

4.2.3. Инфекционные болезни и иммунология животных (биологические науки)

doi:10.18286/1816-4501-2026-1-99-105

УДК 639.3.09

ВОХ-ПЦР как инструмент для отслеживания патогенных клонов бактерий рода *Aeromonas* в водных экосистемах

С. С. Картакаева✉, соискатель кафедры «Микробиология, вирусология, эпизоотология и ветеринарно-санитарная экспертиза»

А. А. Ломакин, кандидат биологических наук, ассистент кафедры «Микробиология, вирусология, эпизоотология и ветеринарно-санитарная экспертиза»

Н. А. Феоктистова, кандидат биологических наук, доцент кафедры «Микробиология, вирусология, эпизоотология и ветеринарно-санитарная экспертиза»

ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ

432000, г. Ульяновск, бульвар Новый Венец, здание 1

✉seravka@mail.ru

Резюме. Работа посвящена молекулярно-генетическому анализу штаммов бактерий рода *Aeromonas* – значимых патогенов аквакультуры и условно-патогенных микроорганизмов водной среды. Цель исследований – оценка генетического разнообразия и филогенетической структуры изолятов *Aeromonas* с использованием метода ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга. В исследовании были задействованы как референс-штаммы (*A. hydrophila* ATCC 49140, *A. veronii* ATCC 9071, *A. caviae* ATCC 15468, *A. salmonicida* ATCC 33658), так и полевые изоляты, выделенные из рыб и объектов ветеринарно-санитарного надзора. Метод ВОХ-ПЦР позволил выявить два противоположных типа генетической организации внутри рода. Психрофильные штаммы *A. salmonicida* продемонстрировали высокую генетическую консервативность, формируя единый мономорфный кластер с нулевыми генетическими дистанциями, что характерно для клональных, узкоспециализированных патогенов. Напротив, мезофильные виды (*A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae*) показали выраженную филогенетическую дивергенцию, распределяясь по нескольким генетическим линиям, что свидетельствует об их значительной эволюционной изменчивости и внутривидовом полиморфизме. Особое положение в филогенетическом древе заняли нетипированные изоляты *Aeromonas* sp., что указывает на возможное наличие неидентифицированных генетических вариантов в природных популяциях. Полученные результаты подтверждают эффективность ВОХ-ПЦР как инструмента для дифференциации видов *Aeromonas*, оценки генетической стабильности популяций и выявления эпизоотологически значимых клонов. Практическая значимость работы заключается в возможности интеграции данного метода в систему молекулярно-эпидемиологического мониторинга для своевременного выявления, идентификации и отслеживания распространения патогенных штаммов в аквакультурных хозяйствах и естественных водоёмах, что может способствовать совершенствованию мер биобезопасности и контроля инфекционных заболеваний рыб.

Ключевые слова: *Aeromonas*, ВОХ-ПЦР, генетическое разнообразие, филогенетическая структура, молекулярное типирование.

Для цитирования: Картакаева С. С., Ломакин А. А., Феоктистова Н. А. ВОХ-ПЦР как инструмент для отслеживания патогенных клонов бактерий рода *Aeromonas* в водных экосистемах // Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии. 2026. № 1 (73). С. 99-105. doi:10.18286/1816-4501-2026-1-99-105

BOX-PCR as a tool for tracking pathogenic clones of *Aeromonas* bacteria in aquatic ecosystems

S. S. Kartakaeva✉, **A. A. Lomakin**, **N. A. Feoktistova**

Ulyanovsk State Agrarian University

432000, Ulyanovsk, Novyi Venets Boulevard, Building 1

✉seravka@mail.ru

Abstract. This study examines the molecular genetic analysis of *Aeromonas* bacterial strains – significant aquaculture pathogens and opportunistic aquatic pathogens. The objective of the study was to assess the genetic diversity and phylogenetic structure of *Aeromonas* isolates using the Box-PCR fingerprinting method. The study involved both reference strains (*A. hydrophila* ATCC 49140, *A. veronii* ATCC 9071, *A. caviae* ATCC 15468, *A. salmonicida* ATCC 33658) and field isolates from fish and veterinary and sanitary surveillance sites. The BOX-PCR method revealed two opposing types of genetic organization within the genus. Psychrophilic strains of *A. salmonicida* demonstrated high genetic conservation, forming a single monomorphic cluster with zero genetic distances, which is characteristic of clonal, highly specialized pathogens. In contrast, mesophilic species (*A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae*) showed pronounced phylogenetic divergence, distributed across several genetic lineages, indicating their significant evolutionary variability and intraspecific polymorphism. Untyped *Aeromonas* sp. isolates occupied a special position in the phylogenetic tree, indicating the possible presence of unidentified

genetic variants in natural populations. The results confirm the effectiveness of Box-PCR as a tool for differentiating *Aeromonas* species, assessing the genetic stability of populations, and identifying epizootologically significant clones. The practical significance of this study lies in the potential for integrating this method into a molecular epidemiological monitoring system for the timely detection, identification, and tracking of pathogenic strains in aquaculture farms and natural water bodies, which could contribute to improved biosecurity measures and the control of infectious fish diseases.

Keywords: *Aeromonas*, Box-PCR, genetic diversity, phylogenetic structure, molecular typing.

For citation: Kartakaeva S. S., Lomakin A. A., Feoktistova N. A. BOX-PCR as a tool for tracking pathogenic clones of *Aeromonas* bacteria in aquatic ecosystems // Vestnik of Ulyanovsk state agricultural academy. 2026.1 (73): 99-105 doi:10.18286/1816-4501-2026-1-99-105

Введение

Развитие аквакультуры, ставшей одним из ключевых источников белковой продукции для удовлетворения потребностей растущего населения планеты, сопровождается рядом серьёзных вызовов. Одним из наиболее значимых является распространение инфекционных заболеваний, вызываемых водными патогенами, которые наносят существенный экономический ущерб и могут представлять риски для здоровья человека. Среди возбудителей, ограничивающих эффективность рыбоводства, особое место занимают бактерии рода *Aeromonas* – грамотрицательные, факультативно-анаэробные микроорганизмы, широко распространённые в пресных и морских водоёмах [1].

Представители рода *Aeromonas* характеризуются высокой адаптивной пластичностью и способны вызывать заболевания у широкого круга хозяев – от холоднокровных гидробионтов до теплокровных животных и человека [2]. Для рыб аэромонады являются этиологическими агентами таких патологий, как фурункулёз, геморрагический септицемия, язвенная болезнь и другие системные инфекции, особенно в условиях стресса, высокой плотности посадки или нарушения зооигиенических норм [3]. Для человека *Aeromonas* spp. представляют угрозу как оппортунистические патогены, способные вызывать гастроэнтериты, раневые инфекции, сепсис и поражения внутренних органов, особенно у лиц с иммунодефицитными состояниями [4].

Сложность контроля аэромонадных инфекций усугубляется значительным генетическим и фенотипическим разнообразием внутри рода, которое осложняет точную идентификацию, дифференциацию патогенных и непатогенных изолятов, а также отслеживание источников и путей распространения возбудителя [1, 5]. Традиционные методы типирования, основанные на биохимических и культуральных характеристиках, зачастую недостаточно чувствительны и специфичны для решения эпидемиологических задач. В этой связи возрастает роль молекулярно-генетических методов, позволяющих проводить высокоразрешающий анализ на уровне штаммов [6].

Одним из таких методов является ВОХ-ПЦР (ВОХ-PCR fingerprinting) – вариант ПЦР-фингерпринтинга, основанный на амплификации межмикросателлитных последовательностей (ВОХ-элементов), распределённых по бактериальному геному. Этот метод отличается высокой воспроизводимостью, быстротой исполнения и способностью выявлять внутривидовые генетические вариации, что делает его эффективным инструментом для изучения популяционной структуры, эпидемиологического

картирования и отслеживания клонального распространения микроорганизмов [7, 8].

В контексте рода *Aeromonas* применение ВОХ-ПЦР представляет особый интерес для сравнительного анализа генетической организации психрофильных (преимущественно *A. salmonicida*) и мезофильных видов (*A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae* и др.). Известно, что психрофильные штаммы, адаптированные к низким температурам и часто связанные со специфическими хозяевами, могут демонстрировать высокую генетическую стабильность и клональность [9, 10]. В то же время мезофильные виды, обитающие в более разнообразных экологических нишах, предположительно обладают большей эволюционной пластичностью и генетическим полиморфизмом [11, 12, 13]. Сравнительный анализ этих групп с использованием ВОХ-ПЦР может пролить свет на закономерности микроэволюции, пути адаптации к разным экологическим условиям и механизмы вирулентности внутри рода.

Цель исследований – комплексная оценка генетического разнообразия и филогенетической структуры штаммов *Aeromonas*, выделенных из объектов аквакультуры и природных водоёмов, с использованием метода ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга.

Материалы и методы

Объекты исследований: полевые изоляты, выделенные из объектов ветеринарно-санитарного надзора, включая прудовую и речную рыбу и идентифицированные как представители рода *Aeromonas*, идентифицированные на основе биологических и молекулярно – генетических свойств (детекция участков генов вирулентности и функциональных генов): *A. salmonicida* 2001, *A. salmonicida* 4914, *A. salmonicida* 61, *A. salmonicida* 43, *A. salmonicida* 54, *A. salmonicida* 65, *A. salmonicida* 76, *A. salmonicida* 87, *A. salmonicida* 88, *Aeromonas* sp. CM-1, *A. bestiarum* ПА, *Aeromonas* sp. БО, *Aeromonas* sp. АТ, *A. veronii* CM-2, *A. veronii* PBO, *A. veronii* TY, *Aeromonas* sp. П1, *Aeromonas* sp. ПТ, *Aeromonas* sp. АРТ-2 и *A. veronii* SD. Референс – штаммы: *A. salmonicida* ATCC 33658, *A. veronii* ATCC 9071, *A. hydrophila* ATCC 49140, *A. caviae* ATCC 15468, *A. bestiarum* ЧР.

Для культивирования бактериальных штаммов использовали LB-бульон от компании «Диазем» (Россия). Мезофильные штаммы инкубировали при 30 ± 2 °C, а психрофильные штаммы *A. salmonicida* – при 20 ± 2 °C в течение 48 часов.

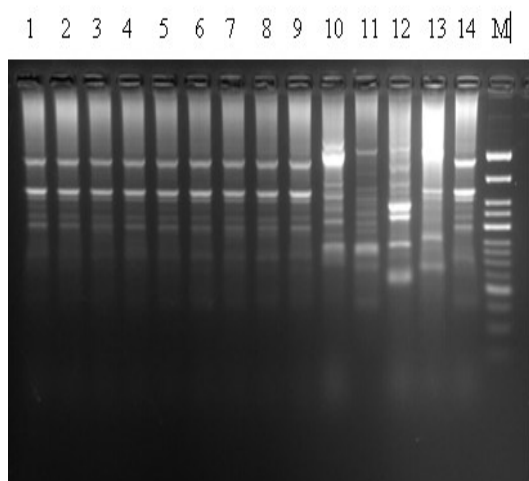
Для выделения ДНК бактериальных изолятов использовали набор «M-Corb-OOM» от «Синтол» (Россия). Количество ДНК измеряли спектрофотометром EPENDORF BioSpectrometer kinetic (Германия).

Концентрацию доводили до 100 мкг/мл. Качество оценивали по чистоте (1,8–2,08).

Для постановки ПЦР использовали амплификатор DTrime (ДНК-технологии, Россия). Для амплификации применяли реакционная смесь БиоМастер HS-Taq ПЦР-Color (БиоЛабмикс» (Россия). Все изоляты *Aeromonas* прошли тестирование методом ВОХ-ПЦР для выявления их генотипов с использованием специфических праймеров (ВОХ A1R 5'-CTACGGCAAGGCGACGCTGACG-3') [7]. Реакции проводили в объеме 50 микролитров. Праймеры добавляли в количестве 20 пикомоль на каждую пробу. В каждую реакцию вносили 5 микролитров ДНК изучаемого штамма. Доведение до необходимого объема осуществляли с использованием воды для молекулярной биологии производства Neofroxx (Германия). Для предотвращения испарения в процессе амплификации в каждую лунку, содержащую реакционную смесь и ДНК, добавляли минеральное масло (CDH, Индия).

Протокол для постановки реакции: первичная денатурация при 95°C в течении 5 минут (1 цикл), денатурация 95 °C – 1 минута, отжиг при 52 °C – 1 минута, элонгация при 72 °C – 5 минут (35 циклов), финальная элонгация в течении 10 минут при 72 °C.

Для визуализации результатов амплификации использовали гелевую систему Bio-print CX4 Edge (Vilber, Франция). Электрофорез проводили с помощью блока PowerPac (BioRad, США) и камеры SE-2 (Helicon, Россия). Ампликоны разделяли в 2%-ном агарозном геле с 20 мл 1 %-ного бромистого этидия (AppliChem, США) на 100 мл геля при напряжении 150 В в течение 30 минут.



А

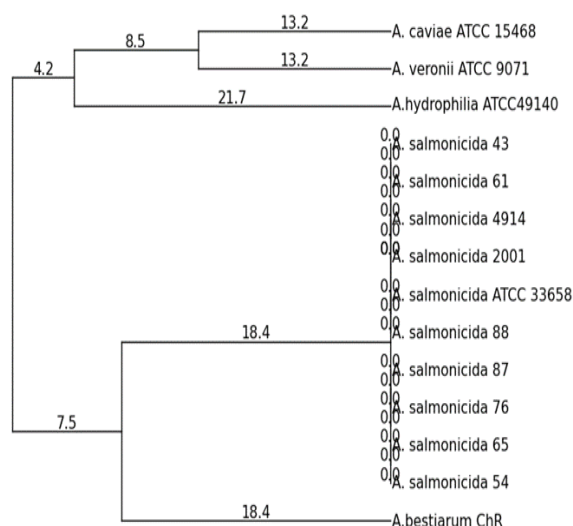
Для оценки генетического родства штаммов на основе анализа ВОХ-элементов электрофореграммы обрабатывали в программе PyEhr 1.4, рассчитывая парные сходства с использованием коэффициента Дайса и метода UPGMA.

Результаты

Анализ полевых изолятов бактерий рода *Aeromonas*, выделенных из объектов ветеринарно-санитарного надзора (в том числе и от прудовой и речной рыбы), с использованием метода ВОХ-ПЦР позволил выявить выраженное генетическое разнообразие в рамках исследуемой выборки. Значения генетического расстояния, рассчитанные на основе Dice-коэффициента и кластеризованные методом UPGMA, варьировали в широком диапазоне – от полной идентичности (0,0) до значительной дивергенции (более 20 условных единиц). Это свидетельствует о сложной и неоднородной генетической структуре природных популяций аэромонад. На основании полученных данных все исследованные изоляты были разделены на три основных, филогенетически удалённых друг от друга, кластера, что соответствует принципиальным различиям в их экологической нише и, вероятно, эволюционной стратегии.

Генетическая мономорфность и клональная структура психрофильных штаммов *A. salmonicida*

Филогенетический анализ наглядно продемонстрировал принципиальное различие в генетической организации между психрофильными и мезофильными представителями рода.



Б

Рис. 1. (А) ВОХ-ПЦР-фингерпринт (1. *A. salmonicida* 2001, 2. *A. salmonicida* 4914, 3. *A. salmonicida* 61, 4. *A. salmonicida* 43, 5. *A. salmonicida* 54, 6. *A. salmonicida* 65, 7. *A. salmonicida* 76, 8. *A. salmonicida* 87, 9. *A. salmonicida* 88, 10. *A. hydrophila* ATCC 49140, 11. *A. veronii* ATCC 9071, 12. *A. bestiarum* ЧР, 13. *A. caviae* ATCC 15468, 14. *A. salmonicida* ATCC 33658, М. маркер длины ДНК); (Б) дендрограмма генетического родства штаммов *Aeromonas salmonicida*, полученная методом ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга (метод UPGMA, коэффициент Дайса)

Дендрограмма генетического родства штаммов *Aeromonas salmonicida* (рис. 1), полученная методом

ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга демонстрирует, что все исследованные штаммы *A. salmonicida* (полевые

4.2.3. Инфекционные болезни и иммунология животных (биологические науки)

изоляты 61, 4914, 2001, 43, 54, 65, 76, 87, 88), несмотря на разное происхождение и время выделения, продемонстрировали высокий уровень генетической гомологии, сформировав единый компактный кластер с нулевыми значениями генетической дистанции (0,0). Такая мономорфность ВОХ-профилей указывает на крайне низкий уровень внутривидового полиморфизма по анализируемым межмикросателлитным локусам. Данный феномен характерен для клональных популяций узкоспециализированных патогенов, чья эволюция происходит преимущественно за счёт вертикальной передачи и где генетический обмен (горизонтальный перенос генов) ограничен. Стабильность ВОХ-профиля у *A. salmonicida* может быть следствием его строгой адаптации к низким температурам и узкому кругу хозяев (преимущественно лососевым рыбам), что снижает селективное

давление к изменчивости и способствует консервации успешного генетического варианта.

Филогенетическая дивергенция и внутривидовой полиморфизм мезофильных видов бактерий рода Aeromonas

На основании данных, представленных в дендрограмме генетического родства штаммов *Aeromonas* spp. (рис. 2) можно считать, что в отличие от психрофильной группы, мезофильные виды (*A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae*) характеризовались выраженной филогенетической дивергенцией и не формировали единого компактного кластера. На дендрограмме они распределились в виде нескольких дискретных ветвей, что указывает на значительную эволюционную дистанцию как между разными видами, так и внутри них.

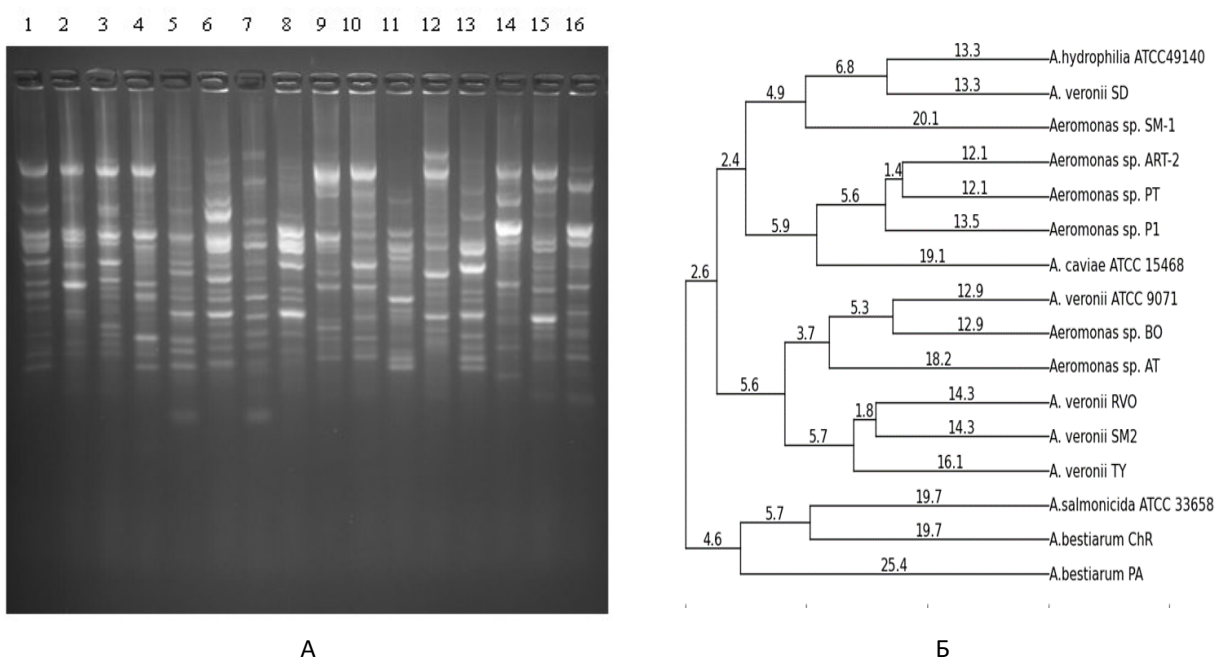


Рис. 2. (А) ВОХ-ПЦР-фингерпринт (1. *Aeromonas* sp. SM-1, 2. *A. bestiarum* ПА, 3. *Aeromonas* sp. БО, 4. *Aeromonas* sp. АТ, 5. *A. veronii* CM-2, 6. *A. veronii* PBO, 7. *A. veronii* TY, 8. *Aeromonas* sp. П1, 9. *Aeromonas* sp. ПТ, 10. *Aeromonas* sp. АРТ-2, 11. *A. veronii* SD, 12. *A. hydrophila* ATCC 49140, 13. *A. bestiarum* ЧР, 14. *A. veronii* ATCC 9071, 15. *A. caviae* ATCC 15468, 16. *A. salmonicida* ATCC 33658); (Б) Дендрограмма генетического родства штаммов *Aeromonas* spp., полученная методом ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга (метод UPGMA, коэффициент Дайса)

Наиболее показательной в плане внутривидового разнообразия оказалась группа *A. veronii*. Данный вид был представлен несколькими генетическими линиями:

первая линия, включающая штамм *A. veronii* SD, продемонстрировала неожиданно высокую степень сходства (дистанция 13,3) с референтным штаммом *A. hydrophila* ATCC 49140, сформировав с ним общий филогенетический блок (этот результат может указывать на возможные события горизонтального переноса генов между этими видами в природных условиях, либо на ограничения метода ВОХ-ПЦР в четком

разграничении некоторых генетически близких таксонов, что требует подтверждения методами секвенирования);

вторая, более типичная для *A. veronii* группа, объединила штаммы RVO и SM-2 (дистанция 14,1), к которой примыкал изолят *A. veronii* TY (дистанция 16,1); штамм *Aeromonas* sp. BO показал высокое сходство (дистанция 12,9) с референтным штаммом *A. veronii* ATCC 9071.

Положение нетипированных изолятов и их таксономическая интерпретация

Особый интерес представляют изоляты, предварительно идентифицированные только до уровня рода (*Aeromonas* sp.: SM-1, АРТ-2, ПТ, П1, АТ). На дендрограмме эти штаммы не образовали плотных кластеров ни с типичными *A. veronii*, ни с группой *A. salmonicida* / *A. bestiarum*, занимая обособленные ветви (например, *Aeromonas* sp. SM-1 с дистанцией 20,1 от ближайших соседей). Это может указывать на несколько возможных сценариев:

присутствие в выборке ещё не описанных или редко встречающихся видов рода *Aeromonas*;

существование гибридных или рекомбинантных форм, ВОХ-профили которых не соответствуют профилям эталонных штаммов;

значительную генетическую дивергенцию некоторых природных изолятов от известных референтных штаммов в пределах одного вида.

Обсуждение

Филогенетический анализ штаммов рода *Aeromonas*, выполненный на основе ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга, позволил оценить степень генетического родства между отдельными видами и выявить особенности их эволюционного расхождения. Полученные данные отражают различия в популяционной структуре психрофильных и мезофильных представителей рода.

Группа *A. salmonicida* на дендрограмме чётко обособлена, а её ближайшим филогенетическим родственником является вид *A. bestiarum* с дистанцией ветвления около 18,4 условных единиц. Несмотря на данное филогенетическое расстояние, оба вида локализируются в пределах одного крупного филогенетического блока. Это согласуется с историческими и современными молекулярно-таксономическими данными, согласно которым *A. bestiarum* первоначально описывался как *A. salmonicida subsp. bestiarum* на основе данных ДНК–ДНК-гибридизации, а последующие исследования по секвенированию генов 16S рРНК, *gyrB* и *groV* также подтверждали их близкое родство [14, 15]. Консолидация референтного штамма *A. salmonicida* ATCC 33658 и полевых изолятов в единый генетический блок свидетельствует о циркуляции стабильных, консервативных генетических линий данного вида в экосистемах, что является важным эпизоотологическим фактором.

Выявленные различия особенно отчётливо проявляются при анализе мезофильных видов. Так, гетерогенность внутри вида *A. veronii* подтверждает данные о его высокой эволюционной пластичности и способности занимать разнообразные экологические ниши. *A. veronii* известен как вид с широким хозяйным спектром (рыбы, моллюски, человек) и высокой частотой рекомбинационных событий, что способствует генетическому разнообразию [16, 17]. Полученные данные хорошо согласуются с результатами филогенетического анализа однонуклеотидных полиморфизмов (SNP), выполненного T. Vieira, et al. (2025), где изоляты *A. veronii* также формировали

несколько рассредоточенных линий в отличие от более компактных клад *A. hydrophila* [18].

Данное наблюдение подчёркивает неполноту современных таксономических представлений о роде *Aeromonas* и указывает на необходимость применения многолокусного секвенирования (MLSA) или полногеномного анализа (WGS) для точной идентификации подобных изолятов. Выявленные закономерности имеют прямое практическое значение для системы молекулярно-эпидемиологического мониторинга в аквакультуре:

1. Высокая стабильность *A. salmonicida* облегчает его детекцию и эпизоотологическое отслеживание. Появление идентичного ВОХ-профиля в различных хозяйствах или водоёмах с высокой вероятностью указывает на распространение одного и того же клона и позволяет проследить пути заноса инфекции.

2. Значительный полиморфизм мезофильных видов, особенно *A. veronii*, осложняет их эпизоотологическое картирование, но одновременно предоставляет инструмент для высокоразрешающего типирования. ВОХ-ПЦР позволяет дифференцировать отдельные штаммы внутри вида, что имеет ключевое значение для установления источника вспышки, изучения микробной динамики в водоёме и оценки эффективности ветеринарно-санитарных мероприятий.

3. Способность метода выявлять нетипированные и генетически удалённые изоляты делает его эффективным инструментом первичного скрининга для обнаружения новых или атипичных патогенов до проведения более трудоёмких исследований.

Применение ВОХ-ПЦР подтвердило свою эффективность для характеристики популяционной структуры бактерий рода *Aeromonas*, выявив два противоположных эволюционных сценария: консервативно-клональный - для специализированных психрофильных патогенов и пластично-дивергентный - для эврибионтных мезофильных видов. Полученные данные формируют научную основу для разработки и совершенствования стратегий молекулярного надзора за аэромонадными инфекциями в аквакультуре.

Заключение

Метод ВОХ-ПЦР-фингерпринтинга подтвердил свою эффективность и высокую разрешающую способность для анализа генетического разнообразия и филогенетической структуры бактерий рода *Aeromonas*. Метод позволил чётко дифференцировать как виды, так и штаммы внутри видов, обеспечивая информативную основу для молекулярного типирования.

В результате исследования выявлены две принципиально различные модели генетической организации у исследуемых представителей рода:

Психрофильные штаммы *A. salmonicida* характеризуются высокой степенью генетической консервативности и однородности. Они формируют единый мономорфный кластер с нулевыми генетическими дистанциями, что свидетельствует об их клональной

структуре и адаптации как узкоспециализированных патогенов рыб.

Мезофильные виды (*A. veronii*, *A. hydrophila*, *A. caviae*) демонстрируют выраженную филогенетическую дивергенцию и значительный внутривидовой полиморфизм. Особенно высокая генетическая гетерогенность свойственна виду *A. veronii*, изоляты которого формируют несколько дискретных линий, что отражает их эволюционную пластичность и способность занимать разнообразные экологические ниши.

Установлена четкая филогенетическая близость между *A. salmonicida* и *A. bestiarum*, что подтверждает данные ранее проведенных таксономических исследований на основе секвенирования и ДНК-гибридизации. Это указывает на циркуляцию стабильных генетических линий в пределах данной группы.

Обнаружены изоляты, нетипированные до вида (*Aeromonas* sp.), занимающие обособленные позиции на дендрограмме. Это указывает на возможное наличие в природных популяциях неидентифицированных генетических вариантов или рекомбинантных форм, чья таксономия требует уточнения с помощью методов полногеномного анализа.

Полученные данные имеют практическую значимость для системы молекулярно-эпидемиологического мониторинга в аквакультуре. Стабильность ВОХ-профилей у *A. salmonicida* облегчает отслеживание конкретных патогенных клонов, в то время как высокий полиморфизм мезофильных видов позволяет проводить высокоразрешающее типирование для установления источников инфекции и путей её распространения в рыбоводческих хозяйствах и естественных водоёмах.

Применение ВОХ-ПЦР является ценным инструментом для изучения популяционной биологии аэромонад, оценки генетических рисков в аквакультуре и разработки научно обоснованных мер контроля инфекционных заболеваний.

Литература

1. The Genus *Aeromonas* in Aquaculture: A Comprehensive Review of Prevalence, Virulence, and Antibiotic Resistance With an Emphasis on Key Pathogenic Species / L. T. Tao, D. P. Gao, Y. L. Liu, et al. // *Reviews in Aquaculture*. 2026. Vol. 18. No. 1. P. e70097.

2. Isolation, identification and characteristics of *Aeromonas veronii* from diseased crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) / F. Chen, J. Sun, Z. Han, et al. // *Frontiers in microbiology*. 2019. Vol. 10. P. 2742.

3. Multidrug resistant *Aeromonas* spp. isolated from zebrafish (*Danio rerio*): Antibigram, antimicrobial resistance genes and class 1 integron gene cassettes / S. Hossain, P. S. Dahanayake, B. C. J. De Silva, et al. // *Letters in applied microbiology*. 2019. Vol. 68. No. 5. P. 370-377.

4. Janda J. M., Abbott S. L. The genus *Aeromonas*: taxonomy, pathogenicity, and infection // *Clinical microbiology reviews*. 2010. Vol. 23. No. 1. P. 35-73.

5. *Aeromonas* and human health disorders: clinical approaches / R.B.G. Pessoa, W.F.D. Oliveira, M.T.D.S. Correia, et al. // *Frontiers in microbiology*. 2022. Vol. 13. P. 868890.

6. *Aeromonas hydrophila* clinical and environmental ecotypes as revealed by genetic diversity and virulence genes/ MG. Aguilera-Arreola, C. Hernández-Rodríguez, G. Zúñiga, et al. // *FEMS Microbiology Letters*. 2005. Vol. 242. No. 2. P. 231-240.

7. BOX-PCR is an adequate tool for typing *Aeromonas* spp / M. Tacão, A. Alves, M.J. Saavedra, A. Correia // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2005. Vol. 88. No. 2. P. 173-179.

8. Evaluation of BOX-PCR and ERIC-PCR as molecular typing tools for pathogenic *Leptospira* / L. M. Bilung, C.F. Pui, L. Su'ut, et al. // *Disease markers*. 2018. Vol. 2018. No. 1. P. 1351634.

9. Studies on ulcerative disease caused by *Aeromonas caviae*-like bacterium in Indian catfish, *Clarias batrachus* (Linn) / J. Thomas, N. Madan, K.S. N. Nambi, et al. // *Aquaculture*. 2013. Vol. 376. P. 146-150.

10. Identification and virulence properties of *Aeromonas veronii* bv. *sobria* isolates causing an ulcerative syndrome of loach *Misgurnus anguillicaudatus* / M. Zhu, X.R. Wang, J. Li, et al. // *Journal of Fish Diseases*. 2016. Vol. 39. No. 6. P. 777-781.

11. *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* strains isolated from Chinese freshwater fish contain a novel genomic island and possible regional-specific mobile genetic elements profiles / M. Long, T.K. Nielsen, J. J. Leisner, et al. // *FEMS Microbiology Letters*. 2016. Vol. 363. No. 17. P. fnw190.

12. Outcome of co-infection with opportunistic and multidrug resistant *Aeromonas hydrophila* and *A. veronii* in zebrafish: Identification, characterization, pathogenicity and immune responses / H. P. S. U. Chandrarathna, C. Nikapitiya, S.H. S. Dananjaya, et al. // *Fish & shellfish immunology*. 2018. Vol. 80. P. 573-581.

13. Bacterial and parasite co-infection in Mexican golden trout (*Oncorhynchus chrysogaster*) by *Aeromonas bestiarum*, *Aeromonas sobria*, *Plesiomonas shigelloides* and *Ichthyobodo necator* / M. A. Fuentes-Valencia, J. L. Osornio-Esquivel, C. A. Martínez Palacios, et al. // *BMC Veterinary Research*. 2022. Vol. 18. No. 1. P. 137.

14. Phenotypic, genotypic, and phylogenetic discrepancies to differentiate *Aeromonas salmonicida* from *Aeromonas bestiarum*/ A.J. Martínez-Murcia, L. Soler, M.J. Saavedra, et al. // *International Microbiology*. 2005. Vol. 8. No. 4. P. 259-269.

15. Determination of microbial diversity of *Aeromonas* strains on the basis of multilocus sequence typing, phenotype, and presence of putative virulence genes / M.E. Martino, L. Fasolato, F. Montemurro, et al. // *Applied and environmental microbiology*. 2011. Vol. 77. No. 14. P. 4986-5000.

16. Prevalence and genetic diversity of *Aeromonas veronii* isolated from aquaculture systems in the Poyang

Lake area, China / X. Xu, H. Fu, G. Wan, et al. // *Frontiers in Microbiology*. 2022. Vol. 13. P. 1042007.

17. Comparative and evolutionary genomics of isolates provide insight into the pathoadaptation of *Aeromonas* / E. Talagrand-Reboul, S. M. Colston, J. Graf, et al. // *Genome biology and evolution*. 2020. Vol. 12. No. 5. P. 535-552.

18. Genomic and proteomic identification of *Aeromonas* isolates from diverse sources: Comparative performance of WGS and MALDI-TOF MS in species-level resolution / T. Vieira, G. L. Costa, A. Y. Yamada, et al. // *Frontiers in Bacteriology*. Vol. 4. P. 1708292.

References

1. The Genus *Aeromonas* in Aquaculture: A Comprehensive Review of Prevalence, Virulence, and Antibiotic Resistance With an Emphasis on Key Pathogenic Species / L. T. Tao, D. P. Gao, Y. L. Liu, et al. // *Reviews in Aquaculture*. 2026. Vol. 18. No. 1. P. e70097.

2. Isolation, identification and characteristics of *Aeromonas veronii* from diseased crucian carp (*Carassius auratus gibelio*) / F. Chen, J. Sun, Z. Han, et al. // *Frontiers in microbiology*. 2019. Vol. 10. P. 2742.

3. Multidrug resistant *Aeromonas* spp. isolated from zebrafish (*Danio rerio*): Antibiogram, antimicrobial resistance genes and class 1 integron gene cassettes / S. Hossain, P. S. Dahanayake, B. C. J. De Silva, et al. // *Letters in applied microbiology*. 2019. Vol. 68. No. 5. P. 370-377.

4. Janda J. M., Abbott S. L. The genus *Aeromonas*: taxonomy, pathogenicity, and infection // *Clinical microbiology reviews*. 2010. Vol. 23. No. 1. P. 35-73.

5. *Aeromonas* and human health disorders: clinical approaches / R.B.G. Pessoa, W.F.D. Oliveira, M.T.D.S. Correia, et al. // *Frontiers in microbiology*. 2022. Vol. 13. P. 868890.

6. *Aeromonas hydrophila* clinical and environmental ecotypes as revealed by genetic diversity and virulence genes/ MG. Aguilera-Arreola, C. Hernández-Rodríguez, G. Zúñiga, et al. // *FEMS Microbiology Letters*. 2005. Vol. 242. No. 2. P. 231-240.

7. BOX-PCR is an adequate tool for typing *Aeromonas* spp / M. Tacão, A. Alves, M.J. Saavedra, A. Correia // *Antonie van Leeuwenhoek*. 2005. Vol. 88. No. 2. P. 173-179.

8. Evaluation of BOX-PCR and ERIC-PCR as molecular typing tools for pathogenic *Leptospira* / L. M. Bilung, C.F. Pui, L. Su'ut, et al. // *Disease markers*. 2018. Vol. 2018. No. 1. P. 1351634.

9. Studies on ulcerative disease caused by *Aeromonas caviae*-like bacterium in Indian catfish, *Clarias batrachus* (Linn) / J. Thomas, N. Madan, K.S. N. Nambi, et al. // *Aquaculture*. 2013. Vol. 376. P. 146-150.

10. Identification and virulence properties of *Aeromonas veronii* bv. *sobria* isolates causing an ulcerative syndrome of loach *Misgurnus anguillicaudatus* / M. Zhu, X.R. Wang, J. Li, et al. // *Journal of Fish Diseases*. 2016. Vol. 39. No. 6. P. 777-781.

11. *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida* strains isolated from Chinese freshwater fish contain a

novel genomic island and possible regional-specific mobile genetic elements profiles / M. Long, T.K. Nielsen, J. J. Leisner, et al. // *FEMS Microbiology Letters*. 2016. Vol. 363. No. 17. P. fnw190.

12. Outcome of co-infection with opportunistic and multidrug resistant *Aeromonas hydrophila* and *A. veronii* in zebrafish: Identification, characterization, pathogenicity and immune responses / H. P. S. U. Chandrarathna, C. Nikapitiya, S.H. S. Dananjaya, et al. // *Fish & shellfish immunology*. 2018. Vol. 80. P. 573-581.

13. Bacterial and parasite co-infection in Mexican golden trout (*Oncorhynchus chrysogaster*) by *Aeromonas bestiarum*, *Aeromonas sobria*, *Plesiomonas shigelloides* and *Ichthyobodo necator* / M. A. Fuentes-Valencia, J. L. Osornio-Esquivel, C. A. Martínez Palacios, et al. // *BMC Veterinary Research*. 2022. Vol. 18. No. 1. P. 137.

14. Phenotypic, genotypic, and phylogenetic discrepancies to differentiate *Aeromonas salmonicida* from *Aeromonas bestiarum*/ A.J. Martínez-Murcia, L. Soler, M.J. Saavedra, et al. // *International Microbiology*. 2005. Vol. 8. No. 4. P. 259-269.

15. Determination of microbial diversity of *Aeromonas* strains on the basis of multilocus sequence typing, phenotype, and presence of putative virulence genes / M.E. Martino, L. Fasolato, F. Montemurro, et al. // *Applied and environmental microbiology*. 2011. Vol. 77. No. 14. P. 4986-5000.

16. Prevalence and genetic diversity of *Aeromonas veronii* isolated from aquaculture systems in the Poyang Lake area, China / X. Xu, H. Fu, G. Wan, et al. // *Frontiers in Microbiology*. 2022. Vol. 13. P. 1042007.

17. Comparative and evolutionary genomics of isolates provide insight into the pathoadaptation of *Aeromonas* / E. Talagrand-Reboul, S. M. Colston, J. Graf, et al. // *Genome biology and evolution*. 2020. Vol. 12. No. 5. P. 535-552.

18. Genomic and proteomic identification of *Aeromonas* isolates from diverse sources: Comparative performance of WGS and MALDI-TOF MS in species-level resolution / T. Vieira, G. L. Costa, A. Y. Yamada, et al. // *Frontiers in Bacteriology*. Vol. 4. P. 1708292.