



## Az édesvízi angolnák (*Anguilla* sp.) szaporodásának környezeti szabályozása

### Environmental regulation of reproduction of freshwater eels (*Anguilla* sp.)

Horváth L.<sup>1</sup>, Mézes M.<sup>2</sup>, Bodnár Á.<sup>1</sup>, Csorbai B.<sup>1</sup>, Urbányi B.<sup>1</sup>, Müller T.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Szent István Egyetem, Halgazdálkodási Tanszék, Gödöllő

<sup>2</sup>Szent István Egyetem, Takarmányozástani Tanszék, Gödöllő

**Kulcsszavak:** fény, dopamin, vándorlás

**Keywords:** light, dopamine, migration

#### Abstract

Some of the eel species (Anguillidae) currently living in the World are able to live in freshwater but their ancestors were exclusively marine fish. These eurhaline eels simultaneously specialized to photophobic lifestyles in their evolution. Their advanced and sensitive visual organs also play an important role in controlling even reproductive maturation that is decisive for species maintenance.

These species with flexible adaptation properties reproduce in tropical oceanic environments. After several years of larval stage, their organs modify and are able for freshwater osmoregulation after the first metamorphosis. The silver eels accumulate large fat reserves in the continental water which is poor in predators but rich in nutrients, and start to migrate back for reproduction into tropical ocean. In the postponement of presumably unsuccessful freshwater reproduction, a light-acting neurotransmitter compound named dopamine inhibits the synthesis and release of gametogenesis-stimulating pituitary hormones, so the eels in freshwater stay in prepubertal stage.

Gametogenesis is re-started during migration to the reproduction place when eels swim for a long time (more than 6 months) in a light-limited cold oceanic environment. As a result of migration (swimming), cortisol is synthesized and released in the adrenal glands of eels, from which steroid hormone regulating reproduction can also be produced. Eyes are particularly sensitive to high-energy short-wavelength blue light. In the deep oceans, only the blue light can penetrate to deep layers where migrating eels are swimming. Blue light can transmit through the eye also promotes cortisol production. The eye light sensitivity is so great that it can detect the very low-light phase changes of the Moon. The eel is a photophobic organism, so they spawn in the nature always under the lightless New Moon phase.

#### Kivonat

A jelenleg élő angolna fajok egy része (*Anguillidae*) édesvízben is képes élni, őseik azonban kizárólag tengeri halfajok voltak, és az evolúció során az eurihalín tulajdonság mellett, fénykerülő (fotofób) életmódra specializálódtak. Fejlett és érzékeny látószervüknek a látás és a fényérzékelés mellett a szaporodás szabályozásában is nagy szerepe van. Ezek a rugalmas alkalmazkodásra képes halfajok trópusi óceáni környezetben szaporodnak, majd több évig tartó lárvaszakasz után, szervezetük az első metamorfózist követően alkalmassá válik az édesvízi ozmoregulációra. A szárazföldek táplálékban gazdag és ragadozóiban szegény vizeiben a megfelelő zsírtartalékot felhalmozó ezüstangolnák szaporodásra visszaindulnak a trópusi óceáni ivóhelyekre. Az édesvízi szaporodás megelőzésében nagy szerep jut egy fény hatására aktiválódó neurotranszmitter vegyületnek, a dopaminnak, amely gátolja a gametogenezist serkentő (hipofízis) hormonok termelését és elválasztását, ezért az angolnák az édesvizekben prepubertás állapotban maradnak. A gametogenezis újraindulására az ivóhelyekre történő vándorlás időszaka (több mint 6 hónap) alatt kerül sor, amikor az angolnák hosszú ideig úsznak fényszegény, hideg, óceáni környezetben. A vándorlás (úszás) hatására kortizon termelődik az angolnák mellékveséjében, amelyből a szaporodási folyamatokat szabályozó nemi hormonok is keletkezhetnek. Az angolnák szemé különösen érzékeny a rövid hullámhosszúságú, nagy energiájú kék fényre. A mély óceánokban az angolna vándorlás mély színtereire csak a kék fény képes lehatolni. A szemem keresztül érzékelt kék fény szintén elősegíti a kortizon termelést. Az angolnaszem fényérzékenysége olyan nagyfokú, hogy képes észlelni még a Hold igen fényszegény fázisváltásait is. Az angolna fotofób organizmus, ezért az ívásra a természetben mindig a fénymentes újhold fázis alatt kerül sor.

### Az angolna életciklusa

Az európai angolna (*Anguilla anguilla* (Linnaeus, 1758)) hazánk halfaunájának e misztikus életű tagja a különleges életciklusú katadrom, eurihalin halak csoportjába tartozik, melyek mind édesvízi mind tengeri iontartalom mellett képes táplálkozni és gyarapodni. Több faj közülük veszélyeztetett. A kis létszámú csoport az összes Csontoshal (Teleostei) mintegy 3-5 %-át alkotja (Edwards & Marshall, 2013). Állományaik drasztikus csökkenése miatt 2008-ban felkerült az IUCN (International Union for Conservation on Nature and Natural Resources – Nemzetközi Természetvédelmi Unió) Vörös Listájára, méghozzá a különösen veszélyeztetett kategóriába („critically endangered”).

Napjaink Elopomorpha taxonjába (tarponok és angolnák öregrendje) tartozó angolnák (Chen et al. 2014) evolúciójuk során a fénykerülő életmódra specializálódtak. Elsődlegesen zoofágok, azaz táplálékuk nagy részét halak és vízi, elsősorban bentikus makroinvertebráták, alkotják, de a nekrofágia, az elpusztult állatok tetemeit fogyasztó táplálkozási mód sem idegen számukra (Tyler 2003). A mai angolnák ősei az Eocénben vagy korábban jelenhettek meg (Aoyama & Tsukamoto 1997) és fotofób bentikus életmódjuk ennek a földtörténeti kornak a nagy kihalási időszakában rögzülhetett, amikor bőséges táplálékforrás állt rendelkezésükre. A korabeli ősi angolnaszerű élőlények a mély óceánokban éltek, tehát a mai angolnák ősei kivétel nélkül tengeri élőlények voltak (Nelson 1994, Inoue et al. 2010). Ebben az ősi halcsoportban ekkor alakulhattak ki azok a tulajdonságok, amelyek sikeres túlélőkként átmentették az angolnák őseit a későbbi korokba a nagyon lassan változó óceáni környezetben. A későbbi korokban ebből az eredetileg sztenohalin (olyan szervezet, amely csak egy adott vagy attól kismértékben különböző sótartalmú vízben tud életben maradni) tengeri halcsoportból alakult ki az Anguilliformes rend, amelyből kivált egy limitált létszámú csoport, az ún. édesvízi angolna (*Anguilla*) genus, amelybe a jelenleg elfogadott álláspont szerint 19 faj tartozik (Aoyama 2009). Ezek az életük bizonyos szakaszában édesvizekben is élni képes angolna fajok azonban megtartották ősi ivóhelyeiket a trópusi óceánokban. A szaporodást követően lárváik pelagikus életmódot folytatnak. Táplálékukat az „óceáni hó”-nak nevezett táplálékforrásból szerzik, amely parányi tengeri lények elhalt maradványaiból, tengeri algákból és a szerves törmeléken szaporodó sósvízi baktériumokból áll (Miller 2009). A leptocephalus lárvák, fajtól függően, akár éveig is növekednek az óceánban, miközben a tengeri áramlatokkal lassan sodródva jutnak el a szárazföldek folyótorkolatokhoz (Tsukamoto et al. 2003).

Amikor a fejlett angolnaivadékok megérkeznek azokhoz az édesvízi folyótorkolatokhoz, ahol szüleik az édesvízi életszakasz végén beléptek a tengerbe, rövid ozmotikus adaptációt és metamorfózist követően alkalmassá válnak az édesvízi ozmoregulációra. Ezután állományuk egy része a kevert (brakk) vízben helyben marad (fakutatív katadromia - Tsukamoto et al. 1998), míg más része felvándorol a bőséges táplálékot biztosító és a tengeri élőhelyeknél kisebb predációs kockázatú édesvízi élőhelyekre (Muck 1976). Itt, elsősorban a táplálék ellátottságtól függően, 5-20 évet, esetleg még hosszabb időt töltenek el (van Ginneken & Maes 2005). Különböző angolna populációkban gyűjtött adatok szerint Európa édesvizeiben az európai angolnák átlagosan 5-50 évet töltenek el (ICES. 2009). Ez alatt az idő alatt növekednek és testszöveikben zsírt és fehérjéket halmoznak fel. Ebből fedezik az ivóhelyre történő visszavándorlás és azzal párhuzamos a gaméta fejlődés, valamint az óceáni ozmoregulációhoz szükséges energia szükségletet (Van Ginneken et al. 2007).

Amikor az édesvizekben az angolnák szervezetében már elegendő mennyiségű energia raktározódott, akkor hormonális hatásokra (tiroxin, kortizon - Palstra et al. 2009) az angolnák ezüstangolnaként vándorolni kezdenek az ősi ivóhely felé. Ebben az angolnát az a mágneses iránytű segíti, amely kijelöli a vándorlás irányát (Durif et al. 2013). E témával ebben a dolgozatban részletesebben nem foglalkozunk.

Az édesvízi életciklus, ivarilag éretlen, nem vándorló- úgynevezett bronzangolna fázisból fokozatosan ezüstangolna fázisba átalakuló egyedeket elsősorban a mellékvese által termelt

glükokortikoid hormon, a kortizon, megnövekedett szintje készletre mozgásra, azaz vándorlásra, de utóbbira a fényviszonyok is hatással vannak. Az angolnák annyira érzékenyek a fényviszonyok változásaira, hogy még a gyenge fényintenzitású holdfázisok változó fényerejét is képesek érzékelni, és mint erőteljesen fotofób élőlények, a legkevesebb fényt kibocsájtó holdfázis, az újhold, időszakában kezdik meg vándorlásukat az édesviziekből az óceáni ívóhelyek irányába. A szakirodalomban ezt nevezik újhold hipotézisnek (Tsukamoto et al. 2003). Japán kutatók kísérletesen is bizonyították, hogy a farmokon nevelt, vándorlásra kész, ezüstangolnák mozgási aktivitása újhold idején jelentősen megnövekszik (Sudo et al. 2014).

A szaporodási vándorlás célja az atlanti angolnafajok az európai angolna és az amerikai angolna (*A. rostrata* (Lesueur, 1817)) esetén a Sargasso tenger 17 °C-os hőmérsékleti izoterma vonallal behatárolt ősi trópusi ívóhelyeinek elérése (részletesen lásd később). A szintén alaposan kutatott japán angolna (*A. japonica* Temminck & Schlegel, 1846) ívásra a Csendes-óceáni Mariana-árok mentén húzódó óceáni hegyvonulat ívóhelyeire vándorol, ahol a hőmérséklet magasabb, 20-21 °C (Tsukamoto et al. 2011).

A misztikus életű édesvízi angolna fajok ívási vándorlásának és az ívóhelyeken történő szaporodásának környezeti szabályozása részben már ismert, vannak azonban olyan részfolyamatok, amelyekről az információk jelenleg még hézagosak, emiatt nehezen értelmezhetők.

Az alábbiakban kísérletet teszünk a vonatkozó szakirodalmi információk, illetve más taxonok analog életfolyamataira vonatkozó ismeretek alapján az angolna fajok bonyolult és jelenleg még nem minden részletében feltárt ívási vándorlására, illetve szaporodására gyakorolt környezeti szabályozásának magyarázatára.

Ennek során elkülönítetten elemezzük a szaporodási vándorlás megkezdése előtti, a vándorlás alatti, és az ívóhelyre történő megérkezés utáni eseményeket, és a szaporodással összefüggő folyamatokat befolyásoló környezeti tényezők feltételezett hatásait.

### **A szaporodási folyamat első szakasza, a fényklíma hatásai az édesvízben az ívási vándorlás előtti időszakban**

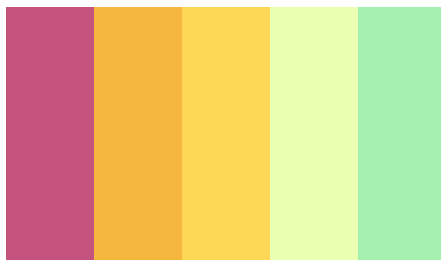
A *leptocephalus* lárvák édesvízi adaptációját, az első metamorfózist, követően megkezdődik a fiatal angolnák édesvízi életszakasza, ahol az édesviziek fényklímája a szaporodási folyamatokat szabályozó neurohormonális folyamatok erőteljes gátlásán keresztül döntően befolyásolja az angolnák ivari folyamatait. A fényviszonyok szaporodást gátló hatása összefügg az angolnák rendkívüli fényérzékenységgel, amelyért a szervezetben több szervben megtalálható, nagyszámú dopamint termelő sejtcsoport tehető felelőssé. Az angolnák számos szervében (hipotalamusz, szaglóhám, retina, stb.) található olyan sejtek, sejtcsoportok, amelyek a dopamint, egy elsősorban gátló hatású neurotranszmitter vegyületet termelnek nagy mennyiségben. Ennek a multi funkciós hatású vegyületnek az egyik fontos feladata a gerincesek idegrendszerében a neuronok közötti szinapszisokban az ingerület-továbbítás. A dopaminnak azonban emellett számos más élettani szerepe is van. Ezek közül a továbbiakban a neuroendokrin rendszer egyes elemeire gyakorolt, a témánkat is érintő, reprodukciót befolyásoló hormonális hatásával foglalkozunk.

A dopaminnak nemcsak a katadrom eurihalín angolna fajoknál, hanem az élővilágban többségben lévő sztenohalín, édesvízi és tengeri halfajoknál is szerepe van a szaporodási folyamat szabályozásában. Az egyféle, vagy édesvízi, vagy tengeri víztípushoz alkalmazkodott sztenohalín halfajokban is megtalálható a hipotalamusz vegetatív magvaiban a dopamin termelésért felelős sejttípus, azonban a dopamin szerepe az ingerület átvitel mellett csak a szaporodás végső éréseinek kismértékű korlátozására terjed ki (Peter et al. 1988). A szaporodásra felkészült sztenohalín halfajoknál az érett gaméták (elsősorban az oociták) aktiválódása nem automatikus folyamat, mint az állandó testhőmérsékletű (homoioterm) nőivarú emlősök többségénél, hanem erre csak akkor kerül sor, ha az utódok túlélésének a legnagyobb esélyt nyújtó ívási környezet kialakul (Horváth et al. 2009).

Amennyiben a speciális, komplex hatású ívási környezet nem minden tényezője optimális szintű (pl. az alacsonyabb víz hőmérséklet nem kedvez az érzékeny utódok túlélésének) a sztenohalin halfajoknál az ideális ívási környezet kialakulásáig (pl. a víz hőmérséklet emelkedéséig) az érett oociták kényszernyugalmi állapotban maradnak. Ennek a kényszernyugalmi állapotnak a fenntartásában vesz részt a dopaminerg gátlás. Az érzékszerveken keresztül érkező kedvezőtlen ingerek, idegi impulzusok aktiválják a dopamin termelést, ami blokkolja a gonadotrop releasing hormon (GnRH) és ezen keresztül a hipofízis gonadotrop hormonjainak (GtH) szintézisét és felszabadulását (Vidal et al. 2004). Ez a blokkoló hatás megakadályozza a halakat abban, hogy az ívási környezeten kerüljön sor, ahol az érzékeny és jórészt szülői gondoskodásban nem részesülő utódoknak nincs, vagy csak alacsony lenne a túlélési esélye. A sztenohalin halfajoknál ezért a dopamin gátlást adultspecifikus jelenségként, csak a már ivarérett halaknál jelentkező gátló hatásként értékeljük (Van Ginneken & Maes, 2005).

Ezzel a sztenohalin halfajoknál az ivari érés utolsó szakaszában működő gátló hatással szemben, az eurihalin angolna fajok esetén bizonyított, hogy erőteljes duális dopamin gátlás már az édesvízi fázisban, a prepubertas állapotban leállítja a GnRH-nak és a GtH-nak, a szaporodási folyamatot serkentő hormonoknak a termelését. Ezért az édesvizekben az angolnák mindig éretlen (prepubertas) állapotban maradnak, függetlenül, hogy mennyi ideig élnek és bármekkora is növekednek (Dufour et al. 1988).

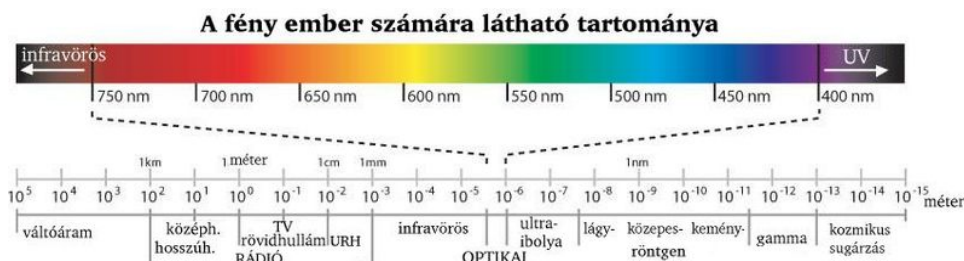
Az utóbbi évek kutatásai alapján kiderült, hogy a gerincesek látószervein keresztül ható fényklímának a látható fény spektrum középső tartományában található sugarai (vöröstől a sárgán keresztül a világos zöldig- 1. ábra) aktiválják leginkább a dopamin termelést és elválasztást. Ezek a dopamin termelést serkentő színek az édesvizek fényklímájában (a teljes fehér fény spektrumon belül) mindig jelen vannak, tehát az édesvizekben élő angolnák szervezetében állandóan magas szinten hat a dopamin gátlás, még a fénymentes éjszakai időszakban is. Ez a fénymentes napszakban is ható gátlás viszont csak akkor érvényesülhet, ha a dopamin lebomlási ideje hosszú, mert a dopamin szintnek éjszaka, azaz a fénymentes időszakban is el kell érnie a gátló hatáshoz szükséges szintet. Feltevésünk szerint tehát a dopaminszint a szervezetben nem egyenletes ugyan, de még éjjel is elegendően magas ahhoz, hogy a reprodukív folyamatokat szabályozó hipotalamusz és hipofízis hormontermelését és leadását meggátolja már a gaméták első meiotikus osztódásának kezdetétől. A dopamin gátló hatására emiatt az angolnákban a gaméták fejlődése már az oocitogenezis kezdetén, közvetlenül a mitotikusan osztódó oogoniumok proliferációját követően megáll. Ennek következtében tehát az édesvízi életfázisban az angolnák prepubertas állapotban maradnak. Példaként említhetők a Balatonban élő angolnák, amelyek legkevesebb 26 évesek, mivel a legutolsó üvegangelna telepítésre 1991-ben került sor (Molnár et al. 1991, Ács et al. 2013), ennek ellenére gamétáik még mindig fejletlenek, oocitáik mindössze 80-150 mikron méretűek (Müller et al. 2003).



1. ábra. A dopaminelválasztást leghatékonyabban aktiváló színek a színspektrumon belül. Az összes színt magába foglaló fehér fény az intenzitásától függően, természetes úton aktiválja a dopamintermelést  
 Fig. 1. Colors within the full color spectrum that effectively activate dopamine production. The intensity of white light that contains the whole color spectrum naturally activates the dopamine synthesis

Emlősök esetében a fénynek a dopamin aktivációjára gyakorolt hatásával kapcsolatban az utóbbi években számos ismeret született. Amennyiben ez érvényes az angolnára is, úgy ezek a színek (és a fehér fény is), aktiválják a nagyszámú dopamin termelő sejtet, amely magyarázhatja a jó fényellátású édesvizekben a gametogenezist gátló hormonális élettani folyamatokat.

Ezek a hosszabb hullámhosszú színek azonban a mély óceánban már a felsőbb vízrétegekben elnyelődnek, tehát nem jutnak le a mélyben vándorló angolnákhöz, a dopamin aktiválás tehát az óceáni életszakaszban minden valószínűség szerint már hiányzik, vagy csak rendkívül alacsony intenzitású.



2. ábra. A látható fény spektruma. A 750 nm-nél hosszabb infravörös (IR) és a 450 nm-nél rövidebb ultraibolya (UV) hullámhosszú fény az élőlények többsége számára láthatatlan (http 1)

Fig. 2. The spectrum of visible light. Infrared (IR), over 750 nm, and ultraviolet (UV), shorter than 450 nm wavelengths are invisible to most of the organisms

Az emberi szem számára látható fény spektrum a 390–750 nm (esetleg 400–700 nm) közötti hullámhossz-tartományt öleli fel.

Ha viszont a dopamin aktiválódását elősegítő fényhatás tartósan hiányzik, akkor az angolnák neuroendokrin rendszerében a dopamin gátlás fokozatosan megszűnik, így a gametogenezis újraindulásának meglennének a fiziológiai feltételei. Úgy tűnik azonban, hogy a gátlás megszűnése önmagában még nem elegendő a folyamatok újraindulásához, hanem ahhoz egyéb serkentő hatás(ok)ra is szükség van.

A víz alatti sötét barlangokban élő, tehát dopamingátlás nélküli, angolnák esetében is elmaradhat a gonádféjlődés, mert hiányzik ugyan a dopamin gátlás, ugyanakkor hiányzik a gonádok fejlődésére serkentően ható stimulus is a hideg és ingerszegény környezetben.

Melyek lehetnek azok a környezeti stimulusok, amelyek újra elindíthatják a korábban blokkolt reproduktív folyamatokat egy olyan életszakaszban, amikor a táplálkozás, mint energiaforrás szünetel? Ennek a kérdésnek a feltárásához át kell tekintenünk az angolnák vándorlása alatt bekövetkező, mérésekkel igazolt, eseményeket, és az óceánban ható környezeti (elsősorban fény-) viszonyokat.

A vándorlásra felkészült ezüstangolnák a korábbi édesvízi élőhelyeikről összetett belső (zsírtartalék) és külső környezet (holdfázisok fényviszonyai) hatásra elindulnak ősi trópusi szaporodási területeik irányába. Amikor az ezüstangolnák, hosszabb-rövidebb édesvízi vándorlást követően, elérik a felsős folyótorkolatokat beszüntetik a táplálkozást és elkezdzenek tengervizet nyelni. A sósvízi környezethez történő ozmoregulációhoz a kopoltyúhámban található kétféle („A” és „B” típusú) ionociták (korábbi nevükön sósejtek) közül a tengeri ozmotikus szabályozáshoz szükséges „A” típusú ionociták kerülnek túlsúlyba, majd megkezdődik a mélytengeri vándorlás a szervezet kortizon szintjének jelentős megnövekedése mellett (Rankin 2009, McCormick 2011). A kontinentális talapzat elhagyása után a gyorsan mélyülő tengerben az angolnák a korábbi édesvízi élőhelyektől teljesen eltérő fényviszonyok közé kerülnek. Az óceáni mélységekben ugyanis a fényintenzitás a sekély édesvizek fényviszonyaihoz képest nagyságrendekkel kisebb, óriási a különbség mind a fényklíma összetételét, mind a fény energia tartalmát illetően. Az angolnák ugyanis az óceánban nem a felszín közelében, hanem több száz méteres

mélységben, nagy hidrosztatikai nyomás alatt, a magas kortizonszint mozgást aktivizáló hatására folyamatosan úszva vándorolnak. A vándorlás során, a fénykerülés miatt, nappal lemerülnek 5-600 m mélységbe, átlépnek a metalimnion rétegbe (váltóréteg), míg az éjszakai órákban feljebb emelkednek 150-200 m-ig, a kissé melegebb, de még mindig csak 10-12 C°-os epilimnion vízrétegbe (fedőréteg). Az óceánokban, ellentétben a hőrétegzett édesvizekkel, ahol a metalimnion gyakran csak néhány méter kiterjedésű (Sebestyén 1963, Felföldy 1981), az óceánokban az áramlatoktól befolyásolva akár 1000 m is lehet (Czelnai 1999). A metalimnionban a minimális fényintenzitás miatt asszimiláció már nincs, vagy csak alig, ezért az oxigénszint is alacsony, amit csak az áramlatok keverő hatása növelhet. Mint említettük, a 10-12 C°-os hőmérsékleten már nincs kimutatható ivarsejt fejlődés az angolnák esetében. A gametogenezis anyagcsere eredetű szünetelése, illetve alacsony szintje, a vándorlásban lévő halak számára előnyös, ugyanis nem kell nagytömegű ivarszervekkel hónapokig vándorolniuk (van Ginneken & Meas 2005). Ebben a környezetben a lelassult, vagy szünetelő, ivarsejt fejlődésben szerepet játszik továbbá a magas kortizon szint is, mivel kimutatták, hogy a kortizonnak is gátló hatása lehet a gonadotrop hormonok termelésére (Dufour et al. 2003), ezen keresztül pedig a szexuáliszteroidok szintézisére, ezért az ivarszervek fejlődése folyamatos gátlás alatt van. Ez a fajta, részben metabolikus részben hormonális eredetű, részleges gametogenezis gátlás azonban különbözik a korábban tárgyalt teljes mértékű dopamin gátlástól, mert alacsony anyagcserezsint mellett bizonyos alacsony szintű, strukturális gametogenezisnek nevezhető fejlődés mégis jelen van (az oociták kismértékű méretbeli növekedése, a folliculáris tok többrétegűvé válása, a citoplazma vakuolizációja stb.), amit mesterséges úsztatásos kísérletekkel is igazoltak. Több hónapos, körcsatornában történő, úsztatást követően például szignifikáns mértékű gaméta fejlődést detektáltak, a folyamat azonban megállt a 4-5 %-os Gonado Szomatikus Index (GSI) elérésekor (van Ginneken et al. 2007, Palstra et al. 2007). Az úsztatás alatt vitellogenezisre, azaz nagymértékű szikberakódásra, már nem került sor (Palstra et al. 2010). A nagyarányú sejtnövekedéshez feltevésünk szerint további serkentő hatások, így például az ívóhely eltérő környezeti stimulussai, is szükségesek.

### **Fényexpozíció a vándorlás alatt. A hosszútávú úzás okozta hormonális változások**

Az óceánban vándorló angolnákat érő környezeti hatások szerepének megértéséhez át kell tekintenünk az óceánokban uralkodó mélytengeri fényviszonyokat, ugyanis ezeknek meghatározó szerepe lehet a dopaminerg gátlástól megszabadult angolnák további gametogenezisére, annak részleges blokkolására, majd aktiválódására.

Az óceán felszínére érkező napsugarak közepes, vagy magas napállás esetén 90 %-ban behatolnak az óceán vízébe. Itt legnagyobb részük fokozatosan – és elég gyorsan – kioltódik a felső ~100 m-es rétegben. A kioltódás (extinkció) az óceán vízében két folyamat, a fény elnyelődés (abszorpció) és a fényszóródás (diszperzió) eredménye. Az abszorpció során a fény fotonjainak energiája más energiává, pl. hőenergiává, vagy kémiai energiává (pl. fotoszintézis során szerves molekulák energiájává) alakul át. Az óceán színét a kék fény szóródását követően az óceánból kilépő fény okozza. A felsőbb vízrétegek fotikus zónájában kialakuló, nagy fitoplankton tartalmú, óceáni vizek türkizkék, illetve zöldes árnyalatúak. Természetesen a plankton szervezetek az elnyelődést is jelentősen növelik, tehát jelentősen hozzájárulnak az óceánon belüli fényviszonyok alakításához és az óceán vízének melegítéséhez. A part menti vizekben a fény elnyelődés és szóródás nagyon erős, mert azt számos lebegő részecske (hullámmás által felkevert homok, iszap, folyókból bekerülő szennyezés, plankton stb.) is fokozza.

Az elnyelődés és a szóródás függ a fény hullámhosszától is. A látható fény tartományában a kisebb hullámhosszú, nagyobb energiájú, kék és zöld sugarak kevésbé nyelődnek el, viszont jobban szóródnak, mint a nagyobb hullámhosszú, kisebb energiájú, sárga és vörös sugarak (Práger & Pieczka (2013). A kék fény például ötször olyan jól szóródik, mint a vörös (Czelnai 1999).

A legkisebb elnyelődés a tiszta vízű óceánokban a 460–470 nm körül van, a kék szín tartományában. A víz iontartalma azonban nem befolyásolja az elnyelődést. A 465 nm hullámhosszúságú „óceánkék” fény behatolási mélysége a leginkább átlátszó mélyóceáni vízben eléri a 160 m-t. Általában azonban a 100 m-es mélységben, tengervízben, már teljes sötétség uralkodik (Práger & Pieczka, 2013).

A kék fénynek kimutatható hatása van a Gerincesek kortizon termelésére, egyúttal pedig gátolja a tobozmirigy melatonin termelését (Westland 2017). Az európai angolnák retinájában kétféle csúcserzékeny receptor dominál, az 540-545 nm-zöld, és 435-440 nm kék fény érzékelésére alkalmas csapok formájában (Klooster & Kamermans, 2016). A mélytengeri vándorlás alatt, mint később látni fogjuk, az angolnák, legalábbis a nap bizonyos szakaszában találkozhatnak az óceánok mélyebb vízrétegeibe is eljutó kék fénysugarakkal. Pankhurst (1982) különböző érettségi fokú angolnák szemszerkezetét vizsgálva megállapította, hogy a bronzangolna fázishoz képest a vándorló ezüstangolnák megnövekedett szemében a fotoreceptorok sűrűsége közel konstans, azonban a pálcikák mennyisége nagymértékben megnövekednek, amelyek a szkototipikus (sötétadaptált) látásért felelnek.

Az ezüstangolna vándorlásának megkezdésére ható fényviszonyokat mesterséges környezetben tartott ezüstangolnáknál is vizsgálták, és azt találták, hogy még a nagyon halvány holdfény változása is erősen hat az angolnák vándorlására (Sudo et al. 2014).

Mint a korábbiakban már érintettük, a kék fény által is generált kortizonnak az angolnák életfolyamataira nagyon összetett, esetenként ellentétes, hatása is lehet, amire ma még nem tudunk egyértelmű magyarázatot adni (Shankar & Kulkarni, 2006).

Érdemesnek látszik tehát a kortizonnal kicsit részletesebben is foglalkoznunk. A mellékvese kéregben, halaknál a szuprarenális szerv kortikális állományában, szintetizálódó, hormonhatású szteránvázas vegyületeknek számos formája és funkciója van. A kéregállomány hormonjai a glükokortikoidok, a mineralokortikoidok és a kisebb részben ugyan, de az extragonadalisan termelődő szexuálkortikoidok. A többféle hatású kortizont elsődleges szerepe alapján a glükokortikoid hormonok közé soroljuk, legfontosabb hatása a glükóz anyagcsere, általában az anyagcsere szabályozása. Emellett azonban mineralokortikoid hatással is rendelkezik, amelynek révén az angolnák tengeri ozmoregulációjában is kiemelt szerepe van (McCormick 2011).

A mineralokortikoidok elsősorban a szervezet vízháztartását, ion egyensúlyát (azaz az ozmoregulációt keresztül fenntartott homeosztázist) szabályozzák. Ezek közül a legfontosabb az aldosteron, de a kortizon is hasonló hatással rendelkezik. A mellékvese kéregállományban termelődő hormonok harmadik csoportját a szexuálkortikoidok alkotják, amelyek termelődése azonban a mellékvesében csak másodlagos az ivarmirigyekhez képest.

A szteránvázas hormonokra általánosan jellemző, hogy a szteroid metabolizmusban szerepet játszó enzimek hatására könnyen átalakulnak egymásba. Közös kiindulási (prekurzor) vegyületük a koleszterin, amely az alábbiakban bemutatott példa alapján összetett átalakulásokon mehet keresztül.

Koleszterin – citokróm P450 scc-koleszterin oldallánc bontó liáz enzim, amelynek aktivitását az adrenokortikotrop hormon (ACTH) stimulálja - pregnonolon – 17 alfa OH pregnonolon- citokróm P450 17 alfa hidroxiláz enzim- dehidro epiandroszteron – citokróm P450 17,20 liáz és citokróm P450 11 béta hidroxiláz enzim - androsztendion (szexuáliszteroid prekursor). Az adrosztendion a mellékvesében és az ivarmirigyekben egyaránt szintetizálódó, a szexuáliszteroidok egyik elővegyületét képező vegyület, amely az ivarszervekben, több lépésben, tesztoszteronná alakul, amelyből az aromatáz enzim hatására 17 béta ösztradiol keletkezik. Ebből további enzimatiszta átalakulások hatására az ivarszervekben ösztron, illetve ösztriol keletkezhet (Szilvássy és Timár 2011). Amennyiben feltételezzük, hogy a fenti szintézis útvonalak az angolnában is hasonlóan működnek, akkor felismerhető a kapcsolat a vándorlás okozta mellékvese szteroid szintézis és az ivari folyamatokat stimuláló szexuál-szteroidok között, mivel az endogén tesztoszteron, kísérletesen igazolt módon, pozitív feed back révén serkenti a hipotalamusz GnRH

szintézisét és elválasztását, amely viszont a hipofízis GtH termelését és elválasztását szabályozza. A GtH a reprodukzív folyamatokat szabályozó hormonális tengely kulcshormonja, amely gyorsítja egyrészt a szexuál szteroidok bioszintézisét, következményesen tehát az ivaréresi folyamatokat (Lin et al. 1998).

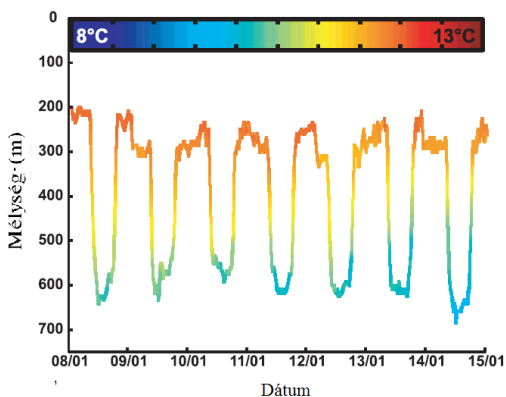
A mellékvesében termelődő kortizonnak számos különböző hatását írták le az európai angolnánál, így például olyan anyagcsere alapú sztrezzhatások kapcsán, mint az éhezés, az energia raktárak mobilizálása a vándorlás során, vagy a gametogenezis energiaigényének fedezése (Palstra et al. 2009) és a tengeri ozmoreguláció eredményeként fennálló stabil homeosztázis. A különböző eredetű stresszhatásokról azonban jól ismert, hogy gátolják a reprodukciós folyamatokat (Van Ginneken et al. 2007).

A folyamatos úszás önmagában is magas kortizon szintet eredményezhet a tengeri ionháttér és változó oldott oxigénszint mellett. Humán vizsgálatok során kísérletesen bizonyították, hogy az erőteljes gyors mozgás (pl. gyors futás), mint az izomzatban erőteljesen oxigénhiányt előidéző stresszhatás, emelkedett ACTH szintet eredményez, ami következményesen növeli a kortizonszintet is (Farrell et al. 1983).

### A szaporodási folyamat második szakasza: az angolna vándorlása az óceánban

Az óceáni környezetbe belépő ezüstangolnák vándorlásának nyomon követése technikailag nem egyszerű, csak a nyomkövető eszközök miniatürizálása tette lehetővé a vándorlási útvonalak, a vándorlási mélység és sebesség megállapítását a hatalmas óceáni térségekben. Kezdetben ezek az információk korlátozottak voltak és csak néhány paraméterre szorítkoztak. A nyomkövetők adatai alapján európai angolnák esetén Fricke és Kaese (1995) a vándorlási mélységet 250-500 m-re becsülte. Az az angolnák 11 °C alatti hőmérsékletű vízben úsznak, ezzel elhalasztják a nagymértékű ovarium fejlődést arra az időszakra, amikor megérkeznek a sokkal melegebb trópusi ívóhelyre, a Sargasso tengerbe. Mesterségesen érlelt európai angolna állományok esetén Mordenti és mtsi. (2012) igazolták, hogy 10 °C körüli hőmérséklet mellett valóban nincs mérhető oogenezis.

Később, Aarestrup és mtsi. (2009) ugyancsak európai angolna esetén, a vándorlási mélységre vonatkozóan jelentős különbséget mértek a nappali és az éjszakai időszakokban. Nappali időszakban átlagosan 560 m, míg éjjel átlagosan 200 m volt a vándorlási mélység.

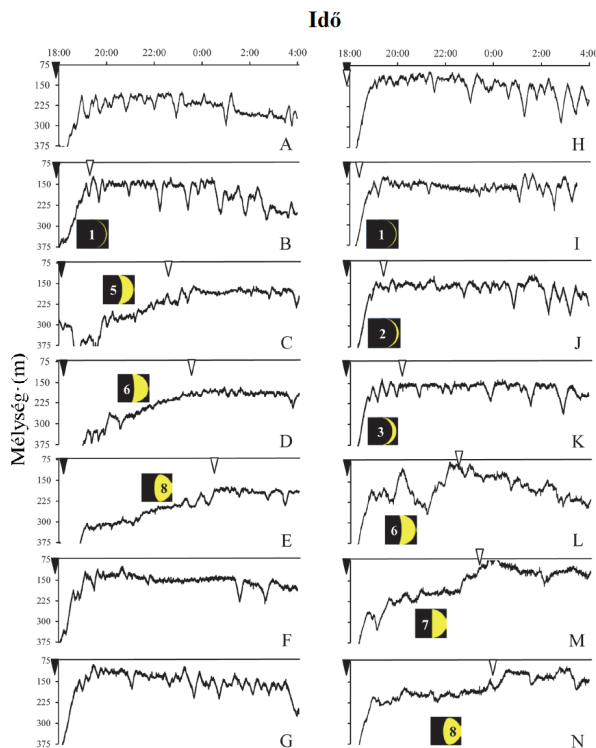


3. ábra. Az európai angolna napszakos vándorlásának változása (Aarestrup et al. 2009 nyomán). A grafikon kék részének vízhőmérséklete 10 °C alatti (min. 7 °C, míg a narancssárga szakasz 12-13 °C volt  
Fig. 3. European eel migration within 24 hours. The blue part of the graph has a water temperature below 10 °C (min 7 °C), while the orange section is 12-13 °C (after Aarestrup et al. 2009)

Logikus feltételezni, hogy a vertikális vándorlás elsősorban a fényviszonyokkal és az angolnák erős fotofóbiájával függ össze. Édesvizekben az aerob epilimnionban a napszakos vándorlást fotofób gerincteleneknél például az alkonyatkor csökkenő fény váltja ki (Padisák 2005).



A japán angolna (*A. japonica*) esetén a vándorlási viszonyokra és a fényhatásra vonatkozó kutatások igen részletesek. A technika fejlődésével a kisméretű nyomkövetők lehetővé tették a vándorlás útvonalának, mélységének, hőmérsékleti viszonyoknak pontosabb megismerését (Chow et al. 2015). Ezek szerint a japán angolna napszakos mozgása a Csendes óceáni vándorlása során (éjjel felsőbb vízrétegekben, nappal a mélységben úszik) hasonló az európai angolna esetén felvázolt trendekhez. Japán kutatók az újhold (*new moon*) hipotézis bizonyítása érdekében párhuzamosan vizsgálták a vándorlási mélység, a merülési és felúszási sebesség és a holdfázisok közötti összefüggést jelölt angolnák regisztrált úszási adatai alapján (lásd az alábbi képeket). A kutatók szoros összefüggést találtak ezeknek a paramétereknek a mértéke és a különböző fényerősségű egyes holdfázisok között, aminek alapján megállapították, hogy az angolnák fényérzékeny képessége többszöröse a mai legérzékenyebb fénymérő eszközök érzékenységének, mivel a Hold visszavert fényének megvilágítási értéke rendkívül alacsony, még a teliholdkor a föld felszínre érkező legnagyobb fényereje tiszta égboltkor is mindössze 0.05–0.3 lux (Kyba et al., 2017). Összehasonlításként ez az érték napfény esetén 15 000 - 25 000 lux (direkt napfény esetén 32 000 - 100 000 lux http2) illetve akár ennek többszöröse is lehet. Az angolnák viszont a hold fázisai közötti kis fénykülönbségeket is képesek érzékelni.

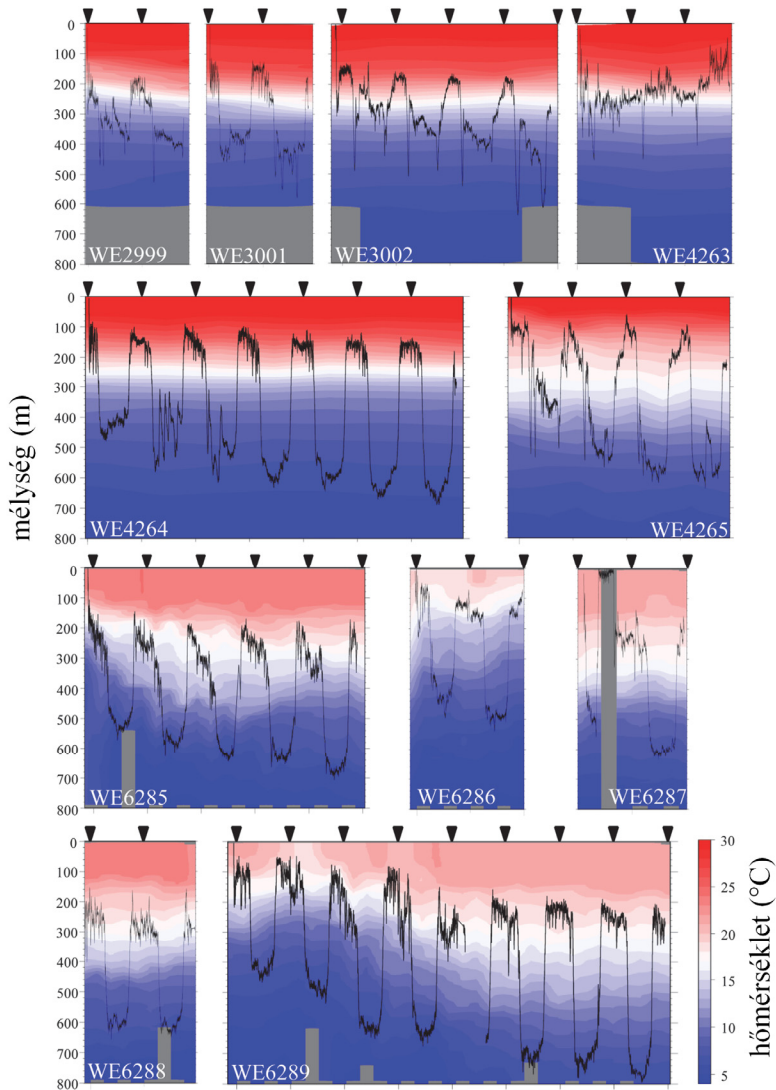


4. ábra. Jelölt japán angolnák függőleges helyváltoztatása az éjszakai órákban, összefüggésben a holdfázissal (Chow et al. 2015 nyomán)

Fig. 4. Vertical movements of marked Japanese eels in the night hours, in conjunction with the moon phase (after Chow et al. 2015)

A nagyobb fényintenzitású holdfázisokban a nappal a mélyebb, fény nélküli vízrétegekből felúszó angolnák időfüggő görbéi ellaposodnak, a felsőbb vízrétegeket lassabban érik el, azonban a holdfény gátló hatása ellenére mégis felemelkednek a felsőbb vízrétegekbe, mert

feltehetően szükségük van a melegebb és oxigénben gazdagabb környezet anyagcsere serkentő hatására az energiatermelő, zsírbontó folyamatokhoz.



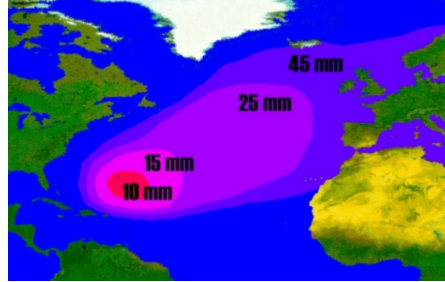
5. ábra. Egyedileg jelölt japán angolnák ( $n=11$ ) napszaktól függő vertikális mozgása különböző időintervallumban. Alul: a jobboldali színskála az aktuális hőmérsékletet mutatja, míg az ábrán periodikusan látható fekete nyílfejek az éjszakai órák alatti felúszások időpontjait jelölik (Chow et al., 2015)

Fig. 5. Vertical movements of 11 individually-marked Japanese eel depending on the daytime in different time intervals. Bottom: Right color chart shows the current temperature (after Chow et al., 2015)

### A szaporodási folyamat harmadik szakasza: Megérkezés az ívhelyre, az ívási környezet és az ívás megindulása

A misztikus életű angolnák szaporodására vonatkozóan számos fantasztikus elképzelés született a különböző korokban. A rejtély megoldásához szükség volt egy megszállott tudósra, aki egész kutatói pályája alatt következetesen kutatta és végül meg is oldotta ezt a

rejtélyt. Johannes Schmidt dán tengerbiológus az 1900-as évek elején számos óceáni expedíció során következetesen gyűjtötte az angolna leptocephalus lárvákat és feljegyezte méretadataikat. Feltevése szerint minél kisebb a megfogott hallárva, annál közelebb van a potenciális ívóterület. A kör fokozatosan szűkült, végül a legvalószínűbb ívó területet az Atlanti-óceán trópusi területén, a hatalmas kiterjedésű, 2 millió négyzetmérföld kiterjedésű oligotróf, alacsony tápanyag ellátottságú Sargasso tenger területére (6. ábra) lokalizálta (Schmidt 1922). Ezt a tengert nagy átlátszósága miatt „sivatag az óceán közepén” jelzővel is illetik, ezért a fény igen mélyre képes lehatolni.



6. ábra. Az európai angolna leptocephalus lárváinak mérete alapján lokalizált feltételezett ívóhely a Sargasso-tengerben (<http3>)

Fig. 6 The hypothetical spawning area of European eel is in the Sargasso Sea, based on size of collected leptocephali (illustration, <http3>)

Ebben a régióban a különböző óceáni áramlatok hatására lassú köráramlás alakul ki (7. ábra). Tavasszal-nyáron a napfény hatására ez a hatalmas víztömeg felmelegszik, az intenzív párolgás miatt sótartalma megnövekszik, ezért a felszíni, oxigéndús vízréteg lassan lefelé áramlik, amelynek hatására az asszimiláció eredetű oldott oxigénben gazdag víztest a pelágiálban ívó, lebegő ikrájú halfajok számára ideális ívóhely lehet.

Érdekes módon a foszfor limitálja a biomassza termelést, ezért az igen speciális, a Sargassum nevű barna mosszatok (*Sargasso spp.*) biomasszája hatalmasra nő, azonban ennek elhelyezkedése sem folytonos, hanem szigetszerű (Laffoley et al. 2011).



7. ábra Az európai és amerikai angolna feltételezett óceáni ívóhelye a Sargasso-tenger trópusi, köráramlásban lévő meleg és változó sótartalmú víztömegében található (<http4>)

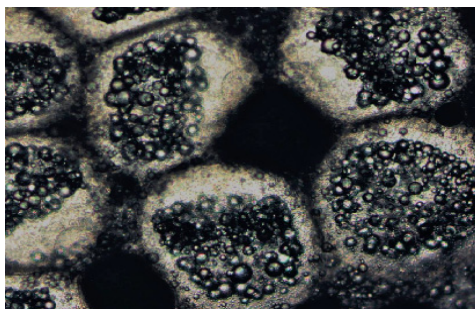
Fig. 7 European and American eels reproduce in circularly flowing tropical, warm and varied salt content Sargasso Sea (<http4>)

Az ívóhelyekre megérkező angolnák ívási viselkedéséről, életfolyamataikról a tudomány ma még keveset tud, ugyanis európai angolnát még sohasem fogtak az ívóhelyén, ezért pontosan még ma sem ismert, hogy a Sargasso-tengeren belül pontosan hol ívnak. A technikai fejlődés eredményeként azonban várható, hogy ezen a területen is hamarosan születnek majd értékes információk.

A hosszú, minimum 6 hónapra becsült, tengeri vándorlás végén a lassan fejlődő ivarszervekkel rendelkező ezüstangolnák megérkezve a trópusi ívóhelyekre, és a korábbiaktól gyökeresen eltérő környezetbe kerülnek, aminek hatására életfolyamataik is megváltoznak. Az ívóhelyen az angolnák belső iránytűjük segítségével érzékelik, hogy elérték a célterületüket, ezért a folyamatos úszási kényszer megszűnik, a stresszhormon (kortizon) termelődése feltételezhetően lecsökken, vagy akár teljes mértékben leáll, ennek hatására pedig az általa eddig előidézett vitellogenezis gátlás is feloldódik. A vándorlás alatti hőmérsékletnél lényegesen magasabb környezeti hőmérséklet (az angolnák ívási területének hőmérsékleti izotermáját 17-19 C°-ra becsülik) az ívóhelyen fokozza az anyagcsere folyamatokat, ennek következtében pedig az energia igényes vitellogenezis felgyorsul.

Az angolna feltételezett szaporodási területének legfontosabb becsült fizikai-kémiai paraméterei: 17-19 C°-os vízhőmérséklet, 36 PSU feletti sótartalom (practical salinity unit-vízbeszárítással meghatározott sókoncentráció), 200 m-es mélységben, ahol az angolnák feltehetően szaporodnak (Aarestrup et al. 2009, Aida et al. 2012). A magasabb hőmérséklet az anyagcsere intenzitás növekedésén keresztül ösztrogén hatásra elindítja a májban a vitellogenin szintézisét, ami a vérárammal a már strukturálisan fogadókész oocitáig jut, ahol megkezdődik a nagy méretbeli növekedéssel járó vitellogenezis. Mesterségesen előidézett ivarérelés alatt mért vitellogenezis sebessége olyan gyors ezen a vízhőmérsékleten, hogy néhány hét elégséges a teljes oogenezishez, amit a vándorló sejtmag (nucleus) sejttápláló (MGV- migrating germinal vesicle) megjelenése jelez (8. ábra). Ez az állapot a mesterségesen érlelt angolna ikrásoknál, a magas exogén GtH folyamatos hatása miatt, csak rövid ideig, néhány óráig, marad fenn, ezt követően azonban gyors oocita túlérés következik be (amit az olajcseppek összeolvadása jelez), ekkor pedig az ovum már nem termékenyíthető (9. ábra). Nem ismert, hogy a természetes érési folyamat alatt ugyanilyen gyors-e a túlérési folyamat, vagy hasonlóan más halfajokhoz, az érett petesejt kényszernyugalmi állapota hosszabb ideig, napokig, esetleg hetekig fennmarad-e.

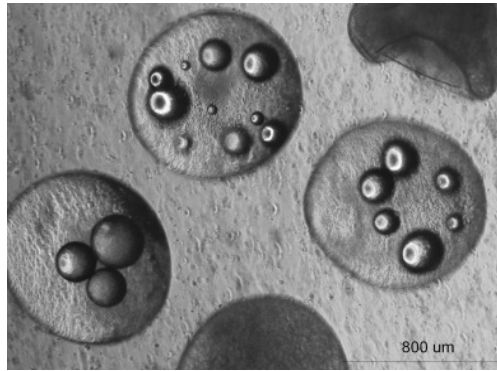
A gyors szikberakódás és a vele járó hidratáció hatalmas testtömeggyarapodást is eredményez, akár néhány nap alatt 10%-os vagy még magasabb testtömeg gyarapodást lehetett mérni.



8. ábra. A petefészek-biopszia során nyert mintában az oocitákra a nagyszámú, különálló olajcsepp és a vándorló nukleusz a jellemző, ami Kagawa (2013) szerint az érett állapotot jelzi (fotó: Müller T.)

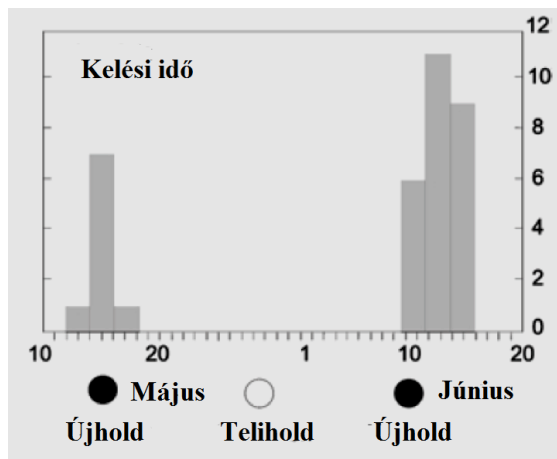
Fig. 8. Ovary biopsy of Eel female. Oocytes are characterized by a large number of separate oil droplets and migratory nuclei, that according to Kagawa (2013) indicates mature condition (photo: Müller T.)

További kérdés, hogy a hatalmas óceáni víztömegben a külön vándorló két nem hogyan talál egymásra. Ebben a folyamatban jelenleg még nem pontosan ismert feromonoknak és az angolna igen fejlett szaglószerveinek lehet nagy szerepe.



9. ábra. Túlértt angolna ikrák összeolvadó olajcseppekkel (fotó: Müller T.)  
 Fig. 9. Overripe eel eggs with fused oil droplets (photo: Müller T.)

Az angolnák ívására, mint említettük, feltehetően a teljes holdfényhiány idején, az újhold holdfázisban kerül sor (10. ábra). Áttekintve az újhold utáni, lassan növekedő fényintenzitású időszakot elgondolkoztat, hogy ez a halvány, de fokozatosan növekvő holdfény miért előnyös a megszületett, fejlődésnek indult ikráknak, majd a kikelt, nem táplálkozó lárváknak. Balon (1985) szerint ugyanis a halak szaporodására olyan környezetben kerül sor, amely utódaik túlélése, megmaradása szempontjából a legelőnyösebb. Az angolna esetén a 15 napos közelítően fél holdfázis végére, a telihold idejére tehető az új generáció táplálkozásának megindulása. Nagyon izgalmas kérdés, hogy vajon a telihold fényének van-e szerepe a kb. 100-200 m mélyen táplálkozni kezdő parányi, néhány mm méretű angolna leptocephalusok sikeres túlélésében? Az európai angolnákkal végzett lárvanevelési kísérletek ebben a korai fázisban a teljes sötétségben tartott lárváknál voltak a legeredményesebbek (Politis et al. 2014).



10. ábra. A japán angolna populáció ismétlődő ívásának időpontjai a lárvafogások alapján a larva korából visszszámolva, a szaporodási szezonon belül mindig az újhold fázisok idejére tehetők (Aoyama, 2009)  
 Fig. 10. The dates of repeated reproduction of eel populations can be counted from age of larvae, during the reproducing season at the time of the new moon phases (after Aoyama 2009).

A fentiekben megkíséreltük összefoglalni azokat az ismereteket és feltevéseket, amelyek az angolnák szaporodási vándorlásának és ívásának környezettől függő sajátosságaira vonatkoznak. Látható, hogy a felvetődő kérdésekre a tudomány ma még csak részleges,

elsősorban hipotetikus válaszokat tud adni. Ha állításainak helyesnek bizonyulnának, akkor hipotézisünk alapján az ökológiai tényezők szabályozásával, valamint fiziológia módszerek befolyásolható lenne az angolnák ivarérése. A dopamin gátlás csökkenthető lenne az állandó fénymentes környezetben történő neveléssel, és/vagy dopamin gátló vegyületek (pl. pimozide, domperidone, metaclopramide stb.) adagolásával, továbbá párhuzamos kortizon kezeléssel, ill. ezek kombinációjával. Ezek eredményessége szinte felbecsülhetetlen lenne mind természetvédelmi (állomány-megőrzési), mind gazdasági szempontokból.

#### Köszönetnyilvánítás

A publikáció elkészítését a Haltudományok Fejlesztéséért Alapítvány, valamint a EFOP-3.6.3-VEKOP-16-2017-00008 számú projekt támogatta. A projekt az Európai Unió támogatásával, az Európai Szociális Alap társfinanszírozásával valósult meg. „A tanulmány alapjául szolgáló kutatást az Emberei Erőforrások Minisztériuma által meghirdetett Felsőoktatási Intézményi Kiválósági Program (1783-3/2018/FEKUTSRAT) támogatta, a Szent István Egyetem vízzel kapcsolatos kutatások tématerületi programja keretében.

#### Irodalom

- Aarestrup K., Řkland F., Hansen M., Righton D., Gargan P., Castonguay M., Bernatchez L., Howey P., Sparholt H., Pedersen M., Robert S., McKinley R. (2009): Oceanic spawning migration of the European eel (*Anguilla anguilla*) *Science* 325: 1660.
- Ács B., Specziár A., Boczonádi Zs., Urbányi B., Müller T. (2013): Feeding of European eel (*Anguilla anguilla* L.) in the littoral zone of Lake Balaton. *Pisces Hungarici* 7: 65–71.
- Aida K., Tsukamoto K., Yamauchi T. (2003): *Eel biology*. Science Springer V. 1–472. pp.
- Aoyama J., Tsukamoto, K. (1997): Evolution of the freshwater eels. *Naturwissenschaften* 84: 17–21.
- Aoyama J. (2009): Life history and evolution of migration in catadromous eels (Genus *Anguilla*). *Aqua-BioSc Monogr* 2(1): 1–42.
- Arai T. (2016): *Biology and ecology of anguillid eels*. CRC Press, Boca Raton, 1–340. pp.
- Arai T., Limbong D., Otake T., Tsukamoto K. (1999): Metamorphosis and inshore migration of tropical eels *Anguilla* spp. in the Indo-Pacific. *Mar Eco Prog Ser* 182: 283–293.
- Balon E.K. (1985): *Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives*. Developments in Environmental Biology of Fishes Vol. 5, Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. 280. pp.
- Chen J.-N., Lopez A., Lavoué S., Miya M., Chen W.J. (2014): Phylogeny of the Elopomorpha (Teleostei): Evidence from six nuclear and mitochondrial markers. *Mol Phylogen Evol* 70:152–161.
- Chow S., Okazaki M., Watanabe T., Segawa K., Yamamoto T., Kurogi H., Tanaka H., Ai K.I., Kawai M., Yamamoto S.I., Mochioka N., Manabe R., Miyake Y. (2015): Light-sensitive vertical migration of the Japanese eel *Anguilla japonica* revealed by real-time tracking and its utilization for geolocation. *Plos One* 10 (4) e 0121801. doi: 10.1371/journal.pone.0121801
- Czelnai R. (1999): A Világóceán. Modern fizikai oceanográfia. Vince Kiadó, Budapest 1–182. pp.
- Dufour S., Lopez E., Le Menn F., Le Belle N., Baloché S., Fontaine Y.A. (1988): Stimulation of gonadotropin release and of ovarian development, by the administration of a gonadoliberein agonist and of dopamine antagonists, in female silver eel pretreated with estradiol. *Gen Comp Endocrinol* 70: 20–30.
- Dufour S., Burzawa- Gerard E., LeBelle N., Sbaihi M., Vidal B. (2003): Reproductive endocrinology of the European Eel *Anguilla anguilla*. 373–383. In: Aida K., Tsukamoto K., Yamauchi K. (eds.): *Eel biology*. Springer, Tokyo.
- Durif C., Browman H., Phillips J., Skiftesvik A., Vollestad A., Stockhausen H. (2013): Magnetic Compass Orientation in the European Eel. *PLoS One* 8(3): e59212. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0059212>
- Edwards S., W. Marshall (2013): Principles and patterns of osmoregulation and euryhalinity in fishes. 1–32. In: S. McCormick, A. Farrell, C. Brauner eds.: *Euryhaline Fishes*. Vol. 32. (1) Fish Physiology, Elsevier, Amsterdam
- Farrell P., Garthwaite T., Gustafson A. (1983): Plasma adrenocorticotropin and cortisol responses to submaximal and exhaustive exercise. *J Appl Physiol* 55:1441–1444.
- Felföldy L. (1981): *A vizek környezetétana. Általános hidrobiológia. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest*, p. 28
- Fricke H., Kaese R (1995): Tracking of artificially matured eels (*Anguilla anguilla*) in the Sargasso Sea and the problem of the Eel's Spawning Site. *Naturwissenschaften* 82:32–36.
- Holzman D. (2010): What's in a color? The unique human health effects of blue light. *Environ Health Perspect* 18(1): A22–A27.
- Horváth L., Csorbai B., Urbányi B., Tamás G. (2009): Néhány halfaj ivadékának táplálkozási adaptációja a zooplankton-kínálathoz. *Állattani Közlemények* 94: 3–17.
- ICES (2009): Workshop on Age Reading of European and American Eel (WKAREA), 20-24 April 2009, Bordeaux, France. ICES CM 2009\ACOM: 48. 66 pp.
- Inoue J., Miya M., Miller M., Sado T., Hanel R., Hatooka H.K., Aoyama J., Minegishi Y., Nishida M., Tsukamoto K. (2010): Deep-ocean origin of the freshwater eels. *Biol Lett*. 6: 363–366.

- Kagawa H. (2013): Oogenesis in Teleost fish. *Aqua-BioScience Monographs*, Vol. 6, No. 4, pp. 99–127
- Kleckner R., McCleave J. (1988): The northern limit of spawning by Atlantic eels (*Anguilla* spp.) in the Sargasso Sea in relation to thermal fronts and surface water masses. *J Mar Res* 46(3):647–667.
- Klooster J., Kamermans M. (2016): An ultrastructural and immuno-histochemical analysis of the outer plexiform layer of the retina of the European Silver Eel (*Anguilla anguilla* L.) *PLoS One*; 11(3): e0152967.
- Laffoley, D. et al. (46 authors) (2011): *The protection and management of the Sargasso Sea: The golden floating rainforest of the Atlantic Ocean. Summary Science and Supporting Evidence Case*. Sargasso Sea Alliance, Technical Reports 44 pp.
- Levin L., Gooday A. (2003): The deep Atlantic Ocean in Tyler P., *Ecosystems of the Deep Oceans*, Google Books 1–151 pp.
- Lin H., Xie-Gang, Zhang L., Wang X., Chen L. (1998): Artificial induction of gonadal maturation and ovulation in the Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Bull Fr Pêche Piscic* 349:163–176.
- McCormick S. (2011): The hormonal control of osmoregulation in Teleost fish. In: Farrell A.P., (ed.), *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, Vol. 2, pp. 1466–1473. San Diego: Academic Press.
- Miller M. (2009): Ecology of Anguilliform leptocephali: Remarkable transparent fish larvae of the ocean surface layer. *Aqua-BioSci Monogr (ABSM)* 2(4): 1–94.
- Molnár K., Székely C., Baska, F. (1991): Mass mortality of eel in Lake Balaton due to *Anguillicola crassus* infection. *Bull Eu Assoc Fish Pathol* 11:211.
- Mordenti, M., Di Biase, A., Sirri, R., Modugno, S., Tasselli, A. (2012): Induction of sexual maturation in wild female European eels (*Anguilla anguilla*) in darkness and light. *Isr J Aqua, Bamigdeh* IJA 64.2012.726.
- Müller T., Váradi B., Horn P., Bercsényi M. (2003). Effects of various hormones on the sexual maturity of European eel (*Anguilla anguilla*) females from farm and lakes. *Acta Biol Hung* 4: 313–322.
- Muck O. (1976): *The secret of Atlantis ("Über Al les Atlantis")* Econ Verlag, Dusseldorf - Vienna
- Nelson J. (1994): *Fishes of the world*. Wiley New York. 1–600 p.
- Padisák J. (2005): *Általános limnológia*. ELTE Eötvös Kiadó, Budapest, pp. 310.
- Palstra A, Curiel D, Fekkes M, de Bakker M, Székely Cs, van Ginneken V, Thillart G. (2007): Swimming stimulates oocyte development in European eel. *Aquaculture* 270: 321–332.
- Palstra A., Van Ginneken V., Van den Thillart G. (2009): Effects of swimming on silvering and maturation of the European eel, *Anguilla anguilla* L., in: Van den Thillart, G., Dufour, S., Rankin, C. (Eds.), *Spawning migration of the European eel*. Springer. 229–251 pp.
- Palstra A., Schnabel D., Nieveen M., Spaink H., van den Thillart G. (2010): Swimming suppresses hepatic vitellogenesis in European female silver eels as shown by expression of the estrogen receptor 1, vitellogenin1 and vitellogenin2 in the liver. *Reproductive Biology and Endocrinology* 8:27 doi:10.1186/1477-7827-8-27
- Palstra A. (2016): Innovatieve reproductie Europese aal. VIP report publication p 16
- Pankhurst N.W. (1982): Relation of visual changes to the onset of sexual maturation in the European eel, *Anguilla anguilla* (L.). *J Fish Biol* 21: 127–140. Peter R., Lin H., Van der Kraak G. (1988): Induced ovulation and spawning of cultured freshwater fish in China: advances in application of GnRH analogues and dopamine antagonists. *Aquaculture* 74: 1–10.
- Politis S., Butts I., Tomkiewicz J. (2014): Light impacts embryonic and early larval development of the European eel, *Anguilla anguilla*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 461: 407–415.
- Práger T., Pieczka I. (2013): *Oceonográfia*, Eötvös Loránd Tudományegyetem, Budapest, pp. 220
- Rankin, J. (2009): Acclimation to sawater in the European eel, *Anguilla anguilla*: Effects of silvering. in: Van den Thillart, G., Dufour, S., Rankin, C. (eds.), *Spawning migration of the European eel*. Springer , pp: 129–145.
- Schmidt, J. (1922): The breeding places of the eel. *J. Phil. Trans. R. Soc. B* 211: 179–208.
- Shankar D., Kulkarni R. (2006): Effect of cortisol on female freshwater fish *Notopterus notopterus*. *Journal of Environmental Biology* 27: 727–731.
- Sebestyén O. (1963): *Bevezetés a limnológiába*. Akadémiai Kiadó, Budapest, p 235.
- Sudo R., Yamada Y., Manabe R., Tsukamoto K. (2014): Effect of lunar periodicity on the locomotor activity of silver-stage Japanese eel, *Anguilla japonica*. *Journal of Ethology* 32: 111–115.
- Szilvássy Z., Timár J. (2011). Mellékvesekéreg-hormonok és antagonistáik. In: Gyires K., Fürst Zs. (eds.): *A farmakológia alapjai*. Medicina Könyvkiadó, Budapest, pp. 1435.
- Tesch, F.W. (1977). *The Eel*. Chapman & Hall, London. 434 pp.
- Tsukamoto K., Nakai I., Tesch F. W. (1998): Do all freshwater eels migrate? *Nature* 396: 635–636.
- Tsukamoto K., Otake T., Mochioka N., L., Tae-Won, Frickee H., Inagaki T., Aoyama J., Ishikawa S., Kimura S., Miller M., Hasumoto H., Oya M., Suzuki Y. (2003): Seamounts, new moon and eel spawning: The search for the spawning site of the Japanese eel. *Environmental Biology of Fishes* 66: 221–229,
- Tsukamoto K., Chow S., Otake T., Kurogi H., Mochioka N., Miller M., Aoyama J., Kimura S., Watanabe Sh., Yoshinaga T., Shinoda A., Kuroki M., Oya M., Watanabe T., Hata K., Ijiri Sh., Kazeto Y., Nomura K.,

- Tanaka H. (2011): Oceanic spawning ecology of freshwater eels in the western North Pacific. *Nature Comm.* 2:179
- Tyler P. (2003): *Ecosystems of the Deep Oceans* 1–151 Elsevier, Amsterdam
- Van Ginneken V., G. Maes (2005): The European eel (*Anguilla anguilla*, Linnaeus), its lifecycle, evolution and reproduction. *Fish Biology and Fisheries*; 15: 367–398.
- Van Ginneken V., Durif C., Balm P. Boot J., Vestegen M., Antonissen E., van Thillart G. (2007): Silvering of European eel (*Anguilla anguilla* L.): seasonal changes of morphological and metabolic parameters. *Animal Biology* 57: 63–77.
- Vidal, B., Pasqualini C., Le Belle, N., Holland Cl., Sbaihi, M., Vernier, Ph., Zohar, Y., Dufour S. (2004): Dopamine inhibits luteinizing hormone synthesis and release in the juvenile European eel: A neuroendocrine lock for the onset of puberty. *Biology of Reproduction* 71: 1491–1500.
- Vollestad L. (1992): Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel: environmental effects and phenotypic plasticity. *J Anim Ecol* 61(1):41–48.
- Westland S. (2017): Here's how colours really affect our brain and body, according to Science. The Conversation sept.30. <https://www.sciencenews.org/sn-magazine/september-30-2017>
- Wikipedia Sargasso Sea [https://en.wikipedia.org/wiki/Sargasso\\_Sea#/media/File:Sargasso.png](https://en.wikipedia.org/wiki/Sargasso_Sea#/media/File:Sargasso.png)
- http1: <https://hu.wikipedia.org/wiki/F%C3%A1jl:F%C3%A9nykép.jpg>
- http 2: [https://en.wikipedia.org/wiki/Lux#cite\\_note-4](https://en.wikipedia.org/wiki/Lux#cite_note-4)
- http3: [https://en.wikipedia.org/wiki/Eel\\_life\\_history](https://en.wikipedia.org/wiki/Eel_life_history)
- http4: [https://en.wikipedia.org/wiki/Sargasso\\_Sea](https://en.wikipedia.org/wiki/Sargasso_Sea)

**Authors:**

László HORVÁTH ([horvath.laszlo@mkk.szie.hu](mailto:horvath.laszlo@mkk.szie.hu)), Miklós MÉZES, Ádám BODNÁR, Balázs CSORBAI, Béla URBÁNYI, Tamás MÜLLER ([muller.tamas@mkk.szie.hu](mailto:muller.tamas@mkk.szie.hu))