

Сезонная динамика развития эпифитной микробиоты аборигенных и интродуцируемых хвойных растений

© 2025. А. И. Коротких¹, ассистент,
Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор,
А. И. Фокина³, к. б. н., доцент, Т. А. Адамович³, к. г. н., доцент,
А. Л. Ковина¹, к. б. н., доцент, Л. В. Трефилова¹, к. б. н., доцент,
Т. Я. Ашихмина^{2,3}, д. т. н., г. н. с., зав. лабораторией,
¹Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский пр., д. 133,
²Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: anastasi0103@yandex.ru, annushka-fokina@mail.ru, dli-alga@mail.ru

В статье приводятся результаты экспериментальных исследований по определению численности и группового состава эпифитной микробиоты трёх видов хвойных деревьев: *Abies sibirica*, *A. korena*, *Pseudotsuga menziesii*, а также такие биохимические показатели состояния растений как содержание хлорофилла *a* и *b*, полифенолов и сумма антиоксидантов в процессе смены времени года в трёх сезонах: октябрь 2024 года, январь и июнь 2025 года. Установлено, что максимальная численность микроорганизмов и доминирование аммонификаторов характерно для аборигенной пихты сибирской только в осенний период (121 тыс. КОЕ/г). Биотические условия зимы и лета приводят к выравниванию как общей численности микробов на хвое всех изучаемых растений, так и к постепенному сближению в структуре популяций доли аммонификаторов и микромицетов. Численность микромицетов в вариантах с пихтой сибирской и корейской в зимний период оказалась выше, чем осенью. Отличительным является показатель в варианте с псевдосугой Мензиса – численность микромицетов в зимний период по сравнению с осенним показателем снизилась в 2 раза. Такой результат, вероятно, связан с повышенным содержанием в растении полифенольных соединений. В летний период наблюдается значительное снижение численности эпифитной микробиоты у пихты сибирской и пихты корейской, по сравнению с осенним и зимним периодом, в то время как количественный показатель псевдосуги Мензиса незначительно превысил общее микробное число, установленное в январе 2025 г. По данным биохимического анализа, максимальное содержание полифенольных соединений, характерное для летнего периода, совпадает с наименьшими микробиологическими показателями по численности эпифитных микроорганизмов, что позволяет предположить косвенную связь этих параметров.

Ключевые слова: эпифитная микробиота, бактерии-аммонификаторы, микромицеты, интродуцируемые растения, экзометаболиты.

Seasonal dynamics of epiphytic microbiota development in native and introduced coniferous plants

© 2025. А. И. Коротких¹ ORCID: 0000-0002-0700-371X, Л. И. Домрачева^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337,
А. И. Фокина³ ORCID: 0000-0001-8265-8882, Т. А. Адамович³ ORCID: 0000-0002-8684-927X,
А. Л. Ковина¹ ORCID: 0000-0003-0503-3402, Л. В. Трефилова¹ ORCID: 0000-0002-9932-5803,
Т. Я. Ашихмина^{2,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047,
¹Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Ave., Kirov, Russia, 610017,
²Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
³Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: anastasi0103@yandex.ru, annushka-fokina@mail.ru, dli-alga@mail.ru

The article presents the results of experimental studies to determine the abundance and group composition of the epiphytic microbiota on *Abies sibirica*, *A. koreana* and *Pseudotsuga menziesii* coniferous species. Biochemical indicators including chlorophyll *a* and *b* content, polyphenols, and total antioxidant activity during seasonal transitions across October 2024, January 2025, and June 2025 were also studied. The study revealed that the highest microbial abundance ($121 \cdot 10^3$ CFU/g) and dominance of ammonifying bacteria were specific to the native *A. sibirica* exclusively in autumn. Winter and summer biotic conditions led to equalization in both total microbial loads on the needles of all studied species and a gradual convergence in population structure between ammonifiers and micromycetes. Notably, micromycetes abundance on *A. sibirica* and *A. koreana* increased during winter compared to autumn. A distinctive indicator was observed in the *Pseudotsuga menziesii* – the abundance of micromycetes in winter period decreased by two times compared to the autumn value. This result is probably due to the increased polyphenolic compounds content in this plant. There is a significant decrease in epiphytic microbiota abundance on *A. sibirica* and *A. koreana* in summer compared to the autumn and winter, while the total microbial number of *P. menziesii* slightly exceeded quantitative indicator fixed in January 2025. According to the biochemical analysis, the maximum polyphenolic compounds content is typical for summer and coincides with the lowest microbiological indicators for the epiphytic microorganism abundance, which suggests an indirect relationship between these processes.

Keywords: epiphytic microbiota, ammonifying bacteria, micromycetes, introduced plants, exometabolites.

Изучение поверхностной микробиоты растений имеет, в первую очередь, большое значение для сельского хозяйства, в частности, для сохранения урожая. В связи с этим, большинство научных работ в этой области посвящено определению эпифитной и ризосферной микробиоты злаковых, овощных, плодовых и технических культур. Так, установлено, что численность поверхностных микроорганизмов изменяется в процессе роста и развития растений [1], зависит от вида растения [2], от влажности, температуры, освещённости [3], типа и агрохимического состава почв (для ризосферных микроорганизмов) [4], а также меняется в динамике в течение нескольких лет и сезонов.

Благодаря возможности идентификации некоторых изолятов, выделенных с поверхности растения-хозяина, активно ведутся научно-исследовательские работы с теми микробами, которые имеют потенциально полезные свойства для агробиотехнологии: защита от фитопатогенов, вредных химикатов, ростстимуляция, повышение урожайности и др. [5, 6].

Однако гораздо меньшее внимание уделяют изучению эпифитной и ризосферной микробиоты хвойных и лиственных пород, несмотря на то, что около 20% лесов всего мира приходится на долю России. Среди этих исследований в основном проводится изучение фитопатогенных грибов, опасных для сеянцев и саженцев хвойных пород [7–10]. Полученные данные представляют большой интерес для интродуцированных растений, поскольку смена климатических условий при интродукции может привести к стрессу самого растения, а также к изменению качественного и количественного микробного состава на их поверхности. Кроме того, численность и групповой состав микробиомов как аборигенных растений, так и растений-интродуцентов может свидетельствовать о влиянии выделяемых

ими продуктов метаболизма, которые оказывают влияние на ограничение роста фитопатогенов, участвующих в адаптации к местным условиям среды. Однако к интродукции любых растений надо относиться очень осторожно, так как в некоторых случаях это становится причиной агрессивной инвазии, угрожающей местной флоре и фауне (например, случай с борщевиком Сосновского).

Среди хвойных растений подобных инвазивных растений отмечено не было. Любые хвойные растения являются основой природных фитоценозов и рукотворных ландшафтов.

Было показано, что при интродукции некоторых хвойных в Кировской области, растения подвергаются воздействию абиотических и биотических факторов, которые сказываются на численном и групповом составе поверхностных микробиомов, а также на изменении некоторых биохимических показателей пород [11]. Для того, чтобы расширить ассортимент хвойных растений, пригодных для выращивания в условиях Северо-Востока Европейской части России, необходимо более детальное изучение и сравнительный анализ эпифитных микроорганизмов аборигенных и интродуцированных хвойных растений.

Целью работы является изучение сезонной динамики численности и структуры микробных комплексов, некоторых биохимических показателей аборигенных и интродуцированных хвойных растений.

Объекты и методы исследования

В качестве объектов исследований были выбраны три вида хвойных растений из семейства сосновых, произрастающих в одинаковых экологических условиях на территории одного из садовых участков в деревне Сергеево (окрестность г. Кирова): абориген пихта

сибирская (*Abies sibirica*) и интродуценты – пихта корейская (*Abies koreana*), псевдотсуга Мензиса (*Pseudotsuga menziesii*).

Отбор хвои для анализа выполняли с молодых побегов первого года жизни с высоты в пределах от 150 до 170 см в октябре 2024 г., январе и июне 2025 г. При этом учитывали ориентацию объекта и отбирали среднюю пробу хвои со всех экспозиций для получения достоверных результатов при дальнейших исследованиях. В лабораторию пробы доставляли в стерильных пакетах в течение первых двух часов с соответствующими этикетками с указанием видового названия растения, даты, погодных условий [12].

Для изучения эпифитной микробиоты, населяющей поверхность хвои, на первом этапе проводили процедуру сепарации: отделение поверхностных микроорганизмов от субстрата посредством смывов с применением перемешивающего устройства ЛАБ-ПУ-02 (Россия). Микробиологический анализ осуществляли при помощи чашечного метода Коха путём приготовления ряда последовательных разведений с последующим высевом на селективные питательные среды в чашки Петри глубинным способом: ГРМ-агар для аммонификаторов и Чапека – для микромицетов. Посев на каждую питательную среду проведён в трёхкратной повторности. Подсчёт выросших колоний после инкубации вели на 5–7 сутки [13].

Концентрацию хлорофилла *a*, хлорофилла *b* [14] и полифенолов (стандарт – галловая кислота) [15] определяли на спектрофотометре СФ-102 (ООО «НПО Аквилон», Россия),

используя для пигментов ацетоновую вытяжку. Хлорофилл *a* определяли при $\lambda=662$ нм, хлорофилл *b* – при $\lambda=644$ нм.

Для определения суммы антиоксидантов использовали метод инверсионной вольтамперометрии, где в качестве окислителя использовали пероксид водорода (стандарт – галловая кислота), на анализаторе «Экотест-ВА» с модулем ЕМ-04 («ООО «Эконикс-Эксперт», Россия).

Статистическую обработку результатов проводили в программе Microsoft Excel. В таблицах и на рисунках, представленных в работе, указаны средние значения и стандартные отклонения.

Результаты и обсуждение

Изучение сезонной динамики развития эпифитных микроорганизмов показало, что в осенний период (октябрь 2024 г.) численное микробное превосходство характерно для представителя аборигенной флоры – пихты сибирской – по сравнению с интродуцированными растениями (табл. 1) [16]. Предполагается, что заселение местными микроорганизмами происходит гораздо медленнее, вследствие их чувствительности к нетипичным для них летучим вторичным метаболитам интродуцируемых растений: пихты корейской и псевдотсуги Мензиса.

Исследования, проведённые в зимний период (январь 2025 г.), показали, что значительное снижение численности эпифитных микроорганизмов по сравнению с показателями осеннего сезона наблюдается только

Таблица 1 / Table 1
Изменение численности эпифитной микробиоты хвойных растений (КОЕ/г·10³) в процессе смены времён года (осень–зима–лето) / Changes in the epiphytic microbiota abundance (CFU/g·10³) on coniferous plants during seasonal transitions (autumn–winter–summer)

Вариант Variant	Октябрь 2024 October 2024			Январь 2025 January 2025			Июнь 2025 June 2025		
	Amm.	Mcm.	Всего Total	Amm.	Mcm.	Всего Total	Amm.	Mcm.	Всего Total
<i>Abies sibirica</i>	112,0 ±0,6	9,7 ±0,2	121,7 ±0,8	16,2 ±1,2	5,8 ±2,3	22,0 ±3,5	3,3 ±0,5	2,25 ±0,5	5,5 ±1,0
<i>Abies koreana</i>	39,3 ±0,5	5,2 ±0,3	44,5 ±0,8	17,3 ±2,3	11,0 ±0,8	28,3 ±3,1	3,5 ±1,0	4,0 ±1,0	7,5 ±2,0
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	4,0 ±0,8	3,1 ±0,9	7,1 ±1,7	3,0 ±0,4	0,7 ±0,1	3,7 ±0,5	1,8 ±0,5	2,5 ±0,5	4,3 ±1,0

Примечание: здесь и в таблице 2: Амм. – аммонификаторы, Мсм. – микромицеты; НСР_{0,95} – наименьшая существенная разница при 95%-ном уровне вероятности, $p\leq0,05$.
Note: here and in the Table 2: Амм. – ammonifiers, Мсм. – micromycetes; LSD_{0,95} – the least significant difference at the 95% probability level, $p\leq0.05$.

Таблица 2 / Table 2

Динамика долевого соотношения различных микробных группировок хвойных растений в процессе смены времени года (осень–зима–лето), %
Dynamics of microbial community composition shifts in coniferous plants across seasonal transitions (autumn–winter–summer), %

Вариант Variant	Октябрь 2024 October 2024		Январь 2025 January 2025		Июль 2025 June 2025	
	Amm.	Mcm.	Amm.	Mcm.	Amm.	Mcm.
<i>Abies sibirica</i>	92,0	8,0	73,6	26,4	59,1	40,9
<i>Abies korena</i>	88,2	11,8	61,1	38,9	46,7	53,3
<i>Pseudotsuga menziesii</i>	56,6	43,4	81,71	18,3	41,2	58,8

Примечание: наибольшие значения обозначены жирным шрифтом.
Note: the highest values are in bold.

у аборигенной пихты сибирской (табл. 1): численность бактерий уменьшилась в 7 раз, а микромицетов – в 2 раза.

Таким образом, сравнение результатов зимнего и осеннего исследований показало разницу в количественных показателях поверхностных микроорганизмов аборигенного и интродуцированных растений. При этом микробиота аборигенной пихты сибирской оказалась более чувствительной к действию низких температур и снежного покрова на хвое по сравнению с микробиотой интродуцентов. Ещё более поразительные результаты оказались при определении численности микробов на листьях летом. Практически суммарная численность бактерий и грибов на всех видах растений была одинаковая, существенно ниже, чем в предыдущие сроки наблюдения. Возможно, снижение микробного обилия свидетельствует об активности летучих метаболитов хвойных в период активной вегетации и влияния летней инсоляции.

Изучение структуры эпифитных микробных популяций показывает, что в осенний и зимний периоды наблюдений доминирующей группировкой являются прокариоты (бактерии-аммонификаторы), при этом их вклад в структуру может составлять до 92% у пихты сибирской (табл. 2).

Однако летом практически у всех изучаемых растений наблюдается паритет между бактериями и грибами, что, вероятно, свидетельствует о большей устойчивости микромицетов к совокупности абиотических факторов.

Таким образом, изучение динамики численности эпифитных микроорганизмов и структурных особенностей микробных популяций показывает, что максимальная численность микроорганизмов и доминирование аммонификаторов характерно для абориген-

ной пихты сибирской только в осенний период. Погодные условия зимы и лета приводят к выравниванию как общей численности микробов на хвое всех изучаемых растений, так и к постепенному сближению в структуре популяций доли аммонификаторов и микромицетов.

В процентном соотношении между двумя группировками микроорганизмов (аммонификаторы/микромицеты) процент микромицетов в вариантах с пихтой сибирской и корейской в зимний период оказался выше, чем осенью, что, возможно, объясняется нетипичными для зимнего периода тёплыми погодными условиями, благоприятно повлиявшими на рост микроскопических грибов (температура воздуха до +2 °C, высокая влажность) (табл. 2). В варианте с псевдотсугой Мензиса процентное содержание микромицетов в зимний период снизилось в 2 раза в сравнении с осенним показателем. Такой результат, вероятно, связан с повышенным содержанием в растении полифенольных соединений (рис.).

В летний период наблюдалось максимальное процентное значение микромицетов у всех трёх хвойных растений, так как погодные условия в этот период оказываются благоприятными для роста и развития грибов.

Понижение температуры в зимний период, сокращение светового дня и колебания влажности сказались не только на снижении общей численности эпифитных микроорганизмов, снизилось и содержание хлорофиллов в хвое пихт. Существенно меньшее количество пигментов, по сравнению с осенним и зимним периодами, обнаружено в образцах, отобранных в июне. Известно, что формирование пигментного фонда зависит от многих факторов: от вида, возраста растения и экологических условий. Подавление синтеза хлорофилла в листьях связано с действием продуктов ана-

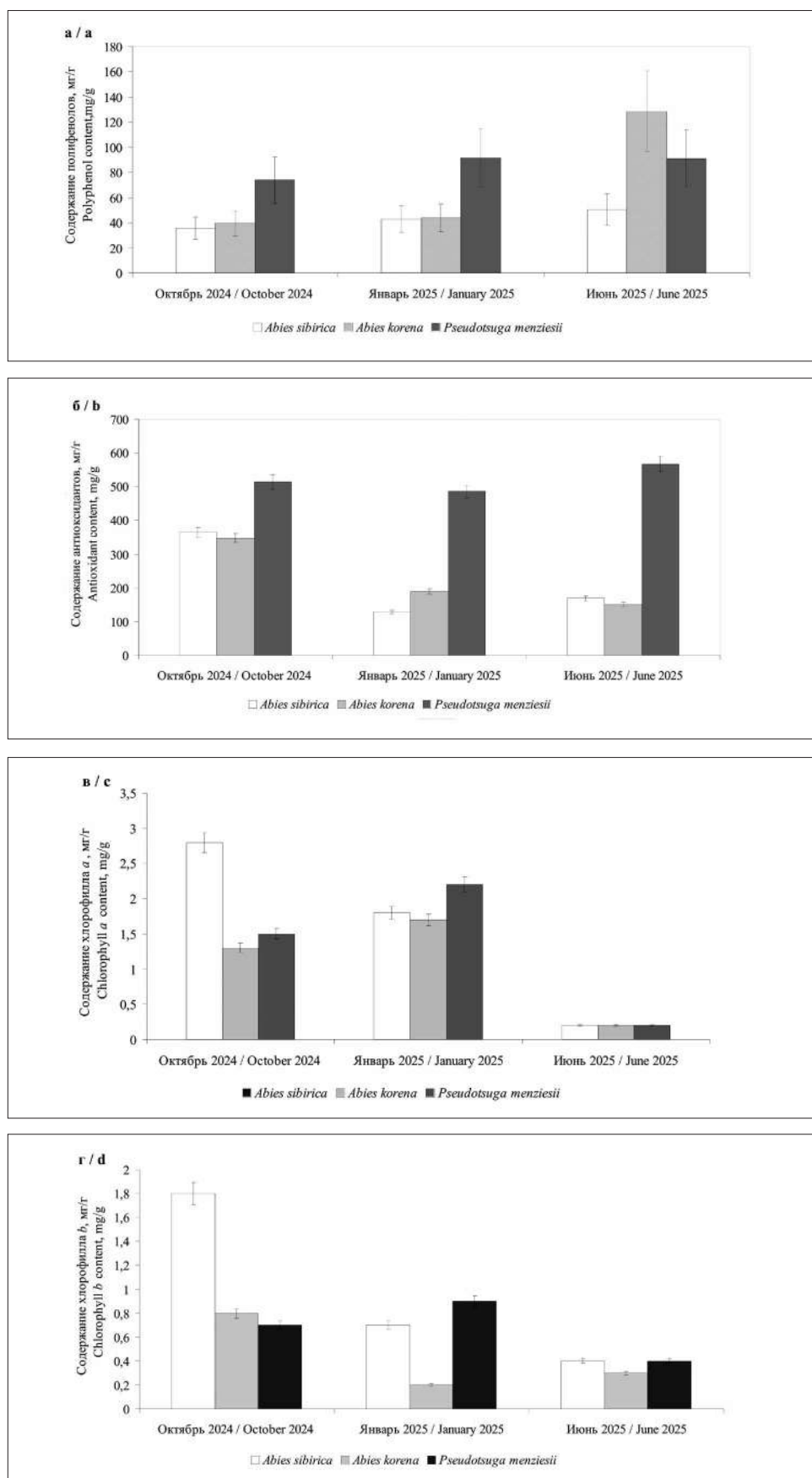


Рис. Динамика биохимических показателей в образцах хвойных растений: содержание полифенолов (а), суммы антиоксидантов (б), хлорофилла а (в), хлорофилла б (г) (мг/г, в пересчёте на сухое вещество) / **Fig.** Biochemical indicators dynamics in coniferous needles: polyphenols (a), antioxidants (b), chlorophyll a (c), chlorophyll b (d) content (mg/g, DW)

эробриоза. Перенасыщенность листьев влагой затрудняет транспирацию и соответственно доступ CO_2 к центрам карбоксилирования [17]. В работе [18] отмечена циклическая изменчивость содержания пигментов в течение года в хвое ели: основной тенденцией в динамике пигментов является сезонная цикличность, выражающаяся в возрастании их количества в середине вегетационного периода, по мере отрастания побегов, и последующем снижении в осенне-зимнее время. Низкое содержание пигментов в начале вегетационного периода (рис.) как раз связано с появлением новых побегов, что подтверждает данные, полученные в нашем исследовании.

Январские и июньские пробы хвои пихт помимо снижения содержания пигментов характеризуются и уменьшением суммы антиоксидантов, но не полифенольной природы. Содержание полифенолов даже несколько возрастает с октября 2024 г. к июню 2025 г. у данных растений. У псевдотсуги Мензиса не наблюдается достоверных отличий между сезонами. При этом по количеству полифенолов и антиоксидантов псевдотсуга Мензиса занимает ведущую позицию по сравнению с пихтами. Снижение уровня антиоксидантов может быть связано с теми же причинами, по которым падает уровень хлорофиллов.

Повышение уровня полифенолов в июне может быть связано с тем, что некоторые вещества хвойных (смоляные кислоты, флавоноиды и т. д.) могут вырабатываться, как защитный механизм при УФ-облучении в течение длинного светового дня и на действие микроорганизмов [19].

Заключение

Таким образом, в ходе сравнительного анализа были выявлены специфические различия в сезонной динамике развития эпифитной микробиоты у интродуцируемых хвойных растений по сравнению с аборигенным видом.

На количественные и структурные изменения эпифитной микробиоты помимо местных абиотических факторов оказывают влияние и биохимические особенности хвойных растений. Так, в осенний период при снижении содержания полифенольных веществ у всех трёх видов хвойных растений наблюдается тенденция роста численности эпифитных микроорганизмов. По мере снижения температуры, сокращения светового дня и колебания влажности зимой было выявлено снижение содержания хлорофиллов и суммы

антиоксидантов и повышение полифенольных веществ, что, в совокупности, сказалось и на общей численности эпифитной микробиоты хвойных. В летний период повышение уровня полифенольных соединений и снижение суммы хлорофиллов отразилось на количественном составе микроорганизмов: численность эпифитной микробиоты оказалась меньше, чем в предыдущие сезоны. Отличными были преобладающие показатели содержания полифенолов и суммы антиоксидантов у псевдотсуги Мензиса: при высоких значениях биохимических показателей результаты количественного учёта эпифитной микробиоты были сниженными во всех сезонах.

Полученные данные могут быть полезны для дальнейшего расширения ассортимента хвойных растений, пригодных для выращивания в условиях Северо-востока Европейской части России. За адаптацией интродуцируемых растений возможно наблюдать не только благодаря изменениям биохимических показателей растений, но и посредством изменения качественного и количественного микробного состава на их поверхности, поскольку смена климатических условий при интродукции может приводить к стрессу самого растения.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Оценка состояния трансформированных экосистем подзоны южной тайги, методические подходы к их биоремедиации», номер государственной регистрации в ЕГИСУ № 125021402208-5.

Литература

1. Гордеева Т.Х., Масленникова С.Н., Гажеева Т.П. Формирование микробно-растительных сообществ ризосферы в онтогенезе зерновых культур // Научный журнал КубГАУ. 2012. № 81. С. 611–620.
2. Nunan N., Daniell T.J., Singh B.K., Papert A., McNicol J.W., Prosser J.I. Links between plant and rhizoplane bacterial communities in grassland soils, characterized using molecular techniques // Appl. Environ. Microbiol. 2005. V. 71. No. 11. P. 6784–6792. doi: 10.1128/AEM.71.11.6784-6792.2005
3. Arshad R., Farooq S., Azam F. Rhizospheric bacterial diversity: Is it partly responsible for water deficiency tolerance in wheat? // Pak. J. Bot. 2006. V. 38. No. 5. P. 1751–1758.
4. Dey R., Pal K.K., Tilak K.V.B.R. Influence of soil and plant types on diversity of rhizobacteria // Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B: Biol. Sci. 2012. V. 82. P. 341–352. doi: 10.1007/s40011-012-0030-4

5. Aachath R.S., Rupawalla Z.H. Epiphytic bacteria and their uses in sustainable agriculture: a review // Curr. Agri. Res. 2025. V. 13. No. 1. P. 38–53. doi: 10.12944/CARJ.13.1.04
6. Nazar M., Ullah M.W., Wang S., Zhao J., Dong Z., Li J., Kaka N.A., Shao T. Exploring the epiphytic microbial community structure of forage crops: their adaptation and contribution to the fermentation quality of forage sorghum during ensiling // Bioengineering. 2022. V. 9. No. 9. Article No. 428. doi: 10.3390/bioengineering9090428
7. Nguyen N.H., Bruns T.D. The microbiome of *Pinus muricata* ectomycorrhizae: community assemblages, fungal species effects, and *Burkholderia* as important bacteria in multipartnered symbioses // Microb. Ecol. 2015. V. 69. P. 914–921. doi: 10.1007/s00248-015-0574-y
8. Monteiro P., Gonçalves M.F.M., Pinto G., Silva B., Martín-García J., Javier Diez J., Alves A. Three novel species of fungi associated with pine species showing needle blight-like disease symptoms // Eur. J. Plant Pathol. 2022. V. 162. P. 183–202. doi: 10.1007/s10658-021-02395-5
9. Шухин Д.И., Сурина Т.А. Разнообразие грибов-возбудителей болезней хвои сосен Приморского края // Plantae & Fungi: сб. тезисов III молодёжной всеросс. науч. конф. с междунар. участием. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2023. С. 86. doi: 10.17581/paf2023.65
10. Сенашова В.А. Болезни хвои, вызванные фитопатогенными грибами, в Средней Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. № 200. С. 275–284.
11. Домрачева Л.И., Фокина А.И., Киреева А.Р., Козачок С.С., Коротких А.И., Ковина А.Л., Трефилова Л.В. Специфика эпифитных микроорганизмов и экзометаболитов трех видов растений семейства кипарисовые // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы II Международной научно-практической конференции. Книга 2. Киров: Вятский государственный университет, 2025. С. 182–186.
12. Rautio P., Fürst A., Stefan K., Raitio H., Bartels U. Sampling and analysis of needles and leaves // Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part XII. Eberswalde: Thünen Institute of Forest Ecosystems, 2016. 19 p.
13. Бакулин М.К., Лещенко А.А., Чеботарев Е.В. Микробиология. Киров: ВятГУ, 2005. 200 с.
14. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зелёных листьев // Биохимические методы в физиологии растений / Отв. ред. О.А. Павлинова. М.: Наука, 1971. С. 154–171.
15. Фокина А.И., Скугорева С.Г., Трефилова Л.В., Даровских Л.В. Определение показателей окислительного стресса в мелisse лекарственной при действии микромицета *Fusarium culmorum* и его антагонистов // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 2. С. 77–83. doi: 10.25750/1995-4301-2022-2-077-083
16. Домрачева Л.И., Фокина А.И., Киреева А.Р., Козачок С.С., Ковина А.Л., Трефилова Л.В. Эпифитная микробиота листьев интродуцируемых хвойных и лиственных растений // Биодиагностика состояния природных и природно-техногенных систем: материалы XXII Всероссийской научно-практической конференции с международным участием. Киров: Вятский государственный университет, 2024. С. 158–163.
17. Куренкова С.В. Пигментная система культурных растений в условиях подзоны средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург: УрО РАН, 1998. 114 с.
18. Кулькова А.В., Бессчетнова Н.Н., Бессчетнов В.П. Сезонные изменения пигментного состава хвои представителей рода ель в Нижегородской области // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2021. № 235. С. 22–39. doi: 10.21266/2079-4304.2021.235.22-39
19. Sleptsov I.V., Rozhina S.M., Mikhailov V.V., Chikidov I.I. Impact of a diamond mining industry on metabolites in *Larix gmelinii* // Biochem. Syst. Ecol. 2021. V. 99. Article No. 104349. doi: 10.1016/j.bse.2021.104349

References

1. Gordeeva T.Kh., Maslennikova S.N., Gazheeva T.P. Formation of microbial-plant consortiums of the rhizosphere in ontogenesis of grain crops // Scientific Journal of KubSAU. 2012. No. 81. P. 611–620 (in Russian).
2. Nunan N., Daniell T.J., Singh B.K., Papert A., McNicol J.W., Prosser J.I. Links between plant and rhizoplane bacterial communities in grassland soils, characterized using molecular techniques // Appl. Environ. Microbiol. 2005. V. 71. No. 11. P. 6784–6792. doi: 10.1128/AEM.71.11.6784-6792.2005
3. Arshad R., Farooq S., Azam F. Rhizospheric bacterial diversity: Is it partly responsible for water deficiency tolerance in wheat? // Pak. J. Bot. 2006. V. 38. P. 1751–1758.
4. Dey R., Pal K.K., Tilak K.V.B.R. Influence of soil and plant types on diversity of rhizobacteria // Proc. Natl. Acad. Sci., India, Sect. B: Biol. Sci. 2012. V. 82. P. 341–352. doi: 10.1007/s40011-012-0030-4
5. Aachath R.S., Rupawalla Z.H. Epiphytic bacteria and their uses in sustainable agriculture: a review // Curr. Agri. Res. 2025. V. 13. No. 1. P. 38–53. doi: 10.12944/CARJ.13.1.04
6. Nazar M., Ullah M.W., Wang S., Zhao J., Dong Z., Li J., Kaka N.A., Shao T. Exploring the epiphytic microbial community structure of forage crops: their adaptation and contribution to the fermentation quality of forage sorghum during ensiling // Bioengineering. 2022. V. 9. No. 9. Article No. 428. doi: 10.3390/bioengineering9090428
7. Nguyen N.H., Bruns T.D. The microbiome of *Pinus muricata* ectomycorrhizae: community assemblages, fungal species effects, and *Burkholderia* as important bacteria in multipartnered symbioses // Microb. Ecol. 2015. V. 69. P. 914–921. doi: 10.1007/s00248-015-0574-y
8. Monteiro P., Gonçalves M.F.M., Pinto G., Silva B., Martín-García J., Javier Diez J., Alves A. Three novel species of fungi associated with pine species showing needle blight-like disease symptoms // Eur. J. Plant Pathol. 2022. V. 162. P. 183–202. doi: 10.1007/s10658-021-02395-5
9. Шухин Д.И., Сурина Т.А. Разнообразие грибов-возбудителей болезней хвои сосен Приморского края // Plantae & Fungi: сб. тезисов III молодёжной всеросс. науч. конф. с междунар. участием. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2023. С. 86. doi: 10.17581/paf2023.65
10. Сенашова В.А. Болезни хвои, вызванные фитопатогенными грибами, в Средней Сибири // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии. 2012. № 200. С. 275–284.
11. Домрачева Л.И., Фокина А.И., Киреева А.Р., Козачок С.С., Коротких А.И., Ковина А.Л., Трефилова Л.В. Специфика эпифитных микроорганизмов и экзометаболитов трех видов растений семейства кипарисовые // Экология родного края: проблемы и пути их решения: Материалы II Международной научно-практической конференции. Книга 2. Киров: Вятский государственный университет, 2025. С. 182–186.
12. Rautio P., Fürst A., Stefan K., Raitio H., Bartels U. Sampling and analysis of needles and leaves // Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part XII. Eberswalde: Thünen Institute of Forest Ecosystems, 2016. 19 p.
13. Бакулин М.К., Лещенко А.А., Чеботарев Е.В. Микробиология. Киров: ВятГУ, 2005. 200 с.
14. Шлык А.А. Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зелёных листьев // Биохимические методы в физиологии растений / Отв. ред. О.А. Павлинова. М.: Наука, 1971. С. 154–171.
15. Фокина А.И., Скугорева С.Г., Трефилова Л.В., Даровских Л.В. Определение показателей окислительного стресса в мелisse лекарственной при действии микромицета *Fusarium culmorum* и его антагонистов // Теоретическая и прикладная экология. 2022. № 2. С. 77–83. doi: 10.25750/1995-4301-2022-2-077-083
16. Домрачева Л.И., Фокина А.И., Киреева А.Р., Козачок С.С., Ковина А.Л., Трефилова Л.В. Эпифит-

cies of fungi associated with pine species showing needle blight-like disease symptoms // Eur. J. Plant Pathol. 2022. V. 162. P. 183–202. doi: 10.1007/s10658-021-02395-5

9. Shukhin D.I., Surina T.A. Diversity of fungal pathogens of pine needles in Primorsky krai // Plantae & Fungi: sbornik tezisov III molodezhnoy vserossiyskoy nauchnoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Vladivostok: BSI DVO RAN, 2023. P. 86 (in Russian). doi: 10.17581/paf2023.65

10. Senashova V.A. Needle diseases caused by phytopathogenic fungi in the Middle Siberia // Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 2012. No. 200. P. 275–284 (in Russian).

11. Domracheva L.I., Fokina A.I., Kireeva A.R., Kozachok S.S., Korotkikh A.I., Kovina A.L., Trefilova L.V. Specificity of epiphytic microorganisms and exometabolites of three Cupressaceae species // Home country ecology: problems and solutions home country ecology: problems and solutions: proceedings of the II International scientific & practical conference. Chapter 2. Kirov: Vyatka State University, 2025. P. 182–186 (in Russian).

12. Rautio P., Fürst A., Stefan K., Raitio H., Bartels U. Sampling and analysis of needles and leaves // Manual on methods and criteria for harmonized sampling, assessment, monitoring and analysis of the effects of air pollution on forests. Part XII. Eberswalde: Thünen Institute of Forest Ecosystems, 2016. 19 p.

13. Bakulin M.K., Leshchenko A.A., Chebotarev E.V. Microbiology. Kirov: Vyatka State University, 2005. 200 p. (in Russian).

14. Shlyk A.A. Determination of chlorophylls and carotenoids in extracts of green leaves // Biochemical methods in plant physiology / Ed. O. A. Pavlinova. Moskva: Nauka, 1971. P. 154–171 (in Russian).

15. Fokina A.I., Skugoreva S.G., Trefilova L.V., Darovskikh L.V. Determination of oxidative stress indicators in *Melissa officinalis* under the action of micromycete *Fusarium culmorum* and its antagonists // Theoretical and Applied Ecology. 2022. No. 2. P. 77–83 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2022-2-077-083

16. Domracheva L.I., Fokina A.I., Kireeva A.R., Kozachok S.S., Kovina A.L., Trefilova L.V. Epiphytic microbiota on leaves of introduced coniferous and deciduous plants // Biodiagnostics of natural and technogenic systems: materialy XXII Vserossiyskoy nauchno-prakticheskoy konferentsii s mezhdunarodnym uchastiem. Kirov: Vyatka State University, 2024. P. 158–163 (in Russian).

17. Kurenkova S.V. The pigment system of cultivated plants in the middle taiga subzone of the European North-east. Yekaterinburg: Ural branch of the RAS, 1998. 114 p. (in Russian).

18. Kulkova A.V., Besschetnova N.N., Besschetnov V.P. Seasonal changes in the pigment composition of needles of representatives of the genus spruce in the Nizhny Novgorod region // Izvestia Sankt-Peterburgskoj lesotekhnicheskoy akademii. 2021. V. 235. P. 22–39 (in Russian). doi: 10.21266/2079-4304.2021.235.22-39

19. Sleptsov I.V., Rozhina S.M., Mikhailov V.V., Chikidov I.I. Impact of a diamond mining industry on metabolites in *Larix gmelinii* // Biochem. Syst. Ecol. 2021. V. 99. Article No. 104349. doi: 10.1016/j.bse.2021.104349