

ÉHEZÉS HATÁSÁRA BEKÖVETKEZŐ ÉLETTANI FOLYAMATOK HALAKBAN (Irodalmi áttekintés)

VARJU MILÁN- MÉZES MIKLÓS

ÖSSZEFOGLALÁS

A természetben minden élőlény szembesülhet a limitált táplálék ellátottsággal, amely egy adott populációban akár az egyedek egy részének elhullásához is vezethet. Minden állatnak szüksége van ugyanis folyamatos táplálóanyag ellátásra a szervezet dinamikus egyensúlyának fenntartásához, azaz a túléléshez és a reprodukcióhoz. Éhezés hatására viszont ez az egyensúly megbomlik. A takarmánnyal felvett energia mellett az egyes táplálóanyagok mennyisége is lényeges, mert a szervezet az esszenciális aminosavakat és zsírsavakat, továbbá a vitaminok jelentős részét és az ásványi anyagokat sem képes előállítani. Az éhező szervezet pedig táplálék hiányában mindezekből hiányt szenved. Jelen irodalmi áttekintésben összefoglaljuk azokat az élettani folyamatokat, melyek táplálék hiányában a halak szervezetében végbe mennek.

SUMMARY

Varju, M. – Mézes, M.: STARVATION INDUCED PHYSIOLOGICAL CHANGES IN FISHES – A REVIEW

All animals face the possibility of limitations in feed resources that could ultimately lead to starvation induced mortality. Animals have requirement of nutrient and energy intake to survive and reproduction, besides to maintain the dynamic equilibrium of the physiological processes, but starvation causes the split of this balance. Besides energy, the amount of nutrients is also important, because animals unable to synthesise essential amino- and fatty acids, most of the vitamins or even minerals. Animals in starvation suffers from the deficiency all of these components. This review attempts to summarize all those physiological processes which are happened in the body of fishes in a period of withdraw from feed.

BEVEZETÉS

A legtöbb nem-ragadozó halfaj a téli hónapok, illetve az ívási időszak alatt, csökkenti, sőt akár teljesen be is szünteti, táplálékfelvételét, a vándorló halfajok pedig az ívóhelyre történő útjuk során nem táplálkoznak, amelynek hatására csökken az alapanyagcsere intenzitása, azaz a szervezet energia felhasználásának mértéke. A táplálékfelvétel neuroendokrin kontroll alatt áll (*Burkhardt-Holm és Holmgren, 1989*), amelyet - más tényezők mellett - a táplálékkal felvett tápanyagok is befolyásolnak. Így például az aminosavak, vagy a glükóz nagy mennyisége, továbbá a test nagy zsírtartalma egyaránt csökkentik a táplálékfelvételt (*Volkoff, 2011*).

Az időszakos táplálékmegvonásnak azonban kedvező hatásai is lehetnek a termelésre, mivel ezzel a módszerrel kihasználhatók az ún. „kompenzációs” növekedésből származó előnyök (*Shepherd és Bromage, 1992*). Emiatt rövidebb-hosszabb idejű részleges vagy teljes takarmánymegvonást még intenzív rendszerekben is alkalmaznak (*Eroldogan és mtsai, 2006*). *Small és mtsai, (2002)* csíkos sügéreken (*Morone saxatilis*) 4 hetes éhezést követően 33%-kal nagyobb növekedési hormon (GH) szintet mértek a hipofízisben folyamatosan etetett halakhoz képest, amely élettani magyarázatát adhatja a kompenzációs növekedésnek. *Paul és mtsai, (1995)* pedig alaszakai sárgaúszójú nyelvhalaknál (*Pleuronectes asper*) tapasztaltak 2 hetes takarmánymegvonás után nagyobb specifikus növekedési erélyt (SGR) a folyamatosan táplált kontroll csoporthoz viszonyítva.

A halgazdálkodás gyakorlatában általánosan elterjedt, hogy a nevelés utolsó fázisában, a béltraktus kiürülése és a test zsírtartalmának csökkentése érdekében, néhány hétig koplaltatják az értékesítésre szánt halakat (*McCue, 2010*). A táplálékmegvonás, azaz az időszakos táplálóanyag hiány ugyanakkor, kedvezőtlen hatást gyakorol a halak immunrendszerére, azaz ilyen időszakban fokozottan érzékenyekké válnak a betegségekkel szemben (*Kiron, 2012*).

ÉHEZÉS HATÁSA AZ ENERGIAFORGALOMRA

Az élőlények folyamatos táplálkozással biztosítják a túléléshez, illetve a reprodukcióhoz szükséges energiamennyiséget. Egyes rákfajok (pl. *Artemia salina*) pete állapotban ugyanakkor képesek akár évekig is túlélni táplálkozás nélkül. Ennek révén képesek szervezetük dinamikus egyensúlyát fenntartani, azaz az energiabevitel egyensúlyban van a szervezet aktuális energiaigényével. Éhezés hatására azonban ez az egyensúly természetesen megbomlik (*Kleiber, 1975*).

Az energiaegyensúly megbomlása számos változást idéz elő a szervezetben, amelynek leggyakrabban dokumentált jele a testsúly csökkenése. Egyes halfajok között jelentős különbség van a testsúlycsökkenés mértékében (*1. táblázat*), amely függ a kiindulási testsúlytól, a testhőmérséklettől, valamint az evolúció során kialakult adaptációs mechanizmusoktól. A testsúly csökkenésének hatására a halak kondíciófaktora, illetve egyéb számított testarányai, így például a visceroszomatikus index (VSI), vagy a hepato-szomatikus index (HSI) értéke is változik (*Hung és mtsai, 1997*).

A gerincesek között jelentős különbség van az éhezés toleranciájában. Így például néhány kistestű madár és emlős faj csak mindössze egy napig képes elviselni az éhezést, számos kigyó- és békafaj viszont akár két éves koplalást is túlél. Az éhezési tolerancia „rekordot”, 1594 nap nem-hibernált állapotban, az európai

1. táblázat

Egyes halfajok testtömeg veszteségének mértéke éhezés hatására
(McCue, 2010 nyomán)

Halfaj (1)	Idő (nap) (2) Hőfok (3)	Testsúly veszteség (%) (4)	Napi veszteség (% /nap) (5)	Forrás (6)
Csikos fűrészes sügér (7)	30	17	0,6	<i>Small és mtsai, (2002)</i>
Ponty (8)	56	24	0,4	<i>Blasco és mtsai, (1992)</i>
Atlanti tőkehal (9)	30	14	0,5	<i>Kamra (1966)</i>
Kínai harcsa (10)	28	14	0,5	<i>Fu és mtsai, (2011)</i>
Pontyfélék (11)	28	13	0,5	<i>Wieser és mtsai, (1992)</i>
Európai angolna (12)	90 (12C°)	37	0,4	<i>Inui és Oshima (1966)</i>
Európai angolna (13)	90 (28C°)	19	0,2	<i>Inui és Oshima (1966)</i>
Aranyhal (14)	12	5	0,4	<i>Stimpson (1965)</i>
Hering (15)	129	37	0,3	<i>Wilkins (1967)</i>
Afrikai tüdőshal (16)	180	11	0,1	<i>Janssens (1964)</i>
Csapósügér (17)	13 (15C°)	12	0,9	<i>Mehner és Wieser (1994)</i>
Csapósügér (18)	13 (20C°)	14	1,1	<i>Mehner és Wieser (1994)</i>
Csuka (19)	120 (6C°)	5	0,0	<i>Kristoffersson és Broberg (1971)</i>
Csuka (20)	120 (16C°)	10	0,1	<i>Kristoffersson és Broberg (1971)</i>
Rózsaszínű durbincs (21)	28	12	0,4	<i>Rueda és mtsai, (1998)</i>
Kóreai sziklahal (22)	31	8	0,2	<i>Yi és Chang (1994)</i>
Lazac (23)	42	2	0,1	<i>Soengas és mtsai, (1996)</i>
Farkassügér (24)	60	20	0,3	<i>Stirling (1976)</i>
Foltos kígyófejűhal (25)	142	32	0,2	<i>Woo és Cheung (1980)</i>
Tavi tok (26)	60	20	0,3	<i>Gillis és Ballantyne (1996)</i>
Nílusi tilápia (♀) (27)	45	16	0,3	<i>De Silva és mtsai, (1997)</i>
Szivárványos pisztráng (28)	120	23	0,2	<i>Pottinger és mtsai, (2003)</i>
Walleye	42	25	0,6	<i>Czesny és mtsai, (2003)</i>

Table 1. Effect of starvation on body weight loss of different fish species

species (1); period (day) (2); temperature (3); body weight loss (%) (4); daily weight loss (%/day) (5); reference (6); striped bass (7); carp (8); cod (9); chinese catfish (10); Cyprinid spp. (11); eel (12); eel (13); goldfish (14); herring (15); African lungfish (16); European perch (17); European perch (18); pike (19); pike (20); porgy (21); Korean rockfish (22); salmon (23); sea bass (24); snakehead (25); lake sturgeon (26); nile tilapia (27); rainbow trout (29)

angolna (*Anguilla anguilla*) tartja (Boëtius és Boëtius, 1985). Az éhezés toleranciája függ a testhőmérséklettől, azaz poikiloterm élőlényeknél a környezet, halak esetében a víz hőmérsékletétől. Az ún. hidegvérű fajok lassabb súlycsökkenéssel hosszabb idejű éhezést képesek elviselni, mint a melegvérűek. Számos halfajról leírták, hogy képesek akár több mint 100 napos éhezést is túlélni (McCue, 2010).

Éhezés során az energia felvétel csökkenésére először a tápcsatorna szöveteiben következik be kimutatható mértékű csökkenés (Ostaszewska és mtsai, 2006). Ezt követően a májban és a zsírszövetben megy végbe lassabb, de jelentős mértékű súlycsökkenés (Cook és mtsai, 2000). A zsigerek súlyának csökkenése főképp a zsírtartalom csökkenéséből ered, míg a vázizomzat súlyának csökkenése fehérje tartalmának csökkenésére vezethető vissza, az izomzat ugyanis fehérjetartalékként szolgál az éhezés alatt. Egyes létfontosságú szervek, így például a szív, a vese, az agy, illetve a szaporítószervek súlya általában nem változik, emiatt a teljes testsúlyhoz viszonyított arányuk nő. Ez a jelenség arra utal, hogy a szervezet védi ezeket a szerveket az energiahányos állapot hatására bekövetkező katabolikus folyamatoktól, azokban az csak lassabban, és főképp később következik be (McCue, 2010).

Éhezés során csökken az ATP szintézis intenzitása is, ami arra utal, hogy a szervezet sejtszintű és molekuláris adaptációval egyaránt igyekszik energiafelhasználását csökkenteni. Az éhezés hatással van a halak viselkedésére is, amellyel a szervezet energiafelhasználása szintén csökkenthető. Megfigyelték, hogy

1. ábra A vérplazma glükóz és keton test koncentrációjának változása éhezés hatására (McCue, 2010 nyomán)

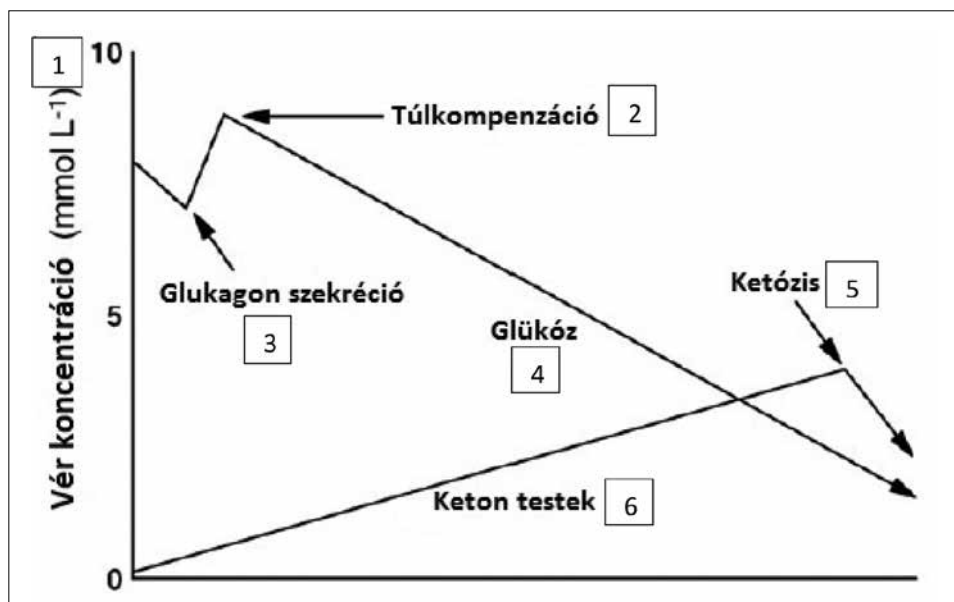


Figure 1. Changes of the blood plasma concentration of glucose and ketone bodies during starvation blood concentration (1); over-compensation (2); glucagon release (3); glucose (4); ketosis (5); ketone bodies (6)

a legtöbb éhező állat mérsékelt, lassabb helyváltoztatást és mozgási intenzitást mutat (Hogendoorn, 1983).

Bodorkánál azt is megfigyelték (van Dijk és mtsai, 2002), hogy ilyenkor ösztönösen hidegebb mikrokörnyezetet választ. Ennek hatására ugyanis csökken a testhőmérséklet, így a szervezet energiaigénye is. Ez viszont olyan 'kompromisszum-helyzetet' idéz elő, amelyben az egyed, bár hosszabb ideig képes tolerálni a táplálékhiányos állapotot, de ennek kedvezőtlen hatása lesz a fejlődésre, a ragadozók elkerülésének képességére, valamint az immunrendszere egyaránt (McCue, 2010).

Az éhezést, valamint a szervezet energiateljesítményét egyaránt jelezheti a légzési hányados (RQ) és a légzési gázcsere arányszámának (RER) változása is. Az afrikai rövidfarkú angolnánál (*Synbranchus marmoratus*) megfigyelték - bár ez a faj az atmoszferikus levegőből is képes hasznosítani az oxigént - hogy a vizes közeg eltűnésével az iszapba ágyazódva várja a következő esős évszakot. Ebben az időszakban táplálékot nem fogyaszt, oxigénfelvétele viszont az átlagos érték $\frac{1}{4}$ -ére csökken (Eduardo és mtsai, 1979). Az élettani tulajdonságaiban hasonló ausztrál 'szalamandrahál' (*Lepidogalaxias salamandroides*) oxigénfogyasztására viszont az éhezés nem volt hatással (Pusey, 1986). Trópusi farkaslazacokban (*Hoplias malabaricus*) az átlagosnál 36,4 %-kal alacsonyabb oxigén felvételt mértek 240 napos - extrém hosszúságú - éheztetés után (Rios és mtsai, 2002). Egyes kutatók szerint a hosszan tartó éhezés során a csökkent oxigénfelvétel oka, hogy a táplálékhiányos környezetnek általában velejárója a víz alacsony oldott oxigéntartalma. Egyes fajok jobban, míg mások kevésbé adaptálódtak ezekhez a környezeti tényezőkhöz, így csökkent anyagcseréjük mellett alacsonyabb légzési igényeik is vannak (McCue, 2010).

ÉHEZÉS HATÁSA A SZÉNHYDRÁT ANYAGFORGALOMRA

Táplálkozás hiányában a vérben keringő glükóz mennyisége, elsősorban annak csökkenése, az egyik legtöbbet vizsgált paraméter. A hipoglikémiára a szervezet a glukagon elválasztás növelésével reagál (1. ábra), ami fokozza a májban a glikogenezist és a glükoneogenezist (Husvéth, 2000). Ennek hatására nő továbbá a májsejtek membránjának aminosav-permeabilitása, és az aminosavak glükózzá történő transzformációja, annak érdekében, hogy a szervezet visszaállítsa éhezés előtti glükóz szintjét.

A folyamat hatékonyságát jelzi, hogy a vérplazma glükóz szintje tavi tokban (*Acipenser fulvescens*) még 60 napos éhezés során is közel azonos szinten maradt (Gillis és Ballantyne, 1996). Figyelemreméltó továbbá, hogy néhány halfajban, így például aranyhalban (*Carassius auratus*); foltos kígyófejű halban (*Ophiocephalus maculatus*); Brycon-pontylazacban (*Brycon cephalus*) vagy az északi durbincsbán (*Pagellus bogaraveo*) az éhezés hatására bekövetkező hipoglikémiára a szervezet „túlkompenzációval” reagál, azaz a vér glükóz szintjét az éhezés előtti állapotot meghaladó szintre emeli (Chavin és Young, 1970; Sakamoto és Yone, 1978; Woo és Cheung, 1980; Figueiredo-Garutti és mtsai, 2002). A szénhidrátok, ezen belül a glükóz, energetikai szempontból halaknál egyébként kisebb jelentőségű, mint más gerincesekben, mert a glükóz oxidációjának mértéke általában kisebb. Ezt a tényt feltétlenül figyelembe kell venni az éhezés során bekövetkező folyamatok

tárgyalása során, mivel arra utal, hogy a hiányzó energiát a halak nem elsősorban a glikogén lebontásából és a glükóz oxidációjából nyerik (Krogdahl és Sundby, 2010).

Ennek ellenére az is ismert, hogy néhány halfaj, így például a foltos afrikai tüdőshal (*Protopterus dolloi*) kivételével a legtöbb halfaj képes csökkenteni, sőt akár teljes mértékben felhasználni az izom és a máj glikogéntartalékait (Frick és mtsai, 2008a,b). Az egyes halfajok között különbségek vannak az éhezés előrehaladtával a tartalékok visszaépítésének képességében is, mivel néhány csak részben, míg mások, glükoneogenezis útján, akár teljes mértékben képesek visszaépíteni az izom és a máj glikogén tartalékait (McCue, 2010). A szervezet az éhezésre, mint stresszhatásra reagálva ugyanakkor katekolaminokat (adrenalin, noradrenalin) szabadít fel, amelyek a szimpatoadrenális rendszeren keresztül serkentik a glikogenolízist, majd az ACTH hatására megindul a kortizol szintézise és elválasztása, amely szintén fokozza a szervezet glükogenetikus aminosavainak és lipidjeinek glükózzá történő alakítását (Janssens és Waterman, 1988).

Az állati szervezet szénhidrát anyagcseréjét alapvetően befolyásoló két hormont, az inzulint és a glukagont, a pancreas folyamatosan termeli, ezért az éhezés hatásának vizsgálata során ennek a két hormonnak csak egyidejű vizsgálata jelzőértékű. Hosszabb idejű éhezéskor, amikor a fehérjék, pontosabban a glükogenetikus aminosavak lesznek az elsődleges metabolikus energiaforrások, illetve amikor az éhezés során a szervezet igyekszik glikogéntartalékait folyamatosan visszatermelni, az inzulin és a glukagon elválasztás egyaránt megnövekedhet. Ezekben az esetekben a glükoneogenezist a glukagon stimulálja, míg az inzulin az ily módon képződött glükózból történő glükogenezist. A glükózfelhasználás és a glükoneogenezis mértékét kizárólag a vér glükózsztídjének mérésével nem lehet meghatározni, egyes enzimek aktivitásának monitorozása viszont pontos becslést tesz lehetővé. Halakban a glikolitikus enzimek közül a hexokináz, a glükokináz és a foszfofruktokináz (Moon, 1983; Mendez és Wieser, 1993, Soengas és mtsai, 1996,1998), a glükoneogenetikus enzimek közül pedig a glükóz-6-foszforiláz, a fruktóz-1,6-biszfoszfátáz, a foszfoenolpurivát karboxikináz, a glicerol-3-foszfát dehidrogenáz, továbbá egyes transzaminázok aktivitásának változása lehet jelzőértékű (Moon, 1983; Foster és Moon, 1991; Segner és mtsai, 1997). Éhezés során a glikolitikus enzimek aktivitásának csökkenését és a glükogenetikus enzimek aktivitásának egyidejű növekedését számos halfajban leírták, a különbségek mértékében azonban jelentős fajok közötti eltérések mutatkoztak (McCue, 2010).

ÉHEZÉS HATÁSA A LIPID ANYAGFORGALOMRA

A szervezet energiaforrásai közül a lipidek, trigliceridek formájában, a hasüregben és a bőr alatti szövetekben, továbbá az izomban lévő zsírszövetben tárolódnak.

Éhezés során a különböző halfajok a zsírokat, szabad zsírsavak formájában, eltérő zsírdépókból mobilizálják. Vizában (*Huso huso*), fehér tokban (*Acipenser transmontanus*), és rózsaszínű durbincsbán (*Pagrus pagrus*) főképp a hasúri zsír mennyisége csökkent (Falahatkar, 2012; Caruso és mtsai, 2012; Hung és mtsai, 1997). Az atlanti lazac (*Salmo salar*) viszont főképp az izom zsírtartalmát mobilizálja (Einen és Thomassen, 1998; Einen és mtsai, 1998). Az európai angolna (*Anguilla anguilla*), vándorlási és ivaréresi sajátosságai miatt, hasúri zsírtartalékait szinte

teljes mértékben feléli. Ez egyfelől fedezi a spermiogenezis, illetve az oogenezis energiaigényét, másfelől a hasúri zsír mozgósítása után annak a hátizomban való felhalmozódását idézi elő, amely összefüggést mutat az angolna vándorlása során szükséges energiaigényével (Müller és mtsai, 2004b, 2012). Emiatt az angolna húsában az éhezés alatt akár kétszeresére is nő a lipid tartalom (Moon, 1983). Ikrásoknál, a spermánál jóval energiaigényesebb ikra érésének hatására, viszont már a hátizomban lévő zsírraktárakban is jelentős csökkenést lehetett kimutatni (Müller és mtsai, 2004a).

Jelentős különbségek mutatkoznak egyes halfajok között az éhezés hatására a szervezet zsírtartalomban bekövetkező mennyiségi változásokban is. A legtöbb halfaj képes elviselni a test teljes zsírtartalmának akár 20-70 %-os csökkenését is (Satoh és mtsai, 1984; Shoemaker és mtsai, 2003; Simpkins és Hubert, 2003). Az izomzat zsírtartalmában bekövetkezett változások azonban fajonként jelentős eltérést mutatnak. Jundiában (*Rhamdia hilarii*) és koreai-sziklahalban (*Sebastes schlegelii*) 50%-os intramuszkuláris zsírtartalom csökkenést is mértek (Machado és mtsai, 1988; Yi és Chang, 1994).

Éhezés során, a hormon-szenzitív lipáz hatására fokozódik a glicerinnel és a nem-észterifikált zsírsavaknak (NEFA) a triglicerid raktárakból történő mozgósítása, majd a NEFA, a máj és részben az izom mitokondriumokban, β -oxidációval energiatermelésre használandó fel (Clarenburg, 1992).

A vérben keringő lipid-metabolitok (trigliceridek, glicerinnel, zsírsavak és lipoproteinek) mérését gyakran használják annak megállapítására, hogy mely lipidek mobilizálódnak az éhezés ideje alatt. A vérplazmában mérhető lipid metabolitok mennyisége azonban jelentős mértékben változik az éhezés során, annak értéke azonban önmagában nem ad információt arról, hogy ezt a változást azok mobilizációja, vagy éppen oxidációja idézte-e elő. A vérben lévő trigliceridek megnövekedett szintjét például éppúgy előidézhetheti a fokozott lipid mobilizáció, mint a fokozott katabolizmus. A triglicerid szint szintén eltérő lehet éhező állatoknál (csökkenés vagy növekedés), míg a glicerinnel és a szabad zsírsavak (NEFA) szintje sokkal kiszámíthatóbb eltérést mutat éhezés során. A vér növekvő glicerinnel szintjét számos halfajnál leírták, mint az éhezés egyik paraméterét. A glicerinnel ugyanis fontos glükogénmetabolikus perkurzor, így mennyiségének változása a glükogenezis mértékére is utal. Számos halfajnál (európai angolna, vörös durbincs, brycon-pontylazac, szivárványos pisztráng) bizonyították, hogy éhezés során a vérplazma NEFA koncentrációja először nő, később mérsékelten csökken, majd hosszú idejű éhezés során ismét növekszik, amely változások feltehetően összefüggésben vannak a zsírtalomban aktuális méretével (Larsson és Lewander, 1973; Woo és Murat, 1981; Figueiredo-Garutti és mtsai, 2002; Leatherland és Nuti, 1981).

A zsírok mobilizációja során megváltozik a zsírtalomban zsírsav összetétele is. Ponty (*Cyprinus carpio*) hosszan tartó éhezése során (pl. a téli időszakban) első sorban telített zsírsavakat mobilizálja (Zajic és mtsai, 2012). Csengeri (1996) viszont azt figyelte meg, hogy éhezés során a ponty főképp az egyszerűen telítetlen zsírsavakat, így az olajsavat használja fel energiatermelésre, miközben a többszörösen telítetlen zsírsavak mennyisége nem változott. Lazacban is először a telített zsírsavak aránya csökkent, míg az egyszerűen (MUFA) és többszörösen (PUFA) telítetlen zsírsavak részaránya nőtt (Einen és mtsai, 1998). Éhező hibrid

tilápia (*Oreochromis mossambicus* x *O. niloticus*) májában is nőtt a PUFA részaránya (De Silva és mtsai, 1997).

A zsírsavak oxidációja során, amennyiben az β -oxidációval zajlik, a keletkező acetát acetil-koenzim-A-vá alakul, amely a citrátkörben energiatermelésre fordítódik. A májban (és részben a vesékben) zajló folyamat során viszont, megfelelő szubsztrát (oxálecetsav) hiányában, az acetil-KoA nem képes bekapcsolódni a citrátkörbe. Ez glükózhányos állapotokban következhet be és ennek során a szabad, kémiaiilag reaktív acetil-KoA molekulák egymással reagálnak és acetoacetil-KoA-vá alakulnak, amelyből további metabolikus lépések során ketontestek, így acetecetsav, aceton vagy D- β -hidroxi-vajsav keletkeznek (Wunderlich és Szarka, 2014).

Hosszú idejű éhezés során a glikogén raktárak kimerülése miatt a vérben keringő glükóz mennyisége kritikus érték alá csökken, emiatt a ketontestek válnak a szervezet fő energia forrásává. Ez elsősorban azoknál a szöveteknél fontos, amelyek nem képesek a zsírsavakat közvetlenül felhasználni, így például az idegszövet (a zsírsavak nagy része nem jut át a vér-agy gáton), vagy a szívizomzat. A ketolízis fontosságáról az éhezés alatt bekövetkező folyamatokban megoszlanak ugyan a vélemények, de azt halaknál kevésbé tartják jelentősnek. Black és Love (1986) szerint például atlanti tőkehalnál (*Gadus morhua*) a ketontesteknek nincs jelentősége az éhezés során bekövetkező energiahány pótlásában. Zammit és Newsholme (1979) szerint viszont a valódi csontoshalaknál (*Teleostei*) kevésbé, míg a porcoshalaknál, így például a cápáknál és rájáknál, éhezés során a ketontestek az izomzat fő tápanyagforrásai. Ezt a megállapítást De Roos (1994) is alátámasztotta, mivel éheztetett tuskécápák (*Squalus acanthias*) vérében megfelelő tápláltsági állapot esetében a D- β -hidroxi-vajsav és az acetecetsav aránya 4:1 volt, az éhezés előrehaladtával viszont mindkét ketontest szintje nőtt, de az arány nem változott. Singer és mtsai, (1990) a tavi tok (*Acipenser fulvescens*) egyes szöveteiben mért jelentős β -hidroxi-vajsav dehidrogenáz, azaz ketolízisre utaló, aktivitást.

A ketontestek hatását leírták továbbá atlanti lazacban (*Salmo salar*), valamint a D- β -hidroxi-vajsav mérsékelt emelkedését szívárványos pizstrángban (*Oncorhynchus mykiss*) (Soengas és mtsai, 1996, 1998) is. Éhező pontyokban (*Cyprinus carpio*), bár a vérplazmában és a májban is kimutattak acetecetsavat, annak koncentrációja az éhezés során nem változott. (Segner és mtsai, 1997). Afrikai tüdőshalban (*Protopterus dolloi*) pedig azt találták, hogy bár képes hasznosítani a D- β -hidroxi-vajsavat, de éhezéskor annak mennyisége nem változott (Frick és mtsai, 2008b). Rózsás tengeri durbincsbán (*Chrysophrys major*) ugyanakkor a vérplazma csökkenő szabad zsírsav és egyidejűleg csökkenő D- β -hidroxi-vajsav szintjét mérték, miközben a glükóz és laktát szint nem változott (Woo és Murat, 1981).

ÉHEZÉS HATÁSA A FEHÉRJE ANYAGFORGALOMRA

Számos kutató vizsgálta éhezés során a fehérjéknek, mint a szervezet potenciális energiaforrásainak lebontását, továbbá azt az élettani folyamatot, amelynek hatására a szervezet zsírlebontásból átvált a fehérjék bontására. Azt figyelték meg, hogy ez csak akkor következik be, ha a test teljes zsírtartalma egy kritikus érték alá csökken. Farkaslazacokban (*Hoplias malabaricus*) például azt találták,

hogy hosszú távú éhezés során csak az egyéb energiaraktárak teljes kimerülése után kezdett a halak szervezete izomfehérjét is mobilizálni (Rios és mtsai, 2002). A fehérje mobilizáció vándorló halak esetében viszont jelentős mértékű lehet, így például a lazacok teljes izomfehérje mennyiségük akár felét is elveszíthetik, amennyiben az út hossza meghaladja az 1000 km-t (Volkoff, 2011).

Folyamatos táplálkozás mellett az állati szervezetben neutrális fehérjeegyensúly áll fenn, azaz a fehérjeszintézis és -lebontás/felhasználás közel azonos mértékű. A különböző fehérjék szintézisének és lebontásának mértéke azonban eltérő, mivel az részben függ a szervezetben betöltött funkciójuktól. Hosszútávú éhezés során viszont ez az egyensúly felborul, mert ilyenkor a szervezet több fehérjét bont le, mint amennyit egyidejűleg szintetizálni képes. A fehérje lebontási folyamatok hatására megváltozik a vérben keringő fehérje metabolitok mennyisége, a szövetekben mérhető enzimek aktivitása, továbbá a szövetek fehérjetartalma és a nitrogén kiválasztás mértéke is (Shimeno és mtsai, 1990; Foster és Moon, 1991). A vérplazma összes fehérje és szabad aminosav szintjének mérését régóta használják annak megállapítására, hogy mely fehérjék, és milyen mértékben mobilizálódnak éhezés hatására. Ezek az értékek azonban - akárcsak a zsírmolekulák esetében - nem adnak információt arról, hogy az adott fehérjemolekula mobilizációja, vagy oxidációja zajlik-e (McCue, 2010).

Halakban a vérplazma összes fehérje és szabad aminosav tartalma éhezés alatt általában csökken. Shimeno és mtsai, (1990) pontyban (*Cyprinus carpio*), Woo és Murat (1981) rózsás tengeri durbincsban (*Chrysophrys major*), Shoemaker és mtsai, (2003) pedig csatornaharcsában (*Ictalurus punctatus*) mutattak ki éhezés hatására jelentős mértékű csökkenést.

A fehérjék lebomlása során felszabaduló aminosavak közül az ún. glükogenetikus aminosavak alkalmas szubsztrátok a glükoneogenezishez. A test fehérjéinek (vázizomzat) legnagyobb hányadát alkotó fehérjék döntően alanin és a glutamin aminosavakból állnak, emiatt ennek a két aminosavnak a mennyiségi mérése alkalmasnak tűnik az éhezés alatt bekövetkező fehérje lebontási folyamatok monitorozásához (Felig és Pozefsky, 1970; Ruderman és Berger, 1974).

A halak nitrogén anyagcseréjének végterméke elsősorban az ammónia, de emellett karbamid is keletkezik. Éhezés során a vér karbamid-nitrogén (BUN) szintjének mérése tehát szintén alkalmas lehet a fehérje bomlás mérésére, amint azt Kristoffersson és Broberg (1971) éheztetett csukában (*Esox lucius*) kimutatták. Az egyes halfajok között azonban jelentős eltérések vannak a BUN értékében, akárcsak nem éheztetett állatok vérenek ammónia és karbamid tartalmában (McCue, 2010).

Annak ellenére, hogy jól ismert miszerint az állati szervezet először a szénhidrátokat bontja, ezt követően a zsírokat, és csak végül a fehérjéket, a nitrogén kiválasztás mértéke az éhezés előrehaladtával, fajonként eltérő mértékben ugyan, de folyamatosan nő (Pusey, 1986). Ugyanakkor például Inui és Oshima (1966) angolnában szignifikáns mértékű csökkenést mértek éhezés hatására. Az eltérések oka az lehet, hogy a fehérjék és aminosavak éhezés alatti dinamikájának vizsgálatára nem a nitrogén tartalmú anyagok mennyiségének mérése, hanem inkább a komponens-specifikus stabil izotóp-analízis (CSIA) vizsgálat alkalmas, amint azt Martinez del Rio és mtsai, (2009) kimutatták.

ÉHEZÉS HATÁSA A NUKLEOTID ANYAGFORGALOMRA

A DNS és RNS szintek jelzőértékűek lehetnek az éhező szervezet szöveteiben bekövetkező változások felmérésére is. A sejtek DNS tartalma ugyanis viszonylag állandó, így ha annak mennyisége csökken, például éhezés hatására, akkor ez az arra utal, hogy vagy csökkent a sejtek száma, vagy azok mérete (Black és Love, 1986). A sejtek RNS szintjének mérését az állati szövetekben általában a fehérjeszintézis vizsgálatára használják (Lyndon és mtsai, 1992), de McMillan és Houlihan (1988) éheztetett szivárványos pisztránggal végzett vizsgálataik alapján arra a következtetésre jutottak, hogy az RNS mennyiségi mérése nem tekinthető jelzőértékűnek a fehérje szintézis vizsgálatához.

ÉHEZÉS HATÁSA A VÍZFORGALOMRA

Éhezés következtében az egyes szervek tömege csökken, amellyel egyidejűleg azok víztartalma is megváltozik. A víz ugyan nem szolgáltat energiát, viszont a sejtek szénhidrát, zsír vagy fehérje tartalmának csökkenésével annak relatív mennyisége nő. Számos halfajban, így például Moon (1983) amerikai angolnában (*Anguilla rostrata*), Frick és mtsai, (2008a) afrikai tüdőshalban (*Protopterus dolloi*), Woo és Cheung (1980) foltos kígyófejű halban (*Ophiocephalus maculatus*), Yi és Chang (1994) pedig koreai-sziklahalban (*Sebastes schlegeli*) leírták, hogy éhezés hatására nőtt egyes szervek víztartalma. Black és Love (1986) például atlanti tőkehalban (*Gadus morhua*) azt észlelték, hogy ha a szöveti víztartalom 81% fölé emelkedik, akkor az egyértelmű jele az éhezésnek. Az egyes izomtípusok között viszont eltérést tapasztaltak a megnövekedett víztartalomban, míg ugyanis a vörös izomban 85%, addig a fehér izomban 88% víztartalmat mértek 155 napos éhezést követően.

A víztartalom ilyen jelentős mértékű növekedésének lehetséges magyarázata az, hogy az éhezés során nagy mennyiségben keletkező metabolitok hatására megnő a sejtekben az ozmotikus nyomás és ez idézi elő a víz beáramlását. Egy másik magyarázat szerint viszont a sejtek azért helyettesítik az éhezés során lebomló, illetve mobilizálódó vegyületeket vízzel, hogy ennek révén megőrizték állandó méretüket és így zavartalanul működhessenek az éhezés során (McCue, 2010).

A vízforgalommal összefüggésben utalni kell a hematokrit érték változására is, mivel a vérben ez jelzi a víztartalom változását. Kamra (1966) atlanti tőkehalban (*Gadus morhua*), Woo és Cheung (1980) foltos kígyófejű halban (*Ophiocephalus maculatus*) talált csökkenést a hematokrit értékben éhezés hatására. Gillis és Ballantyne (1996) pedig tavi tokban (*Acipenser fulvescens*) mértek jelentősen alacsonyabb hematokrit értéket 60 nap takarmánymegvonást követően. Rios és mtsai. (2002) hosszú időn keresztül éheztetett farkaslazacokban (*Hoplias malabaricus*) hasonló változást észleltek, de emellett a vörösvérsejt szám is csökkent, amely utóbbi még az újraetétést követően sem állt vissza a kiindulási értékre. Shoemaker és mtsai, (2003) a vér hemoglobin tartalmából következtetett a vér víztartalmának csökkenésére, és azt találták, hogy csatornaharcsában (*Ictalurus punctatus*) 4 hetes éheztetés után szignifikáns mértékben csökkent annak értéke.

A változás irányától függetlenül a vér hemoglobin koncentrációja éhezés során általában egyirányban változik a hematokrit értékkel, amit Sakamoto és Yone (1978)

rózsás tengeri durbincsban (*Chrysophrys major*), *Rios és mtsai*, (2002) pedig farkaslazacban (*Hoplias malabaricus*) tapasztalt. *Ince és Thorpe* (1976) csukákkal (*Esox lucius*) végzett éheztetési kísérlete során szintén csökkent hematokrit és hemoglobin koncentrációt talált, amelyet az éhezés hatására bekövetkező csökkent mértékű vörösvérsejt-képződéssel magyaráztak.

ÉHEZÉS HATÁSA AZ ÁSVÁNYIANYAG FORGALOMRA

A szöveti víztartalomhoz hasonlóan az ásványianyag tartalom relatív növekedését is számos vizsgálat során leírták éhezés hatására. *Wilkins* (1967) négy hónapig éheztetett heringekben (*Clupea harengus*), *Stirling* (1976) farkassügérekben (*Dicentrarchus labrax*), *Cook és mtsai*, (2000) pedig transzgénikus atlanti lazacban (*Salmo salar*) mérték az éhezést követően nagyobb hamutartalmat. A legtöbb vizsgálat során csak a halhús, vagy a teljes test hamutartalmát mérték, *Czesny és mtsai*, (2003) azonban észak-amerikai süllőben (*Sander vitreum*) 6 hetes táplálékmegvonás után az egyes ásványi anyagokat külön is vizsgálva, szignifikánsan nagyobb P, Ca, Mg, Zn és Na szinteket találtak. A megnövekedett ásványi anyag tartalmat a testtömegben bekövetkezett csökkenéssel hozták összefüggésbe.

Az ásványi anyag ellátottság zavara, így például éhezés, során jelentős mértékű mobilizációra is lehetőség van, így például számos halfajban ilyenkor a szálkák szolgálnak elsődleges kalcium forrásként. A szervezet teljes ásványi anyag mennyiségének folyamatos fenntartása különösen fiatal állatokban jelentős, ahol gyorsabb és nagyobb arányú a nagy ásványi anyag tartalmú szövetek (pl. csont és vér) fejlődése. Ezt támasztja alá az a megfigyelés is, hogy extrém hosszú időtartamú (1594 nap) éhezés hatására európai angolnában (*Anguilla anguilla*) jelentős mértékű csonttömeg veszteséget írtak le (*Boëtius és Boëtius*, 1985).

ÉHEZÉS HATÁSA A HÚSMINÓSÉGRE

Halaknál az éhezés következtében megváltozott húsminóségre vonatkozóan kevés adat áll rendelkezésre. Ezek szerint a takarmánymegvonás, közvetett módon, befolyásolja az eltarthatóságot, a halhús állagát és annak textúráját is. A halhús zsírtartalmának csökkenésével párhuzamosan ugyanis nő annak víztartalma, ennek hatására nő a baktérium szám és a bakteriális bontási folyamatok intenzitása, emiatt gyorsabban bekövetkezik a halhús romlása. Energiahiányos állapotban, így például éhezéskor, emellett a glikogén raktárak gyorsan kiürülnek, emiatt csökken a *post mortem* termelődő tejsav mennyisége, így nem csökken, hanem esetleg nő a hús pH értéke, ami tovább növeli a bakteriális szennyeződés mértékét, így a hús eltarthatóságát csökkenti. Az éheztetett halak húsa emellett puhább állagú és lazább szerkezetű is, ami rontja azok fogyasztói minőségét (*Álvarez és mtsai*, 2008).

ÉHEZÉS HATÁSA A LIPIDPEROXIDÁCIÓS FOLYAMATOKRA

Az éhezés, mint stressz faktor hatására fokozódik a lipidperoxidáció is, amelynek kiváltó oka, hogy a telítetlen kettőskötéseket tartalmazó zsírsavak szabadgyök-állapotba kerülnek. Az így kialakuló szabadgyökök más zsírsav molekulák mellett károsíthatják a fehérjéket és a nukleinsavakat is, ami egyes sejtszervecskék

károsodása mellett olyan jelátviteli utak aktiválásához is vezet, amelyek hatására apoptotikus vagy nekrotikus sejthalál következik be (Halliwell és Gutteridge, 2000). A szabadgyökök káros hatásai ellen viszont egy hatékony védelmi mechanizmus alakult ki, amelyet az antioxidáns enzimek és a táplálékból felvett, valamint a szervezetben képződő, antioxidáns molekulák biztosítanak (Mézes és Matkovics, 1988). Az enzimatis védelemet a szuperoxid-dizmutáz (SOD), a glutation peroxidáz (GPx), a kataláz (CAT), a glutation S-transzferáz (GST) és a glutation reduktáz (GR) biztosítják. Ezek mellett a kis molekulásúlyú antioxidánsok, így a redukált glutation (GSH), az α -tokoferol (E-vitamin) és az L-aszkorbinsav (C-vitamin) is fontos tagjai a biológiai antioxidáns védelmi rendszernek.

Morales és mtsai, (2004) fogasdurbincson (Dentex dentex) végzett vizsgálatai alapján megnövekedett lipidperoxidációs folyamatokat és az antioxidáns védelem növekvő mértékét mérték, amely az újraetetés során visszatért a kiindulási szintre, Bayir és mtsai, (2011) sebes pisztrángban (Salmo trutta) viszont éheztetés hatására visszafordíthatatlan oxidatív károsodást tapasztaltak a májban. Az antioxidáns enzimek közül a SOD és a GPx aktivitása éhezés során viszonylag gyorsan nő, amint azt Zhang és mtsai, (2008) kimutatták sárga árnyékhalak (Pseudosciaena crocea) májában már három napos éheztetés után. Egyesek szerint a glükóz-6-foszfát dehidrogenáz szintén fontos a halak antioxidáns védelmében (Vigano és mtsai, 1993; Barroso és mtsai, 1998; Metón és mtsai, 2003), amelynek biokémiai magyarázata az, hogy főképp ez biztosítja az oxidálódott GSH redukciójához szükséges hidrogént a NADPH termelés révén.

A GPx aktivitása ugyanakkor hosszan tartó éhezés során folyamatosan csökken, amely növeli az oxigén szabad gyökök által kiváltott lipidperoxidációs folyamatok intenzitását (Pascual és mtsai, 2003; Zhang és mtsai, 2008), amelyre a lipidperoxidációs folyamatok metastabil végtermékének, a malondialdehid (MDA), koncentrációjának szignifikáns mértékű növekedése is utal. Ezt a hatást minden éheztetés vizsgálat során kimutatták, de ilyen változásokat találtak a téli éhezési időszakban is ponty (Cyprinus carpio) májában (Mézes és Ling, 1986).

KÖVETKEZTETÉSEK

Az éhezéssel kapcsolatban eddig megjelent nagyszámú közlemény alapján levonható az a következtetés, hogy az jelentős változásokat idéz elő a halak élettani folyamataiban, mivel az anyagcsere építőőrő lebontóra módosul, a szervezet mozgósítja energiaraktárait (szénhidrátok, zsírok, fehérjék), továbbá számos egyéb olyan biokémiai változás következik be, amelyek a szervezet egyre fokozódó energia- és táplálóanyag hiányát jelzik. A takarmánymegvonás gazdasági jelentőségét ugyanakkor az adhatja, hogy annak révén csökkenthető az intenzíven takarmányozott, azaz abrakon vagy keveréktakarmányon nevelt hal hújának zsírtartalma, illetve befolyásolható a filé zsírsavösszetétele. Éhezés során ugyanis a halhúsban megnő a humán táplálkozás-élettani szempontból kedvezőbb, többszörösen telítetlen zsírsavak aránya, sőt esetenként azok mennyisége is. Hosszú távú éhezés viszont már negatív hatást gyakorol a halhús eltarthatóságára, textúrájára és konzisztenciájára is.

IRODALOMJEGYZÉK

- 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. 106-114.
- 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. *Comp. Biochem. Physiol.* 159B, 191-196.
- Black, D.-Love, R.M. (1986): The sequential mobilization and restoration of energy reserves in tissues of Atlantic cod during starvation and refeeding. *J. Comp. Physiol.*, 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. *J. Comp. Physiol.*, 162B. 539-546.
- Boëtius, I.-Boëtius, J. (1985): Lipid and protein content in *Anguilla anguilla* during growth and starvation. *Dana*, 4 (Special Issue). 1-17.
- Burkhardt-Holm, P.-Holmgren, S. (1989): A comparative study of neuropeptides in the intestine of two stomachless teleosts (*Poecilia reticulata*, *Leuciscus idus melanotus*) under conditions of feeding and starvation. *Cell Tissue Res.*, 255. 245-254.
- 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 nonspecific immune parameters. *Marine Environ. Res.*, 81. 18-25.
- Chavin, W.-Young, J.E. (1970): Factors in the determination of normal serum glucose levels of goldfish, *Carassius auratus* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 33. 629-653.
- Clarenburg, R. (1992): Physiological chemistry of domestic animals. Mosby, St. Louis.
- 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.
- Csengeri I. (1996): Dietary effects on fatty acid metabolism of common carp. *Arch. Anim. Nutr.*, 49. 73-92.
- 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*). *Physiol. Behav.*, 79. 597-603.
- 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*). *J. Exp. Zool.*, 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.
- Eduardo, J.-Bicudo, P.W.-Johansen, K. (1979): Respiratory gas exchange in the airbreathing fish, *Synbranchus marmoratus*. *Environ. Biol. Fish.*, 4. 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 filets. *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.
- Eroldogan, O.T.- Kumlu, M.- Kiris, G.A.- Sezer, B. (2006): Compensatory growth response of *Sparus aurata* following different starvation and refeeding protocols. *Aquacult. Nutr.*, 12. 203-210.
- Falahatkar, B. (2012): The metabolic effects of feeding and fasting in beluga *Huso huso*. *Marine Environ. Res.*, 82. 69-75.

- Felig, P.- Pozefsky, T. (1970): Alanine: key role in gluconeogenesis. *Science*, 167. 1003–1004.
- 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. *Comp. Biochem. Physiol.*, 132A. 467–476.
- 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. *Physiol. Zool.*, 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*). *Comp. Biochem. Physiol.*, 151A. 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. *Comp. Biochem. Physiol.*, 151A. 93–101.
- Fu, S.-J.- Pang X.- Cao, Z.-D.- Peng, J.-L.- Yan G.J. (2011): The effects of fasting on the metabolic interaction between digestion and locomotion in juvenile southern catfish (*Silurus meridionalis* Chen) *Comp. Biochem. Physiol.*, 158A. 498–505.
- Gillis, T.E.- Ballantyne, J.S. (1996): The effects of starvation on plasma free amino acid and glucose concentrations in lake sturgeon. *J. Fish. Biol.*, 49. 1306–1316.
- Halliwell, B.- Gutteridge, J.M.C. (2000): *Free Radicals in Biology and Medicine*, 3rd ed. Oxford University Press, Oxford.
- 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.
- 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.
- Húsvéthy F. szerk. (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. *J. Fish. Biol.*, 8. 79–88.
- Inui, Y.- Oshima, Y. (1966): Effect of starvation on metabolism and chemical composition of eels. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 32. 492–501.
- Janssens, P.A. (1964) The metabolism of the aestivating African lungfish. *Comp. Biochem. Physiol.*, 11. 105–117.
- Janssens, P.A.- Waterman J. (1988): Hormonal regulation of gluconeogenesis and glycogenolysis in carp (*Cyprinus carpio*) liver pieces cultured in vitro. *Comp. Biochem. Physiol.*, 91A. 451–457.
- Kamra, S. K. (1966): Effect of starvation and refeeding on some liver and blood constituents of Atlantic cod (*Gadus morhua* L.). *J. Fish. Res. Board Can.*, 23. 975–982.
- Kiron, V. (2012): Fish immune system and its nutritional modulation for preventive health care. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 173. 111– 133.
- Kleiber, M. (1975): *The fire of life: An introduction to animal energetics*. Krieger, Huntington, N.Y
- Kristoffersson, R.- Broberg, S. (1971): Effect of temperature acclimation on some blood constituents of the pike (*Esox lucius* L.). *Ann. Zool. Fennici*, 8. 427–433.
- Larsson, A.- Lewander, K. (1973): Metabolic effects of starvation in the eel, *Anguilla anguilla* L. *Comp. Biochem. Physiol.*, 44A. 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. *J. Fish Biol.*, 19. 487–498.
- 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*. *J. Comp. Physiol.*, 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. *Gen. Comp. Endocrinol.*, 71. 429–437.

- Martinez del Rio, C.- Wolf, N.- Carleton, S.A.- Gannes, L.Z. (2009): Isotopic ecology tenyears after a call for more laboratory experiments. *Biol. Rev.*, 84. 91–111.
- McCue, M. D. (2010): Starvation physiology: reviewing the different strategies animals use to survive a common challenge. *Comp. Biochem. Physiol.*, 156A. 1–18.
- McMillan, D.- Houlihan, D. F. (1988): The effect of refeeding on tissue protein synthesis in rainbow trout. *Physiol. Zool.*, 61. 429–441.
- Mehner, T.- Wieser, W. (1994): Energetics and metabolic correlates of starvation in juvenile perch (*Perca fluviatilis*). *J. Fish. Biol.*, 45. 325–333.
- Mendez, G.- Wieser, W. (1993): Metabolic responses to food deprivation and refeeding in juveniles of *Rutilus rutilus* (Teleostie: Cyprinidae). *Environ. Biol. Fish.*, 36. 73–81.
- 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. *Aquacult. Hung.*, 5. 91–96.
- Mézes M.- Matkovichs B. (1988): A lipid peroxidáció molekuláris mechanizmusa és mennyiségi mérése. In: Csaba Gy. szerk.: A biológia aktuális problémái 33. köt. 64–109. Medicina, Budapest.
- Moon, T.W. (1983): Metabolic reserves and enzyme activities with food deprivation in immature Am eels, *Anguilla rostrata* (LeSuer). *Can. J. Zool.*, 61. 802–811.
- 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. *Comp. Biochem. Physiol.*, 139C. 153–161.
- Müller T.- Molnár T.- Szabó A.- Yamah E.- Járasi É.Zs.- Bercsényi M.- Specziár A.- Urbányi, B.- Romvári R. (2012): In vivo tracking of testes development and related changes in external morphological traits in European eel *Anguilla anguilla* (L.) by using computer tomography. *Acta Biol. Hung.*, 63. 180–188.
- Müller, T.- Molnár, T.- Szabó, A.- Romvári, R.- Hancz, C.- Bercsényi M.-, Horn P. (2004a): Tracking the hormonally-induced female eel maturation by means of computer tomography. *Acta Vet. Hung.*, 52. 235–243.
- Müller, T.- Romvári, R.- Bercsényi, M.- Hancz, C.- Molnár, T.- Szabó A.- Horn P. (2004b): Following the artificially induced eel maturation process by means of in vivo CT scanning. *J. W. Aquacult. Soc.*, 35. 217–224.
- Ostaszewska, T.- Korwin-Kossakowski, M.- Wolnicki, J. (2006): Morphological changes of digestive structures in starved tench *Tinca tinca* (L.) juveniles. *Aquacult. Internat.*, 14. 113–126.
- Pottinger, T. G.- Rand-Weaver, M.- Sumpter, J.P. (2003): Overwinter fasting and re-feeding in rainbow trout: plasma growth hormone and cortisol levels in relation to energy mobilisation. *Comp. Biochem. Physiol.*, 136B. 403–417.
- Pusey, B. J. (1986): The effect of starvation on oxygen consumption and nitrogen excretion in *Lepidogalaxias salamandroides* (Mees). *J. Comp. Biochem. Physiol.*, 156B. 701–705.
- 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*. *J. Fish. Biol.*, 61. 85–95.
- Ruderman, N.B.- Berger, M. (1974): The formation of glutamine and alanine in skeletal muscle. *J. Biol. Chem.*, 249. 5500–5506.
- Rueda, F.M.- Martinez, F.J.- Zamora, S.- Kentouri, M.- Divanach, P. (1998): Effect of fasting and refeeding on growth and body composition of red porgy, *Pagrus pagrus* L. *Aquacult. Res.*, 29. 447–452.
- 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. *J. Fac. Agric. Kyushu Univ.*, 23. 63–69.
- Satoh, S.- Takeuchi, T.- Watanabe, T. (1984): Effects of starvation and environmental temperature on proximate and fatty acid compositions of *Tilapia nilotica*. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 50. 79–84.
- Segner, H.- Dolle, A.- Bohm, R. (1997): Ketone body metabolism in the carp *Cyprinus carpio*: biochemical and ¹H NMR spectroscopical analysis. *Comp. Biochem. Physiol.*, 116B. 257–262.

- 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. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 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. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47. 873–881.
- Shepherd, J.- Bromage, N. (eds.) (1992): Intensive fish farming. Blackwell Science, Oxford. 27.
- Shimeno, S.- Kheyyali, D.- Takeda, M. (1990): Metabolic adaptation to prolonged starvation in carp. *Nippon Suisan Gakkaishi*, 56. 35–41.
- 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*. *J. Fish Dis.*, 26. 553–561.
- 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. *N. Am. J. Aquac.*, 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 Physiol. Biochem.*, 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. *Physiol. Zool.*, 71. 285–293.
- Stimpson, J.H. (1965): Comparative aspects of the control of glycogen utilization in vertebrate liver. *Comp. Biochem. Physiol.*, 15. 187–197.
- Stirling, H.P. (1976): Effects of experimental feeding and starvation on the proximate composition of the European bass *Dicentrarchus labrax*. *Marine Biol.*, 34. 85–91.
- 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.
- Volkoff, H. (2011): Control of appetite in fish. In: Farrell, A.P., Cech, J.J. Jr., Richards, J.G., Stevens, E.D., Island, E. eds.: *Encyclopedia of fish physiology: From genome to environment*. Vol. 1. Elsevier, Amsterdam
- Wieser, W.- Krumschnabel, G.- Ojwang-Okwor, J.P. (1992): The energetics of starvation and growth after refeeding in juveniles of three cyprinid species. *Environ. Biol. Fish.*, 33. 63–71.
- Wilkins, N.P. (1967): Starvation of the herring, *Clupea harengus* L.: survival and some gross biochemical changes. *Comp. Biochem. Physiol.*, 23. 503–518.
- Woo, N.Y.S.- Cheung, S.I. (1980): Metabolic effects of starvation in the snakehead, *Ophiocephalus maculatus*. *Comp. Biochem. Physiol.*, 67A. 623–627.
- Woo, N.Y.S.- Murat, J.C. (1981): Studies on the biology of the red sea bream *Chrysophrys major* Ill. Metabolic response to starvation in different salinities. *Mar. Biol.*, 61. 255–260.
- Wunderlich L. - Szarka A. (2014): A biokémia alapjai. Typotex Kiadó, Budapest
- Yi, Y.H.- Chang, Y.J. (1994): Physiological effects of seamustard supplement diet on the growth and body composition of young rockfish, *Sebastes schlegeli*. *Bull. Korean Fish. Soc.*, 27. 69–82.
- Zajic, T.- Mraz, J.- Kozak, P.- Pickova, J. (2012): Effect of purging on lipid quality of common carp *Cyprinus carpio* L. flesh. *AQUA 2012 Global Aquaculture*. Prague. 1197.
- Zammit, V. A.- Newsholme, E.A. (1979): Activities of enzymes of fat and ketone-body metabolism and effects of starvation on blood concentrations of glucose and fat fuels in teleost and elasmobranch fish. *Biochem. J.*, 184. 313–322.
- 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.

A szerzők címe: Varju M.

Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,
Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet, Halgazdálkodási tanszék

Author's address: Szent István University, Faculty of Agricultural and Environmental Science,
Institute of Aquaculture and Environmental Safety, Department of Aquaculture
H-2103 Gödöllő, Páter K. u. 1.

Mézes M.

Szent István Egyetem, Mezőgazdaság- és Környezettudományi Kar,
Állattudományi Alapok Intézet, Takarmányozástani Tanszék
Szent István University, Faculty of Agricultural and Environmental Science,
Institute of Basic Animal Sciences,
Department of Nutrition Mezes.Miklos@mkk.szie.hu