

## ДИАГНОСТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ МАССОВОЙ ГИБЕЛИ РЫБ В ХОЗЯЙСТВАХ АКВАКУЛЬТУРЫ СЕВЕРО-ЗАПАДНОГО РЕГИОНА И СТРАТЕГИЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ДЕТЕКЦИИ

**Костромин Е. А.** — канд. биол. наук, доц. каф. аквакультуры и болезней рыб (0000-0002-1242-8392);  
**Племяшов К. В.** — д-р ветеринар. наук, проф., член-корр. РАН, ректор (ORCID 0000-0002-3658-5886);  
**Крутикова А. А.\*** — канд. биол. наук, доц. каф. генетических и репродуктивных биотехнологий (ORCID 0000-0003-2561-145x).

ФГБОУ ВО «Санкт-Петербургский государственный университет ветеринарной медицины».

\*anntim2575@mail.ru.

**Ключевые слова:** аквакультура, болезни рыб, лактококкоз, фурункулёз, йерсиниоз, флавобактериоз, псевдомоноз, ПЦР-диагностика, Северо-Западный регион.

**Key words:** aquaculture, fish diseases, lactococcosis, furunculosis, yersiniosis, flavobacteriosis, pseudomonosis, PCR diagnostics, North-Western region.

Поступила: 15.02.2026

Принята к публикации: 11.06.2026

Принята к печати / Accepted: 25.06.2026



**РЕФЕРАТ.** Лососеводство и рыбоводство Северо-Западного федерального округа (СЗФО) обеспечивают более 70 % российского производства товарной форели и значительную долю продукции из сиговых рыб и осетровых. К наиболее распространённым вирусным патогенам Северо-Западного региона традиционно относят возбудителей инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHN), вирусной геморрагической септицемии (VHS) и инфекционного некроза поджелудочной железы (IPN). Обследованием были охвачены рыбоводческие хозяйства в Ленинградской области (садковые и бассейновые), в Республике Карелия (садковые на озёрах и реках) и в Новгородской области (проточные бассейны). Работа велась в 2021—2025 гг.; отбор материала приурочивали к периодам зарегистрированной гибели рыбы с потерей поголовья не менее 10 % за 7 суток. Были исследованы представители радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*), атлантического лосося (*Salmo salar*), сига (*Coregonus lavaretus*) и прочие. Выборки включали разновозрастные группы — от молоди массой 1—5 г до товарной рыбы. *Renibacterium salmoninarum*, мотильные аэромонады комплекса *Aeromonas hydrophila*, а также вирусные агенты IHN, VHS и IPN, оказались не связаны с эпизоотической ситуацией, зафиксированной нами при обследовании рыбоводческих хозяйств Ленинградской области, Республики Карелия и Новгородской области в 2021—2025 гг. Основными этиологически значимыми агентами массовой гибели рыбы в обследованных хозяйствах стали: *Lactococcus garvieae*, *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida*, *Yersinia ruckeri*, *Flavobacterium psychrophilum* и *Pseudomonas* spp. Совокупно эти патогены обусловили не менее 80 % зарегистрированной гибели поголовья. Работа посвящена описанию клинической картины при каждой нозологической форме, а также стратегии применения ПЦР-протоколов и молекулярным мишеням для молекулярно-генетической верификации патогена.

**ВВЕДЕНИЕ / INTRODUCTION.** Лососеводство и рыбоводство Северо-Западного федерального округа (СЗФО) обеспечивают более 70 % российского производства товарной форели и значительную долю продукции из сиговых рыб и осетровых [1]. При высокой плотности посадки, характерной для садкового и бассейнового рыбоводства, инфекционные болезни остаются одним из главных лимитирующих факторов отрасли: по различным оценкам, ежегодные потери от болезней составляют от 8 до 15 % оборота биомассы [2].

Отраслевые справочные издания, включая финское руководство по болезням лососёвых и сиговых рыб [3], а также отечественные и зарубежные монографии по ихтиопатологии [4], относят к числу наиболее опасных бактериальных агентов для данного региона прежде всего *Renibacterium*

*salmonicida* — возбудителя бактериальной болезни почек (BKD, bacterial kidney disease). Этот медленно растущий грамположительный диплобацилл формирует хронические гранулематозные поражения почек и гемопоэтической ткани и передаётся как горизонтально, так и вертикально; летальность среди лосося и форели при субклинической форме ниже, чем при острой, при этом носительство может сохраняться годами [5]. В той же группе «приоритетных» возбудителей фигурируют мотильные аэромонады комплекса *Aeromonas hydrophila/veronii/caviae*, вызывающие мотильный аэромоноз — острую геморрагическую септицемию, ассоциированную преимущественно с тепловодными видами [6].

К наиболее распространённым вирусным патогенам Северо-Западного региона традиционно

относят возбудителей инфекционного некроза гемопоэтической ткани (IHN), вирусной геморрагической септицемии (VHS) и инфекционного некроза поджелудочной железы (IPN). При этом два первых остаются в действующем перечне нотифицируемых болезней ВОЗЖ (WOAH) [8]. IPN же был исключён из этого перечня ещё в 2005 г. как повсеместно распространённая, эндемичная для лососеводческих регионов инфекция. Несмотря на это IPN продолжает регистрироваться и наносить хозяйствам экономический ущерб. Наличие IHN и VHS в ввозимом рыбопосадочном материале периодически фиксировалось российскими ветеринарными службами при пограничном контроле, поэтому задачи региональных ветеринарных служб традиционно направлены прежде всего на исключение именно этих нозологических форм.

Между тем реальная бактериологическая картина вспышек с массовой гибелью рыбы, происходящих непосредственно на фермах СЗФО, до последнего времени оставалась детально не изученной: публикуемые сведения носят преимущественно клинический или описательный характер без молекулярно-генетической верификации этиологии. Настоящая работа представляет результаты систематического диагностического мониторинга, проведённого в хозяйствах трёх субъектов Северо-Западного округа, а также молекулярно-генетический анализ локусов в геноме анализируемых патогенов, которые могут выступать в роли мишеней для ПЦР-протоколов.

**МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ / MATERIALS AND METHODS.** Обследованием были охвачены рыбоводческие хозяйства в Ленинградской области (садковые и бассейновые), в Республике Карелия (садковые на озёрах и реках) и в Новгородской области (проточные бассейны). Работа велась в 2021—2025 гг.; отбор материала приурочивали к периодам зарегистрированной гибели рыбы с потерей поголовья не менее 10 % за 7 суток. Были исследованы представители радужной форели (*Oncorhynchus mykiss*), атлантического лосося (*Salmo salar*), сига (*Coregonus lavaretus*) и прочие. Выборки включали разновозрастные группы — от молоди массой 1—5 г до товарной рыбы.

**РЕЗУЛЬТАТЫ / RESULTS.** Бактериальные патогены установлены как причина массовой гибели рыбы в большинстве обследованных хозяйств. Ни в одном случае не были выявлены *R. salmoninarum*, мотильные аэромонады (*A. hydrophila* комплекс) или вирусы IHN, VHS, IPN. Получена принципиально иная этиологическая картина, которую нельзя было предсказать на основании сложившихся региональных стереотипов.

Всего идентифицировано пять видов бактерий-возбудителей: *Lactococcus garvieae*, *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida*, *Yersinia ruckeri*, *Flavobacterium psychrophilum* и *Pseudomonas* spp. В некоторых хозяйствах зарегистрированы смешанные инфекции двумя и более агентами.

В форелеводческих хозяйствах Ленинградской

области наиболее широко представлен патоген *L. garvieae*, вызывающий лактококкоз. Клиническая картина не отличалась региональным своеобразием и полностью соответствовала описаниям из европейской литературы [9]: острая форма — экзофтальмия, геморрагии на серозных покровах, кровоизлияния в основании плавников, мутный асцит; рыба погибала в течение 24—48 ч от первых симптомов. Все вспышки пришлись на июль—август при температуре воды 17 °C и выше; при охлаждении ниже 15 °C гибель прекратилась без каких-либо терапевтических мероприятий.

При использовании ПЦР-диагностики видовую принадлежность *L. garvieae* возможно подтвердить двумя ПЦР-системами — по гену *gyrB* и по ITS (Internal Transcribed Spacer) — межгенному транскрибируемому спейсеру, расположенному между генами рибосомальной РНК. Он не кодирует белок, но транскрибируется. Ключевым свойством ITS является значимое различие между изолятами по размеру амплифицированного фрагмента, при этом он сравнительно стабилен внутри вида. Поэтому его используют как «штрихкод» для идентификации видов. Иногда дифференциация по ITS оказывается недостаточной: другие изоляты могут давать продукт той же длины, что и *L. garvieae*, однако при секвенировании гена *gyrB* исследуемых изолятов их иногда относят к *L. petauri* — таксону, недавно выделенному из группы *L. garvieae* [10]. Значимость этого разграничения для практики состоит в том, что аутогенные вакцины, производимые на основе изолятов одного вида, могут не обеспечивать защиту от другого.

Фурункулёз рыб (возбудитель *Aeromonas salmonicida* подвид *salmonicida*) по частоте встречаемости занял второе место. Болезнь фиксировали у радужной форели и атлантического лосося независимо от сезона, хотя пики смертности тяготели к весеннему и осеннему периодам. Патолого-анатомически у рыбы обнаруживали некроз почки и селезёнки, геморрагическую септицемию, а у части особей фурункулы в мускулатуре.

Для молекулярно-генетического подтверждения наличия данного возбудителя оптимальным является использование ПЦР с праймерами, специфичными к гену *varA*, кодирующему белок VarA — основной компонент поверхностного S-слоя *Aeromonas salmonicida* подвид *salmonicida*. Белок VarA образует кристаллический слой на поверхности бактерий, защищая её от фагоцитоза. Такая специфическая ПЦР используется как диагностический тест для подтверждения классической формы возбудителя фурункулёза, поскольку типичные штаммы *A. salmonicida* подвид *salmonicida* всегда несут ген *varA* и дают чёткий положительный результат. Однако иногда выделенные штаммы дают слабую или отрицательную реакцию в *varA*-ПЦР. Как показали недавние европейские исследования, эта проблема не нова: среди норвежских и чилийских изолятов доля *varA*-дефицитных штаммов при вспышках достигает 20—30

% [15]. Применение праймеров Fer3/Fer4, специфичных к гену *fstA*, позволяет верифицировать все атипичные штаммы [11], а секвенирование гена *gyrB* подтверждает их принадлежность к подвиду *salmonicida* с вероятностью > 99 %.

В летний период в хозяйствах также обнаруживается йерсиниоз (возбудитель *Y. ruckeri*). Наблюдается клиническая картина, совпадающая с классическим описанием йерсиниоза: подкожные петехии у углов рта, экзофтальмия, воспаление дистального кишечника с жёлтым серозным экссудатом. Нередко заболевание возникает у рыбы, прошедшей вакцинацию против йерсиниоза. Диагностику рекомендуется проводить с помощью ПЦР с праймерами к гену *fliR* с последующей рестрикцией продукта. В исследованиях было показано, что изоляты, относящиеся к биотипу 2, способны уклоняться от вакцинального иммунитета [12]. Известны случаи, когда у клинически здоровой рыбы *Y. ruckeri* был выявлен только методом ПЦР по селезёнке при отрицательном бактериологическом посеве из почки, что является скрытым носительством, описанным для данного вида патогенов [13].

Флавобактериоз, вызываемый *F. psychrophilum*, имеет равномерное распределение по регионам Северо-Запада. Данный патоген был обнаружен как в карельских садковых хозяйствах, так и на бассейновых предприятиях Ленинградской области. Высокая смертность молоди (у партий форели массой < 5 г она может превышать 70 % за трое суток) констатирована весной и в октябре, что соответствует оптимальному температурному диапазону для роста патогена — 15—18°C. У взрослой рыбы болезнь проявляется язвами в области хвостового стебля и спины без системной симптоматики.

Диагностировать наличие патогена *F. psychrophilum* можно с помощью ПЦР с праймерами Fp1/Fp2 к гену 16S рРНК. Все изоляты дают специфический ПЦР-продукт ~1100 п.н. Сходство 16S rRNA-последовательностей с референтными штаммами GenBank составляет 99,7—100 %. По данным сравнительной геномики, устойчивые популяции *F. psychrophilum* циркулируют в Балтийском бассейне на протяжении нескольких десятилетий [14]; с учётом этого появление патогена в хозяйствах СЗФО выглядит скорее закономерным продолжением уже идущего процесса, чем новой вспышкой.

На фоне предшествующего иммуносупрессивного воздействия в виде зимней гипоксии или высокой плотности посадки рыбы в мае практически всегда выявляется псевдомоноз (возбудитель *Pseudomonas spp.*). Микробиологические методы при идентификации изолятов *Pseudomonas spp.* показали низкую разрешающую способность, допуская двоякую интерпретацию у 6 из 8 изолятов. Такая ситуация требует видовой ПЦР по 16S rRNA. Дополнительное секвенирование итоговых продуктов позволит достоверно отнести часть изолятов к *P. fluorescens*, а часть к *P. putida*. Практически никогда выявление *Pseudomonas* не является первичной этиологической находкой —

обычно данный возбудитель присутствует в сочетании с одним из перечисленных выше патогенов.

Таким образом, диагностический алгоритм для детекции перечисленных патогенов должен основываться на двух параллельных ПЦР-форматах. Мультиплексная реакция [7] позволяет одновременно детектировать *A. salmonicida*, *F. psychrophilum* и *Y. ruckeri*; принципиальные различия в размере ампликонов исключают ошибочную интерпретацию при визуализации в агарозном геле. Параллельно проводят дуплексную ПЦР по *L. garvieae/L. petauri*. При положительном результате любой реакции требуется обязательное секвенирование по Сэнгеру. Для *Pseudomonas spp.* ПЦР рекомендуется лишь при росте флуоресцентных оксидазоположительных колоний на дифференциально-диагностических средах.

Наибольшую диагностическую сложность создают varA-отрицательные изоляты *A. salmonicida*: их выявление возможно только с применением праймеров к гену *fstA* [11], что подтверждает целесообразность включения этой ПЦР-системы в стандартный диагностический набор. Другой нетривиальный случай — дифференциация *L. garvieae* и *L. petauri*: без секвенирования гена *gyrB* эти два вида неразличимы стандартными микробиологическими методами [10].

**ОБСУЖДЕНИЕ / DISCUSSION.** Результаты настоящего исследования демонстрируют очевидное расхождение между структурой инфекционной патологии, прогнозируемой по литературным данным, и реальной эпизоотической обстановкой на рыбоводных предприятиях СЗФО в 2021—2025 гг. Ни *R. salmoninarum*, ни мотильные аэромонады, ни «классические» вирусные патогены при вспышках с массовой гибелью рыбы выявлены не были, поскольку ветеринарный надзор при ввозе рыбопосадочного материала из северных стран Европы в последние годы ориентирован на исключение именно *R. salmoninarum* и нотифицируемых вирусных агентов. С точки зрения действующей нормативной базы такая логика понятна, однако она оставляет без контроля возбудителей, не включённых в карантинные перечни. Между тем *L. garvieae* и биотип 2 *Y. ruckeri* при перемещении живой рыбы согласно ветеринарным правилам никаких специальных ограничений не требуют, хотя масштаб потерь от них в хозяйствах нередко сопоставим с потенциальными потерями от BKD.

Кроме того, диагностика на фермах СЗФО зачастую ограничивается клинической картиной и бактериологическим посевом без молекулярного подтверждения. При такой системе атипичные штаммы *A. salmonicida* с редуцированным S-слоем легко могут быть приняты за мотильных аэромонад. Патогены *L. garvieae* и *L. petauri* без *gyrB*-ПЦР неразличимы, а носительство *Y. ruckeri* вовсе не обнаруживается без ПЦР. Судя по этим данным, перечисленные бактериальные патогены, вероятно, распространены в хозяйствах шире, чем показывает текущая статистика, — без молекуляр-

ного мониторинга часть случаев попросту остаётся нераспознанной.

Зоонозный статус *L. garvieae* (документированные случаи эндокардита и бактериемии у людей, работающих с сырой рыбой [16]) добавляет к производственному ущербу ещё и санитарно-эпидемиологический аспект. В регионе с относительно коротким, но тёплым летом пиковая заболеваемость в июле–августе при температуре >17°C совпадает с периодом максимальной производственной нагрузки хозяйств, усиливая экономические последствия.

**ВЫВОДЫ / CONCLUSION.** В ходе диагностического мониторинга рыбоводных хозяйств Северо-Западного региона России установлено, что основными причинами массовой гибели рыбы в 2021—2025 гг. служили пять бактериальных агентов: *L. garvieae*, *A. salmonicida* подвид *salmonicida*,

*Y. ruckeri*, *F. psychrophilum* и *Pseudomonas spp.* Их совокупный вклад составил порядка 80 % зарегистрированной гибели рыбы, тогда как возбудители, традиционно упоминаемые в качестве «приоритетных» для данного региона (*R. salmoninarum*, мотильные аэромонады, IHN/VHS/IPN), не были выявлены ни в одном случае вспышки.

Внедрение молекулярно-генетической верификации с применением мультиплексной ПЦР, дуплексного анализа по гену *gyrB* и секвенирования по Сэнгеру обеспечит надёжную видовую идентификацию, включая атипичные *varA*-отрицательные штаммы *A. salmonicida* и дифференциацию *L. garvieae/L. petauri*. Полученные данные обосновывают пересмотр диагностических алгоритмов и профилактических программ для хозяйств СЗФО с включением в них ПЦР-мониторинга всех перечисленных патогенов.

## DIAGNOSTIC MONITORING OF MASS FISH MORTALITY IN NORTH-WESTERN RUSSIAN AQUACULTURE FARMS AND STRATEGY OF MOLECULAR GENETIC DETECTION

**Kostromin E. A.**, PhD. (Biology), Assoc. Professor, Department of Aquaculture and Fish Diseases (0000-0002-1242-8392); **Plemyashov K. V.** — D. Sc. (Veterinary Science), Professor, Corresponding Member of the Russian Academy of Sciences, Rector (ORCID 0000-0002-3658-5886); **Krutikova A. A.\*** — Ph.D. (Biology), Assoc. Professor, Department of Genetic and Reproductive Biotechnology (ORCID 0000-0003-2561-145x).

Saint Petersburg State University of Veterinary Medicine.

\* anntim2575@mail.ru.

**ABSTRACT.** Salmon farming and fish farming in the Northwestern Federal District (NWFD) account for over 70 % of Russia's commercial trout production and a significant share of whitefish and sturgeon products. The most common viral pathogens in the Northwestern region traditionally include infectious hematopoietic necrosis (IHN), viral hemorrhagic septicemia (VHS), and infectious pancreatic necrosis (IPN). The survey covered fish farms in the Leningrad Region (cage and tank farms), the Republic of Karelia (cage farms on lakes and rivers), and the Novgorod Region (flow-through farms). The study was conducted from 2021 to 2025; sample collection was timed to coincide with periods of recorded fish mortality with at least a 10% loss in 7 days. Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), Atlantic salmon (*Salmo salar*), whitefish (*Coregonus lavaretus*), and other species were studied. Samples included groups of various ages, from juveniles weighing 1–5 g to commercial fish. *Renibacterium salmoninarum*, motile aeromonads of the *Aeromonas hydrophila* complex, as well as viral agents IHN, VHS, and IPN, were not associated with the epizootic situation we recorded during our survey of fish farms in the Leningrad Region, the Republic of Karelia, and the Novgorod Region in 2021—2025. The main etiologically significant agents of mass fish mortality in the surveyed farms were: *Lactococcus garvieae*, *Aeromonas salmonicida* subsp. *salmonicida*, *Yersinia ruckeri*, *Flavobacterium psychrophilum*, and *Pseudomonas spp.* Collectively, these pathogens accounted for at least 80 % of the recorded livestock mortality. This paper describes the clinical presentation for each disease entity, as well as strategies for using PCR protocols and molecular targets for molecular genetic verification of the pathogen.

## СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Воронин В. Н. Болезни лососевых и сиговых рыб при садковом выращивании в условиях Северо-Запада России: лекционный курс. — СПб.: СПбГУВМ, 2021. — 158 с.
2. Austin B., Austin D. A. Bacterial Fish Pathogens: Disease of Farmed and Wild Fish. 6th ed. — Cham: Springer, 2016. — 732 p. DOI: 10.1007/978-3-319-32674-0.
3. Wiklund T., Bylund G. Diseases of Salmonid and Coregonid Fish in Intensive Culture. — Helsinki: Finnish Game and Fisheries Research Institute, 1997. — 210 p.
4. Evenden A. J., Grayson T. H., Gilpin M. L., Munn C. B.

## REFERENCES

1. Voronin V. N. Diseases of salmonid and coregonid fish in cage culture in the North-West of Russia: lecture course. — Saint-Petersburg: SPbGUVIM, 2021. — 158 p. [In Russian].
2. Austin B., Austin D. A. Bacterial Fish Pathogens: Disease of Farmed and Wild Fish. 6th ed. — Cham: Springer, 2016. — 732 p. DOI: 10.1007/978-3-319-32674-0.
3. Wiklund T., Bylund G. Diseases of Salmonid and Coregonid Fish in Intensive Culture. — Helsinki: Finnish Game and Fisheries Research Institute, 1997. — 210 p.
4. Evenden A. J., Grayson T. H., Gilpin M. L., Munn C. B.

- Renibacterium salmoninarum and bacterial kidney disease — the unfinished jigsaw // Annu. Rev. Fish Dis. — 1993. — Vol. 3. — P. 87–104.
5. Olymon K., Yadav M., Teronpi V., Kumar A. Unravelling the genomic secrets of bacterial fish pathogens: a roadmap to aquaculture sustainability // Mol. Biol. Rep. — 2024. — Vol. 51. — Art. 364. DOI: 10.1007/s11033-024-09331-w.
6. Ninh D. T., Le D. et al. 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. — Art. 532. DOI: 10.3390/antibiotics10050532.
7. Del Cerro A., Marquez I., Guijarro J. A. Simultaneous detection of *Aeromonas salmonicida*, *Flavobacterium psychrophilum*, and *Yersinia ruckeri*, three major fish pathogens, by multiplex PCR // Appl. Environ. Microbiol. — 2002. — Vol. 68, No. 10. — P. 5177–5180. DOI: 10.1128/AEM.68.10.5177-5180.2002.
8. WOA. Aquatic Animal Health Code, 25th ed., Chapters 10.6 (Infection with infectious haematopoietic necrosis virus) and 10.10 (Infection with viral haemorrhagic septicaemia virus). — Paris: WOA, 2023. URL: <https://www.woah.org>.
9. Meyburgh C. M., Bragg R. R., Boucher C. E. *Lactococcus garvieae*: an emerging bacterial pathogen of fish // Dis. Aquat. Org. — 2017. — Vol. 123. — P. 67–79. DOI: 10.3354/dao03083.
10. González-Martín D., Ubieto M. et al. Comparative molecular and antimicrobial analysis of *Lactococcus garvieae* and *Lactococcus petauri* from marine and freshwater fish farms in the Mediterranean // Animals. — 2026. — Vol. 16, No. 2. — Art. 277. DOI: 10.3390/ani16020277.
11. Beaz-Hidalgo R., Magi G. E. et al. Development of a PCR protocol for the detection of *Aeromonas salmonicida* in fish by amplification of the *fstA* (ferric siderophore receptor) gene // Vet. Microbiol. — 2008. — Vol. 128. — P. 386–394. DOI: 10.1016/j.vetmic.2007.10.004.
12. Kumar G., Menanteau-Ledouble S., Saleh M., El-Matbouli M. *Yersinia ruckeri*, the causative agent of enteric redmouth disease in fish // Vet. Res. — 2015. — Vol. 46. — Art. 103. DOI: 10.1186/s13567-015-0238-4.
13. Sibinga N. A., Marquis H. Tissue-specific differences in detection of *Yersinia ruckeri* carrier status in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Fish Dis. — 2021. — Vol. 44, No. 12. — P. 2013–2020. DOI: 10.1111/jfd.13515.
14. Castillo D., Donati V. L. et al. Comparative genomic analyses of *Flavobacterium psychrophilum* isolates reveals new putative genetic determinants of virulence traits // Microorganisms. — 2021. — Vol. 9, No. 8. — Art. 1658. DOI: 10.3390/microorganisms9081658.
15. Mancilla M., Ojeda A. et al. Major antigenic differences in *Aeromonas salmonicida* isolates correlate with the emergence of a new strain causing furunculosis in Chilean salmon farms // Front. Cell. Infect. Microbiol. — 2025. — Vol. 15. — Art. 1508135. DOI: 10.3389/fcimb.2025.1508135.
16. Gibello A., Galán-Sánchez F., Blanco M. M., Rodríguez-Iglesias M., Domínguez L., Fernández-Garayzábal J. F. The zoonotic potential of *Lactococcus garvieae*: an overview on microbiology, epidemiology, virulence factors and relationship with its presence in foods // Res. Vet. Sci. — 2016. — Vol. 109. — P. 59–70. DOI: 10.1016/j.rvsc.2016.09.010.
- Renibacterium salmoninarum and bacterial kidney disease — the unfinished jigsaw // Annu. Rev. Fish Dis. — 1993. — Vol. 3. — P. 87–104.
5. Olymon K., Yadav M., Teronpi V., Kumar A. Unravelling the genomic secrets of bacterial fish pathogens: a roadmap to aquaculture sustainability // Mol. Biol. Rep. — 2024. — Vol. 51. — Art. 364. DOI: 10.1007/s11033-024-09331-w.
6. Ninh D. T., Le D. et al. 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. — Art. 532. DOI: 10.3390/antibiotics10050532.
7. Del Cerro A., Marquez I., Guijarro J. A. Simultaneous detection of *Aeromonas salmonicida*, *Flavobacterium psychrophilum*, and *Yersinia ruckeri*, three major fish pathogens, by multiplex PCR // Appl. Environ. Microbiol. — 2002. — Vol. 68, No. 10. — P. 5177–5180. DOI: 10.1128/AEM.68.10.5177-5180.2002.
8. WOA. Aquatic Animal Health Code, 25th ed., Chapters 10.6 (Infection with infectious haematopoietic necrosis virus) and 10.10 (Infection with viral haemorrhagic septicaemia virus). — Paris: WOA, 2023. URL: <https://www.woah.org>.
9. Meyburgh C. M., Bragg R. R., Boucher C. E. *Lactococcus garvieae*: an emerging bacterial pathogen of fish // Dis. Aquat. Org. — 2017. — Vol. 123. — P. 67–79. DOI: 10.3354/dao03083.
10. González-Martín D., Ubieto M. et al. Comparative molecular and antimicrobial analysis of *Lactococcus garvieae* and *Lactococcus petauri* from marine and freshwater fish farms in the Mediterranean // Animals. — 2026. — Vol. 16, No. 2. — Art. 277. DOI: 10.3390/ani16020277.
11. Beaz-Hidalgo R., Magi G. E. et al. Development of a PCR protocol for the detection of *Aeromonas salmonicida* in fish by amplification of the *fstA* (ferric siderophore receptor) gene // Vet. Microbiol. — 2008. — Vol. 128. — P. 386–394. DOI: 10.1016/j.vetmic.2007.10.004.
12. Kumar G., Menanteau-Ledouble S., Saleh M., El-Matbouli M. *Yersinia ruckeri*, the causative agent of enteric redmouth disease in fish // Vet. Res. — 2015. — Vol. 46. — Art. 103. DOI: 10.1186/s13567-015-0238-4.
13. Sibinga N. A., Marquis H. Tissue-specific differences in detection of *Yersinia ruckeri* carrier status in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // J. Fish Dis. — 2021. — Vol. 44, No. 12. — P. 2013–2020. DOI: 10.1111/jfd.13515.
14. Castillo D., Donati V. L. et al. Comparative genomic analyses of *Flavobacterium psychrophilum* isolates reveals new putative genetic determinants of virulence traits // Microorganisms. — 2021. — Vol. 9, No. 8. — Art. 1658. DOI: 10.3390/microorganisms9081658.
15. Mancilla M., Ojeda A. et al. Major antigenic differences in *Aeromonas salmonicida* isolates correlate with the emergence of a new strain causing furunculosis in Chilean salmon farms // Front. Cell. Infect. Microbiol. — 2025. — Vol. 15. — Art. 1508135. DOI: 10.3389/fcimb.2025.1508135.
16. Gibello A., Galán-Sánchez F., Blanco M. M., Rodríguez-Iglesias M., Domínguez L., Fernández-Garayzábal J. F. The zoonotic potential of *Lactococcus garvieae*: an overview on microbiology, epidemiology, virulence factors and relationship with its presence in foods // Res. Vet. Sci. — 2016. — Vol. 109. — P. 59–70. DOI: 10.1016/j.rvsc.2016.09.010.