УДК 579.8: 634.8

DOI 10.30679/2219-5335-2021-2-68-272-286

**СОСТАВ И ЗНАЧЕНИЕ
БАКТЕРИАЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ
В АГРОЭКОСИСТЕМАХ
ВИНОГРАДА**

Белкина Дарья Дмитриевна
младший научный сотрудник
лаборатории биотехнологического
контроля фитопатогенов
и фитофагов
e-mail: belkk.dasha@yandex.ru

Юрченко Евгения Георгиевна
канд. с.-х. наук
зав. научным центром
защиты и биотехнологии растений
e-mail: yug.agroekos@yandex.ru

*Федеральное государственное
бюджетное научное учреждение
«Северо-Кавказский федеральный
научный центр садоводства,
виноградарства, виноделия»,
Краснодар, Россия*

Выполнен обзор литературы по теме бактериального населения виноградной лозы с упором на функциональную структуру данных сообществ. Бактериальные сообщества в микрофлоре винограда являются наиболее многочисленными. По локализации на растении непатогенную часть микрофлоры подразделяют на эндофитную, населяющую внутренние пространства лозы, и эпифитную, то есть поверхностную. Большая часть бактериальных эндофитов не оказывает заметного воздействия на виноград, либо это воздействие не изучено, но известно, что некоторые из них могут оказывать благотворное действие, например стимулировать рост растения или предотвращать вредное воздействие фитопатогенов. Эпифитная микрофлора обеспечивает первичный иммунный барьер в формировании неспецифического иммунитета у растений. Поверхностные бактериальные сообщества винограда значительно

UDC 579.8: 634.8

DOI 10.30679/2219-5335-2021-2-68-272-286

**COMPOSITION AND SIGNIFICANCE
OF BACTERIAL COMMUNITIES
IN THE AGROECOSYSTEMS
OF GRAPE**

Belkina Daria Dmitrievna
Junior Research Associate
of Biotechnological Control
of Phytopathogens
and Phytophage Laboratory
e-mail: belkk.dasha@yandex.ru

Yurchenko Evgenia Georgievna
Cand. Agr. Sci.
Head of SC Protection and
Biotechnology of Plants
e-mail: yug.agroekos@yandex.ru

*Federal State Budget
Scientific Institution
«North Caucasian Federal
Scientific Center of Horticulture,
Viticulture, Wine-making»,
Krasnodar, Russia*

This review was carried out on the topic of bacterial population of grapevine, with an emphasis on the functional structure of these communities. Bacterial communities in microbiota of grapevine are the most numerous. According to the localization on the plant, the non-pathogenic part of the microflora is divided into endophytic, which occupies the internal spaces of the grapevine, and epiphytic, which occupies the surface. Most bacterial endophytes do not have a noticeable effect on grape, or this effect has not been studied, but it is known that some of bacterial endophytes can have beneficial effects, for example, to stimulate plant growth or prevent harmful effects of phytopathogens. Epiphytic microflora provides the primary immune barrier in the formation of non-specific immunity in plants. Surface bacterial communities of grapes are vary

различаются в зависимости от занимаемых экологических ниш: корней, листьев, коры, цветов, ягод, семян. В работе обозначена роль бактериальных сообществ в онтогенезе винограда и перспективы их практического использования в целях повышения иммунной устойчивости растения. В литературе имеются упоминания, по меньшей мере, двенадцати родов бактерий, выделенных из микрофлоры винограда и проявляющих антагонистические свойства к его патогенам. Особенно активно в этой области применяют виды рода *Bacillus*. Указаны факторы, формирующие количественный и качественный состав бактериальной микрофлоры: антропогенные, природно-географические, эдафические и генотипические (сортовые). Наибольшее воздействие оказывают антропогенные факторы. Прямое воздействие на микрофлору в этом случае выражается во внесении агрохимикатов и пестицидов, а косвенное связано с обрезкой, прививкой, формировкой кустов и др. Известно, что характер микробного сообщества значительно меняется в виноградниках с органическим управлением.

Ключевые слова: ВИНОГРАД, МИКРОФЛОРА, МИКРОБИОТА, БАКТЕРИИ, БАКТЕРИАЛЬНЫЕ СООБЩЕСТВА, ЭПИФИТЫ, ЭНДОФИТЫ

significantly depending on the occupied ecological niches: roots, leaves, bark, flowers, berries, seeds. The article outlines the role of bacterial communities in ontogeny of grapes and opportunities for its practical use to increase in immune resistance of the grapes. In the literature, there are references to at least twelve genera of bacteria isolated from the microbiota of grapes and exhibiting the antagonistic properties to its pathogens. Species of the *Bacillus* genus are especially actively used in this area. The factors that form the quantitative and qualitative composition of bacterial microbiota were indicated: anthropogenic, natural-geographical, edaphic, and genotypic (varietal). Anthropogenic factors have the greatest impact. The direct impact the microbiota in this case is expressed in the introduction of agrochemicals and pesticides, and indirectly associated with pruning, grafting, forming bushes, etc. It is known that the nature of the microbial community varies considerably in the vineyards with organic management.

Key words: GRAPES, MICROFLORA, MICROBIOTA, BACTERIA, BACTERIAL COMMUNITIES, EPIPHYTES, ENDOPHYTES

Введение. Бактерии – это наиболее обширная группа микроорганизмов, ассоциированная с виноградной лозой, она же является наименее изученной. Несмотря на это давно известно, что бактериальная микрофлора оказывает значительное влияние на здоровье растения, а также принимает непосредственное участие в процессе виноделия, сказываясь на качестве и вкусовых особенностях вина. С другой стороны, большую опасность представляют возбудители бактериальных инфекций винограда, так как они трудно поддаются контролю и недостаточно изучены.

Для микробных сообществ виноград выступает эдификатором и создает специфическую среду обитания, обеспечивая микроорганизмы питательными веществами. Микрофлора винограда связана с местоположением

виноградника, климатическими и почвенными условиями, зависит от сорта винограда, антропогенного вмешательства и др. В последние годы возрос интерес мирового научного сообщества к изучению структуры бактериальных сообществ винограда, закономерностей их формирования как на отдельных растениях, так и в ампелоценозах в целом. Ежегодно растет число статей, затрагивающих фундаментальные и прикладные аспекты этой темы.

Обсуждение. Для практической деятельности человека особенно важна функциональная структура микрофлоры винограда. Поскольку естественный микробиоценоз – сбалансированная система, связанная тесными взаимоотношениями как внутри сообщества, так и с растением-хозяином, влияние человека в процессе осуществления сельскохозяйственной деятельности неизбежно влечет за собой структурные изменения. С сугубо практической точки зрения бактериальную микрофлору можно разделить на патогенную и непатогенную, последняя включает в себя полезные бактерии (антагонисты фитопатогенов, гиперпаразиты, стимуляторы роста) и обильный индифферентный компонент, не влияющий на растение напрямую, но имеющий большое значение для поддержания иммунитета растения.

Наиболее пристальное внимание исследователи уделяют возбудителям заболеваний винограда, но это самая малочисленная группа ассоциированных с растением микроорганизмов. Одна из хорошо изученных бактериальных болезней винограда – бактериальный рак, вызываемый *Allorhizobium vitis* (*Agrobacterium vitis*) и приводящий к неуправляемому делению и росту зараженных клеток растения, из которых образуется опухолевидный нарост [1].

Карантинными объектами на территории РФ являются фитопатогенные бактерии *Xylella fastidiosa* и *Xylophilus ampelinus*, вызывающие болезнь Пирса и бактериальное увядание винограда соответственно. В последние годы способность повреждать виноград обнаружена у бактерий *Pseudomonas syringae* и *Xanthomonas citri* pv. *viticola*. Оба этих вида приводят к некро-

тическим поражениям листьев, черешков, соцветий. Также известны, по крайней мере, два вида фитоплазм, паразитирующих на винограде – *Grapevine flavescence dorée phytoplasma*, возбудитель золотистого пожелтения листьев, и *Candidatus Phytoplasma solani*, возбудитель почернения древесины.

Большая часть бактериальной микрофлоры не является патогенной для растения. Обширные сообщества комменсальных и мутуалистических микроорганизмов населяют поверхность и внутренние ткани винограда, представляя собой естественных конкурентов для фитопатогенов. Некоторые из этих бактерий выполняют выраженные полезные функции: обеспечивают растению-хозяину усиленное поглощение минералов, фиксацию азота, стимулируют его рост и проявляют антагонистические свойства к патогенам.

По локализации на растении непатогенную микрофлору винограда подразделяют на эндофитную – это бактерии, населяющие ксилемные сосуды, межклеточные пространства, цитоплазму клеток, и эпифитную, то есть поверхностную. В свою очередь, поверхностные бактериальные сообщества значительно различаются в зависимости от занимаемых экологических ниш: корней, листьев, коры, цветов, ягод, семян.

Эпифитная микрофлора обеспечивает первичный иммунный барьер в формировании неспецифического иммунитета у растений. Численность и разнообразие эпифитных бактерий винограда неодинаковы на поверхности разных органов: почва и кора обладают большим видовым разнообразием, чем ягоды и листья [2, 3]. Исследователи из Франции выявили сходство между бактериальной микрофлорой листьев и ягод, с одной стороны, корой и почвой, с другой [3]. К таким же выводам пришли Zargaonaindia и соавт. [2]. Согласно Leveau и соавт., общими родами для листьев и ягод являются *Arthrobacter*, *Pseudomonas* и *Massilia* [4]. По данным Wei и соавт., – *Pseudomonas*, *Acinetobacter* и *Kaistobacter* [5].

Разнообразие микроорганизмов, ассоциированных с ягодами винограда, вызывает интерес в первую очередь в связи с их влиянием на процесс

виноделия. По имеющимся данным, независимо от происхождения и сорта на поверхности ягод винограда преобладают филумы *Proteobacteria* (классы *Alpha*-, *Beta*-, *Gammaproteobacteria*), *Firmicutes* (классы *Clostridia*, *Bacilli*), *Actinobacteria* и *Bacteroidetes* [6, 7].

Родовой состав сильно варьирует, но наиболее часто в литературе упоминаются роды *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Lactococcus*, *Micrococcus*, *Enterobacter*, *Curtobacterium*, *Pantoea*, *Gluconobacter*, *Massilia* [8-10]. Некоторые из них являются космополитными. Например, *Micrococcus sp.* может быть выделен из многих мест в окружающей среде, включая воду, пыль и почву. Виды рода *Bacillus sp.* обнаруживались не только на поверхности ягод, но и внутри, в межклеточных пространствах клеток мякоти [11]. *Enterobacter sp.*, согласно Pawlicki-Jullian [10], связан с ризосферой растений и преобладает на начальной, промежуточной и конечной стадиях яблочно-молочного брожения в винах на нескольких испанских винодельнях.

Как уже упоминалось, многие роды бактерий являются общими для листьев и ягод винограда. В частности, это роды *Pseudomonas*, *Sphingomonas* и *Methylobacterium* [2]. Имеются данные, что *Methylobacterium sp.* может стимулировать развитие растений за счет производства фитогормонов. В исследовании Martins род *Pseudomonas* был наиболее обильным, за ним следовали *Massilia*, *Micrococcus* и *Bacillus*, ещё меньше – *Curtobacterium* [3]. Leveau и соавт. тоже указывают на обилие *Pseudomonas* в образцах ягод [4].

Практический интерес представляют популяции молочнокислых бактерий, обитающие на ягодах винограда, особенно виды, вызывающие яблочно-молочное брожение, которое приводит к снижению кислотности, модификации вкуса и микробиологической стабильности вина. Обычно содержание молочнокислых бактерий на ягодах сравнительно невелико и не превышает 10^2 КОЕ/г [12]. К ним относятся *Lactobacillus sp.*, *Pediococcus sp.* и, в меньшей степени, *Oenococcus oeni*.

Виды уксуснокислых бактерий, такие как *Acetobacter sp.*, играют заметную роль в снижении качества вина, поскольку ответственны за производство

уксусной кислоты, неприятных запахов и биогенных аминов. Популяции уксуснокислых бактерий стимулируются повреждением ягод, увеличиваясь с менее чем 10^4 КОЕ/г до 10^6 КОЕ/г на гнилом винограде. В здоровом винограде, как правило, преобладают роды *Gluconobacter* и *Gluconoacetobacter*, в то время как на гнилом чаще встречается род *Acetobacter* [13].

Бактериальные виды на поверхности винограда изменяются с процессом созревания ягод. Например, данные Martins и соавт. указывают на то, что распространенность бактерий рода *Pseudomonas* была выше на начальных стадиях созревания ягод, чем на поздних. Обратное было верно для рода *Micrococcus* [9]. Ключевым этапом в созревании винограда является стадия окрашивания (*veraison*), на которой начинается активное накопление сахара и одновременно происходит увеличение микробной популяции. В дальнейшем численность микроорганизмов с пектолитической и целлюлолитической активностью снижается, в то время как ферментативные виды значительно увеличивают популяции.

Размер популяций бактерий достигает своего пика, когда виноград созрел, а размер и упругость ягод наиболее велики. На этой стадии бактерии имеют самую большую поверхность для адгезии и свободный доступ к питательным веществам. Кроме того, во время сбора урожая микроокружение виноградных ягод подвергается меньшему стрессу, поскольку внесение агрохимических средств прекращается за несколько недель до этого.

Листья винограда являются довольно бедным субстратом с избытком солнечного облучения, присутствием стильбенов (ресвератрол и его производные), поэтому бактериальное разнообразие на их поверхности невелико. Роды, наиболее обширно представленные на листьях, включают *Sphingomonas*, *Hymenobacter*, *Methylobacterium*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Cupriavidus*, *Xylophilus*, *Curtobacterium*, *Bacillus* и *Skermanella* [3, 4, 14].

К настоящему времени проведено мало исследований, касающихся роли каждого из этих родов в сообществе микроорганизмов филлоплана.

Однако известно, что обнаруженные роды *Pseudomonas* и *Sphingomonas* широко распространены в природе и способны расти в условиях низкого содержания питательных веществ. Эти два рода были одними из самых распространенных в нескольких исследованиях филлоплана винограда и обнаруживались в исследованиях микрофлоры листьев других растений [3].

Кора винограда как экологическая ниша стабильна в течение сезонов, относительно богата питательными веществами и содержит богатую эпифитную микробиоту, поэтому ее исследование позволяет выявить гораздо больше биоразнообразия, чем в случае изучения виноградных ягод и листьев [15]. Она содержит крахмал, сахара и другие питательные вещества из экссудата сока ксилемы. Исследователи отмечали на ней присутствие следующих родов бактерий: *Xanthobacter*, *Xanthomonas*, *Cellulomonas*, *Pseudomonas*, *Curtobacterium*, *Bacillus*, *Xylella*, *Xylophilus*, *Staphylococcus*, *Streptomyces*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*, *Pantoea* [3]. Тот факт, что кора содержит высокие концентрации целлюлозы, гемицеллюлозы, лигнина и ксилана, объясняет обилие обнаруженных в этих образцах родов *Xanthobacter*, *Xanthomonas* и *Cellulomonas*. Эти роды ассоциируются с высокоцеллюлозными и карбонатными экосистемами, такими как гнилая древесина и кора.

Некоторые из перечисленных родов (*Streptomyces*, *Rhizobium*, *Agrobacterium*, *Xanthobacter*) широко представлены в почве, откуда они легко мигрируют на поверхность коры. При этом их не удалось зафиксировать на поверхности листьев или ягод винограда, что подтверждает сделанный Martins вывод об общности большинства бактерий коры и почвы [3].

Для подавляющего большинства бактерий внутренняя среда растения является недоступным местообитанием, поскольку растения производят множество антимикробных соединений, однако некоторые бактерии приспособились преодолевать эти барьеры и существуют в виде эндофитов. Они могут быть связаны с различными органами растения, где в основном населяют сосудистую систему, межклеточные пространства и/или клеточную цитоплазму.

Большая часть бактериальных эндофитов не оказывает заметного воздействия на своих хозяев, либо это воздействие не изучено, но известно, что некоторые из них могут оказывать благотворное воздействие, например стимулировать рост растения или предотвращать вредное воздействие фитопатогенов.

Среди эндофитов винограда, распространенных в разных тканях, исследователи чаще всего идентифицировали следующие роды бактерий: *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Pantoea*, *Burkholderia* и др. [11, 16, 17]. Таким образом, большую часть из них составляли протеобактерии и фирмикуты, что согласуется с данными, полученными для других растений.

Comrant и соавт. отмечают, что в цветках, плодах и семенах винограда обнаруживается довольно низкое разнообразие эндофитных бактерий по сравнению с другими частями растения. Авторы пришли к выводу, что эндофитные популяции уменьшаются от подземных частей к надземным [11].

Внутри мякоти виноградных ягод, в межклеточном пространстве, а также внутри ксилемных сосудов были обнаружены бактерии рода *Bacillus*, однако их не удалось найти внутри эпидермального клеточного слоя мякоти ягоды, что свидетельствует о том, что бактерии колонизировали растение через устьица во время цветения и затем распространились внутри репродуктивных органов [11]. Интересно, что Hall и соавт. удалось выделить из мякоти ягод *Acetobacter sp.* и *Gluconobacter sp.*, осуществляющих уксуснокислое брожение и при неблагоприятном стечении обстоятельств способных вызвать кислую гниль винограда [18].

Bulgari и соавт. детектировали внутри листьев преимущественно гаммапротеобактерии (*Pantoea ananatis*, *P. agglomerans*, *Ewingella americana*, *Erwinia persicina*), значительную часть из которых составлял вид *Pantoea agglomerans* [17]. Предыдущие исследования подчеркивали потенциал *P. agglomerans* в качестве биоконтрольного агента против целого ряда растительных патогенов посредством синтеза антибактериальных молекул и/или путем активации индуцированной системной резистентности (ISR).

Наряду с гаммапротеобактериями теми же исследователями в листьях найдены представители фирмикут (*Bacillus sp.*, *Enterococcus sp.*) и актинобактерий (*Curtobacterium sp.*) [17].

Внутри виноградных лоз Campisano и соавт. отмечали присутствие родов *Ralstonia*, *Pseudomonas*, *Staphylococcus*, *Burkholderia*, *Mesorhizobium*, *Propionibacterium*, *Dyella*, *Bacillus* [16]. Обнаружение некоторых из них довольно неожиданно и ранее не было зарегистрировано, особенно это касается *Ralstonia sp.*, которую обычно не связывают с эндофитным образом жизни и прежде не находили в микрофлоре винограда.

Бактерии рода *Burkholderia* были обнаружены в подавляющем большинстве уже упомянутых исследований [2, 11, 16, 18]. Они являются распространенными эндофитами, часто встречаются в тканях корней и известны своей положительной ролью в растениях (стимулирование роста, защита от патогенов и стресса). Этих, а также других представителей естественной бактериальной микрофлоры винограда возможно использовать для борьбы с заболеваниями растения в виде биоконтрольных агентов.

В литературе имеются упоминания по меньшей мере двенадцати родов бактерий, выделенных из микрофлоры винограда и проявляющих антагонистические свойства к его патогенам. Среди них есть как грамположительные фирмикуты (*Bacillus*, *Lactobacillus*, *Paenibacillus*, *Streptococcus*) и актинобактерии (*Streptomyces*), так и грамотрицательные протеобактерии (*Burkholderia*, *Pseudomonas*, *Pantoea*, *Acinetobacter*, *Lysobacter*, *Ochrobactrum*, *Serratia*) [19-21].

Наиболее широко используется род *Bacillus*. Преимуществом этих бактерий является образование эндоспор, которые позволяют выдерживать неблагоприятные условия окружающей среды, а также способность синтезировать широкий спектр антибиотических веществ. В частности, для контроля фитопатогенов в виноградарстве активно применяют достаточно

многочисленные штаммы видов *Bacillus subtilis*, *B. amyloliquefaciens*, *B. circulans*, *B. licheniformis* и *B. cereus*.

Количественный и видовой состав микробного сообщества винограда не является постоянным. Напротив, на него оказывает влияние множество факторов, которые обуславливают сезонные и экотопные изменения в составе сообществ на протяжении онтогенеза растения. Эти факторы можно условно подразделить на четыре группы: антропогенные, природно-географические, эдафические (почвенные) и генотипические (сортовые).

Наиболее значительное воздействие оказывают антропогенные факторы. Это связано с тем, что ампелоценоз является искусственной экосистемой, или агроэкосистемой, все процессы которой подчинены практическим интересам человека. Прямое воздействие на микрофлору в этом случае выражается во внесении агрохимикатов и пестицидов, а косвенное связано с обрезкой, прививкой, формировкой кустов и др.

Известно, что характер микробного сообщества значительно меняется в виноградниках с органическим управлением, в основном за счет применения компостных обработок, которые обогащают почву, а впоследствии и растение, разнообразными видами микроорганизмов. Как правило, применение компостной обработки почвы приводит к увеличению числа копитрофных бактерий, что происходит за счет увеличения численности филумов *Bacteroidetes* и *Proteobacteria*. Кроме того, в эндосфере виноградной лозы органически управляемых виноградников наблюдались более высокие доли стафилококков и других комменсальных и условно патогенных микроорганизмов, ассоциированных с животными и людьми, что также связано с использованием органического навоза и компоста вместо минеральных удобрений [16].

Природно-географические факторы определяют физико-химические условия окружающей среды, то есть температуру, количество осадков и солнечного излучения, влажность, газовый состав, ветер и атмосферное давление.

ние, а также питательные характеристики филлосферы и само наличие инокулянта-иммигранта. Различия между бактериальными сообществами на винограде из разных географических регионов касаются даже крупных таксонов. Например, в одном из исследований виноградников Китая преобладали представители *Proteobacteria* (более 50 % обнаруженных видов), а также, в меньшей степени, *Firmicutes* и *Actinobacteria* [22]. Исследование виноградников Испании показало преобладание *Firmicutes*, а *Proteobacteria* и *Actinobacteria* встречались реже [23]. Сходная картина наблюдалась у исследователей из Португалии [7].

В большей степени эти различия заметны на уровне рода и вида микроорганизма. Verginer и соавт. сообщили, что роды *Exiguobacterium* и *Paenibacillus* были преобладающими в австрийских виноградниках [24]. Представители *Paenibacillus* обнаруживались также на виноградниках Франции [9]. Наиболее распространенными родами в исследовании виноградников на юго-западе Франции были *Pseudomonas* и *Micrococcus* [9], на виноградниках Греции – *Klebsiella oxytoca* [25], в Китае доминировали бактериальные роды *Pseudomonas*, *Arthrobacter*, *Bacillus*, *Pantoea*, *Planomicrobium*, *Massilia*, *Curtobacterium*, *Corynebacterium*, *Cellulomonas*, *Sphingomonas* и *Microvirga* [26].

Таким образом, район исследования заметно влияет на бактериальное разнообразие растения и формирует уникальные сообщества, по которым можно судить о происхождении винограда.

Эдафические факторы (физико-химические свойства почвы) имеют определяющее значение в формировании эндофитной микрофлоры винограда, поскольку влияют на субстратный отбор сообществ в ризосфере, после которого происходит генотип-зависимый отбор эндофитных бактерий, колонизирующих корни, затем листья и репродуктивные органы [27].

По таксономическому составу как в почве, так и на поверхности винограда широко представлены бактериальные филумы *Proteobacteria* и

Firmicutes, а более специфичными для почвенных условий считаются филумы *Bacteroidetes* и *Actinobacteria* [26]. Так, в исследовании виноградников Северной Италии и Испании микроорганизмы, принадлежащие к классам *Bacilli* и *Clostridia* (филум *Firmicutes*), чаще встречались на поверхности ягод винограда, чем в образцах почвы. Вместе с тем результаты данного исследования показали, что каждый изученный сорт винограда делил с почвой почти 60% родов [6]. Следовательно, почвенный фактор играет большую роль в формировании бактериальной микрофлоры виноградной лозы.

Генетические особенности сортов в пределах вида *Vitis vinifera* и гибридов в пределах рода *Vitis* также имеют значение для формирования бактериальных и грибных сообществ. Физические особенности поверхности ягод, такие как количество восковых слоев и их толщина, являются специфичными для сорта. Эти особенности могут влиять на контакт и проницаемость кутикулы виноградной ягоды для различных микроорганизмов, как это наблюдается для некоторых патогенов, таких как *Botrytis cinerea*.

Singh и соавт. проводили исследования, пытаясь выяснить роль сорта винограда в микробном сообществе филлосферы. Анализ 27 сортов показал, что это влияние существует, но не является очевидным. Было обнаружено несколько родов, специфически ассоциированных с некоторыми сортами определенных генетических групп (например, род *Vagococcus* был связан с сортами столового винограда) [28]. Однако исчерпывающих исследований, затрагивающих вопрос влияния сорта винограда на ассоциированную с ним микрофлору, на сегодняшний день проведено не было.

Заключение. Бактериальная микрофлора винограда состоит из сложно устроенных сообществ с многогранной структурой. Эти сообщества являются естественной неспецифической защитой растения и способны приносить растению как несомненную пользу, стимулируя его рост, участвуя в обмене веществ, подавляя патогены, так и значительный вред, выступая в роли возбудителей заболеваний. Бактерии нормальной микрофлоры

винограда могут служить источником хорошо адаптированных биоконтрольных агентов, а также использоваться в качестве индикатора для мониторинга здоровья виноградной лозы.

Литература

1. Макаркина М.В., Ильницкая Е.Т., Токмаков С.В. ПЦР-идентификация патогенных агробактерий, выявленных на виноградниках Краснодарского края, по типу содержащихся в них Ti-плазмид // Вестник Московского университета. 2019. № 1. С. 50-58.
2. The Soil Microbiome Influences Grapevine-Associated Microbiota / I. Zarraonaindia [et al.] // mBio. 2015. Vol. 6, Issue 2. P. e02527-14.
3. Characterization of epiphytic bacterial communities from grapes, leaves, bark and soil of grapevine plants grown, and their relations / G. Martins [et al.] // PLOS ONE. 2013. Vol. 8, Issue 8. P. e73013.
4. Leveau J. H. J., Tech J. J. Grapevine microbiomics: bacterial diversity on grape leaves revealed by high-throughput sequence analysis of 16S rRNA amplicons // International Society for Horticultural Science. 2011. Vol. 905. P. 31-42.
5. High-throughput sequencing of microbial community diversity in soil, grapes, leaves, grape juice and wine of grapevine from China / Y.-j. Wei [et al.] // PLOS ONE. 2018. Vol. 13, Issue 11.
6. Geographical and Cultivar Features Differentiate Grape Microbiota in Northern Italy and Spain Vineyards / V. Mezzasalma [et al.] // Frontiers in Microbiology. 2018. Vol. 9.
7. Linking microbial community on grapes from two Portuguese wine regions to the biogenic amines production in musts / R. Calisto [et al.] // BIO Web Conferences. 40th World Congress of Vine and Wine. 2017. Vol. 9. P. 02015.
8. Grape berry surface bacterial microbiome: impact from the varieties and clones in the same vineyard from central China / J. Zhang [et al.] // Journal of Applied Microbiology. 2018. Vol. 126, Issue 1. P. 204-214.
9. Grape berry bacterial microbiota: Impact of the ripening process and the farming system / G. Martins [et al.] // International Journal of Food Microbiology. 2012. Vol. 158, Issue 2. P. 93-100.
10. Exopolysaccharide production by nitrogen-fixing bacteria within nodules of Medicago plants exposed to chronic radiation in the Chernobyl exclusion zone / N. Pawlicki-Jullian [et al.] // Research in Microbiology. 2010. Vol. 161. P. 101-108.
11. Endophytes of grapevine flowers, berries, and seeds: identification of cultivable bacteria, comparison with other plant parts, and visualization of niches of colonization / S. Compant [et al.] // Microbial Ecology. 2011. Vol. 62. P. 188-197.
12. Ecology and technological capability of lactic acid bacteria isolated during Grillo grape vinification in the Marsala production area / N. Francesca [et al.] // Annals of Microbiology. 2011. Vol. 61. P. 79-84.
13. Role of botrytized grape micro-organisms in SO₂ binding phenomena / J. C. Barbe [et al.] // Journal of Applied Microbiology. 2001. Vol. 90. P. 34-42.
14. Microbial life in the grapevine: what can we expect from the leaf microbiome? / L. Vionnet [et al.] // OENO One. 2018. Vol. 52, Issue 3. P. 219-224.
15. Bark and Grape Microbiome of *Vitis vinifera*: Influence of Geographic Patterns and Agronomic Management on Bacterial Diversity / N. Vitulo [et al.] // Frontiers in Microbiology. 2019. Vol. 9. P. 3203.
16. Bacterial Endophytic Communities in the Grapevine Depend on Pest Management / A. Campisano [et al.] // PLOS ONE. 2014. Vol. 9, Issue 11.
17. Endophytic Bacterial Diversity in Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Leaves Described by 16S rRNA Gene Sequence Analysis and Length Heterogeneity-PCR / D. Bulgari [et al.] // Journal of Microbiology. 2009. Vol. 47, Issue 4. P. 393-401.

18. Hall M. E., Wilcox W. F. Identification and Frequencies of Endophytic Microbes within Healthy Grape Berries // American Journal of Enology and Viticulture. 2019. Vol. 70, Issue 2. P. 212-219.
19. Induction of systemic resistance to *Agrobacterium tumefaciens* by endophytic bacteria in grapevine / S. Asghari [et al.] // Plant Pathology. 2020. Vol. 69, Issue 5. P. 827-837.
20. Restructuring of endophytic bacterial communities in grapevine yellows-diseased and recovered *Vitis vinifera* L. plants / D. Bulgari [et al.] // Applied and Environmental Microbiology. 2011. Vol. 77. P. 5018-5022.
21. Seasonal epiphytic microbial dynamics on grapevine leaves under biocontrol and copper fungicide treatments / A. Gobbi [et al.] // Scientific Reports. 2020. Vol. 10.
22. Microbial community composition on grape surface controlled by geographical factors of different wine regions in Xinjiang, China / F. Gao [et al.] // Food Research International. 2019. Vol. 122. P. 348-360.
23. Herzog K., Wind R., Töpfer R. Impedance of the grape berry cuticle as a novel phenotypic trait to estimate resistance to *Botrytis cinerea* // Sensors. 2015. Vol. 15. P. 12498-12512.
24. Verginer M., Leitner E., Berg G. Production of volatile metabolites by grape associated microorganisms // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2010. Vol. 58. P. 8344-8350.
25. Bacterial species associated with sound and Botrytis-infected grapes from a Greek vineyard / A. A. Nisiotou [et al.] // International Journal of Food Microbiology. 2011. Vol. 145, Issue 2-3. P. 432-436.
26. Microbial Community Analyses Associated with Nine Varieties of Wine Grape Carposphere Based on High-Throughput Sequencing / Y. Zhang [et al.] // Microorganisms. 2019. Vol. 7. P. 668.
27. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants / D. Bulgarelli [et al.] // Annual Review of Plant Biology. 2013. Vol. 64. P. 807-838.
28. Assessing the impact of plant genetic diversity in shaping the microbial community structure of *Vitis vinifera* phyllosphere in the Mediterranean / P. Singh [et al.] // Frontiers in Life Science. 2018. Vol. 11. P. 1-12.

References

1. Makarkina M.V., Il'nickaya E.T., Tokmakov S.V. PCR-identifikaciya patogennyh agrobakterij, vyyavlennyh na vinogradnikah Krasnodarskogo kraja, po tipu soderzhashchihsya v nih Ti-plazmid // Vestnik Moskovskogo universiteta. 2019. № 1. S. 50-58.
2. The Soil Microbiome Influences Grapevine-Associated Microbiota / I. Zarraonaindia [et al.] // mBio. 2015. Vol. 6, Issue 2. P. e02527-14.
3. Characterization of epiphytic bacterial communities from grapes, leaves, bark and soil of grapevine plants grown, and their relations / G. Martins [et al.] // PLOS ONE. 2013. Vol. 8, Issue 8. P. e73013.
4. Leveau J. H. J., Tech J. J. Grapevine microbiomics: bacterial diversity on grape leaves revealed by high-throughput sequence analysis of 16S rRNA amplicons // International Society for Horticultural Science. 2011. Vol. 905. P. 31-42.
5. High-throughput sequencing of microbial community diversity in soil, grapes, leaves, grape juice and wine of grapevine from China / Y.-j. Wei [et al.] // PLOS ONE. 2018. Vol. 13, Issue 11.
6. Geographical and Cultivar Features Differentiate Grape Microbiota in Northern Italy and Spain Vineyards / V. Mezzasalma [et al.] // Frontiers in Microbiology. 2018. Vol. 9.
7. Linking microbial community on grapes from two Portuguese wine regions to the biogenic amines production in musts / R. Calisto [et al.] // BIO Web Conferences. 40th World Congress of Vine and Wine. 2017. Vol. 9. P. 02015.
8. Grape berry surface bacterial microbiome: impact from the varieties and clones in the same vineyard from central China / J. Zhang [et al.] // Journal of Applied Microbiology. 2018. Vol. 126, Issue 1. P. 204-214.

9. Grape berry bacterial microbiota: Impact of the ripening process and the farming system / G. Martins [et al.] // International Journal of Food Microbiology. 2012. Vol. 158, Issue 2. P. 93-100.
10. Exopolysaccharide production by nitrogen-fixing bacteria within nodules of Medicago plants exposed to chronic radiation in the Chernobyl exclusion zone / N. Pawlicki-Jullian [et al.] // Research in Microbiology. 2010. Vol. 161. P. 101-108.
11. Endophytes of grapevine flowers, berries, and seeds: identification of cultivable bacteria, comparison with other plant parts, and visualization of niches of colonization / S. Compant [et al.] // Microbial Ecology. 2011. Vol. 62. P. 188-197.
12. Ecology and technological capability of lactic acid bacteria isolated during Grillo grape vinification in the Marsala production area / N. Francesca [et al.] // Annals of Microbiology. 2011. Vol. 61. P. 79-84.
13. Role of botrytized grape micro-organisms in SO₂ binding phenomena / J. C. Barbe [et al.] // Journal of Applied Microbiology. 2001. Vol. 90. P. 34-42.
14. Microbial life in the grapevine: what can we expect from the leaf microbiome? / L. Vionnet [et al.] // OENO One. 2018. Vol. 52, Issue 3. P. 219-224.
15. Bark and Grape Microbiome of *Vitis vinifera*: Influence of Geo-graphic Patterns and Agronomic Management on Bacterial Diversity / N. Vitulo [et al.] // Frontiers in Microbiology. 2019. Vol. 9. P. 3203.
16. Bacterial Endophytic Communities in the Grapevine Depend on Pest Management / A. Campisano [et al.] // PLOS ONE. 2014. Vol. 9, Issue 11.
17. Endophytic Bacterial Diversity in Grapevine (*Vitis vinifera* L.) Leaves Described by 16S rRNA Gene Sequence Analysis and Length Heterogeneity-PCR / D. Bulgari [et al.] // Journal of Microbiology. 2009. Vol. 47, Issue 4. P. 393-401.
18. Hall M. E., Wilcox W. F. Identification and Frequencies of Endo-phytic Microbes within Healthy Grape Berries // American Journal of Enology and Viticulture. 2019. Vol. 70, Issue 2. P. 212-219.
19. Induction of systemic resistance to *Agrobacterium tumefaciens* by endophytic bacteria in grapevine / S. Asghari [et al.] // Plant Pathology. 2020. Vol. 69, Issue 5. P. 827-837.
20. Restructuring of endophytic bacterial communities in grapevine yellows-diseased and recovered *Vitis vinifera* L. plants / D. Bulgari [et al.] // Applied and Environmental Microbiology. 2011. Vol. 77. P. 5018-5022.
21. Seasonal epiphytic microbial dynamics on grapevine leaves under biocontrol and copper fungicide treatments / A. Gobbi [et al.] // Scientific Reports. 2020. Vol. 10.
22. Microbial community composition on grape surface controlled by geographical factors of different wine regions in Xinjiang, China / F. Gao [et al.] // Food Research International. 2019. Vol. 122. P. 348-360.
23. Herzog K., Wind R., Töpfer R. Impedance of the grape berry cuticle as a novel phenotypic trait to estimate resistance to *Botrytis cinerea* // Sensors. 2015. Vol. 15. P. 12498-12512.
24. Verginer M., Leitner E., Berg G. Production of volatile metabolites by grape associated microorganisms // Journal of Agricultural and Food Chemistry. 2010. Vol. 58. P. 8344-8350.
25. Bacterial species associated with sound and *Botrytis*-infected grapes from a Greek vineyard / A.A. Nisiotou [et al.] // International Journal of Food Microbiology. 2011. Vol. 145, Issue 2-3. P. 432-436.
26. Microbial Community Analyses Associated with Nine Varieties of Wine Grape Carposphere Based on High-Throughput Sequencing / Y. Zhang [et al.] // Microorganisms. 2019. Vol. 7. P. 668.
27. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants / D. Bulgarelli [et al.] // Annual Review of Plant Biology. 2013. Vol. 64. P. 807-838.
28. Assessing the impact of plant genetic diversity in shaping the microbial community structure of *Vitis vinifera* phyllosphere in the Mediterranean / P. Singh [et al.] // Frontiers in Life Science. 2018. Vol. 11. P. 1-12.