

УДК 631.461:574.2:504.7
© 2016

МІКРООРГАНІЗМИ ҐРУНТУ
В УМОВАХ ЗМІН КЛІМАТУ

О.В. ШЕРСТОБОЄВА,
доктор сільськогосподарських наук

О.С. ДЕМ'ЯНЮК,
кандидат сільськогосподарських наук

Інститут агроєкології
і природокористування НААН,
м. Київ, Україна
E-mail: demolena@ukr.net
м. Київ, вул. Метрологічна, 12

Аналіз результатів численних експериментальних досліджень і гіпотетичних міркувань свідчить, що глобальне потепління клімату спричиняє зміни у структурі та метаболічній активності ґрунтових мікроорганізмів, їх біоекології. Кліматичні зміни впливають на ґрунтові організми як безпосередньо через зміни температурного режиму навколишнього середовища, так і опосередковано (температурний режим і підвищення CO₂) через зміни у фізіологічних і біохімічних процесах в організмі рослин. Немає однозначних висновків щодо впливу підвищення температури на ферментативну активність у ґрунті. Мінливість гідротермічних умов посилює антагоністичні взаємовідносини між патогенними мікроорганізмами і рослинами. Все це негативним чином може позначитися на органічній складовій ґрунту, активізувати процеси її деструкції та збільшити обсяги викидів парникових газів. При цьому знизиться продуктивність агроєкосистем та якість отриманої продукції, що у свою чергу позначиться на продовольчій безпеці.

Ключові слова: зміни клімату, мікроорганізми, гідротермічні умови, органічна речовина ґрунту, біохімічна активність.

Постановка проблеми. У розрізі глобальних екологічних проблем людства наразі проблемі змін клімату і їх впливу на існування та функціонування наземних екосистем, у тому числі й на ґрунтову систему, в наукових дослідженнях відводиться не останнє місце.

Швидкість, з якою змінюється температура на Землі, залишає мало шансів біологічним видам і екосистемам на пристосування до настільки швидкої мінливості параметрів кліматичної системи. Зміни клімату можуть призвести до зникнення 30–40 % видів організмів, деградації ключових екосистем, зниженню продуктивності сільського господарства і тим самим до загострення продовольчої безпеки [9].

Невизначеність у прогнозуванні змін клімату та вже розроблені сценарії розвитку зазначених змін є джерелом невизначеності при прогнозуванні ролі мікроорганізмів у майбутніх наземних екосистемах, у тому числі й при зміні властивостей ґрунту, його родючості та стійкості.

В. Докучаєв визначив п'ять основних чинників ґрунтоутворювального процесу, серед яких клімат, рослинний і тваринний світ, материнські породи, рельєф, вік ґрунтів, та встановив, що відношення між ґрунтом і умовами його утворення закономірні і жорстко детерміновані. Зміна одного із чинників призводить до зміни властивостей ґрунту загалом.

У свою чергу, клімат є енергетичною складовою ґрунтоутворення. Клімат впливає

в основному через надходження у ґрунт тепла та вологи і формує його гідротермічний режим, що визначає фізико-хімічні процеси ґрунтоутворення. Крім цього, від гідротермічного режиму ґрунту здебільшого залежить рівень біологічної продуктивності екосистем і залучення у ґрунтові процеси органічного вуглецю – носія перетвореної променевої енергії Сонця в хімічну – необхідну для життєдіяльності ґрунтової біоти [1].

Утворення ґрунтів – складний процес в основі якого лежить біологічний кругообіг речовин. Проте роль мікроорганізмів у ґрунтоутворенні і забезпеченні продуктивності екосистем, у тому числі агроекосистем, не менш значуща, ніж рослин. Виділяючи значну кількість різноманітних ферментів і сполук, мікроорганізми залучені до протікання низки надзвичайно важливих процесів і численних реакцій у ґрунті та є основою екологічної рівноваги й стабільності екосистеми. Тому потребують узагальнення існуючих даних і подальшого розвитку дослідження щодо вразливості мікробної складової ґрунту та її функціональної активності залежно від мінливості навколишнього природного середовища.

Ф. Бід зазначав, що, зважаючи на значну роль мікроорганізмів у реалізації екосистемних функцій і послуг, саме вони в значній мірі ігноруються через високу швидкість їх відтворення. Однак серед ключових функцій мікробного угруповання він наголошував на формуванні та підтриманні структури ґрунту, засвоєнні поживних речовин рослинами, фіксації інертного молекулярного азоту атмосфери та продукції речовин фітогормональної та антибіотичної дії, що дає можливість використовувати їх як агентів біологічного контролю [28].

Органічна речовина ґрунту є одним із найбільших сховищ вуглецю в глобальному масштабі, а тому температурна чутливість всіх її фракцій є ключовим чинником, що визначає реакцію наземного вуглецевого балансу до потепління клімату. Натепер доведено, що одним із чинників, які визначають температурну чутливість органічної речовини до мінералізації, є фізіологічна активність мікрофлори ґрунту, що визначає ефек-

тивність утилізації субстрату, і оптимальна температура. При цьому мікрофлора ґрунту є функціонально стійкою, що справляє потужний вплив на органічну речовину, а температурна залежність є головним чинником, який визначає запаси вуглецю та їх зміни в умовах глобального потепління [22].

Кліматичні умови здійснюють як прямий, так і опосередкований вплив на життєдіяльність організмів і ґрунтоутворювальні процеси. При цьому температура і волога є важливими компонентами екологічних умов, що регулюють перебіг ґрунтово-біологічних процесів. Гідротермічний режим визначає тонус життєдіяльності ґрунтових організмів, фітобіоти, активність біохімічних процесів ґрунту [3].

Багато учених результатами своїх досліджень доводять зміни структури мікробного ценозу ґрунту при змінах гідротермічних показників навколишнього природного середовища. Зміни клімату впливають на розподіл видів організмів та взаємодію між ними. У наземних екосистемах цей діапазон змін залежить від взаємодії надземних і ґрунтових угруповань організмів, які впливають на видовий склад, кількісні характеристики, екосистемні процеси, а також на зв'язки всередині угруповань і екосистем [29]. Зрушення щодо взаємодії видів у відповідь на зміни клімату будуть мати значний вплив саме на біорізноманіття та функції наземних екосистем [15, 21, 33].

У контексті глобальної проблеми змін клімату все більше уваги приділяється проблемі викидів парникових газів (ПГ), джерелом яких є не лише техногенна діяльність людини, а й природні мікробіологічні процеси, що протікають у ґрунті. Більше половини обсягу щорічного надходження CO_2 і N_2O в атмосферу є результатом природної діяльності ґрунтових мікроорганізмів. Діоксид вуглецю утворюється в ґрунті внаслідок дихання організмів і процесів мінералізації органічної речовини. Метан надходить в атмосферу з різних джерел, одним з яких є процес метанокиснення, що відбувається внаслідок діяльності мікроорганізмів. Закис азоту утворюється при відновленні нітратів у процесі денітрифікації як облігатного ін-

термедіата, а також як побічного продукту за дисиміляторної нітрат-редукції та відновлення нітритів.

Природна емісія ПГ регулюється збалансованістю екосистем, і лише незначний відсоток антропогенної діяльності призводить до глобальних змін обсягів і режимів надходження ПГ в атмосферу, тобто створює саму проблему зміни клімату. Особливо наочно це простежується при використанні земель у сільськогосподарському виробництві. Варто зауважити, що в секторі “Сільське господарство” найбільші обсяги ПГ вносять такі категорії, як “сільськогосподарські ґрунти”, “кишкова ферментація” і “видалення, зберігання та використання гною”. При цьому левова частка викидів ПГ і 85 % ефекту потепління за період 2002–2012 рр. (за даними WMO) припадає саме на CO₂ [36].

Збільшення концентрації CO₂ в атмосфері здійснює так званий “удобрювальний ефект” на наземні екосистеми. Зміни біопродуктивності рослин та їх деяких фізіологічних процесів можуть призвести до зміни в структурі і функціонуванні як природних, так і штучних рослинних угруповань, а також вплинути на внутрішньогрунтовий баланс вуглецю [1, 7, 19, 30].

Внесок мікроорганізмів у закріплення й збереження вуглецю в ґрунті тісно пов’язаний з активністю мікробних угруповань та балансом між процесами утворення і розкладу мікробних побічних продуктів. Мікроорганізми ґрунту також опосередковано впливають на цикл С за рахунок поліпшення агрегації ґрунту, яка фізично захищає органічну речовину ґрунту. Тобто мікробний внесок у поглинання С визначається взаємодією між кількістю мікробної біомаси, структурою мікробного угруповання, продуктів метаболізму мікроорганізмів, а також фізичних властивостей ґрунту [27].

Кліматичні зміни впливають на ґрунтові організми як безпосередньо через зміни температурного режиму навколишнього середовища, так і опосередковано (температурний режим і підвищення CO₂) через зміни у фізіологічних і біохімічних процесах в організмі рослин. Підвищення CO₂ в атмосфері зазвичай стимулює надходження органічного вуг-

лецю в систему ґрунту, збільшує активність кореневої системи і ексудацію, але знижує якість виділень. Зокрема, відомо, що з підвищенням концентрації CO₂ зменшується вміст нітратів у ґрунті і одночасно на 47 % збільшується насиченість мікоризою, а також зростає чисельність азотфіксуючих бактерій [25].

С. Христенко і С. Шатохіна доводять, що найбільш значущим чинником, що впливає на функціональну структуру мікробіоценозу, є температура. Частка її впливу на популяційну щільність бактерій з евтрофним типом живлення становить 86,2 %, актиноміцетів – 22,1, мікроміцетів – 18,5 %. За взаємодії фактора температури з вологістю ґрунту зростає вплив останньої на чисельність актиноміцетів у 3 рази, ґрунтових грибів і оліготрофних бактерій – в 4 рази, бактерій, що використовують азот мінеральних сполук, – у 8 разів [4].

Сумісними дослідженнями німецьких фахівців Технічного університету Гельмгольца і Технологічного інституту Карлсруе було встановлено, що екстремальні погодні явища, такі як тривалі періоди посух і рясних опадів, призводять до різкої зміни метаболічної активності і складу мікроорганізмів, що може призвести до зміни балансу поживних речовин у ґрунті і навіть збільшити викиди парникових газів, наприклад оксид азоту (N₂O) [16].

Учені Університету штату Арізона вважають, що підвищення середньорічної температури на південному заході США на 1 градус кожні десять років спричинить витіснення більш теплолюбними мікроорганізмами інших видів приблизно через 50 років [14]. Це завдасть значної шкоди ґрунтовому покриву з точки зору зростання прояву ерозійної небезпеки і втрати елементів живлення.

Біохімічна активність ґрунту за рахунок діяльності мікроорганізмів також знає змін. Оскільки діяльність ферментів у природних умовах знаходиться під впливом обох чинників – абіотичних (наприклад температура, вологість, рН) і біотичних процесів (синтез ферментів і секреції), вони, ймовірно, будуть реагувати на потепління атмосфери та більш часті і екстремальні зміни в опадах. Ці зміни будуть мати важливі наслідки для екосистемних функцій, таких як

розкладання, кругообіг поживних речовин і рослинно-мікробні взаємодії, які в кінцевому підсумку визначатимуть продуктивність і вуглецевий баланс [8].

Оскільки ґрунтові мікроорганізми беруть участь у трофічних перетвореннях, забезпечуючи рослини поживними речовинами, регулюють співіснування між сусідніми видами у ценозі, то зміни у взаємовідносинах між ґрунтовими мікроорганізмами і рослинами за змін клімату також будуть мати серйозні непередбачувані наслідки щодо складу фітоценозів (рослинних угруповань) і функціонування екосистем загалом. Тобто взаємодії між рослинними і ґрунтовими угрупованнями мікроорганізмів можуть бути непередбачуваними за спостереження їх відповідей на природні коливання клімату.

Через чутливість до температури процесів циклу вуглецю незначна зміна температури може призвести до великого викиду вуглецю ґрунту назад в атмосферу. Непрямий вплив змін клімату на мікроорганізми – опосередковано через рослини може бути сильнішим, ніж за прямого впливу температурного чинника на формування складу мікробного угруповання, їх біоекологічних властивостей і функцій [10].

Такі зміни будуть мати наслідки на розповсюдженні шкідливих мікроорганізмів та їх взаємовідносинах з рослинами. Зокрема, спекотна і суха весняно-літня погода буде сприятливо впливати на розвиток ґрунтових грибів – збудників корневих гнилей. Відомо, що потепління ґрунту підвищує частоту горизонтального переносу генів між бактеріями. Експериментально доведено [20], що ріст температури з 20 до 30 °C на порядок збільшує частоту кон'югації і переносу генів між *E. coli* і *Rhizobium meliloti*.

У своїй роботі М. Левітін, базуючись на численних експериментальних дослідженнях учених, підсумовує, що глобальне потепління клімату змінює взаємовідносини між мікроорганізмами і рослинами – під дією високих температур у рослин можуть змінюватися габітус, руйнуватися тканини, відмирати органи, можливі зміни в метаболізмі РНК і синтезі білка, ферментів, після стресу рослини більш сприйнятливі до хвороб [2]. Температура

може впливати на функції генів вірулентності паразитів і генів стійкості сортів рослин.

У сучасній науковій літературі немає однозначних висновків щодо впливу підвищення температури на ферментативну активність у ґрунті. Зокрема, дослідженнями [6, 34] підтверджено збільшення ферментативної активності ґрунту з підвищенням температури. Іншими експериментами встановлено зниження активності β -ксілозидази і β -глікозидази порівняно з ненагрітим ґрунтом [17]. З потеплінням клімату спостерігається зниження активності гідролаз, а активність оксидоредуктаз не змінюється [11]. У зв'язку з протилежним ефектом синтезу і деградації ферменту важко спрогнозувати наслідки потепління на запас ферментів ґрунту. Крім того, кожний фермент має різну чутливість до фактора температури, і тому зміни клімату можуть призвести до різних наслідків щодо кожного окремого ферменту [18, 23].

В умовах змін клімату запаси гумусу визначаються чутливістю поліфенолоксидази і поліфенолпероксидази до температури. Ці два ферменти відіграють важливу роль у розкладанні лігніну, трансформації та мінералізації органічної речовини ґрунту, утворенні гумусу [26]. Залежність потенційної активності поліфенолоксидази і поліфенолпероксидази від температури визначається фізико-хімічними умовами, тобто доступністю субстрату і наявністю кисню – чинниками, динамічно мінливими. Проведені інкубаційні дослідження А. Якушева з колегами підкреслюють значення фенолоксидазної активності при потеплінні клімату [5].

К. Мін з колегами пропонують використовувати фенолоксидази як інструмент контролю швидкості розкладання органічної речовини ґрунту для стабілізації органічного вуглецю в екосистемах [24]. Оскільки зміни навколишнього середовища, такі як підвищений CO_2 , потепління, осадження азоту (N) і посухи можуть впливати на утворення і форму фенольних сполук, що призводить до зміни динаміки органічної речовини ґрунту.

Глобальні моделі зміни клімату часто пророкують збільшення частоти та інтенсивності посух. Такі зміни можуть впли-

нути на доступність води в наземних екосистемах і рівень води у водно-болотних угіддях. Більшість експериментальних досліджень показали, що посуха підвищує активність фенолоксидаз, що передбачає активізацію процесів деструкції [12, 13, 35].

Свою чергою, мікроорганізми можуть зменшити синтез ферментів у відповідь на потепління [31]. Крім того, швидкість денатурації ферменту (і руйнування позаклітинних протеаз) може збільшуватися з потеплінням [32], яке буде протидіяти будь-якій зміні в розмірах ферментного пулу.

Висновки

Глобальне потепління клімату спричиняє зміни в структурі та метаболічній активності ґрунтових мікроорганізмів, їх біоєкології. Одночасно відбувається розширення ареалу теплолюбних видів мікроорганізмів і "південні" захворювання поширюються у північні регіони. Посилюються антагоністичні взаємовідносини між патогенними мікроорганізмами і рослинами, тобто між господарем і паразитом. Змі-

нюються й взаємовигідні трофічні зв'язки у консортах, порушується їх стійкість та спрямованість. Все це негативним чином може позначитися на органічній складовій ґрунту, активізувати процеси її деструкції та збільшити обсяги викидів парникових газів. При цьому знизиться продуктивність агроєкосистем та якість отриманої продукції, що в свою чергу впливатиме на продовольчу безпеку.

Бібліографія

1. Глобальные изменения климата и почвенный покров / В.Н. Кудяров, В.А. Демкин, Д.А. Гиличинский, С.В. Горячкин, В.А. Рожков // Почвоведение. – 2009. – № 9. – С. 1027–1042.
2. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата / М.М. Левитин // Сельскохозяйственная биология. – 2015. – Т. 50, № 5. – С. 641–647.
3. Хазиев Ф.Х. Ферментативная активность почв агроценозов и перспективы ее изучения / Ф.Х. Хазиев, А.Е. Гулько // Почвоведение. – 1991. – № 8. – С. 88–103.
4. Христенко С.И. Влияние гидротермических факторов на микробный комплекс оподзоленного чернозема / С.И. Христенко, С.Ф. Шатохина // Почвоведение. – 2002. – № 3. – С. 335–339.
5. Якушев А.В. Зависимость активности полифенолпероксидаз и полифенолксидаз в современных и погребенных почвах от температуры / А.В. Якушев, И.Н. Кузнецова, Е.В. Благодатская, С.А. Благодатский // Почвоведение. – 2014. – № 5. – С. 590–596.
6. Bell T.H. Fine scale variability in soil extracellular enzyme activity is insensitive to rain events and temperature in a mesic system / T.H. Bell, H.A.L. Henry // Pedobiologia. – 2011. – № 54. – P. 141–146.
7. Billings S.A. Linking microbial activity and soil organic matter transformations in forest soils under elevated CO₂ / S.A. Billings, S.E. Zeigler // Global Change Biology. – 2005. – Vol. 11. – P. 203–212.
8. Soil enzymes in a changing environment: Current knowledge and future directions / R.G. Burns, D.E. DeForest, J. Marxsen, R.L. Sinsabaugh, M.E. Stromberger, M.D. Wallenstein, M.N. Weintraub, A. Zoppini // Soil Biology and Biochemistry. – 2013. – Vol. 58. – P. 216–234.
9. Chakraborty S. Climate change, plant diseases and food security: an overview / S. Chakraborty, A.C. Newton // Plant Pathol. – 2011. – Vol. 60. – P. 2–14.
10. Direct and indirect effects of climate change on soil microbial and soil microbial-plant interactions: What lies ahead? / A.T. Classen, M.K. Sundqvist, J.A. Henning, G.S. Newman, J.A.M. Moore, M.A. Cregger, L.C. Moorhead, C.M. Patterson // Ecosphere. – 2015. – Vol. 6. – P. 1–21.
11. The response of heterotrophic activity and carbon cycling to nitrogen additions and warming in two tropical soils / D.F. Cusack, M.S. Torn, W.H. McDowell, W.L. Silver // Global Change Biology. – 2010. – № 16. – P. 2555–2572.
12. The interactive effects of elevated carbon dioxide and water table draw-down on carbon cycling in a Welsh ombrotrophic bog / T. Ellis, P.W. Hill, N. Fenner, G.G. Williams, D. Godbold, C. Freeman // Ecological Engineering. – 2009. – Vol. 35, № 6. – P. 978–986.
13. Fenner N. Hydrological effects on the diversity of phenolic degrading bacteria in a peatland: implications for carbon cycling / N. Fenner, C. Freeman, B. Reynolds // Soil Biology and Biochemistry. – 2005. – Vol. 37, No 7. – P. 1277–1287.
14. Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil communities / F. Garcia-Pichel, V. Loza, Y. Marusenko, P. Mateo, R.M. Potrafka // Science. – 2013. – Vol. 340. – P. 1574–1577.
15. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change / M. Gottfried, H. Paul, A. Futsch, ...

- M. Akhalkats, P. Baranco, J.L.B. Alonso, G. Coldea, J. Dick, B. Erschbamer, G. Kazakis* // Nature Climate Change. – 2012. – № 2. – P. 111–115.
16. Climate change induces shifts in abundance and activity pattern of bacteria and archaea catalyzing major transformation steps in nitrogen turnover in a soil from a mid-European beech forest / *S. Gschwendtner, J. Tejedor, C. Bimuller, M. Dannemann, I. Kogel-Knabner, M. Schlöter* // PLoS One. – 2014. – Vol. 9(12).
17. Soil ecosystem functioning under climate change: plant species and community effects / *P. Kardol, M.A. Cregger, C.E. Campy, A.T. Classen* // Ecology. – 2010. – № 91. – P. 767–781.
18. *Koch O.* Temperature sensitivity of microbial respiration, nitrogen mineralization, and potential soil enzyme activities in organic alpine soils / *O. Koch, D. Tscherko, E. Kandeler* // Global Biogeochemical Cycles. – 2007. – № 21(4).
19. Fertile effect of elevated atmosphere CO₂ concentration / *V.N. Kudryarov, K. Biel, S.A. Blagodatsky, V.M. Semenov, E.G. Dem'yanova, M.V. Dorodnikov* // Eurasian Soil Science. – 2006. – Vol. 39. – P. 6–14.
20. *Lafuente R.* Influence of environmental factors on plasmid transfer in soil microcosms / *R. Lafuente, X. Maymo-Gatell, J. Mas-Castella, R. Guerrero* // Cur. Microbiol. – 1996. – Vol. 32. – P. 213–220.
21. *Langley J.A.* Plant community feedbacks and long-term ecosystem responses to multi-factored global change / *J.A. Langley, B.A. Hungate* // AoB Plants. – 2014. – № 6.
22. *Lutzow M.* Temperature sensitivity of soil organic matter decomposition: What do we know? / *M. Lutzow, I. Kogel-Knabner* // Biology and Fertility of Soils. – 2009. – Vol. 46. – P. 1–15.
23. Dynamics of invertase, xylanase and coupled quality indices of decomposing green and brown plant residues / *J. Luxhoi, J. Magid, D. Tscherko, E. Kandeler* // Soil Biology & Biochemistry. – 2002. – № 34. – P. 501–508.
24. *Min K.* Regulation by Phenolic Compounds of Soil Organic Matter Dynamics under a Changing Environment / *K. Min, C. Freeman, H. Kang, Sung-Uk Choi* // BioMed Research International. – 2015. – Vol. 2015.
25. *Pritchard S.G.* Soil organisms and global climate change / *S.G. Pritchard* // Plant Pathology. – 2011. – Vol. 60. – P. 82–99.
26. *Sinsabaugh R.L.* Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil / *R.L. Sinsabaugh* // Soil Biology and Biochemistry. – 2010. – Vol. 42. – P. 391–404.
27. *Six J.* Bacterial and fungal contributions to carbon sequestration in agroecosystems / *J. Six, S. Frey, R. Thiet, K. Batten* // Soil Science Society of America Journal. – 2006. – Vol. 70. – P. 555–569.
28. Special Information Seminar on Climate Change and Genetic Resources for Food and Agriculture: State of Knowledge, Risks and Opportunities and Thirteenth Session of the UN Food and Agriculture Organization (FAO) Commission on Genetic Resources for Food and Agriculture (CGRFA 13) 16 July 2011 and 18–22 July 2011. – FAO Headquarters, Rome, Italy [Електронний ресурс] // CGRFA Bulletin. – Vol. 168, № 2. – Режим доступу: <http://www.iisd.ca/biodiv/cgrfa13>
29. *Van der Putten W.H.* Climate change, above-ground-belowground interactions and species range shifts / *W.H. van der Putten* // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics. – 2012. – Vol. 43. – P. 365–383.
30. Effect of elevated CO₂ and temperature on plant growth and herbivore defensive chemistry / *T.O. Veteli, K. Kuokkanen, R. Julkunen-Tiitto, H. Roininen, J. Tahvanainen* // Global Change Biology. – 2002. – Vol. 8. – P. 1240–1252.
31. A litter-slurry technique elucidates the key role of enzyme production and microbial dynamics in temperature sensitivity of organic matter decomposition / *M.D. Wallenstein, M.L. Haddix, D.D. Lee, R.T. Conant, E.A. Paul* // Soil Biology & Biochemistry. – 2012. – Vol. 47. – P. 18–26.
32. Controls on the temperature sensitivity of soil enzymes: a key driver of in situ enzyme activity rates / *M. Wallenstein, S.D. Allison, J. Ernakovich, J.M. Steiner, R.L. Sinsabaugh* // Soil Enzymology. Springer, Berlin Heidelberg. – 2011. – P. 245–258.
33. Ecological responses to recent climate change / *G.R. Walther, E. Post, P. Convey, A. Menzel, C. Parmesan, T.J.C. Beebee, J.M. Fromentin, O. Hoegh-Guldberg, F. Bairlein* // Nature. – 2002. – Vol. 416. – P. 389–395.
34. Summer warming accelerates sub-arctic peatland nitrogen cycling without changing enzyme pools or microbial community structure / *J.T. Weedon, G.A. Kowalchuk, R. Aerts, J. van Hal, R. van Logtestijn, N. Tas, P.M. Roling van Bodegom* // Global Change Biology. – 2011. – № 10. – P. 1365–2486.
35. *Williams C.J.* Phenol oxidase activity in peatlands in New York state: response to summer drought and peat type / *C.J. Williams, E.A. Shingara, J.B. Yavitt* // Wetlands. – 2000. – Vol. 20, No. 2. – P. 416–421.
36. World Meteorological Organization [Електронний ресурс] // Режим доступу: <http://www.wmo.int>

Рецензент – доктор сільськогосподарських наук,
професор **С.М. Крамарьов**