

Молекулярно-генетическая характеристика *Listeria monocytogenes* сиквенс-типа ST9 как наиболее часто ассоциированного с контаминацией пищевых продуктов

Е.А.Алексеева^{1,2}, В.Н.Борзенков², И.П.Мицевич², Т.Н.Мухина², М.Р.Барькова², Г.Н.Федюкина², А.И.Козлов², М.В.Храмов², О.А.Кузнецова³, Ю.К.Юшина³, М.А.Грудистова³, Н.К.Фурсова²

¹ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Вологодской области» Роспотребнадзора, Вологда, Российская Федерация;

²ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора, Оболensk, Российская Федерация;

³ФГБУ «Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М.Горбатова» РАН, Москва, Российская Федерация

Listeria monocytogenes – важный патоген, передающийся через пищу, который способен адаптироваться и выживать в продуктах питания и на предприятиях пищевой промышленности, где он может сохраняться в течение многих лет. Быстрая идентификация патогенных микроорганизмов на пищевых производствах имеет решающее значение для разработки эффективных профилактических и/или корректирующих мер для обеспечения безопасности пищевых продуктов. В данном исследовании охарактеризованы 305 изолятов *L. monocytogenes*, выделенных из пищевых продуктов в разных субъектах Российской Федерации, среди которых наиболее распространенным (21%) сиквенс-типом (ST) был ST9, с преимущественной принадлежностью к ПЦР-серогруппам IIa и IIc. Несмотря на принадлежность ST9 к гиповирулентной генетической линии II, данный генотип *L. monocytogenes* может представлять потенциальную угрозу здоровью населения из-за ассоциированности с мясными продуктами и средой пищевой промышленности в Российской Федерации. В данной работе представлены результаты молекулярно-генетической характеристики штаммов *L. monocytogenes* ST9 на основании полногеномного секвенирования.

Ключевые слова: *Listeria monocytogenes*, ST9, пищевое производство, генотипирование, полногеномное секвенирование, гены антибиотикорезистентности, гены вирулентности, острова стрессоустойчивости

Для цитирования: Алексеева Е.А., Борзенков В.Н., Мицевич И.П., Мухина Т.Н., Барькова М.Р., Федюкина Г.Н., Козлов А.И., Храмов М.В., Кузнецова О.А., Юшина Ю.К., Грудистова М.А., Фурсова Н.К. Молекулярно-генетическая характеристика *Listeria monocytogenes* сиквенс-типа ST9 как наиболее часто ассоциированного с контаминацией пищевых продуктов. Бактериология. 2026; 11(1): 92–102. DOI: 10.20953/2500-1027-2026-1-92-102

Molecular genetic characterization of *Listeria monocytogenes* sequence type ST9 as the most frequently associated with food contamination

Е.А.Алексеева^{1,2}, В.Н.Борзенков², И.П.Мицевич², Т.Н.Мухина², М.Р.Барькова², Г.Н.Федюкина², А.И.Козлов², М.В.Храмов², О.А.Кузнецова³, Ю.К.Юшина³, М.А.Грудистова³, Н.К.Фурсова²

¹Center for Hygiene and Epidemiology in the Vologda Region of Rosпотребнадзор, Vologda, Russian Federation;

²State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rosпотребнадзор, Obolensk, Russian Federation;

³V.M.Gorbatov Federal Scientific Center of Food Systems of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation

Для корреспонденции:

Алексеева Елена Андреевна, кандидат медицинских наук, заведующая отделом лабораторных исследований ФБУЗ «Центр гигиены и эпидемиологии в Вологодской области» Роспотребнадзора; ведущий научный сотрудник отдела информационных технологий ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии»

Адрес: 142279, Московская обл., г.о. Серпухов, п. Оболensk, Территория «Квартал А», 24
ORCID: 0000-0002-1860-0026

Статья поступила 10.02.2026, принята к печати 30.03.2026

For correspondence:

Elena A. Alekseeva, PhD, MD, Head of the Laboratory Research Department of the Center for Hygiene and Epidemiology in the Vologda Region of Rosпотребнадзор; Leading Researcher of the Information Technology Department, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rosпотребнадзор

Address: 24 "Quarter A" Territory, Obolensk, City District Serpukhov, Moscow region, 142279, Russian Federation
ORCID: 0000-0002-1860-0026

The article was received 10.02.2026, accepted for publication 30.03.2026

Listeria monocytogenes is an important foodborne pathogen that can adapt and survive in food and food processing facilities, where it can persist for many years. Rapid identification of pathogenic microorganisms in food production facilities is critical for the development of effective preventive and/or corrective measures to ensure food safety. In this study, 305 *L. monocytogenes* isolates obtained from different regions of the Russian Federation were characterized. Among them, the most common (21%) sequence type (ST) was ST9, with predominant belonging to PCR serogroups IIa and IIc. Despite the fact that ST9 belongs to the hypovirulent genetic lineage II, this genotype of *L. monocytogenes* may pose a potential threat to public health due to its association with meat products and the food industry environment in the Russian Federation. This study presents the results of molecular genetic characterization of *L. monocytogenes* ST9 strains based on whole genome sequencing.

Key words: *Listeria monocytogenes*, ST9, food production, genotyping, whole genome sequencing, antimicrobial resistance genes, virulence genes, stress survival islets

For citation: Alekseeva E.A., Borzenkov V.N., Mitsevich I.P., Mukhina T.N., Barkova M.R., Fedyukina G.N., Kozlov A.I., Khramov M.V., Kuznetsova O.A., Yushina Yu.K., Grudistova M.A., Fursova N.K. Molecular genetic characterization of *Listeria monocytogenes* sequence type ST9 as the most frequently associated with food contamination. *Bacteriology*. 2026; 11(1):92–102. (In Russian). DOI: 10.20953/2500-1027-2026-1-92-102

Интерес к изучению распространения бактерий *Listeria monocytogenes* вызван многочисленными эпидемическими вспышками листериоза в развитых странах (Франция, США, Германия, Испания и др.), а также ростом в последние годы спорадической заболеваемости на территории Российской Федерации (РФ) [1, 2]. *L. monocytogenes* – важный патоген пищевой инфекции, который способен адаптироваться и выживать в продуктах питания и на предприятиях пищевой промышленности, где он может сохраняться в течение многих лет. Он по-прежнему представляет серьезную угрозу для общественного здравоохранения из-за своей сложной экологии и способности выживать в различных суровых условиях окружающей среды, создаваемых при переработке продуктов питания [3].

На предприятия пищевой промышленности листерии могут поступать различными путями, в т.ч. с основным сырьем (молоко, мясо, птица, рыба и др.), вспомогательным сырьем (специи, овощи, фрукты и др.), оборотной тарой и упаковкой и т.д. Источником вторичной контаминации полуфабрикатов, готовой продукции, технологических поверхностей листериями могут быть зараженное сырье, вспомогательные материалы, упаковка [4].

Адаптация и выживание *L. monocytogenes* на предприятиях пищевой промышленности происходят в основном благодаря их способности размножаться при низкой температуре, низком pH и в условиях осмотического стресса, а также благодаря их способности к образованию биопленок и устойчивости к дезинфицирующим средствам [3]. В ходе технологического процесса производства мясной, рыбной и птицепродукции создаются специфические условия, особенно при посоле и холодном копчении (присутствие копильных жидкостей, дыма, высоких концентраций соли), которые способствуют торможению роста большинства микроорганизмов, но листерии при этом беспрепятственно размножаются [5, 6].

Распространение листерий за пределами пищевых предприятий может быть связано с продуктами или блюдами, готовыми к употреблению (ready-to-eat/RTE), которые наиболее часто являются источником передачи *L. monocytogenes* [3].

Во многих промышленно развитых странах эпиднадзор и расследование вспышек листериоза, определение источников и путей распространения инфекции осуществляются с использованием молекулярно-генетических методов, в т.ч. посредством полногеномного секвенирования (WGS) штаммов *L. monocytogenes* [7, 8]. С помощью WGS было проде-

монстрировано наличие путей перекрестного заражения *L. monocytogenes* между мясокомбинатами, а также распространение патогена внутри одного завода, в т.ч. между разными резервуарами в одном помещении [9]. Использование WGS облегчает расследование вспышек заболеваний пищевого происхождения, выявление источников географического распространения *L. monocytogenes* различных клональных комплексов. Рутинный эпидемиологический надзор за листериозом позволяет осуществить прогноз риска на основании генетических особенностей возбудителя – уровня вирулентности, стрессоустойчивости, чувствительности к антимикробным препаратам, что важно для управления безопасностью пищевых продуктов и, в целом, общественного здравоохранения [10]. Методы WGS используют комбинацию мультилокусного секвенирования корового генома (cgMLST, охватывает 1748 генов) и методов анализа однонуклеотидных вариантов (SNP) [11].

Показано, что разные генетические линии *L. monocytogenes* характеризуются разными наборами факторов вирулентности. Гипервирулентные штаммы содержат полный набор генетических детерминант, обеспечивающих цикл инфекции, включающий в себя адгезию и инвазию (*inlABCC2DEFGHIJKLP*), лизис вакуоли и выход патогена из нее (*hly*, *plcAB*), размножение листерий в цитоплазме эукариотической клетки (*cwhA*, *opp*, *purO*), полимеризацию актиновых хвостов (*actA*), модуляцию иммунных реакций макроорганизма (*IntA*), селективное подавление конкурирующих бактерий (*IIsA*) и др. [12].

В последние годы отмечается рост устойчивости *L. monocytogenes* к антимикробным препаратам, обусловленный молекулярными механизмами как природной, так и приобретенной антибиотикорезистентности. Результаты исследований показали, что профили антибиотикорезистентности ассоциированы с определенными типами пищевых продуктов. Специфические условия обработки в пищевой цепи (термическая обработка, холодовая цепь, консерванты и т.д.) и типы пищевых продуктов (низкий pH, пониженная активность воды и т.д.) могут влиять на эволюцию антибиотикорезистентных популяций патогена (формирование перекрестной резистентности, горизонтальный перенос генов и т.д.). Например, локус *fosX*, определяющий природную устойчивость *L. monocytogenes* к фосфомицину, выявлен повсеместно, в то время как приобретенные детерминанты резистентности к линкомицину (*lin*), норфлоксацину (*norB*) и тетрациклину (*tetM*) были распределены вариабельно [13].

Показано, что большая часть изолятов *L. monocytogenes* несут 1 (~64%) или 2 (~3%) плазмиды размером от 4 до 110 Kb. В базе данных PlasmidFinder идентифицированы 5 типов репликонов плазмид *L. monocytogenes* (rep25_1, rep25_2, rep26_2, rep26_4 и rep32_1), причем плаزمиды могут содержать более одного типа репликона [14].

Одной из часто выделяемых из пищевых продуктов во многих странах мира генетической линией *L. monocytogenes* (20–33% изолятов) является сиквенс-тип ST9, входящий в клональный комплекс CC9 гиповирулентной генетической линии II [9, 15, 16]. Наиболее часто ST9 ассоциирован с контаминацией мясных продуктов и среды их переработки – на скотобойнях и в последующих звеньях цепочки переработки мяса (60–70% изолятов). Этот сиквенс-тип редко встречается в других продуктах питания, таких как фрукты, сырое молоко, и в среде их переработки, еще реже выделяется от людей [14]. Эти наблюдения указывают на то, что изоляты ST9 хорошо адаптированы к выживанию именно в условиях производства мяса и обладают конкурентными преимуществами перед изолятами других генотипов, что было подтверждено в экспериментах *in vitro* по совместному культивированию в питательной среде на основе мяса [17].

Внутри ST9 показано наличие генетического разнообразия, выявляемого с помощью sgMLST, что позволяет определять взаимосвязи между штаммами этого сиквенс-типа как в международном контексте, так и на местном уровне – между пищевыми производствами и внутри них [9]. Например, в норвежском исследовании 2020 г. были описаны выделенные на нескольких мясоперерабатывающих предприятиях изоляты *L. monocytogenes* ST9 с незначительными генетическими различиями, которые образовали на филогенетическом дереве 5 отдельных подкластеров, и для четырех из этих кластеров близкородственные изоляты были обнаружены в течение нескольких (от 4 до 9) лет на одном и том же мясоперерабатывающем предприятии. Этот факт указывает на возможность сосуществования двух эволюционных сценариев – накопления генетического разнообразия в ходе персистенции штаммов или достаточно регулярного поступления патогена из внешнего источника, в котором штамм является персистентным [10].

Целью данной работы было исследование популяционной структуры и генетических особенностей 65 изолятов *L. monocytogenes* ST9, выделенных из различных источников в субъектах РФ в 2014–2025 гг.

Материалы и методы

Штаммы *L. monocytogenes*

Штаммы *L. monocytogenes*, выделенные из пищевых продуктов ($n = 305$) в 19 субъектах РФ: Вологодской ($n = 189$), Московской ($n = 43$), Воронежской ($n = 16$), Сахалинской ($n = 9$), Ярославской ($n = 7$), Новгородской ($n = 6$), Калужской ($n = 3$), Тверской ($n = 3$), Самарской ($n = 2$), Саратовской ($n = 2$), Астраханской ($n = 1$), Владимирской ($n = 1$), Липецкой ($n = 1$), Орловской ($n = 1$), Новосибирской ($n = 1$) и Ростовской ($n = 1$) областях, Удмуртии ($n = 15$), Татарстане ($n = 1$) и Камчатском крае ($n = 3$), собранные в рамках деятельности Референс-центра по мониторингу за листериозом

Роспотребнадзора при ФБУН ГНЦ ПМБ в период с 2014 по 2025 г., получены из Государственной коллекции патогенных микроорганизмов «ГКПМ-Оболенск» [18].

Выделение и культивирование *L. monocytogenes*

Выделение культур *L. monocytogenes* из образцов пищевых продуктов осуществляли с применением методов классической бактериологии. Для накопления листерий в образцах использовали селективный накопительный бульон «Бульон Фрейзера, основа» (ФБУН ГНЦ ПМБ, Оболенск, Россия). В качестве дифференциально-диагностических применяли среды «*Listeria* agar (base) acc. OTTAVIANI and AGOSTI» (Merck, Герсхайм, Германия) и «ПАЛКАМ агар» (ФБУН ГНЦ ПМБ, Оболенск, Россия). Накопление культур листерий и пересевы изолятов осуществляли на средах: «Мясопептонный агар» с 1% глюкозы (ФБУН ГНЦ ПМБ, Оболенск, Россия), «Триптон-соевый агар, TSA» (ФБУН ГНЦ ПМБ, Оболенск, Россия), «Мясопептонный бульон, МПБ» с 1% глюкозы (ФБУН ГНЦ ПМБ, Оболенск, Россия) [19].

Видовая идентификация бактерий

Видовую идентификацию листерий осуществляли с помощью биохимической тест-системы API *Listeria* (bioMérieux, Гренобль, Франция), ПЦР-тест-системы «АмплиСенс *Listeria monocytogenes*-EPh» (ЦНИИ эпидемиологии, Москва, Россия) согласно инструкциям производителей, а также на приборе MALDI-TOF Biotyper (Bruker Daltonics, Бремен, Германия).

Подтверждение видовой идентификации бактерий осуществляли с помощью экспериментальных ПЦР-тест-систем: «*Listeria* spp.», «*Listeria monocytogenes*», «*Listeria innocua*», «*Listeria ivanovii*», «*Listeria welshimeri*», «*Listeria seeligeri*» и «*Listeria grayi*» (ФБУН ГНЦ ПМБ, Оболенск, Россия). В качестве ДНК-матрицы использовали термолизаты исследуемых культур. Визуализацию ПЦР-продуктов осуществляли с помощью электрофореза в 1,5%-м агарозном геле. В качестве референс-штаммов использовали штаммы *L. monocytogenes* ATCC13932, *L. innocua* ATCC33090, *L. ivanovii* ATCC19119, *L. welshimeri* B7382, *L. seeligeri* ATCC35967 и *L. grayi* ATCC25400, полученные из Государственной коллекции патогенных микроорганизмов «ГКПМ-Оболенск».

Полногеномное секвенирование штаммов

L. monocytogenes

Геномную ДНК штаммов выделяли с помощью набора DNeasy UltraClean Microbial Kit (Qiagen, Хильден, Германия). Полногеномное секвенирование осуществляли на платформе GenoLab M с использованием набора SG GM Plus («Сесана», Москва, Россия). Полученные единичные прочтения собирали в контиги с помощью программы Unicycler 0.5.0 (<https://github.com/rwrick/Unicycler>). Оценку качества собранных контигов осуществляли с помощью алгоритма CheckM2 (<https://github.com/chklovski/CheckM2>).

Биоинформатический анализ

MLST-типирование штаммов *L. monocytogenes* осуществляли по схеме базы данных BIGSdb (Институт Пастера, Париж, Франция) с помощью алгоритма, основанного на анализе нуклеотидных последовательностей 7 генов

«домашнего хозяйства», кодирующих АВС-транспортер (*abcZ*), β-глюкозидазу (*bglA*), каталазу (*cat*), сукцинилдиаминопимелат десукцинилазу (*dapE*), аминотрансферазу D-аминокислоты (*dat*), L-лактатдегидрогеназу (*ldh*) и гистидинкиназу (*lhkA*) (https://bigsdbs.pasteur.fr/cgi-bin/bigsdbs/bigsdbs.pl?db=pubmlst_listeria_seqdef&page=sequenceQuery). Доступ 06.01.2026).

В геномах штаммов *L. monocytogenes* идентифицировали гены антибиотикорезистентности *fosX*, *lmo0441*, *lmo0919*, *norB* и *lmo0224*; гены островов патогенности LIPI-1 (*prfA*, *hly*, *plcA*, *plcB*, *mpl* и *actA*), LIPI-2 (*inlABCJ*), LIPI-3 (*lIsAXGHBYDP*), LIPI-4 (*licABC*, *lm900558-70013* и *glvA*), гены интерналинов (*inIEFGHIKP*), другие гены вирулентности (*oatA*, *ami*, *gtcA*, *vip*, *lisK*) и гены островов стрессоустойчивости SSI-1 (*lmo0444*, *lmo0445*, *lmo0446*, *lmo0447*, *lmo0448*) и SSI-2 (*lin0464* и *lin0465*) с помощью веб-ресурса базы данных BIGSdb-Lm (https://bigsdbs.pasteur.fr/cgi-bin/bigsdbs/bigsdbs.pl?db=pubmlst_listeria_seqdef&page=sequenceQuery). Доступ 06.01.2026).

Наличие плазмидных репликонов выявляли с помощью веб-ресурса PlasmidFinder 2.1, при идентичности ≥95% и покрытии ≥60% (Center for Genomic Epidemiology, <https://cge.food.dtu.dk/services/PlasmidFinder/>). Доступ 09.12.2026) [20, 21].

Филогенетический анализ проводили с помощью программ *Andi*, *FastME* и *GrapeTree* (<https://github.com/EvolBioInf/andi>, <https://gite.lirmm.fr/atgc/FastME/>, <https://github.com/>

achtmanlab/GrapeTree). Визуализацию филогенетического дерева осуществляли с помощью веб-ресурса *iTOL* (<https://itol.embl.de/>). Доступ 06.01.2026).

Размещение в базах данных

Фенотипы и генотипы штаммов *L. monocytogenes* представлены в Базе данных «Распространенность генетических линий *Listeria monocytogenes* в пищевых продуктах на территории Вологодской области» [22].

Собранные de novo геномы 45 штаммов *L. monocytogenes* сиквенс-типа ST9 аннотированы в базу данных GenBank (<https://github.com/ncbi/pgap>) с кодами доступа JBCIDQ01000000, JBCIDP01000000, JBCIDG01000000, JBCIDF01000000, JBCIDE01000000, JBCIDD01000000, JBCIDC01000000, JBCIDB01000000, JBCICZ01000000, JBCICM01000000, JBCICL01000000, JBCICK01000000, JBCICJ01000000, JBCICIO1000000, JBCIBW01000000, JBCIBT01000000, JBCIBA01000000, JBCIAV01000000, JBCIAU01000000, JBCIAT01000000, JBCIAM01000000, JBCIAJ01000000, JBCIAF01000000, JBCIAE01000000, JBCIAC01000000, JBCIAB01000000, JBCIAA01000000, JBCHZY01000000, JBCHZW01000000, JBCHZU01000000, JBCHZT01000000, JBCHZS01000000, JBCHZQ01000000, JBCHZO01000000, JBCHZL01000000, JBCHZK01000000, JBCHZH01000000, JBCHZG01000000, JBCHZD01000000, JBCHZC01000000, JBCHYY01000000, JBCHYN01000000,

Таблица 1. Изоляты *L. monocytogenes*, выделенные из пищевых продуктов в 19 субъектах Российской Федерации в 2013–2025 гг.
 Table 1. *L. monocytogenes* isolates collected from food products in 19 regions of the Russian Federation in 2013–2025.

Субъект РФ / Region	2013	2014	2016	2017	2018	2020	2021	2022	2023	2024	2025	Всего / Total
АСТ / AST											1	1
ВЛА / VLA						1						1
ВОЛ / VOL			2	11			12	40	37	81	6	189
ВОР / VOR										6	10	16
МОС / MOS	3	1				5					34	43
КАЛ / KAL		3										3
КАМ / KAM										3		3
ЛИП / LIP									1			1
НОВ / NPV		2								4		6
НОС / NOS											1	1
ОРЛ / ORL		1										1
РОС / ROS					1							1
САМ / SAM											2	2
САР / SAR								2				2
САХ / SAK						7				2		9
ТАТ / TAT										1		1
ТВЕ / TVE				2	1							3
УДМ / UDM									5	10		15
ЯРО / YAR				1					6			7
ИТОГО	3	7	2	14	2	13	12	42	49	107	54	305

АСТ – Астраханская обл., ВЛА – Владимирская обл., ВОЛ – Вологодская обл., ВОР – Воронежская обл., МОС – Московская обл., КАЛ – Калужская обл., КАМ – Камчатский край, ЛИП – Липецкая обл., НОВ – Новгородская обл., НОС – Новосибирская обл., ОРЛ – Орловская обл., РОС – Ростовская обл., САМ – Самарская обл., САР – Саратовская обл., САХ – Сахалинская обл., ТАТ – Татарстан, ТВЕ – Тверская обл., УДМ – Удмуртия, ЯРО – Ярославская обл.
 AST – Astrakhan region, VLA – Vladimir region, VOL – Vologda region, VOR – Voronezh region, MOS – Moscow region, KAL – Kaluga region, KAM – Kamchatka Krai, LIP – Lipetsk region, NOV – Novgorod region, NOS – Novosibirsk region, ORL – Oryol region, ROS – Rostov region, SAM – Samara region, SAR – Saratov region, SAK – Sakhalin region, TAT – Tatarstan, TVE – Tver region, UDM – Udmurtia, YAR – Yaroslavl region.

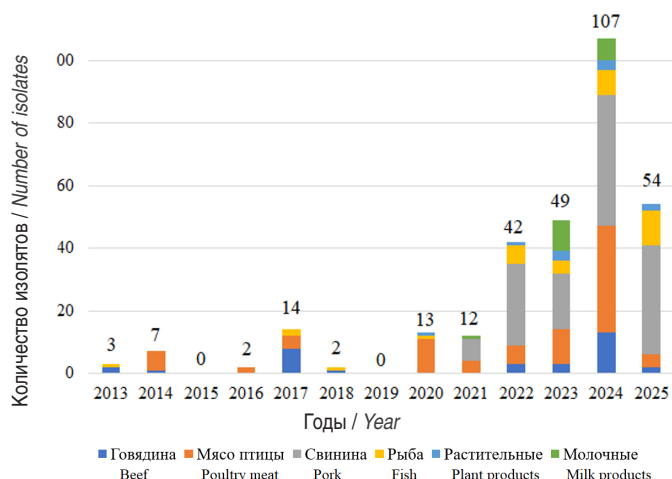


Рис. 1. Изоляты *L. monocytogenes*, выделенные из 6 типов пищевых продуктов в 2013–2025 гг.
 Fig. 1. *L. monocytogenes* isolates collected from six food product types in 2013–2025.

JBCHZL010000000, JBCHXD000000000 и JBCHYZ010000000 (BioProject: PRJNA269675)

Результаты

Изоляты *L. monocytogenes*

В данном исследовании среди 305 изолятов *L. monocytogenes*, выделенных в период с 2013 по 2025 г. из пищевых продуктов в 19 субъектах РФ, наибольшая часть изолятов (62%) была выделена в Вологодской области (табл. 1).

Исследуемые изоляты *L. monocytogenes* были выделены из 6 типов пищевых продуктов: свинины (42%), мяса птицы (27%), говядины (11%), рыбных (11%), молочных (6%) и растительных (3%) продуктов. Таким образом, доля изолятов, полученных из мясных продуктов (свинины, говядины и птицы), составила 80% (рис. 1).

Микробиологические свойства изолятов *L. monocytogenes*

Культурально-морфологические, биохимические и иммунологические свойства изучаемых культур *L. monocytogenes*,

выращенных на селективных и дифференциально-диагностических питательных средах, соответствовали описанным ранее свойствам данного вида микроорганизмов [19].

Полногеномное секвенирование

Оценка качества полногеномных последовательностей изучаемых изолятов показала, что они соответствуют критериям, предъявляемым к результатам полногеномного секвенирования: количество контигов в сборках геномов составило от 20 до 100, размеры геномов – от 2 629 789 до 3 377 920 п.н., количество генов – от 2928 до 3764, GC-состав – ~40%, что соответствует референсным значениям данных показателей для вида *L. monocytogenes*.

Сиквенс-типы изолятов *L. monocytogenes*

MLST-анализ полных геномов изучаемых изолятов *L. monocytogenes* дифференцировал их на 47 сиквенс-типов, в т.ч. 9 ST гипервирулентной линии I и 38 ST гиповирулентной линии II. Наиболее представленными ST в данной коллекции были ST9 (21%), ST37 (13%), ST121 (10%), ST8 (9%), ST7 (6%) и ST451 (6%). В целом доля изолятов линии I составила 6%, линии II – 94% (рис. 2).

Изоляты *L. monocytogenes* ST9

Изоляты *L. monocytogenes* наиболее представленного в изучаемой коллекции ST9 ($n = 65$) явились предметом дальнейшего изучения. Данные изоляты были выделены в 2014–2025 гг., преимущественно из мясных продуктов (95%), реже – из рыбных ($n = 2$) и молочных ($n = 1$) продуктов. У изолятов *L. monocytogenes* ST9 идентифицированы две серогруппы – IIa (35%) и IIc (65%), при этом корреляции между серогрупповой принадлежностью и каким-либо источником выделения не выявлено (табл. 2).

Острова стрессоустойчивости и гены резистентности к антимикробным препаратам и тяжелым металлам

В геномах всех 65 изолятов *L. monocytogenes* ST9 с идентичностью >99% идентифицирован остров стрессоустойчивости SSI-1, обеспечивающий устойчивость к воздействию кислот, желчи, желудочного содержимого и солей, тем самым дающий возможность бактериям размножаться и

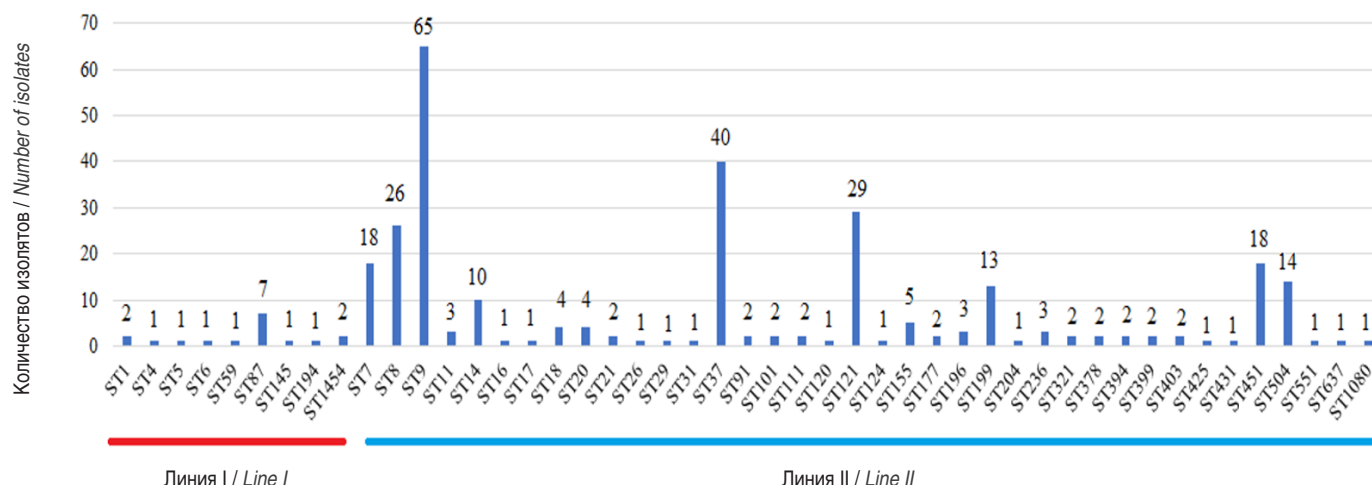


Рис. 2. Представленность сиквенс-типов *L. monocytogenes* среди изолятов, выделенных из пищевых продуктов в 2013–2025 гг.
 Fig. 2. Prevalence of *L. monocytogenes* sequence types among isolates collected from food products in 2013–2025.

Таблица 2. Серогруппы изолятов *L. monocytogenes* ST9, выделенных из разных пищевых продуктов
 Table 2. Serogroups of *L. monocytogenes* ST9 isolates collected from different food products

Пищевой продукт / Food products	Серогруппа / Количество изолятов / Serogroup / Number of isolates	
	IIa	IIc
Свинина / Pork	13	20
Мясо птицы / Poultry meat	6	15
Говядина / Beef	2	6
Рыбные продукты / Fish products	1	1
Молочные продукты / Milk products	1	0
Всего / Total	23	42

выживать в стрессовых условиях на предприятиях пищевой промышленности. В состав SSI-1 входят 5 генов (*lmo0444–lmo0448*), в т.ч. *pva* (*lmo0446*), кодирующий пенициллин-V-амидазу, *gadD1* (*lmo0447*), определяющий глутаматдекарбоксилазу, и *gadT1* (*lmo0448*), детерминирующий транспортер аминокислот. Все изоляты также несли генетические детерминанты устойчивости к фосфомицину (*fos*), линкозамидам (*lin*), гликопептидам (*mprF*), хинолонам (*norB*) и сульфаниламидам (*sul*) (рис. 3).

Гены, входящие в состав листериозного геномного острова LGI-1, ассоциированные с толерантностью к бензалкония хлориду (*bcrABC* и *emrEC*), выявлены у значительной части (48 и 40% соответственно) изолятов. Кроме того, у всех 100% штаммов идентифицированы компоненты листериозного геномного острова LGI-2, обеспечивающие адаптацию к мышьяку (*arsABDR*), а у 22% штаммов – еще и гены геномного острова LGI-3, определяющие устойчивость к кадмию (*cadAC*) (рис. 3). Наличие LGI-3, несущего также генетические детерминанты биопленкообразования, рекомбинации, транспозиции, синтеза бактериоцина листериолизина S, свидетельствует о высоком патогенном потенциале изучаемых изолятов *L. monocytogenes*.

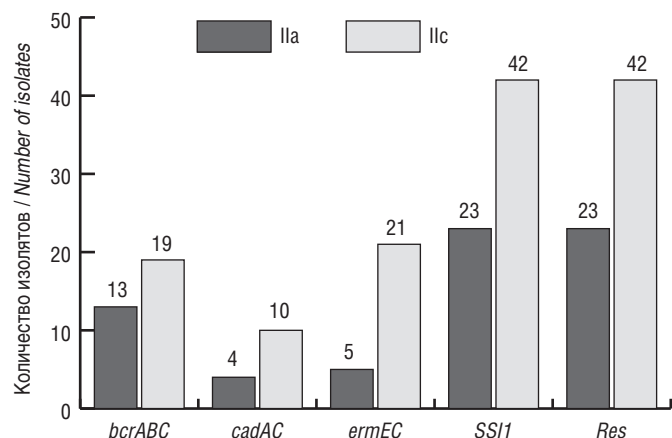


Рис. 3. Представленность генов устойчивости к тяжелым металлам (*bcrABC*, *cadAC* и *emrEC*), острова стрессоустойчивости *SSI1* и генов антибиотикорезистентности *Res* (*fos*, *lin*, *mprF*, *norB* и *sul*) в геномах изолятов *L. monocytogenes* ST9.

Fig 3. Prevalence of heavy metal resistance genes (*bcrABC*, *cadAC*, and *emrEC*), stress resistance island *SSI1* and antibiotic resistance genes *Res* (*fos*, *lin*, *mprF*, *norB*, and *sul*) in the genomes of *L. monocytogenes* ST9 isolates.

Генетические детерминанты патогенности

Гены, кодирующие детерминанты патогенности, в геномах изолятов *L. monocytogenes* ST9 локализованы как в составе генетических островов, так и некластеризованно. Остров патогенности *Listeria* LIPI-1 (*actA*, *hly*, *mpl*, *plcA*, *plcB* и *prfA*), а также большинство из 51 других генов вирулентности идентифицированы во всех изучаемых изолятах, в то время как гены *inlP* (интернализация), *ami* (инвазия), *opp* (выживание внутри клетки хозяина) и *lspA* (закрепление поверхностных белков) отсутствовали у отдельных изолятов. Все изоляты *L. monocytogenes* ST9 лишены LIPI-4 (6 генов, кодирующих систему фосфотрансфераз семейства целлобиозы PTS), важного для реализации инвазивных инфекций, таких как инфекции центральной нервной системы и плаценты, а также гена *inlD*, ответственного за инвазию бактерий в фагоциты; только в одном изоляте выявлен профаг с геном *comK*, контролирующим биопленкообразование и вирулентность. Особо следует отметить то, что все изучаемые изоляты *L. monocytogenes* ST9 имели стоп-кодон в гене *inlA*, что предсказывает продукцию укороченной неактивной формы интерналина А (табл. 3).

Плазмидные репликоны

Методом анализа *in silico* в геномах 34 (52%) изолятов *L. monocytogenes* ST9 идентифицированы плазмиды группы несовместимости Inc18 (*rep25*), имеющие 100% гомологии участка размером 1761 п.н. с мозаичной плазмидой pLM33 из базы данных GenBank (GU244485), описанной в 2010 г. в штаммах *L. monocytogenes*, выделенных в Испании из пищевых продуктов (мягких сыров) [23]. В нашей работе данная плаزمида детектирована в изолятах *L. monocytogenes* ST9, выделенных в 2014–2025 гг. из свинины ($n = 19$), птицепродуктов ($n = 9$), говядины ($n = 5$) и молока ($n = 1$) (рис. 4).

Филогенетический анализ изолятов

L. monocytogenes ST9

Филогенетическое дерево демонстрирует высокую степень генетической гетерогенности геномов изолятов *L. monocytogenes* ST9, изучаемых в данном исследовании. Идентифицировано 5 геномных кластеров, среди которых преобладающим являлся GC15 ($n = 35$), менее представленными – GC13056 ($n = 2$), GC6 ($n = 1$), GC1012 ($n = 1$) и GC4172 ($n = 1$). Все изоляты с идентифицированными GC были выделены в Вологодской области, кроме 7 изолятов GC15, выделенных в Сахалинской области, и 1 изолята GC1012, выделенного в Москве. Остальные 25 изолятов отнесены к 6 кластерам, для которых не определены GC, но идентифицированы наиболее близкие геномы в базе данных BIGSdb-Lm: id59120 ($n = 10$), id16323 ($n = 5$), id59418 ($n = 3$), id72022 ($n = 3$), id58788 ($n = 2$) и id70420 ($n = 1$). Все изоляты данных кластеров были выделены в Вологодской области, кроме 2 изолятов кластера id58788, выделенных в Москве, и 1 изолята кластера id70420, выделенного в Новгородской области. Не выявлено статистически достоверной ассоциации между отдельными кластерами геномов на филогенетическом дереве и источниками выделения изолятов *L. monocytogenes* ST9 (рис. 4).

У изолятов *L. monocytogenes* ST9, выделенных в 2021–2024 гг., отмечено увеличение представленности плазмиды

Таблица 3. Представленность генов факторов патогенности в геномах изолятов *L. monocytogenes* ST9
 Table 3. Prevalence of pathogenicity factor genes in the genomes of *L. monocytogenes* ST9 isolates

Факторы патогенности / Pathogenicity factors	Гены / Genes	Функция / Function	Количество изолятов / Number of isolates		
			IIa	IIc	Всего / Total
LIPI-1	<i>actA</i> <i>hly</i> <i>mpl</i> <i>plcAB</i> <i>prfA</i>	– сборка актинового хвоста / <i>actin tail assembly</i> – листериолизин О / <i>listeriolysin O</i> – Zn-металлопротеаза / <i>Zn-metalloprotease</i> – фосфолипазы А, В / <i>phospholipases A, B</i> – индуктор транскрипции LIPI-1 / <i>transcription inducer</i>	23	42	65
LIPI-2	<i>inlA*</i> <i>inlB</i> <i>inlC</i> <i>inlC2</i> <i>inlD</i> <i>inlE-K</i> <i>inlL</i> <i>inlP</i>	– инвазия эпителия / <i>epithelial invasion</i> – активная инвазии / <i>active invasion</i> – интерналин С / <i>internalin C</i> – распространение / <i>spreading</i> – инвазия в фагоциты / <i>invasion of phagocytes</i> – интерналины InlE-InlK / <i>internals InlE-InlK</i> – начальная адгезия / <i>initial adhesion</i> – секретируемый фактор / <i>secreted factor</i>	22 23 23 23 0 23 23 21	40 42 42 42 0 42 42 42	62 65 65 65 0 65 65 63
Адгезия / Adhesion	<i>ami</i> <i>dltA</i> <i>fbpA</i> <i>lapAB</i> <i>pdeE</i>	– адгезия / <i>adhesion</i> – синтез ТК / <i>synthesis of TA</i> – многофункциональный фактор / <i>multifunctional</i> – контакт с Hsp60 / <i>contact with Hsp60</i> – фосфодиестераза PdeE / <i>phosphodiesterase PdeE</i>	16 23 23 23 23	38 42 42 42 42	54 65 65 65 65
Инвазия / Invasion	<i>aut</i> <i>cwhA</i> <i>lpeA</i> <i>vip</i>	– аутолитическая амидаза / <i>autolytic amidase</i> – инвазин, гидролаза / <i>invasin, hydrolase</i> – инвазия / <i>invasion</i> – контакт с Gp9 ЭР / <i>contact with Gp9 of ER</i>	23 23 23 23	42 42 42 42	65 65 65 65
Выживание внутри клетки хозяина / Survival inside the host cell	<i>hpt</i> <i>lplA1</i> <i>opp</i> <i>prsA2</i> <i>purQ</i> <i>svpA</i>	– транспортер / <i>transporter</i> – липоил-пептидаза / <i>lipoyl peptidase</i> – олигопептидная пермеаза / <i>oligopeptide permease</i> – регуляция транскрипции / <i>regulation of transcription</i> – связывание с НК / <i>nucleic acid binding</i> – поверхностный белок / <i>surface protein</i>	23 23 22 23 23 23	42 42 42 42 42 42	65 65 64 65 65 65
Регуляция транскрипции и трансляции / Regulation of transcription and translation	<i>agrAC</i> <i>cheAY</i> <i>codY</i> <i>fur</i> <i>lisKR</i> <i>stp</i> <i>virRS</i>	– биопленкообразование / <i>biofilm formation</i> – хемотаксис / <i>chemotaxis</i> – глобальный регулятор / <i>global regulator</i> – Fe ²⁺ -зависимый репрессор / <i>Fe²⁺-dependent repressor</i> – регулятор транскрипции / <i>transcription regulator</i> – регулятор трансляции / <i>translation regulator</i> – регулятор ответа / <i>response regulator</i>	23 23 23 23 23 23 23	42 42 42 42 42 42 42	65 65 65 65 65 65 65
Биосинтез ТК / TK biosynthesis	<i>gtcA</i> <i>tagB</i>	– гликозилирование ТК / <i>TA glycosylation</i> – синтез ТК / <i>TA synthesis</i>	23 23	42 42	65 65
Закрепление поверхностных белков / Anchoring of surface proteins	<i>lgt</i> <i>lspA</i> <i>srtAB</i>	– глицерил-трансфераза / <i>glyceryl transferase</i> – сигнальная пептидаза / <i>signal peptidase</i> – сортазы, закрепляющие InlA / <i>sortases anchoring InlA</i>	23 22 23	42 42 42	65 64 65
Модификация пептидогликана / Peptidoglycan modification	<i>oatA</i> <i>pdgA</i>	– O-ацетилтрансфераза / <i>O-acetyltransferase</i> – N-деацетилаза / <i>N-deacetylase</i>	23 23	42 42	65 65
Модификация иммунитета / Modification of immunity	<i>IntA</i>	– образование гетерохроматина в ядре клетки-хозяина / <i>formation of heterochromatin in the host cell nucleus</i>	23	42	65
Резистентность к ЖК / Resistance to FA	<i>bsh</i> <i>mdrM</i>	– гидролиз ЖК / <i>hydrolysis of fatty acids</i> – MDR-транспортер / <i>MDR-transporter</i>	23 23	42 42	65 65
Профаг <i>φcomK</i> / Prophage <i>φcomK</i>	<i>comK</i>	– биопленкообразование / <i>biofilm formation</i>	0	1	1

НК – нуклеиновые кислоты; ТК – тейхоевые кислоты; ЖК – желчные кислоты; *inlA** – ген интерналина А, поврежденный стоп-кодоном; ЭР – эндоплазматический ретикулум; MDR – множественная резистентность; жирным шрифтом выделено количество изолятов, несущих гены с менее чем 100%-й представленностью в изучаемой коллекции.

NA – nucleic acids; TA – teichoic acids; BA – bile acids; *inlA** – internalin A gene damaged by a stop codon; ER – endoplasmic reticulum; MDR – multiple resistance; the number of isolates carrying genes with less than 100% representation in the studied collection is shown in bold.

Обсуждение

Inc18 (*rep25*) (32/55, 58%) по сравнению с таковой в период 2014–2020 гг. (2/10, 20%). Среди изолятов, выделенных в Вологодской области в данные периоды времени, представленность плазмиды Inc18 (*rep25*) возросла с 0 до 60% (рис. 4). Данная плаزمида идентифицирована в изолятах *L. monocytogenes* ST9, отнесенных к кластерам GC15 (*n* = 12), id59120 (*n* = 8), id16323 (*n* = 5), id59418 (*n* = 3), id72022 (*n* = 3), GC1012 (*n* = 1), id58788 (*n* = 1) и id70420 (*n* = 1) (рис. 4).

Данное исследование посвящено изучению популяционной структуры и генетических особенностей *L. monocytogenes* сиквенс-типа ST9, выделенных из пищевых продуктов в 19 субъектах РФ в 2014–2025 гг. Показано, что изоляты ST9 были наиболее представлены среди других изолятов *L. monocytogenes* (65/305, 21%). Ранее в сообщениях из раз-

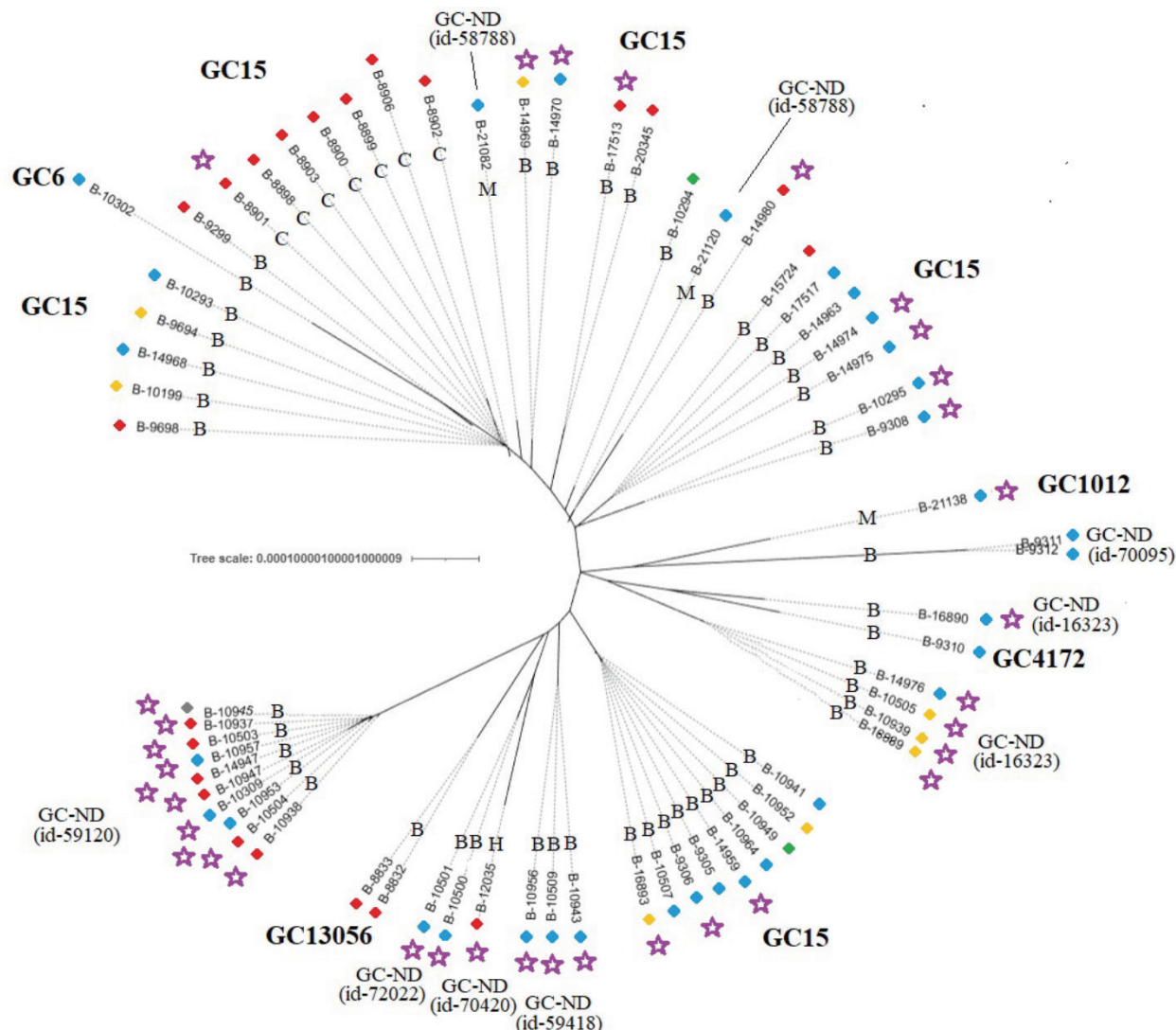


Рис. 4. Филогенетическое дерево изолятов *L. monocytogenes* ST9 с указанием идентифицированных с помощью веб-ресурса BIGSdb-Lm номеров геномных комплексов (GC) и неидентифицированных (GC-ND, в скобках указан id наиболее близкого профиля); источников выделения изолятов: свинина (голубой ромб), говядина (желтый ромб), птицепродукты (красный ромб), рыбные продукты (зеленый ромб), молоко (серый ромб); субъектов РФ: Вологодская обл. (B), Москва (M), Сахалинская обл. (C), Новгородская обл. (H), и наличия плазмиды группы несовместимости Inc18 (rep25) (звездочка).

Fig. 4. Phylogenetic tree of *L. monocytogenes* ST9 isolates indicating the numbers of genomic complexes (GC) identified using the BIGSdb-Lm web resource and unidentified ones (GC-ND, the ID of the closest profile is given in brackets); sources of isolation of isolates: pork (blue diamond), beef (yellow diamond), poultry products (red diamond), fish products (green diamond), milk (gray diamond); subjects of the Russian Federation: Vologda Region (B), Moscow (M), Sakhalin Region (C), Novgorod Region (H) and the presence of the plasmid of the Inc18 incompatibility group (rep25) (star).

ных регионов мира и из РФ отмечалось, что *L. monocytogenes* ST9 является наиболее распространенным клоном данного вида листерий начиная с 2000 г., тесно ассоциированным с мясными продуктами и производствами мясопереработки [15, 16, 24, 25]. Эти наблюдения указывали, что изоляты ST9 хорошо адаптированы к выживанию в условиях производства мяса; данная гипотеза была подтверждена экспериментами *in vitro*, в которых было зафиксировано вытеснение изолятов других генотипов при совместном выращивании в питательной среде на основе мяса [17].

В нашем исследовании изоляты *L. monocytogenes* ST9 были выделены из 6 типов пищевых продуктов, среди которых доля мясных продуктов (свинины, говядины и птицы) составила 80%. В геномах всех 100% изолятов идентифицирован остров стрессоустойчивости SSI-1, ассоциированный с толерантностью к воздействию кислот, желчи, желудочного

содержимого и солей, дающий возможность бактериям выживать в условиях производства пищевых продуктов. Этот показатель превысил опубликованный ранее уровень представленности SSI-1 (45%) у штаммов *L. monocytogenes*, относящихся преимущественно к гиповирулентной линии II, к которой принадлежит ST9 [26]. Наши данные согласуются с опубликованными ранее сообщениями о том, что *L. monocytogenes* ST9 широко известен как клон, адаптированный к стрессовым условиям и обладающий повышенной устойчивостью к условиям производства пищевых продуктов, включая устойчивость к дезинфицирующим средствам, антисептикам, холоду и высокой концентрации соли [17].

Основу для адаптации к различным условиям окружающей среды изолятов *L. monocytogenes* ST9 обеспечивает наличие открытого генома, допускающего его пополнение за счет мобильных генетических элементов и горизонталь-

ного переноса генов [27]. В нашем исследовании у изолятов *L. monocytogenes* ST9 идентифицированы 2 серогруппы – IIa (35%) и IIc (65%), однако корреляции между серогрупповой принадлежностью и каким-либо источником выделения не выявлено. С помощью cgMLST-типирования показана высокая степень генетической гетерогенности изолятов *L. monocytogenes* ST9: идентифицировано 11 геномных кластеров, среди которых преобладающим являлся GC15 (54%), менее представленными – id59120 (15%), id16323 (8%), id59418 (5%) и id72022 (5%), представленными единичными изолятами – GC13056, GC6, GC1012, GC4172, id58788 и id70420. Такая степень гетерогенности согласуется с опубликованными ранее работами, в которых отмечалось популяционное разнообразие изолятов *L. monocytogenes* ST9, выделенных на пищевых производствах, и возможность использования cgMLST-типирования для характеристики разнообразия популяций *L. monocytogenes* и динамики их persistence в экологических нишах [10].

Гетерогенность изучаемой коллекции изолятов *L. monocytogenes* ST9 также связана с обнаружением у значительной части (52%) изолятов плазмиды группы несовместимости Inc18 (rep25), которая имела 100%-ю гомологию участка размером 1761 п.н. с мозаичной плазмидой pLM33 из базы данных GenBank (GU244485), описанной в 2010 г. в штаммах *L. monocytogenes*, выделенных в Испании из мягких сыров [23]. Поиск в базе данных GenBank показал, что плаزمида pLM33 широко распространена среди штаммов *L. monocytogenes* по всему миру: найдено более 70 плазмид с идентичностью 100% в геномах штаммов, выделенных в период с 1900-х по 2024 г. в Европе, США, Канаде, Австралии и Китае из пищевых продуктов, смывов на пищевых производствах и от людей. Данная плаزمиды была также идентифицирована в клинических штаммах *L. monocytogenes*, выделенных в РФ в лаборатории анализа геномов НИЦ эпидемиологии и микробиологии им. Н.Ф.Гамалеи в 2021 г. (OM867528.1) и 2024 г. (PQ415725.1), а также в штамме *L. welshimeri*, изолированном из смыва на пищевом производстве (MZ869809.1). Последнее подтверждает возможность вовлечения в эволюционно-эпидемиологический процесс возбудителя листериоза не только *L. monocytogenes* разных генетических линий, но и непатогенных видов листерий [28].

В геномах всех изучаемых нами изолятов *L. monocytogenes* ST9 идентифицированы гены устойчивости к антимикробным препаратам 5 функциональных групп – фосфомицину *fos*, линкозамидам *lin*, гликопептидам *mprF*, хинолонам *norB* и сульфаниламидам *sul*, что позволяет отнести их к категории мультирезистентных (MDR). Изолятов, резистентных к препарату выбора при терапии листериоза ампициллину, в нашем исследовании не выявлено, как и в ранее опубликованном сообщении [25]. Хотя устойчивость *L. monocytogenes* к антибиотикам в настоящее время не представляет собой серьезную проблему, имеются факты, вызывающие озабоченность медицинского сообщества, о высоком уровне представленности MDR-изолятов среди *L. monocytogenes* ST9 (например, в Китае она составила ~39%) [29]. В то же время большинство MDR-изолятов *L. monocytogenes* (92%) в Китае принадлежали к ST9, у которых наиболее распространенным мобильным генетическим элементом была плазми-

да rep25, несущая 7 типов генов устойчивости – к аминогликозидам, триметоприму, макролидам, линкозамидам, стрептограмину, тетрациклину и фениколам [30].

До настоящего времени остается открытым вопрос о потенциальной опасности *L. monocytogenes* ST9 в качестве возбудителя листериоза. С одной стороны, документированные случаи листериоза, вызванного данным генотипом *L. monocytogenes*, крайне редки, и это объясняется характерными особенностями его наборов генов патогенности, а именно отсутствием или поврежденностью некоторых генов, важных для проявления вирулентности. В нашем исследовании в геномах всех изолятов *L. monocytogenes* ST9 идентифицирован остров патогенности *Listeria* LIPI-1 (*actA*, *hly*, *mpl*, *plcA*, *plcB* и *prfA*), а также большинство из 51 других генов вирулентности, в то время как гены *inlP* (интернализация), *ami* (инвазия), *opp* (выживание внутри клетки хозяина) и *lspA* (закрепление поверхностных белков) отсутствовали у отдельных изолятов. Все изучаемые нами изоляты *L. monocytogenes* ST9 были лишены важного для реализации инвазивных инфекций острова LIPI-4 (6 генов, кодирующих систему фосфотрансфераз семейства целлобиозы PTS), а также гена *inlD*, ответственного за инвазию бактерий в фагоциты; только в одном изоляте был выявлен профаг с геном *comK*, контролирующим биопленкообразование и вирулентность. Все 100% изучаемых изолятов *L. monocytogenes* ST9 имели стоп-кодон в гене *inlA*, что предсказывает продукцию укороченной неактивной формы интерналина А. Перечисленные особенности изолятов данного генотипа отмечались ранее во многих исследованиях как значимые для проявления его гиповирулентного фенотипа [14, 31].

С другой стороны, редкие случаи листериоза человека, вызванные изолятами *L. monocytogenes* ST9, содержащими мутантный ген *inlA*, все-таки описаны в литературе [14]. Это указывает на возможность компенсации сниженной инвазивной активности таких изолятов за счет других внутриклеточных механизмов. Например, показано, что потенциально вирулентность штамма может возрасти за счет кассеты LGI2, несущей генетический кластер эффлюксного насоса устойчивости к мышьяку, который может контролировать дополнительные клеточные функции или влиять на приспособляемость изолятов ST9 к окружающей среде. LGI2 идентифицирован во всех изучаемых нами изолятах *L. monocytogenes* ST9, а у 22% изолятов дополнительно был выявлен геномный остров LGI-3, определяющий устойчивость к кадмию, способность к биопленкообразованию, рекомбинации, транспозиции, синтезу бактериоцина листериолизина S, который также ассоциирован с возможностью повышения патогенного потенциала *L. monocytogenes* [14].

Все вышесказанное подчеркивает необходимость постоянного наблюдения и мониторинга потенциального появления более вирулентных вариантов *L. monocytogenes* ST9 для снижения риска будущих вспышек листериоза.

Заключение

В данном исследовании с помощью полногеномного секвенирования изучена популяционная структура и генетические особенности изолятов *L. monocytogenes* ST9, выделен-

ных в РФ в 2014–2025 гг. Выявлена существенная гетерогенность изучаемых изолятов: определена принадлежность к двум серогруппам – IIa (35%) и IIc (65%), идентифицировано 11 геномных кластеров, среди которых преобладающим являлся GC15 (54%), у значительной части (52%) изолятов идентифицированы плазмиды группы несовместимости Inc18 (rep25). Во всех изолятах ST9 были идентифицированы 45 генетических детерминант патогенности, гены устойчивости к антибиотикам 5 функциональных групп, остров стрессоустойчивости SSI1 и геномный остров LGI-2. Кроме того, у части изолятов выявлены дополнительно еще 6 генетических детерминант патогенности в разных сочетаниях, кластеры резистентности к антисептикам и тяжелым металлам в составе геномных островов LGI1 и LGI3. Вариабельность геномов *L. monocytogenes* ST9 играет важную роль в обеспечении изолятам данной генетической линии способности выживать в разнообразных стрессовых условиях окружающей среды и в сохранении возможности проявления вирулентных свойств.

Полученные результаты послужат основой для будущих исследований, направленных на определение потенциальных механизмов, ответственных за тесную ассоциацию *L. monocytogenes* ST9 с мясными пищевыми продуктами и их производством, а также могут быть полезны для разработки эффективных стратегий контроля и профилактики пищевого листериоза, вызываемого *L. monocytogenes*.

Информация о финансировании

Работа выполнена в рамках отраслевой программы Роспотребнадзора.

Financial support

The work was carried out within the framework of the sectoral program of Rosпотребнадзор

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests

The authors declare that there is no conflict of interest.

Вклад авторов

Все авторы внесли существенный вклад в разработку концепции, проведение исследования и подготовку статьи, прочли и одобрили финальную версию перед публикацией.

Author contribution

All authors made a substantial contribution to the conception of the work, acquisition, analysis, interpretation of data for the work, drafting and revising the work, final approval of the version to be published and agree to be accountable for all aspects of the work.

Литература / References

- Blanchard F, Henry B, Vijayarathnam S, Canoui E, Moura A, Thouvenot P, et al. *Listeria monocytogenes*-associated spontaneous bacterial peritonitis in France: a nationwide observational study of 208 cases. *Lancet Infect Dis*. 2024;24(7):783-792. DOI: 10.1016/S1473-3099(24)00151-8
- Груздева ОА, Тартаковский ИС, Малеев ВВ, Сaitгареев РШ, Кормилицина ВГ, Шарапченко СО, и др. *Listeria monocytogenes* сегодня. Российский медицинский журнал. 2021;27(5):491-500. / Gruzdeva OA, Tartakovsky IS, Maleev VV, Saitgariev RS, Kormilitsina VG, Sharapchenko SO, et al. *Listeria monocytogenes* today. *Russian Medicine*. 2021;27(5):491-500. DOI: 10.17816/0869-2106-2021-27-5-491-500 (In Russian).
- Rodríguez-López P, Rodríguez-Herrera JJ, Vázquez-Sánchez D, López Cabo M. Current knowledge on *Listeria monocytogenes* biofilms in food-related environments: incidence, resistance to biocides, ecology and biocontrol. *Foods*. 2018;7(6):85. DOI: 10.3390/foods7060085
- Niu Y, Li W, Xu B, Chen W, Qi X, Zhou Y, et al. Risk factors associated with food consumption and food-handling habits for sporadic listeriosis: a case-control study in China from 2013 to 2022. *Emerg Microbes Infect*. 2024;13(1):2307520. DOI: 10.1080/22221751.2024.2307520
- Jamshidi A, Zeinali T. Significance and characteristics of *Listeria monocytogenes* in poultry products. *Int J Food Sci*. 2019;2019:7835253. DOI: 10.1155/2019/7835253
- Lagarde J, Feurer C, Denis M, Douarre PE, Piveteau P, Roussel S. *Listeria monocytogenes* prevalence and genomic diversity along the pig and pork production chain. *Food Microbiol*. 2024;119:104430. DOI: 10.1016/j.fm.2023.104430
- Hua Z, Zhu MJ. Comprehensive strategies for controlling *Listeria monocytogenes* biofilms on food-contact surfaces. *Compr Rev Food Sci Food Saf*. 2024;23(3):e13348. DOI: 10.1111/1541-4337.13348
- Speich C, Stephan R, Dhima N, Hollenstein F, Horlbog J, Delvento G, et al. Rapid detection of the source of a *Listeria monocytogenes* outbreak in Switzerland through routine interviewing of patients and whole-genome sequencing. *Swiss Med Wkly*. 2024;154:3745. DOI: 10.57187/s.3745
- Fagerlund A, Wagner E, Møretro T, Heir E, Moen B, Rychli K, et al. Pervasive *Listeria monocytogenes* is common in the Norwegian food system and is associated with increased prevalence of stress survival and resistance determinants. *Appl Environ Microbiol*. 2022;88(18):e0086122. DOI: 10.1128/aem.00861-22
- Fagerlund A, Langsrud S, Møretro T. In-depth longitudinal study of *Listeria monocytogenes* ST9 isolates from the meat processing industry: resolving diversity and transmission patterns using whole-genome sequencing. *Appl Environ Microbiol*. 2020;86(14):e00579-20. DOI: 10.1128/AEM.00579-20
- Moura A, Criscuolo A, Pouseele H, Maury MM, Leclercq A, Tarr C, et al. Whole genome-based population biology and epidemiological surveillance of *Listeria monocytogenes*. *Nat Microbiol*. 2016;2:16185. DOI: 10.1038/nmicrobiol.2016.185
- Maury MM, Tsai YH, Charlier C, Touchon M, Chenal-Francois V, Leclercq A, et al. Uncovering *Listeria monocytogenes* hypervirulence by harnessing its biodiversity. *Nat Genet*. 2016;48(3):308-313. DOI: 10.1038/ng.3501
- Wiśniewski P, Adamski P, Trymers M, Chajęcka-Wierzychowska W, Zadernowska A. Predicting antibiotic resistance in *Listeria monocytogenes* from food and food-processing environments using next-generation sequencing: A systematic review. *Int J Mol Sci*. 2025;26(20):10112. DOI: 10.3390/ijms262010112
- Song Z, Ji S, Wang Y, Luo L, Wang Y, Mao P, et al. The population structure and genetic diversity of *Listeria monocytogenes* ST9 strains based on genomic analysis. *Front Microbiol*. 2022;13:982220. DOI: 10.3389/fmicb.2022.982220
- Chikhi L, Mancier M, Brugère H, Lombard B, Faouzi L, Guillier L, et al. Comparison of *Listeria monocytogenes* alternative detection methods for food microbiology official controls in Europe. *Int J Food Microbiol*. 2024;408:110448. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2023.110448
- Li W, Bai L, Fu P, Han H, Liu J, Guo Y. The Epidemiology of *Listeria monocytogenes* in China. *Foodborne Pathog Dis*. 2018;15(8):459-466. DOI: 10.1089/fpd.2017.2409
- Heir E, Møretro T, Simensen A, Langsrud S. *Listeria monocytogenes* strains show large variations in competitive growth in mixed culture biofilms and suspensions with bacteria from food processing environments. *Int J Food Microbiol*. 2018;275:46-55. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2018.03.026
- Фурсов МВ, Соломенцева АЕ, Шишкина ЛА, Детушев КВ, Мухина ТН, Козлов АИ, и др. Геномы штаммов *Listeria monocytogenes*, выделенных от пациентов с инвазивными формами листериоза и из пищевых продуктов. *Бактериология*.

- 2025;10(1):112-115. / Fursov MV, Solomentseva AE, Shishkina LA, Detushev KV, Mukhina TN, Kozlov AI, et al. Genomes of *Listeria monocytogenes* strains isolated from patients with invasive listeriosis and from foods. Bacteriology. 2025;10(1):112-115. DOI: 10.20953/2500-1027-2025-1-112-115 (In Russian).
19. Алексеева ЕА, Миронов АЮ, Полосенко ОВ, Шепелин АП, Храмов МВ. Выделение и идентификация листерий из клинического материала. Клиническая лабораторная диагностика. 2022;67(6):362-368. / Alekseeva EA, Mironov AYU, Polosenko OV, Shepelin AP, Khramov MV. Isolation and identification of listeria in clinical material. Russian Clinical Laboratory Diagnostics. 2022;67(6):362-368. DOI: 10.51620/0869-2084-2022-67-6-362-368 (In Russian).
20. Carattoli A, Zankari E, García-Fernández A, Voldby Larsen M, Lund O, Villa L, et al. In silico detection and typing of plasmids using PlasmidFinder and plasmid multilocus sequence typing. Antimicrob Agents Chemother. 2014;58(7):3895-903. DOI: 10.1128/AAC.02412-14
21. Camacho C, Coulouris G, Avagyan V, Ma N, Papadopoulos J, Bealer K, et al. BLAST+: architecture and applications. BMC Bioinformatics. 2009;10:421. DOI: 10.1186/1471-2105-10-421
22. Алексеева ЕА, Фурсова НК, Борзенков ВН, Фурсов МВ, Говорунов ИГ. База данных «Распространенность генетических линий *Listeria monocytogenes* в пищевых продуктах на территории Вологодской области». Свидетельство о государственной регистрации базы данных №2025621469 от 02.04.2025. Заявка №2025620886 от 18.03.2025. / Alekseeva EA, Fursova NK, Borzenkov VN, Fursov MV, Govorunov IG. Database "Prevalence of *Listeria monocytogenes* genetic lineages in food products in the Vologda Oblast". Certificate of state registration of the database No 2025621469 dated 02.04.2025. Application No 2025620886 dated 18.03.2025. (In Russian).
23. Canchaya C, Giubellini V, Ventura M, de los Reyes-Gavilán CG, Margolles A. Mosaic-like sequences containing transposon, phage, and plasmid elements among *Listeria monocytogenes* plasmids. Appl Environ Microbiol. 2010 Jul;76(14):4851-7. DOI: 10.1128/AEM.02799-09
24. He Y, Luo Z, Deng H, Chen Q, Luo Y, Li Z, et al. Genomic Insights into Antibiotic Resistance and Virulence of *Listeria monocytogenes* Isolated from Chongqing, China. Foodborne Pathog Dis. 2025;22(10):700-708. DOI: 10.1089/fpd.2024.0085
25. Михайлова ЮВ, Молчанов АД, Шеленков АА, Тюменцева МА, Карбышев КС, Тюменцев АИ, и др. Гетерогенность антибиотикорезистентных изолятов *Listeria monocytogenes*, выделенных из пищевой продукции в Москве. Эпидемиология и вакцинопрофилактика. 2023;22(6):108-123. / Mikhailova YuV, Molchanov AD, Shelenkov AA, Tyumentseva MA, Karbyshev KS, Tyumentsev AI, et al. Heterogeneity of antibiotic-resistant *Listeria monocytogenes* isolates isolated from food products in Moscow. Epidemiology and Vaccinal Prevention. 2023;22(6):108-123. DOI: 10.31631/2073-3046-2023-22-6-108-123 (In Russian).
26. Wang W, Zhong Y, Jia J, Ma L, Lu Y, Wang Q, et al. Genomic Landscape and Antimicrobial Resistance of *Listeria monocytogenes* in Retail Chicken in Qingdao, China. Foods. 2025;14(18):3260. DOI: 10.3390/foods14183260
27. Zhang B, Sun W, Wang X, Ren H, Wang Y, Hu S, et al. Exploration of the biodiversity and mining novel target genes of *Listeria monocytogenes* strains isolated from beef through comparative genomics analysis. Front Microbiol. 2025;16:1560974. DOI: 10.3389/fmicb.2025.1560974
28. Kuenne C, Voget S, Pischmarov J, Oehm S, Goesmann A, Daniel R, et al. Comparative analysis of plasmids in the genus *Listeria*. PLoS One. 2010;5(9):e12511. DOI: 10.1371/journal.pone.0012511
29. Yan S, Li M, Luque-Sastre L, Wang W, Hu Y, Peng Z, et al. Susceptibility (re)-testing of a large collection of *Listeria monocytogenes* from foods in China from 2012 to 2015 and WGS characterization of resistant isolates. J Antimicrob Chemother. 2019;74(7):1786-1794. DOI: 10.1093/jac/dkz126
30. Li H, Sheng H, Zhao J, Zhang X, Li M, Zhao L, et al. Emerging threats: *Listeria monocytogenes* with acquired multidrug resistance from food in China, 2012–2022. Int J Food Microbiol. 2025;439:111236. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2025
31. Chu J, Shin JI, Lee MR, Chung YJ, Park KT, Jung SH. Prevalence and Genomic Characterization of *Listeria monocytogenes* in Retail Beef and Farm Samples in Korea. J Food Prot. 2025;88(11):100640. DOI: 10.1016/j.jfp.2025.100640

Информация о соавторах:

Борзенков Валерий Николаевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории антимикробных препаратов ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Мицевич Ирина Петровна, старший научный сотрудник лаборатории антимикробных препаратов ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Мухина Татьяна Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник отдела коллекционных культур ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Барькова Мария Рудольфовна, младший научный сотрудник отдела коллекционных культур ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Федюкина Галина Николаевна, кандидат химических наук, старший научный сотрудник лаборатории антимикробных препаратов ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Козлов Алексей Игоревич, младший научный сотрудник отдела коллекционных культур ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Храмов Михаил Владимирович, кандидат медицинских наук, заместитель директора ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Кузнецова Оксана Александровна, доктор технических наук, директор ФГБУ «Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М.Горбатова» РАН

Юшина Юлия Константиновна, доктор технических наук, заместитель директора ФГБУ «Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М.Горбатова» РАН

Грудистова Мария Александровна, научный сотрудник лаборатории гигиены производства и микробиологии ФГБУ «Федеральный научный центр пищевых систем им. В.М.Горбатова» РАН

Фурсова Надежда Константиновна, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник лаборатории антимикробных препаратов ФБУН «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» Роспотребнадзора

Information about co-authors:

Valery N. Borzenkov, PhD in Biological Sciences, Senior Researcher of Antimicrobial Agents Laboratory, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Irina P. Mitsevich, Senior Researcher of Antimicrobial Agents Laboratory, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Tatiana N. Mukhina, PhD in Biological Sciences, Senior Researcher of Culture Collection Department, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Maria R. Barkova, Junior Researcher of Culture Collection Department, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Galina N. Fedyukina, PhD in Chemical Sciences, Senior Researcher of Antimicrobial Agents Laboratory, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Aleksey I. Kozlov, Junior Researcher of Culture Collection Department, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Mikhail V. Khramov, PhD, MD, Deputy Director, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor

Oksana A. Kuznetsova, PhD, DSc (Technical Sciences), Director, V.M.Gorbatov Federal Scientific Center of Food Systems of the Russian Academy of Sciences

Yilia K. Yushina, PhD, DSc (Technical Sciences), Deputy Director, V.M.Gorbatov Federal Scientific Center of Food Systems of the Russian Academy of Sciences

Maria A. Grudistova, Researcher of the Industrial Hygiene and Microbiology Laboratory, V.M.Gorbatov Federal Scientific Center of Food Systems of the Russian Academy of Sciences

Nadezhda K. Fursova, PhD in Biological Sciences, Leading Researcher of Antimicrobial Agents Laboratory, State Research Center for Applied Microbiology and Biotechnology of Rospotrebnadzor