

SZENT ISTVÁN EGYETEM

**A takarmánymegvonás, mint technológiai elem
beépítésének lehetősége intenzív süllőnevelési
rendszerbe és ennek hatása hím ivarú halak
szaporodásbiológiai folyamataira**

DOKTORI (PHD) ÉRTEKEZÉS

VARJU-KATONA MILÁN

Gödöllő

2019

A doktori iskola

megnevezése:	Állattenyésztés-tudományi Doktori Iskola
tudományága:	Mezőgazdaság-tudomány
alprogram:	Halbiológia és halgazdálkodás
vezetője:	Dr. Mézes Miklós egyetemi tanár, az MTA rendes tagja SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Állattudományi Alapok Intézet Takarmányozástani Tanszék
Témavezető:	Dr. Müller Tamás tudományos főmunkatárs, PhD SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet Halgazdálkodási Tanszék
Társ-témavezető:	Dr. Bokor Zoltán tudományos főmunkatárs, PhD SZIE, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet Halgazdálkodási Tanszék

.....
Az iskolavezető jóváhagyása

.....
A témavezető jóváhagyása

.....
A társ-témavezető jóváhagyása

TARTALOMJEGYZÉK

TARTALOMJEGYZÉK	3
1. BEVEZETÉS	7
1.1 Célkitűzések	9
2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS.....	11
2.1. Fajismertető	11
2.1.1. A süllő rendszertani besorolása	11
2.1.2. A süllő alaktani leírása	12
2.1.3. Földrajzi előfordulása.....	12
2.1.4. Élőhelye.....	13
2.2. Gazdasági jelentősége, múltbéli és jelenlegi termelési adatok	14
2.3. A süllő táplálkozása (természetes vízi és tógazdasági megfigyelések)	16
2.3.1. Táplálkozás változása életszakaszonként	16
2.3.2. Kannibalizmus.....	17
2.4. A süllő környezeti igénye	18
2.4.1. Hőmérséklet.....	18
2.4.2. Telepítési sűrűség, fényerő, sótartalom.....	19
2.4.3. Oxigén	21
2.5. A süllő szaporodásbiológiája	22
2.6. A süllő intenzív nevelése.....	23
2.6.1. Intenzív nevelés korábbi eredményei	23
2.6.2. Sügérfélék takarmányozás élettana.....	27
2.6.3. Vágási kihozatal vizsgálatok intenzíven nevelt süllők esetében.....	27
2.7. Éhezés következtében végbemenő élettani változások halakban	28
2.7.1. Élettani háttér.....	28
2.7.2. Testtömegben bekövetkező változások	29
2.7.3. A szervezet energiatartalékainak felhasználása.....	31
2.7.3.1. Glükóz	31
2.7.3.2. Glikogén	32
2.7.3.3. Lipidek és zsír metabolitok	34
2.7.3.4. Ketontestek	36
2.7.3.5. Fehérje anyagforgalom.....	37
2.7.3.6. Vízforgalom	38

2.7.3.7. Ásványianyag tartalom	40
2.7.3.8. Nukleotid anyagforgalom.....	40
2.7.3.9. Lipidperoxidációs folyamatok	41
2.7.3.10. További változások	43
2.7.4. Takarmánymegvonás az akvakultúrák gyakorlatban.....	44
2.7.5. Kompenzációs növekedés	45
2.8. Sperma menedzsment	49
2.8.1. A CASA (Computer-Assisted Sperm Analysis) spermaminősítő rendszer	50
2.8.2. A motilitás mérésének folyamata	51
2.8.3. Ozmolalitás.....	51
2.8.4. Spermatárolás és mélyhűtés vizsgálatok	52
3. ANYAG ÉS MÓDSZER.....	53
3.1. Vágási kihozatalok intenzíven nevelt süllőknél	53
3.2. Az etetés és éheztetés hatása piaci méretű süllőkre	54
3.2.1. A kísérleti halak előélete	54
3.2.2. Kísérlet beállítása, halak feldolgozása	55
3.2.3. Kémiai húsösszetétel vizsgálat	57
3.2.4. Lipidperoxidációs folyamatok vizsgálata	60
3.3. Kompenzációs növekedési vizsgálatok	61
3.3.1. Kompenzációs növekedés növendék süllőnél	61
3.3.2. Kompenzációs növekedés piaci süllőnél	63
3.4. Telepi piaci méretű tejes halak szaporodásbiológiai felmérése	65
3.4.1. A kísérleti halak előélete	65
3.4.2. Halak tartása, ivarérettség ellenőrzése.....	65
3.4.3. Anyahalak felkészítése	67
3.4.4. Hormonkezelés.....	67
3.4.5. Spermagyűjtés.....	68
3.4.6. Spermavizsgálat	69
4. EREDMÉNYEK.....	71
4.1. Vágási kihozatalok intenzíven nevelt süllőknél	71
4.2. Etetés és éheztetés piaci méretű süllőnél	72
4.2.1. Testtömeg vizsgálatok	72
4.2.2. Lipidperoxidációs folyamatok vizsgálata	76
4.3. Kompenzációs növekedési vizsgálatok eredményei	78

4.3.1. Kompenzációs növekedés eredménye növendék süllőnél	78
4.3.2. Kompenzációs növekedés eredménye piaci süllőnél	80
4.4. Indukált szaporítás termelőállományból kiválasztott tejeseikkel	81
5. KÖVETKEZTETÉSEK	83
5.1. Vágási kihozatalok	83
5.2. Éheztetés hatása a testalkotókra és a lipidperoxidációs rendszerre	84
5.3. Kompenzációs növekedés növendék és piaci méretű süllők esetében	87
5.4. Sperminizáció intenzív nevelésből származó halak esetében	88
5.5. Javaslatok	90
5.6. Új tudományos eredmények	91
6. ÖSSZEFOGLALÁS	93
7. SUMMARY	95
8. MELLÉKLETEK	97
M1. Irodalomjegyzék	97
9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS	117
10. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT PUBLIKÁCIÓK	119

1. BEVEZETÉS

ENSZ Élelmezésügyi és Mezőgazdasági Szervezetének jelentése szerint 2030-ra a halászat és az akvakultúra összesített kibocsátása 201 millió tonnára nő majd, ami 18%-kal haladja meg a 2018. évi, 171 millió tonnás termelési szintet. A 2016-os kimutatás szerint ennek értékesítési értéke 362 milliárd dollár volt, melyből az akvakultúra részaránya 232 milliárd dollárt tett ki. Az akvakultúrából származó termelés 2016-ban elérte a 80 millió tonnát, amely az emberiség által fogyasztott halak 53%-át adta. A Föld népessége által elfogyasztott állati eredetű fehérjemennyiség negyedét adja ez az ágazat. A világgazdasági termelés a halászat és az akvakultúra területén annak ellenére növekedett az elmúlt években, hogy a tengeri halászatban komoly korlátozások történtek (FAO, 2018). A világon emberek millióinak megélhetése függ a halászattól, illetve a haltermeléstől. A becslések és a FAO adatai szerint mintegy 41-42 millió ember dolgozik az ágazatban (BLASKÓ *et al.*, 2011).

Az akvakultúras haltermelés az EU-ban stagnál, vagy kismértékben csökken, amely jelentős részben köszönhető a viszonylag magas termelési költségeknek és az emiatt előálló gyenge versenyképességnek az ázsiai akvakultúrával szemben. A tengerrel nem rendelkező EU tagállamokban, köztük Magyarországon is, a túlhalászott tengeri halállományok kiváltásának lehetőségeként tartják számon az ágazatot, amelyhez egyéb mezőgazdasági szektorok is kapcsolódhatnak. Környezetvédelmi és vidékfejlesztési szempontból is meghatározó szerepe van és a jövőben is lesz az édesvízi akvakultúrának (BLASKÓ *et al.*, 2011).

A 2017-es összesített hazai tógazdasági statisztikák alapján a piaci méretű haltermelésből (14 893 t) a süllő mindössze 0,25%-ban részesedik, 37,6 tonnával (KISS, 2018), annak ellenére, hogy szinte korlátlan mennyiségben lehet(ne) exportálni. A ragadozó haltermelés lényeges mértékű növelésére megoldást adhat hazánkban a hagyományos tavi neveléstől eltérő termelési rendszerek kialakítása (átfolyó vizes, recirkulációs rendszerek), ahol a halakat intenzív módon (keveréktakarmányra alapozva) és ellenőrzött körülmények között nevelik (PINTÉR, 2007). Magyarországon ma intenzív süllőneveléssel a rendelkezésemre álló információk szerint összesen öt gazdaság foglalkozik, amely közül, tudomásom szerint, egyedül csak a Győri "Előre" HTSz Kisbajcsi telepén folyik étkezési méretű süllő nevelése és értékesítése.

Tapasztalataim szerint a süllő intenzív termelésének egyik legnagyobb problémája, hogy mivel nem elérhető a faj élettani igényeinek teljes mértékben megfelelő specifikus takarmány, így nevelésük a forgalomban lévő keveréktakarmányokra alapozódik. Több éves megfigyeléseim alapján a leggyakoribb probléma, hogy azok túl nagy energiatartalma miatt a halak elzsírosodnak, ami élettani és szaporodásbiológiai problémákat eredményez, emellett szervi rendellenességeket (májelzsírosodás) is okozhat, aminek közvetlen következménye az egyedek elhullása a nevelés során.

Az egyik legegyszerűbb megoldás (a fajspecifikus keveréktakarmány fejlesztésén túl) az "éheztetés" és annak termelésben való megfelelő használhatóságának vizsgálata élettani, gyakorlati és gazdasági szempontból. A süllő halfajban az éhezés gyakorlati használhatóságáról, a kompenzációs növekedés kihasználásáról és ezek hatásáról a gazdaságos végtermék (étkezési hal) előállításához csak kevés irodalmi adat áll rendelkezésre. Ezeket a paramétereket és hatásukat kívántam megvizsgálni, célom volt továbbá felmérni a technológia élettani és gazdasági hatásait.

A süllő intenzív körülmények közötti nevelésével 2012 óta foglalkozom a Győri "Előre" HTSz Kisbajcsi telephelyén. A halfajjal a gazdaság elsődleges célja az élelmiszer piac friss, étkezési süllőigényének kielégítése olyan időszakokban, amikor hagyományos (tógazdasági) forrásokból a halfogyasztó vásárló nem juthat friss halhúshoz.

1.1 Célkitűzések

- Célul tűztem ki a Győri “Előre” Halászati TSz. Kisbajcsi telephelyén - a termelési rendszer, az etetett takarmány és a helyi adottságok függvényében - az intenzíven nevelt süllőállomány vágási kihozatalának telepi felmérését és annak ivarhatását.
- Céljaim között szerepelt továbbá az intenzív nevelőtelepen nevelt süllők elzsírosodásának mérséklése kedvezőbb takarmányozási - célzottan elsősorban a takarmány időszakos megvonása - technológiai lépések kidolgozását szolgáló kutatások megindítása.
- Céлом volt a vágási kihozatal élősúlyra vetített relatív növekedésének felmérése is, mert ismert, hogy a különböző éheztetési időszakok alatt a vágási veszteséget adó zsigeri szervek (elsősorban a hasúri zsír és a máj) tömege csökken, amellyel párhuzamosan viszont a karkasz és a filé nagyság növekedni fog, így a testösszetételt és a lipidperoxidációs tulajdonságokat tekintve (megváltozott zsírsav profil) kedvezőbb minőségű élelmiszert lehet előállítani.
- További céljaim között szerepelt a kompenzációs növekedésben rejlő termelési és gazdasági előnyök kihasználhatóságának vizsgálata intenzív körülmények között.
- Vizsgálni kívántam emellett a termelőállományból kiemelt tejes süllő egyedek (többek között takarmánymegvonással) szaporításra való felkészíthetőségét, különböző hormon kezelésekre mutatott reakcióját, a spermaminőségüket és a sperma mélyhűtés nélküli eltarthatóságának időtartamát, illetve azt, hogy a sperma tárolását befolyásolja-e a tárolás módja.

2. IRODALMI ÁTTEKINTÉS

2.1. Fajismertető

2.1.1. A süllő rendszertani besorolása

A süllő taxonómiai besorolása STEPIEN és HAPONSKI (2015) alapján.

Ország:	Állatok (<i>Animalia</i>)
Alország:	Kétoldali szimmetriájú állatok (<i>Bilateria</i>)
Főtörzs:	Újszájúak (<i>Deuterostomia</i>)
Törzs:	Gerinchúrosok (<i>Chordata</i>)
Altörzs:	Gerincesek (<i>Vertebrata</i>)
Altörzság:	Állkapcsosok (<i>Gnathostomata</i>)
Főosztály:	Csontos halak (<i>Osteichthyes</i>)
Osztály:	Sugarasúszójú halak (<i>Actinopterygii</i>)
Alosztály:	Valódi csontos halak (<i>Teleostei</i>)
Főrend:	Tüskésúszójúak (<i>Acanthopterygii</i>)
Rend:	Sügéralakúak (<i>Perciformes</i>)
Alrend:	Sügéralkatúak (<i>Percoidei</i>)
Család:	Sügérfélék (<i>Percidae</i>)
Alcsalád:	<i>Luciopercinae</i>
Nem:	<i>Sander</i>
Faj:	<i>Sander lucioperca</i> LINNAEUS (1758)



1. ábra. A süllő (saját kép)

A *Luciopercinae* alcsaládba 3 nem és 10 faj tartozik: a patakisügér (*Romanichthys valsanicola*) a *Romanichthys* nem egyedüli képviselője; a bucó (*Zingel*) nem négy halfaja; illetve a *Sander* nem, amelybe 5 faj tartozik. Ide tartozik a

süllő (*S. lucioperca*), a kősüllő (*S. volgensis*) - amelyek a Kárpát medencében őshonosak-, a Fekete-tengerben és a Kaszpi-tengerben élő tengeri süllő (*S. marinus*), illetve az Észak-Amerikában őshonos északi süllő „walleye” (*S. vitreus*) és a „sauger” (*S. canadensis*) (SLOSS *et al.* 2004). A süllő genuszának korábban *Stizostedion* volt a tudományos neve, de ezt később Kottelat javaslatára cserélték *Sander* névre (STEPIEN és HAPONSKI, 2015).

2.1.2. A süllő alaktani leírása

A süllő teste erősen megnyúlt, oldalról összenyomott, háta aránylag alacsony. Feje szintén oldalról lapított, orrhossza jóval meghaladja a szem átmérőjét. Testmagasságának és testhosszának aránya nemenként eltérő lehet. VUTSKITS (1915) szerint a tejesek testhossza a testmagasság 6,3-szorosa, míg az ikrásoknál öt és félszerese. Testéhez képest kisméretű feje van, szeme nagy, szája csúcsba nyíló, felső állkapcsa a szem hátsó vonaláig, vagy azon túl ér (HARKA és SALLAI, 2004). Az állkapcsón jellegzetes ebfogak (kapófog) találhatóak, melyek alapján a süllő kifejlett egyedei jól megkülönböztethetőek a hozzá hasonló kősüllő kifejlett egyedeitől (MOLNÁR, 2002).

Az osztott hátúszók jól elkülönülnek, legfeljebb tövüknél érintkeznek. Az első hátúszóban 13-17 tüske, a másodikban 1-3 kemény és 19-24 osztott, elágazó sugár található. Farokúszója jól fejlett, mérsékelten bemetszett. Farok alatti úszója rövid, benne 2-3 kemény és 11-14 osztott sugár található, több mint a kősüllőben. Hasúszói a mellúszók alatt, de azoknál hátrébb foglalnak helyet. Hátúszói és farokúszói fekete foltokkal díszítettek, míg páros úszói (mell- és hasúszók) halványsárgás színűek (HARKA és SALLAI, 2004).

Testét apró fésűs (ktenoid) pikkelyek borítják, az oldalvonalon a pikkelyszám 80-100, az oldalvonal fölött 12-16, alatta pedig 16-24 között változik a pikkelysorok száma. Háta sötét szürkészöld, oldalán az ezüstös alapszínt szabálytalan alakú (általában a hátvonaltól a test közepéig) sötétebb harántsávok mintázzák, hasa sárgásfehér (PINTÉR, 2002).

2.1.3. Földrajzi előfordulása

Állatföldrajzilag a holarktikus faunabirodalomban a nyugat-palearktikus fauna tagjaként a süllő a pontusi (kis-ázsiai) faunaterületről vándorolt fel a mi közép-dunai

faunaterületünkre (ENTZ és SEBESTYÉN, 1942). Eredeti elterjedési területét Közép- és Kelet-Európa alkotta, előfordulásának nyugati határaként korábban az Elba folyót jelölték meg, illetve természetes elterjedési területéhez tartozik még Kis-Ázsia is. Endemikus halfajnak tekinthető azonban a Balti-, a Fekete-, az Azovi- és a Kaszpi-tenger vízrendszerében, valamint az Égei-tengerbe ömlő Marica folyó és az Aral-tó vízgyűjtő területén is (MOLNÁR, 2002).

A XIX. század végétől tervszerűen foglalkoztak a süllő meghonosításával, amelynek fő indítéka a tógazdasági tenyésztés, illetve horgászati hasznosítás volt. Nyugat-Európában Dániában, Franciaországban (Rajna vízrendszere) és Spanyolországban is megtalálható, Algériában - Magyarországról telepítve 1985-ben - még ma is önfenntartó populációt képez (BOUAMRA *et al.*, 2017), sőt Marokkó több vizében is megtelepedett, egészen az Atlanti-óceánig (HUET és TIMMERMAN, 1986). A Brit-szigetekre is mesterséges telepítések következtében került. Ugyanakkor hiányzik a dél-európai félszigetéről és Skandinávia északi részéről (HARKA és SALLAI, 2004). Az Amerikai Egyesült Államokban, az észak-dakotai Spiritwood-ba horgászati célokkal került betelepítésre 1989-ben. Azóta kialakult egy kisebb önfenntartó populációja, de a telepítések tervezett horgász igényeket nem látja el (FULLER, 2014).

2.1.4. Élőhelye

A süllő viszonylag változatos élőhelyeken fordul elő. Jelentős állománya van félsós vizű tengeröblökben, ahonnan egyes megfigyelések szerint a nyílt tengerbe is kivándorol. Tavakban, holtágakban jelentős a számuk, köztük is a planktonban gazdag vizeket kedveli, ahol a víz átlátszósága viszonylag kicsi. Folyóvizekben jelentősebb állomány a pénzes pér szintjétől lefelé, a dévér-szinttájon illetve az alatt található. Állóvízi előfordulása ott jellemző, ahol az aljzat kemény, homokos vagy agyagos (PINTÉR, 2002). Az 1-2 hetes süllő lárvák a makrovegetáció által leárnyékoltsékély vízbe, majd az aktív táplálkozás megkezdésével egyre mélyebbre húzódnak, ragadozó életmódra áttérve azonban a nyílt vizeket részesítik előnyben (ZARJÁNOVA, 1960).

2.2. Gazdasági jelentősége, múltbéli és jelenlegi termelési adatok

A süllő egyike természetes vizeink gazdasági szempontból legértékesebb halfajainak. Már a XIX. század végén foglalkozni kezdtek nevelésével, szaporodásának elősegítésével, illetve szaporításával.

A süllő első magyarországi említését már a 17. században, Bél Mátyás: *Tractus de re rustica Hungarorum, De piscatione Hungarica* fejezetében olvashatjuk (magyar fordításban 1984-óta), ahol a csukához hasonló sügérféléként írja le, amiért “sügércsukának” azaz *lucioperca*-nak nevezik. Ekkor azonban még a halbő vizeink halászata nem indokolta tenyésztésüket. A süllő tenyésztésének első ismertetése Herman Ottó: A halgazdaság rövid foglalatja (1888) c. írásában található, ahol megemlíti, hogy húsa értékes, és bár kényes és érzékeny halfaj, megéri a tenyésztésével foglalkozni (HORVÁTH *et al.* 2013). A századfordulót követően számos közlemény található az indukált szaporításról és nevelésről tógazdasági körülmények között, amelyek alapján kiderül, hogy korábban több süllőt is termeltek halastavakban, mint napjainkban (RÉPÁSSY, 1914; FISCHER, 1931; ZIMMER, 1940).

PINTÉR (2002) átlagosan évi 100 tonna süllő természetesvízi halászfogását írja le, míg a növekvő országos horgászfogások 1985-ben már 230 t süllőt regisztráltak. Ezt követően a természetesvízi halászat megszüntetéséig az összes természetesvízi fogás (horgász-, és halászfogás) éves szinten nem érte el a 200 tonnát. A tógazdaságokban megtermelt piaci süllő mennyisége évek óta 30 tonna körül mozog (PINTÉR, 2007). Magyarországon, egy 2013-as adat szerint, a közel 25 ezer hektár tógazdasági területen 22 tonna egynyarast, 31 tonna kétnyarast, 3,1 tonna tenyészhalat és 31 tonna étkezési méretű halat állítottak elő (MEDINÁNÉ és DANKÓNÉ, 2014). Az Agrárgazdasági Kutató Intézet (AKI) adatai szerint 2017-ben hazánkban 29 604 hektár tógazdasági területen süllőből 15,9 tonna egynyarast, 24,3 tonna kétnyarast, 4,2 tonna tenyészhalat és 37,6 tonna étkezési méretű halat előállítottak elő. 2017-ben intenzív rendszert 19 vállalkozás 18 telephelyén üzemeltetett, ahol összesen közel 4 200 tonna halat állítottak elő, amelynek 93,6%-a afrikai harcsa, 3,7%-a tokféle, 1,5%-a pisztráng és 1,2%-a egyéb halfaj (50 tonna), amelyből azonban a süllő pontos részaránya nem került meghatározásra (KISS, 2018).

Az utóbbi 20-25 évben egyre nagyobb lett az érdeklődés a sügérfélék intenzív nevelése iránt (STEPIEN és HAPONSKI, 2015), amelynek fő oka az apadó természetes vízi fogások (DIL, 2008) és a hagyományos halastavi termelési volumen növelésének nehézségei (HILGE és STEFFENS, 1996) voltak. Magas árából és a jó minőségű

húsából adódóan a süllő halfajban rejlő piaci lehetőségek jelentősek (JANKOWSKA *et al.* 2003; ÇELİK *et al.* 2005, NÉMETH, 2013).

Nemzetközi viszonylatban a természetes fogások mennyisége az elmúlt 50 évben közel 1/3-ára csökkent (FAO, 2015), ezt a hiányt hivatott kompenzálni az akvakultúrák termelése, amit jól mutat, hogy az 1950-es években megtermelt 50 tonnáról, a 2000-es évekre elérte a 400-900 tonnát. Ez a nagyarányú növekedés az iparszerű süllőtermelésre vonatkozó kezdeményezéseknek volt köszönhető. Nyugat-Európa több országában ma már a süllő különböző korosztályait (akár piaci méretig) intenzív rendszerekben nevelik (RÓNYAI és NÉMETH, 2006).

Európában egy 2013-as adat szerint megközelítőleg 3-400 tonna süllőt állítanak elő recirkulációs (RAS) rendszerekben, ahol a termelési intenzitásuk akár 80-100 kg/m³ is lehet (DALSGAARD *et al.*, 2013). Piaci méretüket, az átlagosan 1,2 kg-ot 15-18 hónap alatt érik el. Értékesítésük tisztítva 600-3000 g-os, vagy filézve 100-800 g-os méretben történik (FONTAINE *et al.*, 2012), az értékesítési méretben azonban a piaci igények országonként és régióként is eltérőek.

A süllő európai értékesítésének - így a magyar piacnak is - egyik nehézsége az időszakosság, másik sarkalatos pontja pedig a hal ára. Jelentős problémát okoz az egész Európát elöntő (kb. 20 000 t/év) orosz, észt és finn vadvízi fogásokból származó, fagyasztott kiszerelésű termékek alacsony ára (magyar piaci ár 60-70 %-a), míg az intenzív rendszerből kikerülő élő halak előállítási költsége magas, értékesítési árak általában 8-11 €/kg közt mozog (FONTAINE *et al.*, 2012; MYLONAS és ROBLES, 2014)

Magyarországon jelenleg majdnem minden tógazdaság foglalkozik valamilyen szintű süllőneveléssel, azonban intenzív körülmények közötti süllőneveléssel legfrissebb információim szerint csak mint 5 gazdaság foglalkozik. Ezek közül a süllőtelepek közül azonban csak a Győri "Előre" HTSZ kisbajcsi haltelepe bír olyan termelési kapacitással és infrastruktúrával, hogy a tápra szoktatott süllő állományokat akár 20 tonna/év-es kapacitással étkezési méretig nevelje, feldolgozza és értékesítse.

2.3. A süllő táplálkozása (természetes vízi és tógazdasági megfigyelések)

2.3.1. Táplálkozás változása életszakaszonként

HANKÓ (1928) leírása szerint a keléstől számított negyedik-ötödik naptól (6-7 mm) a süllő lárva már aktívan táplálkozik. STEFFENS (1958) megjegyezte, hogy halastavakban, a süllő-ivadék tápláléka ebben az időszakban megegyezik a pontyével, továbbá szinte minden hazai halfaj lárvájával. A legjobb süllős vizekben általában megtalálhatók azok a nagyobb planktonikus rákfélék, amelyek a táplálékhalakat közvetlenül megelőző táplálékcsoportot képezik, ezek segítik a fiatal süllők fokozatos átállását a ragadozó életmódra. Az ivadék megmaradása szempontjából ez a legkritikusabb időszak.

A süllő lárvák egy általános séma szerint térnek át az evezőlábú rákok nauplius lárvaíráról és a *Rotatoria*-ról a kisebb *Copepoda* fajokra, utána a kis *Cladocera*-ra, majd a nagy *Cladocera*-ra. TAMÁS (1970) előnevelő tavakból gyűjtött, éppen táplálkozását kezdő süllőivadék emésztőrendszerében csillós egysejtűeket is talált. Az általa vizsgált ivadékokban később kerekessérgeket és *Cyclops* naupliusokat, majd kifejlett *Cyclops*-okat és végül *Cladocera*-kat talált nagyobb mennyiségben. Kiemelte ezen kívül az árvaszúnyog lárvák jelentőségét is a táplálkozásban a halak 18-20 mm-es méretétől.

A faj táplálékigénye életkor szerint szakaszokra tagolható, így az elfogyasztott táplálék alapján a korai egyedfejlődésnek három jól elkülönülő szakasza van.

Első szakaszban, a 40-50 mm-es méret eléréséig zooplanktont fogyaszt, első táplálékukat *Cyclops* és *Diaptomus* naupliusok és ezek mellett kisebb mennyiségben kerekessérgek (*Rotatoria*) képezik. Fontos, hogy a kikelt lárva minél hamarabb megszerezze első táplálékát, hiszen ha a lárva éhezik a táplálkozás megkezdésekor, miközben a víz hőmérséklet hatására anyagcsere folyamatai felgyorsulnak, hamar elpusztulnak. A süllőlárva nem megfelelő plankton ellátása, majd éhezése a növekedés későbbi időszakában szintén elhullást okozhat. Fokozatosan térnek át a nagyobb, kifejlett evezőlábú rákokra és ágascsapú rákokra, később a szúnyoglárvákra (SPECZIÁR és BÍRÓ, 2003).

A **második táplálkozási szakaszban** - zsenge ivadék szakasz (50-150 mm) - az elfogyasztott táplálék a zooplankton mellett, a bentosz gerinctelen élőlényekből, és apró halakból áll. Gyakori a testvér-kannibalizmus is, amely éhező állományokban nagy méreteket ölthet (SPECZIÁR és BÍRÓ, 2003). A süllő a 16-30 mm-es méret

elérésekor esik át táplálékváltáson a Balatonban (*Leptodora kindii* és *L. benedeni* fogyasztása), azaz kezdi meg táplálkozásának **harmadik szakaszát**, ami a ragadozó életmódra való átállástól az egyed elhullásáig tart, amely idő alatt az ivarézés is megtörténik (SPECZIÁR, 2005).

WOYNÁROVICH (1950) a süllő fejlődését úgy osztja négy életszakaszra, hogy a korábban felsoroltak mellett megkülönböztet egy olyan első szakaszt, amelyik az ikra megtermékenyülésétől az első táplálék felvételéig tart.

A balatoni süllő táplálkozásában, a halfogyasztó időszakban kifejezett jelentősége van a hal méretének és a táplálék méretének is. A süllő növekedésével nő a fogyasztott halak mérete is, ez azonban nem egyenes arányosan változik a növekedéssel. Ivadékkorban intenzíven nő az elfogyasztott táplálék mérete, a 150-400 mm-es mérettartományban azonban ez a növekedés lelassul, szinte megáll – azaz a hal növekedésétől függetlenül a táplálék mérete ugyanakkora -, majd a körülbelül 450 mm feletti egyedek esetében ismét növekedést mutat. Ennek magyarázata, hogy a már halat fogyasztó süllőivadék zsákmányának kritikus keresztmetszete (nyelési keresztmetszet) megközelíti az elvi maximális nyelési képességét. A 450 mm-nél nagyobb süllők esetében a szájnylás adta lehetőségek azonban ismét jobban kihasználásra kerülnek (SPECZIÁR, 2010).

2.3.2. Kannibalizmus

A saját ivadék elfogyasztásával a természetben a süllőállomány önregulációt végez az adott populáción belül, de emellett változó mértékben szabályozza a többi táplálékhal állományát is (BÍRÓ, 1979). A tavakban lévő gerinctelen táplálék mennyisége gyakran lecsökken a nyár végére (augusztus második felére, szeptemberre), ami éhezést idéz elő a süllőivadéknál, ebből következően megnő a kannibalizmus is (STEFFENS *et al.*, 1995).

A kannibalizmus jelentkezését több szerző leírása alapján az 1. táblázatban foglaltam össze. Megelőzésére KRISE és MEADE (1986) szerint a táplálék folyamatos biztosítása, LI és MATHIAS (1982) szerint a lárvasűrűség 15 ezer lárva/m³ érték alá csökkentése, CUFF (1977) szerint pedig a kannibál egyedek eltávolítása lehet a megfelelő védekezés.

1. táblázat. A kannibalizmus megjelenése süllő állományokban

Szerző	Kannibalizmus jelentkezése
WOYNÁROVICH, 1960	20-26. nap, 20-25 mm
SCHLUMBERGER és SCHMIDT, 1979	12 mm
KLEIN BRETELER, 1989	19. nap, 11 mm

BÍRÓ (1972) szerint a balatoni süllő ivadék esetében három növekedési csoport különíthető el. Az intenzív növekedésű egyedek (május - júniustól ragadozó), a kezdetben gyors, nyár közepétől lassuló növekedésű egyedek és a lassú fejlődésű, életképtelen egyedek. A kannibalizmus okozta szelekció e harmadik csoporton belül jelentős. BÍRÓ (1977) szerint, az első nyáron egy ilyen növekedésű állományban akár 89%-os is lehet a süllőivadék összes elhullása.

2.4. A süllő környezeti igénye

2.4.1. Hőmérséklet

HILGE (1990) szerint a süllő melegvízi hal, amely 26 °C körül növekszik a legjobban. A víz hőmérséklet hatással van az egyedsűrűsége, a növekedésre, a különböző korosztályok fejlettségi állapotára, és az éves hozamokra is. A zsenge ivadékok növekedése erőteljesen függ a hőmérséklettől, mert lassabban növekednek 16-18 °C-on, a legjobban pedig 26-30 °C-on fejlődnek (HILGE és STEFFENS, 1996).

A hőmérséklet nem csak a süllőivadék oxigén-fogyasztására hat, de befolyásolja az anyagcsere egyéb összetevőit is, mint például az ammónia kiválasztását (ZAKĘS és KARPINSKI, 1999). FÁBIÁN *et al.* (1963) ragadozó halakon végzett kutatásaikban azt figyelték meg, hogy a süllő gyomoremsztési ideje kb. tízszer gyorsabb 25 °C-on, mint 5 °C-on. Ezt megerősítik a balatoni süllőknél végzett vizsgálatok is, miszerint nyáron 8-9-szer gyorsabb az emésztésük, mint télen (MOLNÁR *et al.*, 1967).

WILLEMSSEN (1978) egy erőmű kifolyó vizében 30-31 °C-os víz hőmérsékletnél figyelt meg 14 g-os testsúlyú halakat, ahol különböző hőmérsékletekhez szoktatva azokat 35 °C-ig nem tapasztalt elhullást, a halak azonban 32 °C-on beszüntették a táplálékfelvételt, a legjobb növekedést pedig 28-30 °C-on mutatták.

HILGE (1990) az exogén táplálkozás korai szakaszában, kizárólag artémiával (*Artemia salina*) etetve azt tapasztalta, hogy 14-16 °C-on a lárvák növekedése csak

az 1/8-a lett a 22 °C-on nevelt egyedekhez képest. OSTASZEWSKA *et al.* (2005) szerint a lárvaneveléshez 19-21 °C a megfelelő, míg WANG *et al.* (2009) szerint az optimális hőmérséklet 25-30 °C között van.

ZIENERT *et al.* (2005) a tavi előnevelt ivadékok tápra szoktatásához optimális hőmérsékletnek a 20-22 °C-ot, majd a nevelés későbbi szakaszában pedig a 20-24 °C-ot jelölték meg. POLICAR (2018) szóbeli közlése alapján a 2011-től összegyűlt tapasztalatai szerint a tavi előnevelt ivadék tápra szoktatásához optimálisnak a 23,0±0,5 °C-ot határozta meg. Kifejlett süllőnek FRISK *et al.* (2012) a metabolizmus intenzitására alapozva széles spektrumú hőoptimumot határoztak meg (10-28 °C).

2.4.2. Telepítési sűrűség, fényerő, sótartalom

A süllő környezeti igényeit tekintve a halfaj hőoptimuma mellett meg kell említeni a megfelelő telepítési sűrűséggel kapcsolatos vizsgálati eredményeket, illetve a fényerő/fényintenzitás és sótartalom/sókoncentráció igényeivel kapcsolatos kutatásokat. Az elmúlt évtizedek telepítési sűrűségekkkel és az állományok megmaradásával kapcsolatos eredményeit a 2. táblázatban mutatom be.

2. táblázat. Telepítési sűrűségek és megmaradások süllő lárvánál

Szerző	Hőfok (°C)	Telepítési ajánlás	Megmaradás (%)
HUET, 1970 (tavi telepítés)	20	20 000 db lárva/ha	10-15
SZKUDLAREK és ZAKĘŚ (2007)	20 ± 0,5	10-15 db lárva/liter	72,3-79,2
GROZEA <i>et al.</i> (2010)	20,5 ± 0,5	12 db lárva/liter	n.a.
FAO, 2012-2015 (RAS)	20	20-50 db lárva/liter	50-90
LJUBOBRATOVIĆ <i>et al.</i>, 2016 (RAS)	22,6±0,6	17 db lárva/liter	21,6-43,8

A környezet fényereje szintén fontos szerepet játszik a süllőnevelésben, ugyanis a süllőembrió (4-6 mm) túlélését ez a tényező is befolyásolhatja (WOYNÁROVICH, 1960). Az optimális fényintenzitás 100 lux körüli, ennél nagyobb fényerősség akár vakságot és így tájékozódási zavarokat okozhat, ami az egyedek elhullásához vezet. Ezt igazolja HILGE és STEFFENS (1996) megfigyelése is, miszerint túlzott világosság esetén „fényvakságot” tapasztaltak. ALI *et al.* (1977) is említik, hogy a süllő legintenzívebb aktivitása hajnalra tehető, kedveli a zavaros vizet, aminek az a magyarázata, hogy a süllő azért lát jól és tud jól tájékozódni ilyen viszonyok között, mert a retinájában található *tapetum lucidum* a fényre reagálva

egyfajta erősítőként működik, és a retinában visszaveri az el nem nyelt fényt. KUCHARCZYK *et al.* (2007) azonban leírták, hogy lárvakorban a süllő még fototróf viselkedést mutat, mert retinája ekkor még nem rendelkezik fényelnyelő képességgel. LUCHIARI *et al.* (2009) alapján a nagyobb hullámhosszú fénysugarak hatására növekszik a táplálékfelvétel, illetve a növekedési sebesség is.

A 3. táblázatban néhány fontosabb kutatási eredményt foglaltam össze a süllő intenzív nevelésének vizsgálatai alapján ajánlott fényerősségekkel, amely vizsgálatok jelentősége a zárt rendszerű főleg recirkulációs rendszerek elterjedésével egyre növekedett.

3. táblázat. Zárt rendszerű süllőneveléshez ajánlott fényintenzitások

Szerző	Korcsoport	Lux
HILGE és STEFFENS (1996)	lárva és ivadék	100
LUCHIARI <i>et al.</i> (2006)	ivadék	1
KUCHARCZYK <i>et al.</i> (2007)	lárva	50-150
KESTEMONT <i>et al.</i> (2007)	lárva	100
KOZŁOWSKI <i>et al.</i> (2010)	ivadék	<45
FAO (2012-2015)	lárva	<50
JACQUEMOND (2013)	lárva	48-70
BLECHA <i>et al.</i> (2016)	ivadék	40
POLICAR (2018)	ivadék	100-200

A süllőivadék brakkvízi környezetben is nevelhető olyannyira, hogy TRANDAFIRESCU *et al.* (1979) intenzívebb növekedést figyeltek meg nagyobb sótartalom mellett az édesvízi kontrollhoz viszonyítva. KRUPOVA *et al.* (2005) szerint a nagyobb sókoncentráció előnyös hatása még a nevelés során jelentkezik olyan módon, hogy a víz nitrit szintjének emelkedésekor a methemoglobinémia csak jóval nagyobb nitrit koncentráció mellett alakul ki, azaz a konyhasó a nitrit toxicitását csökkenti.

A 4. táblázatban korábbi a süllőneveléshez optimálisnak tartott sótartalommal kapcsolatos korábbi eredményeket foglaltam össze.

Saját tapasztalatom szerint a só jótékony hatása olyan módon is érvényesül, hogy a halak ellenállóbbak lesznek az ektoparaziták ellen azáltal, hogy a szokásosnál intenzívebb nyálkatermelést vált ki. Az állomány parazitamentes tartására elegendő, ha a vízben állandó jelleggel 1-1,5 ‰ sókoncentrációt tartunk fenn (recirkuláció), vagy ha megfelelő időszakonként ismételve a víz sótartalmát 1-2 ‰-re (átfolyó vizes rendszer) emeljük.

4. táblázat Vizsgálati eredmények az optimális sókoncentrációkról

szerző	só cc. (‰)
ZHMUROVA és SOMKINA (1976)	3-11
PAGE és CRAIG (2000)	6
BROWN <i>et al.</i> (2001)	8-16
LOŽYS (2004)	4,9-6,8
NÉMETH <i>et al.</i> , 2012	1-6

2.4.3. Oxigén

SATORA és WEGNER (2012) a süllő esetében is megadták a testtömeg és a kopoltyúfelület arányát leíró egyenletet, ennek alapján egy 100 g-os egyednek 17 175 mm² a kopoltyúfelülete, ami ragadozó halak között alacsonynak számít. SCHULZ *et al.* (2007) leírása szerint viszont a magas fehérjeszükségletű halak (mint a süllő), emésztéséhez sok oxigénre van szükségük.

THURSTON és GEHRKE (1993) 650 g-os egyedeken 20 °C-on 227,2 mg/kg/óra oxigénfogyasztást mért. Ugyanebben az évben publikálták a süllőlárva oxigén fogyasztását is, ami 13 °C-on 3,62 µl/mg/óra (HOUDE és ZASTROW, 1993). ZIENERT és WEDEKIND (2001) a felhasznált oxigén és a kibocsátott ammónia mennyiségét vizsgálta recirkulációs rendszerben, ahol azt az eredményt kapták, hogy az ammónia kibocsátás szorosan összefügg az etetési intenzitással.

A víz hőmérsékleten kívül a víz oxigéntartalma szintén fontos befolyásoló tényező a süllőnevelés során. MÜLLER *et al.* (2006) a kősüllő, a süllő és a süllő-kősüllő hibrid ivadékaiknak oxigénhiány tűrőképességét hasonlították össze 20,5 °C-on addig, amíg a halak az oxigénhiány következtében elvesztették egyensúlyukat. Az oxigéntartalom még eltűrt szintje kősüllő esetében 1,1-1,3 mg/l volt, amit a halak 34 percig viseltek el. A hibridek két kísérletben is 0,8-0,9 mg/l oxigéntartalmat tűrtek el 58 és 79 percig. A süllők a hibridhez hasonlóan az alacsony oxigénszintet szintén valamivel tovább bírták (111 perc). STEJSKAL *et al.* (2012) egyértelműen megállapították, hogy nevelés során 150% oxigén oldottság alkalmazása javasolt (5. táblázat).

5. táblázat Oxigén szükséglet eredményei süllőknél (STEJSKAL *et al.*, 2012)

	L (Alacsony)	N (Normál)	H (Magas)
Kezelés (oxigén oldottság)	55-65%	85-95%	145-155%
Tápfogyasztás (g/kg hal)	11,6	12,1	13,6
FCR (g/g)	0,99	0,95	0,85
Végtömeg (g)	34,5	40,2	48,9

A süllők táplálékfelvételének intenzitását befolyásolja a vízátfolyási sebesség is (VÖRÖS *et al.*, 1992), amelynek ideális értéke, intenzív rendszerben 1,5-4 liter/perc (VÖRÖS *et al.*, 1992; ZAKÉŠ *et al.*, 2006).

2.5. A süllő szaporodásbiológiája

A tejesek 3, az ikrások általában 4 év alatt érik el ivarérettségüket, de ez kedvező körülmények között akár egy évvel korábban is bekövetkezhet (PINTÉR, 2002). Természetben a süllő évente egyszer ívik, az oociták fejlődése szinkronizált, azok érése a fejtől a farok irányában történik (HOKANSON, 1977). A süllő a fitofil halak közé tartozik, ívási szubsztrátra, párban ívik és őrzi az ikrát (BALON *et al.*, 1977). Októberben kezdődik a petesejtekben a szikanyag beépülése, ami kora tavaszig, az ívás idejéig tart. A téli hideg időszak viszont az ikra beérleléséhez elengedhetetlen (HORVÁTH *et al.*, 2013). SCHLUMBERGER és PROTEAU (1991) illetve ÖZVAROL és İKİZ (1999) a jó táplálékellátottságú és jól felkészült süllő gonadoszomatikus indexét (GSI) ikrások esetében 22%-ra teszik, míg a tejesekét 1%-ra.

DEMSKA-ZAKÉŠ és ZAKÉŠ (2002) az ikra érettségi állapota szerint 4 fejlettségi állapotot határozott meg: az 1. stádiumnál a sejtmag középen helyezkedik el, a 2. stádiumnál a sejthártya irányába elmozdul, a 3. stádiumnál a sejtmag már a sejt szélén helyezkedik el, míg a 4. stádiumban a sejtmag nem, de az olajcsepp jól látható, amely sűrűféleképpen jellemző tulajdonság. ŽARSKI *et al.* (2012) ezzel ellentétben a süllő vitellogenezisének már 6 stádiumát különítették el.

Az ívás 10-14 °C-on kezdődik, amelynek ideje Magyarországon a március közepe és április eleje közötti időszakra esik (PINTÉR, 2002). ERM (1981)

megfigyelései szerint először az idősebb és nagyobb termetű egyedek ívnak, amelyeknél az ívás 30-40 percig tart, amiből 20-25 perc a „náasztánc”, a tényleges ikrarakás az ezt követő 10-15 percben történik meg. Az ívás éjszaka, illetve a kora hajnali órákban történik (SCHLUMBERGER és PROTEAU, 1996). DEMSKA-ZAKÉŠ és ZAKÉŠ (2002) szerint a kisebb 0,7-2 kg-os ikrás halak termékenyebbek, mint a 2 kg feletti testsúlyúak.

ZAKÉŠ és DEMSKA-ZAKÉŠ (2005) szerint a süllősperma spermium koncentrációja $20 \times 10^9/\text{cm}^3$, azaz más sügérfélékhez viszonyítva hígabb.

2.6. A süllő intenzív nevelése

2.6.1. Intenzív nevelés korábbi eredményei

SHEPHERD és BROMAGE (1988) szerint egy a halfajnak ahhoz, hogy intenzív körülmények között sikeresen és gazdaságosan nevelhető legyen, 5 különböző kritériumnak kell megfelelnie, melyből különösen a 2. pontot emelném ki, ugyanis ezt a területet vizsgáltam kísérleteim során.

1. Az értékesítési árnak a termelési költségeket meghaladónak kell lennie, még nagyobb mennyiségű piaci kínálat mellett is, továbbá folyamatos és megfelelő a piaci kereslet legyen az adott halfaj iránt.
2. Az adott halfaj optimális takarmányértékesítéssel és növekedési eréllyel bírjon, amihez elengedhetetlen a faj takarmányozási és élettani igényeinek ismerete, ami alapján lehetővé válik az adott fajnak leginkább megfelelő mesterséges takarmányokat előállítani.
3. Nagy technológiai tűrése legyen, jól tűrje a nagy telepítési sűrűséget.
4. Egyszerű fejlődésmenettel rendelkezzen, és nagyméretű lárvája legyen.
5. A kiválasztott halfaj mesterséges szaporítása megoldott legyen a bizonytalan tenyészanyag-utánpótlás és a betegségek behurcolásának elkerülése végett.

A sügérfélék családjába tartozó északi süllő (*S. vitreus*), sárga sügér (*Perca flavescens*) és csapósügér (*Perca fluviatilis*) fajoknál már korábban alkalmazták a száraz táppal történő nevelést, süllő esetében pedig az első intenzív nevelési kísérletek a 70-es évek végétől, Magyarországon pedig a 2000-es évek elejétől kezdődtek.

ZHMUROVA (1986) a süllőlárvákat első táplálékként 3 napig tojássárgájával etette, majd a következő 7 napon száraz starter tápot adott automata önetetővel, COLESANTE *et al.* (1986) élő eleség (sófereg és zooplankton), illetve többféle száraz táp kombinációjának etetését tesztelték, azonban 65 nappal később a legjobb megmaradási arány is csak 7,9% volt.

HILGE (1990) laboratóriumi kísérlet keretében próbált meg süllőivadékokat nevelni, amelyeket pelletált pisztrángtáppal etetett egy éven keresztül 22-24 °C-on. Kísérleteiben minden csoporton belül a folyamatosan eltérő növekedés miatt, pár hét múlva a kezdetben homogén csoportokból 2-3 különböző méretű csoport keletkezett. A takarmány hasznosítása gyenge volt, amit azzal indokolt, hogy nem a süllő biológiai igényei szerint készült. Ezzel magyarázta azt is, hogy a halakon időszakosan ún. „tápfáradékonyságot” tapasztalt, azaz a halak nem fogyasztottak el olyan mennyiségű takarmányt, mint korábban. Véleménye szerint a nagymértékű, főként kannibalizmusból eredő elhullások ellenére, az intenzív süllőtenyésztés kulcsa a tápos nevelés.

RUUHIJÄRVI *et al.* (1991) három eltérő, kereskedelmi forgalomban lévő tápot használtak fel direkt átszoktatási szándékkal, azonban egyikkel sem jártak sikerrel, mert mindegyik gyenge növekedést és nagymértékű elhullást eredményezett. SCHLUMBERGER és PROTEAU (1991) kísérletében bár a lárvák a táplálékot elfogyasztották, azt nem, vagy csak alig emésztették meg. PROTEAU *et al.* (1993) egy másik etetési kísérletben a lárvastarterrel jó növekedést tapasztaltak, az emésztő rendszer konvolúciója idején azonban hirtelen nagyarányú elhullás lépett fel.

A süllőnél az átmenet nélkül tápra szoktatott halaknál változó sikerű kísérletekben 31-88%-os elhullásokat mértek (ZAKÉŠ és DEMSKA-ZAKÉŠ 1996; ZAKÉŠ 1999; SZKUDLAREK és ZAKÉŠ 2002; MOLNÁR *et al.*, 2004).

ZAKÉŠ és DEMSKA-ZAKES (1996) zooplanktonnal illetve közönséges pisztrángtáppal neveltek intenzív körülmények között 0,32 g átlagtömegű süllőt. Eredményeik egyértelműen kimutatták, hogy a táppal takarmányozott halak gyorsabban növekedtek, és kondíciójuk is jobb volt, mint a zooplanktonnal etetett csoporté. Süllővel és csapósügérral végzett kísérleteik során LJUNGGREN *et al.* (2003) is hasonló eredményeket értek el.

MOLNÁR *et al.* (2000) 2 grammos tavi előnevelt süllőket szoktattak darált halpép fogyasztásra. 62,2 %-os megmaradás mellett megállapították, hogy 10-14 nap szükséges a zooplanktonról a hal darlámányra való teljes átszoktatásra.

BAER *et al.* (2001), továbbá ZIENERT és WEDEKIND (2001) is kedvező átszoktatási eredményeket értek el fagyasztott élőeleség (krill, fehér- vagy vörös szúnyog lárvá, zooplankton) alkalmazásával. A legtöbb vizsgálat szerint kielégítő eredmény csak a természetes táplálékkal való indítással, majd a mesterséges takarmányra történő fokozatos átszoktatással érhető el (BAER *et al.*, 2001; KUCSKA *et al.*, 2002, 2003; MOLNÁR, 2002; KOWALSKA *et al.*, 2006; BÓDIS *et al.*, 2007). MOLNÁR (2002) szerint 1 g-os halakkal, míg BAER *et al.*, (2001) szerintviszont már 0,65 g-os tömegű halakkal meg lehet kezdeni az átszoktatást.

RÓNYAI és GÁL (2003) tavi és medencés körülmények között neveltek 3-4 hetes korban tápra szoktatott süllőket. Az átszoktatási időszak végére 70-80%-os megmaradást dokumentáltak. Az ezt követő 13 hónap alatt, kizárólagos tápetetés mellett 250-450 g közötti átlagos testtömeget értek el, a takarmányegyüttható 0,9-2,8 g/g között alakult.

A táppal etetett süllők között gyakran megfigyelhetők fejlődési rendellenességek, melyek táplálóanyaghiányra (pl. telítetlen zsírsavak, vitaminok, ásványi anyagok) utalnak (KOWALSKA *et al.*, 2005).

MOLNÁR (2002) és BÓDIS *et al.* (2007) szerint a takarmánykeverékekre történő átszoktatás *Tubifex* és kisméretű takarmányszemcsék keverékének etetésével oldható meg hatékonyan, ahol a takarmánykeverék részarányát fokozatosan emelik, az élő takarmányhányadot pedig csökkentik. BÓDIS *et al.* (2007) a legjobb növekedési és átszoktatási eredményeket pisztrángtápra *Chironomus* lárvá, illetve *Tubifex* alkalmazásakor figyelték meg (87% és 78% túlélés).

Tápraszoktatáskor az élő eleség etetésének megszüntetésének időpontja, az egyes szerzők ajánlása szerint eltérő: OSTASZEWSKA *et al.* (2005) a 18. napot, KESTEMONT *et al.* (2007) a 19. napot, GROZEA *et al.* (2010) a 23. napot, LUND *et al.* (2012) pedig a 40. napot javasolják, LJUBOBRATOVIĆ *et al.* (2016) viszont a süllőlárva *Artemia* naupliusz és száraz táp vegyes etetésének hatékonyságát már a kelést követő 15. naptól vizsgálták és viszonylag kedvező eredményeket kaptak.

HORVÁTH (2016) felállított egy egyenletet, amely gazdaságban nevelt süllő állományok testhossz-testtömeg összefüggését írja le, továbbá megállapította, hogy keveréktakarmányra történő szoktatáskor a süllő a husszúkás takarmányszemeket részesíti előnyben.

POLICAR *et al.* (2013) a telepítési sűrűség fontosságát emelik ki, amely szerint a tavi előnevelt süllő intenzív rendszerbe kerülésekor nagyobb telepítési sűrűséggel lehet elérni kedvezőbb (72-79%-os) megmaradást. POLICAR *et al.* (2014) és

MIROSLAV *et al.* (2016) az intenzív nevelés és a tavi nevelés vegyítését tartják hatékonynak - tavi előnevelés és recirkulációs rendszerben tápos nevelés - amelynek alkalmazásával magas túlélési rátáról és a halak jól tápfogyasztásra szoktatható képességéről számolnak be. STEENFELDT (2015) szerint viszont a süllőt gazdaságosan és hatékonyan csak zárt recirkulációs rendszerekben (RAS) lehet nevelni, folyamatos kontroll mellett.

A recirkulációs rendszerben, lárvakortól kizárólag tápon felnevelt süllő mesterséges szaporítását először ZAKÉŠ (2007) írta le.

A folyamatos intenzív termelés egyik feltétele, hogy - mint más intenzíven nevelt halfaj esetében - a szaporítást „évszaktól függetlenül” lehessen elvégezni és tenyészanyagot nyerni, amelyhez a reprodukciós folyamatok irányíthatóságára van szükség (RÓNYAI és NÉMETH, 2006). Erre lehetőség van a hőmérsékleti és fényviszonyok megfelelő módosításával, valamint hormonkezelésekkel. MÜLLER *et al.* (2004; 2006), ZAKÉŠ és SZCZEPKOWSKI (2004), valamint RÓNYAI (2007) leírták, hogy zárt rendszerben, kádakon a vízhőmérséklet fokozatos csökkentésével, majd emelésével (6 °C-ról 12-16 °C-ig), „mesterséges tavaszhatalás” kiváltásával, továbbá hCG vagy pontyhipofízis alkalmazásával a süllő és a kősüllő már a természetes ivási idő előtt, vagy akár egész évben szaporítható.

Süllő fajnál Nyugat-Európában egyes korábbi EU projektek (LUCIOPERCA, LUCIOPERCIMPROVE) már foglalkoztak a süllőnevelés technológiai fejlesztésével. Jelenleg két fő kutatási területe ismert: az Európai Akvakultúra Szövetség EPFC csoportja, amely kifejezetten sügérfélék nevelésével kapcsolatos kutatásokkal foglalkozik; továbbá a DIVERSIFY nevű Európai Unió nemzetiközi (37 partner, 12 ország) kutatás-fejlesztési projekt, melynek 6 megnevezett halfaja közé a süllőt is bevették.

A DIVERSIFY a gazdaságos termelés problémáinak felderítését és a halfajok piaci népszerűsítésének feladatait állították középpontba, ahol a süllő esetében a következő célokat fogalmazták meg: genetikai változatossági vizsgálatok tenyészhalaknál; a főképp telítetlen zsírsavak (HUFA) és a vitaminok fontosságának vizsgálata lárvakorban; a gyenge lárvakori megmaradás növelése; a kannibalizmus visszaszorítása; a lárvanevelés környezeti paramétereinek optimalizálása és a különböző stresszfaktorok okozta elhullások mérséklése.

2.6.2. Sügérfélék takarmányozás élettana

Számos tanulmány foglalkozott már azzal, hogy meghatározza a sügérfélék táplálóanyag igényeit, ezek közül legtöbbször alacsony zsírtartalmat (120-180 g/kg), illetve magas nyersfehérje tartalmat (350-550 g/kg) határoznak meg élettani igénynek (BROWN *et al.* 1996; FIOGBÉ *et al.* 1996; KESTEMONT *et al.* 2001; XU és KESTEMONT 2002). A süllő táplálóanyag szükségletéről szóló több vizsgálati eredmény szerint (ZAKÉŠ *et al.*, 2004, SCHULCZ *et al.*, 2006; 2007; 2008) a takarmány nyersfehérje tartalma legalább 57%, nyerszsírtartalma pedig 10% legyen. NYINA-WAMWIZA *et al.* (2005) szerint a süllő számára a legjobb takarmány 43% nyersfehérjét, 10% nyerszsírt és 15% szénhidrátot tartalmaz. JAMOŁOWICZ és ZAKÉŠ (2014) az ideális fehérje elv alapján határozták meg a süllő aminosav szükségletét.

MOLNÁR *et al.* (2013) különféle növényi olajok (szója, repce, napraforgó) testösszetételre kifejtett hatásának vizsgálatát végezték a halak teljes testének homogenizátumából vett mintákból. Azt tapasztalták, hogy mindegyik növényi olaj kiegészítés hatására jelentősen megnövekedett a halak nyerszsírtartalma (46,93-54,90%) a kontrollhoz képest (19,93%)

Feleslegesen nagymértékű energiabevitel hatására a sügérfélék szervezete is a hasüregi zsírpókat tölti meg (MATHIS *et al.* 2003, BOUJARD *et al.* 2004, MAIRESSE *et al.* 2005). Ebből az következik, hogy a halak táplálóanyag igénye - még a sügérféléken belül is – eltérő, azaz nem megfelelő takarmánnyal való etetés esetén nem kívánt zsírlerakódások tapasztalhatóak, amely sem a tenyészhalak szaporodásélettanára nincsenek jó hatással (csökken a spermatogenezis és az oogenezis), sem pedig a vágóállat vágási paramétereire (JOBLING *et al.* 1998, JOBLING 2001), a hasüregi zsír ugyanis a belekkel és a belső szervekkel együtt eltávolításra kerül, ezért ezzel arányosan csökken a kihozatal.

2.6.3. Vágási kihozatal vizsgálatok intenzíven nevelt süllők esetében

JANKOWSKA *et al.* (2003) összehasonlító vizsgálatokban mérték a testösszetételt, a filékihozatait, a hús színét, a szövetek kémiai összetételét és a zsírsavprofil intenzíven nevelt és vad állományokból származó süllőknél. A halak kondíciófaktorában és a vágási kihozatalban (tisztított törzs és filé) nem találtak különbséget, a halhús színében sem, azonban színárnyalatuk eltérő volt. Az intenzíven nevelt halak szöveteiben háromszoros mennyiségű nyerszsír tartalmat

mérték (2,87%) a vad halakhoz képest. A nyersfehérje és az ásványi anyag tartalomban viszont nem találtak különbséget. A zsírsavprofil vizsgálatakor megfigyelték, hogy a többszörösen telítetlen zsírsavak mennyiségében, a linolsav (n-3) és a linolénsav (n-6) mennyiségében, valamint az n-3/n-6 arányában nem volt kimutatható különbség, az intenzíven nevelt halak szöveteiben viszont magasabb eikozapentaénsav (EPA; 20:5n-3) és dokozahexaénsav (DHA; 22:6n-3) tartalmat mutattak ki a vadon fogott halakhoz képest.

KOWALSKA *et al.* (2011) 280 grammos süllőkkel végzett vizsgálataikban három különböző takarmány hatását vizsgálták a növekedési erélyre, a máj és a zsigerek szövettani állapotára, a filé kémiai összetételére és a vágási kihozatalra. A növekedés ütemében, a hasúri zsír mennyiségében nem találtak különbséget, a legalacsonyabb lipidtartalommal bíró takarmány esetében azonban a teljes testtömeg arányában a legnagyobb arányú nyúzott filé kihozatalt tapasztalták (48%). A legmagasabb lipidtartalmat azoknak a halaknak a teljes testében és zsigereiben mérték, amelyek takarmányában a legmagasabb volt a nyerszsírtartalom.

ZAKÉŠ *et al.* (2012) két különböző beltartalmú takarmány etetésének hatását vizsgálták recirkulációs rendszerben nevelt süllőknél (28 hónapos, átlagos testtömeg: 1,35 kg) a vágási kihozatalra. Eredményeik alapján sem a takarmányok, sem az ivarok között nem volt lényeges eltérést. Emellett mérték specifikus növekedési rátát (SGR), napi növekedési rátát (DGR) viscero-szomatikus indexet (VSI), hepato-szomatikus indexet (HSI) és gonado-szomatikus indexet (GSI) is és mindegyik esetében statisztikailag kimutatható eltérést mutattak ki. A testalkotók mérését az élőtömeg százalékos arányában kifejezve eltérést találtak a két ivar között a relatív zsigeri tömegben, illetve a zsigerelt törzs-, a fej nélküli zsigerelt törzs, a bőrös és a bőr nélküli filék (5%) tömegében is.

2.7. Éhezés következtében végbemenő élettani változások halakban

2.7.1. Élettani háttér

Az élő szervezetben környezeti és élettani hatások egyaránt előidézhethetnek mérsékelt metabolizmust, melyek lehetnek például az **anaerobiózis**, **dehidratáció**, **hideg hőmérséklet**, valamint az **éhezés** is. A természetben limitált táplálékellátottsággal minden élőlény szembesülhet, amely adott esetben, egy

populáción belül akár egyes egyedek elhullásához is vezethet. A legtöbb békés halfaj a téli hónapokban, illetve az ívási időszak alatt mellőzi a táplálékfelvételt, a vándorló halfajok pedig nem táplálkoznak az ívóhelyre történő útjuk során. Alkalmanként a tenyésztéstechnológia alatt is átélhetnek a halak éhezési időszakokat, akár stresszes környezetben, változó vízparaméterek esetén, vagy akár különböző megbetegedések esetén (BARCELLOS *et al.*, 2010; SRIDEE és BOONANUNTANASARN, 2012; NAJAFI *et al.* 2015). Halfarmokon is alkalmaznak a jobb növekedési mutatók elérésére rövidebb-hosszabb idejű teljes vagy részleges takarmánymegvonást (HAYWARD *et al.*, 1997; EROLDÖĞAN *et al.*, 2006). Ennek kedvező hatását leírták például csíkos sügéreken (*Morone saxatilis*), hiszen 4 hetes éhezés után 33%-kal nagyobb növekedési hormon (GH) szintet mértek az agyalapi mirigyben a folyamatosan etetett halakhoz képest (SMALL *et al.*, 2002). PAUL *et al.* (1995) vizsgálataiban 2 hetes takarmánymegvonást követően nagyobb növekedési erélyt és nagyobb energiatartalmat tapasztaltak alaszakai sárgaúszójú nyelvhalaknál (*Pleuronectes asper*), mint a kontroll csoportban.

2.7.2. Testtömegben bekövetkező változások

Megfelelő táplálékellátottság mellett az élőlények folyamatos táplálkozással biztosítják a túléléshez, illetve a reprodukcióhoz szükséges energiabevitelt. Ezáltal tartják fenn a szervezet dinamikus egyensúlyát, ahol az állati test teljes tömege és az energiabevitel egyensúlyban van a szervezet aktuális energiaigényével. Éhezés során viszont ez az egyensúly megbomlik (KLEIBER, 1975).

Az energiaegyensúly megbomlásának hatására az állati szervezetben számos változás következik be. Ennek legegyszerűbb és leggyakrabban dokumentált jelensége a test tömegének csökkenése. A különböző halfajok közt eltérő lehet a testtömegcsökkenés mértéke (6. táblázat), amely nagymértékben függ a kiindulási testtömegtől, a testhőmérséklettől és az evolúció során kialakult adaptációs mechanizmusoktól. Az élősúly csökkenéséből következően a halak kondíciófaktora, illetve egyéb számított testarányai, mint például a viscero-szomatikus index (VSI), illetve a hepato-szomatikus index (HSI) is változik (HUNG *et al.*, 1997).

6. táblázat. Sügérfélék testtömeg veszteségének mértéke éhezés hatására

Halfaj	Kiindulási méret	Nap	Testtömeg veszt. (%)	Napi tt. veszt. (% nap ⁻¹)	Forrás
Csíkos sügér	270,00 g	30	17	0,6	SMALL <i>et al.</i> (2002)
Barramundi	n.a.	8	4	0,5	JUHÁSZ <i>et al.</i> (2013)
Csíkos sügér hibrid (<i>Morone saxatilis</i> × <i>Morone chrysops</i>)	n.a.	8	8	1	JUHÁSZ <i>et al.</i> (2013)
Csapósügér (15 °C)	3,03 g	13	12	0,9	MEHNER és WIESER (1994)
Csapósügér (20 °C)	4,00 g	13	14	1,1	MEHNER és WIESER (1994)
Tilápia (♀)	50,40 g	45	16	0,3	DE SILVA <i>et al.</i> (1997)
Walleye	10,4±0,6 cm	42	25	0,6	CZESNY <i>et al.</i> (2003)

A testtömegben bekövetkező változásokat a különböző halfajok esetében azonban csak bizonyos fenntartásokkal lehet összehasonlítani, azok ugyanis erősen eltérőek lehetnek, továbbá olyan környezeti tényezők is befolyásolják ezeket az eredményeket, mint például a kiindulási testtömeg, a víz hőmérséklet, evolúciós adaptációk, továbbá az egyedek kora és tápláltsági állapota (NAVARRO és GUTIÉRREZ 1995). Az egyes halfajok abban is különböznek, hogy milyen módon védik energiatartalékaikat az éhezés alatt (MCCUE 2010). Több faj rendelkezik élettani, sejtszintű vagy molekuláris stratégiákkal, abból a célból, hogy energiaszükségletét az adott időszak alatt csökkentse (LAND és BERNIER 1995).

Az éhezés toleranciájának képességében a gerincesek között jelentős különbség mutatkozik. Néhány kistestű madár és emlős csak egy napig képes elviselni a táplálék hiányát, míg számos kígyó- és békafajról leírták, hogy akár két éves éhezést is képesek túlélni, és a legtöbb halfaj is képes akár hosszabb távon tolerálni a táplálékhiányos időszakokat (PAUL *et al.* 1995; COLLINS és ANDERSON 1997; POWER *et al.* 2000). Az éhezés toleranciájának dokumentált „rekordját” az európai angolna (*Anguilla anguilla*) tartja nem-hibernált állapotban 1.594 nap-al (BOËTIUS és BOËTIUS, 1985). Az éhezés toleranciája nagymértékben függ a testhőmérséklettől, ezért poikiloterm élőlényeknél közvetlenül a környezettől, halak esetében tehát a víz hőmérsékletétől. Az ún. „hidegvérű” állatfajok lassabb tömegcsökkenéssel akár hosszabb éhezési időtartamot is képesek tolerálni, mint a „melegvérűek”. Számos halfajról írták le, hogy több mint 100 napos éhezést is túlélnek, amire viszont csak néhány melegvérű faj képes, azok is csak a hibernációs időszak alatt (MCCUE, 2010).

A szervezet fő energiaforrásai a **szénhidrátok**, a **lipidek** és a **fehérjék**, melyek különböző energiatartalommal rendelkeznek, ezáltal eltérő hatással vannak az állati

testben bekövetkezett változásokra és azok arányaira. Az éhezés hatására bekövetkező testtömeg csökkenés a különböző szövetekben és szervekben bekövetkező változások eredménye. Az egyes szervek és szövetek között azonban eltérő mértékű változások mutatkoznak, amely eltérések funkcionális fontossági sorrendet tükröznek. Számos hidegvérű és melegvérű állatnál leírták, hogy éhezés ideje alatt az energia bevitel csökkenésére először a tápcsatorna szöveteiben mutatkozik változás (KARASOV *et al.*, 2004; OSTASZEWSKA *et al.*, 2006). A májban és a zsírszövetben lassabb, de jelentős súlycsökkenés csak ezt követően megy végbe (COOK *et al.*, 2000). Néhány állatfajnál a vázizomzat jelentős fehérjetartalékként szolgál az éhezés alatt. Az olyan létfontosságú szervek, mint például az agy, a szív, a szaporítószervek illetve a vese, esetleg nem is mennek át mérhető csökkenésen, sőt a testtömeghez viszonyított arányuk ebből kifolyólag akár még növekedhet is, ami arra enged következtetni, hogy a szervezet védi ezeket a szerveket a katabolikus folyamatoktól, vagy azok csak sokkal lassabban és később mennek végbe (MCCUE, 2010).

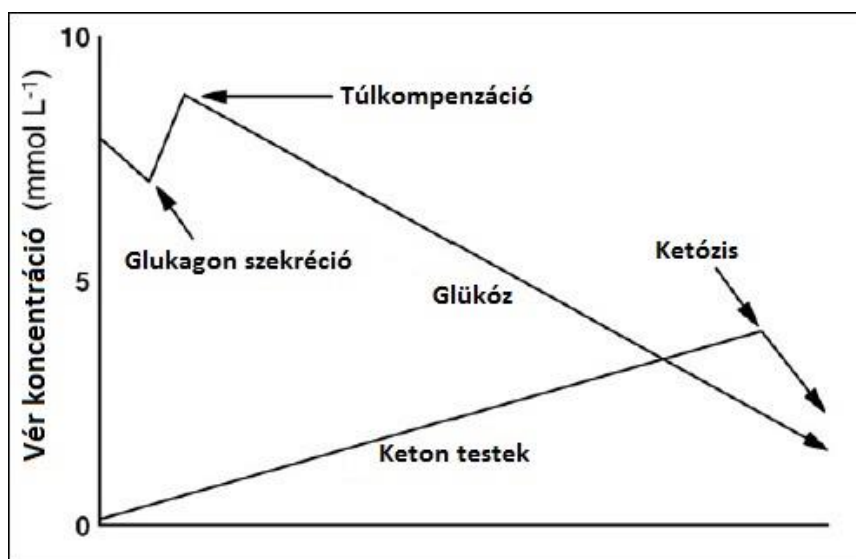
Az elmúlt évtizedekben számos alkalommal vizsgálták az éhezés élettani hatásait és a szervezet metabolikus válaszait (INCE és THORPE 1976; KHEYALI 1990; CSENGERI 1996; FIGUEIREDO-GARUTTI *et al.* 2002; FALAHATKAR 2012; CHATZIFOTIS *et al.*, 2018). Azonban csak az utóbbi évtizedben foglalkozott néhány kutatás az éhezés okozta hematológiai, immunológiai (MORSHEDI *et al.* 2011; CARUSO *et al.* 2010, 2011, 2012), hormonális (BLASCO *et al.* 1992) illetve biokémiai paraméterekkel (BARCELLOS *et al.* 2010), vagy a szervezet antioxidáns védelmi mechanizmusaival (PASCUAL *et al.* 2003; MORALES *et al.* 2004; ZHANG *et al.* 2008; FRICK *et al.* 2008b; BAYIR *et al.* 2011; DAVIS és GAYLORD 2011; FENG *et al.* 2011).

2.7.3. A szervezet energiatartalékainak felhasználása

2.7.3.1. Glükóz

Éhező állatokban a leggyakrabban mért élettani paraméter a vér glükóz-szintje, hiszen táplálkozás hiányában a vérben keringő glükóz mennyisége, majd annak csökkenése, szinte azonnal mérhető. Akut hipoglikémia esetén a szervezet természetes reakciója, hogy a hasnyálmirigy Langerhans szigeteinek alfa sejtjeiből glukagont választ el (2. ábra), ami fokozza a májban a glikogenolízist és a glükoneogenezist (HUSVÉTH, 2000). Ennek hatására a májsejtek aminosav-

permeabilitása és a glükogenetikus aminosavaknak glükózzá történő átalakulása fokozódik, annak érdekében, hogy a szervezet minél hatékonyabban visszaállíthassa a vér éhezés előtti glükózsintjét.



2. ábra A vérplazma glükóz és keton test koncentrációjának változása éhezés hatására (MCCUE, 2010)

GILLIS és BALLANTYNE (1996) tavi tokban (*Acipenser fulvescens*) kimutatták, hogy képesek a vérplazma glükóz szintjét közel azonos szinten tartani még 60 napos éhezés során is. Figyelemre méltó továbbá az a tény is, hogy számos kutató kimutatta - mint például CHAVIN és YOUNG (1970) aranyhalban (*Carassius auratus*), WOO és CHEUNG (1980) foltos kígyófejű halban (*Ophiocephalus maculatus*), FIGUEIREDO-GARUTTI *et al.* (2002) *Brycon cephalus*-ban, illetve SAKAMOTO és YONE (1978) északi durbincsban (*Pagellus bogaraveo*), hogy az éhezés okozta hipoglikémiára a szervezet képes úgy reagálni, hogy a vér glükóz szintjét az éhezés előtti állapotot meghaladó szintre emeli. Ezt a folyamatot nevezik 'túlkompenzációnak' (MCCUE, 2010).

2.7.3.2. Glikogén

Az éhező gerinces állatok glükóz-6-foszfát hiányában nem képesek az izomszövetben lévő glikogént felhasználva visszaállítani a vér csökkent glükóztartalmát, annak ellenére, hogy a fokozott izom-glikogenolízis azt időlegesen képes lenne visszaállítani. A legtöbb állati szervezet képes csökkenteni, sőt akár teljes mértékben fel is használni az izom és a máj glikogéntartalékait, azonban

néhány halfaj, mint például a kongói götehal (*Protopterus dolloi*) és egyes gerinctelen fajok (FRICK *et al.* 2008a,b) erre nem képesek. A tartalékok visszaépítésének képességében az egyes fajok között jelentős különbségek mutatkoznak az éhezés előrehaladtával, mert glükoneogenezissel az izom és a máj glikogén tartalékainak veszteségét néhány állat csak részben, míg mások akár teljes mértékben is képesek visszaépíteni (MCCUE, 2010). Mindemellett az állati szervezetben az éhezésre reagálva katekolaminok (adrenalin, noradrenalin) szabadulnak fel, amelyek a szimpatoadrenális rendszeren keresztül serkentik a glikogenolízist, illetve azt követően ACTH hatására megindul a kortizol szintézise és elválasztása, amely fokozza a szervezet glükogenetikus aminosavainak és lipidjeinek glükózzá történő alakítását (JANSSENS és WATERMAN, 1988).

Az állati szervezet szénhidrát anyagcseréjét alapvetően két hormon befolyásolja: az inzulin és a glukagon. A *pancreas* ezeket folyamatosan választja el, ezért ilyen vizsgálatok során célszerű a két hormon arányának vizsgálata. Hosszabb idejű éhezés során az inzulin és a glukagon elválasztása egyaránt megnövekedhet, ugyanis az éhezés alatt a szervezet igyekszik a glikogéntartalékait folyamatosan visszatermelni, ilyenkor pedig már a fehérjék, pontosabban a glükogenetikus aminosavak lesznek az elsősorú metabolikus energiaforrások. Ezekben az esetekben a glükoneogenezist a glukagon stimulálja, míg az inzulin az ily módon képződött glükózt felhasználva a glükogenezisért felelős. A vér pillanatnyi glükózszintjének mérésével viszont a glükózfelhasználást és a glükoneogenezis mértékét nem lehet megfelelően meghatározni (MCCUE, 2010). Halaknál, vagy más gerinces fajok esetében is az éhező szervezet szénhidrátmetabolizmus-szabályozásának vizsgálatára olyan glikolitikus enzimek, mint a hexokináz, a glükokináz és a foszfofruktokináz (MOON, 1983; MENDEZ és WIESER, 1993, SOENGAS *et al.*, 1996, 1998) illetve a glükoneogenetikus enzimek, mint a glükóz-6-foszforiláz, a fruktóz-1,6-biszfoszfátáz, a foszfoenolpiruvát karboxikináz, a glicerol-3-foszfát dehidrogenáz illetve különböző transzaminázok (MOON, 1983; FOSTER és MOON, 1991; SEGNER *et al.*, 1997) aktivitásának mérése alkalmasak. Eddig már számos éhező állatban dokumentálásra került a glikolitikus enzimek aktivitásának csökkenése és a glükogenetikus enzimek aktivitásának egyidejű növekedése, azonban a vizsgálati eredmények között jelentős faji eltérések mutatkoztak (MCCUE, 2010).

2.7.3.3. Lipidek és zsír metabolitok

A szervezet energiaforrásai közül, a zsírszövetekben tárolódó lipidek jellemzője, hogy magas az energiatartalmuk, de alacsony a víztartalmuk. A halak - mint a legtöbb gerinces - több helyen is tárolnak zsírt a szervezetükben: így az izomszövetben, a hasüregben és a bőr alatti szövetekben. A test zsírdepójának mennyisége a testtömeg viszonylatában fajonként eltérő (1-30%), azonban ez még azonos faj esetében is eltérő lehet a tápláltsági állapottól függően (pl. a sovány ponty zsírtartalma alig 2%, a tavi – főleg természetes táplálékon nevelt - ponty 9-14%, túl hizlalt állományban azonban akár 20%). A különböző halfajok az éhezés ideje alatti időszakokban eltérő zsírdepóból mobilizálnak. Vizában (*Huso huso*), fehér tokban (*Acipenser transmontanus*) illetve rózsaszínű durbincsban (*Pagrus pagrus*) főleg a hasúri zsír mennyiségének csökkenését figyelték meg (FALAHATKAR, 2012; CARUSO *et al.*, 2012; HUNG *et al.*, 1997), az atlanti lazac (*Salmo salar*) viszont elsősorban az izomszövet zsírtartalmát mobilizálja (EINEN és THOMASSEN, 1998; EINEN *et al.*, 1998). Éhezés következtében megnövekszik a hormon-szenzitív lipoprotein lipáz által a glicerinnel és a nem-észterifikált zsírsavaknak (NEFA) a trigliceridraktárakból történő mobilizációja annak érdekében, hogy a mitokondriumban a zsírsavak β -oxidációval energiatermelésre használódjanak fel (CLARENBURG, 1992).

Jelentős különbségek mutakozhatnak továbbá az egyes halfajok között az éhezés hatására a szervezet zsírdepóiban bekövetkezett mennyiségi változásokban is. A legtöbb hidegvérű faj tolerálni képes a zsírtartalékaiban bekövetkezett nagyobb, akár 20-70%-os veszteséget is (SATO *et al.*, 1984; SHOEMAKER *et al.*, 2003; SIMPKINS és HUBERT, 2003), amelyből fajonként szintén jelentős eltérést mutathatnak az intramuszkuláris zsír mennyiségében bekövetkezett változások. Az európai angolna (*A. anguilla*) húsában például az éhezés alatt kétszeresére nő a lipid tartalom (MOON, 1983), míg jundiában (*Rhamdia hilarii*) és koreai-sziklahalban (*Sebastes schlegeli*) ebben a paraméterben akár 50%-os csökkenést is találtak (MACHADO *et al.*, 1988; YI és CHANG, 1994). Ezek a különbségek feltehetően az izomzat zsírsav-összetételében bekövetkező változásokkal magyarázhatók (MCCUE, 2010).

Gyakran használják a vérben keringő **zsír-metabolitok** (glicerin, zsírsavak és lipoproteinek) mérését annak megállapítására, hogy mely lipidek mobilizálódnak az éhezés ideje alatt, azonban amíg a vérplazma szubsztrátjainak mennyisége jelentős

mértékben változhat az éhezés ideje alatt, azok mértéke nem ad információt arról, hogy ezt a változást azok mobilizálódása, vagy éppen oxidációja okozta-e. A fokozott lipid-mobilizáció éppúgy előidézhetheti a vérben áramló trigliceridek megnövekedett szintjét, mint például a fokozott zsír-katabolizmus. Miután a különböző éhező állatoknál az eltérő triglicerid szintek eltérő válaszokat válthatnak ki (fogyást vagy éppen gyarapodást), addig más metabolitok, mint például a glicerin és a szabad zsírsavak (NEFA) éhezés alatti változásai már sokkal kiszámíthatóbb eltérést mutatnak. A növekvő vér-glicerin szintet széles körben mérték éhező állatokban, az állati szervezetben ugyanis a glicerin fontos glükogenetikus prekursor. A gerincesek közül több halfajnál is bizonyították (angolna, vörös durbincs, *Brycon cephalus*, szivárványos pisztráng), hogy éhezés következtében eleinte a vérplazma szabad zsírsavjainak (NEFA) növekedése tapasztalható, ezt követően annak mérsékelt csökkenése, majd hosszú idejű éhezéskor ismét növekedése figyelhető meg (LARSSON és LEWANDER, 1973; WOO és MURAT, 1981; FIGUEIREDO-GARUTTI *et al.*, 2002; LEATHERLAND és NUTI, 1981). A vérplazma magas NEFA szintje hosszabb távon általában a nagyarányú lipid-mobilizáció eredménye (MCCUE, 2010).

ZAJIC *et al.* (2012) szerint a ponty (*Cyprinus carpio*) hosszan tartó téli éhezése során elsősorban telített zsírsavait használja fel. EINEN *et al.* (1998) méréseiben, lazacban is először a telített zsírsavak aránya csökkent, miközben az egyszeresen (MUFA) és többszörösen telítetlen zsírsavaké (PUFA) növekedett. DE SILVA *et al.* (1997) éhező hibrid tilápia (*Oreochromis mossambicus* $\times$ *Oreochromis niloticus*) májában ugyancsak növekedést mértek a PUFA részarányában. Pontyban azt is megfigyelték, hogy éhezés ideje alatt, a szervezet energiatermelésre az egyszeresen telítetlen zsírsavakat, főleg az olajsavat használta fel, a többszörösen telítetlen zsírsavak mennyisége viszont nem változott (CSENGERI, 1996).

A β -oxidáció egy zsírsavakat lebontó oxidációs anyagcsereút, amelynek során energia szabadul fel a mobilizálódott szabad zsírsavakból keletkező acetát hatására. A folyamat során a nem-észterifikált zsírsavláncon oxigénatom jelenik meg a karboxilcsoporthoz képest a második szénatomon, amely a koenzim-A-hoz csatlakozva acetil-koenzim-A-ként leválik. Ily módon a katabolikus folyamat során a két szénatommal rövidebb lánc ismét koenzim-A-hoz csatlakozva további acetil-KoA-kat alkot, amelyek belépnek a Szent-Györgyi-Krebs-ciklusba és energiatermelés során CO_2 -á oxidálódnak. Ezalatt a főleg májban, és részben a vesékben lezajló folyamat során viszont ketontestek is szintetizálódhatnak, mert megfelelő szubsztrát - ebben az esetben oxálecetsav - hiányában két acetil-KoA

molekula a β -ketotioláz segítségével acetoacetyl-KoA-vá alakul, melyből a 3-hidroxi-3-metil-glutaril-KoA (HMG-KoA) szintetáz segítségével glutársav, majd HMG-KoA liáz hatására acetecetsav keletkezik, amiből további ketontestek keletkezhetnek, így például dekarboxilációval aceton, illetve redukcióval D- β -hidroxi-vajsav (WUNDERLICH és SZARKA, 2014).

2.7.3.4. Ketontestek

Az állati szervezetben hosszabb idejű éhezés során, amikor a vérben keringő glükóz már elfogyott és a glikogén raktárak is kimerültek, a szervezet legfőbb energiaforrásává a **ketontestek** válnak, amelyek elsősorban azoknál a szöveteknél nagy jelentőségűek, amelyek nem képesek közvetlenül zsírsavakat felhasználni. Ilyen például az idegszövet (a zsírsavak nagy része ugyanis nem jut át a vér-agy gáton), vagy a szívizomzat. Bár hidegvérűeknél jelentősen kisebb méretűek ezek a kritikus szövetek, de ennek ellenére feltételezhető, hogy a keton katabolizmus (ketolízis) halaknál is csak kevésbé kritikus élettani folyamat (MCCUE, 2010). Néhány kutatási eredményből arra a megállapításra követhetjük, hogy halaknál (pl. atlanti tőkehal) az éhezés időtartama alatt a ketontesteknek nincs energiaforrás szerepük (BLACK és LOVE, 1986). ZAMMIT *et al.* (1979) szerint, bár a valódi csontshalak rendjébe (*Teleostei*) tartozó halfajok esetében nem, de a porcos halak osztályába tartozó cápák és ráják alosztály (*Elasmobranchii*) fajaiban éhezéskor az izomzat fontos tápanyagforrásai a ketontestek. Ezt a feltevést DE ROOS, (1994) mérései is alátámasztják, ugyanis éheztetett tuskécápák (*Squalus acanthias*) vérében kezdetben a D- β -hidroxi-vajsav és az acetecetsav 4:1 arányban volt jelen, de az éhezés előrehaladtával mindkét ketontest szintje megnövekedett. SINGER *et al.* (1990) tavi tok (*A. fulvescens*) szöveteiben jelentős β -hidroxi-vajsav dehidrogenáz aktivitást mértek, amiből ketolízisre utaló aktivitás feltételezhető.

Összehasonlító tanulmányok kimutatták, hogy halakban elhanyagolható mértékű az agy energia ellátása szempontjából a glükóz oxidációról ketontestekre való élettani átállás. Mérhető szintű növekedést írtak le azonban atlanti lazacban (*S. salar*) és D- β -hidroxi-vajsav szint enyhe emelkedését találták szivárványos pisztráng (*Oncorhynchus mykiss*) agyában (SOENGAS *et al.*, 1996, 1998). Éhező pontyokban (*C. carpio*) bár a vérplazmában és a májban kimutatható volt az acetecetsav, de annak mértéke a nem éhező egyedekével közel azonos volt (SEGNER *et al.*, 1997). Kongói gőtehalban (*P. dolloi*) pedig leírták, hogy bár képes hasznosítani a D- β -

hidroxi-vajsavat, de éhezéskor nem mutatkozott mennyiségi változás (FRICK *et al.*, 2008b). WOO és MURAT (1981) rózsás tengeri durbincsban (*Chrysophrys major*) viszont a vérplazma csökkenő szabad zsírsav és D- β -hidroxi-vajsav szintjét mérték, mialatt a glükóz és laktát szintje nem változott.

2.7.3.5. Fehérje anyagforgalom

A **fehérjéknek**, mint a szervezet utolsóként felhasznált energiaforrásainak lebontási folyamatát számos kutató vizsgálta hosszú idejű éhezés, illetve éheztetés következtében, továbbá azt az élettani folyamatot, amelynek során a zsírkatabolizmusról a szervezet átvált a fehérjék bontására. Ez azonban csak akkor következik be, ha az állati szervezetben egy kritikus alsó határértéket ér el a test zsírtartalma. RIOS *et al.* (2002) megfigyelései szerint farkaslazacokban (*Hoplias malabaricus*), hosszútávú éhezés során csak azután kezdett a halak szervezete izomfehérjét mobilizálni, amikor egyéb energiaraktáraik már teljesen kimerültek.

Optimális esetben fehérjeegyensúly áll fenn az állati szervezetben, amikor közel egyenlő mértékű a fehérjeszintézis és a fehérje lebontás. Eltérő lehet azonban a különböző fehérjék szintézisének és lebontásának mértéke, mivel az függ a szervezetben betöltött funkciójuktól. Hosszútávú éhezés hatására viszont negatív fehérjeegyensúly következik be, amikor a szervezet már több fehérjét bont le, mint amennyit ugyanazon idő alatt szintetizál. A fehérje-katabolikus folyamatok ebben az esetben hatással vannak a szöveti enzimszintekre, a vérben keringő fehérjemetabolitok mennyiségére, illetve a szövetek fehérjetartalmára, továbbá a szervezet csökkent nitrogén kiválasztásának mennyiségi változásaira egyaránt (SHIMENO *et al.*, 1990; FOSTER és MOON, 1991). Már régóta használják a vérben keringő fehérje és szabad aminosav szintjének mérését annak megállapítására, hogy mely fehérjéket és milyen mértékben mobilizálja a szervezet az éhezés hatására. Ezek az értékek azonban - akárcsak a zsírmolekulák esetében - arról, hogy éppen az adott fehérjemolekula mobilizációja, vagy oxidációja történik-e, nem adnak elegendő információt (MCCUE, 2010).

Jelentős különbség mutatkozik éhezés során a hideg és melegvérű fajok között a vérben mérhető fehérjék és aminosavak mennyiségének alakulásában. Több melegvérű állatfajban növekvő értékeket mutattak ki, halaknál viszont legtöbbször csökkenés tapasztalható. SHIMENO *et al.* (1990) pontyban (*C. carpio*), WOO és MURAT (1981) rózsás tengeri durbincsban (*C. major*) mértek csökkent értékeket,

SHOEMAKER *et al.* (2003) pedig csatornaharcsában (*Ictalurus punctatus*), az éhezés negyedik hetében, mutattak ki szignifikáns mértékű aminosav-csökkenést.

Szubsztrátként, a szervezet glükoneogeneziséhez az **aminosavak** közül az ún. glükogenetikus aminosavak alkalmasak. A test fehérjéinek - vázizomzat - legnagyobb hányadát alkotó fehérjék döntően alanin és a glutamin aminosavakból állnak. A vér éhezés alatti monitorozásakor ebből kifolyólag gyakran használják ennek a két aminosavnak a mérését (RUDERMAN és BERGER, 1974; FELIG és POZEFSKY, 1970).

Az állati szervezetben lezajló **anyagcsere-folyamatok végtermékei** a víz, a szén-dioxid és a különböző nitrogéntartalmú anyagok. A vízi szervezetekben - így halakban is - a szervezet nitrogéntartalmú anyagcsere-végterméke elsősorban az **ammónia** (NH_3), de jelentős mennyiségben **karbamid** [$\text{CO}(\text{NH}_2)_2$] is keletkezik. Éhezés során rendszeresen vizsgált érték a vér karbamid-nitrogén (BUN) szintje, amelyben azonban az egyes halfajok között jelentős eltérés lehet, akár csak a nem éheztetett állatok vér ammónia és karbamid tartalmában (MCCUE, 2010). Növekvő BUN szintet mértek például éhezés hatására csukában (*Esox lucius*), éhező melegvérű állatokban azonban legtöbbször inkább csökkenés volt tapasztalható (KRISTOFFERSSON és BROBERG, 1971).

PUSEY (1986) szerint a nitrogén kiválasztás mennyisége az éhezés előrehaladtával fajonként eltérően változhat, folyamatosan növekedhet, vagy éppen stagnálhat, attól függetlenül, hogy az állati szervezetben a hagyományos sorrend szerint először a szénhidrátokat katabolizálja, majd ezt követően a zsírokat és csak ezután a fehérjéket. Angolnában például INUI és OSHIMA (1966) szignifikáns mértékben csökkenő nitrogén kiválasztást mértek éhezés hatására. MARTINEZ DEL RIO *et al.* (2009) kutatásai alapján, a fehérjék és aminosavak éhezés alatti dinamikájának vizsgálatára a komponens-specifikus stabil izotóp-analízis (CSIA) vizsgálat lehet a legalkalmasabb.

2.7.3.6. Vízforgalom

Az éhezés következtében a szervek és szövetek **víztartalma** is megváltozik, ennek következtében tömegcsökkenésen mennek keresztül. Bár a víz önmagában nem szolgáltat energiát, több publikációban is megemlítik, hogy éhezés hatására megnövekedett egyes szervek és szövetek víztartalma. MOON (1983) amerikai angolnában (*Anguilla rostrata*), FRICK *et al.* (2008a) kongói götőhalban (*P. dolloi*),

WOO és CHEUNG (1980) foltos kígyófejű halban (*O. maculatus*), YI és CHANG (1994) pedig koreai-sziklahalban (*S. schlegeli*) tapasztalták ezt az élettani változást.

BLACK és LOVE (1986) atlanti tőkehalakkal (*Gadus morhua*) végzett kísérletei alapján leírta, hogy ha a szöveti víztartalom 81% fölé emelkedik, az arra utal, hogy az állat éhezési időszakon ment keresztül. A megnövekedett víztartalomban, az egyes izomtípusok között is különbségeket tapasztaltak: a vörös izomban 85%-os, a fehér izomban pedig 88%-os szöveti víztartalmat mértek 155 napos éhezést követően.

A folyamat élettani magyarázata ugyan pontosan még nem ismert, de néhány gerinctelen fajnál már leírták, hogy a szervezet, a szövetek éhezés okozta metabolikus veszteségeit vízzel helyettesíti, így nincs testtömeg veszteség. Az egyik lehetséges magyarázat lehet a folyamatra az is, hogy a nagy mennyiségben megjelenő metabolitok következtében megnövekedett ozmotikus nyomás idézi elő a víz beáramlását a szövetekbe. A másik magyarázat szerint pedig a sejtek azért helyettesítik az éhezés hatására bekövetkező katabolizmus okozta hiányt vízzel, hogy megőrizzék méretüket és így az éhezés előrehaladtával is zavartalanul tovább működhessenek (McCUE, 2010).

A vérben levő alakos elemek és a plazma arányát a **hematokrit** (HTK) értékkel jellemzik. A vízforgalommal összefüggésben utalni kell ennek értékére is, mivel a vérben ez jelzi a víztartalom változását. Ebben az arányszámban bekövetkezett változásokat többen is leírták éhezésnek kitett állatokban. WOO és CHEUNG (1980) foltos kígyófejű halban (*O. maculatus*), KAMRA (1966) atlanti tőkehalakban (*G. morhua*) mért hematokrit érték csökkenést, GILLIS és BALLANTYNE (1996) pedig 60 napos takarmánymegvonás után tavi tokban (*A. fulvescens*) talált szignifikánsan alacsonyabb HTK szintet. Hosszú ideje éhezett farkaslazacokban (*H. malabaricus*) is alacsonyabb hematokrit értéket mértek, de emellett csökkent vörösvérsejt számot is regisztráltak, ami azonban az újraetetését követően sem állt vissza normál értékre (RIOS *et al.*, 2002). SHOEMAKER *et al.* (2003) csatornaharcsákban (*I. punctatus*) szignifikáns mértékben megnövekedett haemoglobin szintet mértek 4 hetes éheztetés után, amelyből szintén a csökkent víztartalomra következtettek.

Az állati szervezetben az éhezés alatt - függetlenül a változás irányától - a hemoglobin koncentráció általában egyirányban változik a hematokrit szinttel, amit már rózsás tengeri durbincsban (*C. major*) (SAKAMOTO és YONE, 1978), és farkaslazacokban (*H. malabaricus*) (RIOS *et al.*, 2002) is leírtak. Csukákkal végzett kísérletei alapján INCE és THORPE (1976) a csökkent hematokrit és hemoglobin koncentrációt az éhezés által bekövetkező csökkent mértékű vörösvérsejt-

képződésnek (eritropoézis) tudta be. Ugyan még nincs egyértelműen bizonyított magyarázat arra vonatkozóan, hogy pontosan milyen folyamat áll a hematokrit szint változása mögött, de feltételezhetően a test víztartalmával áll összefüggésben (MCCUE, 2010).

2.7.3.7. Ásványianyag tartalom

A szervek és szövetek relatív **ásványianyag** tartalmának is legtöbbször növekedését írták le, hasonlóan a szöveti vízhez. Éhezést követően, a megnövekedett szöveti víztartalom mellett WILKINS (1967) nagyobb hamutartalmat is mért négy hónapig éheztetett heringekben (*Clupea harengus*), akárcsak STIRLING (1976) farkassügereken (*Dicentrarchus labrax*), illetve COOK *et al.* (2000) transzgénikus atlanti lazacokban (*S. salar*). A legtöbb vizsgálat során csak a halhús vagy teljes test nyershamu tartalmát mérték, azonban CZESNY *et al.* (2003) északi süllőkben – walleye-ban - (*S. vitreus*), az ásványianyagokat külön is vizsgálva, 6 hetes táplálékmegvonás után, szignifikánsan nagyobb nátrium, cink, foszfor, kalcium és magnézium szinteket mértek. A relatíve megnövekedett ásványianyag tartalmat a testtömegben bekövetkezett csökkenésnek tudták be.

Az ásványi anyag ellátottság zavara - mint például az éhezés - során jelentős mértékű mobilizációra van szükség, így például számos halfajban ilyenkor a szálkák szolgálnak elsődleges kalcium forrásként. Kifejezetten fiatal állatokban nagy jelentőségű, hogy a szervezet folyamatosan fenntartsa az esszenciális mikroelemek mennyiségét, hiszen ilyenkor még gyors és nagyobb arányú a nagy ásványianyag tartalmú szövetek (csont, vér) fejlődése. BOËTIUS és BOËTIUS (1985) európai angolnában (*A. anguilla*) extrém hosszú időtartamú (1594 nap) éheztetést követően jelentős csonttömegvesztést írtak le, feltehetően amiatt, mert a halak szervezete eddigre már teljes mértékben kimerítette egyéb tartalékait.

2.7.3.8. Nukleotid anyagforgalom

Az éhező szervezet szerveinek és szöveteinek változásaiba a **DNS** és **RNS** szintek mérése szintén betekintést nyújthat. A sejtek DNS tartalma viszonylag állandó, így BLACK és LOVE (1986) szerint, ha egy szövetben csökken a DNS mennyisége, akkor ez azt jelenti, hogy éhezés következtében vagy a sejtek száma, vagy azok mérete csökkent. Az állati szövetben a sejtek RNS szintjének mérését

általában a fehérjeszintézis vizsgálatára használják (LYNDON *et al.*, 1992), azonban McMILLAN és HOULIHAN (1988) szívárványos pisztránggal (*O. mykiss*) végzett vizsgálataik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy az RNS mennyiségének mérése önmagában nem jelző értékű a fehérje szintézis vizsgálatához.

2.7.3.9. Lipidperoxidációs folyamatok

Az éhezés, mint **stresszhatás**, jelentősen módosítja a szervezet biokémiai folyamatait. A szervezetben lezajló katabolikus folyamatok következtében többek között fokozódik a lipidperoxidáció, amelynek során a lipidmolekula szabadgyök-állapotba kerülve peroxigyököt képez. A lipidperoxidáció során, az oxigén szabadgyök, annak érdekében, hogy növelje kvantummechanikai stabilitását, elektront, azaz H^+ iont von el a zsírsavaktól. Károsíthatja továbbá a sejtalkotókat, a fehérjéket, a nukleinsavakat és egyéb lipideket is, ami egyes sejtstruktúrák károsodása mellett olyan jelátviteli utak aktiválásához is vezethet, amelyek végül apoptotikus vagy nekrotikus sejthalálhoz vezetnek (HALLIWELL és GUTTERIDGE, 2000). A szabadgyökök káros hatásai ellen egy hatékony védelmi mechanizmus alakult ki, amelyet az antioxidáns enzimek, és a táplálékkal felvett, valamint a szervezetben képződő antioxidáns molekulák biztosítanak (MÉZES és MATKOVICS, 1988).

Az enzimatisz védelemben a következő enzimek vesznek részt: **szuperoxid-diszmutáz (SOD)** – bontja a hidrogén-peroxidot (H_2O_2) és nem reaktív oxigént (O_2) képez a szuperoxid gyökök ($\cdot O_2^-$) dizmutációjával; a **glutation peroxidáz (GPx)** – a lipid peroxidokat és a hidrogén-peroxidot redukálja vízzé és lipid alkoholokká, miközben a glutationt (GSH), glutation diszulfiddá (GSSG) oxidálja; a **kataláz (CAT)** – intracelluláris antioxidáns enzimként elsősorban a peroxiszómákban és a citoszolban található, és a hidrogénperoxid redukcióját katalizálja vízzé és oxigénné. Ide tartozik továbbá a **glutation S-transzferáz (GST)**, amelynek hatására a GSH oxidációjával a lipid hidroperoxidok redukálódnak, valamint a **glutation reduktáz (GR)**, amely az oxidált glutation NADPH függő redukcióját katalizálja glutationná, fenntartva ezzel a szükséges redukált GSH szintet, amely elengedhetetlen a GSH redox ciklusához (HALLIWELL és GUTTERIDGE, 2000).

A redukált glutation (GSH) a szelén-függő glutation peroxidáz (GPx) enzimek kosubsztrátja. A szervezet védelmi mechanizmusa az oxigén szabadgyökökkel szemben csak a GSH megfelelő mennyiségének jelenlétében valósulhat meg, vagyis

a sejtekben a GSH koncentrációjának csökkenése szignifikáns mértékben csökkenti a GPx aktivitást elsősorban a májban, de más szövetekben is. Az éhező állat szervezetében a csökkent GPx aktivitás a szabadgyökök által előidézett lipidperoxidáció növekvő intenzitását eredményezi, ebből következően pedig szignifikáns mértékben nő a lipidperoxidációs folyamatok metastabil végtermékeinek koncentrációja is. Erre utalnak az éhező állatok májából kimutatható malondialdehid (MDA) és a 4-hidroxi-2-nonenál (HNE) megnövekedett szintje is (HALLIWELL és GUTTERIDGE 2000).

A kis molekulású antioxidánsok, így a redukált glutation (GSH), az α -tokoferol (E-vitamin), illetve az aszkorbinsav (C-vitamin) is fontos tagjai a biológiai antioxidáns védelmi rendszernek. Éhezés során ezeknek a mennyisége is csökkenést mutat (BUETTNER, 1993).

MORALES *et al.* (2004) fogasdurbincskon (*Dentex dentex*) végzett vizsgálataik alapján, éhezéskor megnövekedett lipidperoxidációs folyamatokat és az antioxidáns védelem növekvő mértékét mérték, de emellett 53%-al csökkent glutation reduktáz (GR) aktivitást találtak. Újraetetés követően azonban ezek az értékek visszaálltak a kiindulási szintre. BAYIR *et al.* (2011) ugyanakkor sebes pisztrángban (*Salmo trutta*) visszafordíthatatlan oxidatív károsodást tapasztaltak a májban. Az antioxidáns enzimek közül a szuperoxid-diszmutáz (SOD) és a glutation peroxidáz (GPx) aktivitása táplálék hiányában viszonylag gyorsan nő, amint azt ZHANG *et al.* (2008) már három nap éhezés után kimutatták sárga árnyékhalak (*Pseudosciaena crocea*) májában. Egyes szerzők szerint a glükóz-6-foszfát dehidrogenáz (G6PDH) anzim szintén nagy jelentőséggel bír a halak antioxidáns védelmi folyamataiban (VIGANO *et al.*, 1993; BARROSO *et al.*, 1998; METÓN *et al.*, 2003), amelynek biokémiai magyarázata az, hogy ez biztosítja az oxidálódott glutation (GSSG) redukációjához szükséges hidrogént NADPH termelés révén.

Az antioxidáns védőrendszer enzimatisz védelmi vonalában jelentős szerepet betöltő GPx aktivitása ugyanakkor hosszan tartó éhezés során folyamatosan csökken, amely a szabadgyökök által kiváltott lipidperoxidációs folyamatok intenzitását is növeli az éhező állatokban, amire a lipidperoxidációs folyamatok metastabil végtermékének, a malondialdehidnek (MDA), és a 4-hidroxi-2-nonenálnak (HNE) a szignifikáns mértékben megnövekedett koncentrációja is utal éhező állatok májában és más szöveiteiben. Ilyen változások voltak például kimutathatók a téli éhezési időszakban pontyban (*C. carpio*), amely együtt járt a máj E-vitamin tartalmának csökkenésével is (MÉZES és LING, 1986). PASCUAL *et al.* (2003) a folyamatosan

csökkenő GSH szint mellett növekvő MDA koncentrációt mértek aranydurbincokban (*Sparus aurata*), de újraetetés követően ezek az értékek az éhezés előtti szintekre tértek vissza. ZHANG *et al.* (2008) 21 nap éhezést követően mértek növekvő malondialdehid koncentrációt sárga árnyékhalak (*P. crocea*) húzában.

WINSTON *et al.* (1998) egy gyors és megbízható módszert ajánlanak az antioxidáns rendszer vizsgálatához. Az összes antioxidáns kapacitás (T-AOC) meghatározásával a vizsgált rendszerre vonatkozóan az összes antioxidáns vegyület együttes szabadgyökfogó kapacitása jellemezhető.

A lipidperoxidációs folyamatokkal és az antioxidáns védelmi rendszerrel kapcsolatban süllő fajon korábban még nem történtek vizsgálatok.

2.7.3.10. További változások

A szervezetben éhezés hatására a fehérje szintézise és lebontása is lassul, továbbá az ATP szintézisének intenzitása is csökken. Ez a megfigyelés arra utal, hogy az éhező szervezet sejtszintű és molekuláris adaptációval limitálja energiaigényét. Az éhezés hatással van továbbá az állatok viselkedésére is, amellyel a szervezet csökkenti a test metabolikus folyamatainak energiaigényét, ezzel teljes energiafelhasználását. Többen is leírták, hogy táplálék hiányában a legtöbb éhező állat mérsékelt, lassabb helyváltoztatást és mozgási intenzitást mutat (LOVE, 1980; HOGENDOORN, 1983; ULTSCH, 1989). Hüllőknél és kétélűeknél, valamint a halak közül bodorkánál (*Rutilus rutilus*) figyelték meg (VAN DIJK *et al.*, 2002), hogy ilyenkor az állatok ösztönösen hidegebb mikrokörnyezetet választanak, így csökkentve testhőmérsékletüket, ezzel együtt energiaigényüket is. A csökkent testhőmérséklet és a kisebb energiafelhasználás olyan 'kompromisszum-helyzetet' idéz elő az állatok szervezetében, amelyben az egyed, bár hosszabb ideig képes tolerálni a táplálékhiányos állapotot, de ezzel egyidejűleg annak negatív hatása lehet a fejlődési folyamatokra, a ragadozók elkerülésének képességére, valamint az immunrendszer megfelelő működésére is (McCue, 2010).

Az éhezést a **légzési hányadosnak (RQ)** és a **légzési gázcsere arányszámának (RER)** változása is jelezheti. A legtöbb melegvérű állatfajban éhezés hatására csökkent légzési mutatókat mértek, míg néhány madárfajban mérhető változás még hosszútávú éhezés hatására sem volt kimutatható. Ennek magyarázatát az egyes állatfajok közötti élettani folyamatokban és a környezetükhöz

való alkalmazkodási képességükben fennálló különbségekben kell keresni (MCCUE, 2010). EDUARDO *et al.* (1979) kísérleteiben az afrikai rövidfarkú angolnát (*Synbranchus marmoratus*) vizsgálta, amely halfaj adott esetben a légköri levegőből is képes hasznosítani az oxigént. Megfigyelték, hogy amikor az esős évszakot követően a vizes közeg eltűnik, a hal táplálkozását felfüggeszve az iszapba ágyazódva várja a következő esős évszakot, miközben oxigénfelvétele az átlagos érték $\frac{1}{4}$ -ére csökken. PUSEY (1986) tapasztalata szerint az élettani tulajdonságaiban az afrikai rövidfarkú angolnához hasonló ausztrál szalamandrahál (*Lepidogalaxias salamandroides*) oxigénfogyasztására a táplálékhiányos időszak nem volt hatással. RIOS *et al.* (2002) trópusi farkaslazacokban (*H. malabaricus*) 240 napos - extrém hosszúságú - éheztetés után az átlagosnál ($42,4 \pm 3,1 \text{ ml O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ h}^{-1}$) 36,4%-al alacsonyabb oxigén felvételt mértek. A hosszan tartó éhezés során a csökkent oxigénfelvételnek az lehet az oka, hogy a természetben a táplálékhiányos környezetnek általában velejárója a víz alacsony oldott oxigéntartalma, emiatt ezekhez a környezeti tényezőkhöz egyes fajok jobban, míg mások kevésbé adaptálódtak, ebből kifolyólag tehát ezeknek a halfajoknak csökkent metabolizmusuk mellett alacsonyabb respiratorikus igényeik is vannak (MCCUE, 2010).

Az éhezés következtében megváltozott **húsminőségre** vonatkozóan, a halakkal kapcsolatos csekély mennyiségű szakirodalmi adat szerint, a levágás előtti takarmánymegvonás közvetett módon befolyásolja a halhús állagát, textúráját és annak eltarthatóságát is. A halhús - előnyösnek tartott - zsírtartalmának csökkenésével párhuzamosan azonban nő annak víztartalma, ebből kifolyólag gyorsítja a halhús romlását. Az energiahányos állapot során, a glikogén raktárak kiürülésével *post mortem* megnövekszik a hús pH-ja - ami kedvező viszonyokat teremt számos baktérium számára - így szintén csökkenti a hús eltarthatóságát. Az éheztetett halak húsa mindemellett lazább szerkezetű és puhább állagú is (ÁLVAREZ *et al.*, 2008).

2.7.4. Takarmánymegvonás az akvakultúrák gyakorlatban

Általános gyakorlat, hogy a nevelés utolsó fázisában, a béltraktus kiürülése és a túlzott test-zsírtartalom csökkenése érdekében, a hőmérséklet függvényében néhány napig/hétig koplaltatják az étkezési értékesítésre szánt halakat (MCCUE, 2010).

Az akvakultúrában gyakori és különböző életkorban is használatos a halak rövidebb-hosszabb idejű éheztetése. Bármely korcsoportnál a lehalászás előtt

időszakban nem etetnek, ugyanis a szákolás, hálózás, rakodás, válogatás munkafolyamatok jelentős stresszel járnak, amelynek következtében nem kívánatos a halak bélsárürítése. Ugyanis a szállított halak az oxigénnel feltöltött műanyag zsákokban illetve tartályokban ürítenek, a halak ürülékén gyorsan elszaporodó baktériumok pedig sok széndioxidot termelnek. Az állatok esetleges pusztulását számos esetben így nem az oxigénhiány okozza, hanem az, hogy a vízben feldúsult széndioxid hatására a halak vérében lévő széndioxid, grádiens hiányában nem távozik el (HORVÁTH és URBÁNYI, 2004).

Tavasszal a szaporításra szánt anyahalakat csak fehérjedús, de energiaszegény táplálékkal szabad etetni a teleltetőkben, illetve éheztetni kell. Ellenkező esetben ugyanis a szervezet elzsírosodik, mert ilyenkor az érett petesejtekkel teli petefészkeknek már nincs tápanyagelszívó hatása. Ennek következtében viszont, az elzsírosodott ikrás hal szaporodásra képtelenné válik (HORVÁTH és URBÁNYI, 2004).

Másrészről a technológiai folyamatok, így például az osztályozás vagy szállítás előtt a koplalás csökkenti az anyagcsere intenzitását, ezzel az oxigénigényt is, a tápcsatorna kiürülésével pedig javul a vízminőség azáltal, hogy csökken az ammónia kiválasztás, továbbá a csökkent anyagcsere intenzitás miatt lassul a halak aktivitása és szállítás alatti stresszérzékenysége is (ROBB, 2008; VKM, 2008).

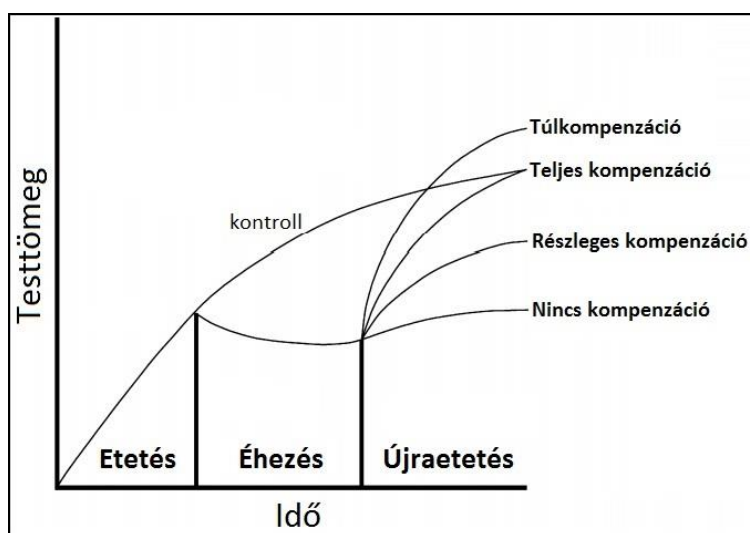
Több vizsgálat is kimutatta az éheztetés előnyét a halak stressz toleranciájában. MØRKØRE *et al.* (2008) atlanti lazacot (*S. salar*) vizsgálva arra a következtetésre jutottak, hogy legalább 5 hetes éheztetésével azok a lehalászásra és a feldolgozásig eltelt idő okozta stresszel szemben ellenállóbbak lettek. Lazacok esetében a gyakorlatban általános szokás az 5-14 napos táplálékmegvonás, ami elsődlegesen a belek kiürülése érdekében történik (ROBB, 2008). WAAGBØ *et al.* (2017) ugyanerre a megállapításra jutottak atlanti lazacoknál, optimális éheztetési időtartamnak pedig a két hetet adták meg.

2.7.5. Kompenzációs növekedés

Kompenzációs növekedésnek azt a felgyorsult növekedési időszakot nevezzük, amikor az egyedek az adott életkor, környezeti feltételek és táplálkozási körülmények alapján kívánt kondíciójukat, egy testtömeg-csökkenéssel járó időszakot követően, az éhezés előtti szintre állítják vissza nagyobb mértékű növekedést mutatva, mint folyamatosan táplálkozó társaik (DOBSON *et al.*, 1984; HAYWARD *et al.*, 1997; JOBLING, 2010).

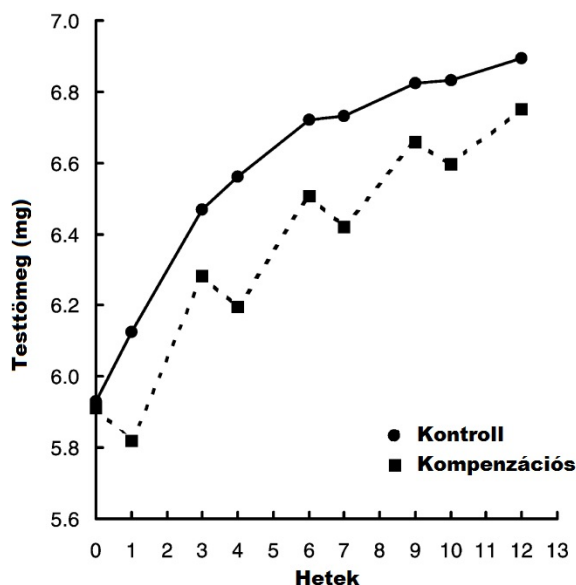
A kompenzációt az egyedek hiperfágiás viselkedéssel érik el, általában rövid idő alatt, NICIEZA és METCALFE (1997) azonban lazacnál hónapokig tartó kompenzációt írtak le.

Kompenzációs növekedést megfigyeltek már egyedileg és csoportosan tartott halaknál is, általában részleges vagy teljes takarmánymegvonás okozta növekedéscsökkenést követően (ALI *et al.* 2003). Ezalatt a megnövekedett ütemű növekedési időszak alatt a kompenzáció gyakran nem teljes, hiszen legtöbbször az éhezett egyedeknek a hiányzó testtömege csak részben áll vissza - ritkán azonban akár teljesen - az éhezésen át nem esett (kontroll) társaikhoz képest (DOBSON *et al.*, 1984; RUSSELL és WOOTTON, 1992; KIM és TOVELI, 1995). Előfordulhat azonban az a jelenség is, hogy az egyedek akár nagyobbak lesznek, mint a kontroll, amelyet túlkompenzációnak neveznek és amint az a 3. ábrán is látható (HAYWARD *et al.*, 1997).



3. ábra Különböző kompenzációs növekedési szintek JOBLING nyomán (1994)

Tüskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*) két csoportjánál azonos hőmérsékleten végzett kísérletben az egyik csoportot folyamatosan etették, míg a másikat 2 hetes etetés után egy-egy hétig éhezttették (ALI *et al.*, 2003). A 4. ábrán jól látható, hogy növekedési fázisokban az éhezttetett csoport kompenzációs növekedési erélye jóval meghaladta (meredekebb növekedési vonalak) kontroll társaikét.



4. ábra A kompenzáló és kontroll tüskés pikó csoportok növekedése (ALI *et al.*, 2003)

ROSAUER *et al.* (2009) walleye ivadékokon vizsgálták az időszakos takarmánymegvonás és újraetetés hatását a növekedés ütemére. Leírták, hogy azok a halcsoportok, amelyeket a 8 hetes vizsgálatuk ideje alatt minden héten 5 napig tápláltak és 2 napig éhezettek teljes kompenzációt produkáltak. Takarmányozási módszerüket a walleye ivadékok nevelésének termelésbe való beillesztéséhez ajánlották.

Halakban a táplálékhiányos időszakok a test energiatartalékaiban - különösen a lipidekben - okoznak változásokat, a kompenzációs növekedés tehát a szervezet válaszreakciója a lipidszintek visszaállítására. Ezt a folyamatot az egyedek viselkedésének, elsősorban az étvágyának növelésével éri el a szervezet, ez azonban az egyedek természetes és ösztönös éberségének rovására is válhat, ami által könnyen a ragadozók prédájává válhatnak (MUNCH és CONOVER, 2003; ÁLVAREZ, 2011). Az étvágyra számos neuropeptid (kiemelten a Neuropeptid-Y) van hatással, azonban annak pontos hatásmechanizmusa halakban, akárcsak a növekedési hormonnak (GH), vagy az inzulin-szerű növekedési faktornak (IGF), a kompenzációs növekedési időszak alatt még nem ismert, továbbá a kompenzációs növekedés evolúciós következményei is még feltáratlanok (ALI *et al.*, 2003).

Halaknál a Neuropeptid Y (NPY) a leghatékonyabb étvágy-szabályozó faktor, amely olyan más étvágyjavító (orexigén) fehérjékkel, mint az orexin A és B, illetve a galanin, együttesen hatnak a táplálékfelvételre. Másrésről viszont aolecisztokinin (CCK), a kokain- és amfetamin-regulált transzkript (CART), és a kortikotropin-felszabadító hormon (CRH) potenciálisan étvágycsökkentő hatásúak halakban. A

zsírtároló sejtek (adipociták) által termelt leptin közvetlen hatását halakban még nem azonosították, aranyhalakban (*C. auratus*) azonban emlős-leptinnel étvágycsökkenést sikerült elérni (VOLKOFF *et al.* 2003). Emellett a leptin indukálja a kolecisztokinin génexpresszióját a hipotalamuszban. Olyan további orexigén (táplálékfelvételt indukáló) faktorokat azonosítottak már csontos halakban, mint az agouti-kapcsolt fehérje (AgRP) és a ghrelin. Aranyhalaknál a tápláltsági állapot határozza meg ezen fehérjék mRNS expressziójának mértékét, ami további bizonyosságot ad arról, hogy szerepük lehet az étvágy szabályzásában (VOLKOFF *et al.* 2005).

A kompenzációs növekedés során bekövetkező génexpressziós változások meghatározása akár gazdaságilag is hasznos mutatóvá válhat. Többek közt RESCAN *et al.* (2007) microarray technológiával vizsgálták éheztetett, majd különböző időtartamig újraetett pisztrángok izomzatát. A különbözőképpen expresszáldott géneket négy csoportba osztották. Az egyik csoportba 1020 gént soroltak, amelyek jelentős kifejeződést mutattak az éheztetett halak izomzatában és többnyire a fehérje katabolizmussal álltak kapcsolatban. A második génklaszterbe közel 550 gént soroltak, amelyek csak átmenetileg, az éhezést követő 4-11 napos újraetetés ideje alatt, a transzkripcióval, riboszomális biogenezissel, chaperon (dajkafehérjék) aktivitációval, mitokondriális ATP szintézissel és sejtosztódással kapcsolatban fejeződnek ki. A harmadik klaszterbe 480 gént soroltak, amelyek aktivációja az újraetést követő 7-36 napokra tehető. Egy részük működése a retikulumhoz és Golgi-készülékhez köthetőek, másik részük pedig az izomrost, illetve az izmok visszaépítéséért, illetve megint mások a szarkomer fehérjék kódolásáért felelősek. A negyedik klaszterbe azt a 200 gént sorolják, melyek az újraetést követően, 36 nap után a pisztrángok izomzatából mutathatók ki, és amelyek a szénhidrát metabolizmusért és a lipid bioszintéziséért felelősek.

A kompenzációs növekedést már több halfajon is vizsgáltak, azonban ezzel a témával foglalkozó tanulmányokat főleg hidegvízi halfajokkal végeztek, meleg víz igényes halfajokkal viszont eddig csak kevés vizsgálat történt (SCHWARZ *et al.*, 1985; KIM és TOVELI, 1995; HAYWARD *et al.*, 1997).

A kompenzációs növekedésben rejlő lehetőségeket az akvakultúrában is hasznosítani lehet, hiszen az gazdasági jelentőséggel is bírhat, ugyanis megfelelő használatukkal ugyanis fokozott növekedést, hatékonyabb takarmányértékesítést és költségmegtakarítást is el lehet érni (QUINTON *et al.*, 1990; JOBLING *et al.*, 1994; HAYWARD *et al.*, 1997).

2.8. Sperma menedzsment

A spermamélyhűtési technológia kidolgozására is elindultak a kutatások, mind a süllő, mind a kősüllő esetében (BOKOR *et al.*, 2007), ugyanis a keltetőházi szaporítás során a mélyhűtött sperma nagyban növelheti annak biztonságát.

A fejéssel kinyert halsperma mellett könnyen szennyeződhet vizelettel, ami befolyásolhatja az ivartermék minőségét. SAROSIEK *et al.* (2016) fecskendővel (hagyományos módszer) és katéterrel összegyűjtött süllő sperma minőségét összehasonlítva azt tapasztalták, hogy minden általuk mért paraméterben (spermakonzentráció, pH, ozmolalitás, szeminális plazma mennyisége és a spermiumok motilitása) tekintetében a katéterrel gyűjtött minták szignifikánsan kedvezőbb értékeket mutattak, ami egyértelműen jelzi a fecskendővel gyűjtött minták vizelettel való szennyeződését.

A jövőben kiemelt figyelmet érdemel a halak takarmányozásának és tartásuk körülményeinek vizsgálata is a sperma minőségére, ugyanis a mélyhűtésnek ellenálló spermiumok mennyiségét - ezáltal a mélyhűtés eredményességét - indirekt módon ugyan, de jelentős mértékben meghatározhatják intenzív rendszerben az anyahalak tartási körülményei, takarmányozási módszerei és a takarmányok beltartalma is (CABRITA *et al.*, 2010). Kimutatták továbbá, hogy a spermiumok membránjában vagy a szeminális plazmában, egyes vegyületek jelenléte mellett javul a gaméta minősége, emiatt a spermiumok hatékonyabban - nagyobb arányban - ellenállnak a mélyhűtésnek.

Szivárványos pisztrángoknál (*O. mykiss*) foszfolipiddal dúsított takarmány etetésének hatására megváltozott a spermiumok membránjának foszfolipid összetétele is, javítva ezzel a sperma minőségét (LABBE' *et al.*, 1995; PUSTOWKA *et al.*, 2000). Szenegáli nyelvhal (*Solea senegalensis*) esetében pedig BEIRÃO *et al.* (2015) nagyobb koleszterin tartalmú takarmány etetésének hatására a spermiumokban megnövekedett koleszterin-foszfolipid arányt mutattak ki.

ASTURIANO *et al.* (2001) többszörösen telítetlen zsírsavakkal (PUFA) dúsított takarmánnyal etetett farkassügekben (*D. labrax*) megnövekedett sperma mennyiséget tapasztaltak, NANDI *et al.* (2007) pedig indiai pontynál (*Catla catla*) mutatták ki, hogy n-3 és n-6 zsírsavakkal dúsított takarmány etetésének hatására nőtt a halak ivartermékében a spermiumok száma.

2.8.1. A CASA (Computer-Assisted Sperm Analysis) spermaminősítő rendszer

A CASA rendszer működési elve az, hogy a spermiumok fejének érzékelésével videófelveteleket rögzít, melyeket egymásba fűzve a szoftver kiszámítja a spermiumok elmozdulását és az eredményeket összesítve meghatározza a mozgásuk útját, arányát és további paramétereit (FAUVEL *et al.*, 2010). Szemben az emlős sperma órákig tartó mozgásával, a halsperma rövid, legfeljebb 1-2 perces mozgását is fel kell tudnia dolgozni a programnak dolgoznia. A legmodernebb rendszerek már mikroszkóp és számítógépes szoftver segítségével nagy mennyiségű spermium - akár 4000 db - pontos elemzésére is képesek, azonban a mérést megelőzően a rendszert hozzá kell igazítani az adott fajra jellemző spermiumok sajátosságaihoz. Ilyen szoftverek például a Sperm Class Analyzer v. 4.0.0. (Microptic S.L., Barcelona, Spanyolország) a Sperm Vision™ v. 3.7.4. (Minitube of America, Venture Court Verona, Egyesült Államok) és az ISAS (Proiser R+D, S.L., Paterna, Spanyolország) (BERNÁTH, 2016).

7. táblázat A CASA rendszerek által leggyakrabban rögzített paraméterek (RURANGWA *et al.*, 2004; HORVÁTH *et al.*, 2006; FAUVEL *et al.*, 2010; WHO, 2010).

Rögzített paraméter	Mértékegység
Motilitás	%
Progresszív motilitás	%
A hímivarsejt sebessége a ténylegesen megtett, teljes mozgási útvonalra számítva	µm/s
A hímivarsejt sebessége mozgásának kiindulási és végpontja közötti távolságra számolva (progresszív sebesség)	µm/s
A hímivarsejt ténylegesen megtett mozgási útvonalának az egyenestől számított eltérése	%
A hímivarsejt sebessége mozgásának átlagolt útvonalára számítva	µm/s
A fej oldalirányú kitérésének átlagos nagysága	µm
A fej kilengésének frekvenciája	Hz
A hímivarsejt ténylegesen megtett útvonalának és a mozgásának kiindulási és végpontja között mért távolságnak (nettó) az átlagolt hosszúsága	µm
A hímivarsejt által ténylegesen megtett út hosszúsága	µm
A hímivarsejt által megtett egyenes útvonal	µm
A hímivarsejt teljes mozgási útvonalának az átlagolt mozgási útvonaltól számított eltérése	%
A hímivarsejt átlagolt mozgási útvonalának az egyenestől számított eltérése	%

2.8.2. A motilitás mérésének folyamata

A mérést megelőzően a spermát vízzel vagy fajspecifikus aktiváló oldattal keverik össze. A vizsgálat elvégezhető egyszerű vagy speciális tárgylemezen (Leja tárgylemez vagy kamra), illetve spermavizsgáló kamrában (Spermtrack vagy Makler). A mérés során a sejtek letapadását valamely fehérjetartalmú anyag (általában szarvasmarha szérum albumin-BSA) hozzáadásával lehet elérni. A sűrűbb minták olyan hígítást igényelnek, hogy a spermiumokat teljes egészében immobilizálják. A legtöbb faj esetében a sperma aktivációját követően - a motilitás drasztikus csökkenése miatt - a mérést nagyon gyorsan kell elvégezni (<10 mp), amelyhez az aktiváló hőmérsékletét az adott faj környezeti igényeinek megfelelően kell megválasztani. A vizsgálat során törekedni kell a sejtek sodródásának elkerülésére, továbbá a méréseket egy adott mintában több alkalommal is érdemes megismételni (KIME *et al.*, 2001).

2.8.3. Ozmolalitás

Az ozmolalitás egy olyan mérőszám, amellyel kifejezhetjük az oldott anyagoknak az oldat ozmózisnyomásához történő együttes hozzájárulását, amelynek mértékegysége mosmol/kg. Egy átlagos állati sejtben az oldott anyag mennyisége átlagosan 280-310 mosmol/kg (DENNISTON *et al.* 2000). ALAVI *et al.* (2006) perzsák (*Acipenser persicus*) esetében bizonyította, hogy a motilitás nem függ a szeminális plazma ionösszetételétől és ozmolalitásától, valamint a minta sűrűségétől.

Az alábbi összefüggéssel adható meg egy vizes oldat közelítő ozmolalitása (ξ_m):

$$\xi_m = v \cdot m \cdot \Phi$$

Ha az oldott anyag nem ionos állapotú, akkor $v = 1$, egyébként a ' v ' értéke az oldott anyag egy molekuláját alkotó, vagy abból szolvatizációval keletkező ionok száma. Az ' m ' az oldat molalitása, azaz az oldott anyag móljainak száma egy kilogramm oldószerben. A ' Φ ' pedig a molális ozmotikus koefficiens, amely az oldat ellentétes töltésű ionjai közti kölcsönhatásokat veszi figyelembe, és ennek értéke az ' m ' nagyságától függ. Az ozmolalitás kifejezésére az osmol per kilogramm és a milliosmol per kilogramm használatos. Az ozmolalitást általában a fagyáspontcsökkenés mérésével határozzák meg. Az ozmolalitás és a fagyáspontcsökkenés (ΔT) közötti összefüggés: $1000 \cdot 86,1 \times \Delta T = T \cdot \xi_m$ mosmol/kg (BERNÁTH, 2016).

2.8.4. Spermatárolás és mélyhűtés vizsgálatok

A sügérfélék spermájának vizsgálata viszonylag újkeletű, vizsgálata az adott fajok indukált szaporításának és intenzív nevelésének fejlődésével kerültek előtérbe. MOORE (1987) sikeresen mélyhűtötte egy ionokat és cukrot egyaránt tartalmazó hígítóban walleye (*S. vitreus*) spermáját, majd felolvasztás után 83%-os termékenyülést ért el. SATTERFIELD és FLICKINGER (1995) a walleye (*S. vitreus*) spermáját hűtött körülmények között 10 napig tárolták.

BOKOR *et al.* (2007) glükóz hígító és DMSO védőanyag kombinációjával 43%-os termékenyülést értek el süllőknél, míg kősüllők esetében a termékenyülés 60% volt glükóz hígító és metanol használatával. Később, 50 g-os ikratétel termékenyítése során 87%-os kelést értek el mélyhűtött süllő sperma használatával (BOKOR *et al.* 2008).

SCHAEFER *et al.* (2016) süllőknél glükóz és KCl tartalmú spermahígítót teszteltek, továbbá a sperma tárolásakor vizsgálták a melatonin és a progeszteron (1 mmol L^{-1}) hozzáadásának hatását annak minőségére.

3. ANYAG ÉS MÓDSZER

3.1. Vágási kihozatalok intenzíven nevelt süllőknél

Későbbi vizsgálataimhoz első körben a kísérleteim helyszínéül szolgáló Győri "Előre" Halászati Termelőszövetkezet kisbajcsi telepén lévő piaci méretű - étkezésre szánt - süllők vágási kihozatalát vizsgáltam, annak érdekében, hogy felmérjem a gazdaság által előállított élőhalak teljes testtömegének milyen aránya kerül ki a rendszerből veszteségként, és milyen arányú az a része, ami értékesítésre kerül. A kapott adatokat a későbbi vizsgálataimból származó eredmények elemzéséhez is felhasználtam.

A telep termelési körülményei között jelenleg 500-1000 g-os egyedek feldolgozása és eladása történik étkezési kínálatra, az 1000 g feletti egyedek növekedése ugyanis lassul, takarmányértékesítésük hatékonysága romlik, emiatt nem érdemes nagyobb méretig nevelni.

Az állomány, amelyből a vágási kihozatalt mértem a telepen nevelkedett, a 2016-os évi szaporulatból származott és 4 cm-es kortól kizárólag Biomar (Biomar Group, Aarhus, Dánia) gyártású keveréktaramányt fogyasztott. Nevelésük első 4-6 hónapjában zárt épületben, 1 illetve 3 m³-es átfolyóvízes tartályokban növekedtek, majd ezt követően 200 m³-es medencékbe kerültek kihelyezésre, ahol a vágási koruk eléréséig tartózkodtak. A nevelés során folyamatos (kb. havonta) válogatáson esett keresztül az állomány. A mért halak egyazon állományból, ugyanabból a medencéből kerültek feldolgozásra, folyamatosan kontrollált körülmények között tartva. A levágást megelőző hónapokban minden hal folyamatosan ugyanazt a takarmányt fogyasztotta (Biomar Efico Sigma 870; 6,5 mm Ø, Biomar Group, Aarhus, Dánia). A halak, a vágást megelőző időszakban nem voltak sem koplaltatva, sem elkülönítve, beállított takarmányadagjuk pedig 0,5%/ttkg volt.

A vizsgálat során a halfeldolgozóban az egész süllők testtömegét, a pikkelyezés, zsigerelés és mosás utáni teljes testtömegét (ami valójában a feldolgozás végterméke), továbbá az ivart jegyeztem fel. A halfeldolgozó szabályzata szerint állatvédelmi okokból először elektromos halsokkoló berendezéssel kábítottuk el a halakat (FIAP profiwork Fish Stunner Maxi, 115-240 V/50-60 Hz, Fiap GmbH, Ursensollen, Németország). A halakat - a gyártói használati utasítás szerint - vízzel teli kádba helyeztük, annak tetejét ráhelyeztük, majd süllő esetében 2-2,5 perc

időtartamra bekapcsoltuk a készüléket. A vezetőképesség növeléséhez sót adtunk a kábítóvízhez (200g/m^3). A sokkolás után a hal pikkelyezése következett, majd a törzset a hasél mentén a végbélnyílástól a kopolyúig felhasították, a zsigereket és az ivarszerveket eltávolították, továbbá az úszóhólyag és a hashártya is kikaparásra került. A teljes testtömegből veszteségként kerül ki a tápcsatorna takarmánytartalma, továbbá a vér és a hasúri folyadék is. A feldolgozás során feljegyeztem a halak ivarát. A halak vizsgálata nem egyszerre, hanem akkor történt, amikor a feldolgozóüzem megrendelésre bekért vágásra piaci méretű élőállatot (8. táblázat).

8. táblázat. A feldolgozott halak időszakos eloszlása

Időpont	Feldolgozott halak egyedszáma (db)	Tejes (db)	Ikrás (db)
2017. december	72	34	38
2018. január	12	7	5
2018. február	16	9	7
2018. március	29	16	13
2018. április	26	16	10
Σ	155 g (791,65$\pm$111,79 g)	82 g (789,47$\pm$109,19 g)	73 g (793,83$\pm$114,39 g)

Minden egyed esetében feljegyeztem az ivart, azok vágási kihozatalának összehasonlítása érdekében. A vizsgált 155 egyedből 45-55% arányban voltak tejesek és ikrások.

3.2. Az etetés és éheztetés hatása piaci méretű süllőkre

3.2.1. A kísérleti halak előélete

A kísérletet a Győri "Előre" Halászat Termelő Szövetkezet kisbajcsi telepén végeztem két éves, intenzíven nevelt étkezési méretű süllővel. A halak saját nevelésű állományból származtak, amelyeket tavi előnevelt méretből (~4cm) szoktattunk át tápfogyasztásra. A halak az átszoktatást követően folyamatosan - a kísérletre való kiválasztásukig - 20-22 °C-on neveltük átfolyóvízes medencékben (méretcsoportonként). Takarmányként keveréktakarmányt etettem: Biomar Inicio Plus 0,5 mm; 0,8 mm; 1,1 mm; 1,5 mm; 1,9 mm (Biomar Group, Aarhus, Dánia). A halak növekedésével a takarmányok szemcseméretét is növeltem: Biomar Efico Sigma 3 mm; 4,5 mm; 6,5 mm (Biomar Group, Aarhus, Dánia).

3.2.2. Kísérlet beállítása, halak feldolgozása

A véletlenszerűen kiválasztott halakat ($n=40$) egy 4 m^3 -es ($4000\times 1000\times 1000$ mm, vízcseré 4-5 liter/perc) 4 egyenlő részre osztott medencébe (1000 L/ rekesz) telepítettem, ahol 3 csoportot alakítottam ki:

- A csoport: kiindulási kontroll, mintavételezve a vizsgálat kezdetekor ($n=8$)
- B csoport: folyamatosan etetett csoport ($n=2\times 4$, 2 ismételés)
- C csoport: halak, melyektől a táplálékot megvontam ($n=2\times 4$, 2 ismételés)

A víz hőmérsékletet napi rendszerességgel HACH Lange (Hach Company, Loveland, Colorado, Amerikai Egyesült Államok) telepített LDO sc oldott oxigén lumineszcenciás érzékelőkkel mértem (oxigén $0,1\text{ mg/l}$ és vízhőfok $0,1\text{ }^{\circ}\text{C}$ pontossággal). A víz pH értékét HACH (Hach Company, Loveland, Colorado, Amerikai Egyesült Államok) mobil többparaméteres kézi mérőszondával, a teljes ammónia szintet pedig fotometriás módszerrel HANNA HI 83203 (Hanna Instruments S.R.L., Woonsocket, Rhode Island, Amerikai Egyesült Államok) többparaméteres fotométerrel mértem. A vízhőfok a kísérlet alatt $20\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ volt, köszönhetően az állandó hőmérsékletű kútvizeknek, amely hőmérsékletet a különböző medencékben azok azonos arányban való keverésével értem el. A kísérleti víztérben levő oldott oxigén tartalom $13\pm 1,7\text{ mg L}^{-1}$, a víz pH értéke 7,2 és 7,5 között volt, az átlagos ammóniaszint (TAN) $0,2\pm 0,03\text{ mg L}^{-1}$ volt a kísérlet teljes ideje alatt. A kísérleti térben a halakat 24 órán át alacsony fényerősségű piros fényben tartottam, a vízfelszínen mérhető fényerősség 80 Lux volt, amit Voltcraft BL-10 Lux-mérővel (Conrad Electronic SE, Hirschau, Németország) mértem.

A B csoport egyedeinek napi takarmány adagja a vizsgálat ideje alatt a kétheti rendszerességgel mért testtömeg 0,5%-a volt (Biomar Efico Sigma 6,5 mm, Biomar Group, Aarhus, Dánia). Ezt a takarmányt a gyártó kifejezetten sügérféléknek - így süllőnek - ajánlja. A takarmány beltartalmi adatai a gyártó leírása alapján: 49% nyersfehérje, 10% nyerszsír, 0,8% nyersrost, 8,3% hamu és 1,3% teljes foszfor tartalom. A takarmányhoz hozzáadott anyagok: $15\ 400\text{ NE kg}^{-1}$ A vitamin; 1500 NE kg^{-1} kolekalciferol (D3 vitamin); 30 mg kg^{-1} tokoferolok (E vitamin), továbbá 995 mg kg^{-1} termotabil aszkorbinsav (C-vitamin) voltak.

Minden mintavételt 24 órás éheztetés előzött meg, hogy a tápcsatorna eltérő telítettségi állapotával ne torzuljanak a zsigeri tömegek. HORVÁTH (2016)

vizsgálatait alapul véve a süllő béltartalmának teljes kiürüléshez 15 °C-on 61-69 órára, 23 °C-on pedig 26-30 órára volt szükség. Ennek alapján úgy becsültem, hogy 20 °C-on a béltartalom jelentős része 24 óra elteltével kiürül. Az esetleges maradék béltartalmat a tömegmérés előtt eltávolítottam a bélcsatornából.

Mintavételkor a halakat a medencéből szákkal kiemeltem, majd elektromos sokkolást követően (a korábban leírt módszer szerint) a fej mögött a gerincet átvágva elöltem. A B és C csoport halaiból csoportonként 2×4 egyedet a 21. napon, míg a kísérlet befejezésekor (42. nap) csoportonként a maradék 2×4 halat vágtam le és egységes módon feldolgoztam. A halak vágáskori testtömeg- és testhosszmérését követően (5. ábra) a halak konyhatechnikai feldolgozása következett a vágási paraméterek meghatározásához. Halfiléző késsel a hasüreg felhasításra került, a zsigerek kiemelésével együtt a zsigeri szerveket elhatároltam egymástól. Ezt követte a fej és a páros úszók elválasztása a törzstől, majd a test filézése. Végül mindkét oldali filéről lenyúzásra került a bőr. A teljes test tömege mellett - FEH 1500 technológiai, asztali mérleggel (140x170 cm mérőfelület, 1500 g méréshatár $\pm 0,1$ g pontosság) - 10 különböző testalkotó tömegét mértem le. Ezek a gonád, a teljes tápcsatorna, máj, hasúri zsír, gerinc a páratlan úszókkal (hátúszó, farok alatti úszó), a fej a páros úszókkal (mellúszó, hasúszó), a kétoldali filé, illetve a filékről lenyúzott pikkelyekkel borított mindkét oldali bőr voltak (6. ábra). A tápcsatorna lemérése minden esetben a tápcsatorna tartalma nélkül történt. *Post mortem* húsmintákat vettem minden süllő egyedtől, amelyek a filé több különböző helyéről kerültek kimetszésre. A különböző egyedek eredményeinek összehasonlítása a teljes testtömeg százalékos arányának meghatározásával történt.



5. ábra. A halak tömeg és testhossz mérése mintavételezést megelőzően (saját kép)



6. ábra. A mintavételezett süllők testalkotói a zsigerek nélkül (saját kép)

Emellett meghatároztam a halak májának az élő testtömeghez viszonyított tömegét a következő képlet alapján:

$$\text{Hepatoszomatikus index (HSI)} = (\text{májtömeg} / \text{teljes testtömeg}) \times 100 (\%)$$

3.2.3. Kémiai húsösszetétel vizsgálat

A mintákat a 3.2.2. kísérlet halaiból vettük, csoportonként és ismétlésenként 8-8 hal felhasználásával. A mintákat szárazjéggel együtt (szilárd formájú szén-dioxid, -78,5 °C) hűtött hungarocell tárolókban szállítottam a Szent István Egyetem Takarmányozástani Tanszékére (7. ábra), ahol a tárolásuk fagyasztó-szekrényekben -70 °C-on, mélyhűtött állapotban történt a kémiai vizsgálatok elvégzéséig.



7. ábra. A minták mélyhűtése és a szállításra használt tároló (saját kép)

A kémiai vizsgálat weendei analízissel, a vonatkozó szabvány előírásoknak megfelelően történt, ami alkalmas a nyers kémiai alkotók mennyiségének meghatározására (víztartalom, szárazanyagtartalom, nyersfehérje, nyerszsír, nyersrost és nitrogénmentes kivonható anyagok). A vizsgálat előnye, hogy egyszerű, aránylag gyors eljárás, olcsó de a módszer mérési pontossága megfelelő.

Az analízis előtt minden húsmintát homogenizáltunk (8. ábra). A szárazanyag meghatározására szárítókamrában tartottam a mintákat 105 °C-on, míg az összes szabad víztartalom tömegállandóságig elpárolgott. A szárítást követően minden minta tömegének meghatározása után a kiinduló tömegtől való eltérés jelentette a minta víztartalmát. A nyerszsír meghatározása a Soxhlet módszerrel történt (9. ábra), amely eszköz a lipidek szilárd anyagokból történő kiextrahálására alkalmas, esetünkben n-hexánt használtunk oldószerként. A nyers fehérje meghatározására Kjeldahl módszert alkalmaztam. A vizsgálat 3 fő lépésből áll: roncsolásból, desztillálásból és titrálásból. A roncsolás során, tömény kénsavval való forralás következtében a mintákból a nitrogén tartalom ammónium-szulfát formában oldatba kerül. Ezt követően a desztillálás során a feltárási termékhez többlet mennyiségű lúgot adagolva az ammóniumsó ammóniává alakul. A titrálás során a mintában lévő nitrogén mennyisége a pontosan megmért oldatban lévő ammónia mennyiségéből kiszámítható. Az ammóniát ezután ekvivalens mennyiségű bórsavoldattal reagáltattam (közvetlen titrálás).



8. ábra. A minták homogenizátumának vizsgálata, szárítása, tömeg mérése (saját kép)



9. ábra. A minták nyerszsírtartalom vizsgálatára való előkészítése (saját kép)

A nyershamutartalmat a minták 550 °C-on történő égetésével határoztam meg, a magas hőmérsékleten való égetés során a minta összes szerves alkotója elégett, csak a szervesetlen alkotórészek maradtak vissza.

Az adatok statisztikai értékelését páronkénti összehasonlítással Tukey-Kramer féle post-hoc T-teszttel végeztem, GraphPad InStat, Windows version 3.05 programmal (GraphPad Software, San Diego, California, Amerikai Egyesült Államok).

3.2.4. Lipidperoxidációs folyamatok vizsgálata

A vizsgálat a testösszetétel analízis mérése után történt ugyanazon halak mintájából. A szövetek mintavételezése, azok biokémiai analitikai módszerekkel történt vizsgálata a következőképpen történt. A minták vételezése a kezdés időpontjában, majd a kísérlet 3. illetve 6. hetében történtek. Az egyedileg vett filémintákat homogenizáltam és az abból vett mintákat halanként mértem, majd a kezelési csoportok átlagértékeit hasonlítottam össze. A halak levágása - a korábbiakban leírtaknak megfelelően - elektromos sokkolást követően történt, majd *post mortem* húsmintavételezés történt a bőrmentes halfiléből, továbbá a halak mája (epe nélkül) is begyűjtésre került. A mintákat -70 °C-on tároltam a vizsgálat időpontjáig.

A lipidperoxidáció vizsgálatához, annak biomarkereiként, a konjugált diének (CD) és a konjugált triének (CT) vizsgálatát végeztük el, az AOAC (1984) által leírt spektrofotometriás módszerrel, amely során a májminták lipid tartalmának 2,2,4-trimetilpentánnal való kivonását követően 232 nm-en, illetve 268 nm-en mutatott abszorpció alapján kerültek meghatározásra. A malondialdehid (MDA) koncentrációt, mind a húsban, mind a májban, PLACER *et al.* (1966) módszere szerint savanyú közegben, magas hőmérsékleten való komplexképzés alapján határoztuk meg, tiobarbitursavas módszerrel, 532 nm-en mérve a színreakció intenzitását. Az MDA-koncentráció kiszámításához 1,1,1,3 – tetraetoxi-propán (TEP) standardot (Fluka, Buchs, Svájc) használtunk. A redukált glutation (GSH) koncentrációjának mérését fehérjekicsapást követően (10% w/v triklórecetsav, Carlo Erba, Tosano, Olaszország) 5,5'-ditio-bisz-2-nitrobenzoesav (Ellman-reagens, Sigma, St. Louis, Missouri, Amerikai Egyesült Államok) reagens hozzáadásával és 412 nm-es hullámhosszon való fotometrálással végeztük (SEDLAK & LINDSAY 1968). A glutation-peroxidáz (GPx) aktivitását MATKOVICS *et al.* (1988) módszere szerint határoztuk meg végpontos direkt assay-el, redukált glutation (Reanal, Budapest, Magyarország) és kumol-hidroperoxid (Sigma, St. Louis, Missouri, Amerikai Egyesült Államok) ko-szubsztrátok jelenlétében.

Mind a máj, mind a húsminták paramétereinek meghatározásához fiziológiás oldattal (0,65 w/v% NaCl) 1:9-es arányú homogenátumot készítettünk. Az MDA érték meghatározása a natív homogenizátumból, a redukált glutation mennyiség és a glutation-peroxidáz aktivitás pedig a homogenizátum 10 000 g szupernatans frakciójából került meghatározásra.

A glutation GSH tartalmat és a redukált glutation GPx aktivitást a minták fehérjekoncentrációjára vonatkoztattuk, amelyet a homogenizátum 10 000 g szupernatans frakciójából Folin-fenol módszerrel mértünk (LOWRY *et al.* 1951).

Az adatok statisztikai értékelését páronkénti összehasonlítással Tukey-Kramer féle post-hoc T-teszttel végeztem a GraphPad InStat, Windows 3.05 verziójú programmal (GraphPad Software, San Diego, California, Amerikai Egyesült Államok).

3.3. Kompenzációs növekedési vizsgálatok

3.3.1. Kompenzációs növekedés növendék süllőnél

Kísérletemben 6 hónapos, véletlenszerűen kiválogatott süllő egyedeket - amelyeket azonos rendszerben és takarmánnyal neveltem, mint a korábbi vizsgálat során - (átlagos kiindulási testtömeg $78,7 \pm 0,7$ g) 200 literes, 150 cm vízmagasságú körmedencékbe telepítettem ($n=6 \times 100$, telepítési sűrűség = $39,35 \text{ kg/m}^3$). A kísérleti medencéknek (óriás Zuger) átlátszó a hengerpalást fala, a vízutánpótlást felülről csobogtatva juttattam a medencébe (vízátfolyás sebessége: 10 liter/perc, 20 ± 1 °C-os nevelési vízhőmérséklet, 8 ± 1 mg/l oldott oxigéntartalom), ezzel cirkuláltatva az edény vizét. Erre a keringő vízre, folyamatosan úszva a vízsoddorral szemben ráálltak a halak. A medence alján szűrő akadályozta meg a halak elsökését, amely egy állítható keretre volt ráragasztva, ami alatt lehetőség nyílt a medencék ürítésére. A szinttartó nivócső pedig a kifolyócső meghosszabbításához csatlakozott (10. és 11. ábra).



10. ábra. A vizsgálati medencék a kísérlet ideje alatt (saját kép)



11. ábra. A kompenzációs kísérlet vizsgált halai (saját kép)

Naponta a reggeli órákban néhány perc alatt elvégeztem a medencék takarítását és az önetetők feltöltését, illetve minden héten hétfőn – a halak mérésének napján – szivaccsal áttöröltem a medence falát és az alját.

A halcsoport mérése vízzel tárazott, fedéllel rendelkező edénybe 10 egyedenként történt, azaz minden csoport ($n=100$) tíz részletben került lemérésre, kábítás nélkül, olyan fényviszonyok mellett (80 Lux, piros fény), mint amilyenben a kísérlet teljes idejét töltötték.

A mérést követően a halak biomasszájának össztömege alapján határoztam meg a következő heti takarmányadagot. Az etetett halcsoportok 1,5%/testtömeg kg Biomar Efico Sigma 3 mm (Biomar Group, Aarhus, Dánia) takarmányt fogyasztottak a kísérlet teljes időtartama alatt. A takarmány gyártó által garantált beltartalmi paraméterei az alábbiak voltak: 54% nyersfehérje, 18% nyerszsír, 12% nitrogénmentes kivonható anyag, 1% nyersrost, 8% nyershamu és 1,4% teljes foszfor tartalom. A takarmányt a medencékbe óraszerkezetes, szalagos önetetővel (Fiap, 5 kg-os, 24 órás működési idejű, Fiap GmbH, Ursensollen, Németország) jutattam be. Az etetési és éheztetési időszakok fordulónapja hétfő volt, a koplaló hetet követő testtömegmérés után hétfő délután már kaptak takarmányt a halak. Az etetési és az éhezési időtartamok ennek alapján 7 naposak voltak, a teljes vizsgálat pedig 6 hétig tartott. A kompenzációs csoport halai a medencékbe kerülésüket követő 1. héten nem, a 2. héten viszont már kaptak takarmányt, ezt követően 6 héten keresztül minden páratlan héten nem kaptak, minden páros héten pedig kaptak takarmányt.

A vizsgálat során használt süllyedő takarmány esetében a medencék adottságaiból adódóan nem volt lehetőség a pazarlás visszamérésére a halak zavarása nélkül. Takarmány pazarlást növendék halak esetében maximum 5-10 %-ra becsülöm.

A süllők növekedésével kapcsolatosan a specifikus növekedési rátát (SGR) és a takarmány-hasznosítási értéket (FCR) számoltam ki.

A specifikus növekedési rátát (SGR) a következő képlet szerint értékeltem ki:

$$SGR = 100 \times (\ln W_t - \ln W_0) / t \text{ (\%/nap)}$$

Ahol t: a kísérlet időtartama napokban kifejezve; w_0 : a kiindulási tömeg (g); w_t : a befejező tömeg (g).

A takarmányhasznosítási értéket (FCR) a következő képlet szerint számoltam ki:

$$FCR = F / (W_t - W_0) \text{ (g/g)}$$

Ahol F: a kísérlet során elfogyasztott takarmány mennyisége (g); W_t : a halak befejező tömege (g); W_0 : a halak kiindulási tömege (g).

3.3.2. Kompenzációs növekedés piaci süllőnél

A kísérlet 4 m³-es medencékben zajlott, ahol medencénként 2 rekeszt különítettem el (12. ábra). A medence átfolyóvízes rendszerű, ahol a víz az egyik

végén porlasztó csövön keresztül folyt be (vízfolyás sebessége: 8 liter/perc, $20,5 \pm 1$ °C-os nevelési víz hőmérséklet, 7 ± 1 mg/l oldott oxigéntartalom) az egyik rekesztett medencerészből keresztül a másikig, ahonnan végül a halcsoport alól szűrőrácson keresztül távozott. Az elrekesztett medence részek 5 mm-es szemméretű rácsokkal voltak elválasztva, elkerülve, hogy a tápszemcsék átsodródhassanak egyik medencerészből a másikba. A medencék üzemi vízszintjét szinttartó csővel biztosítottam. A medencék mérete és alakja azonos volt, vízellátásukat és a kísérleti tér vízparamétereit (vízfolyás sebessége, víz hőmérséklet, oldott oxigéntartalom) azonos szintre állítottam be.



12. ábra. A vizsgálatra használt medence (saját kép)

A 18 hónapos halak, véletlenszerű válogatást követő elhelyezése 10 egyedes csoportokban történt. Három kontroll (amelyikben folyamatos volt az etetés), illetve három kompenzációs csoport került kialakításra egyedileg mérlegelve (átlagos testtömeg $672,30 \pm 22,20$ g). Az etetett és a kompenzációs csoportok külön medencékben voltak elhelyezve. Ellátásuk medencénként napi 5 percet vett igénybe, amit a szalagos önetetők feltöltése és a vízeresztés tett ki. A halak takarmányadagját 1%/testtömeg kg-ban állítottam be, a takarmány Biomar Efico Sigma 6,5 mm (Biomar Group, Aarhus, Dánia) volt. A takarmány gyártó által garantált beltartalma: 54% nyersfehérje, 20% nyerszsír, 11% nitrogén-mentes kivonható anyag, 0,9% nyersrost, 8% nyershamu és 1,4% teljes foszfor tartalom volt, mind a kontroll csoportnál, mind pedig a kompenzációs csoportokban az éppen táplálkozó héten. A

pelletált takarmányt szalagos önetetővel (Fiap, 5 kg-os, 24 órás működési idejű, Fiap GmbH, Ursensollen, Németország) juttattam a medencébe. Az etetett halak a takarmányt teljes mértékben elfogyasztották, táppazarlást nem tapasztaltam.

A halak testtömegmérése keddenként történt, ez a nap volt a kísérlet beállítási napja, azaz a hét fordulónapja is. A halak a testtömegméréseket követő héten minden nap ugyanazt a takarmánymennyiséget kapták. A termelésből származó tapasztalataim szerint az egyedek korát és méretét tekintve, adott hőmérsékleten, az adott takarmányból megközelítőleg naponta a testtömegük 1%-át fogyasztják el, ami így közel megfelelt az *ad libitum* takarmányozásnak.

A süllők növekedésével kapcsolatosan a specifikus növekedési rátát (SGR) és a takarmány-hasznosítási értéket (FCR) számoltam ki.

A vizsgálat végén 8-8 egyed vásági kihozatalát is vizsgáltam azzal a szándékkal, hogy felmérjem a 6 hetes kompenzációs kezelés hatását a vágóértékre.

3.4. Telepi piaci méretű tejes halak szaporodásbiológiai felmérése

3.4.1. A kísérleti halak előélete

A kísérletre kiválasztott halakat a Győri "Előre" Halászati Termelőszövetkezet termelőállományából válogattuk ki. A 20 ± 1 °C-on, vegyes ivarban tartott halakból egészségügyi és kondicionálisan is a lehető legjobb hím ivarú (tejes) egyedek kerültek kiválasztásra ($n=15$). A kiválogatott jelölteket a kisbajcsi telep halveszállító autója szállította Gödöllőre, a SZIE Halgazdálkodási Tanszékre. A szállítás során oxigénpalackból biztosítottuk a folyamatos oxigénellátást, majd a szállítás, a halak szákkal való megfogása és mérlegelésük során esett hámsérüléseket a szállítótartályokban 0,05%-os sókoncentrációval kezeltük. A szállítást veszteségmentes volt.

3.4.2. Halak tartása, ivarérettség ellenőrzése

A kísérletet megelőzően 3 héttel, 4 egyed levágásával ellenőriztük az állomány kondícióját, egészségügyi- és ivarérettségi állapotát (9. táblázat).

9. táblázat A mintavételezett halak testparaméterei vágást követően (n=4)

testhossz (cm)	testsúly (g)	ivar	gonád tömege (g)	bélcsatorna tömege (g)	máj tömege (g)	hasúri zsír tömege (g)	GSI (%)	hasúri zsír (%)
39	556,8	♂	0,1	8,2	5,2	17,1	0,02	3,1
41	814	♂	0,3	15,6	5,3	50,5	0,04	6,2
40,5	822,4	♂	0,4	15,8	7,1	51,8	0,05	6,3
39	629,9	♂	0,1	19,9	5,2	28,8	0,02	4,6

Az ivarszerveknek a teljes testtömeghez viszonyított arányát a gonadoszomatikus index meghatározásával kaptam, a következő képlet használatával:

$$\text{Gonadoszomatikus index (GSI)} = (\text{gonád tömeg} / \text{teljes testtömeg}) \times 100 (\%)$$

A kapott adatokból és makroszkópikus vizsgálatokból kitűnt, hogy habár a tejesek habár kisméretű herével rendelkeztek (alacsony GSI érték), azonban ivarérettek voltak. Ebből a megfigyelésből kiindulva terveztük meg a kísérlet beállítását.

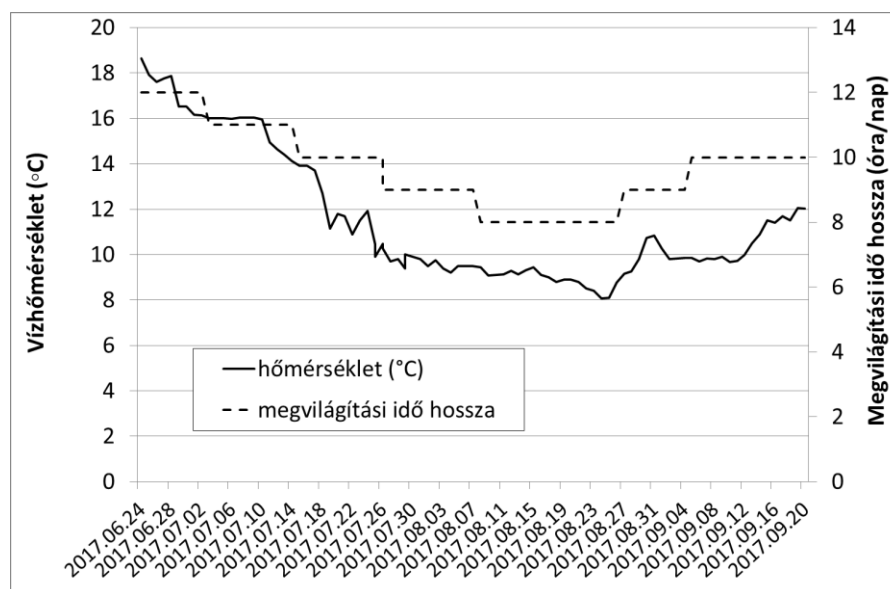
Érkezésüket követően a halak egy 3 m³-es 3 rekeszre osztott (1m³/rekesz) medencében lettek elhelyezve, a fogadó víz hőmérséklet 18 °C volt. Mindkét medence egy recirkulációs rendszerre volt kötve, a halakat piros fény mellett félhomályban tartottuk (30-40 lux) a stressz elkerülése érdekében (13. ábra). A halakat érkezésüktől a kísérlet végéig (3 hónap) táplálás nélkül tartottuk. A felkészítő medencékbe érkezést követően azonnal megkezdődött a termocirkadián program.



13. ábra. Felkészítő kád és terem egyedi megvilágítási és víz hőszabályzási programmal (saját kép)

3.4.3. Anyahalak felkészítése

A tanszéki rendszer egyedi fűtő-hűtő rendszere révén megkezdjük az ivási idő előtti felkészítést, melynek során 30 nap alatt 10 °C alá hűtöttük a víz hőmérsékletet és a megvilágítási idő hosszát 12 órától fokozatosan 8 órára csökkentettük, amelynek üteme a 14. ábrán látható. A mesterséges telet 8 °C körüli hőmérséklettel biztosítottuk (kb. 40 nap), mert a rendszerekben nem volt mód ez alá csökkenteni a víz hőmérsékletet. A halak kezelése előtt 25 nappal a víz hőfokot fokozatosan 12 °C-ig emeltük, valamint a megvilágítási időt is fokozatosan 10 órára növeltük, ezzel megkezdve a mesterséges tavasz indukálását (14. ábra). Az oldott oxigén tartalom a víz hőmérséklettől függően 6,92-11,43 mg/l (átlagosan=9,62±1,13 mg/l) volt.



14. ábra. Cirkadián ritmus a tejesek felkészítése alatt

3.4.4. Hormonkezelés

A kísérleti halak közül 10 tejes került kiválasztásra, amelyeket a tartókád szakaszolásával két csoportra osztottuk. A kézbe vett halakat beavatkozás előtt minden esetben altatókádban (40 liter) benzokain oldatban (etil 4-aminobenzoát, Norcaine, 100 mg/L, Benzocainum[®], Parma Produkt Ltd, Budapest, Magyarország) bódítottuk (15. ábra). Altatást követően a kezelési csoportok elkülönítése érdekében a két hasúszó eltérő csonkolásával történt a csoportok jelölése. Testtömeg mérést követően egy előzetesen benedvesített rozsdamentes acél asztallapra fektettük az egyedeket, igyekezve elkerülni, hogy a hal nyálkáját a lehető legkisebb mértékben is

megsértjük. Testtömegmérést követően az előre elkészített lazac-gonadotrop releasing hormon (sGnRH-Syndel 1 mg, Syndel, Nanaimo, British Columbia, Kanada) és humán chorion-gonadotropin (hCG - CHORAGON 5000 NE, Choragon injekció, Ferring Magyarország Kft., Budapest, Magyarország) törzsoldatokból (0,9%-os NaCl oldattal készítve), 27 G vastagságú tűvel szívtuk fel a hormon adagokat, majd a hasúszó tövéénél a hímek hasüregébe oltottunk.

A két kialakított csoportban a halakat a következőképpen kezeltük:

1. csoport: 50 μ g sGnRH / testtömeg kg

2. csoport: 100 NE hCG / testtömeg kg



15. ábra. Süllő hímek bódítása altatókádban (saját kép)

3.4.5. Spermagyűjtés

A felkészítő kádból a halakat merítőszák segítségével, sérülésmentesen egyesével helyeztük át altatót tartalmazó kádba, 40 liter altatóvízbe (Benzocaine, 100 mg/L, Benzocainum[®], Parma Produkt LtD, Budapest, Magyarország). Amikor a kopoltyúmozgások lelassultak, valamint a kezelt hímek először oldalukra, majd hátukra dőltek, az altatóvízből kivettük a halakat, ellenőriztük a csoportjelet, majd testtömegüket grammos pontossággal megmértük.

Öt nappal a hormonkezelést követően, bódítás után, közvetlenül a fejés előtt a kézbe vett halaknak a genitális nyílás környékét száraz törülőruhával szárazra töröltük, hogy a vízzel történő kontamináció lehetőségét minimalizáljuk, ami beindíthatja a

spermiumok aktivációját, ezzel rontva a sperma minőségét. Ezt követően egy 5 cm hosszú és 1 mm átmérőjű rugalmas gumi katétert vezettünk fel a spermavezetékbe, hogy a hozzá nagyon közel futó húgyvezetékéből származó vizelet ne szennyezhesse be gyűjtött spermamintákat. A fejest a hasfal két oldalán történő óvatos nyomással végeztük, majd a katéteren keresztül lefejt sperma adagokat egyedileg jelölt eppendorf csövekbe gyűjtöttük. A hasfalat átlagosan 5 alkalommal masszíroztuk végig, majd a fejest akkor hagytuk abba, amikor nyomásra már nem lehetett spermát fejni. A spermamintákat tartalmazó eppendorf csöveket egy hungarocell dobozban (30×30×30 cm) lévő olvadó jégágyra tettük, hogy kiértékelésükig ne változzon a sperma minősége.

Minden adagot kétfelé osztottuk, 200-200 µl spermát elhelyezve 400µl-es eppendorf csövekbe, melyek egyikét mindig **nyitva**, a másikat mindig **zárva** tartottuk. Így a tárolás során (4 °C) minden spermamintából két adatsort rögzítettünk.

3.4.6. Spermavizsgálat

A friss és a tárolt spermaminták motilitását számítógépes spermavizsgáló berendezéssel (CASA, Computer-Assisted Sperm Analysis) rögzítettük, ahol a Sperm Vision™ v. 3.7.4. (Minitube of America, Venture Court Verona, Amerikai Egyesült Államok) rendszert használtuk. A sperma aktivációját Makler kamrában (Sefi-Medical Instruments Ltd., Izrael) végeztük fajspecifikus, vagy a kísérleti beállításnak megfelelő oldattal. Az aktiváló oldatokhoz minden esetben 0,01 g/ml szarvasmarha szérum albumint (BSA, bovine serum albumin) kevertünk, meggátolva ezzel a sejtek letapadását. Az aktivációt minden esetben legalább két ismétlésben végeztük el. A CASA által mért összes értéket rögzítettük.

A mérések a fejest követően hat órán belül megtörténtek, míg a mérések között a mintákat 4 °C-os olvadó jégen tároltuk.

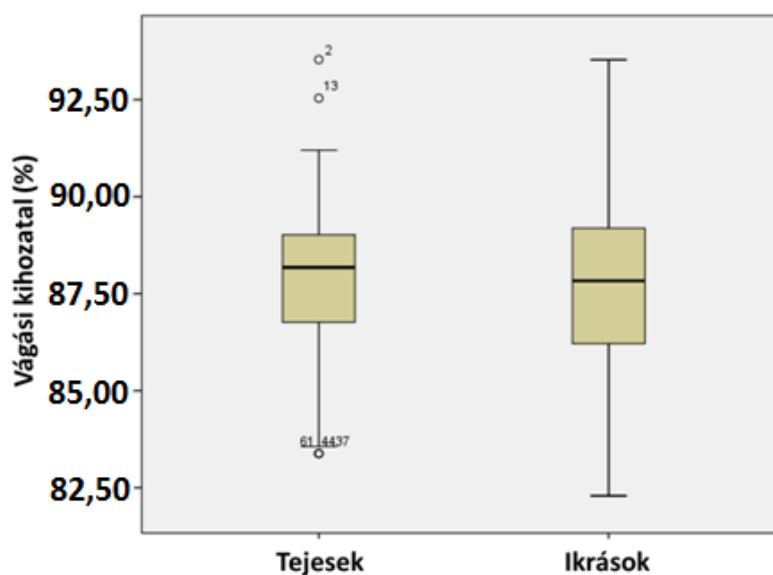
4. EREDMÉNYEK

4.1. Vágási kihozatalok intenzíven nevelt süllőknél

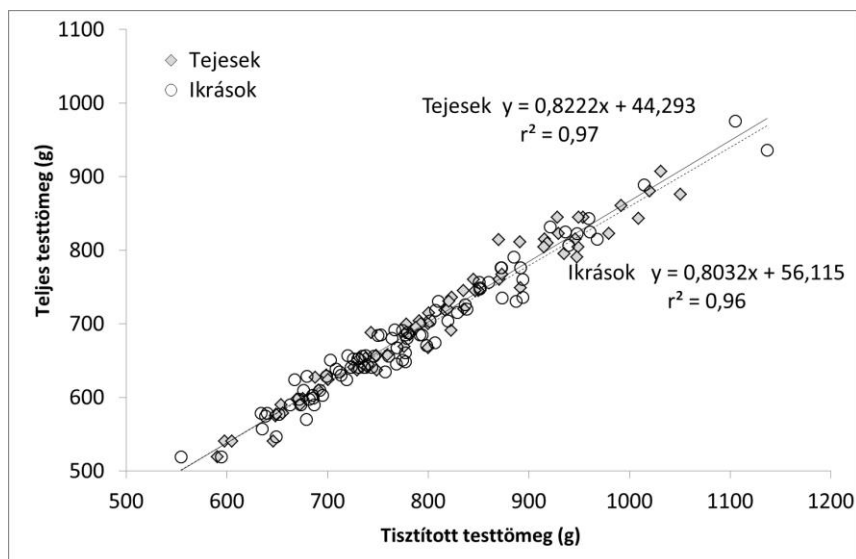
A 155 vizsgált és feldolgozott süllőben az ivarnak nem volt hatása a vágási kihozatalra. Az összefoglaló adatokat az 10. táblázat, illetve a 16. és 17. ábrák mutatják.

10. táblázat. Vágási kihozatalok piaci méretű halakban

(n=155)	élő súly (g)	tisztított súly (g)	vágási kihozatal (%)	vesztesség (%)
Átlag összes	791,7±111,8	693,5±92,7	87,7±2,3	12,3±2,3
(min-max)	(554,8-1136,9)	(518,9-975,4)	(82,3-93,5)	(6,5-17,7)
Átlag ♀ (n=86)	779,0±108,4	681,8±88,9	87,7±2,5	12,3±2,5
(min-max)	(554,8-1136,9)	(518,9-975,4)	(82,3-93,5)	(6,5-17,7)
Átlag ♂ (n=69)	807,4±114,7	708,1±95,9	87,8±2,2	12,2±2,2
(min-max)	(590,7-1050,7)	(518,9-906,7)	(83,4-93,5)	(6,5-16,6)



16. ábra. A vágási kihozatal során vizsgált halak box pot (dobozábra) diagramja. Az interkvartilis terjedelem (téglalap: az összes érték középső 50%-a helyezkedik el), a medián (a téglalapban a vastag vonal), szórás, valamint kiugró értékek (tejesek esetében a körök, rajtuk a halak megadott azonosítója)



17. ábra. A teljes testtömeg és a tisztított (vágási veszteségektől mentes) testtömeg közötti kapcsolat ivaronként

A telepi felmérés eredményei további megfigyelések és kísérletek (4.2. és 4.5. alfejezetek) alapjául szolgáltak.

4.2. Etetés és éheztetés piaci méretű süllőnél

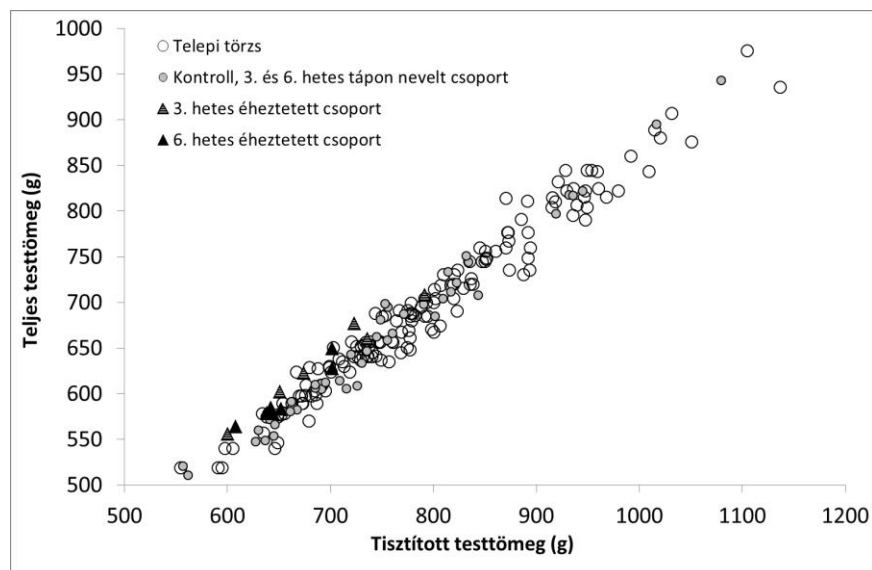
4.2.1. Testtömeg vizsgálatok

Az etetett és éheztetett csoportok testtömegváltozása a várt módon alakult (11. táblázat), az éheztetett csoport testtömege folyamatosan csökkent, míg az etetett csoport folyamatosan növekedett. Az első méréskor (21. nap) az éheztetett csoport testtömege a kiindulási értékhez képest statisztikailag is igazolható mértékben csökkent ($p < 0,05$), míg az etetett csoport testtömeg növekedése nem volt statisztikailag igazolható. A két csoport között azonban már az első méréskor is jelentős különbség alakult ki. Az egyes mérési időpontokban számolt testtömegcsökkenés üteme a 11. táblázatban látható.

11. táblázat Testtömegváltozások a kísérleti időszak alatt

	Kezdőtömeg (g)	3. hét (g)	6. hét (g)	Testtömeg változás (%)	Napi átlagos testtömeg változás (%)
Kezdő időpont (negatív kontroll)	702,8±96,1	-	-	-	-
1. etetett csoport	775,0±94,8 ^a	797,1±103,9 ^a	-	+ 2,9	0,14
2. etetett csoport	738,5±87,3 ^a	-	812,7±88,2 ^a	+ 10,1	0,24
1. éheztetett csoport	701,8±106,3 ^a	652,7±98,8 ^{a*}	-	- 7,0	- 0,33
2. éheztetett csoport	743,2±88,0 ^a	-	637,2±61,0 ^{b*}	- 14,3	- 0,34

Az eltérő betűk az egyes sorokban a statisztikai eltéréseket mutatják ($p \leq 0,05$, kétmintás t-próba) a kísérleti csoportokon belül, a csillagok pedig a szignifikáns eltérést jelölik ($p \leq 0,05$, kétmintás t-próba) a vizsgált csoportok között.



18. ábra. A (3.1.) telepi süllők, a (3.2.) negatív kontroll és tápos kontroll halak, valamint az éheztetett halak teljes testtömeg és tisztított testtömeg összefüggése

A vágóértéket tekintve az éheztetett halak arányosan kisebb vágási veszteséget mutattak, statisztikailag igazolható különbséget azonban a kontroll és telepi törzsállományhoz képest nem mutattam ki (18. ábra és 12. táblázat).

12. táblázat. Vágási kihozatal összevetése a 3.1. és 3.2. fejezet eredményeivel

%	Telepi süllő	Kontroll 0., 3. és 6. hét	Éheztetett 3. hét	Éheztetett 6. hét
Vágóérték	87,7±2,3	88,8±2,0	91,6±1,7	90,6±1,8
átlag±szórás	(82,3-93,5)	(85,4-93,5)	(89,3-93,7)	(86,7-93,2)
(min-max)				

A vágási paraméterek közül kiemelendő változást az etetett csoport májszomatikus indexe (HSI +25,6%) és a hasúri zsír (+30,2%) mutatott, továbbá a bőrös filé (+1,6%), a nyúzott filé (+2,7%) relatív értékei mutattak statisztikailag is igazolható növekedést ($p < 0,05$). Az éheztetett csoportban a kétoldali bőr (+7,5%) és a fej a páros úszókkal aránya (+8,2%) nőtt meg statisztikailag igazolható módon. Az összesített eredmények a 13. táblázatban találhatóak.

13. táblázat. A vágási mutatókban bekövetkezett változások az éheztetett és az etetett csoportokban, a teljes testtömeg arányához viszonyítva

A teljes testtömeg aránya (%)				
Testalkotó	Csoportok	0. nap	3. hét	6. hét
Gonád	Etetett csoport	0,24±0,23	0,29±0,20	0,23±0,19
	Éheztetett csoport		0,39±0,22	0,31±0,23
Tápcsatorna	Etetett csoport	1,90±0,55	1,82±0,32	1,62±0,34
	Éheztetett csoport		1,42±0,21	1,43±0,21
Máj	Etetett csoport	0,82±0,17	0,99±0,18 *	1,03±0,20 *
	Éheztetett csoport		0,69±0,18	0,73±0,07
Hasúri zsír	Etetett csoport	5,53±1,38	6,13±1,19	7,20±0,95 *
	Éheztetett csoport		4,90±1,53	4,72±1,01
Gerinc a páratlan úszókkal	Etetett csoport	18,66±0,98 ^a	18,23±1,58	17,80±1,53
	Éheztetett csoport		21,13±1,42 ^{b*}	19,59±0,90 ^a
Fej a páros úszókkal	Etetett csoport	24,39±0,99 ^a	23,55±1,07	23,08±0,71
	Éheztetett csoport		25,95±1,29 ^{a*}	26,39±1,69 ^{b*}
Bőrös filé	Etetett csoport	46,41±1,46	46,78±1,49	47,13±1,52 *
	Éheztetett csoport		44,55±2,37	44,52±1,08
Nyúzott filé	Etetett csoport	39,84±1,40	40,18±1,56 *	40,90±1,67 *
	Éheztetett csoport		37,29±2,79	37,46±1,20
Kétoldali bőr	Etetett csoport	6,57±0,19 ^a	6,60±0,35	6,23±0,32
	Éheztetett csoport		7,26±0,55 ^{b*}	7,06±0,44 ^{a*}

A különböző betűk (a,b) az azonos idősorok között azonos kezelési csoportban jelölnek statisztikailag igazolható különbséget ($p < 0,05$) jelölnek; míg a * az egyes

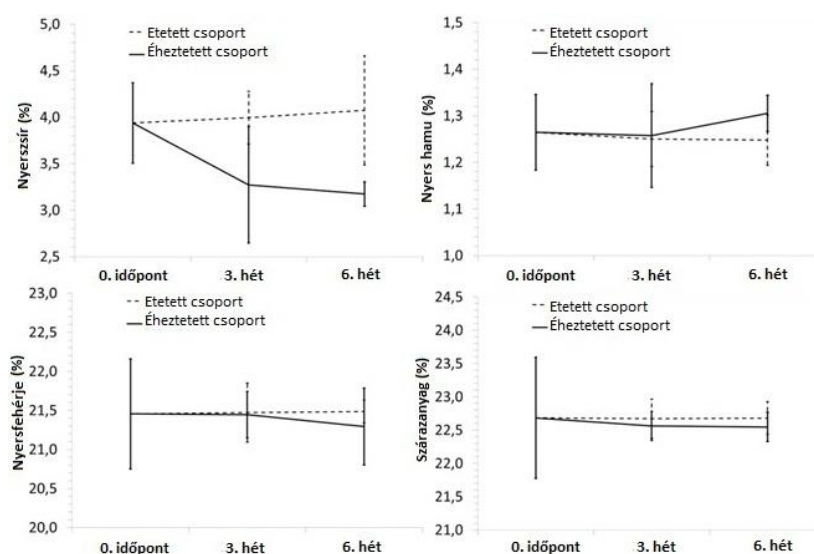
csoportok közötti szignifikáns eltérést mutatja (egytényezős varianciaanalízis Tukey féle post-hoc T-tesztel).

A filé minták kémiai vizsgálata azt mutatta, hogy míg az etetett egyedek hújának beltartalmi értékei változatlanok maradtak, addig azon egyedek mintáiban, amelyek éhezésen mentek át, jelentős, de statisztikailag nem igazolható ($p=0,079$) nyerszsír tartalom csökkenés volt észlelhető (14. táblázat). Ezt a csökkenést az intramuszkuláris zsírtartalom csökkenése okozta, ami a filék relatív tömegcsökkenéséért is felelős lehet (14. táblázat, 19. ábra).

14. táblázat. A halhús beltartalmi változása az éheztetett és etetett csoportokban (minden csoportban $n=8$)

	Kiinduló állapot	3. hét	6. hét
Etetett csoport (%)			
Szárazanyag	22,68 $\pm$ 0,91	22,67 $\pm$ 0,30	22,68 $\pm$ 0,25
Nyersfehérje	21,46 $\pm$ 0,71	21,47 $\pm$ 0,38	21,49 $\pm$ 0,15
Nyerszsír	3,94 $\pm$ 0,43	3,99 $\pm$ 0,28	4,07 $\pm$ 0,59
Nyershamu	1,26 $\pm$ 0,08	1,25 $\pm$ 0,06	1,25 $\pm$ 0,05
Éheztetett csoport (%)			
Szárazanyag	22,68 $\pm$ 0,91	22,56 $\pm$ 0,22	22,55 $\pm$ 0,22
Nyersfehérje	21,46 $\pm$ 0,71	21,45 $\pm$ 0,30	21,29 $\pm$ 0,49
Nyerszsír	3,94 $\pm$ 0,43	3,27 $\pm$ 0,63	3,17 $\pm$ 0,13
Nyershamu	1,26 $\pm$ 0,08	1,26 $\pm$ 0,11	1,31 $\pm$ 0,04

Nem találtam statisztikai igazolható eltérést a vizsgált csoportok adatai között $p<0,05$ szinten.



19. ábra. A húsösszetétel adatai a weendei analízis alapján a 0., a 21. napon és a 42. napon (minden csoportban $n=8$)

4.2.2. Lipidperoxidációs folyamatok vizsgálata

A testtömeg csökkenésén és az energiaraktárak mobilizálódásán kívül további megfigyelésem, hogy az éhezéssel párhuzamosan növekvő intenzitású lipidperoxidáció volt tapasztalható, amire a májban és a húspan is mért malondialdehid (MDA) szint szignifikánsan növekvő szintje utal. Ez a változás feltehetően a glutation redox rendszer gyengülésének következménye.

A lipidperoxidációs folyamat iniciációs szakaszát jelző biomarkerek vizsgálatakor szignifikáns mértékű változást tapasztaltunk a 42 napot éheztetett halcsoport májában, ugyanis a konjugált diének (CD) mennyisége jelentősen nagyobb volt ($p < 0,05$ szinten), mint a kontroll csoporthoz viszonyítva (15. táblázat).

A lipidperoxidációs folyamat terminációs szakaszát jelző metastabil végterméknek, a malondialdehidnek a koncentrációja is radikális növekedést mutatott az éhezés következtében. Három hetes koplalást követően ugyanis a takarmánytól megvont csoportok májában statisztikailag kimutathatóan ($p < 0,001$) magasabb MDA koncentráció volt mérhető a kontroll csoporthoz hasonlítva, megtartva ezt a szignifikáns különbséget ($p < 0,001$) a hatodik hétig koplaltatott csoport halainak mintájában is (15. táblázat).

15. táblázat. Az éhezés hatása a lipidperoxidációs folyamat néhány paraméterére a süllők májából és a filéből vett mintákban

Máj			
	kezdés időpontja	3. hét	6. hét
konjugált dién (CD), OD 232 nm-en			
Étezett csoport (kontroll) (n=8)		0,44 ^a ±0,04	0,47 ^{ab} ±0,05
Éhezettett csoport (n=8)	0,51 ^b ±0,04	0,45 ^a ±0,06	0,52 ^{b*} ±0,06
konjugált trién (CT), OD 268 nm-en			
Étezett csoport (kontroll) (n=8)		0,17 ^b ±0,01	0,17 ^b ±0,01
Éhezettett csoport (n=8)	0,09 ^a ±0,01	0,17 ^b ±0,01	0,18 ^b ±0,02
MDA (μmol/g nedves tömeg)			
Étezett csoport (kontroll) (n=8)		20,14 ^a ±6,66	17,90 ^a ±3,13
Éhezettett csoport (n=8)	15,66 ^a ±1,88	35,61 ^{b***} ±7,97	36,59 ^{b***} ±11,11
Filé			
	kezdés időpontja	3. hét	6. hét
MDA (μmol/g nedves tömeg)			
Étezett csoport (kontroll) (n=8)		24,75 ^b ±4,99	26,99 ^b ±9,60
Éhezettett csoport (n=8)	27,14 ^b ±2,87	18,15 ^a ±3,08	35,25 ^{c*} ±6,28

A csillag jelölés azonos oszlopban szignifikáns eltérést jelent a kezelések közt (* - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$), a különböző betűk (a, b, c) azonos sorokban a szignifikáns eltérést jelentenek az egyes mintavételezési időpontok között ($p < 0,05$).

A filé minták MDA értéke az éhezést követő harmadik hétre még nem mutatott statisztikailag igazolható változást, a hatodik hétre azonban az etetett csoporthoz viszonyítva már szignifikáns eltérés ($p < 0,05$) volt kimutatható (15. táblázat).

Az éheztetés következtében statisztikailag kimutatható csökkenés volt mérhető ($p < 0,001$) a halak májában mért redukált glutation (GSH) koncentrációjában 21 napig tartó éhezést követően, akárcsak 42 napot követően (16. táblázat). Az éhezés során hasonló változás volt tapasztalható a halak májában a glutation peroxidáz (GPx) aktivitásában is, ugyanis jelentősen alacsonyabb GPx aktivitás volt mérhető mind a kísérlet harmadik ($p < 0,001$), mind a hatodik ($p < 0,05$) hetében (16. táblázat). A hosszú távú éhezés tehát csökkenti a glutation redox rendszer mennyiségét és/vagy aktivitását, következésképpen növelte a lipidperoxidáció szintjét a süllők szervezetében.

16. táblázat. Az éhezés hatása a glutation redox rendszer néhány paraméterére a süllő májában

	Kezdeti időpontja	3. hét	6. hét
Redukált glutation ($\mu\text{mol/g}$ fehérje)			
Etetett csoport (kontroll) (n=8)		2,81 ^b $\pm$ 0,32	3,97 ^c $\pm$ 1,17
Éheztetett csoport (n=8)	2,35 ^b $\pm$ 0,43	1,42 ^{a***} $\pm$ 0,32	2,55 ^{b**} $\pm$ 0,52
Glutation peroxidáz (U/g fehérje)			
Etetett csoport (kontroll) (n=8)		2,59 ^b $\pm$ 0,35	2,99 ^{bc} $\pm$ 0,88
Éheztetett csoport (n=8)	3,50 ^c $\pm$ 0,67	1,53 ^{a***} $\pm$ 0,38	2,26 ^{b*} $\pm$ 0,50

A csillag jelölés azonos oszlopban szignifikáns eltérést jelent a kezelések közt (* - $p < 0,05$; ** - $p < 0,01$; *** - $p < 0,001$); a különböző betűk (a, b, c) azonos sorokban a szignifikáns eltérést jelentenek a mintavételezési időpontok között ($p < 0,05$))

4.3. Kompenzációs növekedési vizsgálatok eredményei

4.3.1. Kompenzációs növekedés eredménye növendék süllőnél

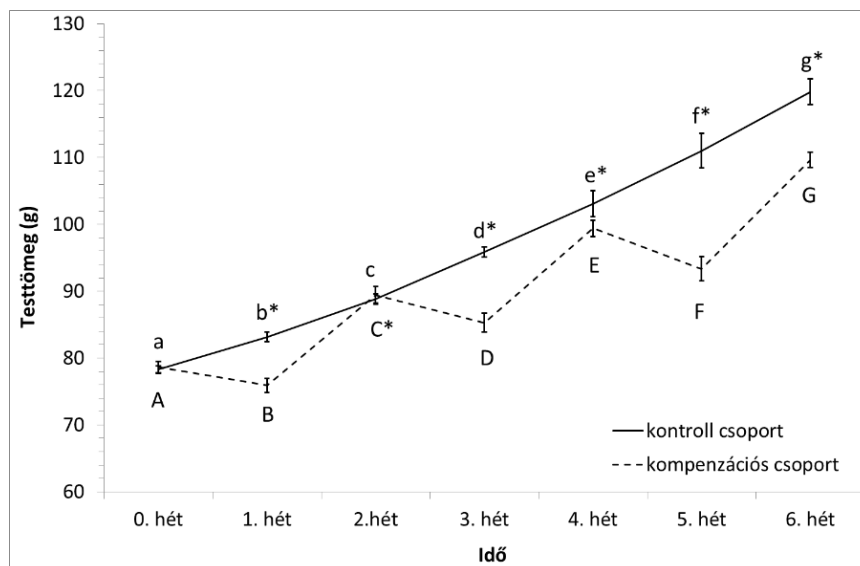
Az intenzíven nevelt növendék süllő kompenzációs növekedésének megfigyelésére beállított kísérlet összefoglaló eredményei a 17. táblázatban láthatók.

17. táblázat. A kompenzációs növekedési vizsgálat eredményei növendék süllőnél

	Kontroll csoport	Kompenzált csoport
Kiinduló testtömeg (g)	78,3±0,59	78,6±0,82
Befejező testtömeg (g)	119,8±1,90 ^a	109,6±1,15 ^b
FCR (g/g, egész periódusra)	1,42±0,02 ^a	0,86±0,04 ^b
SGR (%/nap egész periódusra)	1,01±0,02 ^a	0,79±0,02 ^b
Napi összes növekedés (g / nap)	98,9±2,0 ^a	73,82±2,28 ^b
Kiinduló össztömeg (g)	7.827	7.863
Befejező össztömeg (g)	11.980	10.964
Össztömeg gyarapodás (g)	4.153	3.050
Össztakarmány felhasználás (g)	5.882	2.672

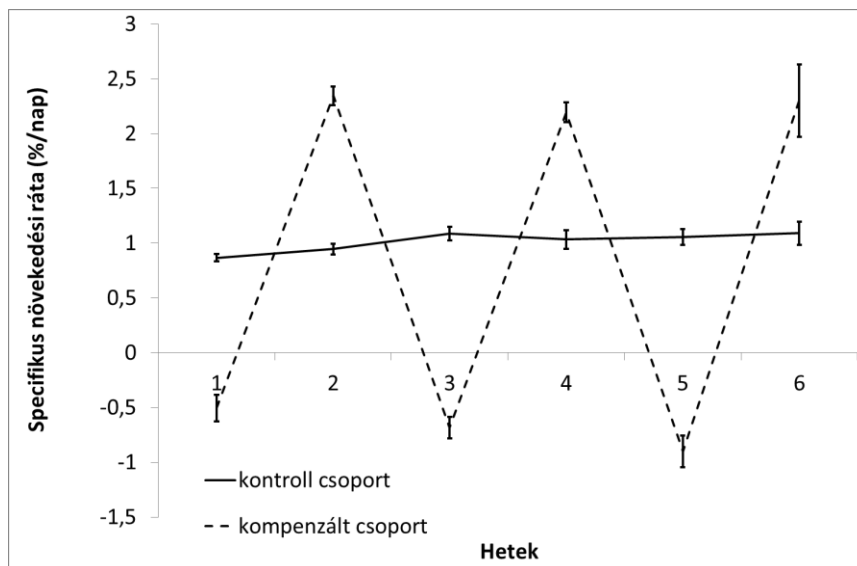
Az eltérő betűjelzés (a, b) azonos sorban szignifikáns eltérést ($p<0,05$) jelent a kontroll és a kompenzált csoportok között egytényezős varianciaanalízis Tukey féle post-hoc T-teszttel számolva.

A folyamatosan etetett csoport egyenletes növekedési görbét mutatott, míg a kompenzált csoport halainak növekedése a táplálékmgvonásoknak köszönhetően minden második héten visszaesett (20. ábra). A kompenzált csoport takarmányozási heteinek végén azonban lényegesen nagyobb napi növekedési ütemet, specifikus növekedési rátát produkált testtömeg arányosan azonos takarmány mennyiségre számolva, mint a folyamatosan etetett kontroll csoport. A második héten a kompenzált növekedés átlaga szignifikáns mértékben meghaladta a folyamatosan etetett csoport testtömegét ($p<0,05$), az ezt követő etetési hetekben viszont csak megközelítette a folyamatosan etetett csoport értékeit. A halcsoportok kompenzáló növekedését a specifikus növekedési rátával a 21. ábrán mutatom be.



20. ábra. A kompenzációs és kontroll növendék süllőcsoportok növekedése a vizsgálat ideje alatt

A különböző betűjelek statisztikailag igazolható különbséget jelölnek az idő függvényében (egytényezős varianciaanalízis Tukey féle post-hoc teszt, $p < 0,05$) a kísérleti csoportokon belül, a csillagok pedig statisztikailag igazolható különbséget jelölnek az egyes csoportok között azonos időpontban vizsgálva (kétmintás t próba, $p < 0,05$).



21. ábra. A kompenzációs és kontroll növendék süllőcsoportok specifikus növekedési rátája heti lebontásban

4.3.2. Kompenzációs növekedés eredménye piaci süllőnél

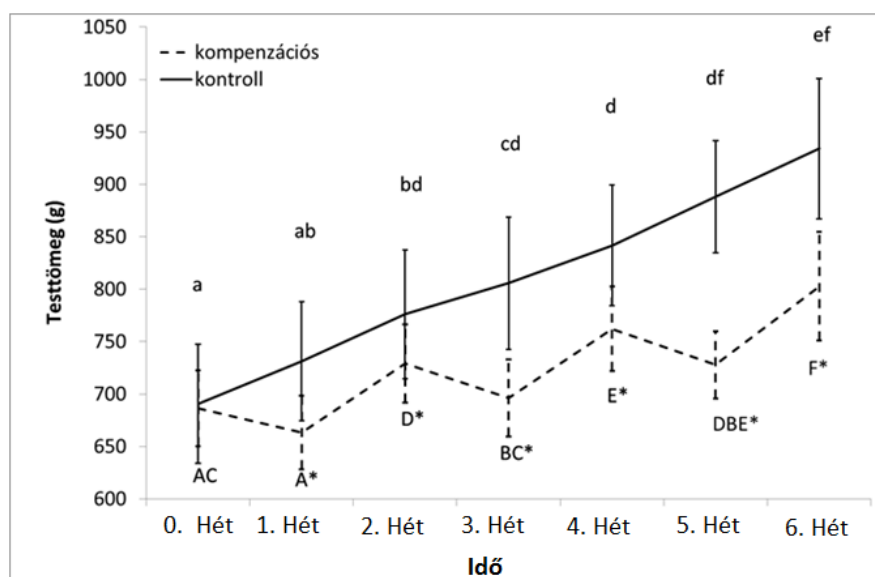
Az étkezési méretű süllő kompenzációs növekedésének, a termelési technológiába való beillesztés céljával elvégzett kísérletem összefoglaló eredményei a 18. táblázatban láthatók.

18. táblázat. A kompenzációs növekedési vizsgálat eredményei étkezési méretű süllőnél

	Kontroll csoport	Kompenzált csoport
Kiinduló testtömeg (g)	690,70±56,75 ^a	686,35±36,04 ^a
Befejező testtömeg (g)	934,05±66,79 ^{a*}	802,85±51,91 ^{b*}
FCR (g/g, egész periódusra)	1,36±0,03	1,16±0,17
SGR (%/nap egész periódusra, csoport átlagok)	0,71-0,73	0,36-0,39
Napi növekedés (g / nap, csoport átlagok)	5,8-5,8	2,6-2,9
Kiinduló össztömeg (g)	6.907	6.864
Befejező össztömeg (g)	9.341	8.029
Össztömeg gyarapodás (g)	2.434	1.165
Össztakarmány felhasználás (g)	3.313	1.394

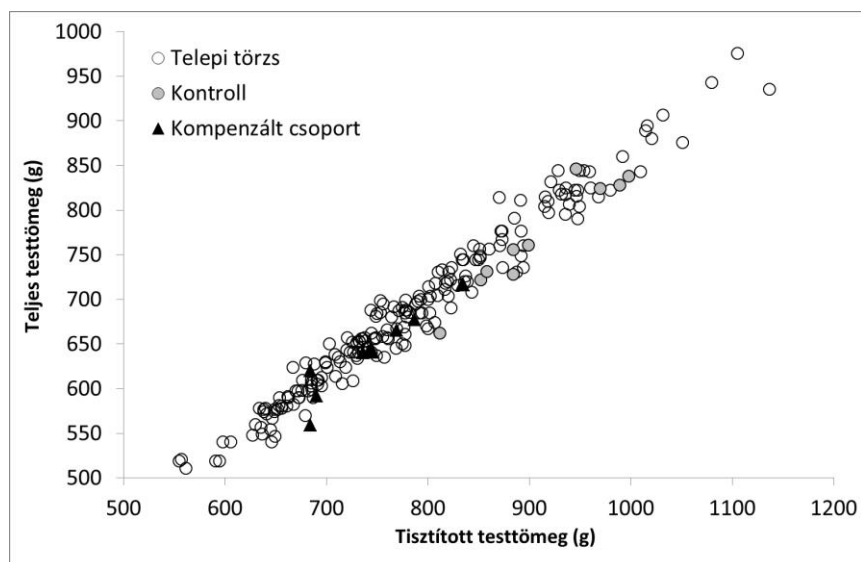
Az eltérő betűjelzés (a, b) azonos sorban szignifikáns eltérést ($p < 0,05$) jelent a kontroll és a kompenzált csoportok között egytényezős varianciaanalízis Tukey féle post-hoc T-tesztel számolva.

A folyamatosan etetett csoport egyenletes növekedési görbét mutatott, míg a kompenzált csoport halainak növekedése a táplálékmegvonásoknak köszönhetően minden második héten visszaesett (22. ábra). Szemben az növendék csoportokkal itt a kompenzált csoport takarmányozási heteinek a végén a napi növekedési ütem gyorsulás nem érte el a kontroll csoport értékeit.



22. ábra. A kompenzációs és kontrollcsoportok növekedése a vizsgálat ideje alatt

Az eltérő betűjelek statisztikailag igazolható különbséget jelölnek az idő függvényében (egytényezős varianciaanalízis Tukey féle post-hoc teszt, $p < 0,05$) az egyes kísérleti csoportokon belül, a csillagok pedig statisztikailag igazolható különbséget jelentenek az egyes csoportok között azonos időpontban vizsgálva (kétmintás t próba, $p < 0,05$)



23. ábra. Az átlagos telepi süllők és a vizsgálatban használt kontroll és kompenzált csoportok vágási kihozatala

A kísérleti eredményekből elkészítettem egy, csak a takarmányozási módszerekre vonatkozó összehasonlítást is (23. ábra és 19. táblázat).

19. táblázat. A kompenzált halak vágási kihozatalának összevetése a 3.1. fejezet eredményeivel

Vágóérték %	Telepi süllő	Kontroll	Kompenzált
átlag $\pm$ szórás	87,7 $\pm$ 2,3	84,6 $\pm$ 2,1	86,2 $\pm$ 2,1
(min-max)	(82,3-93,5)	(81,5-89,4)	(81,7-90,6)

4.4. Indukált szaporítás termelőállományból kiválasztott tejesekkel

A vizsgálat eredményei a 20. és a 21. táblázatban láthatóak. A spermiumok átlagos progresszív motilitása a 24. ábrán látható.

20. táblázat. Összesített adatok a sperma rövididejű eltarthatóságának 0. napjáról
(sperma fejés pillanata)

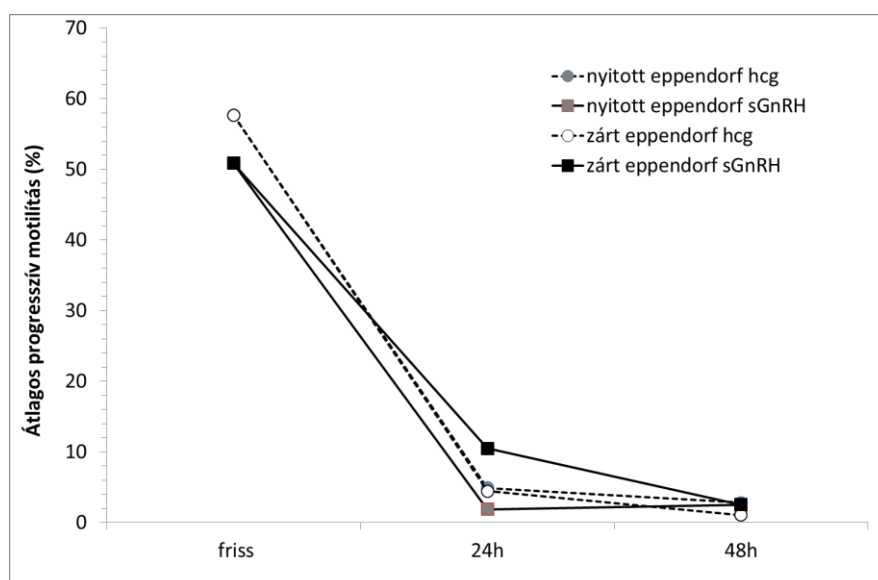
Kezelés	Testtömeg (g)	Fejt sperma mennyiség (mL)	Ozmolalitás (mOsm/kg)	Sperma sűrűség $\times 10^9$
hCG	1334,3 $\pm$ 292	0,92 $\pm$ 0,53	308,9 $\pm$ 24,4	9,89 $\pm$ 0,28
sGnRH	1215,4 $\pm$ 274,4	0,61 $\pm$ 0,32	307,9 $\pm$ 42,8	10,15 $\pm$ 0,25

A mért paraméterek között nem volt kimutatható statisztikailag igazolható különbség ($p < 0,05$, kétmintás t próba).

21. táblázat. Nyitott és zárt eppendorf csövekben tárolt spermájának motilitása 4 °C-on, 24 óránként mérve (n=7-7 adat)

idő	sGnRH		hCG	
	Zárt eppendorf	Nyitott eppendorf	Zárt eppendorf	Nyitott eppendorf
	cső *	cső***	cső	cső
0. nap	50,8 $\pm$ 12,0	50,8 $\pm$ 12,0	57,7 $\pm$ 14,3	57,7 $\pm$ 14,3
1. nap	10,5 $\pm$ 15,2	1,9 $\pm$ 3,2	4,4 $\pm$ 9,9	4,9 $\pm$ 8,3
2. nap	2,5 $\pm$ 4,7	2,5 $\pm$ 3,2	1,0 $\pm$ 1,1	2,8 $\pm$ 3,8
3. nap	0	0	0	0

A megfigyelési napokon belül nem volt statisztikailag igazolható különbség a kezelések és a tárolás között ($p < 0,05$, kétmintás t próba).



24. ábra. Nyitott és zárt eppendorf csövekben tárolt sperma progresszív motilitása 4 °C-on, 24 óránként mérve

5. KÖVETKEZTETÉSEK

5.1. Vágási kihozatalok

A telepi körülmények között nevelt 155 vizsgált és feldolgozott süllőben nem találtunk ivari hatást a vágási kihozatalra.

ZAKÉŠ *et al.* (2012) azonban találtak eltérést az ivarok között, mert magasabb vágási kihozatalt kaptak a hímek esetében mind a tisztított törzs, a fejnélküli tisztított törzs, a bőrös- és a bőrnélküli filé súlyában is. Ennek magyarázataként azt írták le, hogy a tejesek esetében csak 8% volt a hasúri veszteség, ellentétben az ikrásokkal, ahol 11% volt, továbbá a GSI értékben is eltérést találtak.

Esetünkben feltételezhetően azért nem volt kimutatható az ivar hatása a vágási mutatókra, mert a vizsgált halak kisebb méretűek és fiatalabbak voltak, ebből adódóan ivarszerveik is fejletlenek voltak. Végeredményben gazdasági előny kovácsolható abból, ha a halak értékesítésre történő feldolgozása még az előtt történik, mielőtt az egyedek ivarszerveinek jelentős mértékű növekedése beindulna.

A süllők elzsírosodása jelentős, ennek csökkentése tehát feltétlenül indokolt, ugyanis a halak feldolgozása során, a zsigerelés alkalmával, a hasúrben raktározott lipidtartalék eltávolításra kerül, ami technológiai veszteség.

A telepi felmérési eredmények irodalmi adatokkal összevetve azt mutatják, hogy azokhoz képest a Kisbajcsi HTSZ telepen termelt süllők Biomar gyártmányú, kimondottan süllőre kifejlesztett keveréktakarmányon nevelve, alacsonyabb vágási kihozatalt értek el. A süllők vágási kihozatalára irányuló vizsgálatok közül a halak nyúzott, bőr nélküli filé tömegét tekintve JANKOWSKA *et al.* (2003) találták a legjobb vágási kihozatalt 48,1%-kal, amihez képest saját mérési eredményem (40,3%) jelentősen eltér. A tisztított törzs kihozatala viszont megegyezik, sőt meg is előzi a korábban mások által publikált értékeket. A többi paraméter az irodalmi adatokkal összevetve, az intenzív nevelésű süllőket figyelembe véve azokkal közel megegyeznek (22. táblázat). Az eltérések egyik lehetséges magyarázata lehet a különböző takarmányok eltérő beltartalmi értéke (nyersfehérje %, nyerszsír %), az eltérő tartástechnológia, a takarmányozási módszerek, a genetikai háttér, továbbá az is, hogy jelenleg még nincs egységes módszertan a süllő vágására és feldolgozására, ami az adatokban eltéréseket és torzításokat idézhet elő.

Véleményem szerint ajánlott lenne a süllő igényének jobban megfelelő keverék takarmány kialakítása és etetése, ennek hiányában viszont időszakos éheztetés/purging periódusokat célszerű a nevelési technológiába beilleszteni.

22. táblázat. Különféle testtömegű és takarmányozási csoportú RAS rendszerben nevelt süllők összehasonlító táblázata

Paraméter	Kowalska et al. (2011)	Jankowska et al. (2003)		Zakés et al. (2012)	saját mérés
		természetes vízi	intenzíven nevelt		
Testtömeg (g)	500	1100	1000	2000	700
Zsigerek (testtömeg %-a)	5,30	8,21	13,07	10,80	12,30
Kétoldali bőr (testtömeg %-a)	10,00	5,61	5,46	10,00	6,47
Fej (testtömeg %-a)	24,15	18,67	17,55	22,50	23,67
Tisztított törzs (testtömeg %-a)	94,30	88,06	83,82	88,75	87,70
Nyúzott filé (testtömeg %-a)	45,45	51,22	48,09	43,75	40,31

5.2. Éheztetés hatása a testalkotókra és a lipidperoxidációs rendszerre

Süllő esetében a különböző időtartamú takarmánymegvonás a halak testtömegére és a halhús néhány paraméterére is jelentős hatással volt. Ezen jelenségek magyarázata lehet, hogy az éhezés hatására az állati testben, a homeosztázis fenntartása érdekében, a szervezet energiaforrásként a szövetek glikogéntartalmát és lipid tartalékait mobilizálja.

A különböző halfajok között - még sügérféléken belül is - jelentős eltérés mutatkozik az éhezés okozta testtömegváltozásban. Saját vizsgálatom során, 21 és 42 napos éhezést követően a süllők 7% és 14% testtömegcsökkenést mutattak kiindulási testtömegükhöz képest. Eredményeim alapján a halak kisebb mértékű testtömegcsökkenést mutattak azonos hőmérsékleten (20 °C) mint a MEHNER és WIESER (1994) által vizsgált csapósügerek (*P. fluviatilis*), illetve az alacsonyabb hőmérsékleten, de azonos ideig éheztetett walleye (*S. vitreus*) egyedek CZESNY et al. (2003).

Kifejezett tömegcsökkenést tapasztaltam a koplalási időszak végére a tápcsatorna, a máj és a hasüregi zsír esetében. Eredményeim egyezést mutatnak

OSTASZEWSKA *et al.* (2006) méréseivel, ahol éheztetett compók (*Tinca tinca*) bélhámján és májában jelentős kórszövettani változásokat írtak le, továbbá ZAMMIT *et al.* (1979) méréseivel, akik farkassügérben (*D. labrax*) tapasztaltak az éhezést követően jelentős máj- és zsírszövetbeli tömegcsökkenést, illetve ZENG *et al.* (2012) méréseivel, akik *Silurus meridionalis* éheztetésekor, a halak hepato-szomatikus indexének csökkenését tapasztalták, ebből következően a májuk, továbbá tápcsatornájuk tömegének csökkenését is. Hasonló eredményeket írtak le SEGNER és BRAUNBECK (1988) jászkeszeg (*Leuciscus idus*), COOK *et al.*, (2000) atlanti lazac (*S. salar*), RIOS *et al.* (2002) farkaslazac (*H. malabaricus*), GERMAN *et al.* (2010) *Pterygoplichthys disjunctivus*, és RIOS *et al.* (2011) *Prochilodus lineatus* halfajokban is.

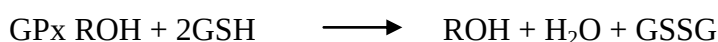
Az éhezési időszak előrehaladtával a testsúly folyamatosan csökkent, ami a zsírtartalom mobilizálódásával magyarázható, azonban a csökkent filétömegek tendenciaszerűen csökkenő zsírtartalom mellett arra engednek következtetni, hogy az éhezés során az intramuszkuláris mellett a hasúri lipidtartalékok is mobilizálódnak. Az egyes zsírtartalékok, így a hasúri vagy az izom intramuszkuláris zsírtartalmának mobilizációja éhezés során halfajonként eltérő ugyan (WEIL *et al.* 2012), de például szivárványos pisztrángnál (*O. mykiss*) a hasúri zsír mobilizációját tekintik elsődlegesnek (JEZIERSKA *et al.* 2006) és úgy tűnik, hogy ez süllőnél is hasonló lehet.

Ugyanakkor az éhezett halak filétömegének csökkenése arra utal, hogy a szervezet részben mobilizálta a halhúsban lévő intracelluláris energia tartalékokat (lipidek) is, hogy fenntartsa a test homeosztázisát a táplálékhiányos idő alatt. Az éhezett halak filéjének nyerszsírtartalma nem szignifikáns mértékben ugyan, de tendenciaszerűen csökkent, ami arra utal, hogy hosszan tartó éhezés ideje alatt, amikor a vér glükóz- és a máj glikogén tartalékai kimerülnek, a szervezet a test lipid tartalékait használja energiaforrásként, a zsírsavak közül pedig először a telített- és az egyszeresen telítetlen zsírsavak mobilizálódnak (CSENGERI 1996; FALAHATKAR 2012, ZAJIC *et al.* 2012).

A vizsgálatom alatt sem agresszióra (kannibalizmus), sem stresszre utaló állapotot nem tapasztaltam. A tápláléktól megvont egyedek a medence alján mozdulatlanul tartózkodtak. Tapasztalataim egyezést mutatnak azokkal az irodalmi adatokkal, mi szerint az éhező szervezet sejtszintű és molekuláris adaptációval, továbbá viselkedésének változásával is próbálja limitálni az energiaigényét. LOVE (1980), HOGENDOORN (1983) és ULTSCH (1989) is azt tapasztalták, hogy táplálék hiányában az éhező állatok lassabb helyváltoztatást és mozgási intenzitást mutatnak.

Süllőnél az éheztetés ideje alatt kifejezett változások voltak tapasztalhatóak a glutation redox rendszer néhány paraméterében is, ami a redukált glutation esetében ennek a tripeptidnek az antioxidáns hatású szulfhidril csoportjának szintéziséhez szükséges folyamatos aminosav ellátás (metionin és/vagy cisztein) hiányával magyarázható (NÉMETH *et al.* 2004). A redukált glutation – egyéb funkciói (pl. a sejtek szabad szulfhidril tartalmának biztosítása) mellett - a glutation peroxidázok (GPx) kosubsztrátja, így a koncentrációjának csökkenése negatív irányban befolyásolja az enzim aktivitását, amint ezt baromfinál tapasztalták (BALOGH *et al.* 2007).

Az eredmények PERONA *et al.* (1978) azon korábbi eredményeivel mutatnak hasonlóságot, miszerint a GPx allosztérikus enzim, amely működése során egyrészt reaktív oxigén intermediereket, másrészt GSH-t használ fel szubsztrátként, melyek hiányában aktivitása azonban csökken. A folyamat a következő egyenlet szerint alakul:



A GPx aktivitás csökkenése jelentős az antioxidáns védelmi rendszer enzimatis részében, azaz annak hiányában az antioxidáns védelem csökken. Működéséhez, amint arra korábban utaltam redukált glutationra, mint hidrogén donorra van szükség, így közvetetten függ a flavoprotein glutation reduktáz aktivitásától, amely az oxidálódott glutationt redukálja GSH-vá, amely reakcióhoz viszont hidrogén szükséges, amelyet a redukált NAD(P)H biztosít. A NAD(P)H termelés viszont függ a szénhidrát metabolizmustól, azt ugyanis a pentóz monofoszfát shunt biztosítja. Az antioxidáns védelem csökkenése összefügg az aminosav, valamint a szénhidrát ellátottsággal is, továbbá a szabadgyökök által generált lipidperoxidáció jelentős növekedéséhez vezet éhező halak májában (HIDALGO *et al.*, 2017).

Ezen folyamatok markereinek mennyisége jelentős növekedést mutatott a májban, statisztikailag igazolható változást azonban csak a 42 napja éhezett egyedeknél figyeltem meg. A lipidperoxidáció metastabil végtermékének, a malondialdehydnek a mennyisége viszont már 21 napot követően is és 42 nap éhezést követően is szignifikánsan magasabb volt, ami arra utal, hogy a glutation redox rendszer mérsékelt csökkenése is már erőteljes lipidperoxidációt indukál.

Ennek magyarázata a zsírsavaknak az éhezés ideje alatti eltérő mértékű mobilizációjában keresendő, ugyanis éhezés során először a telített (SFA) és az

egyszeresen telítetlen zsírsavak (MUFA) mobilizálódnak, ahogyan azt korábban pontynál már kimutatták (CSENGERI 1996; ZAJIC *et al.* 2012). Amellett azonban, hogy a többszörösen telítetlen zsírsavak (PUFA) csak később mobilizálódnak, azok viszont sokkal inkább érzékenyek a peroxidációs károsodásra (HOUTEN *et al.*, 2016).

Megfigyeléseim hasonlóságot mutatnak PASCUAL *et al.* (2003) méréseivel, akik aranydurbincs (*S. aurata*) egyedek májában mértek éhezés során növekvő MDA értéket, illetve folyamatosan csökkenő GSH koncentrációt. BAYIR *et al.* (2011) is növekvő MDA szintet mértek sebes pisztráng (*S. trutta*) májában hosszú távú éhezést követően, továbbá ZHENG *et al.* (2016) is növekvő MDA értéket mértek 12 nap éhezést követően a nagy sárga árnyékhal (*P. crocea*) májában.

A süllők filéjéből vett mintákban az MDA koncentráció szintén szignifikáns mértékben emelkedett az éhezés 42. napján történt mintavételkor, statisztikailag igazolható változást azonban a 21 napos éhezést követően még nem találtam. Ezek az eredmények arra engednek következtetni, hogy az éhezés korai szakaszában először a telített és az egyszeresen telítetlen zsírsavak mobilizálódtak a halak szöveteiből, azonban az éhezés hatodik hetére a többszörösen telítetlen zsírsavak is mobilizálódtak, így fokozott lipidperoxidációval lehetett számolni, különösen amiatt, hogy erre az időpontra az antioxidáns védelem is jelentős mértékben gyengült.

5.3. Kompenzációs növekedés növendék és piaci méretű süllők esetében

Vizsgálataim során a kompenzációs növekedés akvakultúrák használatának létjogosultságát állapítottam meg süllők esetében, igazolva olyan korábbi hibrid naphalakon (*Lepomis cyanellus* ♀ × *L. macrochirus* ♂) végzett kísérlet eredményeket, amelyek szerint a kompenzációs növekedés megfelelő takarmányozási rendszerekben hatékony és gyors módszer a halak testtömegének növelésére (HAYWARD *et al.*, 1997; WHITLEDGE *et al.*, 1998).

A kompenzáció kihasználása gazdasági előnyökkel járhat, hiszen a halnevelés teljes ideje alatt a legjelentősebb költség a munkaerő mellett a takarmány, és ha ezt a termelő csökkenteni tudja, akkor gazdaságosabbá tehető a termelés. Ezt támasztja alá CRAIG *et al.* (2017) is, akik kihangsúlyozták, hogy akvakultúrában a neveléshez felhasznált takarmány mennyisége és annak ára a leginkább meghatározó, azok ugyanis a változó költségek 50%-át teszik ki.

Továbbá azokon a napokon, amikor a halak 'koplalnak' az emberi munkaerő igény is mérséklődik, a gondozók munkaidejének ilyenkor kisebb részét teszi ki az ezekkel a halcsoportokkal történő munkavégzés. Másik oldalról a medencék vize ez idő alatt tisztul, vízminősége javul és szervesanyag terhelése is csökken. Átfolyó vizes medencéknél ez halcsoportonként egységesen kevesebb napi munkát is jelent, mert a medencék takarítása is elhagyható ezeken a napokon.

A teljes vizsgálat idejére vetítve a halcsoportok takarmányhasznosításában jelentős különbség mutatkozott, ugyanis 61%-kal hatékonyabbnak mutatkozott a kompenzációs növekedést kihasználó halcsoportok esetében a folyamatosan etetett halakéhoz képest. Piaci süllők esetében a kompenzált csoport takarmányhasznosítása 17,2%-kal volt hatékonyabb.

5.4. Spermaminősítés intenzív nevelésből származó halak esetében

Az alkalmazott két hormonkészítmény között (sGnRH, hCG) nem volt kimutatható különbség a spermatermelés minőségi paramétereiben (progresszív motilitás, spermamennyiség, ozmolalitás, sejtkoncentráció). A vizsgálatok nem mutattak ki továbbá különbséget a nyitott vagy zárt eppendorfos spermatárolási módszer között sem. Ugyanakkor már 24 óra elteltével is olyan mértékben csökken a progresszív motilitás, hogy a hűtve tárolt mintákat nem javasolt termékenyítésre felhasználni, azaz csak friss, vagy mélyfagyasztott spermával érdemes termékenyíteni. SAROSIEK *et al.* (2016) a spermagyűjtés módszerének hatását vizsgálták a spermaminőségre, katéteres és fecskendővel gyűjtöttek spermát süllőkből. A fecskendővel levett sperma minőségi paramétereai gyengébbek voltak, mint a katéterrel gyűjtött mintáké (kisebb sejtkoncentráció, kisebb motilitás), amit azzal magyaráztak, hogy a fecskendővel történő spermagyűjtés során vizelettel szennyeződött a sperma. Ennek ismeretében a vizsgálat során mi is katéterrel vettük a spermamintát.

SCHAEFER *et al.* (2016) poolozott spermaminták minőségét vizsgálta különböző hígítók hozzáadásával az idő függvényében. A különböző minőségű spermaminták poolozva gyengébb motilitás értékeket mutattak, valamint 24 órás tárolás során a sperma mozgóképessége tovább csökkent. Emiatt jobb poolozás előtt kizárólag az egyedi mintákból kiválogatni a kimagasló minőségű sperma adagokat. A

kísérleteimben nem pooloztam a mintákat, így ezt a negatív hatást nem kellett figyelembe vennem, ugyanakkor a 24 óra alatti motilitáscsökkenést igazoltam.

CEJKO *et al.* (2008) a sperma minőségét vizsgálták különböző feltételek között tartott tenyészetekből származó süllők esetében (9 hónapos tartás): tógazdaság, recirkulációs rendszer és ketreces tartás. A legjobb motilitást a recirkulációs rendszerben tartott halak ivarsejtjei mutatták, míg a legnagyobb sejtkoncentrációt a tógazdaságban átteleltetett halaknál találták. Azonos helyről származó halak esetén tehát a tartási körülmények is befolyásolhatják a spermatermelést és a sperma minőségét.

BLECHA *et al.* (2015) különböző időpontokban (március 26, április 21, június 13) tavi süllőket hormonkezelték azonos módon és azt tapasztalták, hogy az idő előrehaladtával nagyobb mennyiségű spermát lehetett (0,64-1,8 ml) fejni, a sejtkoncentrációban nem találtak különbséget, a vízaktivációra bekövetkező aktív spermiumok életidejét tekintve pedig azt találták, hogy a márciusban fejt halak ivarsejtjei hosszabb ideig mozogtak, mint az áprilisiak. Összességében az mutatták ki, hogy a hideg periódus hossza nem befolyásolta jelentősen a sperma minőségi paramétereit, de a spermatermelés mennyiségére hatással volt. Az eredmények azt sugallják, hogy hosszabb hidegperiódussal nagyobb mennyiségű spermatermelést is elérhettünk volna, ezt azonban az elvégzett kísérlet alapján nem lehet egyértelműen kijelenteni, ahhoz további kísérletek szükségesek.

A spermaminősítés eredményeképpen elmondható, hogy a termelésbe vett hímek ivarérettek és felhasználhatóak szaporításra annak ellenére, hogy korábban a magas energiatartalmú takarmány fogyasztásának következtében a halak kondíciója nem volt igazán kívánatos a szaporításra. A felkészítés folyamán azonban az éheztetés, valamint a hő- és fényprogram hatására a tejes halak már teljes mértékben alkalmassá váltak a szaporításra.

Az eredmények alapján elmondható, hogy a vizsgált halak szaporításba vonhatóak és alkalmasak voltak a termékenyítésre, ennek köszönhetően abban az esetben, ha telepi körülmények között bármely probléma adódik az anyahalak felkészítése során, akkor a tejesek helyettesíthetők termelésből kiválogatott egyedekkel.

5.5. Javaslatok

A vizsgálataim eredményeiből és gyakorlati tapasztalataimból azok hatékony jövőbeli használatához a következő javaslatokat szeretném tenni:

1. Javaslom a süllők telepi takarmányozási technológiájának fejlesztésére további vizsgálatok beállítását.
2. Javaslom a takarmányozási gyakoriság, intenzitás és a szakaszos és részleges takarmánymegvonás lehetőségeinek vizsgálatát.
3. Javaslom a kompenzációs növekedés gyakorlati kihasználhatóságának további vizsgálatát, illetve a kompenzáció hőoptimumának meghatározását mind süllőnél, mind más gazdaságilag fontos intenzíven nevelt halfajon.
4. Javaslom az éhezés hatásának további vizsgálatát, kiterjesztve a hal hújának zsírsavprofiljára, továbbá annak állagára, szerkezetére, konzisztenciájára és ízére is.
5. Javaslom az intenzíven nevelt állományokból kinevelhető tenyészhalak gyakorlati szaporításra történő használhatóságának további vizsgálatait.

5.6. Új tudományos eredmények

1. Intenzív körülmények között, 550-1100 g mérettartományig, kereskedelmi forgalomban lévő, süllőnevelésre kifejlesztett keveréktakarmányon tartott, 20 ± 1 °C-os vízhőmérsékleten nevelt süllőknél az ivarnak nincs hatása a vágási testtömegre és a vágási kihozatalra.
2. A 770-800 g-os kiinduló testtömegű, folyamatosan etetett és tápláléktól megvont süllőknél kimutattam, hogy a folyamatosan etetett süllők májának és nyúzott filéjének relatív tömege mindkét mintavételi időpontban (21. nap, 42. nap), a hasúri zsírtartalom és a bőrös filé pedig a 42. napon történt mintavételkor, statisztikailag igazolható mértékben nagyobb volt. Ezzel szemben a tápláléktól megvont csoportban a fej a páros úszókkal és a kétoldali bőr mindkét mintavételi időpontban nagyobb volt a folyamatosan etetett csoporthoz képest, míg a gerinc a páratlan úszókkal csak a 21. mérési napon mutatott statisztikailag igazolhatóan nagyobb értéket.
3. Süllők éheztetésének hatására a filé szárazanyag, nyersfehérje, nyerszsír és nyershamu tartalmában az etetett és éheztetett csoportok között nem találtam statisztikailag igazolható különbséget.
4. Elsőként vizsgáltam filéből és májból vett mintákból lipidperoxidációs paramétereket süllő esetében. Megállapítottam, hogy az éhezés korai szakaszában mérsékelten, majd erőteljesebben nő a lipidperoxidációs folyamatok intenzitása, amely összefüggést mutatott a glutation redox rendszer csökkenésével.
5. Elsőként vizsgáltam a kompenzációs növekedési sajátosságokat üzemi körülmények között nevelt növendék és piaci méretű süllőkben. Növendék süllők esetében 6 hetes kompenzációs növekedési vizsgálat alatt csak a 2. héten volt teljes kompenzáció, míg a további hetekben csak részleges. Piaci süllők esetében a 6 hetes vizsgálat alatt csak részleges kompenzáció volt.

6. Termelő állományból származó étkezési méretű süllő tejeseket az ivási időn kívül spermatermelésre készítettem elő felkészítési periódust (3 hónapos takarmánymegvonás, mesterségesen beállított thermo-cirkádián ritmus) és hormonális indukciót követően (hCG és sGnRH hormonkezelés). A két hormonkezelés között statisztikailag igazolható különbségeket nem találtam sem a spermamennyiségben, sem a sperma progresszív motilitásában.

6. ÖSSZEFOGLALÁS

A Kárpát-medence földrajzi és éghajlati viszonyai között az általános tógazdasági termelés meghatározó halfaja a ponty. Hazánkban az összesített 2017-es évi tógazdasági statisztikák szerint az összes lehalászott étkezési haltermés (15 ezer tonna) 81,1%-a ponty, míg a ragadozók (harcsa, süllő, csuka) aránya csupán 1,3%-ot tet ki (284 tonna). Ezen belül a süllő mennyisége mindössze 37,6 tonna (0,25%!) volt (KISS, 2018). Az elmúlt évtizedekben a lehalászási statisztikákban a süllő regisztrált mennyisége nem haladta meg az évi 50 tonnát. A hazai ragadozó halak termelésben lévő részarányát növelni kellene, mivel a piaci igények a jobb húsminőségű, kevésbé zsíros termékek felé tolódnak el. A süllő termelésének lényeges mértékű növelésére csak új nevelési technológiák kidolgozása révén van lehetőség, mint például a pisztráng-tenyésztéshez hasonló keveréktakarmányra alapozott, intenzív nevelés.

Az utóbbi években a sügérfélék kutatása felgyorsult, több, az Európai Unió által támogatott pályázat került kiírásra a sügérfélék tenyésztésének elősegítésére és fejlesztésére. A süllő intenzív rendszerben való tenyésztése azonban még ezzel együtt is kezdetleges, emiatt csak kevés gazdaság foglalkozik ilyen nevelési technológiával. A mai napig hiányoznak azok a termelési-technológiai protokollok, amelyekkel a faj megbízhatóan, nagy biztonsággal tenyészthető és gazdaságosan nevelhető.

A kereskedelmi forgalomban lévő takarmányok jelenleg még nem tudják biztosítani az élettani igények kiszolgálásán túl az optimális fejlődést, emiatt általános probléma, hogy a nagy energia tartalmú tápok az intenzív telepeken a süllők elzsírosodását okozzák.

A kisbajcsi termelőszövetkezetben kiindulási állapotként felmértem a süllők vágási tulajdonságait és megállapítottam, hogy 554,8 - 1.136,9 g-os mérettartományban az ivarok között a vágási veszteségben nem volt különbség. A vágási kihozatalokat az irodalmi adatokhoz hasonlítva megállapítottam, hogy a zsigeri tömegek (12,3 %) meghaladják (5,3 – 10,8 %), a nyúzott filé tömege viszont elmarad (40,31%), a korábbi takarmányozási rendszerű kísérletekben (43,75 - 48,09%) kapott értékektől.

Alaphipotézisem az volt, hogy éheztetés alatt a vágási veszteséget adó zsigeri szervek (hasúri zsír, máj, stb.) tömege csökken, ami befolyásolhatja a vágási kihozatalt. Étkezési méretű süllőkkel beállított vizsgálatomban jelentős

tömegcsökkenést tapasztaltam a koplalási időszak végére, elsősorban a tápcsatorna, a máj és a hasüregi zsír abszolút és relatív tömegében. A halak azonban az éhezés során nem csak, vagy nem elsősorban hasúrból zsírtartalékaikat használják fel, hanem azzal egyidejűleg az intramuszkuláris zsír egy része is mobilizálódik, emiatt a filé tömege is csökken.

A hosszú távú éhezés továbbá csökkentette a filé és a máj glutation redox rendszerének aktivitását és/vagy mennyiségét, emiatt növekedett a lipidperoxidációs folyamatok intenzitása.

Kompenzációs növekedési vizsgálatokat két méretcsoportban (78,5 g átlagtömegű, n=600; és 688,5 g átlagtömegű, n=50) végeztem. Mindkét halcsoportnál a folyamatosan etetett halak egyenletes növekedési görbét mutattak, míg a kompenzált csoport halainak növekedése a táplálékmegvonásoknak köszönhetően minden második héten visszaesett. A kompenzált csoport takarmányozási heteinek végén azonban lényegesen nagyobb napi növekedési ütemet, specifikus növekedési rátát mutatott azonos takarmány mennyiséggel (1% ttkg) etetve, mint a folyamatosan etetett kontroll csoport. A kísérlet végére a kompenzált csoport átlagos testtömegei elmaradt ugyan a folyamatosan etetett csoporttól, de a felhasznált takarmányt mennyiségét tekintve kedvezőbb fajlagos takarmányhasznosulást mutattak.

Végezetül vizsgáltam, hogy a termelésből véletlenszerűen kivett tejeseket ivási időn kívül (mesterséges átteleltetés és tavaszhatás, fény-és hő program, éheztetés) spermatermelésre lehet-e készíteni. A halakat kétféle hormonnal kezeltük (50µg lazac GnRH/ttkg, illetve 100 NE HCG/ttkg), statisztikailag igazolható különbséget azonban egyik vizsgált spermaminőségi paraméterben sem találtam.

A friss sperma vizsgálata során vizsgáltam a sperma rövid idejű eltarthatóságát 4 °C-on nyitott és zárt eppendorfcsovekben, illetve azok CASA módszerrel mért spermaminőségi jellemzőit. Az első 24 órában a CASA által mért paraméterek közül a progresszív motilitás 51-58%-ról 2-10%-ra, a második napon 1-2,8% értékre csökkent, a hormonkezelések és a tárolás módja közötti összevetésben nem volt kimutatható különbség. A sperma a vizsgálat eredményei alapján nem volt alkalmas 24 órán túli tárolásra. Megállapítottam, hogy az üzemi termelésből kivett süllő tejeseket spermatermelésre lehetett készíteni, annak ellenére, hogy sem kondíciójuk sem felkészültségük nem volt optimális a szaporításhoz.

7. SUMMARY

The most significant fish species in the geographic and climatic conditions of the Carpathian Basin is the common carp. In Hungary, according to the pond-fishing statistics of year 2017, from the production of 15 000 tons of market size fish, 81.1% was common carp, while the proportion of the predator species (European catfish, pike, pike perch) was only 1.3 % (284 tons). The amount of pike perch was just 37.6 tons (0.25%!) (KISS, 2018). By the statistics, in the past decades, the registered amount of pike perch was never exceeded 50 tons. The amount of predator fish species should be increase in production, because market needs are under change to better quality and fatless fish products. The substantial increase of the proportion of pike perch production could be available only with new production technologies, likewise intensive trout-farming with pellet feeding.

In the past years, the research of percid fish species increased, several projects were supported by the European Union with the aim of helping and developing the technologies of percid fish farming. Although intensive farming technologies for pike perch are still rudimentary and therefore limited farmers using this kind of technologies of rearing. The production protocols, making the pike perch farming safe and productive are still missing.

Commercial feed for pike perch currently are not able to assure the physiological needs with the optimal growth yet, because over condition of fish caused by high energy value of feed is a common problem.

At first, I measured the sizes of slaughter yields of pike perch – considering as a starting point – from the fish farm in Kisbajcs, and then I defined that there were no measurable sex effect in size of 554,8 - 1.136,9 g for slaughter losses. I compared our slaughter yield results to similar former research data, as result according to the weight of the viscera (12,3%) exceeded them (5,3 - 10,8 %), and to the weight of skinless filet (40,31%) fall behind (43,75 - 48,09%).

Our basic hypothesis was, that by the effect of starvation, the weight of visceral organs (abdominal fat, liver, etc.) – as the losses during slaughter - would decrease and may influence to the slaughter yield results. In my experiment, planted for investigating the effect of fasting market size pike perch, as result I observed significant decrease in body weight, primarily the absolute and relative mass losses were measurable in the weight of the digestion tract, liver and the abdominal fat.

Although starving fish are catabolized their lipid reserves not only or not primarily from the abdominal lipid reserves, but simultaneously a part of intramuscular lipids are mobilized, causing decrease in filet weights.

Long term starvation also had decreasing effect on the activity and/or quantity of the glutathione redox system, consequently increasing the intensity of the lipidperoxidation processes.

My compensational growth experiments were carried out in two different sized groups (average weight: 78,5 g, n=600; and average weight: 688,5 g, n=50). In both groups, the continuously fed groups showed a steadily growing growth curve, while the growth of fish from the compensational groups decreased every second week, due the lack of feed intake. Although at the end of the feeding weeks fish from the compensational groups showed significantly higher daily growing rate and specific growing rate from the same amount of feed intake (1% bodyweight kg), than fish from the continuously fed control groups. Although at the end of the experiment, the body mass weight of the compensational groups fell behind from the control groups, but considering the amount of feed consumption they showed favorable specific food conversion ratio.

At last I examined, the possibility of reaching out of season spermatogenesis from males took out directly from production (artificial winter effect and spring effect, light and thermal programs, starvation). Fish were treated by two different hormone preparations (50µg salmon GnRH/bodyweight kg, and 100 NE HCG/ bodyweight kg), but statistically verifiable changes in any measured sperm quality parameters were not found.

Among the fresh fish sperm tests we examined the short time shelf life at 4 °C in open and closed Eppendorf tubes, and the quality characteristics of sperm with CASA. After the first 24 hours, from the parameters measured by CASA, the level of progressive motility decreased from 51-58% to 2-10%, and for the second day the value fell to 1-2,8% and there were no measurable differences between the hormone treatments and the way of storage. According to the results, the sperm was unsuitable for storing over 24 hours. I stated, that pike perch males taken out from production can be forced for sperm production, despite that their condition and state of preparedness was not optimal for reproduction.

8. MELLÉKLETEK

M1. Irodalomjegyzék

- Alavi, S.M.H., Mojazi Amiri, B., Cosson, J., Karami, M., Abdoulhay, H.A., Pourkazemi, M. & Akhoundzadeh, M.A. (2006).** Determination of some seminal plasma indices, sperm density and sperm motility in the Persian sturgeon, *Acipenser persicus*. Iranian Journal of Fisheries Science, 5(2), 1-18.
- Ali, M.A., Ryder, R.A. & Anctil, M. (1977).** Photoreceptors and visual pigments as related to behavioural responses and preferred habits of perches (*Perca spp*) and pikeperches (*Stizostedion spp.*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 34, 1475-1480.
- Ali, M., Nicieza, A. & Wootton, R. J. (2003).** Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. Fish and fisheries, 4(2), 147-190.
- Álvarez, A., García, B.G., Garrido, M.D. & Hernández, M.D. (2008).** The influence of starvation time prior to slaughter on the quality of commercial-sized gilthead seabream (*Sparus aurata*) during ice storage. Aquaculture, 284(1), 106-114.
- Álvarez, D. (2011).** Behavioral responses to the environment. Effects of compensatory growth on fish behavior. In: Farrell AP, Stevens ED, Cech JJ, Richards JG (eds) Encyclopedia of fish physiology. Academic, San Diego, pp 752-757.
- AOAC (1984).** Association of official analytical chemists. In: Official Methods of Analysis (28.054). 14th edn, pp. 1141. AOAC International, Arlington, VA, USA.
- Asturiano, J.F., Sorbera, L.A., Carrillo, M., Zanuy, S., Ramos, J., Navarro, J.C. & Bromage, N. (2001).** Reproductive performance in male European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, L.) fed two PUFA enriched experimental diets: a comparison with males fed a wet diet. Aquaculture, 194, 173-190.
- Baer, J., Zienert, S. & Wedekind, H. (2001).** Neue Erkenntnisse zur Umstellung von Natur- auf Trockenfutter bei der Aufzucht von Zandern (*Sander lucioperca* (L.)). Fischer und Teichwirt, 7, 243-244.
- Balogh, K., Wéber, M., Erdélyi, M. & Mézes, M. (2007).** Investigation of lipid peroxide and glutathione redox status of chicken concerning a high dietary selenium intake. Acta Biologica Hungarica, 58(3), 269-279.
- Balon, E.K., Momot, W.T. & Regier, H.A. (1977).** Reproductive guilds of percids: results of the paleogeographical history and ecological succession. Journal of the Fisheries Board of Canada, 34(10), 1910-1921.
- Barcellos, L.J.G., Marqueze, A., Trapp, M., Quevedo, R.M. & Ferreira, D. (2010).** The effects of fasting on cortisol, blood glucose and liver and muscle glycogen in adult jundiá *Rhamdia quelen*. Aquaculture, 300(1-4), 231-236.
- Barroso, J.B., Peragón, J., Contreras-Jurado, C., García-Salguero, L., Corpas, F.J., Esteban, F.J., Peinado, M.A., De La Higuera, M. & Lupiáñez, J.A. (1998).** Impact of starvation-refeeding on kinetics and protein expression of trout liver NADPH-production systems.

American Journal of Physiology - Regulatory Integrative and Comparative Physiology, 274(6), R1578-R1587.

- Bayir, A., Sirkecioglu, A.N., Bayir, M., Haliloglu, H.I., Kocaman, E.M. & Aras, N.M. (2011).** Metabolic responses to prolonged starvation, food restriction, and refeeding in the brown trout, *Salmo trutta*: Oxidative stress and antioxidant defenses. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemical and Molecular Biology*, 159(4), 191-196.
- Beirão, J., Soares, F., Pousão-Ferreira, P., Diogo, P., Dias, J., Dinis, M.T., Herráez, M.P. & Cabrita, E. (2015).** The effect of enriched diets on *Solea senegalensis* sperm quality. *Aquaculture*, 435, 187-194.
- Bernáth, G. (2016).** A halsperma minősítési rendszerének gazdasági célú fejlesztése. Doktori értekezés, Szent István Egyetem, Állattenyésztés-tudományi Doktori Iskola, Gödöllő.
- Bíró, P. (1972).** First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. *Annals of Biology Tihany*, 39, 101-113.
- Bíró, P. (1977).** Food consumption, production and energy transformation of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton. *Ichthyologia Yugoslavia*, 9(1), 47-60.
- Bíró, P. (1979).** A fogassüllő táplálékának, növekedésének és produkciójának vizsgálata a Balatonban. Haltenyésztési Kutató Intézet - A halhústermelés fejlesztése, 7, 110-111.
- Black, D. & Love, R.M. (1986).** The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *Journal of Comparative Physiology*, 156B, 469-479.
- Blasco, J., Fernandez, J. & Gutierrez, J. (1992).** Fasting and refeeding in carp, *Cyprinus carpio* L.: the mobilization of reserves and plasma metabolite and hormone variations. *Journal of Comparative Physiology*, 162B, 539-546.
- Blaskó, B., Cehla, B., Kiss, I., Kovács, K., Lapis, M., Madai, H., Nagy, A.Sz., Nabrádi, A., Pupos, T., Szöllősi, L. & Szűcs, I. (2011).** Állattenyésztési ágazatok ökonómiája. Egyetemi jegyzet, 241-263.
- Blecha, M., Křišťan, J., Samarin, A.M., Rodina, M. & Policar, T. (2015).** Quality and quantity of pikeperch (*Sander lucioperca*) spermatozoa after varying cold water treatments. *Journal of applied ichthyology*, 31, 75-78.
- Blecha, M., Křišťan, J. & Policar, T. (2016).** Adaptation of intensively reared pikeperch (*Sander lucioperca*) juveniles to pond culture and subsequent re-adaptation to a recirculation aquaculture system. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 16, 15-8.
- Bódis, M., Kucska, B. & Bercsényi, M. (2007).** The effect of different diets on the growth and mortality of juvenile pikeperch (*Sander lucioperca*) in the transition from live food to formulated feed. *Aquaculture International*, 15, 83-90.
- Boëtius, I. & Boëtius, J. (1985).** Lipid and protein content in *Anguilla anguilla* during growth and starvation. *Dana*, 4(Special Issue), 1-17.
- Bokor, Z., Müller, T., Bercsényi, M., Horváth, L., Urbányi, B. & Horváth, Á. (2007).** Cryopreservation of sperm of two European percid species, the pikeperch (*Sander lucioperca*) and the Volga pikeperch (*S. volgensis*). *Acta Biologica Hungarica*, 58(2), 199-207.
- Bokor, Z., Horváth, Á., Horváth, L. & Urbányi, B. (2008).** Cryopreservation of Pike Perch Sperm in Hatchery Conditions. *Israeli Journal of Aquaculture, Bamidgah*, 60, 168-171.

- Bouamra, A., Belaifa, B., Chaoui, L., Kara, M.H. & Arab, A. (2017).** Age and growth of Pike perch *Sander lucioperca* (Percidae) in the Ghrib reservoir (Northwest Algeria). *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, Vol. 72(1), 83-93.
- Boujard T., G  lineau A., Cov  s D., Corraze G., Dutto G., Gasset E. & Kaushik S. (2004).** Regulation of feed intake, growth, nutrient and energy utilization in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) fed high fat diets. *Aquaculture*, 231(1-4), 529-545.
- Brown, J.A., Moore, W.M. & Quabius, E.S. (2001).** Physiological effects of saline waters on zander. *Journal of Fish Biology*, 59(6), 1544-1555.
- Brown, P.B., Dabrowski, K. & Garling, D.L. (1996).** Nutrition and feeding of yellow perch (*Perca flavescens*). *Journal of Applied Ichthyology*, 12(3-4), 171-174.
- Buettner, G.R. (1993).** The pecking order of free radicals and antioxidants: lipid peroxidation, α -tocophenol, and ascorbate. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 300(2), 535-543.
- Cabrita, E., Sarasquete, C., Mart  nez-P  ramo, S., Robles, V., Beir  o, J., P  rez-Cerezales, S. & Herr  ez, M.P. (2010).** Cryopreservation of fish sperm: applications and perspectives. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 623-635.
- Caruso, G., Maricchiolo, G., Micale, V., Genovese, L., Caruso, R. & Denaro, M.G. (2010).** Physiological responses to starvation in European eel (*Anguilla anguilla*): effects on haematological, biochemical, non-specific immune parameters and skin structure. *Fish Physiology and Biochemistry*, 36(1), 71-83.
- Caruso, G., Denaro, M.G., Caruso, R., Mancari, F., Genovese, L. & Maricchiolo, G. (2011).** Response to short term starvation of growth, haematological, biochemical and non-specific immune parameters in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*, Linnaeus, 1758) and blackspot sea bream (*Pagellus bogaraveo*, Br  nnich, 1768). *Marine Environmental Research*, 72(1-2), 46-52.
- Caruso, G., Denaro, M.G., Caruso, R., Genovese, L., Mancari, F. & Maricchiolo, G. (2012).** Short fasting and refeeding in red porgy (*Pagrus pagrus*, Linnaeus 1758): Response of some haematological, biochemical and non specific immune parameters. *Marine Environmental Research*, 81, 18-25.
- Cejko, B., Glogowski, J., Kowalski, R., Kucharczyk, D. & Targo  nska, K. (2008).** Description of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), semen obtained from males held under different rearing conditions. *Archives of Polish Fisheries*, 16(1), 93-100.
-   elik, M., Diler, A. & K    kg  lmez, A. (2005).** A comparison of the proximate compositions and fatty acid profiles of zander (*Sander lucioperca*) from two different regions and climatic conditions. *Food Chemistry*, 92(4), 637-641.
- Chatzifotis, S., Clavero, S., Kounna, C., Soumavevris, A., Feidantsis, K. & Antonopoulou, E. (2018).** Effects of long-term feed deprivation on body weight loss, muscle composition, plasma metabolites, and intermediate metabolism of meagre (*Argyrosomus regius*) under different water temperatures. *Fish Physiology and Biochemistry*, 44(2), 527-542.
- Chavin, W. & Young, J.E. (1970).** Factors in the determination of normal serum glucose levels of goldfish, *Carassius auratus* L. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 33, 629-653.
- Clarenburg, R. (1992).** *Physiological Chemistry of Domestic Animals*. C.V. Mosby-Year Book, St. Louis, MO. 117-120.

- Colesante, R.T., Youmans, N.B. & Ziolkoski, B. (1986).** Intensive culture of walleye fry with live food and formulated diets. *The Progressive Fish-Culturist*, 48(1), 33-37.
- Collins, A.L. & Anderson, T.A. (1997).** The influence of changes in food availability on the activities of key degradative and metabolic enzymes in the liver and epaxial muscle of the golden perch. *Journal of Fish Biology*, 50(6), 1158-1165.
- Cook, J.T., Sutterlin, A.M. & McNiven, M.A. (2000).** Effect of food deprivation on oxygen consumption and body composition of growth-enhanced transgenic Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 188, 47-63.
- Craig, S., Helfrich, L.A., Kuhn, D. & Schwarz, M.H. (2017).** Understanding fish nutrition, feeds, and feeding.
- Csengeri, I. (1996).** Dietary effects on fatty acid metabolism of common carp. *Archives of Animal Nutrition*, 49, 73-92.
- Cuff, W.R. (1977).** Initiation and control of cannibalism in larval walleyes. *Progressive Fish-Culturist*, 39, 29-32.
- Czesny, S., Richard, J., Garcia Abiado, M.A. & Dabowski, K. (2003).** The effect of fasting, prolonged swimming, and predator presence on energy utilization and stress in juvenile walleye (*Stizostedion vitreum*). *Physiology & Behavior*, 79, 597-603.
- Dalsgaard, J., Lund, I., Thotstinsdottir, R., Drengstig, A., Arvonen, K. & Pedersen, P.B. (2013).** Farming different species in RAS in Nordic countries: Current status and future perspectives. *Aquacultural Engineering*, 53, 2-13.
- Davis, K.B. & Gaylord, T.G. (2011).** Effect of fasting on body composition and responses to stress in sunshine bass. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 158(1), 30-36.
- Demska-Zakes, K. & Zakes, Z. (2002).** Controlled spawning of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in lake cages. *Czech Journal of Animal Science - UZPI (Czech Republic)*, 47, 230-238.
- Denniston, S.R., Michelet S. & Godke, A.R. (2000).** Principles of cryopreservation. 59-74. pp. In: Tiersch, R.T., & Mazik, M.P., (Eds.): *Cryopreservation in Aquatic Species*, Baton Rouge, Louisiana, USA, World Aquaculture Society, 439.
- De Roos, R. (1994).** Plasma ketone, glucose, lactate, and alanine levels in the vascular supply to and from brain of the spiny dogfish shark (*Squalus acanthias*). *Journal of Experimental Zoology: Comparative Physiology and Biochemistry*, 268, 354-363.
- De Silva, S.S., Gunasekera, R.M. & Austin, C.M. (1997).** Changes in the fatty acid profiles of hybrid red tilapia, *Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus*, subjected to short term starvation, and a comparison with changes in seawater raised fish. *Aquaculture*, 153, 273-290.
- Dil, H. (2008).** The European market of the pikeperch for human consumption. *Proceeding of percoid fish culture from research to production* (Ed. by Fontaine P., Kestemont P., Teletchea F., Wang N.), Universitaires de Namur, 15-16.
- Dobson, S.H. & Holmes, R.M. (1984).** Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology*, 25, 649-656.
- Eduardo, J., Bicudo, P.W. & Johansen, K. (1979).** Respiratory gas exchange in the airbreathing fish, *Synbranchus marmoratus*. *Environmental Biology of Fishes*, 4(1), 55-64.

- Einen, O. & Thomassen, M.S. (1998).** Starvation prior to slaughter in Atlantic salmon (*Salmo salar*) II. White muscle composition and evaluation of freshness, texture and colour characteristics in raw and cooked fillets. *Aquaculture*, 169, 37-53.
- Einen, O., Waagan, B. & Thomassen, M.S. (1998).** Starvation prior to slaughter in Atlantic salmon (*Salmo salar*) I. Effects on weight loss, body shape, slaughter- and fillet yield, proximate and fatty acid composition. *Aquaculture*, 166, 85-104.
- Entz, G. & Sebestyén, O. (1942).** A Balaton élete. Királyi Magyar Természettudományi Társulat, Budapest, 1-366.
- Erm, V. (1981).** Koha. Tallinn: Valgus, 128. Estonian with English summary.
- Eroldoğan, O.T., Kumlu, M., Kiris, G.A. & Sezer, B. (2006).** Compensatory growth response of *Sparus aurata* following different starvation and refeeding protocols. *Aquaculture Nutrition*, 12(3), 203-210.
- Falahatkar, B. (2012).** The metabolic effects of feeding and fasting in beluga *Huso huso*. *Marine Environmental Research*, 82, 69-75.
- FAO (2015).** Species Fact Sheet - *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758), 2015. <http://www.fao.org/fishery/species/3098/en> (2018.06.18.)
- FAO (2012-2015).** Cultured Aquatic species Information Programme. *Sander lucioperca*. Cultured Species Information Programme. Text by Zakęś, Z. In: FAO Fisheries and Aquaculture Department [online]. Rome. Updated 1 January 2012.
- FAO (2018).** The State of World Fisheries and Aquaculture 2018 - Meeting the sustainable development goals. Rome. Licence: CC BY-NC-SA 3.0 IGO.
- Fauvel, C., Suquet, M., Fauvel, C., Suquet, M. & Cosson, J. (2010).** Evaluation of fish sperm quality. *Journal of Applied Ichthyology*, 26, 636-643.
- Fábián Gy., Molnár Gy. & Tölg I. (1963).** Comparative data and enzyme kinetic calculations on changes caused by temperature in the duration of gastric digestion of some predatory fishes. *Acta Biologica Hungarica - Academy of Science, Hungary*, 14, 123-129.
- Felig, P. & Pozefsky, T. (1970).** Alanine: key role in gluconeogenesis. *Science*, 167, 1003-1004.
- Feng, G., Shi, X., Huang, X. & Zhuang, P. (2011).** Oxidative stress and antioxidant defenses after long-term fasting in blood of Chinese sturgeon (*Acipenser sinensis*). *Procedia Environmental Sciences*, 8, 469-475.
- Figueiredo-Garutti, M.L., Navarro, I., Capilla, E., Souza, R.H.S., Moraes, G., Gutiérrez, J. & Vicentini-Paulino, M.L.M. (2002).** Metabolic changes in *Brycon cephalus* (Teleostei, Characidae) during post-feeding and fasting. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 132(2), 467-476.
- Fiogbé, E.D., Kestemont, P., Mélard, C. & Micha, J.C. (1996).** The effects of dietary crude protein on growth of the Eurasian perch *Perca fluviatilis*. *Aquaculture*, 144(1-3), 239-249.
- Fischer F. (1931).** A Magyar Halászat, Pátria Kiadó, Budapest, 1-222.
- Fontaine, P., Wang, N. & Teletchea, F. (2012).** Domestication of new species and diversification in inland aquaculture, the example of Percid fish. Third workshop on fish culture, 3-4th July, Paris, France (in French).

- Foster, G.D. & Moon, T.W. (1991).** Hypometabolism with fasting in the yellow perch (*Perca flavescens*): a study of enzymes, hepatocyte metabolism, and tissue size. *Physiological Zoology*, 64, 259–275.
- Frick, N.T., Bystriansky, J.S., Ip, Y.K., Chew, S.F. & Ballantyne, J.S. (2008a).** Carbohydrate and amino acid metabolism in fasting and aestivating African lungfish (*Protopterus dolloi*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 151, 85-92.
- Frick, N.T., Bystriansky, J.S., Ip, Y.K., Chew, S.F. & Ballantyne, J.S. (2008b).** Lipid, ketone body and oxidative metabolism in the African lungfish, *Protopterus dolloi* following 60 days of fasting and aestivation. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 151, 93-101.
- Frisk, M., Skov, P.V. & Steffensen, J.F. (2012).** Thermal optimum for pikeperch (*Sander lucioperca*) and the use of ventilation frequency as a predictor of metabolic rate. *Aquaculture*, 324, 151-157.
- Fuller, P. (2014).** *Sander lucioperca*. USGS Nonindigenous aquatic species database. Gainesville. <https://nas.er.usgs.gov/queries/factsheet.aspx?SpeciesID=830> (2018.06.18.)
- German, D.P., Neuberger, D.T., Callahan, M.N., Lizardo, N.R. & Evans, D.H. (2010).** Feast to famine: the effects of food quality and quantity on the gut structure and function of a detritivorous catfish (*Teleostei: Loricariidae*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 155, 281-293.
- Gillis, T.E. & Ballantyne, J.S. (1996).** The effects of starvation on plasma free amino acid and glucose concentrations in lake sturgeon. *Journal of Fish Biology*, 49, 1306-1316.
- Grozea, A., Banatean-Dunea, I., Szilagyi, P., Păsărin, B., Valean, A. & Osman, A. (2010).** The influence of stoking density of pikeperch fry reared until 40 days post-hatch in controlled conditions on their growth and survivability. *Lucrari stiintifice Seria Zootehnie USAMV Iasi*, 54, 350-353.
- Halliwell, B. & Gutteridge, J.M.C. (2000).** *Free Radicals in Biology and Medicine*, 3rd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Hankó, B. (1928).** Biológiai megfigyelések a fogassüllő (*Lucioperca sandra* C.V.) ivadékán. *Archivum Balatonicum*, 2, 84-91.
- Harka, Á. & Sallai Z. (2004).** Magyarország halfaunája. Nimfea Természetvédelmi Egyesület, Szarvas
- Hayward, R.S., Noltie, D.B. & Wang, N. (1997).** Use of compensatory growth to double hybrid sunfish growth rates. *Transaction of the American Fisheries Society*, 126, 316-322.
- Hidalgo, M.C., Morales, A.E., Arizcun, M., Abellán, E. & Cardenete, G. (2017).** Regional asymmetry of metabolic and antioxidant profile in the sciaenid fish shi drum (*Umbrina cirrosa*) white muscle. Response to starvation and refeeding. *Redox biology*, 11, 682-687.
- Hilge, V. (1990).** Observations on the rearing of perch-pike (*Stizostedion lucioperca* L.) in the laboratory. *Archiv-fur-Fischereiwissenschaft*, 40(1-2), 167-173.
- Hilge, V. & Steffens, W. (1996).** Aquaculture of fry and fingerling of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) - a short review. *Journal of applied Ichthyology*, 12(3-4), 167-170.
- Hogendoorn, H. (1983).** Growth and production of the African catfish, *Clarias lazera* (C. and V.): III. Bioenergetic relations of body weight and feeding level. *Aquaculture*, 35, 1-17.

- Hokanson, K.E. (1977).** Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 34(10), 1524-1550.
- Horváth, A., Vásárhelyi, J. & Szenci O. (2006).** A hímivarsejtek mozgása: Irodalmi összefoglaló: 2. rész. A mozgást vizsgáló módszerek fejlődése. *Magyar Állatorvosok Lapja*, 128, 437-442.p.
- Horváth, L. & Urbányi, B. (2004).** Tógazdálkodás. Szakmérnöki jegyzet. SZIE, Gödöllő, 2004.
- Horváth, L., Urbányi, B. & Horváth, Á. (2013).** A süllő (*Sander lucioperca*) biológiája és tenyésztése. Kiadó: Sztárstudió Bt., Gödöllő, 2013 pp. 1-164.
- Horváth, Z. (2016).** Tavi egynyaras süllő intenzív rendszerbe történő beszkoktatásához szükséges technológiai elemek vizsgálata. Doktori értekezés, Pannon Egyetem, Georgikon Kar, Keszthely, 2016.
- Houde, E.D. & Zastrow, C.E. (1993).** Ecosystem-and taxon-specific dynamic and energetics properties of larval fish assemblages. *Bulletin of marine science*, 53(2), 290-335.
- Houten, S. M., Violante, S., Ventura, F.V. & Wanders, R.J. (2016).** The biochemistry and physiology of mitochondrial fatty acid β -oxidation and its genetic disorders. *Annual review of physiology*, 78, 23-44.
- Huet, M. (1970).** Textbook of Fish Culture. Breeding and Cultivation of Fish. Fishing News Books Ltd., London, 436 p.
- Huet, M. & Timmermans, J.A. (1986).** Textbook of fish culture. Breeding and cultivation of fish (No. Ed. 2). Fishing News Books Ltd.
- Hung, S.S.O., Liu, W., Li, H., Storebakken, T. & Cui, Y. (1997).** Effect of starvation on some morphological and biochemical parameters in white sturgeon, *Acipenser transmontanus*. *Aquaculture*, 151, 357-363.
- Husvéth, F. (2000).** A gazdasági állatok élettana az anatómia alapjaival. Mezőgazda Kiadó, Budapest.
- Ince, B.W. & Thorpe, A. (1976).** The effects of starvation and force-feeding on the metabolism of the northern pike, *Esox lucius* L. *Journal of Fish Biology*, 8, 79-88.
- Inui, Y. & Oshima, Y. (1966).** Effect of starvation on metabolism and chemical composition of eels. *Bulletin of the Japanese Society of the Science of Fish*, 32, 492-501.
- Jacquemond, F. (2013).** Production d'alevins de sandre sevrés destinés à un élevage raisonnablement intensifié en milieu contrôlé. Programme PEP aquacole 2013-2015 (3 ans) ISETA / Lycée Agricole de Poisy.
- Jankowska, B., Zakęś, Z., Żmijewski, T. & Szczepkowski, M. (2003).** A comparison of selected quality features of the tissue and slaughter yield of wild and cultivated pikeperch *Sander lucioperca* (L.). *European Food Research and Technology*, 217(5), 401-405.
- Janssens, P.A. & Waterman, J. (1988).** Hormonal regulation of gluconeogenesis and glycogenolysis in carp (*Cyprinus carpio*) liver pieces cultured in vitro. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 91A, 451-457.
- Jezierska, B., Hazel, J.R. & Gerking, S.D. (2006).** Lipid mobilization during starvation in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, with attention to fatty acids. *Journal of Fish Biology*, 21, 681-692.
- Jobling, M. (1994).** Fish Bioenergetics. Chapman & Hall, London.

- Jobling, M. (2001).** Nutrient partitioning and the influence of feed composition on body composition
- In: Food intake in Fish (Eds) D. Houlihan, T. Boujard, M. Jobling, Blackwell Science Ltd, Oxford, UK: 354-375. 601-607.
- Jobling, M. (2010).** Are compensatory growth and catch-up growth two sides of the same coin? Aquaculture International, 18, 501-510.
- Jobling, M., Meloy, O.H., Dos Santos, J. & Christiansen, B. (1994).** The compensatory growth response of the Atlantic cod: effects of nutritional history. Aquaculture International, 2, 75-90.
- Jobling, M., Koskela J. & Savolainen R. (1998).** Influence of dietary fat level and increased of adiposity on growth and fat deposition in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). Aquaculture Research, 29(8), 601-607.
- Juhász, P., Fehér, M., Bársony, P., Csorvási, É., Szűcs, I. & Stündl, L. (2013).** The effect of the purging time on the dose and fillet yield of barramundi and hybrid striped bass. In: 48th Croatian and 8th International Symposium on Agriculture : Book of Abstracts : 17th-22nd February 2013, Dubrovnik, Croatia.
- Kamra, S.K. (1966).** Effect of starvation and refeeding on some liver and blood constituents of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 23(7), 975-982.
- Karasov, W.H., Pinshow, B., Starck, J.M. & Afik, D. (2004).** Anatomical and histological changes in the alimentary tract of migrating blackcaps (*Sylvia atricapilla*): a comparison among fed, fasted, food-restricted, and refed birds. Physiological and Biochemical Zoology, 77, 149-160.
- Kestemont, P. & Méléard C. (2000).** Aquaculture – In Percid fishes, systematics, ecology and exploitation (Ed.) J.F. Craig, Blackwell Science, Oxford, pp. 199-224.
- Kestemont, P., Vandeloise, E., Melard, C., Fontane, P. & Brown, P. (2001).** Growth and nutrition status of Eurasian perch *Perca fluviatilis* fed graded levels of dietary lipids with or without added ethoxyquin. Aquaculture, 203(1-2), 85-99.
- Kestemont, P., Xueliang, X., Hamza, N., Maboudou, J. & Toko, I.I. (2007).** Effect of weaning age and diet on pikeperch larviculture. Aquaculture, 264(1-4), 197-204.
- Kheyyali, D. (1990).** Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. Nippon Suisan Gakkaishi, 56, 35-41.
- Kim, M.K. & Taveli, R.T. (1995).** Effect of restricted feeding regimes on compensatory weight gain and body tissue changes in channel catfish *Ictalurus punctatus* in ponds. Aquaculture, 135, 285-293.
- Kime, D.E., Van Look, K.J.W., McAllister, B.G., Huyskens, G., Rurangwa, E. & Ollevier, F. (2001).** Computer-assisted sperm analysis (CASA) as a tool for monitoring sperm quality in fish. Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology, 130, 425-433.
- Kiss, G. (2018).** Statisztikai jelentések - Lehalászás jelentés (gazdálkodási forma szerint). Agrárgazdasági Kutató Intézet, XXIII. évfolyam, 2018.
- Kleiber, M. (1975).** The fire of life: An introduction to animal energetics. Krieger, Huntington, N.Y.

- Klein Breteler, J.G.P. (1989).** Intensive culture of pike-perch fry with live food. 203-207. In: Aquaculture - a biotechnology in progress. Vol. 1 N. DePauw et al. (Eds) European Aquaculture Society, Bredene, 1220.
- Kowalska, A., Zakęs, Z. & Szkudlarek, M. (2005).** The impact of diet on the effectivity of rearing pikeperch, *Sander lucioperca*, (L.) larvae obtained from out-off-season spawning. LARVI'05 – Fish and shellfish larviculture symposium. EAS Special publication No.36 Gent, Belgium. pp: 258-260.
- Kowalska, A., Zakęs, Z. & Demska-Zakęs, K. (2006).** The impact of feeding on the results of rearing larval pikeperch, *Sander Lucioperca* with regard to the development of the digestive tract. Electronic Journal of Polish Agricultural Universities, Fisheries, 9(2).
- Kowalska, A., Zakęs, Z., Jankowska, B. & Demska-Zakęs, K. (2011).** Effect of different dietary lipid levels on growth performance, slaughter yield, chemical composition, and histology of liver and intestine of pikeperch, *Sander lucioperca*. Czech Journal of Animal Science, 56, 136-149.
- Kozłowski, M., Zakęs, Z., Szczepkowski, M., Wunderlich, K., Piotrowska, I. & Szczepkowska, B. (2010).** Impact of light intensity on the results of rearing juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), in recirculating aquaculture systems. Archives of Polish Fisheries, 18(2), 77-84.
- Krise, W.F. & Meade, J.W. (1986).** Review of the intensive culture of walleye fry. The Progressive-Fish-Culturist Vol. 48, No. 2. 81-89.
- Kristoffersson, R. & Broberg, S. (1971).** Effect of temperature acclimation on some blood constituents of the pike (*Esox lucius* L.). Annales Zoologici Fennici, 8, 427-433.
- Krupova, H., Machova, J. & Svoboda, Z. (2005).** Nitrite influence of fish: a review. Veterinární Medicína Czech, 50(11), 461-471.
- Kucharczyk, D., Kestemont, P. & Mamcarz, A. (2007).** Artificial reproduction of pikeperch. Mercurius, Olsztyn, Poland, 1-80.
- Kucska, B., Binder, T., Bódis, M., Müller, T., Merth, J., Keresztessy, K. & Bercsényi, M. (2002).** Kísérletek négy ragadozóhal - csuka (*Esox lucius*), süllő (*Stizostedion lucioperca*), menyhal (*Lota lota*), sügér (*Perca fluviatilis*) – tápon való nevelésére. Halászatfejlesztés (XXVI. Halászati Tudományos Tanácskozás, HAKI, Szarvas, 2002. május 8-9.), 27, 113-115.
- Kucska, B., Bódis, M., Merth, J., Müller, T. & Sári, J. (2003).** Tavi kihelyezésre alkalmas egynyaras csuka és süllő nevelése tápon. XXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás, HAKI, Szarvas, 2003. május 7-8., Konferencia kiadvány, 195-197.
- Labbe', C., Maisse, G., Muller, K., Zachowski, S., Kaushik, S. & Loir, M. (1995).** Thermal acclimation and dietary lipids alter the composition but not fluidity of trout plasma membrane. Lipids, 30, 23-33.
- Land, S.C. & Bernier, N.J. (1995).** Estivation: mechanisms and control of metabolic suppression. In Biochemistry and Molecular Biology of Fishes, Vol. 5 (Hochachka, P. W. & Mommsen, T. eds), pp. 381-412. New York: Elsevier Science.
- Larsson, A. & Lewander, K. (1973).** Metabolic effects of starvation in the eel, *Anguilla anguilla* L. Comparative Biochemistry and Physiology, 44(A), 367-374.

- Leatherland, J.F. & Nuti, R.N. (1981).** Effects of bovine growth hormone on plasma FFA concentrations and liver, muscle and carcass lipid content in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology*, 19, 487-498.
- Li, S. & Mathias, J. (1982).** Causes of mortality among cultured larval walleyes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 111(6), 710-721.
- Linnaeus, C. (1758).** *Systema Naturae per regna tria naturae. Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis. Tomus I. Editio decima, reformata. Holmiae (Laurentii Salvii)*, (1-4), 1-824.
- Ljubobratović, U., Kucska, B., Sándor, Z., Péteri, A. & Rónyai, A. (2016).** Effects of stocking density, feeding technique and vitamin C supplementation on the habituation on dry feed of pikeperch (*Sander lucioperca*) pond reared juveniles. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 15(4), 1337-1347.
- Ljunggren, L., Staffan, F., Falk, S., Linden, B. & Mendes, J. (2003).** Weaning of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca* L., and perch, *Perca fluviatilis* L., to formulated feed. *Aquaculture Research*, 34(4), 281-287.
- Love, R.M. (1980).** *The Chemical Biology of Fishes*, Vol. II. Academic Press, London
- Lowry, O.H., Rosebrough, N.J., Farr, A.L. & Randall, R.J. (1951).** Protein measurement with the Folin phenol reagent. *Journal of biological chemistry*, 193(1), 265-275.
- Ložys, L. (2004).** The growth of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) under different water temperature and salinity conditions in the Curonian Lagoon and Lithuanian coastal waters of the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 514(1-3), 105-113.
- Luchiari, A.C., De Morais Freire, F.A., Koskela, J. & Pirhonen, J. (2006).** Light intensity preference of juvenile pikeperch *Sander lucioperca* (L.). *Aquaculture research*, 37(15), 1572-1577.
- Luchiari, A.C., De Morais Freire, F.A., Pirhonen, J. & Koskela, J. (2009).** Longer wavelengths of light improve the growth, intake and feed efficiency of individually reared juvenile pikeperch *Sander lucioperca* (L.). *Aquaculture Research*, 40(8), 880-886.
- Lund, I., Skov, P.V. & Hansen, B.W. (2012).** Dietary supplementation of essential fatty acids in larval pikeperch (*Sander lucioperca*); short and long term effects on stress tolerance and metabolic physiology. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 162(4), 340-348.
- Lyndon, A.R., Houlihan, D.F. & Hall, S.J. (1992).** The effect of short-term fasting and a single meal on protein synthesis and oxygen consumption in cod, *Gadus morhua*. *Journal of Comparative Physiology*, 162B, 209-215.
- Machado, C.R., Garofalo, M.A.R., Roselino, J.E.S., Kettelhut, I.C. & Migliorini, R.H. (1988).** Effects of starvation, refeeding, and insulin on energy-linked metabolic processes in catfish (*Rhamdia hilarii*) adapted to a carbohydrate-rich diet. *General and Comparative Endocrinology*, 71, 429-437.
- Mairesse G., Thomas M., Gardeur J.-N. & Brun-Bellut J. (2005).** Appearance and technological characteristics in wild and reared Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (L.). *Aquaculture*, 246(1-4), 295-311.

- Martinez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S.A. & Gannes, L.Z. (2009).** Isotopic ecology tenyears after a call for more laboratory experiments. *Biological Reviews*, 84, 91–111.
- Mathis N., Feidt C. & Brun-Bellut J. (2003).** Influence of protein/energy ratio on carcass quality during the growing period of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*). *Aquaculture*, 217(1-4), 453-464.
- Matkovics, B., Szabo, L. & Varga, I. (1988).** Determination of lipid peroxidation, reduced glutathione and metabolic enzyme activities in the biological samples. *Laboratorium Diagnosztika*, 15, 248-250.
- McCue, M.D. (2010).** Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 156, 1-18.
- McMillan, D. & Houlihan, D.F. (1988).** The effect of refeeding on tissue protein synthesis in rainbow trout. *Physiological Zoology*, 61, 429-441.
- Medináné, L.V. & Dankóné, S.Zs. (2014).** Statisztikai jelentések - Lehalászás jelentés (gazdálkodási forma szerint) 2013. év Agrárgazdasági Kutató Intézet.
- Mehner, T. & Wieser, W. (1994).** Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*). *Journal of Fish Biology*, 45, 325-333.
- Mendez, G. & Wieser, W. (1993).** Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostie: Cyprinidae). *Environmental Biology of Fishes*, 36, 73-81.
- Metón, I., Fernández, F. & Baanante, I.V. (2003).** Short-and long-term effects of refeeding on key enzyme activities in glycolysis–gluconeogenesis in the liver of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Aquaculture*, 225(1), 99-107.
- Mézes, M. & Ling, F. (1986).** Changes in lipid peroxidation and in activities of some peroxide metabolism enzymes of blood and certain tissues of common carp during the wintering period. *Aquacultura Hungarica*, 5, 91-96.
- Mézes, M. & Matkovics, B. (1988).** A lipid peroxidáció molekuláris mechanizmusa és mennyiségi mérése. In: Csaba Gy. szerk.: A biológia aktuális problémái 33. köt. 64-109 pp. Medicina, Budapest.
- Miroslav, B., Jiri, K. & Tomas, P. (2016).** Adaptation of intensively reared pikeperch (*Sander lucioperca*) juveniles to pond culture and subsequent re-adaptation to a recirculation aquaculture system. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 16(1), 15-18.
- Molnár, Gy., Tamássy, E. & Tölg, I. (1967).** The gastric digestion of living, predatory fish. In: S.D. Gerking (Editor), *The Biological Basis of Freshwater Fish Population*, Blackwell Scientific Publishing, Oxford, 135-149.
- Molnár, T. (2002).** A süllő (*Stizostereon lucioperca* L.) mesterséges környezetben történő tartásának, népesítésének és takarmányozási problémáinak vizsgálata. Doktori értekezés, Kaposvári Egyetem, 2002.
- Molnár, T., Hancz, Cs., Molnár, M. & Stettner, G. (2000).** Investigations on technological parameters in intensive rearing of pike-perch (*Stizostedion lucioperca*). *Acta Agraria Kaposváriensis*, 4(2), 85-94.

- Molnár, T., Hancz, C., Bódis, M., Müller, T., Bercsényi, M. & Horn, P. (2004).** The effect of initial stocking density on growth and survival of pike-perch fingerlings reared under intensive conditions. *Aquaculture International*, 12(2), 181-189.
- Molnár, T., Szabó, G., Szabó, A., Csuvár, A. & Hancz, C. (2013).** Effect of different vegetable oils on the body composition of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) under intensive culture conditions. *Acta Agraria Kaposváriensis*, 17(1), 50-62.
- Moon, T.W. (1983).** Metabolic reserves and enzyme activities with food deprivation in immature American eels, *Anguilla rostrata* (LeSuer). *Canadian Journal of Zoology*, 61, 802-811.
- Moore, A.A. (1987).** Short-Term Storage and Cryopreservation of Walleye semen. *The Progressive Fish-Culturist*, 49, 40-43.
- Morales, A.E., Pérez-Jiménez, A., Hidalgo, M.C., Abellán, E. & Cardenete, G. (2004).** Oxidative stress and antioxidant defenses after prolonged starvation in *Dentex dentex* liver. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Toxicology & Pharmacology*, 139(1), 153-161.
- Mørkøre, T., Mazo, T.P.I., Tahirovic, V. & Einen, O. (2008).** Impact of starvation and handling stress on rigor development and quality of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquaculture*, 277, 231-238.
- Morshedi, V., Ashouri, G., Khochanian, P., Yavari, V., Bahmani, M., Pourdehghani, M., Yazdani, M.A., Fashtami, H.R.P. & Azodi, M. (2011).** Effects of short-term starvation on hematological parameters in cultured juvenile Beluga. *Journal of Veterinary Research*, 66(4), 363-368.
- Müller, T., Taller, J., Nyitrai, G., Kucska, B., Cernák, I. & Bercsényi, M. (2004).** Hybrid of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.) and Volga perch, *S. volgense* (Gmelin) – a short communication. *Aquaculture Research*, 35, 915-916.
- Müller, T., Bódis, M. & Bercsényi, M. (2006).** Comparative oxygen tolerance of pikeperch *Sander lucioperca*, Volga pikeperch *S. volgensis* and their hybrids *S. lucioperca* × *S. volgensis*. *Aquaculture Research*, 37(12), 1262-1264.
- Munch, S.B. & Conover, D.O. (2003).** Rapid growth results in increased susceptibility to predation in *Menidia menidia*. *Evolution*, 57, 2119–2127.
- Mylonas, C.C., & Robles, R. (2014).** DIVERSIFY: enhancing the European aquaculture production by removing production bottlenecks of emerging species, producing new products and accessing new markets. *Aquaculture Europe*, 39(1).
- Najafi, A., Salati, A.P., Yavari, V. & Asadi, F. (2015).** Effects of short term fasting and refeeding on some hematological and immune parameters in *Mesopotamichthys sharpeyi* (Günther, 1874) fingerlings. *Iranian Journal of Science Technology*, 39(A3), 383-389.
- Nandi, S., Routray, P., Gupta, S.D., Rath, S.C., Dasgupta, S., Meher, P.K. & Mukhopadhyay, P. K. (2007).** Reproductive performance of carp, *Catla catla* (Ham.), reared on a formulated diet with PUFA supplementation. *Journal of Applied Ichthyology*, 23, 684-691.
- Navarro, I. & Gutiérrez, J. (1995).** Fasting and starvation. In: Hochachka, P.W., Mommsen, T.P. (Eds.), *Biochemistry and Molecular Biology of Fishes*, (Vol 4, pp. 393-434). Elsevier, Amsterdam.

- Németh, Á. (2013).** Új technológia a fogassüllő (*Sander lucioperca* L.) mesterséges szaporítására és nevelésére, a dél-dunántúli halastavak gazdaságosabb üzemelése érdekében. Doktori disszertáció, Nyugat-Magyarországi Egyetem, Állattudományi Doktori Iskola, Mosonmagyaróvár.
- Németh, K., Mézes M., Gaál T., Bartos Á., Balogh K. & Husvéth F. (2004).** Effect of supplementation with methionine and different fat sources on the glutathione redox system of growing chicken. *Acta Veterinaria Hungarica*, 52(3), 369-378.
- Németh, S., Horváth, Z., Felföldi, Z., Beliczky, G. & Demeter, K. (2012).** Engedélyezett parazita-mentesítő eljárások összehasonlítása tavi egynyaras süllő (*Sander lucioperca*) intenzív rendszerbe helyezésekor. *Halászat*, 105. évfolyam 2. szám, pp.: 22-39.
- Nicieza, A.G. & Metcalfe, N.B. (1997).** Growth compensation in juvenile Atlantic salmon: responses to depressed temperature and food availability. *Ecology*, 78, 2385-2400.
- Nyina-wamwiza, L., Xu, X.L., Blanchard, G. & Kestemont, P. (2005).** Effect of dietary protein, lipid and carbohydrate ratio on growth, feed efficiency and body composition of pikeperch *Sander lucioperca* fingerlings. *Aquaculture Research*, 36(5), 486-492.
- Ostaszewska, T., Dabrowski, K., Czumińska, K., Olech, W. & Olejniczak, M. (2005).** Rearing of pike-perch larvae using formulated diets—first success with starter feeds. *Aquaculture research*, 36(12), 1167-1176.
- Ostaszewska, T., Korwin-Kossakowski, M. & Wolnicki, J. (2006).** Morphological changes of digestive structures in starved tench *Tinca tinca* (L.) juveniles. *Aquaculture International*, 14(1-2), 113-126.
- Özvarol, Z.A.B. & İkiz, R. (1999).** Reproductive Characteristics of Pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L., 1758)) in Eğirdir Lake. *Turkish Journal of Zoology*, 23(EK3), 919-926.
- Page, L.M. & Craig, J.F. (2000).** Etheostomatinae. *Percid Fishes: Systematics, Ecology and Exploitation*, 225-253.
- Pascual, P., Pedrajas, J.R., Toribio, F., López-Barea, J. & Peinado, J. (2003).** Effect of food deprivation on oxidative stress biomarkers in fish (*Sparus aurata*). *Chemico-Biological Interactions*, 145(2), 191-199.
- Paul, A.J., Paul, J.M. & Smith, R.L. (1995).** Compensatory growth in Alaska yellowfin sole, *Pleuronectes asper*, following food deprivation. *Journal of Fish Biology*, 46(3), 442-448.
- Perona, G., Guidi, G.C., Piga, A., Cellerino, R., Menna, R. & Zatti, M. (1978).** In vivo and in vitro variations of human erythrocyte glutathione peroxidase activity as result of cells ageing, selenium availability and peroxide activation. *British journal of haematology*, 39(3), 399-408.
- Pintér, K. (2002).** Magyarország halai. Akadémiai kiadó, Budapest. pp. 222.
- Pintér, K. (2007).** Magyarország halászata 2006-ban, *Halászat*, 2006 (99. évf.) 2. sz. 48-53.
- Placer, Z.A., Lindsay, L., Cushmann, M. & Johnson, B.C. (1966).** Estimation of product of lipid peroxidation (MDA) in biological systems. *Analitical Biochemistry*, 16, 359-364.
- Policar, T. (2018).** Production of high quality juveniles for RAS ongrowing farms with a combined system using pond/RAS. Workshop on Recent progress in pikeperch culture. Nancy, France, 27th June, Faculty of Sciences and Technologies.

- Policar, T., Stejskal, V., Křišťan, J., Podhorec, P., Svinger, V. & Blaha, M. (2013).** The effect of fish size and stocking density on the weaning success of pond-cultured pikeperch *Sander lucioperca* L. juveniles. *Aquaculture international*, 21(4), 869-882.
- Policar, T., Křišťan, J., Blecha, M. & Vaniš, J. (2014).** Adaptation and culture of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) juveniles in recirculating aquaculture system (RAS). *Edition of handbooks, USB FFPW*, 141, 1-46.
- Power, D.M., Melo, J. & Santos, C.R.A. (2000).** The effect of food deprivation and refeeding on the liver, thyroid hormones and transthyretin in sea bream. *Journal of Fish Biology*, 56(2), 374-387.
- Proteau, J.P., Schlumberger, O. & Albiges, C. (1993).** Sandre: des efforts encore sur reproduction et élevage larvaire. *Aqua revue*, 47, 23-26.
- Pusey, B.J. (1986).** The effect of starvation on oxygen consumption and nitrogen excretion in *Lepidogalaxias salamandroides* (Mees). *Journal of Comparative Physiology*, 156B, 701-705.
- Pustowka, C., McNiven, M. A., Richardson, G. F. & Lall, S. P. (2000).** Source of dietary lipid affects sperm plasma membrane integrity and fertility in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* after cryopreservation. *Aquaculture Research*, 31, 297-305.
- Quinton, J.C. & Blake, R.W. (1990).** The effect of feed cycling and ration level on the compensatory growth response in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Fish Biology*, 37, 33-41.
- Répásky M. (1914).** Édesvízi halászat és halgazdaság. Pallas Kiadó, Második kiadás, Budapest, 1-547.
- Rescan, P.Y., Montfort, J., Ralliére, C., Le Cam, A., Esquerré, D. & Hugot, K. (2007).** Dynamic gene expression in fish muscle during recovery growth induced by a fasting-refeeding schedule. *Bmc Genomics*, 8(1), 1.
- Rios, F.S., Kalinin, A.L. & Rantin, F.T. (2002).** The effects of long-term food deprivation on respiration and haematology of the neotropical fish *Hoplias malabaricus*. *Journal of Fish Biology*, 61, 85-95.
- Rios, F.S., Carvalho, C.S., Pinheiro, G.H.D., Donatti, L., Fernandes, M.N. & Rantin, F.T. (2011).** Utilization of endogenous reserves and effects of starvation on the health of *Prochilodus lineatus* (*Prochilodontidae*). *Environmental Biology of Fishes*, 91, 87-94.
- Robb, D.H. (2008).** Welfare of fish at harvest. *Fish welfare*, 217-242.
- Rónyai, A. (2007).** Induced out-of-season and seasonal tank spawning and stripping of pike perch (*Sander lucioperca* L.). *Aquaculture Research*, 38(11), 1144-1151.
- Rónyai, A. & Gál, D. (2003).** Előzetes adatok a táppal takarmányozott fogassüllő növekedéséről és takarmány-hasznosításáról. *Halászatfejlesztés (XXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás, HAKI, Szarvas, 2003. május 7-8.)*, 28, 173-179.
- Rónyai, A. & Németh, Á. (2006).** Süllőtenyésztés-ma, I. Irodalmi áttekintés. *Halászat*, 99(3), 112-118.
- Rosauer, D.R., Morris, J.E. & Clayton, R.D. (2009).** Role of compensatory growth in walleye fingerling production. *North American Journal of Aquaculture*, 71(1), 35-38.
- Ruderman, N.B. & Berger, M. (1974).** The formation of glutamine and alanine in skeletal muscle. *The Journal of Biological Chemistry*, 249, 5500-5506.

- Rurangwa, E., Kime, D.E., Ollevier, F. & Nash, J.P. (2004).** The easurement of sperm motility and factors affecting sperm quality in cultured fish. *Aquaculture*, 234(1-4), 1-28.
- Russell, N.R. & Wootton, R.J. (1992).** Appetite and growth compensation in the European minnow, *Phoxinus phoxinus* (Cyprinidae) following short periods of food restriction. *Environmental Biology of Fishes*, 34, 277-285.
- Ruuhijärvi, J., Virtanen, E., Salminen, M. & Muyunda, M. (1991).** The growth and survival of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* L., larvae fed on formulated feeds. 154-164., In: Larvi, 91,P. Lavens et al. (Eds.) EAS Special Publication No. 15, Gent.
- Sakamoto, S. & Yone, Y. (1978).** Effect of starvation on hematological characteristics, and the contents of chemical components and activities of enzymes in blood serum of red sea bream. *Journal of the Faculty of Agriculture, Kyushu University*, 23, 63-69.
- Sarosiek, B., Dryl, K., Krejszeff, S. & Żarski, D. (2016).** Characterization of pikeperch (*Sander lucioperca*) milt collected with a syringe and a catheter. *Aquaculture*, 450, 14-16.
- Satoh, S., Takeuchi, T. & Watanabe, T. (1984).** Effects of starvation and environmental temperature on proximate and fatty acid compositions of *Tilapia nilotica*. *Bulletin of the Japanese Society for the Science of Fish*, 50, 79-84.
- Satora, L. & Wegner, N.C. (2012).** Reexamination of the Byczkowska-Smyk gill surface area data for European teleosts, with new measurements on the pikeperch, *Sander lucioperca*. *Reviews in fish biology and fisheries*, 22(1), 1-9.
- Satterfield Jr.J.R. & Flickinger, S.A. (1995).** Field Collection and Short-Term Storage of Walleye Semen. *The Progressive Fish-Culturist*, 57, 182-187.
- Schaefer, F.J., Overton, J.L., Bossuyt, J., Żarski, D., Kloas, W. & Wuertz, S. (2016).** Management of pikeperch *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) sperm quality after stripping. *Journal of Applied Ichthyology*, 32(6), 1099-1106.
- Schlumberger, O. & Schmidt, K. (1979).** Untersuchungen zur Entwicklung eines industrie-mäßigen Verfahrens für die Produktion von vorgestreckten Zandern (*Stizostedion lucioperca* [L.]). Diss. Humbolt Univ. Berlin.
- Schlumberger, O. & Proteau, J.P. (1991).** Production de Juvéniles de sandre (*Stizostedion lucioperca*). *Aqua Revue*, 36, 25-28.
- Schlumberger, O. & Proteau, J.P. (1996).** Reproduction of pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in captivity. *Journal of Applied Ichthyology*, 12(3-4), 149-152.
- Schulz, C., Böhm, M., Wirth, M. & Rennert, B. (2007).** Effect of dietary protein on growth, feed conversion, body composition and survival of pike perch fingerlings (*Sander lucioperca*). *Aquaculture Nutrition*, 13(5), 373-380.
- Schwarz, F.J., Plank, J. & Kirchgessner, M. (1985).** Effects of protein or energy restriction with subsequent realimentation on performance parameters of carp (*Cyprinus carpio* F.). *Aquaculture*, 48, 23-33.
- Sedlak, J. & Lindsay, R.H. (1968).** Estimation of total protein-bound and nonprotein sulfhydryl groups in tissue with Ellman's reagent. *Analytical Biochemistry*, 25, 192-205.

- Segner, H. & Braunbeck, T. (1988).** Hepatocellular adaptation to extreme nutritional conditions in ide, *Leuciscus idus melanotus* L. (Cyprinidae). A morphofunctional analysis. Fish Physiology and Biochemistry, 5(2), 79-97.
- Segner, H., Dolle, A. & Bohm, R. (1997).** Ketone body metabolism in the carp *Cyprinus carpio*: biochemical and ¹H NMR spectroscopical analysis. Comparative Biochemistry and Physiology, 116(B), 257-262.
- Shepherd, C.J. & Bromage, N.R. (1988).** Intensive fish farming. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 1-15.
- Shoemaker, C.A., Klesius, P.H., Lim, C. & Yildirim, M. (2003).** Feed deprivation of channel catfish, *Ictalurus punctatus* (Rafinesque), influences organsomatic indices, chemical composition and susceptibility to *Flavobacterium columnare*. Journal of Fish Diseases, 26, 553-561.
- Simpkins, D.G. & Hubert, W.A. (2003).** Physiological responses of juvenile rainbow trout to fasting and swimming activity: effects on body composition and condition indices. Transactions of the American Fisheries Society, 132, 576-589.
- Singer, T.D., Mahadevappa, V.G. & Ballantyne, J.S. (1990).** Aspects of the energy metabolism of lake sturgeon, *Acipenser fulvescens*, with special emphasis on lipid and ketone body metabolism. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47, 873-881.
- Sloss, B.L., Billington, N. & Burr, B.M. (2004).** A molecular phylogeny of the *Percidae* (Teleostei, Perciformes) based on mitochondrial DNA sequence. Molecular Phylogenetics and Evolution, 32(2), 545-562.
- Small, B.C., Soares, J.H., Woods, L.C. & Dahl, G.E. (2002).** Effect of fasting on pituitary growth hormone expression and circulating growth hormone levels in striped bass. North American Journal of Aquaculture, 64, 278-283.
- Soengas, J.L., Strong, E.F., Fuentes, J., Veira, J.A.R. & Andres, M.D. (1996).** Food deprivation and refeeding in Atlantic salmon, *Salmo salar*: effects on brain and liver carbohydrate and ketone bodies metabolism. Fish Physiology and Biochemistry, 15, 491-511.
- Soengas, J.L., Strong, E.F. & Andres, M.D. (1998).** Glucose, lactate, and β -hydroxybutyrate utilization by rainbow trout brain: changes during food deprivation. Physiological Zoology, 71, 285-293.
- Specziár, A. (2005).** First year ontogenetic diet patterns in two coexisting *Sander* species, *S. lucioperca* and *S. volgensis* in Lake Balaton. Hydrobiologia, 549(1), 115-130.
- Specziár, A. (2010).** A Balaton halfaunája: a halállomány összetétele, az egyes halfajok életkörülményei és a halállomány korszerű hasznosításának feltételrendszere. Acta Biologica Debrecina - Supplementum Oecologica Hungarica, 23, 1-185.
- Specziár, A. & Bíró, P. (2003).** Population structure and feeding characteristics of Volga pikeperch, *Sander volgensis* (Pisces, Percidae), in Lake Balaton. Hydrobiologia, 506(1-3), 503-510.
- Sridee, N. & Boonanuntanasarn, S. (2012).** The Effects of Food Deprivation on Hematological Indices and Blood Indicators of Liver Function in *Oxyleotris marmorata*. International Journal of Medicine and Biological Sciences, 6(5), 254-258.

- Steenfeldt, S. (2015).** Culture Methods of Pikeperch Early Life Stages. In *Biology and Culture of Percid Fishes* (Kestemont, P., Dabrowski, K., & Summerfelt, R. C. eds), pp. 295-312. Springer Netherlands.
- Steffens, W. (1958).** Ernährung und Wachstum des jungen Zanders (*Lucioperca lucioperca* L.) in Teichen. *Zeitschrift für Fischerei*, 9, 161-271.
- Steffens, W., Geldhauser, P., Gerstner, P. & Hilge, V. (1995).** German experience in propagation and fingerling rearing of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Percis II Symposium*, Vaasa, Finland, subm. to: *Annales Zoologici Fennici*.
- Stejskal, V., Matousek, J., Drozd, B., Policar, T. & Kouril, J. (2012).** The effect of oxygen saturation on feed intake and growth of Pikeperch (*Sander lucioperca*) juveniles. *Domestication in finfish aquaculture Book of abstracts*, 2012. October 23-25 Olsztyn Mragowo, Poland.
- Stepien, C.A. & Haponski, A.E. (2015).** Taxonomy, distribution, and evolution of the Percidae. In: *Biology and Culture of Percid Fishes* (pp. 3-60). Springer, Dordrecht.
- Stirling, H.P. (1976).** Effects of experimental feeding and starvation on the proximate composition of the European bass *Dicentrarchus labrax*. *Marine Biology*, 34(1), 85-91.
- Szkudlarek, M. & Zakęś, Z. (2002).** The effect of stock density on the effectiveness of rearing pikeperch *Sander lucioperca* (L.) summer fry. *Archiwum Rybactwa Polskiego*, 10(1), 115-120.
- Szkudlarek, M. & Zakęś, Z. (2007).** Effect of stocking density on survival and growth performance of pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), larvae under controlled conditions. *Aquaculture International*, 15(1), 67-81.
- Tamás, H.G. (1970).** A csuka-, a süllő- és a harcsaivadék táplálkozása élete első néhány hetében. *Halászat*, 16, 80-81.
- Thurston, R.V. & Gehrke, P.C. (1993).** Respiratory oxygen requirements of fishes: description of OXYREF, a data file based on test results reported in the published literature. p. 95-108. In: R.C. Russo & R. V Thurston (eds.) *Fish Physiology, Toxicology and Water Quality Management. Proceedings of an International Symposium*, Sacramento, California, USA, September 18-19, 1990. US Environmental Protection Agency EPA/600/R-93/157.
- Trandafirescu, I.I., Ghitescu, E. & Iliescu, M. (1979).** Données préliminaires concernant l'élevage des jeunes de sandre (*Stizostedion lucioperca* Linné, 1758) en milieu saumâtre. *Cercetari Marine=Recherches Marines*, No. 12, 261-273.
- Ultsch, G.R. (1989).** Ecology and physiology of hibernation and overwintering among freshwater fishes, turtles, and snakes. *Biological Reviews*, 64, 435-516.
- van Dijk, P.A.H., Staaks, G. & Hardewig, I. (2002).** The effect of fasting and refeeding on temperature preference, activity and growth of roach, *Rutilus rutilus*. *Oecologia*, 130, 496-504.
- Vigano, L., Arillo, A., Bagnasco, M., Bennicelli, C. & Melodia, F. (1993).** Xenobiotic metabolizing enzymes in uninduced and induced rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): effects of diets and food deprivation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part C: Comparative Pharmacology*, 104(1), 51-55.
- VKM - Norwegian Scientific Committee for Food Safety (2008).** Transportation of fish within a closed system. Oslo: Opinion of the panel on Animal Health and Welfare of the Norwegian Scientific Committee for Food Safety, 1-63.

- Volkoff, H., Eykelbosh, A.J., Peter, R.E. (2003).** Role of leptin in the control of feeding of goldfish *Carassius auratus*: interactions with cholecystokinin, neuropeptide Y and orexin A, and modulation by fasting. *Brain Research*, 972, 90-109.
- Volkoff, H., Canosa, L.F., Unniappan, S., Cerda-Reverter, J.M., Bernier, N.J., Kelly, S.P. & Peter, R.E. (2005).** Neuropeptides and the control of food intake in fish. *General and comparative endocrinology*, 142(1), 3-19.
- Vörös, G., Körmendi, S. & Balázsfi, F-né. (1992).** A süllő intenzív tartástechnológiájának kialakítására irányuló laboratóriumi kísérletek eredményeinek értékelése a telepítési sűrűségre vonatkozóan. Halhústermelés fejlesztése (XVI. Halászati Tudományos Tanácskozás, HAKI, Szarvas, 1992. június 10-11.), 15, 1-65.
- Vutskits, Gy. (1915)** A balatoni fogassüllő ivari és kőüllő faji különbségeiről. *Halászat*, 16, 229-230, 243-244, 250-252.
- Waagbø, R., Jørgensen, S.M., Timmerhaus, G., Breck, O. & Olsvik, P.A. (2017).** Short-term starvation at low temperature prior to harvest does not impact the health and acute stress response of adult Atlantic salmon. *PeerJ*, 5, e3273.
- Wang, N., Xu, X. & Kestemont, P. (2009).** Effect of temperature and feeding frequency on growth performances, feed efficiency and body composition of pikeperch juveniles (*Sander lucioperca*). *Aquaculture*, 289(1-2), 70-73.
- Weil, C., Lefèvre, F. & Bugeon, J. (2012).** Characteristics and metabolism of different adipose tissues in fish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 23(2), 157-173.
- Whitledge, G.W., Hayward, R.S., Noltie, D.B. & Wang, N. (1998).** Testing bioenergetics models under feeding regimes that elicit compensatory growth. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127(5), 740-746.
- WHO (2010).** Semen analysis. 7-141. p. In: WHO Laboratory Manual for the Examination and Processing of Human Semen. World Health Organization. Switzerland.
- Wilkins, N.P. (1967).** Starvation of the herring, *Clupea harengus* L.: survival and some gross biochemical changes. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 23(2), 503-518.
- Willemsen, J. (1978).** Influence of temperature on feeding, growth and mortality of pike-perch and perch. *Verhandlungen des Internationalen Verein Limnologie*, 20, 2117-2133.
- Winston, G.W., Regoli, F., Dugas, A.J., Fong, J.H. & Blanchard, K.A. (1998).** A rapid gas chromatographic assay for determining oxyradical scavenging capacity of antioxidants and biological fluids. *Free Radical Biology & Medicine*, 24(3), 480-493.
- Woo, N.Y.S. & Cheung, S.I. (1980).** Metabolic effects of starvation in the snakehead, *Ophiocephalus maculatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 67, 623-627.
- Woo, N.Y.S. & Murat, J.C. (1981).** Studies on the biology of the red sea bream *Chrysophrys major* III. Metabolic response to starvation in different salinities. *Marine Biology*, 61, 255-260.
- Woynárovich, E. (1950).** A süllő életigényei különböző életszakaszaiban. *Agrártudomány*, 2, 96-100.
- Woynárovich, E. (1960).** Aufzucht der Zandrlarven bis zum Raubfischalter. *Zeitschrift für Fischerei*, 9, 73-83.
- Wunderlich, L. & Szarka, A. (2014).** A biokémia alapjai. Typotex Kiadó, Budapest.
- Xu, X. & Kestemont, P. (2002).** Lipid metabolism and FA composition in tissues of Eurasian perch *Perca fluviatilis* as influenced by dietary fats. *Lipids*, 37(3), 297-304.

- Yi, Y.H. & Chang, Y.J. (1994).** Physiological effects of seamustard supplement diet on the growth and body composition of young rockfish, *Sebastes schlegeli*. Bulletin of Korean Fisheries Society, 27, 69-82.
- Zajic, T., Mraz, J., Kozak, P. & Pickova, J. (2012).** Effect of pugging on lipid quality of common carp *Cyprinus carpio* L. flesh. AQUA 2012 Global Aquaculture. Prague. p. 1197.
- Zakęś, Z. (1999).** Effect of body size and water temperature on the results of intensive rearing of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.) fry under controlled conditions. Archives of Polish Fisheries, 7, 187-199.
- Zakęś, Z. (2007).** Out of season spawning of cultured pikeperch [*Sander lucioperca* (L.)]. Aquaculture Research, 38(13), 1419-1427.
- Zakęś, Z. & Demska-Zakęś, K. (1996).** Effects of diets on growth and reproductive development of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, reared under intensive culture conditions. Aquaculture Research, 27, 841-845.
- Zakęś, Z. & Demska-Zakęś, K. (2005).** Artificial spawning of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) stimulated with human chorionic gonadotropin (hCG) and mammalian GnRH analogue with a dopamine inhibitor. Archiwum Rybactwa Polskiego=Archives of Polish Fisheries, 13(1), 1-63.
- Zakęś, Z. & Karpinski, A. (1999).** Influence of water temperature on oxygen consumption and ammonia excretion of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) reared in a recirculating system. Aquaculture research, 30, 109-114.
- Zakęś, Z., Przybyl, A., Wozniak, M., Szczepkowski, M. & Mazurkiewicz, J. (2004).** Growth performance of juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), fed graded levels of dietary lipids. Czech Journal of Animal Science-UZPI (Czech Republic), 49(4), 156-163.
- Zakęś, Z., Kowalska, A., Czerniak, S. & Demska-Zakęś, K. (2006).** Effect of feeding frequency on growth and size variation in juvenile pikeperch, *Sander lucioperca* (L.). Czech Journal of Animal Science, 51(2), 85-91.
- Zakęś, Z., Szczepkowski, M., Jankowska, B., Kowalska, A. & Demska-Zakęś, K. (2012).** Slaughter yield and growth performance indexes of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) selects reared in recirculating aquaculture systems at suboptimal temperatures. Archives of Polish Fisheries, 20(4), 281-288.
- Zammit, V.A., Beis, A. & Newsholme, E.A. (1979).** The role of 3-oxo acid-CoA transferase in the regulation of ketogenesis in the liver. FEBS letters, 103(2), 212-215.
- Zarjánova, E.B. (1960).** Biologijá szudáká nyizsnyej Volgi. Tr. Szaratovszkava otgyel VNIORH-a, 6, 38-75.
- Żarski, D., Kucharczyk, D., Targońska, K., Palińska, K., Kupren, K., Fontaine, P. & Kestemont, P. (2012).** A new classification of pre-ovulatory oocyte maturation stages in pikeperch, *Sander lucioperca* (L.), and its application during artificial reproduction. Aquaculture Research, 43(5), 713-721.
- Zeng, L.Q., Li, F.J., Li, X.M., Cao, Z.D., Fu, S.J. & Zhang, Y.G. (2012).** The effects of starvation on digestive tract function and structure in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen). Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 162(3), 200-211.

- Zhang, X., Zhu, Y., Cai, L. & Wu, T. (2008).** Effects of fasting on the meat quality and antioxidant defenses of market-size farmed large yellow croaker (*Pseudosciaena crocea*). *Aquaculture*, 280, 136-139.
- Zheng, J.L., Zhu, Q.L., Shen, B., Zeng, L., Zhu, A.Y. & Wu, C.W. (2016).** Effects of starvation on lipid accumulation and antioxidant response in the right and left lobes of liver in large yellow croaker *Pseudosciaena crocea*. *Ecological indicators*, 66, 269-274.
- Zhmurova, Ye.Kh. (1986).** Rearing of advanced pike-perch fry with artificial feed (Russ.). *Rybovodstvo*, No. 2, 14-15.
- Zhmurova Ye.Kh. & Somkina, N.V. (1976).** Impact of water salinity on pike-perch fry *Lucioperca lucioperca* during the early development stages (Russ.) *Voprosy Ichtiologii*, 16, 564-567.
- Zienert, S. & Wedekind, H. (2001).** Erfahrungen bei der Umstellung von Zandern (*Sander lucioperca*) auf Trockenfutter. *Fischer und Teichwirt*, 6, 202-203.
- Zienert, S., Heidrich, S., Wolf, P., Göthling, U., Knösche, R. & Wedekind, H. (2005).** Aufzucht von Zandern in der Aquakultur. *Schriften des Instituts für Binnenfischerei e.V. Potsdam-Sacrow*. 63 p.
- Zimmer F. (1940).** A „Fogas”. M.T.I. Rt. Nxomdája, Budapest, 1-36.

9. KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Ezúton szeretnék köszönetet mondani mindazoknak, akik segítségemre voltak munkám során. Elsősorban témavezetőimnek, Dr. Müller Tamásnak és Dr. Bokor Zoltánnak szakmai segítségükért és támogatásukért, valamint köszönöm a dolgozat elkészítésében nyújtott segítségüket. Köszönettel tartozom továbbá Dr. Mézes Miklósnak és Dr. Balogh Krisztiánnak szakmai tanácsaikért és anyagaim lektorálásáért, hozzájuk mindig fordulhattam felmerülő kérdéseimmel, valamint Balláné Dr. Erdélyi Mártának, hogy a Szent István Egyetem Takarmányozástani Tanszékén lehetőséget adtak méréseim elvégzéséhez.

Köszönettel tartozom Szilágyi Gábornak, a Győri “Előre” Halászati Termelőszövetkezet ügyvezető elnökének, hogy a Kisbajcsi intenzív halnevelő telepen lehetőséget biztosított a kísérletek elvégzéséhez, nem elfelejtve kollégáimat sem, akik segítettek a vizsgálatokkal kapcsolatos munkák elvégzésében, Schmidt-Kovács Bencének, Ladocsiné Kovács Ritának és Virág Ferencnek.

Köszönettel tartozom Dr. Kása Eszternek, Dr. Csorbai Balázsnak és Dr. Kollár Tímeának, a Halgazdálkodási Tanszék dolgozóinak, akik a spermavizsgálataimhoz a méréseket elvégezték. Emellett külön köszönöm Dr. Urbányi Bélának, hogy a Halgazdálkodási Tanszéken lehetőséget adott disszertációm megírására.

A munkámat továbbá az alábbi pályázatok támogatták:

- EUROSTARS - “A süllőszaporítás optimalizálása” című (azonosító: NEMZ_15-1-2016-0016) - projekt,
- Halászati Operatív Program III. tengelye (“Európai Halászati Alap: a megújuló halászatért”) projekt, az Európai Unió és Magyarország támogatásával,
- EFOP-3.6.3-VEKOP-16-2017-00008 számú project, ami az Európai Unió támogatásával és az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg.

Végezetül köszönöm szüleimnek, hogy támogattak és hittek bennem, és különösképpen hálás vagyok feleségemnek, aki sok türelemmel és megértéssel biztos háttérrel nyújtott nekem a tanulmányaim és a dolgozatom megírása során.

10. AZ ÉRTEKEZÉS TÉMAKÖRÉBEN MEGJELENT PUBLIKÁCIÓK

Varju, M. & Mézes, M. (2016). Éhezés hatására bekövetkező élettani folyamatok halakban. Állattenyésztés és Takarmányozás, 65(3), 23-39.

Varju-Katona, M., Müller, T., Bokor, Z., Żarski, D., Mézes, M. & Balogh, K. (2018). Excessive starvation effects on antioxidant defence and lipid peroxidation in intensively reared, commercial-size pikeperch (*Sander lucioperca* L.). Egyptian Journal of Aquatic Research, 44, 349-352.

Varju-Katona M., Müller T., Bokor Z., Balogh K. & Mézes M. (2018). Effects of various lengths of starvation on body parameters and meat composition in intensively reared pikeperch (*Sander lucioperca* L.). Iranian Journal of Fisheries Sciences, DOI: 10.22092/ijfs.2019.118095

Varju-Katona M., Szilágyi G., Bokor Z. & Müller T. (2018). Intenzíven nevelt piaci méretű süllők vágási kihozatalának telepi felmérése a Győri “Előre” HTSz Kisbajcsi halnevelő telepén. XXXVII. Óvári Tudományos Napok, Konferencia kiadvány 2. kötet, 341-345.

Poszter:

Müller T., Bernáth G., Varjú M., Szilágyi G., Sziráki B., Csorbai B., Várkonyi L. & Urbányi B. (2017). Out of season induced sperm production of RAS Pikeperches *Sander lucioperca* without preparation period. Aquaculture Europe 2017, October 17-20, 2017. Dubrovnik, Croatia (abstract book: 785).

Müller T., Bernáth G., Żarski, D, Várkonyi L., Csorbai B., Varjú M., Molnár J., Szilágyi G., Sziráki B., Ljubobratovic U., Péter G., Rónyai A. & Urbányi B. (2017). Különböző intenzív nevelő telepekről származó süllők (*Sander lucioperca*) spermatermelés vizsgálata. LIX. Georgikon Napok Nemzetközi Tudományos Konferencia 2017. szeptember 28-29, abstract book: p 130.

Bernáth G., Żarski, D, Várkonyi L., Csorbai B., Varjú M., Molnár J., Szilágyi G., Sziráki B., Ljubobratovic U., Péter G., Rónyai A., Urbányi B. & Müller T. (2017). Intenzív nevelő telepekről származó süllők spermatermelés vizsgálata. XLI. Halászati Tudományos Tanácskozás 2017. június 14-15. Abstract book p. 43.

Konferencia részvétel:

Varju Milán, Müller Tamás, Bokor Zoltán, Mézes Miklós, Balogh Krisztián (2017). Különböző időtartamú takarmánymegvonásoknak, az antioxidáns védelmi rendszerre és a lipidperoxidációs folyamatokra kifejtett hatásának vizsgálata intenzíven nevelt süllőkön (*Sander lucioperca* L.). LIX. Georgikon Napok, 59th Georgikon Scientific Conference, Keszthely, 2017.

Varju-Katona M., Szilágyi G., Bokor Z. & Müller T. (2018). Intenzíven nevelt piaci méretű süllők vágási kihozatalának telepi felmérése a Győri “Előre” HTSz Kisbajcsi halnevelő telepén. XXXVII. Óvári Tudományos Napok, „Fenntartható agrárium és környezet – az Óvári Akadémia 200 éve – múlt, jelen, jövő”. Mosonmagyaróvár, 2018.

Varju-Katona Milán (2019). A kompenzációs növekedés gyakorlati lehetőségének kihasználása intenzív süllőnevelési rendszerben. IX. Gödöllői Halászati-Horgászati Szakember Találkozó, Gödöllő, 2019.