

A FÉNY SZEREPE A NŐIVARÚ ÁLLATOK SZAPORODÁSÁBAN

MÁRTON ALÍZ – PÁL LÁSZLÓ – BARTOS ÁDÁM - HUSVÉTH FERENC

ÖSSZEFOGLALÁS

A föld forgástengelye a napkörüli keringés síkjával kb. 66,5 fokos szöget zár be. Ez a mérsékelt égövi zónákban évszakok kialakulását eredményezte, amelyek alkalmával a megvilágított és a sötét napszakok hossza a naptári év folyamán rendszeresen változik. Ezt a változást nevezzük fotoperiódusnak. A fotoperiódus eredményeként legtöbb állatfaj szezonálitást mutat a szaporodásban. Attól függően, hogy az állatok az év melyik szakaszában mutatnak szexuális aktivitást, rövidnappalos és hosszúnappalos tenyésztési időszakokkal rendelkező állatokat szokás megkülönböztetni. Az előzőre a juh, a kecske és a szarvas fajok, az utóbbira pedig a ló a legjobb példa. Az itt közölt publikáció a fotoperiódus hatását mutatja be a nőivarú állatok szaporodására. Először a retina és a hypothalamus közötti tengely élettani funkciója kerül bemutatásra, amelyben a szem által érzékelt fényjelek idegi pályák közvetítésével változásokat eredményeznek a tobozmirigy melatonin szekréciójában. Ezt követően a melatonin szabályozó hatásának átvitelét tárgyalja a hipofízis – gonáda tengelyre, amelyen keresztül a reprodukciós folyamatok regulációja történik. A tanulmány utolsó része a mesterséges fénykiegészítések lehetőségét tárgyalja, annak érdekében, hogy bizonyos háziállat fajok esetében a természetes szezonnak számító időszakon kívül is tenyésztést lehessen folytatni.

SUMMARY

Márton, A. – Pál, L. – Bartos, Á. – Husvéth, F.: EFFECTS OF LIGHT ON THE REPRODUCTION OF FEMALE ANIMALS

The earth's rotation axis makes an angle of about 66.5 degrees with the plane of its orbit around the sun. This results in different seasons on the temperate zones when sun illuminates the earth for different durations. This is called photoperiod. Photoperiod causes that many animal species display a seasonal pattern of reproduction. Depending on the time of year when they are sexually active, species are characterized as short-day breeders, for instance sheep, goat and deer, or long-day breeders, for instance horses. This paper discusses the role of photoperiod in the adaptation of female reproduction. At first the physiological functions of *retinohypothalamic tract* are shown, where the light signals transmitted to neuroendocrine signals resulting changes in melatonin secretion profile changes in pineal gland. Then, the transmission of melatonin regulation to the pituitary – gonad axis is discussed. The last chapter of the paper shows the possibility of artificial light programs in the manipulation of female (mare, ewe) reproduction resulting in an effective *out-of-season* breeding of these animals.

BEVEZETÉS ÉS IRODALMI ÁTTEKINTÉS

Az élőlények esetében az egyed és a faj fenntartása szempontjából fontos szerepet játszik a környezetükhöz való alkalmazkodás. Azoknak az egyedeknek és fajoknak, amelyek ezt a képességet nem, vagy csak kisebb hatékonysággal tudják gyakorolni, nagy esélyük van arra, hogy kipusztulnak a földi életközösségből. Ennek eredményeként, a földi élet megjelenését követően számítandó földtörténet során jelentős számú faj tűnt el. Egy-egy nagyobb környezeti változás a földi életközösség alapvető átrendeződését eredményezte. A környezeti alkalmazkodást tekintve a növény és állatvilágon belül fontos szerepet tölt be a fényhez, vagy másképpen a megvilágított és sötét napszakokhoz történő alkalmazkodás. Egy napon belül a két szakasz szabályosan változik, amely változás az állatok életfolyamataiban jelentős különbségeket eredményez. A megvilágított és sötét napszakok változásából adódó élettani ritmus *cirkadiannak* nevezzük (a szó a latin eredetű *circa*=körülbelül, és a *dies*=nap szavak összevonásából ered). Az ehhez kapcsolódó szabályozó rendszert népi nyelven a szervezet biológiai órájának is szokás nevezni, és fontos szerepet tölt be számos élettani folyamat, mint pl. a táplálkozási séma meghatározásban, a fizikai aktivitás változásában, az alapanyagcsere, ezen keresztül a hőtermelés szabályozásában és az egész neurohormonális rendszer működésében. A szaporodásbiológiai funkciók regulációjában úgy tűnik azonban, hogy nincs különösebb jelentősége. A fényviszonyok éves változása ugyanakkor meghatározó szerepet játszik a reprodukcióban. A *foto periódus*, az-az a világos és a sötét napszakok változása legtöbb állat szaporodásbiológiai funkciójának meghatározó eleme. A reprodukciós folyamatok alkalmazkodását a fotoperiódushoz *cirkannuális* (kb. egyéves; *annualis*=egyévi) ritmusnak nevezzük.

Az évszakonkénti fényviszonyok állandósult változásának oka abban keresendő, hogy a Nap körül keringő Föld tengelye a keringés síkjára $66,5^\circ$ -os szöget zár be. Bolygónk keringése folyamán ezt a szöget nem változtatja, mindig ugyanabba az irányba mutat. Ennek megfelelően a napi megvilágítás időszaka az év folyamán különbözik; hol rövidebb, hol hosszabb. Az északi féltekén leg-rövidebbek (kb. 8 óra) a nappalok a téli napforduló idején, december 22-én, majd a megvilágított időszak fokozatosan növekszik, és március 21-én beáll a tavaszi nap-éj egyenlőség, amikor a megvilágított (L) és a sötét (D) napszak aránya megegyezik. Tovább haladva az év folyamán a megvilágított napszak hossza június 22-ig, a nyári napforduló idejéig tovább növekszik. Az északi féltekén ekkor leghosszabbak a nappalok (kb. 16 óra). Ezt követően a megvilágított napszakok hossza elkezdi rövidülni, szeptember 22-én pedig bekövetkezik az őszi nap-éj egyenlőség, majd a csökkenés tovább tart egészen december 21-ig. Az Egyenlítő tájékán, amiért a nap sugárzása a föld felszínére az év folyamán mindig ugyanolyan szögben történik, a megvilágított és sötét napszakok hossza egyenlő és az egész év folyamán nem változik. Az előzőekben leírtak szerint ugyanakkor a déli féltekén a fényviszonyok éves változása éppen ellentétes irányban következik be, mint az északi féltekén.

Az állatvilág szaporodásbiológiai ciklusa szorosan alkalmazkodik az előzőekben említett fotoperiódushoz. Ennek az élettani jelenségnek a fő oka az, hogy az anyállatok igyekeznek akkor világra hozni az újszülötteiket, amikor azok túl-

élésére a legnagyobb az esély. A tavaszi hónapokban, a természet gazdagon kínálja a táplálékot, és a hőmérsékleti viszonyok is a legkedvezőbbek a túlélésre. Ennek megfelelően legtöbb állatfaj anyaegyede tavaszra, az északi féltekén általában az áprilisi – májusi időszakra időzíti az újszülöttek világrahozatalát. Ha a vemhességi idő 5-9 hónapos időszakig terjed, akkor ezt úgy érhetik el, hogy a petefészek működését az őszi időszakra aktiválják (hozzák ciklusba), amikor a megvilágított napszakok hossza csökken. A termékenyülést követően így nagy esély van arra, hogy az újszülöttek világrahozatala a tavaszi időszakra esik. Ezeket az állatokat szaporodásbiológiai szempontból rövidnappalos állatoknak nevezzük. A hosszabb vemhességi idővel rendelkező állatok, pl. a ló esetében ez a stratégia nem működik. A tavaszi ellés időszakát csak úgy tudják fenntartani, ha a termékenyülést is a tavaszi időszakra időzítik. Ennek megfelelően a petefé-

1. ábra Az állatok szezonálisát mutató ivari ciklusok alakulása a vérplazma ösztadiol (E_2) profilja alapján (Senger, 2003)

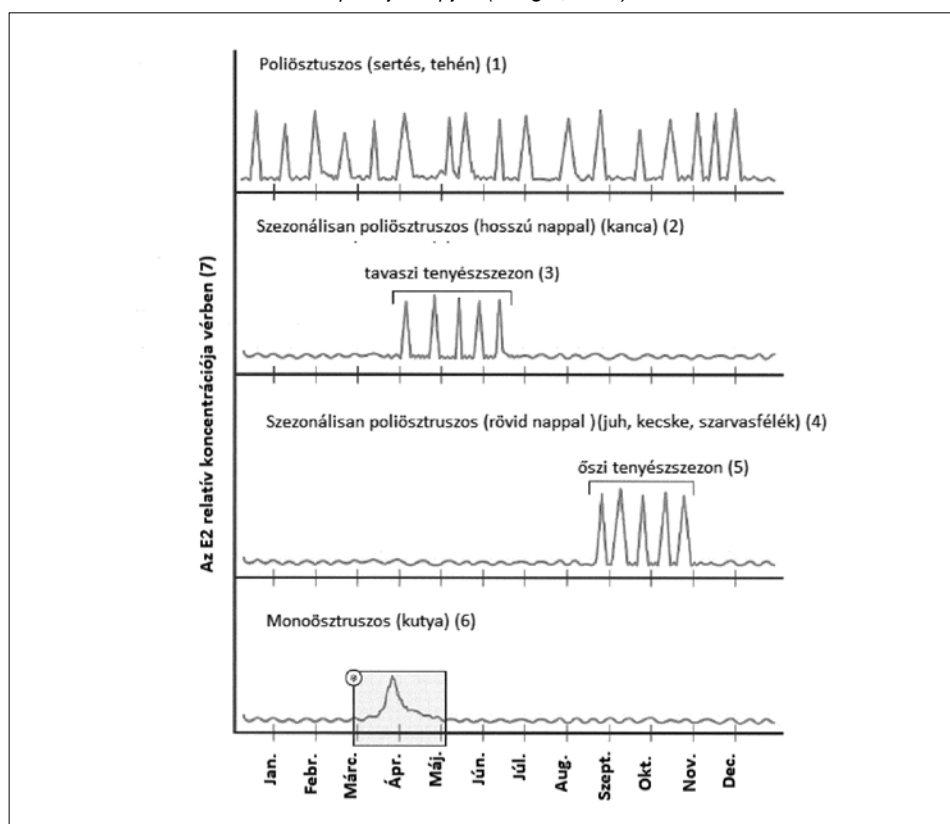


Figure 1. Types of estrous cycles in animals changing by the season as reflected by annual estradiol (E_2) profiles (Senger, 2003)

polyestrus (Pig, cow) (1); seasonal polyestrus (Long Day) (Mare) (2); spring breeding season (3); seasonal polyestrus (Short Day) (Sheep, goat, deer) (4); autumn breeding season (5); Monoestrus (Dog) (6); relative blood concentration of E_2 (7)

szek ciklusba lendülése akkor következik be, amikor a megvilágított napszakok hossza növekszik. Ezért ezeket a fajokat hosszúnappalos állatoknak nevezzük. A fotóperiódushoz való alkalmazkodást így a természethez való alkalmazkodás „csodálatos szinkronjának” is felfoghatjuk. A fotóperiódushoz való alkalmazkodás az állatokban a retina – hypothalamus – hipofízis – gonád tengelyen keresztül egy bonyolult neurohormonális szabályozás segítségével valósul meg.

A fotóperiódus és a reprodukció összefüggései

A szezonálisan szaporodó állatok esetében a fotóperiódushoz igazodva a petefészek működésében két időszakot lehet megkülönböztetni. A szaporodási időszakban a petefészek ciklusba lendül (*ciklusossá válik*). Az ovulációs felületen tüszőérés folyik, amely eredményeként szabályos időközönként érett tüszők fejlődnek ki, amelyet ivarzás (ösztusz) kísér. Ezt követően a petefészek nyugalmi állapotba kerül, *acikliássá* válik. Ezt az időszakot *anösztuszos* időszaknak nevezzük, amikor az állat szaporodási folyamatokra nem képes. A szaporodási időszak kezdetén legtöbb állat esetében egy átmeneti periódus, *tranzíciós* időszak alakul ki, amikor a petefészek felületén megkezdődik a tüszőfejlődés, de még ovulációra és érett petesejt termelésére alkalmas domináns tüsző nem jön létre.

A szaporodás fotóperiódushoz történő alkalmazkodását tekintve négyféle állatcsoportot lehet megkülönböztetni (1. ábra). A szezonálisan poliösztuszos állatok szaporodási időszaka a naptári év bizonyos szakaszára korlátozódik, de ebben az időszakban több ivarzási ciklus alakul ki. Ezek közül a hosszúnappalos állatok (kanca) petefészke tavasz folyamán lendül ciklusba és több ivari ciklust tartalmazva általában júliusig, a nyári napforduló idejéig tart. Ezzel szemben a rövidnappalos állatok (juh, kecske, szarvasfélék) nőivarú egyedeinek petefészke akkor kezd aktiválódni, amikor a megvilágított napszak hossza csökkenő tendenciát mutat, és több ivari ciklus kíséretében általában a téli hónapok kezdetéig tart. A harmadik csoportot a szezonálisan monoösztuszos állatok (kutyá, farkas, róka, medve) alkotják. Ezen állatok szaporodási időszaka a tavaszi időszakra korlátozódik. Általában egy ivari ciklus fejlődik ki, a biztonságosabb termékenyülés érdekében azonban az ivari ciklus és az ösztusz hosszabb ideig tart. Az ember tenyésztőmunkája, közöttük a szaporaságra történő szelekció azt eredményezte, hogy bizonyos háziállatfajok (sertés, szarvasmarha) elvesztették a fotóperiódushoz való alkalmazkodás képességét. Ezek a fajok az egész naptári év folyamán tenyészthetők. Nőivarú egyedeinek petefészke az egész évben alkalmas ciklust indítani, ezért ezeket az állatokat szezontól függetlenül ivarzó, poliösztuszos állatoknak tartjuk.

A szezonálisan szaporodó állatok fajtái között jelentős különbségek lehetnek a szaporítási (tenyész-) időszak hosszát tekintve. A rövidnappalos juh faj esetében pl. az angol suffolk és hampshire ivari ciklusai az őszi évszakban rövidebb időszakra korlátozódik (tipikusan szezonálisan ivarzó), ugyanakkor pl. a dorset, a raombuillet, a lacoune fajták esetében az év jóval hosszabb időszakára terjed ki a tenyésszezon.

A fotóperiódushoz való alkalmazkodás élettani alapjai

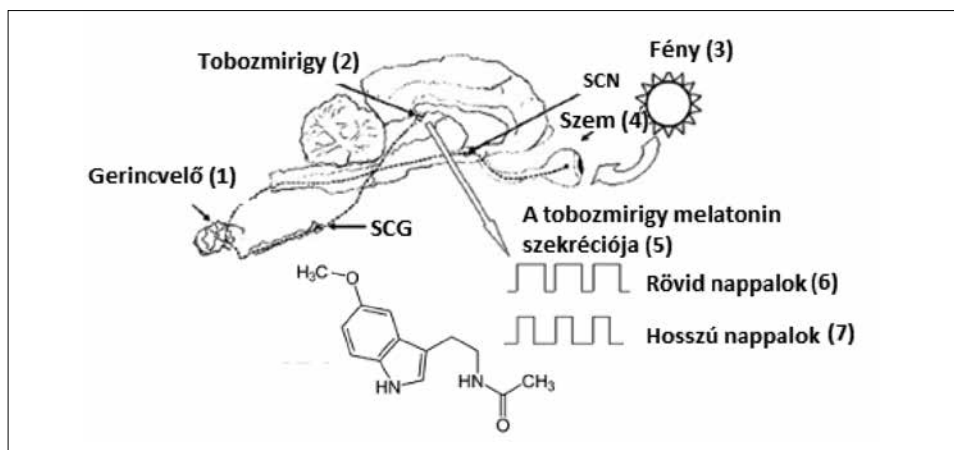
A fotóperiódushoz történő alkalmazkodást bonyolult élettani folyamatok egybehangolt rendszere képezi. Egyszerűen fogalmazva a szem retinája érzékelve a fényt az idegpályákon keresztül információkat küld az endokrin rendszer bizonyos egységeinek, azok pedig hormonális úton befolyásolják az ivarmirigyek működését. A fotoadaptációnak három fontos élettani funkciója ismert: (i) a fényreflexen keresztül a pupilla szűkítése a retina védelme érdekében (ii) a neuroendokrin funkciók közvetlen modulációja (iii) a cirkadián és cirkannualis ritmus fenntartása (*Naiak és mtsai*, 2007). Az emlősökben a fény, ezen keresztül a fotóperiódus érzékelésében egy retina – tobozmirigy tengely működik, amely a fotoadaptáció meghatározó részét képezi.

Az emlősök szemében lévő retina egy fényérzékeny receptorokban gazdag terület. A látásban szerepet játszó csapok és pálcikák funkcióinak elvesztése (vakság) sem eredményezi azt, hogy a szem elveszítené fotoreceptivitását; a szervezet a cirkadián valamint cirkannualis ritmusa nem szűnik meg. A szemgolyó kétoldali eltávolítása ugyanakkor azok teljes megszűnését eredményezi. Ez arra enged következtetni, hogy a szemben olyan fotoreceptorok is léteznek, amelyek függetlenek a pálcikáktól és a csapoktól. *Hattar és mtsai* (2002) beszámolnak arról, hogy a retina azon ganglionjai, amelyek a szuprakiazmatikus mag(vak) (SCN) felé irányulnak, tartalmaznak egy opszin jellegű fehérjét, amelyet *melanopsin*-nak neveztek el. Az SCN felé irányuló ezen közvetlen összeköttetést *retino-hypothalamo tractus* (RTH) néven említjük, és az valamennyi emlős fajban megtalálható. Előzőeknek megfelelően a melanopszint tartalmazó idegrostok foto (fény) információkat küldenek az SCN-be, ahol a fényviszonyokhoz történő alkalmazkodás vezérlése folyik. Ez a fotoregulációs út azt eredményezi, hogy pálcák és csapok hiányából fakadó vakság esetén is képesek az állatok alkalmazkodni az eltérő fényviszonyokhoz, az-az a fotóperiódushoz (*Sharp*, 2011).

Az SCN-ből a fénnel kapcsolatos információkat olyan idegrostok szállítják tovább, amelyek keresztülhaladnak a hypothalamus *nucleus supraopticus*-án és a középsőagy kötegein, majd kilépnek az agyból, belépnek a gerincvelőbe és az állkapocs caudalis határánál, a közös fejek (a. *carotis comm.*) magasságában társulnak a felső nyaki ideg (*n. superior cervicalis*) preganglionális rostjaihoz. A felső nyaki ideg postganglionaris rostjai visszakерűlnek az agyba, ahol *terminalis axon-ként* a tobozmirigyhez futnak. Amennyiben az előzőekben leírt összeköttetés a retina és a tobozmirigy között megszűnik, az állatok elveszítik alkalmazkodó képességüket a fényviszonyok változásához. Amennyiben pl. a ló esetében a gerincvelő az 1-6. csigolya között megsérül, megszűnik a melatonin szekréció a tobozmirigyben (*Sharp*, 2011), amelyet feltétlenül követ a szezonális szaporodási ritmus elmaradása. Emberekben ugyanakkor az alvási – ébrenléti ritmus károsodása jelentkezik (*Sheer és mtsai*, 2006).

A tobozmirigy (*gl. pinealis*) a harmadik agyvelőkamra tetejének caudalis részén elhelyezkedő belső elválasztású mirigy (2. ábra). Súlya felnőtt (9-24 hónapos) anyajuhokban 60-80 mg között változik (*Brunet és mtsai*, 2002; *Redondo és mtsai*, 2003), hormonja a melatonin. A mirigy parenchymájában a hormont szekretáló *pinealocyták* és gliasejtek találhatóak. A pinealocyták száma és összterfoglata jelentős mértékben meghatározza a szintézis intenzitását, ezen keresztül a vér

2. ábra A fotoperiódus szabályozó hatása a melatonin szekrécióra a tobozmirigyben; a szem és az agy sagittális nézetének vázlatos rajza (Ungerfeld és Bielli, 2015)



SCN = szuprakiazmatikus magvak; SCG = az SCN posztganglionális rostjai, az információt a gerincvelő elülső nyaki ideg rostjaihoz szállítják, amely idegi pályákat juttat a tobozmirigyhez
 SCN = suprachiasmatic nuclei; SCG = Postganglionic spinal neurons sending neural paths to pineal gland.

Figure 2. Regulation of pineal gland melatonin secretion by photoperiod: schematic sagittal view of a sheep's eye and brain (Ungerfeld and Bielli, 2015)

spinal cord (1); pineal gland (2); light (3); eye (4); melatonin secretion by Pineal gland (5); short days (6); long days (7)

melatonin koncentrációját (Brunet és mtsai, 2002). Öregebb anyák esetében a pinealocyta szám csökken és a sejtek között kalcium szemcsék jelennek meg, majd idővel az egész mirigy kalcifikálódik (Forcada és mtsai, 2007).

A melatonin termelésének szoros cirkadian ritmusa van. A szintézis triptofánból indul ki, amely szerotoninná alakul. A reakciók eddig a világos napszakokban is folynak, a melatonin szintézis további lépései ugyanakkor csak a sötét napszakokban mehetnek végbe (3. ábra). Ennek megfelelően a hormon vérplazma koncentrációi is cirkadián változásokat mutatnak, plazma szintjük az éjszakai órákban (scotophasis) érthetően magasabb (4. ábra).

Az éjszakai melatonin csúcsok méretét a szintézisnél ütem-meghatározó enzim, a N-acetiltranszferáz (AA-NATZ) aktivitásának mértéke határozza meg, amelyet az SCN-ből érkező oszcilláló hullámok szabályoznak. Ilyen módon a retina ganglion sejtjei és a melanopszin az SCN felé közvetíti a környezet fényviszonyainak változásait. Az SCN a tobozmirigy melatonin szekréciójának változtatásán keresztül az állatok alkalmazkodását teszi lehetővé a fotoperiódushoz. Spesser és mtsai (2006) bizonyították, hogy az AA-NAT és más olyan tobozmirigy működéséhez kapcsolódó gének (Per 1, Per 2 gének), amelyek ciklikus-AMP szintézist indukálnak, memorizálhatják az adott évi, vagy korábbi fotoperiódusokat. Ez azt jelenti, hogy az SCN, mint karmester egység raktározza a fotoperiódus azon információit, amelyek a napi melatonin szekréciós profil változásaiban manifesztálódnak. Ennek eredményeként, a melatonin szekréció ritmikus válto-

3. ábra A pinealocitákban folyó melatonin szintézis vázlata. A nap és a hold szimbóluma azt a napszakot mutatja, amikor a szintézis adott lépései folyhatnak

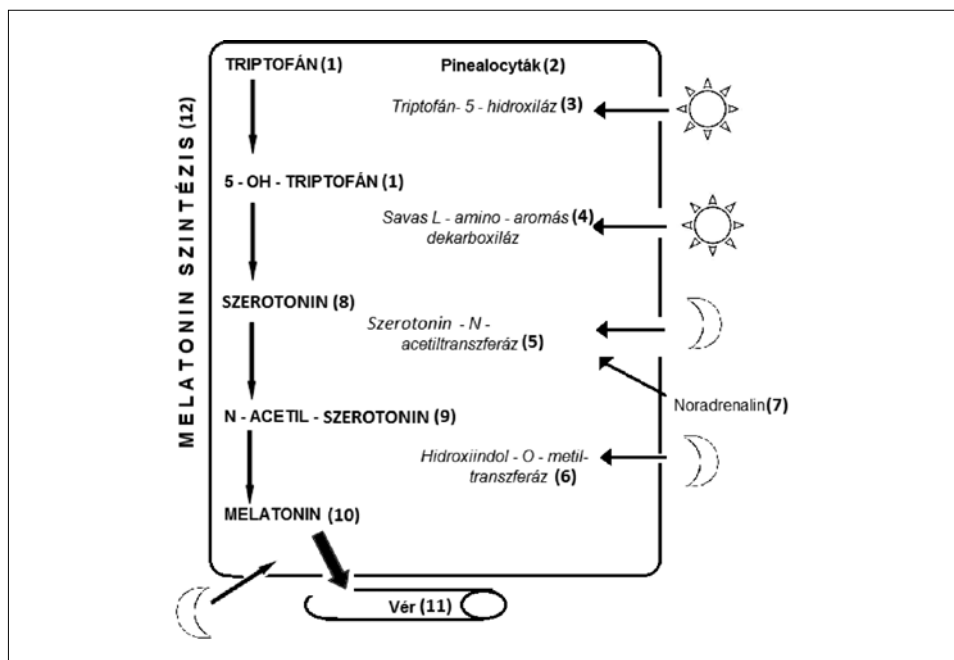


Figure 3. Melatonin biosynthesis pathway in pineal gland. Symbols of sun or moon shows the time of reactions restricted to light or dark periods, respectively

tryptophan (1); pinealocytes (2); tryptophan-5-hydroxylase (3); acid L-amino-aromatic-decarboxylase (4); serotonin-N-acetyltransferase (5); hydroxyindole-O-methyl-transferase (6); Noradrenaline (7); serotonin (8); N-acetyl-serotonin (9); melatonin (10); blood (11); melatonin synthesis (12)

zása akkor is megmarad, ha az állat konstans körülmények közé, pl. állandó sötétperiódusba kerül. *Rollag és Niswender (1976)* kísérleteinek tapasztalatai szerint, ha a juhokat állandó megvilágítási körülmények közé helyezik, a melatonin szintézis ritmikus változásai megszűnnek. Állandó sötétben tartás során ugyanakkor a melatonin szintézis ritmusa megmarad, bár annak mértéke csökken. *Sharp (2011)* olyan vizsgálat eredményeit összegzi, amelyet egy éven keresztül végeztek kancákkal, és havonta egy 24 órás perióduson keresztül mérték a perifériás vér melatonin koncentrációit. A sötét periódusban mért melatonin koncentráció növekedések egybeestek a napnyugta időpontjával, és pozitív összefüggést mutattak az éjszaka hosszával. Téli időszakban ugyanakkor az átlagos éjszakai melatonin koncentráció nagyobb volt, mint a nyári időszak éjszakai átlagos melatonin koncentrációja.

A fentebb bemutatott eredmények azt mutatják, hogy a fotoperiódushoz történő alkalmazkodásban a RTH közvetítésével a tobozmirigy fontos szerepet tölt be. A mirigy által termelt melatonin szekréciója a fotóritmusnak megfelelően változik, azáltal, hogy a szekréció az éjszakai órákra lokalizálódik. Ez a változás a

4. ábra A melatonin koncentrációk alakulása kancában egy 24-órás napi periódus folyamán (Sharp, 2011)

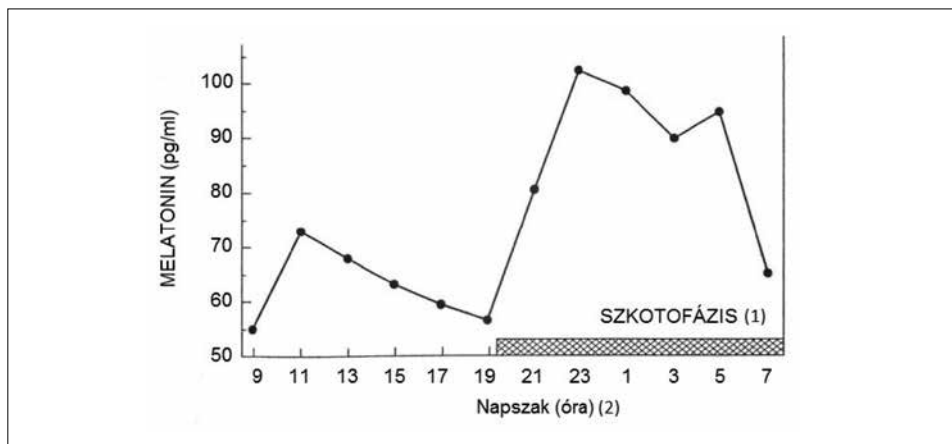


Figure 4. Melatonin concentrations in peripheral plasma throughout a 24-hour period in mare (Sharp, 2011)

scotophase (1); time of day (hour) (2)

nőivarú állatokban nemcsak a cirkadián ritmus változásában, hanem az éves fotoperiódushoz való alkalmazkodásban (cirkannualis ritmus) is megnyilvánul.

A madarakban a tobozmirigy által termelt melatoninnak nincs különösebb hatása a reprodukció koordinálásában, annak érdekében, hogy az utódok a túlélés szempontjából a legkedvezőbb időszakban szülessenek. Ezekben az állatokban a melatonin cirkadián ritmusa a költési folyamat (kotlás) megindításában és a vándorlás időszakának szabályozásában játszik szerepet. Ezen túl az immunfunkciók szezonális szabályozásában és az elülső agyban lévő éneklőközpontok befolyásolásában van szerepe (Bentley, 2001). A szezonális szaporodással rendelkező madarak reprodukciójának alkalmazkodását a fotoperiódushoz olyan fotóreceptorok szabályozzák, amelyek mélyen az agyban helyezkednek el. A fényingerek a hypothalamus részét képező szervben a *paraventricularis szervben* (PVNO) egy biológiai órát működtetnek (Sharp, 2006). A PVNO serkenti a hipofízisben a TSH hormon szekrécióját, amely eredményeként fokozódik a pajzsmirigy hormon termelése. A 3. agykamra ventro-medialis falában speciális sejtek, *ependymális sejtek (tanocyták)* vannak, amelyekben a hosszú nappalok egy olyan mRNS szintézisét kezdeményezik, amely egy kettes-típusú dejodináz (DIO_2) termelését eredményezi. Ez az enzim a T_4 -ből történő T_3 hormon képződését katalizálja. A T_3 hatására fokozódik a GnRH szekréció a hypothalamusban, amely az FSH és LH hormonok szekréciójának serkentésén keresztül a szaporodási ciklus beindulását eredményezi. A nappalok rövidülésének eredményeként ugyanakkor egy olyan gén expressziója válik uralkodóvá, amely a DIO_3 enzim termelődését váltja ki, amely a T_3 hormont inaktíválja, vagy annak termelődését megakadályozza, így a GnRH szekréció stimulusa elmarad. A fotoperiódus így a szezonálisan szaporodó madarak esetében egy biológiai óra alapján vezényelt DIO_2/DIO_3 aktivitás változásán keresztül megy végbe.

A melatonin szabályozó szerepének közvetítése az ivari mirigyek felé

A nőivarú állatok nemi működése ciklusos. Ez azt jelenti, hogy az anösztroszos időszakot követően a szaporodási folyamatot szabályosan ismétlődő szakaszok, ciklusok kísérik. A petefészek működését az adenohipofízisben szekretálódó gonadotrop hormonok, az FSH (follikulus serkentő hormon) és az LH (luteinizáló hormon) szabályozza. Ha az állat ivaréretté válik, és a fotoperiódussal összehangolt szaporodási időszak megkezdődik, a gonadotrop hormonok hatására a petefészek működése aktivizálódik, az állat ciklusba lendül. A hipofízis gonadotrop hormon termelése a hypothalamusban termelődő gonadotropin releasing hormon (GnRH) szabályozása alatt áll. A melatonin végső hatása nem más, mint a GnRH szekréció modulálása a központi idegrendszeren belül. A melatonin kezelés a rövidnappalos állatok, pl. anyajuhok, kecske, szarvasfélék esetében fokozza a hypothalamus GnRH termelő sejtjeinek immunoreaktivitását, és növeli a GnRH-tartalmú sejtalkotók számát az *eminetia medialis*-ban (Malpaux és mtsai, 1999). Előbbi összefüggések feltételezése esetében érthető, hogy a fotoperiódust tükröző szezonális hatások a GnRH-n keresztül befolyásolják a hipofízis – gonád tengely működését, ezen keresztül a szaporodásbiológiai ciklust. A megvilágított napszak hosszának csökkenésével a tobozmirigy melatonin hormon leadása növekszik, amely a pulzáló GnRH termelődés által fokozza a szekréciós események (epizodusok) számát és a szekréciós csúcsok amplitúdóját, ennek eredményeként fokozódik a gonadotrop hormonok termelése a hipofízisben. Az FSH hatására a petefészekben tüszőérés indul; az állat ciklusba lendül.

A melatonin-hatás helyének lokalizálása bonyolult kérdés, mivel a melatonin számos élettani funkcióval rendelkezik. Áttörőnek számítanak azok a kísérletek, amelyeket az 1980-as évek végén és az 1990-es évek elején radioaktív jódal (^{125}I) jelölt melatoninnal végeztek anyajuhokkal (de Reviers és mtsai, 1989; Vanecek és mtsai, 1987; Gauer és mtsai, 1993). Ezek a kísérletek azt igazolták, hogy a hipofízis *pars tuberalis*-ában (a hypothalamust a hipofízissel összekötő portalis rendszerben) jelentős számú melatonin receptor található (5. ábra),

5. ábra A juh hypothalamusának szövettani metszete, a melatonin receptorok megoszlásának bemutatására. A sötét mezők és pontok a melatonin receptorok sűrű jelenlétét jelzik (Malpaux, 1999)

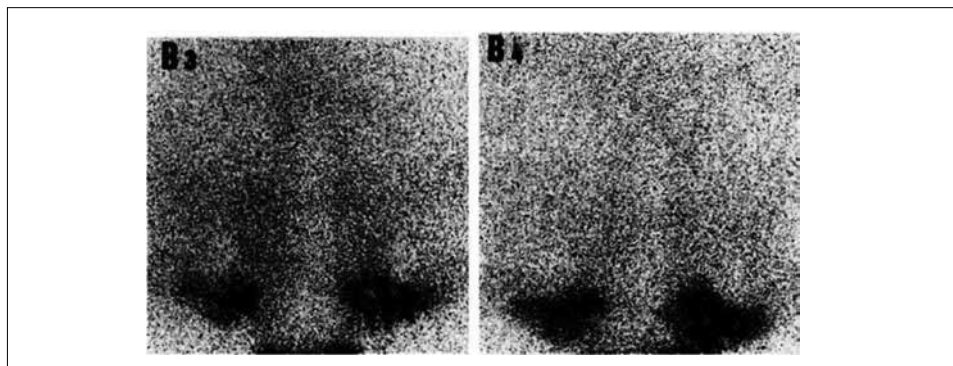


Figure 5. Coronal sections of sheep hypothalamus illustrating distribution of melatonin binding sites (Malpaux et al., 1999)

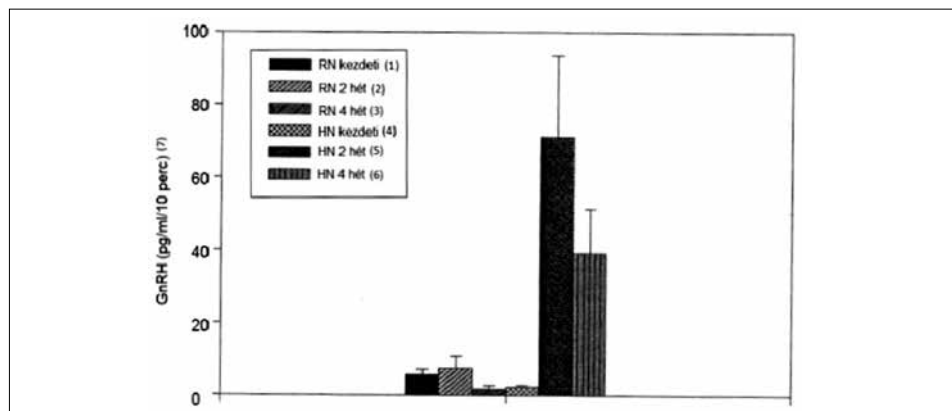
amelyek száma a fotóperiódus eltérő szakaszaiban jelentősen változik (*Rutten és mtsai*, 1988; *Gauer és mtsai*, 1993).

Meglepőnek számítottak ezt követően *Malpoux és mtsai* (1994, 1995) kutatási eredményei, amelyekben anyajuhok hipofízisének elülső felületére, vagy közvetlenül a hipofízisbe melatonin mikroimplantátumokat helyeztek. A kísérletek azt igazolták, hogy a hipofízisbe juttatott melatonin nincs hatással a gonadotrop hormonok termelésének intenzitására. Eredményeikből arra a következtetésre jutottak, hogy a hipofízis pars tuberalis-a nem közvetíti a melatonin hatását a neuroendokrin reprodukciós tengely felé. Ezzel szemben, ha az említett kutatók a melatonin mikroimplantációt a hypothalamus részeként számító emlős testbe (*corpus mamillare*) helyezték, a hipofízis LH szekréciója jelentősen növekedett, amely azt bizonyítja, hogy a melatoninnak a reprodukció szabályozásában szerepet játszó neuroendokrin tengelyre gyakorolt hatását a hypothalamus közvetíti. A fotóperiódus hatása rövidnappalos, ivarérett nőivarú állatokban tehát úgy összegezhető, hogy a csökkenő napi megvilágítás a retina – tobozmirigy tengelyen keresztül fokozódó melatonin szekréciós eseményeket indukál. A melatonin növeli a hypothalamusban a pulzáló GnRH szekréció frekvencia sűrűségét és amplitudóját, amely eredményeként fokozódik a hipofízisben az FSH és LH szekréció. Ennek következményeként a rövidnappalos állatok a nyugalmi fázist követően ciklusba lendülnek.

A hosszúnappalos állatok, pl. ló esetében az előzőekben említett szabályozó tengely másképpen működik. Elfogadott az a tény, hogy a melatonin a kancák ivari ciklusának szabályozásában is jelentős szerepet játszik a fotóperiódushoz való alkalmazkodás során (*Berglund és mtsai*, 1981). Ellentétben a rövidnappalos állatokban tapasztaltakkal, éppen a megvilágított napszakok eredményeként bekövetkező melatonin profilok csökkenése okozza a GnRH szekréció növekedését és a kanca ciklusba lendülését. Ezzel szemben a melatonin tenyész-szezonban történő adagolása a kancák hypothalamus-ában csökkenti a GnRH szekréciót (*Strauss és mtsai*, 1978). Előző szabályozó összefüggést Sharp és mtsai (1988) kísérlete jól igazolja. Nevezett szerzők anösztruszos póni kancák rövid nappalos megvilágítását (L8:D16) hosszú nappalos megvilágításra cserélték. A hosszú nappalos megvilágítás alkalmazását követő két hét múlva jelentős növekedést tapasztaltak a GnRH és az FSH szekrécióban. Érdekesnek számít azon megfigyelésük, miszerint a napszakváltást követő 1 hét múlva ez a növekedés még nem volt megfigyelhető, és hogy a hosszú megvilágított napszak alkalmazásának 3. hetében bár a GnRH szekréció szignifikánsan nagyobb volt, mint a rövid nappalok idején, de elmaradt a 2. héten mért értékektől (6. ábra).

Számos más megfigyelés bizonyítja azt, hogy a reprodukciót illetően a megvilágított napszak hosszának növekedése (hosszú nappalok) ugyanúgy a GnRH modulációján keresztül tevődik át a hipofízis – gonád tengelyre, mint a rövidnappalos állatok esetében. Feltételezhető ugyanakkor az, hogy ezekben az állatokban a csökkenő melatonin impulzusok gyakorolnak stimuláló hatást a GnRH szekrécióra és a nőivarú egyedek ciklusba lendülésére. Ezen összefüggések azt bizonyítják, hogy fényprogramok alkalmazásával háziállataink reprodukciós folyamatait megfelelő módon befolyásolhatjuk.

6. ábra A GnRH szekréció intenzitása kancában hosszúnappalos (L16:D8) és rövidnappalos (L8:D16) megvilágítási körülmények között (Sharp, 2011)



RN= rövid nappal, HN=hosszú nappal; RN= short day (SD), HN=long day (LD)

Figure 6. GnRH secretion in mares exposed to either long day (L16:D8) or short day (L8:D16); (Sharp, 2011).

SD initial (1); SD 2 weeks (2); SD 4 weeks (3); LD initial (4); LD 2 weeks (5); LD 4 weeks (6)

A SZAPORODÁS BEFOLYÁSOLÁSA HÁZIÁLLATOKBAN MESTERSÉGES VILÁGÍTÁSI PROGRAMMAL

Lótenyésztés

Mint hosszúnappalos szaporodási ciklussal rendelkező állat, a ló a rövidnappalos időszakokban (ősz, tél, tavasz eleje) anösztuszos állapotban van, a kancákban nincs petefészek-működés. A megvilágított napszakok hosszának növekedésével a petefészek ciklusba lendül. A nyugalmi állapot és a tenyésztési időszak között egy átmeneti (*tranzíciós*) időszak van, amikor a petefészek aktiválódik, de ovulációs felületén domináns, fertilis petesejtet érlelő tüsző még nem jelenik meg. Legtöbb fajtában a tavaszi időszakban bekövetkező fotoperiódus változás petefészkekre gyakorolt stimulációja, amíg az ciklusba lendül, 25-60 napot, azaz néhány hetet vesz igénybe. Ennek megfelelően az északi féltekén a tenyésztési időszak általában áprilisban, május elején kezdődik. A megvilágított napszak hosszának növelésével, mesterséges megvilágítással a tranzíciós időszak nem rövidíthető, de a szaporodási időszak kezdete előbbre hozható (Sharp, 2011). Mi teszi szükségessé azt, hogy a természetes körülmények között tartott kanca ellése, a csikó megszületése, a naptári év korai szakaszára essen? Erre a kérdésre a választ főképpen a lótenyésztésben használatos speciális kormeghatározás alkalmazása adja meg a választ. Egy csikó akkor számít egy évesnek, ha betöltötte a születés évének december 31-i napját. Ha egy csikó az év folyamán késő tavasszal –nyár elején születik a következő év január 1-én egyévesnek számít, de valójában csak 6 hónapos. Ha a csikó ugyan ezen év elején, pl. januárban születik a következő év január elsején válik egyévéssé, de kb. 6 hónappal idősebb, mint az előzőekben említett társa. Ez a korkülönbség

a fiatal angol telivérek (2-3 évesek) versenyében jelentős hátrányt jelent a fiatalabb csikók esetében, a telivérek versenyében. (Ne felejtjük, hogy a lovak versenyéletében a legjelentősebbnek számító verseny a *Derby*, amely valamennyi országban kizárólag 3 éves lovak számára rendezhető.)

Előző okokból kifolyólag a tenyésztők a tenyésztési szezon korábbra hozatala érdekében mesterséges megvilágítási programokat alkalmaznak. A fotostimulus akkor a legeredményesebb, ha igazodva a természetes megvilágítás hosszához a világos napszak hossza legalább 14,5 óra. A fénykiegészítés hosszának meghatározásakor, a természetes módon megvilágított napszak hosszát figyelembe véve, ebből a tényből kell kiindulni. A kancák termékenyítésének időszaka február

7. ábra (a) A naphossz ábrázolása az év legrövidebb napján (december 22-én), és az év leghosszabb napján (június 22-én). (b) Egy kancákkal végzett kísérlet eredményei, amelyek azt mutatják, hogy a napnyugtakor alkalmazott fénykiegészítés hatékonyabb, mint a napkeltekor alkalmazott. A szaggatott vonalak a mesterséges fénykiegészítés időszakát mutatják. A csillag azt jelöli, hogy a napnyugtakor alkalmazott fénykiegészítés szignifikáns mértékben előbbre hozta az ovulációt (Sharp, 2011)

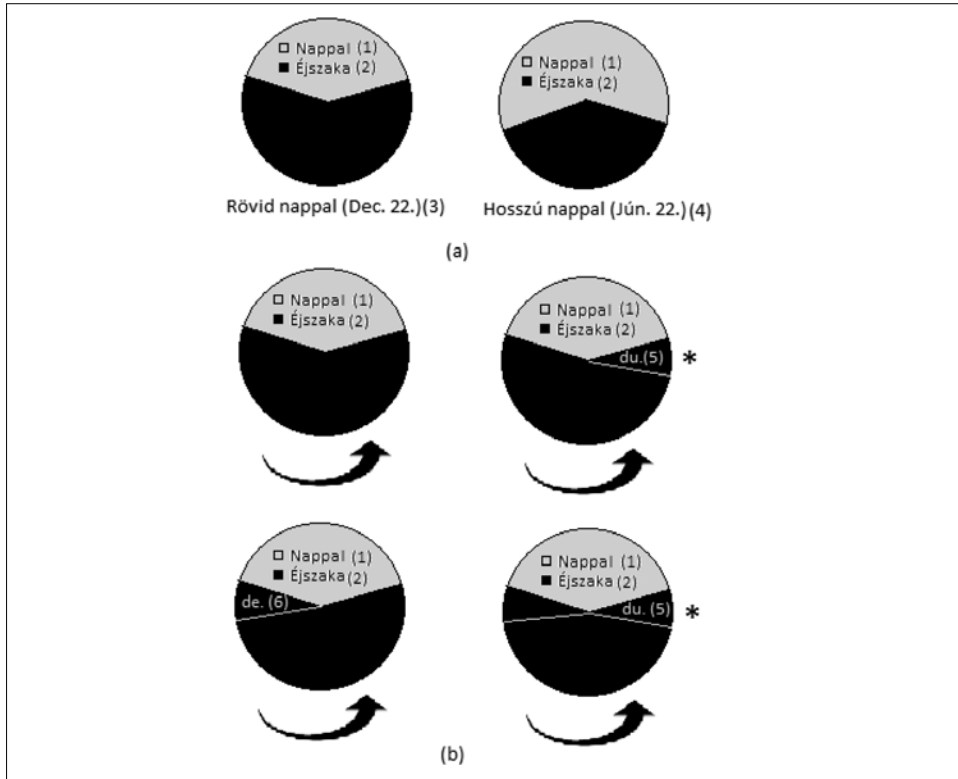


Figure 7. (a) Representation of day-length for the shortest day of the year (December 22) and the longest day of the year (June 22). (b) Experiment design of an experiment to determine whether light at sunrise or sunset is more effective. The dotted lines represent the timing of artificial light added. Asterisks denote groups in which date of first ovulation was significantly advanced (Sharp, 2011)

day (1); night (2); short day (22 Dec) (3); long day (22 Jun) (4); pm (5); am (6)

közepén tűnik legoptimálisabbnak, annak érdekében, hogy a csikó minél közelebbi időpontban szülessen január 1-hez. Ennél korábbi pároztatás kockázatos lehet, mert ha az átlagosan 334 napos vemhességi idő valamilyen okból kifo-lyólag rövidebb, a csikó január 1. előtt fog megszületni. Igazodva ehhez a szük-ségszerűséghez, a megvilágítási programok kezdete nem lehet később, mint december 1. Hazánkban úttörőnek számít ilyen vonatkozásban *Huszenicza és mtsai* (1989) munkája, akiknek angol telivér és ügető fajtájú kancákban sikerült fénykiegészítési programmal anösztuszos kancákban korai ivari ciklust indukál-ni, ha a fénykiegészítést 16L és 8D arány fenntartásával december 14-e és április 14-e között a természetes megvilágítás hosszához igazították. *Sharp és Seamans* (1980) anösztuszos kancák számára biztosított fénykiegészítő programot vi-szonylag korán, októbertől kezdte, először 2,5 óra fénykiegészítés alkalmazásával. A fénykiegészítés időtartamának hosszát a napkelte és a napnyugta időpontját figyelembe véve, a nappalok hosszának csökkenéséhez igazítva 5 óra időszakra növelte. Kísérletiben azt tapasztalta, hogy csak azok a kancák váltak fotóstimu-lálttá és lendültek korábban ciklusba, amelyek fénykiegészítése az esti órákban, naplementekor kezdődött (7. ábra). Ez azt jelenti, hogy a fény memorizálása a cirkadián vezérlést jelentő központokban más a reggeli, mint az esti órákban. Ezt a jelenséget erősítik meg *Murphy és mtsai* (2007) későbbi felfedezései, miszerint a cirkadián ritmust (biológiai órát) meghatározó két gén közül a *Per 1* a fény pe-riódus kezdetén és a sötét periódus végén expresszálódik, a *Per 2* „robosztus” expressziója ugyanakkor a sötét periódus kezdetére időzít.

A fotostimulus alkalmazásakor a fény minősége és intenzitása is meghatározó té-nyező. *Burkhardt* (1947) kísérletében 3,6 m x 3,6 m alapterületű boxokban 100W-os fehér fényt adó villanykörte alkalmazásával sikerült anösztuszos kancák ivari ciklu-sát korábbra hozni. Ez a megvilágítás kb. 100 lux fényerősségnek számít, amelyet a tenyésztők ma is elfogadható fényintenzitásnak tartanak. A körülmények, pl. az istálló falának színe, az istállóban elhelyezett biztonsági fény forrásának közelsé-ge, stb. az előző értéket befolyásolhatja. A mai tenyésztési szokások szerint, ha az égőket a ló felett 1,5-2,0 m magasságban helyezik el, akkor a bokszt megvilágításá-nak optimális értéke 100-200 lux között változhat. Ha a fényforrás a kanca szemma-gasságában van elhelyezve, annak kedvező értéke 20-100 lux közé esik.

Palmer és mtsai (1982) azt is bizonyították, hogy az előzőekben vázolt világí-tási programhoz hatékony lehet a korai tenyésztési periódus elérése érdekében az is, ha a sötét szakaszt megfelelő időpontban, a sötét szakasznak megkez-dődését követő 9,5-10,5 óra között, egyórás megvilágítással megszakítjuk. Ez a technika automatizált fénykapcsoló berendezés alkalmazásával költséghaté-kony módszer lehet a korai tenyésztési időszak elérése érdekében.

Juh- és kecsketenyésztés

Juhokban és kecskében, mint rövidnappalos állatokban, a szaporodási periódust a megvilágított napszakok rövidülése váltja ki. Ennek megfelelően az északi féltekén, közöttük hazánkban is a juhok általános tenyésztési időszaka általában a nyár végétől a téli napforduló időszakáig tart. Jelentős különbség adódik azon-ban az eltérő juhajták között, a rövidebb, kb. 150 napos tenyésztési időszakal rendelkező, valamint a szinte egész éven át tenyészthető fajták szaporítási

időszakának hossza között (*Cheminaeu és mtsai*, 1992). Az egyenlítő környékén tenyésztett juhok szaporodásában, abból eredően, hogy ott a megvilágított és a sötét napszakok aránya egész éven át egyenlő, szezonális alig van. Még ezekben a fajtákban is mutatkozik azonban egy rövid refraktor (fényre nem reagáló) szakasz, amely feltételezhetően az újabb reprodukciós ciklusra való felkészülést jelenti. Érdekes biológiai jelenség az, hogy ha a fotoperiódussal ellentétes megvilágítást alkalmazunk, juhok esetében a szaporodási ciklus fennmarad, és ehhez az új világítási periódushoz fog alkalmazkodni (*Thimonier*, 1981). A hosszú nappalok hatására kialakuló nyugalmi (refraktor) szakasz megszüntethető fényprogramok alkalmazásával. Ha a hosszú nappalokat (pl. nyári napfordulót) követően az anyajuhokat fokozatos megvilágítás csökkentéssel, vagy hirtelen, 30-60 napos időszakra rövidnappalos körülmények közé tesszük, ismételt ciklusba lendülnek. *Malpau és mtsai* (1994) suffolk anyajuhokkal végzett kísérletében a téli napforduló után alkalmazott L10:D14 arányú megvilágításban részesített kontroll csoporthoz viszonyítva, a kísérleti csoport anyáinak megvilágítását napi 6 perces csökkentéssel L4:D20 arányra változtatta. Azt tapasztalta, hogy a csökkentő fényperiódus alkalmazásával az anyaállatok szaporodási ciklusa fennmaradt. A kísérletekben alkalmazott hormon (melatonin és LH) vérprofilok (8. ábra) ugyanakkor azt bizonyították, hogy a refraktor szakasz bekövetkezését nem a rövid nappalok, hanem a fénycsökkenés hiánya eredményezi.

A tenyésztési időszak meghosszabbítására, április-júliusig terjedő időszakban alkalmazható eredményes pároztatásra azért lehet szükség, mert a bárány piac

8. ábra Suffolk anyajuhok perifériás vérének összehasonlító melatonin koncentrációi nyílt körülmények között természetes megvilágítással és zárt helyiségben csökkentő világítási program alkalmazásával tartott állatok esetében. (A két csoport közötti különbséget a sátrózott terület jelöli.) A zero időpont zárt tartás esetében a világítás lekapcsolásának időpontját, nyílt körülmények között tartott juhok esetében a napnyugtától számító 25. percet jelöli (*Malpau és mtsai*, 1988)

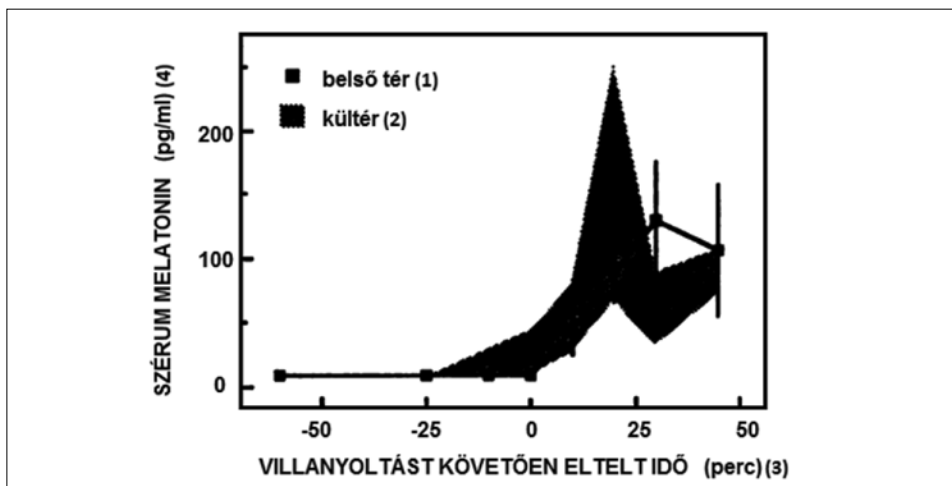


Figure 8. Comparison of the increase in serum melatonin concentration in Suffolk ewes following lights-off in artificial photoperiod (indoor) or natural sunset (outdoor); shaded area shows the differences. Time zero is lights-off in the indoor group and 25 minutes after sunset in outdoor group (*Malpau*, 1988). indoors (1); outdoors (2); time after lights-off (min) (3); serum melatonin (4)

szezonális tompítható (pl. a karácsonyi időszakra is bárányt tudunk a piacra teríteni), másrészt segítségével az évenként kétszeri vemhesítés is elérhető. A megoldás lényegét nem az adja, hogy évszaktól függetlenül ivarzó (négyévszakos) fajtákat, populációt alakítunk ki, hanem az, hogy olyan szabályozási lehetőségeket találjunk, amelyek segítségével a tenyésztési időszakot arra az időre ütemezhetjük, amelyet a piaci körülmények követelnek. Ezt kétféle módon lehet elérni. (i) Helyezzük az anyajuhokat hosszúnappallos körülmények közé, majd váltsunk rövid nappalokra. A hosszú és rövid nappalok változtatása feltételezhetően a tenyészidőszak beindulását fogja eredményezni. Ha a tenyészidőszakon kívüli időszak az év leghosszabb napja (június 21.) köré esik, a váltakozó fényperiódusok hossza 8-12 hét között mutatkozik leghatékonyabbnak. A világos és sötét periódusokban alkalmazott világítás között markáns különbségnek kell lenni. A világos szakaszban legalább 100 lux, a sötét szakaszban ugyanakkor legfeljebb 10 lux fényerőt kell biztosítani. Ilyen körülmények létrehozása a jelenlegi gyakorlati körülmények között nagyon nehéz. Ebből kifolyólag a természetes szaporodási időszakon kívüli alkalmazott (ii) melatonin kiegészítés ugyanazt a biológiai reakciót váltja ki a szaporodásban, mint a hosszú és rövid nappalok alternáló változása (Thimonier, 1981). A melatonin adagolását, a hatékony szaporodási folyamatok fenntartása (bárányszám növelése) érdekében, a fejlett juhtenyésztéssel rendelkező országokban (Ausztrália és Új-Zéland) kiterjedten alkalmazzák.

IRODALOMJEGYZÉK

- Bentley, G.E. (2001): Unravelling the enigma: The role of melatonin in seasonal process in birds. *Micros. Res. Tech.*, 53. 63-71.
- Berglund, L.A. – Shartp, D.C. – Grubaugh, W. (1981): Effects of constant darkness on melatonin rhythms in pony mares. *Biol. Reprod. (Suppl. 1.)*, 24. 71.
- Brunet, A.G. – Malpoux, B. – Daveau, A. – Taragnat, C. – Chemineau, P. (2002): Genetic variability in melatonin secretion originates in the number of pinealocytes in sheep. *J. Endocrinol.*, 172. 397-404.
- Burkhardt, J. (1947): Transition from anoestrous in the mare and the effects of artificial lighting. *J. Agric. Sci.*, 37. 64-68.
- Chemineau, P. – Malpoux, B. – Delgadillo, J.A. – Guérin, Y. – Ravault, J.P. Thimonier J. – Pelletier J. (1992): Control of sheep and goat reproduction: use light and melatonin. *Anim. Reprod. Sci.*, 30. 157-184.
- de Revis, M.M. – Ravault, J.P. – Tillet, Y. – Pelleiter, J. (1989): Melatonin binding sites in sheep pars tuberalis. *Neurosci. Lett.*, 100. 89-93.
- Forcada, F. – Abecia, J.A. – Casao, A. – Cabrian-Perez, J.A. – Muino-Blanco, T. – Palacín, I. (2007): *Theriogenology*, 67. 855-862.
- Gauer, F. – Masson-Pevet, M. – Saboureau, M. – Georger, D. – Pevet P. (1993): Differential seasonal regulation of melatonin receptor density in pars tuberalis and the suprachiasmatic nuclei: a study with the hedgehog. *Neuroendocrinol.*, 5. 685-690.
- Hattar, S. – Liao, H.W. – Takao, M. – Berson, D.M. – Yau, K.W. (2002): Melanopsin-containing retinal ganglion cells: architecture, projections, and intrinsic photosensitivity. *Science*, 557. 955-957.
- Huszenicza Gy. – Szollár I. – Kulcsár Margit – Haraszti J. – Kézi Gy. – Soós I. – Antal T. – Juhász – Cs. MÁL., 44. 211-216.
- Malpoux, B. – Daveau, A. – Maurice, F. – Locatelli, A. – Zhiéry, J.C. (1994): Evidence that melatonin binding sites in the pars tuberalis do not mediate the photoperiodic actions of melatonin on LH and prolactin secretion in ewes. *J. Reprod. Fert.*, 101. 652-632.

- Malpaux, B. – Skinner, D.C. – Maurice, F. (1995): The ovine pars tuberalis does not appear to be targeted by melatonin to modulate LH secretion, but may be important for prolactin release. *J. Neuroendocrinol.*, 7. 199-206.
- Malpaux, B. – Thyéry, J.C. – Chemineau, P. (1999): Melatonin and the seasonal control of reproduction. *Reprod. Nutr. Dev.*, 39. 355-366.
- Malpaux, B. – Wayne, N.L. – Karsch, F. (1988): Termination of the breeding season in Suffolk ewes: Involvement of an endogenous rhythm of reproduction. *Biol. Reprod.*, 39. 254-263.
- Murphy, B.A. – Lear, T.L. – Adelson, D.L. – Fitzgerald, B.P. (2007): Chromosomal assignment and sequences for the equine core circadian genes. *Anim. Genet.*, 38. 54-85.
- Naiak, S.K. – Jegla, T. – Panda, S. (2007): Role of a novel photopigment, melanopsin, in behavioral adaptation to light. *Cell Mol. Life Sci.*, 64. 144-155.
- Palmer, E. – Driancourt, M.A. – Ortavant, R. (1982): Photoperiodic stimulation of the mare during winter anoestrus. *J. Reprod. Fertil.*, (Suppl 1.), 32. 275-282.
- Redondo, E. – Redondo, S. – Masot, J. – Gázquez, A. – Franco, A. (2003): Postnatal development of female sheep pineal gland under natural inhibitory photoperiods: an immunocytochemical and physiological (melatonin concentration) study. *Histol. Histopathol.*, 18. 7-17.
- Rollag, M.D. – Niswender, G.D. (1976): Radioimmunoassay of serum concentrations of melatonin in sheep exposed to different lighting regimens. *Endocrinology*, 98. 482-509.
- Rutten, A. – Hewing, M. – Wittkowski, W. (1988): Seasonal ultrastructural changes of the hypophyseal pars tuberalis in the hedgehog. *Acta Anat. (Basel)*, 133. 217-223.
- Scheer, F.A.J.L. – Zeitzer, J.M. – Ayas, N.T. – Brown, R. – Czeisler, C.A. – Shea, S.A. (2006): Reduced sleep efficiency in cervical spinal cord injury: association with abolished night time melatonin secretion. *Spinal Cord*, 44. 78-81.
- Senger, P.L. (2003): Pathways to pregnancy and parturition. 2nd Edition, Chapter 7: Reproductive cyclicity - Terminology and basic concepts, 144-163. Current Conceptions, Inc., Washington State University Research and Technology Park, Pullman, W. USA
- Sharp, D.C. – Seamans, K.W. (1980): Effect of time of day on photostimulation of the breeding season in mares. In: *Proc. of the 72nd Ann. Meeting Amer. Soc. Anim. Sci.*
- Sharp, D.C. (2011): Melatonin, in: *Equine reproduction (second edition)*, eds. McKinnon A.O. – Squires E.L. – Vaalan W.E. – Varner D.D., Wiley – Blackwell, Ames Iowa, Vol. 2. 1671-1678.
- Sharp, P.J. (2006): Photoperiodic regulation of seasonal breeding in birds. *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1040. 189-199.
- Straus, S.S. – Chem, C.L. – Karla, S.P. – Sharp, D.C. (1978): Determination of hypothalamic GnRH in ovariectomized mares following melatonin implants. Annual meeting of the Federation of American Societies for experimental biology, Atlantic City, NJ. USA
- Thimonier, T. (1981): Control of seasonal reproduction in sheep and goats by light and hormones. *J. Reprod. Fertil. (Suppl.)*, 30. 33-45.
- Ungerfeld, R. – Bielli, A. (2015): Seasonal and social factors affecting reproduction. <http://www.eolss.net/Eolss-samplAllChapter.aspx>
- Vanecek, J. – Pavlík, A. – Illnerova, H. (1987): Hypothalamic melatonin receptor sites revealed by autoradiography. *Brain Res.*, 435. 359-362.

Érkezett: 2015. október

Szerzők címe: Márton A. – Pál L. – Bartos Á. – Husveth F.
 Pannon Egyetem Georgikon Kar, Állattudományi és Állattenyésztéstani Tanszék
 Author's address: University of Pannonia, Georgikon Faculty, Department of Animal
 Sciences and Animal Husbandry
 H-8360 Keszthely, Deák Ferenc u. 16.
 husveth@georgikon.hu