УДК 579.262: 574.589

БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ВЫЖИВАЕМОСТЬ ЛИСТЕРИЙ В МОРСКИХ ЭКОСИСТЕМАХ

Еськова А.И.[1], Бузолева Л.С.[1,2], Ким А.В.[2], Богатыренко Е.А.[2], Голозубова Ю.С.[2]

[1] ФГБУ научно-исследовательский институт эпидемиологии и микробиологии им. Г.П. Сомова СО РАМН, Владивосток;
[2] Дальневосточный федеральный университет, Владивосток, e-mail: buzoleva@mail.ru

***Listeria monocytogenes* – патогенные микроорганизмы, возбудители сапрозоонозов, которые обитают в теплокровном организме, вызывая заболевание и в объектах окружающей среды. Море является одной из сред обитания листерий. Представлены данные, касающиеся листериоза морского происхождения в разных странах мира. Обсуждены факторы передачи при пищевом листериозе морского происхождения, где ведущую роль играет рыба и продукты из нее. Но путем передачи возбудителя листериоза может быть не только производственный фактор, при приготовлении из морских гидробионтов продуктов питания, но и сами гидробионты могут быть факторами передачи патогенных листерий. В обзоре представлен материал, касающийся взаимодействия листерий, в том числе и патогенных *Listeria monocytogenes*, с морской средой, включая населяющих ее гидробионтов, водорослей и морских растений. Показано, что листерии способны переживать неблагоприятные условия морской среды внутри рыб, морских беспозвоночных, крабов, двустворчатых моллюсков, морских микроводорослях. Приведены сведения, касающиеся процессов биопленкообразования *Listeria monocytogenes*, что является важнейшим механизмом их адаптации. Указывается, что листерии могут использовать первично колонизирующих бактерий различных видов, формируя биопленки в консорциуме морскими бактериями (*Flavobacterium spp.*, *Pseudomonas, Bacillus*).**

Ключевые слова: *Listeria monocytogenes*, морская среда, экология, биопленки, микробные сообщества.

BIOTIC ENVIRONMENTAL FACTORS, AFFECT SURVIVAL OF LISTERIA MONOCYTOGENES IN MARINE ECOSYSTEMS

Eskova A.I.[1], Buzoleva L.S.[1,2], Kim A.V.[2], Bogatyrenko E.A.[2], Golozubova Y.S.[2]

[1]Federal Research Institute of Epidemiology and Microbiology of G.P. Somov, Vladivostok;
[2] Far Eastern Federal University, Vladivostok, e-mail: buzoleva@mail.ru

Bacteria of Listeria monocytogenes are pathogenic microorganisms, agents of saprozoonozis which live in a warm-blooded organism, causing a disease and in objects of environment. The sea is one of habitats of Listeria. The data concerning listeriosis of marine origin in the different countries of the world are provided. Transfer factors of food listeriosis caused by seafood are discussed. Transfer of the listeriosis agent can be not only by production factor in case of technological preparation food from marine hydrobionts but also by raw hydrobionts. In the overview the material concerning interaction of genus Listeria including pathogenic Listeria monocytogenes with the marine environment, including the hydrobionts inhabiting it, seaweed marine plants is provided. It is shown that Listeria is capable to survive in adverse conditions of the marine environment inside fishes, marine invertebrates, crabs, bivalve mollusks, microseaweed. The data concerning processes of biofilm formation of Listeria monocytogenes which is the most important mechanism of their adaptation are provided. It is specified that Listreia can use initially colonizing bacteria of different types, creating biofilms in consortium with marine bacteria (Flavobacterium spp., Pseudomonas, Bacillus).

Keywords: Listeriamonocytogenes, marine environment, ecology, biofilm, microbial communities.

Listeria monocytogenes относят к возбудителям сапрозоонозов, которые обладают двойственной природой (сапрофитной и паразитической), и способны, в зависимости от среды обитания, вести как сапрофитный (нахождение в окружающей среде), так и паразитический (при попадании в теплокровный организм) образ жизни [20].

Длительное время совершенно не признавалась возможность существования патогенных бактерий в окружающей среде. Для обоснования представления о

невозможности существования патогенных бактерий в объектах окружающей среды приводились доводы, что они, являясь паразитами человека и теплокровных животных, в организме которых имеются оптимальные для них трофические и температурные условия, не могут существовать в окружающей среде с ее бедной трофикой и низкой. Непрерывно меняющейся температурой, а также сильным антибиотическим прессом со стороны сапрофитных бактерий и простейших [20]. Возбудители сапрозоонозов способны выживать в различных объектах среды [4]. Они свободно обитают в различных почвах, богатых гумусом [3], регулярно выделяются от домашних и диких животных, часто обнаруживаются в продуктах питания [8; 24], контаминируют растения [14], а также встречаются в гидробионтах [9], обитают в пресных водоемах и в морской среде [22].

Ряд авторов отмечают присутствие и размножение *Listeria monocytogenes* в морской среде, при этом высеваемость листерий из морских гидробионтов достаточно высока (10–18 %) [2; 48]. Привнесение патогенных микроорганизмов в морскую среду может быть связано с паводковыми и грунтовыми водами [22], с загрязнением вод канализационными стоками [6]. Существующие методы обеззараживания сточных вод не обеспечивают полного губительного воздействия на условно-патогенные микроорганизмы, которые, контактируя с гидробионтами, могут представлять опасность, как для обитателей моря, так и для человека, употребляющего в пищу зараженных морских животных [6, 11]. При этом не исключена возможность длительного существования листериозного микроба в морской воде, но не известны экологические условия, при которых размножение этих бактерий становится возможным.

Первые упоминания о листериозе морского происхождения появились в 80-х годах прошлого столетия. Причиной тому послужили несколько вспышек листериоза, зарегистрированные в Новой Зеландии, Италии и США, вызванные употреблением в пищу инфицированных морских гидробионтов – мидий, креветок, устриц [33; 49]. Бактерия *Listeria monocytogenes*, являющаяся возбудителем листериоза – тяжелого инфекционного заболевания людей и животных, была открыта в 1926 году E. G. Murray и названа в 1940 году в честь английского хирурга D. Lister (1827–1912). За это время из типичного зооноза, с весьма ограниченным ареалом распространения, листериоз трансформировался в одну из наиболее значимых пищевых инфекций в мире [1] и вошел в пятерку наиболее опасных пищевых бактериальных инфекций, носящих как спорадический, так и эпидемический характер [27].

Немаловажную роль при распространении листериозной инфекции играют морепродукты [1; 34; 50]. Например, в Японии ежегодно регистрируется 30–40 случаев заболевания листериозом, причиной которых являются продукты морского происхождения.

Так, по данным S. Inoue с соавторами (2000) и H. Nakamura с соавторами (2004), между 1999 и 2000 годами из 95 тестируемых готовых к употреблению морепродуктов, листерии были изолированы в 12 случаях (13 %). При обследовании австрийскими учеными 1586 образцов продукции, поступающей в продажу, установлено, что наиболее контаминированными листериями оказались, в первую очередь, рыба холодного копчения и морепродукты (19,4 %), затем, сырые мясные сосиски (6,3 %), мягкие сыры (5,5 %), готовые мясные полуфабрикаты и паштеты (4,5 %) [49]. Исследования 783 образцов мясных продуктов, копченой рыбы и паштетов из супермаркетов Северной Испании показали, что наиболее обсеменены листериями были копченая рыба (25 %) и упакованные мясные деликатесы (8,5 %) [29]. Исследования итальянских ученых за 12 лет показали, что из 5788 исследованных образцов продукции, листерии чаще всего обнаруживались в копченой рыбе (10,6 %) и сыром мясе (8,5 %) [35]. По мнению J. Rocourt с соавторами (2000), редкая регистрация вспышек и спорадических случаев листериоза в таких странах, как Перу, Гватемала, Гвиана, Колумбия, Венесуэла, Чили, Куба, Бангладеш и др., где морепродукты составляют 80 % рациона обусловлено низким уровнем лабораторной диагностики.

Согласно литературным источникам, бактерии рода *Listeria* обнаружены в различных гидробионтах. По данным H. Momtaz, S. Yadollahi, (2013) *L. monocytogenes* были обнаружены в свежей рыбе, крабах, креветках и омарах [31; 44]. При исследовании морских беспозвоночных: голотурий, асцидий, морских звезд, морских ежей, двустворчатых моллюсков, на наличие в них *L. monocytogenes*, было выделено 12 изолятов, по своим свойствам не отличающихся от референт-штаммов [2].

Но морская среда не является благоприятной для существования патогенных бактерий, этому способствуют такие факторы, как изменение температуры, при этом в основном имеющей низкие значения, а также pH среды, соленость, недостаток питательных веществ [4]. Поэтому одним из важных вопросов является раскрытие механизмов, позволяющих объяснить длительное существование патогенных листерий в морской среде. Если в отношении абиотических факторов среды получены определенные доказательства, позволяющие объяснить возможность обитания в морских экосистемах патогенных листерий [20], то влияние биотических факторов мало изучено.

К биотическим факторам, способствующим поддержанию популяции патогенных бактерий в морской среде, можно отнести их взаимодействие с простейшими, водорослями, членистоногими, червями и др. членами морских сообществ. Показано, что такие простейшие, как инфузории и амебы, способны поддерживать в воде численность патогенных бактерий различных семейств. Оказалось, что характер их взаимоотношений не сводится к хищничеству, а имеет сложную симбиотическую природу [6].

Так, инфузории оказывают влияние на существование листерий в воде [14]. Л.А. Ряпис (2004) отмечает, что в морской воде, где в отсутствие простейших бактериальная популяция возбудителей сапрозоонозов интенсивно подавляется микробным сообществом, в ассоциации с инфузориями наблюдается более высокая их численность и устойчивое существование в течение длительного времени.

Морские микроводоросли играют существенную роль в поддержании жизнеспособности популяций *L. monocytogenes*. В экспериментальных исследованиях альгобактериальной ассоциации *L. monocytogenes* и бентосной диатомеи *Navicula* sp. было показано, что листерии способны размножаться внутри клеток микроводоросли вплоть до полного их разрушения. Бактерии вида *L. monocytogenes* в отношении *Navicula* sp. проявляют альгицидную активность, используя «контактный» механизм лизиса растительной клетки [21].

В.Е. Тереховой (2005) экспериментально показано, что экзометаболиты зеленых и криптомонадовых водорослей, лучше активизируют размножение листерий, в то время как диатомовые водоросли ингибируют рост и размножение *Listeria monocytogenes*.

К биотическим механизмам адаптации патогенных бактерий к факторам окружающей среды можно отнести и их возможность выживания в биопленках. Микроорганизмы в связи с изменением условий местообитания вынуждены искать защиту от негативных последствий воздействия факторов окружающей среды, для решения этой проблемы они вступают в ассоциации с другими бактериями, тем самым образуя биопленки [13]. В многовидовой биопленке микроорганизмы взаимодействуют посредством механизма «Quorumsensing», а также через метаболические связи, которые в дальнейшем могут привести к фенотипическим изменениям (устойчивость к антимикробным препаратам, проявление защитных свойств, пространственное распределение и т.д.). В настоящее время с помощью микроскопических и молекулярно-генетических методов исследования доказано, что природные популяции бактерий в основном существуют в виде закрепленных на субстратах биопленках. Бактериальные биопленки – это естественная форма существования бактерий в окружающей среде и в организме хозяина. Находясь в составе биопленок в прикрепленном состоянии, бактерии защищены от повреждающих факторов внешней среды. Формирование биопленочных сообществ оказалось одной из основных стратегий выживания бактерий в занимаемых ими экологических нишах [19].

Бактериальные сообщества могут быть образованы бактериями одного или нескольких видов и состоять как из активно функционирующих клеток, так и из покоящихся или некультивируемых форм. В последнее время роли биопленок в окружающей среде уделяется особое внимание, так как они создают большие проблемы в различных областях

хозяйственной деятельности. Биопленки в морской среде могут образовываться на разных поверхностях, например, в виде обрастания камней [12], обрастания корпусов судов [23].

Также ряд авторов показали способность листерий образовывать биопленки, что является одним из приспособлений к обитанию в окружающей среде и воздействию на них различных биотических и абиотических факторов [19, 31,37].

По некоторым данным листерии плохо прикрепляются к выступам на поверхностях и могут использовать первично колонизирующих бактерий различных видов, формируя биопленки в консорциуме [25,37]. В настоящее время мало изучен характер взаимоотношений патогенных бактерий, в том числе и листерий, в сообществах микроорганизмов, обитающих в морской среде, и механизм формирования смешанных биопленок, где патогенные микроорганизмы существуют в ассоциации с морскими сапротрофами [1].

Биопленки могут формироваться бактериями одного вида, или образовывать сообщества, развивающиеся из многих видов микроорганизмов, например, бактерий, простейших, грибов или водорослей [10; 29]. Впервые отмечено биопленкообразование *Legionella pneumophila* с некоторыми видами простейших (*Oxytricha, Stylonychia Mytilus, Ciliophrya sp.*), а также с нематодами [46]. Авторы показали, что нематоды могут служить естественными хозяевами легионелл, способствовать их сохранению и распространению в окружающей среде. В отношении листерий известно, что они способны существовать в составе биопленок с бактериями рода *Bacillus.*

Важнейшим механизмом адаптации *L. monocytogenes* также является их способность к существованию и размножению в составе биопленок, образуемых на разных поверхностях, что способствует их распространению. Формирующийся полисахаридный слой (гликокаликс), содержащий различные изомеры галактозы, глюкозы и маннозы, в совокупности с другими продуктами жизнедеятельности листерий, образует матрикс биопленки [19]. Полисахаридные и пептидные компоненты матрикса включают в себя ряд криопротекторов и термопротекторов. В матрикс выделяются и по нему распространяются экзометаболиты и продукты автолиза клеток. Согласно современным данным, листерии в составе биопленок обладают кооперативной чувствительностью. Взаимодействуя друг с другом, клетки передают генетическую информацию и плазмиды, а также химические сигнальные вещества, в том числе служащие для оценки плотности собственной популяции [31].

В работах многих исследователей указывается, что листерии могут использовать первично колонизирующих бактерий различных видов, формируя биопленки в консорциуме

(Bassametal., 2009). Известно, что так бактерии рода *Bacillus*, же способны к образованию биопленок в ассоциациях с листериями [37].

Известно, что бактерии смешанного микробного сообщества, живущего в биопленке, взаимодействуют друг с другом и могут либо конкурировать, либо сотрудничать между собой. Так, по одним литературным источникам, более активное образование биопленок *L. monocytogenes* происходило при участии нескольких штаммов своего же вида или бактерий других видов, таких как *Flavobacterium spp.*, *Pseudomonas spp.* [26; 32]. Другие исследователи сообщают, что совместное культивирование *L. monocytogenes* с *Enterococcus durans*, *Lactococcus lactis* ssp. *lactis* и *Staphylococcus sciuri* ингибировало скорость адсорбции и образования биопленок [45].

По данным A. A. Bassam с соавторами (2009), уровень образования биопленок *Bacillus* spp. в ассоциации с другими микроорганизмами был намного ниже, чем в монокультуре. Возможно, это связано со способностью ингибировать скорость адгезии бактерий других видов, что было показано в сообществе с *Escherichia coli* и *Staphylococcus aureus* [46].

В естественных местах обитания в природе биоплёнки листерий могут вызвать серьёзное ухудшение экологической обстановки. Биопленки, образующиеся в природных условиях, трудно поддаются разрушению. Они противостоят биологическим методам борьбы, так как благодаря своей структуре устойчивы к бактериофагам, амебам, а также к действию химических веществ, используемых в борьбе с биозагрязнителями. Одна из причин устойчивости биопленок к действию этих средств – неспособность агентов проникать вглубь биопленки. Полимерные вещества, составляющие матрикс биопленки, препятствуют их проникновению.

Таким образом, морские гидробионты могут являться факторами передачи возбудителей листериоза. Выживание этих патогенных бактерий в морской среде возможно за счет освоения широкого спектра разнообразных хозяев (микроводоросли, растения, моллюски, простейшие, ракообразные и т.д.), а также за счет образования биопленок как моно- так и смешанных вариантов на различных поверхностях, способствующих сохранению их жизнеспособности.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда (Соглашение № 14-50-00034).

Список литературы

1. Алиева Е.В., Ковальчук И.В. Современное состояние изученности и лабораторной

диагностики возбудителя листериоза: Обзор литературы. Ставроп. н.-и. противочум. Ин-т. Ставрополь. – 2006. – № 24. – С. 63.

2. Беленева И.А., Быстрова А.Н. Выделение патогенной бактерии Listeriamonocytogenes из гидробионтов залива Петра Великого Японского моря // Биология моря. – 1997. – № 5. – Т. 23. – С.293-297.

3. Бузолева Л.С., Ли Н.Г., Сидоренко М.Л. Взаимодействие сапрофитной микрофлоры с возбудителями сапрозоонозов в почвенных биоценозах // Успехи современного естествознания. – 2013. – №. 5. – С. 10-12.

4. Бузолева Л.С. Сапрозоонозы: вчера, сегодня, завтра // Бюллетень СО РАМН. – 2011. – № 4. – С.64-72. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://elibrary.ru/item.asp?id=16655005.

5. Горобец О.Б., Блинкова Л.П., Батуро А.П. Влияние микроводорослей на жизнеспособность микроорганизмов в естественной и искусственной среде обитания // Журн. микробиол. – 2001. – № 1. – С. 104–108.

6. Зуев В.С. Сапрофитизм патогенных бактерий // Ветеринарная патология. – 2004. – № 4. – С. 11-16.

7. Колбасов Д.В., Цыбанова В.А., Фирсова Т.Е. Выявление патогенных листерий в рыбной продукции. Профилактика, диагностика и лечение инфекционных болезней, общих для людей и животных: Материалы Международной научной конференции. – Ульяновск, 21–13 июня, 2006. – С. 105-107.

8. Краснова Е.Б., Мосолова Т.В., Юрьева Н.А. Микробиологический мониторинг контаминации пищевых продуктов *l. monocytogenes* во Владивостоке // Здоровье – 2010.

9. Литвин В.Ю., Сомов Г.П., Пушкарева В.И. Сапронозы как природно-очаговые болезни // Эпидемиология и Вакцинопрофилактика. – 2010. – № 1. – С. 10–16.

10. Литвиненко З.Н. Влияние органических веществ на формирование биопленок в водных экосистемах: автореф. дис. … канд. биол. наук. – Хабаровск, 2015. – 23 с.

11. Мамонтов Л.М., Авдеев В.В., Марков А.В. Мониторинг микробных сообществ водных экосистем // Гигиена и санитария. – 2001. – № 2. – С. 33-35.

12. Парфенова В.В., Мальник В.В., Бойко С.М., Шевелева Н.Г., Логачева Н.Ф., Евстигнеева Т.Д., Сутурин А.Н., Тимошкин О.А. Сообщества гидробионтов, развивающиеся на поверхности раздела фаз: вода горные породы в озере Байкал // Экология. – 2008. – № 3. – С. 211–216.

13. Поздеев О.К. Медицинская микробиология. / Гл. ред. В. И. Покровский. – М.: ГЭОТАР МЕДИЦИНА, 2001. – 765 с.

14. Пушкарева В.И., Диденко Л.В., Годова Г.В. *Listeria monocytogenes* – взаимодействие с агрокультурами и стадии формирования биопленки // Эпидемиология и вакцинопрактика: Научно- практический журнал. – 2013. – № 1. – С.42-49.

15. Пушкарева В.И., Ермолаева С.А., Литвин В.Ю. Гидробионты как резервуарные хозяева возбудителей бактериальных сапронозов // Зоол. журн. – 2010. – № 1. – С. 37–47.

16. Пушкарева В.И., Литвин В.Ю., Троицкая В.В. Листерии в растениях: экспериментальное изучение колонизации, численности и изменчивости // ЖМЭИ. – 1996. – № 5. – С. 10–12.

17. Романова Ю. М. Бактериальные биопленки как естественная форма существования бактерий в окружающей среде и организме хозяина / Ю. М. Романова, А. Л. Гинцбург // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 2011. – № 3. – С.99-109.

18. Ряпис Л.А. Биомолекулярные основы полипатогенности сапрофитов (на примере псевдомонад и буркхолдерий) // Ветеринарная патология. – 2004. – № 4. – С. 6-11.

19. Смирнова Т.А., Диденко Л.В., Азизбекян Р.Р., Романова Ю.М. Структурно-функциональная характеристика бактериальных биопленок // Ж. Микробиол. – 2010. – Т. 79. – № 4. – С. 435-446.

20. Сомов Г.П., Бузолева Л.С. Адаптация патогенных бактерий к абиотическим факторам окружающей среды. – Владивосток: Примполиграфкомбинат, 2004.

21. Терехова В.Е., Карпенко А.А., Айздайчер Н.А., Бузолева Л.С. Взаимодействие бактерий вида *Listeria monocytogenes*с бентосной диатомеей *Navicula sp.* // Известия ТИНРО. – 2012. – 170. – С. 192-201.

22. Терехова В.Е., Бузолева Л.С. Выживаемость и адаптивная изменчивость штаммов *Listeria monocytogenes* в морской и речной воде // Ветеринарная патология. – 2004. – № 4. – С. 31-35.

23. Харченко У.В., Беленева И.А., Карпов В.А., Резник Е.П. Микробиологическая активность сообществ обрастания как индикатор биокоррозионной агрессивности морской воды // Коррозия: материалы, защита. – 2009. – № 9. – С. 42-46.

24. Цветкова Н.Б., Бузолева Л.С. Влияние условий хранения на изменение биологических свойств *Listeria monocytogenes*, контаминирующих пищевые продукты // Тихоокеанский медицинский журнал. – 2010. – № 4. – С. 30-33.

25. Bassam A.A., Pina M.F., Smith J.L. Quorum Sensing in Biofilms: Why Bacteria Behave the Way They Do. J. of Food Science. 2009. Vol. 74 (1). P. 24-37.

26. Beleneva IA. Incidence and characteristics of Staphylococcus aureus and Listeria monocytogenes from the Japan and South China seas // Mar Pollut Bull. 2011.62(2). P. 382-387

27. Bou-m'handi N., Jacquet C. E., Marrakchi A., Martin P. Phenotypic and molecular characterization of *Listeria monocytogenes* strains isolated from a marine environment in Morocco // Foodborne Pathog Dis. 2007. 4(4). 409-417.

28. Bremer P.J., Monk I., Osborne C.M. Survival of *Listeria monocytogenes* attached to stainless steel surfaces in the presence or absence of *Flavobacterium* spp. J. Food Prot. 2001. Vol. 64(9). P. 1369-76.

29. Elias S., Banin E. Multi-species biofilms: living with friendly neighbors// FEMS Microbiology Reviews. 2012. V. 36, № 5. P. 990-1004.

30. Garrido V., Vitas A.I., Garsia – Jalon I. Survey of *Listeria monocytogenes* in ready-to-eat products: Prevalence by brands and retail establishments for exposure assessment of listeriosis in Northen Spain // Food Control. 2009. Vol. 20 (11). P. 986-991.

31. Gosterton JW. A short history of the development of the biofilm concept. In: Ghannoum M., O'Toole GA (eds). // Microbial Biofilms. Washington, ASM Press 4–19, 2004. P. 478.

32. Hassan Momtaz, Shole Yadollahi, Monir Doudi and Elahe Taj bakhsh Objective of this study was to isolation and characterization of *Listeria* species and determines *Listeria monocytogenes* serotypes in fresh fish, shrimp, crab and lobster in Isfahan and Shahrekord, Iran // International journal of Advanced Biological and Biomedical Research. 2013. Vol. 1, Issue 5. P. 493-504.

33. Inoue S., Nakama T., Aria Y., Kokubo Y., Maruyama T. et al. Prevalence and contamination levels o*f Listeria monocytogenes* in retail foods in Japan // J. Food Microbiol. 2000. Vol. 59. P. 73-77.

34. Laciar A.L., de Centorbi O.N.P. Listeria species in seafood: isolation and characterization of *Listeria* spp. From seafood in San Luis, Argentina // Food Microbiology. 2002. Vol. 19 (6). P. 645-651

35. Lahellec C., Salvat G., Brisabois A. Incidence of Listeria in food// Centre National d'Etudes Vétérinaireset Alimentaires, MAISONS-ALFORT, France. Pathol Biol (Paris). 1996. Nov. 44(9). P. 808-815.

36. Latorre L., Parisi A., Fraccalvieri R., Normanno G. et. al. Low prevalence of *Listeria monocytogenes* in foods from Italy // Journal of food protection. 2007. Vol. 70 (6). P. 1507-1512.

37. Lindsay D., Brözel V.S., Mostert J.F., Von Holy A. Differential efficacy of chlorine dioxide-containing sanitizer against single and binary biofilms of a dairy associated *Bacillus sereus* and *Pseudomonas fluorescens* isolate // J. Appl. Microbiol. 2002. Vol. 92. P. 352-361.

38. Nakamura H., Hatanaka M., Ochi K., Nagao M. et al. *Listeria monocytogenes* isolated from cold-smoked fish products in Osaka City, Japan // International Journal of Food Mocrobiology. 2004. Vol. 94(3). P. 323-328.

39. Nilsson, L., Chen, Y., Chikindas, M.L., Huss, HH, Gram, L. and Montville, T.J. (2000). Carbon Dioxide and Nisin Act Synergistically on *Listeria monocytogenes* // Appl. Environ. Microbiol. 66(2). P. 769-774.

40. Norton D.M., McCamey M.A., Gall K.L., Scarlett J.M., Boor K.J. and Wiedmann M. Molecular studies on the ecology of Listeria monocytogenes in the smoked fish processing industry // App Environ Microbiol. 2001. 67. P. 198-205.

41. Rasch J., Krüger S., Fontvieille D., Ünal CM., Michel R., Labrosse A., Steinert M. *Legionella*-protozoa-nematode interactions in aquatic biofilms and influence of Mip on Caenorhabditis elegans colonization // International Journal of Medical Microbiology. 2016. P.13-20.

42. Rivardo F., Turner R.J., Allegrone G. et al. Anti-adhesion activity of two biosurfactantsprodused by *Bacillus* spp. Prevents biofilm formation of bacterial pathogens // Appl. Microbial and Cell Physiology. 2009. Vol. 83 (3). P. 541-553.

43. Rocourt J., Jacquet C., Reilly A. Epidemiology of human listeriosis and seafood // Int. J. Food Microbiol. 2000. Vol. 62. P. 197–209.

44. Takahashi H., Miya S., Igarashi K., Suda T., Kuramoto S, Kimura B. Biofilm formation ability of *Listeria monocytogenes* isolates from raw ready-to-eat seafood // J Food Prot. 2009. 72(7). P.1476-1480.

45. Thimothe J., Nightingale K.K., Gall K., Scott V.N., Wiedmann M. Tracking of *Listeria monocytogenes* in smoked fish processing plants // J. Food Prot. 2004. Vol. 67(2). P. 328-341.