

Сообщества актиномицетов в бурозёмах лесных экосистем с различным типом климата

© 2018. И. Г. Широких^{1,2,3}, д. б. н., профессор, в. н. с.,
Я. И. Назарова³, м. н. с., А. А. Широких^{1,3}, д. б. н., профессор, в. н. с.,
Т. Я. Ашихмина^{1,2}, д. т. н., профессор, зав. кафедрой, зав. лабораторией,

¹ Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, 36,

² Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28,

³ Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока им. Н. В. Рудницкого,
610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, 166а,
e-mail: irgenal@mail.ru

В связи с наблюдаемыми в настоящее время локальными и глобальными изменениями климата усиливается интерес к изучению роли экологических факторов в географическом распространении микроорганизмов. Сопоставление данных об актиномицетных комплексах сходных по генезису и типу почв, сформированных в различных климатических условиях, может дать представление о том, как климатические изменения скажутся на сохранении структуры комплексов и разнообразии почвенных микроорганизмов. С использованием критериев количественного синэкологического анализа охарактеризована таксономическая структура комплексов актиномицетов в бурозёмах, сформированных в условиях средиземноморского, умеренного муссонного и умеренного континентального климата. Показано, что в бурых лесных почвах, различающихся по своему географическому положению и биоклиматическим условиям, доминируют по частоте встречаемости (93–100%) и относительному обилию (33–90%) стрептомицеты. Видовой состав рода *Streptomyces* изменялся в исследованных бурозёмах в зависимости от типа климата. Сходство между комплексами стрептомицетов в бурых лесных почвах, пространственно удалённых в меридиональном направлении выше ($K_s = 52\%$), чем между стрептомицетными комплексами бурозёмов, разоблённых в широтном направлении ($K_s = 9–10\%$). Полученные результаты расширяют представление о роли географических и экологических факторов в распространении мицелиальных прокариот, представляют интерес в связи с наблюдаемыми в настоящее время климатическими изменениями.

Ключевые слова: почвенные актиномицеты, *Streptomyces*, структура комплекса, географическое распространение, климатические условия

Communities of actinomycetes in brown soils of forest ecosystems with different climate

I. G. Shirokikh^{1,2,3}, Ya. I. Nazarova³, A. A. Shirokikh^{1,3}, T. Ya. Ashikhmina^{1,2},

¹Vyatsky State University,

36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,

² Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS,

28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Republic of Komi, Russia, 167982,

³ Federal agricultural research center of North-East named after N.V. Rudnitsky,

166a, Lenina St., Kirov, Russia, 610007,

e-mail: irgenal@mail.ru

The interest in studying the role of environmental factors in the geographical distribution of microorganisms is amplified by the currently observed local and global climate changes. Given the metabolic diversity and the contribution of actinomycetes in natural suppressive conditions of soils, it is important to determine to what extent climate change is a threat to the preservation of the structure and diversity of their complexes. In part, this idea can be formed by matching data about actinomycetic complexes of similar genesis and type of soils formed under different climatic conditions. It is investigated the taxonomic structure and species composition of actinomycete complexes in the three brown soils formed in a Mediterranean, temperate monsoon and temperate continental climate. The structure of complexes was characterized in terms of quantitative synecological analysis. It is shown that in brown forest soils with different geographical location and bioclimatic conditions *Streptomyces* dominate by frequency of occurrence (93–100%) and relative

abundance (33–90%). The similarities between the complexes of streptomycetes in brown forest soils, spatial remote in the meridional direction is higher (the Sorensen similarity index $K_s = 52\%$) than among streptomycete complexes of brown, separated in the latitudinal direction ($K_s = 9–10\%$). Typical common species in brown forest soils include representatives of the genus *Micromonospora*. Oligosporic actinomycetes in the complexes of brown forest soils on the base of frequency of occurrence occupy the positions of both typical rare and typical frequent species, depending on the site of sampling. Species of the genera *Streptosporangium* and *Streptoverticillium* are classified in the complex of brown forest soils as random. These results extend the idea of the role of geographical and ecological factors in the distribution of mycelium prokaryotes, so they are of interest in connection with climate change.

Keywords: soil actinomycetes, *Streptomyces*, structure of complex, geographical distribution, climatic conditions.

Географический космополитизм микроорганизмов породил представление о том, что состав почвенных микробных сообществ определяется, в первую очередь, локальными экологическими условиями, а не географическими координатами как таковыми. Вместе с тем, видовая приуроченность микроорганизмов к определённым местообитаниям опосредованно связана с географическим положением через климатические, литологические, орографические и другие условия среды [1].

Интерес к изучению роли экологических факторов в географическом распространении микроорганизмов усиливается в связи с наблюдаемыми в настоящее время локальными и глобальными изменениями климата [2]. В ряде регионов отмечают сокращение биологического разнообразия, изменение ареалов обитания животных и границ растительных зон [3]. Оценка изменчивости структуры и разнообразия микробных сообществ в условиях локальных климатических изменений только начинается [4]. В связи с высокой практической значимостью, в первую очередь, оценивают влияние климатических изменений на микроорганизмы, способные оказывать влияние на эпидемиологическую [5] и фитосанитарную [6, 7] ситуации.

Одной из интереснейших в биотехнологическом отношении групп почвенных микроорганизмов, которые всё шире находят применение в различных отраслях современной экономики, являются актиномицеты – спорообразующие, грамположительные бактерии, способные к формированию ветвящегося мицелия и обладающие обширным биосинтетическим потенциалом [8]. Среди актиномицетов обнаружены продуценты разнообразных вторичных метаболитов: антибиотиков, противоопухолевых соединений, витаминов, экзогидролаз, фитогормонов и т. д. [9, 10]. В природе актиномицеты выступают в роли природных регуляторов микробных сообществ [11], благодаря антибиозису могут ограничивать в почвах численность фитопатогенов, обуславливая естественные супрессивные свойства почв.

С широким биосинтетическим потенциалом актиномицетов связан интерес к изучению закономерностей их распространения в природе. Когда в почвенной микробиологии стали широко использоваться количественные синэкологические методы, это позволило разработать систему показателей структуры микробных сообществ в масштабе целых биогеоценозов. Таксономическая структура комплексов актиномицетов подробно исследована в почвах основных биоклиматических зон, выявлены особенности вертикальной стратификации комплексов в основных типах биогеоценозов [12]. При этом в качестве основного был использован классический метод посева на плотные среды с модификациями, позволяющими проводить дифференцированный учёт выросших колоний. В достаточно узких модельных группах микроорганизмов, к числу которых относят и актиномицеты, метод посева пригоден для определения относительного обилия видов (таксонов) и количественных оценок разнообразия, при условии строгого статистического подхода [13].

Учитывая метаболическое разнообразие и вклад актиномицетов в естественную супрессивность почв, злободневным является выяснение того, в какой мере климатические изменения представляют угрозу для сохранения структуры и разнообразия их комплексов. Отчасти такое представление можно составить путём сопоставления данных об актиномицетных комплексах сходных по генезису и типу почв, сформированных в различных климатических условиях.

Наиболее распространёнными в мире являются бурые лесные почвы или бурозёмы (Cambisols, согласно мировой коррелятивной базе почвенных ресурсов WRB). Их географический ареал на Почвенной карте мира простирается от бореального пояса до тропического [14]. Леса, под пологом которых формируются бурозёмы, разнообразны по составу (широколиственные, хвойно-широколиственные и хвойные). Вне зависимости от биоклиматической зоны, общей

особенностью бурозёмов является богатый зольными элементами опад с высоким содержанием кальция, магния и др. Бурые лесные почвы содержат 5–10% гумуса, имеют бурую окраску, обусловленную накоплением во всех горизонтах глинистых минералов и оксидов железа, обычно слабокислые, обладают хорошей структурностью [15].

Целью нашей работы явилось изучение структуры комплексов актиномицетов в бурозёмах лесных экосистем внутриконтинентального умеренного, средиземноморского и умеренного муссонного климата.

Материалы и методы

Объектами исследования служили бурозёмы, сформированные в трёх лесных экосистемах географически отдалённых районов Евразии (рис. 1). Образцы отбирали на участках, площадью 100 кв. м каждый, с выделением подстилки и верхнего почвенного слоя (до глубины 10–12 см).

Первый участок представлял собой лесной массив сосны турецкой (*Pinus brutia* var. *pendulifolia*) вблизи п. Ичмелер (36°48'4" с. ш., 28°13'54" в. д.), расположенного в провинции Мугла на юго-западе Турции. Климат средиземноморский, с ярко выраженным дефицитом влаги в летний период и относительно мягкой и влажной зимой. Мощность подстилки изменяется в пределах от 0,5 до 3 см. Подстилка рыхлая, слаборазложившаяся, в ее составе преобладает хвоя. Реакция почвенного раствора слабокислая ($pH_{KCl} = 5,0-5,5$), содержание $C_{орг.}$ составляет 7,2%.

Второй участок находился в Национальном лесном парке Джингуетан, расположенном на северо-востоке Китая (провинция Цзилинь), в 18 км от центра г. Чанчунь (43°41'23" с. ш., 125°24'11" в. д.), под кроной кедра корейского (*Pinus koraiensis*). Главные климатические особенности Манчжурии: жаркое и богатое атмосферными осадками лето и холодная малоснежная зима (муссонный тип климата). Мощность подстилки изменяется в пределах от 3 до 5 см. Реакция почвенного раствора слабокислая ($pH_{KCl} = 4,8-5,5$), содержание $C_{орг.}$ равно 5,6–8,4%.

Третий участок находился в ГПУ «Национальный парк «Беловежская пуща», вблизи д. Каменюки (52°56'98" с. ш.; 23°80'31" в. д.), Беларусь. Образцы были отобраны на территории выдела 77В/80Б смешанного леса, представленного дубравой грабово-кисличной. Климат континентальный умеренный. Зима мягкая и короткая, лето длинное и умеренно тёплое. Мощность подстилки изменяется в пределах от 3 до 4,5 см. Реакция почвенного раствора слабокислая ($pH_{KCl} = 4,8-5,1$), содержание $C_{орг.} = 6,2\%$.

Отбор образцов проводили стандартным методом, анализировали в каждом случае по два усреднённых образца, составленных объединением пяти индивидуальных проб, массой не менее 100 г.

Комплекс актиномицетов выявляли с использованием селективного приёма (прогревание при 70 °С в течение 4 час) при посевах разведений почвенных суспензий. На среде с пропионатом натрия характеризовали родовую структуру комплекса, на казеин-

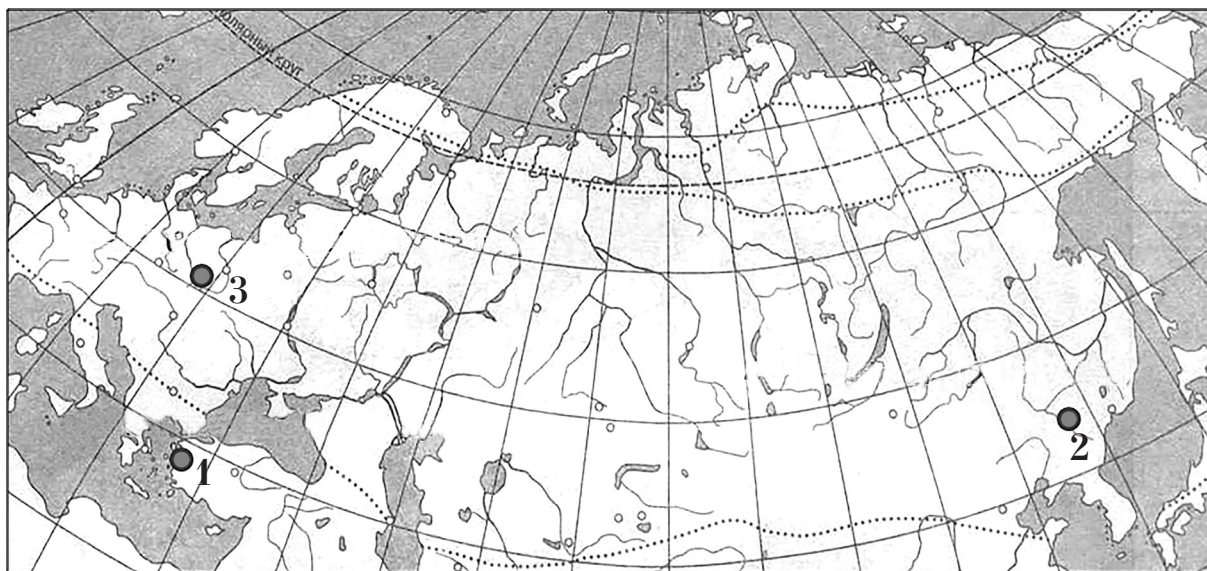


Рис. 1. Местоположение участков отбора образцов бурых лесных почв на карте Евразии
Fig. 1. Location of a parcel of samples of brown forest soils on the map of Eurasia

глицериновом агаре – видовую структуру стрептомицетов. Чашки с посевами культивировали при 28 °С в течение 10–14 сут. Колонии разных морфотипов учитывали дифференцированно и отсеивали на косой агар. После процедуры очистки культуры актиномицетов идентифицировали, используя определители [16, 17].

Статистическую обработку данных проводили стандартными методами с использованием программы Excel 7. Для оценки достоверности различий частоты встречаемости в изучаемых биотопах применяли статистическую обработку методом сравнения долей, а для установления различий в долевого участия родов – метод сравнения средних арифметических двух независимых совокупностей, имеющих разные дисперсии [18].

Результаты и их обсуждение

Сформированные в различных климатических условиях комплексы актиномицетов бурых лесных почв характеризовались близкими значениями численности, которая варьировала от десятков до сотен тысяч колониеобразующих единиц (КОЕ) в 1 г субстрата (табл.). Основным местом сосредоточения актиномицетов в лесных экосистемах умеренных широт («Беловежье» и «Манчжурия») выступили подстилки; верхние горизонты почв по численности уступали им на порядок. Преимущественная локализация актиномицетов в подстилках объясняется присущей им экологической стратегией: значительное увеличение численности и доминирование актиномицетов можно наблюдать в ситуациях, когда складываются условия для использования труднодоступных источников питания. Аналогичные результаты отмечались и ранее – в лесных биоценозах умеренной зоны европейской территории континента [19].

В отличие от бурозёмов умеренного пояса «Ичмелер» характеризовался более высокой концентрацией актиномицетов не в подстилке, а в верхнем почвенном горизонте. Это объясняется характерной особенностью средиземноморского климата – ярко выраженным летним дефицитом влаги, в результате чего подстилка в период проведения исследований находилась в воздушно-сухом состоянии, тогда как в почвенных горизонтах некоторый запас влаги еще сохранялся.

В более широких пределах, чем численность, изменялись в зависимости от климатических условий и вида исследованного

субстрата (почвы или подстилки) показатели долевого участия актиномицетов (от 0 до 70%) в прокариотных комплексах бурых лесных почв. Различия в степени насыщения бактериальных сообществ мицелиальными прокариотами очевидно связаны с особенностями биополимерного комплекса растительного опада в географически отдалённых лесных экосистемах. Различия могут касаться как относительного содержания в опаде полисахаридов (целлюлозы, гемицеллюлозы) и лигнина, так и элементного состава, структуры макромолекул лигнина у разных растений. Например, лигнин травянистых растений содержит кониферилловый и кумаровый спирты, для древесины лиственных пород более характерными являются кониферилловый и синаповый спирты, тогда как для лигнина хвойных – кониферилловый спирт [20]. В зависимости от особенностей биополимерного комплекса изменяется и степень вовлечённости актиномицетов в конвейерную переработку растительного опада в данной экосистеме.

Несмотря на пространственную разобщённость сравниваемых бурозёмов, в составе всех актиномицетных комплексов обнаружены представители родов *Streptomyces*, *Micromonospora* и олигоспоровые формы. Наряду с ними комплексы бурых лесных почв «Беловежья» и «Манчжурии» включали в качестве минорных компонентов представителей родов *Streptosporangium* (0–9%) и *Streptoverticillium* (0–6,5%), отсутствовавшие в комплексе «Ичмелера». В большинстве исследованных субстратов долевого участие в комплексах стрептомицетов (50–90%) многократно превосходило вклад представителей других родов актиномицетов. Исключение составил подстилочный комплекс «Ичмелера», в котором, при общей малочисленности мицелиальных прокариот ($2,5 \cdot 10^4$ КОЕ/г) доминировали не стрептомицеты, а микромоноспоры (66,7%). Комплексы бурых лесных почв значительно различались между собой по относительному обилию олигоспоровых видов, которое варьировало от 0–8% в бурозёме «Манчжурии» до 11,5–67,0% в бурой лесной почве «Беловежья». Долевого участие олигоспор в почвенном комплексе «Ичмелера» составило около 10%, а в подстилке олигоспоровые виды не обнаружены.

В зависимости от типа климата в исследованных бурозёмах изменялся видовой состав доминирующего рода *Streptomyces*. В бурой лесной почве «Ичмелера» стрептомицетный комплекс был представлен видами пяти серий

Таблица / Table
Сравнительная характеристика комплексов актиномицетов в бурых лесных почвах различного географического положения
Comparative characteristics of the complexes of actinomycetes in brown forest soils different locations

Показатель / Parameter	Модельные участки/субстраты Model areas/substrates					
	«Ичмелер» “Ichmeler”		«Беловежье» “Belovezhye”		«Манчжурия» “Manchzhuriya”	
	подстилка litter	почва soil	подстилка litter	почва soil	подстилка litter	почва soil
Общая численность прокариот, вырастающих на КА, тыс. КОЕ/г The total number of prokaryotes growing on the САВ, thousand CFU/g	258±112	380±269	1120±192	304±71	1771±680	443±137
Доля актиномицетов в прокариотном комплексе, % The proportion of actinomycetes in the prokaryotic complex, %	1,9-4,8	12,8-51,6	28-53	0-9	26-44	66-70
Количество секций и серий рода <i>Streptomyces</i> The number of sections and series of the genus <i>Streptomyces</i>	1	5	5	4	8	3
Численность актиномицетов, вырастающих на среде с пропионатом натрия, тыс. КОЕ/г The number of actinomycetes, growing on the medium with sodium propionate, thousand CFU/g	25±14	167±75	578±134	21,8±0,9	423±29	350±65
Количество родов, выделяемых на среде с пропионатом натрия The number of genera distinguished on the medium with sodium propionate	2	3	5	3	5	5
Относительное обилие в комплексе представителей родов, % The relative abundance in the complex of the genera, %	33,3	73,0-7,8	55-85,3	50-72,6	61-90	76-77
<i>Streptomyces</i>	66,7	16,1-16,6	11-20,7	8,2-38,5	2-32	6-23
<i>Micromonospora</i>	0	10,1-10,4	3,7-2,7	1,5-6,0	2-6	0-8
олигоспоровые формы / oligospermia forms	0	0	0-3,5	0	0-2	0-9
<i>Streptosporangium</i>	0	0	3,2-6,5	0	0-0,7	0-1
<i>Streptoverticillium</i>	0	0				

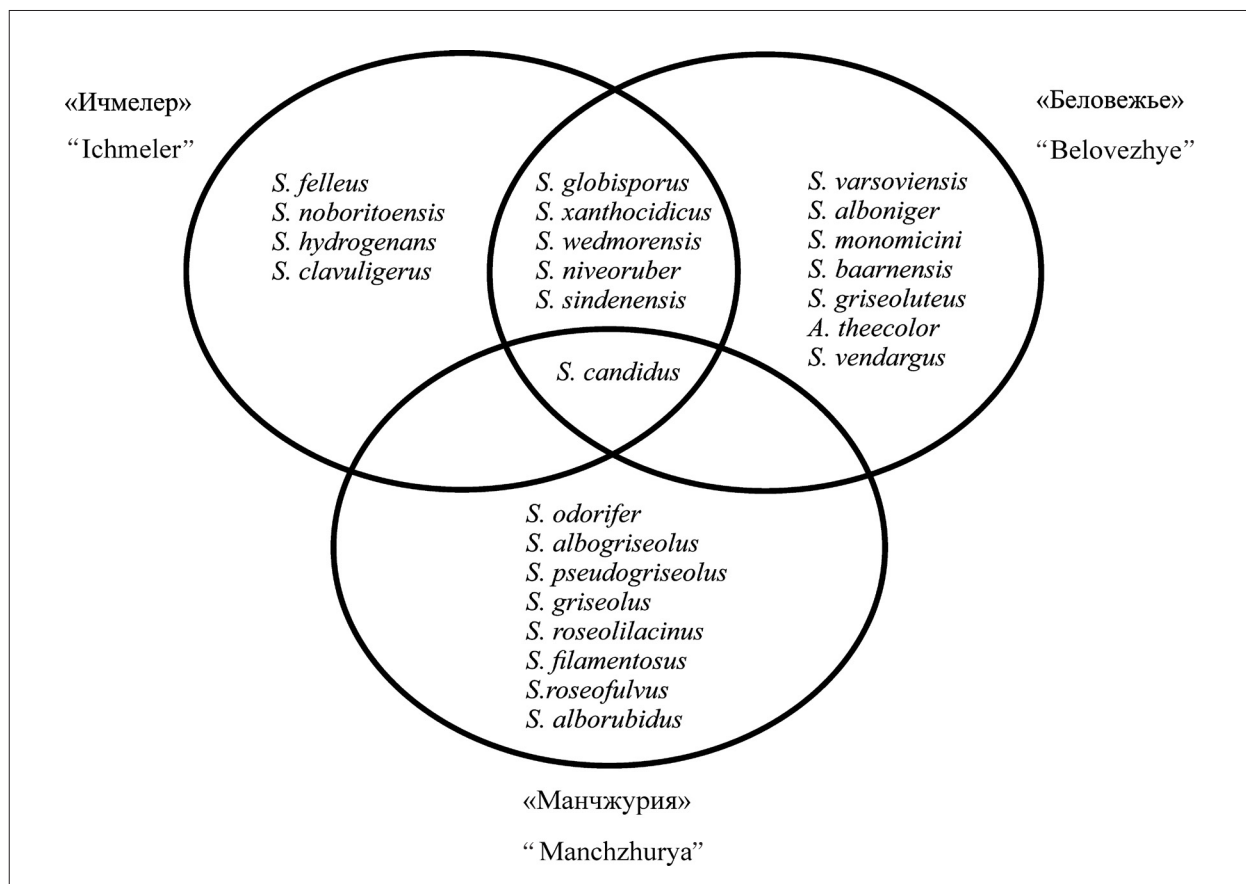


Рис. 2. Сходство и различие видового состава стрептомицетов в бурых лесных почвах экосистем с различным типом климата
Fig. 2. The similarities and differences in the species composition of the streptomyces in brown forest soil ecosystems with different type of climate

из трёх секций. Доминировали в комплексе виды секции Helvolo-Flavus Helvolus (50%). Особенно часто (30% всех изолятов) встречался вид *S. felleus*. При анализе видовой представленности стрептомицетов в бурозёме «Манчжурии» из почвы и подстилки были изолированы виды, отнесённые к пяти сериям из четырёх секций [16]. Треть всех изолятов представляла секцию Roseus, четверть была отнесена к серии Cinereus Achromogenes. Стрептомицетный комплекс бурой лесной почвы «Беловежья» включал виды семи серий из четырёх секций. Наиболее часто встречались виды *S. candidus* (20%), *S. wedmorensis* и *S. globisporus* (по 17%).

Таким образом, комплексы стрептомицетов бурых лесных почв, сформированных в различных климатических условиях, отличались специфичностью видового состава (рис. 2). Если в бурозёмах «Ичмелера» и «Беловежья» выявлено по шесть общих для того и другого комплекса видов, то в бурой лесной почве «Манчжурии» выявлен лишь

один вид *S. candidus*, встречающийся также в условиях Средиземноморья и Беловежской пуши. Расчёт показателей сходства Сёренсена позволил заключить, что по видовому составу комплексы стрептомицетов в бурых лесных почвах, сформированных в условиях средиземноморского и умеренного континентального климата, ближе ($K_s = 52\%$), чем их сходство с комплексом бурозёма, подверженного влиянию муссонного климата ($K_s = 9-10\%$).

Заключение

В результате выполненных исследований охарактеризована в сравнительном аспекте структура актиномицетных комплексов в бурозёмах лесных экосистем, сформированных в условиях средиземноморского («Ичмелер»), умеренного муссонного («Манчжурия») и умеренного континентального («Беловежье») климата. Независимо от климатических условий, доминировали в исследованных почвах, по частоте встречаемости и относительному

обилию, представители рода *Streptomyces*. Видовой состав стрептомицетных комплексов в каждой из исследованных почв отличался специфичностью, связанной, по-видимому, с особенностями биополимерного комплекса растительного опада, в трансформации которого мицелиальные прокариоты принимают активное участие. С использованием индексов Сёренсена показано, что различие между комплексами стрептомицетов в бурозёмах, пространственно удалённых в меридиональном направлении, менее значительно ($K_s = 52\%$), чем между стрептомицетными комплексами бурых лесных почв, разобщённых в широтном направлении ($K_s = 9-10\%$).

К типичным частым видам в бурых лесных почвах отнесены представители рода *Microtopospora*, которые, в зависимости от конкретных экологических условий, могут переходить в разряд доминантов («Ичмелер», подстилка). Олигоспоровые актиномицеты, на основании частоты встречаемости, в комплексах бурозёмов занимают позиции как типичных редких («Манчжурия»), так и типичных частых («Ичмелер») видов, при этом относительная доля в комплексе для олигоспор практически не превышает 10%.

Виды родов *Streptosporangium* и *Streptovorticillium*, отнесённые в комплексе бурых лесных почв к разряду случайных, были отмечены только в лесных экосистемах умеренного пояса, как с муссонным, так и с континентальным типом климата, но не встречались в «Ичмелере».

Выявленные количественные различия и особенности структуры комплексов актиномицетов в почвах одного генетического типа, но разобщённых в географическом отношении, свидетельствуют о значительном вкладе климатического фактора в формирование почвенной актинобиоты и могут иметь прогностическое значение в связи с глобальными и локальными тенденциями изменения климата.

Работа выполнена в рамках государственного задания Вятского государственного университета по теме «Механизмы адаптации и устойчивости почвенной микробиоты к техногенному загрязнению» №5.4962.2017/БЧ.

Литература

1. Заварзин Г.А. Микробная биогеография // Журнал общей биологии. 1994. Т. 55. № 1. С. 5–12.
2. Climate Change 2013: The Physical Science Basis IPCC Working Group I Contribution to AR5 [Электрон-

ный ресурс] <http://www.climatechange2013.org/> (Дата обращения: 08.02.2018).

3. Тальских В.Н., Митропольский О.В. Реакция биологического разнообразия на изменение климата и меры адаптации // Последствия изменения климата в Узбекистане, меры адаптации. Бюл. № 7. Ташкент: НИГМИ. 2008. С. 62–67.

4. Pritchard S.G. Soil organisms and global climate change // Plant Pathol. 2011. V. 60. No. 1. P. 82–99.

5. Панин А.Л., Белов А.Б., Краева Л.А., Болехан В.Н., Владимирова Н.Г., Гончаров А.Е., Власов Д.Ю., Тешебаев Ш.Б., Шаров А.Н., Толстиков А.В. Микробиологический мониторинг Антарктиды как предиктор рисков изменения климата Земли // Труды БГУ. 2014. Т. 9. Ч. 2. С. 68–81.

6. Левитин М.М. Изменение климата и прогноз развития болезней растений // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. Вып. 1. С. 14–19.

7. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата // Сельскохозяйственная биология. 2015. № 5. С. 641–647.

8. Euzebey J.P. List of prokaryotic names with standing in nomenclature. 2009. [Электронный ресурс] <http://www.bacterio.net> (Дата обращения: 08.02.2018).

9. Demain A.L. Small bugs, big business: The economic power of the microbe // Biotechnology Advances. 2000. V. 18. No. 6. P. 499–514.

10. Kekuda T.R.P., Shobha K.S., Onkarappa R. Fascinating diversity and potent biological activities of Actinomycete metabolites // Journal of Pharmacy Research. 2010. V. 3. No. 2. P. 250–256.

11. Strohl W.R. Antimicrobials / Microbial diversity and bioprocessing / Ed. A.T. Bull. American Society for Microbiology, Washington DC. 2004. P. 336–355.

12. Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М. Экология актиномицетов. М.: ГЕОС, 2001. 257 с.

13. Чернов И.Ю. Дрожжи в природе. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2013. 336 с.

14. Harmonized World Soil Database (version 1.1). Rome, Italy: FAO; Laxenburg, Austria: IASA, 2009. 38 p.

15. Исаченко А.Г., Шляпников А.А. Природа мира: Ландшафты. М.: Мысль, 1989. 504 с.

16. Гаузе Г.Ф., Преображенская Т.П., Свешникова М.А., Терехова Л.П., Максимова Т.С. Определитель актиномицетов. Роды *Streptomyces*, *Streptovorticillium*, *Chainia*. М.: Наука, 1983. 248 с.

17. Определитель бактерий Берджи. В 2-х т. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейли, С.С. Уилльямса. М.: Мир, 1997. Т. 2. 800 с.

18. Дмитриев Е.А. Математическая статистика в почвоведении. М.: МГУ, 1972. 291 с.

19. Зенова Г.М., Грачева Т.А., Манучарова Н.А., Звягинцев Д.Г. Актиномицетные сообщества лесных экосистем // Почвоведение. 1996. № 11. С. 1347–1351.

20. Терехова В.А., Семенова Т.А. Структура сообществ микромицетов и их синэкологические взаимодействия с базидиальными грибами в ходе разложения растительных остатков // *Микробиология*. 2005. Т. 74. № 1. С. 104–110.

References

1. Zavarzin G.A. Microbial biogeography // *Zhurnal obshchey biologii*. 1994. V. 55. No. 1. P. 5–12 (in Russian).
2. Climate Change 2013: The Physical Science Basis IPCC Working Group I Contribution to AR5 [Internet resource] <http://www.climatechange2013.org/> (Accessed: 08.02.2018).
3. Talskikh V.N., Mitropolskiy O.V. Responses of biological diversity to climate change and adaptation measures // *Effects of climate change in Uzbekistan, measures of adaptation*. Byul. No. 7. Tashkent: NIGMI. 2008. P. 62–67 (in Russian).
4. Pritchard S.G. Soil organisms and global climate change // *Plant Pathol.* 2011. V. 60. No. 1. P. 82–99 (in Russian).
5. Panin A.L., Belov A.B., Krayeva L.A., Bolekhan V.N., Vladimirova N.G., Goncharov A.E., Vlasov D.Yu., Teshebayev Sh.B., Sharov A.N., Tolstikov A.V. Microbiological monitoring of Antarctica as a predictor of the risk of climate change the Earth // *Trudy BGU*. 2014. V. 9. Ch. 2. P. 68–81 (in Russian).
6. Levitin M.M. Climate change and the prediction of the development of plant diseases // *Mikologiya i fitopatologiya*. 2012. V. 46. No. 1. P. 14–19 (in Russian).
7. Levitin M.M. Climate change and the forecast of development of plant diseases // *Selskokhozyaystvennaya biologiya*. 2015. No. 5. P. 641–647 (in Russian).
8. Euzebey J.P. List of Prokaryotic [Internet resource] <http://www.bacterio.net> (Accessed: 08.02.2018).
9. Demain A.L. Small bugs, big business: The economic power of the microbe // *Biotechnology Advances*. 2000. V. 18. No. 6. P. 499–514.
10. Kekuda T.R.P., Shobha K.S., Onkarappa R. Fascinating diversity and potent biological activities of Actinomycete metabolites // *Journal of Pharmacy Research*. 2010. V. 3. No. 2. P. 250–256.
11. Strohl W.R. Antimicrobials / Microbial diversity and bioprocessing / Ed. A.T. Bull. American Society for Microbiology, Washington DC. 2004. P. 336–355.
12. Zvyagintsev D.G., Zenova G.M. Ecology of actinomycetes. Moskva: GEOS, 2001. 257 p. (in Russian).
13. Chernov I.Yu. Yeast in nature. Moskva: Tovarishestvo nauchnykh izdaniy KMK, 2013. 336 p. (in Russian).
14. Harmonized World Soil Database (version 1.1). Rome, Italy: FAO; Laxenburg, Austria: IIASA, 2009. 38 p.
15. Isachenko A.G., Shlyapnikov A.A. The nature of the world: Landscapes. Moskva: Mysl, 1989. 504 p. (in Russian).
16. Gauze G.F., Preobrazhenskaya T.P., Sveshnikova M.A., Terekhova L.P., Maksimova T.S. Manual of actinomycetes. Genus *Sreptomycetes*, *Streptovercillium*, *Chainia*. Moskva: Nauka, 1983. 248 p. (in Russian).
17. The determinant of bacteria Berdzhi. In 2 v. / Eds. Dzh. Khoul, N. Krig, P. Snit, Dzh. Steyli, S.S. Uillyams. Moskva: Mir, 1997. V. 2. 800 p. (in Russian).
18. Dmitriyev E.A. Mathematical statistics in soil science. Moskva: MGU, 1972. 291 p. (in Russian).
19. Zenova G.M., Gracheva T.A., Manucharova N.A., Zvyagintsev D.G. Actinomycete community forest ecosystems // *Pochvovedeniye*. 1996. No. 11. P. 1347–1351 (in Russian).
20. Terekhova V.A., Semenova T.A. Structure of communities of micromycetes and their synecological interaction with basidiomycetous fungi during decomposition of plant residues // *Mikrobiologiya*. 2005. V. 74. No. 1. P. 104–110 (in Russian).