



## Подвижные аэромонады (*Aeromonas spp.*) в аквакультуре: этиология, факторы вирулентности и современные стратегии контроля

<https://doi.org/10.36038/0131-6184-2026-1-64-76>  
EDN: RKEBID

Обзорная статья УДК 579.6: 639.3

**Никифоров-Никишин Дмитрий Львович** – кандидат биологических наук, Ведущий научный сотрудник, Центр «Аквакультура», Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПКУ), Россия, Москва  
*E-mail: nknikdl@rambler.ru*

**Гаврилин Кирилл Владимирович** – доктор биологических наук, директор по развитию проектов в области биотехнологии и аквакультуры, Национальный фонд экологической защиты и развития Арктики, Крайнего Севера и приравнённых к ним местностей «Якутия», Россия, Республика Саха (Якутия), Якутск  
*E-mail: k.gavrilin@yandex.ru*

**Кочетков Никита Ильич** – кандидат биологических наук, научный сотрудник, Центр «Аквакультура», Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПКУ), Россия, Москва  
*E-mail: samatrix@gmail.com*

**Гаффарова Виктория Марсовна** – Заведующий лабораторией, Центр «Аквакультура», Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПКУ), Россия, Москва  
*E-mail: gaff-vik@mail.ru*

**Гладыш Наталья Станиславовна** – старший преподаватель, кафедра биологии и биоинформатики, Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПКУ); Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН, Россия, Москва  
*E-mail: natalyagladish@gmail.com*

**Гречишкина Полина Сергеевна** – аспирант, кафедра ихтиологии и рыбоводства, Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПКУ), Россия, Москва  
*E-mail: Pol-grech@yandex.ru*

### Адреса:

1. **Московский государственный университет технологий и управления им. К.Г. Разумовского (ПКУ)** – Россия, Москва, 109004, Земляной Вал, д. 73
2. **Национальный фонд экологической защиты и развития Арктики, Крайнего Севера и приравнённых к ним местностей «Якутия»** – Россия, республика Саха (Якутия), 677027, Якутск, ул. Октябрьская, д. 18, кв. 12
3. **Институт молекулярной биологии им. В.А. Энгельгардта РАН** – Россия, Москва, 119334, ул. Вавилова, д. 32, стр. 1

**Аннотация.** Данный обзор посвящен анализу современного состояния проблемы бактериальных заболеваний рыб, вызываемых подвижными представителями рода *Aeromonas*, которые представляют одну из наиболее значимых угроз для тепловодной аквакультуры. В статье подробно рассматривается этиология аэромоназа (бактериальной геморрагической септицемии), его распространение в рыбоводных хозяйствах РФ и экономический ущерб, наносимый карповым и другим видам рыб. Особое внимание уделено развитию систематики аэромонад: показан переход от фенотипической классификации к современным молекулярно-генетиче-

ским методам идентификации. Охарактеризованы основные патогенные виды (*A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae*, *A. dhakensis*) и факторы их вирулентности, включая продукцию токсинов, ферментов и механизмы «чувства кворума». Анализируется влияние экологических факторов, таких как температура воды и стресс, на переход бактерий от комменсализма к патогенности. Значительная часть работы посвящена методам борьбы с заболеванием. Обсуждается эффективность вакцинации, проблемы разработки вакцин из-за антигенной гетерогенности штаммов, а также ситуация с ростом антибиотикорезистентности возбудителей. В качестве перспективных направлений контроля рассматриваются фаготерапия, внедрение строгих протоколов биобезопасности и разработка новых антимикробных препаратов.

**Ключевые слова:** аквакультура, аэромоназ, геморрагическая септицемия, вирулентность, антибиотикорезистентность, молекулярная идентификация, карповые рыбы

**Для цитирования:** Никифоров-Никишин Д.Л., Гаврилин К.В., Кочетков Н.И., Гаффарова В.М., Гладыш Н.С., Гречишкина П.С. Подвижные аэромонады (*Aeromonas spp.*) в аквакультуре: этиология, факторы вирулентности и современные стратегии контроля // Рыбное хозяйство. 2026. № 1. С. 64-76. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2026-1-64-76>

## MOTILE AEROMONADS (*AEROMONAS SPP.*) IN AQUACULTURE: AETIOLOGY, VIRULENCE FACTORS, AND MODERN CONTROL STRATEGIES

**Dmitry L. Nikiforov-Nikishin** – Candidate of Biological Sciences, Senior Researcher, Center «Aquaculture», Razumovsky Moscow State University of Technology and Management (MCU), Moscow, Russia

**Kirill V. Gavrilin** – Doctor of Biological Sciences, Director of Project Development in the field of biotechnology and Aquaculture, National Fund for Environmental Protection and Development of the Arctic, the Far North and Equivalent Areas of Yakutia, Russia, Republic of Sakha (Yakutia), Yakutsk

**Nikita I. Kochetkov** – Candidate of Biological Sciences, Researcher, Center for Aquaculture, Razumovsky Moscow State University of Technology and Management (MCU), Moscow, Russia

**Victoria M. Gaffarova** – Head of Laboratory, Center «Aquaculture», Moscow State University of Technology and Management named after K.G. Razumovsky (PKU), Russia, Moscow

**Natalia S. Gladyshev** – Senior Lecturer, Department of Biology and Bioinformatics, Razumovsky Moscow State University of Technology and Management (MCU); Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences, Moscow

**Polina S. Grechishkina** – aspirant, Department of Ichthyology and Fish Farming, Razumovsky Moscow State University of Technology and Management, Moscow, Russia

### Addresses:

1. **Razumovsky Moscow State University of Technology and Management (MCU)** – Russia, 109004, Moscow, Zemlyanoy Val, 73

2. **National Fund for Environmental Protection and Development of the Arctic, the Far North and equivalent areas «Yakutia»** – Russia, Republic of Sakha (Yakutia), 677027, Yakutsk, Oktyabrskaya str., 18, sq. 12

3. **V.A. Engelhardt Institute of Molecular Biology, Russian Academy of Sciences** – Russia, Moscow, 119334, 32 Vavilova St., building 1

**Annotation.** This review analyses the current state of bacterial fish diseases caused by motile representatives of the genus *Aeromonas*, which pose one of the greatest threats to warm-water aquaculture. The article examines the aetiology of aeromonosis (bacterial haemorrhagic septicaemia) in detail, as well as its spread on fish farms in the Russian Federation and the economic damage it causes to carp and other species of fish. Particular attention is paid to progress in aeromonad systematics, with a focus on the shift from phenotypic classification to modern molecular genetic identification methods. The main pathogenic species (*A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae* and *A. dhakensis*) are examined, as are the factors of their virulence, including toxin production, enzyme production and quorum sensing mechanisms. The influence of environmental factors such as water temperature and

stress on the transition of bacteria from commensalism to pathogenicity is analysed. A significant part of the work is devoted to methods of combating the disease. The effectiveness of vaccination and the problems encountered in vaccine development due to the antigenic heterogeneity of strains are discussed, as is the situation with the growth of antibiotic resistance in pathogens. Phage therapy, the introduction of strict biosafety protocols and the development of new antimicrobial drugs are considered to be promising areas for control.

**Keywords:** aquaculture, aeromonosis, hemorrhagic septicemia, virulence, antibiotic resistance, molecular identification, cyprinid fish

**For citation:** Nikiforov-Nikishin D.L., Gavrilin K.V., Kochetkov N.I., Gaffarova V.M., Gladyshev N.S., Grechishkina P.S. 2026. Motile aeromonads (*Aeromonas spp.*) in aquaculture: aetiology, virulence factors, and modern control strategies // Fisheries. 2026. No. 1. Pp. 64-76. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2026-1-64-76>

Таблицы – авторские / The tables were made by the author

## ВВЕДЕНИЕ

Одними из основных объектов тепловодной аквакультуры в РФ являются карповые виды рыб, а именно: карп (*Cyprinus carpio*), белый амур (*Stenopharyngodon idella*), пестрый (*Hypophthalmichthys nobilis*) и белый толстолобик (*H. molitrix*), а также их гибриды [1]. Отечественные специалисты-ихтиопатологи уделяют большое внимание изучению их наиболее эпизоотически и экономически значимых заболеваний.

Заболевания, вызываемые бактериями рода *Aeromonas*, являются одной из наиболее значительных угроз для аквакультуры во всем мире, вызывая существенные экономические потери [2]. Наиболее распространенным клиническим типом заболевания у выращиваемых видов рыб, этиологическим агентом которого являются аэромонады, считается MAS (от англ. motile aeromonad septicemia – септицемия подвижных аэромонад) или (более распространенное в нашей стране название) бактериальная геморрагическая септицемия (БГС) [3]. Этот род бактерий включает как патогенные, так и условно-патогенные штаммы, широко распространенные в пресноводных и морских экосистемах, и в настоящий момент насчитывает 36 признанных видов. Согласно нашим наблюдениям, патогенные штаммы могут относиться практически к любому виду, хотя представители нескольких таксономических единиц встречаются чаще. Это согласуется с данными зарубежных авторов, которые указывают, что наиболее часто ассоциированными со вспышками заболеваний у рыб являются представители видов *Aeromonas hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae*, *A. sobria*, *A. salmonicida* и *A. dhakensis* [4].

Историю изучения бактериальных болезней, вызываемых аэромонадами, можно от-

считывать с момента выяснения этиологии, так называемой, «краснухи карпа». Состояние пораженных особей характеризуется при остром течении асцитно-гемморагическим, а при хроническом – геморрагическим и язвенным синдромами. Среди специалистов шли активные дискуссии об этиологии рассматриваемого заболевания. Одни исследователи указывали на вирусную природу болезни, другие – на бактериальную, причем оба мнения были подкреплены существенным массивом фактических данных. Спор был разрешен, когда сначала в Югославии (1971 г.), а в следующем году и в СССР был описан возбудитель вирусного заболевания весенней виремии карпа – *Rhabdovirus carpio*, а «краснуха» бактериальной этиологии была разделена на аэромоноз и псевдомоноз [5]. Углубленное изучение инфекции поставило перед исследователями целый ряд важных теоретических и практических вопросов, напрямую связанных с эффективностью контроля этих болезней.

В настоящее время исследованию подвижных аэромонад уделяется значительное внимание во всем мире, так как они не только вызывают заболевания гидробионтов, но и представляют потенциальную опасность для человека [6]. В аквакультуре РФ имеются множественные сообщения о вспышках аэромоноза, вызываемых патогенными штаммами рода *Aeromonas*, в частности *A. hydrophila*, *A. sobria* и *A. caviae* [7-10]. Аэромонады широко распространены во всех пресноводных экосистемах. В южных регионах (Ростовская область и Краснодарский край) заболеваемость аэромонозом встречается наиболее часто [11]. Это объясняется более высокой температурой в вегетационный период [12]. Заболевание также фиксируется на кар-

повых хозяйствах в Московской области и других субъектах центрального федерального округа [13]. Помимо карповых видов рыб, бактериальная инфекция, вызываемая подвижными аэромонадами, была описана для осетровых, лососевых и других культивируемых видов.

Подвижные аэромонады являются необходимым элементом трофических цепей водной экосистемы. Это редуценты, обеспечивающие деструкцию органического вещества и, соответственно, самоочищение воды. Их количество колеблется от сотен до многих тысяч микробных клеток в одном миллилитре воды [14]. Численность аэромонад определяется, главным образом, температурой воды и наличием в ней питательных субстратов – органического загрязнения [15]. Более того, имеются данные, что аэромонады, находящиеся в кишечнике рыб и являющиеся их нормальной микрофлорой, продуцируют аминокислоты, витамины, бактерицидные и противовирусные вещества [16, 17]. Таким образом, рыбы находятся в постоянном контакте с аэромонадами, и можно констатировать наличие комменсальных и даже симбиотических взаимоотношений между рыбой и бактерией. В свою очередь, наблюдаемые вспышки заболеваний могут быть связаны как попаданием в водоем высоковирулентных штаммов, так и с индуцированием вирулентности у условно-патогенных штаммов под действием неблагоприятных условий среды.

**Цель настоящего обзора** – рассмотрение современного состояния исследований, посвященных бактериальным болезням рыб, вызываемых подвижными аэромонадами.

## СИСТЕМАТИКА БАКТЕРИЙ РОДА AEROMONAS

Отсутствие четкой взаимосвязи между видовой принадлежностью и вирулентностью аэромонад значительно усложняет диагностику заболеваний. Первоначально изучение видовой структуры подвижных аэромонад полностью опиралось на фенотипическую систематику. Ранее подвижных аэромонад было предложено разделять на два вида: *A. punctata* (с подвидами – *punctata* и *caviae*) и *A. hydrophila* (с подвидами – *hydrophila*, *anaerogenes* и *proteolitica*) [18]. В дальнейшем выяснилось, что *A. punctata* и *A. hydrophila* относятся к одному виду (за исключением *A. caviae*), и была описана новая группа штаммов, объединённая под названием *A. sobria* [19]. Рассматриваемая классификация для целей практической ихтиопатологии оказалась неприменима. Более половины штаммов,

выделяемых из воды рыбоводных прудов и биоматериала, оставалось не идентифицированными, несмотря на применение десятков биохимических тестов [14].

Для аквакультуры решающую роль играет функциональная характеристика штаммов. В настоящий момент важную роль играют две основные фенотипические группы аэромонад. Первая группа – психрофильные, неподвижные аэромонады – комплекс *A. salmonicida*, классический возбудитель фурункулеза у лососевых и связанных с ним язвенных заболеваний у многих холодноводных и некоторых морских рыб [20]v. Вторая – подвижные, мезофильные аэромонады – остальные виды рода, включая *A. hydrophila*, *A. veronii*, *A. caviae*, *A. bestiarum*, *A. piscicola*, *A. dhakensis* и недавно описанные виды, жизнедеятельность которых связана с рыбами (например, *A. ichthyocola*, *A. mytilicola*), вызывающие септицемию подвижных аэромонад, геморрагическую септицемию и язвенные заболевания [21].

Подвижные мезофильные аэромонады включают в себя большинство видов *Aeromonas* и основную часть изолятов из рыбоводных хозяйств, биопленок и больших рыб [22]. Отличительными характеристиками данной группы являются: (1) подвижность; (2) рост при температуре 28-37 °С (многие могут расти и при более низких температурах) [4]; (3) распространенность в пресной и солоноватой воде, донных отложениях и биопленках [22, 3]; (4) статус факультативных патогенов, т.е. проявление вирулентности при воздействии на организм рыбы различных стрессоров (высокая плотность посадки, низкое качество воды, перепады температуры и т.д.) и сопутствующих заболеваний (паразиты, другие бактериозы) [23, 24]. При этом важно отметить, что некоторые, хотя и достаточно редко встречающиеся, штаммы являются облигатными патогенами.

Развитие генетических методов позволило пересмотреть и усовершенствовать систематику аэромонад, переводя критерии оценки от сугубо фенотипической характеристики к выявлению генетических соответствий [25]. Современная филогения опирается на такие геномные методы как: средняя нуклеотидная идентичность, цифровая ДНК – ДНК-гибридизация, а также – мультилокусный анализ последовательностей генов, отвечающих за жизнедеятельность (например, *gyrB*, *rpoB*, *recA*) [26]. «Золотым стандартом» характеристики (в том числе в случае описания новых видов и штаммов) считается использование полной последовательности генома [27].

**Таблица 1.** Основные подвижные виды аэромонад, имеющих значение в аквакультуре, с указанием их систематического положения (по данным [28-30]) / **Table 1.** The main mobile species of aeromonads of importance in aquaculture, with an indication of their systematic regulations (according to the data [28-30])

Вид / комплекс	Таксономические примечания	Поражаемые виды гидробионтов
<i>A. hydrophila</i>	Классический представитель подвижных аэромонад; некоторые штаммы исторически ошибочно принимали за <i>A. dhakensis</i>	Карповые, тилапия, сом, окуневые, декоративные рыбы, форель и другие культивируемые виды
<i>A. veronii/sobria</i>	Отдельные виды внутри комплекса <i>A. sobria/veronii</i> ; распространен, при некоторых вспышках БГС; аэролизин является ключевым фактором вирулентности	Карповые (каarp, белый амур), сом, тилапия и другие пресноводные рыбы
<i>A. caviae</i>	Член комплекса <i>A. caviae</i> ; выделяется из больных рыб	Пресноводные рыбы (каarp, тилапия, форель) и декоративные виды; часто выделяется совместно с другими видами
<i>A. bestiarum</i>	Ранее ошибочно определялся как <i>A. sobria</i> ; отдельный вид внутри комплекса <i>A. veronii/sobria</i>	Морской окунь, лососевые и другие культивируемые рыбы
<i>A. piscicola</i>	Описан у больных рыб (карповых); группируется внутри клады подвижных мезофилов по генетическим данным	Карповые и лососевые рыбы и другие культивируемые пресноводные виды
<i>A. dhakensis</i>	Ранее объединялся с <i>A. hydrophila</i> ; теперь отдельный, часто более вирулентный вид (по данным полногеномного анализа и генотипирования β-лактамаз)	Выделяется из воды рыбоводных водоемов и рыб в тропических регионах, а также от людей; конкретная роль в развитии заболеваний уточняется
<i>A. aquariorum</i>	Выделен из воды аквариумов	Декоративные рыбы
<i>A. ichthyocola sp. nov.</i>	Новый вид (2025), выделенный из радужной форели, отличается по геномным и фенотипическим критериям	Радужная форель, возможно другие лососевые
<i>A. mytilicola sp. nov.</i> и <i>A. mytilicola subsp. Aquatica</i>	Новый вид/подвид, выделенный от мидий и форели; генетически отличен, но относится к подвижным аэромонадам	Мидии ( <i>Mytilus galloprovincialis</i> ), радужная форель

*A. hydrophila* является наиболее часто выделяемым и изучаемым видом, который считается основным возбудителем тяжелой формы геморрагической септицемии у пресноводных объектов аквакультуры [30]. Этот вид, по данным выборки из 236 изолятов, характеризуется наличием нескольких генов вирулентности, включая *aerA* (80,5%), *act* (80,1%) и ряд дополнительных факторов агрессии, причем примерно 88,9% изолятов содержат по крайней мере один из исследованных генов [22].

*A. veronii* – крайне распространенный патоген во всем мире, особенно часто фиксируемый в Центрально-Азиатском регионе. Он демонстрирует выраженную цитотоксическую и гемолитическую активность, а его профили факторов вирулентности нередко превышают таковые у *A. hydrophila* [29]. Примечательно, что гены цитотоксического энтеротоксина по-

стоянно присутствуют у 88,51% клинических изолятов *A. veronii*, что существенно превышает распространенность этого фактора у других видов.

*A. caviae*, по данным ряда авторов, демонстрирует более низкую вирулентность по сравнению с *A. hydrophila* и *A. veronii* в моделях бактериемии у рыб [31, 32]. Это проявляется, в частности, в сниженной распространенности генов цитотоксического энтеротоксина (21%), что указывает на видовые различия в патогенезе [33].

За последние 10 лет в исследованиях, проведенных в различных географических регионах, *A. dhakensis* был идентифицирован как новый патоген для выращиваемых гидробионтов. Ранее его ошибочно идентифицировали за *A. hydrophila*. Этот вид обладает значительным потенциалом вирулентности, что

подтверждается высокой распространенностью генов энтеротоксина, сериновой протеазы (*ser*), липазы (*lip*) и эластазы (*ela*). Таким образом, он представляет собой «кандидата» на роль патогена рыб, что подчеркивает необходимость совершенствования диагностических подходов [3, 24].

В настоящее время развитие молекулярно-генетических методов обусловило постоянный пересмотр таксономического статуса аэромонад, сопровождающийся описанием новых подвигов и формированием видовых комплексов. Несмотря на отсутствие унифицированной систематики, для ихтиопатологии приоритетным является не столько таксономическая идентификация, сколько детальная характеристика факторов вирулентности с последовательным анализом физиологии конкретных изолятов. Ключевой задачей остается установление корреляции между выявленными детерминантами патогенности и клинической картиной заболевания.

### ПАТОГЕННОСТЬ ПОДВИЖНЫХ АЭРОМОНАД

Различия в смертности, а также – в выраженности клинических и патологических нарушений, обнаруживаемые у рыб, зараженных аэромонадами, в первую очередь обусловлены наличием комбинаций различных факторов агрессии бактерий. По результатам множества исследований, подвижные аэромонады было предложено разделить на четыре поливидовые группы, в соответствии с их эпизоотической значимостью [34]. К аналогичным выводам пришли и зарубежные исследователи, также разделившие подвижные аэромонады на три группы, в зависимости от диапазонов среднелетальных концентраций в биопробе [35, 36]. Свойства (и одновременно критерии) отнесения определенного

штамма к той или иной группе приведены в таблице 2.

Штаммы из первой группы (высоковирулентные) могут приводить к вспышкам заболевания, сопровождающимся массовой гибелью рыб, тогда как умеренно и слабо-вирулентные штаммы индуцируют развитие хронической инфекции, при которой наблюдается единичная гибель [29]. Важно отметить, что высоковирулентные аэромонады (как было упомянуто выше) обнаруживаются не часто, а умеренно, и слабо-вирулентные имеют явную тенденцию к переходу между группами. В частности, при хранении на плотных питательных средах, а именно при сапрофитном питании, их вирулентность снижается, а при пассажах через организм рыбы – увеличивается [34, 37]. Факт увеличения вирулентности конкретного штамма, при выполнении так называемой «триады Коха» (заражение – реизоляция – заражение), является экспериментально подтвержденным фактом.

Многочисленными исследованиями подтверждена способность аэромонад продуцировать эндотоксины и широкий спектр экзотоксинов: гемолизины (включая цитолитические и аэролизин), ДНКазы, цитолитические энтеротоксины. Патогенный потенциал вирулентных штаммов дополнительно обусловлен факторами адгезии и инвазии, механизмами уклонения от иммунного ответа, системами транспорта железа, детерминантами антибиотикорезистентности и наличием системы «чувства кворума» [28].

Эндотоксины представляют собой сходные по химическому строению липополисахариды, являющиеся компонентом клеточной стенки бактерий. Во внутреннюю среду организма рыбы они попадают при лизисе бактериальных клеток. По механизму воздействия на рыб относятся к группе

**Таблица 2.** Обобщенная классификация подвижных аэромонад по уровню их патогенности для рыб (по данным [34-36] / **Table 2.** Generalized classification of mobile aeromonads by the level of their pathogenicity for fish (according to [34-36])

Классификация вирулентности	Диапазон LD <sub>50</sub> (КОЕ/рыбу)	Патогенный потенциал
Высоковирулентные	<105	Тяжелая, быстротечная форма БГС/МАС со смертностью ≥60% в течение 48 ч
Умеренно вирулентные	105-107	Септицемия с кумулятивной смертностью 30-60%
Слабовирулентные	107-108	Локализованная инфекция, смертность <30%
Авирулентные	>108	Отсутствие значимой смертности и низкая выраженность патологических изменений

суперантигенов, приводящих к развитию системного воспаления. Существует широко распространенное мнение, что сходство клинической картины, при поражении рыб грам-негативными бактериями (преимущественно сем. *Vibrionaceae* и *Enterobacteriaceae*), связано как раз с наличием у них эндотоксина. При этом, в результате ряда экспериментов с введением рыбам большого количества инактивированных микробных тел аэромонад, не удалось выявить никаких клинических, патологоанатомических и гистологических признаков системного воспаления. Это указывает на необходимость более подробно изучения этого вопроса.

Фактором вирулентности, встречающимся у большинства патогенных штаммов аэромонад, является цитотоксический энтеротоксин (Act) [38]. Данный белок – это порообразующий токсин, который проявляет гемолитическую, цитотоксическую и энтеротоксическую активности [39]. Термостабильные и термолабильные энтеротоксины (гены *ast* и *alt*) также широко распространены у патогенных штаммов, при этом, их распределение среди аэромонад варьируется и коррелирует с потенциалом вирулентности.

Аэролизины (гены *Aer/Haem*) представляют собой еще одни важные цитотоксические и гемолитические факторы, которые служат маркерами вирулентности у *A. hydrophila* и, по данным исследований, обнаруживается в 80,5-88,51% клинических и экологических изолятов [30]. Наличие комбинации генов вирулентности (таких как *aerA*, *act* и др.) явно коррелирует с повышенной патогенностью. При этом изоляты, обладающие четырьмя и более генами экзотоксинов, проявляют значительно более высокую вирулентность, по сравнению с микроорганизмами с меньшим количеством таких генов [4]. Дополнительно было продемонстрировано отсутствие гена аэролизина у не гемолитических штаммов: *A. hydrophila*, *A. caviae* и *A. sobria* [40]. Это указывает на перспективность использования анализа гемолитической активности штаммов для прогнозирования вирулентности изолятов [41].

Помимо различных экзотоксинов, аэромонады обладают широким набором систем адгезии и подвижности, которые обеспечивают изначальное прикрепление к клеткам хозяина и дальнейшее распространение по организму [42]. В частности, пили типа IV (гены *T4P*) играют ключевую роль в первоначальном прикреплении бактерий к тканям и являются недавно обнаруженными компонентами вирулентности у *A. hydrophila* [43]. Присутствие

оперонов, кодирующих компоненты этих пилей, отмечено исключительно в гипервирулентных штаммах, в то время как в авирулентных изолятах они отсутствуют. Эти пили опосредуют переход от планктонного к сидячему образу жизни и способствуют образованию микроколоний, которые впоследствии развиваются в биопленки [44].

Можно заключить, что патогенность подвижных аэромонад носит ярко выраженный мультифакторный характер. Она не определяется наличием единственного фактора вирулентности, а является результатом действия ряда генетически детерминированных факторов: от систем адгезии и формирования биопленок до продукции широкого спектра экзотоксинов и ферментов. Такое разнообразие механизмов вирулентности, в сочетании с высокой геномной пластичностью, обеспечивает бактериям эффективное преодоление иммунных барьеров рыб и быструю адаптацию к меняющимся условиям среды.

### ЭТИОЛОГИЯ БАКТЕРИАЛЬНОЙ ГЕМОМРАГИЧЕСКОЙ СЕПТИЦЕМИИ

Актуальной задачей современной ихтиопатологии является унификация номенклатуры и классификации группы «краснухоподобных» заболеваний рыб, фигурирующих в литературе под синонимичными названиями: карповая краснуха, бактериальная геморрагическая септицемия, септицемия подвижных аэромонад, инфекционная брюшная водянка. На данный момент в научном сообществе сформировался консенсус относительно целесообразности объединения под термином «бактериальная геморрагическая септицемия» всех неспецифических бактериозов, этиопатогенез которых детерминирован снижением иммуно-физиологического статуса рыб (независимо от природы стресс-фактора) и индукцией вирулентности условно-патогенной микрофлоры [5, 14, 45].

Несмотря на включение аэромонады в перечень карантинных болезней РФ и на данные об относительной стабилизации эпизоотической ситуации, экономический ущерб от данной патологии в прудовом рыбоводстве остается существенным. В этой связи представляется методологически верным использование номенклатуры, производной от таксономии возбудителя (аэромонад, псевдомонад, протозоид), исключительно для обозначения специфических заболеваний, вызываемых штаммами облигатных патогенов, обладающих факторами агрессии, достаточными для преодоления иммунных барьеров здорового организма [46]. Следует учитывать высокую внутривидовую

гетерогенность возбудителей: так, подвижные аэромонады преимущественно выступают этиологическими агентами БГС как оппортунистической инфекции, тогда как их отдельные высоковирулентные штаммы инициируют классический аэромоноз [34].

Доминирующую роль в этиологической структуре БГС играют мезофильные подвижные аэромонады. Являясь автохтонными обитателями водных биоценозов, данные микроорганизмы присутствуют в донных отложениях и в составе нормальной кишечной микробиоты рыб. Переход от комменсализма к паразитированию происходит на фоне нарушения гомеостаза макроорганизма, вызванного ухудшением гидрохимического режима (гипоксия, накопление азотистых соединений, колебания pH), термическим стрессом или травматизацией покровов [6]. Было показано, что температурно-зависимая регуляция вирулентности происходит посредством нескольких механизмов, причем максимальная экспрессия факторов вирулентности часто наблюдается при температуре 20-25 °С (диапазон, характерный для тепловодной аквакультуры), что позволяет бактериям достигать пика вирулентности при инфицировании [47, 48]. Колебания температуры значительно влияют на метаболическую активность и скорость роста бактерий, модулируя как прямую продукцию факторов вирулентности, так и способность бактерий переносить воздействие стрессовых явлений при попадании в организм хозяина [2].

Традиционно инфекционный процесс рассматривается как бинарное взаимодействие патогена с восприимчивым макроорганизмом. Однако в современных исследованиях этиологии бактериозов рыб акцент смещается на изучение микробных ассоциаций. Установлено, что при БГС преобладают полимикробные сообщества грамотрицательных бактерий [45]. Наряду с подвижными аэромонадами, выступающими в роли первичных или вторичных агентов, часто идентифицируются представители родов *Pseudomonas*, *Shewanella*, *Moraxella*, *Acinetobacter*, *Plesiomonas*, *Flavobacterium*. Клинико-морфологические проявления, вызываемые данными ассоциациями, характеризуются значительной вариабельностью – от локальных язвенных поражений до генерализованного сепсиса с асцитом и экзофтальмией. Патогенетический синергизм в таких сообществах может реализовываться через механизмы «чувства кворума», способствующие координации экспрессии факторов вирулентности и формированию биопленок [44]. Послед-

ние существенно повышают резистентность микроорганизмов-ассоциантов к факторам иммунной защиты хозяина и антибактериальным препаратам, что осложняет терапию и определение первичного этиологического агента [49].

Таким образом, этиология БГС носит мультифакторный характер, где ключевым звеном является дисбаланс в системе «паразит-хозяин-среда», приводящий к активации патогенного потенциала убиквитарных аэромонад и формированию вирулентных полимикробных комплексов.

### ПРОФИЛАКТИКА И ЛЕЧЕНИЕ БАКТЕРИАЛЬНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ, ВЫЗЫВАЕМЫХ АЭРОМОНАДАМИ

Для успешной борьбы с бактериальными заболеваниями объектов аквакультуры, вызываемыми бактериями рода *Aeromonas*, необходимо дальнейшее углубление фундаментальных знаний о взаимодействии в системе «патоген-хозяин». В настоящее время контроль аэромоноза (БГС) рыб, помимо обязательного проведения ветеринарно-санитарных и рыбоводно-мелиоративных мероприятий, базируется на трех основных направлениях: иммунопрофилактика, фаготерапия и химиотерапия. В настоящий момент эффективная профилактика заболеваний требует внедрения надежных протоколов биобезопасности, включая строгий карантин рыбопосадочного материала, дезинфекцию оборудования, а также – применение УФ-облучения при водоподготовке [50].

Вакцинация является одним из наиболее проблемных направлений профилактики аэромоноза. Несмотря на то, что принципиальную возможность иммунизации рыб против подвижных аэромонад показал ещё Шаперклаус в середине прошлого века (получивший в экспериментальных условиях индекс защиты около 67%) [41], работы по разработке универсальной вакцины ведутся до сих пор. Ключевой проблемой создания вакцин против подвижных аэромонад является их значительная антигенная гетерогенность, не позволяющая создать вакцину, обеспечивающую кросс-защитную иммунность [52, 53]. Наиболее ранние моновалентные вакцины демонстрировали определенную эффективность при заражении штаммами-продуцентами вакцины (*RPS* – относительный процент выживших, в разных экспериментах колеблется от 100 до 43%), но не защищали рыб при заражении гетерологичными штаммами [54]. Аналогичные проблемы продемонстрировали и молекулярные антигены –

гемолизины и липополисахариды [51, 55]. Несколько лучшие результаты (RPS до 75%) были получены при использовании поливалентных биопрепаратов, изготовленных на основе нескольких генетически разнородных штаммов [56]. Таким образом, ранние результаты указывают на необходимость производства вакцины фактически для каждого водоема, что на практике не представляется возможным.

Проблема была близка к решению, когда из цитоплазмы высоковирулентного штамма *A. sobria* 77-18 был выделен белок массой около 67 кДа, обладающий выраженными иммуногенными свойствами. Его внутрибрюшинное инъецирование карпам защищает их как от заражения штаммом-продуцентом, так и от гетерологичных штаммов подвижных аэромонад [10]. Успешно прошли испытания как инъекционной вакцины ВЮС-2, так и фармолвакцины на основе очищенного корпускулярного антигена из *A. sobria* 77-18 [57]. Также многообещающие результаты были получены при применении иммерсионной вакцины против аэромонады, состоящей из инактивированных штаммов *A. salmonicida* и *A. hydrophila* для кумжи (*Salmo trutta*) [46]. Тем не менее, несмотря на успешно завершённый цикл научно-исследовательских работ, коммерческий препарат на рынок не поступил. Многообещающую эффективность демонстрирует создание пероральных вакцин, содержащих белки внешней мембраны (OMP), которые инкапсулированы в биоразлагаемые полимеры (такие как полимолочная кислота (PLA), полимолочно-гликолевая кислота (PLGA) и хитозан). Такая форма обеспечивает устойчивое высвобождение антигена и его усиленное поглощение антигенпрезентирующими клетками [58].

Другим важным направлением является терапия бактериофагами, которая, возможно, при дальнейшем развитии будет представлять собой некоторую альтернативу антибиотикам. В настоящий момент выделены фаги, эффективные против широкого спектра бактериальных патогенов рыб, таких как представители родов *Vibrio*, *Aeromonas* и *Flavobacterium* [59]. Повышение стабильности и эффективности фагов, с помощью методов микрокапсулирования и интеграции с технологией CRISPR-Cas9, позволяет осуществлять целенаправленный контроль над патогенами [60].

Наиболее надежным способом контроля аэромонады (бактериальной геморрагической септицемии), в условиях аквакультуры РФ, является химиотерапия. Ее основную

проблему составляют появление и распространение антибиотикорезистентных штаммов подвижных аэромонад [61]. В частности, отмечено развитие устойчивости к наиболее широко применяемому в рыбоводстве РФ антибиотику – ципрофлоксацину. Согласно нашим данным, по состоянию на 2006 г., число резистентных к нему представителей рода *Aeromonas* составляло 9,5% [62], а в 2014 г. уже 10,8% [63]. Исследователями из Китая было установлено, что от 88,9% до 99% клинических и экологических изолятов демонстрируют резистентность к ампициллину и амоксициллину, а 77-81% – к окситетрациклину [64]. Значения индекса множественной лекарственной устойчивости (MAR) выше 0,2, что указывает на то, что резистентность к нескольким классам антибиотиков обнаруживается у 74,7-99% изолятов, при этом, от 26,7% до 44% из них классифицируются как штаммы с множественной лекарственной устойчивостью (МЛУ) [65]. Согласно данным метаанализа, среди аэромонад к наиболее распространенным генам резистентности относятся *mcr-3* (20% резистентность к колистину), *floR* (13,3% резистентность к флорфениколу), а также *qnrS* (резистентности к хинолонам), *sul1*, *sul2* (резистентности к сульфаниламидам) – по 13,3%.

Указанные факторы диктуют необходимость систематического мониторинга антибиотикорезистентности, результаты которого должны стать базисом для разработки и внедрения в отечественную аквакультуру новых антибактериальных средств. Формируемая номенклатура препаратов должна включать средства «первой линии», препараты выбора и резерва, а протоколы лечения предусматривать их своевременную ротацию. Кроме того, требуется установление релевантных пограничных значений минимально пограничных концентраций *in vitro* для основных групп антибиотиков. Следует также отметить критическую недостаточность и фрагментарность имеющихся данных о фармакокинетических параметрах даже ключевых отраслевых препаратов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенный анализ литературы свидетельствует о том, что проблема аэромонады сохраняет высокую актуальность для современной аквакультуры и далека от окончательного разрешения. Несмотря на обширные данные об этиологии заболевания, высокая пластичность генома *Aeromonas*, сложная таксономия и способность бактерий формировать устойчивые полимикробные

сообщества создают серьезные трудности для диагностики и лечения.

Традиционные методы борьбы, основанные на применении антибиотиков, теряют эффективность ввиду глобального распространения штаммов с множественной лекарственной устойчивостью. В связи с этим, перспективы преодоления эпизоотических угроз связаны с переходом на новый технологический уровень: внедрением молекулярно-генетических методов мониторинга, переходом от описательной к предиктивной ихтиопатологии, внедрением современных протоколов химиотерапии. В дальнейшем арсенал средств контроля, возможно, дополнится эффективными средствами иммунопрофилактики и фаготерапии. Интеграция фундаментальных научных исследований с практическими мерами биобезопасности является необходимым условием для повышения рентабельности рыбоводства и обеспечения продовольственной безопасности.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Вклад в работу авторов: **Д.Л. Никифоров-Никишин** – идея статьи, подготовка статьи, **К.В. Гаврилин** – идея статьи, подготовка статьи, **Н.И. Кочетков** – анализ литературы, написание статьи, **В.М. Гаффарова** – подготовка статьи, **Н.С. Гладыш** – подготовка статьи, **П.С. Гречишкина** – подготовка статьи.

The authors declare that there is no conflict of interest. Contributions to the work of the authors: **D.L. Nikiforov-Nikishin** – article idea, article preparation, **K.V. Gavrilin** – article concept, article preparation, **N.I. Kochetkov** – literature review, article writing, **V.M. Gaffarova** – article preparation, **N.S. Gladyshev** – article preparation, **P.S. Grechishkina** – article preparation.

## ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ/ LITERATURE AND SOURCES

1. Колончин К.В. Рыбохозяйственная наука – ключевое звено для достижения целей технологического суверенитета и обеспечения продовольственной безопасности России. Труды ВНИРО. 2025. Т. 200. No. 7. С. 7-21. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2025-200-7-21>.
1. Kolonchin K.V. 2025 Fisheries science is a key link in achieving the goals of technological sovereignty and ensuring food security for Russia. Trudy VNIRO. Vol. 200. No. 7. Pp. 7-21. (In Russ.)
2. Abdella B., Shokrak N.M., Abozahra N.A., Elshamy Y.M., Kadira H.I., Mohamed R.A. Aquaculture and *Aeromonas hydrophila*: a complex interplay of environmental factors and virulence // Aquaculture International. 2024. Vol. 32. No 6. P. 7671-7681. <https://doi.org/10.1007/s10499-024-01535-y>
3. Nokhwal A., Vaid R.K., Anand T., Verma R., Gulati R. *Aeromonas* Species Diversity, Virulence Characteristics, and Antimicrobial Susceptibility Patterns in Village Freshwater Aquaculture Ponds in North India // Antibiotics. 2025. Vol. 14. No 3. P. 294. <https://doi.org/10.3390/antibiotics14030294>
4. Majeed S., De Silva L.A.D.S., Kumarage P.M., Heo G.J. Occurrence of potential virulence determinants in *Aeromonas* spp. isolated from different aquatic environments // Journal of Applied Microbiology. 2023. Vol. 134. No 3. P. 1xad031. <https://doi.org/10.1093/jambio/1xad031>
5. Головина Н.А., Стрелков Ю.А., Воронин В.Н., Головин П.П., Евдокимова Е.Б., Юхименко Л.Н. Ихтиопатология. – М.: Мир. 2003. 448 с.
5. Golovina N.A., Strelkov Yu.A., Voronin V.N., Golovin P.P., Evdokimova E.B., Yukhimenko L.N. 2003. Ichthyopathology. – М.: Mir. 448 p. (In Russ.)
6. Басанкина В.М. Формы течения бактериальной геморрагической септицемии рыб в рыбохозяйственной отрасли регионов Северного Кавказа // Ветеринария Кубани. 2020. No 1. С. 26-29. <https://doi.org/10+A3:A54.33861/2071-8020-2020-1-26-29>
6. Basankina V.M. 2020. Forms of the course of bacterial hemorrhagic septicemia of fish in fish farming enterprises of the regions of the Northern Caucasus // Veterinariya Kubani. No. 1. Pp. 26-29. <https://doi.org/10.33861/2071-8020-2020-1-26-29>. (In Russ.)
7. Ленченко С.О., Субботина Ю.М. Диагностика и профилактика аэромоназа в рыбоводных хозяйствах // Аграрная наука. 2022. No 2. С. 11-14. DOI: 10.32634/0869-8155-2022-356-2-11-14
7. Lenchenko S.O., Subbotina Yu.M. 2022. Diagnostics and prevention of aeromonosis in fish farms // Agrarian Science. No. 2. Pp. 11-14. <https://doi.org/10.32634/0869-8155-2022-356-2-11-14>. (In Russ.)
8. Обухова О.В., Ларцева Л.В. Галотолерантность аэромонад, выделенных из воды и судака (*Sander lucioperca*) в дельте р. Волги // Гигиена и санитария. 2017. Т. 96. No 3. С. 240-242. DOI: 10.18821/0016-9900-2017-96-3-240-242
8. Obukhova O.V., Lartseva L.V. 2017. Halotolerance of aeromonads isolated from water and pike perch (*Sander lucioperca*) in the Volga delta // Hygiene and Sanitation. Vol. 96. No. 3. Pp. 240-242. <https://doi.org/10.18821/0016-9900-2017-96-3-240-242>. (In Russ.)
9. Завьялова Е.А., Дрошнев А.Е., Булина К.Ю., Карпова М.А. Мониторинг эпизоотической ситуации по болезням рыб: факты и перспективы // Труды Всероссийского НИИ экспериментальной ветеринарии имени Я.Р. Коваленко. 2018. Т. 80. No 1. С. 182-189.
9. Zavyalova E.A., Droshnev A.E., Bulina K.Yu., Karpova M.A. 2018. Monitoring of the epizootic situation on fish diseases: facts and prospects // Proceedings of the All-Russian Research Institute of Experimental Veterinary Medicine named after Ya.R. Kovalenko. Vol. 80. No. 1. Pp. 182-189. (In Russ.)
10. Юхименко Л.Н., Гусева Н.В., Койдан Г.С. Иммунопрофилактика аэромоназа рыб // Тез. докл. I конгр. ихтиологов России. – Астрахань. 1997. С. 399.

10. Yukhimenko L.N., Guseva N.V., Koidan G.S. 1997. Immunoprophylaxis of fish aeromonosis // Abstracts of the I Congress of Ichthyologists of Russia. – Astrakhan. P. 399. (In Russ.)
11. Илюшина П.С., Перетоккина Е.И., Головачева Н.А., Бычкова Л.И. Аэромоноз карпа как следствие алиментарных заболеваний (этиология, патогенез, диагностика и меры борьбы) // Тенденции развития науки и образования. 2022. No 86-5. С. 152-156. DOI: 10.18411/trnio-06-2022-237
11. Ilyushina P.S., Peretokina E.I., Golovacheva N.A., Bychkova L.I. 2022. Aeromonosis of carp as a consequence of alimentary diseases (etiology, pathogenesis, diagnostics and control measures) // Trends in the development of science and education. No. 86-5. Pp. 152-156. <https://doi.org/10.18411/trnio-06-2022-237>. (In Russ.)
12. Юхименко Л.Н., Бычкова Л.И., Дружинина А.А. Возбудители бактериальной геморрагической септицемии (БГС) рыб, микрофлора воды и комбикормов, имеющая эпидемиологическое значение // Дальневосточный журнал инфекционной патологии. 2015. No 26. С. 43-46.
12. Yukhimenko L.N., Bychkova L.I., Druzhinina A.A. 2015. Pathogens of bacterial hemorrhagic septicemia (BHS) of fish, microflora of water and compound feeds having epidemiological significance // Far Eastern Journal of Infectious Pathology. No. 26. Pp. 43-46. (In Russ.)
13. Романова Н.Н., Мышкин А.В., Щелкунова Ю.П., Токарева С.Б., Сехина О.В., Кудинов П.В. Оценка эффективности применения комплекса антибактериальных препаратов для лечения бактериальной геморрагической септицемии у рыб // Труды ВНИРО. 2023. Т. 194. С. 165-175. DOI: <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-194-165-175>
13. Romanova N.N., Myshkin A.V., Shchelkunova Yu.P., Tokareva S.B., Sekhina O.V., Kudinov P.V. 2023. Evaluation of the effectiveness of the use of a complex of antibacterial drugs for the treatment of bacterial hemorrhagic septicemia in carp // Trudy VNIRO. Vol. 194. Pp. 165-175. <https://doi.org/10.36038/2307-3497-2023-194-165-175>. (In Russ.)
14. Юхименко Л.Н., Токарева С.Б. Бактериальные болезни рыб и методы их профилактики // Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры: Сборник научных трудов Филиала по пресноводному рыбному хозяйству ФГБНУ «ВНИРО» («ВНИИПРХ»). – Астрахань: Индивидуальный предприниматель Сорокин Роман Васильевич (Издатель: Сорокин Роман Васильевич), 2022. – С. 152-162.
14. Yukhimenko L.N., Tokareva S.B. 2022. Bacterial fish diseases and methods of their prevention // Actual issues of freshwater aquaculture: Collection of scientific papers of the Branch for freshwater fisheries of FSBSI «VNIRO» («VNIIPRH»). – Astrakhan: Individual entrepreneur Sorokin Roman Vasilievich. Pp. 152-162. (In Russ.)
15. Seidler R.J., Allen D.A., Lokman M., Colwell R.R., Joseph S.W., Daily O.P. Isolation, enumeration and characterization of *Aeromonas* from polluted waters encountered in diving operations // Appl. Environment. Microbiol. 1980. Vol. 39. No 5. P. 1010-1018. <https://doi.org/10.1128/aem.39.5.1010-1018.1980>
16. Kimura T., Yoshimizi M., Ezura Y., Kamei Y. An antiviral agent (46NW – O4A) produced by *Pseudomonas* sp. and activity against fish viruses // Aquacult. Anim. Health. 1990. Vol. 2. No 1. P. 12-20. [https://doi.org/10.1577/1548-8667\(1990\)002%3C0012:aaarbp%3E2.3.co;2](https://doi.org/10.1577/1548-8667(1990)002%3C0012:aaarbp%3E2.3.co;2)
17. Компанец Э.В., Исаева Н.М., Балахнин И.А. Бактерии рода *Aeromonas* и их роль в аквакультуре // Микробиология. 1992. Т. 54. No 4. С. 89-99.
17. Kompaneets E.V., Isaeva N.M., Balakhnin I.A. 1992. Bacteria of the genus *Aeromonas* and their role in aquaculture // Microbiology. Vol. 54. No. 4. Pp. 89-99. (In Russ.)
18. Schubert R.H.W. Genus *Aeromonas* // Bergey's manual of determinative bacteriology. – Baltimore. 1974. P. 345-348.
19. Popoff M., Veron M. A taxonomic study of the *Aeromonas hydrophila*-punctata group // General Microbiology. 1976. Vol. 94. P. 11-22. <https://doi.org/10.1099/00221287-94-1-11>
20. Vasquez I., Hossain A., Gnanagobal H., Valderrama K., Campbell B., Ness M., Charette S.J., Gamperl A.K., Cipriano R., Segovia C., Santander J. Comparative Genomics of Typical and Atypical *Aeromonas salmonicida* Complete Genomes Revealed New Insights into Pathogenesis Evolution // Microorganisms. 2022. Vol. 10. No 1. P. 189. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10010189>
21. Ran C., Qin C., Xie M., Zhang J., Li J., Xie Y., Zhou Z. *Aeromonas veronii* and aerolysin are important for the pathogenesis of motile aeromonad septicemia in cyprinid fish // Environmental microbiology. 2018. Vol. 20. No 9. P. 3442-3456. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14390>
22. Semwal A., Kumar A., Kumar N. A review on pathogenicity of *Aeromonas hydrophila* and their mitigation through medicinal herbs in aquaculture // Heliyon. 2023. Vol. 9. No 3. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2023.e14088>
23. Patil H.J., Benet-Perelberg A., Naor A., Smirnov M., Ofek T., Nasser A., Cytryn E. Evidence of increased antibiotic resistance in phylogenetically-diverse *Aeromonas* isolates from semi-intensive fish ponds treated with antibiotics // Frontiers in microbiology. 2016. Vol. 7. P. 1875.
24. Nagar V., Ansari F., Vaiyapuri M., Joseph T.C. Virulent and multidrug-resistant *Aeromonas* in aquatic environments of Kerala, India: potential risks to fish and humans // Brazilian Journal of Microbiology. 2025. Vol. 56. No 1. P. 303-311. <https://doi.org/10.1007/s42770-024-01601-w>
25. Thompson C.C., Vidal L., Salazar V., Swings J., Thompson F.L. Microbial genomic taxonomy // Trends in the systematics of bacteria and fungi. 2021. P. 168-178. <https://doi.org/10.1079/9781789244984.0168>
26. Sakurai A., Suzuki M., Hayashi K., Doi Y. Taxonomic classification of genus *Aeromonas* using open reading frame-based binarized structure network analysis // Fujita medical journal. 2024. Vol. 10. No 1. P. 8-15. <https://doi.org/10.20407/fmj.2023-007>
27. Riesco R., Trujillo M.E. Update on the proposed minimal standards for the use of genome data for the taxonomy of prokaryotes // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 2024.

- Vol. 74. No 3. P. 006300. <https://doi.org/10.1099/ijsem.0.006300>
28. Fernández-Bravo A., Figueras M.J. An update on the genus *Aeromonas*: taxonomy, epidemiology, and pathogenicity // *Microorganisms*. 2020. Vol. 8. No 1. P. 129. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8010129>
  29. Li T., Raza S.H.A., Yang B., Sun Y., Wang G., Sun W., Shan X. *Aeromonas veronii* infection in commercial freshwater fish: a potential threat to public health // *Animals*. 2020. Vol. 10. No 4. P. 608. <https://doi.org/10.3390/ani10040608>
  30. Ninh D.T., Le D.V., Van K.V., Huong Giang N.T., Dang L.T., Hoai T.D. Prevalence, virulence gene distribution and alarming the multidrug resistance of *Aeromonas hydrophila* associated with disease outbreaks in freshwater aquaculture // *Antibiotics*. 2021. Vol. 10. No 5. P. 532. <https://doi.org/10.3390/antibiotics10050532>
  31. Xue M., Xiao Z., Li Y., Jiang N., Liu W., Meng Y., Zhou Y. Isolation, identification and characteristics of *Aeromonas caviae* from diseased largemouth bass (*Micropterus salmoides*) // *Fishes*. 2022. Vol. 7. No 3. P. 119. <https://doi.org/10.3390/fishes7030119>
  32. Abd El Tawab A.A., Maarouf A.A., El Hofy F.I., El Mougry E.E. Detection of some virulence genes in *A. hydrophila* and *A. caviae* isolated from fresh water fishes at Qalubia Governorate // *Benha Veterinary Medical Journal*. 2017. Vol. 33. No 2. P. 489-503. <https://doi.org/10.21608/bvmj.2017.30598>
  33. Chuang H.C., Ho Y.H., Lay C.J., Wang L.S., Tsai Y.S., Tsai C.C. Different clinical characteristics among *Aeromonas hydrophila*, *Aeromonas veronii* biovar *sobria* and *Aeromonas caviae* monomicrobial bacteremia // *Journal of Korean medical science*. 2011. Vol. 26. No 11. P. 1415. <https://doi.org/10.3346/jkms.2011.26.11.1415>
  34. Юхименко Л.Н., Дружинина А.А., Токарева С.Б., Кукин М.С., Бычкова Л.И. Методы диагностики и идентификации бактерий-возбудителей болезней рыб // *Вопросы рыбного хозяйства Беларуси*. 2022. No 34. С. 301-311.
  34. Yukhimenko L.N., Druzhinina A.A., Tokareva S.B., Kukin M.S., Bychkova L.I. 2022. Methods of diagnostics and identification of bacteria-causative agents of fish diseases // *Issues of Fisheries of Belarus*. No. 34. Pp. 301-311. (In Russ.)
  35. Lallier R., Mittal K.R., Leblanc D., LaLonde G., Oliver G. Rapid methods for the differentiation of virulent and non-virulent *Aeromonas hydrophila* strains // *Serodiagn. and vaccines*. – Leetown. 1981. P. 119-123. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1984.tb01177.x>
  36. Mittal K.R., Lalonde G., Leblanc D., Olivier G., Lallier R. *Aeromonas hydrophila* in rainbow trout: relation between virulence and surface characteristics // *Canadian journal of microbiology*. 1980. Vol. 26. No 12. P. 1501-1503. <https://doi.org/10.1139/m80-248>
  37. Никифоров-Никишин Д.Л., Гаврилин К.В., Кочетков Н.И., Головачева Н.А. Разработка экспериментальной модели аэромоноза рыб с использованием тест-объекта *Danio rerio* // *Вестник Керченского государственного морского технологического университета*. 2024. No 2. С. 42-51.
  37. Nikiforov-Nikishin D.L., Gavrilin K.V., Kochetkov N.I., Golovacheva N.A. 2024. Development of an experimental model of fish aeromonosis using the test object *Danio rerio* // *Bulletin of the Kerch State Marine Technological University*. No. 2. Pp. 42-51. (In Russ.)
  38. Chopra A.K., Xu X.J., Ribardo D., Gonzalez M., Kuhl K., Peterson J.W., Houston C.W. The cytotoxic enterotoxin of *Aeromonas hydrophila* induces proinflammatory cytokine production and activates arachidonic acid metabolism in macrophages // *Infection and immunity*. 2000. Vol. 68. No 5. P. 2808-2818. <https://doi.org/10.1128/iai.68.5.2808-2818.2000>
  39. Bunyan I.A., Obais I.K. Genotypic detection of some virulence factors among *Aeromonas hydrophila* Isolated from *Diarrhea Cases* (Iraq) // *J. Pure Appl. Microbiol.* 2018. Vol. 12. No 1. P. 85-93. <https://doi.org/10.22207/jpam.12.1.11>
  40. Pollard D., Johnson W., Lior H., Tyler S., Rozee K. Detection of the Aerolysin gene in *Aeromonas hydrophila* by the polymerase chain reaction // *Journal of Clinical Microbiology*. 1990. Vol. 28. P. 2477-2481. <https://doi.org/10.1128/jcm.28.11.2477-2481.1990>
  41. Nikiforov-Nikishin D., Kochetkov N., Gavrilin K., Gaffarova V., Medvedev K., Smorodinskaya S., Nikiforov-Nikishin A. Dynamics of Pathomorphological and Pathophysiological Alterations in Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) During Acute *Aeromonas salmonicida* Infection // *Biology*. 2025. Vol. 14. No 10. P. 1330. <https://doi.org/10.3390/biology14101330>
  42. Hamed S.B., Ranzani-Paiva M.J.T., Tachibana L., de Carla Dias D., Ishikawa C.M., Esteban M.A. Fish pathogen bacteria: Adhesion, parameters influencing virulence and interaction with host cells // *Fish & Shellfish Immunology*. 2018. Vol. 80. P. 550-562. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2018.06.053>
  43. Bhattacharyya A., Banerjee G., Chattopadhyay P. Probable role of type IV pili of *Aeromonas hydrophila* in human pathogenicity // *Pathogens*. 2024. Vol. 13. No 5. P. 365. <https://doi.org/10.3390/pathogens13050365>
  44. Talagrand-Reboul E., Jumas-Bilak E., Lamy B. The social life of *Aeromonas* through biofilm and quorum sensing systems // *Frontiers in microbiology*. 2017. Vol. 8. P. 37. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.00037>
  45. Бычкова Л.И., Юхименко Л.Н. Бактериальная геморрагическая септицемия карпа (БГС) в пресноводной аквакультуре (причины возникновения и меры борьбы) // *Рыбоводство и рыбное хозяйство*. 2013. No 12. С. 30-35.
  45. Bychkova L.I., Yukhimenko L.N. 2013. Bacterial hemorrhagic septicemia of carp (BHS) in freshwater aquaculture (causes of occurrence and control measures) // *Fish breeding and fisheries*. No. 12. Pp. 30-35. (In Russ.)
  46. Ткаченко Г.М., Иоанна Г. Метаболические изменения в мышечной ткани кумжи (*Salmo trutta m. fario*), иммунизированной вакциной против аэромоноза // *Научные труды Дальрыбвтуза*. 2018. Т. 44. No 1. С. 34-39.
  46. Tkachenko G.M., Ioanna G. 2018. Metabolic changes in the muscle tissue of brown trout (*Salmo trutta*

- m. fario*) immunized with a vaccine against aeromonosis // Scientific Works of Dalrybvtuz. Vol. 44. No. 1. Pp. 34-39. (In Russ.)
47. Mizan M.F.R., Jahid I.K., Park S.Y., Silva J.L., Kim T.J., Myoung J., Ha S.D. Effects of temperature on biofilm formation and quorum sensing of *Aeromonas hydrophila* // Italian Journal of Food Science. 2018. Vol. 30. No 3. P. 456-466. <https://doi.org/10.5897/ajmr10.684>
  48. Yi X., Chen Y., Cai H., Wang J., Zhang Y., Zhu Z., Xu X. The temperature-dependent expression of type II secretion system controls extracellular product secretion and virulence in mesophilic *Aeromonas salmonicida* SRW-OG1 // Frontiers in Cellular and Infection Microbiology. 2022. Vol. 12. P. 945000. <https://doi.org/10.3389/fcimb.2022.945000>
  49. Swift S., Lynch M.J., Fish L., Kirke D.F., Tomás J.M., Stewart G.S., Williams P. Quorum sensing-dependent regulation and blockage of exoprotease production in *Aeromonas hydrophila* // Infection and immunity. 1999. Vol. 67. No 10. P. 5192-5199. <https://doi.org/10.1128/iai.67.10.5192-5199.1999>
  50. Scarfe A.D., Palić D. Aquaculture biosecurity: Practical approach to prevent, control, and eradicate diseases // Aquaculture health management. – Academic Press. 2020. P. 75-116. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-813359-0.00003-8>
  51. Schäperclaus W. Probleme der Karpfenimmunität gegenüber *Aeromonas punctata* und Fragen der antigenen Struktur des Bakteriums // Z Fisch NF. 1967. Vol. 15. P. 129-138.
  52. Newmann S.G. Bacterial vaccines for fish // Ann. Rev. Fish Dis. 1993. P. 145-185. [https://doi.org/10.1016/0959-8030\(93\)90033-8](https://doi.org/10.1016/0959-8030(93)90033-8)
  53. Gjerde B., Evensen Ø., Bentsen H.B., Storset A. Genetic (co) variation of vaccine injuries and innate resistance to furunculosis (*Aeromonas salmonicida*) and infectious salmon anaemia (ISA) in Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2009. Vol. 287. No 1-2. P. 52-58. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2008.10.028>
  54. Song Y., Chen S.N., Kou G.H. Agglutinating antibodies production and protection in *Anguilla japonica* inoculated with *Aeromonas hydrophila* (*A. liquefaciens*) // Fish Soc. Taiwan. 1976. No 4. P. 25-29. <https://doi.org/10.1016/j.gene.2015.04.031>
  55. Baba T., Itamura J., Izawa K., Ikeda K. Immune protection in carp, *Cyprinus carpio* after immunization with *Aeromonas hydrophila* crude lipopolysaccharide // Fish diseases. 1988. Vol. 11. No 2. P. 237-244. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2761.1988.tb00544.x>
  56. Karunasagar I., Ali A., Otta S.K. Immunization with bacterial antigens infection with motile *Aeromonads* // Fish vaccinology. – Kargen: Dev. Biol. Stand. 1997. Vol. 90. P. 135-141. [https://doi.org/10.1007/978-94-007-4884-2\\_4](https://doi.org/10.1007/978-94-007-4884-2_4)
  57. Гаврилин К.В. Методы специфической и неспецифической иммунопрофилактики бактериальной геморрагической септицемии (аэромоноза) карпа (*Cyprinus carpio* L.): дис. ... канд. биол. наук. – М.: ВНИИПРХ. 2004. 151 с.
  58. Gavrillin K.V. 2004. Methods of specific and nonspecific immunoprophylaxis of bacterial hemorrhagic septicemia (*aeromonosis*) of carp (*Cyprinus carpio* L.): Dis. ... Cand. Biol. Sci. – M.: VNIIPRH. 151 p. (In Russ.)
  59. Harshitha M., Nayak A., Disha S., Akshath U.S., Dubey S., Munang'andu H.M., Maiti B. Nanovaccines to combat *Aeromonas hydrophila* infections in warm-water aquaculture: Opportunities and challenges // Vaccines. 2023. Vol. 11. No 10. P. 1555. <https://doi.org/10.3390/vaccines11101555>
  60. Üstündağ M. Phage Therapy in Aquaculture: Applications, Efficacy and Challenges // MEMBA Su Bilimleri Dergisi. 2025. Vol. 11. No 2. P. 182-200. <https://doi.org/10.58626/memba.1728310>
  61. Feng J., Ma Y., Zhang D., Wang Y. High-Efficiency Genome Editing in Naturally Isolated *Aeromonas hydrophila* and *Edwardsiella piscicida* Using the CRISPR-Cas9 System // Biotechnology and Bioengineering. 2025. Vol. 122. No 3. P. 606-614. <https://doi.org/10.1002/bit.28889>
  62. Катаева Л.В., Степанова Т.Ф., Посоюзных О.В., Таушланова В.В., Карпукхина Н.Ф., Колотова О.Н., Бычкова Л.А. К вопросу распространения бактерий рода *Aeromonas* в объектах окружающей среды и клиническом материале // Здоровье населения и среда обитания. 2018. No 6 (303). С. 54-57. DOI: 10.35627/2219-5238/2019-303-6-54-57
  63. Kataeva L.V., Stepanova T.F., Posoyuznykh O.V., Tashlanova V.V., Karpukhina N.F., Kolotova O.N., Bychkova L.A. 2018. On the issue of the distribution of bacteria of the genus *Aeromonas* in environmental objects and clinical material // Public Health and Life Environment. No. 6 (303). Pp. 54-57. <https://doi.org/10.35627/2219-5238/2018-303-6-54-57>. (In Russ.)
  64. Гаврилин К.В. Уровень чувствительности возбудителей бактериальных болезней рыб к антибактериальным препаратам // Ветеринарная патология. 2008. No 3. С. 91-94.
  65. Gavrillin K.V. 2008. Level of sensitivity of bacterial fish pathogens to antibacterial drugs // Veterinary Pathology. No. 3. Pp. 91-94. (In Russ.)
  66. Гаврилин К.В. Результаты мониторинга антибиотикорезистентности основных групп иктиопатогенных бактерий за 2014 год // Российский ветеринарный журнал. Сельскохозяйственные животные. 2014. No 4. С. 14-15.
  67. Gavrillin K.V. 2014. Results of monitoring antibiotic resistance of the main groups of ichthyopathogenic bacteria for 2014 // Russian Veterinary Journal. Farm animals. No. 4. Pp. 14-15. (In Russ.)
  68. Yu Z., Oh Y., Kim S., Han K., Srikulnath K., Li Q., Lee H.S. Multilocus sequence typing and antibiotic resistance of *Aeromonas* isolated from freshwater fish in Hebei Province // PLoS ONE. 2024. Vol. 19. No 3. P. e0298745. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0298745>
  69. Jeamsripong S., Odoi J.O., Shahi M.K., Anuntawirun S., Roongrojmongkhon N., Thiptara A. Global spread and antimicrobial resistance of *Aeromonas hydrophila* in aquatic food animals: a systematic review and meta-analysis // Scientific Reports. 2025. Vol. 15. No 1. P. 28441. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-14498-8>

Материал поступил в редакцию / Received 12.12.2025  
 Принят к публикации / Accepted for publication 12.01.2026