



A MIKROBIOM KUTATÁS SZEREPE AZ AKVAKULTÚRÁBAN

BERNÁTH GERGELY¹ – CSORBAI BALÁZS¹ - NAGY BORBÁLA¹ – KASZAB EDIT² – SUHAJDA ÁKOS² - FARKAS MILÁN³ – URBÁNYI BÉLA¹ - BOKOR ZOLTÁN¹

¹Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Szent István Campus, Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet, Halgazdálkodási Tanszék, 2100 Gödöllő, Páter K. u. 1.

²Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Szent István Campus, Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet, Környezetbiztonsági Tanszék, 2100 Gödöllő, Páter K. u. 1.

³Magyar Agrár- és Élettudományi Egyetem, Szent István Campus, Akvakultúra és Környezetbiztonsági Intézet, Molekuláris Ökológia Tanszék, 2100 Gödöllő, Páter K. u.

1.

ÖSSZEFOGLALÁS

A mikrobiom kutatás az akvakultúra ágazat jelentős részét képező valódi csontos halak esetében hatalmas fejlődésen ment át az elmúlt évtizedekben. A tudományos érdeklődést indokolja, hogy a halak nem csupán a gerincesek törzsének legsokszínűbb képviselői, de megkérdőjelezhetetlen gazdasági jelentőséggel is bírnak. A csontos halak mikrobiomjának megértése a fenntartható akvakultúra vonatkozásában kiemelten fontos: kulcsszerepet játszhat az egészséges immunrendszer kialakításában, a zárt rendszerekben történő termelés és takarmányozás sikerességében. Ennek ellenére a mikroba közösségek összetételére és funkciójára vonatkozóan az ismeretek hiányosak. A jövőbeni kutatások célja a fajspecifikus mikroba közösségek, valamint az ágazat új, innovatív termelési folyamatai közötti összefüggések megismerése (rovarliszt alapú teljesértékű takarmányok, vakcinázás, pro- és prebiotikumok felhasználása, ivarsejt minőség, extenzív vagy intenzív termelés), melyek új beavatkozási lehetőségeknek nyithatnak utat.

THE ROLE OF MICROBIOME STUDIES IN THE AQUACULTURE

ABSTRACT

Microbiome research has developed drastically in the past decades including the teleost microbiome, which plays an important role in aquaculture. The research interest in the fish microbiome has increased for various reasons, not only because teleost is the most diverse group in vertebrates, but also due to its significant economic value in aquaculture. Understanding the teleost microbiome is important for many aspects of sustainable

aquaculture production as it plays a critical role in the healthy immune system and determines the success of closed systems and fish diets. Despite the expanding knowledge of the microbiome, there is still a lack of information about its composition and function. Future research aims to understand the species-specific synergy between the microbiome and various elements of aquaculture production (insect-based feeds, vaccination, mechanisms of pro- and prebiotics, gamete quality, intensive or extensive culture) that opens the door for further development.

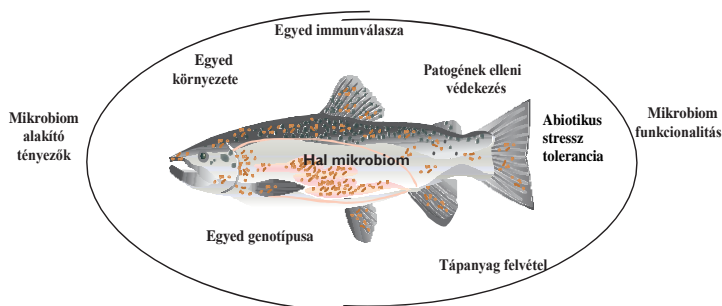
BEVEZETÉS

Az akvakultúra a leggyorsabb ütemben fejlődő élelmiszert előállító ágazat világszerte (FAO 2022; *Martin*, 2017; *Parata et al.*, 2021). A növekedéshez jelentős mértékben járult hozzá az édesvízi akvakultúra, mely a teljes termelés 62%-át teszi ki (FAO 2022; *Parata et al.*, 2021). Az ágazat fejlődésének limitáló tényezői a fenntarthatóság és a rossz vízminőség, valamint különböző betegségek előfordulása (FAO 2018; *Simonit & Perrings*, 2011; *Parata et al.*, 2021). A gazdaságok produktivitását a halnevelés során szintén nagymértékben korlátozzák a környezeti paraméterek, vagy éppen a különböző nevelő rendszerekben rendelkezésre álló táplálék/takarmány mennyisége, illetve a népesítési sűrűség. Az említett tényezők együttesen befolyásolhatják a halak egészségügyi állapotát (*Craig et al.*, 2017; *Dhanasiri et al.*, 2011; *Glencross et al.*, 2007; *Sakami et al.*, 2003; *Parata et al.*, 2021). Az ágazat gyakorlati szakemberei és a kutatók egyaránt felismerték, hogy a mikroorganizmusok nagymértékben hozzájárulhatnak a termelékenységhez és az állatjóléti feltételek teljesüléséhez az édesvízi halak esetében, forradalmasítva ezzel a teljes ágazatot (*Ghanbari et al.*, 2015; *Parata et al.*, 2021; *Pascoe et al.*, 2017; *Romero et al.*, 2014; *Tran et al.*, 2017).

Mikrobióta alatt az élő mikroorganizmusok összességét értjük, melyek egy jól definiált életteret kolonizálnak (tehát nem tartoznak ebbe a körbe a fágok, vírusok, viroidok, prionok, plazmidok, vagy a szabad DNS) (*Berg et al.*, 2020). Ezek a közösségek a halak esetében nagyfokú diverzitást és varianciát mutatnak (*Banerjee & Ray*, 2016; *Burr et al.*, 2005; *Nayak*, 2010; *Parata et al.*, 2021). A mikrobiom kifejezés azonban már tágabb értelemben definiálja a mikroorganizmusok összességét, beleértve azok genomját, és a köztük, valamint a környezettel létrejövő interakciót (*De Bruijn et al.*, 2018; *Gilbert et al.*, 2016). A közösségek összetétele, komplexitása és dinamikája nagymértékben függ az őket körülvevő közegetől, a gazdaszervezet táplálkozásától, ezáltal hatással van annak emésztésére, a tápanyag felszívódására és az anyagcseretermékek képződésére, valamint a gazdaszervezet immunrendszerére és általános egészségügyi állapotára (*Banerjee & Ray*, 2016; *Dawood*, 2021; *Eichmiller et al.*, 2016; *Ganguly & Prasad*, 2012; *Hoseinifar et al.*, 2019; *Kormas et al.*, 2014; *Nayak*, 2010; *Parata et al.*, 2021; *Uchii et al.*, 2006; *Vinatea et al.*, 2018). Az eredményes mikrobióta menedzsment az akvakultúra területén azonban még számos esetben komoly akadályokba ütközik a hiányos ismeretek okán, valamint a mikroorganizmus kölcsönhatások és ökológia terén (*Bentzon-Tilia et al.*, 2020). Az édesvízi akvakultúra jelentősége ellenére a témában napjainkig nagyobb

arányban végeztek tengeri fajokban kutatásokat. Az édesvízi fajoknál a legtöbb vizsgálatot a pontyfélék (*Cyprinidae*), lazacalakúak (*Salmoniformes*) és bölcsőszájúhal-félék (*Cichlidae*) esetében folytatták (Parata et al., 2021).

A kutatások számos szemszögből vizsgálják a halakon/ban található mikrobiom és az akvakultúra közötti szoros, dinamikus kapcsolatot. Jelen összefoglaló tanulmány kiválasztott kulcsszemponthoz (mikrobióta - környezet kölcsönhatás, táplálkozás és takarmányozás, állatjóléti vonatkozások) alapján kívánja bemutatni a témában elvégzett vizsgálatok jelentőségét (1. ábra).



1. ábra: A környezet és gazdaszervezet hatása a hal mikrobiom diverzitására, összetételére és funkciójára vonatkozóan (De Bruijn et al. 2018 nyomán módosítva).

A HALAK MIKROBIÓTÁJÁNAK ELOSZLÁSA ÉS VÁLTOZÁSA AZ EGYEDFEJLŐDÉS SORÁN

Az adott taxonok genetikai állománya alapvetően meghatározza a gazdaszervezet mikrobiomját (Ghanbari et al., 2015; Romero et al., 2014). A halak kültakarója (nyálkaréteg), szaglószerrendszere, kopolyúja, bélrendszere közvetlen kapcsolatban áll az egyed körülvéző külvilággal: elsődleges érintkezési pontként a kültakaró mikrobiótáját emelhetjük ki. A nyálkaréteg egyfajta elsődleges barrierként szolgál a külvilágból érkező változatos hatásokkal szemben. Fő összetevői különböző glikoproteinek, fehérjék, ionok és zsírok. A védekezésben szerepet játszanak lektin, komplement és antimikrobiális fehérjék, immunglobulinok, lizozimek, proteázok és további enzimek is (Brinchmann, 2016; Uribe et al., 2011). A nyálkaréteg tápanyagot (szén) biztosít a kommenzalista mikroorganizmusok számára, melyek részt vesznek a patogének elleni küzdelemben (Hansen & Olafsen, 1999; Merrifield & Rodiles, 2015). A halak kültakaróján és kopolyúján nagyobb számban találhatóak aerob mikrobák, mint anaerobok (Merrifield & Rodiles, 2015). A két szövet eltérő összetételű mikróba közösség kolonizálja (pl. kültakaró: *Actinobacteria*, *Firmicutes*, kopolyú: *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Nitrosomonas*-szerű baktériumok). A kopolyú lemezek (védett környezetben) nagyobb számú mikroorganizmus található, melyek feltételezhetően támogatják a megfelelő gázcserét (Hansen & Olafsen, 1999; van Kessel et al., 2016; Lowrey et al., 2015; Wang et al., 2010). Ugyancsak nagy diverzitást mutat a

szagló szervrendszer mikrobiótája, ám összetételét tekintve hasonló a fent említett régiókhoz (*Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes* és *Firmicutes* nemzetségbe tartozó baktériumok) (Lowrey et al., 2015). A béltraktus közel 500 fajt számláló mikroorganizmus közösségnek biztosít életképes környezetet, melyet főként heterotróf és anaerob baktériumok alkotnak (*Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Bacteroidetes* és *Firmicutes*) (Austin, 2006; Givens et al., 2015; Merrifield & Rodiles, 2015; Montalban-Arques et al., 2015; Sullam et al., 2012; Tran et al., 2017; Wang et al., 2018). A gombákat tekintve a halakra vonatkozó ismeretek igen hiányosak (De Bruijn et al., 2018). Kopolyú esetében a Tömlősgombák (*Ascomycota*) törzsét írták le, míg a bélben a Tömlősgombák és a Bazídiumos gombák (*Basidiomycota*) törzse volt domináns (Gatesoupe, 2007; Romero et al., 2014). Megtalálhatók még archeák (metanogének), állati egysejtűek és egysejtű csillósok (*Clevelandellida* és *Vestibuliferida* rend) a halak bélrendszerében és kopolyúján. Fontos megjegyezni, hogy egyes egysejtűek jelentős halpatogének lehetnek úgy, mint a darakórt okozó *Ichthyophthirius multifiliis* és a *Neoparamoeba perurans* (De Bruijn et al., 2018; Grim et al., 2002; van der Maarel et al., 1998; Valtonen et al., 2003; Wu et al., 2015; Yokoyama et al., 2015).

Az egyedek fejlődési stádiumát tekintve már az ikraszemen megjelennek különböző baktériumok (*Aeromonas*, *Alteromonas*, *Arthrobacter*, *Flavobacterium*, *Moraxella*, *Pseudomonas* és *Streptomyces*), melyek egy része valószínűsíthetően anyai eredetű. A felületen és a mélyebb szöveti részekben egyaránt megtalálhatók ezek a mikroorganizmusok. Egyes esetekben az ovuláció során is átadódhatnak patogén szervezetek (*Renibacterium salmoninarum* és *Flavobacterium psychrophilum*) (Bruno & Munro, 1986; Hansen & Olafsen, 1999; Liu et al., 2014; Long et al., 2014). Mikroszkópikus gombák szintén megjelennek már az egyedfejlődés eme korai stádiumában, melyek közül bizonyos taxonok akár a keltetés sikerességét is negatívan befolyásolhatják (*Microdochium*, *Mortierella*, *Chytriumyces* és *Saprolegnia*) (Liu et al., 2014). A termékenyülést követő fejlődési stádiumokban a mikrobiomra vonatkozó ismeretek egyelőre hiányosak. A látható blasztoderma és a késői szempontos stádium esetében a baktérium denzitás csökkenését figyelték meg (Wilkins et al., 2015). A kikelt lárvák esetében a bélrendszert még a szikzacskó teljes felszívódását megelőzően, a vízből (első vízfelvétel) kolonizálják a mikroorganizmusok. Későbbi fejlődési stádiumokban az egyedek mikrobiótáját befolyásolhatja az ikratörmeléken található, vagy éppen a táplálékból/tápból származó mikrobiom összessége (Hansen & Olafsen, 1999; Ringo & Birkbeck, 1999). Bizonyított továbbá, hogy az egyedek korával a mikrobaszám és változatosság csökkenhet, ám a relatív abundancia változatlan marad a bél mikróba közösségét tekintve (Stephens et al., 2016).

A MIKROBIÓTA ÉS KÖRNYEZET KÖLCSÖNHATÁSA

A folyamatos fluktuációt mutató külső közeg (a víz) hőmérséklete, tápanyag tartalma hatással van a mikrobiális közösségekre. Továbbá, a mikrobiom dinamikája erős évszakos változatosságot mutat (Bentzon-Tilia et al., 2016; De Gilbert et al., 2012;

Zarkasi *et al.*, 2014; Zarkasi *et al.*, 2016). Fontos külső tényező a víz fizikai és kémiai tulajdonsága, így például a pH, mely megváltoztathatja a kültakarót és a bélrendszert kolonizáló mikrobiótát. Ki kell emelnünk azonban, hogy a bél alacsonyabb fokú érzékenységet mutat az említett paraméterre (Sylvain *et al.*, 2016). A víz sótartalma szintén nagy szerepet játszik a gazdaszervezet mikrobiomjának kialakításában. Érdeemes megemlíteni a lazacok esetében a fejlődés során végbemenő édesvízről tengervízre történő adaptációt. Kutatók bizonyították, hogy tengervízben élő egyedeknél magasabb diverzitás volt megfigyelhető (Lokesh & Kiron, 2016). A környezeti hatások mellett fontos megjegyezni, hogy a különböző rendszerek (pl. tógazdaság, recirkulációs akvakultúra rendszer) önálló mikrobiommal rendelkeznek. A változatos termelési egységek saját magukat szennyezik (szervetlen tápanyagokkal, salakanyaggal, takarmánymaradványokkal), ami az elfolyó vízzel eutrofizációt eredményezhet, hatással lehet a halállományok egészségi állapotára, vagy szerepet játszhat a patogén mikroorganizmusok terjedésében, szaporodásában. E termelési struktúrák monitoringja nélkülözhetetlen a robbanásszerűen fejlődő akvakultúra ágazat szempontjából (Bentzon-Tilia *et al.*, 2016; Cabello *et al.*, 2013).

TÁPLÁLKOZÁS ÉS TAKARMÁNYOZÁS HATÁSA A MIKROBAKÖZÖSSÉGEKRE

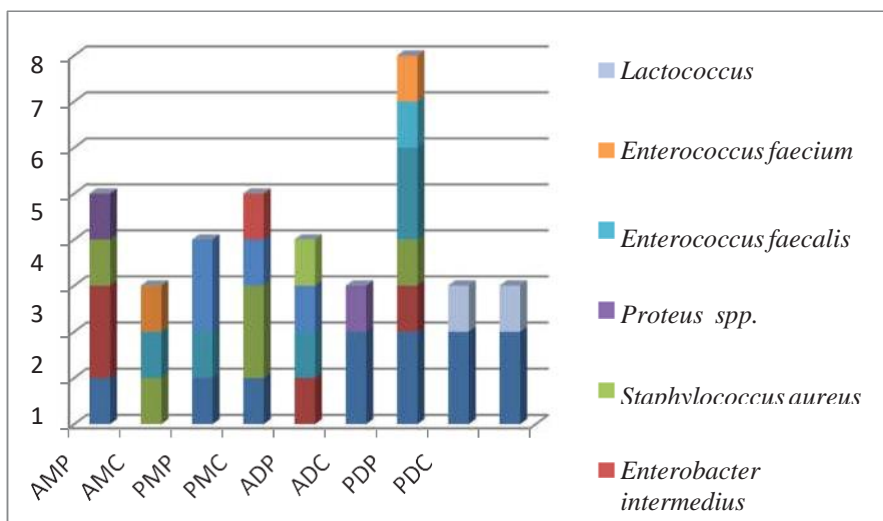
A táplálkozási stratégia nagymértékben befolyásolja elsősorban a bélrendszer mikrobiótáját (De Bruijn *et al.*, 2018). Jelentős különbségek fedezhetők fel egy növényevő, mindenevő, ragadozó és egy ebből a szempontból speciális vegyes plankton fogyasztó életmódot folytató halfaj béltraktusában megtalálható közösségek között. Egy tanulmányban megfigyelték, hogy a mindenevő és ragadozó taxonok esetében magas arányban voltak jelen *Fusobacteria* fajok, míg a plankton fogyasztó halakban inkább a *Cyanobacteria* nemzetségbe tartozó mikroorganizmusok jelentek meg nagyobb számban (Givens *et al.*, 2015; Liu *et al.*, 2016; Sullam *et al.*, 2012). A különböző természetes táplálék források és a teljesértékű takarmányok összetétele is számottevően befolyásolhatja az emésztőrendszer mikrobiomját. Egyes lazacalakúak esetében bizonyították, hogy a hallisztalapú takarmányozás esetén magas arányban volt megtalálható a *Lactobacillus*, míg a *Staphylococcus* nemzetség volt jellemző a bélrendszerben a gabona alapú takarmányok alkalmazása mellett. A rozs alapú takarmányok etetése során az amurnál (*Ctenopharyngodon idella*) megállapították, hogy nagyobb arányban vannak jelen a szénhidrát, zsír, aminosav bioszintézisért és bontásért felelős mikroorganizmusok, mint halliszt alapú teljesértékű takarmány etetése során. Az említett példák is megerősítik azt a következtetést, hogy a táplálék típusa mellett, annak beltartalma is alapvető befolyással bír a kolonizáló mikrobiom összetételére (Ni *et al.*, 2014; Ringø *et al.*, 2016; Schmidt *et al.*, 2016; Wong *et al.*, 2013). A fenntartható akvakultúra termelés szempontjából érdemes megemlíteni a túlhalátszat, környezeti problémák okozta halliszt hiányt és áringadozást. Az ágazat egyre nagyobb figyelmet fordít az alternatív takarmány összetevők felkutatására, melyek fehérje forrásként szolgálhatnak a teljesértékű tápok esetében. A különböző rovarfajokból készült lisztek

alkalmazhatóságának vizsgálata számottevően növekedett az elmúlt években. Kutatások bizonyították, hogy ezek a készítmények növelhetik az akvakultúrák fajok túlélését, immunstimuláló hatással bírnak, segítik a tápanyag-hasznosulást, valamint szerepet játszhatnak a patogének elleni védekezésben (pl. kitin, antimikrobiális fehérjék). A rovarliszt immunrendszert moduláló hatása valószínűsíthetően a béltraktusban található mikrobiótára kifejtett hatásként valósul meg. Fontos azonban megemlíteni, hogy egyes esetekben a nem megfelelő mennyiségben bevitt készítmény immunrendszert gátló hatással bírhat (fagocitózis aktivitásának csökkenése). Számos kutatásra van még szükség, hogy teljes biztonsággal alkalmazható legyen a rovarfehérje liszt, és kiválthassa a hallisztet (részlegesen vagy teljes mértékben) az akvakultúra ágazatban (Loh *et al.*, 2020; Mousavi *et al.*, 2020).

A MIKROBIOM HALEGÉSZSÉGÜGYI ÉS ÁLLATJÓLLÉTI VONATKOZÁSAI

A halak mikrobiótájában kommenzalista és patogén szervezetek egyaránt folyamatosan jelen vannak, habár a kórokozó mikroorganizmusok nem feltétlenül okoznak fertőzést, megbetegedést. A patogenitás kialakulása összefüggésbe hozható a kommenzalista közösség egyensúlyának eltolódásával (Montalban-Arques *et al.*, 2015; Moya & Ferrer, 2016; Romero *et al.*, 2014; Sagvik *et al.*, 2008; Stecher *et al.*, 2013; Turner *et al.*, 2013). Összességében elmondható, hogy a fertőzött/beteg hal mikrobiótája alacsonyabb diverzitást mutat, mint az egészségesé (Li *et al.*, 2017). Az egyensúly eltolódását indukálhatja a külső környezet változása (pl. évszakos változás), vagy antropogén hatás (víz paraméterek, klímaváltozás, antibiotikum alkalmazás, tartási és nevelési körülmények megváltozása). Sok esetben azonban egy elsődleges patogén okozta fertőzés teszi lehetővé másodlagos kórokozók felszaporodását (Llewellyn *et al.*, 2017). A kommenzalista mikroorganizmusok direkt és indirekt módon egyaránt hozzájárulhatnak a gazdaszervezet egészségi állapotának megóvásához és a patogének elleni védekezéshez (Merrifield & Rodiles, 2015; Parra *et al.*, 2015; Salinas, 2015; Xu *et al.*, 2016). A direkt védekezés során mikrobák kiszoríthatják a kórokozókat az adott niche-ből, versenghetnek a tápanyag forrásért, valamint antibiózis (anyagcseretermékek révén kifejtett gátló hatás) útján befolyásolhatják a patogéneket (Banerjee & Ray, 2017; Ibrahim, 2015; Verschuere *et al.*, 2000). Az indirekt beavatkozás során modulálhatják a gazdaszervezet immunválaszát és elősegíthetik a tápanyagfelvételt (De Bruijn *et al.*, 2018). A kórokozók elleni védekezésben az ágazatban nagymértékben elterjedt az antibiotikumok alkalmazása, ami azonban komoly közegészségügyi kockázattal bír, valamint rezisztens baktériumtörzsek kialakulásához vezethet (FAO/OIE/WHO, 2006; Martínez Cruz *et al.*, 2012; Nomoto, 2005; WHO, 2012). Új, alternatív immunstimuláló anyagok/készítmények biztonságosabb kórokozó elleni védekezést tehetnek lehetővé az akvakultúra termelésben (Martínez Cruz *et al.*, 2012; Wang *et al.*, 2017). A probiotikum olyan szervezetek összessége (pl. *Bacillus sp.*, *Lactobacillus sp.*, *Enterococcus sp.*, *Carnobacterium sp.* és *Saccharomyces cerevisiae*), melyek hasznosak a gazdaszervezet számára és képesek kolonizációra: segítik a táplálékhasznosulást és a patogének elleni védekezést (Beiji &

Al-Hisnawi, 2020; Martínez Cruz et al., 2012; Verschuere et al., 2000; Wang et al., 2017, 2. ábra). A prebiotikumok ezzel szemben olyan szénhidrátok és rostok (pl. karotinoidok), melyek támogatják a kommenzalista élőlények kolonizációját és hozzájárulnak a gazdaszervezet egészségi állapotának megóvásához. Hatásukat a mikroorganizmusok fermentációs folyamataiból származó melléktermékeken keresztül fejtik ki (De Bruijn et al., 2018; Wang et al., 2017). Szimbiotikumoknak nevezzük azokat a készítményeket, melyek egyben tartalmazzák a pre- és probiotikumokat (Gibson & Roberfroid, 1995; Huynh et al., 2017; Ringø & Song, 2016). Számos jövőbeni kutatásra van azonban szükség, hogy teljes mértékben megértsük, hogyan hatnak a specifikus kommenzalista mikrobák, és azok melléktermékei a patogén szervezetekre, illetve mely módon fejtik ki immunstimuláló hatásukat. Alkalmazásuk azonban elvitathatatlanul hozzájárulhat az akvakultúra ágazat fenntartható fejlődéséhez (De Bruijn et al., 2018; Wang et al., 2017).



2. ábra: A ponty (*Cyprinus carpio*) béltraktusából izolált baktériumok relatív abundanciája kontroll és *Bacillus subtilis* (probiotikum) kiegészítésű kísérleti táp összehasonlítása során. AM - anterior mucosa, PM - posterior mucosa, AD - anterior digesta, PD - posterior digesta. C- kontroll, P - probiotikum (Beiwi & Al-Hisnawi 2020 nyomán módosítva).

KÖVETKEZTETÉSEK ÉS JAVASLATOK

A különböző akvakultúra rendszerek esetében a mikrobiom vizsgálata és kontrollja elengedhetetlen a nagy intenzitású termelési kapacitás elérése érdekében (Dittmann et al., 2017; Meyer, 1991). További kutatásokra van szükség, hogy a meglévő ismereteket felhasználva, még jobban megértsük a környezet-táplálkozás/takarmányozás-mikrobióta összetétele-állategészségügyi/jólléti tengely bonyolult és dinamikus működését. Szükséges továbbá nyitni az alulreprezentált tudományterületek és minőségi tényezők

vizsgálata felé, melyekre jelentőségük ellenére napjainkig elenyésző figyelmet fordítottak. A mikroorganizmusok szaporodásra (szaporító képességre), omega-3 zsírsav tartalomra, ízletességre és a fenntartható akvakultúrára kifejtett hatásának kutatása nélkülözhetetlen szegmense a diszciplína bővülésének (*Parata et al.*, 2021). A probiotikum (és más mikrobiótát támogató) készítmények alkalmazása elősegítheti az ágazat fejlődését, azonban összehangolt együttműködésre van szükség a kutatók, az akvakultúra területén dolgozó szakemberek, a fermentációban jártas mérnökök és az engedélyezett hatóságok munkatársai között a gyakorlatban alkalmazható termékek előállításához (*Dittmann et al.*, 2017).

KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

Munkánkat a Kulturális és Innovációs Minisztérium ÚNKP-23-3 kódszámú Új Nemzeti Kiválóság Programjának a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Alapból finanszírozott szakmai támogatás támogatta. Közleményünk az Innovációs és Technológiai Minisztérium által kiírt Tématerületi Kiválósági Program (TKP2021), Nemzetvédelem és Nemzetbiztonság alprogram pályázatának hozzájárulásával valósult meg (TKP2021-NVA-22). A kutatás a Kulturális és Innovációs Minisztérium Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Alapból nyújtott támogatásával, a Nemzeti Kutatási, Fejlesztési és Innovációs Hivatal által kibocsátott támogatói okirat alapján valósult meg (2022-1.2.6-TÉT-IPARI-TR-2022-00002). A munkát továbbá a Kulturális és Innovációs Minisztérium megbízásából a Nemzeti Kulturális Támogatáskezelő által meghirdetett, „Szakkollégiumok tehetséggondozó programjainak támogatása” (NTP-SZKOLL-23-0043) pályázat támogatta.

IRODALOMJEGYZÉK

- Austin B.* (2006): The Bacterial Microflora of Fish, Revised. The Scientific World Journal. 6, 931–945. <https://doi.org/10.1100/tsw.2006.181>.
- Banerjee G. - Ray A.K.* (2017): Bacterial symbiosis in the fish gut and its role in health and metabolism. Symbiosis. 72, 1–11. <https://doi.org/10.1007/s13199-016-0441-8>.
- Bentzon-Tilia M. - Sonnenschein E.C. - Gram L* (2016): Monitoring and managing microbes in aquaculture – Towards a sustainable industry. Microbial Biotechnology. 9, 576–584. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12392>.
- Berg G. - Rybakova D. - Fischer D. - Cernava T. - Vergès M.-C.C. - Charles T. - Chen X. - Cocolin L. - Eversole K. - Corral G.H. - Kazou M. - Kinkel L. - Lange L. - Lima N. - Loy A. Macklin J.A. - Maguin E. - Mauchline T. - McClure R. - Mitter B. - Ryan M. - Sarand I. - Smidt H. - Schelkle B. - Roume H. - Kiran G.S. - Selvin J. - Souza R.S.C. de - van Overbeek L. - Singh B.K. - Wagner M. - Walsh A. - Sessitsch A. - Schloter M.* (2020): Microbiome definition re-visited: old concepts and new challenges. Microbiome. 8, 103. <https://doi.org/10.1186/s40168-020-00875-0>.

- Beivi D.A. - Al-Hisnawi A.* (2020): Effect of *Bacillus subtilis* as probiotic on intestinal microbiota and growth performance of common carp (*Cyprinus carpio*). AIP Conference Proceedings. 2290, 030004. <https://doi.org/10.1063/5.0027550>
- Brinchmann M.F.* (2016): Immune relevant molecules identified in the skin mucus of fish using -omics technologies. *Molecular BioSystems*. 12, 2056–2063. <https://doi.org/10.1039/C5MB00890E>.
- de Bruijn I. - Liu Y. - Wiegertjes G.F. - Raaijmakers J.M.* (2018): Exploring fish microbial communities to mitigate emerging diseases in aquaculture. *FEMS Microbiology Ecology*. 94, fix161. <https://doi.org/10.1093/femsec/fix161>.
- Bruno D.W. - Munro A.L.S.* (1986): Observations on *Renibacterium salmoninarum* and the salmonid egg. *Dis Aquat Organ*. 1, 83–7.
- Burr G. - Gatlin III D. - Ricke S.* (2005): Microbial Ecology of the Gastrointestinal Tract of Fish and the Potential Application of Prebiotics and Probiotics in Finfish Aquaculture. *Journal of the World Aquaculture Society*. 36, 425–436. <https://doi.org/10.1111/j.1749-7345.2005.tb00390.x>.
- Cabello F.C. - Godfrey H.P. - Tomova A. - Ivanova L. - Dölz H. - Millanao A. - Buschmann A.H.* (2013): Antimicrobial use in aquaculture re-examined: its relevance to antimicrobial resistance and to animal and human health. *Environmental Microbiology*. 15, 1917–1942. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.12134>.
- Craig S. - Helfrich L.A. - Kuhn D. - Schwarz M.H.* (2017): Understanding fish nutrition, feeds, and feeding. Virginia Cooperative Extension, Virginia State University.
- Dawood M.A.O.* (2021): Nutritional immunity of fish intestines: important insights for sustainable aquaculture. *Reviews in Aquaculture*. 13, 642–663. <https://doi.org/10.1111/raq.12492>.
- Dhanasiri A.K.S. - Brunvold L. - Brinchmann M.F. - Korsnes K. - Bergh Ø. - Kiron V.* (2011): Changes in the intestinal microbiota of wild Atlantic cod *Gadus morhua* L. upon captive rearing. *Microbial Ecology*. 61, 20–30. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9673-y>.
- Dittmann K.K. - Rasmussen B.B. - Castex M. - Gram L. - Bentzon-Tilia M.* (2017): The aquaculture microbiome at the centre of business creation. *Microbial Biotechnology*. 10, 1279. <https://doi.org/10.1111/1751-7915.12877>.
- Eichmiller J.J. - Hamilton M.J. - Staley C. - Sadowsky M.J. - Sorensen P.W.* (2016): Environment shapes the fecal microbiome of invasive carp species. *Microbiome*. 4, 44. <https://doi.org/10.1186/s40168-016-0190-1>.
- FAO* (2018): Meeting the Sustainable Development Goals. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO* (2022): The State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA). Towards blue transformation. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- FAO-OIE-WHO* (2006): Antimicrobial use in aquaculture and antimicrobial resistance. Report of a Joint. Expert Consultation on Antimicrobial Use in Aquaculture And Antimicrobial Resistance.

- Ganguly S. - Prasad A.* (2012): Microflora in fish digestive tract plays significant role in digestion and metabolism. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 22, 11–16. <https://doi.org/10.1007/s11160-011-9214-x>.
- Gatesoupe F.J.* (2007): Live yeasts in the gut: Natural occurrence, dietary introduction, and their effects on fish health and development. *Aquaculture*. 267, 20–30. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.01.005>.
- Ghanbari M. - Kneifel W. - Domig K.J.* (2015): A new view of the fish gut microbiome: Advances from next-generation sequencing. *Aquaculture*. 448, 464–475. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2015.06.033>.
- Gibson G.R. - Roberfroid M.B.* (1995): Dietary modulation of the human colonic microbiota: introducing the concept of prebiotics. *The Journal of Nutrition*. 125, 1401–1412. <https://doi.org/10.1093/jn/125.6.1401>.
- Gilbert J.A. - Quinn R.A. - Debelius J. - Xu Z.Z. - Morton J. - Garg N. - Jansson J.K. - Dorrestein P.C. - Knight R.* (2016): Microbiome-wide association studies link dynamic microbial consortia to disease. *Nature*. 535, 94–103. <https://doi.org/10.1038/nature18850>.
- Gilbert J.A. - Steele J.A. - Caporaso J.G. - Steinbrück L. - Reeder J. - Temperton B. - Huse S. - McHardy A.C. - Knight R. - Joint I. - Somerfield P. - Fuhrman J.A. - Field D.* (2012): Defining seasonal marine microbial community dynamics. *The ISME journal*. 6, 298–308. <https://doi.org/10.1038/ismej.2011.107>.
- Givens C. - Ransom B. - Bano N. - Hollibaugh J.* (2015): Comparison of the gut microbiomes of 12 bony fish and 3 shark species. *Marine Ecology Progress Series*: 518, 209–223. <https://doi.org/10.3354/meps11034>.
- Glencross B. d. - Booth M. - Allan G.I.* (2007): A feed is only as good as its ingredients – a review of ingredient evaluation strategies for aquaculture feeds. *Aquaculture Nutrition*. 13, 17–34. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2095.2007.00450.x>.
- Grim J.N. - Clements K.D. - Byfield T.* (2002): New Species of *Balantidium* and *Pamcichtdotherus* (Ciliophora) Inhabiting the Intestines of Four Surgeonfish Species from the Tuvalu Islands, Pacific Ocean. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 49, 146–153. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2002.tb00359.x>.
- Hansen G.H. - Olafsen J.A.* (1999): Review Article: Bacterial Interactions in Early Life Stages of Marine Cold Water Fish. *Microbial Ecology*. 38, 1–26.
- Hoseinifar S.H. - Van Doan H. - Dadar M. - Ringø E. - Harikrishnan R.* (2019): Feed Additives, Gut Microbiota, and Health in Finfish Aquaculture. In: *Derome N.* (ed): *Microbial Communities in Aquaculture Ecosystems: Improving Productivity and Sustainability*. Springer International Publishing, Cham, 121–142.
- Huynh T-G. - Shiu Y-L. - Nguyen T-P. - Truong Q-P. - Chen J-C. - Liu C-H.* (2017): Current applications, selection, and possible mechanisms of actions of synbiotics in improving the growth and health status in aquaculture. A review. *Fish & Shellfish Immunology*. 64, 367–382. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2017.03.035>.
- Ibrahim M.D.* (2015): Evolution of probiotics in aquatic world: Potential effects, the current status in Egypt and recent prospectives. *Journal of Advanced Research*. 6, 765–791. <https://doi.org/10.1016/j.jare.2013.12.004>.

- van Kessel M.A.H.J. - Mesman R.J. - Arshad A. - Metz J.R. - Spanings F.A.T. - van Dalen S.C.M. - van Niftrik L. - Flik G. - Wendelaar Bonga S.E. - Jetten M.S.M. - Klaren P.H.M. - Op den Camp H.J.M.* (2016): Branchial nitrogen cycle symbionts can remove ammonia in fish gills. *Environmental Microbiology Reports*. 8, 590–594. <https://doi.org/10.1111/1758-2229.12407>.
- Kormas K.A. - Meziti A. - Mente E. - Frentzos A.* (2014): Dietary differences are reflected on the gut prokaryotic community structure of wild and commercially reared sea bream (*Sparus aurata*). *MicrobiologyOpen*. 3, 718–728. <https://doi.org/10.1002/mbo3.202>.
- Li T. - Li H. - Gatesoupe F.-J. - She R. - Lin Q. - Yan X. - Li J. - Li X.* (2017): Bacterial Signatures of ‘Red-Operculum’ Disease in the Gut of Crucian Carp (*Carassius auratus*). *Microbial Ecology*. 74, 510–521. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-0967-1>.
- Liu Y. - de Bruijn I. - Jack AL. - Drynan K. - van den Berg AH. - Thoen E. - Sandoval-Sierra V. - Skaar I. - van West P. - Diéguez-Uribeondo J. - van der Voort M. - Mendes R. - Mazzola M. - Raaijmakers J.M.* (2014): Deciphering microbial landscapes of fish eggs to mitigate emerging diseases. *The ISME Journal*. 8, 2002–2014. <https://doi.org/10.1038/ismej.2014.44>.
- Liu H. - Guo X. - Gooneratne R. - Lai R. - Zeng C. - Zhan F. - Wang W.* (2016): The gut microbiome and degradation enzyme activity of wild freshwater fishes influenced by their trophic levels. *Scientific Reports*. 6, 24340. <https://doi.org/10.1038/srep24340>.
- Llewellyn M.S. - Leadbeater S. - Garcia C. - Sylvain F.-E. - Custodio M. - Ang K.P. - Powell F. - Carvalho G.R. - Creer S. - Elliot J. - Derome N.* (2017): Parasitism perturbs the mucosal microbiome of Atlantic Salmon. *Scientific Reports*. 7, 43465. <https://doi.org/10.1038/srep43465>.
- Loh J.Y. - Chan H.K. - Yam H.C. - In L.L.A. - Lim C.S.Y.* (2020): An overview of the immunomodulatory effects exerted by probiotics and prebiotics in grouper fish. *Aquaculture International*. 28: 729–750. <https://doi.org/10.1007/s10499-019-00491-2>.
- Lokesh J. - Kiron V.* (2016): Transition from freshwater to seawater reshapes the skin-associated microbiota of Atlantic salmon. *Scientific Reports*. 6, 19707. <https://doi.org/10.1038/srep19707>.
- Long A. - Call D.R. - Cain K.D.* (2014): Investigation of the link between broodstock infection, vertical transmission, and prevalence of *Flavobacterium psychrophilum* in eggs and progeny of Rainbow Trout and Coho Salmon. *Journal of Aquatic Animal Health*. 26, 66–77. <https://doi.org/10.1080/08997659.2014.886632>.
- Lowrey L. - Woodhams D.C. - Tacchi L. - Salinas I.* (2015): Topographical Mapping of the Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Microbiome Reveals a Diverse Bacterial Community with Antifungal Properties in the Skin. *Applied and Environmental Microbiology*. 81, 6915–6925. <https://doi.org/10.1128/AEM.01826-15>.
- van der Maarel M.J. - Artz R.R. - Haanstra R. - Forney L.J.* (1998): Association of marine archaea with the digestive tracts of two marine fish species. *Applied and Environmental Microbiology*. 64, 2894–2898. <https://doi.org/10.1128/AEM.64.8.2894-2898.1998>.
- Martin C.* (2017): Not so many fish in the sea. *Current Biology*. 27, R439–R443. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.05.049>.

- Martínez Cruz P. - Ibáñez A.L. - Monroy Hermosillo O.A. - Ramírez Saad H.C.* (2012): Use of Probiotics in Aquaculture. *ISRN Microbiology*. 2012, 916845. <https://doi.org/10.5402/2012/916845>.
- Merrifield D.L. - Rodiles A.* (2015): 10 - The fish microbiome and its interactions with mucosal tissues. In *Beck B.H. - Peatman E (eds.): Mucosal Health in Aquaculture*. Academic Press, San Diego, 273–295.
- Meyer F.P.* (1991): Aquaculture disease and health management. *Journal of Animal Science*. 69, 4201–4208. <https://doi.org/10.2527/1991.69104201x>.
- Montalban-Arques A. - De Schryver P. - Bossier P. - Gorkiewicz G. - Mulero V. - Gatlin D.M. - Galindo-Villegas J.* (2015): Selective Manipulation of the Gut Microbiota Improves Immune Status in Vertebrates. *Frontiers in Immunology*. 6, 512. <https://doi.org/10.3389/fimmu.2015.00512>.
- Mousavi S. - Zahedinezhad S. - Loh J.Y.* (2020): A review on insect meals in aquaculture: the immunomodulatory and physiological effects. *International Aquatic Research*. 12, 100–115. [https://doi.org/10.22034/iar\(20\).2020.1897402.1033](https://doi.org/10.22034/iar(20).2020.1897402.1033).
- Moya A. - Ferrer M.* (2016): Functional Redundancy-Induced Stability of Gut Microbiota Subjected to Disturbance. *Trends in Microbiology*. 24, 402–413. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2016.02.002>.
- Nayak S.K.* (2010): Role of gastrointestinal microbiota in fish. *Aquaculture Research*. 41, 1553–1573. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02546.x>.
- Ni J. - Yan Q. - Yu Y. - Zhang T.* (2014): Factors influencing the grass carp gut microbiome and its effect on metabolism. *FEMS microbiology ecology*. 87, 704–714. <https://doi.org/10.1111/1574-6941.12256>.
- Nomoto K.* (2005): Prevention of infections by probiotics. *Journal of Bioscience and Bioengineering*. 100, 583–592. <https://doi.org/10.1263/jbb.100.583>.
- Parata L. - Sammut J. - Egan S.* (2021): Opportunities for microbiome research to enhance farmed freshwater fish quality and production. *Reviews in Aquaculture*. 13, 2027–2037. <https://doi.org/10.1111/raq.12556>.
- Parra D. - Reyes-Lopez F.E. - Tort L.* (2015): Mucosal Immunity and B Cells in Teleosts: Effect of Vaccination and Stress. *Frontiers in Immunology*. 6.
- Pascoe E.L. - Hauffe H.C. - Marchesi J.R. - Perkins S.E.* (2017): Network analysis of gut microbiota literature: an overview of the research landscape in non-human animal studies. *The ISME journal*. 11, 2644–2651. <https://doi.org/10.1038/ismej.2017.133>.
- Ringo E. - Birkbeck T.H.* (1999): Intestinal microflora of fish larvae and fr. *Aquaculture Research*. 30, 73–93. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1999.00302.x>.
- Ringø E. - Song S k.* (2016): Application of dietary supplements (synbiotics and probiotics in combination with plant products and β -glucans) in aquaculture. *Aquaculture Nutrition*. 22, 4–24. <https://doi.org/10.1111/anu.12349>.
- Ringø E. - Zhou Z. - Vecino J g. - Wadsworth S - Romero J. - Krogdahl Á. - Olsen R e. - Dimitroglou A. - Foey A. - Davies S. - Owen M. - Lauzon H. - Martinsen L. - De Schryver P. - Bossier P - Sperstad S. - Merrifield D.* (2016): Effect of dietary components on the gut microbiota of aquatic animals. A never-ending story? *Aquaculture Nutrition*. 22, 219–282. <https://doi.org/10.1111/anu.12346>.

- Romero J. Ringø E. - Merrifield D.L. (2014): The Gut Microbiota of Fish. In *Aquaculture Nutrition*. John Wiley & Sons Ltd, 75–100.
- Sagvik J. - Uller T. - Olsson M. (2008): A genetic component of resistance to fungal infection in frog embryos. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 275, 1393–1396. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0078>.
- Sakami T. - Abo K. - Takayanagi K. - Toda S. (2003): Effects of water mass exchange on bacterial communities in an aquaculture area during summer. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 56, 111–118. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00126-9](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00126-9).
- Salinas I. (2015): The Mucosal Immune System of Teleost Fish. *Biology*. 4, 525–539. <https://doi.org/10.3390/biology4030525>.
- Schmidt V. - Amaral-Zettler L. - Davidson J. - Summerfelt S. - Good C. (2016): Influence of Fishmeal-Free Diets on Microbial Communities in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Recirculation Aquaculture Systems. *Applied and Environmental Microbiology*. 82, 4470–4481. <https://doi.org/10.1128/AEM.00902-16>.
- Simonit S. - Perrings C. (2011): Sustainability and the value of the ‘regulating’ services: Wetlands and water quality in Lake Victoria. *Ecological Economics*. 70, 1189–1199. <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2011.01.017>.
- Stecher B. - Maier L. - Hardt W-D. (2013): ‘Blooming’ in the gut: how dysbiosis might contribute to pathogen evolution. *Nature Reviews Microbiology*. 11, 277–284. <https://doi.org/10.1038/nrmicro2989>.
- Stephens W.Z. - Burns A.R. - Stagaman K. - Wong S. - Rawls J.F. - Guillemin K. - Bohannan B.J.M. (2016): The composition of the zebrafish intestinal microbial community varies across development. *The ISME Journal*. 10, 644–654. <https://doi.org/10.1038/ismej.2015.140>.
- Sullam K.E. - Essinger S.D. - Lozupone C.A. - O’Connor M.P. - Rosen G.L. - Knight R. - Kilham S.S. - Russell J.A. (2012): Environmental and ecological factors that shape the gut bacterial communities of fish: a meta-analysis. *Molecular Ecology*. 21, 3363–3378. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2012.05552.x>.
- Sylvain F-É. - Cheaib B. - Llewellyn M. - Gabriel Correia T. - Barros Fagundes D. - Luis Val A. - Derome N. (2016): pH drop impacts differentially skin and gut microbiota of the Amazonian fish tambaqui (*Colossoma macropomum*). *Scientific Reports*. 6, 32032. <https://doi.org/10.1038/srep32032>.
- Tran N.T. - Wang G-T. - Wu S-G. (2017): A review of intestinal microbes in grass carp *Ctenopharyngodon idellus* (Valenciennes). *Aquaculture Research*. 48, 3287–3297. <https://doi.org/10.1111/are.13367>.
- Turner T.R. - James E.K. - Poole P.S. (2013): The plant microbiome. *Genome Biology*. 14, 209. <https://doi.org/10.1186/gb-2013-14-6-209>.
- Uchii K. - Matsui K - Yonekura R. - Tani K. - Kenzaka T. - Nasu M. - Kawabata Z. (2006): Genetic and physiological characterization of the intestinal bacterial microbiota of Bluegill (*Lepomis macrochirus*) with three different feeding habits. *Microbial Ecology*. 51, 277–284. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9018-z>.

Uribe C. - Folch H. - Enriquez R. - Moran G. (2011): Innate and adaptive immunity in teleost fish: a review. *Veterinárni medicína*. 56, 486–503. <https://doi.org/10.17221/3294-VETMED>.

Valtonen E.T. - Holmes J.C. - Aronen J. - Rautalahti I. (2003): Parasite communities as indicators of recovery from pollution: parasites of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in central Finland. *Parasitology*. 126, Suppl: S43-52. <https://doi.org/10.1017/s0031182003003494>.

Verschuere L. - Rombaut G. - Sorgeloos P. - Verstraete W. (2000): Probiotic Bacteria as Biological Control Agents in Aquaculture. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*. 64, 655–671.

Vinatea L. - Malpartida J. - Carbó R. - Andree K.B. - Gisbert E. - Estévez A. (2018): A comparison of recirculation aquaculture systems versus biofloc technology culture system for on-growing of fry of *Tinca tinca* (Cyprinidae) and fry of grey *Mugil cephalus* (Mugilidae). *Aquaculture*. 482, 155–161. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2017.09.041>.

Wang W. - Zhou Z. - He S. - Liu Y. - Cao Y. - Shi P. - Yao B. - Ringø E. (2010): Identification of the adherent microbiota on the gills and skin of poly-cultured gibel carp (*Carassius auratus gibelio*) and bluntnose black bream (*Megalobrama amblycephala* Yih). *Aquaculture Research*. 41, e72–e83. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02459.x>.

Wang W. - Sun J. - Liu C. - Xue Z. (2017): Application of immunostimulants in aquaculture: current knowledge and future perspectives. *Aquaculture Research*. 48, 1–23. <https://doi.org/10.1111/are.13161>.

Wang A.R. - Ran C. - Ringø E. - Zhou Z.G. (2018): Progress in fish gastrointestinal microbiota research. *Reviews in Aquaculture*. 10, 626–640. <https://doi.org/10.1111/raq.12191>.

WHO (2012): Antimicrobial resistance. Fact sheet N° 194. <http://www.who.int/mediacentre/factsheets/fs194/es/index.html>.

Wilkins L.G.E. - Rogivue A. - Fumagalli L. - Wedekind C. (2015): Declining diversity of egg-associated bacteria during development of naturally spawned whitefish embryos (*Coregonus spp.*). *Aquatic Sciences*. 77, 481–497. <https://doi.org/10.1007/s00027-015-0392-9>.

Wong S. - Waldrop T. - Summerfelt S. - Davidson J. - Barrows F. - Kenney P.B. - Welch T. - Wiens G.D. - Snekvik K. - Rawls J.F. - Good C. (2013): Aquacultured Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) Possess a Large Core Intestinal Microbiota That Is Resistant to Variation in Diet and Rearing Density. *Applied and Environmental Microbiology*. 79, 4974–4984. <https://doi.org/10.1128/AEM.00924-13>.

Wu S. - Ren Y. - Peng C. - Hao Y. - Xiong F. - Wang G. - Li W. - Zou H. - Angert E.R. (2015): Metatranscriptomic discovery of plant biomass-degrading capacity from grass carp intestinal microbiomes. *FEMS Microbiology Ecology*. 91, fiv107. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiv107>.

Xu Z. - Takizawa F. - Parra D. - Gómez D. - von Gersdorff Jørgensen L. - LaPatra S.E. - Sunyer J.O. (2016): Mucosal immunoglobulins at respiratory surfaces mark an ancient

association that predates the emergence of tetrapods. *Nature Communications*. 7, 10728. <https://doi.org/10.1038/ncomms10728>.

Yokoyama H. - Itoh N. - Ogawa K. (2015): Fish and Shellfish Diseases Caused by Marine Protists. In *Ohtsuka S. - Suzuki T. - Horiguchi T. - Suzuki N. - Not F. (eds.): Marine Protists: Diversity and Dynamics*. Springer Japan, Tokyo, 533–549.

Zarkasi K.Z. - Abell G.C.J. - Taylor R.S. - Neuman C. - Hatje E. - Tamplin M.L. - Katouli M. - Bowman J.P. (2014): Pyrosequencing-based characterization of gastrointestinal bacteria of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) within a commercial mariculture system. *Journal of Applied Microbiology*. 117, 18–27. <https://doi.org/10.1111/jam.12514>.

Zarkasi K.Z. - Taylor R.S. - Abell G.C.J. - Tamplin M.L. - Glencross B.D. - Bowman J.P. (2016): Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) Gastrointestinal Microbial Community Dynamics in Relation to Digesta Properties and Diet. *Microbial Ecology*. 71, 589–603. <https://doi.org/10.1007/s00248-015-0728-y>.