



## Behavior of *Salmonella*, a Zoonotic Pathogen, in Plant Hosts

Elif Gamze Has<sup>1,a</sup>, Mustafa Akçelik<sup>1,b,\*</sup>

<sup>1</sup>Department of Biology, Faculty of Science, Ankara University, Safety District, 06100 Ankara, Turkey

\*Corresponding author

| ARTICLE INFO  | ABSTRACT   |
|---|--|
| <p><i>Review Article</i></p> <p>Received : 27/10/2021<br/>Accepted : 03/11/2021</p> <p><b>Keywords:</b><br/>Salmonella<br/>Plant<br/>Host<br/>Persistence<br/>Infection</p> | <p><i>Salmonella</i> is known as one of the main factors of food-borne gastroenteritis, and with this feature, it poses a great risk in terms of public health and economic losses. It is estimated that of the approximately 94 million cases of salmonellosis occurring in the world each year (about 85 percent of these are food-borne), an average of 150,000 result in death. Current social trends highlight the important health benefits of fresh produce in our daily diet. As an irony; Uncooked consumption of fresh herbal products is increasingly identified as a source of transmission for pathogens of intestinal origin, and epidemics occurring in this way are spreading rapidly. Today, the frequency of anthropogenic pathogen outbreaks associated with fresh produce, spices, and nuts has surpassed those associated with foods of animal origin. Human pathogens in the production chain; It can be transferred to plant material by basic means such as the use of animal manure, contaminated irrigation water, biological vectors (insects and animals) and contaminated seeds. In the light of these data, many intestinal pathogens have been identified as phyllo sphere-associated bacteria. Despite all these findings, there are many unknowns on the persistence and infectivity of <i>Salmonella</i> in contaminated plant hosts. In this review article, the factors affecting the attachment, colonization and survival of <i>Salmonella</i> on plant surfaces, as well as the information on the infection processes that continue with the invasion of plant tissues are discussed in the light of contemporary literature data.</p> |

Türk Tarım – Gıda Bilim ve Teknoloji Dergisi, 9(11): 2049-2055, 2021

## Zoonotik Bir Patojen Olan *Salmonella*'nın Bitki Konaklarındaki Davranışı

| MAKALE BİLGİSİ   | ÖZ  |
|--|---|
| <p><i>Derleme Makale</i></p> <p>Geliş : 27/10/2021<br/>Kabul : 03/11/2021</p> <p><b>Anahtar Kelimeler:</b><br/>Salmonella<br/>Bitki<br/>Konak<br/>Kalıcılık<br/>Enfeksiyon</p> | <p><i>Salmonella</i>, gıda kaynaklı gastroenterit vakalarının başlıca etkenlerinden biri olarak bilinmekte ve bu özelliği ile halk sağlığı ve ekonomik kayıplar açısından büyük bir risk oluşturmaktadır. Her yıl dünyada meydana gelen yaklaşık 94 milyon salmonelloz vakasının (bunların yaklaşık yüzde 85'i gıda kaynaklıdır) ortalama 150.000 adetinin ölümlerine sonuçlandığı tahmin edilmektedir. Mevcut sosyal eğilimler, günlük beslenmemizde taze ürünlerin önemli sağlık yararlarını vurgulamaktadır. Bir ironi olarak; taze bitkisel ürünlerin pişirilmeden tüketimi ise, bağırsak kökenli patojenler için giderek daha büyük bir bulaş kaynağı olarak tanımlanmakta ve bu yolla meydana gelen salgınlar hızlı bir şekilde yayılmaktadır. Günümüzde taze ürünler, baharatlar ve sert kabuklu meyşerle bağlantılı insan kaynaklı patojen salgınlarının sıklığı, hayvansal kaynaklı gıdalarla bağlantılı olanları geçmiş durumdadır. Üretim zincirinde bulunan insan patojenleri; hayvan gübresi, kontamine sulama suyu, biyolojik vektörler (böcek ve hayvanlar) ve kontamine tohum kullanımı gibi temel yollarla bitkisel materyale geçebilmektedir. Bu veriler ışığında birçok bağırsak kökenli patojen, filozfer ile ilişkili bakteriler olarak tanımlanmıştır. Tüm bu bulgulara rağmen <i>Salmonella</i>'nın kontamine ettiği bitki konaklarında kalıcılığı ve enfektivitesi üzerinde çok sayıda bilinmeyen bulunmaktadır. Bu derleme makalede <i>Salmonella</i>'nın bitki yüzeylerine tutunmasını, kolonizasyonunu ve hayatta kalmasını etkileyen faktörlerin yanı sıra, bitki dokularının invazyonu ile devam eden enfeksiyon süreçleri üzerindeki bilgi, çağdaş literatür verileri doğrultusunda tartışılmıştır.</p> |

[haselifgamze@gmail.com](mailto:haselifgamze@gmail.com)

<https://orcid.org/0000-0001-8491-9249>

[akcelik@science.ankara.edu.tr](mailto:akcelik@science.ankara.edu.tr)

<https://orcid.org/0000-0002-1227-2324>



This work is licensed under Creative Commons Attribution 4.0 International License

## Giriş

*S. enterica* türü içerisinde yer alan tifoit olmayan *Salmonella* serovaryeteleri, dünya genelinde gıda kökenli gastroenteritin ana etkenleridir. İstatistikler, tüm gıda kaynaklı salgınların yaklaşık %22'sinin *Salmonella* kökenli olduğuna işaret etmektedir. Bu yönüyle büyük ekonomik kayıplara ve sağlık sorunlarına yol açan söz konusu zoonotik patojenin, insanlar arasında temel bulaş yolu fekal-oral döngü ile gerçekleşmektedir (Batz ve ark., 2014). Son yıllarda insan ve diğer hayvan patojeni olan bakterilerin bitkileri de enfekte ettiğine dair bilimsel kanıtların saptanması, "alternatif konak" kavramını beraberinde getirmiştir. Bitkileri alternatif konaklar olarak kullanan hayvan patojenleri arasında en bilinen bakteriler; *Salmonella enterica* subsp. *enterica*, *Staphylococcus aureus*, *Escherichia coli* O157:H7 ve *Listeria monocytogenes*'dir (Schikora ve ark., 2012). Günlük beslenmemizde taze ürünlere yönelimin bir sosyal olgu olarak teşviki ile birlikte, meyveler, tohumlar, sebzeler ve filizler gibi taze tüketilen başlıca gıdaların salmonelloz salgınlarıyla ilişkisi de artmıştır. Bu taze tüketilen bitkisel materyallerden kaynaklanan salmonelloz vakaları günümüzde tüm salmonelloz vakalarının yaklaşık %15'ini kapsamaktadır (Batz ve ark., 2014).

Yakın zamana kadar fekal yolla bitkisel materyale bulaşan *Salmonella* suşlarının, burada pasif olarak hayatta kaldığı varsayılmaktaydı. Ancak, bitkiler ve bu bakteriler arasındaki etkileşimler üzerinde yürütülen araştırmalar, söz konusu interaksiyonların aktif bir enfeksiyon süreci ile gerçekleştiğini göstermiştir (Brandl, 2006; Odendall ve ark., 2012; Schikora ve ark., 2012). Ayrıca *Salmonella*'nın enfekte ettiği bitki dokularında kalıcılık sağlamak amacıyla, fitobiyom ile mekânsal ve besinsel bir rekabet yürüttüğü ve temel bitki savunma sistemlerine saldırdığı tespit edilmiştir. Sürekli epidermal yenilenmenin gerçekleştiği kök uçları gibi bitki dokularının zayıf bir hücre duvarı yapısına sahip olmaları, bu bölgelerde lezyonların daha sık meydana gelmesini tetiklemede, ayrıca söz konusu bölgelerin zengin besin kaynakları içermeleri, nispeten düşük pH ve çok az mikrobiyal yükü sahip olmaları gibi özellikleri, onları *Salmonella*'nın temel hayatta kalma ve invazyon bölgeleri haline getirmektedir. *Salmonella*'nın kontamine olduğu bitkilerde bir başka tercih ettiği hayatta kalma ve invazyon bölgesinin ise; trikom kalitesi ve yoğunluğu yanında, hidatodlar ve stomalara sahip olmaları gibi ana nedenlerden dolayı, yapraklar olduğu saptanmıştır (Barak ve ark., 2011; Garcia ve Hirt 2014; de Moraes ve ark., 2017).

*Salmonella*, bitki dokularında kolonizasyon ve invazyon aktivitesini gerçekleştirmek için öncelikle filozferdeki epifitik mikroorganizmalarla rekabet etme yeteneğinde olmalıdır. Bozulmamış fotobiyom ve bu fotobiyomdaki yüksek mikrobiyal çeşitlilik, *Salmonella*'nın bitkisel materyali enfekte etmesini zorlaştıran ana unsurlardır. Bakteriyosinler gibi toksik peptitler bu doğrultuda rekabetçi mikroflara ile baş etmek için, bakteriler tarafından kullanılan en güçlü ajanlardır. Bu toksik peptitler kullanılmak suretiyle fotobiyom bütünlüğünün bozulması, bitkisel yapılarda *Salmonella*'nın kolonizasyonunu kolaylaştıran ana stratejilerden biri olarak kullanılmaktadır. Söz konusu bakteriyal toksik bileşikler ayrıca hücre zarfının

zayıflatılması suretiyle de bitki dokularının *Salmonella* tarafından enfekte edilmesine yardımcı olmaktadır. *Salmonella* suşlarının genellikle kolisinlerle ilişkili bakteriyosinler ürettiği farklı araştırmalarda tespit edilmiştir. Ancak *Salmonella* bakteriyosinleri, *Escherichia coli*'nin tipik bakteriyosinleri olan kolisinler ile farklı konakçı dizgelerine sahip bulunmuştur. Bu farklılığa işaret etmek için, söz konusu bakteriyosinler *Salmonella* kolisinleri (salkoller) olarak adlandırılmıştır (Rebuffat, 2012; Poza Carrion ve ark., 2013; Potnis ve ark., 2015; Deblais ve ark., 2021).

Bitki patojeni olan bakterilerin tamamında ortak bir özellik olarak, tip III salgı sisteminin (TTSS) bulunduğu belirlenmiştir. *Salmonella* patojenite adası 2 (SPI-2) tarafından kodlanan TTSS'nin bitki savunma sistemlerini baskıladığı ve bu baskılama esnasında tıpkı bağırsak sitemindeki nötrofil akışına benzer bir şekilde bitki hücre içeriğini dışarı akıtmak suretiyle enfekte alandaki serbest su içeriğini artırma stratejisini kullandığı tespit edilmiştir (Devleesschauwer ve ark., 2017; Deblais ve ark., 2021). Tip III salgı sistemini kullanarak *Salmonella*'nın bitki dokularında yarattığı bu fizyolojik durum, büyük olasılıkla mikrobiyal kalıcılığı daha elverişli hale getirmekte, patojenin filozferdeki mikrobiyotaya ile rekabet gücünü ve bitki dokularını invaze etme yeteneğini artırmaktadır (Pollard ve ark., 2014; Potnis ve ark., 2015). *Salmonella*'nın alternatif konakçılar olarak aktif bir şekilde bitkileri kullandığına dair yukarıda özetlenen bilimsel kanıtlar, söz konusu patojen ile bitkiler arasındaki etkileşimlerin detaylı bir şekilde araştırılmasına öncelik verilmesine yol açmıştır.

## *Salmonella*'nın Bitkilerle Temas Yolları

*Salmonella* serovaryetelerinin topraklarda, toprak tipine bağlı olarak değişen sürelerde yaşamda kalabildiği, uzun zamandır bilinmektedir. Ancak bu patojenin bitkisel materyallerde kalıcılığı üzerinde yakın zamana kadar çok az bilgi mevcuttu. Meksika'ya özgü bir baklagil ağacı olan *Conzattia multiflora*'nın nodül benzeri organları üzerinde yapılan araştırmalar sonucu, bu bitki organlarının *Salmonella* suşlarını içerdiğinin tespiti, bu patojenin bitki kaynaklı hatlarının varlığını ortaya koymuştur (Berg ve ark., 2005). Daha sonra *S. Typhimurium* serovaryetesine ait suşlar; buğday (*Triticum sativum*), yağlı tohumlu kolza (*Brassica napus*) ve çilek (*Fragaria ananassa*) dahil olmak üzere çeşitli tarımsal bitkilerinin rizosferinde tespit edilmiştir (Wang ve ark., 2006). Bu çalışmalarda *Salmonella* suşlarının bitkisel konaklara temel enfeksiyon yolu, insan veya hayvan atıkları ile temas eden kontamine su ya da toprak olarak tanımlanmıştır. Kirilenmiş su, *Salmonella* da dahil olmak üzere çok sayıda patojen için iyi bilinen bir yayılma yoludur (Islam ve ark., 2004; Kisluk ve Yaron, 2012). Bu şekilde su tedarik sistemlerine geçen bakteriler, burada hayatta kalabilir ve daha sonra kontamine suyun sulama için kullanıldığı ekin alanlarına ulaşabilir. *Salmonella* enfeksiyonunun gelişimi için kirli su ile bulaşma, toprak yolu ile bulaşmadan daha etkin bir yol olarak tanımlanmıştır (Barak ve ark., 2011). Bitkilerin *Salmonella* ile enfeksiyonu diğer organizmaların yardımıyla da meydana gelebilir. Marul, çilek veya havuç nematodu *Caenorhabditis elegans* bu anlamda etkin bir

vektör olarak belirlenmiştir (Kenney ve ark., 2006). Ayrıca, firavun karınca (*Monomorium pharaonis*) ve arbusküler mikorizal mantarlar da (AMF) *Salmonella*'nın bitkilere ulaşmasında etkili biyolojik vektörler olarak tanımlanmıştır (Gurtler ve ark., 2013).

*S. enterica*'nın toprak yoluyla bitkilere bulaşmasında etkili faktörlerden biri de bitki türüdür. Saha denemelerinde *Brassicaceae* familyasının üyelerinin toprak yolu ile *Salmonella* bulaşmasına, domates ve maruldan daha duyarlı oldukları belirlenmiştir. Bununla birlikte, marulun daha yüksek mikrobiyal yüke sahip bir filosfer içermesi nedeniyle, özellikle su yolu ile enfeksiyonlara daha duyarlı olduğu tespit edilmiştir (Barak ve ark., 2008). Yonca filizleri üzerinde yapılan çalışma, tohum çimlenmesi sırasında gerçekleşen endosperm yıkımının, sulama suyunda bulunan indirgeyici şekerlerin ve diğer organik moleküllerin salınmasına neden olduğunu ve bunun sonucunda *S. enterica* için iyi bir üreme ortamı oluşturduğunu kanıtlamıştır. Bakteriler bu molekülleri besin kaynağı olarak metabolize ettiğinden, enfeksiyonun gelişimine katkıda bulunurlar. Çimlenmekte olan tohumlarda *Salmonella* suşlarının hızlı bir şekilde üreme yeteneği göstermesi, bitkisel konaklarda aprofitik çoğalma teorisinin ortaya atılmasını beraberinde getirmiştir (Howard ve Hutcheson, 2003; Jechalke ve ark., 2019). Ayrıca, diğer bitki patojeni bakterilerin kontaminasyon bölgelerinde yer almasının, *Salmonella* enfeksiyonuna katkıda bulunduğu da tespit edilmiştir. Yumuşak çürümeye neden olan ve bu şekilde besinleri harekete geçiren pektinolitik bakteriyel patojenler, meyve ve sebzelerin *S. enterica* tarafından enfeksiyonu ile ilişkilendirilen en önemli patojen bakteri grupları olarak saptanmıştır (Barak ve Schroeder, 2012; Velmourougane ve ark., 2017).

### **Salmonella Suşlarının Bitkisel Konaklarda Kalıcılığında Etkinlik Gösteren Mekanizmalar ve Bitkisel Salmonelloz**

*Salmonella*'nın yenilebilir bitkiler üzerinde gösterdiği kolonizasyon yeteneği, omnivor konakçılara bulaşana kadar hayatta kalabilmesi için kullandığı temel strateji olarak düşünülebilir. Evsel ve endüstriyel atıklarla ya da sulama ve hayvan gübreleri gibi yollarla toprağa ve oradan da bitkisel materyale veya doğrudan bitkisel materyale bulaşan *Salmonella* suşlarının; bitki köklerinde, yapraklarında, meyve ve çiçeklerinde kolonize olabildiği ve bu bölgeleri bitki dokularını invaze etmede kullanabildiği belirlenmiştir (Franz ve ark., 2007; Jechalke ve ark., 2019). Saha çalışmalarında, *S. Typhimurium*'un, gübre uygulanmış topraklarda 231 güne kadar kalabildiği belirlenmiştir. Bu bakteri, daha önce de ifade edildiği gibi, gübrelenmiş topraktan ya da kontamine sulama suyundan marul, domates ve maydanoz gibi tarımsal açıdan önemli birçok bitkiye ulaşabilmekte ve bu bitkilerin fidelerinde kolonize olan patojen, hasata kadar bitki konakları üzerinde yaşamda kalabilmektedir (Gurtler ve ark., 2018; Karampoula ve ark., 2019).

Farklı araştırmalarda, gübrelenmiş topraklar yoluyla *Salmonella* ile enfekte olan fidelerin, inekler ve fareler tarafından tüketilmeleri sonucu hayvan konaklarına geçtiği, bu serovaryetelerin toprakta en az iki hafta, bitkisel materyaller (domates, havuç, marul, alfalfa) üzerinde ise 2-3 ay kalabildiği belirlenmiştir. Bu araştırmalarda tespit

edilen bir diğer önemli olgu ise, *Arabidopsis* yaprak homojenatlarına aşılana ve bunlardan geri kazanılan *S. Typhimurium*'un, zengin besiyeri ortamında üretilen patojen inokulantı kadar virülden olduğunun gösterilmesidir (Semenov ve ark., 2010; Gurtler ve ark., 2018, Karampoula ve ark., 2019). İleri çalışmalarda, yukarıda söz edilen kontamine bitkisel materyalin homojenatları yolu ile farelere verilen *Salmonella* hücrelerinin genellikle dalağı istila ettiği ve bu durumun enfekte farelerin ölümü ile sonuçlandığı saptanmıştır (Schikora ve ark., 2011; Karampoula ve ark., 2019). Bitkisel materyaller üzerinde virülans özelliklerini sürdürmeleri yanında, bitkilerde uzun kalıcılık ve enfeksiyon yetenekleri, bitkisel konakların *Salmonella* için doğal yaşam döngülerinin bir parçası olduğuna işaret etmiş ve bu bakteriler için "evrensel patojen" tanımı kullanılmaya başlanmıştır.

Bugüne kadar farklı bitkisel materyallere bağlı olan çok sayıda salmonelloz salgını tanımlanmış ve bu bitkilerde *Salmonella* etkileşimlerinin biyolojik doğası belirlenmiştir. İlk tanımlanan bitkisel kökenli *Salmonella* salgını 1999 yılında Amerika Birleşik Devletleri'nde gerçekleşmiştir. Alfalfa (yonca) üzerinde *S. Mbandaka* suşunun etken olduğu bu salgında, söz konusu suşun bitki yüzeyine tutunmada kullandığı, biri fimbriyal adezin ve diğeri ise ototransporter MisL proteinini kodlayan iki gen tespit edilmiştir. Fimbriyal adezinler ve ototransporter proteinlerin *Salmonella* hücrelerinin gastrointestinal sistemde epitel dokuya tutunmanın spesifik ajanlarından olduğu ve burada temel hedeflerinin de fibronektin olduğu, tüm hayvan konakları için bilinen bir olgudur. Alfalfa kökenli salmolelloz salgınlarında *S. Mbandaka* serovaryetesi dışında, *S. Newport* ve *S. Enteritidis* serovaryeteleri de etmen olarak tanımlanmış ve bu suşlarda da yukarıda belirtilen tutunma genlerine ilave olarak, selüloz ve O-antijenlerinin de bitkisel materyale aktif tutunmada görev aldığı belirlenmiştir (Barak ve ark., 2005; Barak ve ark., 2009). Marulla ilişkili bulunan bir diğer salgında, *Salmonella*'nın kolonizasyon kapasitesinin serovaryete tipine özgül bir karakter gösterdiği (Cook ve Zumla, 2008), domates ve biber ilişkili salgınlarda izole edilen *S. Typhimurium* serovaryesinde bitki enfeksiyonuna özel genlerin ve T3SS'nin fonksiyonel olduğu, fasülye kökenli salgında izole edilen *S. Bareilly* suşunun, bitki köklerinde, yine hayvan konaklarında tespit edilen benzer mekanizmalarla, kolonizasyonu gerçekleştirdiği saptanmıştır (Barak and Schroeder, 2012). Bunların dışında, günümüze kadar farklı ülkelerde ve değişik zamanlarda; yonca, marul, fasülye, domates, mango, badem, ıspanak, susam, fesleğen tohumu ve roka kökenli salmonelloz salgınları tanımlanarak, etkin suşlar ve olası bitki etkileşimleri rapor edilmiştir (Hernández-Reyes ve Schikora, 2013; Velmourougane ve ark., 2017). Bu salgınlarda etkin *Salmonella* serovaryetelerinde tanımlanan patojen ilişkili moleküler elemanlara (PAMP) ait genlerin hayvan konakçılarında da aynı işlevlere sahip olmasının, söz konusu patojenin bitki konaklarına adaptasyonunun evrimini kolaylaştırdığı düşünülmektedir (Barak ve ark., 2009).

### **Salmonella Bitkileri Alternatif Konaklar Olarak mı Kullanıyor?**

Bitkilerin enterik patojenlere alternatif konakçı olarak hizmet ettiği hipotezi doğrusa, *Salmonella* sadece bitki habitatında sınırlı kalma süresi olan alloktan bir bakteri gibi davranmamalı, bitkilerle etkileşimine izin veren

özellikleri de barındırmalıdır. Bu özellikler *Salmonella*'nın kontamine ettiği bitki yüzeylerinde kolonizasyonu yanında, bitkilerdeki mevcut besin maddelerini etkili bir şekilde kullanması, bitki savunma sistemi tarafından tanınmaktan kaçabilme yeteneği ve/veya bitki savunma tepkilerine direnme veya bu sistemleri baskılama fonksiyonları olarak tanımlanabilir. Dolayısı ile *Salmonella*'nın bitkisel habitatlara adaptasyonundan söz edebilmek için yukarıda sıralanan özelliklerin genotipik ve fenotipik kanıtlarının bu bakterilerde tanımlanması gereklidir. Bugüne kadar yapılan araştırmalarda farklı *Salmonella* serovaryetelerinin yukarıda tanımlanan konakçı adaptasyon fonksiyonlarına sahip olduğunu göstermiştir.

Özellikle yönlendirilmiş mutasyon çalışmaları ve mutant suşların genotipik ve fenotipik açıdan doğal suşlarla karşılaştırılmasını esas alan fonksiyonel analizler sonucunda, *Salmonella*'nın bitkilerle etkileşimlerinde rol oynayan farklı genler saptanmıştır (Teplitski ve ark., 2012). *Salmonella* patojenite adalarında (SPI'ler) bulunan ve bu bakterilerde virülanslıktan sorumlu olan genlerin, patojenin farklı bitki türleri ile gerçekleştirdiği etkileşimlerde, farklı rollere sahip olduğu tespit edilmiştir. Örneğin; domateslerde, SPI mutantlarında, patojen bitki interaksyonları dikkate alındığında, doğal tip suş ile belirgin bir farklılık belirlenmemiş olmasına rağmen (doğal suşlarda ve SPI mutantlarında bitki konaklarında kolonizasyon ve internalizasyon yeteneği herhangi bir değişikliğe uğramamıştır. Yonca ve marulda, *S. Typhimurium* SPI mutantlarında, doğal suşlardan farklı olarak, bitkisel konaklarla herhangi bir interaksyonunun gerçekleşmediği gözlenmiştir (Noel ve ark., 2010). Araştırmacılar, bitki türüne bağlı patojen davranış farklılıklarının, bitki yüzeylerinin yapısal açıdan değişik olması ve bu farklılıklardan dolayı patojenin bitkisel konak evriminin türe özgül adaptasyonlarla ilerlemesi zorunluluğu ile açıklamışlardır. Ancak bu öngörünün netlik kazanabilmesi için daha fazla kanıt gereksinim vardır (Schikora ve ark., 2011; Gurtler ve ark., 2018).

*Salmonella*'nın bitki konaklarında kolonize olmasında, bu bakterinin oluşturduğu biyofilm yapıları önemli bir rol oynamaktadır. Biyofilmler; bakterilerin bir yüzeye tutunarak kolonize olmaları ve söz konusu kolonilerin hücre dışı bir polimerik matriks ile çevrelenmesi sonucu oluşan çok hücreli benzeri yaşam formlarıdır. Biyofilmleri, diğer bakteri agregatlarından ayıran en önemli özellik, planktonik formdan biyofilm formuna geçişte meydana gelen en tipik olay olan global genetik regülasyondur. Hücre dışı polimerik matriks sayesinde biyofilmler çevresel stres koşullarına karşı yüksek düzeyde direnç yeteneği kazanırlar. Bu yapı içerisinde organize olan biyofilm komünitesi, genetik farklılık sonucu, farklı işlevlere özelleşmiş hücre topluluklarına sahip bir birlik haline dönüşmektedir. Bu durum biyofilmlerin çok hücreli benzeri yapılar olarak tanımlanmasına yol açmıştır. Özellikle hücre dışı polimerik matriksinin ana bileşenleri kıvrımlı fimbriya ve selüloz olan ve "rdar" tipte biyofilm üreten (Kongo kırmızısı içeren LB agar ortamında oluşturduğu koloni tipi; kırmızı, pürüzsüz, kuru) *Salmonella* serovaryetelerinin bitkileri kolonize etmede ve konak kalıcılığında daha başarılı olduğu deneysel olarak ispat edilmiştir. Kıvrımlı fimbriyanın, hayvan model sistemlerinde doku yüzeylerinde biyofilm oluşumunu

teşvik ettiği, özellikle hayvan hücre kültürleri ile yürütülen çalışmalar sonucu detaylı bir şekilde tanımlanmıştır (Ledeboer ve ark., 2006; de Moraes ve ark., 2017). Bitkilerle yürütülen çalışmalarda da kıvrımlı fimbriya genlerinin operonunda (*agf* operonu) yer alan farklı genlerde gerçekleştirilen mutasyonların, *Salmonella* serovaryetelerinin farklı bitkilerin yaprak, filiz ve kök yüzeylerine tutunmayı bloke ettiği belirlenmiştir (Barak ve ark., 2009). Bunun yanında, söz konusu genlerin, bu patojenin özellikle maydanoz filoflerine kolonizasyonunda önemli bir rol oynadığı da tespit edilmiştir (Lipidot ve Yaron 2009). Aynı şekilde sulama yolu ile domateslere bulaşan *Salmonella* serovaryetelerinde, bitki yüzey yapılarına kolonizasyonu ve kalıcılığı esasen *agf* operonunun yönettiği saptanmıştır. Tüm bu bulgulardan hareketle bitkisel kökenli salmonelloz salgınlarının, esasen söz konusu patojenin planktonik formlarından değil, biyofilm formlarından kaynaklandığı öne sürülmüştür (Zaragoza ve ark., 2012).

Daha önce de ifade edildiği gibi "rdar" biyofilm morfoloğinin oluşumunda bir diğer önemli bileşen ise, selüloz'dur (de Moraes ve ark., 2017). Kıvrımlı fimbriya ile birlikte selülözün da biyofilm yapısına katılması sonucu oluşan *Salmonella* biyofilm yapılarının fiziksel ve kimyasal stres koşullarına karşı diğer biyofilm morfoloğilerinden çok daha dirençli hale geldiği bilinmektedir. Bunun yanında selülözün *Agrobacterium tumefaciens* için ayrıca kritik bir bitki adhezyon polimeri olduğu da bilinen bir durumdur. Ayrıca değişik çalışmalarda selülözün şeker pancarı rizosferinde ve filoflerde *Pseudomonas fluorescens*'in tutunması ve kolonizasyonunda rol oynadığı saptanmıştır (Matthysse ve ark., 1998). *Salmonella* ile yürütülen çalışmalarda ise, bitki konaklarına tutunma ve kolonizasyonda; selülöz sentezi katalitik alt ünitesi olan proteini kodlayan *bcsA* geni yanında, *Salmonella*'nın hayvan epitel hücrelerine tutunmasındaki rolü belirlenmiş olan bir ototransporter proteini kodlayan *misL* geni, bir ATP/GTP bağlanma proteinini kodlayan *yidL* geni ve bir fimbriyal dış membran proteinini kodlayan *stfC* geninin fonksiyonel olduğu tespit edilmiştir (Jechalke ve ark., 2019). Bu çalışmalarda elde edilen ve yukarıda özetlenen bulgulardan hareketle *Salmonella* serovaryetelerinin bitki ve hayvan konaklarında kalıcılık için çoğu kez ortak mekanizmaları kullandığı söylenebilir. Tüm bunların dışında konak adaptasyonu için patojenin hareketliliğini kontrol eden mekanizmaların da önemli olduğu deneysel verilerle ortaya konmuştur. Bu yönde yürütülen araştırmalarda, *Salmonella*'da bireysel (swimming) ve topluluk (swarming) hareketlerini yöneten flagellar sentez ve lipopolisakarit (LPS) sentez genlerinin yanı sıra, kimyasal çekicilere ve iticilere karşı kemotaksik hareketi yöneten kemotaksi genlerinin de bitki konaklarında hayatta kalmayı önemli düzeyde etkilediği belirlenmiştir. Özellikle kemotaksi genleri bloke edilmiş *Salmonella* mutantlarında, bu patojenlerin yaprak stomalarından bitkisel konak dokulara penetrasyonunun ve dolayısı ile doku invazyonunun tamamen bloke edilmesi, söz konusu genlerin *Salmonella* serovaryetelerinin bitkileri konak sistemler olarak kullanılması açısından ne kadar önemli bir role sahip olduğunu göstermiştir (Brandl ve ark., 2013). Bunun yanında flagella ve diğer hareketlilik genlerinin bozulduğu *Salmonella* mutantlarında, *Arabidopsis thaliana* ve marul gibi bitkilerin dokularının

*Salmonella* tarafından invaze edilemediği saptanmıştır. Tüm bunlara ilave olarak, *cysB* gibi antibiyotik dirençlilik genlerinin de özellikle domateslerde kalıcılık için kritik bir rol üstlendiğine dair deneme bulguları bulunmaktadır (Turnbull ve Surette 2010; Jechalke ve ark., 2019).

Farklı *Salmonella* serovaryetelerinin planktonik ve biyofilm formlarının, değişik bitki konakçılarında köklerin ve yaprakların yüzeyinde ve lezyonlu dokuların çevresinde, daha kolay kolonize olduğu saptanmıştır. Özellikle yapraklarda invazyon noktası olarak trikom ya da stomalar kullanılmaktadır. *Salmonella*'nın bitki konakçılarında etkin bir başka kolonizasyon alanı da kök kıllarıdır (Kroupitski ve ark., 2009; Barak ve ark., 2011). İlk olarak yapraklarda tanımlanan *Salmonella* biyofilmlerinin, diğer bitki yüzey yapılarında da oluştuğunun kanıtlanması, *Salmonella*'nın bitkisel konakların yüzeyinde kolonizasyonda biyofilm formlarının avantajlı bir durum teşkil ettiği varsayımını doğurmuştur. Farklı bitkiler üzerinde yürütülen denemeler sonucunda, bu öngörünün doğruluğunu kanıtlayan birçok veri elde edilmiştir.

Patojenik bakteriler, konak organizma dokularını işgal amacıyla fizyolojisini modüle etmek ve bağışıklık sistemini baskılamak için, esas olarak SPI II tarafından kodlanan T3SS'ni kullanmaktadır. TSSS salgı sistemi efektör proteinlerinin ökaryotik hücrelere enjeksiyonu sonucunda konak hücre sitoskeleti patojenin endositozunu gerçekleştirecek şekilde yönlendirilmekte ve bu süreç patojenin konak hücreye girişi (internalizasyonu) ile sonuçlanmaktadır. Hayvan konaklarını enfekte edemeyen T3SS bozulmuş *Salmonella* mutantlarının farklı bitki model sistemlerinde kullanıldığı çalışmalarda, tıpkı hayvan konaklarında olduğu gibi, bitki konaklarında da doku invazyonunun gerçekleşmediği gösterilmiştir (Velmourougane ve ark., 2017).

Özellikle *Arabidopsis thaliana* ile yürütülen model çalışmalarda, *Salmonella* ile enfekte edilmesinden sonra, farklı bitkisel konaklarda; MPK3, MPK4 ve MPK6 gibi protein kinaz genleri yanında PDF1.2, PR2 ve PR4 gibi immün sistemi yönlendiren genlerin de ifadesinin arttığı belirlenmiştir. *Salmonella* ile enfekte edilen *Arabidopsis thaliana*'da yürütülen transkriptomik analizler neticesinde, 250-1300 arasında bitki geninin enfekte edilmeyen kontrol bitkilerden farklı düzeylerde ifade edildiği tespit edilmiştir. Bu genler, biyoinformatik analizler sonucunda; transkripsiyon faktörleri, protein kinazlar ve fosfatazlar gibi belli başlı gruplara ayrılmıştır (Schikora ve ark., 2011; Karampoulo ve ark., 2019). Bitkilerle yürütülen çalışmalarda ayrıca, *S. Arizonae* ve *Diarizonae* yanında, O-antijenine sahip E4 serogrubuna (O: 1, 3, 19) ait olan *S. Senftenberg*, *S. Cannstatt*, *Krefeld* ve *Liverpool* serovaryeteleri ile enfeksiyon sonucunda, bitki dokularında sıvı akışı, hızlı solma ve kloroz tanımlanmıştır (Berger ve ark., 2011). Patojenin bitki ile etkileşiminde rol oynayan özelliklerine ilave olarak, patojene karşı geliştirilen tüm bu bitki yanıtları da bitkilerin *Salmonella* için alternatif konakçılar olduğunu ya da bitki konaklarının *Salmonella*'nın yaşam döngüsünün bir bölümünü teşkil ettiğini gösteren güçlü kanıtlardır.

*Salmonella*'nın bitki dokusu üzerinde kolonizasyonu ve bitki dokusunu invaze etmesi, bitki türleri arasında büyük farklılıklar göstermektedir. Bu tespit deneysel süreçlerde; mikrobiyal kolonizasyona karşı geliştirilen

bitki immün tepkisinde etkin spesifik genetik faktörler ve farklı bitkilerde belirli besinlerin mevcudiyeti veya yüzey morfolojisi gibi fizikokimyasal özelliklerdeki farklılıklar ile ilişkilendirilmiştir (Zarkani ve Schikora 2021). Fitopatojenlere ve insan patojenlerine karşı bitki bazal bağışıklık tepkileri arasında bir korelasyon olup olmadığı henüz net olarak açıklanabilmiş bir konu değildir. Bu konudaki bilgi birikiminin artışı, patojenitenin evrimine ve kontrolüne önemli kanıtlar sunacaktır.

*Salmonella*, yaprak mezofil dokusu gibi bir bitki dokusuna girdikten sonra, bitki apoplastında yer almakta ve bu durum, mikrobiyal çoğalmayı ve bitki patojenleri tarafından potansiyel istilayı engellemeyi amaçlayan karmaşık bitki savunma sistemlerini tetiklemektedir. Bitkilerin *Salmonella*'ya karşı ana immün yanıtları kullanarak savunma geliştirdiğine dair güçlü kanıtlar tespit edilmiştir. Fitopatojenik bakteriler tarafından bitki savunma fonksiyonlarının baskılanmasının, kısmen tip 3 salgılama sistemine (TTSS) bağlı olduğu iyi bilinen bir husustur. *Salmonella*'da T3SS mutantların bitkilerde enfeksiyon yeteneğini ortadan kaldırdığının belirlenmesi, *Salmonella*'nın da bitki istilasında diğer fitopatojenler ile ortak yolları kullandığının en güçlü kanıtıdır (Chaudhuri ve ark., 2013; Chalupowicz ve ark., 2018). Diğer yandan, *Salmonella* enfeksiyonundan sonra bitkilerde üretimi teşvik edilen bazı savunma proteinleri de tespit edilmiştir. Bunlardan en önemlisi, *Arabidopsis thaliana*'da tanımlanan PR1 proteindir (Garcia ve Hirt, 2014; Garcia ve ark., 2014).

## Sonuç

*Salmonella*'nın bitki konaklarına adaptasyonunun ana itici unsuru olarak, patojenin çevresel stres koşullarından kaçma ya da bu koşullara adaptasyon için süre kazanma zorunluluğu olduğu düşünülmektedir. Stres koşullarına adaptasyon için bitki konaklarında geçirilen sürenin, farklı *Salmonella* serovaryetelerinde, çok zorlu stres koşullarına dirençlilikle sonuçlandığının tanımlanması, bu öngörüye destekleyen en güçlü kanıttır (Chung ve Lee, 2016). Örneğin; bitkisel konakları kullanarak ekosistemdeki çok düşük su aktivitesi stresine direnç kazanan *Salmonella* suşlarının, aynı zamanda dezenfeksiyon ajanlarına ve UV ışınlarına karşı da dirençli hale geldiği belirlenmiştir (Cao ve ark., 2017). Bugüne kadar elde edilen bilimsel veriler, *Salmonella*'nın bitki dokularına aktif olarak tutunduğunu ve buralarda kolonize olabildiğini kanıtlamaktadır. Aktif tutunmada biyofilm oluşumunun ana genleri olan kıvrımlı fimbriya ve selülöz üretimini regüle eden genler yanında, *yihO* (O-antijen kapsül oluşumu) geninin de anahtar rol oynadığı tanımlanmıştır (de Moraes ve ark., 2017). Bu bulgulara, *Salmonella*'nın bitki reseptörlerinden kaçmak için özel stratejiler geliştirdiğine, ototransporter proteinler ve T3SS'ni kullanarak bitki dokularını invaze ettiğine dair deneysel veriler de eklenince, yakın zamana kadar sadece zoonotik bir patojen olduğu düşünülen *Salmonella enterica* serovaryetelerinin genetik doğasının, bitki enfeksiyonu için de yeterli olduğu gerçeği ortaya çıkmaktadır.

*Salmonella*'nın bitki konaklarında aktif bir şekilde yaşamda kaldığının ve enfeksiyona yol açtığına belirlenmesi, bu bakterinin bitki patojeni olarak da tanımlanabileceğine işaret etmektedir. Ancak bitki konaklarının *Salmonella*'nın alternatif konakları mı olduğu

yoksa, patojenin yaşam döngüsünün bir parçası mı olduğu sorusunun, yukarıda özetlenen literatür verileri dikkate alındığında henüz yanıtlanamamış olduğu açıkça görülmektedir. Tüm bunlara rağmen, giderek artan miktarda moleküler kanıtlar, *Salmonella*'nın bitkilere adaptasyonu için ileri aşamada bir patojen olduğunu hiçbir kuşkuyla yer bırakmayacak şekilde göstermektedir. Bu sorulara yanıtlar araştırmak, patojenlerin evrensel stratejilerinin anlaşılmasının yanı sıra, tüm dünyada en önemli gıda kökenli hastalık etmenlerinden biri olan *Salmonella* enfeksiyonları ile mücadeleye de çok ciddi katkılar sağlayacaktır.

## Kaynaklar

- Barak JD, Gorski L, Naraghi-Arani P, Charkowski AO. 2005. *Salmonella enterica* virulence genes are required for bacterial attachment to plant tissue. *Applied and Environmental Microbiology*, 71(10): 5685–5691. <https://doi.org/10.1128/AEM.71.10.5685-5691.2005>
- Barak JD, Liang A, Narm KE. 2008. Differential attachment to and subsequent contamination of agricultural crops by *Salmonella enterica*. *Applied and Environmental Microbiology*, 74(17): 5568–5570. <https://doi.org/10.1128/AEM.01077-08>
- Barak JD, Gorski L, Liang AS, Narm KE. 2009. Previously uncharacterized *Salmonella enterica* genes required for swarming play a role in seedling colonization. *Microbiology (Reading, England)*, 155(Pt11): 3701–3709. <https://doi.org/10.1099/mic.0.032029-0>
- Barak JD, Kramer LC, Hao LY. 2011. Colonization of tomato plants by *Salmonella enterica* is cultivar dependent, and type I trichomes are preferred colonization sites. *Applied and Environmental Microbiology*, 77(2): 498–504. <https://doi.org/10.1128/AEM.01661-10>
- Barak JD, Schroeder BK. 2012. Interrelationships of food safety and plant pathology: the life cycle of human pathogens on plants. *Annual Review of Phytopathology*, 50: 241–266. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-081211-172936>
- Batz M, Hoffmann S, Morris JG. 2014. Disease-outcome trees, EQ-5D scores, and estimated annual losses of quality-adjusted life years (QALYs) for 14 foodborne pathogens in the United States. *Foodborne Pathogens and Disease*, 11(5): 395–402. <https://doi.org/10.1089/fpd.2013.1658>
- Berg G, Eberl L, Hartmann A. 2005. The rhizosphere as a reservoir for opportunistic human pathogenic bacteria. *Environmental Microbiology*, 7(11): 1673–1685. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2005.00891.x>
- Berger CN, Brown DJ, Shaw RK, Minuzzi F, Feys B, Frankel G. 2011. *Salmonella enterica* strains belonging to O serogroup 1,3,19 induce chlorosis and wilting of *Arabidopsis thaliana* leaves. *Environ. Microbiol.* 13(5):1299-1308. doi:10.1111/j.1462-2920.2011.02429.x
- Brandl MT. 2006. Fitness of human enteric pathogens on plants and implications for food safety. *Annual Review of Phytopathology*, 44: 367–392. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.44.070505.143359>
- Brandl MT, Cox CE, Teplitski M. 2013. *Salmonella* interactions with plants and their associated microbiota. *Phytopathology*, 103(4): 316–325. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-12-0295-RVW>
- Cao X, Huang R, Chen H. 2017. Evaluation of pulsed light treatments on inactivation of *Salmonella* on blueberries and its impact on shelf-life and quality attributes, *International Journal of Food Microbiology*, 260(2): 17-26
- Chalupowicz L, Nissan G, Brandl MT, McClelland M, Sessa G, Popov G, Barash I, Manulis-Sasson S. 2018. Assessing the ability of *Salmonella enterica* to translocate type III effectors into plant cells. *Mol. Plant Microbe Interact.* 31: 233–239
- Chaudhuri RR, Peters SE, Pleasance SJ, Northen H, Willers C. 2013. Comprehensive identification of *Salmonella enterica* serovar Typhimurium genes required for infection of BALB/c mice. *PLoS Pathog* 5: 871-877.
- Chung S, Lee S. 2016. Crisis Communication Strategy on Social Media and the Public's Cognitive and Affective Responses: A Case of Foster Farms *Salmonella* Outbreak, *Communication Research Reports*, 33(4): 341–348
- Cook GC, Zumla A. 2008. Malabsorption in the tropics. *Manson's Tropical Diseases*, s. 121-126. ISBN: 9781416044703 (Baskı) 9780702043321 (Çevrimiçi).
- De Moraes MH, Desai P, Porwollik S, Canals R, Perez DR, Chu W, McClelland M, Teplitski M. 2017. *Salmonella* persistence in tomatoes requires a distinct set of metabolic functions identified by transposon insertion sequencing. *Applied and Environmental Microbiology*, 83 (5): 4567-4574. <https://doi.org/10.1128/AEM.03028-16>
- Deblais L, Miller SA, Rajashekara G. 2021. Impact of Plant Pathogen Infection on *Salmonella enterica* subsp. *enterica* Serotype Typhimurium Persistence in Tomato Plants. *Journal of food protection*, 84(4): 563–571. <https://doi.org/10.4315/JFP-20-291>
- Develeeschauwer B, Bouwknegt M, Mangen MJJ, Havelaar AH. 2017. Health and economic burden of *Campylobacter*. In: Klein G (ed) *Campylobacter: Features, Detection, and Prevention of Foodborne Disease*, 5:27–40. <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-803623-5.00002-2>
- Franz E, Visser A, Van Diepeningen A, Klerks M, Termorshuizen A, Vanbruggen A. 2007. Quantification of contamination of lettuce by GFP-expressing *Escherichia coli* O157:H7 and *Salmonella enterica* serovar Typhimurium. *Food Microbiology*, 24(1): 106–112. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2006.03.002>
- García AV, Charrier A, Schikora A, Bigeard J, Pateyron S, de Tauzia-Moreau ML, Evrard A, Mithöfer A, Martin-Magniette M. L, Virlogeux-Payant I, Hirt H. 2014. *Salmonella enterica* flagellin is recognized via FLS2 and activates PAMP-triggered immunity in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular plant*, 7(4): 657–674. <https://doi.org/10.1093/mp/sst145>
- García AV, Hirt H. 2014. *Salmonella enterica* induces and subverts the plant immune system. *Frontiers in Microbiology*, 5: 141-146. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2014.00141>
- Gurtler JB, Douds DD, Dirks BP, Quinlan JJ, Nicholson AM, Phillips JG, Niemira BA. 2013. *Salmonella* and *Escherichia coli* O157:H7 Survival in Soil and Translocation into Leeks (*Allium porrum*) as Influenced by an Arbuscular Mycorrhizal Fungus (*Glomus intraradices*). *Applied and Environmental Microbiology*, 79(6): 1813–1820. <https://doi.org/10.1128/aem.02855-12>
- Gurtler JB, Harlee NA, Smelser AM, Schneider KR. 2018. *Salmonella enterica* Contamination of Market Fresh Tomatoes: A Review. *Journal of food protection*, 81(7): 1193–1213. <https://doi.org/10.4315/0362-028X.JFP-17-395>
- Hernández-Reyes C, Schikora A. 2013. *Salmonella*, a cross-kingdom pathogen infecting humans and plants. *FEMS microbiology letters*, 343(1): 1–7. <https://doi.org/10.1111/1574-6968.12127>
- Howard MB, Hutcheson SW. 2003. Growth dynamics of *Salmonella enterica* strains on alfalfa sprouts and in waste seed irrigation water. *Applied and environmental microbiology*, 69(1): 548–553. <https://doi.org/10.1128/AEM.69.1.548-553.2003>
- Islam M, Morgan J, Doyle MP, Phatak SC, Millner P, Jiang X. 2004. Persistence of *Salmonella enterica* serovar Typhimurium on lettuce and parsley and in soils on which they were grown in fields treated with contaminated manure composts or irrigation water. *Foodborne Pathogens and Disease*, 1(1): 27–35. <https://doi.org/10.1089/153531404772914437>
- Jechalke S, Schierstaedt J, Becker M, Flemer B, Grosch R, Smalla K, Schikora A. 2019. *Salmonella* Establishment in Agricultural Soil and Colonization of Crop Plants Depend on Soil Type and Plant Species. *Frontiers in Microbiology*, 10: 967-974. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00967>

- Karampoula F, Doulgeraki AI, Fotiadis C, Tampakaki A, Nychas GE. 2019. Monitoring biofilm formation and microbial interactions that may occur during a *Salmonella* contamination incident across the Network of a water bottling plant. *Microorganisms*, 7(8): 236-242. <https://doi.org/10.3390/microorganisms7080236>
- Kenney SJ, Anderson GL, Williams PL, Millner PD, Beuchat LR. 2006. Migration of *Caenorhabditis elegans* to manure and manure compost and potential for transport of *Salmonella* Newport to fruits and vegetables. *International journal of food microbiology*, 106(1): 61–68. <https://doi.org/10.1016/j.ijfoodmicro.2005.05.011>
- Kisluk G, Yaron S. 2012. Presence and persistence of *Salmonella enterica* serotype Typhimurium in the phyllosphere and rhizosphere of spray-irrigated parsley. *Applied and Environmental Microbiology*, 78(11): 4030–4036. <https://doi.org/10.1128/AEM.00087-12>
- Kroupitski Y, Golberg D, Belausov E, Pinto R, Swartzberg D, Granot D, Sela S. 2009. Internalization of *Salmonella enterica* in leaves is induced by light and involves chemotaxis and penetration through open stomata. *Appl. Environ. Microbiol.* 75(19):6076-6086. doi:10.1128/Aem.01084-09
- Ledeboer NA, Frye JG, McClelland M, Jones BD. 2006. *Salmonella enterica* serovar Typhimurium requires the Lpf, Pef, and Tafi fimbriae for biofilm formation on HEp-2 tissue culture cells and chicken intestinal epithelium. *Infect. Immun.* 74(6):3156-3169. doi:10.1128/IAI.01428-05
- Lipidot A, Yaron S. 2009. Transfer of *Salmonella enterica* serovar Typhimurium from contaminated irrigation water to parsley is dependent on curli and cellulose, the biofilm matrix components. *Journal of food protection*, 72(3): 618–623. <https://doi.org/10.4315/0362-028x-72.3.618>
- Matthysse AG, McMahan S. 1998. Root colonization by *Agrobacterium tumefaciens* is reduced in *cel*, *attB*, *attD*, and *attR* mutants. *Applied and environmental microbiology*, 64(7): 2341–2345. <https://doi.org/10.1128/AEM.64.7.2341-2345.1998>
- Noel JT, Arrach N, Alagely A, McClelland M, Teplitski M. 2010. Specific responses of *Salmonella enterica* to tomato varieties and fruit ripeness identified by in vivo expression technology. *PLoS One* 5(8):1243-1247. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0012406>
- Odendall C, Rolhion N, Förster A, Poh J, Lamont DJ, Liu M, Freemont PS, Catling AD, Holden DW. 2012. The *Salmonella* kinase SteC targets the MAP kinase MEK to regulate the host actin cytoskeleton. *Cell Host and Microbe*, 12(5): 657–668. <https://doi.org/10.1016/j.chom.2012.09.011>
- Pollard S, Barak J, Boyer R, Reiter M, Gu G, Rideout S. 2014. Potential Interactions between *Salmonella enterica* and *Ralstonia solanacearum* in tomato plants. *Journal of Food Protection*, 77(2): 320–324. <https://doi.org/10.4315/0362-028X.JFP-13-209>
- Potnis N, Timilsina S, Strayer A, Shantharaj D, Barak JD, Paret ML, Vallad GE, Jones JB. 2015. Bacterial spot of tomato and pepper: diverse *Xanthomonas* species with a wide variety of virulence factors posing a worldwide challenge. *Molecular Plant Pathology*, 16(9): 907–920. <https://doi.org/10.1111/mpp.12244>
- Poza-Carrion C, Suslow T, Lindow S. 2013. Resident bacteria on leaves enhance survival of immigrant cells of *Salmonella enterica*. *Phytopathology*, 103(4): 341–351. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-09-12-0221-FI>
- Rebuffat S. 2012. Microcins in action: amazing defence strategies of enterobacteria. *Biochemical Society transactions*, 40(6): 1456–1462. <https://doi.org/10.1042/BST20120183>
- Schikora A, Virlogeux-Payant I, Bueso E, Garcia AV, Nilau T, Charrier A, Pelletier S, Menanteau P, Baccarini M, Velge P, Hirt H. 2011. Conservation of *Salmonella* infection mechanisms in plants and animals. *PloS One*, 6(9): 256-164. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024112>
- Schikora A, Garcia AV, Hirt H. 2012. Plants as alternative hosts for *Salmonella*. *Trends in plant science*, 17(5): 245–249. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2012.03.007>
- Semenov AM, Kuprianov AA, van Bruggen AH. 2010. Transfer of enteric pathogens to successive habitats as part of microbial cycles. *Microbial ecology*, 60(1): 239–249. <https://doi.org/10.1007/s00248-010-9663-0>
- Teplitski M, Noel JT, Alagely A, Danyluk MD. 2012. Functional genomics studies shed light on the nutrition and gene expression of non-typhoidal *Salmonella* and enterovirulent *E. coli* in produce. *Food Research International*, 45(2): 576–586. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2011.06.020>
- Turnbull AL, Surette MG. 2010. Cysteine biosynthesis, oxidative stress and antibiotic resistance in *Salmonella* Typhimurium. *Res. Microbiol.* 161:643-650. doi:10.1016/j.resmic.2010.06.004
- Wang ET, Tan ZY, Guo XW, Rodríguez-Duran R, Boll G, Martínez-Romero E. 2006. Diverse endophytic bacteria isolated from a leguminous tree *Conzattia multiflora* grown in Mexico. *Archives of microbiology*, 186(4): 251–259. <https://doi.org/10.1007/s00203-006-0141-5>
- Velmourougane K, Prasanna R, Saxena AK. 2017. Agriculturally important microbial biofilms: Present status and future prospects. *Journal of basic microbiology*, 57(7): 548–573. <https://doi.org/10.1002/jobm.201700046>
- Zaragoza WJ, Noel JT, Teplitski M. 2012. Spontaneous non-rdr mutations increase fitness of *Salmonella* in plants. *Environ. Microbiol. Rep.* 4:453-458.
- Zarkani AA, Schikora A. 2021. Mechanisms adopted by *Salmonella* to colonize plant hosts. *Food Microbiology*, 99: 513-518. <https://doi.org/10.1016/j.fm.2021.103833>