulcsát jelentik.

A gazdasági állatfajok közül a juhfajták többségének szaporodása a mérsékelt égövben, ellentétben az ugyancsak kérődző szarvasmarhával, a mai napig megőrizte szezonálisát, ami valószínűleg a napjainkban is többségében természetközeli, extenzív tartástechnológiának köszönhető. A szaporodásbiológiai ciklus igazodik a világos és sötét napszakok váltakozásához (fotoperiódus), hogy az utódok a túléléshez legkedvezőbb időszakban, a táplálékhiány idején jöjjenek a világra. Az intenzíven tartott fajtáknál ugyanakkor már jól látszanak az aszezonális jelei, ami szükségessé teszi a szaporodásbiológiai mutatók folyamatos nyomonkövetését a hatékonyabb tenyésztés, tartás és termelés elérése érdekében.

Világszerte emelkedik az állati terméket fogyasztók azon köre, akik igénylik, hogy a termék mindinkább az emberi egészséget megőrző, esetleg azt fokozó módon legyen előállítva. Ez előtérbe helyezi olyan módszerek kifejlesztését, ami kizárja vagy minimálisra csökkenti például a gyógyszerkészítmények használatát az állati termék előállítása során. Az anyajuhok ivari ciklusának és az azt befolyásoló külső környezeti és belső hormonális tényezőknek vizsgálata, valamint a szaporodásbiológiai folyamatokat szabályozó rendszerek megismerése lehetővé teszi olyan természetközeli tartási- és szaporítási technikák kidolgozását, amelyek megfelelnek az egészségtudatos fogyasztók elvárásainak. Kiskérődzők tekintetében ausztrál kutatók (Martin és mtsai, 2004a; Martin és mtsai, 2004b) indultak el elsőként ezen az úton, számos kísérlettel folyamatosan fejlesztve a „tisztá, zöld és etikus” állati termék előállítás rendszerét, amelynek alapja, hogy természetes módon, például a célzott takarmányozás („focus feeding”) vagy a kos-hatás jelenségének felhasználásával, illetve a megvilágítás szabályozásával befolyásolják a szaporodási folyamatokat. Munkámmal az említett területen elért eddigi eredményeket kívántam gazdagítani.

## **2. Irodalmi összefoglaló**

### **2.1. A juhok általános szaporodásbiológiai jellemzői és ivari ciklusa**

A juh szezonálisan ivarzó poliösztroszos állat. A szaporodásbiológiai funkciók regulációjában, mérsékelt égövön, elsősorban a világos és sötét napszakok váltakozásának, azaz a fotoperiódusnak van meghatározó szerepe (Chemineau és mtsai, 1992; Menassol és mtsai, 2012). A tenyészszezon ennek megfelelően az nyár végi-őszi időszakra esik. A szabályozásban további befolyásoló tényezőként hatnak a szervezet és a környezet felől érkező jelek, mint az állat tápláltsága, a stressz vagy a társas-szexuális viselkedés kémiai ingerei (Rosa és Bryant, 2003).

Az ivari ciklus hossza átlagosan 16,5 nap (14-19 nap), az ivarzás időtartama 28-36 óra (Haraszi és mtsai, 1993). Egy cikluson belül több tüszőnövekedési hullámot követően kiszektálódik egy vagy több domináns tüsző (Evans és mtsai, 2000), majd a hormonális változások következtében létrejön az ovuláció, az apaállat jelentében pedig a termékenyülés. A vemhesség idő 142-156 (150) nap (Mucsi 1997), így az utódok a tél végi-tavaszi időszakban jönnek a világra. Az extenzíven tartott fajtáknál általában anyajuhonként egy bárány születik, de vannak szapora fajták ahol nem ritkák az ikerellések (2-5 bárány) pl. booroola merinó (Bindon 1984), finn landrace, romanov (Hackett és mtsai, 1985; Ricordeau és mtsai, 1990), szaporamerinó (Kukovics 2014). A szaporaság genetikailag meghatározott, de a genetikai potenciál maximális kifejeződésében az állattartónak, tenyésztőnek döntő szerepe van és ez csak úgy valósítható meg, ha ismerjük az állat szaporodását támogató környezeti és biológiai tényezőket.

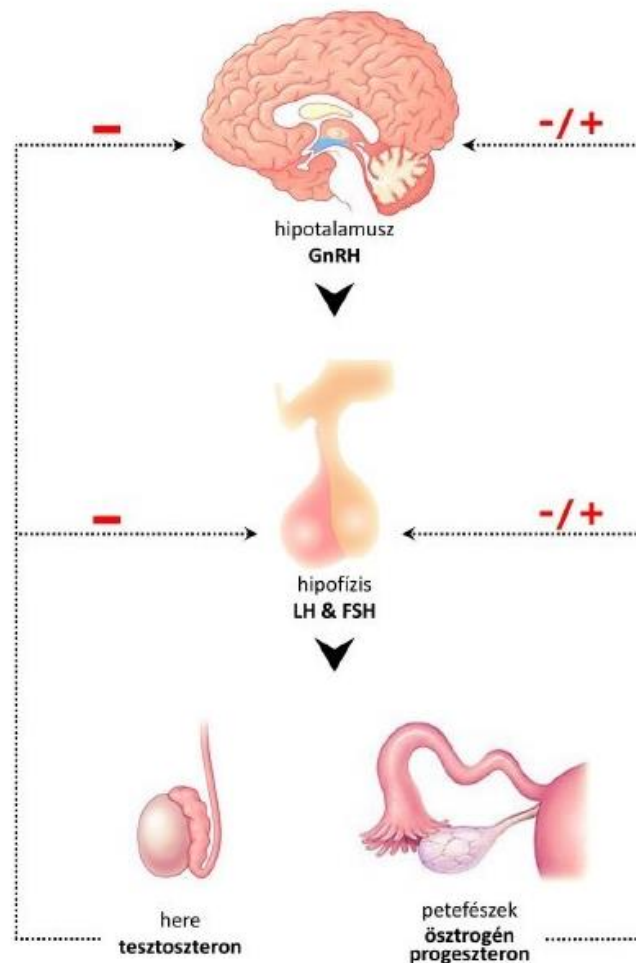
### **2.2. Az ivari ciklus hormonális háttere**

A juhok ivari ciklusa endokrin események sorozata, melynek szabályozása a hypothalamo-hypophyseo-gonadalis (HHG) tengely mentén valósul meg.

A hypothalamusban található gonadotropin-releasing hormont (GnRH) termelő magcsoportok a HHG tengely kulcsszereppel bíró egységei.

A tengely szintjei közötti kapcsolat többirányú. A nemi mirigyekben termelődő hormonok visszacsatoló, „feedback” mechanizmusok révén hatnak a reprodukciós tengely felsőbb

szintjeire (1. ábra), valamint e hormonok receptorait kifejező szervek működésére is (Karsch és Foster, 1975; Knobil, 1980; Herbison, 1998; Skapits, 2015).



**1. ábra:** A reproduktív tengely részei közötti hormonális kapcsolat (Skapits 2015)

A GnRH neuronok anatómiai és funkcionális hálózatot alkotnak, a sejtek közötti kommunikáció szinaptikus és autokrin módon jön létre (Witkin és Silverman 1985, Lehman és Silverman 1988), valamint kapcsolatban állnak számos idegsejttel, melyektől a külső környezetből érkező információkat fogadják (Herbison, 1998). Ez a kapcsoltsrendszer jelenti a GnRH szekréció kialakításáért felelős „pulzusgenerátort”, melynek eredményeként a GnRH felszabadulás pulzatis jellegű, ami elengedhetetlenül fontos a hormon-specifikus receptorok deszenzitizációjának megakadályozásában és a célsejtek hormonérzékenységének fenntartásában (Skapits 2015).

Juh fajban megállapították, hogy a GnRH sejttestek legnagyobb sűrűségben a hypothalamusban a nucleus arcuatus (ARC) és a preoptikus area (POA) területén találhatóak (Colledge 2008, Chaikun és mtsai, 2013). Ezekben a központokban a hormon felszabadulása

két módon jöhet létre. Egyrészt beszélhetünk egy GnRH alapszekréciónról (tonic center) ami a tüszőfejlődést és szteroidogenezist szabályozza, másfelől egy ösztrogén hatására bekövetkező nagyarányú GnRH felszabadulásról (surge center), amely az adenohipofízisben lökésszerű LH felszabadulást eredményez (preovulációs LH csúcs). Az utóbbi folyamat kiváltja a domináns tüsző(k) felrepedését és az ovulációt (Dungan és mtsai, 2007; Roa és mtsai, 2009; Uenoyama és mtsai, 2009). A megemelkedett LH szint serkenti a tüsző maradványainak luteinizációját és kialakul a progeszteront termelő sárgatest (corpus luteum - CL). Amennyiben nem következik be termékenyülés, a ciklus 11-13. napján prosztoglandin hatására létrejön a luteolysis, a progeszteron koncentráció visszaesik és kezdetét veszi egy újabb tüszőfázis. A progeszteronszint csökkenésével egy időben növekedni kezd az LH pulzusfrekvencia, a petefészekben újabb tüszőnövekedési hullám indul meg (Biard és Scaramuzzi, 1976; Karsch és mtsai, 1980; Viñoles, 2003).

Nőivarú állatokban az ösztrogén a pulzáló GnRH felszabadulást negatív módon szabályozza, míg a lökésszerű GnRH felszabadulásra pozitívan hat (Tsukamura és Maeda, 2011). A GnRH neuronok azonban nem képesek közvetlenül fogadni az ösztrogén szignált, mivel nem vagy csak kis számban expresszálják az ER- $\alpha$  receptort (Lehman és mtsai, 1993), ami elengedhetetlen a válaszreakció kialakulásában. Következésképpen az ösztrogén feedback hatása ösztrogén-érzékeny interneuronok közvetítésével valósul meg (Shivers és mtsai, 1983; Herbison és Theodosis, 1992; Skapits 2015).

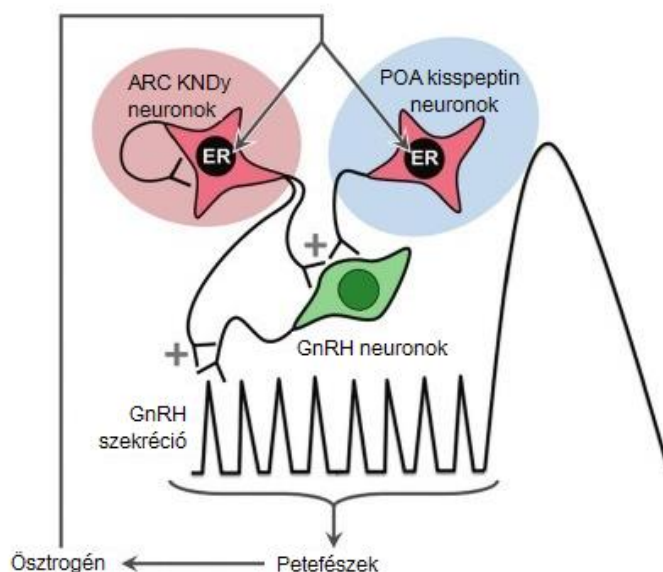
A legjelentősebb neurotranszmitterek közé soroljuk a gátló hatású gamma-amino-vajsavat (GABA), ami a GnRH sejtek depolarizációját idézi elő (de Fazio és mtsai, 2002), így közvetítve az ösztrogén- (Christian és mtsai, 2005), metabolikus- (Sullivan és mtsai, 2003) és cirkadián- (Christian és mtsai, 2005) szignálokat, valamint a serkentő hatású glutamátot (Christian és mtsai, 2009). Az ingerületátvivő anyagok körébe tartoznak még a különböző neuropeptidek [pl. neuropeptid Y, (Campbell és mtsai, 2001)] és neuromodulátorok [pl. hisztamin (Fekete és mtsai, 1999)].

A közelmúlt kutatási eredményei egyre nagyobb hangsúlyt tulajdonítanak a kisspeptin (KP, metasztin) nevű neuropeptidnek melyet a Kiss1 gén kódol (Lee és mtsai, 1996). Számos emlősfajjal végzett kutatás rámutatott arra, hogy a kisspeptinnek döntő szerepe van a GnRH termelés szabályozásában, oly módon, hogy a kisspeptin neuronok közvetlen kapcsolatot képeznek a GnRH neuronokkal (Smith és mtsai, 2008), melyek kifejezik a Kiss1r génjét. A kisspeptin, a Kiss1r gén (régábban GPR54) által kódolt G-fehérjéhez kapcsolt KP receptorhoz kötődik, aktiválva azt (Kotani és mtsai, 2001; Muir és mtsai, 2001; Ohtaki és



mtsai, 2001). Továbbá kisspeptin hatására a GnRH neuronok sejtmagjai c-Fos expresszióval és depolarizációval válaszolnak (Han és mtsai, 2005).

Juh fajban Goodman és munkatársai (2007) beszámolnak a nucleus arcuatus (ARC) területén elhelyezkedő neuron csoportokról melyek egyidejűleg kisspeptint, neurokinin B-t (NKB) és dynorphint is co-expresszálnak. Ezeket a neuronokat együttesen KNDy neuronoknak nevezték el. Későbbi kutatások kimutatták, hogy ezek a neuronok összefüggő hálózatot alkotnak és kapcsolatot alakítanak ki az ARC régió és a harmadik agykamra két oldala között (Wakabayashi és mtsai, 2013). A KNDy rendszerben (2. ábra) a kisspeptin, mint output jelenik meg a GnRH neuronok felé, a neurokinin B indít be minden egyes GnRH pulzust, a dynorphin pedig a KNDy idegi aktivitását gátolva idézi elő a pulzusok befejeződését. Ez egyértelművé teszi a kisspeptin GnRH felszabadulásában betöltött nélkülözhetetlen szerepét (Goodman és Lehman 2012).



**2. ábra:** Feltételezett anatómiai kapcsolat juh fajban a kisspeptin és a GnRH neuronok között (Smith és mtsai, 2014).

### 2.3. A tüsző fejlődése és differenciálódása az ivari ciklus folyamán

Juhokban a csírasejtek (oogónium) proliferációja a születés előtti, illetve közvetlen születés utáni időszakra korlátozódik. Ez alatt az oogóniumok átalakulnak primer petesejteké

(Hafez 1952). Ivarérettséget követően a petefészkekben található ivarsejtek már nem osztódnak, csak érési folyamaton mennek keresztül, melynek eredményeként a primordiális tüszők átalakulnak ovulációs tüszővé. Az így kialakult érett tüsző vagy ovulál vagy pedig ovuláció nélkül elhal, atretizálódik (Hsueh és mtsai, 1984). A fejlődésnek indult tüszők 99%-a az utóbbi folyamaton megy keresztül.

Az anyajuhok ovulációs rátája tehát nagyban függ attól, hogy egy ciklus folyamán hány tüsző „menekül meg” az atretizálódástól és jut el az ovulációig (Viñoles 2003).

Scaramuzzi és munkatársai (1993) a növekvő tüszőket gonadotropin függőségük és érzékenységük alapján öt csoportba sorolta:

- 1) Elsődleges petesejtek (40 000 - 300 000 db) - jelentik azt a meghatározott számú petesejt készletet, amely az ivarérettséget követően az állat szexuális életének előrehaladtával folyamatosan csökken. Ezen tüszőkben a petesejtet körbeveszi a primitív granulosa sejtek rétege, még nem alakul ki a zona pellucida és a kapilláris érhálózat sem.
- 2) „Elköteleződött” tüszők (kb. 4 000 db) - Azon folliculusok, melyek már visszafordíthatatlanul fejlődésnek indulnak, elkezd kifejlődni a zona pellucida, kialakul a granulosa sejtek három rétege és a theca sejtek rétege. A granulosa sejteken FSH, a theca sejteken LH receptorok azonosíthatók. Ebben a szakaszban a tüszők fejlődését autokrin és parakrin faktorok befolyásolják, de még nem gonadotropin függők (Findlay és mtsai, 2000).
- 3) Gonadotropin-érzékeny tüszők (25 db) – Kialakul az antrum, a granulosa sejtek felszaporodása eléri a maximumot. Beindul az aromatáz aktivitás, de jelentősebb mennyiségű ösztrogén csak a 0,5 mm vagy annál nagyobb átmérőjű tüszőknél mérhető. Az aromatáz aktivitással párhuzamosan nő a sejtek FSH érzékenysége. Ebben a fázisban jelentős szerepet tölt be az inzulin-szerű növekedési faktor 1 (IGF-1), ugyanis serkenti a granulosa sejtek proliferációját valamint szinergista hatással van az FSH-ra, így serkentve a granulosa sejtek hormontermelését (Poretsky és mtsai, 1999).
- 4) Gonadotropin-függő tüszők (1-8 db) – Ebben a szakaszban nélkülözhetetlen az FSH megfelelő szintű jelenléte, ami az aromatáz aktivitás és ezzel együtt az ösztrogén szekréció növekedéséhez vezet. A granulosa sejtek felületén is megjelennek az LH receptorok (LHrs). Ha valamilyen oknál fogva az FSH koncentráció nem éri el a

szükséges szintet csökken az aromataz aktivitás, ennek következtében androgének akkumulálódnak a tüszőben, ami atrézióhoz vezet (Scaramuzzi és Campbell 1990).

- 5) Ovulációs tüsző (1-2 db) – A tüszőfejlődés „leggyorsabb szakasza”. A tüsző mérete a granulosa sejtek felszaporodásának következtében eléri az 5-6 mm-t, abban az esetben, ha csak egy tüsző ovulál. Szapora fajtáknál, ahol a preovulációs tüszők száma ciklusonként 5-6 is lehet, a tüszők mérete 2-4 mm (Montgomery és mtsai, 2001). Ebben a szakaszban is szükséges egy alacsony, de mégis kritikus FSH koncentráció (Campbell és mtsai, 1999). A végső méret elérésekor aromataz aktivitás eléri a maximumát, ennek következtében a preovulációs tüszőben lesz a legmagasabb az ösztrogén szint (Hsueh és mtsai, 1984).

A kilencvenes évek végén több kutatócsoport is ultrahangvizsgálatokkal igazolta az addig csak valószínűsített feltételezést, hogy a körülbelül 5 naponta megjelenő FSH hullámok szoros összefüggésben állnak a tüszők növekedésével és egy ivari cikluson belül (16-17 nap) több (2-4) tüszőnövekedési hullámot eredményeznek (Leyva és mtsai, 1998, Souza és mtsai, 1998). A ciklus végére a fejlődésnek indult tüsző kohorszokból szelektálódik ki az egy vagy több domináns tüsző.

Az, hogy a kb. 6 hónapos tüszőérési folyamat végén a nagyszámú fejlődésnek indult folliculusból csupán egy vagy néhány jut el az ovulációig, bonyolult hormonális és feedback mechanizmusok eredménye. Az egyik ilyen szabályozó faktor a növekvő tüsző által termelt inhibin, amely negatív feedback útján hat az adenohipophysis FSH termelésére. Az így létrejött FSH koncentráció csökkenés kulcsszereppel bír az domináns tüszők számának limitálásában (Baird 1983).

Az, hogy egy cikluson belül hányadik tüszőnövekedési hullámból szelektálódik (szelektálódnak) ki a domináns tüsző(k), fajtánként különbözik, de a booroola gént tartalmazó fajták esetében ez inkább az első tüszőnövekedési hullámból történik meg (Souza és mtsai, 1998). Az egy cikluson belüli tüszőérési hullámok száma továbbá pozitív összefüggést mutat az ovulációs rátával (Evans 2003).

## **2.4. A juhok ivari működését befolyásoló tényezők**

A kiskérődzők ivari működését számos genetikai és környezeti tényező befolyásolja, mint pl. az állat kora, fajtája, az évszak, a hőmérséklet, a légnyomás, a fényviszonyok, szaganyagok, stressz hatások és a takarmányozás. Az adott fajtában lévő genetikai potenciál csak megfelelő környezeti feltételek mellett tud érvényesülni, ugyanakkor ezen környezeti hatásoknak az ismerete és befolyásolása nagyban hozzájárul a tenyésztési munka sikerességéhez.

### **2.4.1. A fény hatása az anyajuhok ivari működésére**

A biológiai ritmusok változásokat idéznek elő az élettani folyamatokban, így az állatok szaporodásbiológiájában is. A napi biológiai ritmust alapvetően a környezetből érkező ingerek és azok intenzitása, a belső biológiai óra és a test belső állapota határozza meg. Sejtszintem ezeket a ritmusokat ún. „óragének” vezérlik, de a ritmusok vezérlésében, emlősökben, döntő szerepet az agyalapon, a hypothalamus (Hth) előtt, a látóidegek kereszteződése fölött elhelyezkedő suprachiasmatikus magcsoport (SCN) tölt be (Reppert és Weaver 2002).

A biológiai ritmusok időtartamukat tekintve többfélék lehetnek pl. ultradian (gyors, másodpercek alatt lezajló, szívritmus), cirkadián (kb. 24 óránként ismétlődő) vagy cirkannuális (évenként ismétlődő, szezonális) (Oláh 2008).

A juhok szaporodásbiológiai folyamataiban két különböző ritmus dominál. Az egyik a 16-17. naponta bekövetkező ivari ciklus, a másik pedig a petefészekműködésben bekövetkező éves ciklus (Goodman és Inskeep 2006). Mérsékelt égövön a szaporodási időszak a legtöbb fajta esetében általában a nyári napfordulóhoz igazodik, az anösztruszos időszak kezdete pedig a tél végi, tavasz eleji időszakra tehető (Hafez 1952; Robinson és Karsch 1984; Chemineau és mtsai, 1992; Senger 2003), így az ellés az átlagosan 150 napos vemhességet követően tavasszal következik be. A petefészekműködés beindulását a nappalok rövidülése idézi elő, ugyanakkor a tenyészszезон kezdete és hossza erősen fajtafüggő.

A fényviszonyokhoz való adaptáció élettani válasza jelenti a pupilla szűkülését a retina védelme érdekében, különböző neuroendokrin funkciók szabályozását, valamint a cirkadián és cirkannuális ritmus fenntartását (Nayak és mtsai, 2007).

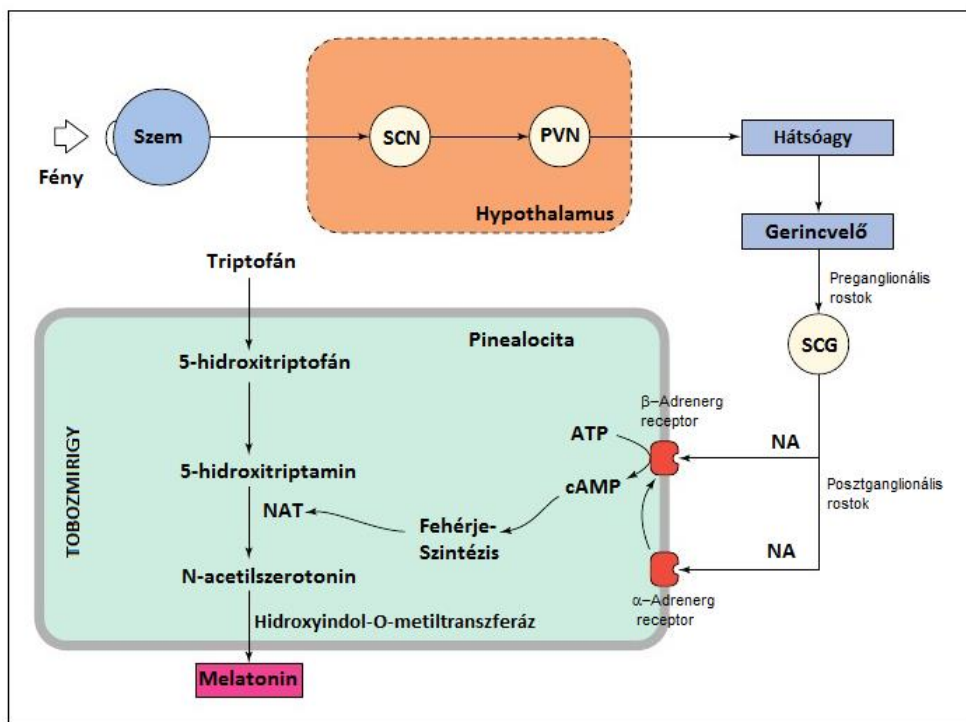
A fotoperiódus érzékelésének és ivari funkciókra gyakorolt hatásának szabályozórendszere magába foglalja a szemet, a látóideget, a suprachiasmatikus magcsoportot (SCN), továbbá a

tobozmirigy, amely egy szignál hormonként ismertté vált szabályozó anyagot, a melatonint termeli (Malpaux és mtsai, 1998).

Az SCN fogadja a retinán keresztül érkező információkat a fényviszonyokról és az agy más területeihez (hypothalamus, tobozmirigy, hypophysis, vegetatív központok) fűződő kapcsolatai révén szabályozza, többek között az alvás-ébrenlét ciklusát, a testhőmérsékletet, a táplálékfelvételt és az endokrin rendszerek működését (Czeisler és Klerman 1999; Hastings és Herzog 2004, Hastings és mtsai, 2007; Murphy és mtsai, 2015).

Ezen információk oszcilláló hullámok formájában a harmadik agykamra mögött elhelyezkedő, belső elválasztású tobozmirigyben előidézik a melatonin szekrécióját, melynek plazmakoncentrációja a sötét órákban a legmagasabb.

A hormon szintézise triptofánból indul ki, ami szerotoninná alakul, majd a sötét napszakban N-acetiltranszferáz enzim hatására, N-acetil-szerotonin és végül melatonin képződik (3. ábra - Arendt 1998).



**3. ábra:** A legfőbb melatonin szintézist irányító mechanizmusok (Arendt 1998, nyomán)

SCN – *suprachiasmatic nucleus*; PVN - *paraventricular nucleus* (oxitocintermelő magvak); SCG- *superior cervical ganglion* (hátsó nyaki idegdúc); NA – *noradrenalin*; NAT – *N-acetyltransferase*;

A melatonin termelődésének szoros cirkadián ritmusa a szervezet számára a sötétség szignálját jelenti.

Szintjének változása nőivarú állatokban mind a napi, mind pedig az éves fotoperiódushoz való alkalmazkodásban megnyilvánul (Márton és mtsai, 2015). A hormon receptorokhoz kötődve fejt ki hatását. Anyajuhokkal végzett kísérletekben több kutatócsoport is igazolta, hogy a hypophysis pars tuberalisában számos melatonin receptor található, melyek száma a fotoperiódus különböző szakaszaiban változik (Rutten és mtsai, 1988; Bittman és Weaver, 1990; Gauer és mtsai, 1993).

Malpaux és munkatársai (1994, 1995) bebizonyították, hogy a melatoninnak a reprodukció szabályozásában szerepet játszó neuroendokrin tengelyre gyakorolt hatását a hypothalamus közvetíti.

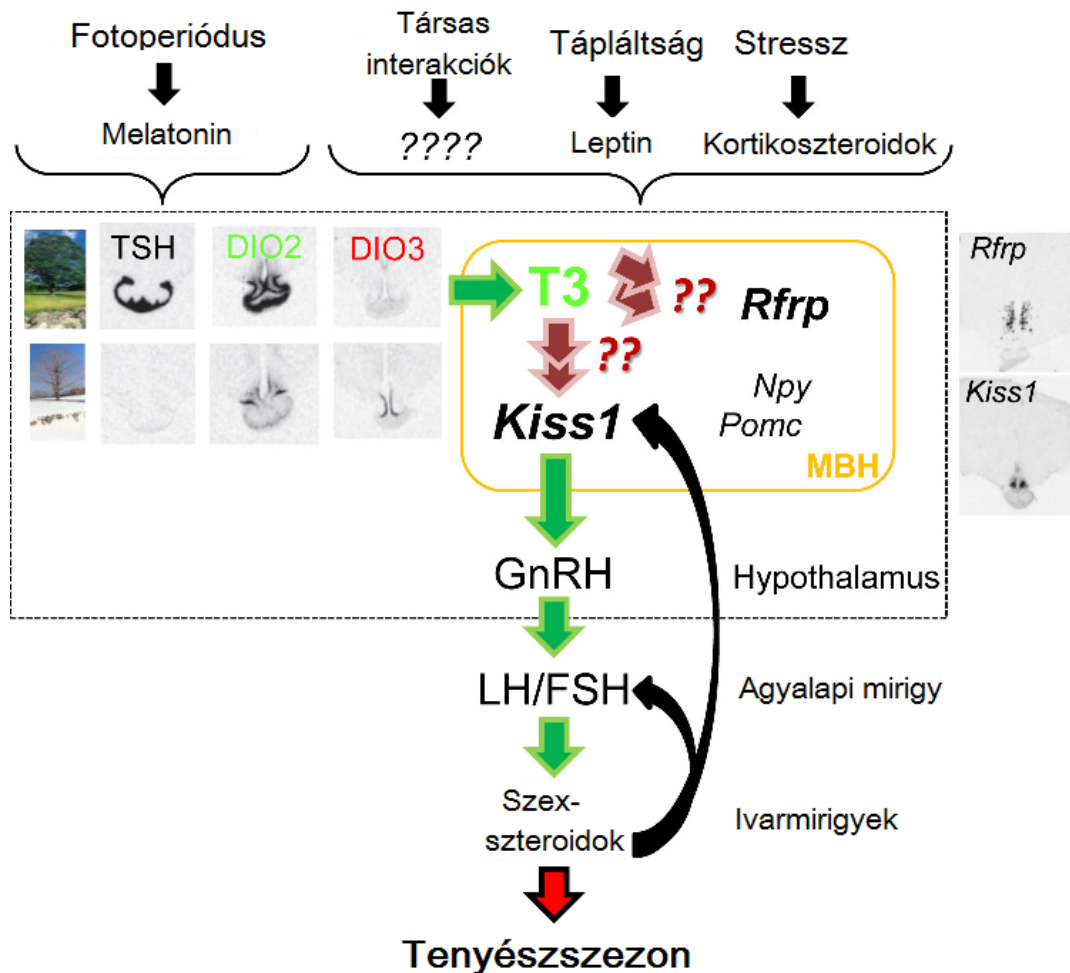
A mechanizmust melynek eredményeként a fotoperiódusban bekövetkezett változás átalakítja a hypothalamusnak az ösztrogén negatív feedbackre adott válaszát három lépésből áll. Először a retina felfogja a külső környezetből érkező jeleket a fényviszonyok változásáról és továbbítja a tobozmirigynek; majd a tobozmirigy ezt az idegi jelet hormonális szignállá alakítja és melatonint termel a sötét órákban, végül pedig a melatonin hatására megváltozik a hypothalamus ösztrogén negatív feedbackre adott válaszreakciója (Karsh és mtsai, 1993; Goodman és Inskeep 2006).

GnRH neuronok nem vagy csak kis mennyiségben expresszálnak melatonin receptorokat, ezért a melatonin hatása közvetett módon érvényesül. A melatonin szabályozza a pars tuberalisban (PT) a TSH (thyrotropin) felszabadulást. A nappalok rövidülésével a TSH szint csökken, ennek következtében inaktiválódik, a  $T_4 \rightarrow T_3$  átalakítást végző, Dio2 enzim, melynek eredményeként csökken a plazma  $T_3$  szintje. A trijód-tironin szabályozza a mediobasalis hypothalamusban (MBH) a Kiss1 és RFRP gének expresszióját (4. ábra), melyek az RF-amid családba tartozó kisspeptin és a RFRP3 (RF-amid típusú fehérje 3) neuropeptideket kódolják (Henson és mtsai, 2013). A Kiss1 stimuláló hatással van a GnRH szekrécióra, ezzel ellentétben az RFRP3, fajtól függően, negatív vagy pozitív hatást fejt ki a GnRH termelődésre (Revel és mtsai, 2008).

Clarke és munkatársai (2012) ovariectomizált juhokkal végzett kísérletében leírják, hogy a RFRP3 (más néven GnIH-3) intravénás alkalmazása eredményeként leállt az ösztrogén pozitív feedback hatására kialakult LH csúcs, következésképpen ebben a fajban az RFRP3 gátló hatást fejt ki a HHG tengelyre, valamint stimulálja a táplálékfelvételt.

Juhok esetében az, hogy a környezeti fényviszonyokat az állat rövid- vagy hosszú nappalnak érzékeli, függ attól, hogy a napfelkeltét követő 16-18. órában mennyi fényinger érkezik a

retinán keresztül. Tehát létezik egy ún. „fényérzékeny ablak” és egy „fotoperiódusos memória”, ami lehetővé teszi, hogy az állat „emlékezzen” arra, hogy milyenek voltak az előző napok, hetek fényviszonyai (Faigl és mtsai, 2007).



**4. ábra:** A szezonális szabályozó neuroendokrin mechanizmusokra ható külső tényezők sematikus ábrája (Dardente és mtsai, 2016).

Ezzel magyarázható, hogy a téli és a tavaszi napéjegyenlőségek idején, amikor a világos és sötét órák aránya megegyezik a plazma melatonin szintekben jelentős különbség mérhető (Carcangiu és mtsai, 2005).

A fentiek ismeretében juhok tenyésztésében sikeresen alkalmazhatóak a különböző fényprogramok, valamint ezek kombinálása bőr alá beültethető melatonin tartalmú „slow release implantátumokkal”, vagy szájon át adagolható készítményekkel a tenyészszezon előbbre hozása, megnyújtása érdekében (Faigl és mtsai, 2007). Ugyanakkor egy hosszabb

ideig tartó melatonin kezelés (kb. 35 nap) megnövelheti az egy anyára jutó élve született bányók számát is (Bonev, 2012).

#### **2.4.2. A takarmányozás (metabolithormonok és aminosavak) hatása az anyajuhok ivari működésére**

A tápláltságnak a kérődzők szaporodására gyakorolt hatása régóta ismert tény.

Természetes körülmények között, az évszakok és az időjárás nagyban befolyásolják a megfelelő mennyiségű és minőségű takarmány rendelkezésre állását, ezért a juh és kecske fajok szaporodási stratégiája ennek megfelelően alkalmazkodott a környezeti viszonyokhoz. Mindkét fajnál jól működő élettani mechanizmusok hatására a tenyészszezon az őszi, az ellések pedig a tél végi - tavaszi időszakra esnek (Scaramuzzi és mtsai, 2006), így az élettani szempontból jelentős energia felhasználással járó folyamatokhoz, mint az anyák laktációja vagy az újszülöttek intenzív fejlődése, megfelelő szintű takarmányforrás áll a természetben rendelkezésre. Az intenzív tenyésztésbe vétel eredményeként az állattartók érdekei nem mindig állnak összhangban ezekkel a folyamatokkal, ezért kiskérődzőknél is elterjedtek a szaporodási folyamatok mesterséges befolyásolására irányuló módszerek. Mivel a takarmányozás szoros összefüggést mutat a reprodukciós folyamatokkal, ezért olcsó és hatékony módja lehet a tüszőfejlődés, az ovulációs és a születendő utódok számának manipulálására.

Blache és munkatársai (2002, 2003) leírják, hogy egyértelmű neuroanatómiai kapcsolat áll fenn a takarmányfelvételt szabályozó és a szaporodásért felelős agyi központok között.

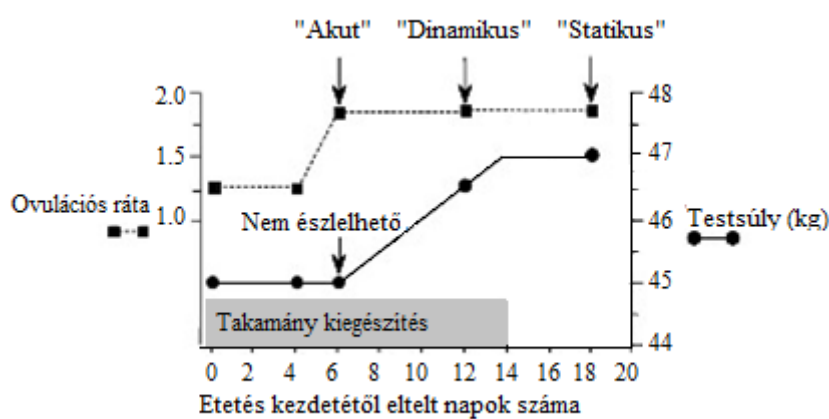
A táplálkozás és a szaporodás közötti kapcsolat az energiaegyensúly vizsgálatával követhető nyomon. Amennyiben egy állat nettó energiaszükséglete magasabb, mint a nettó tápanyagfelvétel az állat a saját szervezetének energiaraktárait (glikogén, trigliceridek, fehérjék) használja fel a hiány pótlására, ezt nevezzük negatív energiamérlegnek. Ezzel ellentétben, ha a takarmányfelvétel meghaladja az állat szükségleteit, akkor igyekszik a többletet tartaléktápanyagok formájában raktározni, ez a pozitív energiamérleg. A metabolikus állapot és ezzel párhuzamosan az étvágyban, valamint a tápanyagok testen belüli megoszlásában bekövetkező változások szabályozása a vérben lévő metabolithormonok és a testben áramló táplálóanyagok összetett kölcsönhatásának eredménye, és ezek természetesen hatással vannak a reprodukcióra is (Scaramuzzi és mtsai, 2006). A negatív energiamérleg következményeként súlyvesztés, megnövekedett  $\beta$ -hidroxi-butirát (BHB) és nem észterifikált zsírsav (NEFA) szintek, alacsony leptin szint,



hypoglikémia, hypoinzulémia, csökkent IGF-1 és emelkedett STH szintek mérhetőek a plazmában (Scaramuzzi és mtsai, 2006). Ezek a változások zavart idéznek elő a GnRH pulzusgenerátor rendszerben, gátolódik a GnRH és LH termelés, alacsony FSH szintek mérhetőek, zavar lép fel a tüszőnövekedés mechanizmusában, nem kielégítő az ösztadiol termelés, ami összességében az ovuláció elmaradásához vezet.

Az ovulációs ráta genetikai, takarmányozási, hormonális, az állat korával összefüggő hatások eredménye (Kafi és McGovan, 1997), ezek közül juhok tekintetében a takarmányozás a legfontosabb a (Downing és Scaramuzzi, 1991).

A szaporodási mutatók javítása érdekében alkalmazott takarmány-kiegészítés régóta bevált gyakorlat a juhászatokban. Három hétig tartó magasabb szintvonalú takarmányozás (intenzívebb táplálóanyag ellátás) következményeként növekszik az állatok testsúlya és javul a kondíciója. Ez a változás növekedést idéz elő a 2 mm átmérőjű, FSH érzékeny tüszők számában, végül több domináns tüsző éréséhez, kiszелеktálódásához vezet és növekszik a szaporulatszám. Ez az úgynevezett „dinamikus hatás” (Clark, 1934) amit a gyakorlatban „flushingnak” hívnak. Coop (1966) további vizsgálatokat végezve beszámol az ún. „statikus hatásról” ami az előzőnél hosszabb ideig tartó folyamatot jelent, ahol az anyákban a testsúly egy meghatározott „küszöb” érték fölötti szintjénél (ami fajtánként eltérő), pozitív kapcsolat áll fenn az állat élősúlya és az ovulációs ráta között (Lindsay és Martin, 1994).



**5. ábra:** A takarmányozás „statikus”, „dinamikus” és „akut vagy azonnali” hatása az ovulációs rátára (Scaramuzzi, 2006).

Mindkét esetben növekedés következik be az ovulációs rátában, mert növekszik egy cikluson belül a gonadotropin-érzékeny tüszők száma (Rhind és mtsai, 1989; Viñoles és

mtsai, 2002). Harmadik jelenségként Smith és Stewart 1990-ben megjelent munkájukban definiálják az úgynevezett „azonnali vagy akut hatást”, melyet a legtöbb szakirodalomban 4-6 napig tartó csillagfürt alapú takarmány-kiegészítéssel demonstrálnak. Ebben az esetben a testsúlyban nem következik be változás. A fent említett három jelenséggel Scaramuzzi és munkatársai (2006) foglalkoztak részletesen (5. ábra), aki leírják, hogy a megnövekedett energia- és fehérjefelvétel maga után vonja a plazma glükóz, inzulin, IGF-1 és leptin szintjének növekedését. Az inzulin segíti a tüszők glükóz felvételét és serkenti a leptin szekréciót. A tüsző felületén lévő metabolithormonok receptorai telítődnek, a tüsző metabolikusan aktívvá válik, amely hatására ugyancsak növekszik az ovulációs ráta (OR). A gonadotropin érzékeny tüszők számának növekedése viszont nem függ össze a szteroid-termeléssel, ezért a feedback mechanizmus változatlan marad.

Arról, hogy az gyengébb vagy a jobb kondícióban lévő állatok reagálnak jobban a flushingra egy ideig megoszlott a kutatók véleménye. Nottle és munkatársai (1997) erre vonatkozó kutatásai viszont megerősítették, hogy a csillagfürt kiegészítést megelőzően alutáplált és ennél fogva rosszabb kondícióban lévő állatok jobban reagálnak a takarmány kiegészítésre. Juhokban kimutatták továbbá, hogy az anyaállat alutápláltsága kihat a nőivarú utódok szaporodásbiológiai teljesítményére is, csökkenti az utódokban az ovulációs rátát, valamint a termékenységet (Rae és mtsai, 2002), azáltal, hogy változást idéz elő a glükóz-inzulin homeosztázisban, ami befolyásolja a tüsző FSH-val szembeni érzékenységét (Viñoles és mtsai, 2014).

## **A leptin**

A fehér zsírszövet adipocytáiban termelődő leptin nevű hormon (Zang és mtsai, 1994) a legkifejezőbb jelzőanyag a központi idegrendszer számára a test energiatartalékairól valamint jelzőrendszere a takarmányfelvételben történt rövidtávú változásoknak (Marie és mtsai, 2001). Kis mennyiségben ugyan, de a placenta, a tejmirigy, a gyomor mucosája, a máj (Radin és mtsai, 2009) valamint a vázizom és az agy is termeli (Ahima és Flier 2000). A leptin termelt mennyisége a sejt nagyságán kívül összefüggést mutat az állat súlyával, nemével, valamint a fényviszonyokkal (Bokori 2000). Serkentő hatással vannak a leptin hormon termelésére az inzulin, a glükokortikoidok (Houseknecht és mtsai, 1998/a), egyes citokininek, ugyanakkor gátló hatást fejtenek ki szintézisre a tesztoszteron, ill. a  $\beta$ -adrenerg antagonisták.

A termelődött leptin a vérkeringéssel az agyba, kisebb részben pedig a perifériás szövetekbe jut (máj, izom, hasnyálmirigy). A jelátvitelért felelős receptorai döntően a hypothalamus takarmányfelvételt, testsúlyszabályozást és szaporodást szabályozó neuroreceptorainak szomszédságában találhatóak. A NPY a legfontosabb neuropeptid, ami a táplálékfelvételt befolyásolja. A leptin a hypothalamus nucleus arcuatusában aktiválja a proopiomelanokortint (Balthasar és mtsai, 2004) és gátolja a neuropeptid Y neuronokat (Erickson és mtsai, 1996), ezáltal csökkenti az étvágyat és növeli a szervezet energia felhasználását. Negatív feedback útján saját maga is gátolja az adipocyták hormontermelését (Houseknecht és mtsai, 1998/b).

A leptin reprodukciós folyamatokra gyakorolt hatását vizsgálva megállapították, hogy részt vesz a petefészek tüszőérés folyamatának a szabályozásában, befolyásolva a granulosa sejtek proliferációját, a szteroidtermelését, és az apoptózist (Spicer, 2001). Juhok esetében a petesejt is képes expresszálni a hormont és funkcionális receptorát (Taheri és Parham, 2016). A leptin egyértelműen hozzájárul a petesejt érésehez és annak termékenyülő képességéhez (Spicer, 2001; Joo és mtsai, 2010).

Quennell és munkatársai (2009) immun hisztokémiai vizsgálataik során kimutatták, hogy a hormon közvetlenül nem képes befolyásolni a GnRH termelődést, mivel a GnRH neuronok nagy többsége nem expresszál leptin receptorokat (LEPR), következésképpen a leptin hatása interneuronokon keresztül érvényesül, melyek közül legjelentősebbek a NPY-t termelő neuronok.

Backholer és munkatársai (2010) kísérleteikben igazolták, hogy a leptin direkt módon hat a hypothalamus ARC és POA régiójának kisszeptint termelő sejtjeire.

Casanueva és Dieguez (1999) több állatsoporttal végzett kísérletei során vizsgálták az ivarérés időpontját és megállapították, hogy a leptin önmagában nem indítja el az ivarérést, de megfelelő szintje feltétele az ivarérésnek, tehát a szaporodási funkciókért felelős neuroendokrin-reproduktív-tengely több hormon, metabolikus szignál együttes működésének szabályozása alatt áll (Gamba és Pralong, 2006).

## **Az inzulin**

A hasnyálmirigy  $\beta$ -sejtjei által termelt inzulin legfontosabb élettani hatása, hogy szabályozza a takarmánnyal felvett táplálépanyagok metabolizmusát az inzulin-érzékeny szövetekben (vázizmok, zsírszövet). Jelenlétében a táplálépanyagok felszívódnak, metabolizálódnak, a többlet energia pedig zsírként raktározódik, ami zsírképződést, elhízást eredményez (Gamba

és Pralong, 2006). Az inzulin mellett, hogy fenntartja a szervezet energia homeosztázisát, valamint szabályozza a takarmányfelvételt, részt vesz a jóllakottság hosszú távú szignalizációjában is a központi idegrendszer felé (Schwartz és mtsai, 2000). Krónikus és akut hypo- és/vagy hyperinzulémia gyakran párosul a GnRH/LH szekréció zavarával. Az inzulin a GnRH/LH pulzatis, valamint lökésszerű felszabadulásának szabályozásában betöltött szerepét vizsgáló tanulmányok először ellentmondásos eredményeket közöltek, ami abból adódott, hogy az inzulin hatását önmagában nehéz mérni. Későbbi vizsgálatok nagyszámú inzulin receptort (IRs) azonosítottak a hypothalamus azon régióiban (ARC, POA, SCN, para- és periventriculáris területek), amelyek kulcsszerepet töltenek be a reprodukciós folyamatokban (Brüning és mtsai, 2000; Cernea és mtsai, 2012). Az inzulin átjutva a vér-agy gáton (Baskin és mtsai, 1983) a reprodukcióra gyakorolt szabályozó hatását az említett területeken fejti ki (Sliwowska és mtsai, 2014).

Castellano és munkatársai (2005, 2010) vizsgálataik során azt tapasztalták, hogy a kisszeptin neuronoknak meghatározó szerepük van abban, hogy továbbítsák az információkat a szervezet metabolikus állapotáról a GnRH neuronok felé. Az anyagcserefolyamatok indukálta inzulin szintváltozások is valószínűleg a kisszeptin neuronokon keresztül fejtik ki szabályozó hatásukat a GnRH neuronokra.

### **Az inzulin-szerű növekedési faktor 1 (IGF-1)**

Az IGF-1 molekula (más néven somatomedin C) 70 aminosavból áll, szekvenciája 70%-ban az inzulinnal homológ, ezzel magyarázható, hogy könnyen kötődik inzulin receptorokhoz (Laron 2001). Endokrin hormonnak elsődlegesen a májban termelődik, kisebb mennyiségben pedig a célszervekben ahol, parakrin/autokrin módon hat. Fiatal korban alapvető szerepet tölt be a növekedés szabályozásában, később pedig anabolikus hatással bír. Teremődését a növekedési hormon (GH) szabályozza.

Inzulin-szerű hatása révén segíti a glükóz bejutását a sejtekbe, biztosítva a fehérjeszintézishez és a növekedéshez szükséges energiát, ezért receptorai a szervezet szinte valamennyi sejtjében megtalálhatók és ebből fakadóan számos életfolyamat szabályozásában vesz részt.

Szakirodalmi adatok szerint juh fajban közvetlen összefüggés áll fenn a szervezet energetikai egyensúlya, a tápláltsági állapot és a keringésben lévő IGF-1 szintek között (Caldeira és mtsai, 2007; Kenyon és mtsai, 2009). Kérődzők esetében bebizonyították, hogy a hormon fontos szerepet tölt be a petefészek élettani folyamataiban, a granulosa sejtek

proliferációjában és differenciálódásában, az embriók fejlődésében (Mazerbourg és mtsai, 2003; Sinclair és mtsai, 2003). Továbbá szintjének élettani határok között történő megemelkedése stimulálja az LH szekréciót (Adam és mtsai, 1998).

A plazma IGF-1 szintjének a meghatározásán keresztül (egyéb metabolithormonok mellett) pontosabb képet kaphatunk az anyajuhok anyagcsere-folyamatairól, tápláltsági állapotáról valamint szaporodásbiológiai állapotáról is.

### **Trijód-tironin (T<sub>3</sub>) és tiroxin (T<sub>4</sub>)**

A pajzsmirigy hormonoknak (PMH) kiemelkedő szerepük van a szervezet energiaháztartásának fenntartásában, az oxidatív anyagcsere folyamatokban, valamint nélkülözhetetlenek a növekedési és szaporodási folyamatokban egyaránt.

A PMH jó indikátorai az állatok tápláltsági szintjének, mivel koncentrációjuk érzékeny összefüggést mutat a tápláltsággal (Rae és mtsai, 2002), főként olyan fajokban, amelyek szezonalitást mutatnak a takarmányfelvételben, testsúlyuk alakulásában és a szaporodásbiológiai folyamataikban. A trijód-tironin nagyobb részt tiroxinból képződik dejodináz enzimek hatására (Bianco és Larson, 2005). Az aktív (T<sub>3</sub>) és inaktív (T<sub>4</sub>, rT<sub>3</sub>) PMH arányát dejodinázaktivitáson keresztül a perifériás szövetek szabályozzák az aktuális energiaigénynek és energiakészletnek megfelelően (Somogyi és mtsai, 2012). Juhok esetében a PMH fontos szerepet töltenek be a GnRH/LH pulzatilitásban (Webster és mtsai, 1991; Anderson és mtsai, 2002), hatásukra következik be a szezonátmeneti időszakot követően az anösztrusz (Viguié és mtsai, 1999). Anyajuhokban, vemhesség idején fennálló alultápláltság esetén csökkent T<sub>3</sub> koncentrációk mérhetők, mind anyai mind pedig magzati szinten, ami negatívan hat a magzat nemi mirigyeinek fejlődésére és születés utáni szaporodásbiológiai életteljesítményére (Rae és mtsai, 2002). Szarvasmarha *in vitro* kísérletekben bebizonyították, hogy a T<sub>3</sub> és T<sub>4</sub> közvetlenül befolyásolja a tüsző granulosa és theca sejtjeinek szteroidtermelését (Spicer és mtsai, 2001; Huszenicza és mtsai, 2002).

A szaporodási folyamatokat és a viselkedést szabályozó agyi területek szerepet játszanak az éhségérzettel kapcsolatos viselkedés szabályozásában is (Somogyi és mtsai, 2012).

A T<sub>4</sub> - T<sub>3</sub> átalakulás szénhidrátfüggő folyamat (Harris és mtsai, 1978), valamint a májban az ezt elősegítő 1-es típusú dejodináz enzim kifejeződése glükózt igényel, ezért legtöbbször a csökkent energiabevitel áll a csökkent PMH koncentráció hátterében.

Főemlősökkel és rágcsálókkel végzett kísérletek eredményeként megállapították, hogy a T<sub>3</sub> a leptinnel és a ghrelinnel együttesen hatással van a táplálékfelvételre is, oly módon, hogy

aktiválja a hypothalamusban található orexigén neuronokat (NPY/AgRP; Coppola és mtsai, 2006).

### **A csillagfürt-etetés hatása juhokra**

A csillagfürt, mint kultúrnövény, termesztésével már a rómaiak, görögök és egyiptomiak is foglalkoztak. Később zöldtrágyaként terjedt el a mai Franciaország, Spanyolország, Portugália területén. Hazánkban a 19. század végén 20. század elején kezdték meg termesztését, de ekkor még a keserű változata volt ismert. Az édes típust az 1930-as évektől termesztik. A növény jelentősége abban áll, hogy a talajjal szemben igénytelen, rosszabb minőségű homoktalajokon is kiválóan termesztendő, jól beilleszthető a vetésforgóba, nagy mennyiségű gyökér – és tarlómaradványaival javítja a talajok tápanyag- és szervesanyag-tartalmát, rendkívül jó nitrogényűjtő képességű (120-180 kg/ha). Továbbá jó elővetemény, másodvetésben is alkalmazható, nincs speciális gépigénye és nem utolsó sorban sokoldalúan felhasználható (Radics 2002). Az édes változat mérgező alkaloidtartalma (lupinin, lupinidin, lupanin) elenyésző (0,02-0,08%; Radics, 2002), így értékes takarmánynövény mind a monogasztrikus, mind pedig a kérődző fajok számára. A mag fehérjetartalma 34-38%, biológiai értéke a szójáéval vetekszik, ezért a rosszabb minőségű homoktalajokon is nagyobb biztonsággal és olcsóbban termesztendő, mint a szója. Amellett, hogy magas a fehérje és az energia tartalma, alacsony a fermentálható keményítő mennyiség (White és mtsai, 2007), viszonylag magas a rosttartalma, ezért kérődzőkkel etetve minimálisra csökkenthető az acidózis veszélye.

Az édes csillagfürt (*Lupinus albus*) juhokkal történő etetésekor ausztrál kutatók figyelték meg elsőként, hogy az állományokban megemelkedett az ikerellések aránya (Lighfoot és Marshall, 1974; Knight és mtsai, 1975). Később Nottle és mtsai (1988) merinó anyajuhokkal végzett kutatásaiban kimutatta, hogy a csillagfürt etetése pozitív hatásai közvetlenül a luteolízis idején jelentkeznek, és az ovulációs rátában történő növekedés összefügg a post-ruminalisan emészthető fehérje mennyiségének növekedésével, viszont a megnövekedett fehérjebevitel nem hat közvetlenül a hypothalamus-hypophysis tengelyre (Cruickshank és mtsai, 1990). A fehérjebevitelben történt növekedés megemeli a plazma aromás aminosav szintjét, különösen a fenilalanin, triptofán és a tirozin koncentrációját, amelyek szoros összefüggést mutatnak az OR növekedésével, oly módon, hogy prekursorai azon neurotranszmittereknek (dopamin, szerotonin, epinefrin, norepinefrin) amelyek befolyásoló hatással bírnak az FSH képződésre (Waghom, 1986, Smith és Stewart, 1990). A

csillagfürtmag etetése már 4-6 nap után kifejti pozitív hatását. Jelentősebben növeli az ovulációs tüszők számát (Downing és Scaramuzzi, 1991; Williams és mtsai, 2001; Viñoles és mtsai, 2005; Letelier és mtsai, 2009; Somchit és mtsai, 2013) és ezáltal az OR értékét, mint a hasonló mértékű, gabona alapú (izokalorikus-izonitrogén diéta etetésekor) takarmány-kiegészítések (Teleni és mtsai, 1989 a, b; Martin és mtsai, 2004 a).

Anyajuhokkal végzett kísérletekben leírták, hogy a csillagfürt-kiegészítésben részesült állatokban magasabb glükóz- és inzulin szintek voltak mérhetőek (Viñoles és mtsai, 2005, Letelier és mtsai, 2008a, 2008b).

A glükóz a petefészek fő energiaforrása (Scaramuzzi és mtsai, 2010) és meghatározó szerepe van a petesejt végső érési folyamataiban (Sutton-McDowall és mtsai, 2010). Inzulin hatására növekszik a tüszők glükózfelvétele (Williams és mtsai, 2001) így az inzulin közvetve hozzájárul a tüsző fejtődéséhez, éréséhez.

Lengyel alföldi juhokban azt tapasztalták, hogy a csillagfürt hatására bekövetkező növekedés az OR-ban összefügg a plazma leptin szintjének a növekedésével is (Kosior-Korzecka és Bobowiec 2003).

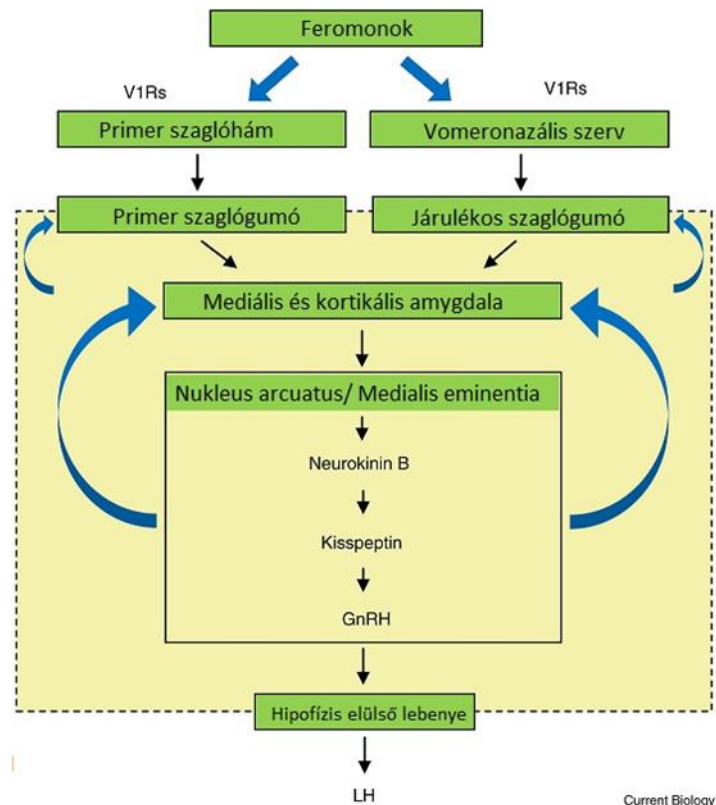
### **2.4.3. A feromonok jelentősége**

A feromonok (Karlson és Luscher, 1959), olyan kémiai szignál molekulák, melyek nagy jelentőséggel bírnak az emlős fajok, többek között a juhok kemoszensoros kommunikációjában, az olyan társas-szociális viselkedésformák kifejezésében, felismerésében, mint a párválasztás, szexuális viselkedés, neuroendokrin funkciók befolyásolása, valamint az egyedi azonosítás (Singh, 2001; Halpern és Martinez-Marcos, 2003). A feromonokat detektáló neuronok (V1Rs) fajtól függően, az orr- vagy szájüregbe nyíló, vomeronasalis (VNO) szervben, valamint a primer szaglóhámában (6. ábra Keindrich, 2014) helyezkednek el.

Felfogják és továbbítják az ingereket az agy hypothalamus és limbikus régiói felé ezáltal befolyásolva a szaporodási viselkedést (Keller és mtsai, 2009).

A kosok által termelt feromonok az anyajuhokban serkentik a pulzatilis GnRH/LH felszabadulást, ezen keresztül a petefészek-működést (Martin és mtsai, 1986), az anyajuhok által kibocsátott feromonok pedig tájékoztatják a kost az anya szaporásbiológiai státuszáról és párzásra készítetik.

Amennyiben a kost a tenyészszexont megelőzően elszeparálva tartják az anyáktól, akkor az állományba helyezéskor ez a hatás még kifejezettebb és gyorsabb. Az ivarzők kiválogatásánál alkalmazott kereső- vagy vazektomizált kosok nagyban hozzájárulnak a mesterséges termékenyítés sikeréhez is. Iwata és mtsai (2000) kimutatták, hogy a kos-hatásért felelős feromonok termelődése a bőr különböző specifikus régióiban tesztoszteron függő.



**6. ábra:** A „kos-hatás” kialakulásáért felelős feromonok feltételezett neurális jelátviteli útja (Keindrich 2014).

## 2.5. A gyakorlatban alkalmazott mesterséges szaporítási eljárások juhászatokban

A juhtenyésztésben, hazánkban is egyre nagyobb teret kapnak azok az intenzív fajták és tartástechnológiák, melyek a piaci igényeket sikeresebben képesek kielégíteni, mint a hagyományos, többségében ma is kizárólag legelőre alapozottan tartott extenzív fajták.



Az intenzív tenyésztés és tartás eredményeként ezen tartástechnológiákban egyre nagyobb teret kap a mesterséges módon történő szaporítás, ami elősegíti, tervezhetővé és kiszámíthatóvá teszi a tenyésztési munkák szervezését és a piaci igények kiszolgálását.

#### *Ciklusindukció/szinkronizáció*

Juhoknál alapjában véve a petefészekműködés befolyásolása két okból történhet; vagy a még acikliás anyák petefészek működésének a beindítása céljából, vagy pedig a már ciklusba lendült egyedek ivari ciklusának szinkronba hozása okán (Senger, 2003).

A ciklusindukciót általában a szezonátmeneti időszak lerövidítésére, a tenyészszezon meghosszabbítására alkalmazzák. Az eljárás sikeressége nagyban függ a fajta genetikájától, az állatok megfelelő tápláltsági állapotától, valamint a szezontól való eltérés időbeni mértékétől (Pécsi és mtsai, 2007).

A gyakorlatban a legelterjedtebb eljárás a 10-14 napig tartó gesztagén tartamkezelés (Wildeus, 1999; Fonseca és mtsai, 2005, Abecia és mtsai, 2002). A kezelés történhet progeszteron és szintetikus analógjainak takarmánnyal együtt történő adagolásával (melengesterol-acetát, MGA), bőr alá ültethető implantátum formájában (Norgestomet) vagy hüvelybe helyezhető hormonnal átitatott szivacs (FGA, MAP) vagy CIDR-G alkalmazásával (Senger 2003; Faigl és mtsai, 2005; Ptaszynska, 2006; Knights és mtsai, 2006). A gesztagénforrás eltávolításakor a kezelés eCG-vel (Pitono és mtsai, 1993) vagy FSH-val kombinálható, ami egyben szinkronizálást is jelent és 56-60 óra elteltével lehetőséget nyújt a fix idejű (AI) mesterséges termékenyítésre vagy természetes pároztatásra. Zarkawi (2001) awassi állományban végzett kísérleteiben leírja, hogy a gesztagén + eCG kezelés eredményeként az eCG hatására a kísérleti állatoknál megnövekedett az ikerellések száma is.

A módszer előnye a viszonylagos olcsóságából ered, de az állatokat több alkalommal is meg kell fogni a kezelések elvégzéséhez. Sok esetben, érzékenyebb fajtáknál maga a kos jelenléte is elegendő stimulus lehet az anyák számára a petefészekműködés beindulásához, de a gyakorlatban inkább kombinálják egyéb ciklusindukciós módszerekkel a biztosabb siker elérése érdekében.

### 3. Célkitűzések

Szakirodalmi adatokból ismert, hogy a csillagfürt, flushingként történő alkalmazása pozitívan hat a reprodukciós folyamatokra, ugyanakkor nem találtunk vizsgálatokat arra vonatkozóan, hogy ez a hatás fennáll-e vagy esetleg fokozható-e ha flushingként való felhasználását valamilyen előkészítési eljárás (hántolás, pelyhesítés) előzi meg.

Ennek érdekében három kísérletet állítottuk be, ahol célunk volt:

#### I. Kísérlet:

- Különböző módon előkészített (hántolt, pelyhesített) csillagfürtminták:
  - beltartalmi paramétereinek meghatározása
  - a fehérje bendőbeli lebonthatóságának a vizsgálata
- Megfelelő csillagfürtforma kiválasztása a további kísérletekhez

#### II. Kísérlet:

- A pelyhesített csillagfürt flushingként való alkalmazásának, szaporodásra gyakorolt hatásának vizsgálata és összevetése a nyers csillagfürt valamint a hagyományosan alkalmazott rozsos flushing hatékonyságával extenzíven tartott német húsmerinó állományban.

#### III. Kísérlet:

- Pelyhesített csillagfürtöt tartalmazó flushing hatásának vizsgálata intenzíven tejelő (awassi) anyajuhok petefészek-működésére.
  - A kísérleti Awassi állomány szezonálisának vizsgálata.
  - A gesztagén kezelés kezdetén a petefészek-működés jellemzőinek milyen befolyásoló hatása lehet az ivarzás indukálás/szinkronizálás eredményességére.

## **4. Anyagok és módszerek**

### **4.1. Emésztési kísérlet bendőfisztulás anyajuhokkal (I. kísérlet)**

A kísérlet során a csillagfürt három formájának - nyers csillagfürt, hántolt csillagfürt és pelyhesített csillagfürt - a fehérje bendőbeli lebomlását követtük nyomon Ørskov és McDonald (1979) által kidolgozott módszerrel. A takarmányokat a Takarmányszervíz Kft. állította elő és ajánlotta fel a kísérletek kivitelezéséhez. A hántolás NAGEMA típusú hántológéppel történt, mely eljárás keretében a belső magrészt és a maghéjat szétválasztották egymástól. A pelyhesítés Bocchi technológia szerint történt, ahol a csillagfürt mag először egy 15 percig tartó 90 °C-on történő előgőzölésen esett át, amit egy 15 percig tartó 117 °C-os hőkezelés követett.

### **Állatok és tartástechnológia**

A vizsgálathoz négy, bendőfisztulával (Rumen Canula #8C, Bar Diamond Inc., Idaho, USA) ellátott (merinó x texel) x suffolk keresztezésű anyajuhot alkalmaztunk. Az állatokat az Pannon Egyetem Georgikon Kar Állattudományi Tanszékének Kísérleti Telepén egyedi ketrecekben helyeztük el. Az állatkísérletek során alkalmazott protokollt a Zala Megyei Állategészségügyi és Élelmiszer Ellenőrző Állomás engedélye alapján végeztük (Iktatószám: DK-210/1/2003).

### **Takarmányozás**

Az állatok a kísérlet ideje alatt napi adagban 0,5 kg abrakot és naponta két alkalommal (reggel és este) 0,7 kg réti szénát (1. táblázat) fogyasztottak. Az ivóvíz folyamatosan rendelkezésre állt az állatok számára. A vizsgálat kezdetét 10 nap előtetetés előzte meg.

## 1. táblázat: Az anyajuhok napi takarmányadagja

Fejadag összetétele (kg/nap)	
Réti széna	1,4 kg
Abrak	0,5 kg
Kukorica	40%
Árpa	40%
Csillagfürt	15%
Premix	5%
A napi adag táplálóanyag tartalma:	
Száranyag	1647 g/nap
NEm	9,36 MJ
MFE	159 g
MFN	138 g
Ca	5,9 g
P	5,2 g

### Alkalmazott vizsgálati módszerek

Vizsgálatunkhoz az Ørskov és McDonald (1979) által leírt *in sacco* nylon bag technikát alkalmaztuk. A mintákat szintetikus anyagból készült, 40 µm pórusátmérőjű zsákokba helyeztük, zsákonként 5g-ot, majd azokat 2, 4, 8, 16, 24, 48 órán keresztül inkubáltuk a bendőben. Ezt követően a zsákokat kiszedtük és hideg folyó vízzel lemostuk, mindaddig, amíg a felületükről a bendőtartalom és takarmány maradványokat eltávolítottuk. A mintákat 60 °C-on súlyállandóságig szárítottuk és visszamértük a zsákokba bemért csillagfürt minták maradványait. A vizsgálat anyajuhonként és mintánként 2 ismétlésben zajlott, ezért szárítást követően az azonos állatokból származó és azonos inkubálási idejű visszamért anyagokat egységesen kezeltük.

A kiindulási csillagfürtminták és az inkubálás utáni visszamért anyagok fehérjetartalmának a meghatározása Kjeldahl (1981) módszerével történt az MSZ 6830-as szabvány alapján. Az aminosav tartalom meghatározása MSZ EN ISO 13903:2005 szabvány alapján, a csillagfürt

zsírsav összetételének meghatározása MSZ 19928-86 alapján gázkromatográfiás módszerrel történt.

### **Alkalmazott statisztikai módszerek**

Az elemzések az SPSS 17.0 (SPSS Inc., Chicago, USA) statisztikai programmal történtek. Az adatok kiértékelésénél az egytényezős varianciaanalízist (ANOVA) használtuk. A csillagfürt három formájának (csoportok) RDP értékeit inkubálási időpontonként hasonlítottuk össze Post Hoc tesztek segítségével és amennyiben a csoportok közötti szórás egyezés bizonyított volt Duncan tesztet, amennyiben nem Games-Howell tesztet alkalmaztunk. A szignifikáns különbséget  $P < 0,05$  szintben határoztuk meg.

## **4.2. Vizsgálatok extenzíven tartott német húsmerinó állományban (II. kísérlet)**

### **Állatok és tartástechnológia**

Az emésztési vizsgálatok eredményei alapján nem találtunk jelentős eltérést a hántolt és a nyers csillagfürt fehérjéjének bendőbeli lebomlása között, ezért a II. kísérletben csak a nyers csillagfürt és a pelyhesített csillagfürt szaporodási teljesítményre gyakorolt hatását vizsgáltuk tovább.

Vizsgálatainkat extenzív tartott német húsmerinó állományban végeztük Bakonypölöskén 2005-ben. Az állatokat napközben legeltették, éjszakára istállóba terelték.

A vizsgálatba tavasszal ellett anyákat vontunk be ( $n = 80$ , ellések száma 2-8), melyek átlagos testsúlya a vizsgálat kezdetekor  $48,5 \pm 5,61$  kg, valamint kondíciója  $2,9 \pm 0,62$  volt. Az állatok testsúlyának mérése a telepen rendelkezésre álló egyedi állatmérleg (mérési határ 300 kg-ig) segítségével történt. Az anyajuhok kondícióbecslését minden alkalommal ugyanazon személy végezte a Thomson és Meyer (1994) által leírt ötös skála szerint.

### **Kísérleti elrendezés**

Az állományt a flushing időtartama alatt (aug. 15. – aug. 29.) négy, egyenként 20 anyából álló, kb. azonos korösszetételű, kondíciójú csoportra osztottuk. Az 1. csoport jelentette a

kontrollt, mely állatok nem kaptak takarmány-kiegészítést és továbbra is legelőre alapozott volt a takarmányozásuk, a másik három csoport a legeltetés mellett rozs (2. csoport), nyers csillagfürt (3. csoport) és pelyhesített csillagfürt (4. csoport) kiegészítésben részesült (500 g /nap /állat). A legelőterület ösgyep volt, ahol laza bokrú aljfüvek (angol perje), laza bokrú szálfüvek (nádképű csenkesz, sovány csenkesz, sudár rozsnok) és tarackos aljfüvek (vörös csenkesz, csillagpázsit, réti perje) domináltak. A kísérletbe vont anyajuhok takarmányozását az 2. táblázat foglalja össze.

**2. táblázat:** A kísérletbe vont állatok napi takarmányadagja

Takarmányozás	1. csoport	2. csoport	3. csoport	4. csoport
<b>1. szakasz</b> (elléstől – aug.14.-ig)	Napközben legeltetés Éjszakára: réti széna			
<b>2. szakasz</b> (aug. 15 – aug. 29.)	<b>Kontroll</b> (1. szakasznak megfelelően)	<b>Rozs</b> (500g/nap/állat)	<b>Nyers csillagfürt</b> (500 g/nap/állat)	<b>Pelyhesített csillagfürt</b> (500 g/nap/állat)
<b>3. szakasz</b> (aug. 30. - )	Napközben legeltetés Éjszakára: réti széna			

### Mintagyűjtés és feldolgozás

A flushingot megelőzően, majd annak végén mértük az állatok testsúlyát, valamint kondícióbecslés is történt.

Az állományban a természetes pároztatás módszerét alkalmazták, a termékenyülések időpontját az ellések idejének ismeretében határoztuk meg (ellés ideje – 150 nap). Ezt követően számítottuk ki a vizsgált csoportokon belül az ikerellések arányát és az ellett anyákra jutó átlagos bárányszámot.

Az állatokból heti rendszerességgel vettünk vérmintákat a petefészek működés nyomon követésére. A vérmintákat a torkolati vénából (vena jugularis) gyűjtöttük K3 EDTA véralvadásgátlót tartalmazó vacutainer csövekbe (9 ml), majd azokat egy órán belül centrifugáltuk (1000 g 10 perc). Az így kapott vérplazmát eppendorf csőbe helyezve a feldolgozásig -20 °C-on tartottuk. A minták progeszteron tartalmának meghatározását a Szent István Egyetem Állatorvos-tudomány Kar Szülészeti és Szaporodásbiológia

Tanszékének endokrinológiai laboratóriumában végeztük ELISA mikroplate módszerrel. Az aktív sárgatest működését jelző progeszteron koncentráció alsó küszöbértékét irodalmi adatok alapján 3,18 nmol/l-ben határoztuk meg (Zarkawi, 1997).

### **Szaporasági mutatók számítása**

A vizsgált állomány szaporodásbiológiai teljesítményének meghatározás céljából a következő szaporasági mutatók kerültek meghatározásra:

$$\text{Ikerelési arány} = \frac{\text{ikerellő anyák száma}}{\text{összes ellő anya száma}} \times 100$$

$$\text{Átlagos bárányszám} = \frac{\text{született bárányok száma}}{\text{elettt anyák száma}}$$

### **Alkalmazott statisztikai módszerek**

Az elemzések az SPSS 17.0 statisztikai programmal történtek. A vizsgálat kiértékelésénél az egytényezős varianciaanalízist, a t-próbát és a khi-négyzet próbát alkalmaztuk. A középértékek csoportonkénti összehasonlítására egytényezős varianciaanalízist, valamint kétmintás t-próbát végeztünk. Az ikerelési arány (százalékos összehasonlítás) takarmányozási csoportok közötti szignifikáns eltérésnek igazolására a khi-négyzet próbát használtuk.

#### **4.3. Kísérletek intenzív tejtermelő awassi állományban (III. kísérlet)**

A fisztulás anyajuhokkal végzett emésztési kísérletben a legalacsonyabb bendőbeli fehérjeemészthetőséget mutató, valamint az extenzív húsmerinó állományban a szaporodásbiológiai eredményekre pozitív hatást kifejtő pelyhesített csillagfürtöt tovább vizsgálva beillesztettük egy intenzíven tejlő awassi állomány flushingjába. Az állatok a

termelésükből adódóan nagy energia/táplálóanyag igényű anyajuhok voltak, ezért a csillagfürtöt nem önmagában, hanem abrakkeverékben adagoltuk az anyáknak.

## **Állatok és tartástechnológia**

Vizsgálatainkat az Awassi Rt., intenzíven tejelő awassi juhászatban végeztük 2006-ban. Az állatokat zárt istállókban tartották. A bárányokat az anyáktól rögtön ellést követően elválasztották és a juhokat naponta kétszer fejték, ugyanis a fajtánál nem ritka az akár 200 napos laktáció sem. A kísérletbe tavasszal ellett anyajuhokat vontuk be (n= 108; ellések száma 2-10), az állatok tejtermelése a kísérlet kezdetén 1,1-2,5 kg/nap volt, ami a vizsgálat végre lecsökkent 0,5 kg-ra. Átlagos testsúly  $72\pm 9$  kg, kondíció  $3,8\pm 0,75$  volt. Az awassi a Közel-kelet arid, szubtrópusi övezetéből származó zsírfarkú, tejelő juh fajta. A származási országaiban (Jordánia, Izrael, Irak, Libanon, Szíria) e fajtánál a szezonális nem köthető szorosán vett időintervallumhoz, áprilistól szeptemberig tartó tenyészidőszak jellemzi (Zarkawi, 1997; Talafha és Abebneh 2011). A párzási aktivitás a június vége és szeptember eleje között a legintenzívebb (Epstein 1985; Abu-Zanat és mtsai, 2005; Tabbaa és mtsai, 2008). Korábbi kísérletek során megállapítást nyert, hogy hazai körülmények között a fajta szezonális kifejezettebb és egy jóval rövidebb tenyészidőszak jellemzi (augusztus vége - december eleje, Faigl, 2012). Az ivarzás indukálást/szinkronizálást ennek megfelelően (aug. 22. - szept. 04.) - alkalmaztuk.

Az awassi állományban a tejminták gyűjtésének befejezése előtt a vizsgált állatok közül három elapasztott, ezért azokat a végső kiértékelésénél kihagytuk. A mintagyűjtési protokoll lehetőséget nyújtott a petefészek működés nyomon követésére a kezelés előtti és alatti időszakban, valamint, hogy megvizsgáljuk a petefészek ivarzás-indukálás/szinkronizálásra adott válaszreakcióját.

A kísérlet az állatjóléti előírásoknak megfelelően a Szent István Egyetem Állatorvostudományi Karának ellenőrzése mellett zajlott.

## **Takarmányozás**

A kísérletbe vont állatok takarmányozása a flushingot megelőző időszakban abrak, friss lucerna és széna alapú volt. Az abrak ebben az időszakban nem tartalmazott csillagfürt darát.



A flushingolás időszakára (aug. 16- szept. 29.) azonban az abrakkeverékben lévő 10% extrahált szójadarát 15% pelyhesített csillagfürttel helyettesítettük (3. táblázat).

**3. táblázat:** A kísérletbe vont állatok napi takarmányadagja

Összetétel	Takarmány	
	flushing előtt és után	flushing (2 hét)
Abrak (kg/nap)	1,2	1,7
Kukorica (%)	47,0	37,5
Búza (%)	31,5,0	36,0
Extr. szója (%)	10,0	
Pelyhes csillagfürt (%)	-	15,0
Amino Plus* (%)	4,0	4,0
Magnapack* (%)	4,0	4,0
Premix (%)	3,0	3,0
Takarmánysó (%)	0,5	0,5
Réti széna (kg/nap)	0,6	0,6
Friss lucerna (kg/nap)	2,0	2,0
Száranyag (kg/nap)	1,95	2,37
Energia (MJ NEm/nap)	15,13	19,20
MF (g/nap)	340,26	425,24

DM = száranyag, NEm = létfenntartáshoz szükséges energia;

\* védett fehérje (AG Processing Inc. Omaha, USA)

\*\*védett zsír (Norel & Nature S. A., Madrid, Spanyolország)

### Kísérleti elrendezés

Az állatok augusztus közepétől két héten keresztül pelyhesített csillagfürttel kiegészített, emelt energia tartalmú takarmányozásban részesültek.

Állomány szinten a petefészek-működés ciklikusságát szintetikus gesztagén és eCG kezeléssel indukáltuk /szinkronizáltuk, ami aug. 22. és szept. 04. között 40 mg Fluorogeston (Chrono-gest<sup>TM</sup> Intervet International B.V., Angers, Franciaország) hatóanyagot tartalmazó

szivacs intravaginális elhelyezését jelentette. A gesztagén forrás eltávolítása után 500 NE eCG-t (Chrono-gest eCG inj. <sup>TM</sup> – Intervet International B.V., Angers, Franciaország) kaptak az állatok intramuscularis injekció formájában.

A kísérlet kezdetét az intravaginális szivacsok elhelyezésének napjában határoztuk meg (0. nap).

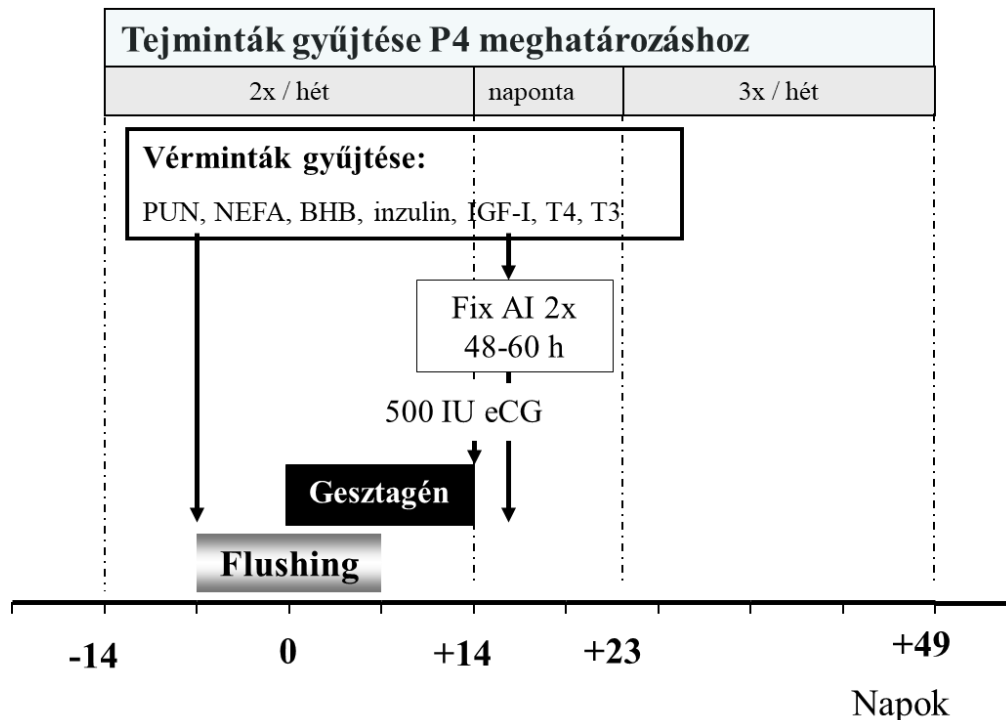
Az állatok testsúlya és kondíciója flushing előtt és után is meghatározásra került.

A tejminták gyűjtése a gesztagén forrás behelyezése előtti időponttól (-14 nap) a hüvelyszivacs eltávolításának napjáig (+14 nap) heti két alkalommal történt, majd ezt követően kilenc napon keresztül naponta, végül a +23. naptól a +49. napig heti három alkalommal (7. ábra). A gesztagén forrás eltávolításakor levett vérmintákból RIA módszerrel meghatároztuk egyes metabolit hormonok koncentrációját, és a plazma karbamid (PUN) szinteket, hogy képet kaphassunk a tápláltsági állapotról a vizsgált egyedekben.

A petefészek-működés nyomon követése a begyűjtött tejminták progeszteron koncentrációjának a meghatározásával történt, ELISA microplate módszerrel, ugyanis a progeszteron (P<sub>4</sub>) szint változása a petefészekben lévő aktív sárgatest jelenlétére utal, ami a tüsző ovulációjának a következményeként alakul ki. Ennek alapján meghatározásra kerültek az állatok egyedi progeszteron profiljai. Az állományban a gesztagén forrás eltávolítását után 48 és 60 órával friss spermás mesterséges termékenyítés történt, majd a visszaivarzóknál, a második termékenyítést követően 14 nappal, a szabad pároztatás módszerét alkalmaztuk awassi kosokkal. A termékenyülések időpontját az ellések idejének ismeretében határoztuk meg (ellés ideje – 150 nap).

A flushingként alkalmazott takarmányozás megkezdése előtt (aug. 15) majd 21 nap elteltével (szept. 6.) vérmintákat vettünk, hogy megvizsgáljuk az állatok energia kiegészítésre adott metabolikus válaszreakcióját.

Meghatároztuk a vérben a nem észterifikált zsírsavak (NEFA),  $\beta$ -hidroxivajsav (BHB), az inzulin, az inzulin-szerű növekedési faktor-1 (IGF-1), a tiroxin (T<sub>4</sub>) és a 3,3,5-trijód-tironin (T<sub>3</sub>) hormonok szintjét, valamint a plazma karbamid koncentrációját, ami a fehérjeegyensúlyt tükrözi (7. ábra).



**7. ábra:** A III. kísérlet során a vér- és tejminták gyűjtésének ütemezése

*PUN – vérplazma karbamid szintje, NEFA – nem észterifikált zsírsav, BHB – béta-hidroxi-vajsav, IGF-1 – inzulin-szerű növekedési faktor-1, T<sub>4</sub>- tiroxin, T<sub>3</sub>-trijód-tironin, eCG- vemhes kanca szérum gonadotropin, Fix AI – fix idejű mesterséges termékenyítés*

### Az állatok kondícióbecslése

A kísérletben az anyajuhok kondícióbecslését minden alkalommal ugyanazon személy végezte a Thomson és Meyer (1994) által leírt ötös skála szerint. Ez a módszer a gerinc ágyék körüli izmoltságának megállapításán, valamint a zsírlerakódás meghatározásán alapszik.

### Laboratóriumi vizsgálatok

Az állatok vérmintáit heparinnal ellátott csövekbe gyűjtöttük és egy órán keresztül centrifugáltuk, ezt követően a plazmát négy részre osztottuk a különböző hormonok meghatározásokhoz, azokat az analízisig -20°C-on tároltuk.

A plazma IGF-1 szintek meghatározása juh fajra hitelesített, humán eredetű RIA kittel (DSL-5600, Diagnostic System Laboratories, Inc., Webster Texas) történt. A gyártó által

rendelkezésre bocsátott két kontrol szérumon kívül három különböző (alacsony, közepes és magas IGF-1 koncentrációjú) juh plazma kontrollt is használtunk kettős ismétlésben, hogy megbecsüljük a mérések közötti és a mérésen belüli variációs koefficiens (CV). (Intra- és inter-assay CV és az érzékenység 0,3-10,7 % között voltak. 15% és 0,73-1,15 nmol/l helyett).

A plazma inzulin szintek meghatározása szintén juh fajra validált, humán Bi-Inzulin IRMA kittel történt (Cis Bio International, Gif-sur-Yvette, Franciaország). Az inter-assay variációs koefficiens 4,15-8,7%, míg az intra-assay variációs koefficiens <5% alatt volt. Az érzékenység 0,86-2,26 pmol/l közötti értéknek bizonyult.

A tiroid hormon meghatározás <sup>125</sup>I-RIA módszerrel történt. Az eredetileg humán területre kifejlesztett T<sub>4</sub> kit (<sup>125</sup>I-T<sub>4</sub> CT-spec. RIA, Izotóp Intézet Kft., Budapest, Magyarország), kis mértékben módosítva alkalmassá vált kisebb T<sub>4</sub> koncentráció tartományok mérésére állati eredetű mintákból (ló fajban: Huszenicza és mtsai, 2000; szarvasmarha fajban: Meikle és mtsai, 2004; juh fajban: Kulcsár és mtsai, 2006).

A mérések közötti és méréseken belüli CV meghatározásához minden mérés lefuttatása során 3-5 ismétlésben alacsony (átlagban: 10,5 nmol/l) és magas (átlagban: 95,01 nmol/l) koncentrációjú kontroll plazmákat helyeztük el. Koncentrációtól függően a méréseken belüli CV 8,5% és 3,2 % között változott, míg a mérések közötti CV értéke 35%-8,5% között volt. Az érzékenység a vártak megfelelően 2,23-4,724 nmol/l közé esett.

A humán eredetű T<sub>3</sub> kit (<sup>125</sup>I-T<sub>3</sub> CT RIA, Izotóp Intézet Kft., Budapest, Magyarország) módosítás nélkül alkalmas volt az állati eredetű minták hormonszintjének a meghatározására is, ahogyan ezt már korábbi szakirodalmak is bebizonyították (Huszenicza és mtsai, 2000; Meikle és mtsai, 2004; Kulcsár és mtsai, 2006).

A mérések során az relatív szórás 0,326-1,196 nmol/l volt (inter-assay CV: 3,89-20,7%, intra-assay CVs: 7,8-13,0%).

A plazma NEFA szintek meghatározására a Nishina és mtsai, (2003) által leírt kolorimetriás módszert alkalmaztuk (NEFA Reagent, Randox Laboratories Ltd., Ardmore, Egyesült Királyság).

A béta-hidroxi-vajsav szintek mérésére D-3 Hydroxybutirate kittel alkalmaztunk (Randox Laboratories Ltd., Ardmore, Egyesült Királyság), végül pedig a plazma karbamid szintek meghatározása kereskedelmi forgalomban lévő diagnosztikai kittel (Diagnosticum Kft., Budapest) történt.

A tejmintákat, kálium-dikromátot (tartósítós) tartalmazó műanyag csövekbe gyűjtöttük és felhasználásig +4°C-on tároltuk.

A leptin szintek meghatározás Delavaud és mtsai, (2000) által kidolgozott módszer hazai adaptációja alapján (Kulcsár és mtsai, 2007)  $^{125}\text{I}$ -RIA módszerrel történt.

A fölözött tej progeszteron tartalmának meghatározása a gyűjtéstől számított 14 napon belül megtörtént a munkacsoport által előzőleg, helyben kifejlesztett ELISA mikroplate módszerrel (Huszenicza és mtsai, 1998; Nagy és mtsai, 1998; Taponen és mtsai, 2002). Előzőleg ugyanezen populációban végzett vizsgálatok alapján, az aktív sárgatest működését jelző progeszteron koncentráció alsó küszöbértékét 4 nmol/l-ben határoztuk meg. A mintákat három ismétlésben mértük, ezen kívül még két különböző koncentrációjú kontrol mintát is alkalmaztunk (intra-assay CV:  $\leq 20\%$  és  $\leq 16\%$  inter-assay CV:  $< 10\%$ , mind a közepes, mind pedig a magas koncentrációjú kontrol esetében. Az érzékenység  $0,53 \pm 0,036$  nmol/l között volt.

### **Alkalmazott statisztikai módszerek**

A statisztikai elemzésekhez az R-statisztikai programot használtunk (R-2.2.1. verzió). A középértékek összehasonlítására a kétmintás t-próbát alkalmaztuk, valamint százalékos összehasonlításoknál a khi négyzet próbát. A szignifikáns eltérést  $P < 0,05$  határoztuk meg.

## 5. Eredmények és kiértékelésük

### 5.1. Az emésztési vizsgálat (I. kísérlet) eredményei és azok értékelése

A kísérletekben használt csillagfürt minták beltartalmi értékeit a 4. táblázat tartalmazza.

A Wendei analízis alapján a vizsgált csillagfürtformák beltartalmi értékeiben, úgy, mint a nyersfehérje, nyerszsír, nyersrost, nyershamu lényeges különbség nem volt.

**4. táblázat:** A vizsgált csillagfürtformák beltartalmi értékei.

	Sz.anyag %	Ny.feh. %	Ny.hamu %	Ny.zsír %	Ny.rost %
Nyers csillagfürt	86,10	35,53	3,80	8,50	12,50
Hántolt csillagfürt	87,00	35,30	3,60	8,70	9,43
Pelyhesített csillagfürt	87,50	36,37	3,50	8,82	11,65

Megvizsgálva a csillagfürt fehérjéjének aminosav tartalmát (5. táblázat) és azt összehasonlítva a hazánkban hagyományos flushingként alkalmazott rozs, aminosav tartalmával megállíthatjuk, hogy bár a csillagfürt különböző formái, a rozshoz viszonyítva egységnyi fehérjére vetítve kisebb arányban tartalmazzák azon aminosavakat (fenilalanin, triptofán, tirozin), melyek potenciálisan perkurzorai az FSH szintézisre ható neurotranszmittereknek, mint a dopamin, szerotonin, epinefrin, norepinefrin (Fernstrom és Fernstrom, 2007). Mégis a csillagfürt magas fehérjéjének köszönhetően egységnyi flushing adagra (pl. 500 g rozs vagy csillagfürt) vonatkoztatva az említett aminosavak a csillagfürtben közel négyszeres mennyiségben vannak jelen.

Downing és munkatársai (1995a) vizsgálatai során megállapította, hogy csillagfürt etetés során megemelkedett az állatok vérében az elágazó szénláncú aminosavak mennyisége, továbbá az ivari ciklus sárgatest fázisában 5 napig adagolt leucin, izoleucin és valin juhok esetében ovulációsráta növekedést eredményezett.

Így a fehérje bypass hányadának növelésével, valószínűleg nő ezen aminosavak közvetlen felszívódásának az esélye is a bélcsőben.

**5. táblázat:** A vizsgált csillagfürtformák, valamint a rozs fehérjéjének aminosav profilja

%	Nyers csillagfürt	Hántolt csillagfürt	Pelyhesített csillagfürt	Rozs
Nyers fehérje	35,53	35,30	36,37	8,33
Esszenciális aminosavak	g/100 g fehérje			
hisztidin	2,24	2,15	2,47	2,88
lizin	4,47	4,12	4,40	4,68
metionin	0,82	0,76	0,77	2,16
fenil-alanin	3,69	3,60	3,82	6,24
threonin	3,69	3,54	3,68	3,8
triptofán	0,84	0,82	0,85	1,44
arginin	9,77	9,97	9,60	6,24
izoleucin	4,17	4,33	4,01	4,68
leucin	7,06	7,42	6,87	8,16
valin	3,88	3,71	3,87	6,2
Nem esszenciális aminosavak				
aszparagin	10,47	10,42	10,31	7,56
szerin	5,12	4,93	5,28	5,5
glutamin	19,20	19,60	18,86	35,89
prolin	3,82	3,96	3,79	13,68
glicin	3,40	4,19	4,10	6,12
alanin	3,37	3,23	3,44	4,56
cisztein	1,55	1,50	1,59	2,28
tirozin	3,40	3,90	4,10	3,24

A pelyhesítés, ami egyben hőkezelést is jelentett, megnövelte a csillagfürt fehérje védettségét a mikrobás fermentációval szemben és csökkentette a bendőben való lebomlását, ezért valószínűleg ez a forma nagyobb hatással van az ovulációs ráta növekedésére és ezen keresztül az élve született báránnyok számára.

A csillagfürtöt elsősorban, mint fehérjeforrást veszik figyelembe, de takarmányozási szempontból az egyik fő előnye, hogy a fehérje mellett energiában is gazdag. Ez főként

kérdőzök esetében fontos tényező, ahol a bendőben folyó mikrobás fehérjeszintézis egyik limitáló tényezője lehet a takarmány energiatartalma.

Ha ugyanis a takarmány energia tartalma kisebb a szükségesnél, a rendelkezésre álló kevesebb energiával arányos kisebb mennyiségű fehérje épül be (Schmidt 2015). A szaporodási folyamatok is szoros összefüggést mutatnak az állat számára elérhető, felhasználható energia mennyiségével.

Az általunk használt különféle kezelésben részesült csillagfürt minták zsírsavösszetételét az 6. táblázat tartalmazza.

**6. táblázat:** Különböző édes csillagfürtformák zsírsavösszetétele

Zsírsav g/100g zsír	Nyers csillagfürt	Hántolt csillagfürt	Pelyhesített csillagfürt
C14:0 Mirisztinsav	0,15	0,14	0,15
C16:0 Palmitinsav	9,39	9,65	9,39
C16:1n7 Palmitolajsav	0,29	0,37	0,28
C18:0 Sztearinsav	3,09	3,32	3,69
C18:1n9 Olajsav	51,61	55,45	49,36
C18:2n6 Linolsav	21,58	15,54	21,10
C18:3n3 Linolénsav	8,61	8,52	8,33
C20:1 Arachinsav	3,78	4,57	3,58
C20:5 Eikozapentaénsav	-	0,02	0,05

A táblázatból látható, hogy a hántolt csillagfürtben nagyobb arányban található az olajsav (C18:1) és kevesebb arányban a linolsav (C18:2n6), a nyers és a pelyhes formához képest. Ezek az eredmények azt mutatják, hogy a hántolás során a csillagfürtből távozik valamilyen alkotó, amelyben kisebb az egyszeresen telítetlen zsírsav hányad, de a kétszeresen telítetlen viszont nagyobb. Juhokkal végzett kísérletekben a takarmány zsírsavösszetételének hatását vizsgálva kimutatták, hogy a magas linolsav (C18:2, n-6) és linolénsav (C18:3, n-3) tartalmú növényi olaj etetésekor jelentősen magasabb P<sub>4</sub> koncentrációk voltak mérhetőek (Burke és mtsai, 1996). Több kutatócsoport beszámolt arról, hogy a linolsavban gazdag növényi eredetű zsírok serkentőleg hatnak a tüszőnövekedésre (Thomas és mtsai, 1997; Robinson és mtsai, 2002).



Bár a kérődzők esetében, a bendőben a protozoonok sajátos zsírforgalmának köszönhetően alig van szükség esszenciális (telítetlen) zsírsavakra (Bokori és mtsai, 2003), mégis kísérletekkel bizonyították, hogy kérődzőknél a zsírkiegészítés pozitív hatással van az érett tüszők számának emelkedésére, javítja a petesejt minőségét és az embrió túlélését is elősegíti (Jahanian és mtsai, 2013).

A többszörösen telítetlen zsírsavak, mint például a linolsav, a linolénsav, eikozapentaénsav és a dokozahexaénsav gátolják a PGF2 $\alpha$  szintézisét, ezáltal a vemhesség korai szakaszában fokozódhat az embriók túlélési esélye (Mattos és mtsai, 2000).

Az anyag és módszer fejezetben leírtak szerint meghatároztuk a vizsgált csillagfürt három formájának (nyers-, hántolt-, és pelyhesített csillagfürt) bendőbeli fehérjelebomthatóságát (7. táblázat).

**7. táblázat:** Különböző csillagfürtformák fehérjéjének bendőbeli lebomlása az inkubáció során anyajuhokban

Fehérje lebomlás (%)			
Inkubációs idő (óra)	Nyers csillagfürt	Hántolt csillagfürt	Pelyhes csillagfürt
0	59,53 <sup>a</sup>	48,29 <sup>a</sup>	27,58 <sup>b</sup>
2	74,18 <sup>a</sup>	74,39 <sup>a</sup>	61,51 <sup>a</sup>
4	72,45 <sup>ab</sup>	78,99 <sup>a</sup>	57,65 <sup>b</sup>
8	85,78 <sup>a</sup>	80,46 <sup>a</sup>	57,95 <sup>b</sup>
16	93,16 <sup>a</sup>	90,60 <sup>a</sup>	64,63 <sup>b</sup>
24	93,35 <sup>a</sup>	96,50 <sup>a</sup>	70,18 <sup>b</sup>
48	96,65 <sup>a</sup>	99,00 <sup>a</sup>	76,83 <sup>b</sup>
Kalkulált lebomlás (%)*	78,06	90,20	61,15

(az eltérő betűjellel ellátott értékek a sorokon belül szignifikáns eltérést mutatnak, P<0,05)

\*8%/óra bendőbeli áthaladási sebesség mellett, Ørskov és McDonald (1979) egyenlet alapján  
 $p=a+b^{1-\exp(-ct)}$

Összességében a pelyhes forma fehérjetartalmának a 61,15 %, a nyers csillagfürt 78,06 %, a hántolt csillagfürt 90,20 %-a bomlott le a bendőben.

Amennyiben az adatokat adott inkubációs időpontokban összehasonlítjuk, láthatjuk, hogy már a 0. időpontban, amikor a mintákat még nem helyeztük a bendőbe csak vízbe mártottuk,

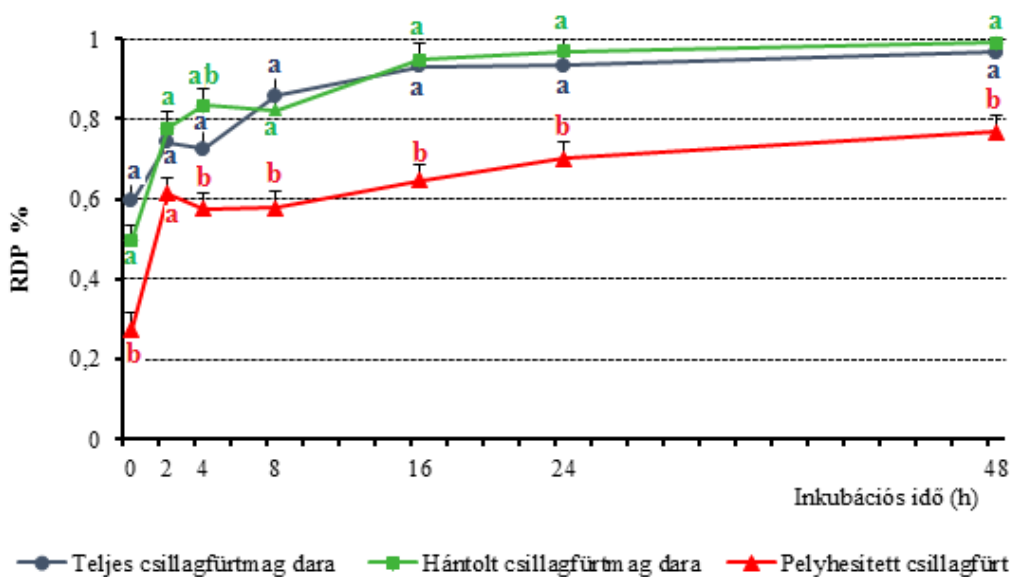
a nyers és a hántolt csillagfürt fehérjéjének a kioldódási mértéke szignifikánsan különbözött a pelyhes formától.

Két órás bendőbeli inkubálást követően a pelyhesített forma fehérjetartalmának lebomlása nem mutatott szignifikáns különbséget a nyers és a hántolt formához képest.

Négy óra inkubálás után a pelyhesített csillagfürt fehérjéjének lebomlása szignifikánsan alacsonyabb volt a hántolt formához képest, de a nyers csillagfürtformához képest nem, ami valószínűleg csak a magas szórásnak köszönhetően alakult így.

A további inkubációs időket megvizsgálva (8 óra, 16 óra, 24 óra, 48 óra), elmondhatjuk, hogy a pelyhes csillagfürt fehérjéjének bendőbeli lebomlása mindvégig szignifikánsan alacsonyabb volt a nyers- vagy a hántolt csillagfürt-höz képest, míg ez utóbbi két forma között a fehérje lebomlási ütemben szignifikáns különbség nem volt kimutatható.

A különböző inkubációs időpontokban mért RDP értékei megmutatják a fehérje bendőben való lebomlásának dinamikáját (8. ábra).



**8. ábra:** Különböző csillagfürtformák fehérjetartalmának lebomlási dinamikája a bendőben (egy időponton belül az eltérő betűjelek szignifikáns eltérést mutatnak,  $P < 0,05$ ).

A pelyhesítés, ami egyben egy hőkezelést is jelent javítja a takarmányok emészthetőségét és növeli a tápláléértéküket. A hőkezelés hatására a pelyhes forma fehérjetartalmának nőtt a bypass hányada.

A kérődzőknél a védett fehérjehányad növelésével megnő az állat számára közvetlenül hozzáférhető fehérje mennyisége, mely elkerülve a bendőbeli mikrobás fehérjeszintézist a vékonybélben hasznosul. Továbbá az RUP/RDP hányad növekedése lineárisan növeli a szérum protein szintet, ami javítja a termékenyülést (Jahani-Moghadam és mtsai, 2009).

## 5.2. Vizsgálati eredmények és azok értékelése az extenzíven tartott német húsmerinó állományban (II. kísérlet)

A merinó állományban heti rendszerességgel gyűjtött vérminták progeszteron tartalmának meghatározásával megállapítottuk, hogy a vizsgálatba vont anyák augusztus elején aktív petefészek-működést mutattak (8. táblázat), ugyanis valamennyi állatnál mérhető volt a kritikusknál magasabb ( $P_4 > 3,18$  nmol/l, Zarkawi, 1997) plazma progeszteron szint.

**8. táblázat:** A kísérletbe vont állatok csoportonkénti átlagos  $P_4$  szintje (nmol/l)

	<i>aug. 01.</i>	<i>aug. 08.</i>	<i>aug. 15.</i>	<i>aug. 22.</i>	<i>aug. 29.</i>	<i>szept.05.</i>	<i>szept.12.</i>
Kontroll (n=19)	9,93 ± 5,04	11,26 ± 7,29	13,74 ± 6,20	14,24 ± 5,51	15,57 ± 6,02	14,42 ± 3,51	13,16 ± 3,66
Rozs (n=18)	7,59 ± 5,00	10,83 ± 4,66	16,68 ± 6,22	15,13 ± 7,97	17,19 ± 6,12	16,24 ± 5,03	15,37 ± 7,53
Nyers csf. (n=9)	8,40 ± 6,20	8,08 ± 4,50	13,48 ± 6,30	11,52 ± 5,18	13,78 ± 4,97	12,63 ± 2,62	13,60 ± 4,08
Pelyhes csf. (n=20)	9,58 ± 5,35	7,23 ± 5,64	13,83 ± 7,45	14,24 ± 7,8	16,01 ± 6,49	13,31 ± 4,69	14,23 ± 4,04

A 9. táblázat foglalja össze a kísérletben tartott anyajuhok kondícióját és a főbb szaporodásbiológiai paramétereket.

A kísérlet kezdetén és végén testsúlymérést és kondícióbecslést végeztünk. A csoportokat összehasonlítva e két paraméter tekintetében szignifikáns eltérés nem volt kimutatható egyik időpontban sem, viszont csoportokon belül, a kontroll kivételével, a takarmánykiegészítésnek köszönhetően a kísérlet végére statisztikailag kimutatható javulás volt megfigyelhető mind a testsúlyban, mind pedig a kondícióban.

A 9. táblázat eredményeiből kitűnik, hogy az abrak-kiegészítés (flushing) jelentős hatást gyakorolt a szaporaságra. Valamennyi abrakot fogyasztó csoportban javultak a szaporasági mutatók a kontrollhoz viszonyítva.

A kísérlet eredményei összhangban vannak Lightfoot és Marshall (1974), Knight és mtsai (1975) korábbi eredményeivel, akik anyajuhokkal végzett kísérleteiben bizonyították, hogy a flushingként alkalmazott csillagfűrt növeli az ikerellések számát.

**9. táblázat:** A vizsgált húsmerinó állományban a különböző csillagfűrtformákat fogyasztó csoportok szaporulati paramétereinek, valamint a testsúly és kondíció értékeinek az összehasonlítása. Az azonos sorban lévő és \*-al jelölt értékek szignifikánsan eltérnek egymástól ( $P < 0,05$ ).

	Kontroll (n=19 db)	Rozs (n=18 db)	Nyers csillagfűrt (n=19 db)	Pelyhesített csillagfűrt (n=20 db)	Csoportok közötti P érték
Ikerelési arány %					
Kontrollhoz visz. p érték	21,1% *	38,9 % P = 0,235	42,1 % P = 0,163	55 %* P = 0,029	P = 0,189
Átlagos bárányszám	1,2*	1,39	1,42	1,55*	P = 0,049
Kondíció					
Kísérlet kezdetén	3,0 ± 0,16	2,9 ± 0,12	2,9 ± 0,12	2,8 ± 0,14	
Kísérlet végén	3,02 ± 0,16	3,1 ± 0,14	3,4 ± 0,16	3,3 ± 0,15	P = 0,845
Idő p értéke	P = 0,317	P = 0,007	P = 0,000	P = 0,000	P = 0,267
Testsúly (kg)					
Kísérlet kezdetén	48,52 ± 1,30	49,22 ± 1,2	48,52 ± 1,23	47,65 ± 1,00	P = 0,827
Kísérlet végén	49,52 ± 1,33	51,33 ± 1,2	52,16 ± 1,57	51,85 ± 1,01	P = 0,478
Idő p értéke	P = 0,029	P = 0,003	P = 0,000	P = 0,000	

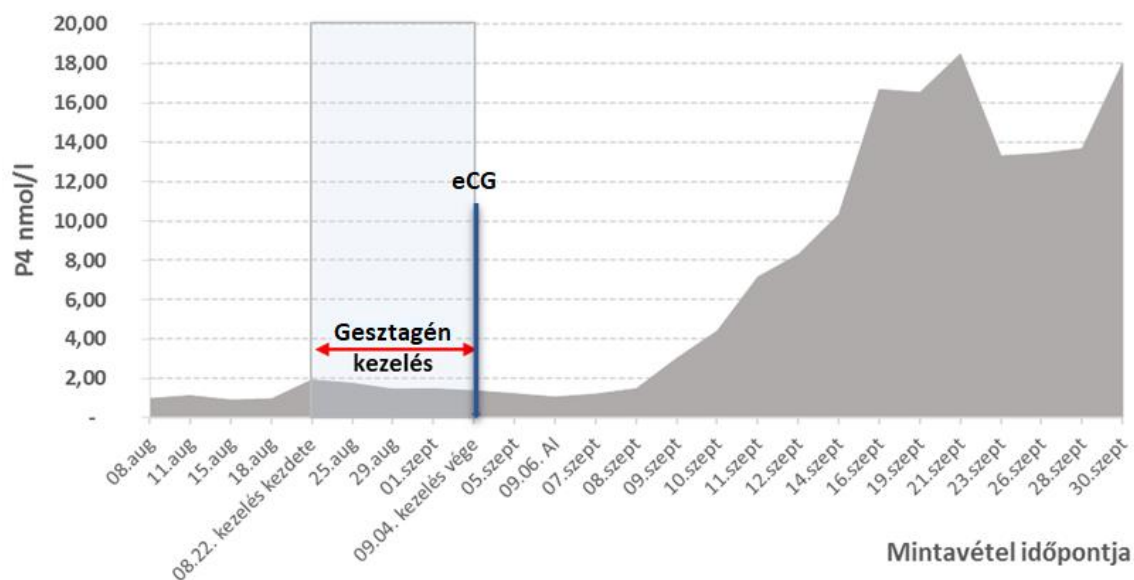
Saját vizsgálatainkban azonban csak a pelyhesített csillagfűrtnek volt statisztikailag kimutatható mértékű pozitív hatása. Ezt az eredmény jól magyarázható az emészthetőségi vizsgálat eredményeivel, ahol a pelyhesített csillagfűrt fehérjéinek bypass értéke szignifikánsan nagyobb volt, különösen az átlagosan 8 órás bendőn történő áthaladás

(passage) időszaka alatt. Ebből következően a csillagfürt kedvező aminosav tartalma és összetétele nagyobb mértékben léphetett be a közti anyagcserébe, és kedvezően stimulálta a tüszőérést és ovulációt kezdeményező hormonális hatásokat.

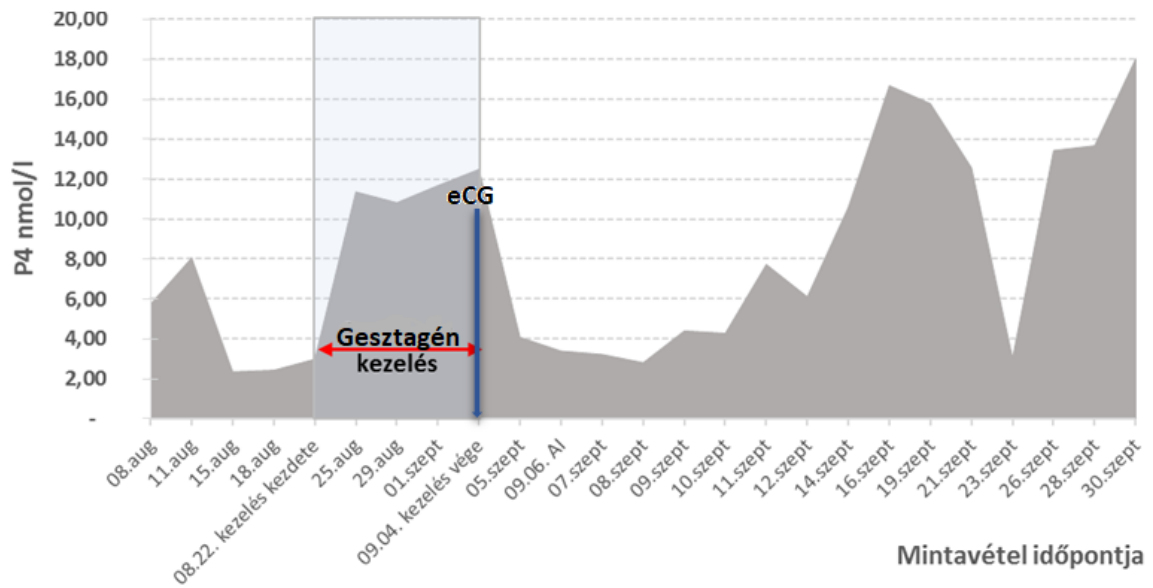
### 5.3. Vizsgálati eredmények és azok értékelése az intenzíven tartott, tejelő awassi állományban (III. kísérlet)

#### 5.3.1. Az ivari ciklus kezelés előtti állapota és az ivarzás indukálás/ szinkronizálás sikeressége

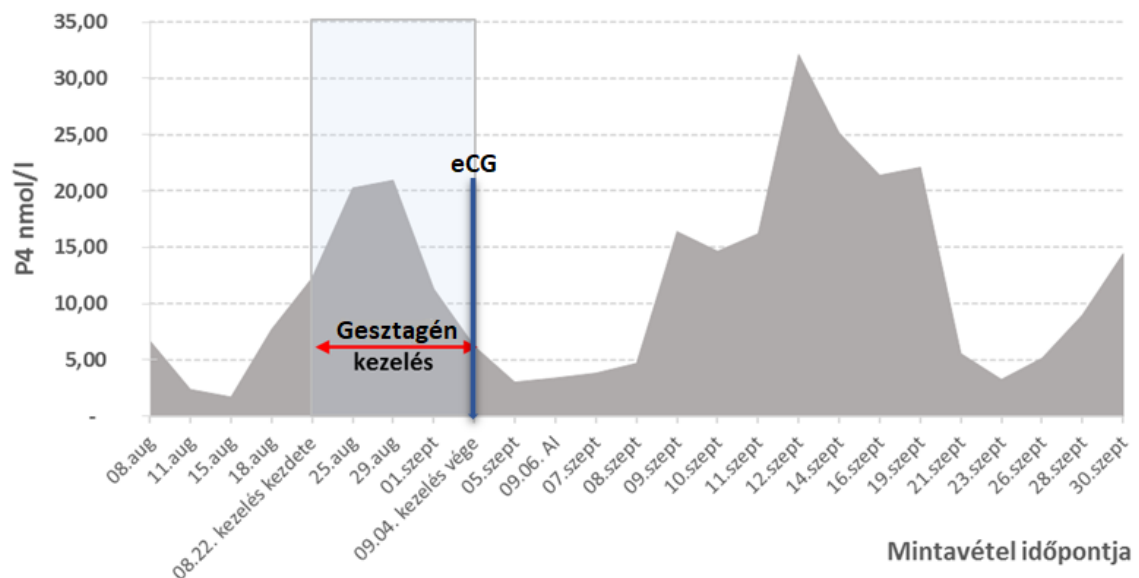
A 105 értékelhető anyajuh közül, azokat, amelyek a kezelést megelőzően 4 nmol/l alatti P<sub>4</sub> koncentrációt mutattak acikliásnak tekintettük (n=33, pl. 9. a. ábra). A fennmaradó 72 egyed petefészek működését ciklikusnak ítéltük meg abban az esetben, ha csak egy tejmintában is, de emelkedett (> 4 nmol/l) progeszteronszintet mértünk a gesztagén kezelést megelőzően. A progeszteron profilok alapján a gesztagén kezelés kezdetén ciklikus petefészek-működést mutató anyajuhok közül 29-nek az ovariális ciklusa tüszőfázisban (P<sub>4</sub> < 4 nmol/l, pl. 9.b. ábra), míg a fennmaradó 43 anyja ciklusa sárgatest fázisban volt (P<sub>4</sub> > 4nmol/l, pl. 9.c. ábra).



9. a. ábra: A gesztagén kezelés kezdetén acikliás petefészek-működésű anyajuh P<sub>4</sub> profilja



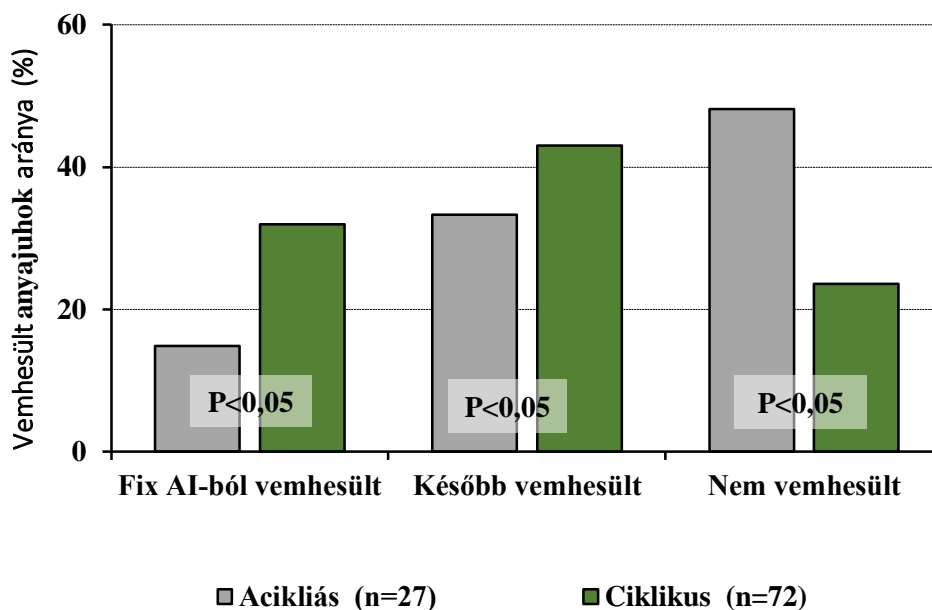
**9. b. ábra:** A gesztagén kezelés kezdetén ciklikus petefészek-működésű, tüszőfázisban lévő anyajuh P<sub>4</sub> profilja



**9. c. ábra:** A gesztagén kezelés kezdetén ciklikus petefészek-működésű, sárgatest fázisban lévő anyajuh P<sub>4</sub> profilja

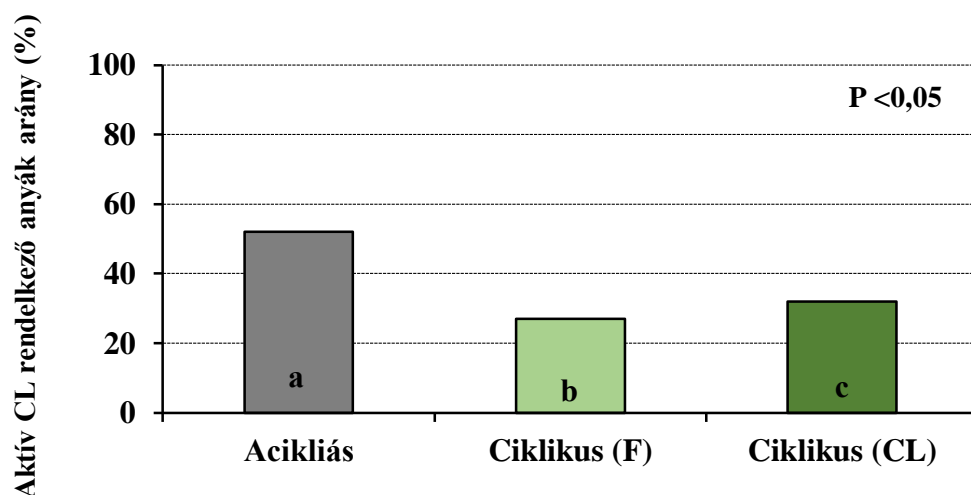
A 105 állat közül, melyektől sikerült megfelelő számú értékelhető vér-, ill. tejmintát begyűjteni, 26 termékenyült a mesterséges termékenyítésből kifolyólag, 72 későbbi

időpontban, kos segítségével és csak 7 állat nem termékenyült egyik módszerrel sem. A vemhes anyajuhok közül (n = 98), 48 db (49%), az állomány fele iker bárányokat ellett. A kezelést megelőzően ciklikus petefészek-működést mutató állatok az ivarzás-szinkronizálást követően ciklikusak maradtak és közülük 20 egyed (28%) a mesterséges termékenyítést követően termékenyült (10. ábra).



**10. ábra:** A vemhesülések aránya a gesztagén kezelést követően

Az aciklikus petefészek-működésű anyajuhok a gesztagén kezelést követően, egy kivétellel, ciklusba lendültek és hat közülük (18%) az első ivarzáskor termékenyült. A progeszteron profiloknak megfelelően a legtöbb acikliát és ciklikus tüsző fázist mutató anyajuh az intravaginális gesztagén forrás eltávolítását követően 24 - 48 órával ovulált és aktív sárgatesttel rendelkezett (11. ábra), ami nem befolyásolta a mesterséges termékenyítést követően a termékenyülési arányt.



**11. ábra:** A gesztagén megvonásakor aktív sárgatest működést mutató állatok

Ez összhangban van Lassala és munkatársainak (2004) korábban publikált adataival, akik megállapították, hogy az ovuláció folyamán jelenlévő aktív sárgatest megléte vagy annak hiánya nem volt befolyásoló hatással a tüszőfejlődésre és a termékenyülésre tejelő kecskékben.

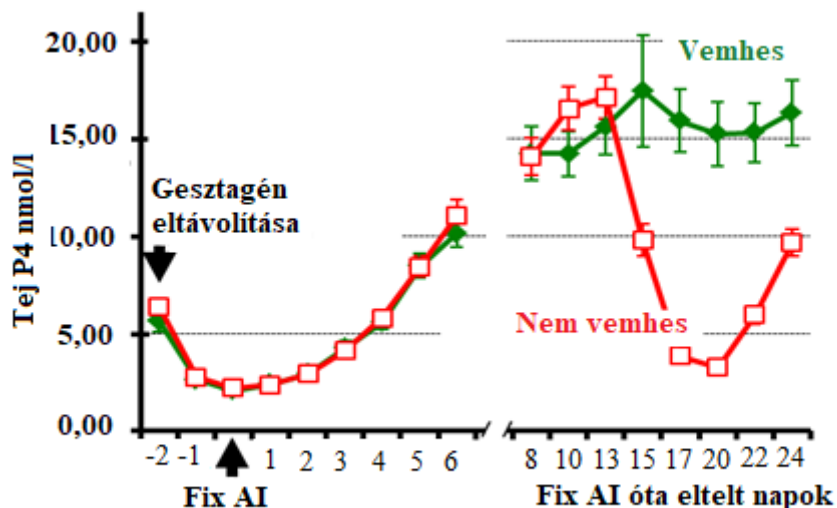
A progeszteron profilok egy esetben sem mutattak ovulációt a gesztagén kezelés 2-3 napját követően. Az intravaginális szivacsok eltávolításakor összesen 76 állatnál figyeltünk meg aktív sárgatest működést (acikliás:  $17/33 = 52\%$ ; tüsző fázisban lévő anyák:  $27/29 = 93\%$ ; ciklikus sárgatest fázisban lévő anyák:  $32/43 = 74\%$ ;  $P < 0,01$ ), továbbá néhány esetben a luteolízis a gesztagén kezelés időtartama alatt ment végbe.

A kezelés időtartama alatt végbement luteolízis legnagyobb arányban azoknál az acikliás állatoknál fordult elő, amelyek a gesztagén kezelés kezdetén ovuláltak, valamint azoknál, amelyeknél aktív sárgatest volt megfigyelhető a hüvelyszivacs elhelyezését megelőzően is (ciklikus sárgatest fázisban lévő anyák:  $9/43 = 21\%$ ).

A fent említett jelenség, a kezelést megelőzően ciklikus tüsző fázisban lévő anyajuhok csoportjában nem fordult elő ( $0/27$ ;  $P < 0,001$ ).

A fix idejű termékenyítést követően vemhesült állatoknál a luteinizáció intenzitását a progeszteronszintek emelkedése tükrözi. A szinkronizációs kezelésre normális ovarialis választ adó egyedeknél nem találtunk szignifikáns különbséget az első 13 nap tekintetében (12. ábra).





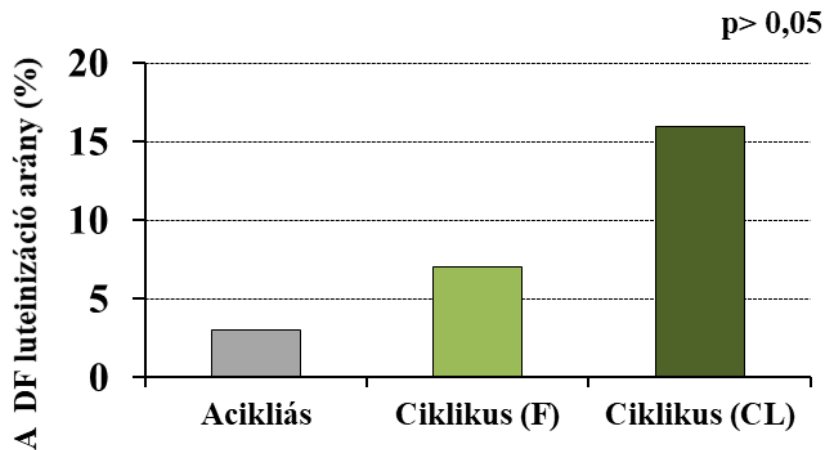
**12. ábra:** A luteolízis intenzitása a P4 szintek emelkedésének tükrében a mesterséges termékenyítés során vemhesült és nem vemhesült anyáknál (csak a szinkronizációs kezelésre normális ovarialis választ adó állatok esetében; ♦ vemhes, □ nem vemhes). A termékenyítés napjától a 10. napig, a vemhesség anyai részről történő felismerése körüli időszakban (Fix AI követő 12-16 nap) az első 13 napban nem volt jelentős eltérés a P4 szintek alakulásában. Az ezt követően a progeszteronszintek szignifikáns eltérést mutattak ( $P = 0,015-0,0001$ ).

A kezelés kezdetén bekövetkezett ovuláció, valamint a kezelés idején végbement luteolízis nem volt befolyásoló hatással a termékenyülésre a fix idejű mesterséges termékenyítést követően.

A gesztagén-megvonással egyidejűleg alkalmazott eCG nyomán az állatok egy részénél ( $n = 10$ ) a domináns tüszők luteinizáltak (13. ábra), aminek eredményeként ezen egyedeknél emelkedett progeszteron szintek voltak megfigyelhetők a termékenyítés időpontjában.

Ez a jelenség leginkább a ciklikus sárgatest fázisban lévő csoportban volt észlelhető (acikliás:  $1/33 = 3\%$ ; tüsző fázisban lévő anyák:  $2/29 = 7\%$ ; ciklikus sárgatest fázisban lévő anyák:  $7/43 = 16\%$   $P > 0,05$ ). A mesterséges termékenyítés idején magas P4 szintekkel rendelkező anyáknak nincs reális esélyük a termékenyülésre.

Öt esetben az ivarzás-szinkronizálást követő első sárgatest fázis 10 napnál rövidebb volt (sCL; acikliás:  $2/33 = \%$ ; tüsző fázisban lévő anyák:  $0/29$ ; ciklikus sárgatest fázisban lévő anyák:  $3/43 = 7\%$   $P > 0,05$ ).



**13. ábra:** Gesztagén megvonás után a domináns tüsző luteinizálódása

A fent említett állatok egyike sem termékenyült. Az ivarzás-szinkronizálásra normális ovarialis választ adó állatok ( $n = 90 = 86\%$ ) arány kisebb mértékben alacsonyabb volt a kezelés kezdetén sárgatest fázisban lévő csoportban, mint az acikliás és tüszőfázisban lévő anyák között (acikliás:  $29/33 = 88\%$ ; ciklikus tüszőfázisban lévő juhok:  $27/29 = 93\%$ ; sárgatest fázisban lévő anyák  $34/43 = 79\%$ ;  $P > 0,05$ ).

A mesterséges termékenyítésből vemhesült állatoknál szignifikánsan alacsonyabb inzulin szinteket mértünk a flushingot megelőzően, a nem vemhesültekkel szemben ( $9,64 \pm 0,84$  vs.  $7,36 \pm 0,53$  pmol/l;  $P = 0,029$ ).

Az awassi fajta nem hajlamos az ikerelésre, általában 4% és 20% közé tehető az ikreket ellő anyák aránya (Epstein, 1985, Talafha és Ababneh, 2011). A flushing sikerességét mutatja, hogy a vizsgált állomány fele (49%) ikreket ellett.

### 5.3.2 Kondíció, testsúly, tejtermelés értékelése

Összehasonlítva a kezelés előtt ciklikus és aciklikus anyajuhokat (10. táblázat), megállapítottuk, hogy az acikliás állatok fiatalabbak voltak és kisebb testkondíció értékekkel rendelkeztek, bár ez a testsúly tekintetében szignifikáns különbségben nem nyilvánult meg.

**10. táblázat:** A gesztagén kezelés kezdetén aciklikus és ciklikus petefészek-működésű anyajuhok összehasonlítása kor, laktáció hossza, testkondíció (BCS), testsúly és tejtermelés szempontjából

	A petefészek-működés jellege a gesztagén kezelés kezdetén (0 nap)		P =
	aciklikus (n = 33db)	ciklikus (n = 72db)	
Kor (év)	3,56 ± 0,19	4,16 ± 0,19	<b>0,026</b>
Ellések száma	2,7 ± 0,1	3,2 ± 0,2	<b>0,024</b>
Az ellés és a gesztagén kezelés között eltel idő	154 ± 4	161 ± 3	0,177
Kondícióbecslés			
Flushing kezdetén	3,4 ± 0,1	3,9 ± 0,1	<b>0,0001</b>
Flushing végén	3,5 ± 0,1	3,8 ± 0,1	<b>0,046</b>
Idő P értéke	0,474	0,227	
Testsúly (kg)			
Flushing kezdetén	70,2 ± 0,1	73,1 ± 0,1	0,125
Flushing végén	71,6 ± 0,1	74,6 ± 0,1	0,142
Idő P értéke	0,545	0,325	
Előző laktáció			
Laktáció hossza (nap)*	172 ± 13	202 ± 9	0,132
Tejtermelés (kg)*	226,7 ± 24,0	262,8 ± 19,1	0,317
Tejzsír (kg)*	13,2 ± 1,3	15,4 ± 1,0	0,278
tejfehérje (kg)*	11,1 ± 1,1	13,3 ± 0,9	0,204
	(n = 23db → 70%)	(n=59db → 82%)	
Tejtermelés a gesztagén kezelés kezdetén			
Tejtermelés (kg/nap)	1,48 ± 0,06	1,40 ± 0,03	0,296
Tejzsír (g/nap)	83,23 ± 6,17	81,70 ± 3,20	0,894
Tejfehérje (g/nap)	69,99 ± 2,47	68,90 ± 1,63	0,814

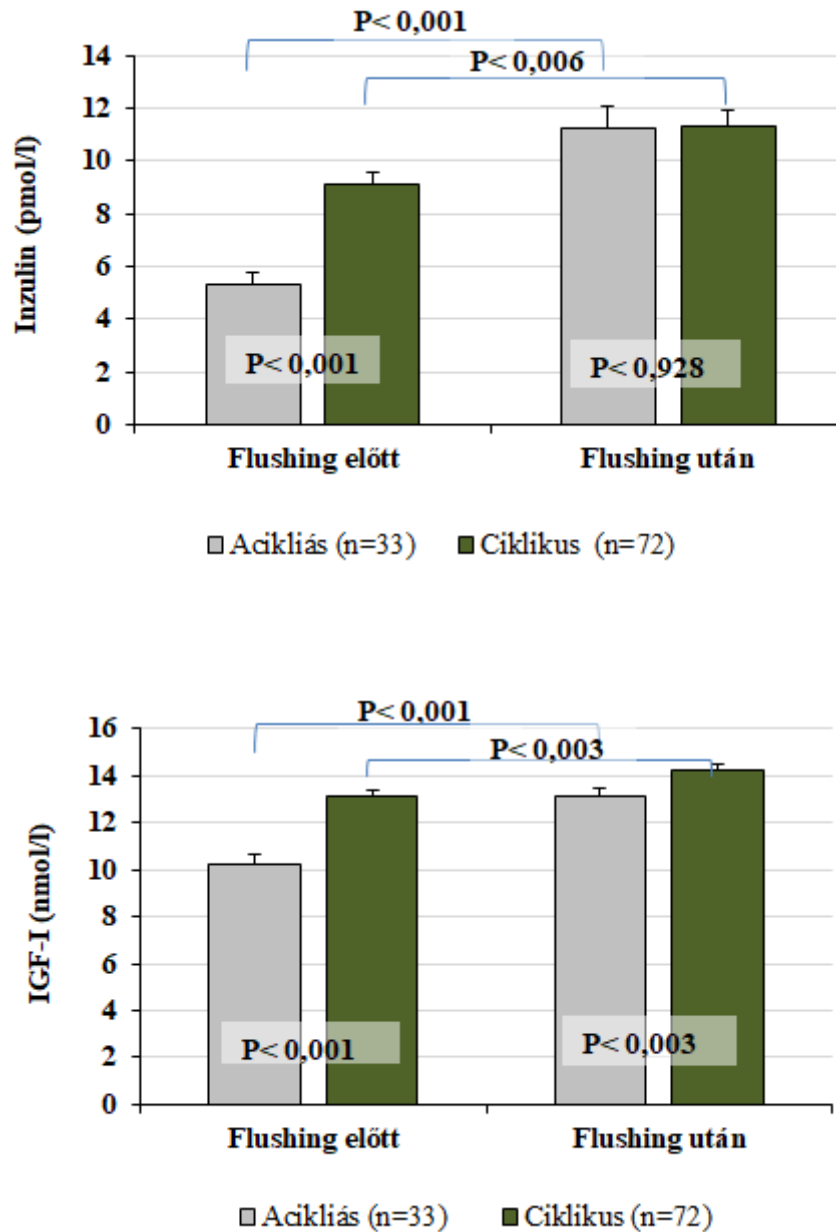
\*a legkevesebb 40 napot laktáló egyedek adatait figyelembe véve

A flushingot követően a testkondíciók becslésekor és a testsúlyok mérésekor jelentős különbséget nem tapasztaltunk a flushingot megelőző időszak adataihoz képest. A tejtermelés és a laktációs napok száma mindkét csoportban (ciklikus - aciklikus) hasonlóan alakult. A laktációs tejtermelésben és a tej beltartalmi paramétereiben szignifikáns különbség nem volt tapasztalható a kezelés kezdetén acikliás és ciklikus petefészek-működést mutató állatok között.

### 5.3.3 Hormonok és metabolitok

#### Inzulin és IGF-1

Jelen kísérletben szignifikánsan magasabb inzulin és IGF-1 szinteket mértünk a kezelés előtt már ciklikus petefészek-működést mutató állatoknál, mint az ekkor még acikliásaknál (14. ábra).



**14. ábra:** Az inzulin és IGF-1 szintek alakulása a ciklikus és aciklikus anyáknál a flushing kezdetén és végén

Kiskérődzőkben az inzulint és az IGF-1 – et azon metabolikus hormonok közé soroljuk, melyek képet adnak az aktuális energetikai státuszról, valamint mediátorai a folliculogenezisnek, szteroidogenezisnek, az oocyta érésének, az embriófejlődésnek.

In vitro kísérletekben, tehenekből gyűjtött mintákból kimutatták, hogy az inzulin stimulálja a granulosa sejtek proliferációját, szteroid termelő képességét valamint morfológiai differenciálódását (Spicer és mtsai, 1993).

Élő állatokon végzett kísérlet során tejelő tehenekben igazolták, hogy azok a táplálóanyagok, amelyek serkentik az inzulin szekréciót elődlegetesen hatnak az ellés utáni első ovulációra (Gong és mtsai, 2002).

Anyajuhokban energia/fehérje-kiegészítés (csillagfürttel, glükóz vagy aminosav infúzióval) alkalmazásakor emelkedett inzulin szinteket mértek, ami hatással volt a tüszőfejlődésre és az ovulációs rátára (Downing és mtsai, 1995 a, b, c). Egyes kutatók feltevése szerint (Scaramuzzi és mtsai, 2006) az inzulin önmagában nem felelős a fent említett hatásért, de glükóz szintek emelkedését idézi elő a petefészekben azáltal, hogy szabályozza a tüsző sejteinek glükóz felvételét (Somchit, 2011).

Ezt az elméletet támasztja alá az is, hogy az anyajuhok theca és granulosa sejteinek felületén inzulin-érzékeny glükóz-szállító fehérjemolekulák (GLUT- 4) detektálhatók (Williams és mtsai, 2001). Juh granulosa sejtenyészetekben kimutatták, hogy az IGF-1 stimulálóan hat a sejtek szaporodására és differenciálódására (Manniaux és Pisselet 1992). Teheneknél igazolták, hogy az IGF-1 megnövelte az LH receptorok, valamint a gonadotropin érzékeny granulosa sejtek számát (Armstrong és mtsai, 2001).

Az IGF-1 in vitro kimutatott pozitív hatásai a szarvasmarha granulosa sejtek (Spicer és mtsai, 1993) és theca sejtek szteroid termelésére összhangban állnak a klinikai megfigyelésekkel. Tejelő tehenekben, magas IGF-1 szintek mellett a domináns tüszők több  $\beta$ -ösztradiolt termelnek, és nagyobb eséllyel ovulálnak az első tüszönövekedési hullámból, mint az alacsonyabb IGF-1 szinttel rendelkező társaik (Beam és Butler, 1997, 1998).

Habár az IGF-1-et kis mennyiségben a petefészek is termelik, a fő keletkezési helye a máj, ahol a hormon szintézise a növekedési hormon szabályozása alatt áll.

A tüszőfolyadékban az IGF-1 koncentrációja szoros összefüggést mutat a plazma IGF-1 szintjével (Walters és mtsai, 2002).

Jelen kísérletben a flushing elején mért különbségek az inzulin és IGF-1 szintekben a pelyhes csillagfürtöt tartalmazó takarmány-kiegészítést követően kiegyenlítődték a kezelés kezdetén acikliás valamint ciklikus petefészek-működést mutató anyáknál. A csillagfürtös flushing hatása mindkét állatcsoportnál az emelkedett inzulin és IGF-1 szintekben mutatkozott meg.

Az irodalmi adatokkal megegyezve (Novotni Dankó, 2004) azt találtuk, hogy a magasabb inzulin és IGF-1 szinteket mutató állatok sikerebben lendülnek ciklusba, mint az alacsonyabb szinteket mutatók.

Az említett hormonok szintjének emelkedése növekedést idézett elő az ovulációs rátában és az állatok 49%-a ikreket ellett.

### **Plazma karbamid**

A mesterséges termékenyítés során sikeresen termékenyült állatoknál alacsonyabb plazma karbamid szintek voltak tapasztalhatók, mint a nem termékenyülteknél. A flushing kezdetén mért karbamid szinteket összevetve a flushing végén mért szintekkel, megfigyelhető egy emelkedés, mind az acikliás ( $5,6 \pm 0,25 \rightarrow 5,9 \pm 0,23$ ), mind a ciklikus ( $5,8 \pm 0,15 \rightarrow 6,3 \pm 0,15$ ) petefészek-működést mutató csoportban, de statisztikailag szignifikáns különbségek nem voltak kimutathatók.

Kérdődzőkben a plazma és a tej karbamid koncentrációja tükrözi a fehérjeellátást, ezért a karbamid szint meghatározásával lehetőség nyílik a fehérjeetetésnek és fehérjemetabolizációnak a reprodukciós teljesítményre gyakorolt hatásának a nyomon követésére.

Számos publikációban leírják, hogy tejelő teheneknél és anyajuhoknál a fejadag magas nyers fehérje tartalma megemeli a plazma karbamid szintet, ami csökkenti a termékenyülési arányt (Butler és mtsai, 1996; McEvoy és mtsai, 1997; Rhoads és mtsai, 2005).

Emelkedett PUN mellett csökken a méh pH szintje (Elrod és Butler 1993; Rhoads és mtsai, 2004), módosul a méhfolyadék ionkoncentrációja és in vitro sejttenyészetekben megváltozott az endometriális sejtek prosztoglandin szekréciója is (Butler, 1998).

Ezen eredmények az sugallják, hogy a vemhesség első heteiben való fehérje túletetés változásokat idéz elő a méh környezetében, ami károsan hat a beágyazódásra és az embrió korai fejlődésére.

A fentiek tükrében elmondhatjuk, hogy a vizsgálatba vont anyajuhoknál kritikusnak tekinthető karbamid szint nem volt tapasztalható, tehát az állatok fehérjeellátása egyensúlyban volt. Ennek megfelelően a pelyhesített csillagfürtöt tartalmazó abrakkeverék takarmányozása a flushingolás előtti és szóját tartalmazó abrakkeverék takarmányozásához viszonyítva nem növelte a vér karbamid szintjét, bár az anyák napi fehérjefelvétele növekedett. Ez összhangban áll a bendőemésztési kísérlet eredményeivel, amely bizonyította, hogy a pelyhesített csillagfürt fehérjéinek jelentős rész a bendőből a mikrobás

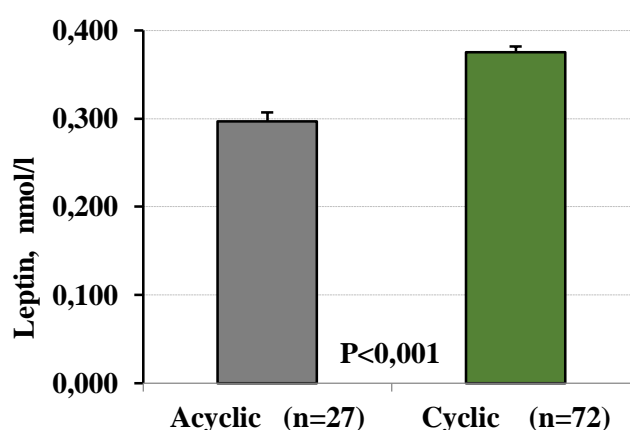
fermentáció elkerülésével túlhalad a bendőn (alacsony RDP érték). Ennek eredményeként csökken a bendőben termelt és onnan felszívódó ammónia mennyisége. Ez utóbbi előnyös az anyák termékenyülése szempontjából (Schmidt és Zsédely 2011).

## NEFA, BHB

A vizsgálat során az állatok kiegyensúlyozott energetikai állapotban voltak. A kísérleti időszak alatt, a plazma metabolit szintek nem utaltak az energiaegyensúlyban bekövetkező zavarra. Ezt bizonyítja, hogy sem az acikliás sem pedig a ciklikus petefészek-működést mutató állatok csoportjában nem mértünk a normál élettani érték (NEFA < 0,45 mmol/l - Kaneko, 1989; BHB < 0,80 mmol/l – Radostits és mtsai, 2007) fölötti szinteket, a NEFA (<0,35 mmol/l) és BHB (< 0,80 mmol/l) tekintetében.

## Leptin

A leptin a fehér zsírszövet adipocytáiban termelődő peptidhormon (Zang és mtsai, 1994), melynek termelődését és a vérplazmában mérhető szintjét a test zsírraktárainak telítettsége és a takarmányozás szintje határozza meg. A kísérlet során szignifikáns különbséget találtunk a ciklikus és aciklikus petefészek-működést mutató anyák leptin szintjében (15. ábra). Magasabb leptin szinteket a ciklusba lendült anyáknál mértünk, ami összecseng Novotni Dankó (2004) anyajuhokon végzett vizsgálataival.



**15. ábra:** A leptin szintek alakulás az acikliás és a ciklikus petefészek-működésű anyáknál

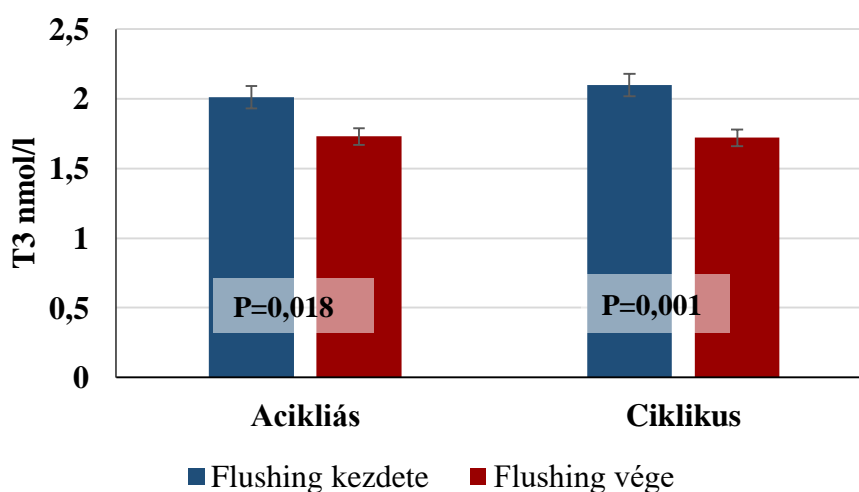
A leptin részét képezi annak a szabályozó rendszernek, mely hatással van a hypothalamus GnRH szekréciójára, ugyanakkor a GnRH termelő neuronok nem expresszálnak leptin receptorokat, így a hatása neurotranszmittereken keresztül érvényesül.

A hormon szabályozza az állatok takarmányfelvételét, oly módon, hogy csökkenti az NPY szekréciót (Ahima és Flier 2000), a KISS1 expressziójának serkentése révén pedig hat a GnRH termelésre (Smith és mtsai, 2006).

Juhok esetében a leptin szint pozitív korellációban áll a testkondícióval (Towhidi és mtsai, 2007), ez magyarázza azt, hogy vizsgálat során az acikliás és a ciklikus petefészek-működésű csoportok között a BCS-ban is szignifikáns eltérést tapasztaltunk (lásd. 10. táblázat).

### Tiroxin és trijód-tironin

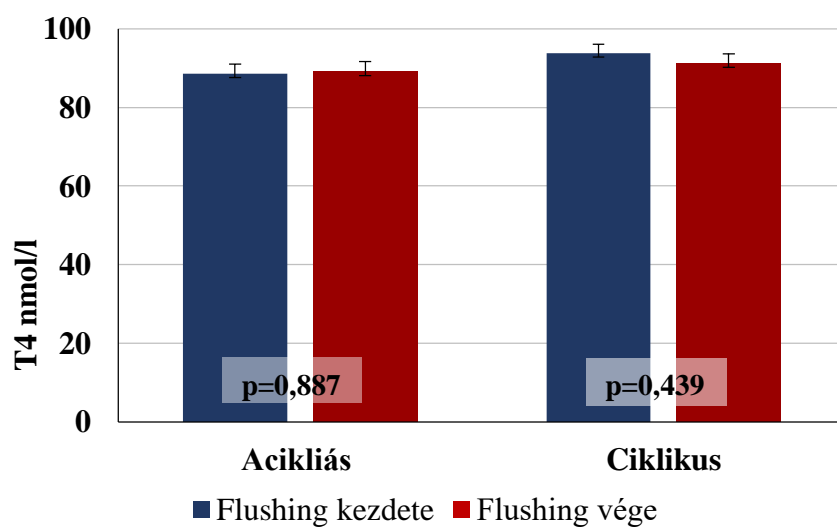
Vizsgálataink során  $T_3$  (16. ábra) és  $T_4$  (17. ábra) tekintetében nem találtunk szignifikáns eltérést a gesztagen kezelés kezdetén ciklikus és aciklikus petefészek-működést mutató állatok között, ugyanakkor flushingot követően mindkét csoportban szignifikánsan csökkent a vér  $T_3$  koncentrációja (16. ábra). A pajzsmirigyhormonok koncentrációja szoros összefüggést mutat az energia és fehérje egyensúllyal (Todini, 2007),  $T_3$  szint esetén  $r = 0,73$  és  $0,71$ , (illetőleg;  $P < 0,001$ ), míg a  $T_4$  esetében a korreláció alacsonyabb értéket mutat (Blum és mtsai, 1980). Szakirodalmi adatok szerint a többlet energia-bevitel hatására emelkedik, a vér  $T_3$  szintje (Blum és mtsai, 1980).



16. ábra: A flushing kezdetén és végén mért  $T_3$  szintek



Eredményeink némileg ellentmond az irodalmi adatoknak, de a plazmában a PMH koncentrációját a takarmányozás mellett genetikai és környezeti faktorok is befolyásolják (Todini, 2007). Rövid nappalok hatására fokozódik a tobozmirigy melatonin termelése, ami csökkenti a Dio2 expresszóját (Yasuo és mtsai, 2006), ennek eredményeként nem megy végbe a  $T_4 \rightarrow T_3$  átalakulás, így a tenyészszezonban rövidnappalos állatoknál csökken a plazma  $T_3$  szintje (Dardente és mtsai, 2014, 2016).



**17. ábra:** A flushing kezdetén és végén mért  $T_4$  szintek

#### 5.4. A három kísérlet (I-III.) összefoglaló értékelése

A juh a szezonálisan ivarzó, poliösztroszos, spontán ovuláló fajok közé tartozik, ami azt jelenti, hogy az ovuláció nem a kopuláció eredményeként következik be, hanem tenyészszezonhoz kötődve, fotoperiódusos stimulus hatására és neurohormonális szabályozás mellett indul be a petefészekműködés és alakulnak ki az ivari ciklusok. A szaporodási folyamatokat nagyban befolyásolják a környezeti hatások. Az anyajuhok a rendelkezésre álló takarmány és ezzel összefüggésben a tápláltságuknak megfelelően képesek befolyásolni az egy ivari cikluson belül ovuláló petesejtek számát (Coop, 1966). Ennek tükrében a tenyészszezon kezdetén alkalmazott takarmány-kiegészítés (flushing) hatással van az szaporodási teljesítményre. A csillagfürt flushingként való alkalmazása és ez által az anyajuhok szaporodási paramétereinek a javítása főként Ausztrália és Új-Zéland juhászataiban elterjedt. A csillagfürtre, mint takarmánynövényre jellemző, hogy jelentős energia tartalma mellett nagy arányban tartalmaz fehérjét is, de konkrét hatását a hypothalamo-hypophyseogonadalis tengelyre még kevesen tanulmányozták. Davis és mtsai (1981) leírják, hogy a takarmány fehérje és energia komponensei külön mechanizmusokon keresztül hatnak az ovulációs rátára.

Az I. kísérletben különböző módon előkészített csillagfürtformák (nyers, hántolt, pelyhesített) beltartalmi paramétereit és a fehérje bendőbeli lebonthatóságát vizsgáltuk. A minták beltartalmi értékeiben, úgy, mint a nyersfehérje, nyerszsír, nyersrost, nyershamu lényeges különbség nem volt. A csillagfürtformák aminosav profilját összehasonlítva a hagyományosan flushingként alkalmazott rozséval, egységnyi takarmányadagra vetítve a csillagfürt 3-4-szeres mennyiségben tartalmaz olyan aminosavakat (fenilalanin, triptofán, tirozin), melyek prekursorai az FSH szintézisre ható neurotranszmittereknek (Fernstrom, és Fernstrom, 2007), vagy melyek pozitívan befolyásolják az ovulációs rátát (leucin, izoleucin, valin – Downing és mtsai, 1995 a.).

Abban az esetben, ha a mikrobafehérje az egyetlen fehérjeforrás a vékonybélben, az állatok termelése limitált. A takarmány-kiegészítés pozitív hatása fokozható, ha a takarmányok előkészítése során növeljük a postruminalisan emészthető fehérje mennyiségét. Ezzel ellentétben, ha túl sok bypass-fehérjét etetünk, szükségessé válhat NPN kiegészítés, hogy fenntartsuk a bendőbeli mikrobás fehérjeszintézishez szükséges ammónia szintet (Owens és Bergen, 1983). Juhokkal végzett kísérletekben a csillagfürt a búzához képest szignifikánsan növelte a bendőfolyadék ammónia nitrogén és az elágazó láncú zsírsavak koncentrációját,

ugyanakkor nem volt különbség a pH-ban és az illózsírsavak koncentrációjában (Hodge és mtsai, 1984).

Meghatároztuk a különböző módon előkészített csillagfürtök zsírsav profilját is. A három domináns zsírsav az olajsav, a linolsav és a linolénsav volt. A hántolt formában az olajsav nagyobb arányban fordult elő. A telítetlen zsírsavaknak (linolsav, linolénsav, EPA, DHA)  $PGF_{2\alpha}$  gátló hatásuk van (Mattos és mtsai, 2000), ami termékenyülés esetén segíti a vemhességi sárgatest és ez által a vemhesség fennmaradását, ezért szaporodásbiológiai szempontból az alacsonyabb olajsav:linolsav, linolénsav arány az előnyösebb.

A nyers, hántolt és pelyhesített csillagfürt fehérjéjének bendőbeli lebomlását vizsgálva megállapítottuk, hogy a pelyhes forma fehérjéjének 40%-a bypass fehérjeként érvényesül, ez jobb aminosav ellátást biztosít az állat számára és potenciálisan nagyobb arányban szívódnak fel a szaporodásbiológiai szempontból értékes aminosavak.

A eredmények alapján a linolsavban gazdagabb, valamint a magasabb bypass fehérjét tartalmazó nyers és pelyhes formát választottuk ki a további vizsgálatokhoz.

A II. kísérletben német húsmerinó állományban a flushingként alkalmazott pelyhes csillagfürt jobb szaporodási teljesítményt eredményezett, mint a nyers változat vagy a klasszikusan erre a célra alkalmazott rozs, ezért a III. kísérletben a pelyhes csillagfürtöt illesztettük bele egy intenzíven tejelő awassi állomány flushingjába és vizsgáltuk az ivarzás indukálás/szinkronizálására és szaporodásbiológiai szempontból lényeges hormonokra gyakorolt hatását, melyek közvetett vagy közvetlen módon befolyásolják a reprodukciós teljesítményt.

A sorozatban gyűjtött tejminták progeszteron tartalma alapján meghatároztuk az állatok progeszteron profilját és attól függően, hogy a gesztagén kezelés kezdetén ciklikus vagy aciklikus petefészek-működést mutattak két csoportba soroltuk őket. Az acikliás anyák fiatalabbak voltak, kondíciójuk szignifikánsan különbözött a ciklikus petefészek-működésű anyákétól, de testsúlyban ez különbség nem jelent meg.

Hormonok esetében alacsonyabb IGF-1, inzulin szinteket mértünk az acikliás anyáknál, mely különbségek a flushing hatására kiegyenlítődték.

Megvizsgálva a karbamid szinteket, enyhe emelkedés volt tapasztalható a flushing végére mind az acikliás, mind a ciklikus petefészek-működést mutató csoportban, de statisztikailag igazolható különbség nem volt.

A tápláltságot tükröző leptin szintek korrelációban állnak a kondícióval (Towhidi, 2007), ezzel magyarázható, hogy az acikliás anyáknál a leptin szintek is alacsonyabbak voltak ( $p < 0,001$ ).

Pajzsmirigy hormonok esetében a T<sub>4</sub> szintekben nem volt különbség, de a T<sub>3</sub> szintek szignifikáns csökkenést mutattak a flushing végére, ami magyarázható a nappalok rövidülése következtében termelődő magasabb melatonin szintekkel, ami gátlólag lép fel a T<sub>4</sub> aktív T<sub>3</sub>-má történő alakulása során.

Összességében elmondható, hogy a pelyhesített csillagfürt flushingként való alkalmazása hatékonyabban befolyásolja az anyajuhok reprodukciós teljesítményét, mint a gabona alapú flushingok; extenzív és intenzív tartástechnológiák esetén jó alkalmazható a szaporodási mutatók javítására.

## 6. Új tudományos eredmények

1. Juhok esetében a pelyhesített csillagfürt fehérjéjének bendőbeli lebonthatósága kisebb, mint a nyers, vagy hántolt csillagfürté. A pelyhesítés során alkalmazott hőkezelés hatására megnövekszik a csillagfürt fehérje bypass hányada így nagyobb arányban tudnak felszívódni a bélesőből azon aminosavak (fenilalanin, triptofán, tirozin), melyek potenciálisan perkurzori az FSH szintézisre ható neurotranszmittereknek (a dopamin, szerotonin, epinefrin, norepinefrin), ezért szaporodásbiológiai szempontból az így előkészített forma kedvezőbb.
2. Német húsmerinó állományban a termékenyítés előtt alkalmazott és 15 napig tartó pelyhesített csillagfürt etetése szignifikánsan megnövelte a bárányszaporulatot a flushingban nem részesülő kontroll csoporthoz viszonyítva, ezért szaporodásbiológiai szempontból a pelyhesített forma flushingként való alkalmazása hatékonyabb, mint a nyers csillagfürté vagy a rozse.
3. A pelyhesített csillagfürt flushingként történő etetésével fokozható az intenzíven tejelő anyajuhok fehérjefelvétele, anélkül, hogy megnövekedne a vér karbamid szintje.
4. Awassi állományban, tenyészszезon elején, az acikliás és a ciklikus petefészek-működésű állatok IGF-1 és inzulin koncentrációjában különbségek tapasztalhatók. A csillagfürtöt tartalmazó flushing eredményeképpen az acikliás és ciklikus anyák IGF-1 és inzulin koncentrációkban mutatkozó különbségek kiegyenlítődnek, az állatok metabolikus állapotát jelző vérparaméterek egységesebb képet mutatnak, ami hozzájárul az ivarzás indukálás/szinkronizálás eredményesebb alkalmazásához.
5. A gesztagén kezelés előtt még acikliás ill. a ciklus tüszőfázisában lévő anyajuhok egy része a gesztagén kezelés első napján még ovulálhat, ez azonban nem befolyásolja a fix AI eredményességét.
6. A gesztagén forrás megvonásakor az anyajuhok petefészkében esetleg fellelhető metabolikusan aktív sárgatest nincs hatással a termékenyítés sikerességére.

7. A gesztagén- megvonással egyidejűleg alkalmazott eCG nyomán az anyajuhok egy részében a domináns tüsző luteinizálódik, amely csökkenti a reális esélyét a fix idejű AI-ból származó vemhesülésnek.

## **New research results**

1. In case of sheep, the rumen degradability of flocculated lupine protein was found lower than that of the other two forms (husked or whole seed groats). As a result of the heat treatment applied during the flocculation, the bypass ration of lupine protein is increased. Therefore those amino acids (phenylalanine, tryptophan, tyrosine) which are potential precursors of neurotransmitters (dopamine, serotonin, epinephrine, norepinephrine) affecting FSH synthesis are able to absorb in a higher proportion in the small intestine.
2. In German Meat Merino flock fed on a diet supplemented with flocculated lupine as a flushing diet, significantly increased the multiple lambing rate compared to ewes fed on a diet without lupin. For this reason, the use of flocculated form of lupine as flushing is more effective than whole lupine seed or rye which is traditionally used in Hungary.
3. Flushing with flocculated lupine can increase the protein supply of intensive dairy ewes without increasing plasma urea level.
4. At the beginning of breeding season in Awassi herd, elevated insulin and IGF-1 levels were detected in animals which were cyclic before the use of supplemental flushing containing flocculated lupine compared to acyclic ones. However, these differences are equalized as a result of flushing containing flocculated sweet lupine.
5. Animals showing acyclic ovarian function before gestagen treatment or in the follicular phase of the reproductive cycle could ovulate on the first day of gestagen treatment. However, it did not influence the rate of the successful fixed time AI.
6. The presence of a metabolically active CL did not affect conception following insemination on the day of gestagen removal.

7. In a certain proportion of animals having dominant follicles may be luteinised due to the eCG treatment used at the time of gestagen removal. These results in high milk progesterone levels at the time of insemination and thus these ewes have no real chance of conceiving, after fix AI.



## 7. Összefoglalás

Az anyajuhok ivari működését befolyásoló tényezők közül a takarmányozás az egyik legmeghatározóbb környezeti tényező, ami mesterségesen is befolyásolható, a tartástechnológiának megfelelően. A modern állattartásban amellet, hogy a gazdaságosság az legfőbb szempont egyre inkább előtérbe kerülnek az egészséges állati termék előállítását célzó „zöld” megoldások.

A gazdaságosság növelése sok juhászatban a bárányszaporulat növekedését jelenti, főként olyan telepeken, ahol lehetőség van mesterséges báránynevelésre.

A szaporulati mutatók növelését célzó eljárások természetközeli módszere a csillagfürt flushingként való etetése, ami leginkább Ausztráliában elterjedt. A szaporodásbiológiai folyamatok szabályozásában kiemelkedő jelentőségű hypothalamo-hypophysis-gonad tengelyre gyakorolt, és ahhoz kapcsolódó részletes eredményekben az ide vonatkozó nemzetközi szakirodalom szegényesek, hazai irodalmi utalásokat ezzel kapcsolatban nem találtunk.

A csillagfürtnek anyajuhokkal történő etetése, energiában és fehérjében gazdag takarmánykiegészítést jelent, mely emelkedett glükóz (Kosior-Korzecka és Bobowiec, 2003), plazma inzulin (Muñoz-Gutiérrez és mtsai, 2002) és ovulációs ráta (Stewart and Oldham, 1986) szinteket eredményez.

Munkánk során, első lépésként, megvizsgáltuk a kísérletben alkalmazott csillagfürtformák beltartalmi értékeit, aminosav tartalmát a fehérjék bendőbeli lebonthatóságát (I. kísérlet) és összehasonlítottuk a hazánkban hagyományosan alkalmazott flushing-növény, a rozsa aminosav tartalmával. Megállapítottuk, hogy az alkalmazott rozshoz képest a csillagfürt egységnyi takarmányadagra vetítve, 3-4-szeres mennyiségben tartalmazza azon aminosavakat, melyek prekursorai az FSH szintézisre ható neurotranszmittereknek (dopamin, szerotonin - Fernstrom és Fernstrom, 2007), valamint pozitívan hatnak az ovulációs ráta növekedésére (leucin, izoleucin, valin - Downing és mtsai, 1995a). A csillagfürt szaporodásbiológiai mutatókra gyakorolt kedvező hatása a fehérje mellett a kedvező zsírsavösszetételének is köszönhető.

Vizsgálataink során meghatároztuk a csillagfürt zsírsavprofilját is. Megállapítottuk, hogy jelentős mennyiségben tartalmaz linolsavat (C18:2, n-6) és linolénsavat (C18:3, n-3). A linolsavban és linolénsavban gazdag takarmányok etetése hozzájárul a tüszők számának

növekedéséhez, a petesejt minőségének a javulásához, továbbá emelkedett P<sub>4</sub> koncentrációt eredményez a vérben (Burke, 1996) és gátolja a PGF<sub>2</sub>α termelődését, ezáltal a vemhesség korai szakaszában fokozódhat az embriók túlélési esélye (Mattos és mtsai, 2000, Jahanian és mtsai, 2013).

A fentiek alapján következő lépésként a pelyhes csillagfürt és a nyers csillagfürt szaporodásbiológiai mutatókra gyakorolt hatását vizsgáltuk egy extenzíven tartott merinó állományban (II. kísérlet). Kísérletünk során igazoltuk, hogy a csillagfürt pelyhesített formája szignifikáns növekedést eredményez az ikerellések számában a kontroll csoporthoz képest, ami azzal magyarázható, hogy pelyhesítés, ami egyben egy hőkezelést is jelent növeli a takarmánynövény fehérjetartalmának bypass hányadát, ezáltal nő az ovulációs ráta (OR) növekedését elősegítő aminosavak felszívódásának esélye.

A III. kísérletünk során a továbbiakban gyakorlati körülmények között, intenzíven tejelő awassi állományban vizsgáltuk azt, hogy a pelyhesített csillagfürtöt tartalmazó takarmánykiegészítésnek van-e befolyásoló hatása az ivarzás indukálás/szinkronizálás eredményességére.

A flushing kezdetén szignifikáns eltérés volt tapasztalható a plazma IGF-1 és inzulin szintekben az ekkor még acikliás és ciklikus petefészek-működést mutató anyák között. A csillagfürtös takarmánykiegészítés eredményeképpen ez a különbség kiegyenlítődt. Az állatok metabolikusan egységesebb képet mutattak, ami nagyban hozzájárult az ivarzás indukálás/szinkronizálás eredményességéhez, melynek következményeként az vizsgált anyajuhok közel fele (49%) ikerbárányokat ellett.

A gesztagén kezelés első napján bekövetkező ovuláció, valamint az kezelés megvonásakor jelen lévő metabolikusan aktív sárgatest nem volt befolyásoló hatással a mesterséges termékenyítés eredményességére, viszont az ekkor alkalmazott eCG hatására a domináns tüszők egy része luteinizálódott, ami magas P<sub>4</sub> szinteket eredményezett, és minimálisra csökkent a mesterséges termékenyítésből létrejövő vemhesség esélye.

Kísérleteink eredményeiből arra a következtetésre jutottunk, hogy a csillagfürt, annak pelyhesített formája jól alkalmazható, akár extenzív, akár intenzív juhászatokban a szaporodásbiológiai eredmények javítására. A pelyhesített csillagfürttel történő flushingolás a juhászatokban végzett asszisztált reprodukció eredményességét is javítja.

## 8. Köszönetnyilvánítás

Munkám zárásaként hálával tartozom témavezetőimnek Dr. Husvéth Ferenc, professzor úrnak, aki kinyitotta nekem a kaput az állatélettan világa felé és egyetemi éveimtől kezdve terelgeti utamat ezen az ösvényen, valamint Dr. Huszenicza Gyula professzor úrnak, akinek tudományos elhivatottsága és munkabírása egész munkámra kihatott és példa marad.

Köszönöm Dr. Faigl Verának és Dr. Keresztes Mónikának, hogy együtt dolgozhattunk és sokat tanulhattam tőlük.

Köszönöm a SzIE Állatorvos-tudományi Kar Endokrin laboratóriumának a vezetőjének, Dr. Kulcsár Margitnak és Vona Nagy Alice laboránsnak, hogy türelmükkel és szakmai tudásukkal irányították az ott folyó munkáimat.

Köszönöm az PE Georgikon Kar Állattudományi Tanszékéhez tartozó takarmányanalitikai laboratórium munkatársainak, Varga Juditnak, Cseh Lajosné Erikának és Ertsey Csabának az üzemi mintavételben és annak feldolgozása során nyújtott segítségét.

Köszönöm a kollégáknak Dr. Pál Lászlónak, Dr. Wágner Lászlónak, Dr. Dublec Károlynak, valamint a tanszéki csoportunk minden munkatársának, hogy mellém álltak és bíztattak munkám során.

Végezetül hálával tartozom a szüleimnek, akik erejükön felül támogattak mindenben, továbbá férjemnek, Ferenczi Gábornak és gyermekeimnek, hogy türelemmel segítettek és megértőek voltak, ha szükség volt rá.

Keszthely, 2018. január 31.

Márton Aliz

Pannon Egyetem, Georgikon Kar

Állattudományi Tanszék

## 9. Irodalomjegyzék

1. Abecia J.A., Forcarda F., Zúñiga O., Valares J.A. (2002): The effect of progestagen treatment on sheep reproductive performance at different phases of the oestrus cycle. *Animal Research* 51, 149-155.
2. Abu Zanat M.M., Mekdadi H.A., Tabbaa M.J. (2005): Production systems of small ruminants in middle badia of Jordan. *Dirasat* 32, 205-213.
3. Adam C.L., Findlaya P.A., Hotston Mooreb A. (1998): Effects of insulin-like growth factor-1 on luteinizing hormone secretion in sheep. *Animal Reproduction Science* 50, 45-56.
4. Ahima R.S. és Flier J.S. (2000): Adipose tissue and the endocrine organ. *Trend sin Endocrinology and Metabolism* 11, 327-332.
5. Anderson G.M., Connors J.M., Hardy S.L., Valent M., Goodman R.L. (2002): Thyroid hormones mediate steroid-independent seasonal changes in luteinizing hormone pulsatility in the ewe. *Biol. Reprod.* 66(3):701-6.
6. Arendt J. (1998): Melatonin and the pineal gland: influence on mammalian seasonal and circadian physiology. *Reviews of Reproduction* 3, 13-22.
7. Armstrong D.G., McEvoy T.G., Baxter G., Robinson J.J., Hogg C.O., Woad K.J., Webb R. (2001): Effect of dietary energy and protein on bovine follicular dynamics and embryo production in vitro: associations with the ovarian insulin-like growth factor system *Biology of Reproduction* 64, 1624–1632.
8. Backholer K., Smith J.T., Clark I.J. (2010): Kisspeptin cells in the ewe brain respond to leptin and communicate with neuropeptide Y and proopiomelanocortin cells. *Endocrinology* 151, 2233-2243.

9. Baird, D.T. (1983). Factors regulating the growth of the pre-ovulatory follicle in sheep and human. *J. Reprod. Fertil* 69, 343-352.
10. Baird D.T. és Scaramuzzi R.J.(1976): The source of ovarian estradiol and androstenedione in the sheep during the luteal phase. *Acta Endocrinologica (Copenhagen)* 83, 403-409.
11. Balthasar N., Coppari R., McMinn J., Liu S.M., Lee C.E., Tang V., Kenny C.D., McGovern R.A., Chua Jr S.C., Elmquist J.K., Lowell B.B. (2004): Leptin receptor signaling in POMC neurons is required normal body weight homeostasis. *Neuron* 42, 983-991.
12. Baskin D.G., Porte D.Jr, Guest K., Dorsa D.M. (1983): Regional concentrations of insulin in the rat brain. *Endocrinology*. 112, 898–903.
13. Beam S. W., Butler W. R. (1997): Energy balance and ovarian follicle development prior to the first ovulation postpartum in dairy cows receiving three levels of dietary fat. *Biology of Reproduction* 56, 133-142.
14. Beam, S.W., Butler W.R. (1998): Energy balance, metabolic hormones, and early postpartum follicular development in dairy cows feed pilled lipid. *Journal of Dairy Science* 81, 121-131.
15. Bianco A.C., Larsen P.R. (2005): Cellular and structural biology of the deiodinases. *Thyroid*. 15, 777–86.
16. Baird D.T. és Scaramuzzi R.J. (1976): Change in the secretion of ovarian steroids and pituitary luteinizing hormone in the periovulatory period in ewe: The effect of progesterone. *J Endocr* 70, 237-245.
17. Bindon B.M. (1984): Reproductive Biology of the Booroola Merino Sheep. *Australian Journal of Biological Sciences* 37, 163-190.

18. Bittman E.L. és Weaver D.R. (1990): The distribution of melatonin binding sites in neuroendocrine tissues of ewe. *Biol. Reprod.* 43, 986-993.
19. Blache D., Adam C.L., Martin G.B. (2002): The mature male sheep: a model to study the effects of nutrition on the reproductive axis. In *Large mammals as neuroendocrine models* (ed. DC Skinner, NP Evans and C Doberska) *Reproduction Supplement* 59, 219–233.
20. Blache D., Zhang S., Martin G.B. (2003): Fertility in males: modulators of the acute effects of nutrition on the reproductive axis of male sheep. In *Reproduction in domestic ruminants V* (ed. BK Campbell, R Webb, H Dobson and C Doberska), 387–402.
21. Blum J.W., Gingsins M., Vitins P., Bickel H. (1980): Thyroid hormone levels related to energy and nitrogen balance during weight loss and regain in adult sheep. *Acta Endocrinologica* 93, 440–447.
22. Bokori J., Gundel J., Herold I., Kakuk T., Kovács G., Mézes M., Schmidt J., Szigeti G., Vincze L. (2003): *A takarmányozás alapjai*. Szerkesztette: Schmidt János Mezőgazda Kiadó ISBN 978-963-286-339-9.
23. Bokori József (2000): A leptin szerepe az élettani folyamatok szabályozásában és a takarmányozásban. *Irodalmi áttekintés. Magyar Állatorvosok Lapja* 122, 436-441.
24. Bonev G. (2012): Effect of melatonin treatment on fertility, fecundity, litter size and sex ratio in ewe. *Agricultural Science and Technology*, Vol 4, No 2 113-116.
25. Brüning J.C., Gautam D., Burks D.J., Gillette J., Schubert M., Orban P.C., Klein R., Krone W., Müller-Wieland D., Kahn C.R. (2000): Role of brain insulin receptor in control of body weight and reproduction. *Science* 289, 2122-2125.

26. Burke J.M., Carroll D.J., Rowe K.E., Thatcher W.W., Stormshak F. (1996): Intravascular infusion of lipid into ewes stimulates production of progesterone and prostaglandin. *Biol. Reprod.*, 55, 169-175.
27. Butler W.R. (1998): Symposium: optimizing protein nutrition for reproduction and lactation. Review: Effect of protein nutrition on ovarian and uterine physiology in dairy cattle. *Journal of Dairy Science* 81, 2533-2539.
28. Butler W.R., Calaman J.J., Beam S.W. (1996): Plasma and milk urea nitrogen in relation to pregnancy rate in lactating dairy cattle. *Journal of Animal Science* 74, 858-865.
29. Caldeira R.M., Belo A.T., Santos C.C., Vazques M.I., Portugal A.V. (2007): The effect of body condition score and blood metabolites and hormone profile of ewes. *Small Rumin. Res.* 68, 233-241.
30. Campbell, B.K., Dobson H., Baird D.T., Scaramuzzi R.J. (1999): Examination of the relative role of FSH and LH in the mechanism of ovulatory follicle selection in sheep. *Journal of Reproduction and Fertility* 117, 355-367.
31. Campbell, R.E., French-Mullen, J.M., Cowley, M.A., Smith, M.S. & Grove, K.L. (2001) Hypothalamic circuitry of neuropeptide Y regulation of neuroendocrine function and food intake via the Y5 receptor subtype. *Neuroendocrinology*, 74, 106-119.
32. Carcangiu V., Vacca G.M., Parmeggiani A., Mura M.C., Bini P.P. (2005): Blood melatonin levels relating to the reproductive activity of Sarda does. *Small Ruminant Research*, 59, 7-13.
33. Casanueva F.F., Dieguez C. (1999): Neuroendocrine regulation and action of leptin. *Frontiers in Neuroendocrinology* 20, 317-363.
34. Castellano J.M., Navarro V.M., Fernández-Fernández R., Nogueiras R., Tovar S., Roa J., Vazquez M.J., Vigo E., Casanueva F.F., Aguilar E. (2005): Changes

in hypothalamic KiSS-1 system and restoration of pubertal activation of the reproductive axis by kisspeptin in undernutrition. *Endocrinology* 146, 3917–3925.

35. Castellano J.M., Bentsen A.H., Mikkelsen J.D., Tena-Sempere M. (2010): Kisspeptins: bridging energy homeostasis and reproduction. *Brain Research* 1364, 129-138.
36. Cernea M., Phillips R., Padmanabhan V., Coolen L.M., Lehman M.N. (2012): Prenatal testosterone decreases co-expression of insulin receptors in KNDy neurons in adult ewes. Society for Neuroscience Annual Meeting
37. Chaikun T., Sotthibandhu P., Suadsong S. (2013): The role of Kisspeptin signaling in reproduction of ruminants. *Thai J Vet Med.* 43, 7-14.
38. Chemineau P., Malpaux P., Delegadillo J.A., Gue'rin Y., Ravault J. P., Thimonier J., Pelletier J., (1992): Control of sheep and goat reproduction: use of light and melatonin. *Animal Reproduction Science*, 30, 157-184.
39. Christian C.A., Mobley J.L., Moenter, S.M. (2005): Diurnal and estradiol-dependent changes in gonadotropin-releasing hormone neuron firing activity. *Proc Natl Acad Sci U S A*, 102, 15682- 15687.
40. Christian C.A., Pielecka-Fortuna J., Moenter S.M. (2009): Estradiol suppresses glutamatergic transmission to gonadotropin-releasing hormone neurons in a model of negative feedback in mice. *Biol Reprod*, 80, 1128-1135.
41. Clark R.T. (1934): Studies of reproduction in sheep. I. The ovulation rate of the ewe as effect of the plane of nutrition. *Anatomical Record* 60, 125-134.
42. Clarke I.J., · Smith J.T. · Henry B.A., Oldfield B.J. · Stefanidis A. · Millar R.P., · Sari I.P., · Chng K., · Fabre-Nys C., · Caraty A., · Ang B.T., · Chan L., · Fraley G.S. (2012): Gonadotropin-Inhibitory Hormone is a hypothalamic peptide that



provides a molecular switch between reproduction and feeding. *Neuroendocrinology* 95, 305–316.

43. Colledge, W.H. (2008): Kisspeptins and GnRH neuronal signaling. *Trends in Endocrinology and Metabolism*. 20, 115-121.
44. Coop I.E. (1966): Effect of flushing on reproductive performance of ewe. *Journal of Agricultural Science* 67, 305-323.
45. Coppola A., Liu z., Andrews1 Z. B., Paradis E., Roy M., Friedman J. M., Ricquier D., Richard D., Horvath T.L., Gao1 X. (2006): A Central Thermogenic-like Mechanism in Feeding Regulation: An Interplay between Arcuate Nucleus T<sub>3</sub> and UCP2. *Cell Metabolism* 5, 21-33.
46. Cruickshank, G.J., Smith J.F., Konlechner J., Parr J. (1990): Studies into the mechanisms by which nutrition influences ovulation rate: use of the ovariectomized ewe model. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production* 50, 141-144.
47. Czeisler C.A. és Klerman E.B. (1999): Circadian and sleep dependent regulation of hormone release in humans. *Recent Progress in Hormone Research* 54, 97-132.
48. Dardente H., Hazlerigg D.G., Ebling F.J.P. (2014): Thyroid Hormone and Seasonal Rhythmicity. *Frontiers in Endocrinology*. 5, 19.
49. Dardente H., Lomet D., Robert V., Decourt C., Beltramo M., Pellicer-Rubio M.T. (2016): Seasonal breeding in mammals: From basic science to applications and back. *Theriogenology* 86, 324-332.
50. Davis I. F., Brien F. D., Findlay J. K. & Cumming I. A. (1981). Interactions between dietary protein, ovulation rate and follicle stimulating hormone level in the ewe. *Animal Reproduction Science* 4, 19–28.

51. De Fazio R.A., Heger S., Ojeda S.R., Moenter, S.M. (2002): Activation of A-type gammaaminobutyric acid receptors excites gonadotropin-releasing hormone neurons. *Mol Endocrinol*, 16, 2872-2891.
52. Delavoud C., Bocquier F., Chilliard Y., Keisler D.H., Gertler A., Kann G. (2000): Plasma leptin determination in ruminants: effect of nutritional status and body fatness on plasma leptin concentration assessed by a specific RIA in sheep. *J Endocrinol*. 165, 519-26.
53. Downing J.A., Scaramuzzi R.J. (1991): Nutrition effects on ovulation rate, ovarian function and the secretion of gonadotrophic and metabolic hormones in sheep. *J. Reprod. Fertil.* 43, 209-227.
54. Downing J.A., Joss J., Connell P., Scaramuzzi R.J. (1995a): Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophic and metabolic hormones in ewes fed lupine grain. *Journal of Reproduction and Fertility* 103, 137-145.
55. Downing J.A., Joss J., Scaramuzzi R.J. (1995b): Ovulation rate and the concentrations of gonadotrophins and metabolic hormones in ewes infused with glucose during the late luteal phase of the oestrous cycle. *Journal of Endocrinology* 146, 403-410.
56. Downing J.A., Joss J., Scaramuzzi R.J. (1995c): A mixture of the branched chain amino acids leucine, isoleucine and valine increases ovulation rate in ewes when infused during the late luteal phase of the oestrous cycle: An effect that may be mediated by insulin. *Journal of Endocrinology* 145, 315-323.
57. Dungan H.M., Gottsch M.L., Zeng H., Gragerov A., Bergmann J.E., Vassilatis D.K., Clifton D.K., Steiner R.A. (2007): The role of kisspeptin-GPR54 signaling in the tonic regulation and surge release of gonadotropin-releasing hormone/luteinizing hormone. *J. Neurosci.* 27, 12088–12095.

58. Elrod C. C., Butler W. R. (1993): Reduction of fertility and alteration of uterine pH in heifers fed excess ruminally degradable protein. *Journal of Animal Science* 71, 694–701.
59. Epstein H., (1985): The Awassi sheep with special reference to the improved dairy type. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome. FAO Animal Production and Health Paper 57.
60. Erickson J.C., Hollopeter G., Palmiter R.D. (1996): Attenuation of the obesity syndrome of ob/ob mice by the loss of neuropeptide Y. *Science* 274, 1704-1707.
61. Evans A.C.O., Duffy P., Hynes N., Boland M.P. (2000): Waves of follicle development during the estrous cycle in sheep. *Theriogenology*, 53, 699–715.
62. Evans A.C.O. (2003): Characteristics of Ovarian Follicle Development in Domestic Animals. *Reproduction in Domestic Animals* 38, 240-246.
63. Faigl V. (2012): Awassi juhok ivari működésének szezonálisága. PhD értekezés. Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Doktori Iskola, Budapest.
64. Faigl V., Keresztes M., Márton A., Schneider Z., Korvin L., Nagy S., Novotniné Dankó G., Árnysai M., Kulcsár M., Jávor A., Cseh S., Huszenicza Gy. (2007): Melatonin-, ill. fénykiegészítés alapú ciklusindukciós technikák kiskérődzőkben. Élettani vonatkozások és gyakorlati alkalmazás. Irodalmi áttekintés. *Magyar Állatorvosok Lapja* 4, 219.
65. Faigl V., Márton A., Keresztes M., Novotniné Dankó G., Csatári G., Antal J., Nagy S., Árnysai M., Kulcsár M., Cseh S., Huszenicza Gy. (2005): Az anyajuhok szaporodási teljesítményének növelésével összefüggő egyes újabb élettani kérdések és ezek technológiai vonatkozásai. *Magyar Állatorvosok Lapja* 10, 586-593.
66. Fekete C.S., Strutton P.H., Cagampang F.R., Hrabovszky E., Kalló I., Shughrue P.J. Dobó E., Mihály E., Baranyi L., Okada H., Panula P., Merchenthaler I., Coen

- C.W., Liposits Z.S. (1999): Estrogen receptor immunoreactivity is present in the majority of central histaminergic neurons: evidence for a new neuroendocrine pathway associated with luteinizing hormone-releasing hormone-synthesizing neurons in rats and humans. *Endocrinology* 140, 4335- 4341.
67. Fernstrom J.D. és Fernstrom M.H. (2007): Tyrosine, Phenylalanine, and Catecholamine Synthesis and Function in the Brain<sup>1-3</sup> *The Journal of Nutrition* 1539-1547.
68. Findlay J.K., Drummond A.E., Britt K.L., Dyson M., Wreford N.G., Robertson D.M., Groome N.P., Jones M.E., Simpson E.R. (2000): The role of activins, inhibins and estrogen in early committed follicles. *Molecular and Cellular Endocrinology* 163, 81-87.
69. Fonseca J.F., Bruschi J.H., Zambrini F.N., Demczuk E., Viana J.H.M., Palhão M.P. (2005): Induction of synchronized estrus in dairy goats with different gonadotrophins. *Anim. Reprod.*, 2, 50-53.
70. Gamba M., Pralong F.P. (2006): Control of GnRH neuronal activity by metabolic factors: The role of leptin and insulin. *Molecular and Cellular Endocrinology* 254-255, 133-139.
71. Gauer F., Massson-Pevet M., Saboureau M., Georger D., Pevet P. (1993): Differential seasonal regulation of melatonin receptor density in pars tuberalis and the suprachiasmatic nuclei: a study with the hedgehog. *Neuroendocrinol.*, 5, 685-690.
72. Gong J. G., Lee W. J., Garnsworthy P.C., Webb, R. (2002): Effect of dietary-induced increases in circulating insulin concentrations during the early postpartum period on reproductive function in dairy cows. *Reproduction* 123, 419-427.

73. Goodman R.L. és Inskeep E.I. (2006): Neuroendocrine Control of the Ovarian Cycle of the Sheep. In: Knobil and Neill's Physiology of Reproduction, Third Edition (Neill JD, ed) , Elsevier 2389-2447.
74. Goodman R.L., Lehman M.N., Smith J.T., Coolen M.L., de Oliveira C.V.R., Jafarzadehshirazi M.R., Pereira A., Iqbal J., Caraty A., Ciofi P., Clarke I.J. (2007): Kisspeptin neurons in the arcuate nucleus of the ewe express both dynorphin A and neurokinin B., *Endocrinology* 148, 5752-5760.
75. Goodman R.L. és Lehman M.N (2012): Kisspeptin neurons from mice to men: similarities and differences. *Endocrinology*, 153, 5015-5018.
76. Hackett, A.J., Wolynetz M. S. (1985): Reproductive performance of Finnish Landrace and Suffolk sheep maintained indoors year-round *J. Anim. Sci.*, 60, 334-341.
77. Hafez E. S. E. (1952): Studies on the breeding season and reproduction of the ewe. 1. The breeding season in different environments *J. Agric. Sci.*, 42, 189–199.
78. Halpern M., Martinez-Marcos A. (2003): Structure and function of the vomeronasal system: an update. *Prog Neurobiol.* 70, 245–318.
79. Han S.K., Gottsch M.L., Lee K.J., Popa S.M., Smith , J.T., Jakawich S.K., Clifton D.K., Steiner R.A., Herbison A.E. (2005): Activation of gonadotropin-releasing hormone neurons by kisspeptin as a neuroendocrine switch for the onset of puberty. *J. Neurosci* 25, 11349-11356.
80. Haraszti J. (1993): A juhok nemi működése és szaporodási zavarai (könyv fejezet) dr. Haraszti – dr. Zöldág: A háziállatok szülészete és szaporodásbiológiája. Mezőgazda Kiadó, Budapest ISBN 9638160829 440-451.

81. Harris A.R., Fang S.L., Vagenakis A.G., Braverman L.E. (1978):\_Effect of starvation, nutriment replacement, and hypothyroidism on in vitro hepatic T<sub>4</sub> to T<sub>3</sub> conversion in the rat. *Metabolism*. 27, 1680-1690.
82. Hastings M.H. és Herzog E.D. (2004): Clock genes, oscillators and cellular networks in the suprachiasmatic nuclei. *Journal of Biological Rhythms* 19, 400-413.
83. Hastings M.H., O'Neil J.S., Maywood E. S. (2007): Circadian clocks: regulators of endocrine and metabolic rhythms. *Journal of Endocrinol.* 195, 187-198.
84. Henson J.R., Carter S.N., Freeman D.A. (2013): Exogenous T<sub>3</sub> elicits long day-like alterations in testis size and the RFamides Kisspeptin and gonadotropin-inhibitory hormone in short-day Siberian hamsters. *J. Biol. Rhythms* 28, 193-200.
85. Herbison A.E. (1998): Multimodal influence of estrogen upon gonadotropin-releasing hormone neurons. *Endoc. Rev.* 19, 302-330.
86. Herbison A.E. and Theodosis D.T. (1992):Localization of oestrogen receptors in preoptic neurons containing neurotensin but not tyrosine hydroxylase, cholecystokinin or luteinizing hormone-releasing hormone in the male and female rat. *Neuroscience* 50, 283-298.
87. Hodge R.W., Watson M.J., Kat C. (1984): Fermentation of wheat or lupins in the rumen of sheep. *Can. J. Anim. Sci.*64, 29-30.
88. Houseknecht K.L., Portocarrero C.P. (1998 a): Leptin and its receptors: Regulation of whole-body energy homeostasis. *Domestic Animal Endocrinology* 15, 457-475.
89. Houseknecht K.L., Baile C.A., Matteri R.L., Spurlock M.E. (1998 b): The biology of leptin. A review. *J. Anim. Sci.* 76, 1405-1420.

90. Hsueh A.J., Adashi E.Y., Jones P.B., Welsh T.H. (1984): Hormonal regulation of the differentiation of cultured ovarian granulosa cells. *Endocrinology Review* 5, 76-127.
91. Huszenicza Gy., Jánosi Sz., Kulcsar M., Kóródi P., Dieleman S.J., Bartyik J., Ribiczei-Szabó P. (1998): Gram negative mastitis in early lactation may interfere with ovarian and certain endocrine functions and metabolism in dairy cows. *Reproduction in Domestic Animals* 33, 147-153.
92. Huszenicza Gy., Kulcsár M., Rudas P. (2002): Clinical endocrinology of thyroid gland function in ruminants. *Vet. Med. – Czech*, 47, 199-210.
93. Huszenicza Gy., Nagy P., Juhasz J., Korodi P., Kulcsar M., Reiczigel J., Guillaume D., Rudas P., Solti L. (2000): The relationship between thyroid function and expression of seasonal reproductive activity in mares. *Journal of Reproduction and Fertility*, 56, 163-172.
94. Iwata E., Wakabayashi Y., Kakuma Y., Kikusui T., Takeuchi Y., Mori, Y. (2000): Testosterone-dependent primer pheromone production in the sebaceous gland of male goat. *Biol. Reprod.* 62, 806–810.
95. Jahanian E., Asadollahpour Nanaei H., Moradi Kor N. (2013): The dietary fatty acids and their effects on reproductive performance of ruminants. *European Journal of Experimental Biology*, 2013, 3(6) 95-97.
96. Jahani-Moghadam M., Amnalou H, Nikkhah A. (2009): Metabolic and reproductive response to ruminal protein degradability in early lactation cows fed untreated or xylose-treated soybean meal-based diet. *J. Anim. Physiol. Anim. Nutr.* 93, 777-786.
97. Joo J.K., Joo B.S., Kim S.C., Choi R.J., Park S.H., Lee K.S. (2010): Role of leptin in improvement of oocyte quality by regulation of ovarian angiogenesis *Anim. Reprod. Sci.* 119, 329–334.

98. Kafi M., McGowan M.R. 1997. Factors associated with variation in the superovulatory response of cattle. *Anim. Reprod. Sci.* 48, 137-157.
99. Kaneko J.J. (1989): *Clinical biochemistry of domestic animals*. New York, USA: Academic Press; 885 pp.
100. Karlson P., Luscher M. (1959): Pheromones: a new term for a class of biologically active substance. *Nature* 183, 55-56.
101. Karsch F.J., Foster D.L. (1975): Sexual differentiation of the mechanism controlling the preovulatory discharge of luteinizing hormone in sheep. *Endocrinology* 97, 373-379.
102. Karsch F. J, Legan S.J., Ryan K.D., Foster D.L. (1980): Importance of estradiol and progesterone in regulation LH secretion and estrus behavior during the sheep estrus cycle. *Biology of Reproduction* 23, 404-413.
103. Karsch F.J., Dahl G.E., Evans N.P., Manning J.M., Mayfield K.P., Moenter S.M., Foster D.L. (1993): Seasonal changes in gonadotropin-releasing hormone secretion in the ewe: alteration in response to the negative feedback action of estradiol. *Biol. Reprod.* 49,1377-83.
104. Keller M., Baum M.J., Brock O., Brennan P.A., Bakker J. (2009): The main and the accessory olfactory systems interact in the control of mate recognition and sexual behavior. *Behavioural Brain Research* 200, 268–276.
105. Keindrich K. M. (2014): Pheromones the scent of male. *Current Biology* 24, 228- 230.
106. Kenyon P.R., Jenkinson C.M.C, Blair H.T., Breier B.H., Gluckman P.D. (2009): Late-pregnancy nutrition differentially affects the birth weight of lambs born to ewes from divergently selected plasma IGF-1 lines. *New Zeal.J. Agr. Res.* 52, 9-16.



107. Knight T.W., Oldham C.M., Lindsay D.R. (1975): Studies in ovine infertility in agricultural regions in Western Australia: the influence of supplement of lupine (*Lupinus angustifolius* cv. Uniwhite) at joining in the reproductive performance of ewes. *Australian Journal of Agricultural Research* 26, 567-575).
108. Knights M., Hoehn T., Marsh D., Lewis P., Pate Y., Dixon A., Inskip K., (2006): Reproductive management in the ewe flock by induction or synchronization of estrus.
109. Knobil E. (1980): The neuroendocrine control of menstrual cycle. *Recent Prog. Horm. Res.* 36, 53-88.
110. Kosior-Korzecka U., Bobowiec R. (2003): Changes in the level of endogenous leptin, FSH, 17 $\beta$ -oestradiol and metabolites during lupin-induced increase in ovulation rate in ewes *J. Vet. Med. A*, 50, 343-349.
111. Kotani M., Detheux M., Vandenbogaerde A., Communi D., Vanderwinden J.M., Le Poul E., Brezillon S., Tyldesley R., Suarez-Huerta N., Vandeput F., Blanpain C., Schiffmann S.N., Vassart G., Parmentier M. (2001): The metastasis suppressor gene KiSS-1 encodes kisspeptins, the natural ligands of the orphan G protein-coupled receptor GPR54. *J Biol Chem* 276, 34631-34636.
112. Kukovics Sándor (2014): Juhfajták – szerepük és hatásuk (könyvfejezet) 59-94. Jávor András (szerk.): Juhtenyésztés. Mezőgazda Kiadó, Budapest ISBN 978-963-286-558-4.
113. Kulcsar M., Danko G., Delavaud C., Mircu C., Nikolic A.J., Gaspardy A., Cernescu H., Chilliard Y., Cseh S., Rudas P., Huszenicza Gy. (2006): Endocrine characteristics of late pregnant hyperketonaemic ewes and their reproductive performance following the induction of avarian cyclicity out of the breeding season. *Acta Veterinaria Hungarica*, 54, 235-249.
114. Kulcsár M. (2007): A leptin klinikai endokrinológiája kérődzőkben. PhD értekezés. Szent István Egyetem Állatorvos-tudomány Doktori Iskola.

115. Laron Z. (2001): Insulin-like growth factor 1 (IGF-1): a growth hormone. *Mol Pathol.* 54, 311–316.
116. Lassala A., Hernández-Cerón J., Rodríguez-Maltos R., Gutierrez C.G. (2004): The influence of the corpus luteum on ovarian follicular dynamics during estrous synchronization in goats. *Animal Reproduction Science* 84, 369–375.
117. Lee J.H., Miele M.E., Hicks D.J., Phillips K.K., Trent J.M., Weissman B.E., Welch D.R. (1996): KiSS-1, a novel human malignant melanoma metastasis-suppressor gene. *Journal of the National Cancer Institute* 88, 1731–1737.
118. Lehman M.N., Silverman A.J. (1988): Ultrastructure of luteinizing hormone-releasing hormone (LHRH) neurons and their projections in the golden hamster. *Brain Res. Bull.* 20, 211-221.
119. Lehman M.N., Ebling F.J., Moenter S.M., Karsch F.J. (1993): Distribution of estrogen receptor-immunoreactive cells in the sheep brain. *Endocrinology.* 133, 876-886.
120. Letelier C., Gonzalez-Bulnes A., Hervé M., Correa J., Pulido R. (2008a): Enhancement of ovulatory follicle development in maiden sheep by short-term supplementation with steam-flaked corn. *Reproduction in Domestic Animals* 43, 222–227.
121. Letelier C., Mallo F., Encinas T., Ros J.M., Gonzalez-Bulnes A, (2008b): Glucogenic supply increases ovulation rate by modifying follicle recruitment and subsequent development of preovulatory follicles without effects on ghrelin secretion. *Reproduction* 136, 65–72.
122. Letelier C.A., Contreras-Solis I., Garcia-Fernandez R.A., Ariznavarreta C., Tresguerres J.A.F., Flores J.M., Gonzalez-Bulnes A. (2009): Ovarian follicular dynamics and plasma steroid concentrations are not significantly different in

ewes given intravaginal sponges containing either 20 or 40 mg of fluorogestone acetate. *Theriogenology* 71, 676–682.

123. Leyva V. Buckrell B.C., Walton J.S. (1998): Regulation of follicular activity and ovulation in ewes by exogenous progestogen. *Theriogenology* 50, 395-416.
124. Lightfoot R.J. és Marshall T. (1974): The effects of pasture type and lupin grain supplementation on ovulation rate of merino ewe 1. Rate of lupin grain supplementation. *Journal of Agriculture, Western Australia* 15, 29-31.
125. Lindsay D.R. és Martin G.B. (1994): Feeding and reproduction in sheep. Proc. 11<sup>th</sup> Congress SIPAOC, Perugia, Italy, 469-478.
126. Malpoux B., Daveau A., Maurice F., Locatelli A., Thiéry J-C. (1994): Evidence that melatonin binding sites in the pars tuberalis do not mediate the photoperiodic actions of melatonin on LH and prolactin secretion in ewes. *J. Reprod. Fertil.* 101, 625-632.
127. Malpoux B., Skinner D.C., Maurice F. (1995): The Ovine Pars Tuberalis does not Appear to be Targeted by Melatonin to Modulate Luteinizing Hormone Secretion, but may be Important for Prolactin Release. *Journal of Neuroendocrinology* 3, 199-206.
128. Malpoux B., Devau A., Maurice-Mandon F., Duarte G., Chemineau P. (1998): Evidence that melatonin acts in the premamillary hypothalamic area to control reproduction in the ewe: presence of binding sites and simulation of the luteinizing hormone secretion by in situ microimplant delivery. *Endocrinology* 139, 1508-1516.
129. Manniaux, D. and Pisselet, C. (1992): Control of proliferation and differentiation of ovine granulosa cells by insulin-like growth factor-I and follicle-stimulating hormone in vitro. *Biol. Reprod.* 46, 109–119.

130. Marie M., Findlay P.A., Thomas L., Adam C.L. (2001): Daily patterns of plasma leptin in sheep: effects of photoperiod and food intake. *Journal of Endocrinology* 170, 277–286.
131. Martin G. B., Oldham C. M., Cognié Y., Pearce D. L. (1986): The physiological responses of anovulatory ewes to the introduction of rams – a review. *Livest. Prod. Sci.* 15, 219–247.
132. Martin G.B., Milton J.T., Davidson R.H., Banchero Hunzicker G.E., Lindsay D.R., Blache D. (2004a): Natural methods for increasing reproductive efficiency in small ruminants. *Anim. Reprod. Sci.* 82-83. 231-245.
133. Martin G.B., Rodger J. Balche D. (2004b): Nutritional and environmental effects on reproduction in small ruminants. *Reprod. Fertil. Develoep.* 16. 491-501.
134. Márton A., Pál L., Bartos Á., Husvéth F. (2015): A fény szerepe a nőivarú állatok szaporodásában. *Állattenyésztés és takarmányozás* 64, 257-272.
135. Mattos R., Staples C.R., Thatcher W.W. (2000): Effects of dietary fatty acids on reproduction in ruminants *Rev. Reprod.* 5 (1):38-45.
136. Mazerbourg S., Bondy C.A., Zhou J., Monget P. (2003): The insulin-like factor system: a key determination role in the growth and selection of ovarian follicles? A comparative species study. *Reprod. Domest. Anim.*, 38, 247-258.
137. McEvoy T.G., Robinson J.J., Aitken R.P., Findlay P.A., Robertson I.S. (1997): Dietary excesses of urea influence the viability and metabolism of preimplantation sheep embryos and may affect fetal growth among survivors. *Animal Reproduction Science* 47, 71-90.
138. Meikle A., Kulcsar M., Chilliard Y., Febel H., Delavaud C., Cavestany D., Chilibroste D. (2004): Effects of parity and body condition at parturition on endocrine and reproductive parameters of the cow. *Reproduction* 127, 727-737.

139. Menassol J-B., Collet A., Chesneau D., Malpaux B., Scaramuzzi R.J. (2012): The interaction between photoperiod and nutrition and its effect on seasonal rhythms of reproduction in ewe. *Biology of Reproduction* 86 (2):52, 1-12.
140. Montgomery, G. W., Galloway, S. M., Davis, G. H., McNatty, K. P. (2001): Genes controlling ovulation rate in sheep. *Reproduction* 121, 843-852.
141. Muñoz-Gutiérrez M., Blache D., Martin G.B., R.J. Scaramuzzi R.J. (2002): Folliculogenesis and ovarian expression of mRNA encoding aromatase in anoestrous sheep after 5 days of glucose or glucosamine infusion or supplementary lupin feeding. *Reproduction*, 124, 721-731.
142. Murphy B.A., Blake C.M., Brown J.A., Martin A.-M., Forde N., Sweeney L.M., Evans A.C.O. (2015): Evidence of a molecular clock in the ovine ovary and the influence of photoperiod. *Theriogenology* 84, 208-216.
143. Nagy P., Solti L., Kulcsár M., Reiczigel J., Huszenicza Gy., Abaváry K., Wölfling A. (1998): Progesterone determination in equine plasma using different immunoassays. *Acta Vet Hung.* 46, 501-513.
144. Nayak S.K., Jegla T., Panda S. (2007): Role of a novel photopigment, melanopsin, in behavioral adaptation to light. *Cellular and Molecular Life Sciences* 64, 144–154.
145. Nishina H., Green L.R., McGarrigle H.H.G., Noakes D.E., Poston L., Hanson M.A. (2003): Effect of nutritional restriction in early pregnancy on isolated femoral artery function in mid-gestation fetal sheep *Journal of Physiology* 553 (2), 637–647.
146. Nottle M.B., Kleemann D.O., Grosser T.I., Seamark R.F. (1997): Evaluation of a nutritional strategy to increase ovulation rate in Merino ewes mated in late spring-early summer. *Animal Reproduction Science* 47, 255-261.

147. Nottle M. B., Hynd , P. I., Seamark R. F., Setchell B.P. (1988): Increases in ovulation rate in lupin-fed ewes are initiated by increases in protein digested post-ruminally. *J Reprod. Fertil.* 84, 563-566.
148. Novotni Dankó, G.(2004): Endocrinological examination in ewe reflecting on result of artificial insemination and process of pregnancy. PhD thesis. University of Debrecen Centre of Agricultural Sciences Faculty of Agronomy, Doctoral School of Animal Breeding
149. Ohtaki T., Shintani Y., Honda S., Matsumoto H., Hori A., Kanehashi K., Terao Y., Kumano S., Takatsu Y., Masuda Y., Ishibashi Y., Watanabe T., Asada M., Yamada T., Suenaga M., Kitada C., Usuki S., Kurokawa T., Onda H., Nishimura O., Fujino M. (2001): Metastasis suppressor gene KiSS-1 encodes peptide ligand of a G-protein-coupled receptor. *Nature* 411, 613-617.
150. Oláh A. (2008): Biológiai ritmusok hosszútávú követése kísérletes állatmodellben: cirkadian és extracirkadian ritmusok feltárása. Megváltozott külső környezet (fényviszonyok, elektromágnesesség, krónikus stressz) hatásai az endokrin rendszerek ritmusaira. Doktori értekezés. Pécsi Tudományegyetem, Egészségtudományi Kar.
151. Ørskov R.E., McDonald I. (1979): The estimation of protein degradability in the rumen from incubation measurement weighted according to rate of passage. *Journal of Agriculture Science* 92, 499-503.
152. Owens F.N. és Bergen W. G. (1983): Nitrogen Metabolism of Ruminant Animals: Historical Perspective, Current Understanding and Future Implications<sup>1,2</sup>. *J. Anim. Sci.* 57, 498-518.
153. Pécsi T. (2007): Házi emlősállatok mesterséges termékenyítése. Mezőgazda Kiadó, Budapest ISBN978-963-286-237-8.

154. Pitono A. D., Romijali E., Dally M., Gatenby R. M. (1993): The effect of pregnant mare serum gonadotropin injection on ovulation rate in ewes. *Jurnal- Penelitian- Peternakan- Sungei- Putih (JPPS), Indonesia* 1, 1-5.
155. Poretsky L., Cataldo N.A., Rosenwaks Z., Guidice L.C. (1999): The insulin-related ovarian regulatory system in health and disease. *Endocrinology Review* 20, 535-582.
156. Ptaszynska M. (2006): Ovine reproduction. In: Ptaszynska M.: *Compendium of animal reproduction*. 9th revised edition. Intervet International. 183-206.
157. Quennell J.H., Mulligan A.C., Tups A., Liu X., Phipps S.J., Kemp C. J., Herbison A.E., Grattan D.R., Anderson G.M. (2009): Leptin indirectly regulates gonadotropin-releasing hormone neuronal function. *Neuroendocrinology* 150, 2805-2812.
158. Radics László (szerk.) (2002): *Alternatív növények termesztése II. Szaktudás Kiadó Ház, Budapest* 105-125.
159. Radin M.J., Sharkey L.C., Holycross B.J. (2009): Adipokines: A review of biological and analytical principles and an update in the dogs, cats and horses. *Vet. Clin. Pathol.* 38/2, 136-156.
160. Radostits O.M., Gay C.C., Hinchcliff K.W., Constable P. (2007): *Veterinary medicine*. 10th ed. . Philadelphia, USA: Saunders; 1668–1671.
161. Rae M.T., Palassio S., Kyle C.E., Brooks A.N., Lea R.G., Miller D.W., Rhind S.M. (2002): Effect of maternal undernutrition during pregnancy on early ovarian development and subsequent follicular development in the sheep fetuses. *Reproduction* 122, 915-922.
162. Reppert S.M., Weaver D.R. (2002): Coordination of circadian timing in mammals. *Nature* 418, 935-941.

164. Revel F.G., Saboureau M., Pevet P., Simonneaux V., Mikkelsen J.D. (2008): RFamide-related peptide gene is a melatonin-driven photoperiodic gene. *Endocrinology* 149, 902–912.
165. Rhind S.M., McMillen S., McKelvey W.A., Rodriguez-Herrejon F.F., McNeilly A.S. (1989): Effect of the body condition of the ewe on the secretion of LH and FSH and the pituitary response to the gonadotrophin-releasing hormone. *Journal of Endocrinology* 120, 497-502.
166. Rhoads M.L., Gilbert R.O., Lucy M.C., Butler W.R. (2004): Effect of urea infusion on the uterine luminal environment of dairy cows. *Journal of Dairy Science* 8, 2896-2901.
167. Rhoads M.L., Rhoads R.P., Gilbert R.O., Toole R., Butler W.R. (2005): Detrimental effects of high plasma urea nitrogen levels on viability of embryos from lactating dairy cows. *Animal Reproduction Science* 91, 1-10.
168. Ricordeau G., Thinonier J., Poivey J.P., Driancourt M.A., Hocerau de-Reviers M.T., Tchamitchian L. (1990): I.N.R.A. Research on the Romanov sheep breed in France: a review *Livestock Prod. Sci.*, 24, 305-332.
169. Roa J., Castellano J.M., Navarro V.M., Handelsman D.J., Pinilla L., Tena-Sempere M. (2009): Kisspeptins and the control of gonadotropin secretion in male and female rodents. *Peptides*. 30, 57–66.
170. Robinson, J.E. és Karsch, F.J.: (1984) Refractoriness to inductive daylengths terminates the breeding season of the Suffolk ewe. *Biol. Reprod.* 34, 656-663.
171. Robinson R.S., Pushpakumara P.G.A., Cheng Z., Peters A. R., Abayasekara-E-E D., Wathes D. C. (2002): Effects of dietary polyunsaturated fatty acids on ovarian and uterine function in lactating dairy cows. *Reproduction*, 131, 1470-1626.



172. Rosa H.J.D. és Bryant M.J. (2003): Seasonality of reproduction in sheep. *Small Ruminant Research* 48, 155-171.
173. Rutten A., Hewing M., Wittkowski W. (1988): Seasonal ultrastructural changes of the hypophyseal pars tuberalis in the hedgehog. *Act. Anat. (Basel)*, 13,. 217-223.
174. Scaramuzzi R.J. és Campbell B.K. (1990): Physiological regulation of ovulation rate in ewe: A new look at old problem. In: *Reproductive physiology of merino sheep concepts and consequences*. Oldham C.M., Martin G.B., Purvis I.W. (eds), School of Agriculture (Animal Science), The University of Western Australia 71-84.
175. Scaramuzzi R.J., Adams N.R., Baird D.T., Campbell B.K., Downing J.A., Findlay J.K., Henderson K.M. Martin G.B., McNatty K.P., Mc Neilly A.S., Tsonis C.G. (1993): A model for follicle selection and the determination of ovulation rate in the ewe. *Reproduction Fertility and Development* 5, 459-478.
176. Scaramuzzi R.J., Campbell B.K., Downing J.A., Kendall N.R., Khalid M., Muñoz-Gutiérrez M., Somchit A. (2006): A review of the effects of supplementary nutrition in the ewe on the concentrations of reproductive and metabolic hormones and the mechanisms that regulate folliculogenesis and ovulation rate. *Reproduction Nutrition Development* 46, 339-354.
177. Scaramuzzi R.J., Brown H.M., Dupont J. (2010): Nutritional and metabolic mechanisms in the ovary and their role in mediating the effects of diet on folliculogenesis: a perspective *Reprod. Domest. Anim.*, 45, 32 – 41.
178. Schmidt János (2015): *A takarmányozás alapjai*. Mezőgazda kiadó, Budapest ISBN 978-963-286-715-1.
179. Schmidt J., Zsédely E. (2011): *Kérődő állatok takarmányozása*. Nyugat-Magyarországi Egyetem. Digitális Tankönyvtár.

[http://www.tankonyvtar.hu/en/tartalom/tamop425/0059\\_kerodzok\\_takarmanyozasa/ch07.html](http://www.tankonyvtar.hu/en/tartalom/tamop425/0059_kerodzok_takarmanyozasa/ch07.html)

180. Schwartz M. W., Woods S.C., Porte D., Randy Jr., Seeley J., Baskin D.G. (2000): Central nervous system control of food intake. *Nature* 404, 661-671.
181. Senger P.L.(2003): Pathways to pregnancy and parturition. 2<sup>nd</sup> Edition. Current Conceptions Inc., Washington State University, Pullman, WA, USA
182. Shivers B.D., Morell R.E., and Pfaff D.W. (1983): Absence of oestradiol concentration in cell nuclei of LHRH-immunoreactive neurons. *Nature* 304, 345-347.
183. Sinclair K.D., Rooke J.A., Mc Evoy T.G. (2003): Regulation of nutrient uptake and metabolism in preelongation ruminant embryos. *Reproduction* 61, 371-385.
184. Singh P.B. (2001): Chemosensation and genetic individuality. *Reproduction*. 121, 529–539.
185. Skapits K. (2015): A reprodukciót szabályozó kisspeptin neuronrendszer kémiai karakterizálása és kapcsolatrendszerének morfológiai vizsgálata emberi hipotalamuszban. - Doktori értekezés. Eötvös Loránd Tudományegyetem Természettudományi Kar, Biológia Doktori Iskola.
186. Sliwowska J.H., Fergani C., Gawalek M., Skowronska B., Fichna P., Lehman M.N. (2014): Insulin: its Role in the Central Control of Reproduction. *Physiology & Behavior* 133, 197-206.
187. Smith A.J. és Stewart R.D. (1990): Effect of nutrition on the ovulation rate of ewe. *Reproductive Physiology of Merini Sheep* 85-101. Eds. C.M. Oldham, G.B. Martin & I.W Purvis. Crawley, WA: School of Agriculture (Animal Science), University of Western Australia.

188. Smith J.T., Acohido B.V., Clifton D.K., Steiner R.A. (2006): KiSS-1 neurones are direct targets for leptin in the ob/ob mouse. *Journal of Neuroendocrinology* 18, 298–303.
189. Smith J.T., Coolen L.M, Kriegsfeld L.J., Sari I.P., Jaafazadehshirazi M.R., Maltby M., Bateman K., Goodman R.L., Tilbrook A.J., Ubuka T., Bentley G.E., Clarke I.J., Lehmen M.N. (2008): Variation in kisspeptin and RFamide-related peptide (RFRP) expression and terminal connections to gonadotropin-releasing hormone neurons in the brain: a novel medium for seasonal breeding in the sheep. *Endocrinology* 149, 5770-5782.
190. Smith J.T., Hawken P.A.R., Lehman M.N., Martin G.B. (2014): The role of kisspeptin in reproductive function in the ewe. IN: *Reproduction in Domestic Ruminants VIII*. pp. 105-116. Edited by JI Juengel, A Miyamoto, C Price, MF Smith and R Webb. Context, UK. ISBN: 9781899043637.
191. Somchit A. (2011): Influence of nutritional management on folliculogenesis in ewes *Thai J. Vet. Med.*, 41.. 25-29.
192. Somchit A., Campbell B.K. , Khalid M., Kendall N.R., Scaramuzzi R.J. (2013): The effect of short-term nutritional supplementation of ewes with lupin grain (*Lupinus luteus*) on folliculogenesis, the concentrations of hormones and glucose in plasma and follicular fluid and the follicular levels of P450 aromatase and IRS-1, -2 and -4. *Reproduction* 145, 319–333.
193. Somogyi V., Győrffy A., Bartha T. (2012): Az ösztrogén és a pajzsmirigy hormonok szerepe a táplálékfelvétel szabályozásában. *Magyar Állatorvosok Lapja* 134, 687-693.
194. Souza C.J., Campbell B.K., Baird D.T. (1998): Follicular waves and concentrations of steroids and inhibin A in ovarian venous blood during the luteal phase of the oestrous cycle in ewes with an ovarian autotransplant *Journal of Endocrinology* 156, 563–572.

195. Spicer L.J. (2001): Leptin: a possible metabolic signal affecting reproduction Dom. Anim. Endocrinol., 21, 251–270.
196. Spicer L.J., Alonso J., Chamberlin C.S. (2001): Effect of thyroid hormones on bovine granulosa and thecal cell function in vitro: dependence on insulin and gonadotrophins. Journal of Dairy Science 84, 1069-1076.
197. Spicer L.J., Alpizar E., Echternkamp S.E. (1993): Effects of insulin, insulin-like growth factor I, and gonadotrophins on bovine granulosa cell proliferation, progesterone production, estradiol production, and (or) insulin-like growth factor I production in vitro. Journal of Animal Science 71, 1232-1241.
198. Stewart R., Oldham C.M. (1986): Feeding lupins to ewes for four days during the luteal phase can increase ovulation rate Anim. Prod. Aust., 16,367-369.
199. Sullivan S.D., DeFazio R.A., Moenter S.M. (2003): Metabolic regulation of fertility through presynaptic and postsynaptic signaling to gonadotropin-releasing hormone neurons. J Neurosci, 23, 8578-8585.
200. Sutton-McDowall M.L., Gilchrist R.B., Thompson J.G. (2010): The pivotal role of glucose metabolism in determining oocyte developmental competence. Reproduction 139, 685–695.
201. Tabbaa M.J., Alnimer M.A., Shboul M., Titi H.H. (2008): Reproductive characteristics of Awassi ewes mated artificially or naturally to Jordanian or Syrian Awassi rams. Animal Reproduction 5, 23-29.
202. Taheri S.J., Parham A. (2016): Sheep oocyte expresses leptin and functional leptin receptor mRNA. Asian Pacific Journal of Reproduction 5, 395–399.
203. Talafha A., Ababneh M. (2011): Awassi sheep reproduction and milk production: Review. Tropical Animal Health and Production 43,1319-1326.

204. Taponen J., Kulcsár M., Kátai L., Huszenicza Gy., Rodríguez-Martínez H., Katila T. (2002): Short oestrous cycles and oestrous signs after premature ovulations induced with cloprostenol and gonadotropin-releasing hormone in cyclic dairy cows. *Theriogenology* 58, 1291-1302.
205. Teleni E., King W.R., Rowe J.B., McDowel G.H. (1989 a): Lupins and energy yielding nutrients in ewe. I. Glucose and acetate biokinetics and metabolic hormones in sheep fed supplement of lupine grain. *Austr. J. Agric. Res.* 40, 913-924.
206. Teleni E., Rowe J.B., Croker K.P., Murray P.J., King W.R. (1989 b): Lupins and energy yield nutrients in ewe. II. Responses in ovulation rate in ewe to increase availability of glucose acetate and amino acids. *Reprod. Fertil. Develop.* 1, 117-125.
207. Thomas M.G., Bao B., Williams G.L. (1997): Dietary fats varying in their fatty acid composition differentially influence follicular growth in cows fed isoenergetic diets. *J. Anim. Sci.*, 75, 2512-2519.
208. Thompson, J., Meyer, H. (1994): Body Condition Scoring of Sheep. (<http://oregonstate.edu/dept/animal-science/bcs.htm>).
209. Todini L. (2007): Thyroid hormones in small ruminants: effects of endogenous, environmental and nutritional factors. *The Animal Consortium*, 997-1008.
210. Towhidi A., Khazal H., Zhandi M. (2007): Leptin is a metabolic signal for GnRH-LH/FSH axis in feed-restricted ewes. *Asian-Aust. J. Anim. Sci.* 20, 1039-1048.
211. Tsukamura H., Maeda K. (2011): GnRH pulse generation and its application to the manipulation of follicular development and ovulation. *Thai J Vet Med Suppl.* 41, 69-72.

212. Uenoyama Y., Tsukamura H., Maeda K.I. (2009): Kisspeptin/metastatin: a key molecule controlling two modes of gonadotrophin-releasing hormone/luteinising hormone release in female rats. *J. Neuroendocrinol.* 21, 299–304.
213. Vigiúé C., Battaaglia D., Krasa H.B., Thrun L.A., Karsch F. (1999): Thyroid hormones act primarily within the brain to promote the seasonal inhibition of luteinizing hormone secretion in the ewe. *Endocrinology* 140, 1111-1117.
214. Viñoles C. (2003): Effect of nutrition on follicle development and ovulation rate in the ewe. Doctoral thesis ISSN 1401-6257. Swedish University of Agricultural Science, Uppsala.
215. Viñoles C., Forsberg M., Banchero G., Rubianes E. (2002): Ovarian follicular dynamics and the endocrine profile of Polwarth ewe with high and low body condition. *Animal Science* 74, 539-545.
216. Viñoles C., Forsberg M., Martin G.B., Cajarville C., Repetto J. Meikle A. (2005): Short-term nutritional supplementation of ewes in low body condition affects follicle development due to an increase in glucose and metabolic hormones. *Reproduction* 129, 299–309.
217. Viñoles C., Paganoni B.L., McNatty K.P., Heath D.A., Thompson A.N., Glover K.M.M., Milton J.T.B., Martin G.B. (2014): Follicle development, endocrine profiles and ovulation rate in adult Merino ewes: effects of early nutrition (pre- and post-natal) and supplementation with lupin grain. *Reproduction* 147, 101–110.
218. Waghom, G.C. (1986): The effect of different protein/energy intakes on nutritional and physiological parameters in young sheep. *Proceedings of the New Zealand Society of Animal Production*, 46, 31-35.
219. Wakabayashi Y., Yamamura T., Sakamoto K., Mori Y., Okamura H. (2013): Electrophysiological and morphological evidence for synchronized GnRH pulse

generator activity among kisspeptin/neurokinin B/dynorphin A (KNDy) neurons in goats. *J Reprod Dev.* 59, 40-48.

220. Walters A.H., Pryor A.W., Bailey T.L., Pearson R.E., Gwazdauskas F.C. (2002): Milk yield, energy balance, hormone, follicular and oocyte measure in early and mid-lactation Holstein cows. *Theriogenology* 57, 949-961.
221. Webster J.R., Moenter S.M., Barrell G.K., Lehman M.N., Karsch F.J. (1991): Role of the thyroid gland in seasonal reproduction. III. Thyroidectomy blocks seasonal suppression of gonadotropin-releasing hormone secretion in sheep. *Endocrinology*.129, 1635-1643.
222. White C.L., Staines V.E., Staines Mv. H. (2007): A review of the nutritional value of lupins for dairy cows. *Australian Journal of Agricultural Research* 58. 185-202.
223. Wildeus S. (1999): Current concepts in synchronization of estrus: Sheep and goats Proceeding of the American Society of Animal Science and American Dairy Science Association, Annual Meeting 1999.
224. Williams S.A., Blache D., Martin G.B., Foot R., Blackberry M.A., Scaramuzzi R.J. (2001): Effect of nutritional supplementation on quantities of glucose transporters 1 and 4 in sheep granulosa and theca cells. *Reproduction* 122, 9.
225. Witkin J.W., Silverman A.J. (1985): Synaptology of luteinizing hormone-releasing hormone neurons in rat preoptic area. *Peptides* 6, 263-271.
226. Yasuo S., Nakao N., Ohkura S., Iigo M., Hagiwara S., Goto A., Ando H., Yamamura T., Watanabe M., Watanabe T., Oda S., Maeda K., Lincoln G.A., Okamura H., Ebihara S., Yoshimura T. (2006): Long-Day Suppressed Expression of Type 2 Deiodinase Gene in the Mediobasal Hypothalamus of the Saanen Goat, a Short-Day Breeder: Implication for Seasonal Window of Thyroid Hormone Action on Reproductive Neuroendocrine Axis. *Endocrinology*, 147, 432-440.

227. Zang Y., Proenca R., Maffei M., Leopold L, Friedman J. M. (1994): Positional cloning of the mouse obese gene and its human homologue. *Nature* 372, 425-432.
228. Zarkawi M. (1997): Monitoring the reproductive performance in Awassi Ewes using progesterone radioimmunoassay. *Small Ruminant Research* 26, 291-294.
229. Zarkawi M. (2001): Oestrous synchronisation and twinning rate of Syrian Awassi ewes treated with progestagen and PMSG during the breeding season, *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 44, 159-163.



## 10. Publikációs tevékenység

### A disszertáció témakörében megjelent publikációk:

1. **Márton A.**, Pál L., Bartos Á., Husvéth F. (2015): A fény szerepe a nőivarú állatok szaporodásában. *Állattenyésztés és takarmányozás* 64, 257-272.
2. **Marton A.**, Faigl V., Keresztes M., Kulcsar M., Nagy S., Febel H., Novotni Danko G., Magyar K., Husveth F. Solti L., Cseh S., Huszenicza Gy.(2009): Milk progesterone profiles, blood metabolites, metabolic hormones and pregnancy rates in Awassi ewes treated by gestagen+eCG at the early breeding season. *Veterinarni Medicina – Czech* Vol. 54, 507-516. IF: 0,644 (Q2)
3. Keresztes M., Faigl V., **Márton A.**, Ihnáth Z., Kulcsár M., Mézes M., Husvéth F., Huszenicza Gy. (2007): A védett zsírokkal történő takarmánykiegészítés hatása a kérődzők szaporodásbiológiai jellemzőire. (1. rész) *Magyar Állatorvosok Lapja* 129. 9. 525-530. IF: 0,06. (Q4)
4. Keresztes M., Faigl V., **Márton A.**, Ihnáth Z., Kulcsár M., Mézes M., Husvéth F., Huszenicza Gy. (2007): A védett zsírokkal történő takarmánykiegészítés hatása a kérődzők szaporodásbiológiai jellemzőire. *Magyar Állatorvosok Lapja* (2. rész) 129. 12. 525-530. IF: 0,06. (Q4)

### Egyéb publikációk:

1. Dublicz K., Husvéth F., Wágner L., Dublicz F., Hegyi O., **Márton A.**, Bartos Á., Farkas V., Koltay Ilona, Pál László (2017): A fehérjetakarmányozás hatékonysága *Magyar mezőgazdaság: a magyar mezőgazdasági művelődési társaság lapja* 72:(41) 28-31.
2. Pál L., Dublicz K., Husvéth F., Molnár A., Dublicz F., **Márton A.**, Bustyaházai L., Pócza Sz., Janecskó Sz., Gyenis J. (2017): Hogyan támogatható az emésztőkészülék

kedvező fejlődése? Baromfi ágazat: baromfi- és nyúltenyésztők lapja 17:(4) 45-55.

3. Bene Sz., Vigh Z., Kecskés B., **Márton A.**, Rádli A., Polgár J. P. (2016): Néhány tényező hatása különböző genotípusú bárányok növekedési és vágási tulajdonságaira. 1. közlemény: Felnevelési és választási eredmények. Állattenyésztés és takarmányozás 65, 12-23
4. Polgár J. P., Vigh Z., Kecskés B., **Márton A.**, Rádli A., Bene Sz. (2016): Néhány tényező hatása különböző genotípusú bárányok növekedési és vágási tulajdonságaira. 2. közlemény: Hizlalási és vágási eredmények. Állattenyésztés és takarmányozás 65, 37-50.
5. Jolánkai R., **Márton A.**, Wágner L., Husvéth F (2007): Appearance of feed mycotoxin in sheep milk. Cereal Research communications, 35, 545-548. IF 0,32.

### **Konferencia előadások**

1. **Márton A.**, Faigl V., Keresztes M., Kulcsár M., Nagy S., Dankó G., Magyar K., Husvéth F., Solti L., Cseh S., Huszenicza Gy.: A petefészek-működés, kezelést megelőző jellemzőinek hatása a szintetikus gesztagén (Chronogest) + eCG alapú ciklusindukció / szinkronizáció eredményességére tejhasznú (Awassi) juhokban. MTA Állatorvos-tudományi Bizottsága Akadémiai Beszámoló 2007. 01. 22.
2. **Márton A.**, Faigl V., Keresztes M., Kulcsár M., Pál L., Husvéth F., Huszenicza Gy.: Ovarian function and conception rate in protein-overfed lactating awassi ewes at the beginning of the breeding season. European Association for Animal Production 2007 26-29th August Dublin UCD.
3. **Márton A.**, Faigl V., Keresztes M., Kulcsár M., Nagy S., Husvéth F., Huszenicza Gy.: A petefészek működés kezelés előtti jellemzőinek hatása a gesztagén+eCG alapú ciklusindukció/szinkronizáció eredményességére egy tejhasznú juhállományban 14. Szaporodásbiológiai találkozó 2007. okt.05-06. Keszthely.

4. Jolánkai R., Szegleti Cs., Magyar L., Pál L., **Márton A.**, Husvéth F.: Kísérleti juhok előkészítése bendőfermentációs vizsgálatokhoz. XIII. Ifjúsági Tudományos Fórum, Keszthely 2007.03.22.
5. **Márton A.**, Kulcsár M., Keresztes M., Cseh S., Nagy S., Pál L., Dankó G., Magyar K., Chilliard Y., Husvéth F., Huszenicza Gy.: Intenzív tejhasznú awassi anyajuhoknál a tenyészszezon kezdetén alkalmazott takarmányozás hatása a petefészek-működésre. Konferencia: Kérődző állatfajok mai helyzete és perspektívái az Európai Unióban, Gödöllő 2006. 04. 10. – 11.
6. Cseh S., Dankó G., Magyar K., Kulcsár M., **Márton A.**, Husvéth F., Nagy S., C. Dalevaud, Y. Chilliard, Huszenicza Gy.: Csillagfürt alapú flushing hatásának vizsgálata intenzív tejhasznosítású awassi anyajuhok petefészek-működésére és az ovulációs rátára MTA Állatorvos-tudományi Bizottsága Akadémiai Beszámoló 2006. 01.23.
7. **Márton A.**, Kulcsár M., Nagy S., Pál L., Dankó G., C. Dalevaud, Magyar K., Cseh S., Husvéth F., Y. Chilliard, Huszenicza Gy.: A tenyészszezon kezdetén alkalmazott takarmányozás hatása a petefészek működésére Awassi anyajuhokban 12. Szaporodásbiológiai Találkozó, 2005. nov. 4-5. Hajdúszoboszló.
8. Kulcsár M., **Márton A.**, Nagy S., Pál L., Dankó G., C. Dalevaud, Magyar K., Cseh S., Husvéth F., Y Chilliard, Huszenicza Gy.: A tenyészszezon kezdetén alkalmazott takarmányozás hatása a petefészek működésre Awassi anyajuhokban. MTA Állatorvos-tudományi Bizottsága Akadémiai Beszámoló, Budapest, 2005. 01.24-25.
9. Kulcsár M., **Márton A.**, Nagy S., Pál L., Dankó G., C. Dalevaud, Magyar K., Cseh S., Husvéth F., Y Chilliard, Huszenicza Gy.: A takarmányozás hatása az Awassi anyajuhok petefészek működésére Ifjúsági Tudományos Fórum, Keszthely, 2005. 03. 24.

**Külföldi konferencián megjelent poszter:**

1. **Marton A.**, L. Pál, V. Faigl, Á. M. Keresztes, M. Kulcsár, Gy. Huszenicza, F. Husvéth (2006): Rumen degradability of white lupine (*Lupinus Albus*) protein and its potential use in the nutrition of dairy sheep 24<sup>th</sup> World Buiatrics Congress, 15-19. Oct. 2006 Nice, France.
2. Kulcsár M., **Márton A.**, Dankó G., Dalevaud C., Cseh S., Chilliard Y., Huszenicza Gy.: Ovarian Activity in Awassi Sheep at the Beginning of Breeding Season, European Society of Domestic Animal Reproduction 3-5. Sept. 2005 Murcia, Spain.