

УДК 579.64:634.8

Н.Н. ВОЛЫНЧУК

аспірант¹

О.Н. ЖУК, канд. биол. наук, доцент

доцент кафедры биотехнологии¹

¹Полесский государственный университет,
г. Пинск, Республика Беларусь

Статья поступила 19 сентября 2022 г.

БИОРАЗНООБРАЗИЕ МИКРОБНОГО СООБЩЕСТВА ВИНОГРАДА КУЛЬТУРНОГО (*Vitis vinifera*)

Полесский регион является ведущим регионом промышленного виноградарства в Республике Беларусь. Природные и климатические условия благоприятствуют выращиванию здесь высококачественных сортов винограда, которые могут конкурировать с зарубежной продукцией.

По современным представлениям, любое растение и ассоциированную с ним микробиоту можно рассматривать как единый экологический комплекс, связанный тесными взаимодействиями. Такие ассоциации могут помочь растениям-хозяевам адаптироваться к изменяющимся условиям окружающей среды. Каждому виду или близким видам растений присущ свой специфический комплекс микроскопических бактерий и грибов, которые по способности освоения разнообразных экологических ниш не имеют себе равных.

В статье представлены данные о количественной и качественной структуре эпифитных и эндифитных микроорганизмов разных эконих винограда культурного. Доказана важность изучения корневого сообщества ввиду вертикального движения по сосудистой системе к филлосфере.

Ключевые слова: *Vitis vinifera*, ризосфера, эндосфера, филлосфера, бактериом, микобиом, терруар.

VOLYNCHUK N.N.

Graduate Student¹

ZHUK O.N., PhD in Biol. Sc., Associate Professor

Associate Professor of the Department of Biotechnology¹

¹Polesky State University, Pinsk, Republic of Belarus

BIODIVERSITY OF THE MICROBIAL COMMUNITY OF GRAPE ROOTS AS A POTENTIAL BIOTECHNOLOGICAL RESOURCE

The Polesye region is the leading region of industrial viticulture in the Republic of Belarus. Natural and climatic conditions favor the cultivation of high-quality grape varieties here, which can compete with foreign products.

According to modern concepts, any plant and its associated microbiota can be considered as a single ecological complex associated with close interactions. Such associations can help host plants adapt to changing environmental conditions. Each species or close species of plants has its own specific complex of microscopic bacteria and fungi, which are unmatched in their ability to develop various ecological niches.

The article presents data on the quantitative and qualitative structure of epiphytic and endophytic microorganisms of various econiches of cultural grapes. The importance of studying the root community in view of the vertical movement along the vascular system to the phyllosphere has been proved.

Keywords: *Vitis vinifera*, rhizosphere, endosphere, phyllosphere, bacteriome, mycobiome, terroir.

Введение. Виноград (*Vitis*) является одной из наиболее распространенных и ценных плодовых культур в мире. Примерно 80% всей мировой продукции винограда используется на вино, 16% потребляется в свежем виде и 4% идет на сушку [1]. В Беларуси промышленное виноградарство находится только в начале становления и наиболее подходящие для него условия складываются в Гомельской, Брестской и юге Минской областях [2, 3]. В Пинском регионе винограду внимание уделялось издавна. В 1948 г. уроженец г. Пинска Иван Иванович Шевчук подарил государству питомник с уникальной коллекцией южных культур с целью «сохранения и использования для селекции винограда, персиков, абрикосов, грецкого ореха и других южных растений, а также в целях внедрения в производство результатов работы» [4, 5]. На основе данного питомника постановлением Совета министров БССР был организован Пинский опорный пункт по винограду и другим южным культурам. Площадь первого промышленного виноградника Беларуси, заложенного Пинским винодельческим заводом посадочным материалом из сортов коллекции Опорного пункта, составляет около 100 гектаров с перспективой дальнейшего расширения [6]. Успешное развитие виноградарства требует полноценного научного сопровождения. В Беларуси активно ведутся работы по селекции винограда, но исследования, посвященные изучению особенностей сожительства винограда и аборигенных микроорганизмов, практически отсутствуют, хотя виноград, получая ряд биологически активных соединений, синтезируемых микрофлорой, формирует для нее специфическую среду обитания и обеспечивает питательными веществами эпифитные и эндофитные сообщества [7, 8, 9, 10, 11, 12].

В данной статье представлен обзор научной литературы о количественной и качественной структуре эпифитных и эндофитных микроорганизмов разных экониш винограда культурного.

Микробиом винограда.

Микроорганизмы ризосферы. Ризосфера, определяемая как плотная область почвы, окружающая корни растений, содержит огромное количество микроорганизмов, которые прямо или косвенно взаимодействуют

с растением [13, 14]. Этот почвенный отсек поддерживает сложный микробиом и считается одной из самых динамичных экосистем на Земле [15, 16]. Показано, что часть микробиома ризосферы, также известная как ризомикробиом, обеспечивает растение-хозяина лучшей способностью адаптироваться к стрессам окружающей среды [17, 18, 19]. Почвенная микрофлора состоит из бактерий, архей, грибов, протистов и вирусов, которые имеют полезные, нейтральные или патогенные отношения с растением. Патогенные микроорганизмы участвуют в процессах корневой инфекции, тогда как полезная микробиота способствует росту растений и механизмам защиты [20, 21]. Основными «драйверами» состава микробного сообщества, связанного с корневой системой, являются выделяемые корнями первичные и вторичные метаболиты [22, 23, 24]. Некоторые из этих соединений являются сигнальными молекулами, которые формируют и привлекают почвенные микроорганизмы [27, 28]. Состав экссудатов варьирует в зависимости от факторов окружающей среды [29, 30], а также видов и сортов растений [31, 32, 33], которые в совокупности формируют микробиом корней.

Относительное обилие бактериального и грибкового ризомикробиома зависит от особенностей сочетания типа почвы, климатических условий, глубины почвы, привоя и подвоя, методов выращивания и др. Среди грибов часто встречающиеся таксоны в ризосфере виноградников относятся к типам *Ascomycota* и *Basidiomycota*. А наиболее многочисленными бактериями, обнаруженными в ризосфере виноградной лозы, являются типы *Proteobacteria*, *Actinobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes* и *Acidobacteria*. Эти типы являются ключевыми таксонами, которые выполняют широкий спектр функций в почвенной экосистеме [48, 49].

Как показано Yu-jie с соавторами [43], в климатических условиях Китая *Kaistobacter*, *Arthrobacter*, *Skermanella*, *Sphingomonas* были преобладающими родами бактерий в ризосфере; менее многочисленными – *Steroidobacter*, *Rubrobacter*, *Flavisolibacter*, *Pontibacter*, *Nitrospira*, *Rhodoplanes* и *Adhaeribacter*.

Таблица 1. – Примеры основных таксонов бактерий и грибов, обнаруженных в ризомикробиоме винограда культурного

Основные таксоны бактерий	%	Основные таксоны грибов	%	Сорт	Страна/ Автор
<i>Proteobacteria</i> <i>Actinobacteria</i> <i>Bacteroidetes</i> <i>Firmicutes</i>	~70% ~18% ~8% ~5%	<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i>	~50% ~45%	Сира	США [34]
		<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i> <i>Mortierellomycota</i> <i>Glomeromycota</i>	~47% ~15% ~10% ~8%	Мускат Гамбург	Китай [35]
<i>Proteobacteria</i> <i>Actinobacteria</i> <i>Acidobacteria</i> <i>Bacteroidetes</i>	~27% ~21% ~15% ~6%	<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i> <i>Zygomycota</i>	~67% ~16% ~12%	Темпранильо	Испания [36]
		<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i>	~61% ~21%	Темпранильо	Испания [37]
<i>Proteobacteria</i> <i>Actinobacteria</i> <i>Bacteroidetes</i> <i>Chloroflexi</i> <i>Acidobacteria</i>	~53% ~24% ~5% ~4% ~4%			Барбера	Италия [38]
<i>Actinobacteria</i> <i>Proteobacteria</i> <i>Gemmatimonadetes</i> <i>Bacteroidetes</i>	~52% ~36% ~2% ~2%			Пино Нуар	Италия [39]
		<i>Ascomycota</i> <i>Mortierellomycota</i> <i>Basidiomycota</i>	* * *	Пино Нуар	Австралия [40]
<i>Acidobacteriota</i> <i>Proteobacteria</i> <i>Latescibacteriota</i> <i>Methylomirabilota</i> <i>Gemmatimonadota</i>	~35% ~22% ~15% ~6% ~4%			Сорта из <i>V. riparia</i> , <i>V. berlandieri</i> <i>V. rupestris</i>	Германия [41]
<i>Actinobacteria</i> <i>Proteobacteria</i> <i>Bacteroidetes</i>	~47% ~22% ~13%			Цвайгельт	Австрия [42]
<i>Proteobacteria</i> , <i>Firmicutes</i> , <i>Actinobacteria</i> <i>Bacteroidetes</i>	~43% ~8% ~13% ~6%	<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i> <i>Mortierellomycota</i>	~45% ~14% ~10%	Каберне Совиньон	Китай [43]
		<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i>	~66% ~34%	Гриф	США [44]
<i>Proteobacteria</i> <i>Bacteroidetes</i> <i>Actinobacteria</i> <i>Firmicutes</i> <i>Acidobacteria</i>	~68% ~14% ~4% ~8% ~6%	<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i>	~80% ~18%	Сорта из <i>V. riparia</i> , <i>V. rupestris</i>	Канада [45]
<i>Proteobacteria</i> <i>Actinobacteria</i> <i>Firmicutes</i>	~33% ~22% ~45%	<i>Ascomycota</i> <i>Basidiomycota</i>	~62,5% ~37,5%	Альфа	Беларусь [46, 47]

*Относительная численность не указана

Численность *Kaistobacter* в пробах корней в октябре увеличивалась по сравнению с пробами в июле, а численность *Arthrobacter* уменьшалась.

Существенных сезонных изменений численности *Skermanella* и *Sphingomonas* в ризосфере винограда обнаружено не было. Эти результаты согласуются с предыдущими исследованиями [50, 51]. Zargaonaindia et al. [48] и Marasco et al. [38] показали, что бактерии *Beta-* и *Gamma-*, *Proteobacteria*, *Actinobacteria* предпочтительно населяют ризосферу по сравнению с основной почвой. Этому могут способствовать выделяемые корнями винограда хемоаттрактанты (например, сахара, аминокислоты, органические кислоты, витамины, фитогормоны, флавоноиды, терпены) [52, 53, 54]. *Bacillus simplex* и *Rhizobium leguminosaurus*, *Agrobacterium radiobacter*, *Paenibacillus amylolyticus* и *Pantoea agglomerans* были избыточно представлены в корнях винограда, произрастающего в Канаде [45]. Исследования Vona et al. [54] из Италии подтвердили, что высокая биохимическая активность в ризосфере непривитых *V. vinifera* в значительной степени относилась к бактериям, принадлежащим к типу *Proteobacteria*. D'Amico et al. [55] наблюдали истощение, а иногда и полное отсутствие бактерий *Micrococcaceae*, *Comamonadaceae*, *Cytophagaceae*, *Sphingomonadaceae*, *Rhizobiaceae*, *Xanthomonadaceae* и *Microbacteriaceae* в ризосфере и ризоплане. Показано, что бактериальное разнообразие в ризоплане ниже, чем в ризосфере, а большинство корневых бактериальных таксонов соответствуют бактериям, обнаруженным в почве [34, 36, 38]. Аналогичные данные имеются относительно разнообразия грибов [40, 44]. Это позволяет заключить, что почва является основным микробным резервуаром корней.

Микроорганизмы ствола (штамба). В сравнении с другими частями виноградной лозы, такими как корни, листья и ягоды, стволу уделяется меньшее внимание исследователей. Кора ствола, являясь постоянной частью виноградной лозы, в отличие от таких эфемерных тканей, как плоды и листья, может быть стабильной средой обитания мик-

роорганизмов. Однако, несмотря на свою потенциальную важность, на сегодняшний день сведения о характеристике бактериального и грибного компонента коры винограда фрагментарны.

Бактериальный микробиом коры ствола насчитывает до 30 типов бактерий [57, 58, 59]. Главные из них – *Proteobacteria* (24,8-77,4%), *Actinobacteria* (11,4-22,8%), *Bacteroidetes* (5,5-20,8%), *Firmicutes* (0,4-49,4%), *Planctomycetes* (0,1-5,4%), *Abditibacteriota* (0,7-2,4%), *Verrucomicrobiota* (0,2-3,2%), *Acidobacteria* (0,2-2,8%) и *Chloroflexi* (0,02-1,84%). Идентифицированы *Bacillales*, *Enterobacteriales* и *Xanthomonadales* как наиболее распространенные бактериальные порядки, колонизирующие ствол виноградной лозы. Отмечено присутствие на коре родов *Cellulomonas*, *Pseudomonas*, *Bacillus*, *Rhizobium*, *Xylella*, *Staphylococcus*, *Streptomyces*, *Pantoea*. По Martins et al. [60] микробиом коры представлен типами *Ascomycota* (75,2-97,6%) и *Basidiomycota* (2,4-23,3%). Наиболее распространенными классами грибов были *Dothideomycetes* (33,9-77,2%), *Sordariomycetes* (15,9%-32,8%), *Eurotiomycetes* (1,3-21,2%), *Agaricomycetes* (0,2-20,9%), *Leotiomycetes* (0,1-18%) и *Lecanoromycetes* (0,3-4,1%).

В некоторых работах показана четкая динамика зависимости микробиома коры винограда от фенологической стадии развития растения – начало созревания винограда (веризон) и сбора урожая. На стадии веризона микробиом винограда характеризуется обилием типов *Proteobacteria* и *Bacteroidetes* и микомицетов *Ascomycota*. На стадии сбора урожая количество представителей типа *Proteobacteria* остается практически неизменным, численность *Bacteroidetes* уменьшается, а *Actinobacteria*, *Acidobacteria* повышается. Исключительно на стадии сбора урожая отмечено присутствие *Verrucomicrobiota* – типа граммотрицательных в основном некультивируемых форм почвенных бактерий [58, 59, 61]. Выявленные указанными авторами качественные и количественные различия состава микробиоты на разных фенологических стадиях развития винограда мы представили на рисунке.

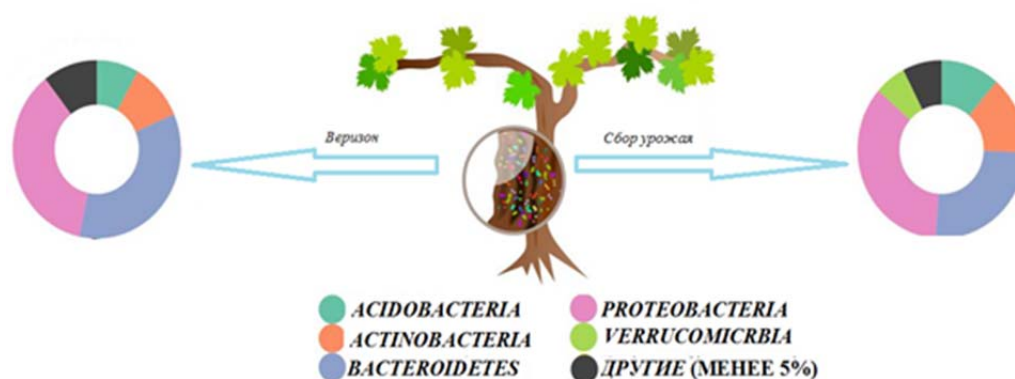


Рисунок – Обилие бактериальных и грибных эпифитов на уровне типов в образцах коры винограда на разных фенологических стадиях (наш коллаж по данным авторов [58, 59, 61])

Стоит также отметить, что все основные филумы, характерные для коры ствола (*Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Chloroflexi* и *Verrucomicrobia*), ранее были обнаружены в почвах виноградников [16, 39, 62] и классифицируются как оказывающие «нейтральное/неизвестное влияние» на ферментацию вина [63]. Это лишь усиливает интерес к коре ствола винограда как информативной среде обитания для оценки микробного биоразнообразия виноградников.

Микроорганизмы стебля, рукавов. В стеблях-рукавах винограда выделены разнообразные таксоны микроорганизмов как в окультуренных (*Vitis vinifera subsp. vinifera*), так и в диких (*V. vinifera subsp. sylvestris*) [64]. Из винограда сорта Глера из шести разных виноградников Италии был получен 381 бактериальный изолят, при этом 30% изолятов принадлежала к роду *Bacillus*, остальные включали *Paenibacillus*, *Microbacterium*, *Staphylococcus*, *Micrococcus*, *Stenotrophomonas*, *Variovorax*, *Curtobacterium* и *Agrococcus*. Отмечена определенная степень местной специфичности и сезонности бактериального эндофитного микробиома виноградной лозы, так как наблюдались различия между майскими и октябрьскими выборками [49], что согласуется с данными, полученными не только в Италии [58], но и в Греции [59, 61]. Andreolli et al. [9] исследовали возраст виноградной лозы Италии как возможный фактор, влияющий на состав эндофитного сообщества. Исследователи установили, что у трехлетнего винограда преоб-

ладали роды *Actinobacteria* и *Bacillus*, тогда как у 15-летних – *Proteobacteria*.

Campisano с соавторами [65], исследуя разницу между эндофитными грибными сообществами лозы дикого и культивируемого винограда Ирана, установили, что видовое разнообразие первого значительно выше (25 родов против 6). Внутренний микобиом лоз включал такие роды, как *Alternaria brassicicola*, *A. chlamydospora*, *A. malorum*, *A. atra*, *Arthrimum phaeospermum*, *A. sacchari*, *Aspergillus nidulans*, *A. gotii*, *Beauveria bassiana*, *Cheatomium elatum*, *Epicoccum nigrum*, *Geosmithia pallida*, *Paecilomyces variotii*, *Cytospora punicae* и *Verrucobotrya geranii*. Изолированные микромицеты рукавов винограда в исследованиях Краснодарского края [66] распределились по двум таксономическим классам: *Hyphomycetes* (Гифомицеты) – *Coryneum spp.*, *Cladosporium spp.*, *Alternaria spp.*, *Aspergillus spp.*, *Fusarium spp.* и *Coelomycetes* (Целомицеты) – *Phoma spp.*, *Botryodiplodia spp.*

Микроорганизмы листьев. Поверхность листьев, населенную микроорганизмами, обычно обозначают термином филлосфера (от греч. *phyllon* – лист и *sphaira* – шар), хотя, в глубоком смысле, этот термин относится к общей надземной поверхности растений, на которой они обитают. Филлосфера является весьма динамичной средой обитания для микробов-колонизаторов, разнообразие которых невелико [67, 68]. Она характеризуется ограниченной доступностью питательных веществ, присутствием стильбенов (ресвератрола и его производных), изменчивыми

климатическими условиями и присутствием солнечного излучения [12, 69]. Сведений о филлосфере, в сравнении с ризосферой и эндосферой [11, 17, 48, 70], немного.

Основные типы бактерий, встречающихся в филлосфере, включают *Actinobacteria*, *Bacteroidetes*, *Crenarchaeota*, *Firmicutes*, *Nitrospirae*, *Planctomycetes*, *Proteobacteria* и *Verrucomicrobia*. Роды бактерий, наиболее обширно представленные на листьях, включают *Sphingomonas*, *Hymenobacter*, *Methylobacterium*, *Microbacterium*, *Pseudomonas*, *Cupriavidus*, *Xylophilus*, *Curtobacterium*, *Bacillus* и *Skermanella* [58, 60, 71, 72]. *Pseudomonas*, *Acinetobacter* и *Kaistobacter* преобладают в виноградниках Китая [43]. *Proteobacteria* (~15%), *Cyanobacteria* (~14,3%), *Firmicutes* (~3%) и *Actinobacteria* (~1,3%) доминируют в образцах листьев винограда из Нидерланд [67, 73, 74, 75]. Из них наиболее многочисленными родами бактерий были *Sphingomonas*, *Methylobacterium*, *Rubelimicrobium*, *Blastococcus*. В исследованиях же [76, 77, 78] наиболее часто встречались роды *Hymenobacter*, *Microbacterium*, *Skermanella*, *Pseudomonas*, *Bacillus*. Род *Rubelimicrobium* также был одним из основных и доминирующих родов, обнаруженных в качестве листового эпифита винограда, произрастающего в США [48].

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 филлосфере винограда и обнаруживались на листьях других растений [12]. В то время как большая часть микробиоты не может пережить процесс брожения вина, *Sphingomonas*, обнаруженные на виноградных листьях, а также в почве и на поверхности ягод, выдерживают этот процесс. Пигментация, уровни стрессоустойчивости, уникальная восстанавливающая система ДНК также обеспечивают им успешный рост на поверхности листьев.

Среди грибов филлосферы преобладают типы *Ascomycota* (~91%) и *Basidiomycota* (~9%) [11, 43, 79]. В эпифитной филлосфере винограда Китая сорта Каберне и Савиньон идентифицировали пять типов грибов: *Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Chytridiomycota*,

Zygomycota [43]. Однако *Chytridiomycota* и *Zygomycota* очень редко обнаруживаются в филлосфере. Роды *Aureobasidium*, *Pleosporaceae*, *Cryptococcus* и *Dothideales* являются преобладающими родами на листьях винограда. Другими крупными родами считают *Aspergillus*, *Penicillium*, *Erysiphe*, *Alternaria* и *Scleroderma*. Они имеют более высокую численность в октябре, за исключением *Pleosporaceae*. Количество *Penicillium* изменяется также по сезонам от 2% до 44% [80, 81].

В целом изменения грибных сообществ на виноградных листьях сложнее, чем изменения в ризосфере. Это может быть связано как с конкуренцией между видами, так и с природными условиями, такими как интенсивность света, время освещения, ветер, дождь, насекомые, деятельность человека, вызывающая миграцию микробов [60, 82]. Важной задачей является изучение свойств этих микробных сообществ в филлосфере, включая таксономию, функциональное разнообразие, структуру микробных сетей. Применяя современные биотехнологические приемы, в том числе и манипулируя составом микробиоты в изменяющихся климатических условиях, можно повысить устойчивость виноградных растений и поддержать их продуктивность и урожайность.

Микроорганизмы ягод. Во многих винодельческих странах на ягодах винограда идентифицировано большое разнообразие микроорганизмов [83]. Виноград естественным образом содержит резервуар микроорганизмов, которые могут повлиять на процесс винификации, сказываясь на качестве и хранении вина [16, 34, 84]. Микробная популяция здоровой виноградной ягоды составляет примерно от 10^3 до 10^5 КОЕ/г [85]. Конечное качество ягод винограда культурного (*Vitis vinifera*) зависит не только от сорта растения и методов выращивания, но и от комплекса факторов, сгруппированных под общим термином «терруар» [86, 87]. Терруар (фр. *terroir* от *terre* – земля) – совокупность почвенно-климатических факторов и особенных характеристик местности (рельеф, инсоляция, окружающий животный, растительный и микробный мир), определяющая сортовые характеристики сельскохозяйственной продукции. Также одно из самых лаконичных определений дал известный американский

винный эксперт Хью Джонсон: «терруар – это среда происхождения» [88]. Изначально понятие возникло именно в виноделии, определяя букет и потенциал вина. По данным [89] неслучайный «микробный терруар» является определяющим фактором характеристик виноградного суслу конкретного региона, доказывая, что микробные сообщества виноградников играют решающую роль в определении качества ягод.

Некоторые виды встречаются только в винограде в виде сапрофитных плесеней, таких как *Aspergillus spp.*, *Cladosporium spp.* и *Penicillium spp.* [90] и бактериях окружающей среды, в то время как другие способны выживать и расти в вине, образуя винный микробный консорциум [91, 92], который включает дрожжи, молочнокислые и уксуснокислые бактерии. Сообщалось, что виды, присутствующие на зрелых ягодах, принадлежат в основном к группе окислительных базидиомицетных дрожжей, таких как *Cryptococcus spp.*, *Rhodotorula spp.*, *Sporobolomyces spp.* и *Filobasidium spp.*, а также к диморфным аскомицетным черным дрожжам *Aureobasidium pullulans* [93, 94, 95]. Эти дрожжи повсеместно распространены в среде виноградников и обычно связаны с карпосферой, филлосферой и ризосферой [89, 96]. Было обнаружено, что окислительные аскомицетные дрожжи (например, *Candida spp.*, *Pichia spp.* и *Metschnikowia spp.*) и ферментирующие аскомицетные дрожжи (например, *Hanseniaspora* и *Kloeckera spp.*) присутствуют в низких концентрациях на здоровых ягодах и часто локализируются в таких местах, где может вытекать сок [97, 98, 99]. Напротив, *Saccharomyces cerevisiae*, наиболее подходящие ферментирующие винные дрожжи, в основном присутствуют в небольшом количестве и с низкой частотой, даже в поврежденных ягодах [100, 101, 102].

Виноград считается основным источником LAB (молочнокислых бактерий) [103], которые катализируют превращение L-яблочной кислоты в L-молочную кислоту с образованием CO₂ в результате яблочно-молочного брожения и придают сложный вкус [104, 105]. Такие роды, как *Lactobacillus spp.*, *Leuconostoc spp.*, *Pediococcus spp.* и *Oenococcus oeni* часто встречаются в виноградном соке [106]. Содержание молочно-

кислых бактерий на ягодах не превышает 10² КОЕ/г [12]. Микробиота виноградной лозы также демонстрирует широкое разнообразие распространенных в окружающей среде бактерий, принадлежащих к родам *Bacillus*, *Burkholderia*, *Enterobacter*, *Enterococcus*, *Pseudomonas*, *Serratia* и *Staphylococcus* [95, 96], которые не могут расти в вине. На поверхности винограда также были обнаружены роды *Acetobacter*, *Gluconoacetobacter* и *Gluconobacter*, принадлежащие к группе ААВ (уксуснокислые бактерии). ААВ хорошо известны своей способностью вырабатывать уксусную кислоту из этанола, что является ключевым фактором порчи вина [94]. Популяции уксуснокислых бактерий стимулируются повреждением ягод, увеличиваясь с менее чем 10 КОЕ/г до 10⁶ КОЕ/г на гнилом винограде.

Бактериальные и грибные популяции на поверхности ягод винограда изменяются по мере созревания. Ключевым этапом в созревании винограда является стадия веризона, когда идет активное накопление сахара, одновременное увеличение микробной популяции со сменой доминирующих таксонов. При этом численность микроорганизмов с пектолитической и целлюлолитической активностью снижается, но увеличивается численность ферментативных видов. Независимо от происхождения и сорта на поверхности ягод винограда преобладают филумы *Proteobacteria* (классы *Alpha-*, *Beta-*, *Gamma-*), *Firmicutes* (классы *Clostridia*, *Bacilli*), *Actinobacteria* и *Bacteroidetes*. Родовой состав сильно варьирует, но чаще в литературе упоминаются роды *Bacillus*, *Pseudomonas*, *Lactococcus*, *Micrococcus*, *Enterobacter*, *Curtobacterium*, *Pantoea*, *Gluconobacter*, *Massilia*. Так, в исследовании виноградников Франции [90] и США [10] род *Pseudomonas* был доминирующим. Бактериальные таксоны *Bacillus*, *Methylobacterium*, *Sphingomonas*, ассоциированные с виноградом Италии [58, 105, 107] и Испании [103, 106, 107, 108], принадлежащие к *Alpha-Proteobacteria*, *Gamma-Proteobacteria* и *Actinobacteria*, выявлены также на винограде в Чили [109] и США [48].

В эпифитном микробном сообществе мускатного винограда, выращенного в Китае [99], доминирующими типами бактерий были *Proteobacteria*, *Firmicutes*, *Bacteroidetes*, *Planctomycetes*, *Actinobacteria*,




Verrucomicrobia, *Acidobacteria* і *Patescibacteria*, родамі – *Lelliottia*, *Prevotella*, *Escherichia-Shigella*, *Lactobacillus*, *Pseudomonas*, *Akkermansia*, *Faecalibacterium*, *Rahnella* і *Acinetobacter*. Домінуючымі тыпамі грыбоў былі *Ascomycota*, *Basidiomycota* і *Mortierellomycota*, роды – *Acaromyces*, *Uwebraunia*, *Penicillium*, *Zygosporium*, *Ilyonectria*, *Aspergillus*, *Neodevriesia*, *Strelitziana*, *Mortierella* і *Fusarium*, *rjnjhst*. По даным [83], ісследаванай відавася мікрафлары ягод белых і красных сортуў вінограду, прайзрастаючага ў разлічных хазяіствах Краснадарскага краю і Рэспублікі Абухазія, група дрожджэй, пастаянна прысутствуючая ў комплексе эпифітных мікраарганізмаў усех сортуў вінограду – *Saccharomyces*, *Pichia*, *Hansenula*, *Hanseniaspora*. Преваліравалі

дрожжы сямейства *Saccharomycetaceae*, від *Saccharomyces vini*. Колькасць дрожджэй *Saccharomyces vini* уменшалася ў ряду Мысхако>Кавказ> Фанагорія, што ў цэлым сагласуецца з кліматычнымі ўмовамі. Толькі на сорце вінограду Піно нуар былі ідэнтыфіцыраваны дрожджы *Brettanomyces* і *Dekkera*.

Такім абразам, віноград, выступаючы эдифікатарам (лат. *aedificator* – будавальнік) для мікраарганізмаў, фарміруе спецыфічную сроду абітання і забяспечвае іх пільватальнымі рэчывамі. У сваю ачарэд, мікрабныя супольнасці значна адрозніваюцца ў залежнасці ад займаемых экалагічных ніш: караней, штамба, павогаў, лісцяў і ягад. Абагуленыя даныя па эндфітнуму і эпифітнуму мікрабіому прадставлены ў тэблліцы 2.

Тэблліца 2. – Эпифітнае і эндфітнае разнабардзе мікраарганізмаў разлічных эканіш *Vitis vinifera*

	эпісфера	Бактэрыі	Неміцеліальныя грыбы	Міцеліальныя грыбы
		<i>Achromobacter</i> <i>Flavobacterium</i> <i>Microbacterium</i> <i>Paenibacillus</i> <i>Pseudomonas</i> <i>Micrococcus</i> <i>Cellvibrio</i> <i>Massilia</i> <i>Bacillus</i>	<i>Rhodospiridiobolus</i> <i>Sporobolomyces Saccharomyces</i> <i>Hanseniaspora Metschnikowia</i> <i>Aurebasidium</i> <i>Filobasidium</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Rhodotorula</i> <i>Candida</i> <i>Pichia</i>	<i>Colletotrichum</i> <i>Acaromyces</i> <i>Penicillium</i> <i>Aspergillus</i> <i>Alternaria</i> <i>Mortierella</i> <i>Fusarium</i> <i>Botrytis</i>
	эндсфера	<i>Acinetobacter</i> <i>Acetobacter</i> <i>Bulkholderia</i> <i>Bacillus</i>	<i>Candida</i> <i>Metschnikowia</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Pseudozyma</i> <i>Pichia</i> <i>Rhodotorula</i> <i>Hanseniaspora</i>	<i>Coryneum</i> <i>Arcopilus</i> <i>Erysisphe</i>
	эпісфера	<i>Methylobacterium</i> <i>Curtobacterium</i> <i>Sphingomonas</i> <i>Staphylococcus</i> <i>Microbacterium</i> <i>Paenibacillus</i> <i>Enterococcus</i> <i>Pseudomonas</i> <i>Skermanella</i> <i>Bacillus</i>	<i>Metschnikowia</i> <i>Aurebasidium</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Rhodotorula</i>	<i>Scleroderma</i> <i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i> <i>Erysisphe</i> <i>Alternaria</i>

	эндосфера	<i>Microbacterium</i> <i>Paenibacillus</i> <i>Enterococcus</i> <i>Stenotrophomonas</i> <i>Variovorax</i> <i>Staphylococcus</i> <i>Bacillus</i>	<i>Hanseniaspora</i> <i>Rhodotorula</i> <i>Candida</i>	<i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i> <i>Fusarium</i> <i>Alternaria</i> <i>Arcopilus</i>
	эпифера	<i>Bacillus</i> <i>Paenibacillus</i> <i>Microbacterium</i> <i>Staphylococcus</i> <i>Micrococcus</i> <i>Stenotrophomonas</i> <i>Variovorax</i> <i>Curtobacterium</i> <i>Agrococcus</i>	<i>Rhodospiridiobolus</i> <i>Sporobolomyces</i> <i>Hanseniaspora</i> <i>Metschnikowia</i> <i>Filobasidium</i> <i>Rhodotorula</i>	<i>Botryodiplodia</i> <i>Cladosporium</i> <i>Coryneum</i> <i>Alternaria</i> <i>Aspergillus</i> <i>Fusarium</i> <i>Phoma</i>
	эндосфера	<i>Curtobacterium</i> <i>Pseudomonas</i> <i>Streptomyces</i> <i>Micrococcus</i> <i>Pantoea</i> <i>Bacillus</i>	<i>Metschnikowia</i> <i>Rhodotorula</i> <i>Candida</i>	<i>Trichoderma</i> <i>Scytalidium</i> <i>Aspergillus</i> <i>Fusarium</i> <i>Alternaria</i>
	эпифера	<i>Xanthobacter</i> <i>Xanthomonas</i> <i>Streptomyces</i> <i>Celluloomas</i> <i>Xylanimonas</i> <i>Bacillus</i> <i>Xylella</i>	<i>Aurebasidium</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Candida</i> <i>Filobasidium</i> <i>Rhodotorula</i>	<i>Achaetomium</i> <i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i> <i>Fusarium</i> <i>Mucor</i>
	эндосфера	<i>Xanthobacter</i> <i>Xanthomonas</i> <i>Streptomyces</i> <i>Celluloomas</i> <i>Xylanimonas</i> <i>Bacillus</i> <i>Xylella</i>	<i>Aurebasidium</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Candida</i> <i>Filobasidium</i> <i>Rhodotorula</i>	<i>Achaetomium</i> <i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i> <i>Fusarium</i> <i>Mucor</i>
	эпифера	<i>Acinetobacter</i> <i>Streptococcus</i> <i>Paenibacillus</i> <i>Clostridium</i> <i>Rhizobium</i> <i>Bacillus</i>	<i>Debariomyces</i> <i>Metschnikowia</i> <i>Hanseniaspora</i> <i>Aurebasidium</i> <i>Meyerozyma</i> <i>Filobasidium</i>	<i>Trichoderma</i> <i>Cladosporium</i> <i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i> <i>Fusarium</i> <i>Alternaria</i> <i>Mucor</i>
	эндосфера	<i>Microbacterium</i> <i>Staphylococcus</i> <i>Streptomyces</i> <i>Paenibacillus</i> <i>Clostridium</i> <i>Rhizobium</i> <i>Pantoea</i> <i>Bacillus</i>	<i>Debariomyces</i> <i>Meyerozyma</i> <i>Cryptococcus</i> <i>Rhodotorula</i>	<i>Achaetomium</i> <i>Trichoderma</i> <i>Aspergillus</i> <i>Penicillium</i> <i>Alternaria</i> <i>Fusarium</i> <i>Mucor</i>

Вывод. Виноградная лоза поддерживает разнообразное микробное сообщество от корней до ягод. Ассоциированные с виноградом бактерии и грибы колонизируют как внешнюю (эпифиты), так и внутреннюю поверхность (эндофиты) растений. В качестве основного ресурса для микробов выступает окружающая почва. Видовое богатство мик-

рофлоры виноградника зависит от занимаемой экониши (корни, штаб, ягоды, листья и т.д.), от географических и экологических переменных (регион, сезон, агрономические методы). Наиболее важным фактором является регион с его климатическими условиями, присутствием солнечного излучения, характером почв, за ним следует агрономиче-

ское управление и сезон. Качественный и количественный состав эпифитных и эндофитных микроорганизмов разных органов винограда неодинаков: корни и штабб характеризуются большим разнообразием, чем ягоды и листья.

Виноградарство действительно может стать одним из перспективных и прибыльных направлений экономики Республики Беларусь. Однако, учитывая растущие экологические ограничения, повышение устойчивости виноградарства в настоящее время является серьезной проблемой. И одна из важных областей исследований по повышению устойчивости и включает в себя лучшее понимание эпифитного и эндофитного микробиома и его влияния на виноградную лозу, метаболизм и агрономические реакции. Следовательно, разработка биотехнологических агроприемов управления микробиотой для оптимизации биологической продуктивности винограда одно из перспективных направлений современного адаптивного растениеводства.

Список литературы

1. Bokulich, N.A. Microbial biogeography of wine grapes is conditioned by cultivar, vintage, and climate / N.A. Bokulich, J.H. Thorngate, P.M. Richardson // Proc. Natl. Acad. Sci. – 2014. – Vol.111. – P. 139–48.
2. Олешук, Е.Н. Научные проблемы интродукции и освоения промышленной технологии выращивания винограда в условиях Беларуси / Е.Н. Олешук, Е.Г. Попов, Т.Г. Янчевская // Проблемы сохранения биологического разнообразия и использования биологических ресурсов: тез. докл. 2-й Междунар. конф. (Минск, 22-26 октября 2012). – Мн.: РУП Минсктиппроект, 2012. – С. 482–485.
3. Олешук, Е.Н. Промышленный виноградник на Полесье / Е.Н. Олешук, Е.Г. Попов // Хозяин. – 2012. – № 11 (894). – С. 8–9.
4. Соболев, С.Ю. Выращивание винограда в Беларуси: популярные сорта / С.Ю. Соболев – Мн.: Сэр-Вит, 2010. – 64 с.
5. Адамович В. Пинский опорный пункт по винограду и другим южным культурам / В. Адамович [Электронный ресурс]. – Режим доступа: <http://myvinogradnik.ru/pinskij-opornyj-punkt-po-vinogradu-i-drugim-yuzhnym-kulturam/>. – Дата доступа: 16.03.2021.
6. Тышкевич, Н. Где лозе виться? [электронный ресурс] – Режим доступа: <https://www.sb.by/articles/gde-loze-vitsya.html>. – Дата доступа: 03.04.2022.
7. Bulgarelli, D. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants / D. Bulgarelli, K. Schlaeppli, S. Spaepen // Annual Review of Plant Biology. – 2013. – Vol. 64. – P. 807–838.
8. Compant, S. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization / S. Compant // Soil Biol. Biochem. – 2010. – Vol. 42. – P. 669–678.
9. Rosenberg, E. Microbes drive evolution of animals and plants: the hologenome concept / E. Rosenberg, I. Zilber-Rosenberg // mBio. – 2016. – Vol. 7. DOI: 10.1128/ mBio.01395-15
10. Leveau, J.H.J. Grapevine microbiomics: bacterial diversity on grape leaves and berries revealed by high-throughput sequence analysis of 16s rRNA amplicons / J.H.J. Leveau, J.J. Tech // Acta Hort. – 2011. – Vol. 905. – P. 31–42.
11. Pinto, C. Unravelling the diversity of grapevine microbiome / C. Pinto, D. Pinho, S. Sousa // PLoS ONE. – 2014. – Vol. 9(1). – P. 1–12.
12. Белкина, Д.Д. Состав и значение бактериальных сообществ в агроэкосистемах винограда / Д.Д. Белкина, Е.Г. Юрченко // Плодоводство и виноградарство Юга России. – 2021. – № 68(2). – С. 272–286.
13. Almario, J. Root-associated fungal microbiota of nonmycorrhizal *Arabidopsis thaliana* and its contribution to plant phosphorus nutrition / G. Jeena, J. Wunder, G. Langen // Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. – 2014. – Vol. 114. – P. 9403–9412.
14. Alvarez-Perez, J. Use of endophytic and rhizosphere actinobacteria from grapevine plants to reduce nursery fungal graft infections that lead to young grapevine decline / J. Alvarez-Perez // Applied and Environmental Microbiology. – 2017. –
15. White, R.E. The value of soil knowledge in understanding wine terroir / R.E. White // Front. Environ Sci. – 2020. – No. 8. – P. 1–6.

16. Zarraonaindia, I. The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota / I. Zarraonaindia, S. M. Owens, P. Weisenhorn // *mBio*. – 2015. – Vol. 6(2). – P. 1–11.
17. Counce, A. Leaf and root-associated fungal assemblages do not follow similar elevational diversity patterns / A. Counce, T. Cordier, J. Lengelle // *PLoS One*. – 2014. – Vol. 9(6). – P. 1–10.
18. Compant, S. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN: from the rhizosphere to inflorescence tissues / S. Compant, H. Kaplan, A. Sessitsch // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2008. – Vol. 63. – P. 84–93.
19. Guyonnet, J.P. Plant nutrient resource use strategies shape active rhizosphere microbiota through root exudation / J.P. Guyonnet, M. Guillemet, A. Dubost // *Front. Plant Sci.* – 2018. – Vol. 9.
20. Hacquard, S. Interplay between innate immunity and the plant microbiota / S. Hacquard, S. Spaepen, R. Garrido-Oter // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 2017. – Vol. 55. – P. 565–589.
21. Herz, K. Linking root exudates to functional plant traits / K. Herz, S. Dietz, K. Gorzalka // *PLoS One*. – 2018. – Vol. 13(10). – P. 1–14.
22. Pascale, A. Modulation of the root microbiome by plant molecules: the basis for targeted disease suppression and plant growth promotion / A. Pascale, S. Proietti, I.S. Pantelides // *Frontiers in Plant Science*. – 2020. – Vol. 10. – P. 1–23.
23. Ollat, N. Grapevine rootstocks: origins and perspectives / N. Ollat, L. Bordenave, J.P. Tandonnet // *Acta Hort.* – 2016. – Vol. 1136. – P. 11–22.
24. Andreolli, M. Diversity of bacterial endophytes in 3 and 15 year-old grapevines of *Vitis vinifera* cv. Corvina and their potential for plant growth promotion and phytopathogen control / M. Andreolli, S. Lampis, G. Zapparoli, E. Angelini // *Microbiological Research*. – 2015. – P. 1–37.
25. Berendsen, R.L. The rhizosphere microbiome and plant health / R.L. Berendsen, C.M. Pieterse, P.A. Bakker // *Trends Plant Sci.* – 2012. – Vol. 17. – P. 478–486.
26. Toju, H. Network modules and hubs in plant-root fungal biome / H. Toju, S. Yamamoto, A.S. Tanabe // *J. R. Soc. Interface*. – 2016. – Vol. 13.
27. Berg, G. Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives / G. Berg, M. Grube, M. Schloter // *Front. Microbiol.* – 2014. – Vol. 5. – P. 148.
28. Coskun, D. How plant root exudates shape the nitrogen cycle / D. Coskun, D.T. Britto, W.M. Shi // *Trends Plant Sci.* – 2017. – Vol. 22. – P. 661–673.
29. Fierer, N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome / N. Fierer // *Nat. Rev. Microbiol.* – 2017. – Vol. 15. – P. 579–590.
30. Munakata, R. Polyphenols from plant roots / R. Munakata, R. Larbat, L. Duriot // *Recent Adv. Polyphen. Res.* – 2019. – Vol. 6. – P. 207–236.
31. Coskun, D. Nitrogen transformations in modern agriculture and the role of biological nitrification inhibition / D. Coskun, D.T. Britto, W.M. Shi // *Nat. Plants*. – 2017. – Vol. 3.
32. Toju, H. Factors influencing leaf- and root-associated communities of bacteria and fungi across 33 plant orders in a Grassland / H. Toju // *Frontiers in Microbiology*. – 2019. – Vol. 10. – P. 1–14.
33. Ghatak, A. Physiological and proteomic signatures reveal mechanisms of superior drought resilience in pearl millet compared to wheat / A. Ghatak, P. Chaturvedi, G. Bachmann // *Front. Plant Sci.* – 2021. – Vol. 13(11). –
34. Deyett, E. Endophytic microbial assemblage in grapevine / E. Deyett, P.E. Rolshausen // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2020. – Vol. 96. – P. 53.
35. Zahid, M. Comparative fungal diversity and dynamics in plant compartments at different developmental stages under root-zone restricted grapevines / M. Zahid, H. Javed // *BMC Microbiology*. – Vol. 21(1). – P. 2–16. DOI:10.1186/s12866-021-02376-y
36. Berlanas, C. The fungal and bacterial rhizosphere microbiome associated with grapevine rootstock genotypes in mature and young vineyards / C. Berlanas, M. Berbegal // *Frontiers in Microbiology*. – 2019. – Vol. 10. DOI:10.3389/fmicb.2019.01142
37. Martinez-Diz, M.P. Soil-plant compartments affect fungal microbiome diversity and composition in grapevine / M.P. Martinez-Diz, M. Andres-Sodupe, R. Bujanda // *Fungal*

- Ecol. – 2019. – Vol. 41. – P. 234–44. DOI: 10.1016/j.funeco.2019.07.003
38. Marasco, R. Grapevine rootstocks shape underground bacterial microbiome and networking but not potential functionality / R. Marasco, E. Rolli, M. Fusi // *Microbiome*, – 2018. – Vol. 6(1). – P. 3.
39. Novello, G. The rhizosphere bacterial microbiota of *Vitis vinifera* cv. Pinot Noir in an integrated pest management vineyard / G. Novello, E. Gamalero, E. Bona // *Front. Microbiol.* – Vol. 8. –
40. Liu, D.N. Community succession of the grapevine fungal microbiome in the annual growth cycle / D. Liu, K. Howell // *Environ. Microbiol.* – 2021. – Vol. 23. – P. 1842–1857. DOI:10.1101/2020.05.03.075457
41. Dries, L. Rootstocks shape their microbiome - bacterial communities in the rhizosphere of different grapevine rootstocks / L. Dries, S. Bussotti, C. Pozzi // *FDW*. – 2021.
42. Samad, A. Shared and host-specific microbiome diversity and functioning of grapevine and accompanying weed plants / A. Samad, F. Trognitz, S. Compant // *Environ Microbiol.* – 2017. – Vol. 19. – P. 1407–1424. DOI:10.1111/1462-2920.13618
43. Wei, Y. High-throughput sequencing of microbial community diversity in soil, grapes, leaves, grape juice and wine of grapevine from China / Y. Wei, Y. Wu, Y. Yan // *PLoS ONE*. – 2018. DOI:10.1371/journal.pone.0193097
44. Cureau, N. Year, location, and variety impact on grape-, soil-, and leaf-associated fungal microbiota of Arkansas-Grown table grapes / N. Cureau, R. Threlfall, M. Savin // *Microbial ecology*. – 2021. DOI:10.1007/s00248-021-01698-
45. Wright A. A characterization of a cool climate organic vineyard's microbiome / A. Wright, A. Shawkat // *Phytobiomes Journal*. – Vol. 3. DOI:10.1094/pbiomes-03-21-0019-g
46. Волянчук, Н.Н. Ризосфера и ризоплана винограда культурного / Н.Н. Волянчук // Научный потенциал молодежи – будущему Беларуси: материалы XV международной молодежной научно-практической конференции, Пинск, 9 апреля 2021 г.: в 2-х ч. / Министерство образования Республики Беларусь [и др.]; редкол.: В.И. Дунай [и др.]. – Пинск: ПолесГУ, 2021. – Ч. 2. – С. 72–75.
47. Волянчук, Н.Н. Мицелиальные и немелиальные грибы ризопланы и эндосферы корней винограда культурного (*Vitis vinifera*) / Н.Н. Волянчук, О.Н. Жук // Опыт и перспективы выращивания нетрадиционных ягодных растений на территории Беларуси и сопредельных стран: материалы Международного научно-практического семинара, Минск-Ганцевичи, 28 сентября-1 октября 2021 г. / Национальная академия наук Беларуси, Центральный ботанический сад; редкол.: В. В. Титок [и др.]. – Минск: Медисонт, 2021. – С. 24–29.
48. Zarraindia, I. Understanding grapevine-microbiome interactions: implications for viticulture industry / I. Zarraindia, J.A. Gilbert // *Microb. Cell.* – 2015. – Vol. 2. – P. 171–173.
49. Baldan, E. Identification of culturable bacterial endophyte community isolated from tissues of *Vitis vinifera* «Glera» / E. Baldan, S. Nigris, F. Populin // *Plant Biosyst.* – 2014. – Vol. 148. – P. 508–516.
50. Hirano, S.S. Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudomonas syringae* – a pathogen, ice nucleus, and epiphyte / S.S. Hirano // *Microbiol. Mol. Biol. Rev.* – 2000. Vol. 64(3). – P. 624–653. DOI: 10.1128/MMBR.64.3.624-653.2000.
51. Mitchell, J.I. Sequences, the environment and fungi / J.I. Mitchell // *Mycologist*. – 2006. – Vol. 20. – P. 62–74. DOI: 10.1016/j.mycol.2005.11.004
52. Jha, P. Secondary plant metabolites and root exudates: guiding tools for polychlorinated biphenyl biodegradation / P. Jha, J. Panwar, P.N. Jha // *Int. J. Environ. Sci.* – 2018. – Vol. 12. – P. 789–802.
53. Oburger, E. Sampling root exudates – mission impossible? / E. Oburger, D.L. Jones // *Rhizosphere*. – 2018. – Vol. 6 – P. 116–133.
54. Pieterse, C.M. Induced systemic resistance by beneficial microbes / C.M. Pieterse, C. Zamioudis, R. L. Berendsen // *Ann. Rev. Phytopathol.* – 2014. – Vol. 52. – P. 347–375.
55. Bona, E.N. Metaproteomic characterization of the *Vitis vinifera* rhizosphere / // E. Bona, E.N. Massa // *EMS Microbiology Ecology*. – 2018. DOI:10.1093/femsec/fiy204

56. D'Amico, F. The rootstock regulates microbiome diversity in root and rhizosphere compartments of *Vitis vinifera* cultivar Lambrusco / F. D'Amico, M. Candela // Front. Microbiol. – 2018. – Vol. 9. DOI:10.3389/fmicb.2018.02240
57. Bruez, E. Major changes in grapevine wood microbiota are associated with the onset of esca, a devastating trunk disease / E. Bruez, J. Vallance // Environmental microbiology. – Vol. 22(12). – P. 5189-5206. DOI:10.1111/1462-2920.15180
58. Vitulo, N. Bark and grape microbiome of *Vitis vinifera*: influence of geographic patterns and agronomic management on bacterial diversity / N. Vitulo, M. Calgaro // Front. Microbiol. – 2019. – Vol. 9. – P. 1–13. DOI:10.3389/fmicb.2018.03203
59. Awad, M. Genotype may influence bacterial diversity in bark and bud of *Vitis vinifera* cultivars grown under the same environment / M. Awad, G. Giannopoulos, P. Mylona // Applied Sciences. – 2020. – Vol. 10. DOI:10.3390/app10238405
60. Martins, G. Characterization of epiphytic bacterial communities from grapes, leaves, bark and soil of grapevine plants grown, and their relations / G. Martins, C. Miot-Sertier, A. Mercier // PLoS One. – 2013. – Vol. 8(8). – P. 1–7.
61. Bekris, F. Grapevine wood microbiome analysis identifies key fungal pathogens and potential interactions with the bacterial community implicated in grapevine trunk disease appearance / F. Bekris // Environmental Microbiome. – 2021. – Vol. 16. – No. 23.
62. Canfora, L. Vineyard microbiome variations during different fertilisation practices revealed by 16s rRNA gene sequencing / L. Canfora, E. Vendramin, B. Felici // Appl. Soil Ecol. – 2017. – Vol. 125. – P. 71–80.
63. Stefanini, I. Metagenomic approaches to investigate the contribution of the vineyard environment to the quality of wine fermentation, potentials and difficulties / I. Stefanini // Front. Microbiol. – 2018. – Vol. 9. – P. 991.
64. Pacifico, D. The role of the endophytic microbiome in the grapevine response to environmental triggers / D. Pacifico // Front. Plant Sci. – 2019. –
65. Campisano, A. Diversity in endophyte populations reveals functional and taxonomic diversity between wild and domesticated grapevines / A. Campisano // Am. J. Enol. Vitic. – 2014. – Vol. 66. – P. 12–21.
66. Юрченко, Е.О. К исследованию комплекса микромицетов дикорастущего винограда, произрастающего в пойменном лесу краснодарского края / Е.О. Юрченко, А.А. Лукьянова, И.В. Горбунов // Магарач. Виноградарство и виноделие. – 2021. – №4(118). – С. 377–381.
67. Singh, P. Assessing the impact of plant genetic diversity in shaping the microbial community structure of *Vitis vinifera* phyllosphere in the Mediterranean / P. Singh // Front. Life Sci. – 2018. – Vol. 11. – P. 35–46.
68. Zhang J. Diversity of *non-Saccharomyces* yeasts of grape berry surfaces from representative Cabernet Sauvignon vineyards in Henan Province, China / J. Zhang, Y. Shang, J. Chen, B. Brunel // FEMS Microbiol. Lett. – 2021. – Vol. 368. DOI: 10.1093/femsle/fnab142
69. Глушакова, А.М. Массовое выделение анаморфных аскомицетовых дрожжей *Candida oleophila* из филлосферы растений / А.М. Глушакова // Микробиология. – 2017. – Т. 76. – № 6. – С. 896–901.
70. Bokulich, N.A. Associations among wine grape microbiome, metabolome, and fermentation behavior suggest microbial contribution to regional wine characteristics / N.A. Bokulich, T.S. Collins, C. Masarweh // mBio. – 2016. – Vol. 7(3): e00631-16.
71. Faist, H. Crown galls of grapevine (*Vitis vinifera*) host distinct microbiota / H. Faist // Applied and Environmental Microbiology. – 2016. – Vol. 82(18). DOI:10.1128/AEM.01131-16
72. Волынчук, Н.Н. Анализ микробиома почек винограда культурного / Н.Н. Волынчук // сборник Международной научно-практической конференции «Современные тенденции науки, инновационные технологии в виноградарстве и виноделии», Ялта, 7 сентября 2022. – С. 15 – 18.
73. Singh, P. Understanding the phyllosphere microbiome assemblage in grape species (*Vitaceae*) with amplicon sequence data structures / P. Singh // Scientific Reports. – 2019. – Vol. 9. –
74. Wiegand, S. On the maverick planctomyces / S. Wiegand, M. Jogler, C. Jogler //

- FEMS Microbiology Reviews. – 2018. – Vol. 42(6). – P. 739–760.
75. Santoyo, G. Plant growth-promoting bacterial endophytes / G. Santoyo, G. Moreno-Hagelsieb, C. Orozco-Mosqueda Mdel // Microbiol. Res. – 2016. – Vol. 183. – P. 92–99.
76. Morrison-Whittle, P. From vineyard to winery: a source map of microbial diversity driving wine fermentation / P. Morrison-Whittle, M.R. Goddard // Environ. Microbiol. – 2018. – Vol. 20. – P. 75–84.
77. Morrison-Whittle, P. Fungal communities are differentially affected by conventional and biodynamic agricultural management approaches in vineyard ecosystems / P.S. Morrison-Whittle, A. Lee, M.R. Goddard // Agric. Ecosyst. Environ. – 2017. – Vol. 246. – P. 306–313.
78. Niem, J.M. Diversity profiling of grapevine microbial endosphere and antagonistic potential of endophytic *Pseudomonas* against grapevine trunk diseases / J.M. Niem, R. Bilonen-Baaijens, B. Stodart // Frontiers in Microbiology. – 2020. – Vol.11. – P. 477.
79. Wassermann, B. Plant health and sound vibration: analyzing implications of the microbiome in grape wine leaves / B. Wassermann, L. Korsten // Pathogens. – 2021. – Vol. 10(1). DOI:10.3390/pathogens10010063
80. Lorenzini, M. Polymorphism and phylogenetic species delimitation in filamentous fungi from predominant mycobiota in withered grapes / M. Lorenzini, M.S Cappello, A. Logrieco // Int. J. Food Microbiol. – 2016. – Vol. 238. – P. 56–62. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2016.08.039
81. Prendes, L.P. Water activity and temperature effects on growth and mycotoxin production by *Alternaria alternata* strains isolated from Malbec wine grapes / L.P. Prendes, V.G. Zachetti, A. Pereyra // J. Appl. Microbiol. – 2017. – Vol. 122(2). – P. 481–492. DOI: 10.1111/jam.13351
82. Fortes, A.M. Transcript and metabolite analysis in Trincadeira cultivar reveals novel information regarding the dynamics of grape ripening / A.M. Fortes, P. Agudelo-Romero, M.S. Silva // BMC Plant Biol. – 2011. – Vol. 11. – No. 149.
83. Агеева, Н.М. Видовое многообразие микрофлоры на ягодах винограда / Н.М. Агеева, И.И. Супрун, А.В. Прах // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета. – 2015. – №111(07). – С. 1–10. DOI: 10.30679/2219-5335-2021-2-68-272-286
84. Bokulich, N.J. Microbial biogeography of wine grapes is conditioned by cultivar, vintage, and climate / N.J. Bokulich, H. Thorngate, P. Richardson // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2013. DOI:10.1073/pnas.1317377110
85. Barata, A. The microbial ecology of wine grape berries / A. Barata, M. Malfeito-Ferreira, V. Loureiro // Int. J. Food Microbiol. – 2012. – Vol. 153. – P. 243–259.
86. Barata, A. Sour rot-damaged grapes are sources of wine spoilage yeasts / A. Barata, S. Gonzalez, M. Malfeito-Ferreira // FEMS Yeast Res. – 2008. – No. 8. – P. 1008–1017.
87. Grangeteau, C. Wine microbiology is driven by vineyard and winery anthropogenic factors / C. Grangeteau, C. Roullier-Gall, S. Rousseaux // Microb. Biotechnol. – 2017. – Vol. 10. – P. 354–370.
88. Barata, A. Influence of sour rotten grapes on the chemical composition and quality of grape must and wine / A. Barata, A. Pais, M. Malfeito-Ferreira // Eur. Food Res. Technol. – 2011. – Vol. 233. – P. 183–184.
89. Gilbert, J.A. Microbial terroir for wine grapes / J.A. Gilbert // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2014. – Vol. 111. – P. 115 – 126. DOI:10.1073/pnas.1320471110
90. Martins, G. Grape berry bacterial microbiota: impact of the ripening process and the farming system / G. Martins, C. Miot-Sertier, B. Lauga // Int. J. Food Microbiol. – 2012. – Vol. 158. – P. 93–100.
91. Kioroglou, D. Geographical origin has a greater impact on grape berry fungal community than grape variety and maturation state / D. Kioroglou, E. Kraeva-Deloire, L.M. Schmidtke, A. Mas // Microorganisms. – 2019. – Vol. 7. – P. 669.
92. Bougreau, M. Yeast species isolated from Texas high plains vineyards and dynamics during spontaneous fermentations of Tempranillo grapes / M. Bougreau // PLoS ONE. – 2019. – Vol. 14.
93. Copeland, J.K. Seasonal community succession of the phyllosphere microbiome / J.K. Copeland, L. Yuan, M. Layeghifard // Mol.

- PlantMicrobe Interact. – 2015. – Vol. 28. – P. 274–285.
94. Kamilari E. Metataxonomic analysis of grape microbiota during wine fermentation reveals the distinction of Cyprus regional terroirs / E. Kamilari, M. Mina, C. Karallis, D. Tsaltas // Front. Microbiol. – 2021. – Vol. 12. DOI:10.3389/fmicb.2021.726483
95. Gao, F.-K. Mechanisms of fungal endophytes in plant protection against pathogens / F.-K. Gao, C.-C. Dai, X.-Z. Liu // Afr. J. Microbiol. Res. – 2010. – Vol. 4. – P. 1346–1351.
96. Setati, M. E. The vineyard yeast microbiome, a mixed model microbial map / M. E. Setati, D. Jacobson, U.-C. Andong // PLoS One. – 2012. – Vol. 7.
97. Liu, Y. Wine microbiome, a dynamic world of microbial interactions / Y. Liu, S. Rousseaux, R. Tourdot-Marechal // Crit. Rev. Food Sci. Nutr. – 2015. –
98. Martins, G. Influence of the farming system on the epiphytic yeasts and yeast-like fungi colonizing grape berries during the ripening process / G. Martins, J. Vallance, A. Mercier // Int. J. Food Microbiol. – 2014. – Vol. 177. – P. 21–28.
99. Sun, D. Analysis of microbial community diversity of muscadine grape skins / D. Sun // Food Research International. – 2021. – Vol. 145. –
100. Capozzi, V. Microbial terroir and food innovation: the case of yeast biodiversity in wine / V. Capozzi, C. Garofalo, M.A. Chiriatti // Microbiol. Res. – 2015. – Vol. 181. – P. 75–83.
101. Costantini, A. Yeast biodiversity in vineyard during grape ripening: comparison between culture dependent and NGS analysis / A. Costantini, E. Vaudano, L. Pulcini // MDPI. – 2022. – Vol. 10(5). DOI:10.3390/pr10050901
102. Fleet, G.H. «The yeast ecology of wine grapes», in biodiversity and biotechnology of wine yeasts / G.H. Fleet, C. Prakitchaiwatana, G. Heard // Biology. – 2002. – P. 1–17.
103. Mezzasalma, V. Geographical and cultivar features differentiate grape microbiota in northern Italy and Spain vineyards / V. Mezzasalma, A. Sandionigi, L. Guzzetti // Front. Microbiol. – 2018. – Vol. 9. – P. 1–14.
104. Wei, R. Community succession of the grape epidermis microbes of Cabernet Sauvignon (*Vitis vinifera L.*) from different regions in China during fruit development / R. Wei, Y. Ding // Int. J. Food Microbiol. – 2022. – Vol. 362.
105. Salvetti, E. Whole-metagenome-sequencing-based community profiles of *Vitis vinifera L.* cv. Corvina berries withered in two post-harvest conditions / E. Salvetti, S. Campanaro, I. Campedelli // Front. Microbiol. – 2016. – Vol. 7(70). – P. 1–17.
106. Portillo, M. Bacterial diversity of Grenache and Carignan grape surface from different vineyards at Priorat wine region (Catalonia, Spain) / M. Portillo // Int. J. Food Microbiol. – 2016. – Vol. 219. – P. 56–63.
107. Mezzasalma, V. Grape microbiome as a reliable and persistent signature of field origin and environmental conditions in Cannonau wine production / V. Mezzasalma, A. Sandionigi // PLoS ONE. – Vol. 12(9). DOI:10.1371/journal.pone.0184615
108. Castrillo, D. Yeast diversity on grapes from Galicia, NW Spain: biogeographical patterns and the influence of the farming system / D. Castrillo, E. Rabuñal, N. Neira // OENO One. – 2019. – Vol. 53. – P. 573–587.
109. Miura, T. Is microbial terroir related to geographic distance between vineyards? / T. Miura, R. Sanchez // Environmental Microbiology Reports. – Vol. 9(6). – P. 742–749. DOI:10.1111/1758-2229.12589

References

1. Capozzi V., Garofalo C., Chiriatti M. A. Microbial terroir and food innovation: the case of yeast biodiversity in wine. Microbiol. Res., 2015, vol. 181, pp. 75–83. DOI: 10.1016/j.micres.2015.10.005
2. Oleshuk E.N., Popov Y.G., Yanchevskaya T.G. Nauchnyye problemy introduktsii i osvoyeniya promyshlennoy tekhnologii vyrashchivaniya vinograda v usloviyakh Belarusi [Scientific problems of the introduction and development of industrial technology for growing grapes in Belarus]. Problemy sokhraneniya biologicheskogo raznoobraziya i ispol'zovaniya biologicheskikh resursov: tez. dokl. 2-y Mezhdunar. konf. [Problems of conservation of biological diversity and the use of biological resources: abstract. report 2nd Intern. conf.]. Minsk, 2012, pp. 482–485. (In Russian)

3. Oleshuk Ye.N., Popov Y.G. Promyshlenny vinogradnik na Poles'ye [Industrial vineyard in Polissya]. *Khozyain* [Owner], 2012, no. 11, pp. 8–9. (In Russian)
4. Sobolev S.Y. *Vyrashchivaniye vinograda v Belarusi: populyarnyye sorta* [Growing grapes in Belarus: popular varieties]. Minsk., Ser-Vit, 2010. 64 p. (In Russian)
5. *Pinskiy oporny punkt po vinogradu i drugim yuzhnym kul'turam* [Pinsk stronghold for grapes and other southern crops]. (In Russian). Available at: <http://myvinogradnik.ru/pinskiy-oporny-punkt-po-vinogradu-i-drugim-yuzhnym-kulturam> (accessed 16.03.2021)
6. *Gde loze vit'sya?* [Where does the vine grow?]. (In Russian). Available at: <https://www.sb.by/articles/gde-loze-vitsya.html>. (accessed 03.04.2022)
7. Bulgarelli D., Schlaeppli K., Spaepen S. Structure and functions of the bacterial microbiota of plants. *Annu Rev. Plant Biol.*, 2013, vol. 64, pp. 807–838. DOI: 10.1146/annurev-arplant-050312-120106
8. Compant S., Clement C., Sessitsch A. Plant growth-promoting bacteria in the rhizo- and endosphere of plants: their role, colonization, mechanisms involved and prospects for utilization. *Soil Biol. Biochem.*, 2010, vol. 42, pp. 669–678. DOI:10.1016/j.soilbio.2009.11.024
9. Rosenberg E., Zilber-Rosenberg I. Microbes drive evolution of animals and plants: the hologenome concept. *mBio.*, 2016, vol. 7. DOI: 10.1128/ mBio.01395-15
10. Leveau, J.H.J. and Tech, J.J. (2011). Grapevine microbiomics: bacterial diversity on grape leaves and berries revealed by high-throughput sequence analysis of 16s rRNA amplicons. *Acta Hort.*, 2011, vol. 905, pp. 31–42. DOI:10.17660/ActaHortic.2011.905.2
11. Pinto C.D., Pinho S., Sousa M., Pinheiro C. Unravelling the diversity of grapevine microbiome. *PLoS ONE*, 2014, vol. 9, pp. 1–12. DOI:10.1371/journal.pone.0085622
12. Belkina D.D. Sostav i znachenie bakterial'nykh soobshchestv v agroekosistemah vinograda [Composition and significance of bacterial communities in grape agroecosystems]. *Plodovodstvo i vinogradarstvo Yuga Rossii* [Fruit growing and viticulture of the South of Russia], 2021, no 68(2), pp. 272–286. (In Russian). DOI: 10.30679/2219-5335-2021-2-68-272-286
13. Almarino J., Jeena G., Wunder J. Root-associated fungal microbiota of nonmycorrhizal *Arabidopsis thaliana* and its contribution to plant phosphorus nutrition. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 2017, vol. 114, pp. 9403–9412. DOI:10.1073/pnas.1710455114
14. Alvarez-Perez J.M., Cobos R., Gonzalez-Garcia S. Use of endophytic and rhizosphere actinobacteria from grapevine plants to reduce nursery fungal graft infections that lead to young grapevine decline. *Applied and Environmental Microbiology*, 2017, vol. 83, iss. 24. DOI:10.1128/AEM.01564-17
15. White R.E. The value of soil knowledge in understanding wine terroir. *Front Environ Sci.*, 2020, no. 8. pp. 1–6. DOI:10.3389/fenvs.2020.00012
16. Zarraonaindia I., Owens S.M., Weisenhorn P., West K. The soil microbiome influences grapevine-associated microbiota. *MBio*, 2015, vol. 6, iss. 2, pp. 1–10.
17. Counce A. Leaf and root-associated fungal assemblages do not follow similar elevational diversity patterns. *PLoS One*, 2014, vol. 9, iss. 6. DOI:10.1371/journal.pone.0100668
18. Compant S., Kaplan H., Sessitsch A. Endophytic colonization of *Vitis vinifera* L. by *Burkholderia phytofirmans* strain PsJN: from the rhizosphere to inflorescence tissues. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 2008, vol. 63, pp. 84–93. DOI: 10.1111/j.1574-6941.2007.00410.x
19. Guyonnet J.P., Guillemet M., Dubost A. Plant nutrient resource use strategies shape active rhizosphere microbiota through root exudation. *Front Plant Sci.*, 2018, vol. 9. DOI:10.3389/fpls.2018.01662
20. Hacquard S., Spaepen S., Garrido-Oter R. Interplay between innate immunity and the plant microbiota. *Ann. Rev. Phytopathol.*, 2017, vol. 55, pp. 565–589. DOI:10.1146/annurev-phyto-080516-035623
21. Herz K., Dietz S., Gorkolka K. Linking root exudates to functional plant traits. *PLoS One*, 2018, vol. 13, pp. 1–14. DOI:10.1371/journal.pone.0204128
22. Pascale A., Proietti S., Pantelides I.S., Stringlis I.A. Modulation of the root microbiome by plant molecules: the basis for targeted disease suppression and plant growth

- promotion. *Front Plant Sci*, 2020, vol. 10, pp. 1–23. DOI:10.3389/fpls.2019.01741
23. Ollat N., Bordenave L., Tandonnet J.P. Grapevine rootstocks: origins and perspectives. *Acta Hortic*, 2016, vol. 1136, pp. 11–22. DOI:10.17660/ActaHortic.2016.1136.2
24. Andreolli M., Lampis S., Zapparoli G., Angelini E. Diversity of bacterial endophytes in 3 and 15 year-old grapevines of *Vitis vinifera* cv. *Corvina* and their potential for plant growth promotion and phytopathogen control. *Microbiological Research*, 2015, vol. 183. DOI:10.1016/j.micres.2015.11.009
25. Berendsen R.L., Pieterse C.M., Bakker P.A. The rhizosphere microbiome and plant health. *Trends Plant Sci.*, 2012, vol. 17, pp. 478–486. DOI: 10.1016/j.tplants.2012.04.001
26. Toju H., Yamamoto S., Tanabe A. S. Network modules and hubs in plant-root fungal biome. *J. R. Soc. Interface*, 2016, vol.13. DOI: 10.1098/rsif.2015.1097
27. Berg G., Grube M., Schloter M., Smalla K. Unraveling the plant microbiome: looking back and future perspectives. *Front. Microbiol.*, 2014, vol. 5, iss. 148. DOI:10.3389/fmicb.2014.00148
28. Coskun D., Britto D.T., Shi W.M., Kronzucker H.J. How plant root exudates shape the nitrogen cycle. *Trends Plant Sci.*, 2017, vol. 22, pp. 661–673. DOI:10.1016/j.tplants.2017.05.004
29. Fierer N. Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nat. Rev. Microbiol.*, 2017, vol. 15, 579–590. DOI: 10.1038/nrmicro.2017.87
30. Munakata R., Larbat R., Duriot L., Olry A. Polyphenols from plant roots. *Recent Adv. Polyphen. Res.*, 2019, vol. 6, pp. 207–236.
31. Coskun D., Britto D.T., Shi W.M., Kronzucker H.J. Nitrogen transformations in modern agriculture and the role of biological nitrification inhibition. *Nat. Plants*, 2017, vol. 3. DOI: 10.1038/nplants.2017.74
32. Toju H. Factors influencing leaf- and root-associated communities of bacteria and fungi across 33 plant orders in a Grassland. *Frontiers in Microbiology*, 2019, vol. 10, pp. 1–14. DOI:10.1101/439646
33. Ghatak A., Chaturvedi P., Bachmann G., Physiological and proteomic signatures reveal mechanisms of superior drought resilience in pearl millet compared to wheat. *Front Plant Sci.*, 2021, vol. 13, iss. 11. DOI:10.3389/fpls.2020.600278
34. Deyett E., Rolshausen P.E. Endophytic microbial assemblage in grapevine. *FEMS Microbiol. Ecol.* 2020, vol. 96, no. 5, pp. 1–11. DOI:10.1093/femsec/fiaa053
35. Zahid M., Javed H. Comparative fungal diversity and dynamics in plant compartments at different developmental stages under root-zone restricted grapevines. *BMC Microbiology*, vol. 21(1), pp. 2–16. DOI:10.1186/s12866-021-02376-y
36. Berlanas C., Berbegal M. The fungal and bacterial rhizosphere microbiome associated with grapevine rootstock genotypes in mature and young vineyards. *Frontiers in Microbiology*, 2019, vol. 10. DOI:10.3389/fmicb.2019.01142
37. Martinez-Diz M.P., Andres-Sodupe M., Bujanda R. Soil-plant compartments affect fungal microbiome diversity and composition in grapevine. *Fungal Ecol.*, 2019, vol. 41, pp. 234–44. DOI: 10.1016/j.funeco.2019.07.003
38. Marasco R., Rolli E., Fusi M., Michoud G. Grapevine rootstocks shape underground bacterial microbiome and networking but not potential functionality. *Microbiome*, 2018, vol. 6, iss.1. DOI:10.1186/s40168-017-0391-2
39. Novello G., Gamalero E., Bona E., Boatti L. The rhizosphere bacterial microbiota of *Vitis vinifera* cv. Pinot Noir in an integrated pest management vineyard. *Front. Microbiol.*, 2017, vol. 8. DOI:10.3389/fmicb.2017.0152
40. Liu D., Howell K. Community succession of the grapevine fungal microbiome in the annual growth cycle. *Environ. Microbiol.*, 2021, vol. 23, pp. 1842–1857. DOI:10.1101/2020.05.03.075457
41. Dries L., Bussotti S. Rootstocks shape their microbiome - bacterial communities in the rhizosphere of different grapevine rootstocks. *FDW*. 2021.
42. Samad A., Trognitz F., Compant S., Antonielli L., Sessitsch A. Shared and host-specific microbiome diversity and functioning of grapevine and accompanying weed plants. *Environ Microbiol.*, 2017, vol. 19, pp. 1407–1424. DOI:10.1111/1462-2920.13618
43. Wei Y., Wu Y., Yan Y. High-throughput sequencing of microbial community diversity in soil, grapes, leaves, grape juice and wine

- of grapevine from China. PLoS ONE, 2018. DOI:10.1371/journal.pone.0193097
44. Cureau N. Year, location, and variety impact on grape-, soil-, and leaf-associated fungal microbiota of Arkansas-Grown table grapes. Microbial ecology, 2021. DOI:10.1007/s00248-021-01698-8
45. Wright A., Shawkat A. A characterization of a cool climate organic vineyard's microbiome. Phytobiomes Journal., 2021, vol. 3. DOI:10.1094/PBIOMES-03-21-0019-R
46. Volynchuk N.N. Rizosfera i rizoplana vinograda kul'turnogo [Rhizosphere and rhizoplane of cultivated grapes]. *Nauchnyy potentsial molodezhi – budushchemu Belarusi: materialy XV mezhdunarodnoy molodezhnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii* [The scientific potential of youth - the future of Belarus: materials of the XV International Youth Scientific and Practical Conference]. Pinsk, 2021, pp. 72–75. (In Russian)
47. Volynchuk N.N., Zhuk O.N. Mitselial'nyye i nemitselial'nyye griby rizoplany i endosfery korney vinograda kul'turnogo (*Vitis vinifera*) [Mycelial and non-mycelial fungi of the rhizoplane and endosphere of the roots of cultivated grapes (*Vitis vinifera*)]. *Opyt i perspektivy vyrashchivaniya netraditsionnykh yagodnykh rasteniy na territorii Belarusi i sopredel'nykh stran: materialy Mezhdunarodnogo nauchno-prakticheskogo seminarra* [Experience and prospects for growing non-traditional berry plants in Belarus and neighboring countries: materials of the International Scientific and Practical Seminar]. Minsk, 2021, pp. 24–29. (In Russian)
48. Zarraonaindia I., Gilbert J.A. Understanding grapevine-microbiome interactions: implications for viticulture industry. Microb. Cell, 2015, vol. 2, pp. 171–173. DOI:10.15698/mic2015.05.204
49. Baldan, E., Nigris, S., Populin, F., Zottini, M., Squartini, A., Baldan, B. Identification of culturable bacterial endophyte community isolated from tissues of *Vitis vinifera* “Glera”. Plant Biosyst, 2014, vol. 148, pp. 508–516. DOI:10.1080/11263504.2014.916364
50. Hirano S.S. Bacteria in the leaf ecosystem with emphasis on *Pseudomonas syringae* – a pathogen, ice nucleus, and Epiphyte. Microbiol. Mol. Biol. Rev., 2000, vol. 64, iss. 3, pp. 624–653. DOI:10.1128/MMBR.64.3.624-653.2000
51. Mitchell J.I. Sequences, the environment and fungi. Mycologist, 2006, vol. 20, pp. 62–74. DOI: 10.1016/j.mycol.2005.11.004
52. Jha P., Panwar J., Jha P.N. Secondary plant metabolites and root exudates: guiding tools for polychlorinated biphenyl biodegradation. Int. J. Environ. Sci. and Tec., 2014, vol. 12, iss. 2, pp. 789–802. DOI:10.1007/s13762-014-0515-1
53. Oburger E., Jones D.L. Sampling root exudates - mission impossible? Rhizosphere, 2018, vol. 6, pp. 116–133. DOI:10.1016/J.RHISPH.2018.06.004
54. Pieterse C.M., Zamioudis C., Berendsen R.L., Weller D.M. Induced systemic resistance by beneficial microbes. Ann. Rev. Phytopathol., 2014, vol. 52, pp. 347–375. DOI:10.1146/annurev-phyto-082712-102340
55. Bona E.N. Metaproteomic characterization of the *Vitis vinifera* rhizosphere. EMS Microbiology Ecology, 2018. DOI:10.1093/femsec/fiy204
56. D'Amico F. The rootstock regulates microbiome diversity in root and rhizosphere compartments of *Vitis vinifera* cultivar Lambrusco. Front. Microbiol., 2018, vol. 9. DOI:10.3389/fmicb.2018.02240
57. Bruez E., Vallance J. Major changes in grapevine wood microbiota are associated with the onset of esca, a devastating trunk disease. Environ Microbiol., 2020, vol. 22, pp. 5189–206. DOI:10.1111/1462-2920.15180
58. Vitulo N., Calgaro M. Bark and grape microbiome of *Vitis vinifera*: influence of geographic patterns and agronomic management on bacterial diversity. Front. Microbiol., 2019, vol. 9. DOI:10.3389/fmicb.2018.03203
59. Awad M., Giannopoulos G., Mylona P. Genotype may influence bacterial diversity in bark and bud of *Vitis vinifera* cultivars grown under the same environment. Applied Sciences, 2020, vol. 10. DOI:10.3390/app10238405
60. Martins G., Lauga B., Miot-Sertier C., Mercier A. Characterization of epiphytic bacterial communities from grapes, leaves, bark and soil of grapevine plants grown, and their relations. PLoS One, 2013, vol. 8, iss. 8. DOI:10.1371/journal.pone.0073013
61. Bekris F., Vasileiadis S., Papadopoulou E., Samaras A. Grapevine wood microbiome analysis identifies key fungal pathogens and

- potential interactions with the bacterial community implicated in grapevine trunk disease appearance. *Environmental Microbiome*, 2021, vol. 16, no. 23. DOI: 10.1186/s40793-021-00390-1
62. Canfora L., Vendramin E., Felici B., Taricone L. Vineyard microbiome variations during different fertilisation practices revealed by 16s rRNA gene sequencing. *Appl. Soil Ecol.*, 2017, vol. 125, pp. 71–80.
63. Stefanini I., Cavalieri D. Metagenomic approaches to investigate the contribution of the vineyard environment to the quality of wine fermentation, potentials and difficulties. *Front. Microbiol.*, 2018, vol. 9. DOI:10.3389/fmicb.2018.00991
64. Pacifico D. The role of the endophytic microbiome in the grapevine response to environmental triggers. *Front. Plant Sci.*, 2019, vol. 10. DOI:10.3389/fpls.2019.01256
65. Campisano A., Puopolo G. Diversity in endophyte populations reveals functional and taxonomic diversity between wild and domesticated grapevines. *Am. J. Enol. Vitic.*, 2014, vol. 66, pp. 12–21. DOI:10.5344/ajev.2014.14046
66. Yurchenko Y.G., Luk'yanova A.A., Gorbunov I.V. K issledovaniyu kompleksa mikromitsetov dikorastushchego vinograda, proizrastayushchego v poymennom lesu Krasnodarskogo kraya [To the study of the complex of micromycetes of wild grapes growing in the floodplain forest of the Krasnodar Territory]. «Magarach». *Vinogradarstvo i vinodeliye* ["Magarach". Viticulture and winemaking], 2021, no. 4, pp. 377–381. (In Russian). DOI 10.35547/IM.2021.23.4.012
67. Singh, P. Assessing the impact of plant genetic diversity in shaping the microbial community structure of *Vitis vinifera* phyllosphere in the Mediterranean. *Front. Life Sci.*, 2018, vol. 11, pp. 35–46. DOI:10.1080/21553769.2018.1552628
68. Zhang J., Shang Y., Chen J., Brunel B. Diversity of non-Saccharomyces yeasts of grape berry surfaces from representative Cabernet Sauvignon vineyards in Henan Province, China. *FEMS Microbiol. Lett.*, 2021, vol. 368. DOI: 10.1093/femsle/fnab142.
69. Glushakova A.M. Massovoye vydeleniye anamorfnikh askomitsetovykh drozhzhey *Candida oleophila* iz fillosfery rasteniy [Mass isolation of anamorphic ascomycete yeast *Candida oleophila* from the plant phyllosphere]. *Mikrobiologiya* [Microbiology], 2017, vol. 76, no. 6, pp. 896–901. (In Russian)
70. Bokulich N. A., Collins T. S., Masarweh C., Allen G. Associations among wine grape microbiome, metabolome, and fermentation behavior suggest microbial contribution to regional wine characteristics. *MBio*, 2016, Vol. 7, iss. 3. DOI:10.1128/mBio.00631-16
71. Faist H. Crown galls of grapevine (*Vitis vinifera*) host distinct microbiota / H. Faist // *Applied and Environmental Microbiology*, 2016, vol. 82(18). DOI:10.1128/AEM.01131-16
72. Volynchuk N.N. Analiz mikrobioma pochek vinograda kul'turnogo [Analysis of the microbiome of the buds of cultivated grapes]. *Sbornik Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii «Sovremennyye tendentsii nauki, innovatsionnyye tekhnologii v vinogradarstve i vinodelii* [Collection of the international scientific and practical conference "Modern trends in science, innovative technologies in viticulture and winemaking"]. Yalta, 2022, vol. 51, pp. 15–18.
73. Singh P., Peros J. Understanding the phyllosphere microbiome assemblage in grape species (*Vitaceae*) with amplicon sequence data structures. *Scientific Reports*, 2019, vol. 9. DOI:10.1038/s41598-019-50839-0
74. Wiegand S, Jogler M., Jogler C. On the maverick planctomycetes. *FEMS Microbiology Reviews*, 2018, vol. 42, iss. 6, pp. 739–760. DOI:10.1093/femsre/fuy029
75. Santoyo G., Moreno-Hagelsieb G., Orozco-Mosqueda Mdel C. Plant growth-promoting bacterial endophytes. *Microbiol. Res.*, 2016, vol. 183, pp. 92–99. DOI: 10.1016/j.micres.2015.11.008
76. Morrison-Whittle P., Goddard M. R. From vineyard to winery: a source map of microbial diversity driving wine fermentation. *Environ. Microbiol.*, 2018, vol. 20, pp. 75–84. DOI:10.1111/1462-2920.13960
77. Morrison-Whittle, P. Fungal communities are differentially affected by conventional and biodynamic agricultural management approaches in vineyard ecosystems. *Agric. Ecosyst. Environ.*, 2017, vol. 246, pp. 306–313. DOI: 0.1016/j.agee.2017.05.0.

78. Niem J.M., Billones-Baaijens R., Stodart B., Savocchia S. Diversity profiling of grapevine microbial endosphere and antagonistic potential of endophytic *Pseudomonas* against grapevine trunk diseases. *Frontiers in Microbiology*, 2020, vol. 11. DOI:10.3389/fmicb.2020.00477
79. Wassermann B. Plant health and sound vibration: analyzing implications of the microbiome in grape wine leaves. *Pathogens*, 2021, vol. 10(1). DOI:10.3390/pathogens10010063
80. Lorenzini M., Cappello M.S., Logrieco A. Polymorphism and phylogenetic species delimitation in filamentous fungi from predominant mycobiota in withered grapes. *Int. J. Food Microbiol.*, 2016, vol. 238, pp. 56–62. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2016.08.039
81. Prendes L.P., Zchetti V.G., Pereyra A. Water activity and temperature effects on growth and mycotoxin production by *Alternaria alternata* strains isolated from Malbec wine grapes. *J. Appl. Microbiol.*, 2017, vol. 122, iss. 2, pp. 481–492. DOI: 10.1111/jam.13351
82. Fortes A.M., Agudelo-Romero P., Silva M.S. Transcript and metabolite analysis in Trincadeira cultivar reveals novel information regarding the dynamics of grape ripening. *BMC Plant Biol.*, 2011, vol. 11, no. 149.
83. Ageyeva N.M. Vidovoye mnogoobrazniye mikroflory na yagodakh vinograda [Species diversity of microflora on grapes]. *Polytematicheskii setevoy elektronnyy nauchnyy zhurnal Kubanskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* [Polythematic network electronic scientific journal of the Kuban State Agrarian University], 2015, no. 111, pp. 1–10. (In Russian). DOI: 10.30679/2219-5335-2021-2-68-272-286
84. Bokulich N.J., Thorngate H., Richardson P. Microbial biogeography of wine grapes is conditioned by cultivar, vintage, and climate. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2013. DOI:10.1073/pnas.1317377110
85. Barata A., Malfeito-Ferreira M., Loureiro V. The microbial ecology of wine grape berries. *Int. J. Food Microbiol.*, 2012, vol. 153, pp. 243–259. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2011.11.025
86. Barata A., Gonzalez S., Malfeito-Ferreira M., Querol A. Sour rot-damaged grapes are sources of wine spoilage yeasts. *FEMS Yeast Res.*, 2008, vol. 8, no. 7, pp. 1008–1017. DOI:10.1111/j.1567-1364.2008.00399.x
87. Grangeteau C., Roullier-Gall C., Rousseaux S., Gougeon R.D. Wine microbiology is driven by vineyard and winery anthropogenic factors. *Microb. Biotechnol.*, 2017, vol. 10, pp. 354–370. DOI:10.1111/1751-7915.12428
88. Barata A., Pais A., Malfeito-Ferreira M. Influence of sour rotten grapes on the chemical composition and quality of grape must and wine. *Eur. Food Res. Technol.*, 2011, vol. 233, pp. 183–184. DOI: 10.1007/s00217-011-1505-x
89. Gilbert J.A. Microbial terroir for wine grapes. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2014, vol. 111, pp. 115 – 126. DOI:10.1073/pnas.1320471110
90. Martins G., Miot-Sertier C., Lauga B., Claisse O. Grape berry bacterial microbiota: impact of the ripening process and the farming system. *Int. J. Food Microbiol.*, 2012, vol. 158, pp. 93–100. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2012.06.013
91. Kioroglou D., Kraeva-Deloire E., Schmidtke L.M. Geographical origin has a greater impact on grape berry fungal community than grape variety and maturation state. *Microorganisms*, 2019, vol. 7, no. 669. DOI:10.3390/microorganisms7120669
92. Bougreau M., Ascencio K., Bugarel M. Yeast species isolated from Texas high plains vineyards and dynamics during spontaneous fermentations of Tempranillo grapes. *PLoS ONE*, 2019, vol. 14. DOI:10.1371/journal.pone.0216246
93. Copeland J.K., Yuan L., Layeghifard M. Seasonal community succession of the phyllosphere microbiome. *Mol. Plant Microbe Interact.*, 2015, vol. 28, pp. 274–285. DOI: 10.1094/MPMI-10-14-0331-FI
94. Kamilari E., Mina M., Karallis C., Tsaltas D. Metataxonomic analysis of grape microbiota during wine fermentation reveals the distinction of Cyprus regional terroirs. *Front. Microbiol.*, 2021, vol. 12. DOI:10.3389/fmicb.2021.726483
95. Gao, F.-K., Dai C.-C., Liu X.-Z. Mechanisms of fungal endophytes in plant protection against pathogens. *Afr. J. Microbiol. Res.*, 2010, vol. 4, pp. 1346–1351.
96. Setati M. E., Jacobson D., Andong U.-C. The vineyard yeast microbiome, a mixed model microbial map. *PLoS One*, 2012, vol. 7, iss. 12. DOI:10.1371/journal.pone.0052609

97. Liu Y., Rousseaux S., Tourdot-Marechal R., Sadoudi M. Wine microbiome, a dynamic world of microbial interactions. *Crit. Rev. Food Sci. Nutr.*, 2015, vol. 57, iss. 4. DOI: 10.1080/10408398.2014.983591
98. Martins G., Vallance J., Mercier A., Albertin W. Influence of the farming system on the epiphytic yeasts and yeast-like fungi colonizing grape berries during the ripening process. *Int. J. Food Microbiol.*, 2014, vol. 177, pp. 21–28. DOI:10.1016/j.ijfoodmicro.2014.02.002
99. Sun D. Analysis of microbial community diversity of muscadine grape skins // *Food Research International*, 2021, vol. 145, iss. 2. DOI:10.1016/j.foodres.2021.110417
100. Capozzi V., Garofalo C. Microbial terroir and food innovation: the case of yeast biodiversity in wine. *Microbiol. Res.*, 2015, vol. 181, p. 75–83.
101. Costantini A., Vaudano E., Pulcini L. Yeast biodiversity in vineyard during grape ripening: comparison between culture dependent and NGS analysis. *MDPI*, 2022, vol. 10, iss. 5. DOI:10.3390/pr10050901
102. Fleet G.H., Prakitchaiwattana C., Heard G. «The yeast ecology of wine grapes», in *biodiversity and biotechnology of wine yeasts*. *Biology*, 2002, pp. 1–17.
103. Mezzasalma V., Sandionigi A., Guzzetti L., Galimberti A. Geographical and cultivar features differentiate grape microbiota in northern Italy and Spain vineyards. *Front. Microbiol.*, 2018, vol. 9. DOI:10.3389/fmicb.2018.00946
104. Wei R. Community succession of the grape epidermis microbes of Cabernet Sauvignon (*Vitis vinifera L.*) from different regions in China during fruit development. *Int. J. Food Microbiol.*, 2022, vol. 362. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2021.109475
105. Salvetti E., Campanaro S., Campedelli I., Fracchetti F. et al. Whole-metagenome-sequencing-based community profiles of *Vitis vinifera L. cv. Corvina* berries withered in two post-harvest conditions. *Front. Microbiol.*, 2016, vol. 7, iss. 70, pp. 1–17. DOI:10.3389/fmicb.2016.00937
106. Portillo M., Del C., Franquès J., Araque I. Bacterial diversity of Grenache and Carignan grape surface from different vineyards at Priorat wine region (Catalonia, Spain). *Int. J. Food Microbiol.*, 2016, vol. 219, pp. 56–63. DOI: 10.1016/j.ijfoodmicro.2015.12.002
107. Mezzasalma V. Grape microbiome as a reliable and persistent signature of field origin and environmental conditions in Cannonau wine production. *PLoS ONE*, vol. 12(9). DOI:10.1371/journal.pone.0184615
108. Castrillo D., Rabunal E., Neira N., Blanco P. Yeast diversity on grapes from Galicia, NW Spain: biogeographical patterns and the influence of the farming system. *OENO One*, 2019, vol. 53, pp. 573–587. DOI:10.20870/oenone.2019.53.3.2379
109. Miura T. Is microbial terroir related to geographic distance between vineyards? *Environmental Microbiology Reports*, vol. 9(6). pp. 742–749. DOI:10.1111/1758-2229.12589

Received 19 September 2022