

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Базовая кафедра биотехнологии

УТВЕРЖДАЮ
Заведующий кафедрой
_____ Т. Г. Волова
«____» _____ 2019 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Изучение формирования почвенных микробных сообществ под
географическими культурами *Pinus* spp. в аридных условиях

06.04.01 – Биология

06.04.01.01 – Микробиология и биотехнология

Научный руководитель	_____	профессор, д.б.н. И.Д. Гродницкая
Научный консультант	_____	с.н.с., к.б.н. В.А. Сенашова
Выпускник	_____	А.А. Чигринская
Рецензент	_____	с.н.с., к.б.н. С.Ю. Евграфова

Красноярск 2019

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. Обзор литературы.....	7
1.1 Аридные условия – проблема для озеленения	7
1.2. Характеристика лесных хвойных пород <i>Pinus</i> spp.....	8
1.3 Климатипы <i>Pinus</i> spp в географических культурах на территории Средней Сибири.....	12
1.4 Микробные сообщества в почвах искусственных лесных биогеоценозов	13
1.5 Влияние корневых выделений хвойных на микробное сообщество	15
Глава 2. Объекты и методы исследования.....	17
2.1 Характеристика района исследования	17
2.2. Объекты исследований	19
2.3. Методы изучения микробных сообществ ризосфера различных климатипов <i>Pinus</i> spp.....	20
2.3.1. Определение численности микроорганизмов классическими методами	20
2.4 Определение респирометрических микробиологических показателей методом субстрат-индуцированного дыхания	22
2.5 Изучение влияния ризосферных микроорганизмов на всхожесть семян и сохранность сеянцев хвойных	24
2.6 Определение компонентного состава летучих экзометаболитов корневой системы <i>Pinus sylvestris</i>	26
2.7 Статистическая обработка данных.....	26
Глава 3 Результаты и их обсуждение.....	28
3.1. Изучение динамики численности ризосферных микроорганизмов климатипов <i>Pinus</i> spp	28
3.2. Изучение респирометрических показателей в образцах ризосферной почвы климатипов <i>Pinus</i> spp.....	Ошибка! Закладка не определена.
3.3. Анализ вегетационного опыта	Ошибка! Закладка не определена.

3.3.1 Определение всхожести семян и сохранности сеянцев сосны обыкновенной северного и южного происхождения	Ошибка! Закладка не определена.
3.3.2 Анализ морфометрических показателей сеянцев <i>Pinus sylvestris</i> южного и северного происхождения	Ошибка! Закладка не определена.
3.4 Анализ идентифицированных летучих соединений корневой системы проростков <i>Pinus sylvestris</i>	Ошибка! Закладка не определена.
Список публикаций.....	Ошибка! Закладка не определена.
Выводы	28
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ	30
ПРИЛОЖЕНИЕ	36
ПРИЛОЖЕНИЕ А	38
ПРИЛОЖЕНИЕ Б.....	41
ПРИЛОЖЕНИЕ В	44
ПРИЛОЖЕНИЕ Г	47

ВВЕДЕНИЕ

В лесной практике географические культуры (климатические экотипы/климатипы) нужны для изучения географической изменчивости видов древесных растений. Ряд признаков и свойств климатипов является постоянным и при разведении их в других лесорастительных условиях. Однако, определенные факторы, присущие новому району разведения, оказывают определенное воздействие на рост и развитие растений. Взаимодействие наследственных свойств климатипов и условий среды определяет устойчивость и продуктивность лесных культур [1].

Географические культуры – опытные культуры древесных пород, созданные посадкой саженцев или посевом семян разного географического происхождения в однородных условиях среды или одного происхождения в различных географических районах. Географические культуры создают для изучения географической изменчивости видов древесных растений, имеющих обширный естественный ареал. Под влиянием условий среды (климата, почв, продолжительности вегетационного периода, дня и ночи и прочих факторов) у древесных пород с обширным ареалом произрастания в процессе эволюции сформировались наследственные внутривидовые категории – географические расы или климатические экотипы (климатипы). Ряд признаков и свойств климатипов могут сохраняться при разведении в других лесорастительных условиях. В то же время новая географическая среда района выращивания влияет на рост и развитие растений, изменяя время начала вегетации и ее продолжительность, энергию роста, интенсивность плодоношения [2].

Взаимодействие наследственных свойств климатипов и условий среды определяет устойчивость и продуктивность лесных культур. Насаждения, выращенные из местных семян, обычно обладают более высокой устойчивостью и продуктивностью. Однако иногда инорайонные климатипы имеют преимущество перед местными по ряду хозяйствственно ценных

признаков. Рост и состояние культур зависят не только от географического происхождения семян, но и от экологической, фенологической и индивидуальной изменчивости в пределах одного климатического района, что также учитывают при изучении климатипов [3].

Степные территории юга Красноярского края, республик Хакасии и Тыва в той или иной степени подвержены деградации земель и опустыниванию. Важнейшее значение в борьбе с этим негативным процессом имеет восстановление лесов, интродукция древесных пород, искусственное лесоразведение в тех условиях, которые отвечают требованиям древесных растений [4]. Для подобных безлесных территорий критерием оценки лесорастительных свойств почв являются выживаемость, устойчивость и долговечность лесных пород. Разные виды древесных растений могут оказывать специфическое воздействие на почвообразовательные процессы и свойства почв, формирование в них соответствующих микробоценозов, тем самым способствуя биогенности/продуктивности таких почв [5]. Интродукция видов древесных растений в данных условиях ограничивается многими лимитирующими факторами: дефицитом почвенной влаги, повышенной концентрацией легкорастворимых солей, недостатком питательных веществ, слабой биологической активностью [6], что сказывается на формировании микробных сообществ под ними. В литературе можно встретить сведения об исследованиях микробных сообществ, сформированных под разными породами взрослых древостоев. Однако исследований о формировании и функционировании микробоценозов под хвойными породами на начальных этапах их развития, особенно в аридных условиях, в литературе крайне мало.

Целью работы является изучение формирования микробных сообществ в ризосфере климатипов географических культур хвойных.

В связи с целью, были сформированы следующие задачи:

1. изучить динамику численности ризосферных микроорганизмов саженцев за первый и второй вегетационный сезоны эксперимента (2017 и 2018 гг.);
2. исследовать содержание микробной биомассы в почве и интенсивность микробного дыхания в зависимости от климатипов в течение двух вегетационных сезонов (2017 и 2018 гг.);
3. выявить наиболее типичных представителей микроорганизмов из ризосфера саженцев географических культур;
4. оценить влияние типичных ризосферных микроорганизмов климатипов на всхожесть семян и сохранность сеянцев хвойных;
5. изучить компонентный состав летучих фракций экзометаболитов корневой системы сосны обыкновенной, полученной из семян различного происхождения.

Глава 1. Обзор литературы

1.1 Аридные условия – проблема для озеленения

Деятельность человека значительно преобразовала первичные, или потенциальные ландшафты Земли. Значительные массивы земель (в прошлом степи, леса, саванны и пр.) были распаханы. Многие безлесные типы ландшафтов подверглись глубоким преобразованиям под влиянием продолжительного выпаса скота или антропогенных пожаров. Большие площади лесов вырублены, а часть первичных лесов сменилась на вторичные. Примерно 60 % суши занимают аридные (пустынные) и полурасчлененные (полупустынные) земли [7].

Аридный климат - сухой климат, в котором величина испаряемости сильно превышает количество выпадающих в течение года атмосферных осадков; характеризуется ясностью неба, высоким уровнем конденсации, препятствующим образованию облаков, большими суточными колебаниями температур [8]. Аридные земли — территории с засушливым климатом, определяющим характер почвенного и растительного покрова, которые бедны внутренними водами, осадками и формируются в условиях засушливого климата пустынь, полупустынь, сухих степей, где испаряемость влаги значительно превышает ее поступление с осадками [9].

Проблема обогащения биологических ресурсов аридных территорий, страдающих от неблагоприятных природных явлений и нерациональной хозяйственной деятельности (засухи, суховеи, эрозия, дефляция и др.) является одной из актуальных в России и в мире. В связи с промышленным и сельскохозяйственным освоением произошла глобальная деградация почвенного плодородия, снижение лесистости, истощение растительности и ухудшение среды обитания человека [10].

Засушливые регионы занимают около 1/3 суши, из них примерно 70 % в той или иной степени деградированы. Главное место в стратегии

восстановления деградированных земель занимает защитное лесоразведение. Лесомелиоративные насаждения существенно повышают лесистость территории, улучшают микроклимат, преобразуют деградированные аграрные и пастбищные угодья в более устойчивые — лесоаграрные и лесопастбищные ландшафты [11].

Опыт показывает, что ухудшение экологической обстановки и повсеместное снижение биологического разнообразия делают неотложными задачи сохранения и обогащения растительных ресурсов [12].

Вопросам подбора обоснованного ассортимента древесных растений для различных видов защитных лесных насаждений и обогащению дендрофлоры агро- и урболовандшартов до настоящего времени не уделяется должного внимания. Учитывая низкую лесистость и бедный видовой состав древесной флоры аридных территорий, установлено, что для определения оптимальной структуры и функциональных связей отдельных систем следует принимать во внимание первичную биологическую продукцию, пространственно-временное распределение популяций организмов по трофическим цепям, биоразнообразие [13].

Создание систем защитных лесных насаждений в аридном поясе России имеет свою специфику, обусловленную особенностями агролесомелиоративного фонда: рельефом, почвенно-эрзационным состоянием сельскохозяйственных угодий, лесорастительными условиями, системой земледелия, структурой посевных площадей, развитием животноводства и пр.

1.2. Характеристика лесных хвойных пород *Pinus spp.*

Хвойные растения имеют широкий ареал распространения и являются основными лесообразующими видами бореальных лесов. Можно предположить, что при потеплении климата, текущего, подтвержденного инструментальными измерениями, или прогнозного, полученного по

моделям общей циркуляции атмосферы, происходящего в первую очередь на высоких широтах, за бореальными лесами сохранится регуляторная средообразующая функция, и, прежде всего, водного режима [14].

Важнейшими объектами лесного хозяйства и зеленого строительства, выполняющими существенную агроэкологическую, эстетическую и экономическую функции являются хвойные древесные породы.

Лесные хвойные породы меньше потребляют зольных элементов, чем травянистые, что свидетельствует о возможности разведения леса на более бедных почвах по сравнению с сельскохозяйственными культурами. Это подтверждает опыт разведения леса на смытых почвах оврагов, на песках, отработанных карьерах, на заброшенных сельскохозяйственных угодьях [15].

Устойчивость растений к сложным климатическим условиям и режиму увлажнения определяются потенциальными физическими и физиологическими возможностями древесных пород, обусловленными гидрофизическими и гидрохимическими характеристиками.

Потребность во влаге различна у разных древесных пород, а у некоторых из них она изменяется в соответствии с изменениями влажности почвы - такие деревья обладают большей приспособляемостью [16].

Часть влаги, просочившейся в почву, расходуется самим лесом на физиологическое испарение деревьями воды, поступающей из почвы через корневую систему и ствол в листву. Расход солнечной энергии на растительную транспирацию составляет приблизительно в 50 раз большую величину, чем на ассимиляцию и органический синтез. Транспирация составляет очень важный, но мало изученный вопрос физиологии леса [17].

Хвойные породы обладают наибольшей экономностью испарения: ель, сосна и пихта европейская испаряют воды лишь в 4 - 7 раз больше, чем её содержится в хвое. Следовательно, хвойные породы расходуют на растительную транспирацию приблизительно в 8 - 10 раз меньше воды, нежели лиственные. Сосна — неприхотливое дерево, имеющее малую

потребность в воде, малую поверхность листовых органов в связи с самой формой хвои и ее анатомическим устройством — толстая кутикула, окруженная устьицами — все это создает благоприятные условия для испарения. С другой стороны, большая корневая поверхность, которая может благодаря своей пластичности хорошо приспособляться к тем или иным условиям влажности, в свою очередь создает благоприятные условия для прихода влаги [18].

Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.) — дерево, достигающее в лучших условиях роста высоты 30—40 м и более, и диаметром до 100 см. Крона у молодых деревьев конусовидная, позже — округлая, более широкая, а в старости даже зонтиковидная или плоская. Это зависит от характера и быстроты роста центрального осевого и боковых побегов.

Кора частей дерева различной толщины и разного цвета: в нижней части ствола она обычно толще и грубее, бороздчатая, красно-бурая, почти серая; в средней и верхней частях ствола и на крупных ветвях кроны — желтовато-красная, отслаивающаяся тонкими пластинками, почти гладкая, тонкая; на молодых деревцах и на тонких ветвях — серо-зеленая. Толщина коры достигает 10—12% диаметра ствола [14].

Молодые побеги голые, с бурьими чешуйчатыми листочками, зеленовато-серые. Почки красновато-бурые, удлиненно-яйцевидные, остроконечные, длиной 6—12 мм, в большинстве смолистые, расположены на конце побегов мутовчато вокруг конечной почки, иногда почки появляются на побегах сбоку, но ветвей не образуют.

Хвоя сизо-зеленая, сверху выпуклая, снизу плоская, жесткая, остроконечная, длиной до 8 см и шириной до 2 мм. Продолжительность жизни хвои 2—3 года [15].

Сосна обыкновенная является быстрорастущей породой. Максимальный прирост в высоту на лучших почвах наступает в возрасте 15—20 лет, на худших — в 25 лет. В возрасте 40—50 лет прирост в высоту

замедляется, а затем и вовсе прекращается. По диаметру же дерево прирастает в течение всей жизни. Сосна доживает до 300—350 лет, редко до 400 лет и более [14].

К климату сосна обыкновенная нетребовательна. Способна переносить сильные засухи и высокую засушливость воздуха и почвы. Совершенно не страдает от поздних весенних заморозков и может поселяться на открытых пространствах первой. К почвенному плодородию также нетребовательна. Она довольно успешно растет на бедных и сухих песчаных почвах, на каменистых породах в горах, на меловых отложениях и торфяно-болотных почвах. Но лучше развивается на свежих супесчаных и легкосуглинистых почвах, а также на деградированных черноземах [17].

Сосна кедровая сибирская (*Pinus sibirica* Du Tour, сибирский кедр) - вечнозелёное дерево, достигающее 35-44 м в высоту и 2 м в диаметре ствола. Максимальная продолжительность жизни — 500 (по некоторым данным 800—850) лет [16]

Отличается густой, часто многовершинной кроной с толстыми сучьями. Ствол прямой, ровный буро-серый, у старых деревьев образует трещиноватую чешуйчатую кору. Ветвление мутовчатое. Побеги последнего года коричневые, покрыты длинными рыжими волосками.

Хвоя на укороченных побегах тёмно-зелёная с сизым налётом, длиной 6—14 см, мягкая, в разрезе трёхгранная, слегка зазубренная, растёт пучками, по пять хвоинок в пучке [18].

В молодом возрасте деревья растут медленно, значительно уступая по скорости роста другим хвойным и лиственным породам.

Экологического оптимума достигает на мощных, хорошо дренированных плодородных почвах в условиях достаточной влажности воздуха и теплообеспеченности [19].

Кедр сибирский предпочитает супесчаные и суглинистые, достаточно увлажненные, но хорошо дренированные плодородные почвы. На сухих

песчаных и болотистых почвах растет плохо. Корневая система кедра отличается аэробностью, поэтому для нормального функционирования его корневой системы требуются достаточно аэрируемые почвы [18].

Таким образом, сосна является хвойным ксерофитом. Исследования показали, что там, где грунтовые воды удалены от поверхности, сосна развивает небольшой стержневой корень, но сильно развитую поверхностно стелющуюся систему, приуроченную к использованию атмосферной влаги [19].

1.3 Климатипы *Pinus spp* в географических культурах на территории Средней Сибири

Интенсивная эксплуатация сосновых лесов, многочисленные лесные пожары, массовые поражения грибными патогенами и вредителями приводят к значительному сокращению лесопокрытой площади, исчезновению ценных популяций, снижению биоразнообразия видов, особенно в лесах Сибири. Поэтому географические культуры, представляющие собой генетические коллекции, имеют существенное значение в решении проблемы сохранения и изучения биоразнообразия древесных растений, в частности сосны обыкновенной, как одного из ценных лесообразователей. Результаты исследований географических объектов имеют практическое значение в решении проблем лесовосстановления, как основание для отбора перспективных климатипов и районирования переброски семян с целью создания высокопродуктивных устойчивых насаждений в конкретных условиях [20].

Географические культуры сосны обыкновенной, созданные в Богучанском лесничестве Красноярского края, уникальны по представительству и методике создания [21, 22, 23, 24]. С увеличением возраста географических культур объективность отбора перспективных климатипов для использования их в лесоразведении на территории региона

возрастает. Правильный выбор климатипа для выращивания в конкретных лесорастительных условиях позволяет повысить продуктивность культур и плантаций на 20–30 % [25].

1.4 Микробные сообщества в почвах искусственных лесных биогеоценозов

Лесной биогеоценоз - сложная многокомпонентная система, включающая в себя различные элементы природных явлений - атмосферу, горную породу, растительность, животный мир и комплекс микроорганизмов, почву и гидрологические условия [26]. Оценка взаимодействия отдельных составляющих лесного биогеоценоза, а также их влияние на его общую организацию необходима для правильного понимания строения и функционирования биогеоценотических систем [27].

Все компоненты биогеоценоза взаимосвязаны и зависимы, однако степень их взаимодействия и взаимовлияния неодинакова. Среди живых компонентов биогеоценоза наиболее автономны зеленые растения и хемотрофные микроорганизмы. Остальная биота целиком зависит от состава, строения и продуктивности растительного компонента биогеоценоза, а также от тех режимов физической среды, которые создаются растительностью внутри биогеоценотических систем [28].

Для микроорганизмов почва выступает как сложная гетерогенная система микросред с резко различающимися условиями обитания в каждом отдельном микролокусе [29]. Так, микроорганизмы, обитающие на поверхности почвенных агрегатов и внутри них, развиваются в совершенно разных условиях по доступности питательных веществ, кислорода, влажности, температуры, pH и др. В результате этого, почва содержит огромное количество и биоразнообразие микроорганизмов, которые и обуславливают протекание ряда почвообразовательных процессов [30]. Кроме того, микроорганизмы являются необходимым звеном в круговороте

всех биогенных элементов, участвующих в почвообразовании и в поддержании почвенного плодородия [31].

Состав и количество микроорганизмов почвы зависит от многих факторов: влажности, температуры, от характера и количества питательных веществ, кислотности и др. Плодородные почвы с большим количеством органических веществ содержат значительно большее число микроорганизмов, чем глинистые почвы или почвы пустынь. [32] Распределение микробов в почве также неравномерно. Верхний слой (1,0–2,0 см) содержит меньше микроорганизмов, так как они быстро отмирают под действием прямых солнечных лучей и высушивания. Слой, глубиной 5-20 см, наиболее заселен разнообразными микроорганизмами, под влиянием которых в нем протекают различные биохимические процессы. С глубиной количество микробов постепенно снижается в связи с уменьшением питательных веществ, концентрации кислорода, изменением рН и окислительно-восстановительных условий, и в связи с этим, изменяется доступность для микроорганизмов ряда биогенных элементов [33].

Микрофлора почвы чрезвычайно разнообразна в видовом отношении. В ней встречаются различные физиологические группы микроорганизмов: сапротрофные, олиготрофные, нитрифицирующие, азотфиксированные, денитрифицирующие, целлюлозоразрушающие, бродильные, сульфат- и железовосстанавливающие бактерии и др. Среди них могут быть аэробные и анаэробные микроорганизмы, спорообразующие и неспорообразующие, пигментированные и непигментированные, гигрофильные и ксерофильные и т.д. Кроме того, в почве содержатся разнообразные грибы, простейшие, водоросли, вирусы [34, 35].

Почвенные микроорганизмы принимают активное участие в гетеротрофном цикле биологического круговорота, а также участвуют в регуляции автотрофного цикла и способствуют взаимодействию многих структурных компонентов биогеоценоза [36].

В свою очередь микроорганизмы продуктами своего метаболизма оказывают непосредственное влияние на рост растений: одни стимулируют, другие угнетают. В процессе жизнедеятельности бактерии выделяют различные биологически активные вещества: биотин, тиамин, рибофлавин, ауксины, витамины группы В и др., которые усваиваются растениями. Микроорганизмы почвы способны утилизировать вредные для роста растений соединения, выделяющиеся в процессе жизнедеятельности самих растений и некоторых микробов [37].

Содержание микроорганизмов в лесных почвах изменяется в разные периоды года. Максимум развития микрофлоры наблюдается весной, когда почва обогащена выщелоченным из подстилки продуктами распада. Изменения в соотношении эколого-трофических групп микроорганизмов в течение вегетационного периода свидетельствуют о сукцессионных различиях в микробиологических процессах под лиственными и хвойными насаждениями [38].

Изучение роли почвенных микроорганизмов в трансформации органического вещества лесных биогеоценозов имеет огромное значение для понимания круговорота веществ в целом. Численность и биомасса почвенных микроорганизмов, а также продолжительность активного периода широко варьирует в разных зонах и типах биогеоценозов [39].

1.5 Влияние корневых выделений хвойных на микробное сообщество

Ризосфера — узкий участок почвы, прилегающий к корням растения и попадающий под непосредственное действие корневых выделений и почвенных микроорганизмов [40]. Населяющие ризосферу микроорганизмы образуют с корневой системой растений прочные ассоциации и формируют специфические ризосферные сообщества [41]. В настоящее время различают прямое и опосредованное влияние ризобактерий на рост и развитие растений [42]. К прямому воздействию относят ассоциативную азотфиксацию,

образование ростстимулирующих веществ, обеспечение легкоусвояемыми формами железа, фосфора и/или поглощение их из почвы и доставку в растения, формирование специфических трофических связей, уменьшение уровня этилена. К непрямым способам относят предотвращение или уменьшение роста фитопатогенных почвенных микроорганизмов за счет выделения бактерицидных и антифунгальных метаболитов.

Корневые экзометаболиты – важный экологический фактор в жизнедеятельности растений. В образуемом эктосимбиозе они являются субстратом и факторами роста некоторых групп микробных сообществ, выполняющих роль антифитопатогенов, утилизаторов нежелательных продуктов метаболизма растений, регуляторов общей концентрации микроорганизмов в почве, регуляторов подвижности и кругооборота минеральных веществ в агроэкосистеме. Это проявляется в улучшении минерального питания растений, интенсификации партнерства хозяина с доминантным симбионтом за счет локальной продукции фитогормонов; в поддержании в почве пула потенциальных микросимбионтов при высвобождении спор доминантного симбионта и, наконец, прямой защите растений от фитопатогенов [43, 44].

Компонентный состав корневых экзометаболитов растений, в частности хвойных, достаточно разнообразен и включает соединения, синтезируемые как непосредственно корнями (аминокислоты, органические кислоты и ферменты), так и поступающие из надземной части (углеводы) [45]. Также корневая система представителей рода *Pinus*, выделяет различные терпены, что характерно для хвойных в целом [46]. Многие терпеновые соединения обладают защитными свойствами по отношению к фитофагам [47]. В литературе приводятся данные, что при состоянии стресса в тканях хвойных резко изменяется отношение α -пинена к β -пинену. Моно- и сесквитерпенам часто приписывают роль аллелопатического фактора во взаимоотношениях растений. Этому есть экспериментальные доказательства:

установлено, что монотерпены, в частности лимонен, могут являться ингибиторами роста [48]. Учитывая фитонцидные свойства терпенов, можно предполагать, что их компонентный состав является одним из факторов, регулирующих структуру и численность ризосферного микробоценоза.

Глава 2. Объекты и методы исследования

2.1 Характеристика района исследования

Территориально посадки климатипов (участок «Вузовский», ОЭП «Ширинский» ФИЦ КНЦ СО РАН) расположены в Ширинском районе Республики Хакасия и относятся к Ширинской сухой озерно-котловинной степи.

Район исследования расположен в северной части республики Хакасия, граничит с Орджоникидзевским районом на севере, с Боградским - на востоке и юго-востоке, с Усть-Абаканским - на юге, с Кемеровской областью по хребтам Кузнецкого Алатау - на западе и юго-западе, с Красноярским краем по р. Енисей - на северо-востоке. Протяжённость границ района около 370 км.

По характеру рельефа выделяют:

1. Чебаково-Балахтинскую (Северо-Минусинскую) впадину в восточной части района, где преобладает холмисто-куэстовый рельеф в предгорной части, где особенно выделяются немногочисленные горы Сундуки, Чалпан и др., а также озёрно-котловинные степи и равнинные степи. Практически все солёные и солоноватые озера располагаются в пределах впадины, ограниченной на юге Батенёвским кряжем [49].

2. Восточный склон горной системы Кузнецкого Алатау, который служит водоразделом бассейнов рек Обь и Енисей, где преобладают высоко-, средне- и низкогорные формы рельефа, занимающие около половины территории района. Характерна асимметрия рельефа с резко сдвинутым к

западу главным водоразделом и понижением высот к северу. Самым восточным отрогом массива является Батенёвский кряж. Максимальные высотные отметки имеют горы Пухтасхыл (1820 м), Унгур (1588 м), Изых (1445 м), Кошкулак (1317 м) [50].

Большие температурные контрасты в сезонном и суточном ходе, жаркое лето и продолжительная малоснежная зима определяют климат района как резко континентальный. Исследователи отмечают влияние азиатского барометрического максимума в зимнее время, а в летний период — северного сибирского максимума. Горные системы преграждают перенос воздушных масс с запада на восток. Наименьшее среднее годовое количество осадков (около 250 мм) выпадает в области, примыкающей к предгорьям Кузнецкого Алатау. До 80-90 % от общего количества осадков выпадает с апреля по октябрь в виде ливневых дождей, в зимние месяцы выпадает до 10 % осадков. Снег в степных районах покрывает землю не полностью, что приводит к интенсивному промерзанию грунтов и морозобойному выветриванию. Различия климатических показателей, обусловленные вертикальной дифференциацией ландшафтов, изменяющихся от горных тундр в высокогорном поясе, до сухих степей на днищах котловин, обуславливают разнообразие природных зон района [51].

Плантация климатипов заложена на склоне западной экспозиции, на участке бывшей пашни¹. Микрорельеф выражен слабо, чередуются блюдцеобразные микрозападины и потяжины. При этом саженцы климатипов «сосна – Усть-Кут», «кедр сибирский – Монголия», «кедр сибирский – Байкал», «сосна – Богучаны I», высажены в блюдцеобразной западине у подножия склона, а саженцы климатипа сосна «Пудож» высажены – на верхней части склона. Контрольный участок заложен на расположенной верхней части склона западной экспозиции. В генетическом аспекте почвы под посадками и на контролльном участке являются

¹ Характеристика почв участка представлена д.б.н. О.А. Сорокиной

генетически однородными (агрозем аккумулятивно-карбонатный, темный маломощный легкосуглинистый на лессовидном карбонатном суглинке) и различаются мощностью гумусового горизонта (от маломощного до среднемощного).

2.2. Объекты исследований

В мае 2017 г. сотрудниками лабораторий генетики и лесной селекции и микробиологии и экологической биотехнологии была заложена плантация географических культур *Pinus* spp., включающая в себя климатипы сосны обыкновенной и сосны сибирской в Ширинской степи.

Объектами исследования являлись ризосферные микробные сообщества, развивающиеся под различными климатипами *Pinus* spp.

Материал исследования был представлен ризосферной почвой саженцев климатипов, отобранный на глубине 5 – 10 см (таблица 1). В качестве контроля исследовали состав микробного сообщества в целинном (нераспаханном) участке почвы, расположенном рядом с посадками. Ризосферную почву отбирали с каждого опытного участка в нескольких местах, формируя смешанный образец по каждому варианту [52].

Таблица 1 – Время отбора образцов ризосферной почвы под посадками климатипов *Pinus* spp.

Год	Декада и месяц	Фенологическая фаза развития растения
2017	I декада мая	—*
	I декада июля	летняя вегетация
	III декада сентября	осеннее расцвечивание листвы
2018	III декада мая	распускание почек
	I декада июля	летняя вегетация
	III декада сентября	осеннее расцвечивание листвы

*Нулевая точка эксперимента

Исследовали следующие климатипы *Pinus* spp.:

1. *Pinus sibirica* - сосна кедровая сибирская (далее кедр, кедр сибирский) – «Монгольский» (КМ), «Байкальский» (КБ);
2. *Pinus sylvestris* - сосна обыкновенная – "Усть-кут" (СУ), "Богучаны" (СБ), "Пудож" (СП) (таблица 2).

2.3. Методы изучения микробных сообществ ризосферы различных климатипов *Pinus* spp.

2.3.1. Определение численности микроорганизмов классическими методами

Для определения микробных сообществ ризосферы климатипов *Pinus* spp. навеску ризосферной почвы 10 г помещали в колбу со 100 мл стерильной воды и встряхивали на качалке в течение 20 минут. После отстаивания суспензии готовили рабочее разведение (10^3) и производили посев на плотные питательные среды (таблица 3) [53].

Культивирование осуществляли при температуре 25°C. Выросшие колонии учитывали на 3-5 сутки. Микроскопирование выполняли на микроскопе АУ-26 ЛОМО при увеличении x 1350. Проводили количественный учет колоний неспоровых и споровых бактериальных форм (в том числе актиномицетов), дрожжей, мицелиальных грибов. С помощью метода Грегерсена устанавливали грампринадлежность бактерий [54].

Коэффициент микробиологической минерализации рассчитывали, как отношение численности микроорганизмов, выросших на КАА, к численности микроорганизмов на МПА:

$$K_{\min} = \text{КАА}/\text{МПА}$$

Данный коэффициент характеризует процесс микробиологической минерализации органического вещества: переход в доступную форму основных элементов минерального питания растений.

Коэффициент олиготрофности рассчитывали, как отношение численности микроорганизмов, выросших на ПА, к численности микроорганизмов на МПА:

$$K_{\text{олиг}} = \text{ПА}/\text{МПА}$$

Данный показатель характеризует способность микробного сообщества ассимилировать из рассеянного состояния элементы питания. Чем выше его значение, тем к более бедным условиям питания приспособлены почвенные микроорганизмы и, наоборот.

Таблица 3 – Питательные среды для выделения микроорганизмов

Название питательной среды	Таксономические/ЭКТГ группы микроорганизмов
Сусло агар (СА)	Мицелиальные и дрожжевые формы грибов (гидролитики)
Мясо-пептонный агар (МПА)	Все формы бактерий (споровые, неспоровые), актинобактерии (гидролитики).
Крахмало-аммиачный агар (КАА)	Актинобактерии (копиотрофы).
Эшби (Э)	Бактерии и грибы (олигонитрофильные и азотфиксирующие) (олиготрофы)
Почвенный агар (ПА)	бактерии, и грибы (олиготрофы)

Общую (суммарную) численность микроорганизмов (ОЧМ) определяли по формуле:

$$\text{ОЧМ} = \text{МПА} + \text{Эшби} + \text{ПА} + \text{СА} + \text{КАА}$$

Это количественный показатель, отражающий суммарное содержание в почве микроорганизмов, без разделения их на подгруппы.

Число колониеобразующих единиц (КОЕ) высчитывали по формуле [55]

$$M = \frac{a * 10^n}{V}$$

где M - количество клеток в 1 мл;

a – среднее число колоний, выросшее при высеве из данного разведения;

10^n – коэффициент разведения;

V – объем суспензии (мл), взятый для посева.

Данные количественного учета микроорганизмов пересчитывались на 1 г сухой почвы.

При определении влажности почвы использовали стандартные методы [55]. Навеску почвы – 5 г. помещали в сушильный шкаф, предварительно измерив вес алюминиевого стаканчика. Почва подвергалась высушиванию в течение 5 суток при температуре 105°C. После чего влажность почвы определялась по формуле:

$$A = \frac{b - c}{c - a} * 100\%$$

где A – полевая влажность почвы, %;

a – масса пустого стаканчика, г;

b – масса стаканчика с влажной почвой, г;

c – масса стаканчика с абсолютно-сухой почвой, г.

2.4 Определение респирометрических микробиологических показателей методом субстрат-индуцированного дыхания

В почвенных образцах исследовали респирометрические микробиологические показатели методом субстрат-индуцированного дыхания (СИД). Содержание углерода микробной биомассы, оцененное

методом субстрат индуцированного дыхания, рассматривается как индекс качества почвы. Метод субстрат-индуцированного дыхания (СИД) [56] основан на измерении первоначального максимального выделения CO_2 из почвы, обогащенной глюкозой, и предполагает соблюдение условий, связанных с количеством внесенной в почву глюкозы, температурой прединкубации (до внесения глюкозы) и инкубации (после внесения глюкозы) исследуемого образца. Концентрация глюкозы, обеспечивающая наибольший первоначальный отклик почвенного микробного сообщества в виде образовавшегося CO_2 , определяется экспериментально для каждого типа почвы. Микробная биомасса является индикатором процессов накопления и минерализации органического вещества.

Оценку дыхательной активности почв определяли газохроматографическим методом (хроматограф Agilent Technologies 6890 N Network GC, USA) (Центр коллективного пользования Института леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, г. Красноярск), снабженного пламенно-ионизационным детектором и метанатором (Hewlet-Packard, США). Во время анализа использовали колонку Supelco 10182004 из нержавеющей стали с внутренним диаметром 3.175 мм и длиной 1828.8 мм. Адсорбент – 80/100 Porapak Q.

Субстрат-индуцированное дыхание (СИД) почвы оценивали по скорости начального максимального дыхания микроорганизмов после добавления в почву глюкозы. В стеклянные флаконы (250 мл) помещали 2 г почвы (60% полной влагоемкости) и добавляли 0.1 мл глюкозо-минеральной смеси - ГМС (мг / мл: глюкоза -200, K_2HPO_4 - 20, $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ – 20). Конечная концентрация глюкозы в почве – 10 мг / г. Флаконы герметично закрывали пробками, фиксировали время и инкубировали при 25°C. Время инкубации почвы для замеров на хроматографе Agilent составляло 3 ч. После инкубации пробу воздуха из флакона (1 мл) отбирали шприцем и вводили в газовый хроматограф. Скорость СИД выражали в мкг С- CO_2 / г почвы в час и мкл CO_2 .

/ г почвы / ч., и определяли по разности концентраций CO₂ в начале и в конце инкубации.

Углерод микробной биомассы C_{мик} (или микробную биомассу, МБ) (МБ= C_{мик}) определяли путем пересчета скорости СИД по формуле [56, 57]

$$\text{МБ (мкг С / г почвы)} = 50.04 \times \text{СИД (мкг С-СO}_2 \text{/ г почвы / ч)}$$

Базальное (фоновое) дыхание (БД) почвы измеряли по скорости выделения CO₂ почвой за 24 ч ее инкубации при 25°C.

Скорость продуцирования CO₂ определяли по разности концентраций CO₂ в начале и в конце инкубации, как описано для определения СИД, только вместо внесения раствора ГМС в почву, вносили воду. Интенсивность базального дыхания выражали в мкг С-СO₂ / г почвы / ч.

Микробный метаболический коэффициент, или удельное дыхание микробной биомассы (*qCO₂*), рассчитывали, как отношение скорости базального дыхания к микробной биомассе [57, 58]

$$\text{БД / МБ} = q\text{CO}_2 \text{ (мкг С-СO}_2 \text{/ мг C}_{\text{мик}} \text{/ ч}).$$

2.5 Изучение влияния ризосферных микроорганизмов на всхожесть семян и сохранность сеянцев хвойных

Для изучения влияния ризосферных микроорганизмов, типичных для изучаемых климатипов, на прорастание семян *Pinus sylvestris* и сохранность всходов, использовали семена северного (Богучанское лесничество) и южного происхождения (Ширинское лесничество), провели вегетационный опыт. Предварительно из ризосферной почвы были выделены изоляты бактерий и грибов, наиболее часто встречающиеся при микробиологических учетах. Определение рода микроорганизмов проводили по морфологическим признакам [55, 58]. Для приготовления суспензий применяли стандарт титры БАК10 10⁹.

Семена сосны, предназначенные для опыта, замачивали в 0,025% растворе фунгицида (флудиоксонила) в течение часа, затем – в полученных

сусpenзиях на то же время. Контрольными вариантами являлись семена сосны, замоченные в стерильной воде (К1) и семена, прошедшие пропарку фунгицидом, но не обработанные сусpenзией микроорганизмов (К2). Варианты обработки семян представлены в таблице 4.

Таблица 4 – Варианты обработки семян сосны

Шифр	Описание варианта
<i>K1</i>	Контроль (без обработки фунгицидом)
<i>K2</i>	Контроль (с обработкой фунгицидом)
<i>M1</i>	<i>Mortierella</i> Coem. – «ватный» тип колоний
<i>M2</i>	<i>Mortierella</i> Coem. – «зубчатый» тип колоний
<i>M3</i>	<i>Mortierella</i> Coem. – «широколопастной» тип колоний
<i>Gr-3</i>	Грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета
<i>Gr+Ж</i>	Грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета
<i>Gr-Ч</i>	Грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета
<i>B1</i>	<i>Bacillus mycoides</i>
<i>B2</i>	<i>Bacillus mesentericus</i>
<i>B3</i>	<i>Bacillus</i> sp.
<i>Gr+O</i>	Грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета
<i>S</i>	<i>Streptomyces</i> sp.

Семена сосны обыкновенной высевали в контейнеры на универсальный почвенный грунт в шести повторностях. Контейнеры выдерживали при комнатной температуре (26°C). Учет грунтовой всхожести проводили на 28 сутки. Повторный учет для определения сохранности сеянцев проводили на 56 сутки от начала эксперимента.

У сохранившихся к концу опыта сеянцев сосны проведены морфометрические измерения по следующим параметрам: длине корневой системы, стволика и мутовки.

2.6 Определение компонентного состава летучих экзометаболитов корневой системы *Pinus sylvestris*

Качественное определение компонентного состава экзометаболитов корневой системы проростков сосны обыновенной, полученных из семян северного (Богучанское лесничество) и южного (Ширинское лесничество) происхождения выполняли на хромато-масс-спектрометре «Agilent 5975C-7890A» фирмы Agilent (США) с использованием автоматического пробоотборника для жидких образцов Agilent 7683. Применили 30-метровую кварцевую колонку HP-5 (сополимер 5%-дифенил-95%-диметилсилоксан) с внутренним диаметром 0,25 мм. Газ-носитель – гелий с постоянным потоком 1,1 мл/мин. Температура колонки: начальный изотермический участок 50°C (2 мин.), подъем температуры со скоростью 4°C /мин от 50 до 200°C (0 мин.), 10°C /мин до 220°C (10 мин). Объем вводимой пробы 0,2 мкл.

Температура испарителя – 280°C, температура ионизационной камеры – 170°C, энергия ионизации – 70 эВ.

Идентификацию компонентов проводили методом сравнения, по наличию и соотношению характеристических ионов-фрагментов с использованием базы данных стандартных образцов из масс-спектральной библиотеки «NIST05a. L» и значениям линейных индексов удерживания, используя программу обработки данных AMDIS (The Automated Mass Spectral Deconvolution and Identification System).

Хроматографические измерения выполнены в Красноярском региональном центре коллективного пользования ФИЦ КНЦ СО РАН.

2.7 Статистическая обработка данных

При обработке результатов использовали стандартные биометрические подходы [55] и программу Microsoft Excel 10. Достоверность полученных результатов оценивали с помощью критерия Стьюдента (t_{st}) при уровне

значимости $p = 0,05$. Экспериментальное значение критерия Стьюдента находили по формуле

$$t = \left| \frac{M_1 - M_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \right|,$$

где t – экспериментальное значение Стьюдента

M_1 – средняя арифметическая 1-го вариационного ряда

M_2 – средняя арифметическая 2-го вариационного ряда

m_1 – ошибка репрезентативности 1-го вариационного ряда

m_2 – ошибка репрезентативности 2-го вариационного ряда [59]

Ошибка среднего арифметического рассчитывалась по формуле [59]:

$$m = \sqrt{\frac{\sum(x_i - \bar{x})^2}{n-1}}$$

где x_i – значение отдельного варианта выборки;

n – количество исследуемых вариантов;

\bar{x} – среднее арифметическое

При сравнении выборок с различной повторностью (морфометрический анализ сеянцев) число степени свободы находили по формуле

$$f = (n_1 + n_2) - 2$$

где f – число степеней свободы

n_1 – количество 1-го вариационного ряда

n_2 – количество 2-го вариационного ряда [59] (приложение А).

Табличные значения f были взяты из интернет источника [60].

Глава 3 Результаты и их обсуждение

3.1. Изучение динамики численности ризосферных микроорганизмов климатипов *Pinus spp*

Результаты микробиологических посевов выявили преобладание неспоровых бактерий во всех вариантах, их доля колебалась от 44,37 («Сосна «Усть-Кут», 2018 г.) до 82,69 % («Кедр «Байкал», 2017 г.). Содоминантами выступали актиномицеты. Самой малочисленной группой были грибы, (преимущественно микромицеты, дрожжевые формы были отмечены только в варианте «Сосна «Богучаны»), среди которых наиболее часто встречались зигомицетовые (*Zygomycota MOREAU*), в частности род *Mortierella* Соем (рисунок 1), являющиеся классическими сапротрофами, активно участвующие в разложении органического вещества и предпочитающие некислые почвы. Их доля достигала 60% от суммарной численности выявленных грибов. Также были идентифицированы представители следующих родов: *Mucor* Fresen, *Cladosporium* Link, *Fusarium* Link, *Trichoderma* Pers., *Penicillium* Link..

Выводы

1. Установлено, что в первичном микробном сообществе опытных участков почвы перед высадкой климатипов *Pinus spp.*, доминирующей группой являлись олиготрофы (неспоровые бактерии и низшие актиномицеты), доля которых составляла 35,2 – 48,8 %. На второй год исследования в ризосфере хвойных увеличилось количество гидролитиков (в среднем на 6%), а олиготрофов – снизилось (в среднем на 12,7 %), что свидетельствует о формировании новых микробных сообществ под ними.

2. Показано, что динамика микробной биомассы (МБ) в первый вегетационный период во всех вариантах опыта и в контроле развивалась однотипно. На второй год посадки под саженцами заметно стимулирующее влияние корневых выделений на микробную биомассу, в фазу активного роста и развития показатели МБ возросли в целом в 1,25 – 2 раза. Снижение значений микробного метаболического коэффициента ($q\text{CO}_2$) свидетельствует о постепенной стабилизации микробного сообщества, которое стремится к экофизиологической норме.

3. Выявлено, что обработка семян сосны обыкновенной южного происхождения штаммами ризосферных микроорганизмов «МВ», «МШ», «Гр⁻з», «В2», «Гр⁺о» и «S» улучшала показатели всхожести на 21 – 29%. У семян северного происхождения лучшие значения отмечены в вариантах «МВ» (46,65%), «Гр⁻з» (55,85%) и «S» (50,85). Варианты обработки штаммами «S», «Гр⁺о» и «МВ» оказались универсальными, повышая как всхожесть семян сосны (обоих происхождений), так и сохранность сеянцев.

4. Определено, что в компонентный состав летучих экзометаболитов корневой системы проростков сосны обыкновенной, полученных из семян южного происхождения, входят α -пинен, β -пинен, 3-карен и фенантрен. Корневая система проростков из семян северного происхождения, выделяет только α -пинен, β -пинен, 3-карен, но их доля в среднем, в 1,7 раз выше.

5. Отмечены достоверные различия морфометрических показателей у проростков семян северного и южного происхождения при их обработке одинаковыми вариантами суспензий ризосферных микроорганизмов. Удлинение мутовок у сеянцев обоих происхождений наблюдалось в варианте «В3», стволиков – в вариантах «МЗ», «Гр⁺о», «Гр⁻ч», «S»; корневой системы – во всех вариантах обработки микромицетами.

6. Показано, что посадка географических культур *Pinus* spp. привела к формированию специфических ризосферных микробных

сообществ, обусловленных влиянием разным составом корневых экзометаболитов, о чем свидетельствуют значения общей микробной численности, микробной биомассы и перестройка эколого-трофической структуры микробных сообществ под климатипами.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Гродницкая И. Д. Влияние географических культур кедра сибирского и кедра корейского на биологические свойства почвы юга красноярского края / И. Д. Гродницкая [и др.]. – Красноярск, 2016. № 2. 135-147 с.
2. Ахромейко, А. И. Физиологическое обоснование создания устойчивых лесных насаждений / А. И. Ахромейко. - Москва: Лесная промышленность, 1965.-313 с.

3. Бодров, В. А. Влияние лесных полос на микроклимат прилегающей территории / В. А. Бодров. – Москва, 1936. — 78 с.
4. Кулик, К. Н Опустынивание земель и защитное лесоразведение в Российской Федерации / К. Н. Кулик // Опустынивание земель и борьба с ним. - Абакан. 2007. - С. 25–29.
5. Лобанов, А. М. Роль защитных лесных насаждений Ширинской степи в предотвращении опустынивания / А. М. Лобанов // Опустынивание земель и борьба с ним. - Абакан. 2007. - С. 87–94.
6. Орловский, Н. В. Почвенные условия и рост лесных защитных насаждений / Н.В. Орловский. – Красноярск, 1975. - 127 с.
7. Белюченко, И. С. Антропогенная экология / И. С. Белюченко. - Краснодар, 1998. - 190 с.
8. Альтергот, В. Ф. Действие повышенных температур на растение в эксперименте и природе / В. Ф. Альтергот. - Москва, 1981. - 130 с.
9. Вехов, Н. К. Методы интродукции и акклиматизация древесных растений / Н. К. Вехов // Интродукция растений и зеленое строительство – Москва. - Л.: АН СССР, 1957. Вып. 5. - 99 с.
10. Виноградов, В. Н. Лес и проблемы экологии / В. Н. Виноградов // Вестник с.-х. науки, 1981. - № 8. - 116-126 с.
11. Высоцкий, Г. Н. О лесоводстве в борьбе с засухой / Г. Н. Высоцкий. -Москва, 1931. - 8 с.
12. Halldorsson G. Effects of Afforestation on Ecosystems, Landscape and Rural Development / G. Halldorsson // Reykholt, Iceland, 2005, 343 p.
13. Жученко, А. А. Адаптивный потенциал культурных растений / А. А. Жученко. - Кишинев, 1988. - 767 с.
14. Jalkanen R. Revealing past needle density in *Pinus* spp. / T. Aalto, T. Kurkela // Scand. J. Forest Res., 1998. № 13. P. 292—296 pp.
15. Зайцев, Г. Н. Фенология древесных растений / Г. Н Зайцев. - Москва: Наука, 1981. -120 с.

16. Гусев, Н. А. Влияние повышения температуры на водный режим растений / Н. А. Гусев // Изв. АН СССР. Сер. Биол, 1959. - № 1. - 79-86 с.
17. Максимов, Н. А. Водный режим растений / Н. А. Максимов // Большая советская энциклопедия, Москва, 1969—1978. – 84-112 с.
18. Фомина Н. В., Эколо-биологический мониторинг почв лесных питомников Средней Сибири/ Н. В. Фомина. – Красноярск, 2007. – 132 с.
19. Орлова Л. В., Сосны России (*Pinus* L., Pinaceae): систематика и география / Л. В. Орлова. — Санкт-Петербург, 2005. – 20-22 с.
20. Котов М.М. Интеграция генетических систем и структура популяций сосны обыкновенной / М.М. Котов// Лесоведение, 1996. – 19–26 с.
21. Кузьмина Н.А. Дифференциация сосны обыкновенной по росту и выживаемости в географических культурах Приангарья / Н.А. Кузьмина, С.Р. Кузьмин, Л.И. Милютин // Хвойные бореальной зоны. 2004. - Выпуск 2. - 48 -56 с.
22. Кузьмина Н.А. Особенности роста географических культур сосны обыкновенной в Приангарье / Н.А. Кузьмина // Лесоведение. 1999. - № 4. - 23-29 с.
23. Кузнецова, Г. В. Опыт создания географической прививочной плантации кедра сибирского в Красноярской лесостепи / Г. В. Кузнецова // Лесоведение 1998. - №6. - 63-70 с.
24. Кузнецова, Г.В. Рост и репродуктивный процесс кедра в географических культурах / Г.В. Кузнецова // Лесное хозяйство.- 1998. № 6. - 37-38 с.
25. Новикова Т.Н. Сравнительная характеристика популяций сосны обыкновенной в районах с разной степенью гумидности климата на юге Сибири / Т. Н. Новикова, Д. И. Назимова // Хвойные бореальной зоны, - 2007. - 431-437 с.
26. Цветков В. Ф. Лесной биогеоценоз / В. Ф. Цветков. - Архангельск, 2003. - 267 с.

27. Kibblewhite M.G., Soil health in agricultural systems / M. G. Kibblewhite, K. Ritz, M. J. Swift // Phill. Trans. R. Soc. B., 2008. - 685-701 pp.
28. Piccolo A. The Supramolecular Structure of Humic Substances / A. Piccolo // Soil Science, 2001. - 810-832 pp.
29. Margesin R., Biodegradation and bioremediation of hydrocarbons in extreme environments / R. Margesin, F. Schinner // Appl. Microbiol. Biotechnol., 2001. - 650-663 pp.
30. Вернадский В. И. Биосфера / В. И. Вернадский. – Москва: Изд-во «Ноосфера», 2001. - 243 с.
31. Новикова Н. С. Бактериальная флора надземных органов растений. / Н. С. Новикова // Киев: Изд-во АН УССР, 1963. – 122с.
32. Возняковская Ю. М. Микрофлора растений / Ю. М. Возняковская // Использование микроорганизмов в сельском хозяйстве – Москва, 1962. – 172-181 с.
33. Литвинов, Л. С. О почвенной засухе и устойчивости к ней растений / Л. С. Литвинов. - Львов, 1951. - 57 с.
34. Тихонович И. А. Симбиозы растений и микроорганизмов: молекулярная генетика агросистем будущего/ И. А. Тихонович, Н. А. Проворов. – Санкт-Петербург, 2009. – 2-4 с.
35. Лантратова А. С. Деревья и кустарники Карелии: Определитель. / А. С. Лантратова. — Петрозаводск, 1991. — 74 с.
36. Крюссман Г. Хвойные породы / Г. Крюссман. // Лесная промышленность – Москва, 1986. — 256 с.
37. Блинова К. Ф. Ботанико-фармакогностический словарь / К. Ф. Блинова – Москва, 1990. —239 с.
38. Воробьёв В. Н., Хемотаксономическая характеристика горных форм *Pinus sibirica* Du Tour. / Воробьёв В. Н., Дубовенко Ж. В., Пентегова В. А. // Растительные ресурсы, 1971. — 564—567 с.

39. Игнатенко М. М. Сибирский кедр (биология, интродукция, культура) / М. М. Игнатенко. — Москва: Наука, 1988. — 160 с.
40. Microbial Health of the Rhizosphere [электронный ресурс]. — Режим доступа: <http://uwstudentweb.uwyo.edu/T/Twhite>
41. Феоктистова Н.В. Ризосферные бактерии / Н.В. Феоктистова, А.М. Марданова, Г.Ф. Хадиева, М.Р. Шарипова // Казанский федеральный университет, Казань, 2016. – 207-2017 с.
42. Алексеева А.С. Механизмы положительного влияния ризобактерий на жизнедеятельность растений / А.С. Алексеева, Н.И. Потатуркина-Нестерова // Журнал "Научное обозрение. Биологические науки". - 2015. - № 1, 30-37 с.
43. Kuiper I., Lagendijk E.L., Bloomberg G.V. e.a Rhizoremediation: a beneficial plantmicrobeinteraction. МРМІ, 2004. - 6-15 pp.
44. Прокушkin С. Г. Эколо-физиологические особенности функционирования корней сосны обыкновенной на холодных почвах / С. Г. Прокушкин. - Красноярск, 1992. - 42 с.
45. Фуксман И.Л. Влияние природных и антропогенных факторов на метаболизм веществ вторичного происхождения у древесных растений / И.Л. Фуксман // Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2002. - 164 с.
46. Гольдин Е.Б. Эколо-биологическое значение терпенов и их практическое использование: методологические аспекты / Е.Б. Гольдин, В.Г. Гольдина // Экосистемы, их оптимизация и охрана.— Симферополь : Крымск. агротехнол. ун-т, 2011. - 104–111 с.
47. Рошина В.В. Выделительная функция высших растений / В.В. Рошина, В.Д. Рошина // LAP Lambert Academic Publishing, 2012. - 476 с
48. Гукасян А. Б. Эпифитные микроорганизмы хвойных / А. Б. Гукасян // Проблемы физиологии и химии растений - Красноярск, 1974. – 22-28 с.

49. Чураков А.Н. Очерки по геологии Сибири. Кузнецкий Алатау / А.Н. Чураков — Томск, 1932. — 13с.
50. Инструментальные методы исследований почв и растений. Электронный учебно-методический комплекс [электронный ресурс]. — Режим доступа: URL http://www.kgau.ru/distance/2013/a2/011/00b_soderz.html (дата обращения 06.02.2019).
51. Чибилёв А. А. Лик степи: Эколого-географические очерки о степной зоне СССР / А. А. Чибилёв. - Гидрометеоиздат, 1990. — 192 с.
52. Gregersen T. Rapid method for distinction of gram-negative from gram-positive bacteria // Eur. J. Appl. Microbiol. And Biotechnol. – 1978. – V. 5, N 2. 127 – 132 pp.
53. Руководство к практическим занятиям по микробиологии - Москва: МГУ, 1995. - 224 с.
54. Sparling G.T. The substrate-induced respiration method. In: Alef K., Nannipieri P.(eds). Methods in applied soil microbiology and biochemistry. Academic Press, 1995. - 397-404 pp.
55. Anderson J. P. E. A physiological method for the quantitative measurement of microbial biomass in soils/ J. P. E. Anderson, K. H. Domsch // Soil Biol. Biochem., 1978. - 314–322 pp.
56. Ананьева Н. Д. Микробиологические аспекты самоочищения и устойчивости почв / Н. Д. Ананьева// Москва: Наука, 2003. - 222 с.
57. Barnet H. L., Illustrated Genera of Imperfect Fungi, 4th ed./ H. L. Barnet, B.B. Hunter // Minnesota: American Phytopathological Society, 1999. - 218 p.
58. Бейли Н., Статистические методы в биологии / Н. Бейли – Изд. : Мир, 1959. – 272 с.
59. Finance and the credit institute of economy and management [электронный ресурс]. — Режим доступа: <http://old.exponenta.ru/educat/referat/XIkonkurs/student5/tabt-st.pdf>.

60. Холодный Н.Г. Летучие выделения цветов и листьев как источники питания микроорганизмов / Н. Г. Холодный // ДАН СССР. — 1944. - 75–78 с.
61. Сенашова В.А. Компонентный состав летучих соединений хвойных в условиях Средней Сибири / Сенашова В.А., Анискина А.А., Пляшечник М.А., Костякова Т.В. // Химия растительного сырья, 2014. №1. 77-85 с.
62. Сенашова В.А., Влияние ржавчинного гриба *Melampsorella caryophyllacearum* на компонентный состав летучих соединений, выделяемых хвоей пихты сибирской / Сенашова В. А. Анискина А. А. // Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии, 2017. - 97–109 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Значения степеней свободы, используемых при анализе морфометрических показателей сеянцев

	<i>Вариант обработки</i>	Северное происхождение (Богучанское лесничество)												
		K1 *	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*	40	22	66	51	58	72	22	48	44	45	19	53	67
	K2		21	65	50	57	71	21	47	43	44	18	52	66
	M1			105	90	97	111	61	87	83	84	58	92	106
	M2				67	74	88	38	64	60	61	35	69	83
	M3					93	107	57	83	79	80	54	88	102
	гр-з						97	47	73	69	70	44	78	92
	гр+ж							11	37	33	34	8	42	56
	гр-ч								53	49	50	24	58	72
	B1									41	42	16	50	64
	B2										77	51	85	99
	B3											11	45	59
	гр+о												101	115
	S													115

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

Продолжение приложения А

Южное происхождение (Ширинское лесничество)														
Вариант обработки	K1 *	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s	
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*		37	77	54	73	63	27	43	35	70	30	86	86
	K2			76	53	72	62	26	42	34	69	29	85	85
	M1				93	112	102	66	82	74	109	69	125	125
	M2					89	79	43	59	51	86	46	102	102
	M3						98	62	78	70	105	65	121	121
	гр-з							52	68	60	95	55	111	111
	гр+ж								32	24	59	19	75	75
	гр-ч									40	75	35	91	91
	B1										67	27	83	83
	B2											62	118	118
	B3												78	78
	гр+о													134
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

Окончание приложения А

Северное происхождение (Богучанское лесничество)														
Вариант обработки	K1 *	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s	
Северное происхождение (Богучанское лесничество)	K1*		24	68	53	60	74	24	50	46	47	21	55	69
	K2			50	35	42	56	6	32	28	29	3	37	51
	M1				79	86	100	50	76	72	73	47	81	95
	M2					71	85	35	61	57	58	32	66	80
	M3						92	42	68	64	65	39	73	87
	гр-з							56	82	78	79	53	87	101
	гр+ж								32	28	29	3	37	51
	гр-ч									54	55	29	63	77
	B1										51	25	59	73
	B2											26	60	74
	B3												34	48
	гр+о													82
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

ПРИЛОЖЕНИЕ Б
**Значения экспериментального критерия Стьюдента ($t_{экс}$) при сравнении данных морфометрического анализа
(длина мутовки)**

	<i>Вариант обработки</i>	Северное происхождение (Богучанское лесничество)												
		K1*	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*	2,01	1,49	0,67	0,18	0,10	0,06	0,09	1,30	1,51	1,78	6,77	3,29	3,23
	K2		0,44	0,33	0,30	1,07	1,18	0,24	0,16	0,50	0,89	4,27	1,69	1,58
	M1			0,49	0,38	1,34	1,44	0,26	0,02	0,39	0,80	4,57	1,65	1,53
	M2				0,23	0,24	0,07	0,08	1,40	1,59	1,86	6,77	3,37	3,32
	M3					1,32	1,08	0,03	2,39	2,43	2,58	9,61	4,91	4,96
	гр-з						2,92**	1,68	2,60	4,43	2,73	0,87	1,74	1,07
	гр+ж							0,12	1,11	1,25	1,44	2,44	1,68	1,63
	гр-ч								1,48	1,66	1,91	4,97	2,88	2,81
	B1									3,33	3,41	7,58	5,07	5,05
	B2										1,70	8,69	3,59	3,59
	B3											2,68	0,89	0,77
	гр+о												2,37	2,30
	S													1,28

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости $p=0,05$

Продолжение приложения Б

Северное происхождение (Богучанское лесничество)														
<i>Вариант обработки</i>	K1*	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s	
Северное происхождение (Богучанское лесничество)	K1*		0,24	1,09	0,66	2,17**	2,24	0,34	0,63	0,15	0,34	4,00	0,97	0,81
	K2			0,75	0,52	1,53	1,62	0,31	0,31	0,07	0,50	3,35	1,07	0,93
	M1				0,14	0,65	0,77	0,19	0,50	0,79	1,14	4,52	2,03	1,92
	M2					0,15	0,21	0,14	0,38	0,56	0,79	1,92	1,03	0,96
	M3						0,18	0,10	1,35	1,55	1,82	8,78	3,77	3,77
	гр-з							0,09	1,45	1,63	1,89	8,14	3,74	3,72
	гр+ж								0,26	0,32	0,40	0,70	0,45	0,43
	гр-ч									0,37	0,79	4,51	1,63	1,50
	B1										0,43	3,05	0,93	0,80
	B2												1,94	0,28
	B3												4,02	5,07
	гр+о													0,26
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости p=0,05

Окончание приложения Б

Южное происхождение (Ширинское лесничество)														
Вариант обработки	K1*	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s	
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*		1,06	1,29	0,12	1,05	2,69	0,63	0,47	2,33	0,29	1,28	1,66	2,63
	K2			0,15	1,16	2,06**	1,50	1,04	1,29	3,06	0,92	0,39	0,19	0,94
	M1				1,39	2,39	1,44	1,11	1,47	3,33	1,17	0,28	0,01	0,83
	M2					0,90	2,77	0,59	0,38	2,21	0,42	1,36	1,77	2,73
	M3						3,80	0,29	0,29	1,62	1,54	2,08	3,23	4,49
	гр-з							1,68	2,60	4,43	2,73	0,87	1,74	1,07
	гр+ж								0,40	0,39	0,74	1,19	1,14	1,40
	гр-ч									1,52	0,72	1,48	1,69	2,33
	B1										2,75	3,01	3,89	4,65
	B2											1,16	1,66	2,95
	B3												0,31	0,25
	гр+о													1,38
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости p=0,05

ПРИЛОЖЕНИЕ В
Значения экспериментального критерия Стьюдента ($t_{\text{окс}}$) при сравнении данных морфометрического анализа
(длина стволика)

	<i>Вариант обработки</i>	Северное происхождение (Богучанское лесничество)												
		K1*	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*	0,29	0,03	0,98	1,83	1,92	2,90	1,80	3,59	3,72	3,73	2,75	4,43	7,47
	K2		0,16	1,12	1,83	0,92	1,57	2,85	2,05	2,17	2,48	2,16	2,56	4,70
	M1			0,57	1,58	3,15	4,49	4,64	5,34	5,42	4,83	3,08	6,62	10,37
	M2				2,96**	0,32	1,31	2,83	2,04	2,20	2,49	5,05	2,86	6,08
	M3					1,98	0,83	1,74	0,12	0,37	1,10	11,57	1,09	5,29
	гр-з						3,89	4,21	4,84	4,93	4,34	5,73	6,28	10,44
	гр+ж							5,94	6,45	6,53	6,17	1,49	7,26	9,87
	гр-ч								1,90	2,06	2,38	5,18	2,71	5,93
	B1									4,12	4,03	2,52	4,89	8,01
	B2										1,70	8,25	1,91	5,68
	B3											5,39	11,19	13,92
	гр+о												1,53	5,77
	S													3,09

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости $p=0,05$

Продолжение приложения В

	<i>Вариант обработки</i>	Северное происхождение (Богучанское лесничество)												
		K1*	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Северное происхождение (Богучанское лесничество)	K1*		0,09	1,18	1,96	1,38	2,23	3,41	2,84	2,97	3,16	2,69	3,54	6,26
	K2			0,40	0,88	0,61	0,92	1,78	1,15	1,21	1,46	0,78	1,37	2,39
	M1				1,05	3,01**	4,00	4,58	4,67	4,77	4,60	1,30	5,53	8,49
	M2					3,37	4,08	4,79	4,57	4,67	4,70	0,40	5,16	7,35
	M3						1,15	2,78	2,00	2,18	2,44	7,12	2,99	6,76
	гр-з							2,16	0,90	1,12	1,64	9,42	1,87	5,85
	гр+ж								1,65	1,49	0,77	6,34	1,20	1,06
	гр-ч									0,24	0,99	10,48	0,90	4,89
	B1										0,80	10,21	0,61	4,49
	B2											7,38	0,39	2,51
	B3												13,40	17,84
	гр+о													4,31
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости p=0,05

Окончание приложения В

Южное происхождение (Ширинское лесничество)	Южное происхождение (Ширинское лесничество)													
	Вариант обработки	K1 *	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
	K1*		0,39	0,60	1,45	3,62	0,19	2,91	1,55	0,25	2,68	5,81	3,35	6,35
	K2			0,83	0,67	2,02	0,31	2,62	0,74	0,58	1,46	4,77	1,83	3,60
	M1				2,35 **	5,52	1,11	2,80	2,47	0,32	4,09	6,20	5,21	10,04
	M2					2,01	1,65	4,29	0,11	1,74	1,14	7,38	1,72	4,74
	M3						5,04	6,54	1,87	4,04	0,93	10,38	0,41	3,58
	гр-з							3,64	1,78	0,51	3,46	7,35	4,70	10,57
	гр+ж								4,38	2,74	5,60	2,47	6,32	9,04
	гр-ч									1,84	1,01	7,47	1,57	4,56
	B1										3,05	5,69	3,77	6,95
	B2											9,12	0,57	4,14
	B3												10,18	13,60
	гр+о													4,20
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости p=0,05

ПРИЛОЖЕНИЕ Г
Значения экспериментального критерия Стьюдента ($t_{окс}$) при сравнении данных морфометрического анализа
(длина корня)

	<i>Вариант обработки</i>	Северное происхождение (Богучанское лесничество)												
		K1*	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*	1,42	1,66	0,19	1,24	4,14	1,68	1,35	2,03	6,21	3,40	2,48	3,59	3,90
	K2		2,16**	1,18	1,74	4,80	2,26	0,63	0,87	6,73	4,06	0,78	4,14	4,64
	M1			1,99	0,28	2,65	0,52	2,74	4,52	5,04	1,96	7,03	2,48	2,11
	M2				0,03	1,77	0,20	2,70	3,74	3,96	1,29	4,34	1,94	1,14
	M3					3,90	1,26	2,02	3,47	6,14	3,05	6,29	3,28	3,71
	гр-з						0,89	4,26	6,97	3,23	0,03	10,78	1,02	0,51
	гр+ж							0,25	0,26	4,80	2,88	0,10	3,26	2,88
	гр-ч								0,55	6,52	3,98	0,36	4,12	4,42
	B1									10,62	8,70	1,77	13,17	16,50
	B2										2,31	5,74	2,74	2,56
	B3											2,24	5,53	6,71
	гр+о												4,03	6,66
	S													9,87

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости $p=0,05$

Продолжение приложения Г

	<i>Вариант обработки</i>	Северное происхождение (Богучанское лесничество)												
		K1 *	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Северное происхождение (Богучанское лесничество)	K1*		2,34**	1,58	1,89	5,51	2,50	0,54	0,80	7,42	4,60	0,73	4,49	5,62
	K2			1,56	0,29	0,73	0,21	2,32	2,66	2,33	0,46	2,68	1,07	0,25
	M1				1,14	3,89	1,55	1,45	2,16	5,98	3,19	2,59	3,44	3,60
	M2					1,07	0,11	1,95	2,21	2,63	0,80	2,20	1,38	0,62
	M3						1,12	4,13	5,78	2,40	0,38	6,90	0,59	0,87
	гр-з							2,37	2,85	2,93	0,80	2,94	1,44	0,59
	гр+ж								0,05	5,80	3,66	0,28	3,92	3,80
	гр-ч									7,61	4,93	0,43	4,79	5,85
	B1										2,63	8,62	1,37	3,40
	B2											5,63	0,86	0,38
	B3												5,10	7,91
	гр+о													1,26
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости p=0,05

Окончание приложения Г

	<i>Вариант обработки</i>	Южное происхождение (Ширинское лесничество)												
		K1 *	K2	M1	M2	M3	гр-з	гр+ж	гр-ч	B1	B2	B3	гр+о	s
Южное происхождение (Ширинское лесничество)	K1*		1,03	2,29**	2,09	1,04	4,84	0,82	1,17	6,11	1,72	3,29	9,18	12,41
	K2			3,23	2,85	2,15	5,54	0,24	0,23	4,49	2,68	2,18	9,58	12,70
	M1				0,44	1,75	3,01	1,95	3,10	9,59	0,59	5,56	8,25	11,61
	M2					1,57	1,63	2,03	2,84	7,10	0,85	4,72	6,94	9,88
	M3						5,03	1,33	2,14	8,98	1,01	4,68	9,28	12,74
	гр-з							3,21	5,16	12,21	3,49	7,71	6,62	9,96
	гр+ж								0,09	2,17	1,69	1,09	7,09	9,32
	гр-ч									3,73	2,63	1,78	9,28	12,25
	B1										8,70	1,77	13,17	16,50
	B2											5,01	8,48	11,81
	B3												10,94	13,99
	гр+о													2,53
	S													

* K1 - контроль (без обработки фунгицидом); K2 - контроль (с обработкой фунгицидом); M1 - *Mortierella* Coem. – «ватный» тип колоний; M2 - *Mortierella* Coem. – «зубчатый» тип колоний; M3 - *Mortierella* Coem. – «широколопастной» тип колоний; Гр-З - грам-отрицательные палочки, формирующие слизистые колонии зеленоватого цвета; Гр+Ж – грам-положительные кокки, формирующие матовые колонии желтого цвета; Гр-Ч - грам-отрицательные палочки, формирующие глянцевые колонии черного цвета; B1 - *Bacillus mycoides*; B2 - *Bacillus mesentericus*; B3 - *Bacillus* sp.; Гр+О - грам-положительные неспоровые палочки, формирующие колонии оранжевого цвета; S - *Streptomyces* sp.

** достоверно различно при уровне значимости p=0,05

Федеральное государственное автономное
образовательное учреждение
высшего образования
«СИБИРСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»
Институт фундаментальной биологии и биотехнологии
Базовая кафедра биотехнологии

УТВЕРЖДАЮ

Заведующий кафедрой

М. Кондратов Т. Г. Волова
«5» июня 2019 г.

МАГИСТЕРСКАЯ ДИССЕРТАЦИЯ

Изучение формирования почвенных микробных сообществ под
географическими культурами *Pinus* spp. в аридных условиях

06.04.01 – Биология

06.04.01.01 – Микробиология и биотехнология

Научный руководитель

профессор, д.б.н. И.Д. Гродницкая

Научный консультант

с.н.с., к.б.н. В.А. Сенашова

Выпускник

А.А. Чигринская

Рецензент

с.н.с., к.б.н. С.Ю. Евграфова

Красноярск 2019