

Genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* (Proteobacteria) from the intestine of Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775)

LIMNOLOGY
FRESHWATER
BIOLOGY

Denikina N.N.^{id}, Belykh O.I.*^{id}, Sukhanova E.V.^{id}, Potapov S.A.^{id},
Krasnopeev A.Yu.^{id}, Khanaev I.V.^{id}, Anoshko P.N.^{id}, Dzyuba E.V.^{id}

Limnological Institute Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 3 Ulan-Batorskaya Str, 664033, Irkutsk, Russia

ABSTRACT. For the first time, we analyzed genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Pseudomonadales, and Gammaproteobacteria) in the intestinal microbial communities of Baikal omul from the Selenga population. The entire data array obtained through high-throughput sequencing contained 2.9% of the 16S rRNA gene sequences (18 amplicon sequence variants) belonging to the genus *Acinetobacter*. Phylogenetic analysis revealed that the used 16S rRNA gene fragment did not resolve the taxonomic identification to species level. Despite the formation of stable clusters, they contained different species of the genus. The presence of opportunistic species, such as *A. lwoffii*, *A. johnsonii*, and *A. pittii*, among the detected *Acinetobacter* and the absence of signs of disease in fish indicates favorable environmental parameters of the Baikal omul habitat on the wintering grounds in the pelagic zone of Lake Baikal.

Keywords: genetic diversity, *Acinetobacter*, *Coregonus migratorius*, high-throughput sequencing

For citation: Denikina N.N., Belykh O.I., Sukhanova E.V., Potapov S.A., Krasnopeev A.Yu., Khanaev I.V., Anoshko P.N., Dzyuba E.V. Genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* (Proteobacteria) from the intestine of Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - P. 222-237. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-222

1. Introduction

The gastrointestinal (GI) microbiota is a highly specialized microbial community with a complex composition, which depends on multiple interactions between microorganisms, the host and its prey as well as the environment (Kers et al., 2019; Cui et al., 2022). Moreover, ecological parameters of the habitat, seasonal dynamics, host genetic characteristics and developmental stages, feeding intensity, and diet composition determine the diversity of GI microbial communities (Kim et al., 2021). The GI microbiota of fish mainly consists of aerobic or facultative anaerobic, as well as facultative and obligate anaerobic microorganisms. Among them, bacteria of the phyla Bacteroidetes, Firmicutes, and Proteobacteria can account for up to 90% of the gut microbiome of most fish species (Johny et al., 2021).

Rod shaped, gram negative, and strictly aerobic heterotrophic bacteria represent the genus *Acinetobacter* (Gammaproteobacteria: Pseudomonadales). *Acinetobacter* spp. show universal metabolic activity, using mainly simple sugars and

amino acids as a source of nutrition. *Acinetobacter* species contain several pathogenetically significant enzymes, such as serine proteinase, aminopeptidase, urease, acid phosphatase. Bacteria exhibit high lipolytic activity, possessing a set of lipases, some of which can act as pathogenicity factors. Many lipases are active in a wide temperature range, including low temperatures.

Members of the genus *Acinetobacter* are ubiquitous (soil, water, and dust) and colonize various surfaces and materials indoors. *Acinetobacter* spp. are the most common causative agents of severe hospital-acquired infections worldwide and are among the most dangerous nosocomial pathogens with multiple antimicrobial resistance. These free-living and widespread bacteria are often found in microbiomes of the outer skin and internal organs of fish (Austin, 2006; Sevellec et al., 2014; Lu et al., 2022; Bell et al., 2024). Some strains are fish pathogens (González et al., 2000; Coz-Rakovac et al., 2002; Yonar et al., 2010; Malick et al., 2020) resistant to antibiotics due to numerous antimicrobial resistance genes (Manchanda et al., 2010; Kozińska et al., 2014; Pękala-Safińska, 2018; Ali et al., 2022).

*Corresponding author.

E-mail address: belykh@lin.irk.ru (O.I. Belykh)

Received: November 22, 2024; **Accepted:** February 27, 2025;
Available online: April 22, 2025

© Author(s) 2025. This work is distributed under the Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License.



A study of biodiversity and distribution of potentially pathogenic bacteria indicated that bacteria of the genera *Acinetobacter*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, and *Pseudomonas* were common in the littoral zone of Lake Baikal. Notably, their numbers were small compared to the total number of bacteria, so was their contribution to the diversity of the lake's microbial community, and species richness correlated with anthropogenic load (Drucker and Panasyuk, 2006). A study of the taxonomic structure of water microbiocenoses via targeted high-throughput sequencing revealed the dominance of the genus *Acinetobacter* (4-38% of the total diversity) in the coastal shallow areas of Lake Baikal in 2021 and 2022 (Zaytseva et al., 2023). An assessment of the diversity and antibiotic sensitivity of opportunistic bacteria isolated from plankton and biofilms also revealed that bacteria identified in biotopes belonged mainly to the genera *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Enterococcus*, *Escherichia*, *Hafnia*, *Serratia*, *Shigella*, *Yersinia*, *Pseudomonas*, and *Staphylococcus* and are polyresistant to broad-spectrum antibiotics (Shtykova et al., 2020).

Baikal omul *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775), is a sufficiently well-studied commercial species: its high ecological and economic importance explains a constant attention to its biology. This is a highly migratory species with a complex spatial organization. Hydroacoustic surveys indicated its ubiquitous presence in the upper layers of epipelagic zone to depths of 350-400 m throughout the entire water area of Lake Baikal (Melnik et al., 2009). The number of rivers, in which Baikal omul reproduces, determines the number of its populations (Smirnov and Shumilov, 1984; Smirnov, 1992). The decline in the stocks of this species led to the introduction of a ban in 2017 on its commercial fishing and restrictions on recreational fishing. Mortality due to predation, parasites, and diseases is one of the factors that determine the natural loss of fish. More accurate predictions about the dynamics of Baikal omul stocks require adjustment of coefficients of its natural mortality (Anoshko et al., 2024). Members of the genus *Acinetobacter* were detected in the digestive system of whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818), from North American lakes (Sevellec et al., 2014; Sevellec et al., 2019). Previously, molecular genetic analysis of bacteria associated with the outer skin of Baikal whitefish *Coregonus baicalensis* Dybowski, 1874, bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758), and yellowfin sculpins *Cottocomephorus grewingkii* (Dybowski, 1874), from aquariums also identified members of this genus (Belkova et al., 2010; 2016). In this regard, and because of the need to assess mortality from diseases, it is important to conduct the primary screening of potentially pathogenic microorganisms in fish from Lake Baikal. Therefore, the aim of this study was to analyze genetic diversity of members of the genus *Acinetobacter* in the intestines of Baikal omul from the Selenga population.

2. Materials and methods

Sampling was carried out on 26 May 2022 in the Selenga shallows of Lake Baikal from the board

of the research vessel "G.Yu. Vereshchagin" (Fig. 1). Fish was caught for this study as part of the scientific research of Limnological Institute SB RAS under Permit for the catch of aquatic biological resources No. 382022031302 dated 2022 issued by the Angara-Baikal territorial administration of the Federal Agency for Fisheries.

The fish were caught with a multi-level trawl (vertical opening 10 m and opening along the ground rope 17.5 and 26.0 m) from depths of 110-130 m. Overall, five trawls were performed. Primary and laboratory processing of 930 specimens of Baikal omul were carried out according to generally accepted ichthyological methods (Chugunova, 1939; Pravdin, 1966). A system of morphological characters was used to determine the membership of the Baikal omul individuals in a certain population (Smirnov et al., 1987). Genetic diversity of potentially pathogenic microorganisms was analyzed on five immature individuals from the Selenga population (one specimen from each trawl) with no visual signs of disease (Table 1).

Immediately after catching, fragments of fish hindgut were taken in the laboratory under aseptic conditions. The total DNA was extracted from all specimens using the DNA-sorb-B kit (InterLabService, Russia). The extracted total DNA was dissolved in water; the obtained samples were pooled. Primers 343F and 806R flanking the V3-V4 region of the 16S rRNA gene were used for amplification. Nucleotide sequences were determined on a Miseq genome sequencer (Illumina, USA). Sequencing was performed at SB RAS Genomics Core Facility (Institute of Chemical Biology and Fundamental Medicine SB RAS, Russia).

The quality of sequences was checked using FastQC v. 0.11.8 (<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>) and TrimGalore v. 0.6.10 (<https://github.com/FelixKrueger/TrimGalore>). The DADA2 v. 1.26 package (Callahan et al., 2016) for the

Table 1. Biological characteristics of fish.

No	Weight, g	Total length, mm	Sex	Age, years
1	95.9	228	♂	2
2	161.2	274	♂	4
3	35.3	174	♂	2
4	79.5	220	♀	3
5	76.4	215	♂	3

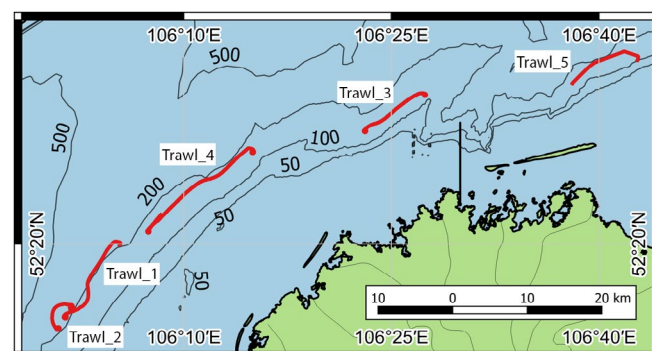


Fig.1. Map of the sampling area in the Selenga shallows; red lines indicate trawling trajectories.

R programming language was used for further processing, including filtering out non-target and chimeric sequences as well as clustering into ASVs (amplicon sequence variants). The taxonomic classification of bacteria is given according to the Silva v.138.1 database (<https://www.arb-silva.de>). In the case of unidentified sequences, additional searches were performed using BLAST analysis (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). Individual sequences were deposited in GenBank under the following accession numbers: PQ560058-PQ560062; PQ560066-PQ571968; PQ560072; PQ560073; PQ560107; PQ560108; PQ571972; PQ571990; PQ571992; PQ571994; PQ571997, and PQ573330.

Subsequent analysis of the 431 bp long sequences, including the selection of nucleotide substitution models according to the BIC criterion, was carried out using the IQ-TREE2 program (Minh et al., 2020). Phylogenetic reconstruction of the evolutionary history was performed by the maximum likelihood method using the K2P + R2 nucleotide substitution model (Kimura, 1980; Soubrier et al., 2012). Bootstrap support was calculated from 1000 replicates. Sequences from the GenBank database were used in the analysis, with *Moraxella lacunata* NR036825 as the outgroup.

3. Results and discussion

The entire data array contained 2.9% of sequences belonging to the genus *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Gammaproteobacteria, and Proteobacteria). At the same time, they were clustered into 18 ASVs, demonstrating their significant genetic diversity. The bioinformatic analysis, followed by sequences identification using BLAST, yielded the following results.

The most numerous sequences of members of the genus *Acinetobacter* (63.89%) were 100% identical to the *Acinetobacter johnsonii* sequences (Fig. 2). Strain *A. johnsonii* DBP-3 from a eutrophic water body can grow at 10-30°C and perform denitrification both under aerobic and anaerobic conditions, and its growth was also observed at 5°C (Li et al., 2013). *A. johnsonii* was previously isolated from different organs of diseased rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). Autopsy of the infected fish revealed a septic form of infection (Bi et al., 2023). Strains *A. johnsonii* isolated from diseased trout and carp caused infection of these species, demonstrating pathogenic properties. Experimentally infected individuals and fish naturally infected with these bacteria had similar disease symptoms (Koziońska et al., 2014).

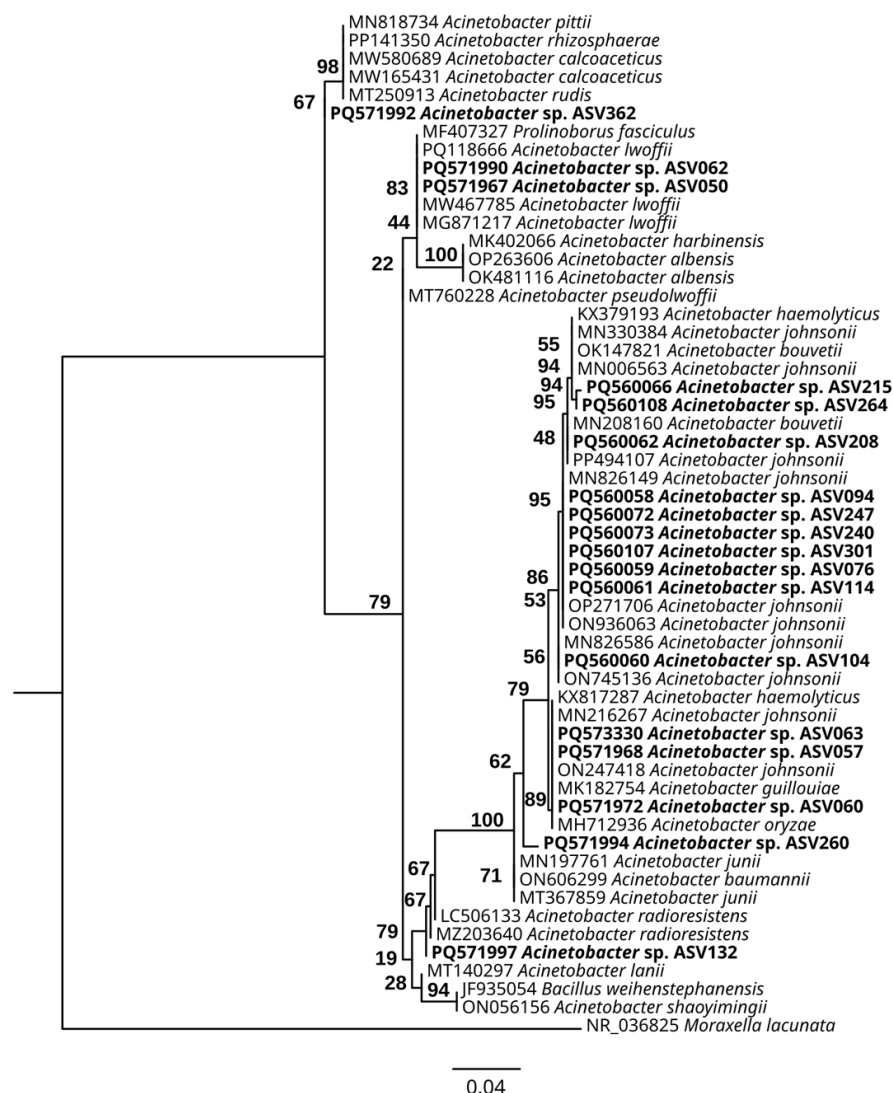


Fig.2. Phylogenetic tree of members of the genus *Acinetobacter* constructed by maximum likelihood method based on the sequences of fragments of the small subunit rRNA gene. *Moraxella lacunata* was chosen as an outgroup. Sequences obtained in this study are highlighted in bold.

Sequences of the second most represented (26.11%) genotype were homologous (100%) to the *Acinetobacter lwoffii* sequences. *A. lwoffii* is the most common causative agent of severe nosocomial infections in humans (Ku et al., 2000; Regalado et al., 2009). Some studies mention *A. lwoffii* as a pathogenic microorganism causing diseases of fish of the genus *Schizothorax* Heckel 1838. Experiments confirmed its pathogenicity, and it was identified that infection with *A. lwoffii* can lead to pathological changes in many organs and tissues of fish (Cao et al., 2018). *A. lwoffii* was detected in diseased and dead Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), indicating that infection with *A. lwoffii* caused their mortality (Ali et al., 2022). However, *A. lwoffii* was also detected in fish without signs of disease, for example, in the gut microbiome of the icefish *Chionodraco hamatus* (Lönnberg, 1905) (Lu et al., 2022).

Sequences identical (99.77%) to the *Acinetobacter radioresistens* sequences were less represented (3.65%). *A. radioresistens* is rarely mentioned in the scientific literature as a human pathogen due to its misidentification (Wang et al., 2019). *A. radioresistens* was reported in human skin microbiota (Seifert et al., 1997) and in chicken feces samples (Ngaiganam et al., 2019). *A. radioresistens* A154 isolate was obtained from Antarctic ornithogenic soil (Opazo-Capurro et al., 2019), and, subsequently, this opportunistic microorganism from the digestive system of birds was shown to cause secondary bacterial infection and lead to their mass mortality (Yildyrym et al., 2021). Whole genome sequencing of *A. radioresistens* isolated from the intestines of birds indicated a significant number of virulence-associated proteins in the genome of this species (Crippen et al., 2018).

Sequences closely related (100%) to *Acinetobacter bouvetii* were also minor (3.60%). The type strain was isolated from a wastewater treatment plant. Strain *Acinetobacter bouvetii* UAM25 was identified as producer of surfactant and emulsifying molecules (bioemulsifiers) (Ortega-de la Rosa et al., 2018).

Additionally, there was a small number (1.22%) of sequences homologous (100%) to *Acinetobacter haemolyticus*. *A. haemolyticus* is widespread in nature, often found in soils and water (Doughari et al., 2011), and is also pathogenic for humans (Grotiuz et al., 2006; Silva and Lipinski, 2014; Elhosseiny and Attia, 2018; Bai et al., 2020).

Gut microbial communities contained 1.18% of sequences identical (100%) to *Acinetobacter oryzae*, a nitrogen-fixing endophytic species isolated from rice leaves and stems (Chaudhary et al., 2012).

We obtained trace amounts (0.35%) of sequences closely related (99.08%) to the *Acinetobacter pittii* sequences. *A. pittii* is an opportunistic pathogen that can cause fatal infections in immunocompromised patients. Multidrug-resistant *A. pittii* was characterized as a novel fish pathogen for fish causing mortality in catla *Labeo catla* (Hamilton, 1822), and silver carps *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844), in China (Li et al., 2017).

Phylogenetic analysis revealed that the 16S rRNA gene fragment used did not resolve the taxonomic iden-

tification to species level. Despite the formation of stable clusters, they contained a set of different species of the genus *Acinetobacter* (Fig. 2).

In May and early June, Baikal omul inhabits near-bottom water layers and feeds on zooplankton (*Epishura baikalensis* Sars, 1900, *Cyclops kolenis* Lilljeborg, 1901, *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1776), etc.), macrohaptopus *Macrohaptopus branickii* (Dybowsky 1874), juvenile fish (mainly golomyankas, Comephoridae), benthic amphipods, and imago (adult) insects belonging to various orders (Gurova and Pastukhov, 1974; Volerman and Kontorin, 1983; Melnik et al., 2009). Zooplankton is the main food source of the young Baikal omul. From the age of 1+ and 2+, the proportion of macrohaptopus and fish gradually increases in its diet (Gurova and Pastukhov, 1974). Species of the genus *Acinetobacter* were detected in the main taxa of invertebrates (Ciliophora, Copepoda, Amphipoda, and Insecta) that were also observed in the food spectrum of Baikal omul. Members of the genera *Acidovorax*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas*, etc. were identified in more than 20 species of ciliates (Ciliophora) (Zhang et al., 2024). Studies of microorganisms associated with microscopic marine invertebrates often indicate members of pathogenic genera (Wardeh et al., 2015). Studies of bacterial communities in Lake Biwa zooplankton identified *Acinetobacter* in *Daphnia pulicaria* Forbes, 1893, *Eodiaptomus japonicus* (Burckhardt, 1913), and *Cyclopoida* spp. (Tuhin et al., 2023). Members of the genus *Acinetobacter* were detected in *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), suggesting that an increase in the proportion of these microorganisms in response to copper exposure may contribute to host defense against toxic substances (Colin et al., 2023). *Acinetobacter* demonstrated bacterial colonization of exoskeletons of copepods of the genus *Diaptomus* (Holland and Hergenrader, 1981). A study of insect bacterial diversity revealed the predominance of *Acinetobacter* in Lepidoptera (Naveed et al., 2024). Symbiotic bacteria of insects are involved in the metabolism of insecticides and herbicides (Zhao et al., 2022), plant toxins (Zhang et al., 2020), phenolic glycosides (Mason et al., 2016), and organochlorine pesticides (Ozidal et al., 2016). Unfortunately, information about members of the genus *Acinetobacter* associated with invertebrates of Lake Baikal is scarce. They were detected in freshwater sponges of the genera *Baicalospongia*, *Lubomirskia*, and *Swartschewskia* (Parfenova et al., 2008), and these bacteria predominated in amphipods, *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) (Shchapova et al., 2023). Taking into account the virulence factors of *Acinetobacter*, namely, cell surface hydrophobicity and the composition of enzymes (urease, esterase, phosphatase, and lipase), bacteria of this genus can successfully adhere to host cells and colonize its outer skin and intestines.

In the coastal-bay zone, where juvenile Baikal omul feeds, fish mortality may be associated with predation by fish-eating birds. The decline in Baikal omul stocks coincides with a catastrophic increase in the number of great cormorants, *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) (Yelayev et al., 2021). The rapid pace of natural reintroduction of this species was due to its mass migration from other habitats caused by long-term drought

in Northeast China and Eastern Mongolia (Yelayev et al., 2024). In the ecosystem of Lake Baikal, the great cormorant is gradually mastering the ecological niche that it once occupied, forming new biocenotic links and relationships within biogeocenoses. Great cormorants can contribute to the emergence and spread of ornithoses and helminthiasis in their habitat (Yelayev et al., 2024). Moreover, huge colonies of birds are a source of numerous bacteria entering the lake water along with excrement. Studies of the cormorant gut microbiota indicated among the observed genotypes the genera with potential pathogenicity for humans and/or birds, such as *Campylobacter*, *Corynebacterium*, *Clostridium*, *Mycobacterium*, *Yersinia*, etc. Members of the genus *Acinetobacter* were also detected in the gut microbial community of this bird species (Laviad-Shitrit et al., 2017). Furthermore, antimicrobial-resistant bacteria were often identified in the gut of the great cormorant (Dias et al., 2012; Gross et al., 2022), including fish pathogens (Odoi et al., 2021). The stomach temperature, an indicator of the core body temperature, in great cormorants during foraging, varies dramatically, from 31 to 42°C (Grémillet et al., 1998). Because the growth temperature of natural *Acinetobacter* species and strains ranges from 33 to 35°C, and that of opportunistic isolates is 37°C, we can assume that intensive growth of strains in the intestines of birds is possible. Members of the genus *Acinetobacter* were also detected in the gut microbial communities of black-headed gulls *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 (Liao et al., 2019), and herring gulls *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (Merkeviciene et al., 2017), which are common nesting species in the Selenga shallows (Popov, 2004). However, to date, there is no data on the participation of colonial birds in the circulation of pathogenic and opportunistic bacteria of fish in the ecosystem of Lake Baikal.

Sampling of Baikal omul was carried out in late May, immediately after the ice melted. During this period, bacteria of the genus *Acinetobacter* are among the dominant bacterial and microeukaryotic communities in the pelagic zone of the lake (Mikhailov et al., 2022). In view of the above, we can state that the detected microorganisms entered the intestines of Baikal omul from water and with food objects because they are strictly aerobic heterotrophs. Our detection of these opportunistic bacteria and the absence of signs of disease in fish indicate favorable environmental parameters of the Baikal omul habitat on the wintering grounds in the pelagic zone of Lake Baikal.

4. Conclusion

As part of the primary screening of potentially pathogenic microorganisms in fish of Lake Baikal using high-throughput sequencing of 16S rRNA gene amplicons, we identified the *Acinetobacter* spp. sequences (18 ASVs) in the intestines of Baikal omul from the Selenga population. Members of this genus are strictly aerobic heterotrophic bacteria. They are widespread in freshwater bodies, so they can enter the digestive tract of fish with water and/or food objects. The presence of the species *A. lwoffii*, *A. johnsonii*, and *A. pittii* known

as opportunistic bacteria among the detected ASVs and the absence of signs of disease in fish indicate favorable environmental parameters of the Baikal omul habitat on the wintering grounds in the pelagic zone of the lake. Our study also revealed a poor understanding of associations of members of the genus *Acinetobacter* with invertebrates of Lake Baikal and a complete lack of data on the participation of colonial birds in the circulation of pathogenic and opportunistic bacteria of fish in the lake ecosystem.

Funding and acknowledgments

This study was carried out within the framework of State Projects Nos.0279-2021-0015 (121032300269-9), 279-2021-0005 (121032300224-8), and 0279-2022-0004 (122012600083-9). The authors thank the crew of the research vessel “G.Yu. Vereshchagin” for assistance in collecting material.

Conflict of interest

The authors declare no conflict of interest.

References

- Ali S.E., Mahana O., Mohan C.V. et al. 2022. Genetic characterization and antimicrobial profiling of bacterial isolates collected from Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) affected by summer mortality syndrome. *Journal of Fish Diseases* 45: 1857-1871. DOI: [10.1111/jfd.13710](https://doi.org/10.1111/jfd.13710)
- Anoshko P.N., Dzyuba E.V., Khanaev I.V. et al. 2024. Hydroacoustic studies of the structure of the Baikal omul feeding stock in the Selenga shallows of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 7(5): 1302-1317. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302)
- Austin B. 2006. The bacterial microflora of fish, revised. *Scientific World Journal* 6: 931-945.
- Bai L., Zhang S.C., Deng Y. et al. 2020. Comparative genomics analysis of *Acinetobacter haemolyticus* isolates from sputum samples of respiratory patients. *Genomics* 112(4): 2784-2793. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.03.016](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.03.016)
- Belkova N.L., Denikina N.N., Sukhanova E.V. et al. 2016. Heterogeneity of the populations of organotrophic microorganisms on the skin of diseased fish. *Voda: Khimiya i ekologiya [Water: Chemistry and Ecology]* 4: 32-39. (in Russian)
- Belkova N.L., Sukhanova E.V., Denikina N.N. et al. 2010. Molecular-genetic monitoring of salmon fishes associated microflora: diversity and physiological status. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo centra Rossijskoj akademii nauk [Izvestia of Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences]* 12(1): 1108-1114. (in Russian)
- Bell A.G., McMurtrie J., Bolaños L.M. et al. 2024. Influence of host phylogeny and water physicochemistry on microbial assemblages of the fish skin microbiome. *FEMS Microbiology Ecology* 100(3): fiae021. DOI: [10.1093/femsec/fiae021](https://doi.org/10.1093/femsec/fiae021)
- Bi B., Yuan Y., Jia D. et al. 2023. Identification and pathogenicity of emerging fish pathogen *Acinetobacter johnsonii* from a disease outbreak in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research* 1995494: 1-13. DOI: [10.1155/2023/1995494](https://doi.org/10.1155/2023/1995494)
- Callahan B.J., McMurdie P.J., Rosen M.J. et al. 2016. DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods* 13(7): 581. DOI: [10.1038/nmeth.3869](https://doi.org/10.1038/nmeth.3869)

- Cao S., Geng Y., Yu Z. et al. 2018. *Acinetobacter lwoffii*, an emerging pathogen for fish in *Schizothorax* genus in China. *Transboundary and Emerging Diseases* 65(6): 1816-1822. DOI: [10.1111/tbed.12957](https://doi.org/10.1111/tbed.12957)
- Chaudhary H.J., Peng G., Hu M. et al. 2012. Genetic diversity of endophytic diazotrophs of the wild rice, *Oryza alta* and identification of the new diazotroph, *Acinetobacter oryzae* sp. nov. *Microbial Ecology* 63(4): 813-821. DOI: [10.1007/s00248-011-9978-5](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9978-5)
- Chugunova N.I. 1939. Rukovodstvo po izucheniyu vozrasta i rosta ryb [Guide to the study of age and growth of fish]. Moscow: Publishing house of the USSR Academy of Sciences. (in Russian)
- Colin Y., Arcanjo C., Da Costa C. et al. 2023. Decoupled responses of the copepod *Eurytemora affinis* transcriptome and its microbiota to dissolved copper exposure. *Aquatic Toxicology* 259: 106546. DOI: [10.1016/j.aquatox.2023.106546](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106546)
- Coz-Rakovac R., Strunjak-Perovic I., Popovic N.T. et al. 2002. Health status of wild and cultured sea bass in the Northern Adriatic Sea. *Veterinarni Medicina* 47: 222-226.
- Crippen C., Huynh S., Miller W.G. et al. 2018. Complete genome sequence of *Acinetobacter radioresistens* strain LH6, a multidrug-resistant bacteriophage-propagating strain. *Microbiology Resource Announcements* 7(5): e00929-18. DOI: [10.1128/MRA.00929-18](https://doi.org/10.1128/MRA.00929-18)
- Cui X., Zhang Q., Zhang Q. et al. 2022. Research progress of the gut microbiome in hybrid fish. *Microorganisms* 10(5): 891. DOI: [10.3390/microorganisms10050891](https://doi.org/10.3390/microorganisms10050891)
- Dias E., Morais P., Leopold M. et al. 2012. Natural born indicators: great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves: Phalacrocoracidae) as monitors of river discharge influence on estuarine ichthyofauna. *Journal of Sea Research* 73: 101-108. DOI: [10.1016/j.seares.2012.06.012](https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.06.012)
- Doughari H.J., Ndakidemi P.A., Human I.S. et al. 2011. The ecology, biology and pathogenesis of *Acinetobacter* spp.: an overview. *Microbes and Environments* 26(2): 101-112. DOI: [10.1264/jsme2.me10179](https://doi.org/10.1264/jsme2.me10179)
- Drucker V.V., Panasyuk E.Y. 2006. Potentially pathogenic bacteria in a microbial community of Lake Baikal. *Hydrobiologia* 568(1): 267-271. DOI: [10.1007/s10750-006-0304-z](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0304-z)
- Elhosseiny N.M., Attia A.S. 2018. *Acinetobacter*: an emerging pathogen with a versatile secretome. *Emerg. Microbes and Infection* 7(1): 33. DOI: [10.1038/s41426-018-0030-4](https://doi.org/10.1038/s41426-018-0030-4)
- González C.J., Santos J.A., García-López M.L. et al. 2000. Psychrobacters and related bacteria in freshwater fish. *Journal of Food Protection* 63(3): 315-321. DOI: [10.4315/0362-028x-63.3.315](https://doi.org/10.4315/0362-028x-63.3.315)
- Gross S., Müller A., Seinige D. et al. 2022. High rates of multidrug-resistant *Escherichia coli* in great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) of the German Baltic and North Sea Coasts: indication of environmental contamination and a potential public health risk. *Pathogens* 11(8): 836. DOI: [10.3390/pathogens11080836](https://doi.org/10.3390/pathogens11080836)
- Grotiuz G., Sirok A., Gadea P. et al. 2006. Shiga toxin 2-producing *Acinetobacter haemolyticus* associated with a case of bloody diarrhea. *Journal of Clinical Microbiology* 44: 3838-3841. DOI: [10.1128/JCM.00407-06](https://doi.org/10.1128/JCM.00407-06)
- Grémillet D., Tuschy I., Kierspel M. 1998. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* 12: 386-394. DOI: [10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x)
- Gurova L.A., Pastukhov V.D. 1974. Nutrition and food relationships of pelagic fish and seals of Lake Baikal. *Novosibirsk: Nauka*. (in Russian)
- Holland R., Hergenrader R. 1981. Bacterial epibionts of diaptomid copepods. *Transactions of the American Microscopical Society* 100: 56-65. DOI: [10.2307/3225784](https://doi.org/10.2307/3225784)
- Johny T.K., Puthusseri R.M., Bhat S.G. 2021. A primer on metagenomics and next-generation sequencing in fish gut microbiome research. *Aquaculture Research* 52: 4574-4600. DOI: [10.1111/are.15373](https://doi.org/10.1111/are.15373)
- Kers J.G., Velkers F., Fischer E.A.J. et al. 2019. Take care of the environment: housing conditions affect the interplay of nutritional interventions and intestinal microbiota in broiler chickens. *Animal Microbiome* 1: 10. DOI: [10.1186/s42523-019-0009-z](https://doi.org/10.1186/s42523-019-0009-z)
- Kim P.S., Shin N.R., Lee J.B. et al. 2021. Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome* 9: 166. DOI: [10.1186/s40168-021-01113-x](https://doi.org/10.1186/s40168-021-01113-x)
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120. DOI: [10.1007/BF01731581](https://doi.org/10.1007/BF01731581)
- Kozińska A., Paździor E., Pękala A. et al. 2014. *Acinetobacter johnsonii* and *Acinetobacter lwoffii* – the emerging fish pathogens. *Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy* 58: 193-199. DOI: [10.2478/bvip-2014-0029](https://doi.org/10.2478/bvip-2014-0029)
- Ku S.C., Hsueh P.R., Yang P.C. et al. 2000. Clinical and microbiological characteristics of bacteremia caused by *Acinetobacter lwoffii*. *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases* 19(7): 501-505. DOI: [10.1007/s100960000315](https://doi.org/10.1007/s100960000315)
- Laviad-Shitrit S., Lev-Ari T., Katzir G. et al. 2017. Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) as potential vectors for the dispersal of *Vibrio cholerae*. *Scientific Reports* 7(1): 7973. DOI: [10.1038/s41598-017-08434-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-08434-8)
- Liao F., Gu W., Li D. et al. 2019. Characteristics of microbial communities and intestinal pathogenic bacteria for migrated *Larus ridibundus* in southwest China. *Microbiologyopen* 8(4): e00693. DOI: [10.1002/mbo3.693](https://doi.org/10.1002/mbo3.693)
- Li J., Cao J., Wang X. et al. 2017. *Acinetobacter pittii*, an emerging new multi-drug resistant fish pathogen isolated from diseased blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala* Yih) in China. *Applied Microbiology and Biotechnology* 101(16): 6459-6471. DOI: [10.1007/s00253-017-8392-4](https://doi.org/10.1007/s00253-017-8392-4)
- Li M.T., Liu J.H., Zhao S.J. et al. 2013. The characteristics of nitrate removal by the psychrotolerant denitrifying bacterium *Acinetobacter johnsonii* DBP-3, isolated from a low-temperature eutrophic body of water. *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 48: 885-892. DOI: [10.1007/s00284-015-0979-3](https://doi.org/10.1007/s00284-015-0979-3)
- Lu Y., Li W., Li Y. et al. 2022. Population genomics of an icefish reveals mechanisms of glacier-driven adaptive radiation in Antarctic notothenioids. *BMC Biology* 20: 231. DOI: [10.1186/s12915-022-01432-x](https://doi.org/10.1186/s12915-022-01432-x)
- Malick R.C., Bera A.K., Chowdhury H. et al. 2020. Identification and pathogenicity study of emerging fish pathogens *Acinetobacter junii* and *Acinetobacter pittii* recovered from a disease outbreak in *Labeo catla* (Hamilton, 1822) and *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) of freshwater wetland in West Bengal, India. *Aquaculture Research* 51: 2410-2420. DOI: [10.1111/ARE.14584](https://doi.org/10.1111/ARE.14584)
- Manchanda V., Sanchaita S., Singh N.P. 2010. Multidrug resistant *Acinetobacter*. *Journal of Global Infectious Diseases* 2: 291-304. DOI: [10.4103/0974-777X.68538](https://doi.org/10.4103/0974-777X.68538)
- Mason C.J., Lowe-Power T.M., Rubert-Nason K.F. et al. 2016. Interactions between bacteria and aspen defense chemicals at the phyllosphere – herbivore interface. *Journal of Chemical Ecology* 42: 193-201. DOI: [10.1007/s10886-016-0677-z](https://doi.org/10.1007/s10886-016-0677-z)
- Melnik N.G., Smirnova-Zalumi N.S., Smirnov V.V. et al. 2009. Hydroacoustic surveys of Baikal omul. *Novosibirsk: Nauka*. (in Russian)
- Merkevičienė L., Ruzauskaite N., Klimiene I. et al. 2017. Microbiome and antimicrobial resistance genes in microbiota of cloacal samples from European herring gulls (*Larus argentatus*). *Journal of Veterinary Research* 61(1): 27-35. DOI: [10.1515/jvetres-2017-0004](https://doi.org/10.1515/jvetres-2017-0004)

- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal succession and coherence among bacteria and microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84: 404-422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O. et al. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1530-1534. DOI: [10.1093/molbev/msaa015](https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015)
- Naveed W.A., Liu Q., Lu C. et al. 2024. Symbiotic bacterial communities of insects feeding on the same plant lineage: distinct composition but congruent function. *Insects* 15: 187. DOI: [10.3390/insects15030187](https://doi.org/10.3390/insects15030187)
- Ngaiganam E.P., Rolain J.M., Diene S.M. 2019. Detection of a new variant of OXA-23 carbapenemase in *Acinetobacter radioresistens* isolates from urban animals in Marseille, France. *Journal of Global Antimicrobial Resistance* 16: 178-180. DOI: [10.1016/j.jgar.2019.01.021](https://doi.org/10.1016/j.jgar.2019.01.021)
- Odoi O., Sugiyama M., Kitamura Y. et al. 2021. Prevalence of antimicrobial resistance in bacteria isolated from great cormorants (*Phalacrocorax carbo hanedae*) in Japan. *Japanese Journal of Veterinary Medical Science* 83(8): 1191-1195. DOI: [10.1292/jvms.21-0108](https://doi.org/10.1292/jvms.21-0108)
- Opazo-Capurro A., Higgins P.G., Wille J. et al. 2019. Genetic features of Antarctic *Acinetobacter radioresistens* strain A154 harboring multiple antibiotic-resistance genes. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 9: 328. DOI: [10.3389/fcimb.2019.00328](https://doi.org/10.3389/fcimb.2019.00328)
- Ortega-de la Rosa N.D., Vázquez-Vázquez J.L., Huerta-Ochoa S. et al. 2018. Stable bioemulsifiers are produced by *Acinetobacter bouvetii* UAM25 growing in different carbon sources. *Bioprocess and Biosystems Engineering* 41: 859-869. DOI: [10.1007/s00449-018-1920-5](https://doi.org/10.1007/s00449-018-1920-5)
- Ozdal M., Ozdal O.G., Alguri O.F. 2016. Isolation and characterization of α -Endosulfan degrading bacteria from the microflora of cockroaches. *Polish Journal of Microbiology* 65(1): 63-68. DOI: [10.5604/17331331.1197325](https://doi.org/10.5604/17331331.1197325)
- Parfenova V.V., Terkina I.A., Kostornova T.Y. et al. 2008. Microbial community of freshwater sponges in Lake Baikal. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 35: 374-379. DOI: [10.1134/S1062359008040079](https://doi.org/10.1134/S1062359008040079)
- Popov V.V. 2004. Ptitsy [Birds] (Aves). In: Timoshkin O.A. (Ed.), *Annotirovanny spisok fauny ozera Baikal i ego vodosbornogo basseina* [Annotated list of the fauna of Lake Baikal and its watershed basin]. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Pravdin I.F. 1966. *Rukovodstvo po izucheniyu ryb (preimushchestvenno presnovodnykh)* [Guide to the study of fish (primarily freshwater)]. Moscow: "Pishchevaya promyshlennost" Publishing House. (in Russian)
- Pečala-Safińska A. 2018. Contemporary threats of bacterial infections in freshwater fish. *Journal of Veterinary Research* 62: 261-267. DOI: [10.2478/jvetres-2018-0037](https://doi.org/10.2478/jvetres-2018-0037)
- Regalado N.G., Martin G., Antony S.J. 2009. *Acinetobacter lwoffii*: bacteremia associated with acute gastroenteritis. *Travel Medicine and Infectious Disease* 7(5): 316-317. DOI: [10.1016/j.tmaid.2009.06.001](https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2009.06.001)
- Seifert H., Dijkshoorn L., Gerner-Smidt P. et al. 1997. Distribution of *Acinetobacter* species on human skin: comparison of phenotypic and genotypic identification methods. *Journal of Clinical Microbiology* 35(11): 2819-2825. DOI: [10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997](https://doi.org/10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997)
- Sevellec M., Laporte M., Bernatchez A. 2019. Evidence for host effect on the intestinal microbiota of whitefish (*Coregonus* sp.) species pairs and their hybrids. *Ecology and Evolution* 9(20): 11762-11774. DOI: [10.1002/ece3.5676](https://doi.org/10.1002/ece3.5676)
- Sevellec M., Pavey S.A., Boutin S. et al. 2014. Microbiome investigation in the ecological speciation context of Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) using next-generation sequencing. *Journal of Evolutionary Biology* 27(6): 1029-1046. DOI: [10.1111/jeb.12374](https://doi.org/10.1111/jeb.12374)
- Shchapova Ye.P., Gurkov A.N., Adelshin R.V. et al. 2023. Issledovaniye mikrobioma gemolimfy endemichnogo baikalskogo vida amfipod *Eulimnogammarus verrucosus*. Razvitiye zhizni v protsesse abioticheskikh izmeneniy na Zemle [Study of the hemolymph microbiome of the endemic Baikal amphipod species *Eulimnogammarus verrucosus*. Development of life in the process of abiotic changes on Earth]. Irkutsk: Irkutsk State University Publishing House. DOI: [10.24412/cl-34446-2023-4-209-210](https://doi.org/10.24412/cl-34446-2023-4-209-210) (in Russian)
- Shtykova Yu.R., Suslova M.Yu., Podlesnaya G.V. et al. 2020. Antibiotic-resistant opportunistic bacteria in the coastal zone of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 1026-1027. DOI: [10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026)
- Silva P.S., Lipinski R.W. 2014. Hemolytic uremic syndrome associated with *Acinetobacter hemolyticus*. *Renal Failure* 36: 1122-1124. DOI: [10.3109/0886022X.2014.917575](https://doi.org/10.3109/0886022X.2014.917575)
- Smirnov V.V., Shumilov I.P. 1984. Omuli Baikala [Omuls of Lake Baikal]. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Smirnov V.V., Voronov M.A., Voronov A.V. 1987. On the intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). *Journal of Ichthyology* 27(2): 342-345. (in Russian)
- Smirnov V.V. 1992. Intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) Polish Archives of Hydrobiology 39: 325-333.
- Soubrier J., Steel M., Lee M.S.Y. et al. 2012. The influence of rate heterogeneity among sites on the time dependence of molecular rates. *Molecular Biology and Evolution* 29(11): 3345-3358. DOI: [10.1093/molbev/mss140](https://doi.org/10.1093/molbev/mss140)
- Tuhin T.R., Anny M.F.A., Liu X. et al. 2023. Symbiotic bacterial communities of zooplankters from Lake Biwa, Japan. *Plankton and Benthos Research* 18(4): 167-177. DOI: [10.3800/pbr.18.167](https://doi.org/10.3800/pbr.18.167)
- Volerman I.B., Kontorin V.V. 1983. Biologicheskiye soobshchestva ryb i nerpy v Baikale [Biological communities of fish and seals in Lake Baikal]. Novosibirsk: Nauka. (in Russian)
- Wang T., Costa V., Jenkins S.G. 2019. *Acinetobacter radioresistens* infection with bacteremia and pneumonia. *IDCases* 15: e00495. DOI: [10.1016/j.idcr.2019.e00495](https://doi.org/10.1016/j.idcr.2019.e00495)
- Wardeh M., Risley C., McIntyre M.K. et al. 2015. Database of host-pathogen and related species interactions, and their global distribution. *Sci Data* 2: 150049. DOI: [10.1038/sdata.2015.49](https://doi.org/10.1038/sdata.2015.49)
- Yelayev E.N., Ananin A.A., Dorzhiev Ts.Z. et al. 2024. Bolshoy baklan (*Phalacrocorax carbo*): ekologiya, evolyutsiya i monitoring baikalskoy populyatsii: kolektivnaya monografiya [Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*): ecology, evolution, and monitoring of the Baikal population: a multi-authored monograph]. Ulan-Ude: Publishing House of the Dorzhi Banzarov Buryat State University. (in Russian)
- Yelayev E.N., Dorzhiev Ts.Z., Ananin A.A. et al. 2021. Feeding ecology and epizootological value of the Great Cormorant (*Phalacrocorax carbo*) during the secondary expansion of the Baikal region. *Yug Rossii: ekologiya, razvitie* [South of Russia: ecology, development] 16(4): 47-55. DOI: [10.18470/1992-1098-2021-4-47-55](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-47-55) (in Russian)
- Yildrym E.A., Laptev G.Yu., Novikova N.I. et al. 2021. New pathogen *Acinetobacter radioresistens* as a cause of massive mortality in broilers. *Ptitsevodstvo* [Poultry] 5: 51-56. DOI: [10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56](https://doi.org/10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56) (in Russian)
- Yonar M.E., Karahan M., Kan N.I. et al. 2010. A study of *Acinetobacter* sp. infection in some cultured rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kahramanmaraş. *Journal of Fisheries Sciences* 4: 287-293. DOI: [10.3153/jfscm.2010031](https://doi.org/10.3153/jfscm.2010031)
- Zaytseva S.V., Dagurova O.P., Tsyrenova D.D. 2023. Diversity of microbial communities in shallow water and coastal ecosystems of Lake Baikal in the summer period of 2021–2022. *Nature of Inner Asia* 4(26): 12-22. DOI: [10.18101/2542-0623-2023-4-12-22](https://doi.org/10.18101/2542-0623-2023-4-12-22)

Zhang B., Xiao L., Lyu L. et al. 2024. Exploring the landscape of symbiotic diversity and distribution in unicellular ciliated protists. *Microbiome* 12 (96): 1-17. DOI: [10.1186/s40168-024-01809-w](https://doi.org/10.1186/s40168-024-01809-w)

Zhang S.K., Shu J.P., Xue H.J. et al. 2020. The gut microbiota in camellia weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation. *Msystems* 5: e00692. DOI: [10.1128/mSystems.00692-19](https://doi.org/10.1128/mSystems.00692-19)

Zhao M., Lin X., Guo X. 2022. The role of insect symbiotic bacteria in metabolizing phytochemicals and agrochemicals. *Insects* 13: 583. DOI: [10.3390/insects13070583](https://doi.org/10.3390/insects13070583)

Генетическое разнообразие представителей рода *Acinetobacter* (Proteobacteria) из кишечника байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775)

Деникина Н.Н.^{ID}, Белых О.И.*^{ID}, Суханова Е.В.^{ID}, Потапов С.А.^{ID},
Краснопеев А.Ю.^{ID}, Ханаев И.В.^{ID}, Аношко П.Н.^{ID}, Дзюба Е.В.^{ID}

Лимнологический институт Сибирского отделения Российской академии наук, ул. Улан-Баторская, 3, Иркутск, 664033, Россия

АННОТАЦИЯ. Впервые проведен анализ генетического разнообразия представителей рода *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Pseudomonadales, Gammaproteobacteria) в микробных сообществах кишечника байкальского омуля селенгинской популяции. Весь массив данных, полученных с использованием высокопроизводительного секвенирования, содержал 2,9% последовательностей гена 16S рРНК (18 ASV), принадлежащих роду *Acinetobacter*. Филогенетический анализ показал, что используемый фрагмент гена 16S рРНК не позволил разрешить таксономическую идентификацию до вида. Несмотря на формирование устойчивых кластеров, они содержали набор различных видов рода. Наличие среди обнаруженных *Acinetobacter* условно патогенных видов, таких как *A. lwoffii*, *A. johnsonii* и *A. pittii* и отсутствие у рыб признаков заболеваний свидетельствует о благоприятных экологических параметрах среды обитания байкальского омуля на местах зимовки в пелагиали озера Байкал.

Ключевые слова: генетическое разнообразие, *Acinetobacter*, *Coregonus migratorius*, высокопроизводительное секвенирование

Для цитирования: Деникина Н.Н., Белых О.И., Суханова Е.В., Потапов С.А., Краснопеев А.Ю., Ханаев И.В., Аношко П.Н., Дзюба Е.В. Генетическое разнообразие представителей рода *Acinetobacter* (Proteobacteria) из кишечника байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Limnology and Freshwater Biology. 2025. - № 2. - С. 222-237. DOI: 10.31951/2658-3518-2025-A-2-222

1. Введение

Микробиота желудочно-кишечного тракта (ЖКТ) – это высокоспециализированное микробное сообщество со сложным составом, которое зависит от множества взаимодействий между микроорганизмами, хозяином и его кормовыми организмами, окружающей средой (Kers et al., 2019; Cui et al., 2022). Кроме того, разнообразие микробных сообществ ЖКТ определяется экологическими параметрами среды обитания, сезонной динамикой, генетическими особенностями и стадиями развития хозяина, интенсивности питания и состава рациона (Kim et al., 2021). Микробиота ЖКТ рыб в основном состоит из аэробных или факультативно-анаэробных, а также факультативных и облигатно-анаэробных микроорганизмов. Среди них бактерии филумов Bacteroidetes, Firmicutes и Proteobacteria могут составлять до 90% микробиома кишечника большинства видов рыб (Johny et al., 2021).

Род *Acinetobacter* (Gammaproteobacteria: Pseudomonadales) представлен палочковидными грамотрицательными строго аэробными гетеротрофными бактериями. *Acinetobacter* spp. характеризуются универсальной метаболической активностью, в качестве источника питания они используют преимущественно простые сахара и аминокислоты. Виды *Acinetobacter* содержат несколько патогенетически значимых ферментов: сериновую протеиназу, аминопептидазу, уреазу, кислую фосфатазу. Бактерии проявляют высокую липолитическую активность, располагая набором липаз, некоторые из которых могут выступать в качестве факторов патогенности. Многие липазы активны в широком температурном диапазоне, включая низкие температуры.

Представители рода *Acinetobacter* распространены повсеместно (в почве, воде, пыли), в помещениях они колонизируют различные поверхности и материалы. *Acinetobacter* spp. являются наиболее

*Автор для переписки.

Адрес e-mail: belykh@lin.irk.ru (О.И. Белых)

Поступила: 22 ноября 2024; Принята: 27 февраля 2025;
Опубликована online: 22 апреля 2025

© Автор(ы) 2025. Эта работа распространяется под международной лицензией Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0.



частыми возбудителями тяжелых госпитальных инфекций по всему миру и входят в число наиболее опасных внутрибольничных патогенов с множественной антимикробной резистентностью. Эти свободноживущие и широко распространённые бактерии часто встречаются в микробиомах внешних покровов и внутренних органов рыб (Austin, 2006; Sevellec et al., 2014; Lu et al., 2022; Bell et al., 2024). Некоторые штаммы являются возбудителями заболеваний рыб (González et al., 2000; Coz-Rakovac et al., 2002; Yonar et al., 2010; Malick et al., 2020) и проявляют резистентность к антибиотикам за счет наличия многочисленных генов устойчивости к противомикробным препаратам (Manchanda et al., 2010; Kozińska et al., 2014; Pękala-Safińska, 2018; Ali et al., 2022).

Исследование биоразнообразия и распространения потенциально патогенных бактерий показали, что бактерии родов *Acinetobacter*, *Citrobacter*, *Enterobacter* и *Pseudomonas* часто встречаются в литоральной зоне озера Байкал. Было отмечено, что их численность невелика по сравнению с общей численностью бактерий, как и вклад в разнообразие микробных сообществ озера, а видовое богатство коррелирует с антропогенной нагрузкой (Drucker and Panasyuk, 2006). Исследование таксономической структуры микробиоценозов воды с помощью таргетного высокопроизводительного секвенирования выявило доминирование рода *Acinetobacter* (4-38% от общего разнообразия) в прибрежных мелководных участках оз. Байкал в период 2021-2022 гг. (Зайцева и др., 2023). Оценка разнообразия и антибиотикочувствительности условно-патогенных бактерий, выделенных из планктона и биопленок прибрежной зоны озера Байкал, также позволила установить, что бактерии, выявленные в биотопах, относятся преимущественно к родам *Acinetobacter*, *Bacillus*, *Citrobacter*, *Enterobacter*, *Enterococcus*, *Escherichia*, *Hafnia*, *Serratia*, *Shigella*, *Yersinia*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus* и обладают полирезистентностью к антибиотикам широкого спектра действия (Shtykova et al., 2020).

Байкальский омуль *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) является достаточно хорошо изученным промысловым видом: высокая экологическая и экономическая значимость которого объясняет постоянное внимание к его биологии. Это активно мигрирующий и сложноорганизованный в пространстве вид. По данным гидроакустических съемок было установлено, что он присутствует повсеместно в верхних слоях эпипелагиали до глубин 350-400 м по всей акватории озера Байкал (Мельник и др., 2009). Количество популяций байкальского омуля определяется количеством рек, в которых он размножается (Смирнов и Шумилов, 1984; Smirnov, 1992). Снижение запасов этого вида привело в 2017 г. к введению запрета на его промышленный вылов и ограничений на любительский. Смертность от воздействия хищников, паразитов и болезней является одним из факторов, определяющих естественную убыль рыб. Для формирования более точных прогнозов о динамике запасов байкальского омуля необходима корректировка коэф-

фициентов его естественной смертности (Аношко и др., 2024). Представители рода *Acinetobacter* были детектированы в пищеварительной системе сиговых рыб *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818) из озер Северной Америки (Sevellec et al., 2014; Sevellec et al., 2019). Ранее молекулярно-генетический анализ бактерий, ассоциированных с внешними покровами байкальского сига *Coregonus baicalensis* Dybowski, 1874, леща *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) и желтокрылой широколобки *Cottocomephorus grewinkii* (Dybowski, 1874) из аквариумной экспозиции также показал наличие представителей этого рода (Белькова и др., 2010; 2016). В связи с этим, а также необходимостью оценки смертности от болезней актуальным становится проведение первичного скрининга потенциально патогенных микроорганизмов в рыбах озера Байкал. **Цель** настоящего исследования – анализ генетического разнообразия представителей рода *Acinetobacter* в кишечнике байкальского омуля селенгинской популяции.

2. Материал и методы исследования

Сбор проб проводили 26 мая 2022 г. на Селенгинском мелководье озера Байкал с борта НИС «Г.Ю. Верещагин» (Рис. 1). Вылов рыб для этого исследования проводился в рамках НИР Лимнологического института Сибирского отделения Российской академии наук по Разрешению на добычу (вылов) водных биологических ресурсов № 382022031302 от 2022 г., выданному Ангаро-Байкальским территориальным управлением Федерального Агентства по Рыболовству.

Рыб отлавливали разноглубинным тралом (вертикальное раскрытие 10 м, раскрытие по нижней подборе 17,5 и 26,0 м) с глубин 110-130 м. Всего выполнили пять тралений. Первичную и камеральную обработку 930 экз. байкальского омуля проводили по общепринятым в ихтиологии методикам (Чугунова, 1939; Правдин, 1966). Для определения принадлежности особей байкальского омуля к конкретной популяции использовали систему морфологических признаков (Смирнов и др., 1987). Анализ генетического разнообразия потенциально патогенных микроорганизмов проводили на пяти неполовозрелых особях селенгинской популяции (по одному экземпляру из каждого трала), визуаль-но без признаков заболеваний (Таблица 1).

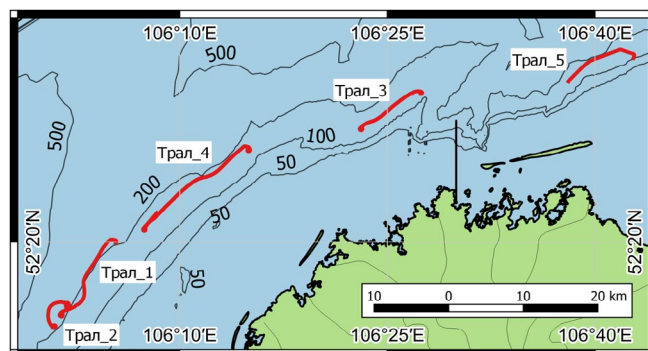


Рис.1. Карта района работ на Селенгинском мелководье, красными линиями обозначены траектории тралений.

Непосредственно после отлова, в лаборатории в асептических условиях брали фрагменты заднего отдела кишечника рыб. Суммарную ДНК из всех образцов выделяли с помощью набора «ДНК-Сорб В» (ИнтерЛабСервис», Россия). Выделенную суммарную ДНК растворяли в воде, полученные пробы объединяли. Для амплификации использовали праймеры 343F и 806R, фланкирующие участок V3-V4 гена 16S рРНК. Определение нуклеотидных последовательностей проводили на геномном секвенаторе Miseq (Illumina, США), секвенирование выполнено в ЦКП «Геномика» (ИХБФМ СО РАН, Россия).

Качество последовательностей проверяли с помощью FastQC v. 0.11.8 (<https://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc/>) и TrimGalore v. 0.6.10 (<https://github.com/FelixKrueger/TrimGalore>). Пакет DADA2 v. 1.26 (Callahan et al., 2016) для языка программирования R использовали для дальнейшей обработки, включающей в себя фильтрацию нецелевых и химерных последовательностей, а также кластеризацию в ASVs (Amplicon Sequence Variants – варианты последовательности ампликонов). Таксономическая классификация бактерий дана согласно базе данных Silva v.138.1 (<https://www.arb-silva.de>). В случае неидентифицированных последовательностей осуществляли дополнительный поиск с помощью BLAST-анализа (<http://blast.ncbi.nlm.nih.gov>). Индивидуальные последовательности зарегистрированы в GenBank: №№ PQ560058-PQ560062; PQ560066-PQ571968; PQ560072; PQ560073; PQ560107; PQ560108; PQ571972; PQ571990; PQ571992; PQ571994; PQ571997; PQ573330.

Дальнейший анализ последовательностей длиной 431 пн, включая выбор моделей нуклеотидных замен согласно BIC-критерию, проводили с использованием программы IQ-TREE2 (Minh et al., 2020). Филогенетическую реконструкцию эволюционной истории проводили методом максимального правдоподобия (Maximum-Likelihood) используя модель нуклеотидных замен K2P + R2 (Kimura, 1980; Soubrier et al., 2012). Бутстреп поддержки рассчитаны из 1000 реплик. В анализе использовали последовательности из базы GenBank, в качестве аут-группы – *Moraxella lacunata* NR036825.

3. Результаты и обсуждение

Весь массив полученных данных содержал 2,9% последовательностей, принадлежащих роду *Acinetobacter* (Moraxellaceae, Gammaproteobacteria, Proteobacteria). При этом они были сгруппированы в 18 ASV, что демонстрирует их значительное генетическое разнообразие. Согласно проведенному биоинформатическому анализу с последующей идентификацией последовательностей с помощью BLAST получены следующие результаты.

Самые многочисленные последовательности представителей рода *Acinetobacter* (63,89%) имели 100% сходство с последовательностями *Acinetobacter johnsonii* (Рис. 2). Штамм *A. johnsonii*

Таблица 1. Биологические характеристики рыб.

№	Масса, г	Общая длина, мм	Пол	Возраст, лет
1	95,9	228	♂	2
2	161,2	274	♂	4
3	35,3	174	♂	2
4	79,5	220	♀	3
5	76,4	215	♂	3

DBP-3 из эвтрофного водоема способен расти при 10–30°C и выполнять денитрификацию как в аэробных, так и в анаэробных условиях, кроме того, отмечен его рост при 5°C (Li et al., 2013). *A. johnsonii* ранее выделен из разных органов больных особей радужной форели *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792). При вскрытии зараженных рыб регистрировали септическую форму инфекции (Bi et al., 2023). Штаммы *A. johnsonii*, изолированные из больных форели и карпа, вызывали заражение этих видов, демонстрируя патогенные свойства. Экспериментально инфицированные особи и рыбы, зараженные этими бактериями естественным путем, имели схожие симптомы болезни (Kozłowska et al., 2014).

Последовательности второго по представленности (26,11%) генотипа гомологичны (100%) последовательностям *Acinetobacter lwoffii*. *A. lwoffii* является наиболее частым возбудителем тяжелых внутрибольничных инфекций человека (Ku et al., 2000; Regalado et al., 2009). В некоторых исследованиях *A. lwoffii* упоминается как патогенный микроорганизм, вызывающий заболевания рыб рода *Schizothorax* Heckel 1838. Экспериментальным путем подтверждена его патогенность и установлено, что заражение *A. lwoffii* может приводить к патологическим изменениям во многих органах и тканях рыб (Cao et al., 2018). *A. lwoffii* был обнаружен у больных и погибших особей тилпии *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), указывая на то, что заражение *A. lwoffii* стало причиной их смертности (Ali et al., 2022). Однако, *A. lwoffii* также был детектирован у рыб без признаков заболевания, например, в микробиоме кишечника шиповатой белокровки *Chionodraco hamatus* (Lönnberg, 1905) (Lu et al., 2022).

В меньшей степени в микробиомах рыб (3,65%) представлены последовательности, имеющие сходство (99,77%) с последовательностями *Acinetobacter radioresistens*. *A. radioresistens* редко упоминается в научной литературе как возбудитель заболеваний человека по причине его неправильной идентификации (Wang et al., 2019). *A. radioresistens* был отмечен в микробиоте кожи человека (Seifert et al., 1997) и в образцах экскрементов кур (Ngaiganam et al., 2019). Изолят *A. radioresistens* A154 был получен из орнитогенной почвы Антарктики (Opazo-Carurro et al., 2019), а позднее показано, что этот условно-патогенный микроорганизм из пищеварительной системы птиц может являться возбудителем вторичной бактериальной инфекции и приводить к их массовой гибели (Йылдырым и др.,

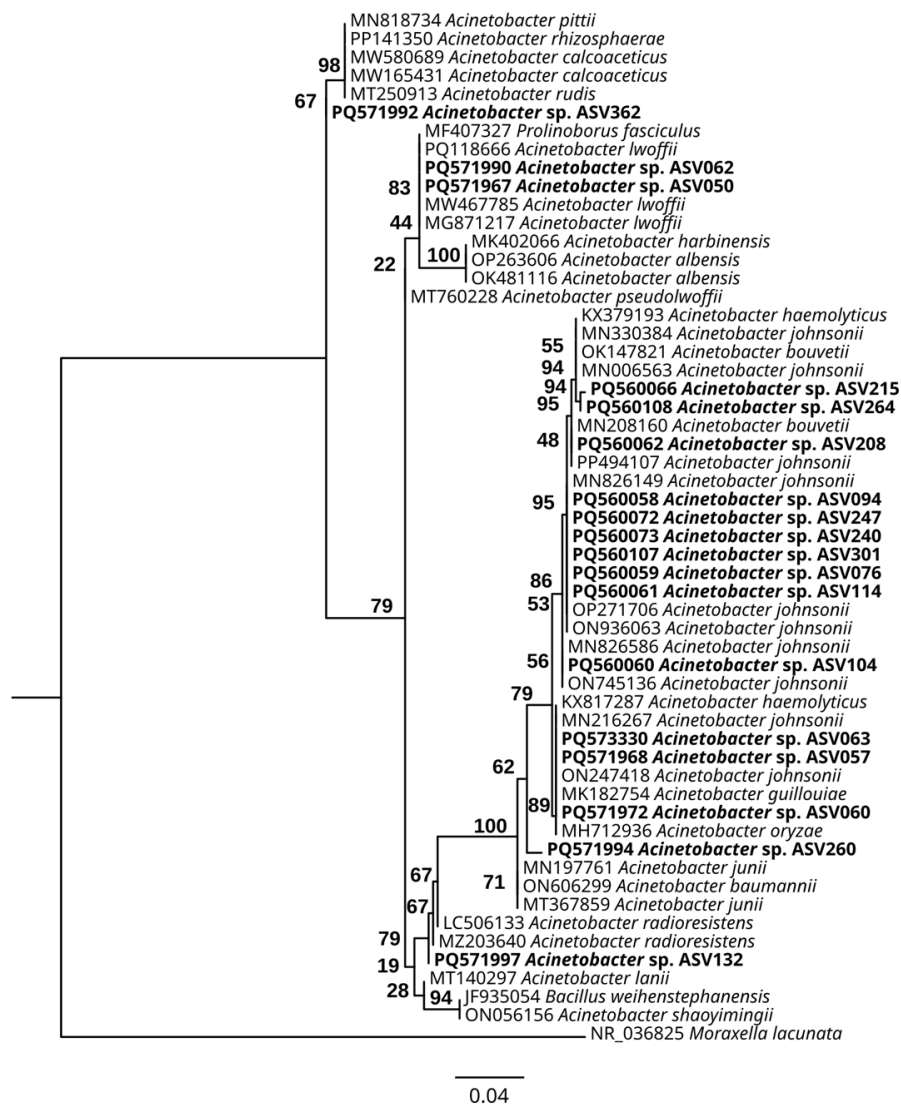


Рис.2. Филогенетическое древо представителей рода *Acinetobacter*, построенное методом максимального правдоподобия на основании последовательностей фрагментов гена малой субъединицы рРНК. В качестве аут-группы выбрана *Moraxella lacunata*. Жирным шрифтом выделены последовательности, полученные в данной работе.

2021). Результаты полногеномного секвенирования *A. radioresistens*, выделенного из кишечника птиц, показали, что в геноме данного вида присутствует значительное количество белков, связанных с вирулентностью (Crippen et al., 2018).

Последовательности, близкородственные (100%) *Acinetobacter bouvetii* были также немногочисленны (3,60%). Типовой штамм был выделен из очистных сооружений. Штамм *Acinetobacter bouvetii* UAM25 идентифицирован как производящий поверхностно-активные и эмульгирующие молекулы (биоэмульгаторы) (Ortega-de la Rosa et al., 2018).

Также получено небольшое количество (1,22%) последовательностей гомологичных (100%) *Acinetobacter haemolyticus*. *A. haemolyticus* широко распространен в природе, часто встречается в почвах и воде (Doughari et al., 2011), также является патогенным для человека (Grotiuz et al., 2006; Silva and Lipinski, 2014; Elhosseiny and Attia, 2018; Bai et al., 2020).

Микробные сообщества кишечника содержали 1,18% последовательностей, которые сходны

(100%) с *Acinetobacter oryzae* – азотфиксирующим эндофитным видом, изолированным из листьев и стеблей риса (Chaudhary et al., 2012).

В следовых количествах (0,35%) получены последовательности близкородственные (99,08%) последовательностям *Acinetobacter pittii*. *A. pittii* – условно-патогенная бактерия, способная вызывать смертельную инфекцию у пациентов с ослабленным иммунитетом. Полирезистентный *A. pittii* был охарактеризован как новый патогенный микроорганизм для рыб, вызывающий смертность у катлы *Labeo catla* (Hamilton, 1822) и белого толстолобика *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) в Китае (Li et al., 2017).

Филогенетический анализ показал, что используемый фрагмент гена 16S рРНК не позволил разрешить таксономическую идентификацию до вида. Не смотря на формирование устойчивых кластеров, они содержали набор различных видов рода *Acinetobacter* (Рис. 2).

В мае и начале июня байкальский омуль обитает в придонных слоях воды и питается зоопланктоном (*Epishura baikalensis* Sars, 1900, *Cyclops*

kolensis Lilljeborg, 1901, *Daphnia longispina* (O.F. Müller, 1776) и др.), макрогектопусом *Macrohectopus branickii* (Dybowsky 1874), молодью рыб (преимущественно голомянок *Corephoridae*), донными амфиподами, имаго насекомых, принадлежащих к различным отрядам (Гурова и Пастухов, 1974; Волерман и Конторин, 1983; Мельник и др., 2009). Основу питания молоди байкальского омуля селенгинской популяции составляет зоопланктон. С возраста 1+, 2+ в его рационе постепенно возрастает доля макрогектопуса и рыбы (Гурова и Пастухов, 1974). Виды рода *Acinetobacter* были обнаружены в основных таксонах беспозвоночных животных (Ciliophora, Copepoda, Amphipoda и Insecta), которые также отмечены и в пищевом спектре байкальского омуля. Представители родов *Acidovorax*, *Acinetobacter*, *Pseudomonas* и др. были выявлены у более чем 20 видов инфузорий (Ciliophora) (Zhang et al., 2024). При исследовании микроорганизмов, ассоциированных с микроскопическими морскими беспозвоночными, часто детектируются представители патогенных родов (Wardeh et al., 2015). Исследования бактериальных сообществ зоопланктона озера Бива показали, что *Acinetobacter* присутствует у *Daphnia pulicaria* Forbes, 1893, *Eodiaptomus japonicus* (Burckhardt, 1913) и *Cyclopoida* spp. (Tuhin et al., 2023). Представители рода *Acinetobacter* были детектированы у *Eurytemora affinis* (Poppe, 1880), предполагалось, что увеличение доли этих микроорганизмов в ответ на воздействие меди может способствовать защите хозяина от действия токсичных веществ (Colin et al., 2023). Показана бактериальная колонизация *Acinetobacter* экзоскелетов веслоногих рачков рода *Diaptomus* (Holland and Hergenrader, 1981). Изучение бактериального разнообразия насекомых показало преобладание *Acinetobacter* у чешуекрылых отряда *Lepidoptera* (Naveed et al., 2024). Симбиотические бактерии насекомых участвуют в метаболизме инсектицидов и гербицидов (Zhao et al., 2022), растительных токсинов (Zhang et al., 2020), фенольных гликозидов (Mason et al., 2016) и хлорорганических пестицидов (Ozdal et al., 2016). К сожалению, сведения о представителях рода *Acinetobacter*, ассоциированных с беспозвоночными животными озера Байкал малочисленны. Известно об их детекции у пресноводных губок родов *Baicalospongia*, *Lubomirskia* и *Swartschewskia* (Parfenova et al., 2008) и показано доминирование этих бактерий у амфипод *Eulimnogammarus verrucosus* (Gerstfeldt, 1858) (Щапова и др., 2023). С учетом факторов вирулентности *Acinetobacter*, а именно, гидрофобности клеточной поверхности и составу ферментов (уреаза, эстеразы, фосфатазы, липазы), бактерии этого рода могут успешно прилипать к клеткам хозяина и колонизировать его внешние покровы и кишечник.

В прибрежно-соровой зоне, где происходит нагул молоди байкальского омуля, смертность рыб может быть связана с хищничеством рыбоядных птиц. Сокращение запасов байкальского омуля совпадает с катастрофическим увеличением численности большого баклана *Phalacrocorax carbo* (Linnaeus, 1758) (Елаев и др., 2021). Быстрые темпы

естественной реинтродукции данного вида обусловлены массовым переселением его из других регионов обитания, вызванные многолетней засухой в северо-восточном Китае и восточной Монголии (Елаев и др., 2024). В экосистеме оз. Байкал большой баклан постепенно осваивает ту экологическую нишу, которую когда-то занимал, формируя новые биоценотические связи и отношения внутри биогеоценозов. Показано, что большие бакланы могут способствовать возникновению и распространению орнитозов и гельминтозов на территории своего обитания (Елаев и др., 2024). Кроме этого, огромные колонии птиц являются источником поступления в воду озера большого количества бактерий вместе с экскрементами. Исследования микробиоты кишечника баклана показали, что среди наблюдаемых генотипов были обнаружены рода с потенциальной патогенностью для человека и/или птиц, такие как *Campylobacter*, *Corynebacterium*, *Clostridium*, *Mycobacterium*, *Yersinia* и другие. Представители рода *Acinetobacter* также были детектированы в составе микробного сообщества кишечника этого вида птиц (Laviad-Shitrit et al., 2017). Кроме этого, в кишечнике большого баклана часто выявляли бактерии, устойчивые к противомикробным препаратам (Dias et al., 2012; Gross et al., 2022), в том числе и патогенные для рыб (Odoi et al., 2021). Температура желудка (показатель температуры ядра тела) у больших бакланов во время добычи пищи сильно варьирует, составляя от 31 до 42°C (Grémillet et al., 1998). Вследствие того, что температура роста природных видов и штаммов *Acinetobacter* находится в диапазоне 33-35°C, а условно патогенных изолятов при 37°C, можно предположить возможность интенсивного роста штаммов в кишечнике птиц. Представители рода *Acinetobacter* также были детектированы в составе микробных сообществ кишечника озерных чаек *Larus ridibundus* Linnaeus, 1766 (Liao et al., 2019) и серебристой *Larus argentatus* Pontoppidan, 1763 (Merkeviciene et al., 2017), которые являются обычными гнездящимися видами на Селенгинском мелководье (Попов, 2004). Однако, к настоящему времени данные об участии колониальных птиц в циркуляции патогенных и условно патогенных бактерий рыб в экосистеме озера Байкал отсутствуют.

Отбор проб байкальского омуля проводили в конце мая, сразу после таяния ледового покрова. Известно, что в этот период бактерии рода *Acinetobacter* являются одними из доминирующих в составе бактериальных и микроэукариотических сообществ в пелагической зоне озера (Mikhailov et al., 2022). С учетом вышесказанного, можно утверждать, что детектированные нами микроорганизмы поступили в кишечник байкальского омуля из воды и с кормовыми объектами, поскольку являются строго аэробными гетеротрофами. Детектирование нами этих условно патогенных бактерий и отсутствие у рыб признаков заболеваний свидетельствует о благоприятных экологических параметрах среды обитания байкальского омуля на местах зимовки в пелагиали озера Байкал.

4. Заключение

В рамках проведения первичного скрининга потенциально патогенных микроорганизмов в рыбах озера Байкал с помощью высокопроизводительного секвенирования ампликонов 16S рРНК в кишечнике байкальского омуля селенгинской популяции выявлены последовательности (18 ASV) *Acinetobacter* spp. Представители рода являются строго аэробными гетеротрофными бактериями. Они широко распространены в пресных водоемах, поэтому могут поступать в пищеварительный тракт рыб с водой и/или кормовыми объектами. Присутствие среди обнаруженных ASV последовательностей видов *A. lwoffii*, *A. johnsonii* и *A. pittii* – известных условно патогенных бактерий и отсутствие у рыб признаков заболеваний свидетельствует о благоприятных экологических параметрах среды обитания байкальского омуля на местах зимовки в пелагиали озера. Наше исследование также показало слабую изученность ассоциаций представителей рода *Acinetobacter* с беспозвоночными животными Байкала и полное отсутствие данных об участии колониальных птиц в циркуляции патогенных и условно патогенных бактерий рыб в экосистеме озера.

Источники финансирования и благодарности

Работа выполнена в рамках тем государственного задания №0279-2021-0015 (121032300269-9), №0279-2021-0005 (121032300224-8) и №0279-2022-0004 (122012600083-9). Авторы выражают благодарность команде НИС «Г.Ю. Верещагин» за помощь в сборе материала.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов

Список литературы

- Ali S.E., Mahana O., Mohan C.V. et al. 2022. Genetic characterization and antimicrobial profiling of bacterial isolates collected from Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) affected by summer mortality syndrome. *Journal of Fish Diseases* 45: 1857-1871. DOI: [10.1111/jfd.13710](https://doi.org/10.1111/jfd.13710)
- Austin B. 2006. The bacterial microflora of fish, revised. *Scientific World Journal* 6: 931-945.
- Bai L., Zhang S.C., Deng Y. et al. 2020. Comparative genomics analysis of *Acinetobacter haemolyticus* isolates from sputum samples of respiratory patients. *Genomics* 112(4): 2784-2793. DOI: [10.1016/j.ygeno.2020.03.016](https://doi.org/10.1016/j.ygeno.2020.03.016)
- Bell A.G., McMurtrie J., Bolaños L.M. et al. 2024. Influence of host phylogeny and water physicochemistry on microbial assemblages of the fish skin microbiome. *FEMS Microbiology Ecology* 100(3): fae021. DOI: [10.1093/femsec/fae021](https://doi.org/10.1093/femsec/fae021)
- Bi B., Yuan Y., Jia D. et al. 2023. Identification and pathogenicity of emerging fish pathogen *Acinetobacter johnsonii* from a disease outbreak in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture Research* 1995494: 1-13. DOI: [10.1155/2023/1995494](https://doi.org/10.1155/2023/1995494)
- Callahan B.J., McMurdie P.J., Rosen M.J. et al. 2016.

DADA2: high-resolution sample inference from Illumina amplicon data. *Nature Methods* 13(7): 581. DOI: [10.1038/nmeth.3869](https://doi.org/10.1038/nmeth.3869)

Cao S., Geng Y., Yu Z. et al. 2018. *Acinetobacter lwoffii*, an emerging pathogen for fish in *Schizothorax* genus in China. *Transboundary and Emerging Diseases* 65(6): 1816-1822. DOI: [10.1111/tbed.12957](https://doi.org/10.1111/tbed.12957)

Chaudhary H.J., Peng G., Hu M. et al. 2012. Genetic diversity of endophytic diazotrophs of the wild rice, *Oryza alta* and identification of the new diazotroph, *Acinetobacter oryzae* sp. nov. *Microbial Ecology* 63(4): 813-821. DOI: [10.1007/s00248-011-9978-5](https://doi.org/10.1007/s00248-011-9978-5)

Colin Y., Arcanjo C., Da Costa C. et al. 2023. Decoupled responses of the copepod *Eurytemora affinis* transcriptome and its microbiota to dissolved copper exposure. *Aquatic Toxicology* 259: 106546. DOI: [10.1016/j.aquatox.2023.106546](https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2023.106546)

Coz-Rakovac R., Strunjak-Perovic I., Popovic N.T. et al. 2002. Health status of wild and cultured sea bass in the Northern Adriatic Sea. *Veterinarni Medicina* 47: 222-226.

Crippen C., Huynh S., Miller W.G. et al. 2018. Complete genome sequence of *Acinetobacter radioresistens* strain LH6, a multidrug-resistant bacteriophage-propagating strain. *Microbiology Resource Announcements* 7(5): e00929-18. DOI: [10.1128/MRA.00929-18](https://doi.org/10.1128/MRA.00929-18)

Cui X., Zhang Q., Zhang Q. et al. 2022. Research progress of the gut microbiome in hybrid fish. *Microorganisms* 10(5): 891. DOI: [10.3390/microorganisms10050891](https://doi.org/10.3390/microorganisms10050891)

Dias E., Morais P., Leopold M. et al. 2012. Natural born indicators: great cormorant *Phalacrocorax carbo* (Aves: Phalacrocoracidae) as monitors of river discharge influence on estuarine ichthyofauna. *Journal of Sea Research* 73: 101-108. DOI: [10.1016/j.seares.2012.06.012](https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.06.012)

Doughari H.J., Ndakidemi P.A., Human I.S. et al. 2011. The ecology, biology and pathogenesis of *Acinetobacter* spp.: an overview. *Microbes and Environments* 26(2): 101-112. DOI: [10.1264/jsme2.me10179](https://doi.org/10.1264/jsme2.me10179)

Drucker V.V., Panasyuk E.Y. 2006. Potentially pathogenic bacteria in a microbial community of Lake Baikal. *Hydrobiologia* 568(1): 267-271. DOI: [10.1007/s10750-006-0304-z](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0304-z)

Elhosseiny N.M., Attia A.S. 2018. *Acinetobacter*: an emerging pathogen with a versatile secretome. *Emerg. Microbes and Infection* 7(1): 33. DOI: [10.1038/s41426-018-0030-4](https://doi.org/10.1038/s41426-018-0030-4)

González C.J., Santos J.A., García-López M.L. et al. 2000. Psychrobacters and related bacteria in freshwater fish. *Journal of Food Protection* 63(3): 315-321. DOI: [10.4315/0362-028x-63.3.315](https://doi.org/10.4315/0362-028x-63.3.315)

Gross S., Müller A., Seinige D. et al. 2022. High rates of multidrug-resistant *Escherichia coli* in great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) of the German Baltic and North Sea Coasts: indication of environmental contamination and a potential public health risk. *Pathogens* 11(8): 836. DOI: [10.3390/pathogens11080836](https://doi.org/10.3390/pathogens11080836)

Grotiuz G., Sirok A., Gadea P. et al. 2006. Shiga toxin 2-producing *Acinetobacter haemolyticus* associated with a case of bloody diarrhea. *Journal of Clinical Microbiology* 44: 3838-3841. DOI: [10.1128/JCM.00407-06](https://doi.org/10.1128/JCM.00407-06)

Grémillet D., Tuschy I., Kierspel M. 1998. Body temperature and insulation in diving Great Cormorants and European Shags. *Functional Ecology* 12: 386-394. DOI: [10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1998.00199.x)

Holland R., Hergenrader R. 1981. Bacterial epibionts of diaptomid copepods. *Transactions of the American Microscopical Society* 100: 56-65. DOI: [10.2307/3225784](https://doi.org/10.2307/3225784)

Johny T.K., Puthusseri R.M., Bhat S.G. 2021. A primer on metagenomics and next-generation sequencing in fish gut microbiome research. *Aquaculture Research* 52: 4574-4600. DOI: [10.1111/are.15373](https://doi.org/10.1111/are.15373)

- Kers J.G., Velkers F., Fischer E.A.J. et al. 2019. Take care of the environment: housing conditions affect the interplay of nutritional interventions and intestinal microbiota in broiler chickens. *Animal Microbiome* 1: 10. DOI: [10.1186/s42523-019-0009-z](https://doi.org/10.1186/s42523-019-0009-z)
- Kim P.S., Shin N.R., Lee J.B. et al. 2021. Host habitat is the major determinant of the gut microbiome of fish. *Microbiome* 9: 166. DOI: [10.1186/s40168-021-01113-x](https://doi.org/10.1186/s40168-021-01113-x)
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution* 16: 111-120. DOI: [10.1007/BF01731581](https://doi.org/10.1007/BF01731581)
- Kozińska A., Paździor E., Pękala A. et al. 2014. *Acinetobacter johnsonii* and *Acinetobacter lwoffii* – the emerging fish pathogens. *Bulletin of the Veterinary Institute in Pulawy* 58: 193-199. DOI: [10.2478/bvip-2014-0029](https://doi.org/10.2478/bvip-2014-0029)
- Ku S.C., Hsueh P.R., Yang P.C. et al. 2000. Clinical and microbiological characteristics of bacteremia caused by *Acinetobacter lwoffii*. *European Journal of Clinical Microbiology & Infectious Diseases* 19(7): 501-505. DOI: [10.1007/s100960000315](https://doi.org/10.1007/s100960000315)
- Laviad-Shitrit S., Lev-Ari T., Katzir G. et al. 2017. Great cormorants (*Phalacrocorax carbo*) as potential vectors for the dispersal of *Vibrio cholerae*. *Scientific Reports* 7(1): 7973. DOI: [10.1038/s41598-017-08434-8](https://doi.org/10.1038/s41598-017-08434-8)
- Liao F., Gu W., Li D. et al. 2019. Characteristics of microbial communities and intestinal pathogenic bacteria for migrated *Larus ridibundus* in southwest China. *Microbiologyopen* 8(4): e00693. DOI: [10.1002/mbio3.693](https://doi.org/10.1002/mbio3.693)
- Li J., Cao J., Wang X. et al. 2017. *Acinetobacter pittii*, an emerging new multi-drug resistant fish pathogen isolated from diseased blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala* Yih) in China. *Applied Microbiology and Biotechnology* 101(16): 6459-6471. DOI: [10.1007/s00253-017-8392-4](https://doi.org/10.1007/s00253-017-8392-4)
- Li M.T., Liu J.H., Zhao S.J. et al. 2013. The characteristics of nitrate removal by the psychrotolerant denitrifying bacterium *Acinetobacter johnsonii* DBP-3, isolated from a lowtemperature eutrophic body of water. *Journal of Environmental Science and Health, Part B* 48: 885-892. DOI: [10.1007/s00284-015-0979-3](https://doi.org/10.1007/s00284-015-0979-3)
- Lu Y., Li W., Li Y. et al. 2022. Population genomics of an icefish reveals mechanisms of glacier-driven adaptive radiation in Antarctic notothenioids. *BMC Biology* 20: 231. DOI: [10.1186/s12915-022-01432-x](https://doi.org/10.1186/s12915-022-01432-x)
- Malick R.C., Bera A.K., Chowdhury H. et al. 2020. Identification and pathogenicity study of emerging fish pathogens *Acinetobacter junii* and *Acinetobacter pittii* recovered from a disease outbreak in *Labeo catla* (Hamilton, 1822) and *Hypophthalmichthys molitrix* (Valenciennes, 1844) of freshwater wetland in West Bengal, India. *Aquaculture Research* 51: 2410-2420. DOI: [10.1111/ARE.14584](https://doi.org/10.1111/ARE.14584)
- Manchanda V., Sanchaita S., Singh N.P. 2010. Multidrug resistant *Acinetobacter*. *Journal of Global Infectious Diseases* 2: 291-304. DOI: [10.4103/0974-777X.68538](https://doi.org/10.4103/0974-777X.68538)
- Mason C.J., Lowe-Power T.M., Rubert-Nason K.F. et al. 2016. Interactions between bacteria and aspen defense chemicals at the phyllosphere – herbivore interface. *Journal of Chemical Ecology* 42: 193-201. DOI: [10.1007/s10886-016-0677-z](https://doi.org/10.1007/s10886-016-0677-z)
- Merkeviciene L., Ruzauskaite N., Klimiene I. et al. 2017. Microbiome and antimicrobial resistance genes in microbiota of cloacal samples from European herring gulls (*Larus argentatus*). *Journal of Veterinary Research* 61(1): 27-35. DOI: [10.1515/jvetres-2017-0004](https://doi.org/10.1515/jvetres-2017-0004)
- Mikhailov I.S., Galachyants Y.P., Bukin Y.S. et al. 2022. Seasonal succession and coherence among bacteria and microeukaryotes in Lake Baikal. *Microbial Ecology* 84: 404-422. DOI: [10.1007/s00248-021-01860-2](https://doi.org/10.1007/s00248-021-01860-2)
- Minh B.Q., Schmidt H.A., Chernomor O. et al. 2020. IQ-TREE 2: New models and efficient methods for phylogenetic inference in the genomic era. *Molecular Biology and Evolution* 37: 1530-1534. DOI: [10.1093/molbev/msaa015](https://doi.org/10.1093/molbev/msaa015)
- Naveed W.A., Liu Q., Lu C. et al. 2024. Symbiotic bacterial communities of insects feeding on the same plant lineage: distinct composition but congruent function. *Insects* 15: 187. DOI: [10.3390/insects15030187](https://doi.org/10.3390/insects15030187)
- Ngaiganam E.P., Rolain J.M., Diene S.M. 2019. Detection of a new variant of OXA-23 carbapenemase in *Acinetobacter radioresistens* isolates from urban animals in Marseille, France. *Journal of Global Antimicrobial Resistance* 16: 178-180. DOI: [10.1016/j.jgar.2019.01.021](https://doi.org/10.1016/j.jgar.2019.01.021)
- Odoi O., Sugiyama M., Kitamura Y. et al. 2021. Prevalence of antimicrobial resistance in bacteria isolated from great cormorants (*Phalacrocorax carbo hanedae*) in Japan. *Japanese Journal of Veterinary Medical Science* 83(8): 1191-1195. DOI: [10.1292/jvms.21-0108](https://doi.org/10.1292/jvms.21-0108)
- Opazo-Capurro A., Higgins P.G., Wille J. et al. 2019. Genetic features of Antarctic *Acinetobacter radioresistens* strain A154 harboring multiple antibiotic-resistance genes. *Frontiers in Cellular and Infection Microbiology* 9: 328. DOI: [10.3389/fcimb.2019.00328](https://doi.org/10.3389/fcimb.2019.00328)
- Ortega-de la Rosa N.D., Vázquez-Vázquez J.L., Huerta-Ochoa S. et al. 2018. Stable bioemulsifiers are produced by *Acinetobacter bouvetii* UAM25 growing in different carbon sources. *Bioprocess and Biosystems Engineering* 41: 859-869. DOI: [10.1007/s00449-018-1920-5](https://doi.org/10.1007/s00449-018-1920-5)
- Ozdal M., Ozdal O.G., Alguri O.F. 2016. Isolation and characterization of α -Endosulfan degrading bacteria from the microflora of cockroaches. *Polish Journal of Microbiology* 65(1): 63-68. DOI: [10.5604/17331331.1197325](https://doi.org/10.5604/17331331.1197325)
- Parfenova V.V., Terkina I.A., Kostornova T.Y. et al. 2008. Microbial community of freshwater sponges in Lake Baikal. *Biology Bulletin of the Russian Academy of Sciences* 35: 374-379. DOI: [10.1134/S1062359008040079](https://doi.org/10.1134/S1062359008040079)
- Pękala-Safińska A. 2018. Contemporary threats of bacterial infections in freshwater fish. *Journal of Veterinary Research* 62: 261-267. DOI: [10.2478/jvetres-2018-0037](https://doi.org/10.2478/jvetres-2018-0037)
- Regalado N.G., Martin G., Antony S.J. 2009. *Acinetobacter lwoffii*: bacteremia associated with acute gastroenteritis. *Travel Medicine and Infectious Disease* 7(5): 316-317. DOI: [10.1016/j.tmaid.2009.06.001](https://doi.org/10.1016/j.tmaid.2009.06.001)
- Seifert H., Dijkshoorn L., Gerner-Smidt P. et al. 1997. Distribution of *Acinetobacter* species on human skin: comparison of phenotypic and genotypic identification methods. *Journal of Clinical Microbiology* 35(11): 2819-2825. DOI: [10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997](https://doi.org/10.1128/jcm.35.11.2819-2825.1997)
- Sevellec M., Laporte M., Bernatchez A. 2019. Evidence for host effect on the intestinal microbiota of whitefish (*Coregonus* sp.) species pairs and their hybrids. *Ecology and Evolution* 9(20): 11762-11774. DOI: [10.1002/ece3.5676](https://doi.org/10.1002/ece3.5676)
- Sevellec M., Pavey S.A., Boutin S. et al. 2014. Microbiome investigation in the ecological speciation context of Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) using next-generation sequencing. *Journal of Evolutionary Biology* 27(6): 1029-46. DOI: [10.1111/jeb.12374](https://doi.org/10.1111/jeb.12374)
- Shtykova Yu.R., Suslova M.Yu., Podlesnaya G.V. et al. 2020. Antibiotic-resistant opportunistic bacteria in the coastal zone of Lake Baikal. *Limnology and Freshwater Biology* 4: 1026-1027. DOI: [10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2020-A-4-1026)
- Silva P.S., Lipinski R.W. 2014. Hemolytic uremic syndrome associated with *Acinetobacter hemolyticus*. *Renal Failure* 36: 1122-1124. DOI: [10.3109/0886022X.2014.917575](https://doi.org/10.3109/0886022X.2014.917575)
- Smirnov V.V. 1992. Intraspecific structure of Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). *Polish Archives of Hydrobiology* 39: 325-333.
- Soubrier J., Steel M., Lee M.S.Y. et al. 2012. The influence of rate heterogeneity among sites on the time dependence of molecular rates. *Molecular Biology and Evolution* 29(11): 3345-3358. DOI: [10.1093/molbev/mss140](https://doi.org/10.1093/molbev/mss140)

- Tuhin T.R., Anny M.F.A., Liu X. et al. 2023. Symbiotic bacterial communities of zooplankters from Lake Biwa, Japan. *Plankton and Benthos Research* 18(4): 167-177. DOI: [10.3800/pbr.18.167](https://doi.org/10.3800/pbr.18.167)
- Wang T., Costa V., Jenkins S.G. 2019. *Acinetobacter radioresistens* infection with bacteremia and pneumonia. *IDCases* 15: e00495. DOI: [10.1016/j.idcr.2019.e00495](https://doi.org/10.1016/j.idcr.2019.e00495)
- Wardeh M., Risley C., McIntyre M.K. et al. 2015. Database of host-pathogen and related species interactions, and their global distribution. *Sci Data* 2: 150049. DOI: [10.1038/sdata.2015.49](https://doi.org/10.1038/sdata.2015.49)
- Yonar M.E., Karahan M., Kan N.I. et al. 2010. A study of *Acinetobacter* sp. infection in some cultured rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in Kahramanmaraş. *Journal of Fisheries Sciences* 4: 287-293. DOI: [10.3153/jfscom.2010031](https://doi.org/10.3153/jfscom.2010031)
- Zhang B., Xiao L., Lyu L. et al. 2024. Exploring the landscape of symbiotic diversity and distribution in unicellular ciliated protists. *Microbiome* 12 (96): 1-17. DOI: [10.1186/s40168-024-01809-w](https://doi.org/10.1186/s40168-024-01809-w)
- Zhang S.K., Shu J.P., Xue H.J. et al. 2020. The gut microbiota in camellia weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation. *Msystems* 5: e00692. DOI: [10.1128/mSystems.00692-19](https://doi.org/10.1128/mSystems.00692-19)
- Zhao M., Lin X., Guo X. 2022. The role of insect symbiotic bacteria in metabolizing phytochemicals and agrochemicals. *Insects* 13: 583. DOI: [10.3390/insects13070583](https://doi.org/10.3390/insects13070583)
- Аношко П.Н., Дзюба Е.В., Ханаев И.В. и др. 2024. Гидроакустические исследования структуры нагульного стада байкальского омуля на Селенгинском мелководье оз. Байкал. *Limnology and Freshwater Biology* 7(5): 1302-1317. DOI: [10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302](https://doi.org/10.31951/2658-3518-2024-A-5-1302)
- Белькова Н.Л., Деникина Н.Н., Суханова Е.В. и др. 2016. Гетерогенность популяций органотрофных микроорганизмов на внешних покровах больных рыб. *Вода: Химия и экология* 4: 32-39.
- Белькова Н.Л., Суханова Е.В., Деникина Н.Н. и др. 2010. Молекулярно-генетический мониторинг ассоциированной микрофлоры лососевидных рыб: разнообразие и физиологический статус. *Известия Самарского научного центра РАН* 12(1): 1108-1114.
- Волерман И.Б., Конторин В.В. 1983. Биологические сообщества рыб и нерпы в Байкале. Новосибирск: Наука.
- Гурова Л.А., Пастухов В.Д. 1974. Питание и пищевые взаимоотношения пелагических рыб и нерпы Байкала. Новосибирск: Наука.
- Елаев Э.Н., Ананин А.А., Доржиев Ц.З. и др. 2024. Большой баклан (*Phalacrocorax carbo*): экология, эволюция и мониторинг байкальской популяции: коллективная монография. Улан-Удэ: Издательство Бурятского государственного университета имени Доржи Банзарова.
- Елаев Э.Н., Доржиев Ц.З., Ананин А.А. и др. 2021. Экология питания и эпизоотологическое значение большого баклана (*Phalacrocorax carbo*) в период вторичной экспансии Байкальского региона. *Юг России: экология, развитие* 16(4): 47-55. DOI: [10.18470/1992-1098-2021-4-47-55](https://doi.org/10.18470/1992-1098-2021-4-47-55)
- Зайцева С.В., Дагурова О.П., Цыренова Д.Д. 2023. Разнообразие микробных сообществ мелководных и прибрежных экосистем озера Байкал в летний период 2021-2022 гг. *Природа Внутренней Азии* 4(26): 12-22. DOI: [10.18101/2542-0623-2023-4-12-22](https://doi.org/10.18101/2542-0623-2023-4-12-22)
- Йылдырым Е.А., Лаптев Г.Ю., Новикова Н.И. и др. 2021. Новый патоген *Acinetobacter radioresistens* – причина массового падежа бройлеров. *Птицеводство* 5: 51-56. DOI: [10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56](https://doi.org/10.33845/0033-3239-2021-70-5-51-56)
- Мельник Н.Г., Смирнова-Залуми Н.С., Смирнов В.В. и др. 2009. Гидроакустический учет ресурсов байкальского омуля. Новосибирск: Наука.
- Попов В.В. 2004. Птицы (Aves). В книге: Тимошкин О.А. (Ред.), Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна. Новосибирск: Наука.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных). Москва: Изд-во «Пищевая промышленность».
- Смирнов В.В., Воронов М.А., Воронов А.В. 1987. О внутривидовой структуре байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi). *Вопросы ихтиологии* 27(2): 342-345.
- Смирнов В.В., Шумилов И.П. 1984. Омули Байкала. Новосибирск: Наука.
- Чугунова Н.И. 1939. Руководство по изучению возраста и роста рыб. Москва: Изд-во Академии наук СССР.
- Щапова Е.П., Гурков А.Н., Адельшин Р.В. и др. 2023. Исследование микробиома гемолимфы эндемичного байкальского вида амфипод *Eulimnogammarus verrucosus*. Развитие жизни в процессе абиотических изменений на Земле. Иркутск: Издательство ИГУ. DOI: [10.24412/cl-34446-2023-4-209-210](https://doi.org/10.24412/cl-34446-2023-4-209-210)