

Bírálati vélemény Dr. Eszterbauer Edit

“Nyálkaspórák halélősködők gazdafajlagossága és a gazda-parazita kölcsönhatás megnyilvánulásai”

című MTA doktori értekezéséről

A Jelölt doktori értekezésének célja a halak nyálkaspórák parazitáinak vizsgálata a klasszikus parazitológia és molekuláris genetika eszközeinek párhuzamos alkalmazásával. A disszertáció a Ph.D. fokozat megszerzése óta eltelt 15 éves kutatási periódus eredményeit összegzi. Az értekezés alapját 16 angol nyelvű tudományos közlemény képezi, melyek közül a Jelölt és kollégái hármát könyvfejezetként, egyet pedig hazai folyóiratban publikáltak. A további 12 anyag zömét a tudományterület jelentős szaklapjaiban, közöttük három D1-es és hat Q1-es folyóiratban közölték le. A Jelölt egy közleményt első szerzőként, míg nyolcban utolsó szerzőként jegyez (a levelező szerzők nincsenek feltüntetve). Ezen közleményeken felül az disszertáció témájához kapcsolódó területeken a Jelölt kiemelt vagy társszerzője 26 további tudományos munkának, melyek zöme a szakterületen jól jegyzett nemzetközi és hazai folyóiratokban jelent meg.

Az értekezés témája két szempontból is fontos és aktuális. Először azért, mert a természetes vízi halpopulációk és a tenyésztett haszonhal állományok számára egyaránt komoly veszélyt jelentenek a paraziták, ezen belül pedig a nyálkaspórák. Az ellenük történő védekezésnek és káros hatásuk csökkentésének esszenciális alapfelvétele az, hogy ezeknek a nagyon speciális életmódot folytató patogéneknek a biológiájáról minél többet megtudjunk. Másodszor pedig azért, mert hasonlóan a tudományterület más részeihez, a paraziták taxonómiája is forradalmát éli: a klasszikus eljárásokkal létrehozott rendszertant egyre erőteljesebben alakítják át a molekuláris genetika módszereivel elért eredmények. A Jelölt szerencsés helyzetben volt, hogy a

pályája kezdetén a világszerte méltán elismert Molnár Kálmán által indított iskola tagjaként szerezhette meg a klasszikus képzettséget. Emellé a legjobbkor sajátította el a molekuláris genetikai megközelítések eszköztárát, képessé válva arra, hogy ötvözze a két rendszer előnyeit.

Formai elemzés:

A dolgozat hagyományos formátumban íródott. A rövid Bevezetésben a Jelölt másfél oldalon ismerteti a kutatását motiváló tényezőket és a munka előzményeit.

Az Irodalmi Áttekintésben (18 oldal) részletesen mutatja be a nyálkaspórásokat és a munkák során használt gazdafajokat. A Jelölt a munka célját csak általában adja meg, specifikus célokat ebben a fejezetben nem tűz ki maga elé.

Az Anyagok és Módszerek (14 oldal) fejezet viszonylag szűkszavú és lényegre törő, de a szerkezet sajnos nem teljesen logikus. Nem világos például: miért volt szükség arra, hogy a molekuláris módszereket ismertető rész kettévágva (2.1.3 vs. 2.2.4) jelenjen meg. Ugyanakkor fontos eljárások leírásai teljesen hiányoznak ebből a fejezetből (lásd alább).

Az Eredmények (35 oldal) első részében a gazdafajlagosság filogenetikai vonatkozásait tárgyalja, majd a gazda-parazita kölcsönhatás különböző aspektusait elemzi, míg végül röviden kifejti a fertőzések elleni védekezés gyakorlati vonatkozásait is.

A Megbeszélés fejezet (15,5 oldal) az Eredmények ismertetésének sorrendjét követve értékeli a megszerzett ismereteket. A fejezetre általánosságban jellemző a tagolás hiánya (pl. a 4.1 alfejezet első két bekezdése összesen négy oldal terjedelmű), mely meglehetősen nehezíti az olvasást. A témakörök rövid, mechanisztikus címei (pl.

'Parazita gazdaspektrum' vagy 'Gazdafelismerés megnyilvánulásai') helyett talán érdemes lett volna állításokat tartalmazó alcímekkel nyomtatékosítani a mondanivalót.

Az Új Tudományos Eredmények felsorolását és a Közlemények listáját a Köszönetnyilvánítás követi. Az értekezést egy részletes, 13 oldalas Irodalomjegyzék zárja le.

A tézisek szerkezete hasonló a disszertációéhoz. Szerkesztése igényes, tartalma logikus, jól összefogott.

Az értekezés egészében véve gondosan szerkesztett. A formatálás esztétikus, a tagolás logikus. A fejezetek és alfejezetek tisztán el vannak határolva egymástól, az előbbiek mindig új oldalon kezdődnek.

A Jelölt világosan fogalmaz, nem erőlteti feleslegesen a 'tudományos zsargont', bár helyenként hiányoznak a speciális *terminus technicus*-oknak (pl. cölozoikus; 12. oldal) a magyarázatai, melyek nagyban segíthetnék a szakterületen kívül tevékenykedő olvasót az eligazodásban. A disszertáció stílusa gördülékeny, a szöveg a szokásosnál jóval kevesebb furcsa szóösszetételt, elírást, illetve nyelvtani hibát tartalmaz (pl. 'az mechanikai behatás', 62. oldal vagy 'vérben való mennyisége', 96. oldal). Egyik ilyen ismétlődő hiba az alcímek vagy mondatok kezdeténél hiányzó határozatlan névelő (pl. 'Gazdafelismerés megnyilvánulásai', 88. oldal vagy 'Német kollégáimmal végzett munka során...', 89. oldal). A szövegben felbukkanó új fogalmakhoz csatolt rövidítések túlnyomó többsége megtalálható az értekezés elején a Rövidítések Jegyzékében (kivétel: DTOD, 59. oldal). A szövegben több helyen előforduló 'as' (aminosav) rövidítés különböző formái ('as-ból' vagy 'as hosszú'; 65. oldal) furcsán hatnak a szövegben. Tudom, hogy az angol szakirodalomban gyakran használják az

'aa' ('amino acid') rövidítést, de véleményem szerint a két nyelv eltérő sajátosságai miatt itt kevésbé lett volna zavaró a nyomtatott nagybetűs AS forma.

A tíz táblázat többsége rendezett. A fejlécek részletesek, tartalmazzák a megértéshez szükséges információt. Kár, hogy a konvenció szerint a lábjegyzetbe kívánczó magyarázatok egyes esetekben (pl. 1.1 és 2.1 táblázatok) a fejlécbe kerültek. Sajnálatos szépséghiba az is, hogy a Jelölt az 1.1 táblázat utolsó oszlopában szereplő hivatkozásokat nem adta hozzá az Irodalmak jegyzékéhez, ezzel arra kényszerítve az esetlegesen érdeklődő olvasót, hogy az egyik cikkében keresgéljen tovább. A 2.2 táblázatban szereplő PCR primerek az irányultságuk szerint ('forward' és 'reverse'), ömlesztve – azaz nem ABC sorrendben - vannak felsorolva, így annak, aki kíváncsi a párokra, azokat egyenként kell összekeresnie. Véleményem szerint logikusabb lett volna az orientációt és a PCR reakció célpontját külön oszlopokba feltüntetve a párok két tagját egymás alatt megadni, ahogy azt a legtöbb publikációban teszik.

A táblázatoknak többpaneles ábrák részeként való ábrázolását nem tartom szerencsés megoldásnak. A 3.13 és 3.14 ábrák esetében érdemes lett volna a hasonló tartalmú paneleket összevonni, a két táblázatos részt pedig összevont formában, egyben megadni. A 3.17 ábra E paneljén megadott adatok értékelését véleményem szerint egy oszlopdiagramos vagy 'box plot'-os ábrázolás jobban segítette volna.

Az ábrák többsége ugyan tisztán szerkesztett, világos, jól kivehető részletekkel. A színes oszlopdiagramok izlésesek: a harmónikusan illeszkedő, jól megválasztott színek remekül kiemelik az ábrák üzenetét. Ugyanakkor néha a Jelölt nem követi a konvenciókat. Például a 3.2 ábrán miért kezdődik a panelek jelölése '9a'-val a logikusan adódó '1a' helyett? A panelek jelének a bal felső sarokban, míg a nagyítás léptékét jelző szakasznak a jobb alsó sarokban, vízszintesen kellene elhelyezkednie, kivéve ha ezt a képen szereplő esszenciális részletek nem teszik lehetővé. A 3.5 ábrán

egyik sem így szerepel. A cikkekből átvett ábrák esetében az angol kifejezéseket (pl. 'marine lineage') illetet volna lefordítani, vagy legalább az aláírásban magyarázni. A 3.16 ábrán a latin fajneveket döntött betűtípussal kellett volna írni. Kár, hogy a 3.18 ábrán a tengelyeken feltüntetett jellemzők csak angolul vannak jelölve. Egyes ábráknál a panelek túl kicsik (pl. 3.26B-C és 3.27B-C), emiatt egyes részleteik nehezen láthatóak.

Az ábraaláírásoknál a Jelölt nem mindig él azzal a lehetőséggel, hogy az első mondatnál hatékonyan üzenjen az olvasónak. A 3.4 ábra esetében a vizsgált faj neve csak a második sorban szerepel, míg a 3.6 ábra aláírásánál egyáltalán nem is jelenik meg az első mondatban, azaz az ábra címében. Az ábraaláírások többnyire egy oldalon szerepelnek a hozzájuk tartozó ábrákkal, ugyanakkor az 1.2 ábra két részre szakadt: az első öt panel a 13. oldal alján található, míg maradék öt panel az ábra aláírásával már átcsúszott a következő oldalra. Az olvasó számára könnyebben kezelhető megoldás lett volna, ha a Jelölt folytatja a szöveget a következő bekezdéssel (Nyálkaspórások fejlődése), és a teljes ábrát egyben, az aláírással együtt mutatja meg a 14. oldalon.

A szövegben elhelyezett saját közleményekre történő hivatkozásokat a Jelölt a Megbeszélés fejezetben kierősítette, ezáltal sokkal jobban kivehetővé váltak. Érdeemes lett volna ezt a szerkesztési módot követni az összes hivatkozásra az egész értekezésben.

A bőséges Irodalomjegyzék kivételesen gondosan szerkesztett, és egységes külalakú. Az egyetlen apró kifogás, hogy a könyvfejezetek esetében a hivatkozásokból rendre lemaradt a kötet szerkesztőinek és a terjedelmet jelző oldalszám (pl. Eszterbauer és mtsai, 2015a), melyeket a nemzetközi konvenció szerint fel kellett volna tüntetni.

Részletes tartalmi elemzés:

A munka általános célja a nyálkaspórák halélősködők taxonómiájának, gazdaspecifikusságának és a gazdával való kölcsönhatásainak vizsgálata volt.

A cím frappáns, és jól lefedi a munka tartalmát.

A Bevezetés betölti legfőbb célját: végigvezeti az olvasót az eredményekhez vezető 15 év történetén, kiemelve azoknak a szerepét, akik az értekezésben leírt kutatásokat segítették.

Az Irodalmi Áttekintés kellően részletes: a szakterület kezdetétől indulva ismerteti annak evolúcióját. A szöveges leírások mellett szemléletes ábrák és egy minden részletre kiterjedő információsорт tartalmazó táblázat (1.1.) is segítik az olvasót a szakterület áttekintésében. Az 1.4 és 1.5 ábrákat a Jelölt jó érzékkel választotta ki a szakirodalomból: eltérő felbontásuk révén remekül szemléltetik a nyálkaspórák makro- és mikroevolúciójának főbb trendjeit. A *Tubifex tubifex* leszármazási vonalai első felbukkanásánál (12. oldal közepe) jó lett volna tudni, hogy ezek honnan származnak és miben különböznek. A fejezet végén a Jelölt részletesen jellemzi a kísérletek zömében használt *Myxobolus cerebralis*, Hofer 1903 és *M. pseudodispar*, Gorbunova 1936 fajokat. Véleményem szerint ide kívánkozna egy hasonló leírás a *Sphaerospora* kládról is, melynek tagjain ugyan nem végeztek fertőzéses kísérleteket, ugyanakkor többször szerepelnek az Eredmények és Megbeszélés fejezetekben is.

Az Anyag és Módszer fejezet jól emeli ki az alkalmazott módszerek többségének lényegét. Az 'In vivo parazita rendszerek' felépítése és hosszú távú fenntartása komoly befektetést igényel, talán érdemes lett volna kitérni azokra a lépésekre (és esetleg buktatókra) is, melyek lehetővé tették az ezzel járó problémák sikeres megoldását. A kevésértéjű férgek négy vizsgált laboratóriumi tenyészeténél nincs utalás arra, hogy

ezek milyen forrásból származnak, és hogyan tartották fent őket a vizsgálatok kezdete előtt. A sebes pisztráng tenyészállományok genetikai változékonyságának a meghatározásánál teljesen hiányzik a genotipizálási módszer ismertetése. Fluoreszcensen jelölt primerekkel jelölt PCR termékeket választottak el kapilláris gélelektroforézissel vagy poliakrilamid gél-lapokon festéssel végezték-e el a fragmentek méretének meghatározását? Az ezen alfejezet címében is szereplő 'vérvonal' kifejezés ugyan szerepel a klasszikus állattenyésztés definíciói között, azonban a jelentése eltér az értekezésben használttól, továbbá ebben a kontextusban némileg archaikus hangzásúnak tűnhet. Véleményem szerint helyesebb lett volna a következő cím: 'Sebes pisztrángok származásellenőrzése mikroszatellit markerekkel'.

Az Eredmények fejezet első része a gazdafajlagosság filogenetikai vonatkozásait tárgyalja. A szöveg és az illusztrációk is jól tükrözik a befektetett munka jelentős mértékét. Az 'Actinospora típusok felmérő vizsgálatánál' zavaró, hogy a szövegben használt betűjeles azonosítók a 3.1 és 3.2 ábrákon nem bukkannak fel. Ráadásul egyes panelek jelölése is meglehetősen hasonló a spóratípusokéhoz. Ide talán nem ártott volna egy olyan táblázat, mely az egyes spóratípusok előfordulását fajonkénti gyakorisággal összegzi, mert a szövegben megadott számokat az olvasó egy idő után nehezen tudja majd fejben tartani. A 3.3, 3.4 és 3.6 ábrák szépen demonstrálják a kimutatott spóra típusok és a rokon fajok filogenetikai rokonsági fokát.

A 'Sphaerospora fajok' ismertetése során a 18S rDNS szekvenciákat leíró résznél (45. oldal) hasznos lett volna beilleszteni egy, a régiók egymáshoz való viszonyát és relatív hosszát ábrázoló stilizált rajzot. Ezen szépen meg lehetett volna mutatni az egyes izolátumok – beleértve a Kent és mtsai által korábban leírt szekvenciát - nukleotid sorrendjében és méretében megfigyelt különbségeket. A 'Vese parazita Sphaerospora fajok jellemzése' című rész szépen mutatja a kombinált, klasszikus és molekuláris eljárásokat párhuzamosan alkalmazó megközelítés előnyeit. A Jelölt és

kollégái molekuláris adatok alapján 17 új fajhoz tartozó 18S rDNS szekvenciát azonosítottak, és a rendelkezésre álló morfometriai adatok alapján ebből kilencet új fajként le is írtak.

A 'Gazda-parazita kölcsönhatás megnyilvánulásai' című alfejezet véleményem szerint az értekezés legérdekesebb része. A kevésertéjű férgek laboratóriumi tenyészei fajösszetételének molekuláris filogenetikai analízise igen érdekes adatokat szolgáltatott. Kár, hogy a Jelölt a négy tenyészet fajösszetételében és a fertőzés mértékében mutatkozó eltéréseket nem grafikon formájában ábrázolta, mert az 51. oldalon található, számokkal teletűzdelt szöveges leírás alapján igen nehéz követni a különbségeket. A *Myxobolus pseudodispar* egyedfejlődésének a gazdán belül detektálható formáit 'in situ hibridizáció' alkalmazásával nyomon követő 3.12 ábra nem csak hasznos, de ráadásul látványos is.

Az 57. oldalon előbukkanó 'nested PCR' nincs megemlítve az Anyag és módszer fejezetben, így meglepetésként éri az olvasót. A 3.2 táblázat és az elegánsan színezett 3.19 ábra tartalma redundáns, hiszen ugyanazon az adatsoron alapulnak: véleményem szerint az utóbbi jóval informatívabb. A 3.2 táblázat fejlécében említett 'kétkörös PCR' leírása szintén nem szerepel az Anyag és módszer fejezetben. A 3.19 ábra aláírásában említett 'marginális szignifikancia' helytelen definíció, mert a statisztika szabályai szerint két érték vagy szignifikánsan különbözik egymástól ($p < 0,05$) vagy nem. Ezekben az esetekben a 'p' értékek 0,05-nél magasabbak, így nem szignifikánsak a különbségek. A 3.22 ábra sajnos közel sem annyira esztétikus, mint a 3.20, ráadásul az ábrán levő jelölések nem lettek lefordítva magyarra. A transzkriptumok jelölésére jobb lett volna a gén azonosítója a random kódok helyett. A konvenció szerint a kiemelten szignifikáns különbségeket ($p < 0,001$) három csillaggal kellett volna jelölni, nem pedig eggyel. A 65. és 66. oldalakon ismét

felbukkan a 'vérvonal' kifejezés. A 3.3 táblázatban a 'nőstény' és 'hím' kifejezések helyett szebb lett volna az 'ikrás' és 'tejes'.

A pisztrángok mikroszatellitokkal történő genotípezálásánál (66. oldal) sokat segített volna egy, a használt markereket és a velük kapott genotípusokat összegző táblázat. A pisztrángokon *M. cerebralis*-sal végzett fertőzési kísérlet esetében a Jelölt a pozitív kontrollokban fertőzés korai jeleként a farokúszó elszíneződését adja meg, ugyanakkor a 3.24A ábrán a teljes faroknyél is jóval sötétebbnek látszik a test más régióinál. Jó lett volna az egyik fertőzött egyed és egy egészséges kontroll oldaláról egymás mellett mutatni egy-egy közeli képet. A 3.5 és 3.6 táblázatokban a legfelső sorban alkalmazott 'p.e.' (post-experiment?) jelölésre nincsen a táblázatok szöveges részében magyarázat. A 69. oldal tetején a 'két szélsőség' kifejezés helyett 'szélső értékek'-et kellett volna írni.

A 'Fertőzés elleni védekezés' című fejezet elején ismertetett 'csalihalas' megközelítést jó lett volna bemutatni az Anyag és módszer fejezetben.

A Megbeszélés-ben a Jelölt részletesen elemzi a kapott eredményeket. A 82. oldal tetején leírt állítása, mely szerint "az aranyhal, ami többek szerint az ezüstkárász egy változata, nem külön faj", szerintem csak részben helyes. Az ide vonatkozó elmélet tudomásom szerint úgy szól, hogy az aranyhal és ezüstkárász ugyanakkor a fajnak (*Carassius auratus* L. 1758) a két alfaja: az előbbi *C. a. auratus* (L. 1758), míg az utóbbi *C. a. gibelio* (Berg 1932) latin névvel (Molnár K. előadása a XIV. Magyar Haltani Konferencián, Tiszafüred, 2018. március 22.).

A *M. cerebralis* gazdafelismerése során aktiválódó génjeinek analízisét értékelő részben a Jelölt kifejti az *in vitro* megközelítés használatából fakadó előnyöket: a gazda távollétében megvalósuló aktivációnál a kontamináció esélye drasztikusan

csökken. Ugyanakkor a következő mondatban megállapítja, hogy a „vártnál kevesebb olyan parazita gént sikerült azonosítanunk, melyek potenciálisan részt vesznek a *M. cerebralis* gazdafelismerésében”. A halon végzett aktivációból származó pozitív kontroll minta hiányában sajnos nem lehet kizárni azt a lehetőséget, hogy egyes gének nem vagy másként aktiválódnak az *in vivo* és *in vitro* rendszerekben, emiatt az utóbbiban kevesebb differenciáltan expresszálandó gén detektálható.

A vírusokkal szemben fokozottabb ellenállást mutató tenyészhál vonalak szelekcióját bemutató kitekintésben (92. oldal eleje) idézett irodalmak meglehetősen elavultak. Itt mindenképpen meg kellett volna említeni az atlanti lazacban a fertőző hasnyálmirigy nekrozissal ('infectious pancreatic necrosis, IPN') szemben fokozottabban toleráns vonalak kialakítását és az azokon végzett genomikai kutatásokat. Ezek vezettek el végül az epithelial cadherin (*cdh1*) génhez, melynek fehérjeterméke szerepet játszik a vírus sejtekbe történő bejutásában, és melynek mutációja fokozza az IPN elleni toleranciát (Moen és mtsai, *Genetics* 200: 1313-1326, 2015). A toleránsabb vonalak kialakításával a fertőzés veszélye és az általa okozott károk minimálisra csökkentek. Szintén ide kívánczolt volna egy rövid bekezdés a köznyelv által vízitetveknek (angolul 'sea lice') nevezett, apró Copepoda lárvákról, melyek a lazacok bőrén élősködve óriási károkat okozva a farmoknak.

Az Új Tudományos Eredmények című fejezetben a jelölt reálisan foglalja össze gondolatait. A jelölt által felsorolt eredmények közül a következőket javaslom elfogadásra új eredményként:

- 1) Klasszikus parazitológiai és molekuláris genetikai eljárások együttes alkalmazásával pontosították a *Myxobolus* és *Sphaerospora* fajok rendszertanát, és legalább kilenc új fajt írtak le. Több faj esetében elsőként szekvenálták meg a 18S rDNS szekvenciáját, és elsőként igazolták a *M. cultus* hazai előfordulását. Ezen

eredményeikkel jelentősen hozzájárultak a fenti két csoport filogenetikai analíziséhez, meghatározva azok genetikai diverzitását.

2) Két nyálkaspórási parazitafaj (*Myxobolus cerebralis* és *M. pseudodispar*) esetében a világon először állítottak fel olyan körülményeket, melyekkel azok teljes életsiklusa a laborban nyomonkövethető volt.

3) *In vitro* aktivációs eljárást dolgoztak ki a nyálkaspórási gazdafelismerése analízisének megkönnyítésére. Genomikai analízissel olyan fehérjék génjeit azonosították, melyek szerepet játszhatnak a gazdafelismerés folyamatában.

4) A *Myxobolus* fajoknál rámutattak a szervi ill. szöveti lokalizáció fontosságára, és a *M. pseudodispar* esetében igazolták a gazdaváltást is. Elsőként bizonyították, hogy nyálkaspórási esetekben léteznek olyan 'gazdafajok', melyekben a paraziták zsákutcába jutva nem tudnak teljesen kifejlődni és kimutatták a kórokozók jelenlétét a vérben a fertőzésre fogékony és nem fogékony halfajokban.

5) Elsőként igazolták, hogy a *M. cerebralis* nem fajspecifikusan fertőz, és fertőzés korai fázisában a parazita sporoplazmái a gazda farki régióját preferálják. Pisztrángokban kimutatták, hogy az állományok kergekórra való fogékonysága függ azok genetikai változékonyságától.

6) Kimutatták, hogy a vízdoldékony inozin-arginin só hatékonyan alkalmazható 'csalivegyületként', mely a nyálkaspórási actinospóráinak 'idő előtti' aktiválásával csökkentheti a fertőzés esélyét.

Összefoglalva a véleményemet: Dr. Eszterbauer Edit MTA doktori értekezése nyálkaspórási rendszertani, biológiai és parazitológiai analízisén alapul. A módszerek kiválasztása megfelelő, és azok a kutatás céljainak megfelelő módon lettek alkalmazva. Az értekezés, a tézisek és a kapcsolódó publikációk listájának analízise

alapján megállapítom, hogy ezek a jelölt saját eredményei, melyek jelentős mennyiségű és megfelelő színvonalú kutatási teljesítményt jelentenek a Ph.D. fokozat megszerzése óta eltelt időszakban. Az értekezés számos olyan új és újszerű kutatási eredményt tartalmaz, melyek hiánypótló jellegűek és alapjául szolgálhatnak majd a jövőben alap- és alkalmazott kutatásoknak.

A fentiek alapján Dr. Eszterbauer Edit értekezését és az abban leírt kutatások eredményeit elegendőnek tartom az MTA doktori cím megszerzéséhez és a nyilvános vita kitűzését javaslom.

Kérdéseim a Jelölthöz:

K1) A paraziták molekuláris filogenetikai vizsgálatát a 18S rDNS szekvenciák alapján végezték el. Miért ezt a markert választották? Végeztek-e Önök vagy mások összehasonlító vizsgálatokat a 18S rDNS, a Tree of Life projekt által használt citokróm oxidáz (*coi*), illetve a citokróm b (*cytb*) markerek alkalmasságának megállapítására a vizsgált nyálkaspórák kládokban?

K2) Mik lehetnek az okai annak, hogy a sebes pisztrángból nyert *M. cerebralis* izolátumok igen nagy hatékonysággal fertőzték meg az ezüstkárászt is?

K3) A Megbeszélés végén (91. oldal alja) a Jelölt utal a nagy hatékonyságú (más néven új generációs) szekvenálási módszerek lehetséges alkalmazására a transzkriptómák részletesebb, mélyebb elemzése céljából. Milyen más területeket tudna felsorolni, ahol az ilyen eljárások leginkább segíthetnék ezen tudományterület fejlődését?

K4) A 'csali vegyületek' alkalmazása a nyálkaspórák actinospóráinak 'kisütésére' ígéretes eredménynek látszik. Mely halfajok esetében lát lehetőséget ennek a

védekezési eljárásnak a tenyésztési folyamatba történő beillesztésére? Történtek-e a dolgozat beadása óta további előkísérletek ezen a területen?

Keszthely, 2021. január 21.



Dr. Orbán László
A biológiai tudomány kandidátusa
Címzetes egyetemi tanár