

ХИМИЧЕСКАЯ ТЕХНОЛОГИЯ ПЕРЕРАБОТКИ РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ

УДК 579.64+581.526.42+504.054

DOI: 10.53374/1993-0135-2025-2-85-91

Хвойные бореальной зоны. 2025. Т. XLIII, № 2. С. 85–91

БАКТЕРИАЛЬНЫЙ МИКРОБИОМ ФИЛЛОСФЕРЫ ЛИСТВЕННИЦЫ СИБИРСКОЙ (*LARIX SIBIRICA* LEDEB.) В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ТЕХНОГЕННЫХ ЭМИССИЙ ПРЕДПРИЯТИЙ НОРИЛЬСКОГО ПРОМЫШЛЕННОГО РАЙОНА*

К. А. Мирошникова^{1,4}, Ю. А. Литовка^{1,2,3}, И. И. Джалолов^{2,3}, И. Н. Павлов^{2,3}

¹Федеральный исследовательский центр «Красноярский научный центр СО РАН»

Российская Федерация, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50

²Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН – обособленное подразделение

ФИЦ КНЦ СО РАН (ИЛ СО РАН)

Российская Федерация, 660036, г. Красноярск, Академгородок, 50/28

³Сибирский государственный университет науки и технологий имени академика М. Ф. Решетнева

Российская Федерация, 660037, г. Красноярск, просп. им. газеты «Красноярский рабочий», 31

⁴Сибирский федеральный университет

Российская Федерация, 660041, г. Красноярск, просп. Свободный, 82А

E-mail: mixe96@mail.ru

Аннотация. Исследовано бактериальное сообщество филлосферы лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ledeb.), произрастающей в условиях сильного техногенного загрязнения Норильского промышленного района. С применением современного метода метабаркодинга проведен анализ микробного состава хвои, что позволило идентифицировать доминирующие таксоны бактерий и оценить их роль в адаптации растений к экстремальным условиям окружающей среды. Основными доминирующими отделами бактерий в образцах хвои лиственницы оказались *Proteobacteria*, *Actinobacteriota*, *Firmicutes* и *Bacteroidota*, что согласуется с их широким распространением в различных экосистемах и их важной ролью в функционировании микробных сообществ. Среди выявленных родов наиболее распространенными были *Cutibacterium*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Corynebacterium* и *Klebsiella*.

Ключевые слова: микробиом, Арктика, Норильский промышленный район.

Conifers of the boreal area. 2025, Vol. XLIII, No. 2, P. 85–91

BACTERIAL MICROBIOME OF THE PHYLLOSPHERE OF SIBERIAN LARCH (*LARIX SIBIRICA* LEDEB.) IN THE ZONE OF INFLUENCE OF INDUSTRIAL EMISSIONS FROM THE NORILSK INDUSTRIAL REGION

К. А. Miroshnikova^{1,4}, Yu. A. Litovka^{1,2,3}, I. I. Jalolov^{2,3}, I. N. Pavlov^{2,3}

¹Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center”, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences

50, Akademgorodok St., Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

²V. N. Sukachev Institute of Forest SB RAS – a separate division of the FRC KCS SB RAS (IF SB RAS)

50/28, Akademgorodok, Krasnoyarsk, 660036, Russian Federation

³Reshetnev Siberian State University of Science and Technology

31, Krasnoyarskii rabochii prospekt, Krasnoyarsk, 660037, Russian Federation

⁴Siberian Federal University,

82A, Svobodny Ave., Krasnoyarsk, 660041, Russian Federation

E-mail: mixe96@mail.ru

Annotation. The bacterial community of the phyllosphere of Siberian larch (*Larix sibirica* Ledeb.) growing under conditions of severe technogenic pollution in the Norilsk industrial region has been studied. Using metabarcoding

* Работа выполнена в рамках государственных заданий ФИЦ КНЦ СО РАН № FWES-2025-0015 и № FWES-2024-0029. Результаты получены с использованием оборудования ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ».

methods, the microbial composition of the needles was analyzed, which made it possible to identify the dominant bacterial taxa and assess their role in the adaptation of plants to extreme environmental conditions. The main dominant bacterial phyla in the larch needle samples were Proteobacteria, Actinobacteriota, Firmicutes, and Bacteroidota, which is consistent with their widespread distribution in various ecosystems and their important role in the functioning of microbial communities. Among the identified genera, the most common were Cutibacterium, Staphylococcus, Streptococcus, Corynebacterium, and Klebsiella.

Keywords: *microbiome, Arctic, Norilsk industrial region.*

ВВЕДЕНИЕ

Микробные сообщества филлосферы отличаются высокой сложностью и включают как культивируемые, так и некультивируемые виды, образуя разнообразные группы из-за множества микросред обитания [Müller, Ruppel, 2014]. Микроорганизмы филлосферы приспособлены к экстремальным условиям, таким как перепады температуры, УФ-излучение, дефицит воды и питательных веществ, что напрямую влияет на их состав и разнообразие [Vorholt, 2012]. На эти взаимодействия также воздействуют вид растения и присутствие патогенов, которые могут менять характер отношений между микроорганизмами и растением-хозяином [Lindow, Brandl, 2003]. Исследования микробиома филлосферы пока менее многочисленны по сравнению с изучением микробиома корневой зоны, а усиление антропогенной нагрузки продолжает изменять структуру и разнообразие микрофлоры филлосферы. Микробиом филлосферы, то есть сообщество микроорганизмов, обитающих на поверхности и внутри листьев растений, может играть ключевую роль в адаптации растений к стрессовым условиям, включая техногенное загрязнение. В условиях промышленных эмиссий, микроорганизмы филлосферы могут способствовать, как повышению устойчивости растений к стрессу, так и привести к гибели растения, что делает их важным объектом исследований в контексте экологической устойчивости [Sivakumar и др., 2020; De Mandal, Jeon, 2023].

На уровне макромира, внутри микробного сообщества происходят непрерывные взаимодействия, биологические процессы одних микроорганизмов могут изменять среду, делая её более привлекательной либо, наоборот, непригодной, для существования других микробов. Микроорганизмы, сосуществующие с растениями, влияют на усвоение питательных веществ, устойчивость к засухе, выработку фитогормонов и процессы газообмена и воздухообмена. Во многих случаях эти ассоциации между растениями и микроорганизмами имеют основополагающее значение для здоровья и приспособленности растений и имеют прочную коэволюционную основу [Lyu и др., 2021]. Фундаментальный взгляд на растительно-микробные ассоциации смещается в сторону восприятия растений и их микробиомов как единого экологического целого [Cordovez и др., 2019]. Это объединение растений с сообществом микроорганизмов проявляется в том, что генетические факторы растений способствуют отбору микробиома, поддерживают структуру микробного сообщества и взаимодействуют с ним. Поскольку листья находятся в открытой среде и постоянно подвергаются микробному воздействию, для поддержания стабильного и функционального микро-

биома необходимы эффективные механизмы отбора [Xiong и др., 2021]. Исследования, посвященные изучению различных компартментов микробиома растений, показывают, что эндосфера листа испытывает наиболее сильное селективное влияние со стороны растения-хозяина [Addison и др., 2023].

Лиственничные леса являются ключевым фактором для экологического равновесия систем Заполярья, благодаря высокой биологической устойчивости и способностью расширять ареал даже в экстремальных климатических условиях [Абаимов и др., 1997; Бенькова, Бенькова, 2015; Fakhrutdinova, Benkova, Shashkin, 2017]. Однако высокие темпы изменения климата совместно с высокой техногенной нагрузкой приводят к расширению ареалов фитопатогенов, ранее не встречавшихся на этой территории [Литовка и др., 2017; Pavlov и др., 2018]. Агрессивные фитопатогенные организмы приводят к деградации лесов Арктики, значительно снижая устойчивость и выживаемость деревьев лиственницы, в том числе и за счет изменения микробиома хвои. Наша задача была выяснить какие представители бактериального сообщества характерны для лиственницы сибирской, произрастающей под влиянием техногенной нагрузки.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Для исследования микробиома лиственницы сибирской было отобрано 11 образцов хвои с деревьев, произрастающих в Норильском промышленном районе (НПР). Хвоя собиралась 1–2 августа 2018 г. с деревьев (30–50 лет) по факториальной схеме: control – фоновый уровень загрязнения воздуха и при отсутствии в древесине ствола дереворазрушающих фитопатогенных грибов (район озера Боганидское, в 50 км от г. Норильска), infected – также в условиях фонового техногенного загрязнения воздуха, но пораженные *Porodaedalea niemelaei* M. Fisch; techno – в условиях высокого техногенного загрязнения воздуха и при отсутствии в древесине ствола фитопатогенного гриба *P. niemelaei*. Наличие поражения *P. niemelaei* выявлено взятием кернов у предварительно отобранных деревьев по наличию сердцевидной гнили и выделением чистой культуры гриба. Всего в исследование было включено 11 деревьев.

Далее проводили выделение ДНК с помощью набора MACHEREY-NAGEL NucleoSpin Soil, с помощью электрофореза в 1%-ном агарозном геле проверяли качество выделенной ДНК. Амплификация проводилась с универсальными праймерами F515/R806 (GTGCCAGCMGCCGCGGTAA/ GGACTACVSGGGTA TCTAAT) на переменный участок гена 16S rRNA. Эти праймеры являются специфичными для большинства организмов бактерий и архей [Bates и др.,

2011]. ПЦР проводили в 15 мкл реакционной смеси, содержащей 0,5–1 единицу Q5® High-Fidelity DNA Polymerase (NEB, США), 5 пМ каждого прямого и обратного праймера, 10 нг ДНК-матрицы и 2 мМ каждого dNTP (Life Technologies). Все праймеры включали служебные последовательности, содержащие линкеры и штрихкоды, необходимые для секвенирования с технологией Illumina. Смесь денатурировали при 94 °C в течение 1 минуты, затем проводили 35 циклов при 94 °C в течение 30 секунд, при 50 °C в течение 30 секунд и при 72 °C в течение 30 секунд. Финальную элонгацию проводили при 72 °C в течение 3 минут. Продукты ПЦР очищали в соответствии с протоколом Illumina с использованием AMPure XP (Beckman Coulter, США). Подготовку библиотеки проводили в соответствии с Руководством по подготовке набора реагентов MiSeq (Illumina). Библиотеки секвенировали в соответствии с инструкциями производителя на приборе Illumina MiSeq с использованием набора реагентов MiSeq® Reagent Kit v3 (600 циклов) с парным считыванием концов (2×300 п.н.).

Данные секвенирования обрабатывались в RStudio с использованием пакета DADA2 [Callahan и др., 2016] версии 1.28.0. Удаление праймеров выполнялось с помощью программы cutadapt версии 1.15 [Martin, 2011], после чего из чтений удалялись неоднозначные основания (Ns). Были проанализированы профили качества, и применена фильтрация последовательностей по качеству с параметрами truncLen=c(240,240), maxN=0, maxEE=2, truncQ=2, rm.phix=TRUE, minLen=50. Последовательности были очищены от химер, и таксономия была определена с использованием метода assignTaxonomy с базой данных 16S rRNA SILVA [Quast и др., 2013] версии 138.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате секвенирования было получено 576 036 сырых последовательностей 16S рРНК (v3–v4). После фильтрации, удаления шума, объединения парных чтений и удаления химер, остались 366 733 прочтения, которые прошли фильтры, что составило более 65 % для всех образцов. С помощью алгоритмов

dada2 были получены 2826 вариантов последовательностей ампликонов, которым была назначена таксономия. Прочтения, не принадлежащие к бактериям (митохондриальные и хлоропластные), были отфильтрованы, в результате осталось 286453 последовательности, сгруппированные в 2794 варианта последовательностей ампликонов, относящихся к бактериальным таксонам (табл. 1).

Основными отделами бактерий, обнаруженными в образцах хвои лиственницы сибирской, являются Proteobacteria, Actinobacteriota, Firmicutes и Bacteroidota (рис. 1). Эти отделы широко распространены в различных экосистемах и играют важную роль в функционировании микробных сообществ. Наиболее распространенными родами были *Cutibacterium*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Corynebacterium* и *Klebsiella* (рис. 2).

Отдел Proteobacteria является одним из наиболее разнообразных и широко распространенных отделов бактерий, включающий как патогенные, так и полезные для растений микроорганизмы. Протеобактерии способны к азотфиксации, деградации органических веществ и вступают в симбиотические взаимодействия с растениями [Bruto и др., 2014; Orellana и др., 2022]. Представители родов *Klebsiella*, *Xanthomonas*, *Methylobacterium*–*Methylobacterium*, *Neisseria*, *Acinetobacter*, *Pantoea*, *Stenotrophomonas* были обнаружены в образцах хвои лиственницы (рис. 2). Наиболее распространенный род *Klebsiella* включает полезные микроорганизмы растений, которые способны усилить их устойчивость к солевому стрессу [Singh, Jha, Jha, 2015; Sapre, Gontia-Mishra, Tiwari, 2018]. Виды рода *Xanthomonas* охватывают широкий спектр фитопатогенов, которые обладают многочисленными факторами вирулентности для проявления высокого уровня фитопатогенности и механизмами приспособления к растению-хозяину [Ryan и др., 2011; Timilsina и др., 2020]. Группа *Methylobacterium*–*Methylobacterium* относится к хорошо изученным микробам филосферы, которые обладают потенциальной способностью ускорения роста и увеличения урожайности растений [Zhang и др., 2024].

Таблица 1

Количество последовательностей на каждом этапе обработки и итоговое количество вариантов последовательностей ампликонов, полученных из образцов хвои лиственницы сибирской

Образец	Количество сырых прочтений	Количество прочтений после фильтрации	%	Объединенные прочтения	%	Нехимерные прочтения	%	Количество вариантов последовательностей ампликонов
L1	77967	59236	75.98	56956	73.05	55899	71.7	376
L3	53863	39263	72.89	36957	68.61	35938	66.72	404
L4	32470	23501	72.38	22326	68.76	22119	68.12	285
L5	40731	31211	76.63	29896	73.4	29267	71.85	261
L6	48659	36768	75.56	34513	70.93	33041	67.9	355
L7	54317	41779	76.92	39175	72.12	37692	69.39	472
L8	47713	37678	78.97	33916	71.08	31350	65.71	362
L9	33653	26921	80	25289	75.15	24156	71.78	530
L10	39482	30791	77.99	28127	71.24	27473	69.58	490
L11	30228	23534	77.85	22484	74.38	22266	73.66	432
L12	26084	20060	76.91	19363	74.23	19230	73.72	318

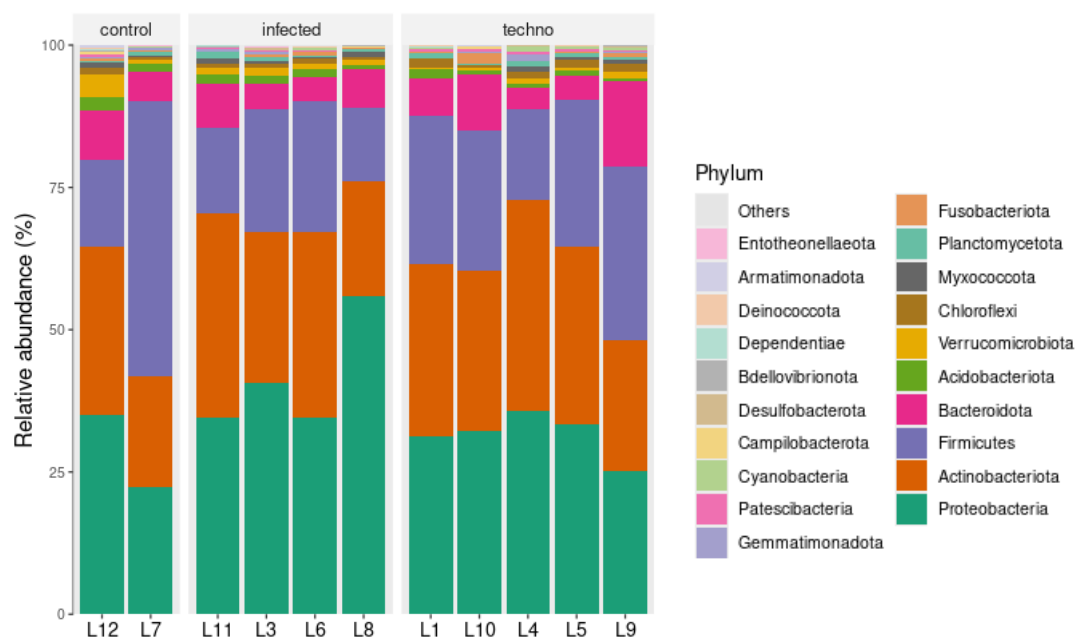


Рис. 1. Столбчатая диаграмма основных отделов бактерий, идентифицированных в образцах хвои лиственницы сибирской, произрастающей в Норильском промышленном районе

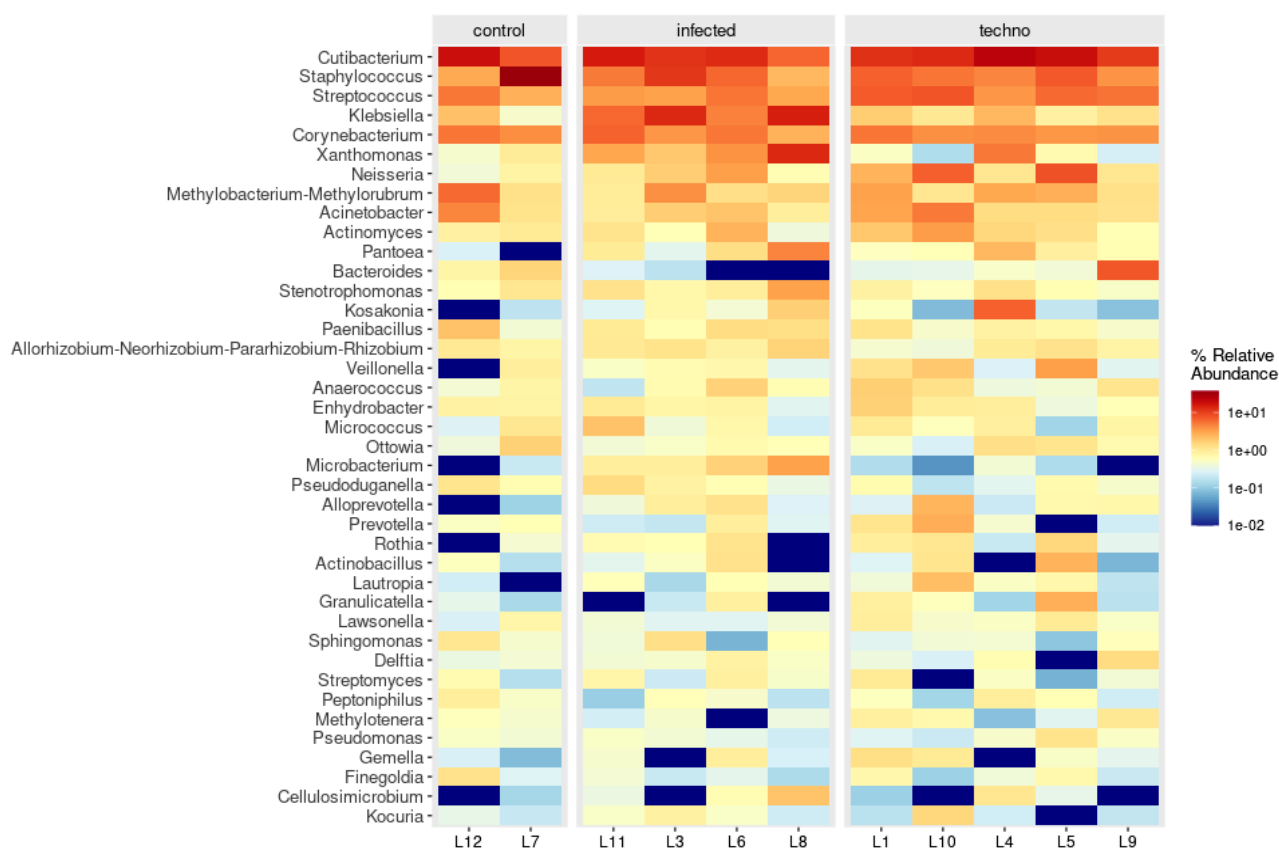


Рис. 2. Тепловая карта основных родов бактерий, идентифицированных в образцах хвои лиственницы сибирской, произрастающей в Норильском промышленном районе

Представители отдела Actinobacteriota известны своей способностью продуцировать биологически активные соединения, включая антибиотики. Они играют важную роль в минерализации сложных органических веществ, таких как целлюлоза и хитин

[Roda-Garcia, Haro-Moreno, López-Pérez, 2023]. Некоторые представители рода *Cutibacterium* были обнаружены у *Ziziphus lotus*, находящихся под подавляющим воздействием паразита *Cuscuta epithymum*, а также обнаружены как эндофиты цитрусовых

и винограда [Aleynova и др., 2022; Sinha и др., 2023; Radouane и др., 2024]. Род *Corynebacterium* включает патогенные и сапрофитные виды; некоторые представители имеют огромное промышленное значение [Hartmann и др., 2020]. Среди *Corynebacterium* существуют растительные патогены, поражающие пшеницу и кукурузу [Carlson, Vidaver, 1982].

Бактерии отдела Firmicutes характеризуются многослойной пептидогликановой клеточной стенкой и способностью образовывать эндоспоры, что делает их устойчивыми к неблагоприятным условиям окружающей среды. Они часто встречаются в почве, воде и на поверхности растений. Среди представленных родов выделяются *Staphylococcus* и *Streptococcus* (рис. 2). Хотя представители *Staphylococcus* являются известными патогенами человека и животных, было показано, что *Staphylococcus aureus* вызывал типичные симптомы бактериального заболевания у растений *A. thaliana in vitro* и в почве при искусственной инокуляции корней и листьев [Prithiviraj и др., 2005]. Среди представителей *Streptococcus* также существуют фитопатогенные бактерии, способные инфицировать живые ткани растений и вызывать различные заболевания [Kers и др., 2005; Li и др., 2019].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование микробиома хвои лиственницы сибирской методом секвенирования 16S рРНК (v3-v4) позволило выявить основные таксоны бактерий, ассоциированных с деревьями лиственницы в НПР. После обработки данных и фильтрации было получено 366 733 высококачественных последовательностей, которые были сгруппированы в 2794 варианта ампликонов, относящихся к бактериальным таксонам. Доминирующими отделами бактерий в образцах хвои лиственницы оказались Proteobacteria, Actinobacteriota, Firmicutes и Bacteroidota, что согласуется с их широким распространением в различных экосистемах и важной ролью в функционировании микробных сообществ. Среди выявленных родов наиболее распространенными были *Cutibacterium*, *Staphylococcus*, *Streptococcus*, *Corynebacterium* и *Klebsiella*. Выявленные таксоны бактерий играют важную роль в экологических взаимодействиях, включая симбиоз, патогенез и участие в биогеохимических процессах. Исследование вносит значительный вклад в изучение механизмов, обеспечивающих устойчивость лесных экосистем к антропогенным и биотическим воздействиям, а также углубляет понимание биоразнообразия и экологических функций микроорганизмов, обитающих в филлосфере хвойных растений. Полученные результаты имеют практическую ценность для разработки подходов к мониторингу и восстановлению лесных территорий, пострадавших от промышленных выбросов в экстремальных условиях Арктики.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЕ ССЫЛКИ

1. Абаимов А. П. и др. Леса Красноярского Заполярья. Наука. Новосиб. отд-ние, 1997. С. 208.

2. Бенькова В. Е., Бенькова А. В. Особенности строения древесины северных популяций сибирских видов лиственницы // Лесоведение. 2015. № 4. С. 28–36.

3. Дереворазрушающие свойства арктических штаммов *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer и *Trichoderma atroviride* Bissett / Ю. А. Литовка [и др.] // Химия растительного сырья. 2017. № 1. С. 145–150.

4. What matters most? Assessment of within-canopy factors influencing the needle microbiome of the model conifer, *Pinus radiata* / S. Addison [et al.] // Environ Microbiome. 2023. Т. 18. С. 45.

5. The Biodiversity of Grapevine Bacterial Endophytes of *Vitis amurensis* Rupr. / О. А. Aleynova [et al.] // Plants. 2022. Т. 11, № 9. С. 1128.

6. Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil / S. T. Bates [et al.] // ISME J. 2011. Т. 5, № 5. С. 908–917.

7. Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting rhizobacteria and related Proteobacteria / M. Bruto [et al.] // Sci Rep. 2014. Т. 4, № 1. С. 6261.

8. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data / B. J. Callahan [et al.] // Nat Methods. 2016. Т. 13, № 7. С. 581–583.

9. Carlson R. R., Vidaver A. K. Taxonomy of *Corynebacterium* Plant Pathogens, Including a New Pathogen of Wheat, Based on Polyacrylamide Gel Electrophoresis of Cellular Proteins† // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology. 1982. Т. 32, № 3. С. 315–326.

10. Ecology and Evolution of Plant Microbiomes / V. Cordovez [et al.] // Annu Rev Microbiol. 2019. Т. 73. С. 69–88.

11. De Mandal S., Jeon J. Phyllosphere Microbiome in Plant Health and Disease // Plants. 2023. Т. 12, № 19. С. 3481.

12. Fakhrutdinova V. V., Benkova V. E., Shashkin A. V. Variability of the tree-rings structure of Gmelin's larch at northern tree line (peninsula of Taymyr) // Siberian Journal of Forest Science. 2017. Т. 4, № 2. С. 62–69.

13. The Industrial Organism *Corynebacterium glutamicum* Requires Mycothiol as Antioxidant to Resist Against Oxidative Stress in Bioreactor Cultivations / F. S. F. Hartmann [et al.] // Antioxidants (Basel). 2020. Т. 9, № 10. С. 969.

14. A large, mobile pathogenicity island confers plant pathogenicity on *Streptomyces* species / J. A. Kers [et al.] // Molecular Microbiology. 2005. Т. 55, № 4. С. 1025–1033.

15. Li Y. и др. Virulence mechanisms of plant-pathogenic *Streptomyces* species: an updated review // Microbiology. 2019. Т. 165, № 10. С. 1025–1040.

16. Lindow S. E., Brandl M. T. Microbiology of the Phyllosphere // Appl Environ Microbiol. 2003. Т. 69, № 4. С. 1875–1883.

17. Plant Holobiont Theory: The Phytomicrobiome Plays a Central Role in Evolution and Success / D. Lyu [et al.] // Microorganisms. 2021. Т. 9, № 4. С. 675.

18. Martin M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads // EMBnet journal. 2011. Т. 17, № 1. С. 10–12.

19. Müller T., Ruppel S. Progress in cultivation-independent phyllosphere microbiology // FEMS Microbiol Ecol. 2014. Т. 87, № 1. С. 2–17.

20. Plant-growth promotion by proteobacterial strains depends on the availability of phosphorus and iron in *Arabidopsis thaliana* plants / D. Orellana [et al.] // *Front Microbiol.* 2022. T. 13. C. 1083270.

21. Pavlov I. N. [et al.] Phylogenetic Relationships, Pathogenic Traits, and Wood-Destroying Properties of *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer Isolated in the Northern Forest Limit of *Larix gmelinii* Open Woodlands in the Permafrost Area. 2018.

22. *Staphylococcus aureus* pathogenicity on *Arabidopsis thaliana* is mediated either by a direct effect of salicylic acid on the pathogen or by SA-dependent, NPR1-independent host responses / B. Prithiviraj [et al.] // *The Plant Journal.* 2005. T. 42, № 3. C. 417–432.

23. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools / C. Quast [et al.] // *Nucleic Acids Research.* 2013. T. 41. C. D590–D596.

24. Potential Plant-To-Plant Transmission: Shared Endophytic Bacterial Community Between *Ziziphus lotus* and Its Parasite *Cuscuta epithymum* / N. Radouane [et al.] // *Microb Ecol.* 2024. T. 87, № 1. C. 119.

25. Roda-Garcia J. J., Haro-Moreno J. M., López-Pérez M. Evolutionary pathways for deep-sea adaptation in marine planktonic Actinobacteriota // *Front. Microbiol.* 2023. T. 14.

26. Pathogenomics of *Xanthomonas*: understanding bacterium – plant interactions / R. P. Ryan [et al.] // *Nat Rev Microbiol.* 2011. T. 9, № 5. C. 344–355.

27. Sapre S., Gontia-Mishra I., Tiwari S. *Klebsiella* sp. confers enhanced tolerance to salinity and plant growth promotion in oat seedlings (*Avena sativa*) // *Microbiological Research.* 2018. T. 206. C. 25–32.

28. Singh R. P., Jha P., Jha P. N. The plant-growth-promoting bacterium *Klebsiella* sp. SBP-8 confers induced systemic tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) under salt stress // *Journal of Plant Physiology.* 2015. T. 184. C. 57–67.

29. Plant growth-promoting traits of culturable seed microbiome of citrus species from Purvanchal Himalaya / S. Sinha [et al.] // *Front. Plant Sci.* 2023. T. 14.

30. Phyllospheric Microbiomes: Diversity, Ecological Significance, and Biotechnological Applications / N. Sivakumar [et al.] // *Plant Microbiomes for Sustainable Agriculture.* 2020. T. 25. C. 113–172.

31. *Xanthomonas* diversity, virulence and plant–pathogen interactions / S. Timilsina [et al.] // *Nat Rev Microbiol.* 2020. T. 18, № 8. C. 415–427.

32. Vorholt J. A. Microbial life in the phyllosphere // *Nat Rev Microbiol.* 2012. T. 10, № 12. C. 828–840.

33. Host selection shapes crop microbiome assembly and network complexity / C. Xiong [et al.] // *New Phytol.* 2021. T. 229, № 2. C. 1091–1104.

34. Phosphoribosylpyrophosphate synthetase as a metabolic valve advances *Methylobacterium*/ *Methylobacterium* phyllosphere colonization and plant growth / C. Zhang [et al.] // *Nat Commun.* 2024. T. 15, № 1. C. 5969.

REFERENCES

1. Abaimov A. P. i dr. *Lesa Krasnoyarskogo Zapolyar'ya*. Nauka. Novosibirskoe otdelenie, 1997. C. 208.

2. Ben'kova V. E., Ben'kova A. V. Osobennosti stroeniya drevesiny severnykh populyacij sibirskih vidov listvennic // *Lesovedenie.* 2015. № 4. C. 28–36.

3. Litovka Yu. A. i dr. Derevorazrushayushchie svoystva arkticheskikh shtammov *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer i *Trichoderma atroviride* Bissett // *Himiya rastitel'nogo syr'ya.* 2017. № 1. S. 145–150.

4. Addison S. i dr. What matters most? Assessment of within-canopy factors influencing the needle microbiome of the model conifer, *Pinus radiata* // *Environ Microbiome.* 2023. T. 18. C. 45.

5. Aleynova O. A. i dr. The Biodiversity of Grapevine Bacterial Endophytes of *Vitis amurensis* Rupr. // *Plants.* 2022. T. 11, № 9. C. 1128.

6. Bates S. T. i dr. Examining the global distribution of dominant archaeal populations in soil // *ISME J.* 2011. T. 5, № 5. C. 908–917.

7. Bruto M. i dr. Analysis of genes contributing to plant-beneficial functions in plant growth-promoting rhizobacteria and related Proteobacteria // *Sci Rep.* 2014. T. 4, № 1. C. 6261.

8. Callahan B. J. i dr. DADA2: High-resolution sample inference from Illumina amplicon data // *Nat Methods.* 2016. T. 13, № 7. C. 581–583.

9. Carlson R. R., Vidaver A. K. Taxonomy of *Corynebacterium* Plant Pathogens, Including a New Pathogen of Wheat, Based on Polyacrylamide Gel Electrophoresis of Cellular Proteins† // *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology.* 1982. T. 32, № 3. C. 315–326.

10. Cordovez V. i dr. Ecology and Evolution of Plant Microbiomes // *Annu Rev Microbiol.* 2019. T. 73. C. 69–88.

11. De Mandal S., Jeon J. Phyllosphere Microbiome in Plant Health and Disease // *Plants.* 2023. T. 12, № 19. C. 3481.

12. Fakhrutdinova V. V., Benkova V. E., Shashkin A. V. Variability of the tree-rings structure of Gmelin's larch at northern tree line (peninsula of Taymyr) // *Siberian Journal of Forest Science.* 2017. T. 4, № 2. C. 62–69.

13. Hartmann F. S. F. и др. The Industrial Organism *Corynebacterium glutamicum* Requires Mycothiol as Antioxidant to Resist Against Oxidative Stress in Bioreactor Cultivations // *Antioxidants (Basel).* 2020. T. 9, № 10. C. 969.

14. Kers J. A. i dr. A large, mobile pathogenicity island confers plant pathogenicity on *Streptomyces* species // *Molecular Microbiology.* 2005. T. 55, № 4. C. 1025–1033.

15. Li Y. i dr. Virulence mechanisms of plant-pathogenic *Streptomyces* species: an updated review // *Microbiology.* 2019. T. 165, № 10. C. 1025–1040.

16. Lindow S. E., Brandl M. T. Microbiology of the Phyllosphere // *Appl Environ Microbiol.* 2003. T. 69, № 4. C. 1875–1883.

17. Lyu D. i dr. Plant Holobiont Theory: The Phytomicrobiome Plays a Central Role in Evolution and Success // *Microorganisms.* 2021. T. 9, № 4. C. 675.

18. Martin M. Cutadapt removes adapter sequences from high-throughput sequencing reads // *EMBnet. journal.* 2011. T. 17, № 1. C. 10–12.

19. Müller T., Ruppel S. Progress in cultivation-independent phyllosphere microbiology // *FEMS Microbiol Ecol.* 2014. T. 87, № 1. C. 2–17.

20. Orellana D. i dr. Plant-growth promotion by proteobacterial strains depends on the availability of phosphorus and iron in *Arabidopsis thaliana* plants // *Front Microbiol.* 2022. T. 13. C. 1083270.
21. Pavlov I. N. i dr. Phylogenetic Relationships, Pathogenic Traits, and Wood-Destroying Properties of *Porodaedalea niemelaei* M. Fischer Isolated in the Northern Forest Limit of *Larix gmelinii* Open Woodlands in the Permafrost Area. 2018.
22. Prithiviraj B. i dr. *Staphylococcus aureus* pathogenicity on *Arabidopsis thaliana* is mediated either by a direct effect of salicylic acid on the pathogen or by SA-dependent, NPR1-independent host responses // *The Plant Journal.* 2005. T. 42, № 3. C. 417–432.
23. Quast C. i dr. The SILVA ribosomal RNA gene database project: improved data processing and web-based tools // *Nucleic Acids Research.* 2013. T. 41. C. D590–D596.
24. Radouane N. i dr. Potential Plant-To-Plant Transmission: Shared Endophytic Bacterial Community Between *Ziziphus lotus* and Its Parasite *Cuscuta epithymum* // *Microb Ecol.* 2024. T. 87, № 1. C. 119.
25. Roda-Garcia J. J., Haro-Moreno J. M., López-Pérez M. Evolutionary pathways for deep-sea adaptation in marine planktonic Actinobacteriota // *Front. Microbiol.* 2023. T. 14.
26. Ryan R. P. i dr. Pathogenomics of *Xanthomonas*: understanding bacterium–plant interactions // *Nat Rev Microbiol.* 2011. T. 9, № 5. C. 344–355.
27. Sapre S., Gontia-Mishra I., Tiwari S. *Klebsiella* sp. confers enhanced tolerance to salinity and plant growth promotion in oat seedlings (*Avena sativa*) // *Microbiological Research.* 2018. T. 206. C. 25–32.
28. Singh R. P., Jha P., Jha P. N. The plant-growth-promoting bacterium *Klebsiella* sp. SBP-8 confers induced systemic tolerance in wheat (*Triticum aestivum*) under salt stress // *Journal of Plant Physiology.* 2015. T. 184. C. 57–67.
29. Sinha S. i dr. Plant growth-promoting traits of culturable seed microbiome of citrus species from Purvanchal Himalaya // *Front. Plant Sci.* 2023. T. 14.
30. Sivakumar N. i dr. Phyllospheric Microbiomes: Diversity, Ecological Significance, and Biotechnological Applications // *Plant Microbiomes for Sustainable Agriculture.* 2020. T. 25. C. 113–172.
31. Timilsina S. i dr. *Xanthomonas* diversity, virulence and plant – pathogen interactions // *Nat Rev Microbiol.* 2020. T. 18, № 8. C. 415–427.
32. Vorholt J. A. Microbial life in the phyllosphere // *Nat Rev Microbiol.* 2012. T. 10, № 12. C. 828–840.
33. Xiong C. i dr. Host selection shapes crop microbiome assembly and network complexity // *New Phytol.* 2021. T. 229, № 2. C. 1091–1104.
34. Zhang C. i dr. Phosphoribosylpyrophosphate synthetase as a metabolic valve advances *Methylobacterium/ Methylobacterium* phyllosphere colonization and plant growth // *Nat Commun.* 2024. T. 15, № 1. C. 5969.

© Мирошникова К. А., Литовка Ю. А.,
Джалолов И. И., Павлов И. Н., 2025

Поступила в редакцию 21.02.2025
Принята к печати 25.04.2025