

На правах рукописи



Калашникова Кристина Андреевна

**ПОЧВЕННЫЕ МИКРОМИЦЕТЫ ТИПИЧНЫХ ЛЕСОВ ЮГА
ВЬЕТНАМА НА ПРИМЕРЕ НАЦИОНАЛЬНЫХ ПАРКОВ
ДОНГ НАЙ, БИ ДУП – НУЙ БА, ЧУ ЯНГ СИН И ЛОК БАК**

Специальность 03.02.12 – Микология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва — 2016

Работа выполнена на биологическом факультете ФГБОУ ВО «Московский государственный университет имени М.В.Ломоносова»

Научный руководитель:

Александрова Алина Витальевна
доктор биологических наук

Официальные оппоненты:

Ткаченко Олег Борисович
доктор биологических наук,
старший научный сотрудник,
заведующий отделом защиты растений, ФГБУН
Главный ботанический сад имени Н.В. Цицина
Российской академии наук (ГБС РАН)

Кирцидели Ирина Юрьевна
кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник лаборатории
систематики и географии грибов ФГБУН
Ботанический институт имени В.Л. Комарова
Российской академии наук (БИН РАН)

Ведущая организация:

ФГБУН Институт биохимии и физиологии
микроорганизмов имени Г.К. Скрыбина
Российской академии наук (ИБФМ РАН)
Всероссийская коллекция микроорганизмов (ВКМ)

Защита состоится 22 апреля 2016 г. в ^{17⁰⁰} на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В.Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, Ленинские горы, д.1, стр. 12, Биологический факультет МГУ, ауд. М1.

Факс: 8 (495) 939-43-09

Интернет-сайт: www.bio.msu.ru

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова и на сайте www.bio.msu.ru.

Автореферат разослан 20 февраля 2016 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук

А.В. Щербаков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Почвенные микроскопические грибы обязательно присутствуют во всех биоценозах и являются одним из ключевых звеньев детритной пищевой сети, обеспечивающей круговорот биогенных элементов. Они играют важную роль в деструкции органического вещества, активно участвуют в процессах почвообразования и формирования растительных сообществ, а также влияют на численность и видовой состав других групп организмов в почвах (Мирчинк, 1988; Christensen, 1989; Hyde et al., 2007). Особенно велика их роль в тропических лесах, где грибы обеспечивают быструю минерализацию органических остатков, иммобилизацию макро- и микроэлементов и питание растений (Lodge 1993; Rossmann, 1997; Hawksworth, 2002). С практической точки зрения микроскопические грибы представляют исключительный интерес как продуценты биологически активных веществ для медицины и биотехнологии.

Видовой состав почвообитающих микромицетов природных экосистем многих регионов относительно слабо изучен. В тропических странах исследования микроскопических грибов сосредоточены, в основном, на практически значимых группах – фитопатогенах и контаминантах сельскохозяйственной продукции, патогенах животных и человека, агентах биоповреждений, продуцентах медицинских соединений (Pitt et al., 1994; Bills et al., 2002; Evans, Ashbee, 2002; Thongkantha et al., 2008). Работы по микромицетам природных местообитаний связаны с изучением растительных субстратов (Wang et al., 2008; Rambelli et al., 2004; Osono et al., 2009; Costa et al., 2015) и в меньшей степени – с почвами (Farrow, 1954; Maggi, Persiani, 2005; Allegrucci et al., 2009). Для Вьетнама до работ, начатых в 2009 г. в Тропическом центре (Александрова, Сидорова 2011; Александрова и др., 2011), исследование микроскопических грибов было ограничено единичными работами прикладного характера.

Изучение почвенных микромицетов естественных экосистем особенно актуально для тропических лесов, площади которых стремительно сокращаются. При этом могут исчезнуть и населяющие их виды организмов.

Целью работы было изучение биоразнообразия почвообитающих микроскопических грибов лесных биоценозов Южного и Центрального Вьетнама.

Для достижения данной цели были поставлены следующие **задачи**:

- Выявить и сравнить видовой состав почвенных культивируемых микромицетов в равнинных, предгорных и горных тропических лесах Южного и Центрального регионов Вьетнама на примере Национальных парков Донг Най, Би Дуп – Нуй Ба, Чу Янг Син и Лок Бак.

- Проанализировать видовой состав и представленность микромицетов в разных типах субстратов (почва, листовая опад с почвы, «воздушный» опад из корзинок эпифитов) исследованных территорий.

- Идентифицировать молекулярно-генетическим методом неспорулирующие изоляты грибов, определение которых по культурально-морфологическим признакам затруднено.

Научная новизна. Работа является продолжением исследований, начатых на базе Тропического центра в 2009 г. (Александрова, Сидорова 2011; Александрова и др., 2011). В ней обработаны материалы, собранные в период с 2011 по 2014 гг., из пяти особо охраняемых природных территорий (далее ООПТ) Вьетнама, при этом значительно расширена территория исследований и охвачены новые типы лесных биотопов. Полученные новые данные о составе микобиоты почвенных микромицетов национальных парков позволили существенно дополнить существующие списки видов для особо охраняемых территорий Вьетнама.

Данная работа пополнила список микроскопических грибов Вьетнама на 299 видов, и ее результаты внесли вклад в общее представление о разнообразии почвенной микобиоты в тропических лесах Юго-Восточной Азии, которые на данный момент еще очень мало изучены.

Впервые проведено достаточно масштабное исследование видового состава почвообитающих микромицетов природных биотопов южной и центральной частей Вьетнама. Это сделало возможным сравнение комплексов видов, формирующихся в равнинных, предгорных и горных лесах. Показано сходство видового состава почвенных грибов в равнинных и предгорных лесах и своеобразие микобиоты в горных лесах разных массивов.

Впервые проведен анализ комплексов микромицетов, формирующихся в почве и на опаде, на участке, где идут работы по лесовосстановлению, и сравнение его с микобиотой ненарушенных лесов.

С помощью молекулярных методов идентификации, использованных для определения неспорносящих на стандартных питательных средах культур, было показано, что значительная их часть (28%) относится к порядку Xylariales. Полученные новые данные расширяют представления о распространении и роли грибов этой таксономической группы в тропических лесах.

Практическая значимость работы. По итогам работы создана коллекция чистых культур микроскопических грибов, включающая 1149 изолятов. Она может быть использована для поиска объектов, представляющих интерес для биотехнологии, т.к. многие из них являются потенциальными продуцентами биологически активных веществ, агентами биологической защиты растений, могут быть использованы для биodeградации отходов и т.п. Наиболее перспективные штаммы депонированы в коллекцию Федерального государственного бюджетного учреждения науки «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» (ГНЦ ПМБ РАН, г. Оболенск), совместно с которым ведется работа по поиску продуцентов биологически активных веществ с антибактериальными, антимикотическими и инсектицидными свойствами.

Данные о составе микобиоты почвы и опада на участке посадок диптерокарповых пород, в сравнении с микобиотой естественных лесов, могут быть учтены при планировании работ по лесовосстановлению.

Полученные данные используются при чтении специальных курсов лекций и проведении практических занятий для студентов кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ.

Положения, выносимые на защиту.

1. Видовое богатство культивируемых почвообитающих микромицетов в почвах и опаде равнинных, предгорных и горных муссонных тропических лесов Южного и Центрального Вьетнама высокое, в ходе работы было выявлено 353 вида микроскопических грибов из 117 родов.

2. Комплексы микроскопических грибов равнинных лесов изученных территорий Вьетнама сравнительно однородны и сильно отличаются от таковых, формирующихся в горных биогеоценозах. Комплексы микромицетов горных лесов представляют две обособленные группы, связанные с различными горными массивами Би Дуп и Чу Янг Син. Комплексы микромицетов предгорных лесов сходны с равнинными, что согласуется и с геоботаническими данными.

3. Комплексы микроскопических грибов почвы и опада с поверхности почвы более сходны между собой внутри одного местообитания, чем на одинаковых субстратах разных местообитаний одной территории. Сходство почвы и опада по составу грибов тем больше, чем больше степень разложения опада; процесс деструкции определяется режимом увлажнения. В «воздушном» опаде формируются специфические комплексы микромицетов.

4. Большая часть (28%) неспорулирующих на стандартных средах культур микромицетов, выявленных в тропических лесах Вьетнама, относится к порядку Xylariales, вторую позицию занимает Pleosporales (22%), а затем Botryosphaeriales (15%). Это согласуется с высоким разнообразием Xylariales в тропических регионах, выявляемым по наличию плодовых тел на древесном и растительном субстратах и иногда на почве.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были доложены на 5 всероссийских и международных конференциях и съездах: XIX Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2012» (Москва, 2012), 3-й съезд микологов России «Современная микология в России» (Москва, 2012), VIII Международная конференция «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Ульяновск, 2012), II(X) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге (Москва, 2012), III(XI) Международная ботаническая конференция молодых ученых в Санкт-Петербурге (Москва, 2015).

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 9 печатных работ, из которых 3 статьи в журналах из перечня, рекомендованного ВАК, остальные 6 – тезисы и материалы конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 194 страницах, содержит 21 рисунок и 26 таблиц. Состоит из введения, обзора литературы, описания материалов и методов, изложения результатов и обсуждения исследований, заключения, выводов, списка цитированной литературы, списка публикаций автора и приложений. Библиография включает 221 литературный источник, из них 180 на иностранных языках.

Благодарности. Выражаю особую благодарность моему научному руководителю, д.б.н. Александровой Алине Витальевне, за всестороннюю поддержку и помощь на протяжении всей работы. Автор глубоко признательна

заведующим кафедрой микологии и альгологии д.б.н., проф. Ю.Т. Дьякову и д.б.н., проф. А.В. Куракову за поддержку, д.б.н., проф. И.И. Сидоровой и к.б.н. Е.Ю. Ворониной – за ценные консультации по оформлению работы, М.А. Побединской, к.б.н. В.И. Гмошинскому и к.б.н. Д.А. Чудаеву – за помощь в организации работ в лаборатории, М.Ю. Дьякову – за поддержание морального духа и хорошего настроения, к.б.н. Е.Ю. Благовещенской – за консультации по математической обработке данных, Л.Ю. Кокаевой – за поддержку и помощь в проведении молекулярно-генетических исследований на стадии разработки методов. Автор искренне благодарит сотрудников Беломорской Биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова: директора станции д.б.н., проф. А.Б. Цетлина и к.б.н. Т.В. Неретину – за предоставление материально-технической базы для проведения молекулярно-генетических исследований, к.б.н. О.П. Коновалову – за огромную помощь в проведении молекулярно-генетических исследований, ценные консультации и замечания в процессе написания диссертации. Получение материалов для исследования было бы невозможно без помощи сотрудников лесных станций и администрации национальных парков, а также коллектива Российской и Вьетнамской части Совместного Тропического центра, автор выражает им искреннюю признательность.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В обзоре литературы кратко описаны особенности тропических экосистем, которые прямо или косвенно влияют на формирование комплексов грибов. Приведен подробный обзор работ по изучению микромицетов в почвах тропических регионов.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В работе использованы материалы, полученные в ходе экспедиций, организованных на базе Совместного Российско-Вьетнамского Тропического Научно-Исследовательского и Технологического центра. Для изучения видового разнообразия микромицетов было проанализировано 350 образцов почвы и связанных с ней субстратов из различных типов лесов пяти ООПТ Южного и Центрального Вьетнама, отобранных в период с 2011 по 2014 гг. Характеристика мест исследований и количество проанализированных образцов приведены в таблице 1.

Сбор образцов был проведен на однородных участках, характерных для исследуемых местообитаний. На каждой площадке было отобрано 20-30 образцов, по 10 образцов каждого типа субстрата (почвы, опада с почвы и, по возможности, «воздушного» опада, задержанного в корзинках эпифитов).

Выделение микромицетов осуществляли на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова методом посева из серийных разведений С. Ваксмана в модификации Д.Г. Звягинцева (Методы..., 1991). Были использованы среда Чапека с содержанием сахарозы 0.3% и сусло-агар. Для подавления роста бактерий использовали антибиотики.

Посев на чашки Петри делали в пятикратной повторности из разведения в 1000 раз. На 7 и 14 сутки роста подсчитывали колонии каждого морфологического типа и выделяли их в чистую культуру для дальнейшей идентификации.

Представленность видов оценивали по показателям пространственной частоты встречаемости и относительного обилия видов (Мирчинк, 1988; Bills et al., 2004). Статистическую обработку данных проводили в программах Excel, STATISTICA 8.0, PCO3 (Anderson, 2003) и EstimateS (Colwell, 2006).

Для идентификации использовали как общепринятые определители, так и статьи, посвященные обработке отдельных родов и описанию новых видов грибов. Наименования видов и систематическое положение дано по базам данных: The MycoBank (<http://www.mycobank.org>) и CABI Bioscience Databases (<http://www.indexfungorum.org>). В случае расхождения данных принимали сведения, приведенные в MycoBank.

Для идентификации неспорулирующих культур и видов, определение которых требовало подтверждения, были использованы **молекулярно-генетические** подходы. Выделение ДНК из мицелия чистых культур проводили с помощью набора Wizard® SVGenomic DNA Purification System A2361 (Promega, США) по протоколу производителя. ITS-регион ядерной рДНК (ITS1–5.8S–ITS2) был амплифицирован с помощью праймеров ITS 1-F и ITS 4 (Gardes, Bruns, 1993; White et al., 1990) по стандартному протоколу. Для амплификации был использован набор с ColoredTaq полимеразой (арт. K0132) компании Sileks. Секвенирование осуществляли с тех же праймеров в обоих направлениях на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3100 Genetic Analyzer («Applied Biosystems HITACHI», США) с набором реактивов BigDye v.1.1.

Полученные последовательности подвергали первичной обработке в программе Codon Code Aligner (www.codoncode.com). Парное и множественное выравнивание проводили с помощью алгоритмов ClustalW и MUSCLE в программе MEGA 6.0 (Tamura et al., 2013). Поиск сходных геномных последовательностей проведен алгоритмом BLAST (www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST/). Полученные результаты были депонированы в базу данных GenBank (NCBI) под номерами KP074967 – KP075007, KP747689 – KP747712.



Рисунок 1. Вьетнам. Места работы:

1 – Национальный парк Донг Най, сектор Нам Кат Тьен, 2 – Национальный парк Донг Най, лесной массив Ма Да, 3 – лесное хозяйство Лок Бак, 4 – Национальный парк Би Дуп – Нуй Ба, 5 – Национальный парк Чу Янг Син.

Таблица 1

Характеристика мест исследований и объем собранного материала

ООПТ	Местообитание	Почва	Дата	Кол-во образцов
Национальный парк Донг Най, сектор Нам Кат Тьен	Вторичный муссонный высокоствольный лес с доминированием <i>Lagerstroemia calyculata</i> (Lythraceae), участием <i>Tetrameles nudiflora</i> (Datisceae), <i>Haldina cordifolia</i> (Rubiaceae) и <i>Hopea odorata</i> (Dipterocarpaceae) 11°25'43" с.ш., 107°25'39" в.д., 130 м над ур. м.	Ферраллитно-маргалитная на выветренных базальтах	11.06.2011	30
	Первичный муссонный высокоствольный полидоминантный лес с участием Caesalpiniaceae, Combretaceae, Dipterocarpaceae, Lythraceae, Moraceae, Rubiaceae, Sapindaceae, Sterculiaceae 11°26'26" с.ш., 107°24'02" в.д., 160 м над ур. м.		21.11.2012	20
	Участок лесовосстановления <i>Dipterocarpus</i> spp., <i>Hopea</i> spp., <i>Shorea</i> spp. (Dipterocarpaceae) 11°23'46" с.ш., 107°22'31" в.д., 100 м над ур. м.	Красно-желтая ферраллитная глубоко дренированная на глинистых сланцах	22.11.2012	20
Первичный высокоствольный диптерокарповый лес, плакорный участок с <i>Dipterocarpus dyeri</i> (Dipterocarpaceae), <i>Irvingia malayana</i> (Irvingiaceae) 11°18'50" с.ш., 107°04'18" в.д., 120 м над ур. м.	20.06.2011		20	
Первичный высокоствольный диптерокарповый лес, в локальном понижении рельефа с участием <i>Anisoptera costata</i> , <i>Shorea harmandii</i> , <i>S. roxburghii</i> (Dipterocarpaceae), <i>Irvingia malayana</i> (Irvingiaceae) и <i>Swintonia floribunda</i> (Anacardiaceae) 11°18'50" с.ш., 107°04'19" в.д., 120 м над ур. м.	20.06.2011		20	
Лесное хозяйство Лок Бак	Предгорный полидоминантный лес на вершине холма с участием Anacardiaceae, Dipterocarpaceae, Elaeocarpaceae, Irvingiaceae, Lauraceae, Maliaceae 11°50'12" с. ш., 107°38'28" в. д., 650 м над ур. м.	Аллювиальная гидроморфная оглеенная	20.04.2012	20
	Предгорный полидоминантный лес на склоне с участием Anacardiaceae, Аросунасеае, Dipterocarpaceae, Clusiaceae, Elaeocarpaceae, Chrysobalanaceae, Moraceae, Sterculiaceae 11°43'04" с.ш., 107°42'32" в.д., 800 м над ур. м.		18.04.2013	20
	Среднегорный полидоминантный лес, приусловой участок с <i>Pandanus</i> sp. 11°43'48" с.ш., 107°43'12" в.д., 1100 м над ур. м.	11.04.2013	20	
Национальный парк Би Дуп–Нуй Ба	Среднегорный полидоминантный лиственный лес с преобладанием Fagaceae, участием Altingiaceae, Lauraceae, Hamamelidaceae, Podocarpaceae 12°10'51" с.ш., 108°41'09" в.д., 1480 м над ур. м.	Горная ферраллитная красно-желтая на гранитах	7.07.2011	20
	Среднегорное сосновое редколесье с <i>Pinus kesiya</i> 12°11'33" с.ш., 108°40'49" в.д., 1530 м над ур. м.		11.07.2011	20
	Среднегорный смешанный лес с преобладанием <i>Pinus krempfii</i> (Pinaceae) и участием <i>Fokienia hodginsii</i> (Cupressaceae), Elaeocarpaceae, Magnoliaceae, Theaceae, Podocarpaceae 12°10'54" с.ш., 108°41'24" в.д., 1500 м над ур. м.	Горная темно-бурая лесная на гранитах	12.11.2012	20

Национальный парк Чу Янг Син	Горное криволесье на хребте с участием <i>Elaeocarpaceae</i> , <i>Ericaceae</i> , <i>Fagaceae</i> , <i>Guttiferaceae</i> , <i>Lauraceae</i> , <i>Magnoliaceae</i> , <i>Myrtaceae</i> , <i>Theaceae</i> 12°22'93" с.ш., 108°22'16" в.д., 1990 м над ур. м.	Горная бурая лесная на гранитах	08.04.2012	30
	Среднегорный смешанный лес на террасе с участием <i>Pinus krempfii</i> (<i>Pinaceae</i>), <i>Dacrydium elatum</i> (<i>Podocarpaceae</i>), <i>Fokienia hodginsii</i> (<i>Cupressaceae</i>) 12°24'31" с.ш., 108°23'19" в.д., 1500 м над ур. м.		22.05.2014	20
	Среднегорный полидоминантный лес на склоне <i>Fabaceae</i> , <i>Fagaceae</i> , <i>Guttiferaceae</i> , <i>Lauraceae</i> , <i>Myrtaceae</i> , <i>Rubiaceae</i> , <i>Rutaceae</i> , <i>Theaceae</i> 12°23'72" с.ш.; 108°21'01" в.д., 1100 м над ур. м.	Горная гумусно-ферраллитная на гранитах	13.04.2012	20
	Среднегорный полидоминантный лес на склоне <i>Elaeocarpaceae</i> , <i>Fagaceae</i> , <i>Guttiferaceae</i> , <i>Lauraceae</i> , <i>Magnoliaceae</i> , <i>Myrtaceae</i> , <i>Rhodoleiaceae</i> , <i>Theaceae</i> 12°24' 04" с.ш., 108°21' 07" в.д., 1000 м над ур. м.		23.05.2014	20
	Среднегорный полидоминантный лес, прирусловой участок с <i>Pandanus</i> sp. 12°25'03" с.ш., 108°22'38" в.д., 1000 м над ур. м.	Аллювиальная гидроморфная оглеенная	25.03.2013	30
Всего образцов				350

Примечание: в колонке «кол-во образцов» 20 – собраны почва и опад, 30 – собраны почва, опад и «воздушный» опад.

Коллекция культур микроскопических грибов, составленная в результате работы, включает 1149 изолятов, хранящихся при -70°C. Частично они переданы в коллекцию ГНЦ ПМБ, где с ними проведены работы по поиску продуцентов биологически активных веществ.

Глава 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Анализ общего видового списка почвенных грибов Центрального и Южного Вьетнама, полученного в результате работы

В результате обработки полученных образцов составлен список видов культивируемых почвообитающих микроскопических грибов, отмеченных для пяти особо охраняемых природных территорий Центрального и Южного регионов Вьетнама. Он включает 353 вида из 117 родов. Большая часть – 325 (92% от всего видового богатства) принадлежит к отделу *Ascomycota*, из них 21 вид формирует телеоморфную стадию в культуре, остальные виды – анаморфные. Формальный отдел *Zygomycota* представлен 20 (5%) видами из порядка *Mucorales*, отдел *Basidiomycota* – 8 (3%) видами из 5 порядков: *Agaricales*, *Cantharellales*, *Hymenochaetales*, *Sporidiobolales*, *Tremellales* и группы неясного систематического положения.

В отделе *Ascomycota* ведущими по количеству видов являются порядки *Eurotiales* (133 вида) и *Hypocreales* (69), за ними идут порядки *Pleosporales* (24),

Xylariales (19), Sordariales (17). Остальные 14 порядков сумчатых грибов представлены меньшим количеством видов (от 1 до 8).

Наиболее богаты видами роды *Penicillium* (75), *Aspergillus* (31) и *Talaromyces* (17) из порядка Eurotiales. Немного меньшим количеством видов представлены *Trichoderma* (16), *Fusarium* (12) и *Acremonium* (10) из порядка Hypocreales.

Кроме того, выявлены виды, имеющие как повсеместное (космополитное) распространение, так и более характерные для тропических регионов. Среди последних можно отметить: *Acremonium potronii* Vuill., *Aspergillus janus* Raper et Thom, *A. longivesica* L.H. Huang et Raper, *A. raperi* Stolk et J.A. Mey, *Chaetomium malaysiense* (D. Hawksw.) Arx, *Clonostachys byssicola* Schroers, *Cylindrocladiella camelliae* (Venkataram. et C.S.V. Ram) Boesew., *Diaporthe eucalyptorum* Crous et R.G. Shivas*, *Gibberella baccata* (Wallr.) Sacc.*, *Gongronella butleri* (Lendn.) Peyronel et Dal Vesco, *Hamigera avellanea* Stolk et Samson, *Heterocephalum aurantiacum* Thaxt., *Hypoxylon pulicicidum* J. Fourn., Polishook et Bills*, *Leptosphaeria spegazzinii* Sacc. et P. Syd.*, *Monodictys castaneae* (Wallr.) S. Hughes, *Nectria mauritiicola* (Henn.) Seifert et Samuels*, *Penicillium atrovenetum* G. Sm., *P. tropicoides* Houbraken, Frisvad et Samson, *Pestalotiopsis clavispora* (G.F. Atk.) Steyaert*, *P. mangiferae* (Henn.) Steyaert*, *Phaeoisaria clematidis* (Fuckel) S. Hughes, *Phoma tropica* R. Schneid. et Boerema*, *Rhizostilbella hibisci* (Pat.) Seifert, *Scopulariopsis carbonaria* F.J. Morton et G. Sm., *Talaromyces* cf. *solicola* Visagie et K. Jacobs, *T. dendriticus* (Pitt) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert, *T. erythromellis* (A.D. Hocking) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert, *T. loliensis* (Pitt) Samson, Yilmaz et Frisvad, *T. reesei* E.G. Simmons*, *Verticillium* cf. *lindauianum* Bubák, *Xylaria apoda* (Berk. et Broome) J.D. Rogers et Y.M. Ju* и *Zygosporium masonii* S. Hughes. (*Отмечены виды, идентифицированные молекулярно-генетическим методом).

Список почвообитающих микромицетов, составленный в результате этой работы, дополняет опубликованный ранее список (Александрова, Сидорова, 2011), который был создан по результатам, полученным в Национальном парке Кат Тьен, и включал 107 видов из 53 родов. В результате показано, что наша работа пополнила данные о почвенных микроскопических грибах Вьетнама на 299 видов.

3.2 Анализ видового состава микромицетов исследованных местообитаний

Природные области, ненарушенные или слабо нарушенные деятельностью человека, стремительно сокращаются. Особенно быстро это происходит в последние десятилетия в тропических регионах. Во Вьетнаме уцелевшие леса активно берут под охрану и разрабатывают стратегии восстановления исходных экосистем. Для успешного функционирования и развития охраняемых территорий очень важно проведение инвентаризации всех групп организмов.

В работе мы постарались максимально охватить разные варианты лесных биотопов, характерных для юга Вьетнама. Исследованные местообитания, в зависимости от рельефа, делятся на равнинные, предгорные и горные. На

территории Национального парка Донг Най в секторе Нам Кат Тьен и лесном массиве Ма Да произрастают равнинные леса. В лесном хозяйстве Лок Бак, где средние высоты над уровнем моря выше и рельеф слабо гористый, – предгорные леса. В Национальных парках Би Дуп – Нуй Ба и Чу Янг Син – настоящие горные леса.

Сектор Нам Кат Тьен Национального парка Донг Най. Всего в секторе Нам Кат Тьен в почве и опаде за 2 года исследований было выявлено 172 вида микромицетов из 70 родов. Опубликованный ранее список почвенных грибов этого места (Александрова, Сидорова, 2011) пополнился на 118 видов.

Лесной массив Ма Да Национального парка Донг Най. В результате проведенных исследований в лесном массиве Ма Да из почвы и листового опада было выделено 123 вида микромицетов из 45 родов. Это первые сведения о почвенных грибах данной территории.

Лесное хозяйство Лок Бак. В этом месте в почве и листовом опаде отмечено 114 видов культивируемых микромицетов из 47 родов. Это также первые сведения для региона, учитываемые при повышении статуса охранной территории.

Национальный парк Би Дуп – Нуй Ба. В результате работы по изучению почвообитающих микроскопических грибов Национального парка Би Дуп–Нуй Ба за 2 сезона составлен список, содержащий 102 вида из 31 рода. Это первые сведения о микромицетах, включенные в общую инвентаризацию биоразнообразия Национального парка.

Национальный парк Чу Янг Син. За 3 года исследования в Национальном парке Чу Янг Син выявлено 186 видов микроскопических почвообитающих грибов из 60 родов. Это также первые сведения о почвенных грибах данной охраняемой территории, существенно пополнившие общие списки живых организмов Национального парка.

Для каждого исследованного местообитания было проведено сравнение выявленного состава комплексов микромицетов из почвы, опада с почвы и «воздушного» опада. Для этой цели были построены диаграммы ординации в программе PCO3 (Anderson, 2003). Во всех изученных местообитаниях образцы почвы и опада отличаются по составу микромицетов.

Комплексы микроскопических грибов почвы и опада с поверхности почвы более сходны между собой внутри одного местообитания, чем на одинаковых субстратах из разных местообитаний одной ООПТ (рис. 2). Сходство почвы и опада по составу грибов тем больше, чем больше степень разложения опада. В муссонном климате лимитирующим фактором деструкции опада является доступность влаги. В сухой сезон опад накапливается, а с началом влажного сезона – быстро разлагается или уносится термитами. В горных лесах, где нет выраженного сухого сезона и поступление осадков более равномерно, сходство комплексов микромицетов опада и почвы, как правило, выше.

«Воздушный» опад представляет собой достаточно специфический и уникальный субстрат. В нем формируются специфические комплексы микромицетов, обособленные от микромицетов почвы и опада.

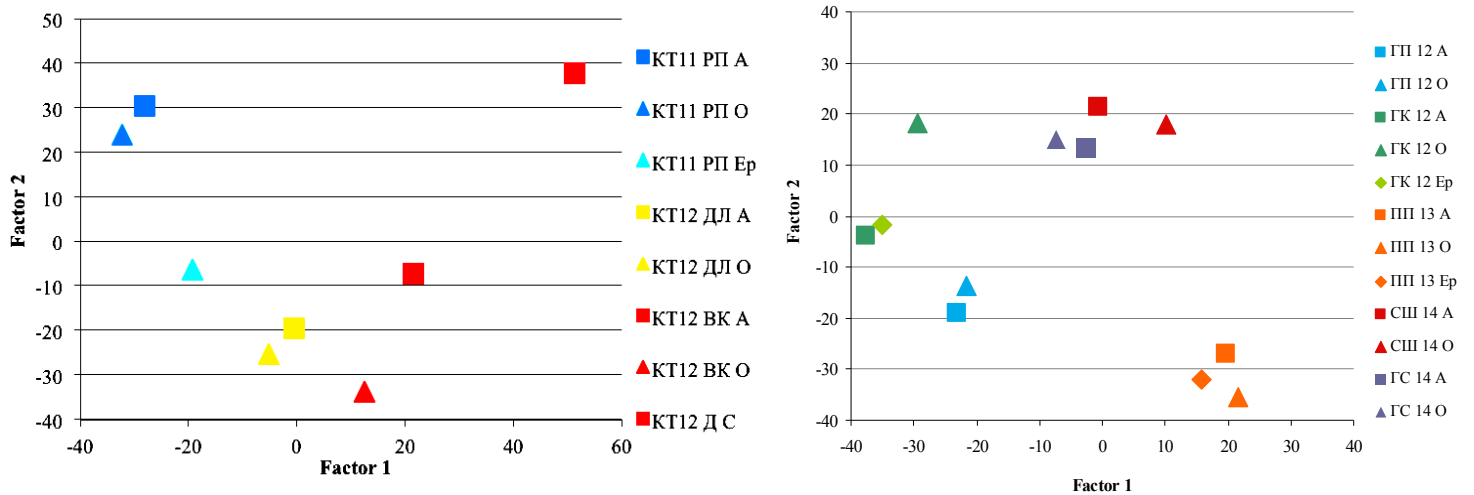


Рисунок 2. Ординация, построенная методом главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса с учетом частоты встречаемости видов почвенных грибов в секторе Нам Кат Тьен (слева) и в Национальном парке Чу Янг Син (справа).

Обозначения к рисунку: РП – вторичный муссонный высокоствольный лес, сектор Нам Кат Тьен, 2011 г., ДЛ – участок лесовосстановления, диптерокарповые посадки, сектор Нам Кат Тьен, 2012 г., ВК – первичный муссонный высокоствольный полидоминантный лес в окрестностях вышки климатологов, сектор Нам Кат Тьен, 2012 г.; ГП 12– среднегорный полидоминантный лес на склоне, Национальный парк Чу Янг Син, 2012 г.; ГК 12 – горное криволесье на хребте, Национальный парк Чу Янг Син, 2012 г.; ПП 13 – среднегорный полидоминантный лес, прирусловой участок с *Pandanus* sp., Национальный парк Чу Янг Син, 2013 г.; СШ 14 – среднегорный полидоминантный лес на склоне, Национальный парк Чу Янг Син, 2014 г.; ГС 14 – среднегорный смешанный лес на террасе, Национальный парк Чу Янг Син, 2014 г.; А – почва, О – растительный опад, Ер – «воздушный» опад.

Видовой состав объединяет виды, часто ассоциированные с растениями, и типичные почвенные. Также в «воздушном» опаде выявлены грибы, не отмеченные в других субстратах: *Acremonium charticola*, *A. polychromum*, *Annulohyphoxylon* sp., *Chaunopycnis alba*, *Clonostachys pseudochroleuca*, *Diaporthe eucalyptorum*, *Endomelanconiopsis endophytica*, *Graphium* sp., *Lasiodiplodia pseudotheobromae*, *Microdiplodia* sp., *Penicillium inflatum*, *Gymnopilus* sp.1. Такой состав грибов в воздушном опаде может быть связан со своеобразием условий в верхнем ярусе леса.

Численность микромицетов в исследованных местообитаниях и показатели их видового разнообразия представлены в таблице 2. Количество колониеобразующих единиц (далее КОЕ) почвообитающих микромицетов варьировало в довольно широких пределах от 20 тыс./г (почва, диптерокарповые посадки, Кат Тьен) до 525 тыс./г (опад, горный лес, Чу Янг Син). В листовом опаде и особенно в «воздушном» опаде количество КОЕ было, как правило, выше, чем в почве. Достоверные отличия ($p = 0,01$) по численности микромицетов были выявлены только между почвой в равнинных (среднее 83 ± 39 [стандартное отклонение]) и горных лесах (среднее 177 ± 111).

Видовое богатство по индексам Симпсона ($1/D$), Шеннона (H) и выровненности (E_n) также сильно варьировало в зависимости от места и сезона. Однако достоверных отличий между типами лесов по этим показателям не было отмечено.

Таблица 2

Количественные характеристики и показатели видового разнообразия комплексов микромицетов, выявленных в исследованных местообитаниях Южного и Центрального Вьетнама

ООПТ	Местообитание	Субстрат	КОЕ, тыс./г ± ст. откл.	S	1/D	H	E _H
КТ	Вторичный муссонный высокоствольный лес	А	81 ± 4	42	11.76	2.91	0.78
		О	208 ± 15	57	7.2	2.83	0.7
		Ер	216 ± 21	43	5.85	2.35	0.62
	Первичный муссонный высокоствольный полидоминантный лес	А	131 ± 5	42	16.67	3.18	0.85
		О	302 ± 8	38	11.74	2.93	0.81
	Участок лесовосстановления с Dipterocarpaceae	А	20 ± 2	33	22.69	3.20	0.91
О		160 ± 6	39	6.25	2.43	0.66	
МД	Первичный высокоствольный диптерокарповый лес, плакорный участок	А	84 ± 6	36	9.93	2.79	0.77
		О	222 ± 13	43	10.9	2.79	0.74
	Первичный высокоствольный диптерокарповый лес, в локальном понижении	А	66 ± 5	36	15.04	2.96	0.83
		О	130 ± 23	38	7.68	2.55	0.7
ЛБ	Предгорный полидоминантный лес на вершине холма	А	73 ± 6	38	9.15	2.74	0.75
		О	252 ± 14	34	7.93	2.7	0.76
	Среднегорный полидоминантный лес, прирусловой участок	А	143 ± 11	49	6.14	2.56	0.66
		О	336 ± 18	35	6.21	2.38	0.67
	Предгорный полидоминантный лес на склоне	А	65 ± 5	38	12.03	2.88	0.79
		О	253 ± 11	38	9.02	2.66	0.73
БД	Среднегорный полидоминантный лиственный лес	А	22 ± 2	18	3.98	1.93	0.67
		О	48 ± 5	29	8.08	2.56	0.76
	Среднегорное сосновое редколесье с <i>Pinus kesiya</i>	А	145 ± 7	24	6.96	2.26	0.71
		О	57 ± 10	35	6.26	2.37	0.67
	Среднегорный смешанный лес с преобладанием <i>Pinus krempfii</i>	А	249 ± 7	23	4.02	1.92	0.61
		О	194 ± 8	26	5.68	2.14	0.66
ЧЯС	Горное криволесье на хребте	А	378 ± 26	38	4.75	2.09	0.57
		О	215 ± 15	33	12.39	2.83	0.81
		Ер	406 ± 52	25	4.74	2.07	0.64
	Среднегорный полидоминантный лес на склоне	А	247 ± 14	39	9.7	2.6	0.71
		О	525 ± 17	39	6.59	2.33	0.64
	Среднегорный полидоминантный лес, прирусловой участок	А	77 ± 8	34	1.68	1.54	0.44
		О	312 ± 20	36	8.38	2.6	0.72
		Ер	511 ± 32	29	5.73	2.6	0.77
	Среднегорный полидоминантный лес на склоне	А	161 ± 12	31	3.98	1.92	0.56
		О	283 ± 27	45	5.79	2.28	0.6
	Среднегорный смешанный лес на террасе	А	138 ± 17	31	2.68	1.66	0.48
		О	213 ± 20	32	6.08	2.26	0.65

Обозначения к таблице: КОЕ – колониобразующие единицы; ООПТ – особо охраняемые природные территории; КТ – сектор Нам Кат Тьен, МД – лесной массив Ма Да, ЛБ – лесное хозяйство Лок Бак, БД – Национальный парк Би Дуп – Нуй Ба, ЧЯС – Национальный парк Чу Янг Син; S – количество выявленных видов, 1/D – индекс разнообразия Симпсона (обратная форма), H – индекс разнообразия Шеннона, E_H – выровненность; А – почва, О – листовой опад, Ер – «воздушный» опад.

3.3. Результаты идентификации микромицетов молекулярно-генетическим методом

В процессе работы было отмечено высокое разнообразие морфологических типов колоний грибов, не дающих спороношение на использованных питательных средах. Их идентификация, за отсутствием диагностических признаков, возможна только с помощью молекулярных методов. Для этого были определены последовательности ITS-участков 110 культур, из них 65 были депонированы в базу данных GenBank под номерами KP074967 – KP075007, KP747689 – KP747712. При сходстве анализируемой последовательности с референсной на 98% и более таксон считали определенным до вида; при сходстве от 97% до 95% достоверной принимали идентификацию до рода; при меньшем сходстве представленные в результатах поиска последовательности эвристически оценивали по степени родства.

В результате проделанной работы до уровня вида удалось идентифицировать 42 изолята, до уровня рода – 18, до уровня порядка – 47, до уровня класса – 3, и 2 культуры, положение которых в системе грибов можно было определить только до уровня отдела. Список коллекции почвенных микромицетов Вьетнама пополнился на 30 видов.

Среди неспорулирующих культур большинство относится к отделу Ascomycota (рис. 3). К порядку Xylariales принадлежит 28% изолятов, к порядку Pleosporales – 22%, к порядку Botryosphaeriales – 15%, к порядкам Coniochaetales, Diaporthales, Onygenales, классам Dothideomycetes и Sordariomycetes – по 2%, к Capnodiales, Sordariales и Leotiomyces – по 1% и к группам неопределенного таксономического положения (*Incertae sedis*) – 7%.

Отдел Basidiomycota представлен изолятами из порядков Agaricales – 5%, Hymenochaetales и Tremellales – по 1%.

Остальные изоляты, для которых не было найдено достаточно близкого соответствия, могут относиться к видам, информация о которых в базе данных GenBank пока отсутствует или, можно предположить, они являются новыми для науки неописанными видами. Работа с ними будет продолжена.

Интересно отметить значительное разнообразие представителей порядка Xylariales среди неспорулирующих культур, выделенных из почвы и опада в тропических лесах Вьетнама.

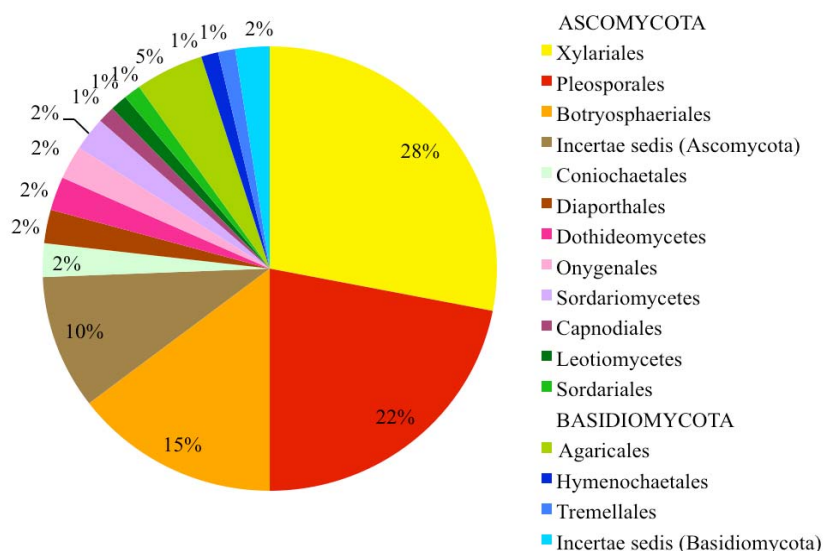


Рисунок 3. Таксономический состав неспорулирующих на использованных средах культур, определенных молекулярно-генетическим методом.

3.4. Сравнение видового состава комплексов почвообитающих микромицетов горных, предгорных и равнинных лесов

Территория Вьетнама очень неоднородна по своим природным условиям. Разнообразие рельефа создает высокое разнообразие типов лесов, от равнинных до горных. В работе мы постарались охватить различные их варианты, характерные для южной и центральной частей страны.

Для сравнения видового состава почвообитающих микромицетов горных, предгорных и равнинных лесов использовали только виды, отмеченные как доминирующие (с частотой встречаемости более 60%) хотя бы в одном из изученных биотопов, таких видов было выявлено 85. Результаты сравнения представлены в таблице 3. В начале таблицы располагаются виды, встреченные в нескольких ООПТ, и далее – отмеченные в конкретных местах.

Выделяется небольшая группа видов, которые отмечены как доминанты во всех местообитаниях: *Aspergillus sydowii*, *Clonostachys byssicola*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium ochrocloron*, *Pestalotiopsis* sp., *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma harzianum*. Все эти виды – космополиты, кроме *Clonostachys byssicola*, который распространен преимущественно в тропических областях.

Группа видов, входящих в число доминирующих в равнинных лесах, но не попадающих в эту группу в горных или предгорных, включает 15 видов. Наиболее характерный – *Aspergillus aculeatus*, отмеченный практически во всех обследованных биотопах равнинных территорий.

Для горных лесов отмечено 39 видов, доминирующих только в этих местообитаниях, наиболее характерные – *Umbelopsis angularis* и *U. isabellina*.

В предгорных лесах в группу доминантов попадают как виды, характерные для горных (*Aureobasidium pullulans*, *Cladosporium oxysporum*, *Eupenicillium* sp., *Penicillium implicatum*, *P. sclerotiorum*, *Phoma leveillei*), так и для равнинных лесов (*Penicillium brevicompactum*, *P. daleae*). Количество общих доминантов по сравнению с горными лесами несколько больше, чем с равнинными, однако эти виды не характеризуют горные местообитания (*Umbelopsis* spp.). С равнинными лесами наблюдается значительное сходство на уровне частых и редких видов.

Каждое из исследованных мест довольно своеобразно по видовому составу преобладающих видов. В целом, видовой состав микромицетов равнинных лесов содержит больше видов, типичных для тропических и субтропических широт (*Aspergillus japonicus*, *Fusarium merismoides*, *Penicillium tropicoides*, *Pseudallescheria boydii*, *Talaromyces aculeatus*), а в горных лесах больше видов-космополитов (*Acremonium furcatum*, *Penicillium chrysogenum*, *Talaromyces funiculosus*, *T. purpurogenus*) и видов, характерных для лесных почв умеренных широт (*Penicillium glabrum*, *Talaromyces rugulosus*, *Trichoderma hamatum*, *Umbelopsis isabellina*).

Интересно отметить, что только в лесном массиве Ма Да среди доминантов был выявлен вид *Gongronella butleri* (Cunninghamellaceae, Mucorales). Другие представители формального отдела Zygomycota – (*Umbelopsis* spp., Umbelopsidaceae, Mucorales) выявлены только в горных лесах.

Таблица 3

Список видов, входящих в группу доминирующих в комплексах почвенных микробиот, исследованных особо охраняемых природных территорий Южного и Центрального Вьетнама (виды ранжированы по приуроченности к определенной территории)

Виды микробиот	Исследованные ООПТ Вьетнама				
	НКТ	МД	ЛБ	БД	ЧЯС
<i>Pestalotiopsis</i> sp.	+	+	+	+	+
<i>Trichoderma harzianum</i> Rifai	+	+	+	+	+
<i>Penicillium citrinum</i> Thom	+	+	+		+
<i>Purpureocillium lilacinum</i> (Thom) Luangsa-ard, Hywel-Jones et Samson	+	+	+		+
<i>Aspergillus sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church	+	+			+
<i>Clonostachys byssicola</i> Schroers	+		+		+
<i>Penicillium ochrochloron</i> Biourge	+		+		+
<i>Eupenicillium</i> sp.			+	+	+
<i>Penicillium implicatum</i> Biourge			+	+	+
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx		+	+		
<i>P. daleae</i> K.M. Zalessky		+	+		
<i>Aspergillus phoenicis</i> (Corda) Thom et Currie		+			+
<i>Talaromyces ruber</i> (Stoll) Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson		+			+
<i>Aspergillus aculeatus</i> Iizuka	+	+			
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	+				
<i>Aspergillus japonicus</i> Saito	+				
<i>Botryotrichum</i> sp.	+				
<i>Eupenicillium shearii</i> Stolk et D.B. Scott	+				
<i>Exophiala</i> sp.	+				
<i>Penicillium miczynskii</i> K.M. Zalessky	+				
<i>Eupenicillium</i> sp.	+				
<i>Trichoderma virens</i> (J.H. Mill., Giddens et A.A. Foster) Arx	+				
<i>Fusarium merismoides</i> Corda		+			
<i>Gongronella butleri</i> (Lendn.) Peyronel et Dal Vesco		+			
<i>Lasiodiplodia theobromae</i> (Pat.) Griffon et Maubl.		+			
<i>Penicillium diversum</i> Raper et Fennell		+			
<i>Pseudallescheria boydii</i> (Shear) McGinnis, A.A. Padhye et Ajello		+			
<i>Talaromyces aculeatus</i> (Raper et Fennell) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert		+			
<i>Aureobasidium pullulans</i> (de Bary et Löwenthal) G. Arnaud			+	+	
<i>Phoma leveillei</i> Boerema et G.J. Bollen			+	+	
<i>Cladosporium oxysporum</i> Berk. et M.A. Curtis			+		+
<i>Penicillium sclerotiorum</i> J.F.H. Beyma			+		+
<i>Aspergillus flavipes</i> (Bainier et R. Sartory) Thom et Church			+		
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries			+		
<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc.			+		
<i>Heterocephalum aurantiacum</i> Thaxt.			+		
<i>Leptosphaeria</i> sp.			+		
<i>Microdochium bolleyi</i> (R. Sprague) de Hoog et Herm.-Nijh.			+		
<i>Penicillium decumbens</i> Thom			+		
<i>P. dierckxii</i> Biourge			+		
<i>P. paxilli</i> Bainier			+		
<i>P. solitum</i> Westling			+		

Виды микромицетов	Исследованные ООПТ Вьетнама				
	НКТ	МД	ЛБ	БД	ЧЯС
<i>P. tropicoides</i> Houbraken, Frisvad et Samson			+		
<i>P. atrofulvum</i> Houbraken, Frisvad et Samson			+		
<i>Scytalidium lignicola</i> Pesante			+		
<i>Trichoderma koningii</i> Oudem.			+		
<i>Umbelopsis angularis</i> W. Gams et M. Sugiy.				+	+
<i>U. isabellina</i> (Oudem.) W. Gams				+	+
<i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx				+	
<i>Aspergillus parvulus</i> G. Sm.				+	
<i>Chaetomium fusiforme</i> Chivers				+	
<i>Penicillium jensenii</i> K.M. Zalesky				+	
<i>P. palitans</i> Westling				+	
<i>P. sacculum</i> E.Dale				+	
<i>P. spinulosum</i> Thom				+	
<i>Paecilomyces clavispurus</i> Hammill				+	
<i>Talaromyces funiculosus</i> (Thom) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert				+	
<i>T. loliensis</i> (Pitt) Samson, Yilmaz et Frisvad				+	
<i>T. purpurogenus</i> (Stoll) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert				+	
<i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert				+	
<i>Trichoderma ghanense</i> Yoshim. Doi, Y. Abe et Sugiy.				+	
<i>T. hamatum</i> (Bonord.) Bainier				+	
<i>Acremonium furcatum</i> Moreau et R. Moreau ex Gams					+
<i>Aspergillus cervinus</i> Masee					+
<i>Chaetomium</i> sp.					+
<i>Chaunopycnis alba</i> W. Gams					+
<i>Cladosporium macrocarpum</i> Preuss					+
<i>Nodulisporium</i> sp.					+
<i>Paecilomyces formosus</i> (Sakag., May. Inoue et Tada) Houbraken et Samson					+
<i>Paraphoma fimeti</i> (Brunaud) Gruyter, Aveskamp et Verkley					+
<i>Penicillium aurantiacobrunneum</i> Houbraken, Frisvad et Samson					+
<i>P. chrysogenum</i> Thom					+
<i>P. citreonigrum</i> Dierckx					+
<i>P. corylophilum</i> Dierckx					+
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling					+
<i>P. glandicola</i> (Oudem.) Seifert et Samson					+
<i>P. johnkrugii</i> K.G. Rivera, Houbraken et Seifert					+
<i>P. melinii</i> Thom					+
<i>P. raciborskii</i> K.M. Zalesky					+
<i>P. waksmanii</i> K.M. Zalesky					+
<i>P. wellingtonense</i> A.L.J. Cole, Houbraken, Frisvad et Samson					+
<i>P. westlingii</i> K.M. Zalesky					+
<i>Phomopsis</i> sp.					+
<i>Talaromyces wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.					+
<i>Trichoderma tomentosum</i> Bissett					+

Обозначения к таблице: ООПТ – особо охраняемые природные территории:

КТ – сектор Нам Кат Тьен, МД – лесной массив Ма Да, ЛБ – лесное хозяйство Лок Бак, БД – Национальный парк Би Дуп – Нуй Ба, ЧЯС – Национальный парк Чу Янг Син.

3.5. Сравнение комплексов почвообитающих микромицетов изученных районов с использованием индексов сходства

Для оценки степени сходства видового состава микромицетов изученных территорий были рассчитаны индексы сходства в программе EstimateS (Colwell, 2006). Для коэффициентов Сёренсена, учитывающего качественные данные, и Чао-Сёренсена, учитывающего количественные данные, построены дендрограммы в программе STATISTICA 8.0.

Полученные результаты показали, что, как правило, наибольшее сходство по составу комплексов микромицетов наблюдается между разными типами субстрата, отобранными в одном биотопе. Несколько меньшее сходство – между различными местообитаниями внутри одной охраняемой территории. Самые крупные кластеры складываются на уровне различных типов леса – равнинные, предгорные, горные, которые разбиваются на две обособленные группы. Хотя есть и отдельные исключения, связанные, в основном, с различным расположением местообитаний предгорных лесов, а также не «своего» расположения комплексов микромицетов из «воздушного» опада, так, например образцы из Чу Янг Сина ложатся в группу, включающую образцы из равнинных лесов.

Для более наглядного представления полученных результатов в программе PCO3 (Anderson, 2003) была проведена ординация комплексов микромицетов, выявленных во всех исследованных местообитаниях на различных субстратах (почва, опад с почвы, «воздушный» опад).

По данным, представленным на диаграмме (рис. 4), видно, что по составу почвообитающих микромицетов почвы и опада исследованные биотопы равнинных и предгорных лесов формируют более-менее компактную группу. Это свидетельствует о некоторой общности состава грибов между этими типами леса. Горные леса, напротив, оказались разделенными на две обособленные группы: нижняя – образована комплексами микромицетов, выявленными из образцов из Национального парка Би Дуп–Нуй Ба, а верхняя – из Чу Янг Сина.

Наличие двух обособленных групп, находящихся в пределах одного горного массива, можно объяснить отличиями природных условий в изученных горных лесах. Разная удаленность национальных парков от побережья сказывается на формировании и движении воздушных масс над ними, что, в свою очередь, приводит к разному распределению осадков на этих территориях.

Равнинные леса более однородны по климатическим факторам. Предгорные леса занимают промежуточное положение по представленному в них видовому составу грибов между равнинными и горными лесами, но все-таки более сходны с равнинными, что согласуется и с геоботаническими данными (Кузнецов, 2015). Первая ось описывает 12% варьирования и соответствует определенному типу лесов: равнинные, предгорные и горные леса. Вторая ось описывает 9% варьирования и как раз четко отделяет леса Би Дупа от лесов Чу Янг Сина по составу микромицетов.

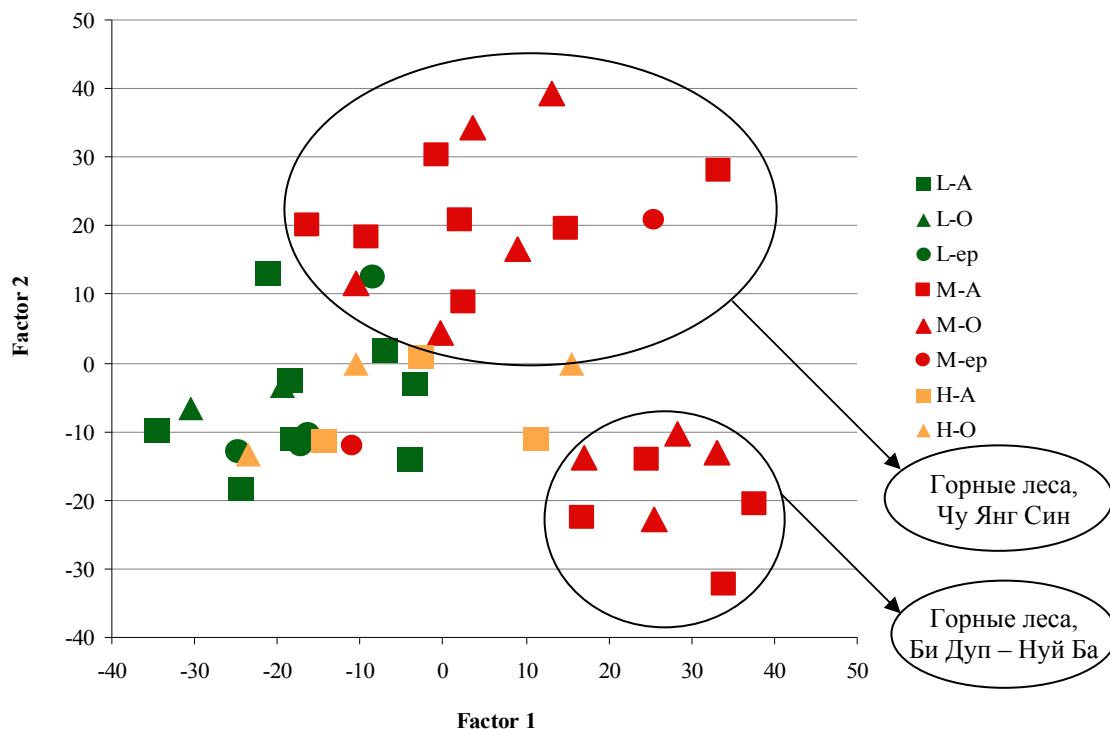


Рисунок 4. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выявленных из субстратов равнинных, горных и предгорных лесов Вьетнама за 2011-2014 гг. Построена с учетом присутствия/отсутствия видов методом главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса.

Обозначения к рисунку: L – равнинные леса, M – горные леса, H – предгорные леса; A – почва, O – опад с почвы, ep – «воздушный» опад.

При таксономическом анализе и сравнении доли порядков микромицетов в комплексах видов равнинных, предгорных и горных лесов можно выявить следующие закономерности. В горных лесах выше доля видов порядка Mucorales из формального отдела Zygomycota по сравнению с равнинными и предгорными лесами. Порядок Diaporthales (отдел Ascomycota) был выявлен только в горных лесах. Представители порядков Cantharellales (отдел Basidiomycota), Chaetosphaeriales и Ophiostomatales (отдел Ascomycota) были выделены в равнинных и предгорных лесах. Виды порядков Calosphaeriales, Pezizales, Saccharomycetales были обнаружены только в равнинных лесах.

Проявляется определенная закономерность в динамике распространения микромицетов применительно к каждому конкретному типу субстрата. В почве, как в равнинных, так и в предгорных и горных лесах, выше доля видов порядка Eurotiales и ниже – у Nurocreales, Pleosporales и Xylariales. В опаде распределение порядков по количеству видов меняется, и на первое место выходят порядки Nurocreales, Pleosporales и Xylariales.

Наиболее богаты видами роды *Aspergillus* и *Penicillium*. В равнинных лесах доля *Aspergillus* выше, чем в горных лесах, а доля *Penicillium*, наоборот, ниже. Такое количественное распределение двух родов соответствует закономерностям их распространения по широтам (Christensen et al., 2000; Klich, 2002). Поэтому можно предположить, что видовой состав микромицетов горных лесов ближе к таковому в умеренных широтах, а равнинных лесов – к микобиоте тропических широт.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Тропические регионы отличаются высоким биологическим разнообразием большинства живых организмов, в том числе и грибов (Hawksworth, 2002; Mueller, Schmit, 2007), и содержат большой резерв неописанных видов микромицетов (Hawksworth, Rossman, 1997). Наша работа подтверждает этот факт.

Масштабные исследования видового разнообразия почвенных микромицетов были впервые проведены в горных муссонных тропических лесах Национальных парков Чу Янг Син и Би Дуп – Нуй Ба и в предгорных муссонных тропических лесах лесного хозяйства Лок Бак. Также работы были продолжены на территории Национального парка Донг Най в равнинных первичных и вторичных муссонных тропических лесах. Общий список выявленных грибов составил 353 вида из 117 родов. В результате данная работа пополнила список микроскопических грибов Вьетнама на 299 видов.

При сравнении исследованных местообитаний показано, что комплексы видов почвообитающих грибов из горных и равнинных лесов довольно сильно отличаются друг от друга. Исследованные биотопы равнинных и предгорных лесов формируют более-менее компактную группу. Горные леса, напротив, оказались разделенными на две обособленные группы. Предгорные леса занимают промежуточное положение по видовому составу почвенных грибов и по условиям обитания между горными и равнинными лесами, но все-таки комплексы почвенных микромицетов в них более сходны с равнинными, что согласуется и с геоботаническими данными.

Комплексы микроскопических грибов почвы и опада с поверхности почвы более сходны между собой внутри одного местообитания, чем на одинаковых субстратах разных местообитаний одной территории; сходство почвы и опада по составу грибов тем больше, чем больше степень разложения опада; процесс деструкции определяется режимом увлажнения. «Воздушный» опад представляет собой достаточно специфический и «уникальный» субстрат с характерными только для него видами.

В ходе работы было выявлено высокое разнообразие морфотипов неспорулирующих на стандартных питательных средах культур микромицетов. Так, при идентификации молекулярно-генетическими методами интересно отметить значительное количество и разнообразие представителей порядка *Xylariales*, выделенных из почвы и опада в тропических лесах Вьетнама.

В результате работы нами были получены видовые списки почвенных микромицетов для исследованных регионов Южного и Центрального Вьетнама, которые значительно обогатили ранее имеющиеся сведения по инвентаризации биоразнообразия почвенной микобиоты в муссонных тропических лесах Вьетнама и Юго-Восточной Азии в целом.

ВЫВОДЫ

1. Общий видовой список почвенных микромицетов по результатам работы составляет 353 вида из 117 родов. В секторе Нам Кат Тьен было выявлено 172 вида микромицетов из 70 родов, в лесном массиве Ма Да – 123 вида из 45 родов, в лесном хозяйстве Лок Бак – 114 видов из 47 родов, в Национальном парке Би Дуп – Нуй Ба – 102 вида из 31 рода, в Национальном парке Чу Янг Син – 186 видов из 60 родов.

2. Комплексы микроскопических грибов равнинных лесов изученных территорий Вьетнама довольно однородны и сильно отличаются от таковых в горных лесах. Комплексы микромицетов горных лесов разошлись на две обособленные группы, связанные с массивами Би Дуп и Чу Янг Син. Комплексы микромицетов предгорных лесов сходны с таковыми из равнинных.

3. Таксономический состав культивируемых микромицетов в горных лесах, по сравнению с равнинными, ближе к лесам умеренных широт. В них отмечено более высокое разнообразие и численность видов отдела *Zygomycota*; порядок *Hydroziales* представлен меньшим числом видов; отмечено значительное преобладание рода *Penicillium* над родом *Aspergillus*.

4. Комплексы микроскопических грибов почвы и опада с поверхности почвы сходны. В опаде по сравнению с почвой исследованных типов лесов ниже доля порядка *Eurotiales* и выше – порядков *Hydroziales* и *Pleosporales*. В «воздушном» опаде формируются специфические комплексы микромицетов.

5. Впервые показано, что подавляющая часть (28%) неспорулирующих на стандартных средах культур микромицетов, выявленных в исследованных лесах Вьетнама, относится к порядку *Xylariales*, вторую позицию занимает *Pleosporales* (22%), а затем *Botryosphaerales* (15%). Остальные 12 порядков представлены 1-2 видами.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в журналах из списка ВАК или приравненных к ним

1. **Калашникова К.А.**, Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы национального парка Би Дуп – Нуй Ба (Южный Вьетнам) // Микология и фитопатология. – 2014. – Т. 48. – Вып. 6. – С. 15–24.

2. **Калашникова К.А.**, Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы предгорного тропического леса (лесхоз Лок Бак, Южный Вьетнам) // Микология и фитопатология. – 2015. – Т. 49. – Вып. 2. – С. 91–101.

3. **Калашникова К.А.**, Коновалова О.П., Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы муссонного диптерокарпового леса (заповедник Донг Най, Южный Вьетнам) // Микология и фитопатология. – 2016. – Т. 50. – Вып. 2. – С. 97–107.

Тезисы докладов и публикации в материалах конференций

4. **Калашникова К.А.**, Александрова А.В. Микроскопические грибы, участвующие в разложении опада равнинного полулистопадного тропического леса // "Проблемы лесной фитопатологии и микологии". Материалы VIII Международной конференции "Проблемы лесной фитопатологии и микологии". – Ульяновск, 2012. – С. 134–138.

5. **Калашникова К.А.**, Александрова А.В. Разнообразие почвенных микроскопических грибов Южного Вьетнама // Тезисы докладов II(X) Международной ботанической конференции молодых ученых в Санкт–Петербурге. – СПб, 2012. – С. 27.

6. **Калашникова К.А.** Почвенные грибы тропических лесов Южного Вьетнама//Тезисы докладов "Ломоносов – 2012": XIX Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых / Сост.: Карасева Н.П. – М.: МАКС Пресс, 2012. – С. 150.

7. **Калашникова К.А.**, Александрова А.В. Почвенные грибы равнинных и горных лесов Южного Вьетнама // Современная микология в России. Том 3. Тезисы 3–го Съезда микологов России. – М., 2012. – С. 152.

8. Александрова А.В., **Калашникова К.А.** Распределение микромицетов в почвах горы Би Дуп (Южный Вьетнам) // Современная микология в России. Том 3. Тезисы 3-го Съезда микологов России. – М., 2012. – С. 140.

9. **Калашникова К.А.**, Александрова А.В. Микроскопические почвообитающие грибы в горных лесах национального парка Чу Янг Син (Центральный Вьетнам), расположенных на разных высотах // Тезисы докладов III (XI) Международной Ботанической конференции молодых ученых в Санкт–Петербурге. – СПб, 2015. – С. 32.