

УДК 581.2:579.842.11

UDC 581.2:579.842.11

РАСТЕНИЯ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ НИША ПАТОГЕННЫХ ДЛЯ ЧЕЛОВЕКА БАКТЕРИЙ**PLANTS AS AN ECOLOGICAL NICHE FOR HUMAN PATHOGENIC BACTERIA**

Маркова Юлия Александровна

к.б.н., с.н.с.

Турская Анна Леонидовна

к.б.н., н.с.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск, Россия

Markova Yulia Alexandrovna

Cand.Biol.Sci., senior staff scientist

Turskaya Anna Leonidovna

Cand.Biol.Sci., staff scientist

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Irkutsk, Russia

В обзоре обсуждены факты заражения растений патогенными бактериями, являющимися возможным источником кишечных заболеваний человека. Описаны данные по влиянию условий окружающей среды на проникновение и прикрепление бактерий к растительным тканям. Представлены интересные результаты по скорости распространения, длительности сохранения энтеропатогенов в растительных организмах

The facts related to contamination of plants with pathogenic bacteria being a possible source of human foodborne intestinal diseases are discussed. Data bound up with influence of environment conditions with respect to attachment and penetration of bacteria in plant tissues are described. Exquisite results related to the rate of proliferation and the time of retaining enteropathogens in plant organisms are presented

Ключевые слова: РАСТЕНИЯ, МИКРООРГАНИЗМЫ, ЭНДОФИТЫ, ПАТОГЕНЫ ЧЕЛОВЕКА

Key words: PLANTS, MICROORGANISMS, ENDOPHYTES, HUMAN PATHOGENS

Любой высший организм, в том числе и растение, представляет систему ниш для обширного микробного сообщества [5]. Основные экологические ниши, выделяемые на растении, включают ризосферу, филлосферу и эндосферу. Каждая из них характеризуется различными физическими, химическими и биологическими особенностями.

Ризосфера изначально определялась как почвенная среда обитания микроорганизмов, находящаяся непосредственно под влиянием жизнедеятельности корневой системы растения-хозяина. Однако, сравнительно недавно этот термин стал включать в себя эндоризосферу (среда обитания микроорганизмов внутри корней), ризоплану (местообитание микроорганизмов на поверхности корней), а также связанную с корневой системой почву – собственно ризосферу или экторизосферу [58]. Микробные сообщества, формирующиеся в этих зонах, оказывают существенное влияние на рост и развитие растений.

Филлосфера характеризуется, главным образом, как местообитание микроорганизмов, связанных с поверхностью листа (микроорганизмы –

эпифиты). Микробное разнообразие филлосферы зависит от многих факторов, включая стадию роста растения, возраст листа, наличие патогенов, локальную температуру и влажность [46; 43]. Филлосфера относительно непостоянная и жесткая среда по сравнению с эндосферой и ризосферой.

Эндосфера представляет собой наименее изученную нишу. Эндосферные (или эндофитные) бактерии локализуются в растительных тканях, межклетниках и сосудах [57]. В этом случае, микроорганизмы лучше защищены от биотических и абиотических стрессов, чем ризосферные и филлосферные бактерии [29; 60], при этом среда их обитания богаче питательными веществами. Большая часть эндофитных бактерий относится к так называемым ассоциативным микроорганизмам [2]. Эта группа включает виды, не являющиеся необходимыми для растений, но способствующие их адаптации к различным условиям окружающей среды, усиливая фотосинтез и продуктивность, устойчивость к действию фитопатогенов и др. [16]. Учитывая, что четкой границы между патогенами и видами-мутуалистами провести нельзя, эндофитные бактерии при некоторых условиях могут, вероятно, выступать в роли фитопатогенов.

Исследованиями последних лет, показано, что некоторые эндофитные бактерии, относятся к видам, которые в медицинской микробиологии принято называть условно-патогенными. Эти виды могут длительное время находиться в организме человека, не принося вреда, и вызывать заболевания при ослаблении его организма. Условно-патогенные микроорганизмы обладают широкой специализацией и высокой адаптационной способностью. Пребывание патогенов человека в растениях является частью цикла их циркуляции во внешней среде. Вероятно, они используют растения в качестве альтернативного хозяина и переносчика в организм животного [64].

Бактерии, патогенные для человека, также способны к эпифитному существованию. Их наблюдали у основания листовых черешков, на цветочных почках, на открытых цветках. Однако, существование на поверхности листа сопряжено со множественными стрессами, такими как недостаток питательных веществ, ультрафиолетовая радиация и недостаток влаги [11; 18; 30; 43; 65].

Изучение влияния температуры на проникновение и прикрепление *Salmonella* к салату-латуку (*Lactuca sativa* L.) показало, что при высоких температурах (25 и 37 °С) оно было выше, чем при 4°С. Это свидетельствует об участии активного метаболизма бактерий в этих процессах [39]. Благоприятное действие высокой температуры и влажности на колонизацию плодов томата отмечено в работе Iturriaga с соавторами [35]. Возможно, определенную роль в этом играет снижение конкурентного давления других эпифитов, для которых температурные условия, близкие к 37°С, неблагоприятны [13; 64].

В то же время, для патогенов человека показано, что они могут успешно развиваться и при температурах, отличающихся от оптимальной для их роста (37°С). Например, при исследовании роста *Salmonella enterica* серотип Montevideo на поверхности неповрежденных томатов, Zhuang с соавторами [69] наблюдали их быстрый рост при температуре окружающей среды. Другой вид, *Listeria monocytogenes*, слабее прикреплялся к клеткам редиса при 37°С, чем при более низких температурах. Авторы связывают это с изменениями поверхностных образований клеток патогена [26].

Скорость роста *Citrobacter jejuni* на листьях и на корнях была выше при низких температурах, таких как 10 и 16°С, чем при 33 и 37°С. Доказано, что клетки этого вида патогена метаболически активны и подвижны даже при температуре 4°С [12].

Недавние исследования показали, что энтеробактерии могут колонизировать внутренние ткани растений [20; 64]. Такой способ существования защищает бактерии от многих стрессовых воздействий. Эндосфера характеризуется постоянной влажностью, доступностью питательных веществ, относительно постоянной температурой. Возможно, наиболее соответствующими таким условиям являются вторичная ксилема, аксиальная и радиальная паренхима. И действительно, клетки *E. coli* наблюдали в сосудистой системе гипокотилей проростков бобов [67]. Благоприятным местообитанием являются аэренхима и межклеточные пространства [28].

Из растительных тканей были выделены следующие виды условно-патогенных бактерий – *Klebsiella pneumoniae* [32], *Enterobacter cloacae*, *Enterobacter aerogenes* [70], *Serratia marcescens* [28], *Burkholderia cepacia* [51]. Нашими исследованиями также показано присутствие бактерий семейства *Enterobacteriaceae* в тканях ряда дикорастущих и культурных растений. Более того, все выделенные культуры обладали широким спектром устойчивости к 11 антибиотикам и высокой адгезивностью к эритроцитам человека [3; 4].

Оппортунистический патоген, *Enterococcus faecalis*, проникает через устьица и поранения листьев *Arabidopsis thaliana*, колонизируя межклеточные пространства и вызывая повреждение клеточных стенок и мембранных структур [37]. Подобная ситуация сходна для другого бактериального патогена животных *Staphylococcus aureus* [24; 37; 53].

В ряде лабораторных исследований было показано, что клинический изолят *Pseudomonas aeruginosa* способен контаминировать разные виды растений *A. thaliana*, табак и салат [22; 54; 55; 56; 44], что свидетельствует о его полигостальности.

Такие исследования показывают возможность контаминации продуктов питания растительного происхождения истинными патогенами

человека, что подтверждается многими публикациями [23; 63; 66]. Энтерогеморрагическая *E. coli* O157:H7 найдена в тканях поверхностно-стерилизованных листьев салата-латука в количестве 3,95 log КОЕ/г (Franz et al., 2007), проростках редиса, моркови, люцерны, бобов [34]. *Salmonella enterica* серовар Typhimurium обнаружена в количестве 2,57 log КОЕ/г в поверхностно-стерилизованном салате-латуке [23]. *L. monocytogenes* была выделена из редиса, петрушки, огурцов, кабачков и других овощей [26].

Обитая в растениях, бактерии сталкиваются с низкими значениями рН. Например, рН мякоти незрелых плодов томата ниже 4,5 из-за присутствия в них больших количеств лимонной кислоты. Тем не менее, *S. enterica* серотипов Enteritidis, Infantis и Typhimurium были способны расти в свежих плодах томата (рН от 3.99 до 4.37) при 22 и 30°C [7].

При изучении эндофитной колонизации плодов яблок *E. coli* O157:H7 с помощью сканирующей конфокальной лазерной микроскопии было показано, что на поверхности плода бактерии прикреплялись преимущественно к местам разрыва кутикулы [14]. Патоген также колонизировал чечевички яблока, в некоторых случаях на глубине 40 мм. *E. coli* O157:H7 может колонизировать внутренние части яблок, прикрепляясь к перикарпию и интегументам семян. Бактериальная клетка внутри ткани яблок формировала гранулы и везикулы, которые не присутствовали в клетках, растущих на питательном бульоне, возможно, в связи с высокими осмотическими условиями [36].

Корни и ксилема цитрусовых растений могут также колонизоваться энтеробактериями. *Klebsiella pneumoniae* (штамм Кр342) была способна эндофитно колонизировать *Citrus sinensis* и *Catharanthus roseus*. Бактерии, которые инокулировались в корни были впоследствии найдены с помощью флуоресцентной микроскопии в ксилеме корней и ветвей обоих тестируемых видов [41]. *E. coli* O157:H7 и *Salmonella* могут обитать внутри плода апельсина [21; 64].

Следует заметить, что разные штаммы эшерихий и сальмонелл различаются по способности колонизировать растения [13; 64]. При изучении трех сероваров *S. enterica*, все штаммы были способны эпифитно колонизировать растения, но только серовар Dublin мог колонизировать эндофитно [38]. Различия между штаммами *Salmonella* также наблюдали при эндофитной колонизации томатов [27]. В то же время, сравнение сорбции разных штаммов *L. monocytogenes* к клеткам суспензионной культуры редиса, показало, что механизмы, вовлеченные во взаимодействие с клетками растений, присутствуют у всех штаммов этого вида [26].

Энтеробактерии, изолированные из растительных тканей, колонизировали внутреннюю часть растений в более высоких количествах, чем изолированные из клинических или других источников. Например, штамм SCH7976 *Salmonella*, полученный из проростков люцерны во время сальмонеллезной вспышки в Калифорнии в 1998 г., эндофитно колонизировал растения люцерны быстрее, чем другие штаммы. Штамм *Klebsiella pneumoniae* 342, который изолирован из кукурузы [15], колонизировал растения люцерны в более высоких количествах, чем другие энтеробактерии [19].

Сравнение между видами показало, что *Salmonella enterica* эффективнее прикрепляется к пророщенным семенам и трехдневным проросткам люцерны по сравнению с *E.coli* O157:H7. Это позволяет предположить, что связанные с употреблением растений, вспышки кишечных инфекций, чаще вызываются сальмонеллой, чем эшерихией [9]. Авторы объясняют это отличие большим количеством специальных фимбрий (curli), продуцируемых *Salmonella enterica* в отличие от *E.coli* O157:H7, которые, вероятно, способствуют лучшей адсорбции бактериальных клеток к поверхности растительных тканей.

При этом сравнение адгезии *S. enterica* к 3-суточным проросткам салата латука с бактериями *P. agglomerans*, *P. putida* и *R. aquatilis*, не показало значительных отличий [9]. Однако, скорость распространения патогенных для человека бактерий *S. enterica* серовар Newport и *E. coli* O157:H7 была медленнее, чем эндофита *Enterobacter asburiae*, последняя регистрировалась в растении *A. thaliana* уже через 1 день после его переноса в почву, содержащую эти микроорганизмы, в то время как остальные два вида еще не детектировались [17].

Колонизация ячменя *S. enterica* серовар Typhimurium и тремя видами *Listeria* spp. (*L. monocytogenes*, *L. ivanovii*, *L. innocua*) показала, что штаммы *S. enterica* эндофитно колонизировали корни ячменя в 10 раз быстрее, чем *Listeria* spp. [40].

Потенциальными источниками *Salmonella*, как и других бактерий, патогенных для человека являются ирригационные воды, почва, фунгициды, инсектициды и руки человека [27]. Однако, важнейшим источником контаминации сельскохозяйственных растений является органическое удобрение, которое, как правило, содержит бактерии кишечной группы, особенно если оно получено от больного животного [68]. Существуют работы, подтверждающие этот путь заражения растений. При попадании в навоз или почву *S. enterica* серовар Weltevreden выделяется из корней и проростков шпината в течение длительного времени [6].

Это свидетельствует о необходимости строгой проверки необработанного навоза животных перед его внесением в почву. Общепринятым методом удаления патогенных микроорганизмов является компостирование [31; 27]. Чтобы предотвратить загрязнение овощей требуется, по крайней мере, 120 дней между применением удобрения и сбором урожая [48]. Другие авторы считают, что 90-дневный срок уже

достаточен, чтобы минимизировать загрязнение сельскохозяйственных растений [31].

При выращивании культурных растений на зараженной почве или при поливе их зараженной водой (например, взятой ниже хозяйственно-бытовых стоков) патогенные бактерии могут попасть через корневую систему в растение [63; 66]. Даже однократное применение контаминированной поливной воды или компоста может привести к заражению тканей растений редиса, моркови и табака патогенами человека [33], в том числе *L. innocua* [49], *Salmonella typhimurium* [42; 62], *E. coli* O157:H7 [50].

Еще один возможный механизм процесса переноса патогенных бактерий из почвы в растение связан с нематодами, *Caenorhabditis elegans*, которые способны транспортировать *Salmonella newport* во фрукты и овощи из почвы [64].

С помощью иммунофлуоресцентной микроскопии было обнаружено наличие бактерий *E. coli* O157:H7 в листьях редиса, выращенного из загрязненных семян, что свидетельствует о возможной роли семян в контаминации растений [34]. При погружении корешков проростков редиса в бактериальную суспензию *E. coli* O157:H7 [34] или корневой системы кукурузы в контаминированную гидропонную среду [10] патогены обнаруживались во всем растении. Причем во втором случае уже через 48 ч после инокуляции.

Ряд наблюдений за бактериальной колонизацией корневой системы, полученных с помощью конфокальной лазерной микроскопии позволил сделать заключение, что бактерии прикрепляются преимущественно в местах выхода боковых корней. Это описано для *Salmonella*, *E. coli*, *K. pneumoniae* 342, *Serratia*, колонизирующих *A. thaliana* [17], салат латук, *Medicago sativa*, *Medicago truncatula*, *Triticum aestivum* и *Oryza sativa* [19; 28]. Через инокуляцию корней *A. thaliana* показана колонизация

эндосферы *S. enterica* и *E. coli* O157:H7, бактерии детектировались в течение 21 дня [17].

Одним из путей проникновения являются механические повреждения стеблей и плодов при сборе урожая [27; 10]. Так, например, в исследованиях Vabic с соавторами [8] обнаружены скопления *Pseudomonadaceae*, *Enterobacteriaceae* (включая *Klebsiella pneumoniae*), *Micrococcaceae* и молочнокислых бактерий на поверхности листьев с поврежденной кутикулой. Бактерии *P. aeruginosa* проникали через устьица и поранения листьев, колонизировали межклеточные пространства, и разрушали клеточные стенки и мембранные структуры [52]. Показано, что высокую степень выживания имели бактерии, прикрепленные к поврежденным эпидермальным клеткам [47].

Патогены человека способны размножаться в эндосфере растений. Это было показано экспериментами по выделению *E. coli* O157:H7 из салата латука на 3 сутки после инокуляции суспензией с низкой концентрацией клеток [66]. Другой группой исследователей зарегистрировано 40-кратное увеличение КОЕ *Salmonella* в проростках *Arabidopsis* в течение двух дней при инокуляции бактерии в жидкую среду [59].

Большой интерес вызывает разница в колонизации различных видов растения-хозяина. Golberg с соавторами показали, что наиболее высокая встречаемость *Salmonella* spp. наблюдалась в листьях салата-латука Айсберг ($81 \pm 16\%$) и руколы ($88 \pm 16\%$), тогда как салат-ромен ($16 \pm 16\%$) и красный латук ($20 \pm 15\%$) содержали более низкие количества бактерий. Интернализация свежего базилика была $46 \pm 12\%$, тогда как листья петрушки и томата демонстрировали только краевую контаминацию ($1.9 \pm 3.3\%$ и $0.56 \pm 1.36\%$, соответственно) [25].

Попадая в растение бактерии, патогенные для человека быстро распространяются по нему. Изучение динамики колонизации *A. thaliana*

штаммами *Enterococcus faecalis* V583 и OG1RF показало, что на 2-3 дни – бактерии инфицировали зону корневой шейки и полностью развитые листья, располагающиеся вблизи основания растения. На 4 день инфекция системно распространялась до верхушки растения, на 7 день растения погибали (Jha et al., 2005). Нашими исследованиями была показана возможность колонизации *E. coli*, штамм XL-1Blue, различных по устойчивости сортов картофеля *in vitro*. Восприимчивый к фитопатогену сорт колонизировался условным энтеропатогеном значительно быстрее по сравнению с устойчивым сортом [4; 1].

Интересные данные получены при изучении длительности сохранения бактерий в розетке *A. thaliana*. Было выявлено, что хотя инфильтрованные листья погибали в течение 5 дней, апикальные меристемы выживали и образовывали новые листья. Через месяц после инфильтрации, вновь сформированные листья содержали значимые, хотя и меньшие количества КОЕ *Salmonella* spp. [59]. Наши изучения показали сохранение *E. coli* в растениях картофеля *in vitro* через 75 суток, при этом происходило ингибирование роста растений в среднем на 70% без видимых признаков заболевания [4; 1].

Исследования Shi с соавторами [61] показали, что заражение цветков томата *Salmonella montevideo* или *S. typhimurium* DT104 оказывает влияние на видовой состав микробного сообщества полученных плодов. Авторы предполагают, что патоген модифицирует, а не интегрируется в микробное сообщество, ассоциированное с томатами.

Таким образом, рядом исследований показано, что патогенные для человека микроорганизмы могут попадать в растительные организмы и при этом достаточно быстро распространяться по нему, заселяя его целиком и наращивая свою биомассу. Этому способствует подвижность, свойственная многим видам патогенных и условно-патогенных бактерий. Она может быть селективным преимуществом для *S. enterica* и *E. coli*

O157:H7, позволяя выбрать условия с оптимальными рН, влажностью и питательными веществами. Все изложенное свидетельствует, о чрезвычайной теоретической и практической важности проблемы взаимоотношений между растениями и бактериями, патогенными для человека и необходимости дальнейших исследований в этом направлении.

Литература

1. Алексеенко А.Л. Особенности взаимодействия условно-патогенных энтеробактерий с растениями. Автореф. ... канд. биол. наук. Иркутск, 2010. 22 с.
2. Бухарин О.В., Лобакова Е.С., Немцева Н.В., Черкасов С.В. Ассоциативный симбиоз. Екатеринбург: УрО РАН, 2007. 264 с.
3. Маркова Ю.А., Романенко А.С. Выделение условно-патогенных микроорганизмов из растений // Гигиена и санитария. 2006. № 1. С. 58-60.
4. Маркова Ю.А., Романенко А.С., Алексеенко А.Л., Саяев Р.К. Колонизация растений картофеля *in vitro* условно-патогенной бактерией *Escherichia coli* // Доклады РАН. 2008. Т. 420. № 2. С. 279-281.
5. Тец В.В. Пангеном // Цитология. 2003. Т. 45. № 5. С. 526-531.
6. Arthurson V, Sessitsch A, Jäderlund L. Persistence and spread of *Salmonella enterica* serovar Weltevreden in soil and on spinach plants // FEMS Microbiol. Lett. 2011. V. 314. № 1. P. 67-74.
7. Asplund K., Nurmi E. The growth of salmonellae in tomatoes // Int. J. Food Microbiol. 1991. V. 13. P. 177-182.
8. Babic I., Roy S., Watada A.E., Wergin W.P. Changes in microbial populations on fresh cut spinach // Int. J. Food Microbiol. 1996. V. 31. P. 107-119.
9. Barak J.D., Whitehand L.C., Charkowski A.O. Differences in attachment of *Salmonella enterica* and *Escherichia coli* O157:H7 to alfalfa sprouts // Appl. Environ. Microbiol. 2002. V. 68. № 10. P. 4758-4763.
10. Bernstein N., Sela S., Pinto R., Ioffe M. Evidence for internalization of *Escherichia coli* into the aerial parts of maize via the root system // J. Food Prot. 2007. V. 70. P. 471-475.
11. Brandl M.T. Fitness of human enteric pathogens on plants and implications for food safety // Annu. Rev. Phytopathol. 2006. V. 44. P. 367-392.
12. Brandl M.T., Haxo A.F., Bates A.H., Mandrell R.E. Comparison of Survival of *Campylobacter jejuni* in the Phyllosphere with That in the Rhizosphere of Spinach and Radish Plants // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70, № 2. P.1182-1189.
13. Brandl M.T., Mandrell R.E. Fitness of *Salmonella enterica* serovar Thompson in the cilantro phyllosphere // Appl. Environ. Microbiol. 2002. V. 68. № 7. P. 3614-3621.
14. Burnett S.L., Chen J., Beuchat L.R. Attachment of *Escherichia coli* O157:H7 to the surfaces and internal structures of apples as detected by confocal scanning laser microscopy // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. № 11. P. 679-687.
15. Chelius M.K., Triplett E.W. Immunolocalization of dinitrogenase reductase produced by *Klebsiella pneumoniae* in association with *Zea mays* L. // Appl. Environ. Microbiol. 2000. V. 66. P. 783-787.
16. Conn V.M., Walker A.R., Franco C.M. Endophytic Actinobacteria Induce Defense Pathways in *Arabidopsis thaliana* // Mol. Plant-Microbe Interact. 2008. V. 21. № 2. P. 208-218.

17. Cooley M.B., Miller W.G., Mandrell R.E. Colonization of *Arabidopsis thaliana* with *Salmonella enterica* and enterohemorrhagic *Escherichia coli* O157:H7 and competition by *Enterobacter asburiae* // Appl. Environ. Microbiol. 2003. V. 69. № 8. P. 4915-4926.
18. Delaquis P., Bach S., Dinu L.D. Behavior of *Escherichia coli* O157:H7 in leafy vegetables // J. Food Prot. 2007. V. 70. P. 1966-1974.
19. Dong Y., Iniguez L., Ahmer B., Triplett E.W. Kinetics and Strain Specificity of Rhizosphere and Endophytic Colonization by Enteric Bacteria on Seedlings of *Medicago sativa* and *Medicago truncatula* // Appl. Environ. Microbiol. 2003. V. 69. № 3. P. 1783-1790.
20. Dong Y.M., Iniguez A.L., Triplett E.W. Quantitative assessments of the host range and strain specificity of endophytic colonization by *Klebsiella pneumoniae* // Plant Soil. 2003. V. 25. № 7. P. 49-59.
21. Eblen B.S., Walderhaug M.O., Edelson-Mammel S., Chirtel S.J., De Jesus A., Merker R.I., Buchanan R.L., Miller A.J. Potential for internalization, growth, and survival of *Salmonella* and *Escherichia coli* O157:H7 in oranges // J. Food Prot. 2004. V. 67. P. 1578-1584.
22. Elrod R.P, Braun A.C. *Pseudomonas aeruginosa* its role as a plant pathogen // J. Bacteriol. 1942. V. 44. P. 633-645.
23. Franz E., Visser A.A., Van Diepeningen A.D., Klerks M.M., Termorshuizen A.J., van Bruggen A.H. Quantification of contamination of lettuce by GFP-expressing *Escherichia coli* O157:H7 and *Salmonella enterica* serovar Typhimurium // Food Microbiol. 2007. V. 24. P. 106-112.
24. Garsin D.A., Sifri C.D., Mylonakis E., Qin X., Singh K.V., Murray B.E., Calderwood S.B., Ausubel F.M. A simple model host for identifying Gram-positive virulence factors // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2001. V. 98. P. 10892-897.
25. Golberg D, Kroupitski Y, Belausov E, Pinto R, Sela S. *Salmonella* Typhimurium internalization is variable in leafy vegetables and fresh herbs // Int. J Food Microbiol. 2011. V. 145. № 1. P. 250-257.
26. Gorski L., Palumbo J.D., Mandrell R.E. Attachment of *Listeria monocytogenes* to Radish Tissue is Dependent upon Temperature and Flagellar Motility // Appl. Environ. Microbiol. 2003. V. 69. № 1. P. 258-266.
27. Guo X., Chen J., Brackett R.E., Beuchat L.R. Survival of *Salmonellae* on and in tomato plants from the time of inoculation at flowering and early stages of fruit development through fruit ripening // Appl. Environ. Microbiol. 2001. V. 67. P. 4760-4764.
28. Gyaneshwar P., James E.K., Mathan N., Peddy P.M., Reinhold-Hurek B., Ladha J.K. Endophytic Colonization of Rice by a Diazotrophic Strain of *Serratia marcescens* // Journal of Bacteriol. 2001. V. 3. № 8. P. 2634-645.
29. Hallmann J., Quadt-Hallmann A., Mahaffee W.F., Kloepper J.W. Bacterial endophytes in agricultural crops // Can. J. Microbiol. 1997. V. 43. P. 895-914.
30. Heaton J.C., Jones. K. Microbial contamination of fruit and vegetables and the behaviour of enteropathogens in the phyllosphere: a review // J. Appl. Microbiol. 2008. V. 104. P. 613-626.
31. Ingham S.C., Losinski J.A., Andrews M.P., Breuer J.E., Breuer J.R., Wood T.M., Wright T.H. *Escherichia coli* Contamination of Vegetables Grown in Soils Fertilized with Noncomposted Bovine Manure: Garden-Scale // Appl. Environ. Microbiol. 2004. V. 70, № 11. P. 6420-427.
32. Iniguez A.L., Dong Y.M., Triplett E.W. Nitrogen fixation in wheat provided by *Klebsiella pneumoniae* 342 // Mol. Plant-Microb. Interact. 2004. V. 17. P. 1078-85.
33. Islam M., Morgan J., Doyle M.P., Phatak S.C., Millner P., Jiang X. Fate of *Salmonella enterica* serovar Typhimurium on carrots and radishes grown in fields treated with

- contaminated manure composts or irrigation water // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. V. 70. P. 2497-502.
34. Itoh Y., Sugita-Konishi Y., Kasuga F., Iwaki M., Hara-Kudo Y., Saito N., Noguchi Y., Konuma H., Kumagai S. Enterohemorrhagic *Escherichia coli* O157:H7 present in radish sprouts // *Appl. Environ. Microbiol.* 1998. V. 64. P. 1532-35.
 35. Iturriaga M.H., Tamplin M.L., Escartín E.F. Colonization of tomatoes by *Salmonella montevideo* is affected by relative humidity and storage temperature // *J Food Prot.* 2007. V. 70. № 1. P. 30-34.
 36. Janes M.E., Kim K.S., Johnson M.G. Transmission electron microscopy study of enterohemorrhagic *Escherichia coli* O157:H7 in apple tissue // *J. Food Prot.* 2005. V. 68. P. 216-224.
 37. Jha A.K., Bais H.P., Vivanco J.M. *Enterococcus faecalis* mammalian virulence-related factors exhibit potent pathogenicity in the *Arabidopsis thaliana* plant model // *Infect. Immun.* 2005. V. 73. P. 464-475.
 38. Klerks M.M., Franz E., van Gent-Pelzer M., Zijlstra C., van Bruggen A.H. Differential interaction of *Salmonella enterica* serovars with lettuce cultivars and plant-microbe factors influencing the colonization efficiency // *ISME J.* 2007. V. 1. № 7. P. 620-631.
 39. Kroupitski Y., Golberg D., Belausov E., Pinto R., Swartzberg D., Granot D., Sela S. Internalization of *Salmonella enterica* in Leaves is Induced by Light and Involves Chemotaxis and Penetration through Open Stomata // *Appl. Environ. Microbiol.* 2009. V. 75. № 19. P. 6076-86.
 40. Kutter S, Hartmann A, Schmid M. Colonization of barley (*Hordeum vulgare*) with *Salmonella enterica* and *Listeria* spp. // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2006. V. 56. № 2. P. 262-271.
 41. Lacava P.T., Araujo W.L., Azevedo J.L. Evaluation of endophytic colonization of *Citrus sinensis* and *Catharanthus roseus* seedlings by endophytic bacteria // *J. Microbiol.* 2007. V. 45. P. 11-14.
 42. Lapidot A, Yaron S. Transfer of *Salmonella enterica* serovar Typhimurium from contaminated irrigation water to parsley is dependent on curli and cellulose, the biofilm matrix components // *J Food Prot.*, 2009. V. 72. № 3. P. 618-623.
 43. Lindow S.E., Brandl M.T. Microbiology of the phyllosphere // *Appl. Environ. Microbiol.* 2003. V. 69. P. 1875-83.
 44. Mahajan-Miklos S., Tan M.W., Rahme L.G., Ausubel F.M. Molecular mechanisms of bacterial virulence elucidated using a *Pseudomonas aeruginosa-Caenorhabditis elegans* pathogenesis model // *Cell.* 1999. V. 96. P. 47-56.
 45. Markova Y.A., Romanenko A.S., Dukhanina A.V. Isolation of bacteria of the family *Enterobacteriaceae* from plant tissues // *Microbiology.* 2005. V. 74. P. 575-578.
 46. Mercier J., Lindow S.E. Role of leaf surface sugars in colonization of plants by bacterial epiphytes // *Appl. Environ. Microbiol.* 2000. V. 66. P. 369-374.
 47. Monier J.M., Lindow S.E. Aggregates of resident bacteria facilitate survival of immigrant bacteria on leaf surfaces // *Microb. Ecol.* 2005. V. 49. P. 343-352.
 48. Natvig E.E., Ingham S.C., Ingham B.H., Cooperband L.R., Roper T.R. *Salmonella enterica* serovar Typhimurium and *Escherichia coli* Contamination of Root and Leaf Vegetables Grown in Soils with Incorporated Bovine Manure // *Appl. Environ. Microbiol.* 2002. V. 68. № 6. P. 2737-44.
 49. Oliveira M., Usall J., Viñas I., Solsona C., Abadias M. Transfer of *Listeria innocua* from contaminated compost and irrigation water to lettuce leaves // *Food Microbiol.* 2011. V. 28. № 3. P. 590-596.
 50. Ongeng D, Vasquez G.A, Muyanja C, Ryckeboer J, Geeraerd A.H, Springael D. Transfer and internalisation of *Escherichia coli* O157:H7 and *Salmonella enterica* serovar

- Typhimurium in cabbage cultivated on contaminated manure-amended soil under tropical field conditions in Sub-Saharan Africa // *Int. J. Food Microbiol.* 2011. V. 145. № 1. P. 301-310.
51. Parke J.L., Gurian-Sherman D. Diversity of the *Burkholderia cepacia* complex and implications for risk assessment of biological control strains // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2001. V. 39. P. 225-258.
 52. Plotnikova J.M., Rahme L.G., Ausubel F.M. Pathogenesis of the human opportunistic pathogen *Pseudomonas aeruginosa* PA14 in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2000. V. 124. № 4. P. 1766-74.
 53. Prithiviraj B., Bais H.P., Jha A.K., Vivanco J.M. *Staphylococcus aureus* pathogenicity on *Arabidopsis thaliana* is mediated either by a direct effect of salicylic acid on the pathogen or by SA-dependent, NPR1-independent host responses // *Plant J.* 2005. V. 42. P. 417-432.
 54. Rahme L.G., Ausubel F.M., Cao H., Drenkard E., Goumnerov B.C., Lau G.W., Mahajan-Miklos S., Plotnikova J., Tan M.W., Tsongalis J., Walendziewicz C.L., Tompkins R.G. Plants and animals share functionally common bacterial virulence factors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2000. V. 97. №16. P. 8815-21.
 55. Rahme L.G., Stevens E.J., Wolfort S.F., Shao J., Tompkins R.G., Ausubel F.M. Common virulence factors for bacterial pathogenicity in plants and animals // *Science.* 1995. V. 268. P. 1899-902.
 56. Rahme L.G., Tan M.W., Le L., Wong S.M., Tompkins R.G., Calderwood S.B., Ausubel F.M. Use of model plant hosts to identify *Pseudomonas aeruginosa* virulence factors // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1997. V. 94. № 24. P. 13245-250.
 57. Rosenblueth M., Martinez-Romero E. Bacterial Endophytes and Their Interactions with Hosts // *Mol. Plant-Microbe Interact.* 2006. V. 19. № 8. P. 827-837.
 58. Saito A., Ikeda S., Ezura H., Minamisawa K. Microbial Community Analysis of the Phytosphere Using Culture-Independent Methodologies // *Microbes Environ.* 2007. V. 22. № 2. P. 93-105.
 59. Schikora A, Carreri A, Charpentier E, Hirt H The dark side of the salad: *Salmonella typhimurium* overcomes the innate immune response of *Arabidopsis thaliana* and shows an endopathogenic lifestyle // *PLoS One.* 2008. V. 3. № 5. P. e2279.
 60. Seghers D., Wittebolle L., Top E.M., Verstraete W., Siciliano S.D. Impact of agricultural practices on the *Zea mays* L. endophytic community // *Appl. Environ. Microbiol.* 2004. V. 70. P. 1475-482.
 61. Shi X, Wu Z., Namvar A., Kostrzynska M., Dunfield K., Warriner K. Microbial population profiles of the microflora associated with pre- and postharvest tomatoes contaminated with *Salmonella typhimurium* or *Salmonella montevideo* // *J. Appl. Microbiol.* 2009. V. 107. № 1. P. 329-338.
 62. Shirron N., Yaron S. Active Suppression of Early Immune Response in Tobacco by the Human Pathogen *Salmonella Typhimurium* // *PLoS One.* 2011. V. 6. № 4. P. e18885.
 63. Solomon E.B., Yaron S., Matthews K.R. Transmission of *Escherichia coli* O157:H7 from contaminated manure and irrigation water to lettuce plant tissue and its subsequent internalization // *Appl. Environ. Microbiol.* 2002. V. 68. P. 397-400.
 64. Tyler H. L., Triplett E. W. Plants as a Habitat for Beneficial and/or Human Pathogenic Bacteria // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2008. V. 46. P. 53-73.
 65. Underwood W., Melotto M., He S.Y. Role of plant stomata in bacterial invasion // *Cell. Microbiol.* 2007. V. 9. P. 1621-629.
 66. Wachtel M.R, Whitehand L.C, Mandrell R.E. Association of *Escherichia coli* O157:H7 with preharvest leaf lettuce upon exposure to contaminated irrigation water // *J. Food Prot.* 2002., V. 65. P. 18-25.

67. Warriner K, Spaniolas S, Dickinson M, Wright C, Waites W.M. Internalization of bioluminescent *Escherichia coli* and *Salmonella Montevideo* in growing bean sprouts // J. Appl. Microbiol. 2003. V. 95. P. 719-727.
68. Wells S.J., Fedorka-Cray P.J., Dargatz D.A., Ferris K., Green A. Fecal shedding of *Salmonella* spp. by dairy cows on farm and at cull cow markets // J. Food Prot. 2001. V. 64. № 1. P. 3-11.
69. Zhuang R.Y., Beuchat L.R., Angulo F.J. Fate of *Salmonella montevideo* on and in raw tomatoes as affected by temperature and treatment with chlorine // Appl. Environ. Microbiol. 1995. V. 61. № 6. P. 2127-131.
70. Zinnel D.K., Lambrecht P., Harris N.B., Feng Z., Kuczmarski D., Higley P., Ishimaru C.A., Arunakumari A., Barletta R.G., Vidaver A.K. Isolation and Characterization of Endophytic Colonizing Bacteria from Agronomic Crops and Prairie Plants // Appl. Environ. Microbiol. 2002. V. 68. P. 2168-208.