

A KLÍMAVÁLTOZÁS LEHETSÉGES HATÁSAI TENYÉSZTETT HALAINK ÉLETTANÁRA ÉS SZAPORODÁSÁRA

ORBÁN LÁSZLÓ - SOMFALVI-TÓTH KATALIN - MÜLLER TAMÁS - KOVÁCS BALÁZS -
MOLNÁR TAMÁS - SZEVERÉNYI ILDIKÓ - HORVÁTH ÁKOS - URBÁNYI BÉLA

ÖSSZEFOGLALÁS

Hazánkban egyes éghajlati modellek prognózisa szerint az éves átlaghőmérséklet akár 5 °C-kal is megemelkedhet az évszázad végére. Ennek következtében természetes vizeink átlaghőmérséklete is várhatóan jelentősen megnő majd az ívás és az ivadék nevelkedésének időszakában. A magasabb víz hőmérséklet feltehetően hatással lesz majd tenyésztett halaink anyagcseréjére, hormonháztartására és immunrendszerére is, de talán a legjelentősebb változások a szaporodásbiológia területén várhatóak. Ez a szemlélő cikk a nemzetközi szakirodalom alapján számba veszi a haltenyésztés legfontosabb halfajain és azok modelljein elvégzett kísérleteket. A kapott eredmények alapján elemzi a hazai akvakultúra kilátásait és javaslatot tesz azok javítására.

SUMMARY

Orbán, L. – Somfalvi-Tóth, K. – Müller, T. – Kovács, B. – Molnár, T. – Szeverényi, I. – Horváth, Á. – Urbányi, B.: POTENTIAL EFFECTS OF CLIMATE CHANGE ON THE PHYSIOLOGY AND REPRODUCTIVE BIOLOGY OF OUR CULTURED FISH SPECIES

By the end of this century, the yearly average temperature of Hungary might be increased by 5 °C according to some climatic models. Due to this fact, the yearly average temperature of our natural waters is expected to be substantially higher, including the spawning season and the period of larval development. Increased water temperatures are expected to have an effect onto the metabolism, endocrinology and immune system of our farmed food fish species, but the most drastic changes are expected in the area of their reproduction. This review will survey the peer-reviewed literature and summarize the experiments performed on the most important cultured food fish species. Based on the results of these studies, we analyze the possible strategies for the Hungarian aquaculture ' industry and offers a suggestion for their potential improvement.

BEVEZETÉS ÉS IRODALMI ÁTTEKINTÉS

A jelenkori éghajlatváltozás bizonyítottan az emberiség tevékenységének következménye (Trenberth, 2018). Fő oka, hogy felborult bolygónk energiaháztartása, azaz éghajlati rendszerünk több energiát nyel el, mint amennyit visszaver vagy kibocsát. Ennek a halmozódó energiatöbbletnek egy részét hó formájában felszíni vizeink, azaz az óceánok, tengerek, tavak, és folyók raktározzák. A globális felszíni hőmérséklet-változás kimenetele az éghajlati scenáriók szerint eltérő lehet. A jelenlegi kibocsátási tendenciák mellett az öt lehetséges forgatókönyv ('shared socioeconomic pathway', SSP) közül a fenntarthatóságot biztosító, leginkább kívánatos SSP1-es út helyett a legvalószínűbbnek a középutas SSP2-es és a regionális konfliktusok kiéleződését valószínűsítő SSP3-as irányok tűnnek (Riahi és mtsai, 2017). A Föld átlaghőmérséklete az ipari forradalom előtti időszakhoz képest mára 1,09 °C-kal, míg az óceánok felszíni hőmérséklete 0,9 °C-kal emelkedett. Ennek a változásnak a szárazföldi, óceáni és édesvízi ökoszisztémákra gyakorolt negatív hatásait már most is érzékeljük. A biodiverzitás csökken, az ökoszisztémák és az egyes fajok élettere szűkül és/vagy eltolódik, a fásszáru ökoszisztémák mortalitása növekszik, az erdőtüzek száma és intenzitása egyaránt nő.

Hazánkban is egyértelműen megmutatkoznak a globális éghajlatváltozás jelei. Az éves középhőmérséklet a XX. század eleje óta kb. 1 °C-kal emelkedett meg, ezen belül is a nyár átlaghőmérséklete az 1960-as évekhez képest közel 2 °C-kal magasabb (Lakatos és Bihari, 2013). A csapadék mind térben, mind időben a legváltozékonyabb meteorológiai elem, ugyanakkor mennyiségében, valamint időbeli és területi eloszlásában is kimutathatók trendszerű folyamatok. Általánosságban elmondható, hogy az éves csapadék mennyiségének országos átlaga csökkent. Arányaiban a legnagyobb mértékben a tavasz és őszt váltak szárazabbá, a csapadékmennyiség 1901-től lineáris trendet feltételezve 20%-kal, illetve 17%-kal lett kevesebb az említett évszakokban. Nyáron valamelyest nőtt a csapadékösszeg, de ennek időbeli eloszlásában és intenzitásában változások figyelhetők meg. A nyári időszakban nőtt a száraz, csapadékszegény időszakok aránya is, ugyanakkor az érkező csapadék rövid idő alatt, nagy intenzitással hullott le (Lakatos és Bihari, 2013).

Az évszázad végéig a regionális klímamodell ('regional climate model', RCM) szimulációk alapján további jelentős változások valószínűsíthetők térségünkben (1A. ábra). Az 1961–1990 referencia időszakhoz képest a 2021–2050 közötti időszakban az éves átlaghőmérséklet 1–2 °C-kal lehet magasabb, bár egyes szimulációk a 2 °C feletti változás esélyét sem zárják ki, így az évszázad végére a változás mértéke elérheti országos átlagban a 2–5 °C-ot. Évszakos bontásban valószínűleg nyáron emelkedhet legnagyobb mértékben az átlaghőmérséklet, egyes szimulációk szerint 2100-ig akár a 6 °C-os hőmérséklet emelkedést sem lehet kizárni. Legkisebb mértékben a tavasz mutat változást, de a változás itt is jelentős, hiszen a jövő század elejére elérheti ebben az évszakban is a hőmérséklet-emelkedés akár a 4 °C-ot is (1A. ábra; Pongrácz és mtsai, 2013a).

A csapadék tekintetében visszafogottabb, ugyanakkor a mezőgazdaság számára mégis figyelmet és felkészülést igénylő változás körvonalazódik az RCM szimulációk alapján az 1961–1990-es referencia időszakhoz képest (Pongrácz és mtsai, 2013b). A nyári hónapokban jelenik meg egyértelműen a szárazodó ten-

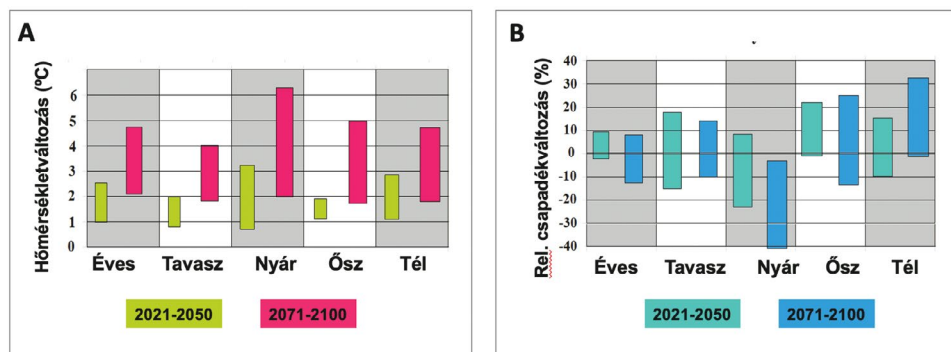
dencia, amely főként a 2071–2100 közötti időszakban válik majd kifejezettebbé. Ekkorra a relatív csapadékváltozás mértéke akár 30–40%-os csökkenést is mutathat majd. A tél ezzel szemben csapadékosabb lehet a referencia időszakhoz képest a 2021–2050 közötti időszakban átlagosan 10%-kal, ami az évszázad végére elérheti akár a 20–30%-ot is (1B. ábra).

Az éghajlat nagy hatással van a vízi ökoszisztémák fizikai, kémiai és biológiai folyamataira (De Stasio és mtsai, 1996; Delpla és mtsai, 2009; Teixeira-de Mello és mtsai, 2009). A levegő és a víz hőmérséklete szorosan összefügg (Arai, 1981; Caissie, 2006), és a vízhőmérséklet a vízi rendszerekben zajló fizikai-kémiai és biológiai folyamatok nagy részének fő mozgatórugója (Brett, 1970). Ez mind az abiotikus, mind a biotikus viszonyokra hatással van: az Arrhenius-féle összefüggés szerint egy adott kémiai reakció sebessége minden 10°C-os hőmérsékletnövekedéssel megduplázódik (Regier és mtsai, 1990).

A halak (és más taxonok) három módon reagálhatnak hosszú távon az éghajlatváltozás okozta környezeti változásokra (Holt, 1990; Jackson és Overpeck, 2000; Reusch és Wood, 2007): a) a fenotípusos plaszticitás segítségével próbálnak megbirkózni a megváltozott feltételekkel; b) genetikailag alkalmazkodnak hozzájuk; vagy c) elvándorolnak megfelelőbb élőhelyekre. Amennyiben ezek a válaszok sikertelenek, akkor lokálisan, vagy akár globálisan is kihalhatnak (Holt, 1990).

Az összes édesvízi halfaj változó testhőmérsékletű, azaz poikiloterm. Emiatt a vízhőmérséklet kulcsfontosságú hatással van élettani folyamataikra és ökológiai eloszlásukra a különböző élőhelyeken (Tonn, 1990; Jackson és mtsai, 2001;

1. ábra Hazánkban a XXI. század végéig az átlagos éves és évszakai hőmérséklet jelentős emelkedése, és a relatív csapadék megoszlásának jelentős szezonális átrendeződése várható



A) Várható hőmérsékletváltozás a 2021–2050 (zöld) és 2071–2100 (bordó) időszakokra; B) Várható csapadékváltozás a 2021–2050 (cián) és 2071–2100 (kék) időszakokra. A referencia időszak mindkét esetben a 1961–1990 periódus volt. Az oszlopok magassága 11 modellszimulációból kapott eredmény alapján alakult ki (Pongrácz és mtsai, 2011 alapján).

Figure 1. The yearly and seasonal average temperatures are expected to be substantially increased, whereas the relative volume of precipitation will be rearranged among the seasons in Hungary, by the end of the century.

A) Expected yearly and seasonal average temperatures during the 2021–2050 (green) and 2071–2100 (magenta) periods; B) Expected yearly and seasonal average relative precipitation volumes during the 2021–2050 (cyan) and 2071–2100 (blue) periods. Reference period for both cases: 1961–1990. The bars represent the results of 11 different simulation methods (based on Pongrácz et al., 2011)

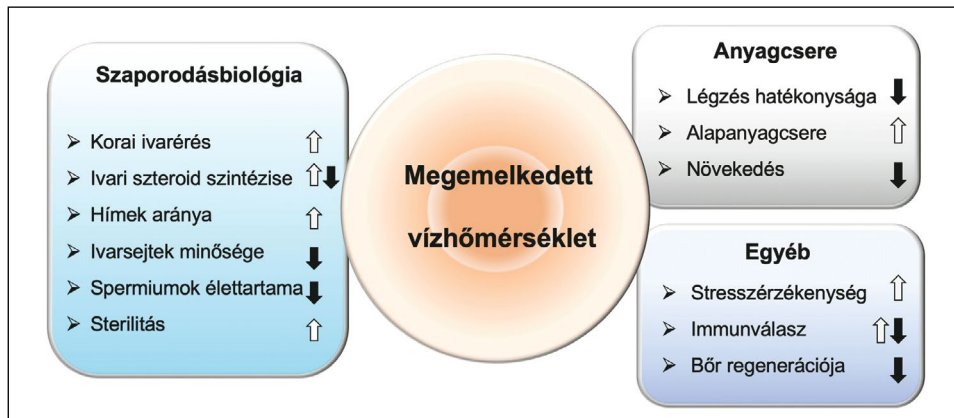
Cussac és mtsai, 2009) vagy egy adott édesvízi ökoszisztémán belül (Fry, 1937; Magnuson és mtsai, 1979; Hamrin, 1986).

Fry (1947) a hőmérsékletnek a halakra gyakorolt öt fő hatását vázolta fel: a) szabályozó (anyagcsere- és fejlődési sebesség); b) irányító (orientációs válaszreakciót serkentő); c) korlátozó (aktivitást, mozgást és eloszlást befolyásoló); d) alkalmazkodó (más környezeti tényezőkre való kifejeződést gátló vagy befolyásoló); és e) letális hatások, amelyek vagy közvetlenül a halak halálát okozzák, vagy közvetve stresszhatásként hatnak. Az ezen különböző hatásokhoz kapcsolódó hőmérsékleti küszöbértékek fajonként és fajon belüli egyedenként eltérőek, sőt egyedszinten is változhatnak, például az ontogenezissel, vagy fejlődési állapottal.

A MEGEMELKEDETT VÍZHŐMÉRSÉKLET ÁLTALÁNOS HATÁSAI A HALAKRA

A hőmérséklet közvetlen hatással van a halak alapanyagcseréjére: a víz hőmérsékletének emelkedésével növekszik az alapanyagcsere szintje (Glencross és Bermudes, 2010), következésképpen a fenntartáshoz szükséges energia- és fehérje szükséglet is (2. ábra). A legtöbb édesvízi és tengeri halfaj növekedésére a klímaváltozás negatív hatással van (Huang és mtsai, 2021): az ázsiai tengeri sügér (*Lates calcarifer*) például 30 °C-on a bruttó energiabevitele egyharmadát az alapvető életfolyamatok fenntartásra használja fel, míg 20 °C-on csak 10%-ra van szüksége (Glencross és Bermudes, 2012). Ugyanakkor néhány halfajban, így például az atlanti lazacnál (*Salmo salar*) az optimális tartományon belüli kisebb hőmérséklet-emelkedés a növekedési erély emelkedését eredményezheti (Reid és mtsai, 2015).

2. ábra A megemelkedett vízhőmérséklet jelentősen befolyásolja a halak élettanát és szaporodását



Jelek magyarázata: Felfelé mutató fehér nyíl – az adott paraméter szintjének emelkedése; Lefelé mutató sötét nyíl – az adott paraméter szintjének csökkenése; Fehér és fekete nyilak – komplex hatás. (A bemutatott paraméterek listája nem teljes.)

Figure 2. Increased water temperature exerts substantial effects on the physiology and reproduction of teleosts.

Labels: White arrow pointing up – increased parameter; Dark arrow pointing down – decreased parameter; White and dark arrows – complex effect. (A selected set of parameters only are shown).

Vízi állatokban a víz hőmérséklet hatása a tápanyagok emészthetőségére jellemzően minimális. A lazacfélékkel kapcsolatos kutatások azt mutatják, hogy a fehérjék és a lipidek emészthetőségében csak kisebb eltérések mutathatók ki a hőmérséklet függvényében (Amin és mtsai, 2014; Huguet és mtsai, 2015). Általában az anyagcserével foglalkozó tanulmányok arra utalnak, hogy az éghajlatváltozással összefüggő magasabb hőmérsékletnek minimális hatása lesz a vízi állatok tápanyag- vagy energiaemészthetőségére, legalábbis addig, amíg az emelkedés az egyes fajok számára „optimális” tartományt meg nem haladja (Reid és mtsai, 2019).

Egyes halfajok már bizonyos mértékig alkalmazkodtak ahhoz, hogy megbirkózzanak a szövetek szintjén jelentkező hipoxiával, pl. magas glikolitikus kapacitás és/vagy az anyagcsere lassításának képessége (Almeida-Val és mtsai, 2000) és a vér O_2 transzportjának gyors növelésével útján. Sokuk képes a víz felszíni légzésre és/vagy a légköri oxigén hasznosításra, úszóhólyagon, módosult kopolytún, ajkakon, szájüregen, bőrön, uszonyokon vagy a gyomor-bél traktus részein keresztül (Luis és mtsai, 2022).

Az emelkedő széndioxid-szint okozta savasodás nem csak a tengerekben, de az édesvizekben is megfigyelhető, és ez hatással lehet a halak élettanára. A savasodás fiziológiai stresszt eredményez, ami gátolja a lárvafejlődést és növekedést, illetve károsíthatja az érzékszerveket. A savasodás szintén gátolja a külső és belső szilárdító váz kalcifikációját (Reid és mtsai, 2019), ennek elsősorban a kagylókra és a rákokra van közvetlen hatása. A halak esetében egészen a közelmúltig kevésbé foglalkoztak a savasodás lehetséges hatásaival, bár ismereteink régóta vannak ezzel kapcsolatban. Tudjuk, hogy sok faj jól tolerálja az alacsony pH-t, míg mások nagyon érzékenyen reagálnak rá és rövid idő alatt eltűnnek a savasodó vizekből. A lárvák általában érzékenyebben reagálnak a víz savasodására, mint a kifejlett egyedek (Muniz, 1990; Chen és mtsai, 2022). Emellett azt is megfigyelték, hogy a savasodás hatására felszabaduló fémionok (alumínium, magnézium) jelenléte, illetve mennyiségének növekedése is jelentősen befolyásolja a halak túlélését. Hasonló szintű savasság mellett alumínium ionok hiányában sokkal jobb a túlélési arány (Almer és mtsai, 1974). Más esetekben szöveti károsodást mutattak ki vadon élő halakban, ami elsősorban a szagló rendszert ('olfactory system') érintette, az azonban nem ismert, hogy milyen következménye lehet ennek a tenyésztett egyedekben.

Recirkulációs rendszerekben a CO_2 -szint, és annak savasító hatása gyakran meghaladja a jövőbeli időszakokra előre jelzett értéket is, anélkül, hogy ez negatív hatást gyakorolna a halakra. Ennek az eltérésnek azonban számos oka lehet, mint például az eltérő táplálkozás, a megnövekedett CO_2 -tolerancia, (indirekt) szelekció (Ellis és mtsai, 2017), de nagy különbségek lehetnek a veleszületett CO_2 -toleranciát illetően is (Damsgaard és mtsai, 2015).

A MEGEMELKEDETT VÍZHŐMÉRSÉKLET LEHETSÉGES HATÁSAI A HALAK SZAPORODÁS-ÉLETTANÁRA

A magas víz hőmérséklet a halak szaporodás-élettanára is jelentős hatást gyakorol. A szaporodás a legtöbb halfajban egy adott hőmérsékleti tartományhoz kötött (Miranda és mtsai, 2013), de az ezen belül bekövetkező kisebb változások is

jelentősen módosíthatják a reprodukzív folyamatokat. Ismert, hogy a hőmérséklet változása több halfajban az ivararányok eltolódását eredményezi, mégpedig az alacsony hőmérséklet az ikrás, míg a magas hőmérséklet a tejes egyedek túlsúlya felé (Geffroy és Wedekind, 2020; Strüssmann és mtsai, 2010; 1997). Atlanti lazacban a magas hőmérséklet mind a gametogenezis, mind a végső érés szakaszában jelentős mértékben befolyásolja a szaporodással kapcsolatos élettani folyamatokat. Károsítja az ivarmirigyek szteroid-szintézisét, a máj vitellogenin termelését, megváltoztatja a májban található ösztrogén-receptorok viselkedését, illetve a végső érés során késlelteti, vagy meg is akadályozza az androgének és az érést kiváltó szteroidok termelése közötti váltást (Pankhurst és King, 2010).

A hőmérséklet emelkedésének közvetett hatásaként jelentkező hipoxia a szteroid prekursor koleszterin hozzáférhetőségét csökkenti és ezzel közvetetten akadályozza az ivarmirigyek szteroid-szintézisét, illetve az aromataz gén expressziójának gátlásával közvetlenül is hat az ivari folyamatokra (Servili és mtsai, 2020). Az ilyen változásoknak talán leginkább kitett korallzátonyokon élő bohóchalakban a hőmérséklet 1,5 °C-os, illetve 3 °C-os emelése csökkentette a gonadoszomatikus indexet, a 17 β -ösztadiol koncentrációját, sőt szintén negatívan hatott az ikra mennyiségére és termékenységére is (Miller és mtsai, 2015). Megfigyelték ugyanakkor, hogy a korallzátonyokon élő halak gyorsan, néhány nemzedéken belül alkalmazkodni tudnak a magasabb hőmérséklethez és helyre tudják állítani a szaporodás-élettani funkcióikat (Donelson és mtsai, 2012).

A hőmérséklet emelkedésének hatására megváltozik az ivarsejtek viselkedése is. A spermiumok energia-felhasználása felgyorsul és ennek megfelelően a mozgásuk is intenzívebbé válik: a mozgó sejtek aránya és sebessége nő, míg az aktív mozgás ideje csökken (Dadras és mtsai, 2017). A dél-amerikai *Colossoma macropomum* fajban az emelkedő hőmérséklettel párhuzamosan nő a spermiumokban az oxidatív stresszel kapcsolatos mutatók (glutathion-S-transzferáz és szuperoxid-dizmutáz aktivitás, illetve lipid-peroxidáció) szintje, valamint a DNS-károsodás mértéke is (Castro és mtsai, 2020). A sebes pisztráng (*Salmo trutta*) alpesi populációiban a víz hőmérséklet kb. 5 °C-os emelése még abban az esetben is károsan hatott a szaporodásbiológiai folyamatokra, ha a hőmérséklet éves ingadozásának mértéke azonos maradt a természetessel. Magasabb hőmérsékleten a tejesek később kezdték meg a spermiációt és az rövidebb ideig is tartott, valamint a fent már említett oxidatív stresszparaméterek értékei is megnöttek. Az ikrások később ovuláltak, az ikra termékenysége romlott, annak foszfolipid és szabad zsírsav-tartalma csökkent (Lahnsteiner és Leitner, 2013).

A víz hőmérséklet emelkedésének hatására korábbi életkorban és kisebb testtömegnél következhet be az ivarérettség ('precocious maturation'), amit több faj és éghajlati viszony esetén is megfigyeltek (Rolls és mtsai, 2017).

A HŐMÉRSÉKLET EMELKEDÉSÉNEK HATÁSA A STRESSZRE ÉS IMMUNVÁLASZRA HALAKBAN

A halak ektotermek, azaz belső hőforrásaik elenyésző szerepet játszanak testhőmérsékletük szabályozásában, ezért rendkívül érzékenyek a hőmérséklet-változásokra. Míg az eurytermikus, azaz a hőmérséklet széles skáláját elviselő halfajok könnyebben alkalmazkodnak a hirtelen hőmérsékletváltozásokhoz,

addig a sztenotermikus azaz csak szűk hőmérsékleti tartományban életképes fajok általában jóval sérülékenyebbek (Ream és mtsai, 2003). A hőmérsékletnek a korai fejlődési szakaszokra gyakorolt hatása hosszú távú hatásokkal járhat, módosíthatja az izomnövekedést, a hőtűrést, az ivar kialakulását, a szaporodást, a stresszválaszt, az immunfunkciókat, az úszóteljesítményt, sőt még a csontrendszeri deformitások előfordulását is (Alfonso és mtsai, 2020).

A (hő)stressznek való korai életkori kitettség a hipotalamusz – agyalapi mirigy – mellékvese tengely ('HPA axis') plaszticitását indukálja, és a stresszre való túlérzékenységgel vagy éppen a glükokortikoidok csökkent termelésével jár együtt. A halak esetében ez a plaszticitás azt jelenti, hogy az embrionális fejlődés során a hőviszonyok megváltozása jelentősen módosíthatja fejlődési pályájukat, hosszú távon befolyásolhatja élettani jellemzőiket és megváltoztathatja azon képességüket, mely lehetővé teszi, hogy az új környezeti kihívásokkal később megbirkózzanak. Ezt a hőlenyomatnak ('thermal imprinting') nevezett jelenséget az aranydurbincsban (*Sparus aurata* L.) vizsgálták részletesen. Az optimálisnál magasabb hőmérsékleten keltetett lárvák esetében csökkent a kortizolválasz amplitúdója, függetlenül attól, hogy a keltetést követően magas vagy alacsony hőmérsékleten tartották a lárvát. Ezt a módosult stresszválaszt az agyalapi mirigyben a *proopiomelanocortin* (*pomc*) gén megnövekedett expressziója alakította ki. A keléskor bekövetkezett hőmérséklet-csökkenés ezen felül a stressztől függetlenül befolyásolta a kifejlett egyedek élettanát is, melyek így szignifikánsan magasabb glükóz-, nátrium- és káliumszintet mutattak a kontrollhoz képest (Mateus és mtsai, 2017a). A hőlenyomat azonban más területeken is kifejtheti hatását. Az alacsony keltetési hőmérséklet hatása a kifejlett korban hideghatásnak kitett egyedekben hatással volt a csontok homeosztázisára is. A kezelést követően az alkalikus foszfataz (Alp) és a tartarát-rezisztens savas foszfataz (Trap) enzimek aktivitása (melyek az oszteoblaszt- és oszteoklaszt-aktivitás indikátorai), valamint a csontok kalcium tartalma is csökkent ezekben az egyedekben (Mateus és mtsai, 2017b). Egy másik kísérletben úgy vizsgálták a regenerációs képesség alakulását az eltérő hőmérsékleten keltetett csoportokban, hogy egy eltávolított pikkely okozta sérülés regenerálódását követték nyomon. A károsodott epidermisz három nap után minden halnál regenerálódott, függetlenül a hőmérséklettől. Azonban az alacsony hőmérsékleten inkubált ikrából származó halaknál az epidermisz vékonyabb volt a többi csoporthoz képest, kevesebb kehelysejtet és kevesebb melanomakrofágot tartalmazott (Mateus és mtsai, 2023a).

Természetes körülmények között a környezet hőmérséklete hatással van az ektoterm élőlények táplálékfelvételére, így a halakban is a hőmérséklet csökkenése rövidebb-hosszabb éhezési periódusokat eredményezhet. Az éhezésre adott élettani válasz és az azt követő felépülési szakasz azonban jelentős egyedi eltéréseket mutathat, így a hőlenyomat itt is szerepet játszhat. A farkassügér (*Dicentrarchus labrax*) esetében a magas hőmérsékleten keltetett ikrából származó ivadék májában és előbelében jelentős morfológiai és metabolikus változásokat tapasztaltak (Mateus és mtsai, 2023b). A megváltozott májanyagcsere eredményeként csökkent a szövetekben elraktározott lipidtartalom, míg az előbél esetében az atrófia a glükoneogenezisben résztvevő foszfoenol-piruvát karboxiláz (*pck1*) és a fehérje-felszívódást szabályozó peptid transzporter 1 (*pept1*) gének megváltozott expressziójával volt összefüggésben. Az alacsony hőmérsékleten

keltetett csoportnál a táplálékmegvonás nem változtatta meg jelentősen az előbél morfológiáját, és a májparenchima is hamarabb helyreállt a regeneráció során (Mateus és mtsai, 2023b).

A veleszületett immunrendszer a szervezet első védelmi vonala, amely a kórokozók felismerésére, eliminálására szolgál. A második védelmi vonal az adaptív (vagy szerzett) immunitás, amely specifikus antitestválaszokat és hosszú távú immunológiai emlékezetet hoz létre (Flajnik, 1996). A hőmérséklet optimális szint alá csökkenésével a veleszületett immunaktivitás is csökken, de a szerzett immunitással szemben alacsony hőmérsékleten is aktív marad, és bizonyos mértékig kompenzálja annak gátlását. A fajspecifikus hőmérsékleti tartományokon belül a veleszületett és szerzett immunitás együttesen, optimálisan működik. A viselkedési láz alkalmazásával (mely során a fertőzött egyed az eltérő környezeti hőmérsékletű pontok közül a számára optimális, melegebb helyeket keresi fel) a halak aktívan maximalizálják immunrendszerük hatékonyságát (Scharsack és Franke, 2022). A hőstressznek kitett halakban, amikor viselkedésbeli választási lehetőség nélkül történik a változás, a hőmérséklet negatívan hat a glükokortikoid válaszra, a veleszületett immunitásra, az oxidatív stresszválaszra, valamint a limfociták számának és proliferációs ütemének csökkenését okozza (Boltana és mtsai, 2018). A hőlenyomat azonban a halak immunválaszára is befolyással lehet. Mateus és mtsai (2017a) a fejvese melanomakrofág központjainak ('melano macrophage', MMC) hisztomorfometriai mérésével, illetve a makrofágokkal kapcsolatos mRNS-ek nyomonkövetésével vizsgálták a hőlenyomat immunrendszerre kifejtett hatását aranydurbincsban. A korai fejlődés során magas hőmérsékleten nevelt halak kifejtett kori immunfunkciója megváltozott, a fejvese állományában megfogytak az MMC-k száma és jelentősen csökkent a dopakróim tautomeráz enzim aktivitása is, melynek eredményeképpen növekedhet a melanogén intermedierek citotoxikus hatása.

KÉT ESETTANULMÁNY

Kiválasztottunk két olyan specifikus példát, melyek segítenek részletesebben illusztrálni, hogyan változhatnak meg halak esszenciális biológiai funkciói a megemelkedett vízhőmérséklet hatására. Az első tanulmány a magas vízhőmérséklethez sikeresen alkalmazkodott hévízi törpeponty példáját ismerteti, míg a második a hő okozta ivareltolódás vizsgálatát elemzi a zebradánió modellen.

A melegvízhez alkalmazkodott hévízi törpeponty

A Hévízi-tó állatvilága egyedi, a világon egyedülálló természetes tőzegmedrű melegvízes gyógytó jellege miatt. A mindössze 4,4 hektáron elterülő tóban – ahol a vízhőmérséklet télen 24–26 °C, nyáron 34–35 °C – élő halfajok többsége alkalmi vendég. Mindössze 4–5 betelepített melegkedvelő adventív halfaj, valamint egy őshonos halfaj volt képes önfenntartó állományt kialakítani. A hévízi törpeponty (*Cyprinus carpio carpio morpha hungaricus*) elszigetelt populációja a szélsőséges hőmérsékleti és kémiai viszonyokhoz alkalmazkodott (Herman, 1887). A populáció – az alkalmazkodás egyik következményeként – törpenövésű egyedekből áll, melyek, jöllehet a nemesített pontyfajtákhoz hasonlóan rendelkez-

nek zsírraktárakkal, nagyon kis méretűek és már egyévesen szaporodóképesek (Müller és mtsai, 2022). A szakirodalmi leírások alapján a mérsékelt égövön a 4–5 nyaras korban ivaréretté váló ponty ívási ideje a tavaszi–nyár eleji időszakra esik (legfőképp május hónapra), amikor a víz hőmérséklet 17–20 °C közé emelkedik (Horváth és Urbányi, 2000). Ezzel szemben a Hévízi tóban a pontyok természetes ívását február végén, 27–28 °C-os vízben figyelték meg (Müller és mtsai, 2022). A megfigyelések szerint termálvízi környezetben az ivarok aránya jelentősen eltolódik a hímek irányába: minden ikrásra közel három tejse jut (1:2,9; Specziár és mtsai, 2013). A szaporodásbiológiai megfigyeléseken túl az itt élő pontyok más jelentős élettani különbségeket is mutatnak természetesvízi és tógazdaságban nevelt társaikhoz képest. A hévízi pontyfilé zsírsavprofiljában a telített zsírsavak részaránya például kb. 1,3-szorosa volt a halastavi pontyokénak (Varga és mtsai, 2011; 2013). Valószínűnek tűnik, hogy a termálvízi magas testhőmérsékletnél a sejtmembránok fluiditásának fenntartásához kevesebb telítetlen zsírsav is elegendő.

A megemelkedett víz hőmérséklet halak ivarára gyakorolt hatásának tanulmányozása a zebradánió modellben

Régóta tudjuk, hogy a megfelelő fejlődési időszakban alkalmazott hosszantartó, szubletális hő sokk a hímek irányába billenti az ivararányt számos halfajban (Baroiller és mtsai, 1999). Ugyanakkor a folyamat genetikai, illetve epigenetikai hátteréről az ismereteink meglehetősen hiányosak.

A fenti jelenséggel kapcsolatos kutatások a haszonhal fajok mellett egyre gyakrabban alkalmazták a zebradániót, mert ez a csíkos díszhal az elmúlt évtizedek során a kiemelkedően fontos fejlődésbiológia és genetikai gerinces modellek egyikévé vált (Lele és Krone, 1996). A zebradánió ivarát elsődlegesen genetikai tényezők határozzák meg. Míg a vadon élő zebradánió populációk ivarát a ZZ/ZW ivari kromoszómás rendszer alakítja ki, addig több házasított vonalban poligénis ivarmeghatározás alakult ki (Wilson és mtsai, 2014). A hőkezelés ennek megfelelően nem az ivarmeghatározásra hat, hanem a differenciálódó ivarszervet 'téríti el' a here irányába.

A zebradánió hőkezeléssel végzett ivarbillentéséről korábban már többen beszámoltak (Uchida és mtsai, 2004; Abozaid és mtsai, 2012), de a folyamatot vezérlő és abban részt vevő géneket, illetve genetikai kaszkádokat csak a közelmúltban kezdték el analizálni (Ribas és mtsai, 2017). Eredményeik azt mutatták, hogy a házasított AB vonalban a családok különböző mértékben válaszolnak a hőkezelésre: egyesekben drasztikusan eltolódik az ivararány a hímek (tejesek) irányába, míg másokra nincs jelentős hatással a hőkezelés. Az előbbi csoportból kezelték egy olyan családot, melyben a hímek aránya a kiindulási 30%-ról 90%-ra tolódott el, azaz a kezelt csoportban a hímek 2/3-a fenotípusosan átszexálódott genetikai nőstény (angolul 'neomale') volt (Ribas és mtsai, 2017). A kontroll és kezelt csoportok mindkét ivarának ivarszerveit összehasonlító transzkriptomikai vizsgálatnak alávetve a következőket tapasztalták:

- a) Míg a kezeletlen kontroll csoportban a génexpressziós mintázatok mindkét ivarban egyöntetű, de egymástól jelentősen eltérő képet mutattak, addig a kezelt csoportban mindkét ivar mintázata két-két csoportra oszlott meg;

b) A kezelt hímek nagyobb hányada (80%) teljesen megegyező génexpressziós profilt mutatott a kezeletlen hímekével, a maradék két egyedben az eltérő szintű expressziót mutató gének ('differentially expressed genes', röviden DEG) aránya mindössze 5-6 % volt.

c) A kezelésnek ellenálló nőtények (ikrások) zömének az ivarszervi génexpressziója alig tért el a kezeletlen ikrásokétól, azonban találtak két olyan egyedet is, melyek ivarszerve fenotípusosan petefészeknek nézett ki, de génexpressziós profilja sokkal közelebb állt a heréhez, mint a petefészekhez (Ribas és mtsai, 2017).

A szerzők a fentiekből azt a következtetést vonták le, hogy a hő indukálta ivarátfordulás egy olyan többlépcsős folyamat, mely az ivarszerv génexpressziós mintázatának *in vivo* átprogramozásával kezdődik, melyet csak némi késéssel követ a korai petefészek fenotípusos átalakulása (Ribas és mtsai, 2017). Későbbi vizsgálatok azt is kiderítették, hogy a házasított vonalakhoz hasonlóan a vad populációk nőivarú egyedeire is hasonló módon hat a hőmérséklet és az így létrejött 'neomale' egyedekben a spermaszám magasabb a normál hímekénél (Valdivieso és mtsai, 2022).

Brown és munkatársai (2015) a megemelt hőmérséklet és az endokrin rendszerre ható vegyületek (angolul 'endocrine disrupting compounds', azaz EDC) együttes hatását vizsgálták. Eredményeik azt mutatták, hogy a kétféle stressz hatása összeadódott, így komolyabb mértékben tölték el a vizsgált csoportok ivararányát, mint az egyedül alkalmazott stresszorok. Ebből arra a következtetésre jutottak, hogy ezeknek a faktoroknak az együttes hatása jelentősen felgyorsíthatja a természetes vízi zebradánio populációk és más, hőre érzékeny ivarmeghatározással rendelkező fajok állományának leromlását, különösképpen a kisebb, beltenyésztett populációk esetében.

MIT TEHETÜNK A KEDVEZŐTLEN HATÁSOK ENYHÍTÉSE ÉRDEKÉBEN?

Az éghajlatváltozás édesvízi halakra gyakorolt lehetséges hatásait vizsgálva Shuter és Meisner (1992) két kérdést tett fel:

a) Hogyan módosulnak a vízi élőhelyek az éghajlatváltozás hatására?

b) Hogyan reagálnak majd a halak az élőhelyek változására mind egyed-, mind populáció szinten?

Noha több, mint harminc év telt el a fenti kérdések feltétele óta, a gyakorlati szakemberek, a kutatás-fejlesztésben és szabályozási környezetben dolgozók még mindig keresik rájuk a választ. Mind a mai napig nem teljesek az ismereteink azzal kapcsolatban, hogy az éghajlatváltozás milyen drasztikus változásokat okoz a vízi ökoszisztémákban, és milyen módszereket és technológiákat kellene kidolgoznunk ezek hatásainak kiküszöbölésére vagy legalább enyhítésére (Moritz és Agudo, 2013; Wilsey és mtsai, 2013), tehát egyelőre nincs megnyugtató válaszunk a fenti kérdésekre.

A világ akvakultúrájának nagy részét érintő éghajlatváltozás hatásaira vonatkozó ismeretek és/vagy az adatok hozzáférhetősége hiányos. Hogyan alakulhatott ki ez a helyzet? Minden ország, melynek gazdaságában a vízhasznosítás és vízgazdálkodás, azon belül is a halászat, halgazdálkodás és akvakultúra jelentős, önálló programokban próbálja feltárni a lehetséges hatásokat, és azok

kivédésére különböző scenáriókat állítanak fel. Ezek az akciótervek többnyire az adott nemzetek nyelvén készülnek, és csak töredéküket fordítják le angolra. A globális megoldásokat összefoglaló és figyelő tanulmányok áttekintése az angol nyelvű tudományos szakirodalomra támaszkodik, amely nagymértékben a fejlett régiók tengeri rendszereire összpontosít. Így vélelmezhető, hogy sok praktikus és használható megoldás nem kerül be az ismereti rendszerbe. Lokális megoldási javaslatok készültek ugyan az édesvízi akvakultúra területén is a potenciális ágazati veszteségek mérséklésére, mint például Vietnam (*Binh és mtsai, 2017*), Ausztrália (*Hobday és mtsai, 2018*) és Hawaii (*McCoy és mtsai, 2017*) esetében, de ezek értelemszerűen sajátos aspektusokra, környezetre és lehetőségekre építve tesznek megállapításokat, és nehezen alkalmazhatók a mi mérsékeltövi akvakultúránkban.

Továbbá, a különböző elemzések és vizsgálatok nem feltétlenül tükrözik a világ akvakultúra-termelésében bekövetkező, prognosztizálható változások nagy részét. A tanulmányok csupán töredéke tér ki említés szinten arra, hogy a súly szerint a világ legnagyobb mennyiségben termelt négy halfaja közül háromra milyen hatással lesz az éghajlatváltozás. A világ akvakultúra hozamának 29%-át adja az amur (*Ctenopharyngodon idella*), a fehér busa (*Hypophthalmichthys molitrix*) és a ponty (*Cyprinus carpio*) termelése (FAO, 2022). Ezek a halfajok komoly szerepet töltenek be egyes térségek, országok állati eredetű fehérje ellátásában. Ennek okai között előkelő helyen szerepelnek a genetikai rugalmasságukból (azaz alkalmazkodóképességükből) és nagymértékű tűrőképességükből eredő sokoldalúságuk, amelyek lehetővé teszik, hogy különböző rendszerekben és környezetben nagy mennyiségben termeljék őket. Ezt az adaptációs képességet az is jól mutatja, hogy a világ több térségében, ahová emberi tevékenység hatására kerültek be, invazív fajként kezelik őket, és az új élőhelyekről való kiirtásuk vagy visszaszorításuk nehézkes. A fentiekből valószínűsíthető, hogy ezek a fajok magas fokú toleranciára képesek több stressz faktoralal szemben, és ezáltal a többi halfajnál valamivel jobban fognak alkalmazkodni az éghajlatváltozás okozta környezetváltozáshoz (*Crichigno és mtsai, 2016; Weber és mtsai, 2016; Erickson és mtsai, 2018; Prechtel és mtsai, 2018*).

Ezért nem lehetséges az, hogy egy-egy tulajdonságot kiemelve bocsátkozzunk prognózisokba az éghajlatváltozást illetően: a problémát komplex módon szükséges értelmezni és kezelni. A fentiek alapján már érzékelhető, miért nem lehetséges „jó tanácsokat és gyakorlati javaslatokat” adni az éghajlatváltozás okozta hatásokra és változásokra. A különböző javaslatok és előrejelzések alapján az látható, hogy a problémákra adható válaszok közül kiemelkedik a genetika, mint eszköz és módszertan. A víz hőmérsékletének emelkedése, és az ennek hatására bekövetkező kémiai és fizikai változások olyan fajhibridek, vagy fajon belüli fajták és változatok kitenyésztését tehetik majd szükségessé, melyek képesek lesznek tolerálni a változások okozta környezetmódosulást (pl. *Sparks és mtsai, 2017*). Ezzel párhuzamosan a különböző halbetegségek kórokozóinak az inváziója és nyomása is növekedni fog, melyekre a különböző új és újszerű kezelések mellett az ellenállóképes fajták/változatok szelekciója lehet az egyik megoldás.

Az emelkedő hőmérséklet átalakítja a halak ivási időszakát, sőt akár az ivási időtartamát is, emiatt az ivási viselkedésük is módosulhat. Várhatóan a természetben előbb fognak ivni a halfajaink, és ezzel szoros összefüggésben a természetes

táplálékul szolgáló mikro- és makrogerinctelenek rendelkezésre állása is fontos kérdéseket vet fel: hogyan tolerálják majd a táplálékszervezetek a környezeti változásokat. Az emelkedő hőmérséklet maga után vonja a megnövekedő táplálékigényt. Ennek felmérése és a helyes válaszok megadása, a potenciális válaszok analízise szintén vizsgálatokat és elemzéseket igényelnek, melyek alapja szintén az adaptív genetikai vonalak létrehozásában keresendő.

Jelenleg hazánk akvakultúrából származó halhús termelésének több, mint kétharmadát a tavakban és holtágakban működő extenzív és félintenzív termelő egységek szolgáltatják. Mivel a fenti problémák elsősorban ezt az ágazatot fogják sújtani, előtérbe kerülnek majd az intenzív rendszerek, melyekben a halakat fokozottan szabályozott és ellenőrzött körülmények között állítják elő. Sajnos, az így előállított halhús költsége ugyanazon halfaj esetében jelentősen magasabb annál, amit extenzív és félintenzív körülmények között biztosítani lehet. Így, amennyiben nem sikerül a fenti problémára megoldást találnunk, akkor a már a következő két évtized során várható hazai halhús piacán a fajok megoszlásának átrendeződése és a termékek árának emelkedése is.

Összefoglalva: sajnos egyelőre a hazai gyakorlati és elméleti szakembereknek nem állnak a rendelkezésükre olyan megoldások, melyekkel a globális klímaváltozás által okozott problémákat gyorsan és jelentősen enyhíteni lehetne. Véleményünk szerint olyan célzott K+F projektekre lenne mielőbb szükség hazánkban is, melyek az éghajlatváltozás okozta hatások vizsgálatára fókuszálnak, és megoldási javaslatokat adhatnak a különböző scenáriókra. Nincs már több időnk a várakozásra, cselekednünk kell minél előbb!

KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A globális klímaváltozás következtében vizeink átlaghőmérséklete várhatóan jelentősen meg fog emelkedni a következő évtizedekben, és ez minden bizonnyal komoly hatással lesz majd tenyésztett halaink élettanára és szaporodására. Várhatóan csökken majd légzésük hatékonysága, felgyorsul az alapanyagcseréjük és ennek eredményeképpen lassulni fog a növekedésük. Az immunrendszerükben és szaporodásbiológiájukban is olyan kedvezőtlen változások várhatóak, melyek hatására az állományok generációkon átívelő fenntartása eddig nem ismert nehézségekbe ütközhet.

Mivel jelenleg nincsen gyors és hatékony megoldás fenti problémák megoldására, nagyon fontos lenne, hogy minél előbb célzott pályázatok induljanak ezeken az alkalmazott kutatási területeken.

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A szerzők ezúton mondanak köszönetet kutatócsoportjaik tagjainak, illetőleg hazai és külföldi együttműködőknek, akik munkájukkal hozzájárultak a laborjaikban elért kutatási eredményekhez. Szeverényi Ildikó és Orbán László munkáját az NKFIH Élvi Kutatási Kiválósági Programja támogatja (KKP 140353). Horváth Ákos kutatásait az NKFIH K129127 és 138425 projektek támogatásával végzi.

IRODALOMJEGYZÉK

- Abozaid, H. – Wessels, S. – Hörstgen-Schwark, G. (2011): Effect of rearing temperatures during embryonic development on the phenotypic sex in zebrafish (*Danio rerio*). Sexual Development, 5. 259–265. <https://doi.org/10.1159/000330120>
- Alfonso, S. – Gesto, M. – Sadoul, B. (2021): Temperature increase and its effects on fish stress physiology in the context of global warming. Journal of Fish Biology, 98. 1496–1508. <https://doi.org/10.1111/jfb.14599>
- Almeida-Val, V. M. F. – Val, A. L. – Duncan, W. P. – Souza, F. C. A. – Paula-Silva, M. N. – Land, S. (2000): Scaling effects on hypoxia tolerance in the Amazon fish *Astronotus ocellatus* (Perciformes: Cichlidae): contribution of tissue enzyme levels. Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology, 125. 219–226. [https://doi.org/10.1016/S0305-0491\(99\)00172-8](https://doi.org/10.1016/S0305-0491(99)00172-8)
- Almer, B. – Dickson, W. – Ekstroem, C. – Hoernstroem, E. – Miller, U. (1974): Effects of acidification on Swedish lakes. Ambio (Norway), 3. 30–36. <https://www.osti.gov/etdeweb/biblio/5551139>
- Amin, M. N. – Barnes, R. K. – Adams, L. R. (2014): Effect of temperature and varying level of carbohydrate and lipid on growth, feed efficiency and nutrient digestibility of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill, 1814). Animal Feed Science and Technology, 193. 111–123. <https://doi.org/10.1016/j.anifeedsci.2014.04.016>
- Arai, T. (2017): Climatic and geomorphological influences on lake temperature. SIL Proceedings, 21. 130–134. <https://doi.org/10.1080/03680770.1980.11896969>
- Baroiller, J. F. – Guiguen, Y. – Fostier, A. (1999): Endocrine and environmental aspects of sex differentiation in fish. Cellular and Molecular Life Sciences CMLS, 55. 910–931. <https://doi.org/10.1007/s000180050344>
- Boltana, S. – Sanhueza, N. – Donoso, A. – Aguilar, A. – Crespo, D. – Vergara, D. – Arriagada, G. – Morales-Lange, B. – Mercado, L. – Mackenzie, S. (2018). The expression of TRPV channels, prostaglandin E2 and pro-inflammatory cytokines during behavioural fever in fish. Brain, Behavior, and Immunity, 71. 169–181. <https://doi.org/10.1016/j.bbi.2018.03.023>
- Brett, J. (1970): Environmental factors, part I. Temperature. In O. Kinne (Ed.), Marine Ecology 50. 515–560. Wiley
- Brown, A. R. – Owen, S. F. – Peters, J. – Zhang, Y. – Soffker, M. – Paull, G. C. – Hosken, D. J. – Wahab, M. A. – Tyler, C. R. (2015): Climate change and pollution speed declines in zebrafish populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA, 112(11), E1237–E1246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1416269112>
- Caissie, D. (2006): The thermal regime of rivers: A review. Freshwater Biology, 51. 1389–1406. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01597.x>
- Castro, J. S. – Braz-Mota, S. – Campos, D. F. – Souza, S. S. – Val, A. L. (2020): High temperature, pH, and hypoxia cause oxidative stress and impair the spermatoc performance of the Amazon fish *Colossoma macropomum*. Frontiers in Physiology, 11. 772. <https://doi.org/10.3389/fphys.2020.00772>
- Crichigno, S. – Cordero, P. – Blasetti, G. – Cussac, V. (2016): Dispersion of the invasive common carp *Cyprinus carpio* in southern South America: Changes and expectations, westward and southward. Journal of Fish Biology, 89. 403–416. <https://doi.org/10.1111/jfb.12969>
- Cussac, V. E. – Fernández, D. A. – Gómez, S. E. – López, H. L. (2009): Fishes of southern South America: A story driven by temperature. Fish Physiology and Biochemistry, 35. 29–42. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9217-2>
- Dadras, H. – Dzyuba, B. – Cosson, J. – Golpour, A. – Siddique, M. A. M. – Linhart, O. (2017): Effect of water temperature on the physiology of fish spermatozoon function: A brief review. Aquaculture Research, 48. 729–740. <https://doi.org/10.1111/are.13049>
- Damsgaard, C. – Gam, L. T. H. – Tuong, D. D. – Thinh, P. V. – Huong Thanh, D. T. – Wang, T. – Bayley, M. (2015): High capacity for extracellular acid–base regulation in the air-breathing fish

- Pangasianodon hypophthalmus*. Journal of Experimental Biology, 218. 1290–1294. <https://doi.org/10.1242/jeb.117671>
- De Stasio Jr. – B. T. – Hill, D. K. – Kleinhans, J. M. – Nibbelink, N. P. – Magnuson, J. J. (1996): Potential effects of global climate change on small north-temperate lakes: Physics, fish, and plankton. Limnology and Oceanography, 41. 1136–1149. <https://doi.org/10.4319/lo.1996.41.5.1136>
- Delpla, I. – Jung, A.-V. – Baures, E. – Clement, M. – Thomas, O. (2009): Impacts of climate change on surface water quality in relation to drinking water production. Environment International, 35(8), 1225–1233. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2009.07.001>
- Donelson, J. M. – Munday, P. L. – McCormick, M. I. – Pitcher, C. R. (2012): Rapid transgenerational acclimation of a tropical reef fish to climate change. Nature Climate Change, 2. 1. <https://doi.org/10.1038/nclimate1323>
- Ellis, R. P. – Urbina, M. A. – Wilson, R. W. (2017): Lessons from two high CO₂ worlds – future oceans and intensive aquaculture. Global Change Biology, 23. 2141–2148. <https://doi.org/10.1111/gcb.13515>
- Erickson, R. A. – Eager, E. A. – Kocovsky, P. M. – Glover, D. C. – Kallis, J. L. – Long, K. R. (2018): A spatially discrete, integral projection model and its application to invasive carp. Ecological Modelling, 387. 163–171. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.09.006>
- FAO (2022): The State of World Fisheries and Aquaculture 2022. Towards Blue Transformation. FAO. <https://doi.org/10.4060/cc0461en>
- Flajnik, M. F. (1996): The immune system of ectothermic vertebrates. Veterinary Immunology and Immunopathology, 54. 145–150. [https://doi.org/10.1016/S0165-2427\(96\)05685-1](https://doi.org/10.1016/S0165-2427(96)05685-1)
- Fry, F. (1937): The summer migration of the cisco, (*Leucichthys artedi*) (LeSueur), in Lake Nipissing, Ontario. (No. 55; Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory, 1–91). https://scholarworks.umass.edu/fishpassage_reports/484
- Fry, F. E. J. (1947): Effects of the environment on animal activity. University of Toronto Studies in Biology, 55. 1–62.
- Geffroy, B. – Wedekind, C. (2020): Effects of global warming on sex ratios in fishes. Journal of Fish Biology, 97. 596–606. <https://doi.org/10.1111/jfb.14429>
- Glencross, B. – Bermudes, M. (2010): Effect of high water temperatures on the utilisation efficiencies of energy and protein by juvenile barramundi, *Lates calcarifer*. Fisheries and Aquaculture Journal, 2010, FAJ-14. <https://doi.org/10.4172/2150-3508.1000014>
- Glencross, B. D. – Bermudes, M. (2012): Adapting bioenergetic factorial modelling to understand the implications of heat stress on barramundi (*Lates calcarifer*) growth, feed utilisation and optimal protein and energy requirements – potential strategies for dealing with climate change? Aquaculture Nutrition, 18. 411–422. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2011.00913.x>
- Hamrin, S. F. (1986): Vertical distribution and habitat partitioning between different size classes of vendace, *Coregonus albula*, in thermally stratified lakes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 43. 1617–1625. <https://doi.org/10.1139/f86-200>
- Herman O. (1887): A magyar halászat könyve. A.K.M. Természettudományi Társulat.
- Hobday, A. J. – Spillman, C. M. – Eveson, J. P. – Hartog, J. R. – Zhang, X. – Brodie, S. (2018): A framework for combining seasonal forecasts and climate projections to aid risk management for fisheries and aquaculture. Frontiers in Marine Sci., 5. 137. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2018.00137>
- Holt, R. D. (1990): The microevolutionary consequences of climate change. Trends in Ecology & Evolution, 5. 311–315. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(90\)90088-U](https://doi.org/10.1016/0169-5347(90)90088-U)
- Horváth, L. – Urbányi, B. (2000): Halak szaporodásbiológiája. In Halbiológia és Haltenyésztés (Második kiadás, 214–343). Mezőgazda Kiadó.
- Huang, M. – Ding, L. – Wang, J. – Ding, C. – Tao, J. (2021): The impacts of climate change on fish growth: A summary of conducted studies and current knowledge. Ecological Indicators, 121, 106976. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106976>

- Huguet, C. T. – Norambuena, F. – Emery, J. A. – Hermon, K. – Turchini, G. M. (2015): Dietary n-6/n-3 LC-PUFA ratio, temperature and time interactions on nutrients and fatty acids digestibility in Atlantic salmon. *Aquaculture*, 436. 160–166. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2014.11.011>
- Jackson, D. A. – Peres-Neto, P. R. – Olden, J. D. (2001): What controls who is where in freshwater fish communities – the roles of biotic, abiotic, and spatial factors. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58. 157–170. <https://doi.org/10.1139/f00-239>
- Jackson, S. T. – Overpeck, J. T. (2000): Responses of plant populations and communities to environmental changes of the late Quaternary. *Paleobiology*, 26. 194–220. <https://doi.org/10.1017/S0094837300026932>
- Lahnsteiner, F. – Leitner, S. (2013): Effect of temperature on gametogenesis and gamete quality in brown trout, *Salmo trutta*. *Journal of Experimental Zoology Part A: Ecol. Genet. Physiol.*, 319. 138–148. <https://doi.org/10.1002/jez.1779>
- Lakatos, M. – Bihari, Z. (2013): A XX. század során észlelt hazai éghajlati változások. In J. Bartholy & R. Pongrácz (Eds.), *Klimaváltozás* (pp. 27–49): ELTE TTK FFI Meteorológiai Tanszék. <https://ttk.elte.hu/dstore/document/874/book.pdf>
- Lele, Z. – Krone, P. H. (1996): The zebrafish as a model system in developmental, toxicological and transgenic research. *Biotechnology Advances*, 14. 57–72. [https://doi.org/10.1016/0734-9750\(96\)00004-3](https://doi.org/10.1016/0734-9750(96)00004-3)
- Luis Val, A. – Wood, C. M. (2022): Global change and physiological challenges for fish of the Amazon today and in the near future. *J. Exper. Biol.*, 225. jeb216440. <https://doi.org/10.1242/jeb.216440>
- Mac Nhu Binh – Le Van An – Nguyen Thi Thanh Thuy – Ngo Thi Huong Giang – Ho Thi Thu Hoai – Truong Van Dan. (2016): Impact of climate change on aquaculture in Phu Vang District, Thua Thien Hue Province, Vietnam. *Agriculture and Development Discussion Series 2016–3*. Southeast Asian Regional Center for Graduate Study and Research in Agriculture (SEARCA). <https://ideas.repec.org/p/sag/seadps/2016366.html>
- Magnuson, J. J. – Crowder, L. B. – Medvick, P. A. (1979): Temperature as an ecological resource. *American Zoologist*, 19. 331–343. <https://doi.org/10.1093/icb/19.1.331>
- Mateus, A. P. – Costa, R. A. – Cardoso, J. C. R. – Andree, K. B. – Estévez, A. – Gisbert, E. – Power, D. M. (2017a): Thermal imprinting modifies adult stress and innate immune responsiveness in the teleost sea bream. *Journal of Endocrinology*, 233. 381–394. <https://doi.org/10.1530/JOE-16-0610>
- Mateus, A. P. – Costa, R. – Gisbert, E. – Pinto, P. I. S. – Andree, K. B. – Estévez, A. – Power, D. M. (2017b): Thermal imprinting modifies bone homeostasis in cold-challenged sea bream (*Sparus aurata*). *Journal of Experimental Biology*, 220. 3442–3454. <https://doi.org/10.1242/jeb.156174>
- Mateus, A. P. – Costa, R. A. – Sadoul, B. – Bégout, M.-L. – Cousin, X. – Canario, A. VM. – Power, D. M. (2023a): Thermal imprinting during embryogenesis modifies skin repair in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Fish & Shellfish Immunology*, 134. 108647. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2023.108647>
- Mateus, A. P. – Costa, R. A. – Herrero, J. J. – Sadoul, B. – Bégout, M. L. – Cousin, X. – Canario, A. V. M. – Power, D. M. (2023b): The impact of egg thermal regimes on the response to food deprivation and refeeding in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquaculture*, 575. 739806. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2023.739806>
- McCoy, D. – McManus, M. A. – Kotubetey, K. – Kawelo, A. H. – Young, C. – D'Andrea, B. – Ruttenberg, K. C. – Alegado, R. 'Aolani. (2017): Large-scale climatic effects on traditional Hawaiian fishpond aquaculture. *PLoS ONE*, 12. e0187951. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0187951>
- Miller, G. M. – Kroon, F. J. – Metcalfe, S. – Munday, P. L. (2015): Temperature is the evil twin: Effects of increased temperature and ocean acidification on reproduction in a reef fish. *Ecological Applications*, 25. 603–620. <https://doi.org/10.1890/14-0559.1>
- Miranda, L. A. – Chalde, T. – Elisio, M. – Strüssmann, C. A. (2013): Effects of global warming on fish reproductive endocrine axis, with special emphasis in pejerrey *Odontesthes bonariensis*. *General and Comparative Endocrinology*, 192. 45–54. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2013.02.034>

- Moritz, C. – Agudo, R. (2013): The future of species under climate change: Resilience or decline? *Science*, 341. 504–508. <https://doi.org/10.1126/science.1237190>
- Müller, T. – Bógó, B. – Ferincz, Á. – Horváth, J. – Staszny, Á. – Weiperth, A. – Ivánovics, B. – Lente, V. – Specziár, A. – Urbányi, B. (2022): A kivétel erősíti a szabályt? Hévizi törpenővű vadponty egyedi ivarérese és ivása. XLVI. Halászati Tudományos Tanácskozás, 2022. május 25-26. Szarvas. Összefoglalók 105–106. <http://real.mtak.hu/143423/>
- Muniz, I. P. (1990): Freshwater acidification: Its effects on species and communities of freshwater microbes, plants and animals. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 97. 227–254. <https://doi.org/10.1017/S0269727000005364>
- Ospina-Álvarez, N. – Piferrer, F. (2008): Temperature-dependent sex determination in fish revisited: Prevalence, a single sex ratio response pattern, and possible effects of climate change. *PLoS ONE*, 3(7), e2837. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0002837>
- Pankhurst, N. W. – King, H. R. (2010): Temperature and salmonid reproduction: Implications for aquaculture. *Journal of Fish Biology*, 76. 69–85. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02484.x>
- Pongrácz, R. – Bartholy, J. – Miklós, E. (2011): Analysis of projected climate change for Hungary using ensembles simulations. *Applied Ecology and Environmental Research*, 9. 387–398.
- Pongrácz, R. – Pieczka, I. – Bartholy, J. (2013a): A várható éghajlatváltozás dinamikus modelleredmények alapján: Csapadék. In J. Bartholy & R. Pongrácz (Eds.), *Klímváltozás* (pp. 145–163). Budapest, ELTE TTK FFI Meteorológiai Tanszék. <https://ttk.elte.hu/dstore/document/874/book.pdf>
- Pongrácz, R. – Pieczka, I. – Bartholy, J. (2013b): A várható éghajlatváltozás dinamikus modelleredmények alapján: Hőmérséklet. In J. Bartholy & R. Pongrácz (Eds.), *Klímváltozás* (134–144). ELTE TTK FFI Meteorológiai Tanszék. <https://ttk.elte.hu/dstore/document/874/book.pdf>
- Prechtel, A. R. – Coulter, A. A. – Etchison, L. – Jackson, P. R. – Goforth, R. R. (2018): Range estimates and habitat use of invasive silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix*): Evidence of sedentary and mobile individuals. *Hydrobiologia*, 805. 203–218. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3296-y>
- Ream, R. A. – Theriot, J. A. – Somero, G. N. (2003). Influences of thermal acclimation and acute temperature change on the motility of epithelial wound-healing cells (keratocytes) of tropical, temperate and Antarctic fish. *Journal of Experimental Biology*, 206. 4539–4551. <https://doi.org/10.1242/jeb.00706>
- Regier, H. A. – Holmes, J. A. – Pauly, D. (1990): Influence of temperature changes on aquatic ecosystems: An interpretation of empirical data. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119. 374–389. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119<0374:IOTCOA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0374:IOTCOA>2.3.CO;2)
- Reid, G. K. – Gurney-Smith, H. J. – Marcogliese, D. J. – Knowler, D. – Benfey, T. – Garber, A. F. – Forster, I. – Chopin, T. – Brewer-Dalton, K. – Moccia, R. D. – ... Silva, S. D. (2019): Climate change and aquaculture: Considering biological response and resources. *Aquaculture Environment Interactions*, 11. 569–602. <https://doi.org/10.3354/aei00332>
- Reusch, T. B. H. – Wood, T. E. (2007): Molecular ecology of global change. *Molecular Ecology*, 16. 3973–3992. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03454.x>
- Riahi, K. – van Vuuren, D. P. – Kriegler, E. – Edmonds, J. – O'Neill, B. C. – Fujimori, S. – Bauer, N. – Calvin, K. – Dellink, R. – Tavoni, M. (2017): The sShared socioeconomic pathways and their energy, land use, and greenhouse gas emissions implications: An overview. *Global Environmental Change*, 42. 153–168. <https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2016.05.009>
- Ribas, L. – Liew, W. C. – Díaz, N. – Sreenivasan, R. – Orbán, L. – Piferrer, F. (2017): Heat-induced masculinization in domesticated zebrafish is family-specific and yields a set of different gonadal transcriptomes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, 114. E941–E950. <https://doi.org/10.1073/pnas.1609411114>
- Scharsack, J. P. – Franke, F. (2022): Temperature effects on teleost immunity in the light of climate change. *Journal of Fish Biology*, 101. 780–796. <https://doi.org/10.1111/jfb.15163>

- Servili, A. – Canario, A. V. M. – Mouchel, O. – Muñoz-Cueto, J. A. (2020): Climate change impacts on fish reproduction are mediated at multiple levels of the brain-pituitary-gonad axis. *General and Comparative Endocrinology*, 291. 113439. <https://doi.org/10.1016/j.ygcen.2020.113439>
- Shuter, B. J. – Meisner, J. D. (1992): Tools for assessing the impact of climate change on freshwater fish populations. *GeoJournal*, 28. 7–20. <https://doi.org/10.1007/BF00216402>
- Sparks, M. M. – Westley, P. A. H. – Falke, J. A. – Quinn, T. P. (2017): Thermal adaptation and phenotypic plasticity in a warming world: Insights from common garden experiments on Alaskan sockeye salmon. *Global Change Biology*, 23. 5203–5217. doi:10.1111/gcb.13782
- Specziár, A. – Staszny, Á. – Horváth, Á. – Urbányi, B. – Müller, T. (2013): A hévízi törpenövésű magyar vadponty populációbiológiai és morfológiai vizsgálata (2007-2013). XXXVII. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas, 2013. május 22-23. <http://real.mtak.hu/28927/>
- Strüssmann, C. A. – Conover, D. O. – Somoza, G. M. – Miranda, L. A. (2010): Implications of climate change for the reproductive capacity and survival of New World silversides (family Atherinopsidae). *Journal of Fish Biology*, 77. 1818–1834. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2010.02780.x>
- Strüssmann, C. A. – Saito, T. – Usui, M. – Yamada, H. – Takashima, F. (1997): Thermal thresholds and critical period of thermolabile sex determination in two atherinid fishes, *Odontesthes bonariensis* and *Patagonina hatcheri*. *Journal of Experimental Zoology*, 278. 167–177. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19970615\)278:3<167::AID-JEZ6>3.0.CO;2-M](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19970615)278:3<167::AID-JEZ6>3.0.CO;2-M)
- Teixeira-de Mello, F. – Meerhoff, M. – Pekcan-Hekim, Z. – Jeppesen, E. (2009): Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 54. 1202–1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02167.x>
- Tonn, W. M. (1990): Climate change and fish communities: A conceptual framework. *Transactions of the American Fisheries Society*, 119. 337–352. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1990\)119<0337:CCAFCA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1990)119<0337:CCAFCA>2.3.CO;2)
- Trenberth, K. E. (2018): Climate change caused by human activities is happening and it already has major consequences *Journal of Energy & Natural Resources Law*, 36. 463-481. <https://doi.org/10.1080/02646811.2018.1450895>
- Uchida, D. – Yamashita, M. – Kitano, T. – Iguchi, T. (2004): An aromatase inhibitor or high water temperature induce oocyte apoptosis and depletion of P450 aromatase activity in the gonads of genetic female zebrafish during sex-reversal. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 137. 11–20. [https://doi.org/10.1016/S1095-6433\(03\)00178-8](https://doi.org/10.1016/S1095-6433(03)00178-8)
- Valdivieso, A. – Ribas, L. – Monleón-Getino, A. – Orbán, L. – Piferrer, F. (2020): Exposure of zebrafish to elevated temperature induces sex ratio shifts and alterations in the testicular epigenome of unexposed offspring. *Environmental Research*, 186. 109601. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2020.109601>
- Valdivieso, A. – Wilson, C. A. – Amores, A. – da Silva Rodrigues, M. – Nóbrega, R. H. – Ribas, L. – Postlethwait, J. H. – Piferrer, F. (2022): Environmentally-induced sex reversal in fish with chromosomal vs. polygenic sex determination. *Environmental Research*, 213. 113549. <https://doi.org/10.1016/j.envres.2022.113549>
- Varga, D. – Müller, T. – Specziár, A. – Fébel, H. – Hancz, C. – Bázár, G. – Urbányi, B. – Szabó, A. (2013): A note on the special fillet fatty acid composition of the dwarf carp (*Cyprinus carpio carpio*) living in thermal Lake Hévíz, Hungary. *Acta Biologica Hungarica*, 64. 34–44. <https://doi.org/10.1556/abiol.64.2013.1.4>
- Varga, D. – Müller, T. – Specziár, A. – Hancz, C. – Szabó, A. (2011): A hévízi törpenövésű vadponty zsírsavösszetétele. XXXV. Halászati Tudományos Tanácskozás, Szarvas, 2011. május 25.-26., 31-32.
- Weber, M. J. – Hennen, M. J. – Brown, M. L. – Lucchesi, D. O. – St. Sauver, T. R. (2016): Compensatory response of invasive common carp *Cyprinus carpio* to harvest. *Fisheries Research*, 179. 168–178. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2016.02.024>

- Wilsey, C. B. – Lawler, J. J. – Maurer, E. P. – McKenzie, D. – Townsend, P. A. – Gwozdz, R. – Freund, J. A. – Hagmann, K. – Hutten, K. M. (2013): Tools for assessing climate impacts on fish and wildlife. *Journal of Fish and Wildlife Management*, 4(1), 220–241. <https://doi.org/10.3996/062012-JFWM-055>
- Wilson, C. A. – High, S. K. – McCluskey, B. M. – Amores, A. – Yan, Y. – Titus, T. A. – Anderson, J. L. – Batzel, P. – Carvan, M. J. – III, Scharl, M. – Postlethwait, J. H. (2014): Wild sex in zebrafish: Loss of the natural sex determinant in domesticated strains. *Genetics*, 198. 1291–1308. <https://doi.org/10.1534/genetics.114.169284>

Érkezett: 2023. július

Szerzők címe: Orbán L. – Molnár T. – Szeverényi I.

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Akvakultúra és
Környezetbiztonsági Intézet, Alkalmazott Halbiológiai Tanszék

Authors' address: Department of Applied Fish Biology, Institute of Aquaculture and Environmental
Safety, Hungarian University of Agriculture and Life Sciences
H-8360 Keszthely, Deák Ferenc utca 16.
Orban.Laszlo@uni-mate.hu

Somfalvi-Tóth K..

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Növénytermesztési-tudományok
Intézet, Agronómia Tanszék

Department of Agronomy, Institute of Agronomy, Hungarian University of
Agriculture and Life Sciences
H-7400 Kaposvár, Guba Sándor utca 40.

Müller T.

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Akvakultúra és Környezetbiztonsági
Intézet, Természetesvízi Halökológiai Tanszék

Department of Freshwater Fish Ecology, Institute of Aquaculture and Environmental
Safety, Hungarian University of Agriculture and Life Sciences
H-2100 Gödöllő, Páter Károly utca 1.

Kovács B.

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Akvakultúra és Környezetbiztonsági
Intézet, Molekuláris Ökológiai Tanszék

Department of Molecular Ecology, Institute of Aquaculture and Environmental
Safety, Hungarian University of Agriculture and Life Sciences
H-2100 Gödöllő, Páter Károly utca 1.

Horváth Á. – Urbányi B.

Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem Akvakultúra és Környezetbiztonsági
Intézet, Halgazdálkodási Tanszék

Department of Aquaculture, Institute of Aquaculture and Environmental Safety,
Hungarian University of Agriculture and Life Sciences
H-2100 Gödöllő, Páter Károly utca 1.