

Животноводство и кормопроизводство. 2023. Т. 106, № 2. С. 198-213.
Animal Husbandry and Fodder Production. 2023. Vol. 106, no 2. P. 198-213.

Обзорная статья
УДК 639.3.043
doi: 10.33284/2658-3135-106-2-198

Современные исследования по изучению микробиома кишечника рыб

Марина Сергеевна Зуева^{1,2}, Елена Петровна Мирошникова³, Азамат Ерсайнович Аринжанов⁴,
Юлия Владимировна Килякова⁵

¹Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, Оренбург, Россия

^{2,3,4,5}Оренбургский государственный университет, Оренбург, Россия

^{1,2}zueva@ms-98.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2818-1312>

³elenaakva@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3804-5151>

⁴arin.azamat@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6534-7118>

⁵fish-ka06@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2385-264X>

Аннотация. При исследовании рациона рыб достаточно часто изучают влияние различных кормов и добавок на рост, гематологические показатели и иммунитет. Последние исследования в области аквакультуры открывают перспективы для изучения микробиома как потенциального биомаркера организма. Интерес к изучению микробиома кишечника рыб возрос по многим причинам, в том числе вследствие того, что костистые рыбы представляют самую многочисленную группу среди позвоночных животных. За последние годы мировые учёные исследовали микробиом кишечника более 100 видов костистых рыб, придя к выводу, что основными преобладающими представителями нормальной микробиоты являются *Proteobacteria*, *Firmicutes* и *Cyanobacteria*. Также исследователи выявили зависимость качественного и количественного составов микробиома рыб от различных условий окружающей среды, рациона питания, возраста. Данные знания в дальнейшем могут стать решающими при выращивании рыбы в условиях аквакультуры, снизив экономические затраты на содержание особей и повысив качество готовой продукции. В обзоре были рассмотрены основные представители микробиома кишечника рыбы, влияние различных факторов окружающей среды и питания на состав микроорганизмов, исследования в области использования кормовых добавок и их влияние на состав кишечной микрофлоры. Обобщена роль влияния микроорганизмов на организм хозяина.

Ключевые слова: микробиом, аквакультура, рыба, кормление рыб, кормовые добавки, кишечник, иммунитет

Благодарности: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 22-26-00281.

Для цитирования. Современные исследования по изучению микробиома кишечника рыб (обзор) / М.С. Зуева, Е.П. Мирошникова, А.Е. Аринжанов, Ю.В. Килякова // Животноводство и кормопроизводство. 2023. Т. 106, № 2. С. 198-213. <https://doi.org/10.33284/2658-3135-106-2-198>

Review article

Modern research on the study of the intestinal microbiome in fish

Marina S Zueva^{1,2}, Elena P Miroshnikova³, Azamat E Arinzhonov⁴, Yulia V Kilyakova⁵

¹Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, Orenburg, Russia

^{2,3,4,5}Orenburg State University, Orenburg, Russia

^{1,2}zueva@ms-98.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2818-1312>

³elenaakva@rambler.ru, <https://orcid.org/0000-0003-3804-5151>

⁴arin.azamat@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-6534-7118>

⁵fish-ka06@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-2385-264X>

Abstract. The effect of various feeds and additives on growth, hematological parameters and immunity in fish is often studied during research of its diet. Recent research in the field of aquaculture opens up prospects for studying the microbiome as a potential biomarker of the body. Interest in studying the

intestinal microbiome of fish has increased for many reasons, including the fact that bony fish represent the largest group among vertebrates. In recent years, world scientists have studied the intestinal microbiome of more than 100 species of bony fish, coming to the conclusion that the main predominant representatives of the normal microbiota are *Proteobacteria*, *Firmicutes*, and *Cyanobacteria*. The researchers also revealed the dependence of the qualitative and quantitative composition of the fish microbiome on various environmental conditions, diet, age. This knowledge can become crucial in the future when growing fish in aquaculture conditions, reducing the economic costs of maintenance of individuals and improving the quality of finished products. The review examined the main representatives of the intestinal microbiome of fish, the influence of various environmental and nutritional factors on the composition of microorganisms, research in the use of feed additives and their effect on the composition of the intestinal microflora. The role of the influence of microorganisms on the host organism is generalized.

Keywords: microbiome, aquaculture, fish, fish feeding, feed additives, intestines, immunity

Acknowledgments: the work was supported by the Russian Science Foundation, Project No. 22-26-00281.

For citation: Zueva MS, Miroshnikova EP, Arinzhanov AE, Kilyakova YuV. Modern research on the study of the intestinal microbiome in fish (review). *Animal Husbandry and Fodder Production*. 2023;106(2):198-213. (In Russ.). <https://doi.org/10.33284/2658-3135-106-2-198>

Введение.

В XXI веке объём аквакультуры превысил уровень добываемой продукции от рыболовства. Увеличение производств по выращиванию гидробионтов обусловлено ростом населения и повышением качества питания людей (Longo SB et al., 2019). Большая часть продукции аквакультуры на мировые рынки поступает из стран Азии, в основном, из Китая, Индии, Индонезии и Вьетнама (ФАО, 2020; Fiorella KJ et al., 2021). При этом темп роста аквакультуры в Азии ниже, чем в других странах мира (Garlock T et al., 2020). Так, в России выращивание рыбы начинает занимать отдельную нишу в производстве продукции питания (Аварский Н.Д. и др., 2020).

Аквакультура зарекомендовала себя важным компонентом здорового и правильного питания человечества (Kwasek K et al., 2020). Гидробионты являются составляющими для профилактики недоедания и развития заболеваний (Fiorella KJ et al., 2021). В период пандемии COVID-19 рыба и другие гидробионты стали хорошими источниками необходимых питательных веществ в рационе человека, так как они содержат незаменимые кислоты, омега-3 и микроэлементы (Ahmed N and Azra MN, 2022).

Данные обстоятельства являются ключевым фактором в развитии кормопроизводства и повышении требований к качественному анализу рациона выращиваемых рыб (Chiu S-T et al., 2021; Whangchai N et al., 2022). Многие современные исследования в области аквакультуры направлены на повышение эффективности производства за счёт снижения коэффициента конверсии корма. Правильное кормление имеет важное значение для развития рыб. Оптимизация рациона может привести к улучшению роста и состава тела, повышению эффективности переработки пищи и снижению потерь питательных веществ (Fiorella K et al., 2021). Кроме того, последние исследования выявили, что включение различных кормовых добавок стимулирует развитие гидробионтов (Wu Zh et al., 2021; Shang X et al., 2021).

Чаще всего при изучении влияния кормовых добавок в рационе рыб исследуют действие препаратов на рост, гематологию, усвоение питательных веществ и воздействие на патогенные микроорганизмы (Olmos J et al., 2020; Rezende RAE et al., 2021). В последние годы также возрос интерес к изучению микробиома кишечника рыб и воздействия на него рациона. Это объясняется тем, что костистые рыбы представляют разнообразную группу позвоночных и являются важным объектом аквакультуры (Perry WB et al., 2020).

Изучение микробного сообщества кишечника рыб способно дать представление о взаимодействии между микробиомом и иммунной системой, энергетическим гомеостазом и физиологией (Butt RL and Volkoff H, 2019). Понимание данных взаимосвязей может оказать существенный

вклад в развитие аквакультуры. Кроме того, изучение темы микробиома позволит правильно скорректировать рацион выращиваемой в условиях аквакультуры рыбы, способствуя повышению необходимых ферментов при включении отдельных компонентов питания в кормление (Perry WB et al., 2020). Также развитие данного направления способствует увеличению числа исследований, изучающих действие альтернативных источников в кормлении рыб (Gatesoupe F-J et al., 2018).

Поэтому понимание того, как происходит взаимосвязь микробиом-организм рыб, имеет решающее значение для дальнейших научных исследований в области изучения питания рыб (Talwar Ch et al., 2018). Современные производители кормов предлагают различные решения проблем, связанных с питанием и здоровьем гидробионтов. Общие предположения о влиянии пищевых добавок на микробиом кишечника рыб позволят точнее изучить вопрос эффективности использования корма и зависимость иммунитета от включения добавок в рацион. Однако точные механизмы, с помощью которых корм оказывает влияние на организм рыбы и его микробиом, до сих пор не изучены до конца (Nadal AL et al., 2020).

Вышеперечисленные факторы требуют уделять особое внимание данному вопросу, так как микробиом гидробионтов в отличие от микробиома теплокровных животных недостаточно изучен и является перспективной отраслью исследований в аквакультуре (Talwar Ch et al., 2018; El-Saadony MT et al., 2021).

Основные представления, состав и свойства микробиома рыб.

Из-за обширного разнообразия экологической адаптации микроорганизмы представляют интерес для изучения (Talwar Ch et al., 2018). Существует множество определений термина «микробиом». Чаще всего данный термин относят к совокупности геномов микроорганизмов внутри микробиоты (Butt RL and Volkoff H, 2019). Другим определением является следующее: микробиом – это совокупность микробиоты (вирусов, бактерий и др.), которая определяет симбиотические отношения с организмами и выполняет важные биологические функции в организме хозяина (Adamovsky O et al., 2018).

Первые исследования по изучению микробиома происходили с помощью методов, которые зависели от культуры клеток (Cui X et al., 2022). Для идентификации видов использовали методы фенотипических и биохимических характеристик и питательные среды для подсчёта уровня бактерий (Diwan AD et al., 2022). С развитием генной инженерии и методов секвенирования изучение вышло на новый этап – появился метод, который анализирует микробный геном напрямую (Cui X et al., 2022), что позволяет определить состав и функции микробиома (Adamovsky O et al., 2018). Сегодня платформы секвенирования PacBio и Oxford и высокопроизводительное секвенирование полного гена 16S становятся всё более распространёнными (Johnson JS et al., 2019).

Широкое расселение и разнообразие рыб делают их перспективными объектами исследований. Так, до 50 % представителей позвоночных являются рыбы, при этом описано более 34000 видов. Такое количество видов делает их важнейшими составляющими водной экосистемы (Kim PS et al., 2021; Cui X et al., 2022). Микробиом был изучен у более 140 видов костистых рыб, в том числе у гуппи (*Poecilia reticulata*), данио (*Danio rerio*), радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*), карпа (*Cyprinus carpio*), осетра (*Acipenser baerii*), атлантического лосося (*Salmo salar*) (Kim PS et al., 2021). Основными объектами изучения являются карп (*Cyprinus carpio*) (Butt RL and Volkoff H, 2019; Tyagi A et al., 2019; Chang X et al., 2021) и данио (*Danio rerio*) (Nadal AL et al., 2020; Stagaman K et al., 2020).

Микроорганизмы существуют почти в каждом организме рыб – в коже, пищеварительном тракте, внутренних органах. В настоящее время наибольшее значение имеет микробиом кишечника, так как он представляет собой сложную систему, которая состоит из разнообразного множества микроорганизмов, имеющих решающее значение в физиологическом функционировании организма животных. Так, организм-хозяин тесно взаимодействует со своей кишечной микробиотой, результат этой связи отражается на развитии нервной системы, поведении, иммунитете и метаболизме хозяина (Degregori S et al., 2021; Cui X et al., 2022; Sumithra TG et al., 2022). Нарушение симбиоза может вызвать дисбактериоз, что приводит к развитию заболевания и снижению функциониро-

вания физиологического гомеостаза. Причём отмечается связь между дисбактериозом и тяжестью заболеваний (Galindo-Villegas J et al., 2022).

Формирование системы организм-микробиом происходит под действием различных факторов, в том числе в результате взаимодействия между микроорганизмами, организмом хозяина, окружающей средой и рационом (Kers JG et al., 2019). Также колонизация осуществляется на ранних этапах онтогенеза рыб (Nadal AL et al., 2020). Предполагается, что для каждого вида-хозяина характерны определённые типы микроорганизмов (Spilisbury F et al., 2022). При этом учёные отмечают, что в зависимости от внешних факторов среди разных особей одного вида состав микробиома может отличаться от типичных представителей (Dulski T et al., 2018).

В состав микробиоты рыб в основном входят аэробные или факультативно-анаэробные микроорганизмы, насчитывающие свыше 500 видов (Cui X et al., 2022). Среди них преобладающими представителями являются такие типы, как *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes*, *Actinobacteria*, *Fusobacteria* (Gomez JA and Primm TP, 2021; Kim PS et al., 2021; Spilisbury F et al., 2022). При этом представителей типа *Proteobacteria* в образцах насчитывают от 3 до 98 %, представителей типа *Firmicutes* – от 1,3 до 45 % в зависимости от вида изучаемых рыб (Spilisbury F et al., 2022). У пресноводных рыб достаточно часто присутствуют представители *Fusobacteria*, при этом их численность не превышает 50 % от общего числа представителей (Kim PS et al., 2021). Также у пресноводных рыб отмечается наличие важной бактерии, а именно *Cetobacterium somerae*, которая вырабатывает большое количество витамина B₁₂ и предотвращает рост вредных патогенов (Diwan AD et al., 2022). Кроме того, учёными была отмечена следующая закономерность: численность *Proteobacteria* увеличивается при снижении численности *Firmicutes* с улучшением качества корма и частоты кормления, и наоборот. Также большое количество представителей типа *Firmicutes* устанавливают и при их повышенном содержании в окружающей среде Cui X et al., 2022).

Факторы, влияющие на состав микробиома кишечника рыб.

Взаимодействие различных факторов определяет состав микробиома кишечника рыб. Так, Talwar Ch с коллегами (2018) выделили три основных класса факторов, влияющих на микробиом: 1) экология и условия окружающей среды; 2) особенности организма-хозяина; 3) пищевое поведение или рацион. Однако до конца не определена степень влияния данных факторов на состав микробиома (Pratte ZA et al., 2018).

Долгое время считалось, что микробиом кишечника рыб тесно связан с питанием, так как микробы способствуют продуцированию ряда ферментов, улучшающих пищеварение, – карбогидразы, целлюлазы, фосфатазы, эстеразы, липазы и протеазы (Perry WB et al., 2020; Shafique L et al., 2021). Кроме того, кишечные микробы стимулируют синтезирование витаминов и аминокислот. Для нильской тилапии (*Oreochromis niloticus*) было отмечено, что обилие бактерий рода *Bacteroides* и *Clostridium* положительно коррелировало с количеством витамина B₁₂ (Miao Sh et al., 2018; Perry WB et al., 2020). При использовании в рационе пёстрого толстолобика (*Aristichthys nobilis*) живого корма в кишечнике доминируют бактерии типа *Bacteroidetes*, *Fusobacteria*, *Firmicutes* и *Proteobacteria*, при кормлении рыб комбикормом доминирующим становится тип *Proteobacteria*. При этом если кормление осуществляется живым кормом с небольшим добавлением комбикорма, то преобладают типы *Proteobacteria* и *Fusobacteria* (Li X et al., 2018).

Негативное влияние на состав микробиома может оказать стресс, который сопровождается изменением структуры слизистой оболочки кишечника. Острый стресс у рыб вызывает отшелушивание слизи и выведение автохтонных бактерий, которые играют защитную роль против патогенов (Butt RL and Volkoff H, 2019). Одним из факторов стресса может оказаться голод. При 8-дневном голодании у баррамунди (*Lates calcarifer*) изменяется состав микробиоты: увеличивается число *Bacteroidetes* при уменьшении *Betaproteobacteria*, что приводит к изменениям транскрипции в генах организма-хозяина и микроорганизмов (Perry WB et al., 2020). Miao Sh с соавторами (2021) указывают, что тепловой стресс у радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*) снижает обилие и разнообразие кишечной микробиоты. Данные нарушения могут привести к повышенному риску развитию патогенной микрофлоры (Miao Sh et al., 2018).

В настоящий момент Kim PS с коллегами (2021) указывают, что значительные различия в микробных сообществах были получены для факторов, связанных со средой обитания организма-хозяина (в том числе, солёность и место отбора проб). Таким образом, между пресноводными и морскими рыбами состав микробиома значительно различается. Так, *Proteobacteria* являются характерными представителями для пресноводных рыб, а *Firmicutes* и *Fusobacteria* – для морских рыб. Среди классов учёные отмечают следующие различия. Представители класса *Gammaproteobacteria* (*Moraxellaceae*, *Vibrionaceae*, *Enterobacteriaceae*) и представители класса *Betaproteobacteria* (*Alcaligenaceae*) распространены среди морских рыб. В то же время представители класса *Gammaproteobacteria* (*Aeromonadaceae*) и *Clostridia* (*Clostridiaceae*) – среди пресноводных рыб (Talwar Ch et al., 2018; Collins FWJ et al., 2021; Kim PS et al., 2021).

Влияние генетической изменчивости на микробный состав отмечается, но в меньшей степени, по сравнению с факторами среды. Существует зависимость состава микробного сообщества кишечника рыб от таксона организма-хозяина. Вариабельность микробиома выше на более низких таксономических уровнях, чем на более высоких. Различия наблюдаются как в составе, так и в структуре микробного сообщества. Например, отряд Иглобрюхообразных (*Tetraodontiformes*) обогащён *Epsilonproteobacteria*, тогда как для отрядов Опахообразных (*Lampriformes*) и Корюшкообразных (*Osmeriformes*) выше обилие представителей *Gammaproteobacteria* (Kim PS et al., 2021).

Среди микробного сообщества кишечника для отрядов Сомообразных (*Siluriformes*), Трескообразных (*Gadiformes*), Карпообразных (*Cypriniformes*) и Корюшкообразных (*Osmeriformes*) характерны представители типа *Firmicutes*, представленные классом *Clostridia*. Для Окунеобразных (*Perciformes*), Скатообразных (*Rajiformes*), Сельдеобразных (*Clupeiformes*) и Удильщикообразных (*Lophiiformes*) типичны представители типа *Cyanobacteria*. Большое количество представителей типа *Fusobacteria* встречается в отрядах Окунеобразных (*Perciformes*), Иглобрюхообразных (*Tetraodontiformes*), Сомообразных (*Siluriformes*), Карпообразных (*Cypriniformes*) и Удильщикообразных (*Lophiiformes*) (Kim PS et al., 2021).

Если говорить об отдельных видах, то для данио (*Danio rerio*), канального сома (*Ictalurus punctatus*), большеротого окуня (*Micropterus salmoides*), синежаберного солнечника (*Lepomis macrochirus*) и японской малоротой корюшки (*Hypomesus nipponensis*) характерно преобладание двух типов *Proteobacteria* и *Fusobacteria*, также важную роль в кишечнике этих рыб играют *Bacteroidetes*, *Cyanobacteria*, *Firmicutes* и *Tenericutes* (Adamovsky O et al., 2018; Park J and Kim EB, 2021; Spilsbury F et al., 2022). Для рыбы-клоуна характерным представителем является *Firmicutes* (Parris DJ et al., 2019), также *Firmicutes* наряду с *Proteobacteria* – доминирующие представители в кишечнике золотистого спара (*Sparus aurata*) (Rimoldi S et al., 2020a). При этом в пределах одного вида у рыб возможны значительные расхождения в составе кишечника. Так, при изучении барракуды (*Sphyaena barracuda*) исследователи отмечают сильное различие в микробной структуре у особей, хотя все рыбы были здоровы. У баррамунди (*Lates calcarifer*) в зависимости от рациона численность доминирующих родов в кишечнике может изменяться (Adamovsky O et al., 2018; Spilsbury F et al., 2022).

Не последним фактором в качестве и количестве микробного сообщества кишечника играет иммунитет организма-хозяина (Raulo A et al., 2018). Такие типы, как *Firmicutes*, *Actinobacteria*, *Alteromonadales* и *Bacteroidetes* способствуют повышению кишечного иммунитета рыб путём воздействия на патогенные бактерии (Shafique L et al., 2021).

Другим фактором развития микробиома кишечника рыб является возраст (Minich JJ et al., 2020; Stagaman K et al., 2020). Развитие кишечной микрофлоры представляет сложный процесс, микробиота начинает колонизировать кишечник рыб на эмбриональном этапе. По мере роста и развития рыбы состав, численность и разнообразие микробиома изменяются (Heys C et al., 2020; Liu Ch et al., 2021). В микробиоме личинок рыб доминируют *Proteobacteria*, *Bacteroidetes*, *Firmicutes*, и *Actinomycetes* (Borges N et al., 2021). У белого амура (*Ctenopharyngodon idella*), китайского окуня (*Siniperca chuatsi*) и сома (*Silurus meridionalis*) разнообразие микроорганизмов увеличивается от стадии личинки до взрослой особи (Butt RL and Volkoff H, 2019). Однако Dulski T с коллегами

(2018) указывают, что на разных стадиях развития молоди обыкновенного судака (*Sander lucioperca*) не отмечаются различия в структуре микробиома, при этом в кишечнике преобладают *Proteobacteria* (95-92 %).

Воздействие токсикантов антропогенного характера (металлы, нефтяные углеводороды и др.) оказывает негативное действие на состав микробиома кишечника (Amendola-Pimenta M et al., 2020; DeBofsky A et al., 2020). При использовании фенантрена на организм красного морского карася (*Pagrus major*) наблюдаются значительные различия в разнообразии кишечной микробиоты, что может быть признаком дисбактериоза. Доминирующим представителем в кишечнике карася является *Vibrio*, но при использовании токсиканта наблюдают увеличение числа *Pseudomonas*, *Thalassospira* и *Flavobacterium* (Hano T et al., 2021).

Загрязнение окружающей среды гидробионтов пластиком негативно воздействует на микробное сообщество кишечника. Под действием полиэтиленовых микропластиков на данио (*Danio rerio*) происходит увеличение численности *Aeromonas*, *Shewanella*, *Microbacterium*, *Nevskia* и *Methyloversatilis* при заметном снижении *Pseudomonas*, *Ralstonia* и *Stenotrophomonas* (Zhao Y et al., 2021).

Важно отметить, что на результаты исследований микробиома играет область кишечника, из которой взята проба, и время её отбора (Adamovsky O et al., 2018). Наименьшее значение индекса Шеннона фиксируют непосредственно перед кормлением, при этом через 1,5 часа после кормления индекс увеличивается в 2 раза (Parris DJ et al., 2019).

Таким образом, численность сообщества в кишечном микробиоме варьируется у разных видов и особей одного вида в зависимости от различных факторов. Часто в исследованиях говорится об основных типах, которые доминируют в микробиоме, при этом функции отдельных видов в пределах типа могут сильно различаться (Adamovsky O et al., 2018). То есть большая часть знаний о микробиоме основана на его корреляции с необходимыми функциями хозяина. В настоящее время широко изучены функциональные характеристики, которые влияют на пищеварение и иммунитет рыб, поэтому функциональный потенциал кишечной микробиоты синергичен с потребностями хозяина (Talwar Ch et al., 2018). И в целом богатство и разнообразие кишечного микробного сообщества являются положительными и желательными признаками, поскольку их связывают со здоровьем организма-хозяина (Shafique L et al., 2021).

Влияние введения кормовых добавок в рацион на микробиом кишечника рыб.

Последние исследования в аквакультуре активно продвигают изучение влияния на организм рыб различных кормовых добавок в качестве альтернативы антибиотиков (Yukgehnaish K et al., 2020). Так как использование антибиотиков в кормлении рыб провоцирует уменьшение разнообразия кишечной микробиоты в организме хозяина (Khurana H et al., 2020; Limbu SM et al., 2021). Xu J et al. (2022) установили, что включение в рацион гибридных окуней (*Epinephelus fuscoguttatus* ♀×*Epinephelus lanceolatus* ♂) антибиотиков значительно увеличивает долю *Bacteroidetes* и уменьшает *Firmicutes*. Также антибиотики способствуют снижению индекса Шеннона.

Функциональные кормовые добавки включают пробиотики, пребиотики, иммуностимуляторы, органические кислоты, нуклеотиды, растительные экстракты, ферменты. Их использование направлено на улучшение здоровой микрофлоры кишечника, снижение развития последствий от стресса, повышение продуктивности и устойчивости к заболеваниям (Rimoldi S et al., 2020b). Наиболее распространёнными являются про- и пребиотики, так как они не оказывают отрицательного действия на организм рыб, не вызывают загрязнения природы и не влияют на здоровье конечного потребителя (Cui X et al., 2022).

Применение *Bacillus sp.* и *Lactobacillus sp.* в рационе рыб способно оказать благоприятное воздействие на иммунитет. Данные бактерии при манипуляции с микробиотой оказывают положительное действие на рост рыбы посредством изменений в морфологии кишечника, что улучшает пищеварение и метаболизм (Yang P et al., 2018; Perry WB et al., 2020). При добавлении в корм пёстрого толстолобика *Lactobacillus* исследователи отмечают повышение численности представителей *Actinobacteria* при незначительном снижении *Proteobacteria* и *Firmicutes*. При этом учёные отме-

чают, что бактерии *Lactobacillus* способны значительно увеличивать количество представителей *Chloroflexi* (Yuan J et al., 2021).

Пробиотик на основе *Bacillus coagulans* в кормлении карпа (*Cyprinus carpio*) способствует снижению численности *Bacteroidetes* и увеличению *Bacillus* и *Lactobacillus* в организме рыб (Chang X et al., 2021). Включение в рацион рыбок данио (*Danio rerio*) *Lactobacillus rhamnosus* оказывает положительное действие на полезные бактерии в кишечнике (Chen L et al., 2020). Стоит указать, что пробиотические добавки способны снизить количество *Enterobacteriaceae* в кишечнике рыб (Ghori I et al., 2022).

В настоящее время пробиотические добавки могут использовать вместе с другими компонентами. Shang X с соавторами (2022) описали механизм действия *Bacillus subtilis*, Se и Hg на организм карпа (*Cyprinus carpio*). Из результатов исследований было выявлено, что добавки способны корректировать микробиоту кишечника рыбы в положительную и отрицательную стороны. Так, включение в кормление Hg вызывает рост *Aeromonas*, при использовании *Bacillus subtilis* и Se численность *Aeromonas* снижается. Данный род бактерий способен вызвать сепсис, грибковые инфекции и другие заболевания внутренних органов (Elorza A et al., 2020; Lian Zh et al., 2020).

Среди благоприятных компонентов в рационе рыб могут быть витамины. При включении в корм витамина K и дальнейшем потреблении его камбалой (*Solea senegalensis*) установлено снижение численности семейств *Vibrio*, *Pseudoalteromonas* и *Rhodobacteraceae*. Представители семейств способны ухудшать здоровье и вызывать заболеваемость у рыб (Acosta M et al., 2022).

При изучении влияния добавок на микробиом опираются не только на состав корма, но и на источник питательных веществ (Leigh SC et al., 2022). Растительные белки влияют на увеличение количества представителей *Lactobacillales*, *Bacillales* и *Pseudomonadales*. В то же время белки животного происхождения способствуют увеличению представителей *Bacteroidales*, *Fusobacteriales*, *Vibrionales*, *Clostridiales* и *Alteromonadales* (Talwar Ch et al., 2018). При использовании диеты с высоким содержанием жиров и углеводов повышаются популяции *Enterobacteriaceae* и *Lactobacillus sp.* (Shafique L et al., 2021). При этом изменение соотношения разных представителей микробиома под влиянием диеты может привести к кишечным расстройствам (Ma X et al., 2022).

В своих исследованиях Miao Sh с коллегами (2018) отмечают, что замена рыбной муки на соевую отражается на численности представителей микробиоты кишечника змеголова (*Channa argus*). С повышением процента включения соевой муки в рацион рыбы уменьшается количество представителей таких родов, как: *Lactococcus*, *Geobacillus*, *Pseudomonas*, *Streptococcus*, *Bacillus* и *Acinetobacter*, при увеличении *Cetobacterium*, *Planctomyces*, *Shewanella*, *Thermomonas*, *Rubrivivax* и *Carnobacterium* (Miao Sh et al., 2018).

Исходя из вышесказанного, следует, что корректирование рациона рыб посредством изучения микробиома способно стать ключевым фактором повышения рентабельности выращивания рыб и улучшения качества готовой продукции (Talwar Ch et al., 2018).

Заключение.

Современные исследования в аквакультуре направлены на изучение роста и развития гидробионтов. И с увеличением достижений в области секвенирования учёные стали акцентировать внимание на изучении микробиома кишечника рыб как на дополнительном источнике информации о здоровье. Результаты исследований свидетельствуют о тесной связи между кишечным микробиомом и метаболизмом организма хозяина. Микробиом кишечника рыб содержит основные таксоны, относительная численность которых изменяется в зависимости от рациона, факторов окружающей среды и антропогенного воздействия. Типичными представителя микробиоты рыб являются *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes*, *Actinobacteria*, *Fusobacteria*. Для поддержания нормальной микрофлоры и здоровья у рыб актуальны исследования по использованию кормовых добавок в рационе гидробионтов. Более глубокое изучение взаимоотношений между организмом хозяина и микробиомом позволит создать здоровую микробную среду у культивируемых видов, тем

самым, снизив развитие заболеваний и повысив экономическую отдачу от реализации рыбных продуктов.

Список источников

1. Развитие товарной аквакультуры в России: состояние и ключевые направления / Н.Д. Аварский, К.В. Колончин, С.Н. Серёгин, О.И. Бетин // Экономика, труд, управление в сельском хозяйстве. 2020. № 8(65). С. 74-90. [Avarskii ND, Kolonchin KV, Seregin SN, Betin OI. Development of commodity aquaculture in Russia: state and key areas. *Ekonomika, trud, upravlenie v sel'skom hozyajstve*. 2020;8(65):74-90. (*In Russ.*)]. doi: 10.33938/208-74
2. ФАО. Состояние мирового рыболовства и аквакультуры – 2020. Меры по повышению устойчивости. Рим: ФАО. 2020. 205 с. [FAO. The state of world fisheries and aquaculture 2020 . Sustainability in action. Rome: FAO; 2020:205 p. (*In Russ.*)]. doi: 10.4060/ca9229ru doi: 10.4060/ca9229en
3. Acosta M et al. Fish microbiome modulation and convenient storage of aquafeeds when supplemented with vitamin K1. *Animals (Basel)*. 2022;12(23):3248. doi: 10.3390/ani12233248
4. Adamovsky O, Buerger AN, Wormington AM, Ector N, Griffitt RJ, Bisesi Jr JH, Martyniuk CJ. The gut microbiome and aquatic toxicology: An emerging concept for environmental health. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2018;37(11):2758-2775. doi: 10.1002/etc.4249
5. Ahmed N, Azra MN. Aquaculture production and value chains in the COVID-19 Pandemic. *Current Environmental Health Reports*. 2022;9(3):423-435. doi: 10.1007/s40572-022-00364-6
6. Amendola-Pimenta M, Cerqueda-Garcia D, Zamora-Briseno JA, Couoh-Puga D, Montero-Munoz J, Arcega-Cabrera F, Ceja-Moreno V, Perez-Vega JA, Garcia-Maldonado JQ, Del Rio-Garcia M, Zapata-Perez O, Rodriguez-Canul R. Toxicity evaluation and microbiota response of the lined sole *Achirus lineatus* (Chordata: Achiridae) exposed to the light petroleum water-accommodated fraction (WAF). *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A*. 2020;83(8):313-329. doi: 10.1080/15287394.2020.1758861
7. Borges N, Keller-Costa T, Sanches-Fernandes GMM, Louvado A, Gomes NCM, Costa R. Bacteriome structure, function, and probiotics in fish larviculture: the good, the bad, and the gaps. *Annual Review of Animal Biosciences*. 2021;9:423-452. doi: 10.1146/annurev-animal-062920-113114
8. Butt RL, Volkoff H. Gut microbiota and energy homeostasis in fish. *Frontiers in Endocrinology*. 2019;10:9. doi: 10.3389/fendo.2019.00009
9. Chang X, Kang M, Shen Y, Yun L, Yang G, Zhu L, Meng X, Zhang J, Su X. *Bacillus coagulans* SCC-19 maintains intestinal health in cadmium-exposed common carp (*Cyprinus carpio* L.) by strengthening the gut barriers, relieving oxidative stress and modulating the intestinal microflora. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021;228:112977. doi: 10.1016/j.ecoenv.2021.112977
10. Chen L, Lam JCW, Tang L, Hu Ch, Liu M, Lam PKS, Zhou B. Probiotic modulation of lipid metabolism disorders caused by perfluorobutanesulfonate pollution in zebrafish. *Environmental Science & Technology*. 2020;54(12):7494-7503. doi: 10.1021/acs.est.0c02345
11. Chiu S-T, Chu T-W, Simangunsong T, Ballantyne R, Chiu Ch-Sh, Liu Ch-H. Probiotic, *Lactobacillus pentosus* BD6 boost the growth and health status of white shrimp, *Litopenaeus vannamei* via oral administration. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;117:124-135. doi: 10.1016/j.fsi.2021.07.024
12. Collins FWJ, Walsh CJ, Gomez-Sala B, Guijarro-Garcia E, Stokes D, Jakobsdottir KB, Kristjansson K, Burns F, Cotter PD, Rea MC, Hill C, Ross RP. The microbiome of deep-sea fish reveals new microbial species and a sparsity of antibiotic resistance genes. *Gut Microbes*. 2021;13(1):1921924. doi: 10.1080/19490976.2021.1921924
13. Cui X, Zhang Q, Zhang Q, Zhang Y, Chen H, Liu G, Zhu L. Research progress of the gut microbiome in hybrid fish. *Microorganisms*. 2022;10(5):891. doi: 10.3390/microorganisms10050891
14. DeBofsky A, Xie Y, Jardine TD, Hill JE, Jones PD, Giesy JP. Effects of the husky oil spill on gut microbiota of native fishes in the North Saskatchewan River, Canada. *Aquatic Toxicology*. 2020;229:105658. doi: 10.1016/j.aquatox.2020.105658

15. Degregoria S, Casey JM, Barbera PH. Nutrient pollution alters the gut microbiome of a territorial reef fish. *Marine Pollution Bulletin*. 2021;169:112522. doi: 10.1016/j.marpolbul.2021.112522
16. Diwan AD, Harke SN, Gopalkrishna P, Panche AN. Aquaculture industry prospective from gut microbiome of fish and shellfish: An overview. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 2022;106(2):441-469. doi: 10.1111/jpn.13619
17. Dulski T, Zakes Z, Ciesielski S. Characterization of the gut microbiota in early life stages of pikeperch *Sander lucioperca*. *Journal of Fish Biology*. 2018;92(1):94-104. doi: 10.1111/jfb.13496
18. Elorza A, Rodriguez-Lago I, Martinez P, Hidalgo A, Aguirre U, Cabriada JL. Gastrointestinal infection with *Aeromonas*: incidence and relationship to inflammatory bowel disease. *Gastroenterology & Hepatology*. 2020;43(10):614-619. doi: 10.1016/j.gastrohep.2020.04.014
19. El-Saadony MT, Alagawany M, Patra AK, Kar I, Tiwari R, Dawood MAO, Dhama K, Abdel-Latif HMR. The functionality of probiotics in aquaculture: An overview. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;117:36-52. doi: 10.1016/j.fsi.2021.07.007
20. Fiorella KJ, Okronipa H, Baker K, Heilpern S. Contemporary aquaculture: implications for human nutrition. *Current Opinion in Biotechnology*. 2021;70:83-90. doi: 10.1016/j.copbio.2020.11.014
21. Galindo-Villegas J, Bossier P, Reyes-Lopez FE. Editorial: Oral Immune-Enhancing Research in Fish. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:850026. doi: 10.3389/fimmu.2022.850026
22. Garlock T, Asche F, Anderson J, Bjorndal T, Kumar G, Lorenzen K, Ropicki A, Smith MD, Tveteras R. A global blue revolution: aquaculture growth across regions, species, and countries (review). *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. 2020;28(1):107-116. doi: 10.1080/23308249.2019.1678111
23. Gatesoupe F-J, Fauconneau B, Deborde C, Madji Hounoum B, Jacob D, Moing A, Corraze G, Medale F. Intestinal microbiota in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, fed diets with different levels of fish-based and plant ingredients: A correlative approach with some plasma metabolites. *Aquaculture Nutrition*. 2018;24(5):1563-1576. doi: 10.1111/anu.12793
24. Ghorri I, Tubassam M, Ahmad T, Zuberi A, Imran M. Gut microbiome modulation mediated by probiotics: Positive impact on growth and health status of *Labeo rohita*. *Frontiers in Physiology*. 2022;13:949559. doi: 10.3389/fphys.2022.949559
25. Gomez JA, Primm TP. A slimy business: the future of fish skin microbiome studies. *Microbial Ecology*. 2021;82:275-287. doi: 10.1007/s00248-020-01648-w
26. Hano T, Ito M, Ito K, Uchida M. Alterations of stool metabolome, phenome, and microbiome of the marine fish, red sea bream, *Pagrus major*, following exposure to phenanthrene: A non-invasive approach for exposure assessment. *Science of The Total Environment*. 2021;752:141796. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.141796
27. Heys C, Cheaib B, Busetti A, Kazlauskaitė R, Maier L, Sloan WT, Ijaz UZ, Kaufmann J, McGinnity P, Llewellyn MS. Neutral processes dominate microbial community assembly in atlantic salmon, *Salmo salar*. *Applied and Environmental Microbiology*. 2020;86(8):e02283-19. doi: 10.1128/AEM.02283-19
28. Johnson JS, Spakowicz DJ, Hong B-Y, Petersen LM, Demkowicz P, Chen L, Leopold SR, Hanson BM, Agresta HO, Gerstein M, Sodergren E, Weinstock GM. Evaluation of 16S rRNA gene sequencing for species and strain-level microbiome analysis. *Nature Communications*. 2019;10(1):5029. doi: 10.1038/s41467-019-13036-1
29. Kers JG, Velkers FC, Fischer EAJ, Hermes GDA, Lamot DM, Stegeman JA, Smidt H. Take care of the environment: housing conditions affect the interplay of nutritional interventions and intestinal microbiota in broiler chickens. *Animal Microbiome*. 2019;1(1):10. doi: 10.1186/s42523-019-0009-z
30. Khurana H, Singh DN, Singh A, Singh Y, Lal R, Negi RK. Gut microbiome of endangered *Tor putitora* (Ham.) as a reservoir of antibiotic resistance genes and pathogens associated with fish health. *BMC Microbiology*. 2020;20:249. doi: 10.1186/s12866-020-01911-7
31. Kim PS, Shin N-R, Lee J-B, Kim M-S, Whon TW, Hyun D-W, Yun J-H, Jung M-J, Kim JY, Bae J-W. Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome*. 2021;9(1):166. doi: 10.1186/s40168-021-01113-x

32. Kwasek K, Thorne-Lyman AL, Philips M. Can human nutrition be improved through better fish feeding practices? a review paper. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2020;60(22):3822-3835. doi: 10.1080/10408398.2019.1708698
33. Leigh SC, Catabay C, German DP. Sustained changes in digestive physiology and microbiome across sequential generations of zebrafish fed different diets. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2022;273:111285. doi: 10.1016/j.cbpa.2022.111285
34. Li X, Zhu Y, Ringo E, Wang X, Gong J, Yang D. Intestinal microbiome and its potential functions in bighead carp (*Aristichthys nobilis*) under different feeding strategies. *PeerJ*. 2018;6:e6000. doi: 10.7717/peerj.6000
35. Lian Zh, Bai J, Hu X, Lu A, Sun J, Guo Y, Song Y. Detection and characterization of *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* infection in crucian carp *Carassius auratus*. *Veterinary Research Communications*. 2020;44(2):61-72. doi: 10.1007/s11259-020-09773-0
36. Limbu SM, Chen L-Q, Zhang M-L, Du Zh-Y. A global analysis on the systemic effects of antibiotics in cultured fish and their potential human health risk: a review. *Reviews in Aquaculture*. 2021;13(2):1015-1059. doi: 10.1111/raq.12511
37. Liu Ch, Zhao LP, Shen YQ. A systematic review of advances in intestinal microflora of fish. *Fish Physiology and Biochemistry*. 2021;47:2041-2053. doi: 10.1007/s10695-021-01027-3
38. Longo SB, Clark B, York R, Jorgenson AK. Aquaculture and the displacement of fisheries captures. *Conservation Biology*. 2019;33(4):832-841. doi: 10.1111/cobi.13295
39. Ma X, Bi Q, Kong Y, Xu H, Liang M, Mai K, Zhang Y. Dietary lipid levels affected antioxidative status, inflammation response, apoptosis and microbial community in the intestine of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Comparative biochemistry and physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2022;264:111118. doi: 10.1016/j.cbpa.2021.111118
40. Miao Sh, Zhao Ch, Zhu J, Hu J, Dong X, Sun L. Dietary soybean meal affects intestinal homeostasis by altering the microbiota, morphology and inflammatory cytokine gene expression in northern snakehead. *Scientific Reports*. 2018;8(1):113. doi: 10.1038/s41598-017-18430-7
41. Minich JJ, Petrus S, Michael JD, Michael TP, Knight R, Allen EE. Temporal, environmental, and biological drivers of the mucosal microbiome in a wild marine fish, *Scomber japonicus*. *mSphere*. 2020;5(3):e00401-20. doi: 10.1128/mSphere.00401-20
42. Nadal AL, Ikeda-Ohtsubo W, Sipkema D, Peggs D, McGurk Ch, Forlenza M, Wiegertjes GF, Brugman S. Feed, microbiota, and gut immunity: using the zebrafish model to understand fish health. *Frontiers in Immunology*. 2020;11:114. doi: 10.3389/fimmu.2020.00114
43. Olmos J, Acosta M, Mendoza G, Pitones V. *Bacillus subtilis*, an ideal probiotic bacterium to shrimp and fish aquaculture that increase feed digestibility, prevent microbial diseases, and avoid water pollution. *Archives of Microbiology*. 2020;202(3):427-435. doi: 10.1007/s00203-019-01757-2
44. Park J, Kim EB. Insights into the gut and skin microbiome of freshwater fish, smelt (*Hypomesus nipponensis*). *Current Microbiology*. 2021;78:1798-1806. doi: 10.1007/s00284-021-02440-w
45. Parris DJ, Morgan MM, Stewart FJ. Feeding rapidly alters microbiome composition and gene transcription in the clownfish gut. *Applied and Environmental Microbiology*. 2019;85(3):e02479-18. doi: 10.1128/AEM.02479-18
46. Perry WB, Lindsay E, Payne CJ, Brodie C, Kazlauskaitė R. The role of the gut microbiome in sustainable teleost aquaculture. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020;287(1926):20200184. doi: 10.1098/rspb.2020.0184
47. Pratte ZA, Besson M, Hollman RD, Stewart FJ. The gills of reef fish support a distinct microbiome influenced by host-specific factors. *Applied and Environmental Microbiology*. 2018;84(9):e00063-18. doi: 10.1128/AEM.00063-18
48. Raulo A, Ruokolainen L, Lane A, Amato K, Knight R, Leigh S, Stumpf R, White B, Nelson KE, Baden AL, Tecot SR. Social behaviour and gut microbiota in red-bellied lemurs (*Eulemur rubriventer*): In search of the role of immunity in the evolution of sociality. *Journal of Animal Ecology*. 2018;87(2):388-399. doi: 10.1111/1365-2656.12781

49. Rezende RAE, Soares MP, Sampaio FG, Cardoso IL, Ishikawa MM, Dallago BSL, Rantin FT, Duarte MCT. Phytobiotics blend as a dietary supplement for Nile tilapia health improvement. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;114:293-300. doi: 10.1016/j.fsi.2021.05.010
50. Rimoldi S, Gini E, Koch JFA, Iannini F, Brambilla F, Terova G. Effects of hydrolyzed fish protein and autolyzed yeast as substitutes of fishmeal in the gilthead sea bream (*Sparus aurata*) diet, on fish intestinal microbiome. *BMC Veterinary Research*. 2020a;16:118. doi: 10.1186/s12917-020-02335-1
51. Rimoldi S, Torrecillas S, Montero D, Gini E, Makol A, Valdenegro V, Izquierdo M, Terova G. Assessment of dietary supplementation with galactomannan oligosaccharides and phytogenics on gut microbiota of European sea bass (*Dicentrarchus Labrax*) fed low fishmeal and fish oil based diet. *PLoS One*. 2020b;15(4):e0231494. doi: 10.1371/journal.pone.0231494
52. Shafique L, Abdel-Latif HMR, Hassan F-UI, Alagawany M, Naiel MAE, Dawood MAO, Yilmaz S, Liu Q. The feasibility of using yellow mealworms (*Tenebrio molitor*): towards a sustainable aquafeed industry. *Animals (Basel)*. 2021;11(3):811. doi: 10.3390/ani11030811
53. Shang X, Wang B, Sun Q, Zhang Y, Lu Y, Liu Sh, Li Y. Selenium-enriched *Bacillus subtilis* reduces the effects of mercury-induced on inflammation and intestinal microbes in carp (*Cyprinus carpio var. specularis*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 2022;48:215-226. doi: 10.1007/s10695-022-01046-8
54. Shang X, Yu P, Yin Y, Zhang Y, Lu Y, Mao Q, Li Y. Effect of selenium-rich *Bacillus subtilis* against mercury-induced intestinal damage repair and oxidative stress in common carp. *Comparative biochemistry and physiology. Part C: Pharmacology, toxicology & endocrinology*. 2021;239:108851. doi: 10.1016/j.cbpc.2020.108851
55. Spillsbury F, Foysal J, Tay A, Gagnon MM. Gut microbiome as a potential biomarker in fish: dietary exposure to petroleum hydrocarbons and metals, metabolic functions and cytokine expression in juvenile *Lates calcarifer*. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:827371. doi: 10.3389/fmicb.2022.827371
56. Stagaman K, Sharpton ThJ, Guillemin K. Zebrafish microbiome studies make waves. *Laboratory Animal*. 2020;49(7):201-207. doi: 10.1038/s41684-020-0573-6
57. Sumithra TG, Sharma KSR, Gayathri S, Ebeneezar S, Reshma KJ, Anikuttan KK, Narasimappallavan GI, Rameshkumar P, Sakthivel M, Prabu DL, Tamilmani G, Vijayagopal P, Gopalakrishnan A. Comparative evaluation of fish larval preservation methods on microbiome profiles to aid in metagenomics research. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2022;106:4719-4735. doi: 10.1007/s00253-022-12026-6
58. Talwar Ch, Nagar Sh, Lal R, Negi RK. Fish gut microbiome: current approaches and future perspectives. *Indian Journal of Microbiology*. 2018;58(4):397-414. doi: 10.1007/s12088-018-0760-y
59. Tyagi A, Singh B, Thammegowda NKB, Singh NK. Shotgun metagenomics offers novel insights into taxonomic compositions, metabolic pathways and antibiotic resistance genes in fish gut microbiome. *Archives of Microbiology*. 2019;201(3):295-303. doi: 10.1007/s00203-018-1615-y
60. Whangchai N, Klahan R, Balakrishnan D, Unpaprom Y, Ramaraj R, Pimpimol T. Development of aeration devices and feeding frequencies for oxygen concentration improvement in 60-tones freshwater recirculating aquaculture and biofloc ponds of Asian seabass (*Lates calcarifer*) rearing. *Chemosphere*. 2022;307(Pt 3):135761. doi: 10.1016/j.chemosphere.2022.135761
61. Wu Zh, Qi X, Qu Sh, Ling F, Wang G. Dietary supplementation of *Bacillus velezensis* B8 enhances immune response and resistance against *Aeromonas veronii* in grass carp. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;115:14-21. doi: 10.1016/j.fsi.2021.05.012
62. Xu J, Xie Sh, Cji Sh, Zhang Sh, Cao J, Tan B. Short-term dietary antibiotics altered the intestinal microbiota and improved the lipid metabolism in hybrid grouper fed medium and high-lipid diets. *Aquaculture*. 2022;547:737453. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.737453
63. Yang P, Hu H, Liu Y, Li Y, Ai Q, Xu W, Zhang W, Zhang Y, Zhang Y, Mai K. Dietary stachyose altered the intestinal microbiota profile and improved the intestinal mucosal barrier function of juvenile turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture*. 2018;486:98-106. doi: 10.1016/j.aquaculture.2017.12.014

64. Yuan J, Wang Zh, Wang B, Mei H, Zhai X, Zhuang Zh, Chen M, Zhang Y. Non-specific immunity associated gut microbiome in *Aristichthys nobilis* under different rearing strategies. *Genes (Basel)*. 2021;12(6):916. doi: 10.3390/genes12060916
65. Yukgehnash K, Kumar P, Sivachandran P, Marimuthu K, Arshad A, Paray BA, Arockiaraj J. Gut microbiota metagenomics in aquaculture: factors influencing gut microbiome and its physiological role in fish. *Reviews in Aquaculture*. 2020;12(3):1903-1927. doi: 10.1111/raq.12416
66. Zhao Y, Qin Zh, Huang Zh, Bao Zh, Luo T, Jin Y. Effects of polyethylene microplastics on the microbiome and metabolism in larval zebrafish. *Environmental Pollution*. 2021;282:117039. doi: 10.1016/j.envpol.2021.117039

References

1. Avarskii ND, Kolonchin KV, Seregin SN, Betin OI. Development of commodity aquaculture in Russia: state and key areas. *Economy, Labor, Management in agriculture*. 2020;8(65):74-90. doi: 10.33938/208-74
2. FAO. The state of world fisheries and aquaculture 2020. Sustainability in action. Rome: FAO; 2020:206 p. doi: 10.4060/ca9229en
3. Acosta M, et al. Fish microbiome modulation and convenient storage of aquafeeds when supplemented with vitamin K1. *Animals (Basel)*. 2022;12(23):3248. doi: 10.3390/ani12233248
4. Adamovsky O, Buerger AN, Wormington AM, Ector N, Griffith RJ, Bisesi Jr JH, Martyniuk CJ. The gut microbiome and aquatic toxicology: An emerging concept for environmental health. *Environmental Toxicology and Chemistry*. 2018;37(11):2758-2775. doi: 10.1002/etc.4249
5. Ahmed N, Azra MN. Aquaculture production and value chains in the COVID-19 Pandemic. *Current Environmental Health Reports*. 2022;9(3):423-435. doi: 10.1007/s40572-022-00364-6
6. Amendola-Pimenta M, Cerqueda-Garcia D, Zamora-Briseno JA, Couoh-Puga D, Montero-Munoz J, Arcega-Cabrera F, Ceja-Moreno V, Perez-Vega JA, Garcia-Maldonado JQ, Del Rio-Garcia M, Zapata-Perez O, Rodriguez-Canul R. Toxicity evaluation and microbiota response of the lined sole *Achirus lineatus* (Chordata: Achiridae) exposed to the light petroleum water-accommodated fraction (WAF). *Journal of Toxicology and Environmental Health, Part A*. 2020;83(8):313-329. doi: 10.1080/15287394.2020.1758861
7. Borges N, Keller-Costa T, Sanches-Fernandes GMM, Louvado A, Gomes NCM, Costa R. Bacteriome structure, function, and probiotics in fish larviculture: the good, the bad, and the gaps. *Annual Review of Animal Biosciences*. 2021;9:423-452. doi: 10.1146/annurev-animal-062920-113114
8. Butt RL, Volkoff H. Gut microbiota and energy homeostasis in fish. *Frontiers in Endocrinology*. 2019;10:9. doi: 10.3389/fendo.2019.00009
9. Chang X, Kang M, Shen Y, Yun L, Yang G, Zhu L, Meng X, Zhang J, Su X. *Bacillus coagulans* SCC-19 maintains intestinal health in cadmium-exposed common carp (*Cyprinus carpio* L.) by strengthening the gut barriers, relieving oxidative stress and modulating the intestinal microflora. *Ecotoxicology and Environmental Safety*. 2021;228:112977. doi: 10.1016/j.ecoenv.2021.112977
10. Chen L, Lam JCW, Tang L, Hu Ch, Liu M, Lam PKS, Zhou B. Probiotic modulation of lipid metabolism disorders caused by perfluorobutanesulfonate pollution in zebrafish. *Environmental Science & Technology*. 2020;54(12):7494-7503. doi: 10.1021/acs.est.0c02345
11. Chiu S-T, Chu T-W, Simangunsong T, Ballantyne R, Chiu Ch-Sh, Liu Ch-H. Probiotic, *Lactobacillus pentosus* BD6 boost the growth and health status of white shrimp, *Litopenaeus vannamei* via oral administration. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;117:124-135. doi: 10.1016/j.fsi.2021.07.024
12. Collins FWJ, Walsh CJ, Gomez-Sala B, Guijarro-Garcia E, Stokes D, Jakobsdottir KB, Kristjansson K, Burns F, Cotter PD, Rea MC, Hill C, Ross RP. The microbiome of deep-sea fish reveals new microbial species and a sparsity of antibiotic resistance genes. *Gut Microbes*. 2021;13(1):1921924. doi: 10.1080/19490976.2021.1921924
13. Cui X, Zhang Q, Zhang Q, Zhang Y, Chen H, Liu G, Zhu L. Research progress of the gut microbiome in hybrid fish. *Microorganisms*. 2022;10(5):891. doi: 10.3390/microorganisms10050891

14. DeBofsky A, Xie Y, Jardine TD, Hill JE, Jones PD, Giesy JP. Effects of the husky oil spill on gut microbiota of native fishes in the North Saskatchewan River, Canada. *Aquatic Toxicology*. 2020;229:105658. doi: 10.1016/j.aquatox.2020.105658
15. Degregoria S, Casey JM, Barbera PH. Nutrient pollution alters the gut microbiome of a territorial reef fish. *Marine Pollution Bulletin*. 2021;169:112522. doi: 10.1016/j.marpolbul.2021.112522
16. Diwan AD, Harke SN, Gopalkrishna P, Panche AN. Aquaculture industry prospective from gut microbiome of fish and shellfish: An overview. *Journal of Animal Physiology and Animal Nutrition*. 2022;106(2):441-469. doi: 10.1111/jpn.13619
17. Dulski T, Zakes Z, Ciesielski S. Characterization of the gut microbiota in early life stages of pikeperch *Sander lucioperca*. *Journal of Fish Biology*. 2018;92(1):94-104. doi: 10.1111/jfb.13496
18. Elorza A, Rodriguez-Lago I, Martinez P, Hidalgo A, Aguirre U, Cabriada JL. Gastrointestinal infection with *Aeromonas*: incidence and relationship to inflammatory bowel disease. *Gastroenterology & Hepatology*. 2020;43(10):614-619. doi: 10.1016/j.gastrohep.2020.04.014
19. El-Saadony MT, Alagawany M, Patra AK, Kar I, Tiwari R, Dawood MAO, Dhama K, Abdel-Latif HMR. The functionality of probiotics in aquaculture: An overview. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;117:36-52. doi: 10.1016/j.fsi.2021.07.007
20. Fiorella KJ, Okronipa H, Baker K, Heilpern S. Contemporary aquaculture: implications for human nutrition. *Current Opinion in Biotechnology*. 2021;70:83-90. doi: 10.1016/j.copbio.2020.11.014
21. Galindo-Villegas J, Bossier P, Reyes-Lopez FE. Editorial: Oral Immune-Enhancing Research in Fish. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:850026. doi: 10.3389/fimmu.2022.850026
22. Garlock T, Asche F, Anderson J, Bjorndal T, Kumar G, Lorenzen K, Ropicki A, Smith MD, Tveteras R. A global blue revolution: aquaculture growth across regions, species, and countries (review). *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*. 2020;28(1):107-116. doi: 10.1080/23308249.2019.1678111
23. Gatesoupe F-J, Fauconneau B, Deborde C, Madji Hounoum B, Jacob D, Moing A, Corraze G, Medale F. Intestinal microbiota in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, fed diets with different levels of fish-based and plant ingredients: A correlative approach with some plasma metabolites. *Aquaculture Nutrition*. 2018;24(5):1563-1576. doi: 10.1111/anu.12793
24. Ghori I, Tubassam M, Ahmad T, Zuberi A, Imran M. Gut microbiome modulation mediated by probiotics: Positive impact on growth and health status of *Labeo rohita*. *Frontiers in Physiology*. 2022;13:949559. doi: 10.3389/fphys.2022.949559
25. Gomez JA, Primm TP. A slimy business: the future of fish skin microbiome studies. *Microbial Ecology*. 2021;82:275-287. doi: 10.1007/s00248-020-01648-w
26. Hano T, Ito M, Ito K, Uchida M. Alterations of stool metabolome, phenome, and microbiome of the marine fish, red sea bream, *Pagrus major*, following exposure to phenanthrene: A non-invasive approach for exposure assessment. *Science of the Total Environment*. 2021;752:141796. doi: 10.1016/j.scitotenv.2020.141796
27. Heys C, Cheaib B, Busetti A, Kazlauskaitė R, Maier L, Sloan WT, Ijaz UZ, Kaufmann J, McGinnity P, Llewellyn MS. Neutral processes dominate microbial community assembly in atlantic salmon, *Salmo salar*. *Applied and Environmental Microbiology*. 2020;86(8):e02283-19. doi: 10.1128/AEM.02283-19
28. Johnson JS, Spakowicz DJ, Hong B-Y, Petersen LM, Demkowicz P, Chen L, Leopold SR, Hanson BM, Agresta HO, Gerstein M, Sodergren E, Weinstock GM. Evaluation of 16S rRNA gene sequencing for species and strain-level microbiome analysis. *Nature Communications*. 2019;10(1):5029. doi: 10.1038/s41467-019-13036-1
29. Kers JG, Velkers FC, Fischer EAJ, Hermes GDA, Lamot DM, Stegeman JA, Smidt H. Take care of the environment: housing conditions affect the interplay of nutritional interventions and intestinal microbiota in broiler chickens. *Animal Microbiome*. 2019;1(1):10. doi: 10.1186/s42523-019-0009-z
30. Khurana H, Singh DN, Singh A, Singh Y, Lal R, Negi RK. Gut microbiome of endangered *Tor putitora* (Ham.) as a reservoir of antibiotic resistance genes and pathogens associated with fish health. *BMC Microbiology*. 2020;20:249. doi: 10.1186/s12866-020-01911-7

31. Kim PS, Shin N-R, Lee J-B, Kim M-S, Whon TW, Hyun D-W, Yun J-H, Jung M-J, Kim JY, Bae J-W. Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome*. 2021;9(1):166. doi: 10.1186/s40168-021-01113-x
32. Kwasek K, Thorne-Lyman AL, Philips M. Can human nutrition be improved through better fish feeding practices? a review paper. *Critical Reviews in Food Science and Nutrition*. 2020;60(22):3822-3835. doi: 10.1080/10408398.2019.1708698
33. Leigh SC, Catabay C, German DP. Sustained changes in digestive physiology and microbiome across sequential generations of zebrafish fed different diets. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2022;273:111285. doi: 10.1016/j.cbpa.2022.111285
34. Li X, Zhu Y, Ringo E, Wang X, Gong J, Yang D. Intestinal microbiome and its potential functions in bighead carp (*Aristichthys nobilis*) under different feeding strategies. *PeerJ*. 2018;6:e6000. doi: 10.7717/peerj.6000
35. Lian Zh, Bai J, Hu X, Lu A, Sun J, Guo Y, Song Y. Detection and characterization of *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* infection in crucian carp *Carassius auratus*. *Veterinary Research Communications*. 2020;44(2):61-72. doi: 10.1007/s11259-020-09773-0
36. Limbu SM, Chen L-Q, Zhang M-L, Du Zh-Y. A global analysis on the systemic effects of antibiotics in cultured fish and their potential human health risk: a review. *Reviews in Aquaculture*. 2021;13(2):1015-1059. doi: 10.1111/raq.12511
37. Liu Ch, Zhao LP, Shen YQ. A systematic review of advances in intestinal microflora of fish. *Fish Physiology and Biochemistry*. 2021;47:2041-2053. doi: 10.1007/s10695-021-01027-3
38. Longo SB, Clark B, York R, Jorgenson AK. Aquaculture and the displacement of fisheries captures. *Conservation Biology*. 2019;33(4):832-841. doi: 10.1111/cobi.13295
39. Ma X, Bi Q, Kong Y, Xu H, Liang M, Mai K, Zhang Y. Dietary lipid levels affected antioxidative status, inflammation response, apoptosis and microbial community in the intestine of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus* L.). *Comparative biochemistry and physiology. Part A: Molecular & Integrative Physiology*. 2022;264:111118. doi: 10.1016/j.cbpa.2021.111118
40. Miao Sh, Zhao Ch, Zhu J, Hu J, Dong X, Sun L. Dietary soybean meal affects intestinal homeostasis by altering the microbiota, morphology and inflammatory cytokine gene expression in northern snakehead. *Scientific Reports*. 2018;8(1):113. doi: 10.1038/s41598-017-18430-7
41. Minich JJ, Petrus S, Michael JD, Michael TP, Knight R, Allen EE. Temporal, environmental, and biological drivers of the mucosal microbiome in a wild marine fish, *Scomber japonicus*. *mSphere*. 2020;5(3):e00401-20. doi: 10.1128/mSphere.00401-20
42. Nadal AL, Ikeda-Ohtsubo W, Sijkema D, Peggs D, McGurk Ch, Forlenza M, Wiegertjes GF, Brugman S. Feed, microbiota, and gut immunity: using the zebrafish model to understand fish health. *Frontiers in Immunology*. 2020;11:114. doi: 10.3389/fimmu.2020.00114
43. Olmos J, Acosta M, Mendoza G, Pitones V. *Bacillus subtilis*, an ideal probiotic bacterium to shrimp and fish aquaculture that increase feed digestibility, prevent microbial diseases, and avoid water pollution. *Archives of Microbiology*. 2020;202(3):427-435. doi: 10.1007/s00203-019-01757-2
44. Park J, Kim EB. Insights into the gut and skin microbiome of freshwater fish, smelt (*Hypomesus nipponensis*). *Current Microbiology*. 2021;78:1798-1806. doi: 10.1007/s00284-021-02440-w
45. Parris DJ, Morgan MM, Stewart FJ. Feeding rapidly alters microbiome composition and gene transcription in the clownfish gut. *Applied and Environmental Microbiology*. 2019;85(3):e02479-18. doi: 10.1128/AEM.02479-18
46. Perry WB, Lindsay E, Payne CJ, Brodie C, Kazlauskaitė R. The role of the gut microbiome in sustainable teleost aquaculture. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2020;287(1926):20200184. doi: 10.1098/rspb.2020.0184
47. Pratte ZA, Besson M, Hollman RD, Stewart FJ. The gills of reef fish support a distinct microbiome influenced by host-specific factors. *Applied and Environmental Microbiology*. 2018;84(9):e00063-18. doi: 10.1128/AEM.00063-18

48. Raulo A, Ruokolainen L, Lane A, Amato K, Knight R, Leigh S, Stumpf R, White B, Nelson KE, Baden AL, Tecot SR. Social behaviour and gut microbiota in red-bellied lemurs (*Eulemur rubriventer*): In search of the role of immunity in the evolution of sociality. *Journal of Animal Ecology*. 2018;87(2):388-399. doi: 10.1111/1365-2656.12781
49. Rezende RAE, Soares MP, Sampaio FG, Cardoso IL, Ishikawa MM, Dallago BSL, Rantin FT, Duarte MCT. Phytobiotics blend as a dietary supplement for Nile tilapia health improvement. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;114:293-300. doi: 10.1016/j.fsi.2021.05.010
50. Rimoldi S, Gini E, Koch JFA, Iannini F, Brambilla F, Terova G. Effects of hydrolyzed fish protein and autolyzed yeast as substitutes of fishmeal in the gilthead sea bream (*Sparus aurata*) diet, on fish intestinal microbiome. *BMC Veterinary Research*. 2020a;16:118. doi: 10.1186/s12917-020-02335-1
51. Rimoldi S, Torrecillas S, Montero D, Gini E, Makol A, Valdenegro V, Izquierdo M, Terova G. Assessment of dietary supplementation with galactomannan oligosaccharides and phytogenics on gut microbiota of European sea bass (*Dicentrarchus Labrax*) fed low fishmeal and fish oil based diet. *PLoS One*. 2020b;15(4):e0231494. doi: 10.1371/journal.pone.0231494
52. Shafique L, Abdel-Latif HMR, Hassan F-UI, Alagawany M, Naiel MAE, Dawood MAO, Yilmaz S, Liu Q. The feasibility of using yellow mealworms (*Tenebrio molitor*): towards a sustainable aquafeed industry. *Animals (Basel)*. 2021;11(3):811. doi: 10.3390/ani11030811
53. Shang X, Wang B, Sun Q, Zhang Y, Lu Y, Liu Sh, Li Y. Selenium-enriched *Bacillus subtilis* reduces the effects of mercury-induced on inflammation and intestinal microbes in carp (*Cyprinus carpio var. specularis*). *Fish Physiology and Biochemistry*. 2022;48:215-226. doi: 10.1007/s10695-022-01046-8
54. Shang X, Yu P, Yin Y, Zhang Y, Lu Y, Mao Q, Li Y. Effect of selenium-rich *Bacillus subtilis* against mercury-induced intestinal damage repair and oxidative stress in common carp. *Comparative biochemistry and physiology. Part C: Pharmacology, toxicology & endocrinology*. 2021;239:108851. doi: 10.1016/j.cbpc.2020.108851
55. Spilsbury F, Foyosal J, Tay A, Gagnon MM. Gut microbiome as a potential biomarker in fish: dietary exposure to petroleum hydrocarbons and metals, metabolic functions and cytokine expression in juvenile *Lates calcarifer*. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:827371. doi: 10.3389/fmicb.2022.827371
56. Stagaman K, Sharpton ThJ, Guillemin K. Zebrafish microbiome studies make waves. *Laboratory Animal*. 2020;49(7):201-207. doi: 10.1038/s41684-020-0573-6
57. Sumithra TG, Sharma KSR, Gayathri S, Ebeneezar S, Reshma KJ, Anikuttan KK, Narasimapallavan GI, Rameshkumar P, Sakthivel M, Prabu DL, Tamilmani G, Vijayagopal P, Gopalakrishnan A. Comparative evaluation of fish larval preservation methods on microbiome profiles to aid in metagenomics research. *Applied Microbiology and Biotechnology*. 2022;106:4719-4735. doi: 10.1007/s00253-022-12026-6
58. Talwar Ch, Nagar Sh, Lal R, Negi RK. Fish gut microbiome: current approaches and future perspectives. *Indian Journal of Microbiology*. 2018;58(4):397-414. doi: 10.1007/s12088-018-0760-y
59. Tyagi A, Singh B, Thammegowda NKB, Singh NK. Shotgun metagenomics offers novel insights into taxonomic compositions, metabolic pathways and antibiotic resistance genes in fish gut microbiome. *Archives of Microbiology*. 2019;201(3):295-303. doi: 10.1007/s00203-018-1615-y
60. Whangchai N, Klahan R, Balakrishnan D, Unpaprom Y, Ramaraj R, Pimpimol T. Development of aeration devices and feeding frequencies for oxygen concentration improvement in 60-tones freshwater recirculating aquaculture and biofloc ponds of Asian seabass (*Lates calcarifer*) rearing. *Chemosphere*. 2022;307(Pt 3):135761. doi: 10.1016/j.chemosphere.2022.135761
61. Wu Zh, Qi X, Qu Sh, Ling F, Wang G. Dietary supplementation of *Bacillus velezensis* B8 enhances immune response and resistance against *Aeromonas veronii* in grass carp. *Fish & Shellfish Immunology*. 2021;115:14-21. doi: 10.1016/j.fsi.2021.05.012
62. Xu J, Xie Sh, Cji Sh, Zhang Sh, Cao J, Tan B. Short-term dietary antibiotics altered the intestinal microbiota and improved the lipid metabolism in hybrid grouper fed medium and high-lipid diets. *Aquaculture*. 2022;547:737453. doi: 10.1016/j.aquaculture.2021.737453

63. Yang P, Hu H, Liu Y, Li Y, Ai Q, Xu W, Zhang W, Zhang Y, Zhang Y, Mai K. Dietary stachyose altered the intestinal microbiota profile and improved the intestinal mucosal barrier function of juvenile turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture*. 2018;486:98-106. doi: 10.1016/j.aquaculture.2017.12.014

64. Yuan J, Wang Zh, Wang B, Mei H, Zhai X, Zhuang Zh, Chen M, Zhang Y. Non-specific immunity associated gut microbiome in *Aristichthys nobilis* under different rearing strategies. *Genes (Basel)*. 2021;12(6):916. doi: 10.3390/genes12060916

65. Yukgehnash K, Kumar P, Sivachandran P, Marimuthu K, Arshad A, Paray BA, Arockiaraj J. Gut microbiota metagenomics in aquaculture: factors influencing gut microbiome and its physiological role in fish. *Reviews in Aquaculture*. 2020;12(3):1903-1927. doi: 10.1111/raq.12416

66. Zhao Y, Qin Zh, Huang Zh, Bao Zh, Luo T, Jin Y. Effects of polyethylene microplastics on the microbiome and metabolism in larval zebrafish. *Environmental Pollution*. 2021;282:117039. doi: 10.1016/j.envpol.2021.117039

Информация об авторе:

Марина Сергеевна Зуева, аспирант 1 года обучения, Федеральный научный центр биологических систем и агротехнологий Российской академии наук, 460000, г. Оренбург, ул. 9 Января, 29; ассистент кафедры «Биотехнология животного сырья и аквакультуры», Оренбургский государственный университет, 460018, г. Оренбург, пр. Победы, 13; тел.: 8-922-853-24-46.

Елена Петровна Мирошникова, доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой «Биотехнология животного сырья и аквакультуры», Оренбургский государственный университет, 460018, г. Оренбург, пр. Победы 13, тел.: 8-987-862-98-86.

Азамат Ерсанович Аринжанов, кандидат сельскохозяйственных наук, доцент кафедры «Биотехнология животного сырья и аквакультуры», Оренбургский государственный университет, 460018, г. Оренбург, пр. Победы 13, тел.: 8-922-806-33-43.

Юлия Владимировна Килякова, кандидат биологических наук, доцент кафедры «Биотехнология животного сырья и аквакультуры», Оренбургский государственный университет, 460018, г. Оренбург, пр. Победы 13, тел.: 8-961-920-40-64.

Information about the authors:

Marina S Zueva, Postgraduate student of 1 year of study, Federal Research Centre of Biological Systems and Agrotechnologies of the Russian Academy of Sciences, January 9, 29, Orenburg, 460000; Assistant of the Department of Biotechnology of Animal Raw Materials and Aquaculture, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave, Orenburg, 460018, tel: 8-922-853-24-46.

Elena P Miroshnikova, Dr. Sci. (Biology), Professor, Head of the Department of Biotechnology of Animal Raw Materials and Aquaculture, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave, Orenburg, 460018, tel.: 8-987-862-98-86.

Azamat E Arinzhanov, Cand. Sci. (Agriculture), Associate Professor, Department of Biotechnology of Animal Raw Materials and Aquaculture, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave, Orenburg, 460018, tel.: 8-922-806-33-43.

Yulia V Kilyakova, Cand. Sci. (Biology), Associate Professor, Department of Biotechnology of Animal Raw Materials and Aquaculture, Orenburg State University, 13 Pobedy Ave, Orenburg, 460018, tel.: 8-961-920-40-64.

Статья поступила в редакцию 10.02.2023; одобрена после рецензирования 18.04.2023; принята к публикации 13.06.2023.

The article was submitted 10.02.2023; approved after reviewing 18.04.2023; accepted for publication 13.06.2023.