

УДК 632.937:634.8

UDC 632.937:634.8

DOI 10.30679/2219-5335-2020-3-63-270-284

DOI 10.30679/2219-5335-2020-3-63-270-284

**ТРАХЕОМИКОЗНЫЕ  
ЗАБОЛЕВАНИЯ ВИНОГРАДА  
И МЕРЫ  
ИХ ОГРАНИЧЕНИЯ**

**TRACHEOMYCOSIS  
GRAPE DISEASES  
AND MEASURES  
OF THEIR RESTRICTIONS**

Буровинская Маргарита Владимировна  
младший научный сотрудник  
лаборатории биотехнологического  
контроля фитопатогенов  
и фитофагов

Burovinskaya Margarita Vladimirovna  
Junior Research Associate  
of Biotechnological Control  
of Phytopathogens and Phytophage  
Laboratory

Юрченко Евгения Георгиевна  
канд. с.-х. наук  
зав. научным центром  
защиты и биотехнологии растений

Yurchenko Evgenia Georgievna  
Cand. Agr. Sci.  
Head of SC Protection  
and Biotechnology of Plants

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

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

В последние годы в мире отмечается рост экономического значения болезней сосудистой системы винограда. Основными возбудителями являются специализированные грибные патогены, так называемый комплекс эска. Эти грибы вызывают различные типы некрозов. У пораженных растений наблюдается задержка роста, укорачивание междоузлий, межклеточный хлороз, сокращение прироста молодых побегов. Вспышки болезни обычно заканчиваются гибелью виноградной лозы через несколько лет. Самая тяжелая форма заболевания – апоплексия приводит к гибели растений всего за несколько дней. Последствиями заболевания является падение продуктивности виноградных насаждений. Полностью устойчивых к болезни культивируемых или диких таксонов виноградной лозы в настоящее время не существует. В современной защите винограда (в питомниках и эксплуатируемых насаждениях), как и во всем растениеводстве,

In recent years, there has been an increasing of the economical importance of diseases of the vascular system of grapes all over the world. The main pathogens are specialized fungal pathogens, the so-called ESCA complex. These fungi cause various types of necrosis. The affected plants have a growth delay, shortening of internodes, intercellular chlorosis, and a reduction of the growth of the young shoots. Disease outbreaks are usually finished with the death of the vine after a few years. The severest form of the disease – is apoplexy, which leads to the death of plants in just a few days. The consequences of the disease are the grape plantations productivity dropping. Fully disease-resistant cultivated or wild vine taxa do not currently exist. Biotechnology is the main global trend of the modern grapes protection (in the nurseries and exploited plantations), as well as

основным мировым трендом является биотехнологический. Разработке адаптивно-интегрированных систем защиты, основанных на максимально возможном использовании не химических средств ограничения или контроля трахеомикозной инфекции посвящено достаточное количество научных публикаций. В исследованиях ученых всего мира предложено несколько решений: физические, биологические способы борьбы с патогенами, повышение сопротивляемости самих растений. В числе биологических методов широкое распространение получили продуценты на основе различных штаммов *Trichoderma*. Они применяются на всех стадиях размножения в питомнике: замачивания черенков, срастания привоя и подвоя, укоренения. В исследованиях других авторов показана способность комбинаций различных штаммов *Pythium oligandrum* колонизировать корни винограда и индуцировать защитные реакции растения. Эндوفитные бактерии также являются перспективными продуцентами, подавляющими развитие болезни. Все перечисленные продуценты предоставляют возможность решения проблемы заражения трахеомикозами в питомниках и виноградниках.

**Ключевые слова:** ВИНОГРАД, ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ, АНТАГОНИСТЫ

in all fields of the plant growing.

A sufficient number of scientific Publications have been devoted to the development of adaptive-integrated protection systems based on using of maximum possible non-chemical means of limiting or controlling tracheomycosis infection.

In the world's scientists' researches several solutions have been proposed: physical and biological ways to fight pathogens, and increasing in the resistance of plants themselves.

The producers based on various *Trichoderma* strains among the biological methods that are widely used.

They are used at all stages of reproduction in the nursery: soaking cuttings, fusion of the scion and rootstock, rooting.

Studies of other authors have shown the ability of combinations of different strains of *Pythium oligandrum* to colonize the grapes roots and induce the protective reactions of the plant.

Endophytic bacteria are also promising producers that suppress the development of the disease. All of these producers represent the opportunity to solve the problem of infection with tracheomycosis in nurseries and vineyards

**Key words:** GRAPES, PATHOGENS OF CONDUCTING SYSTEM, ANTAGONISTS

**Введение.** Одной из проблем для виноградарства в последние 10-15 лет является рост вредоносности заболеваний проводящей системы виноградных растений, в основном это микопатогены из так называемого комплекса эска. Эти грибы разрушают древесину, вызывая различные типы некрозов: центральный, черный точечный, секторный и некроз, вызванный белой гнилью. Внешние симптомы этого заболевания включают задержку роста, короткоузлие, мелколистность, межклеточный хлороз и сокращение прироста молодых лоз [1]. У сильно колонизированных микро-

патогенами растений отмечается появление характерных полос на листьях, уменьшение содержания хлорофилла, изменение содержания растворимых сахаров и крахмала, повышение содержания дубильных веществ [2]. Причиной этих симптомов, вероятно, является перенос токсинов из колонизированной древесины в листья и/или нарушение сокодвижения [3-4]. Вспышки болезни обычно заканчиваются гибелью виноградной лозы через несколько лет, но другая форма заболевания – апоплексия, особенно тяжелая, приводит к гибели растений всего за несколько дней.

Последствиями заболевания является снижение продуктивности виноградных насаждений. По данным зарубежных исследователей в 2008 году около 11 % французских виноградников оказались непродуктивными вследствие заболевания, а в 2012 году этот показатель вырос до 13 %. С 2003 по 2008 год в некоторых регионах Франции доля непродуктивных виноградных лоз, поражённых эской, достигала 18,4-32,6 %. Помимо ущерба урожаю виноградников, болезнь оказывает влияние на органолептические качества вина [5]. Кроме того, полностью устойчивых к болезни культивируемых или диких таксонов виноградной лозы в настоящее время не существует.

В исследованиях учёных есть сообщения о частичном ограничении колонизации болезнями из комплекса эска. Поиск средств контроля или даже ограничения экономически значимых трахеомикозов винограда крайне актуален на сегодняшний день.

**Обсуждение.** Впервые болезнь виноградной лозы неизвестной этиологии была обнаружена более 100 лет назад во Франции и Калифорнии, где её называли «фоллетаж» и «солнечный удар». В обоих случаях болезнь считалась следствием физиологического состояния, вызванного резкими изменениями уровня подземной воды. Исследования патологической природы заболевания начались во Франции в 1898. Они характеризовались тремя периодами интенсивного интереса к этиологии болезни с двумя длительными

паузами, продолжительностью шестьдесят и тридцать лет соответственно, в течение которых практически не проводились исследования [6].

Ravaz (1909) был первым, кто наблюдал грибной мицелий в тканях больных виноградных лоз, предполагая паразитарную природу болезни. В больных лозах были обнаружены плодовые тела, принадлежащие грибу *Fomes igniarius* (L. ex Fr.) Kickx из отдела *Basidiomycota*. Однако тесты на патогенность оказались безуспешными.

Vinet (1909) зафиксировал на виноградных растениях присутствие другого базидального гриба – *Stereum hirsutum* (Willd. ex Fr.) Это исследование было подтверждено другим исследователем (Viala, 1926), который считал, что *F. igniarius* может поражать виноградные лозы только в исключительных случаях. По его словам, главным патогеном был *S. hirsutum*, или новый вид, который он назвал *S. necator* Viala. Но опять же, никаких убедительных тестов на патогенность не проводилось.

Ещё одно исследование, посвящённое данной проблеме, провёл Petri в 1912 году после нашествия филлоксеры и пересадки американских подвоев [7]. Petri наблюдал обширное потемнение сосудистой системы увядающих лоз, сопровождающееся обильным образованием камеди в древесных тканях. Из некрозов древесины он выделил два вида *Cephalosporium* и один вид *Acremonium*. В результате тестов все три гриба оказались патогенными, вызывая потемнения древесины вокруг ран и распространяясь дальше по сосудистой системе.

Второй период изучения эски начался с исследований Hewitt (1957) и Chiarappa (1959). Hewitt, проведя шестилетние наблюдения за симптомами болезни на винограде сорта Red Malaga, пришел к выводу, что они проявляются каждый год только у небольшого количества лоз. По результатам более позднего исследования (Chiarappa, 1959) было показано, что *Cephalosporium* sp., выделенный из разлагающихся тканей винограда, поражает здоровую древесину, вызывая потемнение [8].

Третий период исследований эски начался с работ Larignon и Dubos (1987). Эти авторы предположили, что симптомы эски проявляются после первоначальной колонизации *Cephalosporium* sp. и *Eutypa lata* (Pers.) Tul. & C. Tul. В последующие годы исследования болезней сосудистой системы виноградной лозы начались в Италии, Южной Африке и Калифорнии. Этот всплеск интереса объяснялся двумя причинами. Во-первых, запрещение или ограничение использования арсенита натрия для борьбы с эской и, как следствие, увеличение заболеваемости. Во-вторых, большие площади виноградников были поражены болезнью там, где пересадка произошла после повреждения растений филлоксерой.

В 1996 году Crous с соавторами (Crous, et. al., 1996) предложено создание нового рода *Phaeoacremonium* с шестью видами, включавшими виноградные изоляты *Cephalosporium*, *Acremonium* и *Phialophora parasitica*. В Калифорнии изолят *Cephalosporium* Chiarappa (ЦБС 239.74) был назван *Phaeoacremonium chlamydosporum*. Du Pont с соавторами в 1998 году молекулярно-биологическими методами показали, что *P. chlamydosporum* и *P. aleophilum* принадлежат к разным родам [9]. В 1998 году Bertelli и др. выдвинули гипотезу, что *P. chlamydosporum* находится в материнских лозах в качестве латентной инфекции, или заражает черенки через повреждения во время прививки и каллюсогенеза. Larignon (1999) в ходе эпидемиологических исследований обнаружил, что *P. aleophilum* и *P. chlamydosporum* передаются воздушно-капельным путем, и что *P. chlamydosporum* также проникает в виноградные растения через раны от обрезки после дождя [8].

В исследовании Н.Ж. Scheck (1998) содержится первый отчет о заболевании виноградных лоз в Северной Америке *Phaeoacremonium* spp., патогенность которого доказана постулатами Коха [10].

Поскольку эска является наиболее частой причиной инфекционного поражения проводящей системы винограда в Европе, эксперименты, как правило, были сосредоточены на этом заболевании.

К настоящему времени установленными и идентифицированными возбудителями болезни являются виды грибов из следующих родов: *Botryosphaeria* Ces. & De Not., *Diplodia* (Sacc.) Sacc., *Lasiodiplodia* Ellis & Everh., *Fusicoccum* Corda, *Neofusicoccum* Crous, Slippers & A.J.L. Phillips, *Dothiorella* Sacc., *Phomopsis* Sacc. & Roum., *Diaporthe* Nitschke, *Eutypa* Tul. & C. Tul., *Eutypella* (Nitschke) Sacc., *Diatrypella* (Ces. & De Not.) De Not., *Diatrype* Fr., *Cryptovalsa* Ces. & De Not. ex Fuckel, *Cylindrocarpon* Wollenw., *Phaeomoniella* Crous & W. Gams, *Fomitiporia* Murrill, *Phaeoacremonium* W. Gams, Crous & M.J. Wingf., *Greeneria* Scribn. & Viala [11-20].

До 2000 года единственным зарегистрированным химическим фунгицидом для борьбы с эской был арсенат натрия. Однако использование этого соединения было запрещено из-за его канцерогенного действия на человека и высокой токсичности для окружающей среды.

В современной защите винограда (питомниках и эксплуатируемых насаждениях), как и во всем растениеводстве, основным мировым трендом является биотехнологический. Разработке адаптивно-интегрированных систем защиты, основанных на максимально возможном использовании нехимических средств ограничения или контроля трахеомикозной инфекции посвящено достаточное количество научных публикаций. По результатам исследований предложено несколько решений: физические, биологические способы борьбы с патогенами, повышение сопротивляемости самих растений.

Так, по результатам исследования испанских учёных (Gramaje, 2009), с помощью обработки посадочного материала винограда в питомниках горячей водой (от 50 °C до 53 °C) можно полностью устранить *Phaeomoniella chlamydospora* и значительно снизить колонизацию древесины виноградных растений *Phaeoacremonium aleophilum*. Для успешного удаления микроорганизмов без повреждения растений замачивание в горячей воде 50 °C длится в течение 45 мин. Однако этот метод имеет свои недостатки. Наблюдались негативные эффекты при срастании привоя и подвоя, укор-

нении черенков [1]. По результатам исследований Bruez с соавторами (2017), обработка горячей водой в питомнике имеет кратковременный эффект, патогенные микроорганизмы вновь колонизируют ткани древесины виноградной лозы во время операций по обрезке. Чтобы продлить благоприятное воздействие горячей воды на молодые лозы следует применять санитарные меры после их посадки на виноградниках, а затем на протяжении всего их жизненного цикла [21].

В исследовании французских учёных изучалась возможность использования озонированной воды для контроля распространения конидий *Phaeoacremonium aleophilum*. По результатам исследований озонированная вода полностью подавляла прорастание спор *in vitro*. Через 9 недель после искусственного заражения растений винограда *P. aleophilum* развитие заболевания было снижено на 50 %. Фунгицидные свойства озонированной воды делают ее перспективным средством для ограничения заражения виноградной лозы *P. aleophilum* в питомниках [4].

Группы исследователей из Португалии, Франции, США, Австралии, Германии предложили разработать защиту, основанную на комбинации активных химических веществ, которые проявляют антимикробные свойства и/или способны активировать защитные реакции растения. Главное свойство этих веществ должно заключаться в их способности транспортироваться по всему растению. Для этой цели были выбраны цистеин, сульфат железа, салициловая кислота и фосэтилалюминий. Серосодержащая аминокислота цистеин является естественным компонентом метаболизма растений, успешно транспортируется по сосудам ксилемы, как и другие аминокислоты.

Тяжёлые металлы известны своими фунгицидными свойствами. В частности, для борьбы с грибной инфекцией в виноградниках использовалась «бордоская смесь», однако широкое использование этой смеси виноградарями привело к загрязнению почвы во многих районах выращивания винограда. Заменителем меди может быть железо, металл того же химиче-

ского ряда. Описаны оптимальные условия применения сульфата железа для подавления роста мицелия *Eutypa lata* [22].

Салициловая кислота в защите от инфекции играет сложную роль. Это вещество накапливается в органах инфицированных растений, инициирует реакцию гиперчувствительности и запуск приобретенной системной резистентности.

Было показано, что фосэтилалюминий усиливает синтез различных фитоалексинов (фенолов, ресвератрола) в растениях, а также подавляет рост мицелия патогенов, вызывающих различные заболевания.

Целью ряда работ учёных из Франции было создание основы профилактики и лечения заболеваний комплекса эска, поскольку эффективного лечения пока не существует. В опытах *in vitro* наиболее эффективно ингибировали мицелий *Phaeomoniella chlamydospora* цистеин (77 %); сульфат железа (59 %); фосэтилалюминий (53 %).

Наиболее эффективные соединения против *Phaeacremonium minimum*: салициловая кислота (ингибирование 95 %), цистеин (ингибирование 58 %). В других анализах, посвященных влиянию различных комбинаций веществ на развитие грибов, исследователи использовали концентрации соединений, не вызывающие полного ингибирования. Достаточно высокий фунгицидный эффект *in vitro* показали смеси цистеина, сульфата железа и салициловой кислоты, сульфата железа, салициловой кислоты и фосэтилалюминия, цистеина, сульфата железа, салициловой кислоты и фосэтилалюминия. Чтобы предотвратить восстановление роста мицелия патогенов, было достаточно 7-дневного культивирования на твердой питательной среде, содержащей указанные комбинации соединений [2].

Снижению уровня зараженности сосудистыми заболеваниями черенков винограда способствовали препараты на основе грибов *Trichoderma* на различных стадиях развития питомника. Эти грибы оказывают множественные эффекты: конкуренция с патогенами и воздействие на физиологию ви-



ноградной лозы. С целью предотвращения или уменьшения заражения в виноградных питомниках были проведены испытания в тепличных и полевых условиях (в питомнике). Влияние штамма *Trichoderma harzianum* на возбудителя трахеомикозов *Phaeoconiella chlamydospora* и на черенки винограда оценивали путем замачивания привитых черенков винограда, полива почвы во время укоренения. После появления корней случайно выбранные растения, выращиваемые в горшечной культуре, заражали *P. chlamydospora* и измеряли длину некротических полос. По результатам исследования были сделаны выводы, что *T. harzianum* может быть эффективным антагонистом в борьбе с болезнью, вызванной *P. chlamydospora* [23].

Дополнительный риск заражения может представлять процесс прививки в питомниках. Штамм *Trichoderma atroviride* SC1, применяемый на стадиях замачивания, каллюсогенеза и предварительной посадки, эффективно контролировал инфицирование *Phaeoacremonium aleophilum* и *Phaeoconiella chlamydospora*. Наиболее эффективным методом обработки оказалось замачивание черенков в суспензии конидий *T. atroviride* SC1 после прививки. Использование традиционного 8-оксихинолина сульфат намного менее эффективным. Жизнеспособность конидий *T. atroviride* SC1 в суспензии, используемой для замачивания черенков винограда, не изменялась в течение первых 72 ч при температурах от 5 до 15 °С, и было возможно повторно использовать суспензию по крайней мере четыре раза в течение 48 ч без потери жизнеспособности, что делает обработку практичным и ценным методом для питомников [24].

Еще одним эффективным продуцентом для контроля заболевания может быть *Pythium oligandrum* Drechsler. У этого оомицета есть три стратегии взаимодействия непосредственно с патогенами: микопаразитизм, антибиоз, конкуренция за питательные вещества. Но этот продуцент может участвовать в защите растений косвенно, через стимуляцию их защитных

сил. *P. oligandrum* производит три протеиновых элиситора: олигандрин, POD-1 и POD-2, которые активируют защитные системы растений.

В работе французских исследователей (Yacoub et. al., 2016) показана способность комбинаций различных штаммов *Pythium oligandrum* колонизировать корни винограда и индуцировать защитные реакции растения от *Phaeomoniella chlamydospora*. В опыте суспензия ооспор нескольких штаммов *P. oligandrum* была внесена в почву в трех вариантах. В варианте А применяли инокулят Po1, в варианте В – инокулят Po2, в варианте С – инокулят Po3. Каждый инокулят представлял собой смесь двух штаммов: Po1 (Oth-2 и Oth-3), Po2 (Sto-1 и Oth-4) и Po3 (Sto-7 и Sto-11). Для проверки устойчивости, индуцированной *P. oligandrum* против *P. chlamydospora*, измеряли длину некроза в древесине виноградной лозы. Уменьшение некроза, когда корни были колонизированы *P. Oligandrum*, оценивалось в 40 % в варианте А и 50 % в вариантах В и С. [5].

В работе авторов Daraignes [et. al.] в ходе двухлетнего исследования в теплице виноградного питомника на привитых черенках (привой Каберне Совиньон) продемонстрирована эффективность оомицета *Pythium oligandrum* против двух основных агрессивных грибковых патогенов, *Neofusicoccum parvum* и *Phaeomoniella chlamydospora*. Эффективность *P. oligandrum* против *N. parvum* составила 62,4% и 52,3%, против *P. chlamydospora* – 39,1% и 39,5% в 1-й и 2-й год соответственно (общая средняя эффективность 48,3%) [25].

Перспективным биотехнологическим направлением в защите винограда от трахеомикозной инфекции является использование эндофитных бактерий, продуцирующих антимикробные метаболиты [26]. Так, в новозеландских научных работах оценивали способность штаммов эндофитных бактерий подавлять колонизацию виноградных лоз сосудистыми патогенами – грибами из семейства *Botryosphaeriaceae*.

Бактерии, используемые в исследовании, выделены из аборигенного лекарственного растения mānuka (*Leptospermum scoparium*), в котором они находятся в составе непатогенной эндофитной микрофлоры. Десять эндофитных бактерий из 330 в коллекции продуцируют диффундирующие и летучие соединения, которые ингибируют рост шести видов *Botryosphaeria*. Виноградные лозы инокулировали изолятами *Pseudomonas* sp. I2R21 и *Pseudomonas* sp. W1R33 через поранение.

Эндофитные бактерии уменьшали длину поражения, вызванного патогенами *Neofusicoccum luteum* и *N. parvum* (на 32-52 %), и колонизацию растений патогенами, по сравнению с контролем. В исследовании указана возможность использования штаммов, подобных этим, как вариант решения трудноразрешимой проблемы заражения *Botryosphaeriaceae* в питомниках и виноградниках Новой Зеландии [27].

Эффективность двух штаммов бактерий эндофитов, выделенных из винограда – *Pantoea agglomerans* и *Bacillus pumilus*, оценивалась отдельно или в комбинации с *P. oligandrum*. Бактериальные штаммы вносились в почву вместе с водой для полива.

Двухлетние испытания выявили эффективность *P. agglomerans* против *Neofusicoccum parvum*, которая составляла 38,4 % и 22,0 %. При совместном использовании *P. oligandrum* и *P. agglomerans* эффективность отмечена на уровне 51,5 % и 33,4 %, что существенно не отличалось от применения *P. agglomerans*. Эффективность совместного применения *P. oligandrum* и *B. pumilus* против *Phaeomoliella chlamydospora* составила 17,4 % и 4,9 % в течение двух лет соответственно [25].

Антагонистическая активность 46 штаммов бактерий, выделенных из винограда в насаждениях Бордо, оценивалась в отношении *Phaeomoniella chlamydospora*. Использование восьми наиболее эффективных штаммов уменьшало длину некроза стеблевых черенков, вызванного

*P. chlamydospora*, от 31,4 % до 38,7 %. Два испытания на растениях позволили отобрать два лучших штамма-антагониста – *Bacillus pumilus* (S32) и *Paenibacillus* sp. (S19) [28].

Исследователи из Италии провели анализы *in vitro*, которые показали, что метаболиты штамма *Bacillus subtilis* AG1 могут ингибировать рост грибов *Pheoacremonium aleophilum*, и *Phaeoconiella chlamydospora* [29].

Проведенный обзор мировых исследований по поиску средств и методов ограничения или контроля такой сложной инфекции, как сосудистые некрозы винограда, показал, что использование полезных микроорганизмов или их метаболитов позволяет более эффективно лечить данные заболевания. Продемонстрированы продуценты, обеспечивающие сопротивляемость виноградных растений. Таким образом, биологические продуценты могут быть перспективными в борьбе с трахеомикозными заболеваниями винограда [30].

### Литература

1. Effect of hot-water treatments above 50°C on grapevine viability and survival of Petri disease pathogens / D. Gramaje [et. al.] // Crop Protection. 2009. № 28 (3). P. 280-285.
2. Towards a preventive and/or curative treatment of esca in grapevine trunk disease: General basis in the elaboration of treatments to control plant pathogen attacks / G. Roblin [et. al.] // Crop Protection. 2019. № 116. P. 156-169.
3. Юрченко Е.Г., Савчук Н.В. К изучению трахеомикозных комплексов ампелоценозов // Научные труды СКЗНИИСиВ. 2016. Т.9. С. 246-250.
4. *In vitro* and *in planta* fungicide properties of ozonated water against the esca-associated fungus *Phaeoacremonium aleophilum* / R.J.G. Pierron [et. al.] // Scientia Horticulturae. 2015. № 189. P. 184-191.
5. Ability of *Pythium oligandrum* strains to protect *Vitis vinifera* L., by inducing plant resistance against *Phaeoconiella chlamydospora*, a pathogen involved in Esca, a grapevine trunk disease / A. Yacoub [et. al.] // Biological Control. 2016. № 92. P. 7-16.
6. Fungi associated with esca and grapevine decline in Spain: a three-year survey / J. Armengol [et. al.] // Phytopathologia Mediterranea. 2001. № 40. P. 325-329.
7. Identification, incidence, and pathogenicity of fungal species, associated with grapevine dieback in Texas / J.R. Úrbez-Torres [et. al.] // American Journal of Enology and Viticulture. 2009. №. 60. P. 497-507.
8. Chiarappa L. Esca (black measles) of grapevine. An overview // Phytopathologia Mediterranea. 2000. № 39. P. 11-15.

9. A survey of trunk disease pathogens within rootstocks of grapevines in Spain / A. Aroca [et. al.] // European Journal of Plant Pathology. 2006. № 115. P. 195-202.
10. First Report of Three *Phaeoacremonium* spp. Causing Young Grapevine Decline in California [Электронный ресурс] / H.J. Scheck [et. al.] // Plant Disease. 1998. № 82(5). P. 590. URL: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/PDIS.1998.82.5.590C> (дата обращения 15.02.20).
11. Kaliterna J., Miličević T., Cvjetković B. Grapevine trunk diseases associated with fungi from the *Diaporthaceae* family in Croatian vineyards // Arhiv za higijenu rada i toksikologiju. 2012. № 63. P. 471-479.
12. Aroca A., Luque J., Raposo R. First report of *Phaeoacremonium viticola* affecting grapevines in Spain [Электронный ресурс] // New Disease Reports. 2007. № 15. 1. URL: <https://www.ndrs.org.uk/article.php?id=15001#> (дата обращения 13.02.20).
13. Analysis of genetic and virulence diversity of *Cylindrocarpon liriodendri* and *C. macrodidymum* associated with black foot disease of grapevine / S. Alaniz [et. al.] // Mycological Research. 2009. № 113 (1). P. 16-23.
14. Characterisation of the fungi associated with esca diseased grapevines in South Africa / C.L. White [et. al.] // Phytopathologia Mediterranea. 2011. № 50. P. 204-223.
15. First report of *Greeneria uvicola* as a cause of grapevine dead-arm dieback in Uruguay / F. Navarrete [et. al.] // Australasian Plant Disease Notes. 2009. № 4 (1). P. 117-119.
16. Jordan, S. *Eutypella vitis*, a potential pathogen of grapevines in Michigan / S. Jordan, A. Schilder // Phytopathology. 2005. № 9. S51.
17. *Cryptovalsa ampelina*, a forgotten shoot and cane pathogen of grapevines / L. Mostert [et. al.] // Australasian Plant Pathology. 2004. № 33. P. 295-299.
18. Mostert L., Crous P.W., Petrini O. Endophytic fungi associated with shoots and leaves of *Vitis vinifera*, with specific reference to the *Phomopsis viticola* complex // Sydowia. 2000. № 52. P. 46-58.
19. Evaluation of biocontrol agents for grapevine pruning wound protection against trunk pathogen infection / C. Kotze [et. al.] // Phytopathologia Mediterranea. 2011. № 50. P. S247-S263.
20. Савчук Н.В., Юрченко Е.Г. О причинах поражения трахеомикозами древесных частей винограда // Научное обеспечение агропромышленного комплекса. Сборник статей по материалам IX Всероссийской конференции молодых ученых, посвященной 75-летию В. М. Шевцова. 2016. С. 237-238.
21. Investigating the durable effect of the hot water treatment used in nurseries on pathogenic fungi inhabiting grapevine wood and involved in Grapevine Trunk Diseases / E. Bruez [et. al.] // Crop Protection. 2017. № 100. P. 203-210.
22. Antifungal effects of iron sulfate on grapevine fungal pathogens / P. Fleurat-Lessard [et. al.] // Scientia Horticulturae. 2011. № 130 (3). P. 517-523.
23. Di Marco S., Osti F. Applications of *Trichoderma* to prevent *Phaeoconiella chlamydospora* infections in organic nurseries // Phytopathologia Mediterranea. 2007. № 46 (1). P. 78-83.
24. *Trichoderma atroviride* SC1 prevents *Phaeoconiella chlamydospora* and *Phaeoacremonium aleophilum* infection of grapevine plants during the grafting process in nurseries / I. Pertot [et. al.] // BioControl. 2016. № 61. P. 257-267.
25. Efficacy of *P. oligandrum* affected by its association with bacterial BCAs and rootstock effect in controlling grapevine trunk diseases / controlling grapevine trunk diseases / L. Daraignes [et. al.] // Biological Control. 2018. № 119. P. 59-67.

26. Use of beneficial bacteria and their secondary metabolites to control grapevine pathogen diseases / S. Compant [et. al.] // *BioControl*. 2013. № 58. P. 435-455.
27. Using bacterial endophytes from a New Zealand native medicinal plant for control of grapevine trunk diseases / W.A. Wicaksono [et. al.] // *Biological Control*. 2017. № 114. P. 65-72.
28. Screening and modes of action of antagonistic bacteria to control the fungal pathogen *Phaeoconiella chlamydospora* involved in grapevine trunk diseases / R. Haidar [et. al.] // *Microbiological Research*. 2016. № 192. P. 172-184.
29. Antagonism of *Bacillus subtilis* strain AG1 against vine wood fungal pathogens / A. Alfonzo [et. al.] // *Phytopathologia Mediterranea*. 2009. № 48. P. 155-158.
30. Fourie P.H., Halleen F. Chemical and biological protection of grapevine propagation material from trunk disease pathogens // *European Journal of Plant Pathology*. 2006. № 116. P. 255-265.

### References

1. Effect of hot-water treatments above 50°C on grapevine viability and survival of Petri disease pathogens / D. Gramaje [et. al.] // *Crop Protection*. 2009. № 28 (3). P. 280-285.
2. Towards a preventive and/or curative treatment of esca in grapevine trunk disease: General basis in the elaboration of treatments to control plant pathogen attacks / G. Roblin [et. al.] // *Crop Protection*. 2019. № 116. P. 156-169.
3. Yurchenko E.G., Savchuk N.V. K izucheniyu traheomikoznyh kompleksov ampelecenozov // *Nauchnye trudy SKZNIISiV*. 2016. T.9. S. 246-250.
4. *In vitro* and *in planta* fungicide properties of ozonated water against the esca-associated fungus *Phaeoacremonium aleophilum* / R.J.G. Pierron [et. al.] // *Scientia Horticulturae*. 2015. № 189. P. 184-191.
5. Ability of *Pythium oligandrum* strains to protect *Vitis vinifera* L., by inducing plant resistance against *Phaeoconiella chlamydospora*, a pathogen involved in Esca, a grapevine trunk disease / A. Yacoub [et. al.] // *Biological Control*. 2016. № 92. P. 7-16.
6. Fungi associated with esca and grapevine decline in Spain: a three-year survey / J. Armengol [et. al.] // *Phytopathologia Mediterranea*. 2001. № 40. P. 325-329.
7. Identification, incidence, and pathogenicity of fungal species, associated with grapevine dieback in Texas / J.R. Úrbez-Torres [et. al.] // *American Journal of Enology and Viticulture*. 2009. № 60. P. 497-507.
8. Chiarappa L. Esca (black measles) of grapevine. An overview // *Phytopathologia Mediterranea*. 2000. № 39. P. 11-15.
9. A survey of trunk disease pathogens within rootstocks of grapevines in Spain / A. Aroca [et. al.] // *European Journal of Plant Pathology*. 2006. № 115. P. 195-202.
10. First Report of Three *Phaeoacremonium* spp. Causing Young Grapevine Decline in California [Elektronnyj resurs] / H.J. Scheck [et. al.] // *Plant Disease*. 1998. № 82(5). P. 590. URL: <https://apsjournals.apsnet.org/doi/10.1094/PDIS.1998.82.5.590C> (data obrashcheniya 15.02.20).
11. Kaliterna J., Miličević T., Cvjetković B. Grapevine trunk diseases associated with fungi from the *Diaporthaceae* family in *Croatian vineyards* // *Arhiv za higijenu rada i toksikologiju*. 2012. № 63. P. 471-479.
12. Aroca A., Luque J., Raposo R. First report of *Phaeoacremonium viticola* affecting grapevines in Spain [Elektronnyj resurs] // *New Disease Reports*. 2007. № 15. 1. URL: <https://www.ndrs.org.uk/article.php?id=15001#> (data obrashcheniya 13.02.20).

13. Analysis of genetic and virulence diversity of *Cylindrocarpon liriodendri* and *C. macrodidymum* associated with black foot disease of grapevine / S. Alaniz [et. al.] // Mycological Research. 2009. № 113 (1). P. 16-23.
14. Characterisation of the fungi associated with esca diseased grapevines in South Africa / C.L. White [et. al.] // Phytopathologia Mediterranea. 2011. № 50. P. 204-223.
15. First report of *Greeneria uvicola* as a cause of grapevine dead-arm dieback in Uruguay / F. Navarrete [et. al.] // Australasian Plant Disease Notes. 2009. № 4 (1). P. 117-119.
16. Jordan, S. *Eutypella vitis*, a potential pathogen of grapevines in Michigan / S. Jordan, A. Schilder // Phytopathology. 2005. № 9. S51.
17. *Cryptovalsa ampelina*, a forgotten shoot and cane pathogen of grapevines / L. Mostert [et. al.] // Australasian Plant Pathology. 2004. № 33. P. 295-299.
18. Mostert L., Crous P.W., Petrini O. Endophytic fungi associated with shoots and leaves of *Vitis vinifera*, with specific reference to the *Phomopsis viticola* complex // Sydowia. 2000. № 52. P. 46-58.
19. Evaluation of biocontrol agents for grapevine pruning wound protection against trunk pathogen infection / C. Kotze [et. al.] // Phytopathologia Mediterranea. 2011. № 50. P. S247-S263.
20. Savchuk N.V., Yurchenko E.G. O prichinah porazheniya traheomikozami drevesnyh chastej vinograda // Nauchnoe obespechenie agropromyshlennogo kompleksa. Sbornik statej po materialam IX Vserossijskoj konferencii molodyh uchenyh, posvyashchenoj 75-letiyu V. M. Shevcova. 2016. S. 237-238.
21. Investigating the durable effect of the hot water treatment used in nurseries on pathogenic fungi inhabiting grapevine wood and involved in Grapevine Trunk Diseases / E. Bruez [et. al.] // Crop Protection. 2017. № 100. P. 203-210.
22. Antifungal effects of iron sulfate on grapevine fungal pathogens / P. Fleurat-Lessard [et. al.] // Scientia Horticulturae. 2011. № 130 (3). P. 517-523.
23. Di Marco S., Osti F. Applications of *Trichoderma* to prevent *Phaeoconiella chlamydospora* infections in organic nurseries // Phytopathologia Mediterranea. 2007. № 46 (1). P. 78-83.
24. *Trichoderma atroviride* SC1 prevents *Phaeoconiella chlamydospora* and *Phaeoacremonium aleophilum* infection of grapevine plants during the grafting process in nurseries / I. Pertot [et. al.] // BioControl. 2016. № 61. P. 257-267.
25. Efficacy of *P. oligandrum* affected by its association with bacterial BCAs and rootstock effect in controlling grapevine trunk diseases / control-ling grapevine trunk diseases / L. Daraignes [et. al.] // Biological Control. 2018. № 119. P. 59-67.
26. Use of beneficial bacteria and their secondary metabolites to control grapevine pathogen diseases / S. Compant [et. al.] // BioControl. 2013. № 58. P. 435-455.
27. Using bacterial endophytes from a New Zealand native medicinal plant for control of grapevine trunk diseases / W.A. Wicaksono [et. al.] // Biological Control. 2017. № 114. P. 65-72.
28. Screening and modes of action of antagonistic bacteria to control the fungal pathogen *Phaeoconiella chlamydospora* involved in grapevine trunk diseases / R. Haidar [et. al.] // Microbiological Research. 2016. № 192. P. 172-184.
29. Antagonism of *Bacillus subtilis* strain AG1 against vine wood fungal pathogens / A. Alfonzo [et. al.] // Phytopathologia Mediterranea. 2009. № 48. P. 155-158.
30. Fourie P.H., Halleen F. Chemical and biological protection of grapevine propagation material from trunk disease pathogens // European Journal of Plant Pathology. 2006. № 116. P. 255-265.