

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Антонова Ирина Игоревна

**Почвенные микроскопические грибы национальных парков
Центрального и Северного Вьетнама**

Специальность 1.5.18 – «Микология»

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
д.б.н., Александрова Алина Витальевна

Москва – 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

	Стр.
ВВЕДЕНИЕ	6
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	12
1.1 Особенности тропических регионов.	12
1.2 Исследование грибов в тропических регионах.	13
1.3 Тропические леса Вьетнама.	16
1.4 Антропогенная экология грибов Вьетнама	17
1.5 Перспективность метаболитов грибов для медицины и биотехнологии	18
1.6 Изучение способности грибов к продукции активных ферментов	19
1.7 Грибы – продуценты фермента бета-маннаназы	20
1.8 Изучение антибиотических свойств грибов	21
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ	22
2.1 Описание мест сбора материала	22
2.2 Сбор материала	27
2.3 Характеристика участков отбора образцов для анализа состава культивируемых микроскопических грибов и объем собранного материала	29
2.3.1 Национальный парк Бузямап	29
2.3.2 Национальный парк Йокдон	30
2.3.3 Национальный парк Суаншон	31
2.3.4 Национальный парк Бави	32
2.3.5 Охраняемый лес Конплонг	33
2.3.6 Национальный парк Конкакинъ	34
2.3.7 Природный заповедник Контяранг	35
2.3.8 Национальный парк Пумат	36
2.3.9 Природный заповедник Пухоат	37

2.3.10 Природный заповедник Сонгтхань	38
2.4 Анализ образцов	40
2.5 Анализ полученных данных	44
2.6 Молекулярно-генетические методы.	48
2.7 Исследование антибиотической активности коллекционных штаммов микромицетов в отношении госпитальных инфекций.	49
2.8 Исследование антибиотической активности в отношении модифицированных штаммов <i>Escherichia coli</i> .	50
2.9 Скрининг почвенных микромицетов-продуцентов фермента бета-маннаказы.	51
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ	53
ИССЛЕДОВАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ООПТ ВЬЕТНАМА	53
3.1 Видовой состав и структура комплексов культивируемых микроскопических грибов в наиболее типичных местообитаниях ООПТ Центрального и Северного Вьетнама.	53
3.1.1 Почвенные микроскопические грибы национального парка Бузымап	56
3.1.2 Почвенные микроскопические грибы национального парка Йокдон	66
3.1.3 Почвенные микроскопические грибы лесов национального парка Суаншон	70
3.1.4 Почвенные микроскопические грибы национального парка Бави	77
3.1.5 Почвенные микроскопические грибы охраняемого леса Конплонг	80
3.1.6 Почвенные микроскопические грибы национального парка Конкакинь	85
3.1.7 Почвенные микроскопические грибы природного заповедника Контяранг	91
3.1.8 Почвенные микроскопические грибы национального парка Пумат	97
3.1.9 Почвенные микроскопические грибы природного заповедника Пухоат	103
3.1.10 Почвенные микроскопические грибы природного заповедника Сонгтхань	110
3.2 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ПОКАЗАТЕЛИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ	118
3.2.1 Анализ сходства видового состава исследованных ООПТ Вьетнама	121
3.2.2 Диаграммы ординации исследованных ООПТ по видовому составу	124
3.2.3 Диаграммы ординации участков лесов исследованных ООПТ по видовому составу	125
3.2.4 Сравнительный анализ выявленного разнообразия	128

3.2.5 Сравнительный анализ количественных показателей и уровня разнообразия	129
3.2.6 Регрессионный анализ	130
3.2.7 Кластерный анализ	132
3.2.8 Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA)	136
ГЛАВА 4. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ КОЛЛЕКЦИИ МИКРОМИЦЕТОВ ВЬЕТНАМА	139
4.1 Результаты идентификации коллекционных культур <i>Trichoderma</i> spp	139
4.2 Результаты исследования антибиотической активности коллекционных штаммов микромицетов в отношении госпитальных инфекций.	140
4.3 Результаты исследования антибиотической активности в отношении модифицированных штаммов <i>Escherichia coli</i>	143
4.4 Результаты скрининга почвенных микромицетов продуцентов фермента бета-маннаназы	145
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	147
ВЫВОДЫ	150
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	151
ПРИЛОЖЕНИЕ 1	162
Характеристика участков отбора образцов для анализа состава культивируемых микроскопических грибов и объем собранного материала	
ПРИЛОЖЕНИЕ 2	168
Участки ООПТ Центрального и Северного Вьетнама с типами субстратов, использованные для анализа влияния различных факторов на количественные характеристики и показатели видового разнообразия	
ПРИЛОЖЕНИЕ 3	170
Описания типов лесов различных территорий ООПТ Вьетнама, в которых отбирали образцы субстратов (Кузнецов, 2016)	
ПРИЛОЖЕНИЕ 4	173
Регионы и субрегионы Вьетнама (по Lung et al., 2011)	
ПРИЛОЖЕНИЕ 5	176
Фотографии мест отбора образцов исследованных ООПТ	
ПРИЛОЖЕНИЕ 6	203
Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленные методом посева из серийных разведений, участки леса 10 ООПТ Центрального и Северного Вьетнама.	
ПРИЛОЖЕНИЕ 7	206
Общие статические параметры разнообразия микромицетов по фактору «Экорегион»	

ПРИЛОЖЕНИЕ 8	
Виды микроскопических почвенных грибов, выделенных с различных субстратов 10 ООПТ Центрального и Северного Вьетнама	208
ПРИЛОЖЕНИЕ 9	
Номера последовательностей ДНК микроскопических грибов Вьетнама, депонированные в базу данных NCBI (GenBank)	222
ПРИЛОЖЕНИЕ 10	225
Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов	
Список публикаций в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, SCOPUS и базе ядра Российского индекса научного цитирования "eLibrary Science Index", рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова»	235

ВВЕДЕНИЕ

Микроскопические грибы – одна из важнейших составляющих всех наземных биогеоценозов. Особенно велика их роль в тропических лесах, где грибы, как редуценты, обеспечивают быструю минерализацию органических остатков, иммобилизацию макро- и микроэлементов и вносят существенный вклад в обеспечение растений элементами минерального питания (Lodge, 1993; Hawksworth, 2002).

Грибы в почвах тропиков отличаются большим разнообразием: наряду с космополитными видами, имеющими широкий ареал обитания, и встречающимися практически повсеместно, велика доля «уникальных» видов (Bills et al., 2004; Gams, 2007). По предположительным экспертным оценкам, районы Юго-Восточной Азии должны иметь очень высокое видовое богатство грибов со значительной долей эндемичных видов (Mueller, Schmit, 2007). Кроме того, тропические регионы имеют огромный потенциал неописанных видов микромицетов (Hawksworth, Rossman, 1997). Недавние оценки глобального количества видов грибов показывают, что широко используемая оценка в 1,5 миллиона является заниженной, а в последние десятилетия было предложено поднять её до 5,1 миллиона (Blackwell, 2011; Hawksworth, Lücking, 2017). Уже выдвинуты предположения, что при нынешней скорости описания видов, потребуется более 1000 лет для описания грибного биоразнообразия микологами планеты (Hyde et al., 2007). Дополнительные данные поступают также из исследований отдельных регионов мира и молекулярно-филогенетических исследований, раскрывающих новые аспекты разнообразия. Особенно актуально изучение первичных тропических лесов, площади которых неуклонно сокращаются.

Изучение закономерностей пространственного распространения микроскопических грибов – одна из сложных и не решенных проблем микологии. С одной стороны, микромицеты, имеющие малые размеры структур, предназначенных для размножения, легко переносятся на большие расстояния и способны развиваться в любых подходящих эконишах, должны подчиняться закону микробной экологии: «все есть всюду, но среда отбирает» (Foissner, 2006). Соответственно, определяющими для таких грибов будут конкретные условия микроместообитания и его параметры (Wicklów, 1981; Christensen 1989; Gams, 2007; Lodge, 1993). С другой стороны, показаны существенные отличия видового состава микромицетов в почвах (и на связанных с ней субстратах) различных регионов мира (Christensen, 1981; Мирчинк, 1988), что соответствует биогеографическому закону распространения микроорганизмов (Мишустин, 1960). Появилось множество свидетельств из области микробной экологии и географии в пользу того, что микроорганизмы имеют свое географическое распространение и определенные ареалы,

подобные ареалам более крупных организмов, хотя, как правило, и более обширные (Чернов, 2001; Foissner, 2006; Martiny et al., 2006; Fontaneto, 2011; Tedersoo et al., 2014).

Изучение причинных и корреляционных факторов, связанных с разнообразием грибов, а также влияющих на формирование грибных сообществ в определенных местообитаниях, необходимо для понимания того, какие территории могут поддерживать большое разнообразие или уникальные группы видов. Эти знания имеют большую ценность для сохранения природных ресурсов и необходимы для разработки эффективных стратегий отбора проб, инвентаризации, мониторинга и сохранения биоразнообразия. Человеку от его поддержания тоже немало пользы, так как грибы, помимо прочего, являются источником новых биологически активных соединений и агентов биоконтроля. К примеру, исследования патогенов как растений (сельскохозяйственных культур, в частности), так и человека, позволяет вырабатывать успешные стратегии борьбы с ними. Таким образом, грибы неотъемлемо связаны со многими сферами деятельности человека, и являются важной частью экосистем, что вместе с высоким разнообразием грибов в тропиках, и в том числе во Вьетнаме, актуализирует вопрос их инвентаризации.

Однако методы, используемые для инвентаризации грибов, трудоемки, и требуют многолетних сборов и тщательного анализа, чтобы выявить и зарегистрировать максимальное количество видов. Состав видов грибов различных местообитаний в тропиках подвержен колебаниям, в первую очередь из-за чередования климатических условий, например, показано, что видовое богатство выше в пробах подстилки, собранных во время влажного сезона (Costa, Gusmão, 2016).

Основной уклон в изучении грибов смещен в сторону видов, представляющих интерес для человека, что создает проблему отличной изученности одного или нескольких видов/родов в семействе и практически отсутствие данных по другим группам (Hyde et al., 2007).

Высокая антропогенная нагрузка и вырубка первичных тропических лесов приводит к сокращению как общего биоразнообразия, так и разнообразия почвенных микромицетов, в составе их комплексов увеличивается доля видов, сопутствующих человеку. В связи с этим особенно актуальными становятся исследования всех групп грибов ненарушенных природных местообитаний, которые являются источником видового богатства и способны его поддерживать.

Изучение микромицетов в почвах и на связанных с ними субстратах сопряжено с рядом ограничений. При использовании методов, связанных с выделением на питательные среды, мы сталкиваемся с тем, что не все грибы легко культивируются, это ограничивает выявляемое видовое разнообразие. При применении методов метабаркодинга выявляется

большее видовое разнообразие, однако идентификации до уровня вида поддается только ограниченная его часть, и нет возможности работы с чистыми культурами конкретных видов. Решить эту проблему могут только комплексные многолетние исследования на модельных территориях с использованием разных методических подходов. Работы с тропическими грибами имеют и практическое значение, выделенные чистые культуры микромицетов могут быть использованы для поиска новых продуцентов биологически активных веществ – антибиотиков, регуляторов роста, токсинов, ферментов и пр.

Систематическое изучение видового разнообразия, особенностей распространения, освоения субстратов и экологии культивируемых микроскопических грибов из почв и растительных субстратов лесных экосистем Вьетнама было начато относительно недавно на базе Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра (Александрова и др., 2011; Калашникова, Александрова, 2014 и др.). Данная работа является составной частью этих исследований, и включает изучение культивируемых почвообитающих микромицетов на 10 особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Центрального и Северного Вьетнама.

Цель и задачи исследования. Целью работы стало изучение видового разнообразия и биотехнологического потенциала культивируемых микроскопических грибов почв и растительных субстратов особо охраняемых природных территорий Северного и Центрального Вьетнама. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав и представленность культивируемых микроскопических грибов в наиболее типичных местообитаниях исследованных ООПТ Вьетнама;
2. Описать таксономическую структуру, количественные характеристики и показатели разнообразия комплексов микромицетов изученных местообитаний, проанализировать особенности видового состава исследованных ООПТ Вьетнама;
3. Выявить особенности комплексов микромицетов тропических лесов в зависимости от климатических параметров, типов растительности и субстрата;
4. Сравнить видовой состав культивируемых микромицетов центрального и северного Вьетнама с исследованными ранее в южном регионе;
5. Сформировать коллекционную базу штаммов микроскопических грибов Вьетнама для дальнейшего изучения их биотехнологического потенциала;
6. Провести скрининг полученных штаммов для выявления грибов-продуцентов биологически активных веществ.

Объект исследования. Объектом исследования являлись культивируемые почвообитающие микроскопические грибы особо охраняемых природных территорий Вьетнама.

Научная новизна. В ходе работы впервые получены сведения о видовом составе почвообитающих культивируемых микромицетов для 10 особо охраняемых территории Центрального и Северного Вьетнама, составлены списки для заповедников и национальных парков. Полученный массив данных формирует основную часть базы данных о встречаемости и распределении микромицетов в почвах природных местообитаний Вьетнама и позволяет проводить анализ закономерностей их географического распространения и зависимости от субстратов, биотических и абиотических факторов. Подобные широкомасштабные работы по изучению разнообразия микромицетов в ООПТ различных частей Вьетнама проведены впервые.

Теоретическая и практическая значимость работы. Анализ полученных данных позволил определить степень влияния на разнообразие микроскопических грибов географического положения и конкретных условий местообитания. Результаты исследования могут быть использованы для сравнения с другими работами по биоразнообразию почвенных микромицетов регионов мира, выполненными с использованием культурально-морфологических методов. Сведения о составе и структуре комплексов микромицетов Центрального и Северного Вьетнама вносят существенный вклад в биогеографию грибов. Данное исследование важно для понимания закономерностей пространственного распределения микроскопических грибов, их связи с субстратами и функциональной роли в экосистемах.

По итогам работы значительно пополнена коллекция чистых культур микроскопических грибов кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ, являющаяся частью депозитария живых систем «Ноев ковчег», она активно используется для поиска грибов-продуцентов биологически активных веществ. Наиболее перспективные штаммы были депонированы во Всероссийскую коллекцию микроорганизмов (ВКМ ИБФМ РАН), и коллекции различных НИИ: «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» (ГНЦ ПМБ РАМН, г. Оболенск), "Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений" (ФГБУН ВИЗР), НИИ Физико-Химической биологии им. А.Н.Белозерского (кафедра химии природных соединений), где идет изучение их биологической активности и веществ, обладающих антибиотическими, инсектицидными и антимикотическими свойствами.

На основе материалов из коллекции микромицетов на кафедре микологии и альгологии проходят практические занятия специальных курсов, а также защищены следующие квалификационные работы уровня бакалавриата и магистратуры: «Грибы рода *Fusarium* Link охраняемых лесов Вьетнама», «Ревизия коллекции рода *Talaromyces*

молекулярно-генетическими методами», «Методы хранения тропических микроскопических грибов».

Личный вклад автора. Личный вклад автора присутствует на каждом этапе выполнения диссертации и заключается в обработке материалов (почвы, растительного опада, воздушной почвы из корзинок эпифитов), выделении чистых культур микромицетов, их идентификации (с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов), формировании коллекции штаммов, статистической обработке и обобщении результатов, написании статей и тезисов, представлении результатов работы на конференциях, работе с полученной коллекцией, тестировании антибиотической и ферментативной активности коллекционных культур.

Положения, выносимые на защиту:

1. Почвенные микроскопические грибы Вьетнама отличаются высоким уровнем видового богатства и разнообразия, который определяется гетерогенностью условий местообитания.
2. Среди видов культивируемых микромицетов Вьетнама, выделенных из природных субстратов, значительную долю составляют космополитные виды, однако отмечено высокое разнообразие видов микромицетов, характерных исключительно для тропических регионов и связанных с тропическими растениями.
3. Среди штаммов микромицетов, выделенных из различных субстратов тропических лесов Вьетнама, многие демонстрируют широкий спектр биологической активности и могут быть использованы как перспективные продуценты.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были доложены на 5 всероссийских и международных конференциях и съездах: Международная научная конференция «Ломоносов 2014» (Москва, 2014), Всероссийская конференция с международным участием «Микология и альгология в России. XX – XXI век: смена парадигм», посвященная 100-летию кафедры микологии и альгологии, 110-летию со дня рождения М.В. Горленко и памяти Ю.Т. Дьякова, МГУ имени М.В. Ломоносова (Москва, 2018), Проект МГУ «Ноев ковчег»: вчера, сегодня, завтра (Москва, 2018), Проблемы ботаники: история и современность (Воронеж, 2020), XVI Международное рабочее совещание по изучению макромицетов (Уссурийск, 2021).

Публикации по теме диссертации. По материалам диссертации опубликовано 15 печатных работ, из которых 5 – статьи в журналах из перечня, утвержденного ВАК, остальные 10 – тезисы и материалы конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 234 страницах, содержит разнообразный иллюстративный материал – 27 таблиц, 108 рисунков (фотографии, графики, диаграммы), имеет 10 подробных приложений. Список использованных источников включает 143 работы (29 отечественных и 114 зарубежных источников).

Благодарности.

Выражаю особую благодарность моему научному руководителю и духовному наставнику, д.б.н. Александровой Алине Витальевне, за сбор материала, помощь в его обработке, годы совместной работы, терпение, доверие и ценные указания по выполнению данной работы. Сотрудникам Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра за организацию экспедиций, помощь в сборе образцов. Сотрудникам исследовательского центра «Диадем» за возможность проведения эксперимента по определению активности ферментов. Сотрудникам научного центра прикладной микробиологии и биотехнологии (г. Оболенск) Володиной Л.И., Юскевич В.В., Коробовой Н.А и Быстровой Е.В. за помощь в проведении экспериментов и рекомендации для дальнейшей работы. Сотрудникам и аспирантам группы И.А. Остермана кафедры химии природных соединений НИИ Физико-Химической биологии им. А.Н. Белозерского за возможность проведения экспериментов по определению антибиотической активности коллекционных штаммов. Сотрудникам кафедры микологии и альгологии, и отдельно, Дьякову М.Ю. за поддержание духа и позитивного настроения. Моим друзьям, Попковой Е.Г. и Калашниковой К.А. за помощь в обсуждении результатов и моральную поддержку, советы по оформлению работы. Моему мужу, Антонову Е.А., за помощь в проведении молекулярно-генетического анализа, стойкость и всяческую поддержку. Машеньке и Мишутке, за позитивный настрой и понимание.

Моему отцу, Жаркову Игорю Владимировичу, за веру, безмерную помощь и стимул к дальнейшей работе.

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Особенности тропических регионов.

Тропические леса занимают около 10% площади суши Земли, что соответствует приблизительно 37% площади суши стран, расположенных в тропическом поясе. Реальная же площадь значительно меньше и стремительно сокращается из-за антропогенного воздействия. Это вызывает серьезные опасения и стимулирует развитие комплексных исследований этих регионов (Жерихин, 1993). Большое внимание в исследованиях уделяется изучению особенностей функционирования конкретных экосистем, определению характера взаимодействия между видами, входящими в состав сообщества, и выяснению структуры биотического сообщества (Бродский, 2002).

Особенности тропической экологии определяются двумя главными причинами: высокой и практически постоянной на протяжении круглого года температурой воздуха и количеством осадков как основным фактором разнообразия тропических биотопов. С этими характеристиками связаны и некоторые другие особенности тропической зоны (Cloudsley-Thompson, 1975 и др).

Одна из характерных особенностей этой территории – исключительное биотическое разнообразие: число видов одних только деревьев на 1 га зачастую превышает сотню. Для сравнения: в экосистемах умеренного климата нередко доминируют многочисленные представители только нескольких видов, тропические же экосистемы часто состоят из их множества, каждый из которых представлен небольшим числом (Куракова, 1981).

В пространственном отношении организация биотопов в тропиках также очень разнообразна. Биотопы, занимающие большие пространства, подобные тем, которые имеются в Евразии и Северной Америке, в тропиках встречаются сравнительно редко. Структуру экосистем в тропиках часто можно назвать мозаичной (Jordan, 1977).

Существуют также и особенности круговорота элементов питания в экосистемах тропических лесов, а именно: резкое доминирование детритных цепей питания (Fittkau, Klinge, 1973), позволяющих квалифицировать систему в целом как высоко эвтрофную, несмотря на эдафическую бедность. Особенно активно мортмасса перерабатывается в дождливый сезон, когда риск потерь за счёт вымывания максимален. Так, в незатопляемых лесах Амазонии в сухой сезон половина всего детрита, представленного листовым опадом, разрушается за 218 дней, а в дождливый – всего за 32 дня (Luizao, Schubart, 1987).

Почвенные микромицеты являются обязательными компонентами цепей питания экосистем. Однако, несмотря на то что они всегда присутствуют во всех местообитаниях на растительных субстратах и в почвах, наблюдать их непосредственно в природе не всегда

возможно. С этим связана их относительно слабая изученность, особенно в тропических лесных экосистемах.

Для изучения их разнообразия и экологии необходим отбор образцов и дальнейшее изучение их в лабораторных условиях.

Каждая природная зона, в которой формируется определенный тип почвы, характеризуется определенным типом растительности и специфическими, присущими ей климатическими условиями, включающими режим влажности, температуры, интенсивность солнечной радиации, диапазон значений pH почвы. Все это определяет также своеобразие состава почвенных микроорганизмов, в том числе специфику почвенных грибов каждой зоны, т. е. подчинение их распространения в почвах общему закону зональности (Мирчинк, 1988).

Леса тропиков отличаются высоким видовым разнообразием грибов, многие из которых до сих пор являются неизвестными для науки. Структурная организация и функциональная активность их комплексов также недостаточно исследованы (Pfenning, 2006).

1.2 Исследование грибов в тропических регионах.

Флористический анализ в целом является стартовой площадкой для экологических, таксономических, природоохранных и даже эволюционных исследований, позволяет сделать выводы, значимые не только для исследуемого региона, но и для науки в целом (Леонтьев, 2008). Разнообразие грибов находится под пристальным вниманием исследователей последние десятилетия по причине того, что грибы широко используются в прикладных целях – для производства антибиотиков, ферментов, в пищевых и биотехнологических целях и как агенты для биопульпирования (размягчения древесины для производства бумаги с помощью целлюло- и лигнинолитиков) и аварийного восстановления после разливов химических веществ. Многие из них являются фитопатогенами, изучение которых может помочь избежать потерь урожаев в сельском хозяйстве (Burgess, Summerell, 1992; Hyde et al., 2007), а также и патогенами животных и человека (Evans, Ashbee, 2002).

По экспертным оценкам большая часть разнообразия микроорганизмов еще не описана. Микроскопические грибы крайне разнообразная и богатая видами группа, для них предполагается, что известно не более 10% от всех реально существующих видов (Hawksworth, 2002), при этом для микромицетов описаны в большей степени космополитные виды, выделяемые на широко используемые среды. Большой потенциал неописанных видов – это некультивируемые на стандартных средах или обитающие в слабо изученных, особенно тропических, регионах (Hawksworth, Rossman, 1997; Hawksworth,

2002) виды. Смит и Валлер (Smith, Waller, 1992) по своим работам в Бразилии оценили, что существует около 1 млн. видов грибов на одних лишь тропических растениях.

Видовой состав разных местообитаний и субстратов в тропическом лесу отличен и имеет сезонные вариации. Однократное исследование ограниченного числа местообитаний позволяет обнаружить только часть видов, обитающих в изучаемом национальном парке или заповеднике. В связи с этим, для более полного выявления видового богатства этой группы, необходимы продолжительные исследования территории с охватом всего спектра местообитаний и субстратов в различные сезоны.

Трудностей при оценке биоразнообразия грибов в тропиках достаточно много. Большое число ассоциаций с растениями предполагает наличие узкоспециализированных групп (эндофиты, фитопатогены, микоризообразователи и др.) грибов, встречающихся только совместно с хозяином, что создает огромный разброс видов по территории региона. Так, К. Hyde с соавторами (Hyde 1988, Hyde et al., 2000; Frohlich, Hyde, 2000; Taylor, Hyde, 2003; и др.) проводят многолетние исследования грибов, специфически связанных с определенными видами растений в тропических регионах Юго-Восточной Азии, в частности, с бамбуками (Hyde et al., 2002a, 2002b). По его данным, во всем регионе отмечены более 1100 видов, а из них в тропических бамбуковых лесах – 290 видов, среди которых присутствуют представители как сумчатых, так и базидиальных грибов, находящихся в различных трофических взаимодействиях с этими растениями (Hyde et al., 2002a, 2002b; Shukla et al., 2016). На растениях из семейства Pandanaceae отмечено тоже довольно много связанных именно с этими растениями микромицетов, более 114 родов и 226 видов (Whitton et al., 2012). А подсчет количества грибов, встречающихся на отдельных пальмах рода *Licuala* выявил 242 видов на 6-ти пальмах в Бруней-Даруссаламе (Борнео) и 100 видов на 3-х пальмах в Австралии, что дало среднее отношение хозяин-специфичных видов грибов в тропиках на одну пальму как 33 к 1 (Frohlicg, Hyde, 1999). Другое исследование разнообразия эктомикоризных макромицетов в период 2000–2008 годов в первичных монодоминантных лесах *Dicymbe corymbosa* (Fabaceae) Восточной Гвиане, выявило, что фактическое количество грибов, по консервативной оценке, в этом районе превышает 250 видов – результат, сопоставимый с результатами исследований в бореальных и умеренных лесах (Henkel et al. 2011). В одном из экспериментов в низинных тропических лесах Панамы было показано, что сообщества грибов, которые заражают семена в почве, были структурированы преимущественно по видам растений и в гораздо меньшей степени по характеристикам леса (Sarmiento et. al., 2017), напротив, разнообразие грибов, не связанных напрямую с растением, в свою очередь слабо связано с видовым богатством деревьев-хозяев (Lodge, 1997).

Относительно много исследований экологии микромицетов проведено в тропических лесах Таиланда. К примеру, там отмечено несколько видов почвенных грибов, связанных с пальмами, среди которых описан новый для науки вид *Barriopsis archontophoenicis* sp. nov. на *Archontophoenix alexandrae* (Konta et al., 2016). В нескольких работах показано, что ротанговые пальмы из рода *Calamus* (Arecaceae) являются богатым источником уникального биоразнообразия грибов, относящихся по большей части к отделу Ascomycota (Frohlich, Hyde, 2000, Hyde et al., 2000). Не так давно на этих же пальмах из рода *Calamus* в Таиланде описаны два новых вида аскомицетов для рода *Neodeightonia*: *N. rattanica* и *N. rattanicola* (Konta et al., 2016).

Среди почвенных сапротрофов и грибов, поселяющихся на растительных остатках, тоже описывается довольно много новых видов. В частности, всё там же был описан вид *Calcarisporium phaeopodium* sp. nov, довольно сильно отличающийся морфологически от близких видов, описанных ранее (Somrithipol, Jones, 2006). А среди микромицетов, патогенных для некоторых однодольных растений, выявлено несколько видов рода *Cladosporium* (Plakthongdee et al., 2013).

В лесах Тайваня отмечено 22 вида (среди них как телеоморфные, так и анаморфные представители) из семейства Bionectriaceae (Hypocreales, Ascomycota) на различных лесных древесных породах (Guu et al., 2010).

В то время как экологическое значение патогенных для растений грибов, сапротрофов и микоризообразователей достаточно ясно, вклад других групп еще предстоит изучить. Одна из них — эндофиты, широко распространенная, но очень слабо изученная группа грибов, представители которой живут в тканях практически каждого растения, зачастую не вызывая болезней. Вместе с группой сажистых грибов, образующих на плодах и листьях черное мицелиальное покрытие (Chomnunti et al., 2014), они образуют огромный пул разнообразия – отдельные листья могут содержать десятки видов как эндофитов, так и сажистых грибов, без каких-либо явных признаков инфекции, а их экологические роли только начинают выясняться.

В последние десятилетия появились работы по изучению «скрытого» грибного разнообразия в тропических регионах методами метагеномного анализа с использованием секвенирования нового поколения (Tedersoo et al., 2010; Meiser et al., 2014; Urbina et al., 2016), которые показали крайне высокое разнообразие грибов исследуемых местообитаний. Эти методы микологических исследований позволили охватить не только группы не культивируемых грибов (Urbina et al., 2016), но и выявили значительную генетическую вариабельность у хорошо известных видов, обнаружили проблему так называемых криптических видов (Новожилов и др., 2016). Эти результаты показывают, что оценки

разнообразие грибов, основанные на морфологии сильно занижены (Hawksworth, 2002; Hawksworth, 2012). При отсутствии различаемых исследователем морфологических структур, доступных для изучения, критерием разграничения таксонов становится алгоритм кластеризации полученных нуклеотидных последовательностей, основанный на их сравнении с эталонными последовательностями в различных базах данных. Однако при этом видовая идентификация существенно ограничена как возможностями метода, так и неполнотой референсных баз данных (Schoch et al., 2014; Tedersoo et al., 2018).

Таким образом, работы, проводимые традиционными микробиологическими методами, продолжают быть актуальными. В результате таких работ формируются коллекции культур, с которыми можно вести дальнейшие исследования в области филогении, физиологии и выявлять биотехнологический потенциал этих видов (Bills et al., 2004; Лиховидов и др., 2017а, 2017б).

1.3 Тропические леса Вьетнама.

Одним из таких регионов, где исследование состава микобиоты находится на начальном этапе, является Вьетнам. Расположенный вдоль восточной окраины Индокитайского полуострова, он охватывает примерно 329500 км² и граничит на севере с Китаем, на западе с Лаосом и Камбоджей, а на востоке с Южно-Китайским морем (известным во Вьетнаме как Восточное море). Простираясь с севера на юг на расстояние в 1650 км и имея 600 километров в самом широком месте на севере и около 50 километров в самом узком месте, страна включает в себя экосистемы из умеренных Гималаев и Китайской Палеарктической зоны на северо-западе и северо-востоке, северной индийской зоне на западе и тропический Малазийской зоне на юге (Sterling, Hurley, 2005).

Территорию страны можно подразделить на три широкие топографические зоны: горные районы, центральные высокогорья и плоскогорья, низменные дельты и прибрежные равнины. В стране есть три горных района (Averyanov et al., 2003), где сохраняется большая часть его биоразнообразия: северо-восточный регион; северо-западный регион, в котором преобладает хребет Хоанг Лиен и хребет Чыонг Сон, известный своим высоким уровнем эндемизма.

Большая часть Вьетнама имеет тропический муссонный климат, хотя некоторые области - субтропический или горный. Среднегодовое количество осадков является одним из самых высоких в мире, однако от 75% до 85% осадков выпадает в течение влажного сезона, который длится с мая по сентябрь, что приводит к выраженному сухому сезону с ноября по апрель. Изменения в характере осадков, вызванные изменением климата, усиливают контраст между влажным и сухим сезоном и увеличением количества осадков во влажный сезон за счет осадков в сухой сезон (de Queiroz et al., 2013).

Несмотря на тревожные тенденции сокращения лесных площадей, фауна и флора Вьетнама по-прежнему занимают ведущие места по показателям биологического разнообразия и уровня эндемизма в Индокитайской зоогеографической области (MacKinnon, 1986; Sodhi et al., 2004; Sterling et al., 2005). Такие климатические условия, диапазон широт, охватывающий субтропическую и тропическую переходную зоны, относительно гористая и холмистая топография, высокий уровень эндемизма растений и разнообразие экологических ниш, обеспечивают высокий уровень разнообразия видов грибов в этой стране.

1.4 Антропогенная экология грибов Вьетнама.

Тропический климат Вьетнама способствует также широкому распространению микромицетов, загрязняющих воздух и разрушающих материалы в условиях высокой влажности (Hai et al., 2019). Люди в таких условиях так же имеют повышенную вероятность заболеть грибковой инфекцией. Показано, что у фермеров подверженных воздействию сточных вод появляется высокая вероятность появления дерматомикозов (Trang et al., 2007), а пациенты с ослабленным иммунитетом или ВИЧ инфицированные имеют высокий шанс заразиться пенициллиозом, вызванным в большинстве случаев эндемичным для Юго-Восточной Азии грибом *Talaromyces marneffii*.

Немалочисленны и те грибы, которые наносят экономический урон. С развитием сельского хозяйства во Вьетнаме появляется проблема защиты растений и животных патогенных грибов. Предложено использовать виды рода *Trichoderma* для защиты арахиса от *Aspergillus flavus* в Северном Вьетнаме (Thanh et al., 2014). Показана эффективность нескольких видов нематофаговых грибов для защиты кофе и черного перца от нематод (Hier et al., 2019). Проведено первичное изучение микобиоты, ассоциированной с дикими злаками, как естественного резервуара патогенов культурных злаков, так и для возможной борьбы со злаками-сорняками сельскохозяйственных культур (Mel'nik et al., 2015). Составлены списки ржавчинных грибов (Kaneko et al., 2007). Сообщается так же о проблемах в креветочных хозяйствах, где *Fusarium incarnatum* поражает жабры культивируемых черных тигровых креветок (Khoa et al., 2004). Проводятся работы по изучению арбускулярных микоризных грибов стратегических сельскохозяйственных культур Вьетнама (Sasvári et al., 2012).

В связи с экономическим ростом Вьетнама, промышленные предприятия и города начинают производить все большее количество отходов, переработка и обезвреживание которых становится необходимым. Способность грибов разлагать большие объемы различных субстратов, позволяет использовать их для разложения растительных остатков,

в частности рисовой соломы (Anasontzis et al., 2017), что актуально для Вьетнама, как важного экспортера риса (входит в первую пятерку по мировому производству риса) или компостирования муниципальных биологических твердых отходов в масштабах страны (Hang et al., 2017). Микроскопические грибы активно используются для очистки городских или сельскохозяйственных сточных вод, ведутся поиски штаммов, способных утилизировать разливы нефти. Собрана коллекция микромицетов из различных точек Вьетнама, способных разлагать разные типы биополимеров и липидов, показано, что их ферментативная активность соответствует среде обитания, из которой они изолированы (Brandt et al., 2018). Таким образом, для поиска микроскопических грибов, способных эффективно разлагать различные типы субстратов необходимо полноценное изучение сообществ, в основном почвообитающих микромицетов, пик разнообразия которых приходится на тропические регионы.

Почва является резервуаром и местообитанием грибов. Почвенные микромицеты, обладающие значительной полиморфностью, способны осуществлять как локальное, так и пространственное заселение субстратов, осуществлять их трансформацию в биологически активные соединения (Беккер, 1988). Изучению таких свойств почвенных грибов посвящено огромное количество исследований. Уже давно было установлено, что активными продуцентами являются многие виды наиболее распространенных в почве грибов - *Penicillium*, *Aspergillus*, *Trichoderma*, *Trichotecium*, большинство сапротрофных базидиальных грибов (Билай, 1984).

1.5 Перспективность метаболитов грибов для медицины и биотехнологии

Повышенному интересу к грибам способствовали многочисленные исследования, показавшие, что эти организмы могут стать незаменимыми источниками для получения лекарственных препаратов, имеющих ранозаживляющую, иммуномодулирующую и особенно антираковую активности (Verdy, 2012). Именно на основании этих достижений к 90-м годам прошлого столетия была создана новая область медицины - фармацевтическая микология. Биотехнологии, применяющие грибы как продуценты биологически активных веществ, дали новые лекарственные препараты и биодобавки, которые находят применение в лечении и профилактике различных заболеваний человека. Некоторые из этих средств уже внедряются в клиническую практику, другие находятся в стадии исследования. Современные биотехнологии на основе макромицетов могут стать основой ценных препаратов, обладающих широким спектром биологического действия. Особую ценность наряду с монопрепаратами представляют композиции на основе двух, трех и более видов грибов (Silva et al., 2012a, b).

Однако проблемой медикаментозного лечения инфекционных заболеваний является постоянный рост устойчивости патогенных микроорганизмов к применяемым в медицинской практике антибиотикам. В связи с этим ведется интенсивный поиск и создание новых препаратов, активных, прежде всего, в отношении клинических резистентных штаммов. В настоящее время проводятся исследования возможности создания препаратов с новыми механизмами действия, оказывающие влияние на вирулентность патогенных микроорганизмов (Chopra et al., 1997).

Развитие биотехнологии, основанной на использовании микроорганизмов в получении лекарственных препаратов, является стратегическим направлением современной мировой фармакологии. При проведении поисковых исследований особое внимание уделяют микроорганизмам, выделенным из экстремальных местообитаний и из экологически чистых районов, мало исследованных к настоящему времени (Aly et al., 2011).

1.6 Изучение способности грибов к продукции активных ферментов

В природных экосистемах почвенные микромицеты способны перерабатывать огромное количество биомассы, в основном растительного происхождения, благодаря наличию большого разнообразия специфических ферментов. Эти ферменты не только в почве, но и выделенные в чистом виде, при определенных условиях катализируют разнообразные реакции, имеющие большое практическое значение.

Как правило, микроорганизмы, в частности мицелиальные грибы, образуют комплекс ферментов, разрушающих растительные субстраты. Обычно такой комплекс включает преимущественно целлюлазы, а также ксиланазы и пектиназы. Выбор штамма-продуцента определяется его способностью обеспечить высокие уровни активности карбогидраз в ферментационной среде, скоростью образования этих ферментов, выходом ферментов с единицы массы используемых для ферментации субстратов, а также стоимостью этих субстратов.

Известны штаммы гриба *Aspergillus niger*, при глубинном культивировании которых на средах с индукторами целлюлолитических ферментов получают комплекс ферментов, включающих целлюлазу, ксиланазу, бета-глюкозидазу, бета-ксилозидазу, бета-глюкканазу и ламинариназу.

Как известно, наиболее активными продуцентами целлюлаз являются штаммы мицелиальных грибов рода *Trichoderma*. С целью повышения их способности к продукции ферментов и адаптации к более дешевым ферментационным средам были получены различные мутантные и рекомбинантные штаммы *Trichoderma longibrachiatum*.

Мультиферментные комплексы карбогидраз, содержащие целлюлазы, бета-глюкканазы, ксиланазы, маннаназы, пектиназы и сопутствующие ферменты, могут

применяться для обработки целлюлозо- и гемицеллюлозосодержащих субстратов, в том числе для осахаривания и переработки отходов промышленности и сельского хозяйства, для биодegradации клеточных стенок растений и микроорганизмов, в целлюлозно-бумажной промышленности, в пищевой и спиртовой промышленности, в пивоварении, в качестве кормовых добавок, для силосования кормов в сельском хозяйстве.

1.7 Грибы – продуценты фермента бета-маннаназы

В последние годы актуальным направлением является поиск и исследование веществ с пребиотической активностью.

Пребиотики не гидролизуются и не всасываются в верхней части желудочно-кишечного тракта, а поступают в нижние его отделы и способствуют развитию полезных бактерий, обитающих в толстом кишечнике, тем самым способствуя поддержанию иммунной системы человека.

Наиболее распространенными бифидогенными факторами являются моно- и олигосахара. К группе таких веществ относятся манноолигосахариды и манноза - продукты гидролиза маннана - полисахарида клеточных стенок растений (Корнеева, 2013).

Бета-маннаназа – фермент, относящийся к классу О-гликозид-гидролаз, расщепляет внутренние бета-1,4-гликозидные связи в маннанах, являющихся полимерами клеточной стенки многих растений. Продуктами ферментативного гидролиза являются манноза и низкомолекулярные манноолигосахариды, которые обладают выраженным пребиотическим и иммуностимулирующим действием (Moreira, 2008; Корнеева, 2011).

В настоящее время бета-маннаназы стали объектом повышенного внимания в связи с перспективами их применения в различных отраслях промышленности, в частности, в сельском хозяйстве при производстве препаратов для ветеринарии и использования в качестве биодобавки в кормопроизводстве, эти ферменты также используют при производстве биотоплива, пищевой промышленности и фармацевтике (van Zyl, 2010).

Способность к гидролизу маннанов широко представлена среди микроорганизмов. Согласно литературным данным, многие виды грибов из разных групп как Аскомицетов, так и Базидимицетов, способны продуцировать бета-маннаназы. Чаще всего в промышленном производстве используют штаммы грибов, относящихся к видам: *Aspergillus niger*, *Aspergillus sulphurous*, *Aspergillus terreus*, *A. aculeatus* и *Trichoderma reesei* (van Zyl et al, 2010; Chauhan et al, 2012).

1.8 Изучение антибиотических свойств грибов

Получение препаратов антибиотиков – сложный и многостадийный процесс. Он складывается из комплекса различных исследований, имеющих свою последовательность и этапность, которые можно свести к следующему:

1. изыскание антагонистов в природе и выделение их в чистые культуры;
2. изучение спектра действия и определение антибиотической активности выделенных культур антагонистов;
3. подбор условий культивирования продуцентов антибиотиков;
4. первичная идентификация антибиотика на ранних этапах культивирования;
5. выделение и химическая очистка активно действующего начала из культуральной жидкости или мицелия;
6. испытание токсических и лечебных свойств антибиотиков на животных (препараты медицинского назначения);
7. испытание фитотоксических и других свойств (препараты немедицинского назначения);
8. разработка лабораторного регламента получения антибиотика и передача его промышленности (Билай, 1973).

Перед исследователем зачастую ставится конкретная задача получения антибактериального или противогрибного препарата, подавляющего в клетке определенную мишень, конкретный фермент, ответственный за важнейшую функцию метаболизма патогенного объекта. Для этого нужно выделять новые продуценты из разных групп грибов и изучать воздействие продуктов их жизнедеятельности на конкретные мишени. Так же важно привлекать сведения о геноме клетки патогенного микроорганизма и о функциональной роли каждого гена, что становится возможным на современном этапе развития геномики (Keller et al., 2005).

Однако использование "классических" методов поиска новых антибиотиков с применением направленного отбора будет оставаться основным. При этом нужно шире использовать потенциал новых родов и видов грибов. Для чего следует активнее привлекать разнообразные природные источники: уникальные географические и экологические зоны обитания, а также разрабатывать новые методы и нестандартные условия культивирования изолированных грибов с целью активации "молчащих" генов, участвующих в биосинтезе антибиотических веществ.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В работе обработаны материалы, собранные в ходе комплексных экспедиций, проводимых на базе Совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра, на лесных особо охраняемых территориях Центрального и Северного Вьетнама в 2013 – 2019 гг.

Систематические исследования видового разнообразия, особенностей распространения, освоения субстратов и экологии культивируемых микроскопических грибов Вьетнама ведутся сотрудниками Тропического центра с начиная с 2009 г. На первом этапе были изучены ООПТ южного и юга центрально регионов (Александрова и др., 2011; Александрова, Сидорова, 2011; Калашникова, Александрова, 2014; Калашникова и др., 2016). Данная работа продолжает серию этих исследований, на материалах из других заповедных территорий Центрального и Северного Вьетнама и позволяет оценивать разнообразие микромицетов уже в стране в целом, а не только в ее южной части.

2.1 Описание мест сбора материала.

Вьетнам расположен на территории Юго-Восточной Азии, на полуострове Индокитай. На Востоке и Юге он омывается Южно-Китайским морем, по суше граничит на севере с Китаем, на западе с Лаосом и Камбоджей. Территория страны представляет собой узкую полосу, вытянутую с севера на юг. На севере расположено нагорье Юньнань с высочайшей точкой страны — горой Фансипан (3143 м), пересеченное долиной реки Хонгха (Красная). Южнее находится цепь Аннамских гор. Параллельно ей с севера на юг тянется узкая прибрежная равнина. На юге страны лежит равнинная территория дельты реки Меконг (Sterling et al., 2005).

Рельеф этой территории разнообразен. Положение Вьетнама на стыке нескольких природных зон, а также наличие древней геологической структуры определяют разнообразие его природных условий. Рельеф страны большей частью горный. Более трех четвертей территории занимают горы, плато и плоскогорья. От соседних государств Вьетнам отделяют горные хребты.

Вьетнам полностью находится в тропиках, его климат имеет много общего с климатом Лаоса и Камбоджи. Для этой страны характерно большое количество осадков (рис. 1Б), высокая влажность воздуха, множество солнечных дней. Территорию страны условно можно разделить на три климатических района: Северный, Центральный и Южный, что связано с разнообразием рельефа местности и смены направления ветров в течение года в самих районах (рис. 1А).

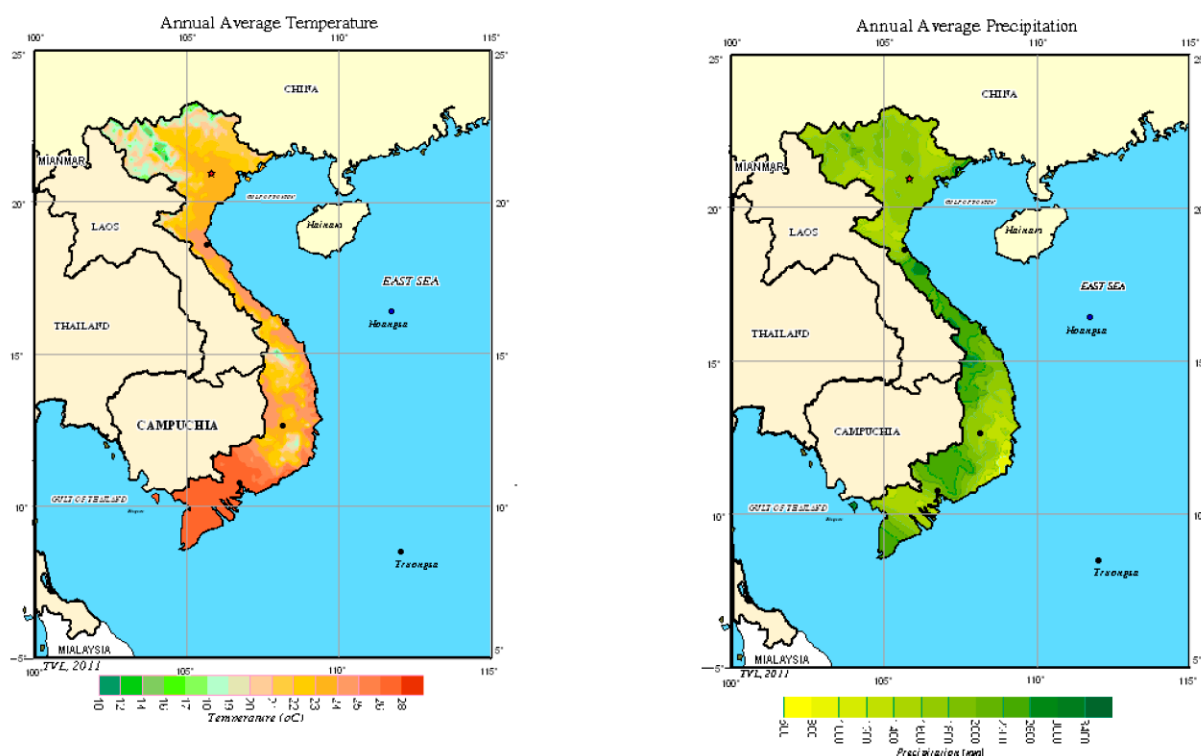


Рисунок 1. Среднегодовая температура (А) и уровень осадков (Б) на территории Вьетнама. Источник: Vu Tan Phuong et al., 2011 "Final Report on Forest Ecological Stratification in Vietnam".

Северный район, простирающийся к северу от 18° с.ш., характеризуется влажным жарким летом в период экваториального муссона, дующего с Тихого океана, и сырой прохладной зимой, когда сказывается действие холодных северо-западных ветров. На равнинах, включая дельты, средние температуры трех зимних месяцев составляют 17–20° С, крайне редко температура падает ниже 5° С. В окрестностях Ханоя, расположенного на абсолютной высоте около 5 м, в наиболее прохладное время года воздух прогревается до 14–16° С, ночью температура может понижаться до 2,7° С. В горах зимы продолжительные и суровые, в пограничных хребтах случаются заморозки. В районе Шапа, на высоте около 1570 м, и в других возвышенных местах иногда даже выпадает снег.

Обычно выделяется летний, дождливый сезон, длящийся с апреля по октябрь. С июля по сентябрь выпадает примерно 80% годовой нормы осадков (в Ханое по 300 мм в каждый из этих месяцев). В самые жаркие месяцы средняя максимальная температура воздуха в столице 31–32°С, а зарегистрированный абсолютный максимум 42.8°С. Поскольку разница средних максимальных и средних минимальных температур составляет 14–16°С (рис.1А), климат северного района нельзя назвать тропическим. Тем не менее, почвы, растительность и животный мир носят отчетливо тропический характер, сохранились участки первичных тропических лесов, в которых деревья достигают высоты 50–55 м.

На климат Центрального района существенное влияние оказывает горный хребет Чыонгшон (Аннамский хребет) и его отроги, служащие барьером, который летом препятствует проникновению влажных юго-западных ветров. Дожди начинаются в августе и достигают максимальной интенсивности в октябре-ноябре, когда в остальных областях страны устанавливается ясная погода. Случается, что влажный период тянется до января. Больше осадков, до 3000–3500 мм в среднем за год, получает северная половина этого климатического района, прежде всего восточные хребты и предгорья Чыонгшона, в меньшей мере – береговые равнины. На горном плато, на уровне 1800 м, расположен известный курорт Далат, где температура воздуха круглый год не превышает +25° С.

Климат южной части Вьетнама – резко выраженный муссонный, с чередованием протяженных сухого и влажного сезонов. Сухой сезон начинается с ноября (октября) и длится до апреля-мая, влажный – с апреля-мая по октябрь. Среднемесячные температуры в сухой сезон 26-27° С, во влажный – 24° С. Максимум осадков приходится на три из шести месяцев влажного сезона – июль, август, сентябрь (рис. 1Б).

Почвы Вьетнама типичны для Юго-Восточной Азии (Фридланд, 1964, 1984). На равнинных и холмистых территориях, не затронутых сельскохозяйственной деятельностью, преобладают красно-желтые ферраллитные почвы. В гористой местности горные красно-желтые ферраллитные почвы под вечнозелеными и полулистопадными лесами сменяются на горные красно-желтые гумусно-ферраллитные почвы под тропическими широколиственными лесами и на Бурые лесные тропические под хвойно-широколиственными и на горные аллитно-гумусные под туманными лесами. В карстах формируются почвы морфологически близкие к бурым лесным, а аналитически к дероново-карбонатным. На выположенных переувлажненных участках формируются ферраллитные глеевые почвы, в долинах рек аллювиальные (Фридланд, 1964, 1984).

По международным классификациям во Вьетнаме преобладают почвы из групп Акрисоли (Acrisols) и Ферральсоли (Ferralsols). В горных лесах могут развиваться различные камбисоли (Cambisols). В лесах на карстовых массивах формируются варианты кальдисолей (Calcisols). В долинах рек и на переувлажненных участках флювисоли (Fluvisols) и глейсоли (Gleysols) (Цех, Хинтермайер-Эрхард, 2007; Vu Tan Phuong et al., 2011).

Опадочный горизонт в тропических лесах имеет свои особенности, подстилка как таковая, там не формируется, т.к. быстро перерабатывается беспозвоночными и микроорганизмами. Опад складывается из листьев, почечных чешуй, прилистников, цветов, плодов, веточек, фрагментов коры и т.п. В переменном-влажных лесах Вьетнама он

скапливается в течение 4–5 сухих месяцев и быстро утилизируется в начале влажного сезона (Кузнецов, 2016).

Основной вклад в утилизацию опада вносят термиты, фрагментируя и перемещая частицы в свои гнезда. В горных лесах, где термитов меньше, основная роль переходит к дождевым червям. Завершают процессы деструкции микроорганизмы, преимущественно грибы, как макро-, так и микромицеты. Динамика этого процесса определяется климатическими особенностями местообитания.

В равнинных лесах и низкогорных лесах, накопившейся за сухой сезон опад, как правило полностью исчезает в ходе влажного сезона и опадогенный горизонт поддерживается свежими листьями, веточками и пр. В горных лесах, где температуры ниже, осадки равномернее на протяжении года, термитов меньше, складываются условия для формирования подстилки, особенно на ровных участках и в ложбинах. При этом гифы грибов обрастают листья и веточки, скрепляют их между собой формируя дифференцированную на слои лесную подстилку, схожую с таковой в лесах умеренной зоны. Граница появления лесной подстилки отличается для горных лесов южной, центральной и северной частей страны, также для этого очень важен микрорельеф местообитания. Под коренными долгоживущими голосеменными породами (*Pinus krempfii*, *P. dalatensis*, *Fokienia hodginsii*, *Dacrydium elatum*), характерными для горных лесов, подстилка образуется вне зависимости от места их произрастания. Медленное разложение хвойного опада под ними приводит к образованию толстого слоя (до 40 см) торфянистой массы, пронизанного корнями (Кузнецов, 2016).

Не менее интересный опадогенный горизонт формируется не на почве, а на разной высоте в кронах деревьев – «воздушный опад» и «воздушная почва», собирающийся в кронах и задерживаемый эпифитными растениями. Доля его сравнима с попадающим на почву (Кузнецов, 2016).

Естественный растительный покров Вьетнама – это тропические переменновлажные леса (рис. 2). К сожалению, площадь их стремительно сокращается. К отличительным особенностям первичных тропических лесов относятся многоярусность, обилие лиан и растений-паразитов. Деревья некоторых видов достигают высоты 30 – 40 м, а в диаметре – 80 – 140 см. В настоящее время во Вьетнаме преобладают вторичные влажные вечнозеленые тропические леса. В горах выражена высотная поясность. До высот 800 – 1000 м в южных районах и 600 – 700 м в северных распространены влажные тропические вечнозеленые леса. Выше, до отметок 1700 – 2000 м над уровнем моря, произрастают широколиственные субтропические горные леса с подлеском из различных бамбуков, еще выше появляются смешанные леса, где, кроме широколиственных,

встречаются хвойные породы. Выше 2000 м могут формироваться туманные «эльфийские» леса (Кузнецов, 2016).

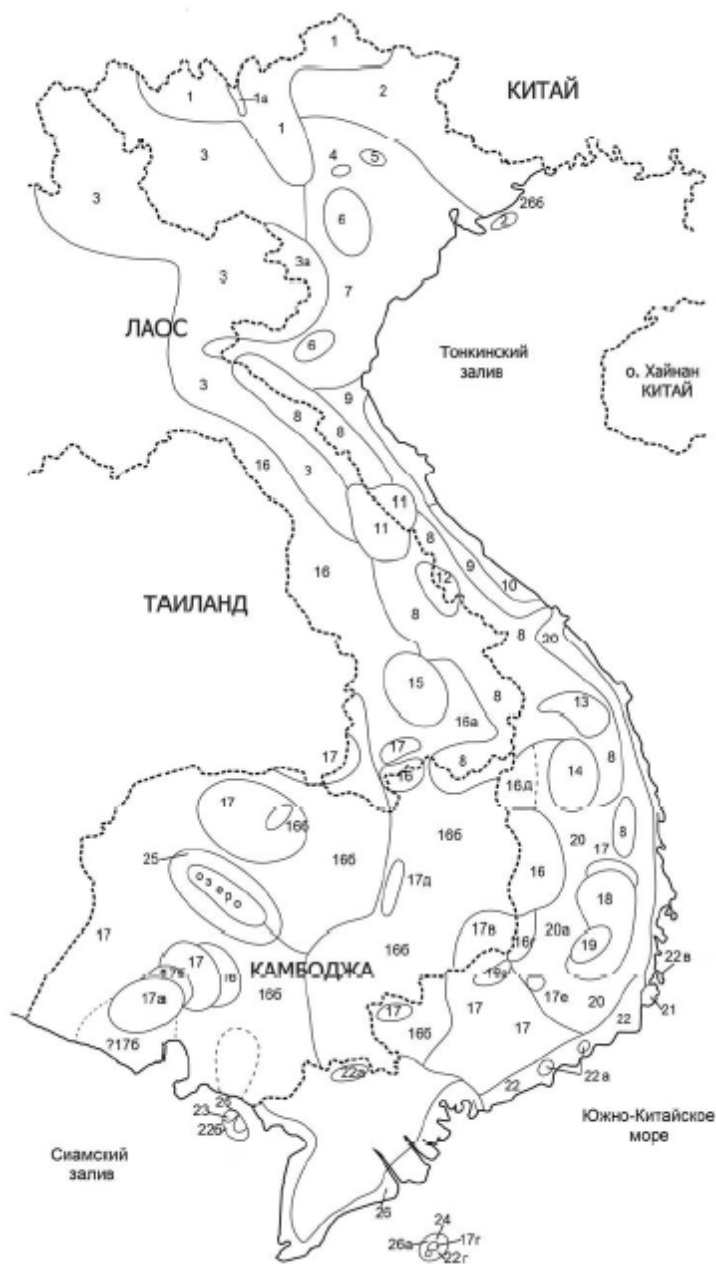


Рисунок 2. Распределение лесов по составу деревьев-лесообразователей на территории Вьетнама, Лаоса и Камбоджи (Кузнецов, 2016) Описание типов лесов по номерам в приложении 3.

Как и в других странах Юго-Восточной Азии, площадь естественных лесных экосистем во Вьетнаме стремительно сокращается в результате активной хозяйственной деятельности. Первичная лесная растительность сохранилась преимущественно в горной местности. За период с 1943 по 1995 г. площадь лесных территорий во Вьетнаме сократилась с 14 млн га (43 % территории) до 8 (28 %), что сопровождалось фрагментацией лесных массивов. Начиная с конца 1990-х годов во Вьетнаме стартовала мощная

правительственная природоохранная программа, стали разрабатываться системы устойчивого природопользования, стали организовываться заповедники, национальные парки и другие особо охраняемые природные территории (ООПТ). Разработана программа лесовосстановления по которой в 2010 г площадь лесов достигла 39 %, а к 2020 г. 47 % (Vietnam National Biodiversity Strategy, 2020). Однако, в основном, это не естественные леса, а плантации, хотя и попытки восстановления коренных тропических лесов предпринимаются.

Во Вьетнаме в 2011 г было более 127 ООПТ (30 национальных парков, (8 из них имеют международное значение), 48 биосферных заповедников, 12 охраняемых лесов, 37 природно-исторических парков) Общая территория 2 390 135 Га, 7.4 % территории страны. К 2020 г спланировано 219 ООПТ это 9 % наземной и 0.24% морской территории (Vietnam National Biodiversity Strategy, 2020).

Несмотря на природоохранные мероприятия, площадь девственных лесов Вьетнама, катастрофически сократившаяся в результате эоцида и хозяйственной деятельности, остается небольшой и продолжает испытывать антропогенное воздействие. Эти леса нуждаются в скорейшем всестороннем исследовании специалистами.

2.2 Сбор материала.

Материалы для исследования разнообразия микроскопических грибов почв и растительных субстратов лесов Вьетнама собраны в ходе комплексных экспедиций Российско-Вьетнамского научного и технологического центра в период с 2013 по 2019 гг. на 10 особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Северного и Центрального Вьетнама (рис. 3). Образцы субстратов (почва, опад, субстрат из корзинок эпифитов, по 10 для каждого участка), отбирали на выбранных наиболее типичных участках тропического леса. Образцы брали по стандартной методике в стерильные пакеты из крафт-бумаги и максимально быстро подсушивали в сухом проветриваемом месте в тени. Обработку проводили по мере доставки образцов в лабораторию. Срок хранения образцов составлял от 10 до 30 дней.



Рисунок 3. Районы исследований в ООПТ на карте Вьетнама.

2.3 Характеристика участков отбора образцов для анализа состава культивируемых микроскопических грибов и объем собранного материала

2.3.1 Национальный парк Бузямап

Национальный парк Бузямап (Vũ Gia Mập) расположен на юго-западе Вьетнама в провинции Биньфыок, на северо-западе он граничит с Камбоджей, а на востоке с провинцией Дак Нонг. Территория парка занимает переходную зону между центральной горной местностью (Центральное нагорье) и низменностью Южного Вьетнама. Бузямап был выделен в качестве ООПТ относительно недавно, в 1995 году, для сохранения редких видов растений, относящихся к семейству Fabaceae и видов рода *Lagerstroemia*, а также исчезающих видов птиц и млекопитающих. А уже в 2002 году эта территория получила статус национального парка.

В топографии преобладают невысокие горные гряды (рис. 4), между которыми расположены реки и их долины. Половину всей территории парка занимают тропические полулистопадные полидоминантные леса. На нарушенных территориях (во время войны с США здесь проходила "тропа" Хо Ши Мина, и велись активные военные действия) сформировались бамбуковые сообщества, которые занимают немалую площадь: около 11,5 тыс.га (из общих 26 тыс.га) (Sterling et al., 2005). Климат этой части Вьетнама – резко выраженный муссонный, с чередованием короткого сухого и более протяженного влажного сезонов (рис. 5). Сухой сезон начинается с ноября (октября) и длится до апреля – мая, влажный – с апреля – мая по октябрь. Среднемесячные температуры в сухой сезон 26–27° С, во влажный – 24° С. Максимум осадков приходится на август и сентябрь.

Сбор образцов в национальном парке Бузямап был проведен в конце сухого сезона (в период с 26 апреля по 5 мая 2013 г.), на трех участках в разных биотопах предгорного тропического леса по 20 образцов с каждого: 10 образцов почвы и 10 образцов опада, всего 60 образцов (подробная информация о них приведена в Приложении 1).

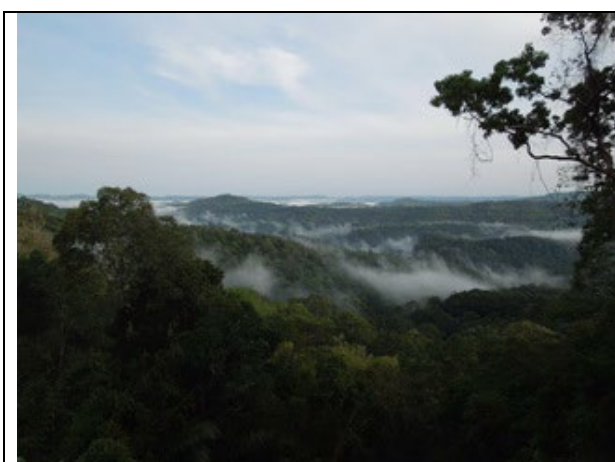


Рисунок 4. Национальный парк Бузямап.



Рисунок 5. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в национальном парке Бузямап (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.2 Национальный парк Йокдон

Национальный парк Йокдон (Yok Đôn) расположен в провинции Даклак на равнине, закрытой горами Центрального нагорья от влажных воздушных масс с побережья, климат здесь более сухой, с менее обильным дождливым сезоном (рис. 7). Общая площадь парка составляет 115 545 га. Высота равнины, на которой он расположен – 200 м над уровнем моря. Однако, имеется несколько цепочек небольших холмов, самая высокая точка – гора Йокдон, возвышается на 482 м. Парк делится рекой Срепок (рис. 6), одной из главных притоков Меконга, на две части. Эта река течет круглый год, остальные реки парка часто во время сухого сезона пересыхают.

Основную часть парка покрывают светлые сухие диптерокарповые леса, это пирогенное сообщество, сформированное в условиях регулярных низовых пожаров в сухой сезон. Преобладают представители семейства Dipterocarpaceae, в том числе *Dipterocarpus tuberculatus*, *D. obtusifolius* и *Shorea obtusa*. Однако семейства Anacardiaceae, Combretaceae, Fabaceae и Myrtaceae также представлены. Полог леса открытый, а у большинства деревьев есть толстая, огнеупорная кора (Stott et al., 1990; Wohlfart et al., 2014; Кузнецов, 2016).

Это важное место сохранения крупных млекопитающих, таких как Азиатский слон (*Elephas maximus*), Гаур (*Bos gaurus*), Бантенг (*B. javanicus*) и Тигр (*Panthera tigris*). Из обезьян здесь обитают редкие охраняемые виды Пигатрикс (*Pygathrix nigripes*) и Желтощекий хохлатый гиббон (*Hylobates gabriellae*).

Сбор образцов в национальном парке Йокдон был проведен в конце сухого сезона 2014 г., на участке типичного светлого редкоствольного диптерокарпового леса в холмах было собрано 20 образцов (информация об участке леса приведена в Приложении 1).



Рисунок 6. Национальный парк Йокдон, долина реки Срепок.



Рисунок 7. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в национальном парке Йокдон (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.3 Национальный парк Суаншон

Парк Суаншон (Xuân Sơn) расположен на территории северного Вьетнама (провинция Фу Тхо), на краю горного массива Хоангльен в водоразделе Красной реки (общая площадь более 15 000 га). Это карстовый горный массив, рельеф местности горный и очень неоднородный, есть и крупные пики высотой более 1000 м, гора Тен и гора Кан, с сотнями пещер и ручьев, с водопадами высотой более 50 м, покрывающими скалы. Эта местность богата на крупные пещеры, некоторые из которых содержат речные системы.

Естественный тип растительности Суаншона – вечнозеленый первичный лес, равнинный и горный, растущий на поверхности известняка (рис. 8). Флора включает около 180 семейств, 680 родов и 1 217 видов. Таксономический состав ее разнообразен и уникален. Больше 40 видов растений, находящихся под угрозой исчезновения (3,4% от общего числа видов флоры парка) занесены в Красную книгу Вьетнама (из них 18 занесены в Красную книгу мира), они имеют приоритетное значение для сохранения и защиты.

Основными угрозами для природы парка является увеличение площади возделываемых земель и большая вероятность лесных пожаров. Ещё одна из проблем заключается в том, что национальный парк, возможно, слишком мал, чтобы поддерживать жизнеспособные популяции нескольких видов млекопитающих и птиц в долгосрочной перспективе.

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2014 и 2016 году, всего было собрано 100 образцов в 7ми участках типичных биотопов тропического леса (Прил. 1).



Рисунок 8. Национальный парк Суаншон.



Рисунок 9. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в национальном парке Суаншон (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.4 Национальный парк Бави

Национальный парк Бави (Ba Vi) расположен на территории Северного Вьетнама в 48 км западнее города Ханой. Территория парка насчитывает более 12023 га, 7 377 га из которых находятся на горном хребте Бави. Эта горная система имеет три вершины высотой более 1000 метров. Рельеф местности неоднородный, перепад высот от 100 до 1296 метров над уровнем моря, по мере подъема в горы климат существенно меняется: уже на высоте около 500м постоянно присутствуют туманные облака. Водный режим поддерживает река Да и несколько её крупных притоков.

В национальном парке Бави (рис. 10) естественные леса сохранились в основном на высоте более 600 метров. Природными типами лесов являются вечнозеленые тропические леса, смешанные, хвойные и широколиственные. Под охраной в парке находятся 812 видов сосудистых растений, из которых несколько видов были впервые описаны здесь: *Ixora balansae*, *Litsea baviensis* и *Lasianthus langkokensis*. В национальном парке по программе лесовосстановления выращивают 2991 га приближенного к естественному леса, однако он все еще находится на ранней стадии развития, и там присутствуют только небольшие деревья. Фауна насчитывает 44 вида млекопитающих, 15 видов рептилий, 9 видов амфибий и более 100 видов птиц. Под охраной находятся многие редкие животные, такие как азиатский черный медведь (*Ursus thibetanus*), белые фазаны (*Crossoptilon crossoptilon*), панголины (*Manis* sp.), несколько видов обезьян, леопард (*Panthera pardus*), белки-летяги (*Pteromys volans*).

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2014 году, всего было собрано 20 образцов на территории первичного среднегорного полидоминантного широколиственного тропического леса, участок древостоя на хребте (Прил. 1).



Рисунок 10. Национальный парк Бави.



Рисунок 11. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в национальном парке Бави (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.5 Охраняемый лес Конплонг

Конплонг (Kon Plông Protected Forest (Thác Ném)) расположен на малонаселенной территории центральной части Вьетнама, в 55 км северо-восточнее города Контум. Рельеф местности горный (рис. 12), очень разнообразный и включает, в основном, узкие горные хребты и многочисленные реки между ними. Климат с коротким сухим и продолжительным влажным сезоном (рис. 13). Зимний период относительно прохладный с дождем и ветром, в ноябре – декабре температура может опускаться до 7 °С.

Биоразнообразие охраняемого леса имеет значение как на национальном, так и на международном уровнях. Лесхоз включает в себя широкий спектр наземных мест обитания и охватывает важную с ботанической точки зрения зону перехода от центральной горной местности в южную Аннамскую низменность. Конплонг является убежищем для трех из четырех крупных видов млекопитающих Индокитая – тигра (*Panthera tigris*), гаура (*Bos gaurus*) и слона (*Elephas maximus*), сохранение которых имеет приоритетное значение.

Охраняемый лес Конплонг отдален от соседних урбанизированных территорий, и там нет подъездной дороги, однако он имеет значительные площади первичных лесов, которые теперь запланированы к охране. Из-за вырубki, строительства дорог и гидроэлектростанций лесные территории охраняемого леса значительно сократились в последние годы. Ресурсы всех соседних природных продуктивных лесов почти исчерпаны в связи с активной вырубкой.

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2015 и 2016 году, всего было собрано 50 образцов на двух участках типичных биотопов первичного тропического леса (Прил. 1).



Рисунок 12. Охраняемый лес Конплонг.



Рисунок 13. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в охраняемом лесу Конплонг (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.6 Национальный парк Конкакин

Национальный парк Конкакин (Kon Ka Kinh) расположен на северо-востоке провинции Зялай на плато Контум, в 50 км к северо-востоку от города Плейку. Статус особо охраняемой природной территории этот парк получил в 1986 году, с выделенной площадью 28 000 га, для сохранения первичных тропических горных лесов и некоторых видов голосеменных растений. Однако в 1999 году был создан дополнительный проект с целью охраны редких и исчезающих видов птиц с увеличением площади парка до 42 000 га. В настоящее время в национальном парке активно реализуются программы защиты эндемичных и редких видов флоры и фауны и лесовосстановления.

Топография местности очень разнообразна (рис. 14), перепад высот наблюдается в диапазоне от 570 м (в долине реки Ба) до 1748 м (пик Конкакин) над уровнем моря, что приводит к образованию большого числа водопадов местными реками. Притоки из восточной части парка являются источником воды для главной реки этого района Ба, к западу от которой проходят притоки реки Меконг.

Национальный парк Конкакин содержит 33 565 га естественных лесов (вечнозеленый тропический среднегорный лес, а также смешанный тропический лес с доминированием *Fokienia hodginsii*), что составляет 80% от общей площади национального парка. Флора включает более 34 редких и исчезающих видов, 24 из которых, занесены в Красную книгу Вьетнама и мира.

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2016 и 2017 году, всего было собрано 160 образцов на шести участках типичных биотопов первичного тропического леса (Прил. 1).



Рисунок 14. Национальный парк Конкакин.



Рисунок 15. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в Национальном парке Конкакин (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.7 Природный заповедник Контяранг

Природный заповедник (Kon Chu Räng) расположен в центральной части Вьетнама, Центральное нагорье (Тайнгуен), на Контумском плато, в 80 км к северо-востоку от города Плейку, в провинции Зялай.

Контяранг находится на территории уникального геологического образования – мощного базальтового плато, поднятого на высоту 1000–1200 метров над уровнем моря. Плато изрезано многочисленными реками и падающими водопадами (рис. 16), заповедник защищает значительную часть водосбора реки Кон. Самая высокая точка, гора Контяранг, поднимается до высоты 1452 метра.

Вечнозеленый малонарушенный тропический лес, основной тип растительности, покрывает 15 610 га, или 98% общей охраняемой площади. Во флоре среди деревьев преобладают виды из семейств Fagaceae, Lauraceae и Magnoliaceae, смешанные с голосеменными *Podocarpus imbricatus* и *Dacrydium elatum*. Несколько видов растений, зарегистрированных в природном заповеднике, находятся под угрозой исчезновения во всем мире, а девять видов являются эндемичными для Вьетнама: *Acer erythranthum*, *Baccaurea silvestris*, *Bulbophyllum hiepuii*, *Calamus poilanei*, *Craibiodendron scleranthum*, *Dalbergia cochinchinensis*, *Dendrobium ochraceum medichis* и *Medium cochinum*, *Dialium cochin*. В некоторых районах всё же выборочно добываются ценные породы древесины из нижнего горного лесного пояса.

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2016 и 2018 году, всего было собрано 90 образцов на четырех участках типичных биотопов первичного тропического леса (Прил. 1).



Рисунок 16. Природный заповедник Контяранг, водопад «50» на реке Кон.



Рисунок 17. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в природном заповеднике Контяранг (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.8 Национальный парк Пумат

Национальный парк Пумат (Pù Mát) расположен в северной части центрального прибрежного Вьетнама, на юго-западе провинции Нгеань, в 130 км к западу от города Винь. Его основная территория площадью 94 804 га и буферная зона в 86 000 га лежит в средней части Аннамского нагорья.

Высота над уровнем моря варьирует от 200 до 1841 м, а рельеф отличается исключительной изрезанностью и складывается из горных хребтов с крутыми склонами речных ущелий между ними (рис.18). Гора с одноименным названием Пумат – самая высокая вершина в регионе (1841 м), есть и другие пики, средняя высота которых от 800 до 1000 м. Юго-западная часть национального парка более равнинная, местное население здесь ведет сельскохозяйственную деятельность, активна вырубка.

Пумат расположен в тропическом муссонном регионе с выраженной сезонностью (рис. 19). Около 90% воды выпадает в виде осадков во время влажного сезона и сопровождается наводнениями. В сухой сезон часто бывает засуха. На территории национального парка довольно плотная сеть рек и ручьев, самая крупная из которых река Са.

На труднодоступных участках парка сохранился первичный горный тропический лес. Нарушенные склоны покрыты вторичным лесом и бамбуками. В настоящее время под охраной здесь 70 видов растений, занесенных в Красную книгу Вьетнама и находящихся под угрозой уничтожения, и 420 видов редких животных.

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2018 году, всего было собрано 40 образцов на двух участках типичных биотопов первичного тропического леса, информация о них представлена в Приложении 1.



Рисунок 18. Национальный парк Пумат.

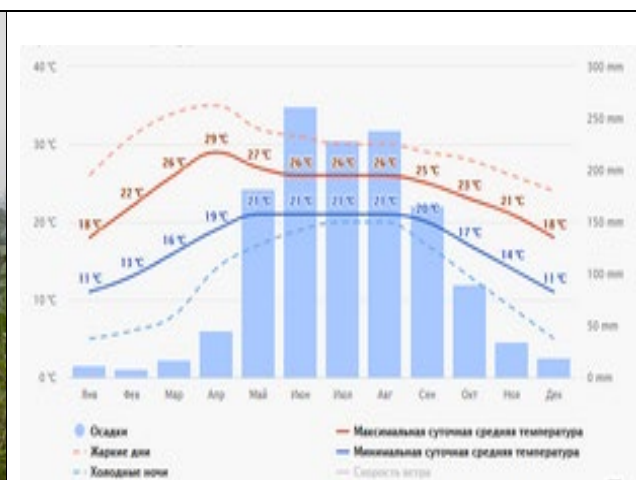


Рисунок 19. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в национальном парке Пумат (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.9 Природный заповедник Пухоат

Заповедник Пухоат (Pù Hoạt) (рис. 20) расположен в центральной части Вьетнама, в 150 км западнее города Винь, занимает площадь 85 770 га в северо-западной области провинции Нгеан на границе с Лаосом.

Рельеф очень изрезан, складывается из горных хребтов и речных ущелий между ними. Климат заповедника имеет ярко выраженную сезонность (рис. 21). Температура колеблется от 14,9 до 38,4°C, холодный период приходится на январь и февраль. Сухой сезон длится с декабря до апреля, влажность во время сухого сезона низкая, дожди незначительны, в марте – апреле, напротив, влажность обычно около 80%. Ветер в основном в северо-восточном направлении. Сезон дождей длится с мая по ноябрь.

Территория заповедника находится на протяжении хребта Чыонгшон (Аннамский хребет), и включает бассейны рек Ка и Чу. Флора и фауна здесь мало изучена в связи с тем, что он образован только в 2013 г. в приграничной горной местности, где из-за малой транспортной доступности сохранились первичные природные сообщества.

В заповеднике сохраняются традиционные правила использования лесов для местных общин, устанавливаемые старейшинами деревни, которые много знают о своих лесных угодьях и окружающих возделываемых районах.

Работы по сбору материала в национальном парке проходили в 2018 году, всего было отобрано 50 образцов на двух участках типичных биотопов первичного тропического леса (Прил. 1).



Рисунок 20. Природный заповедник Пухоат.



Рисунок 21. Помесячная средняя температура и осадки для места работ в природном заповеднике Пухоат (<https://www.meteoblue.com/>).

2.3.10 Природный заповедник Сонгтхань

Заповедник Сонгтхань (Sông Thanh) расположен в юго-западной части провинции Куангнам, на пограничной территории между Вьетнамом и Лаосом на пересечении нескольких биогеографических районов. Также как и заповедник Пухоат, Сонгтхань был создан постановлением правительства относительно недавно, в октябре 2000 года. Общая охраняемая площадь составляет более 108 000 га, из которых большая часть – это первичный лес (один из самых больших во Вьетнаме) в 93 249 га (строго охраняемая зона) и 22 067 га зоны экологической регенерации, где идет лесовосстановление.

Рельеф местности неоднородный, есть гористые участки, с перепадом высот от 800 до 2032 метров над уровнем моря (рис. 22). Водный режим территории заповедника представлен двумя крупными водоразделами, это – река Бунг на севере, и река Цай на северо-востоке. Климат заповедника жаркий по сравнению с более северными территориями Вьетнама, средняя температура за год +24 °С, а минимальные температуры не ниже +20 °С. Сезон дождей начинается на два или три месяца позже, чем на севере ближайшего горного хребта (рис. 23).

Богатое биоразнообразие и высокая численность эндемичных видов делают Сонгтхань одной из приоритетных территорий сохранения биоразнообразия на национальном и международном уровнях. Однако, активная хозяйственная деятельность местных жителей, браконьерство, охота и чрезмерный вылов рыбы ставят под угрозу многие охраняемые виды растений и животных.

Работы в национальном парке проходили в 2019 году, всего было собрано 90 образцов на трех участках типичных биотопов первичного тропического леса (Прил. 1).



Рисунок 22. Природный заповедник Сонгтхань.



Рисунок 23. Помесячная средняя температура и осадки в природном заповеднике Сонгтхань (<https://www.meteoblue.com/>).

Таблица 1. Исследованные участки территорий ООПТ Центрального и Северного Вьетнама с условными обозначениями и объем собранного материала

Год сбора образцов	Национальный парк	Участок	Условные обозначения	Образцы
2013	Бузямап	Лес с <i>Lagerstroemia</i> sp.	БЗМ Л	20
		Пальмовый лес	БЗМ Па	20
		Лес с <i>Dipterocarpus costatus</i>	БЗМ Д	20
2014	Суаншон	Низкогорный карстовый лес	СШ К1	20
		Пещера в окрестности деревни Ланг	П1	10
		Пещера в окрестности деревни Лап	П2	10
	Йокдон	Диптерокарповый лес в холмах	ЙД	20
	Бави	Среднегорный лес	БВ	20
2015	Конплонг	Сомкнутый лес на хребте	КП 1000	30
2016	Конкакинъ	Лес в долине	ККК 1000	30
		Лес на хребте	ККК 1500	30
	Контяранг	Лиственный лес на склоне	КТР Ли	20
		Смешанный лес на базальтах	КТР Дк	20
	Конплонг	Лес на склоне	КП 1500	20
	Суаншон	Лес в карстовой долине	СШ К2	30
		Лес на горе Тен	СШ Г	20
		Заросли бананов	СШ Б	20
Пещеры		СШ П	10	
2017	Конкакинъ	Лес на склоне	ККК 1700	30
		Лес на хребте	ККК 1900	20
		Лес в долине	ККК 2Д	20
		Смешанный лес	ККК 2С	30
2018	Пумат	Долинный лес	ПМ Дол	30
		Горный лес	ПМ Хр	20
	Пухоат	Долинный лес	ПХ Т	30
		Горный лес	ПМ Хр	20
	Контяранг	Широколиственный лес на плато	КРТ Д	30
		Смешанный лес на базальтах	КТР Дк2	20
2019	Сонгтхань	Лес на хребте	СТ Хр	30
		Лес в долине ручья	СТ Дол	30
		Лес с <i>Dipterocarpus hasseltii</i>	СТ Д	30
Всего	10 ООПТ	31 участок в исследованных ООПТ		710

Подробная характеристика типов леса, почв и координаты исследованных местообитаний представлена в Приложении 1.

2.4 Анализ образцов.

Анализ образцов почвы и листового опада, собранных на территории центрального и северного Вьетнама (Табл. 1) проводили на кафедре микологии и альгологии Биологического факультета МГУ сразу после их доставки. Он включал в себя высев и учет грибов на твердых питательных средах и их выделение в чистые культуры (Кураков, 2001). Выделение было выполнено методом посева из серийных разведений 3. Ваксмана на агаризованные питательные среды в модификации Д.Г. Звягинцева (Методы..., 1991).

Посев: на технических весах стерильно (на часовом стекле, стерилизованном спиртом) брали навески почвы –10 г или опада – 1 г (по 1 навеске из каждого образца) и переносили их в протертые спиртом фарфоровые ступки (рис. 24). Для увеличения десорбции спор и мицелия грибов с почвенных частиц, почву увлажняли небольшим количеством стерильной воды и растирали в течение нескольких минут резиновым пестиком.

Растиертый материал переносили в пустую стерильную колбу объемом 250 мл, после чего стерильной водой ополаскивали ступку и пестик и сливали в ту же колбу. На 10 г почвы в колбу добавляли 90 мл воды, на 1 г опада 99 мл воды, то есть концентрация почвенных суспензий составляла 1 г/10 мл для почвы и 1 г/100 мл для опада. Потом колбы (рис. 25) на 2 часа помещали на качалку. Затем из полученной суспензии готовили серию последовательных разведений. Для этого 1 мл суспензии автоматической пипеткой со стерильным наконечником переносили в пробирку с 9 мл стерильной воды, тщательно пипетировали, затем таким же образом разводили суспензию еще в 10 раз, почвенную суспензию разводили ещё в 10 раз. Итоговое разведение составляло 1:1000. После чего наносили по 0,1 мл разбавленной разведенной суспензии на каждую чашку Петри (рис. 27) с твердой питательной средой (рис. 26) и растирали суспензию по поверхности среды стерильным стеклянным шпателем.



Рисунок 24. Приготовление почвенной суспензии.



Рисунок 25. Приготовленные колбы с почвенной суспензией.



Рисунок 26. Питательные среды для выделения колоний микромицетов.



Рисунок 27. Посев, подготовленный к инкубации.

Для посева было использовано две среды для выделения микромицетов: модифицированная среда Чапека-Докса с содержанием сахарозы 0,3 % и сусло-агар. Сочетание этих сред позволяет выявить довольно широкий спектр видов микромицетов и легко дифференцировать морфологические типы колоний в посеве.

В среды для выделения грибов добавляли антибиотик широкого спектра действия гентамицин (1 г/л среды). Антибиотик вносили в колбу со средой после стерилизации, когда среда остывала до 50–60° С.

Состав сред для выделения микромицетов (в расчете на 1 л среды):

Модифицированная среда Чапека-Докса:

Компонент среды	
	3 (или 30г для идентификации)
NaNO ₃	3
КН ₂ РО ₄	1
MgSO ₄ *7H ₂ O	0,5
KCl	0,5
FeSO ₄	следы
Агар	15
Вода	1000

Сусло-агар:

Компонент среды	Количество компонента, г
Неохмеленное пивное сусло	160 мл
Агар	15
Вода	840

Высев на чашки Петри проводили в пятикратной повторности на каждый тип среды для каждого образца (10 чашек Петри на один образец). Общее число чашек Петри для почвенного посева составило $10 \cdot 710 = 7100$ штук.

Инкубация посева осуществлялась в термостате при 28°C в течение 7 дней.

Учет выделенных колоний грибов проводили на 7 сутки роста, после посева: подсчитывали количество колоний каждого морфологического типа и выделяли их в чистую культуру для дальнейшей идентификации (рис. 28-31), дополнительно чашки просматривали на 14 день для выделения медленно растущих видов.

Поверхность среды каждой чашки Петри внимательно просматривали невооруженным глазом и, при необходимости, под микроскопом; обнаруженные колонии изучали визуально, микроскопировали, описывали их культуральные и морфологические признаки и присваивали каждому условному виду (морфологическому типу) учетный номер. Под «условным видом» мы подразумеваем совокупность колоний, которые казались экспериментатору представителями одного вида. Если у экспериментатора возникали сомнения в том, что перед ним представители одного вида, то колониям присваивались различные номера.

Далее микромицеты каждого «условного вида» выделяли в чистые культуры на стандартные твердые агаризованные среды (сусло-агар и стандартная среда Чапека) (Gams et al., 1998) методом трех уколов для идентификации (рис. 32). Стандартная среда Чапека отличалась от среды Чапека для выделения процентом содержания сахарозы (стандартная среда – 3 %, среда для выделения – 0,3 %). После определения часть видов была пересеяна в стерильные пробирки со скошенной средой сусло-агар для хранения и пополнения коллекции. Также часть видов закладывалась на хранение в микропробирки в 15 %-ный глицерин, стерильно, в пламени горелки, и далее их помещали в морозильную камеру на -70°C .

Представленность видов оценивали по показателям пространственной частоты встречаемости и относительного обилия видов (Мирчинк 1988; Bills et al., 2004). Для идентификации использовали следующие определители (Raper, Fennel, 1965; Simmons, 1967; Thom, Raper, 1968; Udagawa, 1969; Booth, 1971; Gams, 1998; Ellis, 1971, 1976; Stolk, Samson, 1972, 1983; Милько, 1974; Hoog, 1974, 2000; Samson, 1974, 2007; Sigler, Carmichael, 1976; Билай, 1977; Кириленко, 1978; Pitt, 1979; Sutton, 1980, 1987; Arx, 1981; Gerlach, Nirenberg, 1982; Ramirez, 1982; Билай, Коваль, 1988; Мельник, 2000; Schroes, 2001; Klich, 2002a; Domsch et al., 2007), а также статьи, содержащие обработки отдельных родов и описания новых видов.

Наименования видов и систематическое положение дано в соответствии с базами данных: CABI Bioscience Databases (<http://www.indexfungorum.org>) и The MycoBank Fungal databases (<http://www.mycobank.org>) по состоянию на март 2024 года.

Полученные культуры микромицетов (рис. 33) дополнили коллекцию чистых культур, хранящихся на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ, частично переданы в ВКМ и коллекцию при ГНЦ ПМиБ.



Рисунок 28. Рабочий процесс. Подсчет результатов почвенного посева.

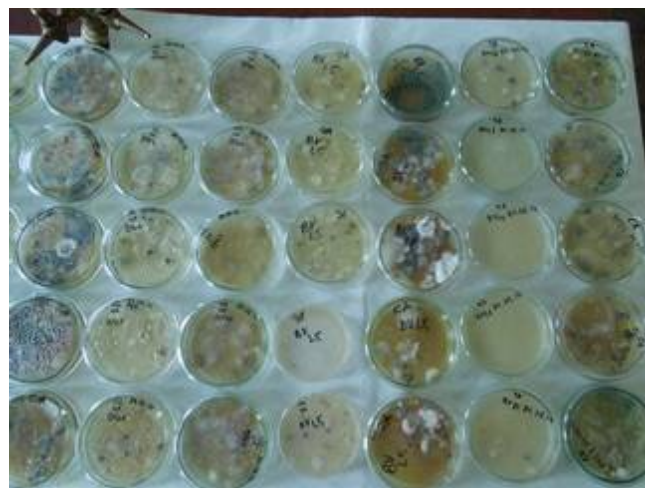


Рисунок 29. Внешний вид почвенного посева.



Рисунок 30. Внешний вид чашек с колониями выделенных микромицетов.

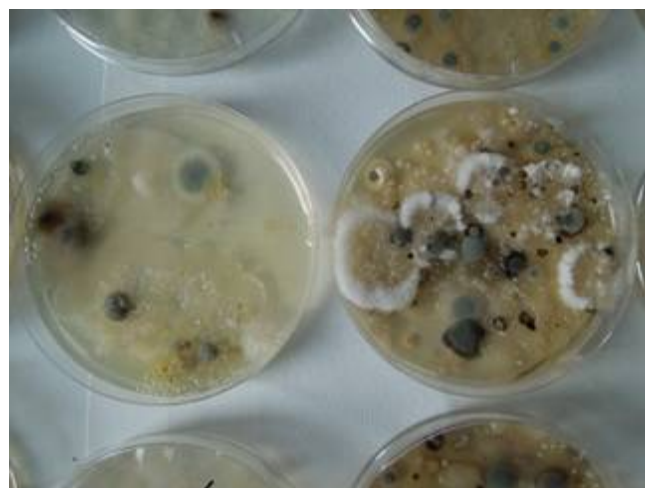


Рисунок 31. Внешний вид чашек с колониями выделенных микромицетов.

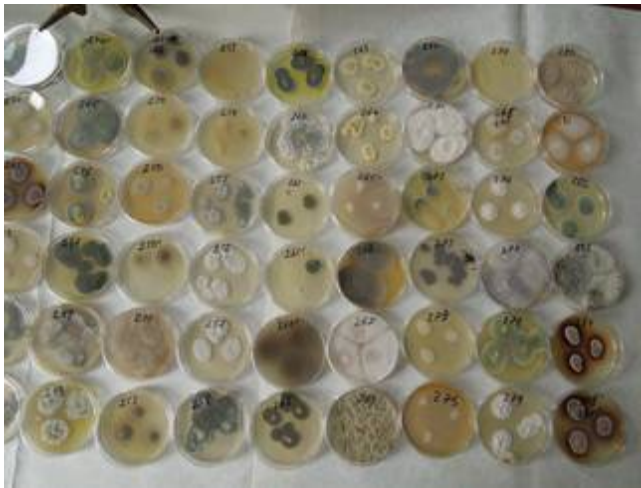


Рисунок 32. Результаты выделения микромицетов в чистые культуры

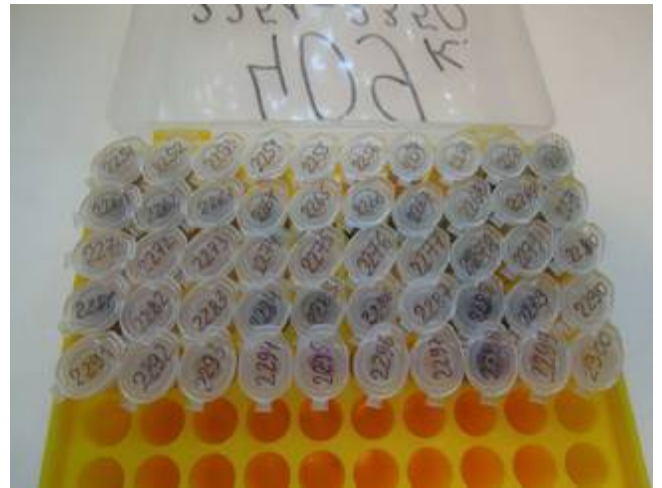


Рисунок 33. Культуры микромицетов, подготовленные для хранения

2.5 Анализ полученных данных.

Для оценки видового разнообразия были посчитаны такие показатели, как частота встречаемости и обилие каждого вида на каждой экспериментальной площадке, индекс разнообразия и выровненность по Шеннону, мера доминирования Симпсона. Для оценки β -разнообразия был проведен расчет коэффициентов сходства Сьеренсена (Мегарран, 1992; Леонтьев, 2008).

Вклад данного вида в формирование видового спектра может быть представлен либо абсолютным числом особей (абсолютное обилие, n_i), либо процентом, который составляют особи данного вида по отношению к общему числу собранных особей (относительное обилие, p_i) (Мегарран, 1992; Леонтьев, 2008).

Для почвообитающих микромицетов используют также и частоту встречаемости – доля образцов, в которых выявлен вид, от всех изученных образцов (Мирчинк, 1988).

Обилие вида (в %) рассчитывается по формуле:

$$p = n \cdot 100 / N,$$

где n – количество колоний данного вида для данного местообитания, а N – общее количество колоний всех видов для данного местообитания.

Частота встречаемости (в %) вычисляется по формуле:

$$v = m \cdot 100 / M,$$

где m - количество образцов, в которых был встречен данный вид. M – общее количество проанализированных образцов для местообитания.

Для характеристики своеобразия состава видов грибов разных типов почв в настоящее время используется понятие комплекса типичных видов. Комплекс типичных видов выделяется на основе частоты встречаемости вида (табл. 2).

Таблица 2.

Распределение видов на основании их частоты встречаемости (по Мирчинк, 1988).

Величина частоты встречаемости	Группа видов
>60%	доминирующие
>30%	часто встречающиеся
<30%	редкие
10%	случайные

Первые три категории видов представляют собой комплекс типичных видов, четвертая категория – виды случайные и в комплекс не входят. Комплекс типичных видов обычно невелик и представлен 15 – 20 видами (Мирчинк, 1988).

Индексы видового богатства описывают два основных аспекта разнообразия: богатство и сложность. Существует возможность оценить оба эти параметра совместно, с помощью обобщенных мер разнообразия, учитывающих как число видов, так и равенство между ними по численности (Мегарран, 1992). Наиболее известным из таких показателей является индекс разнообразия Шеннона (англ. Shannon Index of Diversity), вычисляемый по формуле:

$$H' = - \sum p_i \cdot \ln p_i,$$

где p_i – относительное обилие особей i -ого вида.

Значение индекса Шеннона возрастает как при увеличении числа видов, так и при увеличении равенства между ними по числу образцов. Иными словами, индекс Шеннона тем выше, чем выше общее число видов, и чем выше доля тех из них, которые представлены значительным числом образцов.

Выровненность по Шеннону вычисляется по формуле:

$$E = H'/H_{\max} = H'/\ln S,$$

где H' – индекс Шеннона,

H_{\max} – максимально возможная для данного сообщества величина индекса Шеннона, равная максимальному обилию всех видов,

S – общее количество обнаруженных видов.

Используют также индекс Симпсона (англ. Simpson Index), который вычислялся по формуле: $D = \sum (n_i \cdot (n_i - 1)) / (N(N-1))$,

где n_i – число особей i -ого вида,

N – общее число особей.

По мере увеличения индекса Симпсона разнообразие уменьшается, поэтому для наглядности обычно используют обратный индекс Симпсона:

$$D_{\text{обр}} = 1/D$$

Индекс Симпсона очень чувствителен к присутствию в выборке наиболее обильных видов. В работе использовалась обратная форма индекса Симпсона, т.к. она более наглядна и растет с ростом разнообразия (Мегарран, 1992).

Расчет коэффициентов сходства является наиболее простым и эффективным способом сравнения β -разнообразия двух участков. Разнообразие этого типа характеризует степень различий (или сходства) ряда местообитаний или выборок с точки зрения их видового состава, а иногда и обилия видов. Один из путей его определения — сравнение видового состава различных сообществ. Чем меньше общих видов в сообществах или в разных точках градиента, тем выше β -разнообразие.

Качественный коэффициент сходства Сьеренсена рассчитывается по формуле:

$$CS = 2*j / (a + b),$$

где j – число общих видов на обоих участках, a – число видов на участке А, b – число видов на участке В.

Индекс сходства принимает значение 1 в случае полной идентичности выборок и убывает по мере нарастания их различий.

Качественные меры сходства имеют один недостаток: они не принимают во внимание относительные обилия видов. Это привело к возникновению модифицированного индекса Сьеренсена, расчет которого основан именно на количественных данных.

Количественный коэффициент сходства Сьеренсена рассчитывается по формуле:

$$CN = 2jN / (aN + bN),$$

где aN – общее число особей на участке А, bN – общее число особей на участке В, jN – сумма наименьших из двух обилий, встреченных на обоих участках.

Количественные индексы сходства изменяются в тех же пределах, что и качественные, но лишены вышеозначенного недостатка последних.

Альтернативный подход к измерению β -разнообразия – изучение степени ассоциированности или сходства участков или выборок при помощи стандартных методов экологической ординации и классификации (Джонгман и др., 1999). Мы применяли методы ординации для исследования общего сходства участков и выделения основных групп. Сам по себе этот подход не дает прямой оценки β -разнообразия, но он позволяет расположить комплексы видов микромицетов вдоль некоторых осей, опираясь на данные видового состава. Для этой цели был проведен анализ главных компонент в программе PCO3 (Anderson, 2003). Результатом ординации является диаграмма, на которой местообитания представлены точками на плоскости в двумерном пространстве. Задача ординации – разместить точки таким образом, чтобы близкие между собой биотопы со сходным

видовым составом соседствовали, а биотопы, разнящиеся по видовому составу, находились в удалении (Джонгман и др., 1999).

Для определения степени изученности видового богатства почвенных грибов на трех исследованных площадках построены кривые накопления (кривые кумулятивного разнообразия) в программе EstimateS (Colwell, 2009). Видовое богатство (α -разнообразие) и гетерогенность видов (β -разнообразие) численно отражены в коэффициентах уравнений логарифмических функций, графики которых и представляют собой сами кривые. Уравнение функции – $\ln(S)=z \times \ln(A)+c$, где S – количество видов, A – область подсчета (количество обработанных образцов), z , c – константы, причем величина z -коэффициента отражает степень наклона кривой и указывает на β -разнообразие, а c -коэффициент отвечает за α -разнообразие. R^2 показывает величину достоверности аппроксимации (Scheiner, 2003).

Для анализа климатических показателей проведен по данным модели Worldclim 2.0. Использованы 19 показателей с разрешением в 30 сек. (ок. 1 км). Показатели извлечены с помощью программы DIVA-GIS.

1. Среднегодовая температура;
2. Среднемесячный диапазон температур;
3. Изотермичность (2/7) (* 100);
4. Сезонность температуры (STD * 100) ;
5. Максимальная температура самого теплого месяца;
6. Минимальная температура самого холодного месяца;
7. Годовой диапазон температур;
8. Средняя температура самого влажного квартала;
9. Средняя температура самого засушливого квартала;
10. Средняя температура самого теплого квартала;
11. Средняя температура самого холодного квартала;
12. Годовое количество осадков;
13. Осадки в самый влажный месяц;
14. Осадки в самый засушливый месяц;
15. Сезонность осадков (CV);
16. Осадки в самом влажном квартале;
17. Осадки в самом засушливом квартале;
18. Осадки в самом теплом квартале;
19. Осадки в самой холодной четверти.

Математические расчеты производили с использованием программ Microsoft Excel Office 2007, Statistica 8; PCO3 (Anderson, 2003), EstimateS (Robert K. Colwell, University of Connecticut, USA, 2009), Orange3 (<http://orange.biolab.si/>), диаграммы Венна построены с использованием ресурса <http://www.interactivenn.net>. (Heberle et al., 2015). Для статистического анализа полученных данных использовали также язык программирования R в интерфейсе RStudio (Вер. 2023.12.1.) с использованием дополнительных пакетов.

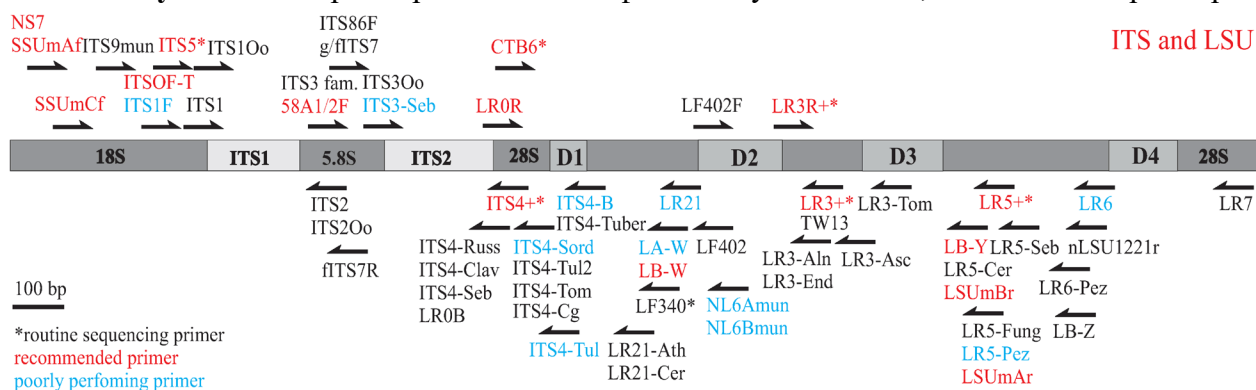
2.6 Молекулярно-генетические методы.

В том случае, когда идентификация только на основе микроморфологии неоднозначна, были применены молекулярные методы. Так, виды рода *Trichoderma* являлись доминантами во многих исследованных местообитаниях, в связи с чем нами было отобрано 35 штаммов *Trichoderma* spp., выделенных из различных участков леса национальных парков Вьетнама. Для них была использована пара праймеров ITS1 / ITS4 и ITS1F / ITS4 (Gardes, Bruns, 1993; White et al., 1990, рис. 34). Для изолятов других видов, не дающих спороношение в культуре (стерильных форм), также использовали участок ITS, считающийся универсальным генетическим ДНК-штрихкодом для грибов (Schoch et al., 2012, Vu et al., 2019). Для рода *Talaromyces* был выбран участок гена бета-тубулина (BenA, рис. 35): он ранее предложен Yilmaz N. с соавторами (2014) в качестве вторичного маркера для этого рода и показал более высокую разрешающую способность, чем ITS (Tsang et al., 2018).

Геномную ДНК экстрагировали из замороженного мицелия используя лизирующий буфер (2% ЦТАБ (цетилтриметиламмонийбромид), 1,4 М NaCl, 20 мМ ЭДТА, 100 мМ Трис-HCl pH 8). ПЦР проводили с использованием готовой смеси ScreenMix (ООО «Евроген», Россия) в термоциклере T100 (Bio-Rad) с праймерами ITS1/ITS4 (White et al., 1990) для видов рода *Trichoderma* и стерильных культур, а также парой праймеров Bt2a/Bt2b (Glass, Donaldson, 1995) для рода *Talaromyces*. После амплификации ПЦР-продукты разгоняли в 1% агарозном геле с бромистым этидием и визуализировали в УФ-свете. Продукты амплификации вырезали из геля и очищали на спин-колонках с кремниевой мембраной с помощью набора Cleanup Standard (ООО «Евроген», Россия). Секвенирование проводила компания «Евроген» (Москва, Россия) по протоколу BigDye (ABI Prism) на автоматическом секвенаторе Applied Biosystems 3730xl (Applied Biosystems, Калифорния, США) как с прямым, так и с обратным праймерами.

Полученные последовательности ДНК были попарно выравнены и объединены в программе MEGA11 (Tamura et al., 2021). Поиск сходных нуклеотидных последовательностей проведен по базе данных NCBI (GenBank) при помощи BLAST. Вновь полученные последовательности ДНК, как ITS, так и BenA были депонированы в GenBank (Прил. 9).

Рисунок. 34. Праймеры для амплификации участка ITS, положения праймеров



показаны стрелками (Источник: <https://unite.ut.ee/primers.php>).

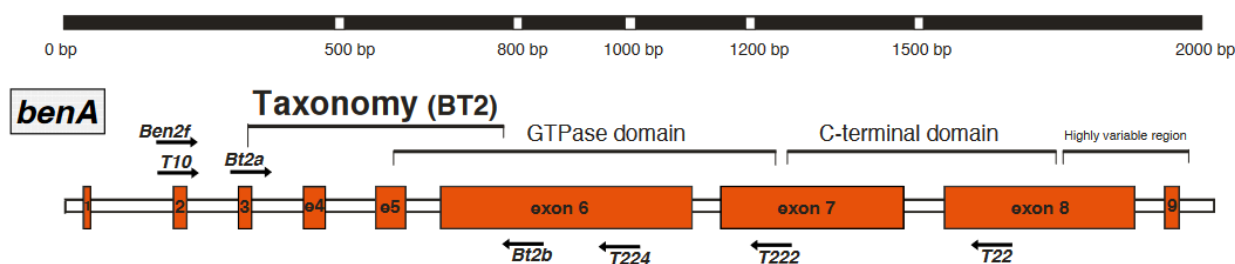


Рисунок 35. Экзон-интронное расположение гена *BenA Aspergillus aculeatus*. Экзоны окрашены в красный. Положение праймеров *Bt2a/Bt2b* для амплификации участка *BenA* показано стрелками. По Hubka и Kolarik (2012) с изменениями.

2.7 Исследование антибиотической активности коллекционных штаммов микромицетов в отношении госпитальных инфекций.

Работа выполнена в Федеральном бюджетном учреждении науки «Государственный научный центр прикладной микробиологии и биотехнологии» совместно с его сотрудниками. Из коллекции микромицетов было отобрано 597 штаммов относящихся к 302 видам из 88 родов. Для определения антимикробного спектра действия использовали метод блоков, основанный на способности веществ диффундировать в толщу агара и задерживать рост тест-объектов. Тест – объектами служили бактериальные штаммы *Micrococcus luteus*, а также штаммы, полученные из государственной коллекции патогенных микроорганизмов (ГКПМ – Оболенск): *P. fluorescens* В - 3785, *S. marcescens* В - 6498 (ATCC 13880), *B. cereus* В - 1447, метициллинрезистентный штамм *S. aureus* В - 4849, вакцинный штамм *B. anthracis* СТИ - 1, вакцинный штамм *F. tularensis* 15/1, кроме того использовали бактериальные культуры, вызывающие мягкие гнили овощей и луковичных *P. fluorescens* (В - 3785) и микроскопический гриб *Candida albicans*, использующийся в качестве теста на определение фунгицидных свойств исследуемых штаммов.

Для посева грибных культур использовали питательную среду ММС (модифицированная микологическая среда). Тестируемые штаммы культивировали в течение 5 - 13 дней в термостате при температуре $(24 \pm 0,5) ^\circ\text{C}$. Затем из агара с исследуемой культурой гриба пробочным сверлом вырезали блоки диаметром 5 мм (для тест – культур *S. aureus* и *C. albicans*) или 7 мм (для остальных тест – культур), и помещали на засеянные и подсушенные газоны тест-культуры. Опытным путем подобрали концентрацию микроорганизмов для получения на чашках Петри сплошного, но не густого газона. Стандартизацию проводили по шкале McFarlanda, используя стандарты мутности. Суспензии суточных тест – культур плотностью 10^8 кл/мл (для *B. cereus* и *B. anthracis* - 10^6 кл/мл) высевали на чашки Петри диаметром 90 мм по 0,2 мл, растирали шпателем для получения однородного газона и оставляли на 30 мин для полного впитывания в агар.

Для тест-культур *S. aureus* и *C. albicans* использовали метод глубинного посева. В чашки Петри предварительно разливали по 10 мл питательной среды ГРМ и оставляли на сутки в термостате (для проверки на контаминацию). На следующие сутки в расплавленный агар – 100 мл добавляли 2 мл суспензии суточной тест - культуры плотностью 10^8 кл/мл, тщательно перемешивали и разливали по 10 мл в чашки Петри. Диски с культурой гриба помещали на поверхность второго слоя агара после застывания.

Каждый опыт проводили в трехкратной повторности. Активность штаммов определяли по среднему значению диаметра зоны подавления роста тестовых культур.

2.8 Исследование антибиотической активности в отношении модифицированных штаммов *Escherichia coli*.

Работа была выполнена на базе НИИ Физико-Химической биологии им. А.Н. Белозерского (кафедра химии природных соединений) совместно с его сотрудниками. Среди хранящихся в коллекции микромицетов было отобрано 120 штаммов грибов, выделенных из различных природных субстратов национального парка Бузьямап. Для определения антимикробного действия коллекционных штаммов использовали метод агаровых блоков и метод лунок.

Тест-объектами служили: *E.coli* Δtol Cp Dualrep2 (Amp^R) и *E.coli* BW *lptD* Dp Dualrep2 (Kan^R). Штамм *E.coli* $\Delta tolC$ несет в себе делецию гена $\Delta tolC$, кодирующего компонент системы эффлюкса, обеспечивающей активное выведение антибиотиков из клеток бактерий. Таким образом, штамм *E.coli* $\Delta tolC$ оказывается в разы более чувствительным ко многим антибактериальным препаратам, чем штамм *E.coli* дикого типа, за счет того, что в *E.coli* $\Delta tolC$ нарушена система выведения антибиотиков из клеток. Второй штамм *E.coli* BW *lptD* несет мутацию в гене *lptD*, благодаря чему у *E.coli* нарушена целостность внешней мембраны, в связи с чем по чувствительности к антибиотикам этот штамм похож на

штаммы грамположительных бактерий. Из-за мутаций антибиотики более свободно проникают внутрь клеток. Штамм *E.coli BW lptD* также в разы более чувствителен ко многим антибактериальным препаратам, чем штамм *E.coli* дикого типа.

Плаزمид, которую содержат эти штаммы бактерий (pDualrep2) существует в двух вариантах – с геном устойчивости к ампициллину (Amp^R) и с геном устойчивости к канамицину (Kan^R) – и несет в себе двойную репортерную систему, которая позволяет по индукции флуоресценции различать антибиотики, вызывающие SOS-ответ и антибиотики, ингибирующие биосинтез белка. Таким образом, при наблюдении флуоресценции бактериальных тест-культур можно предполагать возможный механизм работы веществ, выделяемых тестируемыми микромицетами.

Для тестирования использовали агаризированную среду LB в двух вариантах (с добавлением ампициллина и канамицина, в качестве контроля использовали левофлоксацин и эритромицин). На неё помещали жидкую среду с тест-культурами бактерий и агаровые блоки с грибами и инкубировали в термостате при 37°C в течение суток, после чего проводили анализ с помощью устройства ChemiDock (Bio-Rad) в двух флуоресцентных каналах – Cy3 (для детекции индукторов SOS-ответа, Lev) и Cy5 (для детекции ингибиторов биосинтеза белка, Ery).

2.9 Скрининг почвенных микромицетов продуцентов фермента бета-маннаназы. Работа была выполнена на базе Некоммерческого партнерства "Исследовательский центр Диадем" совместно с его сотрудниками. Для скрининга были отобраны 100 штаммов, выделенных из субстратов национальных парков Суаншон, Бави и Йокдон (Прил. 8). Кроме известных из литературных данных продуцентов фермента бета-маннаназы, были отобраны виды микромицетов, связанные с растительными остатками или участвующие в разложении опада, они потенциально могут синтезировать искомый фермент. Для подбора оптимальной среды культивирования и времени роста культур были отобраны 10 штаммов (5 из рода *Aspergillus* и 5 из рода *Trichoderma*), для них определяли активность исследуемого фермента на 4е и 6е сутки культивирования. Культуры выращивали на 3-х вариантах среды Чапека с различным количеством сахарозы и дрожжевого экстракта, во все варианты сред был добавлен 1% камеди рожкового дерева (в качестве затравки), базовый состав среды представлен в таблице 3.

Таблица 3. Состав модифицированной среды Чапека для индукции фермента (массы и объемы компонентов указаны на 1 л).

Сахароза	3 г
NaNO ₃	3 г
K ₂ HPO ₄	1 г
MS	10 мл

TMS	1 мл
Дрожжевой экстракт	5 г
Камедь рожкового дерева	5 г

Активность ферментов измеряли в соответствии с рекомендациями производителя (MEGAZYME). После ферментации готовили реакцию смесь для определения активности ферментов (субстрат, буфер, культуральная жидкость), после чего смесь инкубировали.

Инкубировали колбы с культурами при температуре 30°C на качалке (170 rpm). Культуральные жидкости анализировали на наличие фермента на 4й и 6й день культивирования при двух значениях pH среды (4.0 и 6.0).

Активность фермента измеряли с помощью специфического галактоманнана (Megazyme, S-ACGLM), используемого в качестве субстрата, с которым реагирует фермент. Измерение активности проводили в соответствии с инструкцией изготовителя с некоторыми изменениями. Для анализа смешивали 50 мкл супернатанта культуральной жидкости и 50 мкл раствора субстрата (1% субстрата в 0,2 М буферном р-ре ацетата Na, pH 4.0 или цитрата Na, pH 6.1). Реакционную смесь (табл. 4) инкубировали в течение 60 минут при 40°C затем добавляли 250 мкл этилового спирта (95%). После этого реакцию смесь центрифугировали (10 минут при 10 000 об) и измеряли оптическую плотность супернатанта при 590 нм (реакционная смесь в качестве контроля). В качестве положительного контроля брали образец чистого фермента.

Таблица 4. Составы реакционных смесей и параметры инкубации для определения активности фермента бета-маннаназы.

Компонент смеси	Объем, мкл	Инкубация	Стоп
AZO-CAROB GALACTOMANNAN (MEGAZYME, S-ACGLM), 2% в H ₂ O	50	45°C, 10 мин	0.25 мл этанола (96%)
Культуральная жидкость (1:5 в ацетатном буфере)	50		

Развитие окраски измеряли на спектрометре Perkin Elmer на длине волны 590 нм. Значения оптической плотности переводили в единицы активности, используя стандартные калибровочные кривые для чистых ферментов, предоставленные производителем.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

ИССЛЕДОВАНИЕ БИОРАЗНООБРАЗИЯ ООПТ ВЬЕТНАМА*

3.1 Видовой состав и структура комплексов культивируемых микроскопических грибов в наиболее типичных местообитаниях ООПТ Центрального и Северного Вьетнама. Ниже приведены описания микобиоты 10 территорий: национальных парков, природных заповедников и охраняемых лесов (табл. 5) на основе анализа 31 участка коренных и слабо нарушенных тропических лесов, которые сделаны по общему плану и включают список видов микромицетов, анализ таксономических групп, характеристики и показатели разнообразия (Прил. 6). Представлены графики рангового распределения видовых обилий в комплексах из различных субстратов, перечислены виды-доминанты, отмечены интересные с точки зрения экологии и биотехнологии виды, охарактеризованы эколого-трофические группировки для конкретных местообитаний. Выполнен расчёт показателей, оценивающих полное видовое богатство, показывающий степень выявленности микобиоты. Проведено сравнение участков в пределах одной ООПТ, для этого применена ординация комплексов видов с учетом представленности видов, отражающая их своеобразие, в качестве наглядной визуализации степени сходства комплексов видов, использованы диаграммы Венна.

Обнаруженные нами виды микромицетов относятся к разным эколого-трофическим группам: наиболее многочисленны сапротрофы, развивающиеся в почве и на разлагающихся растительных остатках. Это, в первую очередь, представители анаморфных родов *Aspergillus* и *Penicillium* и связанных с ними телеоморфных родов. К этой же группе относятся *Acremonium*, *Chaetomium*, *Humicola*, *Purpureocillium*, *Trichoderma* и др. Представлены и фитопатогенные грибы, способные как к сапротрофному развитию на растительных остатках, так и к активному поражению древесных и травянистых растений (*Fusarium* spp., *Bionectria rossmaniae*, *Cladosporium oxysporum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Pestalotiopsis* sp., *Trichoderma* spp.). Можно отметить присутствие разнообразных энтомопатогенных видов в большинстве точек (*Beauveria bassiana*, *Metarhizium carneum*, *Metarhizium marquandii*, *Purpureocillium lilacinum*, *Tolyposcladium album* и другие). Интерес представляет также *Albifimbria verrucaria* и *Aspergillus aculeatus*, эти виды являются активными деструкторами растительных тканей и потенциальными продуцентами биологически активных веществ.

По итогам работы коллекция чистых культур микромицетов кафедры микологии и альгологии биологического факультета МГУ пополнена на 1082 изолята. Она активно используется для поиска грибов-продуцентов биологически активных веществ, а также в учебном процессе.

Таблица 5. Исследованные участки лесов ООПТ Центрального и Северного Вьетнама и количество выявленных в них видов культивируемых почвообитающих микромицетов

Год	ООПТ	Местообитание	Обозначение	Кол-во образцов	Виды / роды	Штаммы в коллекции
2013	Бузямап	Низкогорный лес с <i>Lagerstroemia calyculata</i> Kurz.	БЗМ Л	20	47/24	124
		Прирусловой лес с <i>Arenga westerhouti</i> Griff. <i>i</i>	БЗМ Па	20	44/27	
		Низкогорный лес на гряде с преобладанием <i>Dipterocarpus costatus</i> C.F. Gaertn.	БЗМ Д	20	36/19	
2014	Суаншон	Низкогорный полидоминантный карстовый лес	СШ К1	20	51/23	155
		Карстовые пещеры	П1 и П2	20	35/19	
	Йокдон	Светлый диптерокарповый лес с <i>Dipterocarpus turbinatus</i> C.F. Gaertn.	ЙД	20	40/20	
	Бави	Среднегорный полидоминантный широколиственный лес на хребте	БВ	20	59/31	
2015	Конплонг	Низкогорный среднесложный лес, преобладает <i>Calophyllum</i> sp.	КП 1000	30	55/26	12
2016	Конкакинъ	Низкогорный полидоминантный постоянно влажный лес	ККК 1000	30	43/20	145
		Среднегорный полидоминантный высокоствольный лес на хребте	ККК 1500	30	39/19	
	Контюранг	Среднегорный широколиственный высокоствольный лес на склоне	КТР Ли	20	33/14	
		Среднегорный лес с преобладанием <i>Dacrydium elatum</i> (Roxb.) Wall. ex Hook. (Podocarpaceae)	КТР Дк	20	37/16	
	Конплонг	Среднегорный полидоминантный постоянно влажный лес на склоне	КП 1500	20	22/12	
	Суаншон	Среднегорный широколиственный лес с преобладанием Fabaceae, Lauraceae, Magnoliaceae	СШ К2	30	35/19	
		Низкогорный полидоминантный карстовый лес в долине временного водотока	СШ Г	20	27/14	
		Банановая роща (<i>Musa acuminata</i> Colla)	СШ Б	20	24/14	
Карстовые пещеры		СШ П	10	20/14		
2017	Конкакинъ	Низкогорный полидоминантный низкоствольный широколиственный лес на склоне	ККК 1700	30	62/28	309
		Низкогорный высокоствольный полидоминантный лес на широком гребне хребта	ККК 1900	20	63/35	
		Долинный заливаемый полидоминантный лес с преобладанием Dipterocarpaceae	ККК 2Д	20	52/27	

		Среднегорный с доминированием <i>Pinus dalatensis</i> de Ferre на широком гребне хребта	ККК 2С	30	35/20	
2018	Пумат	Полидоминантный постоянно влажный лес с присутствием <i>Dracontomelon dao</i> (Blanco) Merr. et Rolfe	ПМ Дол	30	57/21	217
		Низкогорный широколиственный с участием голосеменных полидоминантный лес	ПМ Хр	20	55/19	
	Пухоат	Долинный высокоствольный лес с преобладанием <i>Terminalia</i> sp. и <i>Aglaia gigantea</i> (Pierre) Pellegr.	ПХ Т	30	68/30	
		Горный высокоствольный лес с преобладанием <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook.	ПХ Хр	20	62/29	
	Контюранг	Низкогорный высокоствольный лес с присутствием <i>Dipterocarpus kerrii</i> King	КТР Д	30	33/14	
		Низкогорный смешанный лес с преобладанием <i>Dacrydium elatum</i> (Roxb.) Wall. ex Hook.	КТР Дк2	20	37/16	
2019	Сонгтхань	Горный первичный полидоминантный высокоствольный лес на широком хребте	СТ Хр	30	83/44	120
		Горный первичный полидоминантный высокоствольный лес в долине ручья	СТ Дол	30	86/50	
		Низкогорный высокоствольный лес с преобладанием <i>Dipterocarpus hasseltii</i> Blume	СТ Д	30	60/12	
Всего	10 ООПТ	31 участок леса		710	371/135	1082

* При подготовке данного раздела диссертации использованы материалы собственных публикаций автора (полный список публикаций приведен на стр. 235)

3.1.1 Почвенные микроскопические грибы национального парка Бузямап

В исследованных образцах почвы и опада с трех участков предгорных тропических лесов национального парка Бузямап выявлено 88 видов культивируемых микроскопических грибов, относящийся к 42 родам и 15 неспорносящих форм (табл. 2). Отдел Mucoromycota представлен всего 2 видами: *Absidia spinosa* и *Absidia glauca*, относящимся к порядку Mucorales. По данным литературы, эти виды были ранее найдены в почвах Тайваня (Ho et al., 2004), в наших исследованиях особо охраняемых территорий Вьетнама, *Absidia glauca* была найдена с небольшой частотой в национальном парке Бави, а *Absidia spinosa* ранее не встречалась. Один вид (исходно – стерильная культура) *Rhizoctonia solani*, на основе молекулярных данных относится к отделу Basidiomycota. Остальные 85 видов принадлежат к отделу Ascomycota, ведущие порядки – Eurotiales (42 вида) и Eurocreales (17 видов).

Наиболее крупные по численности видов роды порядка Eurotiales составляют анаморфные грибы, представленные различными видами *Penicillium* (18 видов), *Aspergillus* (11 видов) и *Talaromyces* (11 видов). Доминирование этих родов характерно для почв и связанных с ней субстратов, однако, относительная доля *Penicillium* (21% от общего числа видов в данном исследовании) в тропиках обычно ниже по сравнению с почвами умеренных широт, где она меняется в диапазоне 40%–70% (Mirchink, 1988). Большинство выделенных нами представителей родов *Aspergillus* и *Penicillium* по данным литературы (Klich, 2002; Pitt 1979; Domsch et al. 2007) встречаются чаще всего в тропических и субтропических областях.

Показатели численности и разнообразия почвенных микромицетов по участкам леса представлены в таблице 6. Численность КОЕ микроскопических грибов в исследованных субстратах была закономерно выше в опаде, чем в почве. Самое высокое видовое богатство было выявлено для комплекса микромицетов из образцов почвы с участка пальмового леса, и индексы видового разнообразия там принимали наибольшее значение. Видовое разнообразие комплексов культивируемых микромицетов, оцененное с помощью индексов Симпсона и Шеннона, было довольно высоким: в почве всех местообитаний оно выше, чем в опаде, разнообразие сокращается по градиенту от долины реки до гребня хребта.

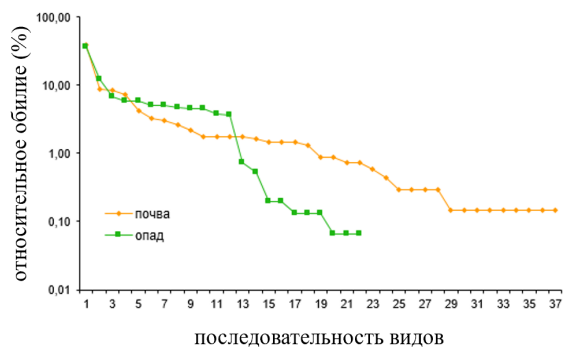
Таблица 6. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплексов почвенных микромицетов из почвы и опада трех участков лесов национального парка Бузямап.

БЗМ-Д – диптерокарповый участок; БЗМ-Л – лагерстремиевый участок; БЗМ-Па – пальмовый участок; А (s) – верхний горизонт почвы; А₀ (l) – опад;

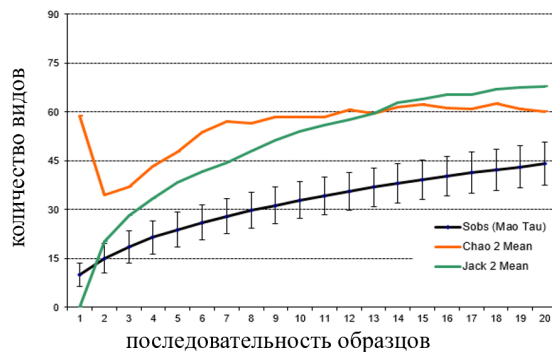
Условные обозначения строк: N – число обработанных образцов; NK – количество выделенных колоний; КОЕ – количество КОЕ микромицетов (тыс./г воздушно сухого субстрата \pm 95%-доверительный интервал); S – количество обнаруженных видов; NS – Среднее количество видов в образце (пределы варьирования); 1/D – индекс разнообразия Симпсона; H – индекс разнообразия Шеннона; E_H – выровненность.

Характеристика	БЗМ-Д		БЗМ-Л		БЗМ-Па	
	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10	10	10
NK	682	1523	356	1589	608	1335
КОЕ	166 \pm 6	350 \pm 7	105 \pm 6	502 \pm 23	104 \pm 2.4	299 \pm 6.4
S	37	22	35	26	40	30
NS	10 (6-19)	10 (5-14)	12 (5-16)	12 (10-17)	16 (11-19)	13 (7-17)
1/D	5.62	5.96	6.29	8.96	18.54	8.4
H	2.47	2.24	2.79	2.24	3.2	2.6
E _H	0.68	0.72	0.78	0.69	0.87	0.76

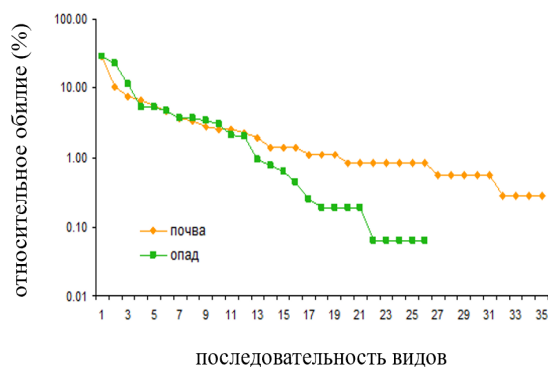
Кривые рангового распределения видовых обилий (рис. 36 А, В, Д) иллюстрируют высокое видовое разнообразие изученных местообитаний (Magurran, 1992), показано, что на всех участках больше видов выявлено в почве, выше там и выровненность видовых обилий. Графики видов в почве соответствуют модели «разломанного стержня»: наблюдается минимальный угол наклона кривой, что соответствует высокой выровненности видовых обилий. Распределение видов в опаде ближе к логнормальному. Согласно этой модели, обилие видов в биоте определяется действием большого числа приблизительно равнозначных факторов, среди которых не все связаны с ресурсами. Такая ситуация зачастую наблюдается в зрелых и стабильных сообществах, где необходимые ресурсы представлены в достаточном количестве и значительном многообразии (Леонтьев, 2008).

БЗМ-Д

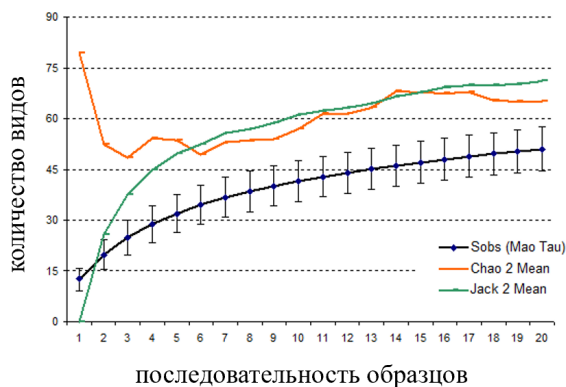
А



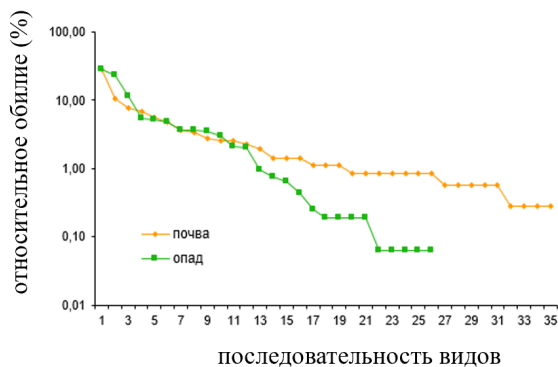
Б

БЗМ-Л

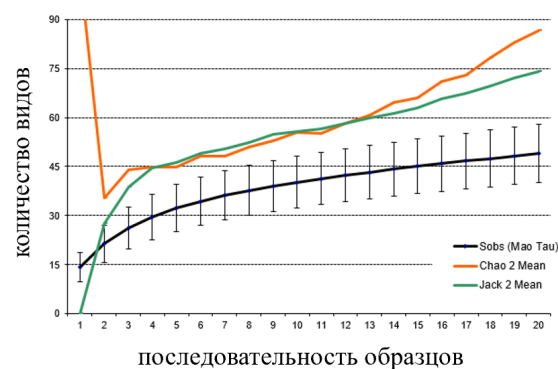
В



Г

БЗМ-Па

Д



Е

Рисунок 36. Ранговое распределение видовых обилий (А, В, Д) и экстраполяция видового богатства комплексов почвообитающих микромицетов (Б, Г, Е) участков диптерокарпового (А, Б), лагерстремиевого (В, Г) и пальмового (Д, Е) лесов в национальном парке Бузьямап. Вертикальными линиями обозначен 95%-доверительный интервал. S(est) – число выявленных видов; Chao2 – оценки видового богатства алгоритмом Чао второго уровня; Jack2 – оценки видового богатства алгоритмом «складного ножа» второго уровня.

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство (степень изученности видового состава, выявляемого посевом из почвенных разведений) микромицетов (рис. 36 Б, Г, Е, табл. 7) показал, что для всех участков леса степень изученности при однократном

исследовании невелика – от 56 до 78% по Chao2, и от 64 до 71% по Jack2, что говорит о значительной гетерогенности видового состава микромицетов изучаемых территорий. Самая высокая степень изученности получилась для участка лагерстремиевого леса, расположенного на второй прирусловой террасе, где самая низкая гетерогенность видового состава между изученными образцами. Это может быть связано с тем, что там менее выражено действие таких факторов, как пересыхание или переувлажнение и условия для развития микромицетов наиболее однородны. Дальнейшие исследования этих биотопов перспективны и должны привести к выявлению новых видов.

Таблица 7. Степень изученности видового богатства комплексов микромицетов исследованных местообитаний. Обозначения как для табл. 6.

Участок леса	Число видов	Алгоритм Чао второго уровня (Chao2)		Алгоритм «складного ножа» второго уровня (Jack2)	
		Предполагаемая оценка видового богатства	Степень изученности	Предполагаемая оценка видового богатства	Степень изученности
БЗМ-Д	44	60	73%	68	64%
БЗМ-Л	51	65	78%	71	71%
БЗМ-Па	49	87	56%	74	66%

Сравнение списков видов культивируемых микроскопических грибов исследованных местообитаний в национальном парке Бузьямап показало довольно высокое своеобразие видового состава микромицетов изученных местообитаний. На диаграмме Венна видно (рис. 37А), что общих видов между участками только 9.

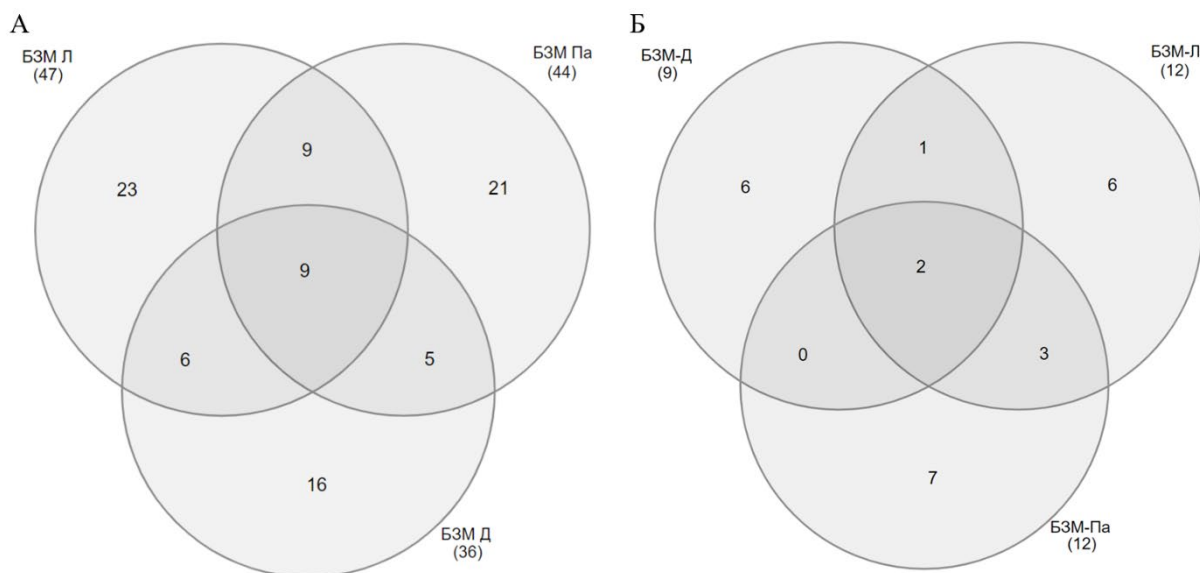


Рисунок 37. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных участков лесов в национальном парке Бузьямап.

А – сравнение общих видовых списков

Б – сравнение видов-доминантов

Виды-доминанты, характерные для исследованных субстратов, значительно отличались. Доминирующие позиции на участке диптерокарпового леса (БЗМ-Д) так же, как и на остальных участках, занимают виды, связанные с растительными субстратами и почвенные сапротрофы. В почве этого участка леса доминировали 6 видов почвенных сапротрофов: *Penicillium ochrochloron* (90%), *P. aculeatum* (80%), *Purpureocillium lilacinum* (80%), *Trichoderma harzianum* (80%), *Aspergillus tubingensis* (70%) и *Penicillium citrinum* (70%), кроме того, в каждом почвенном образце были найдены колонии дрожжей, они преобладали в почве (100%), но были менее часты (50%) и обильны в листовом опаде. Можно предположить, что они не являются обитателями филлопланы, а заселяют этот субстрат из почвы. В листовом опаде диптерокарпового участка, в качестве видов-доминантов, были отмечены 6 видов: *Aspergillus tubingensis* (100%), *Cladosporium cladosporioides* (100%), *Trichoderma harzianum* (100%), *Penicillium daleae* (90%), *P. ochrochloron* (80%), *Talaromyces albobiverticillius* (80%). Стерильные формы, как и на участке под лагерстремиями, доминировали только в опаде.

В почве лагерстремиевого леса (участок БЗМ-Л) доминировали (частота встречаемости более 60%) 7 видов почвенных сапротрофов: *Purpureocillium lilacinum* (100%), *Aspergillus flavipes* (100%), *Trichoderma harzianum* (90%), *Aureobasidium melanogenum* (90%), *Penicillium citrinum* (70%), *Talaromyces stollii* (70%), *T. siamensis* (70%). В листовом опаде того же участка леса, в качестве видов-доминантов были отмечены *Cladosporium oxysporum* (100%), *Neoscytalidium dimidiatum* (100%), *Penicillium sclerotiorum* (100%), *P. steckii* (100%), *Trichoderma harzianum* (100%), *Pestalotiopsis vismiae* (90%), *Purpureocillium lilacinum* (90%), *Penicillium herquei* (70%). В опаде присутствовало значительное количество стерильных форм.

В почве пальмового леса (БЗМ-Па) доминировали 7 видов почвенных сапротрофов и потенциальных патогенов растений: *Purpureocillium lilacinum* (100%), *Trichoderma harzianum* (90%), *Penicillium sclerotiorum* (90%), *Gonytrichum macrocladum* (80%), *Penicillium implicatum* (70%), *Talaromyces amestolkiae* (70%) и *Phoma* sp. (70%). В листовом опаде, собранном с почвы этой территории, в качестве видов-доминантов были отмечены *Trichoderma harzianum* (100%), *Pestalotiopsis* sp.2 (100%), *Fusarium solani* (90%), *Penicillium steckii* (80%), *Talaromyces* sp.2 (80%), *Purpureocillium lilacinum* (70%), *Penicillium herquei* (70%). Стерильные формы, в отличие от лагерстремиевого участка, наблюдались как в почве, так и в опаде.

Из этих данных видно, что списки доминирующих видов практически не перекрываются (рис. 37Б), общими для всех исследованных участков стали только два из них: *Trichoderma harzianum* и *Purpureocillium lilacinum*.

Индексы сходства, рассчитанные с учетом состава видов (качественных данных), между местообитаниями невелики (табл. 8, нижняя часть таблицы), наибольшее сходство наблюдается между комплексами видов с почвы и опада участка пальмового леса, а также между комплексами видов с опада лагерстремиевого и пальмового участков лесов. Индексы Чао-Сьеренсена (табл. 8, верхняя часть таблицы), основанные на количественных данных показывают, что наибольшее сходство наблюдается между комплексами микромицетов в пределах одного участка леса, но между различными типами субстратов. Более наглядную интерпретацию полученных закономерностей можно получить с использованием метода ординации (рис. 38).

Таблица 8 Индексы сходства Сьеренсена (качественные данные, нижняя часть таблицы) и Чао-Сьеренсена (количественные данные, **верхняя часть таблицы**) между комплексами почвообитающих микромицетов разных субстратов изученных местообитаний (обозначения как для табл. 6)

	БЗМ-Л s	БЗМ-Л l	БЗМ-Па s	БЗМ-Па l	БЗМ-Д s	БЗМ-Д l
БЗМ-Л s	###	0.504	0.403	0.384	0.389	0.382
БЗМ-Л l	0.328	###	0.376	0.440	0.187	0.300
БЗМ-Па s	0.240	0.333	###	0.810	0.276	0.469
БЗМ-Па l	0.277	0.500	0.600	###	0.263	0.349
БЗМ-Д s	0.278	0.254	0.286	0.299	###	0.606
БЗМ-Д l	0.246	0.333	0.355	0.308	0.508	###

Ординация данных видовому составу комплексов микромицетов из образцов почвы и опада для каждого из трех участков в отдельности (рис. 38А, Б, В) показывает, что они организуются в относительно компактные группы, соответствующие субстратам.

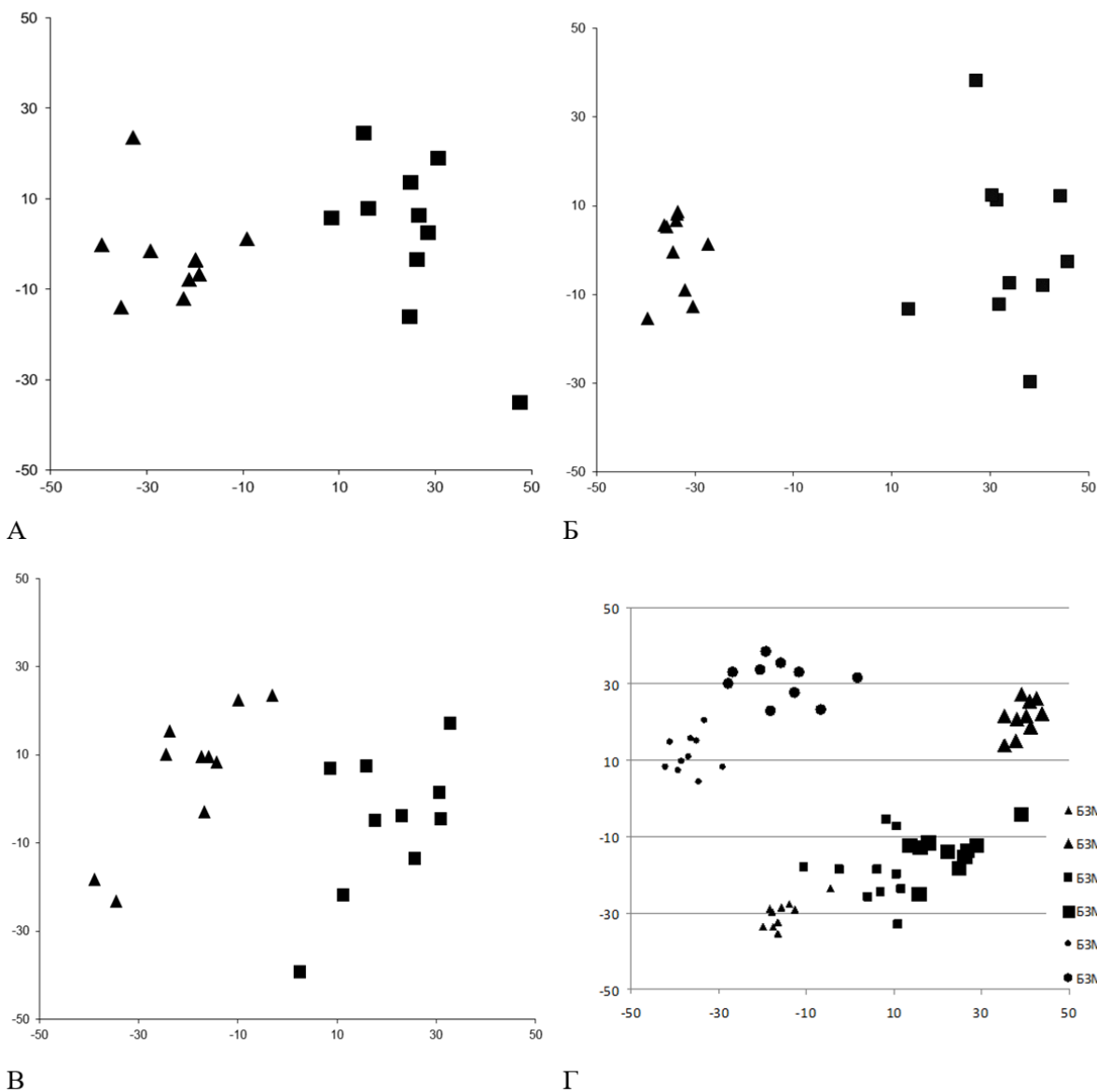


Рисунок 38. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных в национальном парке Бузымап с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов микромицетов в проанализированных образцах. ▲ – образцы опада, ■ – образцы почвы, А – участок леса БЗМ-Д, Б – участок леса БЗМ-Л, В – БЗМ-Па, Г – сравнение трех участков лесов, s – верхний горизонт почвы; l – опад.

Ординация, построенная для всех участков лесов национального парка Бузымап (рис. 38Г), показала своеобразие комплексов микромицетов диптерокарпового леса. Другие участки ближе друг к другу, но всё же образуют обособленные группы. Сильнее всего отличаются комплексы микромицетов, выявленные в почве и на листовом опаде

лагерстремиевого леса (БЗМ-Л). Видовой состав почвы этого местообитания был ближе к таковому в почве заливаемого участка с пальмами (БЗМ-Па), а видовой состав микромицетов из опада ближе к таковым из опада диптерокарпового леса (БЗМ-Д), а не между собой, это можно объяснить относительным сходством условий в этих местообитаниях. Отличия между комплексами видов почвы и опада пальмового участка леса (БЗМ-Па) на гидроморфных почвах в долине ручья выражены меньше. Это может свидетельствовать о том, что в более влажных условиях почвообитающие виды раньше начинают заселять опад после сухого сезона.

Обнаруженные нами в национальном парке Бузямап микромицеты относятся к разным эколого-трофическим группам. Наиболее многочисленны сапротрофы, развивающиеся в почве и на разлагающихся растительных остатках – это, в первую очередь, представители родов *Aspergillus* и *Penicillium*, *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Chaetomium*, *Humicola*. Представлены также и фитопатогенные грибы: хорошо известные виды *Cladosporium*, *Fusarium*, *Curvularia*, *Pilidium*, *Epicoccum*, способные как к сапротрофному развитию на растительных остатках, так и к активному поражению древесных и травянистых растений. *Chaetomella circinoseta* и *C. raphigera* – редкие виды тропических микромицетов (Rossman et al, 2004), они также были встречены нами на растительных остатках в светлом диптерокарповом лесу национального парка Йокдон (Aleksandrova, Aldobaeva, 2018). Других видов этого рода на территории Вьетнама в настоящее время не выявлено. Небольшую группу составляют сапротрофы, предпочитающие растительные остатки, из порядка Xylariales. Вид *Beltraniella carolinensis*, исходно выделенный и описанный как потенциальный эндофит из живых и опавших листьев *Quercus* в Японии (Shirouzu T. et al., 2010), был найден в ходе данного исследования с высокой частотой (90%) на растительном опаде участка леса под лагерстремиями (БЗМ-Л). *Endocalyx melanoxanthus* (Vitoria et al., 2011) практически всегда связан с пальмовыми остатками (его патогенность остаётся недоказанной), в ходе наших исследований этот вид был встречен на участке (БЗМ-Па) с преобладанием пальм *Arenga westerhoutii* (Arecaceae). Микромицет *Thielaviopsis radicola* тоже описан как связанный с пальмами вид, он является довольно серьёзным патогеном финиковой пальмы (*Phoenix dactylifera*), вызывает различные симптомы поражения (Ammar, 2011): черную пятнистость, видоизменения надземных и подземных частей, плодовые гнили. Встречается он повсеместно в тех регионах, которые подходят для роста этих растений, выделяется обычно из живых частей растения или опада (Abbas, Abdulla, 2003; Polizzi et al., 2007; Zaid et al., 2002). Однако он был обнаружен нами в почве на участке леса с преобладанием *Lagerstroemia* sp. Среди энтомопатогенных представителей микобиоты можно отметить *Purpureocillium lilacinum*, который входил в

список доминирующих видов и почвы, и опада всех участков лесов национального парка Бузямап, а также *Metacordyceps chlamydosporia*, выделенный с небольшой частотой из почвы участка лагерстремиевого леса.

Следует отметить, что в почве на участке леса под лагерстремиями (БЗМ-Л) нами выделен редкий микромицет из рода *Heterocephalum*, обладающий уникальной морфологией конидиогенного аппарата, *H. taiense*: он описан из лесной почвы национального парка Таи (западная Африка, Кот-д'Ивуар) (Persiani and Maggi 1986), отмечен в почвах Панамы и на Японских островах (Yaguchi et al. 1996). В ходе прошлых исследований территории Вьетнама он был выявлен в национальном парке Катъен в почве площадки «Лагерстремия» с небольшой (10%) частотой (Alexandrova et al., 2011), а в национальном парке Локбак он входил в состав доминирующих видов (80%) в почве площадки «ЛБ-12 В» полидоминантного тропического леса (Kalashnikova, Alexandrova, 2015).

Интересно отметить виды, которые не встречаются повсеместно, а впервые отмечены в ходе этого исследования для почв Вьетнама, их всего 13: *Absidia spinosa*, *Arthrinium phaeospermum*, *Aspergillus clavatus*, *A. sparsus*, *A. tubingensis*, *Emericellopsis minima*, *Endocalyx melanoxanthus*, *Gliomastix luzulae*, *Mariannaea elegans*, *Metarhizium marquandii*, *Penicillium novae-zeelandiae*, *Cordana terrestris*, *Thielaviopsis radicularis*.

Среди исследованных ранее лесных массивов Вьетнама можно сравнить видовой состав микромицетов национального парка Бузямап с выявленным в предгорном полидоминантном лесном хозяйстве Локбак (уезд Бао Лам, провинция Лам Донг, южный Вьетнам) (Kalashnikova, Alexandrova, 2015), где также были исследованы три участка полидоминантного леса, различающиеся режимом увлажнения. В целом, мы наблюдаем различия этих участков лесов как по общему выявленному видовому составу (рис. 39А), так и при сравнении списка только по доминирующим видам (рис. 39Б), коэффициенты сходства видового состава тоже оказались невелики: коэффициент Жаккара = 0,29, а коэффициент Сьёренсена = 0,45. В выявленном видовом составе территорий двух национальных парков есть ряд общих черт: перекрываются виды рода *Cladosporium*, довольно много видов рода *Penicillium*, среди которых было 11 общих, 6 из 7 видов *Trichoderma* spp., найденных в Бузямап, встретились также в Локбак. Такие различия могут быть связаны с составом растительных сообществ на этих территориях.

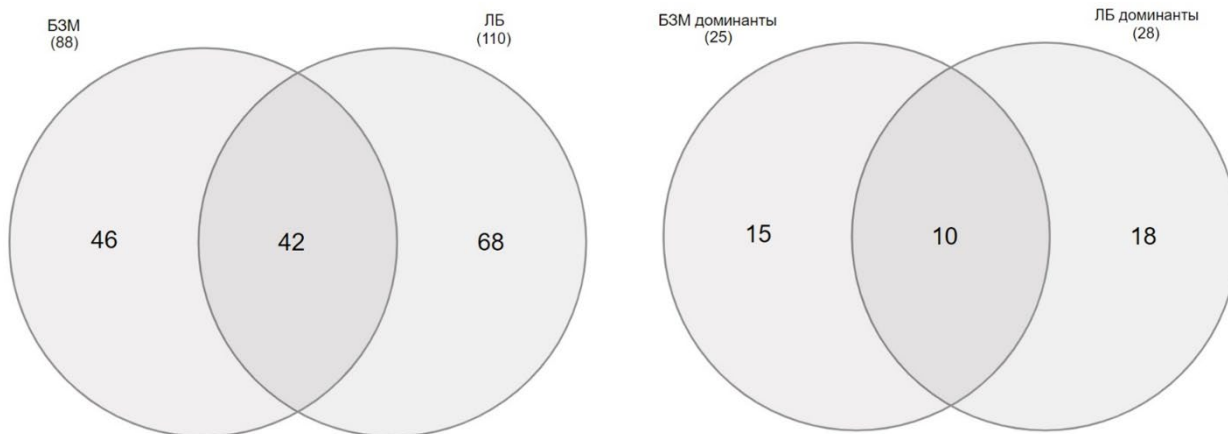


Рисунок 39. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных участков лесов в национальных парках Бузямап (БЗМ) и Локбак (ЛБ)

А – сравнение общих видовых списков

Б – сравнение видов-доминантов

При сравнении общих видовых списков, выявленных в национальных парках Бузямап и Йокдон, можно обнаружить 15 общих видов, что составляет около 17% от всего их количества в Бузямап (рис. 40А), а при сравнении видов-доминантов по субстратам был найден всего один общий вид, *Aspergillus tubingensis* (рис. 40Б).

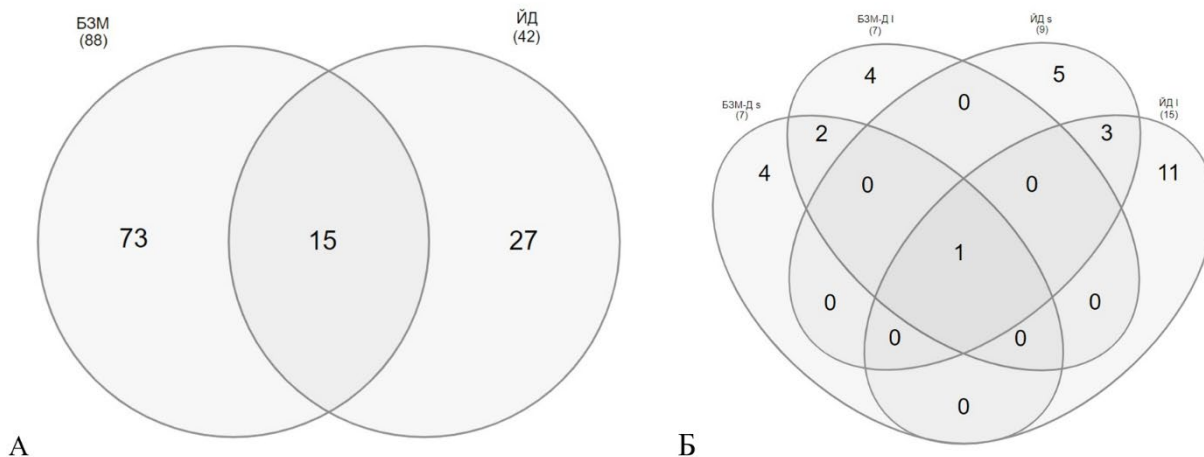


Рисунок 40. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных участков лесов в национальных парках Бузямап (БЗМ) и Йокдон (ЙД)

А – сравнение общих видовых списков

Б – сравнение видов-доминантов участков диптерокарпового леса по типам субстратов, s – образцы почвы, l – образцы опада

Полученные данные свидетельствуют об уникальности микобиоты лесов национального парка Бузьямап, тем не менее, состав видов в этих биотопах имеет ряд общих черт: он отличается высоким видовым разнообразием, присутствием редких видов, особенностями таксономической структуры: крайне низкой представленностью отдела *Mycoromycota*, значительной долей видов рода *Aspergillus*, имеющих тропическое распространение и сравнительно большим количеством потенциально фитопатогенных грибов, обилием стерильных форм.

3.1.2 Почвенные микроскопические грибы национального парка Йокдон

В национальном парке Йокдон, из почвы и листового опада на выбранном участке в светлом диптерокарповом лесу в холмах обнаружено 40 видов грибов из 20 родов и 6 стерильных форм (Прил. 8). Показатели численности и разнообразия представлены в таблице 9.

В почве выявлено 35 видов из 18 родов и 5 стерильных форм, в листовом опаде – 30 видов из 17 родов и 3 стерильных формы.

Таблица 9. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Национальный парк Йокдон, участок светлого диптерокарпового леса в холмах.

Характеристики и показатели	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10
NK	528	1188
KOE	64 ± 8	216 ± 142
S	40	33
NS	12 (7-24)	15 (10-19)
1/D	16.61	9.34
H	3.16	2.71
E _H	0.86	0.78

Здесь и далее, условные обозначения как в таблице 6.

Количество КОЕ микромицетов было относительно небольшим, в почве – 64 ± 8 (95%-доверительный интервал) тыс./г сухого субстрата, и сильно выше в опаде – 216 ± 142 тыс./г. Число КОЕ сильно варьировало в образцах опада, это может быть связано с тем, что опад, вследствие пирогенного воздействия в этом месте, не образует единого слоя, а представлен отдельными относительно свежими листьями.

Видовое богатство, выявленное в почве (40), было выше, чем в опаде (33), несмотря на большую их численность на этом субстрате.

Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было очень высоким в почве (3.16 и 16.61), и немного ниже в опаде (2.71 и 9.34).

Выровненность видовых обилий также довольно высокая, и больше в почве – 0.86, что видно и на графиках рангового распределения показателей видового обилия (рис. 41).

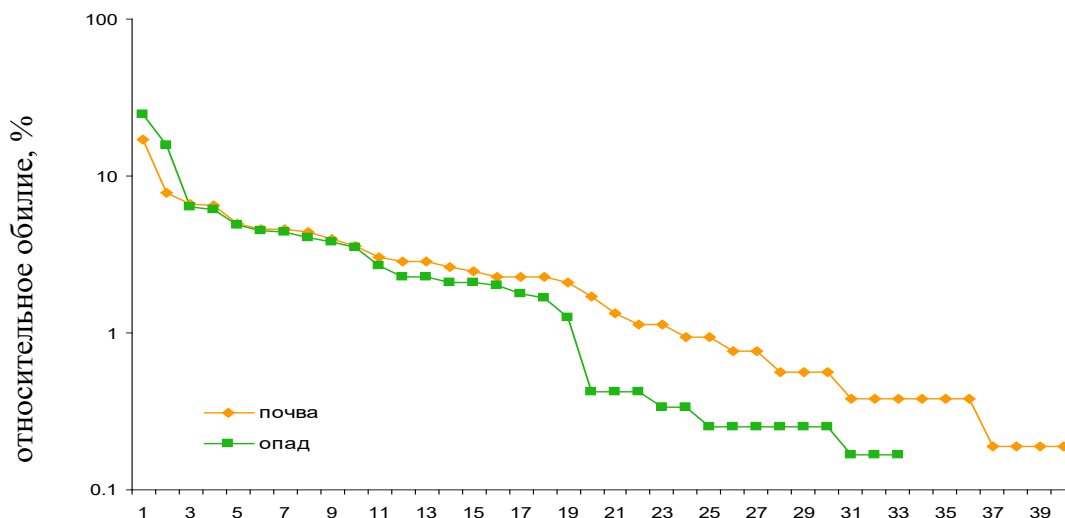


Рисунок 41. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах из почвы и листового опада с участка светлого диптерокарпового леса в холмах в национальном парке Йокдон.

Комплекс микромицетов, выявленный в почве изученного местообитания включал 9 доминирующих видов (частота встречаемости 60% и выше): *Aspergillus aculeatus*, *A. tubingensis*, *Fusarium oxysporum*, *Penicillium atrovolutum*, *P. chrysogenum*, *Talaromyces aculeatus*, *Thielavia terricola*, *Trichoderma ghanense* и светлоокрашенная стерильная культура.

Частыми (частота встречаемости 30% и выше) являются следующие виды: *Aspergillus terreus*, *Aureobasidium pullulans*, *Monodictys fluctuata*, *Myrothecium verrucaria* и темноокрашенная медленнорастущая стерильная культура.

В листовом опаде сформировалась другая группировка видов. К доминирующим относились следующие 16 видов: *Aspergillus aculeatus*, *A. alliaceus*, *A. tubingensis*, *Aureobasidium pullulans*, *Chaetomella circinoseta*, *Epicoccum nigrum*, *Fusarium heterosporum*, *Monodictys castaneae*, *Paraconiothyrium* sp., *Penicillium chrysogenum*, *P. commune*, *Pestalotiopsis* sp., *Pilidium* sp., *Talaromyces verruculosus* и стерильные культуры двух типов.

Группа частых видов включает 5 видов: *Chaetomella raphigera*, *Cladosporium halotolerans*, *Fusarium oxysporum*, *Scytalidium lignicola* и *Talaromyces aculeatus*.

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство методом Chao2, позволяет предположить, что в изученном местообитании может присутствовать не менее 54 видов, из которых выявлено только 46 (рис. 42). Эта оценка показывает, что видовое

богатство микроскопических грибов в этом местообитании в результате исследования выявлено на 85%.

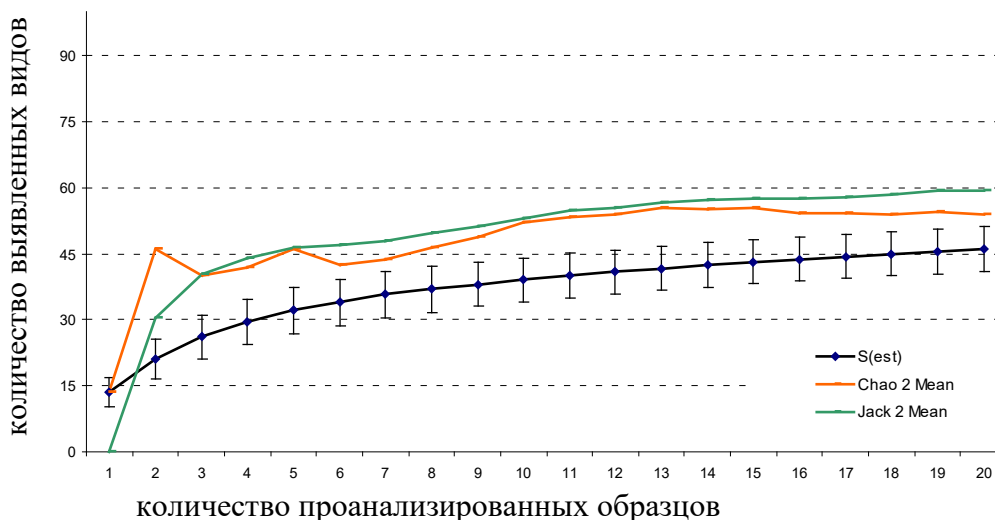


Рисунок 42. Экстраполяция видового богатства комплексов почвообитающих микромицетов, выявленных в почве и листовом опаде участка светлого диптерокарпового леса в холмах в национальном парке Йокдон. Вертикальными линиями обозначен 95%-доверительный интервал.

Показатель, рассчитанный методом складного ножа Jack2, дает оценку видового богатства в 59 видов. Таким образом, с помощью этого показателя получаем, что изученность видового богатства микромицетов почвы составляет только 77%.

Данные говорят о неоднородности распределения видов микромицетов в этом местообитании, и о том, что дальнейшее изучение этого места очень перспективно.

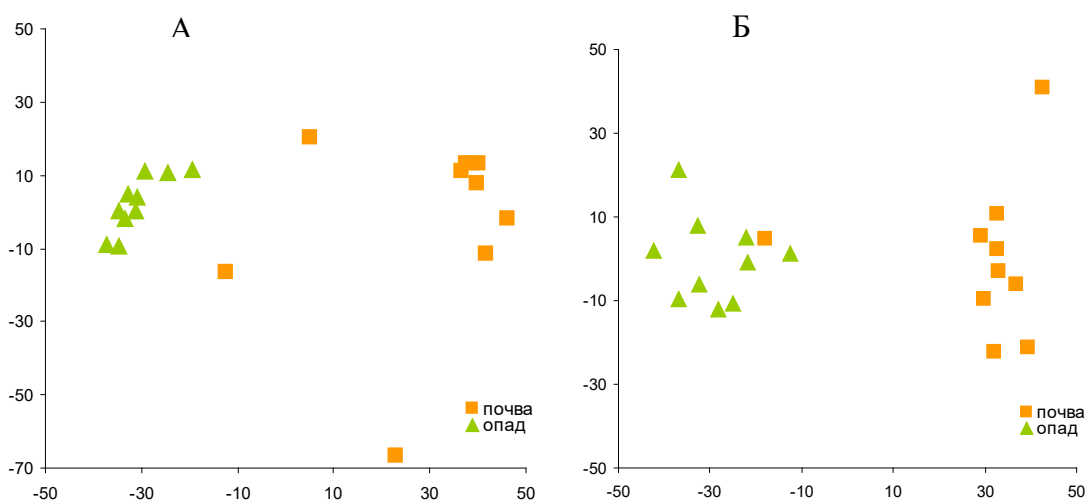


Рисунок 43. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных из почвы и листового опада участка светлого диптерокарпового леса в холмах в национальном парке Йокдон, А – по данным с учетом обилия видов; Б – по данным с учетом только присутствия/отсутствия видов. Метод главных компонент с использованием

меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов.

Была проведена ординация комплексов видов микромицетов, выделенных из почвы и листового опада участка светлого диптерокарпового леса на низких холмах, методом главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003).

Обработка данных с учетом представленности (обилия) видов (рис. 43А) показала, что комплексы микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов формируют четко обособленные группы, образцы опада располагаются одной компактной группой, из образцов почвы три выпадают из общей группы. Вдоль первой оси образцы расположились по типу субстрата: почва – растительные остатки, она описывает 41% варьирования. Вторая ось описывает 11% варьирования и отделяет, в основном, отклоняющиеся почвенные образцы.

Обработка данных с учетом только присутствия-отсутствия видов (рис. 43Б), также показала четкое разделение комплексов микромицетов из образцов разных субстратов вдоль первой оси, описывающей 57% варьирования. Образцы, в этом случае, образуют менее компактные группы, один образец почвы попадает в группу с образцами опада. Вдоль второй, описывающей 11% варьирования, вытянуты почвенные образцы, вероятно она связана со спецификой условий в почве.

Комплекс видов почвенных микромицетов светлого диптерокарпового леса в национальном парке Йокдон отличается особенностями, характерными для сухих местообитаний, в нем много ксеротолерантных видов. Преобладают представители рода *Aspergillus* (8 видов), род *Penicillium* представлен только 4 видами (Прил. 8). Разнообразны Ascomycota, формирующие плодовые тела в культуре – 6 видов из родов *Eupenicillium*, *Talaromyces*, *Thielavia*. Из отдела Mucoromycota отмечен только один вид – *Syncephalastrum racemosum*, ранее во Вьетнаме не выявлявшийся.

Отмечено значительное количество преимущественно тропических видов грибов – *Chaetomella circinoseta*, *C. raphigera*, *Monodictys castaneae*, *M. fluctuata*, *Pilidium* sp. Впервые во Вьетнаме найдена *Spegazzinia flabellata* – довольно редкий тропический вид, описанный относительно недавно из Бразилии (Leão-Ferreira, Gusmão, 2010). Вероятно, это вторая находка этого вида в мире.

3.1.3 Почвенные микроскопические грибы лесов национального парка

Суаншон

Лесные биоценозы

В национальном парке Суаншон было исследовано четыре участка полидоминантного тропического леса (один в 2014 году и в 2016 году ещё 3), эти территории находятся на разных высотах и особенностях рельефа. Первый участок (СШ-К1) представлен низкогорным широколиственным тропическим лесом, в нем преобладают представители семейств *Elaeocarpaceae*, *Lauraceae*, *Moraceae*, *Sabiaceae*, *Anacardiaceae*. Расположен участок СШ-К1 на высоте 380 метров над уровнем моря на карстовых породах. Второй участок (СШ-К2) также низкогорного полидоминантного широколиственного карстового леса, с преобладанием представителей семейств *Elaeocarpaceae*, *Lauraceae*, *Moraceae*, *Sabiaceae*, *Anacardiaceae*, расположен на карстовых породах в долине временного водотока. Третий участок (СШ Г) среднегорного полидоминантного широколиственного леса на вершине горы Тен с преобладанием представителей семейств *Fabaceae*, *Lauraceae*, *Magnoliaceae* расположен на гранитах на высоте 1200 метров. Четвертый участок был представлен зарослями одичавшего банана *Musa acuminatum* в карстовой долине.

Всего в национальном парке Суаншон из почвы и растительного опада выявлено 127 видов, относящихся к 45 родам и 3 неспороносящих формы культивируемых микроскопических грибов (Прил. 8). Показатели численности и разнообразия видов представлены в таблице 10.

Таблица 10. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Национальный парк Суаншон

	СШ-К1		СШ-К2		СШ-Г		СШ-Б
	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10	10	10	10
NK	1096	858	1015	1727	2187	820	1643
KOE	291 ± 33	973 ± 72	188 ± 0.9	341 ± 1.6	497 ± 4.2	269 ± 3.7	648 ± 6.5
S	43	39	33	20	24	16	25
NS	17 (13-26)	14 (10-25)	12 (6-16)	11 (9-13)	9 (6-13)	8 (5-11)	14 (10-20)
1/D	4.13	9.17	6.35	10.81	7.34	5.54	6.52
H	2.36	2.78	2.60	2.60	2.37	2.03	2.31
E _H	0.63	0.76	0.74	0.87	0.75	0.73	0.72

Здесь и далее, условные обозначения как в Таблице 6:

Численность КОЕ культивируемых микромицетов на изученных участках леса колебалась в широком диапазоне в пределах от 188 до 973 тыс./г. В почве большинства

местообитаний она была заметно ниже, чем на опаде. Выявленное видовое богатство исследованных субстратов было сопоставимым, немного большее количество видов было обнаружено в почве. В целом оно колебалось в широких пределах от 16 до 43 видов. Наименьшим оно было в опаде участка СШ-Г, а наибольшим в почве участка СШ-К1. Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона было достаточно высоким на большинстве участков, и имело сопоставимые значения: H' очень похожий показатель для разных участков (немногим больше 2), а вот индекс Симпсона колебался сильнее ($1/D$ от 4.13 до 10.81), максимальными эти показатели были для участка СШ-К2. На большинстве участков видовое разнообразие и выровненность видовых обилий немногим выше в почве, чем в листовом опаде.

На рисунке 44 представлено ранговое распределение видов микроскопических грибов по относительному обилию в почве и опаде четырех участков леса национального парка Суаншон. На графиках видно, что на всех участках больше всего видов выявлено в почве, выше там и выровненность. Тип распределения всех четырех участков национального парка Суаншон близок к модели «разломанного стержня», которая, теоретически, соответствует стабильной ситуации при более-менее равномерном распределении ресурсов между видами (Мегарран, 1992). В почве СШ-К2 выражено доминирование одного вида (*Acremonium polychromum*), но остальные представлены более или менее равномерно, и нет резкого падения обилий.

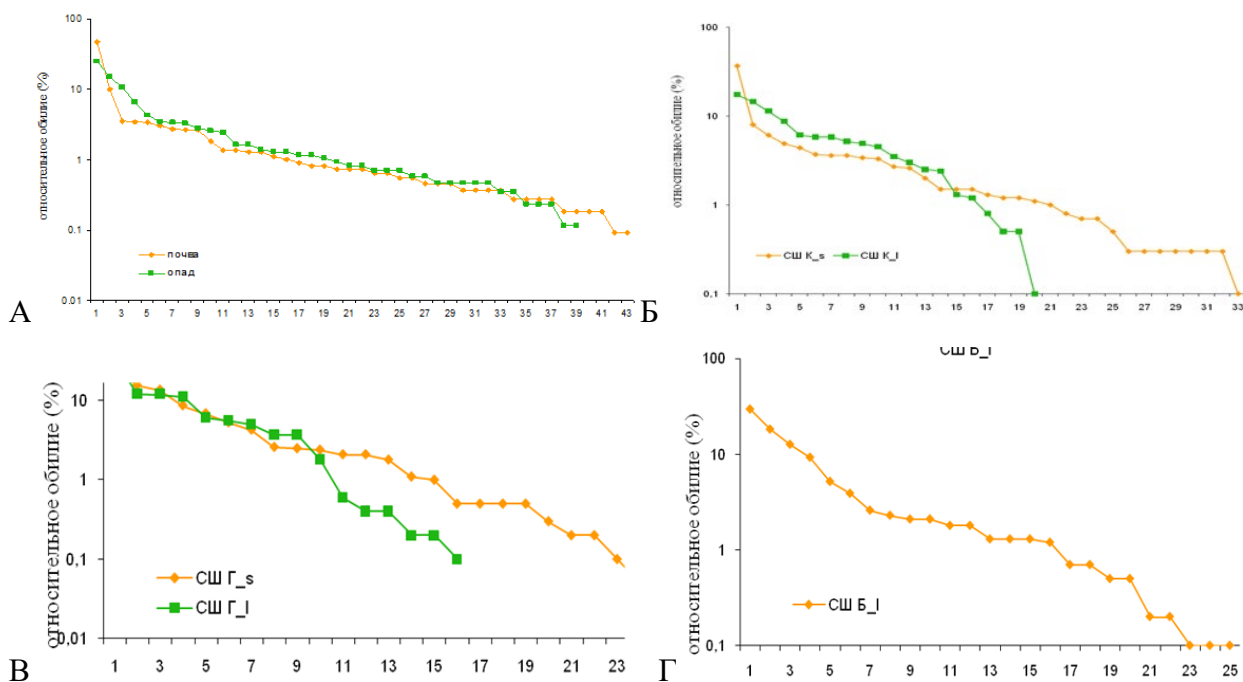


Рисунок 44. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы и листового опада в национальном парке Суаншон. А – СШ К1, Б – СШ К2, В – СШ Г, Г-СШ Б.

Виды-доминанты, характерные для исследованных субстратов всех участков леса значительно отличались. Комплекс микромицетов, выявленный в почве участка леса СШ-К1 включал 11 доминирующих видов (частота встречаемости 60% и выше): *Aspergillus aculeatus*, *A. sydowii*, *Aspergillus versicolor*, *Colletotrichum* sp., *Penicillium brevicompactum*, *P. citrinum*, *P. implicatum*, *P. ochrochloron*, *P. sclerotiorum*, *Purpureocillium lilacinum* и темноокрашенная медленнорастущая стерильная культура. Для почвы изученного местообитания частыми (частота встречаемости 30% и выше) являются следующие 8 видов: *Acremonium chrysogenum*, *Fusarium solani*, *Gliocladiopsis irregularis*, *Penicillium herquei*, *P. olsonii*, *Pestalotiopsis* sp., *Trichoderma harzianum* и *T. virens*. В листовом опаде СШ-К1 к доминирующим относились следующие 9 видов: *Colletotrichum* sp., *Mucor hiemalis*, *Penicillium brevicompactum*, *P. citrinum*, *P. sclerotiorum*, *Pestalotiopsis* sp., *Phoma exigua*, *Scytalidium thermophilum* и темноокрашенная медленнорастущая стерильная культура. Группа частых видов тоже довольно велика и включает 12 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus versicolor*, *Clonostachys byssicola*, *Penicillium herquei*, *P. implicatum*, *P. ochrochloron*, *P. olsonii*, *P. vinaceum*, *Pseudobotrytis terrestris*, *Sarcopodium circinatum*, *Talaromyces ruber* и *Trichoderma harzianum*.

В образцах почвы участка СШ-К2 доминировали следующие 8 видов: *Acremonium polychromum*, *Aspergillus niger*, *Cladosporium oxysporum*, *Gliocephalotrichum longibrachium*, *Mariannaea elegans*, *Penicillium chrysogenum*, *Purpureocillium lilacinum* и *Talaromyces funiculosus*. На листовом опаде, собранном с почвы в СШ-К2, сформировалась другая группировка видов, среди доминантов 10 видов: *Absidia heterospora*, *Acremonium polychromum*, *Cladosporium oxysporum*, *Clonostachys rogersoniana*, *Fusarium solani*, *Gonytrichum macrocladum*, *Mucor hiemalis*, *Phoma* sp., *Trichoderma hamatum* и темный стерильный широкорастущий. Здесь встречены виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы.

Участок леса СШ-Г характеризуется следующими видами-доминантами: в почве это 8 видов: *Fusarium solani*, *Paecilomyces divaricatus*, *Penicillium herquei*, *P. janczewskii*, *P. sclerotiorum*, *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum* и *Umbelopsis vinacea*, а на листовом опаде 6 видов: *Clonostachys byssicola*, *Fusarium solani*, *F. stilboides*, *Penicillium ochrochloron*, *Pestalotiopsis* sp. и *Trichoderma reesei*. Это характерные для растительных субстратов сапротрофные и потенциально фитопатогенные виды.

На листьях банана участка СШ-Б доминировали 14 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Fusarium solani*, *Mucor mucedo*, *Penicillium brevicompactum*, *P. canescens*, *P. citrinum*,

P. ochrochloron, *P. sclerotiorum*, *P. simplicissimum*, *P. verrucosum*, *Pestalotiopsis* sp., *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma harzianum* и темный стерильный широкорастущий.

Ординация данных (рис. 45), полученных при анализе индивидуальных образцов всех четырех участков показывает, что многие образцы почвы и опада отдельно ложатся в компактные группы, что объясняется относительной однородностью и сходством условий, в которых развиваются микроскопические грибы в этих местообитаниях. Исключение составляют образцы участка леса СШ-К1, здесь (рис. 45А) обработка данных показала, что комплексы видов микромицетов расходятся, но не сильно. Вдоль первой оси образцы расположились по типу субстрата: почва – растительные остатки, она описывает 28% варьирования. Вторая ось описывает 20% варьирования и гетерогенность внутри групп образцов.

При анализе данных, полученных при исследовании участков леса в 2016 году с учетом представленности видов (рис. 45Б), ординация демонстрирует четкое разделение образцов на группы по типу местообитания и субстратам. При этом первая ось отражает 20% варьирования, а вторая 18%. Сильнее всего отличаются грибы из опада горного леса (СШ-Г_1), и опад из карстового леса (СШ-К2_1) по составу микромицетов стоит также особняком от других образцов, но ближе всего к почве карстового леса (СШ-К2_s).

Отсутствие перекрытия в этих образцах можно объяснить временем сбора материала (конец засушливого сезона), в связи с чем почвенные виды не переходят на растительный опад из-за низкой влажности.

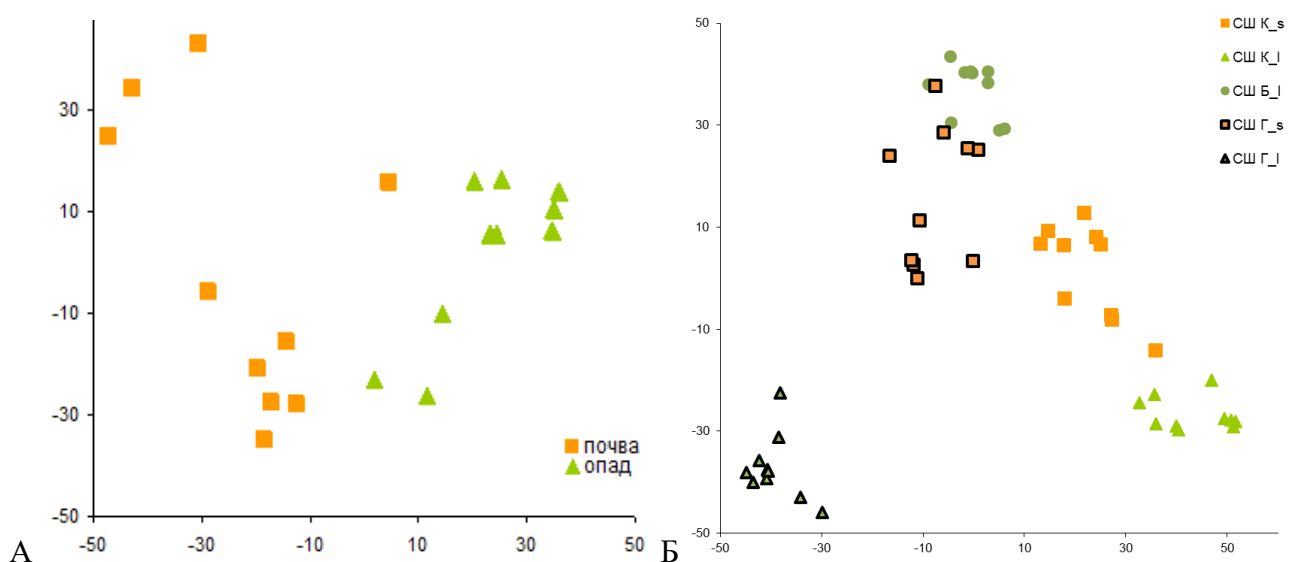


Рисунок 45. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных с участков леса в национальном парке Суаншон с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов. Обозначения: А-участок леса СШ К1

(работа в 2014 году), Б-участки леса СШ К2, СШ-Г, СШ-Б (работа в 2016 году), s – верхний горизонт почвы; l – опад.

При анализе видового состава почвенных микромицетов национального парка Суаншон, были выявлены типичные почвенные грибы, характерные для лесов тропических регионов вообще, и Вьетнама в частности. Особенностью комплекса почвообитающих микромицетов изученного местообитания в лесу на карстовых породах (СШ-К1), является относительно высокое видовое богатство и присутствие редких видов: *Gliocladiopsis indonesiensis*, *G. irregularis*, *Isaria amoene-rosea*, *Pseudobotrytis terrestris*, *Sarcopodium circinatum* многие из которых отмечены во Вьетнаме впервые. На участке СШ-К2, по большей части, встречались типичные почвенные грибы, характерные для других тропических лесов Вьетнама, за исключением *Gliocephalotrichum longibrachium*, который отмечен для Вьетнама впервые. *Acremonium polychromum* преобладал по обилию над всеми другими видами. *Fusarium solani*, входящий в группу доминантов на участке СШ-Г, может быть патогенным для растений. *Umbelopsis vinacea*, отмеченный там же, характерен для лесных почв умеренного климата, во Вьетнаме отмечается в горных лесах. На опаде банановой листвы (СШ-Б) обращает на себя внимание значительная доля видов рода *Penicillium*.

Пещеры

В национальном парке Суаншон были исследованы также три пещеры, они находятся в пределах горного карстового массива, покрытого лесом. В 2014 году были проанализированы грунты из двух карстовых пещер. Первая пещера (СШ-П1) располагается в окрестности деревни Ланг, в ней были взяты образцы грунта в первом от входа гроте. Вторая пещера (СШ-П2) находится в окрестности деревни Лап, там были отобраны грунты в пятом зале (последнем), расположенном приблизительно в 100 м от входа. Третья исследованная пещера (СШ-П3) национального парка Суаншон находилась в карстовой пещере на склоне горы Нуйня, грунт был отобран из зала в ~50 м от входа, работа там проходила в 2016 году. Показатели численности и разнообразия видов микромицетов, выделенных из почвенного грунта, представлены в таблице 11.

Количество КОЕ микромицетов пещерных грунтов было очень низким, в связи с чем выделение пришлось проводить из кусочков грунта, а не методом разведения. Во второй пещере, где образцы брали дальше всего от входа, оно было несколько выше, чем в остальных. Видовое богатство, тем не менее, было довольно высоким, особенно в СШ-П1. Там выявлено 35 видов, что меньше чем в лесу на карстовых породах (СШ-К1), но в целом сравнимо с лесными участками других заповедников, а в СШ-П2 и СШ-П3 немного ниже –

23 и 21, соответственно. Видно, что с удалением от входа, закономерно падает видовое богатство и разнообразие микромицетов, выделяемых из пещерных грунтов.

Таблица 11. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом выделения из почвенных комочков. Национальный парк Суаншон, пещеры

	СШ-П1	СШ-П2	СШ-П3
N	10	10	10
NK	478	947	693
KOE	0.2 ± 0.03	0.5 ± 0.09	0.249 ± 0.001
S	35	23	21
NS	13 (9-19)	8 (6-12)	8 (6-10)
1/D	11.70	3.18	5.91
H	2.80	1.82	2.19
E _H	0.79	0.58	0.72

Здесь и далее, условные обозначения как в Таблице 6:

Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было высоким в первом гроте (2.80 и 11.70), и ниже в остальных. Выровненность видовых обилий также довольно высока в СШ-П1 и СШ-П3, и сильно ниже в СШ-П2– 0.58, что видно и на графиках рангового распределения показателей видового обилия.

На рисунке 46 представлено ранговое распределение видов микроскопических грибов по относительному обилию в пещерах национального парка Суаншон.

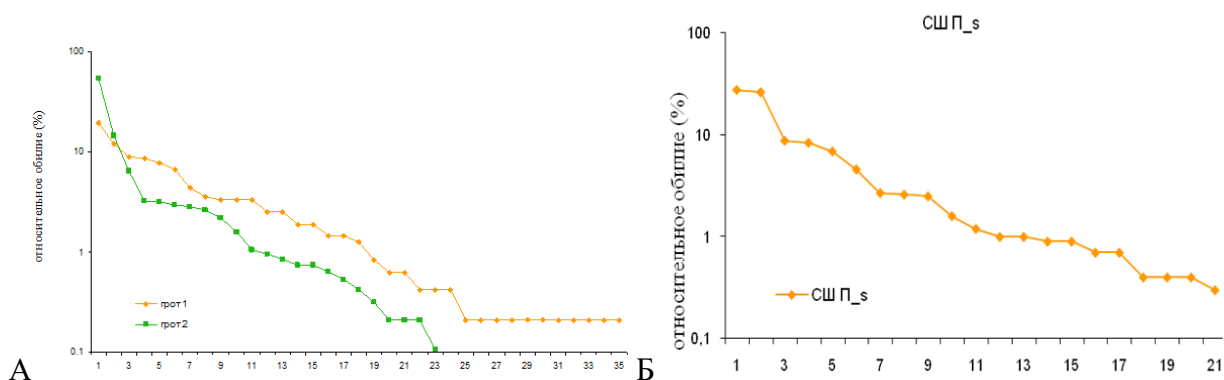


Рисунок 46. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах ... в национальном парке Суаншон. А – СШ-П1 (грот1) и СШ-П2 (грот 2), Б – СШ П3

Виды-доминанты, характерные для исследованного почвенного грунта пещер значительно отличались. Комплекс микромицетов, выявленный в первом гроте включал 9 доминирующих видов (частота встречаемости 60% и выше): *Cephalotrichum stemonitis*,

Cladosporium cladosporioides, *C. sphaerospermum*, *Fusarium sambucinum*, *F. solani*, *Penicillium implicatum*, *Phialemonium dimorphosporum*, *Trichoderma harzianum* и светлоокрашенная стерильная культура. Частыми (частота встречаемости 30% и выше) являются следующие 7 видов: *Aspergillus aculeatus*, *A. ustus*, *Fusarium gramineum*, *Mortierella alpina*, *Penicillium herquei*, *P. olsonii* и *Talaromyces ruber*. Во втором гроте сложилась другая группировка видов. К доминирующим здесь относились следующие 4 вида: *Cephalotrichum stemonitis*, *Fusarium proliferatum*, *F. solani* и *Penicillium citrinum*. Группа частых видов тоже включает 4 вида: *Mucor circinelloides*, *Paecilomyces variotii*, *Penicillium glabrum* и *P. implicatum*. Третья пещера тоже имела свои характерные особенности видового состава. Там доминировали следующие 6 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Fusarium solani*, *Mortierella lignicola*, *Penicillium sclerotiorum*, *Trichoderma harzianum* и темный стерильный ограниченно растущий. Большинство из них – это типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама, кроме вида – *Mortierella lignicola* – которая может быть характерна для пещер. Интересно отметить, что в пещерных грунтах выявилось неожиданно большое разнообразие видов и особенно много среди них, наряду с почвенными сапротрофами, и потенциально фитопатогенных видов из родов *Fusarium* и *Cladosporium*.

Очевидно, что однократное исследование ограниченного числа местообитаний, особенно таких необычных, как пещерные грунты, позволяет обнаружить только часть видов, обитающих в изучаемом национальном парке или заповеднике. В связи с этим для более полного выявления видового богатства этой группы необходимо повторять исследования территории с охватом всего спектра местообитаний и субстратов в различные сезоны.

3.1.4 Почвенные микроскопические грибы национального парка Бави

В национальном парке Бави, из образцов почвы и листового опада, отобранных на участке среднегорного полидоминантного широколиственного тропического леса, выделено 59 видов почвенных микромицетов из 31 рода и 5 стерильных форм (Прил. 8). Показатели численности и разнообразия представлены в таблице 12. В почве выявлен 41 вид из 22 родов и 5 стерильных форм, в листовом опаде – 42 вида из 25 родов и 4 стерильных формы.

Таблица 12. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов. Национальный парк Бави.

Условные обозначения как в таблице 6.

	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10
NK	2387	3062
KOE	198 ± 14	248 ± 18
S	46	46
NS	14 (9-20)	17 (12-22)
1/D	10.10	13.97
H	2.78	2.95
E _H	0.73	0.77

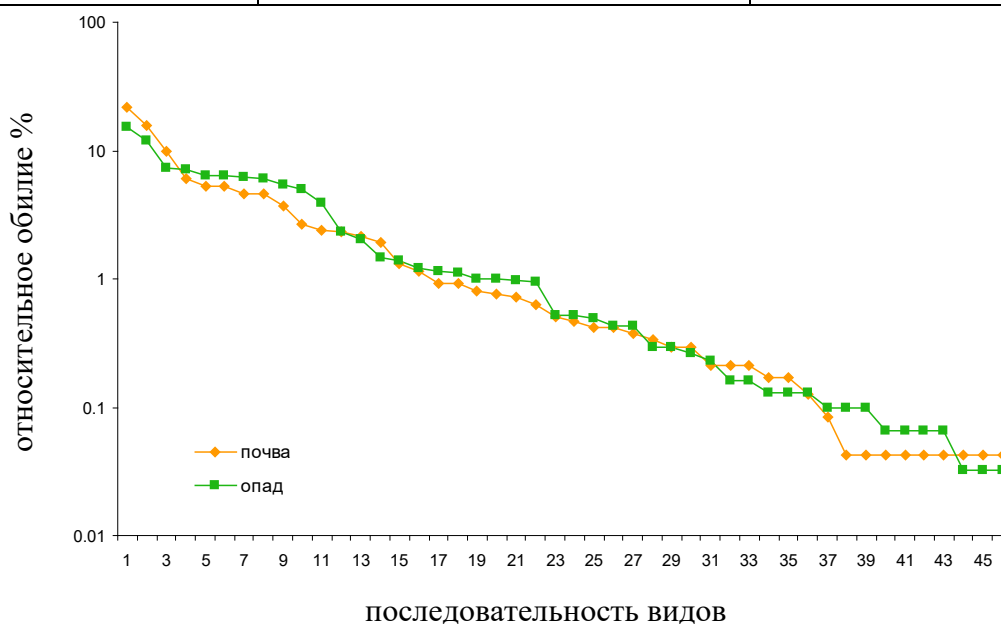


Рисунок 47. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах из почвы и листового опада с участка тропического леса в национальном парке Бави (горизонтальная ось – последовательность видов, вертикальная – относительное обилие).

Количество КОЕ микромицетов было довольно высоким в почве – 198 ± 14 (95%-доверительный интервал) тыс./г сухого субстрата, и еще выше в опаде – 248 ± 18 тыс./г. Видовое богатство, выявленное как в почве, так и в опаде было одинаковым – 46. Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было довольно высоким в почве (2.78 и 10.10), и ещё выше в опаде (2.95 и 13.97). Выровненность видовых обилий также сравнительно высокая и для комплексов микромицетов из почвы и из

листового опада – 0.73 и 0.77, что видно и на графиках рангового распределения показателей видового обилия (рис. 47).

Комплекс микромицетов, выявленный в почве изученного местообитания включал 10 доминирующих видов (частота встречаемости 60% и выше): *Chaunopycnis alba*, *Cladosporium herbarum*, *Clonostachys byssicola*, *Paecilomyces formosus*, *Penicillium citrinum*, стерильная культура.

Для почвы изученного местообитания частыми (частота встречаемости 30% и выше) являются следующие 8 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Isaria cateniannulata*, *Paecilomyces carneus*, *Penicillium atramentosum*, *P. herquei*, *Phoma* sp., *Umbelopsis isabellina* и темноокрашенная медленнорастущая стерильная культура.

В листовом опаде сформировалась другая группировка видов. К доминирующим относились следующие 10 видов: *Chaunopycnis alba*, *Cladosporium oxysporum*, *Paecilomyces formosus*, *Penicillium citrinum*, *P. ochrochloron*, *Pestalotiopsis* sp., *Phoma* sp., и стерильные культуры трех типов.

Группа частых видов тоже довольно велика и включает 10 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Clonostachys byssicola*, *Colletotrichum* sp., *Engyodontium album*, *Fusarium merismoides*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium miczynskii*, *Scytalidium lignicola*, *Trichoderma harzianum* и *Umbelopsis angularis*.

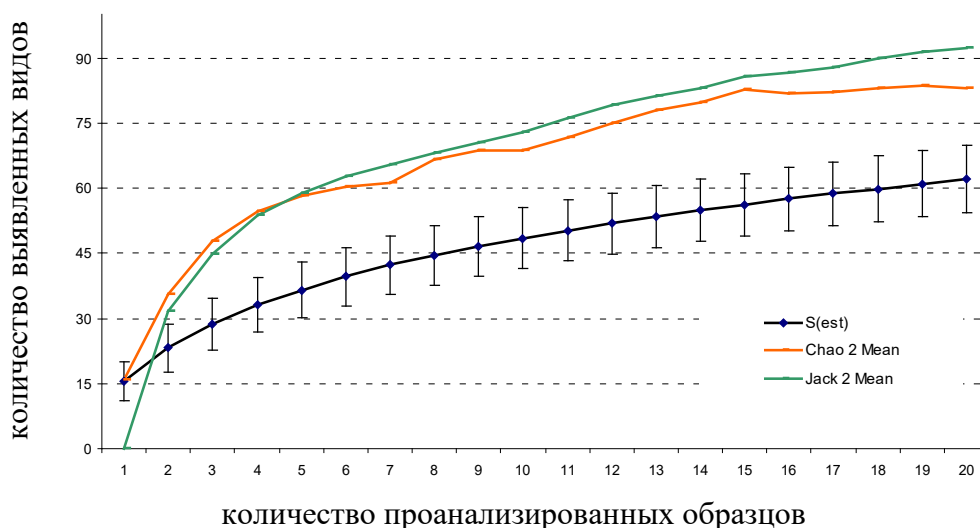


Рисунок 48. Экстраполяция видового богатства комплексов почвообитающих микромицетов, выявленных в почве и листовом опаде участка тропического леса в национальном парке Бави. Вертикальными линиями обозначен 95%-доверительный интервал.

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство методом Chao2, позволяет предположить, что в изученном местообитании может присутствовать не менее 83 видов, из которых выявлено только 64 (рис. 48). Видовое богатство микроскопических грибов в этом местообитании в результате исследования выявлено на 75%.

Показатель, рассчитанный методом складного ножа Jack2, дает оценку видового богатства в 92 вида. Таким образом, с помощью этого показателя получаем, что изученность видового богатства микромицетов почвы составляет только 67%.

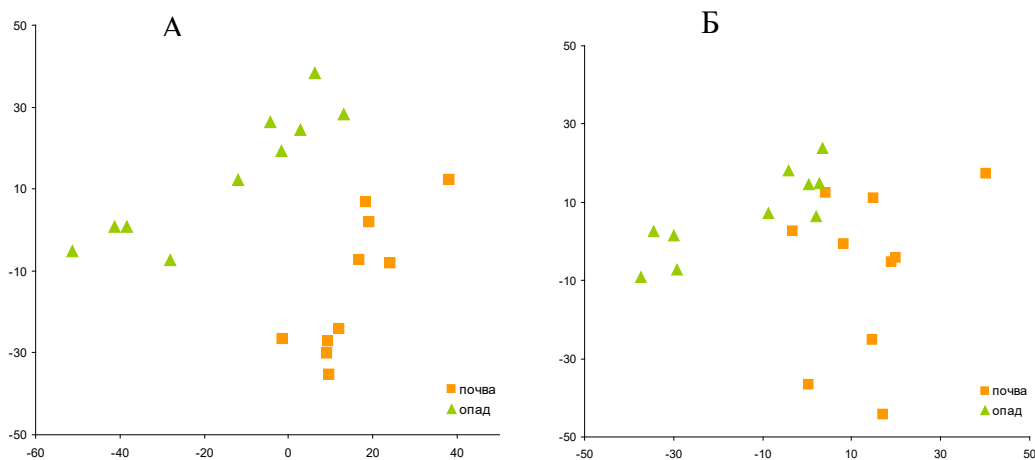


Рисунок 49. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных из почвы и листового опада участка тропического леса в национальном парке Бави, А – по данным с учетом обилия видов; Б – по данным с учетом только присутствия/отсутствия видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов.

Была проведена ординация комплексов видов микромицетов, обработка данных с учетом представленности (обилия) видов (рис. 49А) показала, что комплексы видов микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов расходятся, но не очень четко. Вдоль первой оси образцы расположились по типу субстрата: почва – растительные остатки, она описывает 27% варьирования. Вторая ось описывает 14% варьирования.

Обработка данных с учетом только присутствия-отсутствия видов (рис. 49Б), также не показала четкого разделения комплексов микромицетов из образцов разных субстратов вдоль первой оси, описывающей 30% варьирования и второй, описывающей 19%. Комплексы микромицетов из образцов как почвы, так и опада, не формируют компактных групп. Почвенные виды частично переходят на опад.

Особенностью среднегорного полидоминантного широколиственного тропического леса в национальном парке Бави является очень высокое видовое разнообразие почвообитающих микромицетов. Обнаружено много редких видов: *Isaria cateniannulata*, *Chaunopycnis alba*, *Clonostachys lasiacidis*, *Cylindrocarpon ianthothele*, *Engyodontium album*, *Myrothecium prestonii*, *Isaria cateniannulata*, часть из которых отмечена во Вьетнаме впервые.

3.1.5 Почвенные микроскопические грибы охраняемого леса Конплонг

В охраняемом лесу Конплонг исследовано два участка слабонарушенного среднегорного полидоминантного тропического леса находящихся на разных высотах и условиях рельефа. Один (КП 1000) расположен на расширении низкого хребта на высоте около 1000 м над уровнем моря, второй (КП 1500) – в небольшой ложбине склоне на высоте почти 1500 м. В первом преобладали широколиственные породы (*Calophyllum* sp. (Calophyllaceae), *Garcinia* sp. (Clusiaceae), *Michelia* sp. (Magnoliaceae), Lauraceae, Rubiaceae и др.), второй имел смешанный состав из подокарповых и лиственных деревьев (*Dacrycarpus imbricatus* (Podocarpaceae), *Michelia* sp., *Mangletia* sp., *Kmeria* sp. (Magnoliaceae), *Syzygium* sp. (Myrtaceae), *Calophyllum* sp. (Calophyllaceae), *Slonea* sp. (Elaeocarpaceae), *Betula* sp. (Betulaceae) и др.). Отбор образцов был проведен в разные годы, 2014 и 2015 гг., но в одно время: весной, в начале влажного сезона. Исследованы комплексы культивируемы микромицетов в почве, опаде и субстрате из корзинок эпифитного папоротника *Asplenium nidus* в первой точке.

Всего в охраняемом лесу Конплонг выявлено 67 видов относящихся к 31 роду микроскопических грибов в почве и на связанных с ней субстратах (Прил. 8). Показатели численности и разнообразия видов, выявленных микромицетов на двух участках леса представлены в таблице 9.

Таблица 13. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Охраняемый лес Конплонг (обозначения строк как в таблице 6)

	КП 1000			КП 1500	
	A (s)	A ₀ (l)	ep	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10	10
NK	617	2522	1881	1175	2312
KOE	65 ± 0.7	282 ± 2.2	215 ± 1.1	171 ± 1,5	504 ± 1,6
S	32	33	26	20	15
NS	9 (5-12)	12 (9-15)	11 (9-15)	11 (10-17)	10 (8-12)
1/D	6.56	7.37	5.64	11,32	6,76
H	2.42	2.39	2.19	2,61	2,11
E _H	0.70	0.68	0.67	0,87	0,78

A (s) – верхний горизонт почвы; A₀ (l) – опад; ep – субстрат из корзинок эпифитов.

В 2015 году на участке КП 1000, из почвы, листового опада и субстрата из эпифита было выделено 56 видов микромицетов из 26 родов, 10 стерильных формы и дрожжевые

грибы (табл. 13). Численность КОЕ микроскопических грибов в почве этого местообитания была низкой и составила только 65 тыс./г. В опаде она была значительно выше – 282 тыс./г. в эпифитах близка к опаду – 215 тыс./г. Видовое богатство не очень высоко: от 26 до 33 видов. В почве и опаде оно выше, чем в субстрате из корзинок эпифитного папоротника. Видовое разнообразие комплексов микромицетов, оцененное с использованием индексов не очень высокое во всех исследованных субстратах, что объясняется низкой выровненностью видовых обилий. Самая низкая она в «воздушной почве», где тип распределения (рис. 46 А) близок к модели «логарифмического ряда».

В 2016 году на участке КП 1500 в почве и листовом опаде выявлено 22 вида микромицетов из 12 родов и 2 стерильные формы. Показатели численности и разнообразия представлены в таблице 13. Количество КОЕ микромицетов было довольно большим в почве – 171 ± 1.5 (95%-доверительный интервал) тыс./г, и сильно выше в листовом опаде 504 ± 1.6 тыс./г. Количество видов, обнаруженных в почве (20 видов из 10 родов) было немного выше, чем на опаде (15 видов из 8 родов).

Видовое разнообразие микромицетов, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было выше в почве, чем в листовом опаде. Это видно и на графике рангового распределения видовых обилий (рис. 50). Тип распределения близок к модели «разломанного стержня», которая, теоретически, соответствует стабильной ситуации при более-менее равномерном распределении ресурсов между видами (Мегарран, 1992).

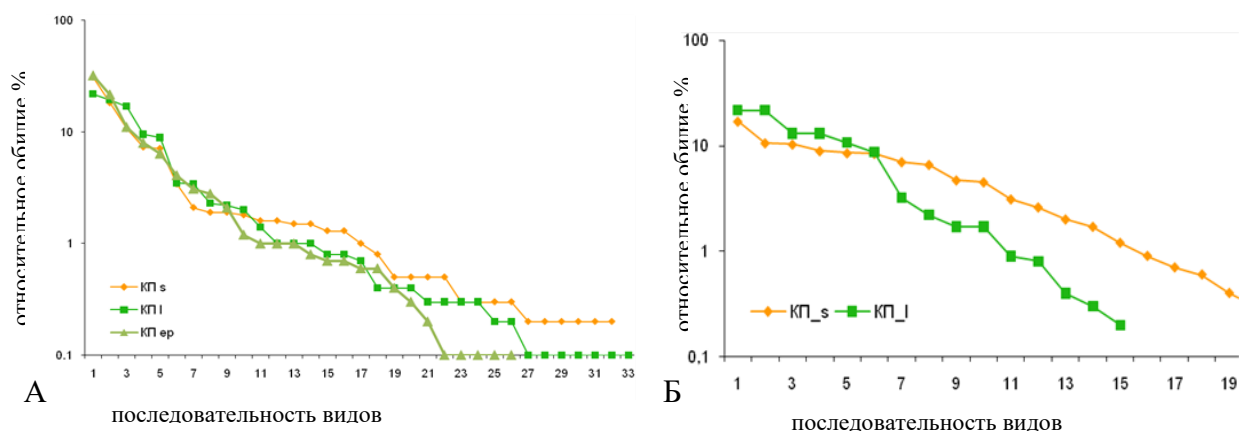


Рисунок 50. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы, листового опада и «воздушной почвы» в охраняемом лесу Конплонг. А – КП 1000, Б – КП 1500.

В почве участка на расширении хребта КП 1000 доминировали (частота встречаемости 60% и выше): *Penicillium corylophilum*, *Pestalotiopsis* sp., *Tolypocladium album* (= *Chaunopycnis alba*), это как почвенные сапротрофы, так и связанные с растениями или насекомыми микромицеты. На опаде доминировали связанные с растениями виды:

Cladosporium sphaerospermum, *Fusarium proliferatum*, *F. solani*, *Pestalotiopsis* sp., *Trichoderma hamatum*. В «воздушной почве» доминировали также, преимущественно связанные с растениями: *Cladosporium sphaerospermum*, *Fusarium solani*, *F. tricinctum*, *Graphium* sp., и насекомыми *Tolypocladium album*.

В почве расположенного выше участка леса КП 1500 доминировали следующие 10 видов: *Aspergillus fumigatus*, *A. neoniveus*, *A. niger*, *A. sydowii*, *Fusarium sambucinum*, *Penicillium citrinum*, *P. herquei*, *P. ochrochloron*, *Talaromyces primulinus* и *Trichoderma reesei*. Все это типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама. На листовом опаде, собранном с почвы этого участка леса, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 7 видов: *Aspergillus aculeatus*, *A. fumigatus*, *A. niger*, *Cladosporium oxysporum*, *Clonostachys byssicola*, *Pestalotiopsis* sp. и *Trichoderma reesei*. На первых позициях здесь виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях стоят типично почвенные виды.

Отличия в видовом составе субстратов наглядно демонстрируются ординацией комплексов микромицетов отдельных образцов методом главных координат (программа PCO3 (Anderson, 2003)).

Ординация комплексов видов участка леса КП 1000, проведенная с учетом представленности видов (рис. 51А), показывает четкое разделение образцов на три группы по типу субстрата, причем образцы почвы образуют менее компактную группу, чем образцы опада и «воздушной почвы». Первая ось, описывающая 35% варьирования, отделяет почву от листового опада, а вторая, отражающая 25%, отделяет «воздушную почву». Ординация, построенная с учетом присутствия-отсутствия видов (рис. 51Б), также демонстрирует сходные результаты. Первая ось, показывающая 22% варьирования, здесь разделяет «воздушную почву» и листовую опад. Вторая ось описывает 9% варьирования и отделяет комплекс микромицетов почвы.

В этом местообитании комплексы микромицетов почвы, опада и «воздушной почвы» четко отличаются. По полученным данным можно судить, что на момент сбора образцов в этом месте почвенные виды еще не перешли на опад, и процессы его разложения находятся в самом начале. Это легко объясняется тем, что образцы были собраны в самом начале влажного сезона, когда развитие грибов в предыдущий период было ограничено низкой влажностью.

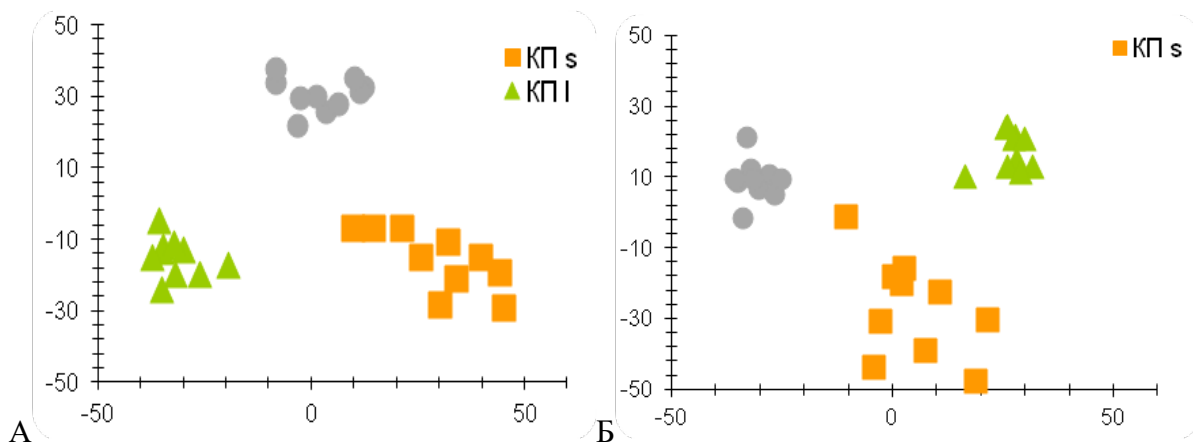


Рисунок 51. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных из почвы (КП s), опада (КП l), отобранных на участке расположенного на расширении хребта КП 1000 в охраняемом лесу Конплонг. А – по данным с учетом обилия видов; Б – по данным с учетом только присутствия/отсутствия видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов.

При анализе данных, полученных с участка леса КП 1500 с учетом представленности видов (рис. 52А), ординация демонстрирует четкое разделение образцов на группы по типу субстрата: почва и опад, комплексы микромицетов формируют компактные группы. При этом первая ось отражает 80% варьирования, а вторая 7%. Ординация, построенная только с учетом присутствия-отсутствия видов (рис. 52Б), также демонстрирует эту же закономерность. Таким образом, видно, что комплексы микромицетов почвы и опада исследованных местообитаний довольно четко отличаются. Вероятно, на этих субстратах в данный момент развиваются своеобразные группировки грибов не сходные между собой. Опад находится на начальной стадии разложения и слабо заселен почвенными видами.

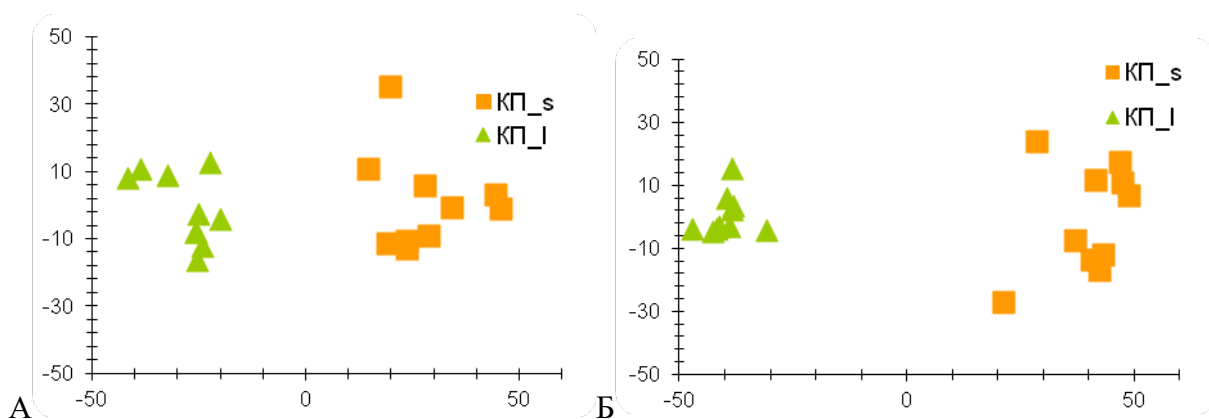


Рисунок 52. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных из почвы (КП s), опада (КП l), отобранных на участке расположенного в небольшой ложбине склоне КП 1500 в охраняемом лесу Конплонг. А – по данным с учетом обилия видов; Б – по данным с учетом только присутствия/отсутствия видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3. Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов.

Комплексы видов почвенных микромицетов типичных лесных местообитаний в охраняемом лесу Конплонг находящихся на разных высотах и условиях рельефа отличаются высоким своеобразием и имеют только 11 общих видов (рис. 53).

Первый участок КП 1000 отличается большим видовым богатством, его характеризуют виды (уникальные и входящие в группу доминирующих) *Aureobasidium melanogenum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Fusarium solani*, *Tolyposcladium album*. Второй участок КП 1500 характеризуют *Aspergillus niger*, *Bionectria byssicola*, *Penicillium ochrochloron*. Для субстрата из корзинок эпифитного папоротника наиболее характерны *Aureobasidium melanogenum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Fusarium solani*, *Fusarium tricinctum*, *Tolyposcladium album*.

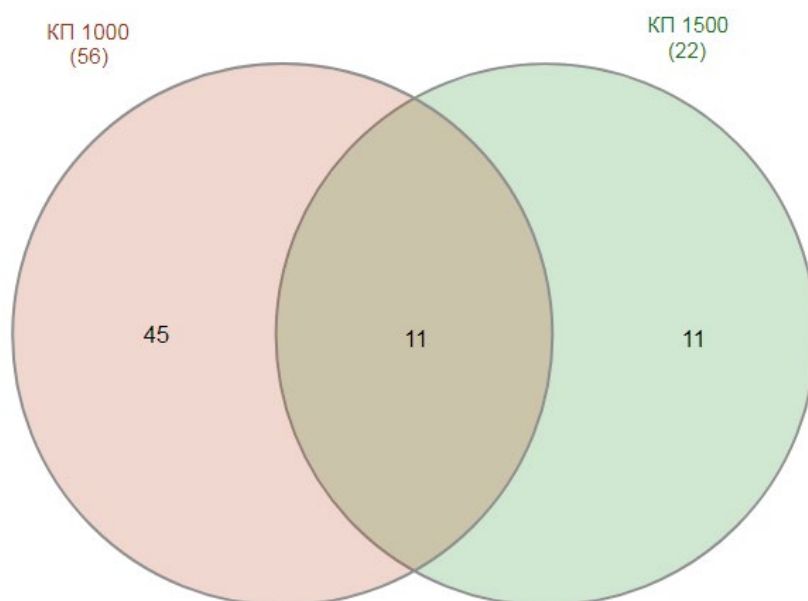


Рисунок 53. Диаграмма Венна, отображающая сходство комплексов видов культивируемых микроскопических грибов исследованных местообитаний в охраняемом лесу Конплонг.

Интересно отметить, что на более высоком участке (КП 1500) выявлено значительное разнообразие и обилие видов рода *Aspergillus*, а на участке КП 1000, больше видов *Penicillium* и потенциально фитопатогенных грибов из родов *Cladosporium*, *Colletotrichum*, *Fusarium*, *Pleurostomophora*, *Ramichloridium*

Также обращает на себя внимание высокая частота встречаемости и обилие в почве первого участка и «воздушной почве» вида *Tolyposcladium album* (= *Chaunopycnis alba*), потенциально связанного с насекомыми.

3.1.6 Почвенные микроскопические грибы национального парка Конкакинъ

В национальном парке Конкакинъ было исследовано шесть участков полидоминантных тропических лесов, различающихся местоположением и лесообразующими видами деревьев. Эти территории находятся на разных высотах, имеют разный рельеф и режим увлажнения. Работа на первых двух участках велась в 2016м году, на остальных – в 2017м. Первый участок ККК-1000 расположен в долине реки Адзун на высоте 1000 метров. Второй участок (ККК-1500) расположен на широком гребне хребта на высоте 1500 метров. Третий участок (ККК1-700) располагался на нижней части склонов горы на гранитах на высоте 700 метров. Четвертый участок, ККК1-900, был выбран на территории широкого гребня на базальтовых породах, высота – 900 метров. Участок ККК2-Д с диптерокарповыми породами расположен в заливаемой долине реки на высоте 860 метров, и последний участок тропического леса, исследованный в этом национальном парке, ККК2-С в реликтовом сосняке, расположен на пологом склоне, сложенном сланцами, на высоте 1160 метров над уровнем моря.

Всего в национальном парке Конкакинъ за два года исследования выявлено 140 видов (Прил. 8) относящихся к 71 роду и 39 типов неспорносящих культур микроскопических грибов в почве и связанных с ней субстратах (опаде с почвы, «воздушной почве» из-под эпифитов). В ходе исследования, проведенного в 2016 г. выявлено 94 вида, в исследовании 2017 г. – 134 вида. Такое увеличение видового богатства связано с большим количеством проанализированного материала из двух разных частей парка (восточной части, район К Банг, коммуна Кронг и юго-западной части, район Манг Занг, коммуна А Юн). Из этих видов треть отмечены только в предыдущем исследовании, столько же – отмечались дважды, а остальные выявлены для национального парка впервые. Показатели численности и разнообразия видов представлены в таблице 14.

Таблица 14. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Национальный парк Конкакинъ.

2016	ККК-1000		ККК-1500	
	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10
NK	1970	1729	1845	1278
КОЕ	384 ± 2,3	238 ± 1,3	238 ± 1,7	177 ± 0,9
S	27	23	19	15
NS	12 (7-16)	9 (5-13)	8 (6-12)	8 (7-10)
1/D	3,11	4,91	5,43	3,00
H	1,88	2,20	1,99	1,63
Ен	0,57	0,70	0,67	0,60

2017	ККК1-700			ККК2-900		ККК2-Д		ККК2-С		
	A (s)	A ₀ (l)	(ep)	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	(ep)
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10	10
NK	785	3474	1344	789	2347	628	2651	930	1353	944
KOE	110 ± 0.8	616 ± 4.3	254 ± 2.8	148 ± 1.8	659 ± 5.4	112 ± 1,2	384 ± 2,7	243± 2.1	304 ± 2.9	261 ± 3.3
S	48	31	29	50	43	42	43	23	28	27
NS	17 (14- 25)	15 (11- 17)	13 (11- 15)	17 (11- 23)	17 (11- 20)	13 (7- 18)	13 (10- 17)	10 (7- 16)	9 (6- 11)	8 (5- 14)
1/D	9.67	4.31	9.33	20.08	16.99	9.40	5.42	9.48	4.33	7.27
H	2.92	2.02	2.57	3.36	3.16	2.97	2.33	2.51	2.07	2.55
E _H	0.75	0.61	0.76	0.85	0.85	0.78	0.63	0.80	0.62	0.78

Здесь и далее, условные обозначения как в Таблице 6, s – верхний горизонт почвы; l – опад, ep – субстрат из корзинок эпифитных папоротников.

Численность КОЕ культивируемых микромицетов на изученных участках леса сильно колебалась в пределах от 110 до 659 тыс./г. В почве большинства местообитаний она была заметно ниже, чем на опаде и в воздушной почве, только в почве площадок ККК-1000 и ККК-1500, обследованных в 2016 году, количество КОЕ почвы превышало таковое в растительном опаде.

Выявленное видовое богатство исследованных субстратов было сопоставимым, немного большее количество видов было обнаружено в почве (в диапазоне от 23 до 50 видов). Наименьшим было в почве участка ККК2-С, а наибольшим в таком же субстрате участка ККК2-900.

Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона было достаточно высоким на большинстве участков (H от 2,02 до 3,36 и 1/D от 4,31 до 20,08), максимальными эти показатели были для участка ККК2-900. На большинстве участков видовое разнообразие и выровненность видовых обилий немногим выше в почве, чем в листовом опаде.

На рисунке 54 представлено ранговое распределение видов микроскопических грибов по относительному обилию в почве и опаде участков леса национального парка Конкакинъ. На графиках видно, что в основном больше всего видов выявлено в почве, немногим выше там и выровненность. Тип распределения всех шести участков леса близок к модели «разломанного стержня», которая, теоретически, соответствует стабильной ситуации при равномерном распределении ресурсов между видами (Мегарран, 1992).

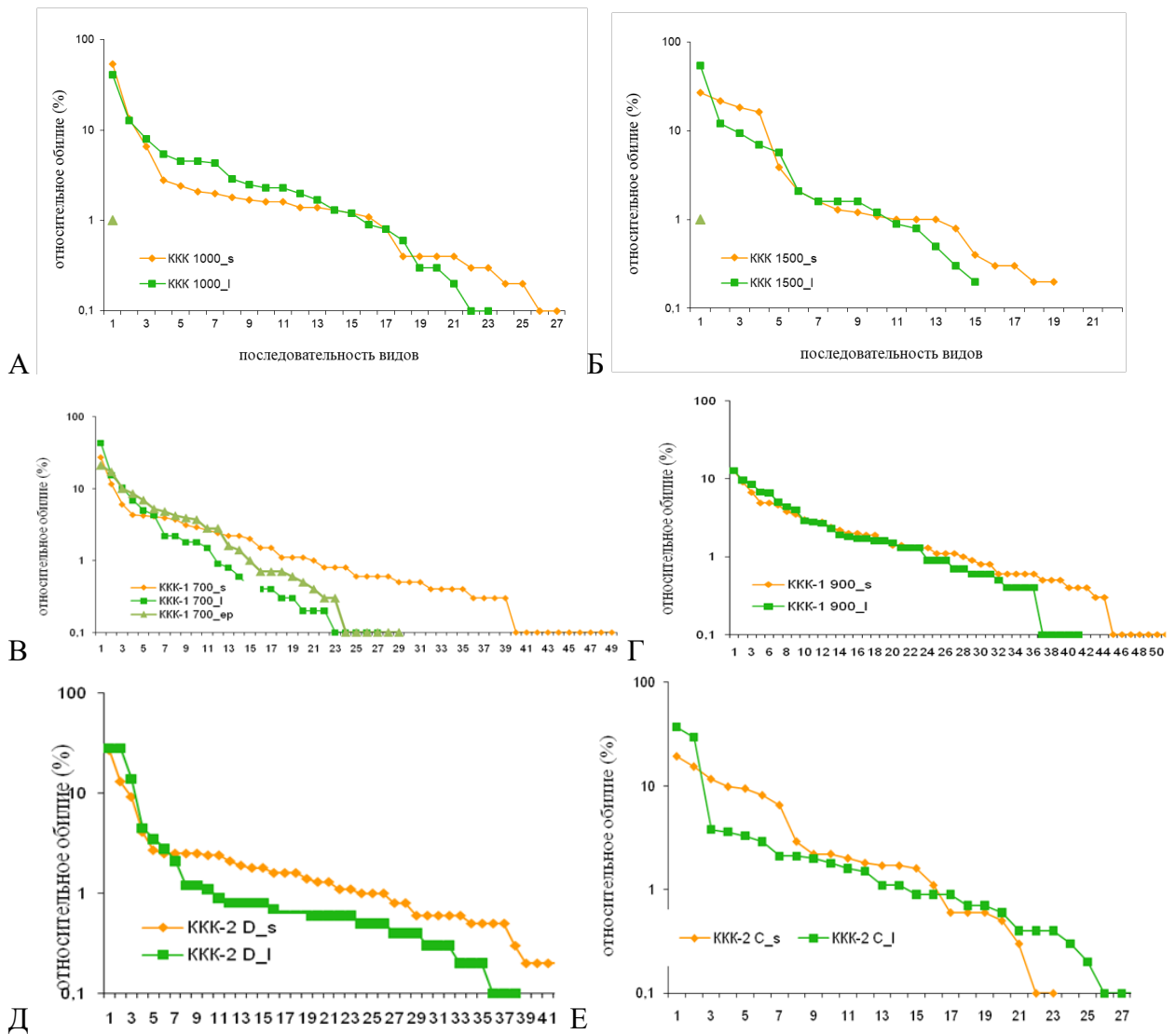


Рисунок 54. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы, листового опада и «воздушной почвы» в национальном парке Конкакись.

А – участок леса ККК-1000, Б –участок леса ККК-1500, В –участок леса ККК1-700, Г-участок леса ККК1-900, Д-участок леса ККК2-Д, Е-участок леса ККК2-С.

Виды-доминанты, характерные для исследованных субстратов всех участков леса значительно отличались. В почве участка ККК-1000 доминировали (частота встречаемости 60% и выше) следующие 11 видов: *Acremonium fusidioides*, *Aspergillus flavipes*, *Clonostachys byssicola*, *Cunninghamella elegans*, *Mariannaea elegans*, *Penicillium daleae*, *Pochonia chlamydosporia* var. *chlamydosporia*, *Purpureocillium lilacinum*, *Talaromyces primulinus*, *Trichoderma reesei*, стерильный черный. На листовом опаде, собранном с почвы этого местообитания, в группу доминирующих входит 5 видов: *Acremonium fusidioides*, *Acremonium potronii*, *Fusarium redolens*, *Purpureocillium lilacinum*, стерильный черный.

В почве участка леса ККК-1500 видов-доминантов меньше почти в 2 раза, 5 видов: *Acremonium polychromum*, *Clonostachys byssicola*, *Paecilomyces divaricatus*, *Penicillium corylophilum*, *Pochonia chlamydosporia* var. *chlamydosporia*. А в группу доминирующих на

опаде входит 7 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Cladosporium oxysporum*, *Fusarium redolens*, *Paecilomyces divaricatus*, *Penicillium corylophilum*, *Pestalotiopsis* sp., *Trichoderma harzianum*.

На участке леса ККК1-700 В почве доминировали 9 видов: *Acremonium rutilum*, *Aspergillus aculeatus*, *Beauveria bassiana*, *Fusarium solani*, *Metarhizium marquandii*, *Penicillium herquei*, *Penicillium miczynskii*, *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma harzianum*. На листовом опаде этой территории сформировалась лишь частично перекрывающаяся по доминантам группировка видов (11 видов): *Arthrimum phaeospermum*, *Aspergillus aculeatus*, *Beltraniopsis asperisetifer*, *Cladosporium oxysporum*, *Clonostachys rogersoniana*, *Idriella variabilis*, *Metarhizium marquandii*, *Pestalotiopsis* sp., *Pestalozziella* sp., *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma harzianum*. Также был проанализирован видовой состав «воздушной почвы» из корзинок эпифитов, там доминировали 12 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus phoenicis*, *Aureobasidium melanogenum*, *Bionectria byssicola*, *Fusarium solani*, *Humicola fuscoatra*, *Metarhizium carneum*, *Metarhizium marquandii*, *Pestalotiopsis* sp., *Purpureocillium lilacinum*, *Tolyposcladium album*, *Trichoderma harzianum*. Эти виды лишь частично совпадают с почвой и опадом участка ККК1-700.

Видовой состав микромицетов участка леса ККК1-900 имеет свои характерные особенности. В почве было достаточно много доминантов, это 10 видов: *Albifimbria verrucaria*, *Eupenicillium* cf. *lidosum*, *Eupenicillium* sp., *Penicillium brevicompactum*, *Penicillium daleae*, *Penicillium expansum*, *Penicillium ochrochloron*, *Purpureocillium lilacinum*, *Talaromyces* cf. *solicola*, *Tolyposcladium album*. На листовом опаде, собранном с почвы ККК1-900, сформировалась другая группировка видов-доминантов (11 видов): *Albifimbria verrucaria*, *Aspergillus flavipes*, *Bionectria rossmaniae*, *Cladosporium oxysporum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Eupenicillium* cf. *lidosum*, *Gliocladiopsis tenuis*, *Penicillium brevicompactum*, *Penicillium expansum*, *Penicillium sclerotiorum*, *Pestalotiopsis* sp.

В почве ККК2-Д доминантами являются следующие 9 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Chaetomium globosum*, *Fusarium redolens*, *Mariannaea elegans* var. *punicea*, *Penicillium daleae*, *Purpureocillium lilacinum*, *Talaromyces dendriticus*, *Talaromyces verruculosus*, *Trichoderma harzianum*. Это типичные почвенные грибы и деструкторы опада. На листовом опаде в группу доминирующих входят всего 4 вида, что существенно меньше, чем в остальных изученных территориях национального парка Конкакинь: *Aureobasidium pullulans*, *Bionectria pseudochroleuca*, *Cladosporium oxysporum*, *Pestalotiopsis* sp. Все эти виды связаны с растениями и не являются типично почвенными, это говорит о том, что процессы деструкции опада микромицетами в этом местообитании только начинаются.

На участке ККК2-С в почве доминировали 7 видов: *Bionectria byssicola*, *Metarhizium carneum*, *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium daleae*, *Penicillium miczynskii*, *Tolyposcladium*

album, *Trichoderma hamatum*. На листовом опаде этого местообитания в группу доминирующих вошли только 4 вида: *Cladosporium oxysporum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Mucor hiemalis*, *Trichoderma hamatum*. Как и на других участках леса, большую часть видов представляют как фитопатогены, так и сапротрофы на растениях, однако почвенных видов среди доминантов не отмечено (как и на участке ККК2-Д). В «воздушной почве» из-под эпифитов доминировали 3 вида: *Bionectria pseudochroleuca*, и вездесущие *Purpureocillium lilacinum*, *Trichoderma harzianum*.

Ординация данных, проведенная для сравнения комплексов микромицетов, полученных при анализе индивидуальных образцов всех исследованных участков (рис. 55), показывает, что в разных местообитаниях и субстратах складываются определенные, частично обособленные их группы.

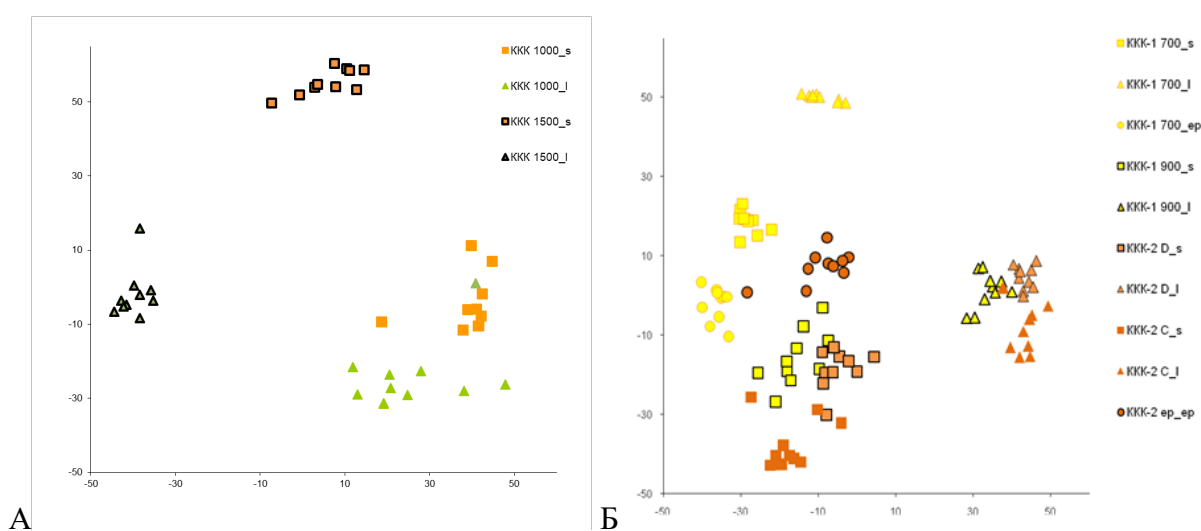


Рисунок 55. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных с различных участков леса в национальном парке Конкакинь с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов. А-сравнение участков леса ККК-1000 и ККК-1500 (в результате работы на этой территории за 2016 год), Б-сравнение остальных участков национального парка Конкакинь(в результате работы на этой территории за 2017 год), s – верхний горизонт почвы; l – опад.

На рисунке 55А, иллюстрирующем степень сходства видового состава микромицетов почвы и опада на площадках ККК-1000 и ККК-1500, видно, что эти местообитания четко различаются. Интересно отметить, что в довольно сухом лесу на хребте (ККК-1500) микроскопические грибы почвы и опада расходятся очень сильно, в то время как во влажном лесу в долине ручья (ККК-1000) они частично перекрываются, почвенные виды заселяют опад.

На рисунке 55Б, иллюстрирующем исследования, проведенные в следующем году, видно, что для формирования комплекса микромицетов, в данной ситуации, оказался важнее тип субстрата (они ближе в одинаковых субстратах, чем в одних местообитаниях). Исключение составляет полидоминантный лес на склоне (ККК1-700), отличающийся весьма своеобразной хорошо дренированной почве, в котором формируются группы микромицетов не сходные ни с какими другими исследованными локалитетами. Отметим, что «воздушная почва» из-под эпифитов по составу грибов ближе к почве, чем к опад. В данном варианте ординации первая ось отражает 20% варьирования и разделяет образцы по типу субстрата: почва — опад. Вторая ось описывает 13% варьирования и отделяет опад леса на склоне на дренированной почве (ККК-1 700_1) от остальных образцов, а также дифференцирует почвенные образцы по исследованным местообитаниям.

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство (степень изученности видового состава, выявляемого посевом из почвенных разведений) микромицетов в шести участках национального парка Конкакинъ была проведена в программе EstimateS 8.0 (Colwell, 2006). Эти показатели, в зависимости от местообитания, колеблются в диапазоне 60% – 93%, что говорит о неоднородности распределения видов микромицетов. Только для площадок ККК1-900 и ККК2-С были получены высокие оценки: 84% – 93%.

Анализируя особенности комплексов видов территории национального парка Конкакинъ, интересно отметить присутствие с высокой численностью разнообразных энтомопатогенных видов в большинстве точек (*Beauveria bassiana*, *Metarhizium carneum*, *Metarhizium marquandii*, *Purpureocillium lilacinum*, *Tolypocladium album* и другие). Интерес представляет также *Albifimbria verrucaria* (найдена на ККК1-900), этот вид является активным деструктором растительных тканей и потенциальным продуцентом биологически активных веществ. Большая часть остальных видов – типичные сапротрофы почвы и связанных с ней субстратов. Отличительной чертой участка ККК2-Д является высокая частота встречаемости очень активного деструктора растительных материалов и продуцента биологически активных веществ – *Aspergillus aculeatus*, устойчивого к аридным условиям. А также высокое разнообразие фитопатогенных видов, впрочем, как и для других территорий национального парка Конкакинъ. Среди выявленных на участке леса ККК1-900 присутствует 4 потенциально фитопатогенных вида: *Bionectria rossmaniae*, *Cladosporium oxysporum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Pestalotiopsis* sp., а также обращает на себя внимание отсутствие в группе доминирующих видов рода *Trichoderma*, что не очень типично для лесных почв, однако для участка леса ККК2-С, наоборот, отмечена высокая частота встречаемости видов этого рода на всех субстратах.

3.1.7 Почвенные микроскопические грибы природного заповедника

Контярнг

В природном заповеднике Контярнг были исследованы четыре участка леса в 2016 и 2018 годах, эти территории находятся примерно на одинаковых высотах относительно уровня моря на базальтовой плите, но отличаются преобладающими породами деревьев, особенностями рельефа и увлажнения. Первый участок (КТР Ли) представлен широколиственным полидоминантным высокоствольным тропическим лесом с преобладанием деревьев из семейств Lauraceae (*Litsia*), Burseraceae (*Canarium*), Myrtaceae (*Syzygium*), Hamamelidaceae (*Simingtonia*), расположенном на постоянно влажном пологом склоне. Второй участок (КТР Дк) смешанного тропического леса с преобладанием деревьев из семейства Podocarpaceae (*Dacrydium elatum*, *Dacrycarpus imbricatus*) расположен на хорошо дренированном возвышении. Третий участок (КТР Д) высокоствольного тропического леса отличался преобладанием деревьев из семейств Dipterocarpaceae (*Dipterocarpus kerrii*), располагался на краю плато. Четвертый участок (КТР Дк2) смешанного тропического леса с преобладанием деревьев из семейства Podocarpaceae (*Dacrydium elatum*) имел среднесложную вертикальную структуру и был расположен на переувлажненных короткопрофильных почвах.

Всего в природном заповеднике Контярнг из почвы, опада и субстрата из корзинок эпифитных папоротников («воздушная почва») выявлено 113 видов, относящихся к 45 родам и 23 неспорносящие формы культивируемых микроскопических грибов (прил. 1). Показатели численности и разнообразия видов представлены в таблице 15.

Таблица 15. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Природный заповедник Контярнг

	КТР-Ли		КТР-Дк		КТР-Д			КТР-Дк2	
	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	(ep)	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10	10	10	10	10	10
NK	1057	1966	2001	2304	998	2878	1924	968	1931
KOE	152 ± 1,1	354 ± 1,6	297 ± 1,1	332 ± 1,2	113 ± 1,8	416 ± 1,5	324 ± 6,1	105 ± 2,7	360 ± 3,2
S	24	18	34	15	52	38	42	31	33
NS	9 (8- 11)	10 (9- 13)	14 (11- 17)	10 (9- 12)	16 (12- 19)	13 (11- 16)	13 (11- 20)	9 (4- 15)	14 (8- 18)
1/D	9,58	9,50	5,43	7,47	6,39	5,01	5,36	1,80	1,99
H	2,63	2,51	2,40	2,22	2,38	2,22	2,52	1,18	1,38
E _H	0,83	0,87	0,68	0,82	0,60	0,61	0,67	0,34	0,39

Здесь и далее, условные обозначения как в таблице 6:

Численность КОЕ культивируемых микромицетов на изученных участках леса колебалась в пределах от 105 до 416 тыс./г. В почве всех местообитаний она была заметно ниже, чем на опаде и в воздушной почве.

Выявленное видовое богатство, напротив было выше в почве, за исключением второго дакрикарпусового участка (КТР-Дк2), где оно было несколько ниже, чем в хвойном и веточном опаде. В целом, оно колебалось в широких пределах от 15 до 52 видов. Наименьшим было в опаде первого дакрикарпусового участка (КТР-Дк), а наибольшим в почве диптерокарпового (КТР-Д)

Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона было достаточно высоким на большинстве участков (H от 2,22 до 2,63 и 1/D от 5,05 до 9,58), за исключением второго дакридиумного участка, где оно было крайне низким: не превышало 1,4 по Шеннону и 2 по Симпсону. На большинстве участков видовое разнообразие и выровненность видовых обилий несколько выше в почве, чем в листовом опаде.

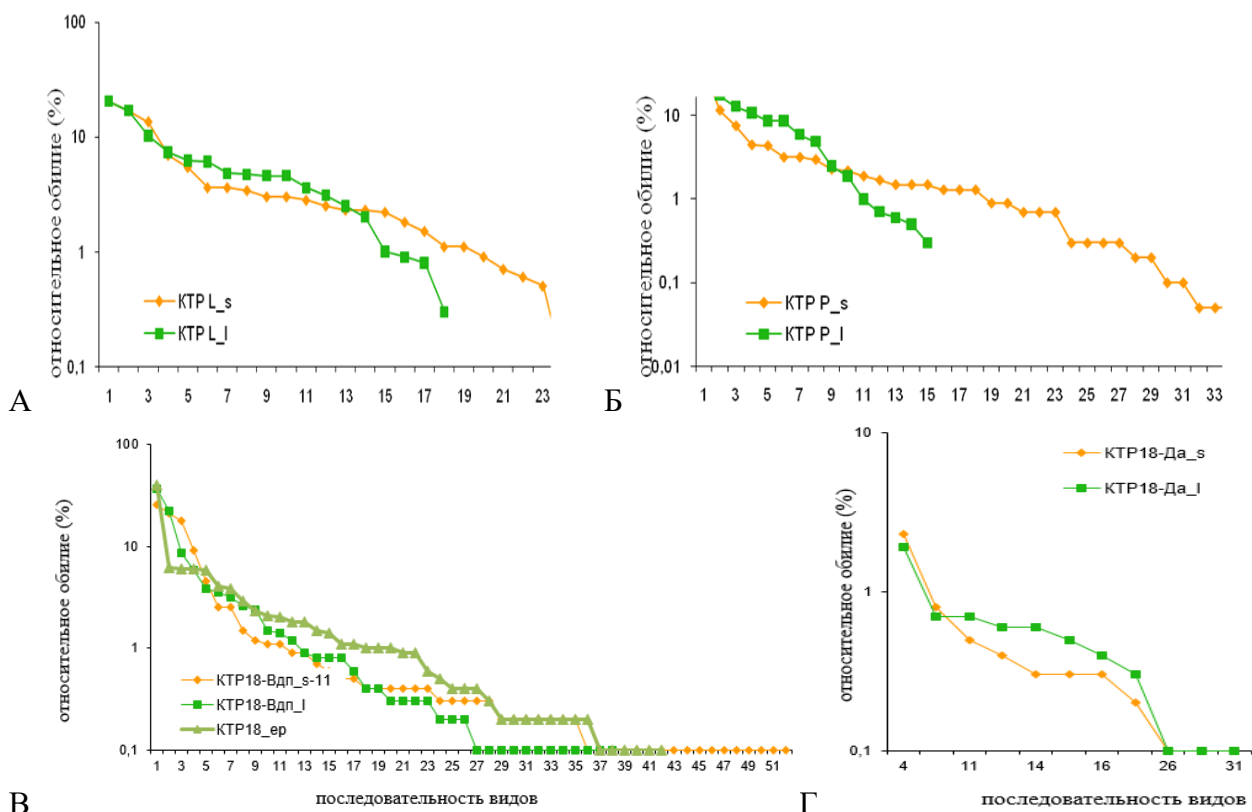


Рисунок 56. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы, листового опада и «воздушной почвы» в природном заповеднике Контяранг.

А – КТР-Ли, Б – КТР-Дк, В – КТР-Д (КТР18-Вдп), Г – КТР-Дк2 (КТР18-Да).

На рисунке 56 представлено ранговое распределение видов микроскопических грибов по относительному обилию в почве и опаде четырех участков леса природного

заповедника Контяранг. На графиках видно, что на всех четырех участках больше всего видов выявлено в почве, выше там и выровненность. Результаты для участков КТР-Ли, КТР_Дк и КТР-Д (рис. 56А, Б, В) демонстрируют тип распределения видовых обилий, который близок к модели «разломанного стержня», теоретически, такая ситуация соответствует стабильности при более-менее равномерном распределении ресурсов между видами. А график, демонстрирующий эти показатели для участка леса КТР-Дк2 (рис. 56Г), несколько отличается. Кривые довольно близки между собой, а тип распределения культивируемых микроскопических грибов близок в таком случае к модели лог-нормального распределения, что соответствует ситуации однородной ниши и конкуренции за субстрат (Мегарран, 1992).

Виды-доминанты (частота встречаемости 60% и выше), характерные для исследованных субстратов всех четырех участков леса, значительно отличались. В почве участка КТР-Ли доминировали следующие 5 видов: *Metarhizium carneum*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium herquei*, *Penicillium ochrochloron*, *Trichoderma asperellum*. В группу доминирующих на листовом опаде входит 8 видов: *Clonostachys byssicola*, *Clonostachys rogersoniana*, *Fusarium solani*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium herquei*, *Penicillium miczynskii* и *Penicillium ochrochloron*.

В почве участка леса КТР-Дк доминировали следующие 8 видов: *Aspergillus cervinus*, *Clonostachys rogersoniana*, *Metarhizium anisopliae*, *Metarhizium carneum*, *Penicillium camemberti*, *Penicillium janczewskii*, *Penicillium ochrochloron*, *Trichoderma hamatum*, *Trichosporiella cerebriformis*. На листовом опаде, собранном с почвы этого участка леса, в группу доминирующих входит 9 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Chloridium virescens*, *Cladosporium oxysporum*, *Clonostachys chlorine*, *Metarhizium carneum*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium ochrochloron*, *Pestalotiopsis sp.*, *Phoma sp.*, *Trichoderma hamatum*.

Участок леса КТР-Д имел свои характерные особенности видового состава. В почве доминировали следующие 6 видов: *Penicillium chrysogenum*, *Penicillium ochrochloron*, *Penicillium sclerotiorum*, *Penicillium vinaceum*, *Penicillium lapidosum*, *Trichoderma harzianum*, неспороносящий светлоокрашенный и неспороносящий темноокрашенный мицелий. Все это типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама. Частыми видами в этом местообитании (частота встречаемости от 30% до 60%) были: *Aspergillus cervinus*, *Heterocephalum aurantiacum*, *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium commune*, *Penicillium corylophilum*, *Talaromyces ruber*, *Tolyposcladium microsporium*, *Trichoderma asperellum*, *Volutella ciliata*. На листовом опаде, собранном с почвы участка КТР-Д, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 5 видов: *Bionectria byssicola*, *Nodulisporium sp.*, *Penicillium ochrochloron*, *Pestalotiopsis sp.*,

Trichoderma asperellum, неспороносящий темноокрашенный мицелий. В субстрате из корзинок эпифитов (воздушной почве) доминировали 6 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Penicillium chrysogenum*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium herquei*, *Pestalotiopsis sp.*, *Trichoderma harzianum*.

На участке низкоствольного леса с *Dacrydium elatum* (КТР-Дк2) в природном заповеднике Контяранг были выявлены следующие особенности видового состава. В почве доминировали следующие 6 видов: *Fusarium stilboides*, *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium decumbens*, *Penicillium ochrochloron*, *Pestalotiopsis sp.*, *Trichoderma harzianum*. Частыми видами были: *Aspergillus tubingensis*, *Mariannaea camptospora*, *Penicillium daleae*, *Penicillium dierckxii*, *Xenoacremonium*, стерильный ксилариевый, неспороносящий темноокрашенный мицелий. На листовом опаде, собранном с почвы этого участка леса, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 7 видов: *Aspergillus tubingensis*, *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium decumbens*, *Pestalotiopsis sp.*, *Trichoderma harzianum*, *Xenoacremonium sp.*, стерильный ксилариевый. Частыми видами были также связанные с растительными субстратами: *Chloridium chloroconium*, *Colletotrichum acutatum*, *Colletotrichum sp.*, *Fusarium stilboides*, *Nodulisporium sp.*, *Penicillium dierckxii*, *Penicillium discolor*, *Penicillium fusisporum*, *Penicillium solitum*, *Rhizoctonia sp.*, *Umbelopsis isabellina*, неспороносящий светлоокрашенный и неспороносящий темноокрашенный мицелий.

Для сравнения и оценки гетерогенности комплексов видов культивируемых микромицетов, выделенных из каждого отдельного образца в природном заповеднике Контяранг была проведена ординация, график которой построен с учетом относительного обилия (представленности) видов методом главных компонент (Principal Coordinate Analysis) в программе PCO3 (Anderson, 2003). Обработка данных, полученных при анализе индивидуальных образцов участков КТР-Ли, КТР-Дк, (рис. 57А), показывает, что комплексы микромицетов отдельных образцов почвы и опада ложатся в обособленные группы, что объясняется относительной однородностью и сходством условий, в которых развиваются микроскопические грибы в этих субстратах. Отсутствие перекрытия можно объяснить временем сбора материала (конец засушливого сезона), в связи с чем почвенные виды не переходят на растительный опад из-за низкой влажности. Образцы листового и особенно хвойного (дакрикарпусового) опада располагаются более компактно по сравнению с почвенными.

При сравнении комплексов видов двух последних участков, исследованных в 2018 году, КТР-Д и КТР-Дк2 (рис. 57Б), видно, что они сильно отличаются между собой. Дакридикарпусовый участок (КТР-Дк2) обособлен и комплексы микромицетов из всех

образцов лежат очень компактно, состав грибов почвы и опада сильно перекрывается, это может быть связано с более влажными условиями в этом месте и, соответственно, более быстрыми процессами освоения субстрата почвенными видами. Опад находится на продвинутых стадиях разложения и уже довольно сильно заселен почвенными видами. Для диптерокарпового участка (КТР-Д), расположенного на хорошо дренированном месте, показано четкое обособления комплекса микромицетов почвы от такового в опаде, а также и от воздушной почвы.

Интересно отметить особенно компактное расположение точек хвойного опада на обоих дакрикарпусовых участках, это говорит об однородности образцов по видовому составу микромицетов и своеобразии комплекса, приспособленного к данному субстрату.

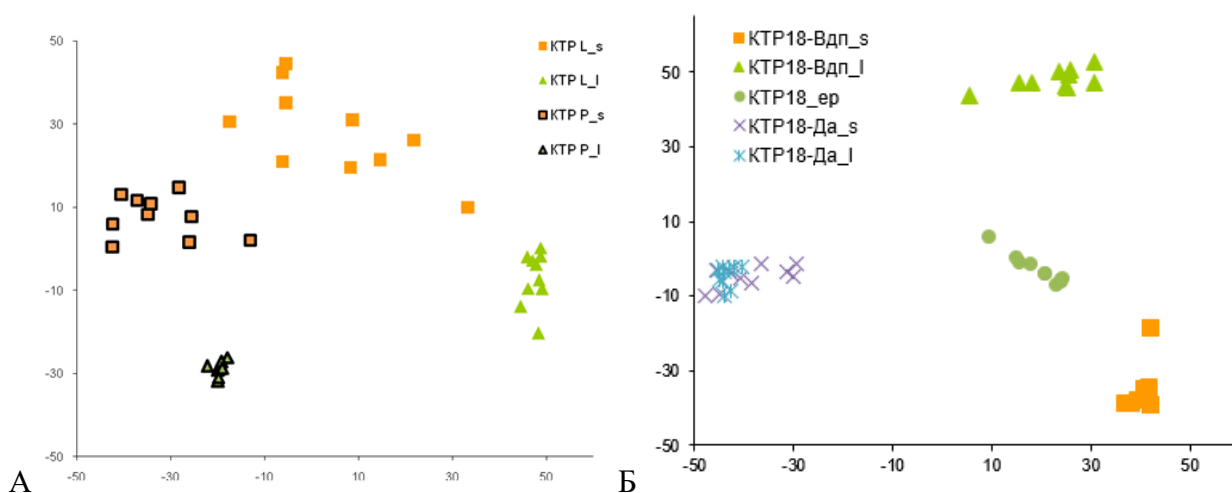


Рисунок 57. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных с четырех участков леса в природном заповеднике Контяранг с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов. А-сравнение участков леса КТР-Ли (КТР L) и КТР-Дк (КТР-P), Б-сравнение двух участков леса КТР-Д (КТР18-Вдп) и КТР-Дк2 (КТР18-Да), s – верхний горизонт почвы; l – опад, ep-субстрат из корзинок эпифитов.

Сравнение списков видов культивируемых микроскопических грибов исследованных субстратов на четырех участках низкогорного тропического леса показывает, что все местообитания и каждый субстрат отличаются довольно высоким своеобразием. Что касается особенностей видового состава, то большая часть доминирующих видов – типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама. На первых позициях здесь виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях стоят типично почвенные микромицеты. Частыми были также виды, связанные с

растительными субстратами: *Colletotrichum sp.*, *Penicillium adametzii*, *Penicillium cainii*, *Penicillium chrysogenum*, *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium sclerotiorum*, *Phoma sp.*, *Trichoderma harzianum*, неспороносящий светлоокрашенный и неспороносящий темноокрашенный мицелий. *Fusarium stilboides* – фитопатоген широкого круга растений (отмеченный среди частых видов участка леса КТР-Дк2), вызывает, как правило, корневые и другие виды гнилей. А *Metarhizium carneum* (= *Paecilomyces carneus*) – довольно редкий гриб, отмеченный в наших исследованиях только второй раз, и впервые как массовый (ранее был отмечен в национальном парке Бави, далее, был встречен среди редких в образцах с участков леса в Суаншоне, Конкакине, Пухоате и Сонгтхане). Этот гриб, предположительно, связан с насекомыми и может вызывать их заболевания. Среди видов, связанных с таким специфическим субстратом как «воздушная почва» из корзинок эпифитных папоротников, часто отмечались: *Absidia cylindrospora*, *Cladosporium halotolerans*, *Cunninghamella echinulata*, *Penicillium discolor*, *Penicillium lapidosum*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium vulpinum*, *Talaromyces flavus*, *Talaromyces primulinus*, *Umbelopsis ramanniana*, неспороносящий светлоокрашенный и неспороносящий темноокрашенный мицелий. Особый интерес среди выделенных микромицетов этого субстрата может представлять *Heterocephalum aurantiacum*, сильный деструктор растительных субстратов. Особенностью субстрата из корзинок эпифитов, как и в заповеднике Пухоат, является необыкновенно высокое разнообразие и частота встречаемости мукоровых грибов (Mucoromycota) *Absidia cylindrospora*, *Cunninghamella echinulata*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis ramanniana*. Это отмечается в наших исследованиях микромицетов лесов Вьетнама впервые. Особенностью участка высокоствольного леса с *Dipterocarpus kerrii* (КТР_Д) является высокая выровненность видовых обилий и большое количество доминирующих и частых видов.

3.1.8 Почвенные микроскопические грибы национального парка Пумат

В национальном парке Пумат материал был собран в 2018 году на двух участках леса, расположенных в долине и на хребте. Всего из высевок почвы и опада с почвы выявлено 80 видов относящийся к 30 родам (Прил. 8) и 12 неспороносящих форм культивируемых микроскопических грибов.

Из почвы и листового опада на участке высокоствольного долинного полидоминантного постоянно влажного леса (ПМ-Дол) выявлено 53 вида из 21 рода и 4 неспороносящие формы микроскопических грибов. На участке тропического низкогорного листовенного леса с участием голосеменных на гребне хребта (ПМ-Хр) выявлено 44 вида из 19 родов и 10 неспороносящих форм микроскопических грибов. Долинный лес несколько богаче видами микромицетов чем горный лес. Показатели численности и разнообразия представлены в таблице 16.

Таблица 16. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Национальный парк Пумат (обозначения строк как в таблице 6).

	ПМ-Дол		ПМ-Хр	
	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10
NK	743	1456	980	1659
KOE	135 ± 1.5	289 ± 3.7	161 ± 2.4	296 ± 4.5
S	48	36	44	21
NS	17 (13-23)	15 (11-17)	9 (8-11)	10 (9-13)
1/D	9,73	7,20	16,48	7,84
H	2,90	2,43	3,15	2,40
E _H	0,75	0,68	0,83	0,79

A (s) – верхний горизонт почвы; A₀ (l) – опад.

Количество КОЕ микромицетов участка леса ПМ-Дол было не очень высоким в почве – 135 тыс./г, и несколько больше на листовом опаде 289 тыс./г. Количество видов, обнаруженных в почве этого местообитания 48 (45 видов и 3 неспороносящих формы), было выше, чем в опаде – 36 (33 вида и 3 неспороносящих). Видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было самым высоким почве (2.90 и 9.73) и несколько ниже в опаде с почвы (2.43 и 7.20), что отражается и на графике рангового распределения видовых обилий (рис. 58).

Количество КОЕ микромицетов на участке ПМ-Хр было 161 тыс./г в почве и почти в два раза больше на листовом опаде 269 тыс./г. Количество видов в почве из них в почве отмечено 44 (38 видов и 6 неспороносящих форм), было значительно выше, чем в опаде 21 (17 видов и 4 неспороносящих формы). Видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов этого участка леса, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было также значительно выше в почве, чем опаде с почвы (табл. 16).

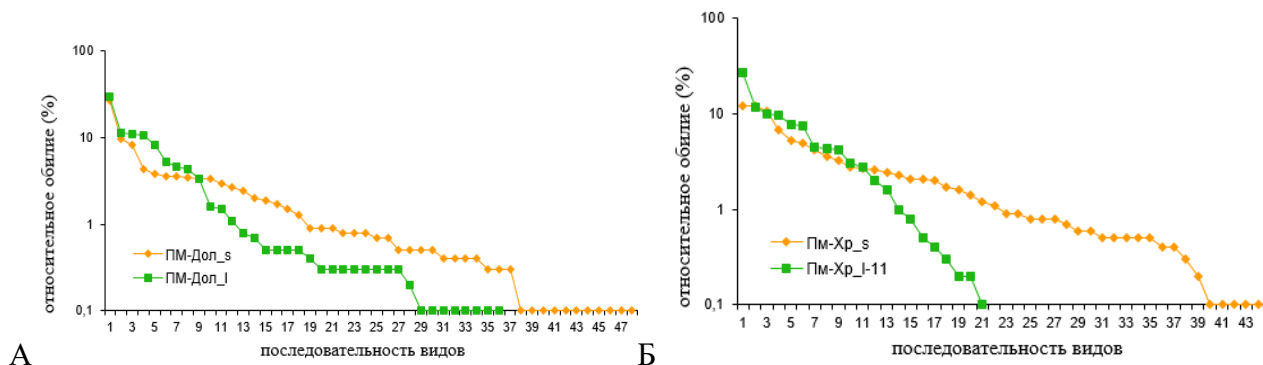


Рисунок 58. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы, листового опада и «воздушной почвы» в национальном парке Пумат. А – ПМ-Дол, Б – ПМ-Хр. s – верхний горизонт почвы; l – опад.

Тип рангового распределения культивируемых микроскопических грибов участка ПМ-Дол (рис. 58А) и почвы ПМ-Хр (рис. 58Б) близок к модели «разломанного стержня», которая, теоретически, соответствует стабильной ситуации при более-менее равномерном распределении ресурсов между видами. При анализе результатов с участка ПМ-Хр (рис. 58Б), видно, что кривые сильно отличаются друг от друга, распределение микромицетов на опаде ближе к лог-нормальному или даже геометрическому ряду, что говорит о более жестких условиях и наличии конкуренции за субстрат а этом микроместообитании (Мегарран, 1992).

Для участка леса ПМ-Дол были получены следующие результаты: в почве доминировали (частота встречаемости 60% и выше) следующие 9 видов: *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus foetidus*, *Aspergillus tubingensis*, *Metarhizium marquandii*, *Mucor circinelloides*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium fusisporum*, *Talaromyces primulinus*, *Umbelopsis ramanniana*, неспороносящий темноокрашенный мицелий. Частыми видами (частота встречаемости от 30% до 60%) были: *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus foetidus*, *Aspergillus tubingensis*, *Metarhizium marquandii*, *Mucor circinelloides*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium fusisporum*, *Talaromyces primulinus*, *Umbelopsis ramanniana*, неспороносящий темноокрашенный мицелий. На листовом опаде, собранном с почвы, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 9 видов: *Aspergillus tamarrii*, *Bionectria byssicola*, *Cladosporium oxysporum*, *Mucor circinelloides*, *Mucor hiemalis*,

Penicillium fusisporum, *Penicillium sclerotiorum*, *Pestalotiopsis* sp., *Purpureocillium lilacinum*, неспороносящий темноокрашенный мицелий. Присутствуют виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, а также типично почвенные виды. Частыми были виды, связанные с растительными субстратами: *Alternaria alternata*, *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus flavipes*, *Aspergillus flavus*, *Aspergillus tubingensis*, *Penicillium concentricum*, *Penicillium expansum*, *Penicillium montanense*.

Для участка леса ПМ-Хр: в почве доминировали следующие 7 видов: *Aspergillus sydowii*, *Penicillium herquei*, *Penicillium janthinellum*, *Penicillium sclerotiorum*, *Pestalotiopsis* sp., *Umbelopsis vinacea*, дрожжевой бесцветный гриб. Все это типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама, кроме мукорового гриба *Umbelopsis vinacea*, более обычного в почвах лесов умеренной зоны. *Pestalotiopsis* sp. – фитопатоген широкого круга растений, вызывающий, как правило, листовые пятнистости. Частыми видами были: *Aspergillus parvulus*, *Aspergillus versicolor*, *Cosmospora berkeleyana*, *Paecilomyces fulvus*, *Penicillium cavernicola*, *Penicillium glabrum*, *Penicillium griseofulvum*, *Pseudallescheria boydii*, *Talaromyces dendriticus*, *Talaromyces primulinus*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma tomentosum*, *Umbelopsis isabellina*, дрожжевой розовый гриб. На листовом опаде, собранном с почвы, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 6 видов: *Colletotrichum acutatum*, *Paramyrothecium roridum*, *Penicillium daleae*, *Penicillium herquei*, *Pestalotiopsis* sp., стерильный ксилляриевый. На первых позициях здесь виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях стоят типично почвенные виды. Частыми видами были также связанные с растительными субстратами: *Aspergillus sydowii*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Trichoderma harzianum*, *Umbelopsis isabellina*, неспороносящий темноокрашенный мицелий.

Для сравнения и оценки гетерогенности комплексов видов культивируемых микромицетов, выделенных из каждого отдельного образца в национальном парке Пумат была проведена ординация, методом главных компонент. Обработка данных с учетом представленности видов (рис. 59) показала, что комплексы микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов формируют четко обособленные группы.

Комплексы микромицеты почвы и подстилки из образцов с участка долинного высокоствольного полидоминантного леса отличаются меньше, чем почва и подстилка с участка низкогорного высокоствольного лиственного леса с участием голосеменных на склоне хребта (рис. 59В). Это может объясняться разными условиями увлажнения: в низине вода после дождя задерживается и опад медленнее просыхает, тогда как на склоне дождевая

вода стекает и листья просыхают быстрее. В условиях большей влажности микроскопические грибы развиваются быстрее и быстрее идет заселение листового опада почвообитающими видами микромицетов, что ускоряет процессы разложения. Опад в долинном лесу находится на более продвинутых стадиях разложения и в большей степени заселен почвенными видами, чем опад в низкогорном лесу на склоне.

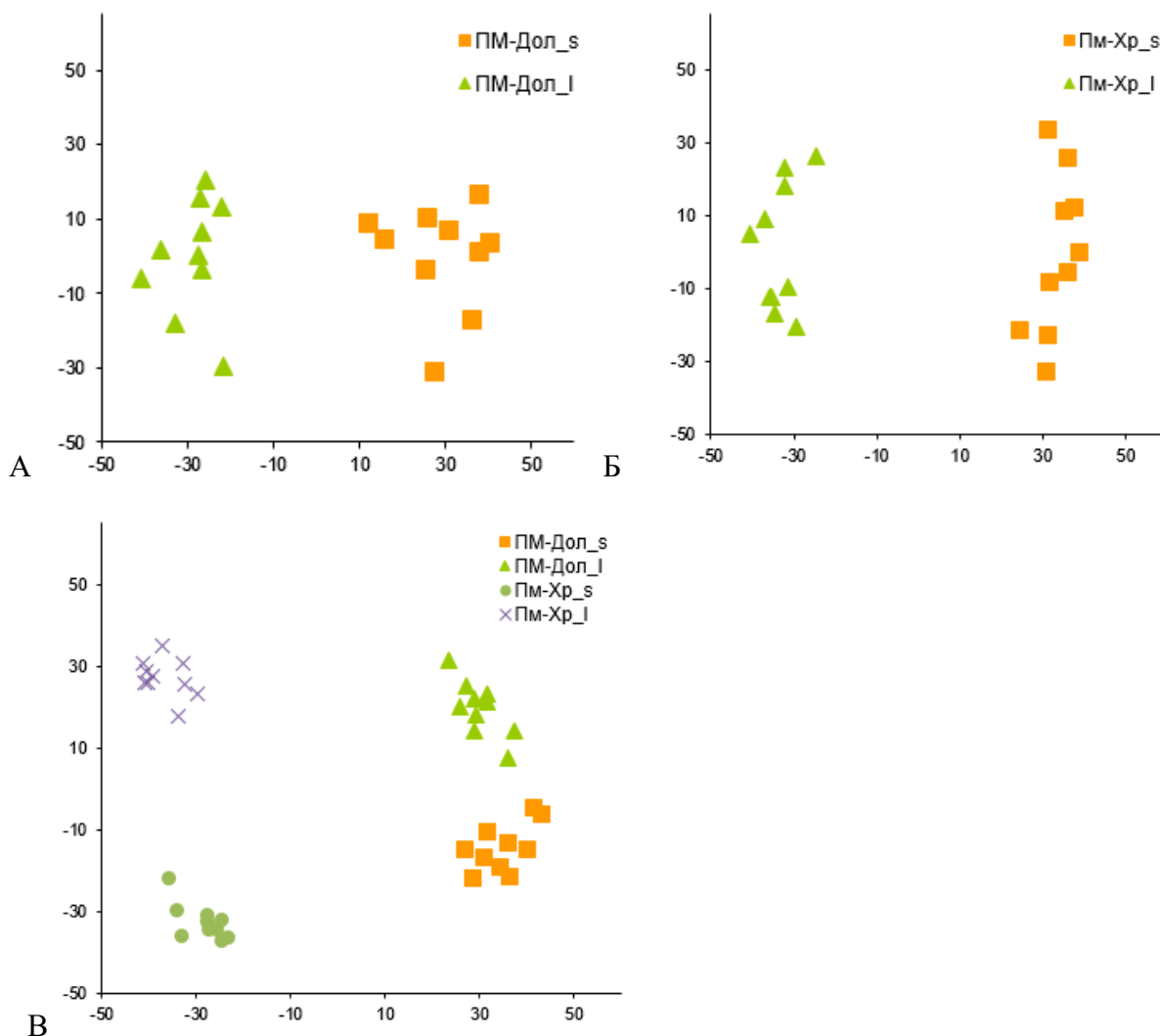


Рисунок 59. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных с двух участков леса в национальном парке Пумат с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов.

А-участок леса ПМ-Дол, Б-участок леса ПМ-Хр, В-сравнение двух участков леса, s – верхний горизонт почвы; l – опад.

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство методом Chao2, позволяет предположить, что на участке ПМ-Дол может присутствовать не менее 68 видов, из которых выявлено только 57 (рис. 60), эта оценка показывает, что видовое богатство микроскопических грибов в этом местообитании в результате исследования выявлено только на 84%. Показатель, рассчитанный методом складного ножа Jack2, дает оценку видового богатства участка ПМ-Дол в 79 видов. Таким образом, с помощью этого показателя получаем, что изученность видового богатства микромицетов составляет только 72%.

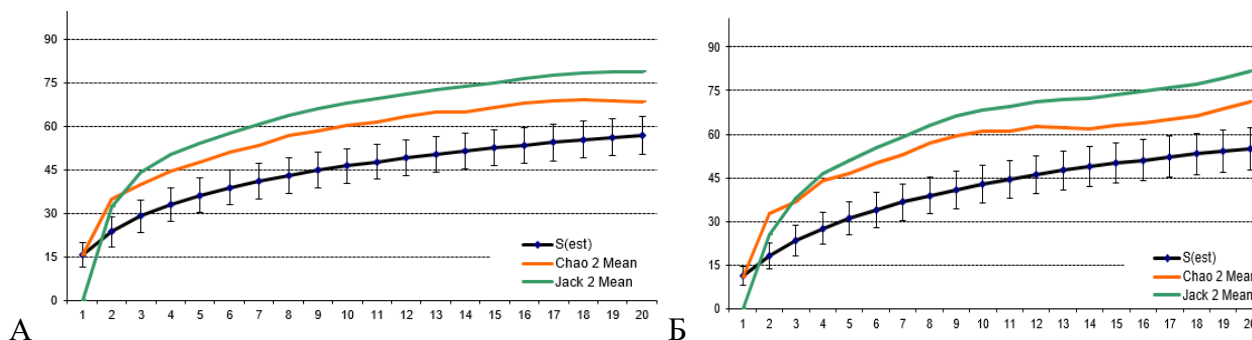


Рисунок 60. Экстраполяция видового богатства комплексов почвообитающих микромицетов, выявленных в почве и листовом опаде с двух участков леса в национальном парке Пумат. Вертикальными линиями обозначен 95%-доверительный интервал. Обозначения: А-участок леса ПМ-Дол, Б-участок леса ПМ-Хр, S(est) – число выявленных видов; Chao2 – оценки видового богатства алгоритмом Чао второго уровня; Jack2 – оценки видового богатства алгоритмом «складного ножа» второго уровня.

Для участка леса ПМ-Хр расчет этих показателей (рис. 60А), оценивающих полное видовое богатство методом Chao2, позволяет предположить, что в изученном местообитании может присутствовать не менее 71 вида, из которых выявлено чуть больше половины (55 видов), видовое богатство микроскопических грибов в этом местообитании в результате исследования выявлено только на 77%. Показатель, рассчитанный методом складного ножа Jack2, дает оценку видового богатства в 82 вида, что составляет 67% выявленного видового богатства микромицетов участка ПМ-Хр.

Эти данные говорят об очень высокой неоднородности распределения видов микромицетов в этом местообитании, и о том, что изучение этого места весьма перспективно и при дальнейшем исследовании должно быть выявлено много не обнаруженных ранее видов микроскопических культивируемых грибов.

Комплексы видов почвенных микромицетов типичных лесных местообитаний в национальном парке Пумат находящихся на разных высотах и условиях рельефа отличаются высоким своеобразием и имеют 17 общих видов (рис. 61) состав списков микромицетов двух участков леса пересекается менее чем на треть. Долинный лес несколько богаче видами микромицетов чем горный лес.

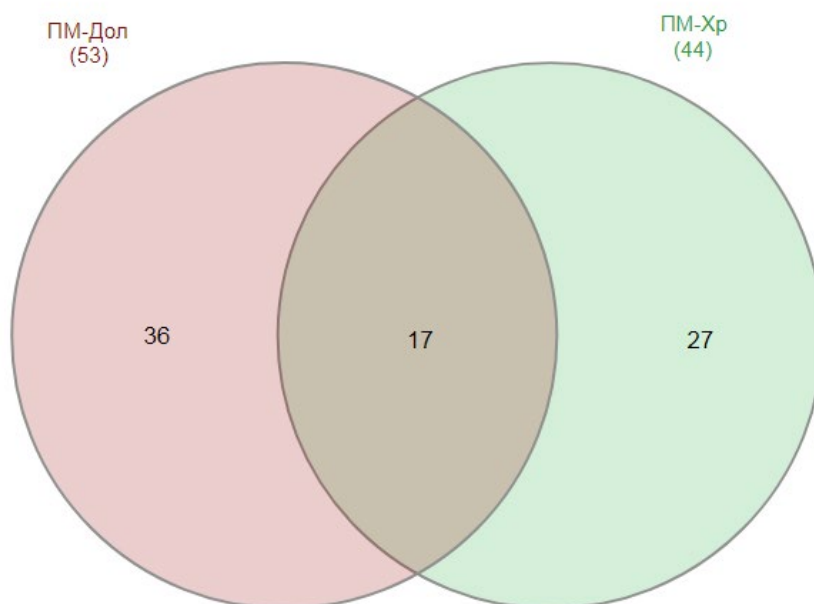


Рисунок 61. Диаграмма Венна, отображающая сходство комплексов видов культивируемых микроскопических грибов исследованных местообитаний в национальном парке Пумат.

На обоих участках обнаружены как характерные виды, выявляемые довольно часто в разных местообитаниях, так и редкие виды. Первый участок ПМ-Дол, расположенный ниже, отличается большим видовым богатством, его характеризуют виды *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus tubingensis*, *Bionectria byssicola*, *Mucor circinelloides*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium fusisporum*. Особенностью участка ПМ-Дол в национальном парке Пумат можно считать присутствие в большом количестве мукоровых грибов (Mucoromycota) *Mortierella alpine*, *Mucor circinelloides*, *Mucor hiemalis*, *Umbelopsis isabelline* и *Umbelopsis ramanniana*, что отмечается в наших исследованиях микромицетов лесов Вьетнама впервые. Для второго участка, расположенного выше ПМ-Хр характерны *Paramyrothecium roridum*, *Penicillium herquei*, *Pestalotiopsis* sp.

3.1.9 Почвенные микроскопические грибы природного заповедника Пухоат

В природном заповеднике Пухоат было исследовано два участка леса, первый из них (ПХ-Т) – долинный широколиственный полидоминантный высокоствольный лес с преобладанием деревьев *Terminalia* sp. (Combretaceae) и *Aglaia gigantea* (Meliaceae). На втором участке (ПХ-К) на крутом склоне хребта расположен тропический горный высокоствольный лес с преобладанием деревьев *Cunninghamia lanceolata* (Cupressaceae).

Всего в природном заповеднике Пухоат из высевов разных типов субстрата с двух участков леса выявлено 92 вида, относящихся к 45 родам и 11 неспороносящих форм культивируемых микроскопических грибов (Прил. 8).

В почве и листовом опаде участка ПХ-Т выявлено 60 видов и 8 неспороносящих форм микроскопических грибов, их них в почве отмечено 38 (31 вид и 7 неспороносящих форм), в опаде – 29 (24 вида и 5 неспороносящих), в субстрате из корзинок эпифитов – 32 (30 видов и 2 неспороносящих). Показатели численности и разнообразия представлены в таблице 17. Из почвы и листового опада участка леса ПХ-К было выделено 56 видов и 6 неспороносящих форм микроскопических грибов, из них в почве отмечено 49 (44 вида и 5 неспороносящих форм), в опаде – 34 (31 вид и 3 неспороносящих формы).

Таблица 17. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Национальный парк Пухоат (обозначения строк как в таблице 6).

	ПХ-Т			ПХ-К	
	A (s)	A ₀ (l)	(ep)	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10	10
NK	617	724	818	730	740
КОЕ	190 ± 2.4	306 ± 3.3	2280 ± 2.4	238 ± 3.1	418 ± 3.4
S	38	29	32	49	34
NS	10 (7-14)	9 (7-15)	15 (12-18)	13 (10-19)	12 (7-16)
1/D	5.95	5.30	11.92	9.98	8.90
H	2.49	2.19	2.91	2.75	2.61
E _H	0.68	0.65	0.83	0.71	0.74

A (s) – верхний горизонт почвы; A₀ (l) – опад; ep – субстрат из корзинок эпифитов.

Количество КОЕ микромицетов участка ПХ-Т в почве было не очень высоким 190 тыс./г, и значительно больше на листовом опаде 306 тыс./г., и почти на порядок выше в субстрате из корзинок эпифитов – 2280 тыс./г. Количество КОЕ микромицетов участка ПХ-

К было довольно высоким в почве – 238 тыс./г, и почти вдвое больше на листовом опаде 418 тыс./г.

Видовое разнообразие культивируемых микроскопических грибов участка леса ПХ-Т, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было самым высоким в субстрате из корзинок эпифитов (2.91 и 11.92), имело промежуточные значения в почве (2.49 и 5.95) и самое низкое в опаде с почвы (2.19 и 5.30). Видовое разнообразие ПХ-К, оцененное с использованием тех же индексов, было несколько выше в почве (2.75; 9.98) и немного ниже в опаде с почвы (2.61, 8.90).

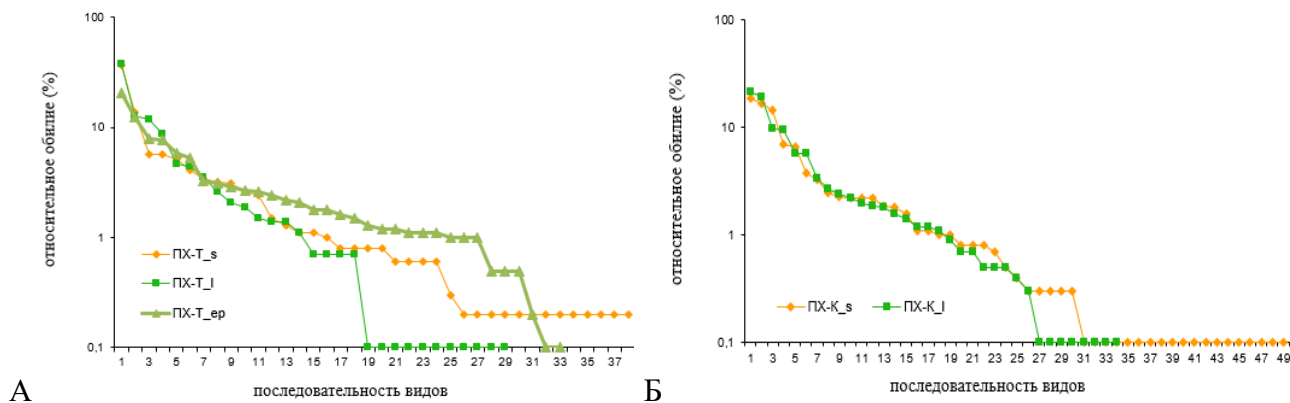


Рисунок 62. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы, листового опада и «воздушной почвы» в заповеднике Пухоат.

А – ПХ-Т, Б – ПХ-К. s – верхний горизонт почвы; l – опад; ep – субстрат из эпифитов.

Тип распределения культивируемых микроскопических грибов участка ПХ-Т (рис. 62А) в субстрате из корзинок эпифитов близок к модели «разломанного стержня». Тип распределения в почве близок к лог-нормальному. Кривые видовых обилий участка леса ПХ-К (рис. 62Б), напротив, очень близки между собой, тип распределения культивируемых микроскопических грибов близок к модели «разломанного стержня», которая, теоретически, соответствует стабильной ситуации при более-менее равномерном распределении ресурсов между видами (Мегарран, 1992).

В почве участка леса ПХ-Т доминировали следующие 4 вида: *Aspergillus sydowii*, *Fusarium solani*, *Penicillium miczynskii* и *Penicillium sclerotiorum*. Все это типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама. *Fusarium solani* – опасный фитопатоген широкого круга видов растений, вызывающий, как правило, корневые гнили, но иногда может питаться как симбиотроф. Частыми видами были: *Alternaria infectoria*, *Aspergillus neoniveus*, *Aspergillus tubingensis*, *Cloridium chloroconium*, *Gonytrichum macrocladum*, *Penicillium nalgiovense*, *Penicillium ochrochloron*, *Pseudallescheria boydii*, *Stachybotrys chartarum* и *Talaromyces loliensis*.

На листовом опаде, собранном с почвы участка ПХ-Т, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 7 видов: *Aspergillus sydowii*, *Chloridium chloroconium*, *Fusarium solani*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium solitum*, *Pestalotiopsis* sp. и стерильный черный. На первых позициях здесь виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях стоят типично почвенные виды. Частыми видами были также связанные с растительными субстратами: *Alternaria infectoria*, *Aspergillus neoniveus*, *Bionectria byssicola*, *Mucor hiemalis*, *Talaromyces loliensis* и *Trichoderma harzianum*.

В субстрате из корзинок эпифитов (воздушной почве) доминировали 11 видов: *Absidia heterospora*, *Aspergillus aculeatus*, *Aspergillus flavus*, *Bionectria byssicola*, *Fusarium solani*, *Penicillium velutinum*, *Pestalotiopsis* sp., *Talaromyces ruber*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma tomentosum* и стерильная культура. Часто отмечались: *Absidia cylindrospora*, *Acremonium murorum*, *Aureobasidium pullulans*, *Cunninghamella echinulata*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium canescens*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium ochrochloron*, *Purpureocillium lilacinum*, *Sarcopodium circinatum*, *Trichoderma atroviride*, *Trichoderma hamatum*.

В почве участка леса ПХ-К доминировали следующие 10 видов: *Gonytrichum macrocladum*, *Penicillium aurantiogriseum*, *Penicillium cavernicola*, *Penicillium discolor*, *Penicillium janczewskii*, *Purpureocillium lilacinum*, *Tolypocladium album*, *Trichoderma harzianum*, *Umbelopsis angularis* и стерильный ксилляриевый. Все это типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама. *Gonytrichum macrocladum* – фитопатоген широкого круга растений, вызывающий, как правило, листовые пятнистости. Частыми видами были: *Lecanicillium* sp., *Metarhizium carneum*, *Microascus melanosporus* и *Umbelopsis isabellina*. Здесь стоит отметить наличие энтомопатогенных видов: *Lecanicillium* sp., *Metarhizium carneum* и *Microascus melanosporus*.

На листовом опаде этого местообитания, собранном с почвы, доминируют 8 видов: *Bionectria byssicola*, *Fusarium solani*, *Microascus melanosporus*, *Penicillium aurantiogriseum*, *Penicillium cavernicola*, *Tolypocladium album*, *Trichoderma harzianum* и *Umbelopsis isabellina*. На первых позициях здесь виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях стоят типично почвенные виды. Частыми видами были также связанные с растительными субстратами: *Aspergillus tubingensis*, *Colletotrichum acutatum*, *Colletotrichum* sp., *Gliocephalotrichum simplex*, *Gonytrichum macrocladum*, *Metarhizium carneum*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium discolor*, *Penicillium janczewskii*, *Umbelopsis angularis*. Среди них также значительна доля потенциальных фитопатогенов.

Для сравнения и оценки гетерогенности комплексов видов культивируемых микромицетов, выделенных из каждого отдельного образца почвы, листового опада и «воздушной почвы» в природном заповеднике Пухоат, была проведена ординация, методом главных компонент. Обработка данных с учетом представленности видов показала, что комплексы микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов участка ПХ-Т формируют четко обособленные группы (рис. 63А). Вдоль первой оси образцы расположились по типу субстрата: «воздушная почва», опад, почва – она описывает 31% варьирования. Вторая ось описывает 21% варьирования и отделяет опад с почвы от почвы и «воздушного опада».

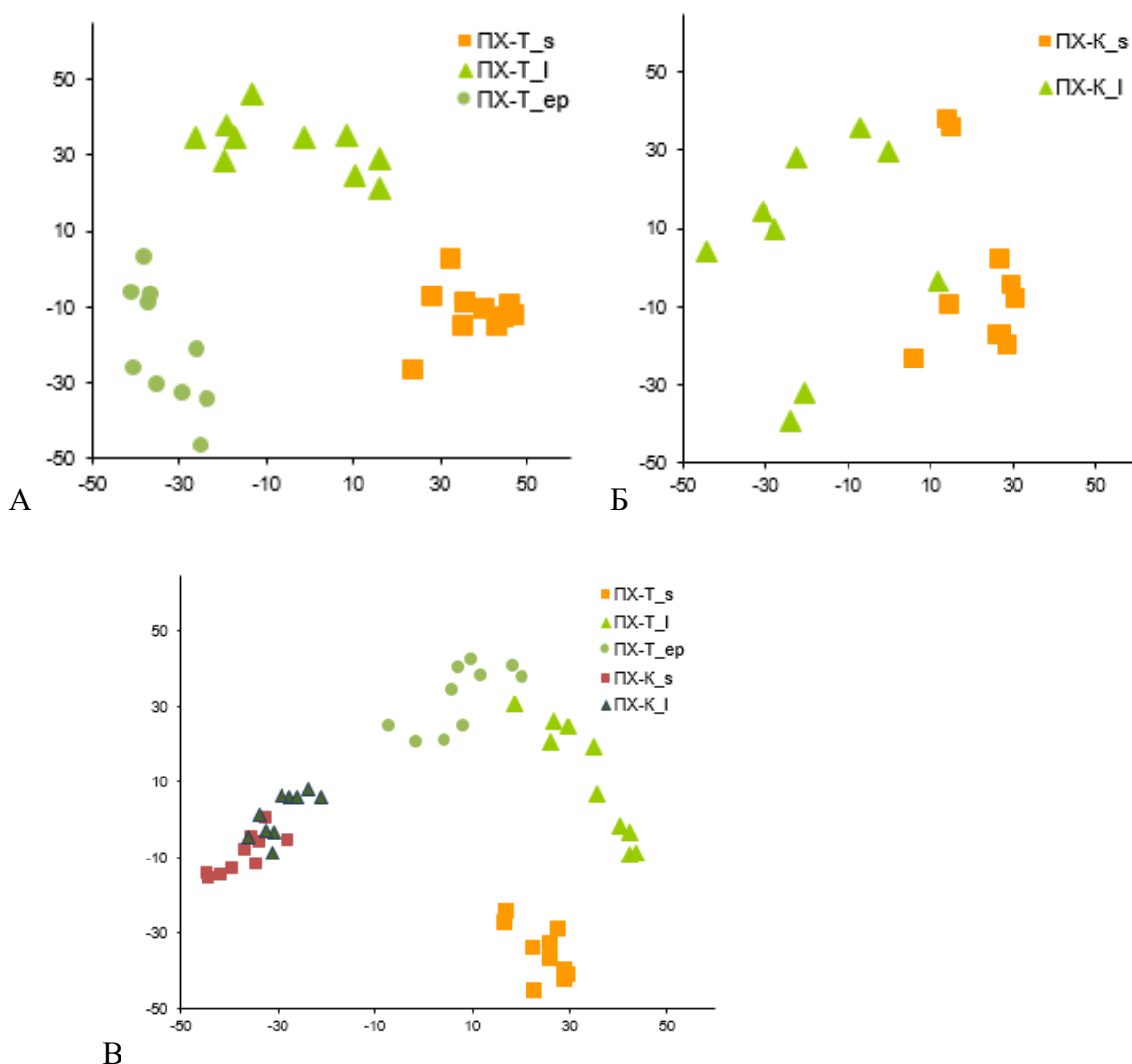


Рисунок 63. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных в природном заповеднике Пухоат с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов.

А-участок леса ПХ-Т, Б-участок леса ПХ-К, В-сравнение двух участков леса, s – верхний горизонт почвы; l – опад, ep – субстрат из эпифитов.

Обработка данных, полученных на участке ПХ-К (рис. 63Б) показала, что комплексы микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов не формируют четко обособленные группы. Вдоль первой оси, описывающей 24% варьирования, образцы несколько расходятся по типу субстрата: опад — почва. Вторая ось описывает 19% варьирования, признак разделения не очевиден, вероятно оказывают влияние индивидуальные отличия образцов.

При анализе данных для обоих участков леса (рис. 63В), ординация демонстрирует четкое разделение образцов на группы по типу местообитания, при этом первая ось отражает 22 % варьирования, а вторая 15 %. Показательно, что микромицеты из образцов с участка горного леса с *Cunninghamia lanceolata* на склоне хребта ПХ-К собраны очень компактно, почва и опад расходятся не полностью. Микромицеты из образцов с участка леса с *Terminalia* sp. в долине реки ПХ-Т менее однородны. Опад и корзинки эпифитов формируют широкую, частично перекрывающуюся с остальными группами, образцы почвы располагаются обособленно, следовательно, комплекс микромицетов почвы долинного леса обладает своеобразием. Интересно отметить обособленность и очень компактное расположение точек хвойного опада, это говорит об однородности образцов по видовому составу почвенных микромицетов и своеобразии комплекса, приспособленного к этому субстрату. Эта же закономерность была отмечена для почвы и опада в лесу из *Podocarpaceae* в заповеднике Контыранг.

Оценка степени изученности видового состава почвообитающих микромицетов, выявляемого посевом из серийных разведений, была проведена в программе EstimateS 8.0 (Colwell, 2006).

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство методом Chao2, позволяет предположить, что на участке ПХ-Т (рис. 64А) может присутствовать не менее 103 видов, из которых выявлено только 68. Соответственно эта оценка показывает, что видовое богатство микроскопических грибов в этом местообитании в результате исследования выявлено только на 66%. Показатель, рассчитанный методом складного ножа Jack2, дает оценку видового богатства ПХ-Т в 106 видов. Таким образом, с помощью этого показателя получаем, что изученность видового богатства микромицетов почвы составляет только 64%.

Расчет показателей (рис. 64Б), оценивающих полное видовое богатство участка леса ПХ-К методом Chao2, позволяет предположить, что в изученном местообитании может присутствовать не менее 117 видов, из которых за однократное исследование выявлено чуть больше половины 62. Соответственно эта оценка показывает, что видовое богатство микроскопических грибов в этом местообитании в результате исследования выявлено

только на 53%. Показатель, рассчитанный методом складного ножа Jack2 для того же участка, дает оценку видового богатства в 113 видов. Таким образом, с помощью этого показателя получаем, что изученность видового богатства микромицетов почвы ПХ-К составляет только 55%.

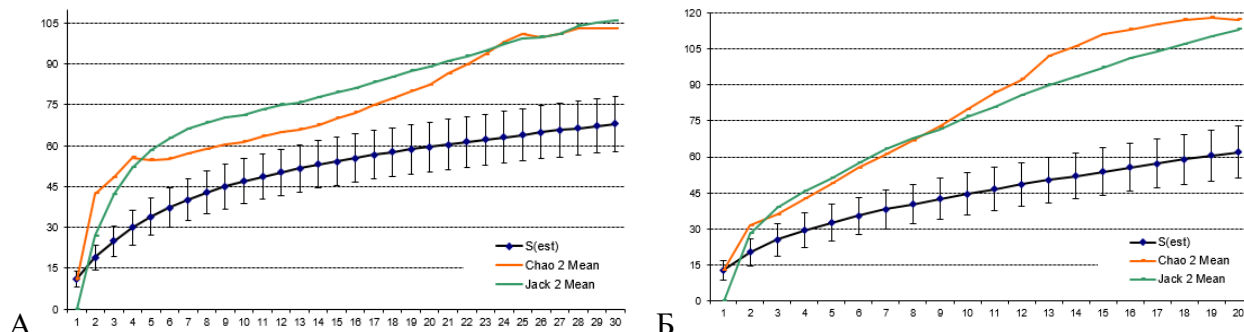


Рисунок 64. Экстраполяция видового богатства комплексов почвообитающих микромицетов, выявленных в почве и листовом опаде с двух участков леса в природном заповеднике Пухоат. Вертикальными линиями обозначен 95%-доверительный интервал. Обозначения: А-участок леса ПХ-К, Б-участок леса ПХ-К ПХ-К, S(est) – число выявленных видов; Chao2 – оценки видового богатства алгоритмом Чао второго уровня; Jack2 – оценки видового богатства алгоритмом «складного ножа» второго уровня.

Эти данные говорят о неоднородности распределения видов микромицетов в двух изученных местообитаниях природного заповедника Пухоат, и о том, что дальнейшее изучение этого места очень перспективно и при исследовании должно быть выявлено много не обнаруженных ранее видов микроскопических культивируемых грибов.

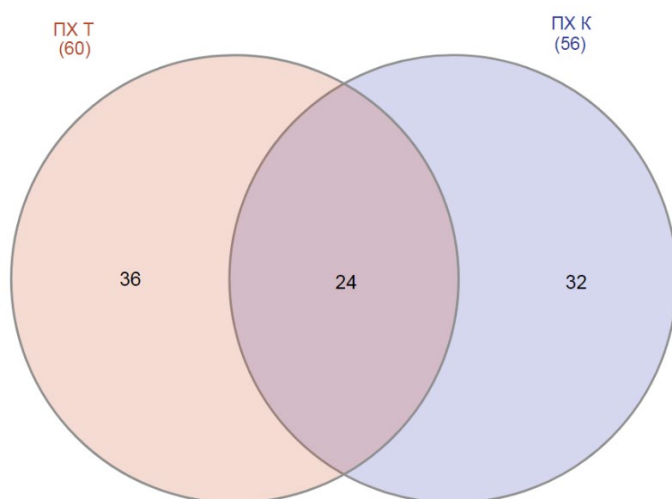


Рисунок 65. Диаграмма Венна, отображающая сходство комплексов видов культивируемых микроскопических грибов исследованных местообитаний в заповеднике Пухоат.

Сравнение списков видов культивируемых микроскопических грибов исследованных субстратов леса с *Terminalia* sp. в долине реки и горного леса с

Cunninghamia lanceolata на склоне хребта показывает, что каждое микроместообитание отличается довольно высоким своеобразием: только 24 видов были общими для этих местообитаний из 92 выявленных (рис. 65).

Особенностью участка леса с *Terminalia* sp. в долине реки (ПХ-Т) является доминирование и в почве, и в опаде видов *Aspergillus sydowii* (активный деструктор полимерных субстратов, вызывает биоповреждения) и *Fusarium solani*, (потенциально фитопатогенный гриб), которые не являются редкими, но, как правило, присутствуют с низкой частотой встречаемости и обилием. Особенностью же субстрата из корзинок эпифитов является необыкновенно высокое разнообразие и частота встречаемости муконовых грибов (Mucoromycota), таких как *Absidia heterospora*, *Absidia cylindrospora*, *Cunninghamella echinulata*, *Mucor hiemalis*, что отмечается в наших исследованиях микромицетов лесов Вьетнама впервые.

Особенностью участка горного леса с *Cunninghamia lanceolata* на склоне хребта является высокое разнообразие среди преобладающих в опаде видов потенциально фитопатогенных: *Bionectria byssicola*, *Colletotrichum acutatum*, *Colletotrichum* sp., *Fusarium solani*, *Gliocephalotrichum simplex*, *Gonyotrichum macrocladum*.

3.1.10 Почвенные микроскопические грибы природного заповедника

Сонгтхань

В природном заповеднике Сонгтхань в 2019 году было исследовано три участка слабонарушенного полидоминантного тропического леса, находящихся на разных высотах и условиях рельефа. Первый участок (СТ-Хр) расположен на широком хребте и покрыт высокоствольным смешанным лесом из голосеменных Podocarpaceae (*Dacrycarpus imbricatus*) и широколиственных пород Dipterocarpaceae (*Hopea* sp.), Anacardiaceae (*Semecarpus* sp.), Fagaceae (*Lithocarpus* sp., *Quercus* sp.). Второй участок (СТ-Дол) расположен в долине ручья на переувлажненных почвах с высокоствольным широколиственным лесом с преобладанием Lauraceae (*Litsea* sp.), Magnoliaceae (*Magnolia* sp.), Fagaceae (*Lithocarpus* sp.), Cornaceae (*Alangium* sp.) и др. Третий участок (СТ-Д) располагался на широком отроге хребта и отличался от других высотой над уровнем моря и древесным составом с преобладанием *Dipterocarpus hasseltii* (Dipterocarpaceae).

Всего в природном заповеднике Сонгтхань из почвы, опада и субстрата из корзинок эпифитных папоротников («воздушная почва») выявлено 148 видов, относящихся к 56 родам и 26 неспороносящих форм культивируемых микроскопических грибов (Прил. 8). Видовое богатство и видовое разнообразия комплексов микроскопических грибов изученных местообитаний и субстратов в заповеднике Сонгтхань довольно велико. Эти показатели, в целом, несколько выше, чем по другим изученным ООПТ Вьетнама, что может быть связано с малой нарушенностью лесов в данном заповеднике. Показатели численности и разнообразия видов представлены в таблице 18.

Таблица 18. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений. Природный заповедник Сонгтхань (обозначения строк как в таблице б).

	СТ-Хр			СТ-Дол			СТ-Д	
	A (s)	A ₀ (l)	(ep)	A (s)	A ₀ (l)	(ep)	A (s)	A ₀ (l)
N	10	10	10	10	10	10	10	10
NK	609	1352	1487	288	1479	1480	1051	1416
КОЕ	93 ± 1.0	329 ± 2.1	254 ± 2.8	33 ± 0.6	407 ± 2.5	272 ± 1.3	145 ± 1.9	268 ± 1.7
S	45	56	35	43	41	53	49	47
NS	15 (10-20)	21 (15-26)	12 (8-15)	13 (6-27)	18 (15-23)	16 (13-20)	20 (14-23)	21 (13-25)
1/D	9.17	21.05	7.06	23.68	10.84	14.37	9.87	15.97
H	2.83	3.33	2.53	3.38	2.90	3.20	2.78	3.14
E _H	0.74	0.83	0.72	0.89	0.78	0.81	0.71	0.82

A (s) – верхний горизонт почвы; A₀ (l) – опад; ep – субстрат из корзинок эпифитов.

Наибольшим видовым богатством отличался первичный лес в долине ручья (СТ-Дол) высокоствольного широколиственного леса расположен в долине ручья на

переувлажненных почвах. В нем выявлено 86 видов из 50 родов и 19 неспороносящих форм микроскопических грибов, из них в почве отмечено 43 (38 видов и 6 неспороносящих), в опаде – 41 (33 вида и 9 неспороносящих), в субстрате из корзинок эпифитов – 53 (42 вида и 12 неспороносящих). Немного меньше – 82 вида из 44 родов и 12 неспороносящих форм отмечено в лесу на хребте (СТ-Хр), из них в почве – 45 (41 вид и 4 неспороносящих), в опаде – 59 (49 видов и 7 неспороносящих), в субстрате из корзинок эпифитов – 35 (28 видов и 7 неспороносящих). В диптерокарповом лесу (СТ-Д) было отмечено меньше всего видов – 60 видов из 12 родов и 12 неспороносящих форм микроскопических грибов, из них в почве отмечено 49 (41 вид и 8 неспороносящих), в опаде – 47 (38 видов и 9 неспороносящих).

При сравнении численности культивируемых грибов в изученных местообитаниях и субстратах видно, что количество КОЕ микромицетов было закономерно ниже в почве всех местообитаний, а наибольших значений достигало в опаде с почвы, субстрат из корзинок эпифитных папоротников имел промежуточные значения (табл. 18). Самым низким КОЕ было в почве первичного леса на хребте (СТ-Хр) – 33 тыс./г, а самым высоким в опаде из леса в долине ручья (СТ-Дол) – 407 тыс./г.

Видовое разнообразие, оцененное с использованием индексов Шеннона и Симпсона, было довольно высоким во всех изученных местообитаниях и субстратах. Наибольшее значение индексов было для почвы леса в долине ручья (3.38 и 23.68), а самым низким для субстрата из корзинок эпифитов в первичном лесу на хребте (2.53 и 7.06).

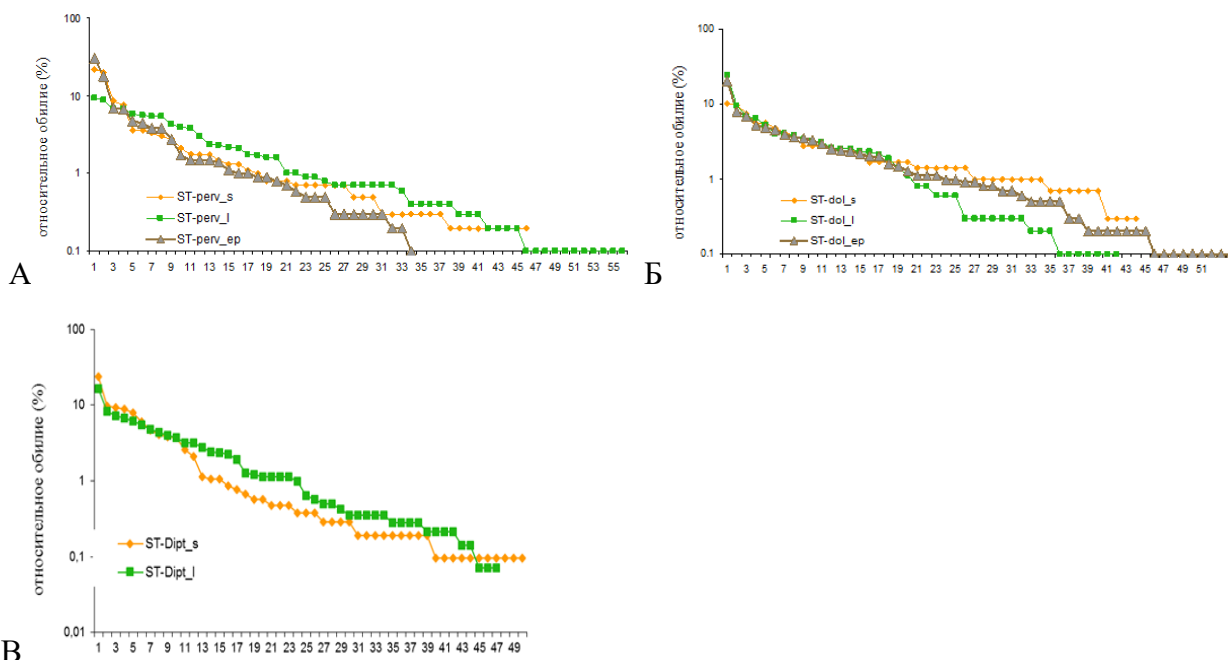


Рисунок 66. Ранговое распределение видовых обилий микроскопических грибов в комплексах почвы, листового опада и «воздушной почвы» в природном заповеднике Сонгтхань. А – СТ-Хр, Б – СТ-Дол, В – СТ-Д. s – верхний горизонт почвы; l – опаде; ep – субстрат из корзинок эпифитов.

Тип распределения обилий культивируемых микроскопических грибов участков СТ-Хр и СТ-Дол близок к модели «разломанного стержня» (рис. 66). Данные с участка СТ-Д отличаются некоторым своеобразием (рис 66В): кривые довольно близки между собой, тип распределения культивируемых микроскопических грибов близок к модели лог-нормального распределения, что соответствует ситуации однородной ниши и конкуренции за субстрат (Мегарран, 1992).

В почве участка первичного леса на хребте (СТ-Хр) доминировали следующие 6 видов: *Chloridium chloroconium*, *Penicillium herquei*, *Penicillium ochrochloron*, *Phoma herbarum*, *Purpureocillium lilacinum* и *Tolyposcladium album*. Это не только типичные почвенные грибы (*Penicillium herquei*, *Penicillium ochrochloron*), но и связанные с растениями (*Chloridium chloroconium*, *Phoma herbarum*) и насекомыми (*Purpureocillium lilacinum*, *Tolyposcladium album*). Частыми видами этого местообитания были 14 видов: *Bionectria byssicola*, *Botryotrichum atrogriseum*, *Juxtiphoma eupyrena*, *Metarhizium carneum*, *Penicillium glabrum*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium montanense*, *Ramichloridium anceps*, *Sarocladium bacillisporum*, *Sporothrix schenckii*, *Talaromyces primulinus*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma koningii* и *Trichoderma tomentosum*. Среди них присутствуют как типичные почвенные, так и сапротрофы на растительных остатках.

На листовом опаде, собранном с почвы СТ-Хр, в группу доминирующих входит 15 видов: *Acremonium charticola*, *Acremonium persicinum*, *Aureobasidium melanogenum*, *Cladosporium halotolerans*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Gliomastix luzulae*, *Nodulisporium* sp., *Ovicillium subglobosum*, *Paraphoma fimeti*, *Penicillium implicatum*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium multicolor*, *Penicillium ochrochloron*, *Pestalotiopsis* sp. и *Stachybotrys parvispora*. На первых позициях здесь виды, связанные с растениями, сапротрофы участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях стоят типично почвенные виды. Частыми видами были следующие 8: *Beauveria bassiana*, *Cladosporium oxysporum*, *Colletotrichum gloeosporioides*, *Penicillium citrinum*, *Tolyposcladium album*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma tomentosum* и *Volutella ciliata*. Среди них много связанных с растениями грибов, но есть и типичные почвенные сапротрофные виды и потенциальные патогены насекомых (*Beauveria bassiana*, *Tolyposcladium album*). В субстрате из корзинок эпифитов («воздушной почве») доминировали 5 видов: *Bionectria pseudochroleuca*, *Cladosporium oxysporum*, *Gonytrichum macrocladum*, *Tolyposcladium album* и *Trichoderma harzianum*.

В почве участка леса СТ-Дол доминировали следующие 2 вида: *Penicillium herquei* и *Pestalotiopsis* sp. Первый из них – это типичный почвенный гриб, второй связан с растениями и может быть патогеном и сапротрофом на растительных остатках. Оба вида

типичны для тропических лесов Вьетнама. Частыми для этого местообитания были 16 видов: *Acremonium rutilum*, *Apiotrichum sporotrichoides*, *Chaetosphaeria vermicularioides*, *Cladosporium cladosporioides*, *Cladosporium herbarum*, *Exophiala* sp., *Gonytrichum macrocladum*, *Metarhizium anisopliae*, *Ovicillium oosporum*, *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium jensenii*, *Penicillium sacculum*, *Tolypocladium album*, *Trichoderma harzianum*, *Trichoderma virens* и *Volutella ciliata*. Это как типично почвенные сапротрофные, так и потенциально фитопатогенные и энтомопатогенные грибы.

На листовом опаде, собранном с почвы местообитания СТ-Дол, сформировалась другая группировка видов. В группу доминирующих входит 10 видов: *Bionectria byssicola*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Ovicillium subglobosum*, *Penicillium herquei*, *Penicillium ochrochloron*, *Penicillium sclerotiorum*, *Penicillium simplicissimum*, *Pestalotiopsis* sp., *Phoma leveillei* и *Trichoderma harzianum*. На первых позициях здесь закономерно стоят виды, связанные с растениями, сапротрофы, участвующие в разложении опада и потенциально фитопатогенные грибы, на вторых позициях находятся типично почвенные виды. Частыми были 9 видов, связанные с растительными субстратами: *Absidia cylindrospora*, *Acremonium pteridii*, *Cladosporium cladosporioides*, *Epicoccum* sp., *Furcasterigmium furcatum*, *Penicillium thomii*, *Periconia macrospinosa*, *Phoma* sp. и *Pseudohelicomyces* sp. В корзинках эпифитов доминировали 8 видов: *Acremonium polychromum*, *Cladosporium oxysporum*, *Gonytrichum macrocladum*, *Metarhizium carneum*, *Penicillium jensenii*, *Pestalotiopsis* sp., *Tolypocladium album* и *Trichoderma harzianum*. Это, преимущественно, связанные с растениями грибы. Часто отмечались на этом субстрате 9 видов: *Aspergillus fumigatus*, *Bionectria pseudochroleuca*, *Furcasterigmium furcatum*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium commune*, *Penicillium sclerotiorum*, *Penicillium waksmanii*, *Phoma leveillei* и *Virgaria nigra*. Это также сапротрофные и потенциально фитопатогенные виды.

Среди видов-доминантов почвы участка леса СТ-Д можно выделить следующие 8 видов: *Penicillium citreonigrum*, *Penicillium decumbens*, *Penicillium herquei*, *Penicillium implicatum*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium ochrochloron*, *Penicillium sclerotiorum* и *Talaromyces ruber*. Все это исключительно типичные почвенные грибы, характерные для тропических лесов Вьетнама. Частыми были 13 видов микромицетов: *Aspergillus stromatoides*, *Bionectria byssicola*, *Cladosporium oxysporum*, *Coleophoma* sp., *Gibellulopsis serrae*, *Penicillium citrinum*, *Penicillium glabrum*, *Pestalotiopsis* sp., *Talaromyces wortmannii*, *Tolypocladium album*, *Trichoderma atroviride*, *Trichoderma hamatum* и *Xenoacremonium* sp. Среди них велика доля типично почвенных, есть и связанные с растениями микромицеты.

На листовом опаде, собранном с почвы территории леса СТ-Д, в группу доминирующих входит 13 видов: *Cladosporium oxysporum*, *Colletotrichum gloeosporioides*,

Gliomastix sp., *Penicillium chrysogenum*, *Penicillium decumbens*, *Penicillium herquei*, *Penicillium implicatum*, *Penicillium miczynskii*, *Penicillium ochrochloron*, *Penicillium sclerotiorum*, *Talaromyces ruber*, *Tolypocladium album* и *Tubercularia* sp. Это как сапротрофные почвенные, так и потенциально фитопатогенные виды. Частыми были 7 видов, всё также связанные с растительными субстратами: *Aspergillus stromatoides*, *Beauveria brongniartii*, *Pestalotiopsis* sp., *Phialemonium dimorphosporum*, *Phoma* sp., *Purpureocillium lilacinum* и *Talaromyces wortmannii*.

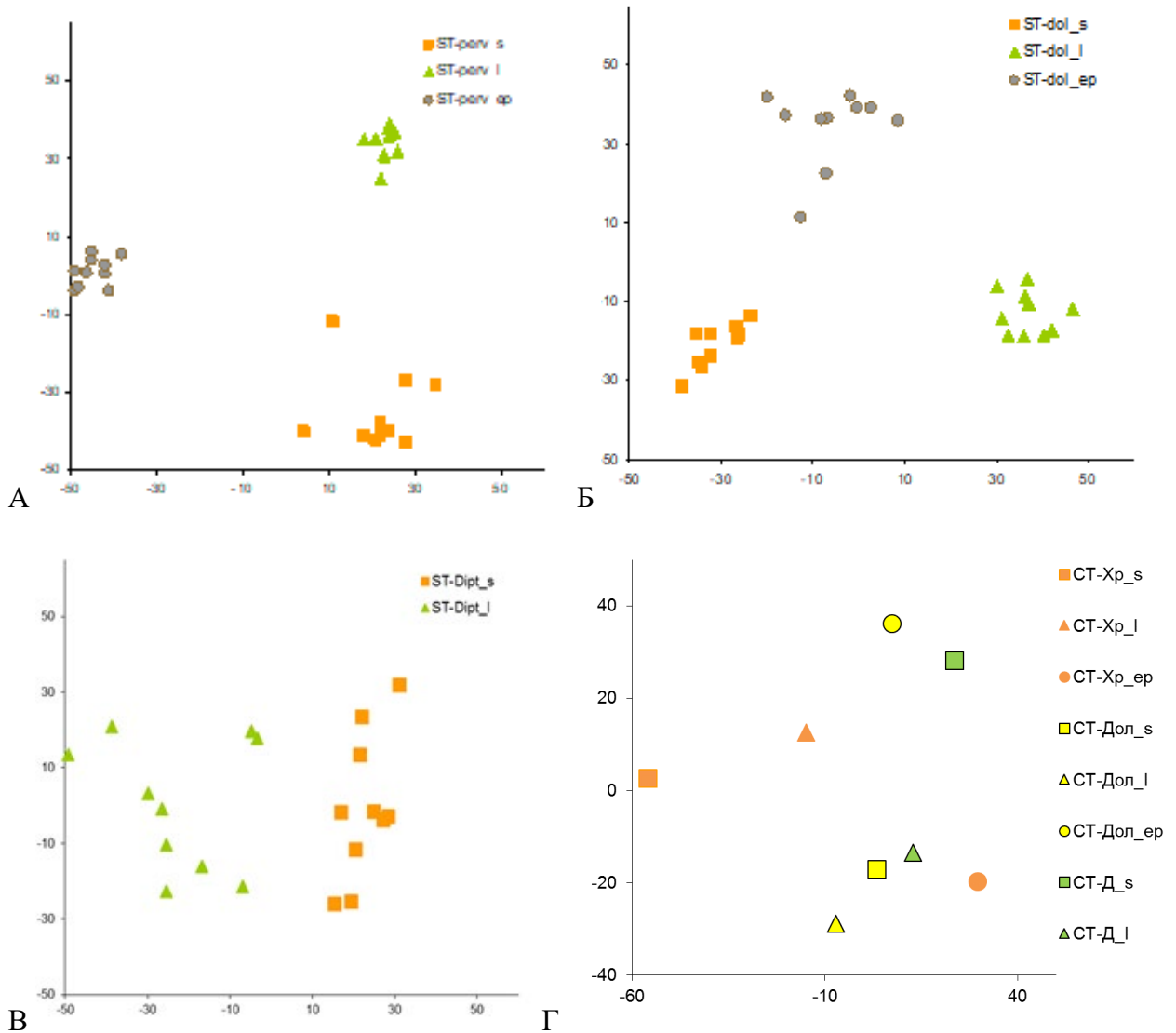


Рисунок 67. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных с трех участков леса в природном заповеднике Сонгтхань с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов проанализированных образцов. А – СТ-Хр, Б – СТ-Дол, В – СТ-Д, Г – сравнение трех участков леса. Обозначения как для рисунка 66.

Для сравнения и оценки гетерогенности комплексов видов культивируемых микромицетов, выделенных из каждого отдельного образца почвы, опада и «воздушной почвы» с трех участков леса в природном заповеднике Сонгтхань была проведена ординация данных с учетом представленности (обилия) видов (рис. 67А, Б, В). Результаты демонстрируют, что комплексы микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов формируют четко обособленные группы, на первых двух участках леса они разделены в большей степени, чем в диптерокарповом лесу.

При анализе данных для субстратов с трех участков Сонгтхань сразу видно, что изученные местообитания и субстраты сильно отличаются по составу комплексов культивируемых микромицетов (рис. 67Г). Наибольшее своеобразие имеют грибы почвы СТ-Хр. Какой-либо закономерности группировки видовых комплексов нет.

Таблица 19. Степень изученности видового богатства комплексов микромицетов исследованных местообитаний природного заповедника Сонгтхань методом посева из серийных разведений

Участок леса	Выявлено видов	Алгоритм Чао второго уровня (Chao2)		Алгоритм «складного ножа» второго уровня (Jack2)	
		Предполагаемая оценка видового богатства	Степень изученности, %	Предполагаемая оценка видового богатства	Степень изученности, %
СТ-Хр	116	95	82	130	73
СТ-Дол	105	121	86	137	76
СТ-Д	72	94	77	105	69

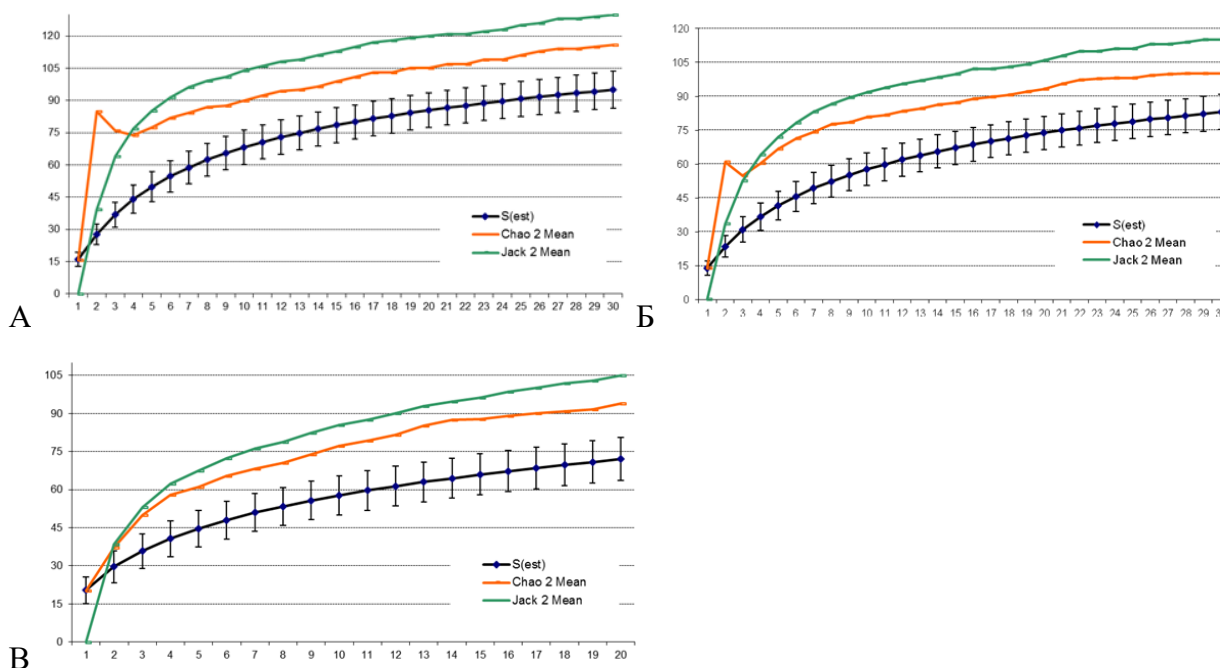


Рисунок 68. Экстраполяция видового богатства комплексов почвообитающих микромицетов в природном заповеднике Сонгтхань. Обозначения: А- СТ-Хр, Б- СТ-Дол, В –СТ-Д. S(est) – число выявленных видов; Chao2 – оценки видового богатства алгоритмом

Чао второго уровня; Jack2 – оценки видового богатства алгоритмом «складного ножа» второго уровня. Вертикальными линиями обозначен 95%-доверительный интервал.

Оценка степени изученности видового состава почвообитающих микромицетов, выявляемого посевом из серийных разведений (табл. 19, рис. 68), проведенная в программе EstimateS 8.0 (Colwell, 2006), показала, что изученность видового состава варьирует в диапазоне от 69% до 86%, это довольно высокие показатели для однократного изучения микромицетов. Данные говорят о высокой неоднородности распределения видов микромицетов в этих местообитаниях, и о том, что дальнейшее изучение этого места очень перспективно и при дальнейших исследованиях должно быть выявлено много новых видов микромицетов.

Сравнение списков видов культивируемых микроскопических грибов исследованных местообитаний в заповеднике Сонгтхань показало, что они отличались довольно высоким своеобразием видового состава микромицетов. На диаграмме Венна видно (рис 69), что общих видов между участками только 19.

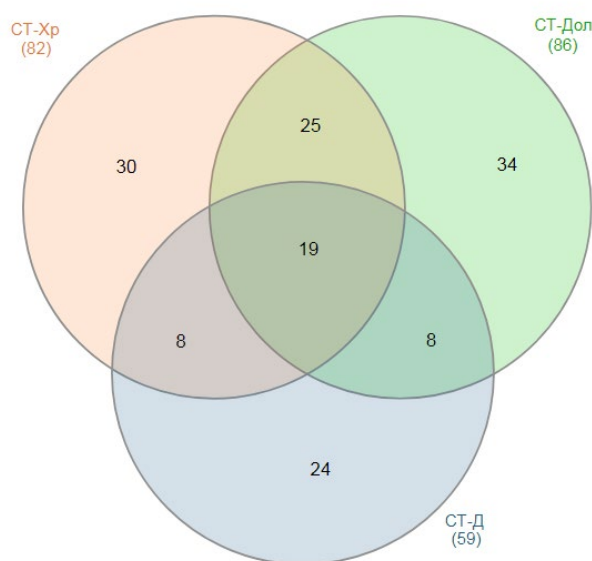


Рисунок 69. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных трех участков малонарушенного полидоминантного леса в природном заповеднике Сонгтхань.

Особенностью первичного леса на Хребте (СТ-Хр) в природном заповеднике Сонгтхань является высокое видовое разнообразие и выровненность видовых обилий, соответственно, большое количество доминирующих и частых видов. Значительная их часть довольно типичны для Вьетнама, но есть вид, отмеченный впервые в ходе наших исследований – *Ovicillium subglobosum*.

Особый интерес видов с участка СТ-Хр может представлять *Tolyposcladium album*, частый и обильный в этом местообитании. Этот вид выделяется с разных субстратов,

отмечался как эндофит растений, потенциально может паразитировать на насекомых, образует вещества, подавляющие развитие насекомых и клещей.

Особенностью участка леса в долине ручья (СТ-Дол) в природном заповеднике Сонгтхань является очень высокая встречаемость фитопатогенного гриба *Pestalotiopsis* sp. Он входит в группу доминирующих не только на опаде и субстрате из корзинок эпифитных папоротников, но и в почве. Велика доля и других потенциально фитопатогенных видов (*Apiotrichum sporotrichoides*, *Bionectria byssicola*, *Bionectria pseudochroleuca*, *Chaetosphaeria vermicularioides*, *Cladosporium cladosporioides*, *Cladosporium herbarum*, *Cladosporium sphaerospermum*, *Cladosporium oxysporum*, *Epicoccum* sp., *Gonytrichum macrocladum*, *Phoma leveillei*, *Virgaria nigra* и *Volutella ciliata*).

На участке диптерокарпового леса СТ-Д отмечено исключительное доминирование в почве и, в меньшей степени, на опаде представителей рода *Penicillium*, что не характерно для тропических почв. Интересно отметить присутствие как частого вида *Aspergillus stromatoides*, отмеченного в наших работах во Вьетнаме впервые.

3.2 ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ПОКАЗАТЕЛИ ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

В результате обработки 710 образцов почвы, листового опада и субстрата из корзинок эпифитных папоротников («воздушная почва»), в 10 ООПТ Центрального и Северного Вьетнама было выявлено 371 вид культивируемых микроскопических грибов, относящихся к 135 родам (Прил. 8). Таксономическая структура микобиоты (табл. 20, рис. 70): отдел Mucoromycota представлен 20 видами, отдел Mortierellomycota – 4 видами, отдел Basidiomycota включал 5 видов, а остальные 379 видов – принадлежали отделу Ascomycota, большая часть из которых относилась к порядкам Eurotiales (133 вида, 36%) и Нурocreales (104 вида, 28%), другие порядки представлены меньшим числом видов.

Выявленные нами особенности уже отмечалось и ранее другими авторами. Так, на сокращение видового богатства и обилия представителей отделов Mortierellomycota и Mucoromycota (бывшие Zygomycota) в почвах южных регионов мира было указано еще в одной из первых работ С. Ваксмана (Waksman, 1917) и позже в работе Е. Н. Мишустина и О. И. Пушкинской (1960). В этой группе можно проследить некоторые характерные особенности видового состава. Роды *Absidia* и *Cunninghamella* в тропиках вообще, и во Вьетнаме в частности, встречаются чаще, чем *Mucor* или *Rhizopus*. Последние два рода обычно обильны в северных широтах. *Absidia spinosa* и *Absidia glauca*, по данным литературы, встречается также в почвах Тайваня (Ho et al., 2004), они термофильны и сохраняли способность расти в культуре при высоких температурах (до 35°C). В наших исследованиях вид *Absidia glauca* найден в небольшом количестве в национальном парке Бави (Северный Вьетнам), а *Absidia spinosa* в национальном парке Бузымап (Центральный Вьетнам). Встречающийся во Вьетнаме *Syncephalastrum racemosum* — космополитный вид, но чаще всего, по данным литературы, распространен в тропических и субтропических регионах (Wang, 1965; Zycha et al., 1969).

Возрастание «удельного веса» представителей порядка Нурocreales, показанное для Вьетнама, отмечено и для других тропических областей (Rossman et al., 1999; Chaverri, Vilchez, 2006; и др.). Перестановки в группе ведущих родов (*Penicillium* и *Aspergillus*) и возрастании относительной доли второго из них, по направлению с севера на юг, также отмечалось в большей части работ, посвященных географии почвообитающих микромицетов (Waksman, 1917; Мишустин, Пушкинская, 1960; Christensen, 1981; Wicklow, 1981; Мирчинк, 1981; Klich, 2002).

Таблица 20. Таксономический состав видов, обнаруженных в 10 ООПТ Вьетнама (на основании данных базы MycoBank <http://www.mycobank.org>)

Отдел*	Класс*	Порядок	Количество видов	% от всех видов
Ascomycota	Dothideomycetes	Botryosphaeriales	1	0,27
		Capnodiales	7	1,86
		Dothideales	2	0,53
		Pleosporales	21	5,57
		Incertaedis	2	0,53
	Eurotiomycetes	Chaetothyriales	5	1,33
		Eurotiales	133	35,29
	Leotiomycetes	Helotiales	9	2,39
		Medeolariales	1	0,27
	Sordariomycetes	Calosphaeriales	1	0,27
		Chaetosphaeriales	3	0,80
		Coniochaetales	1	0,27
		Glomerellales	5	1,33
		Hypocreales	102	27,59
		Magnaporthales	1	0,27
		Microascales	12	3,18
		Ophiostomatales	3	0,80
		Sordariales	12	3,45
		Xylariales	5	1,33
		Incertae sedis	5	1,33
Incertae sedis		Incertae sedis	12	3,71
Basidiomycota	Agaricomycetes	Agaricales	2	0,53
		Cantharellales	1	0,27
	Tremellomycetes	Tremellales	2	0,53
Mucoromycota	Mortierellomycotina	Mortierellales	4	1,06
	Mucoromycotina	Mucorales	15	4,24
		Umbelopsidales	4	1,06
Всего			371	100

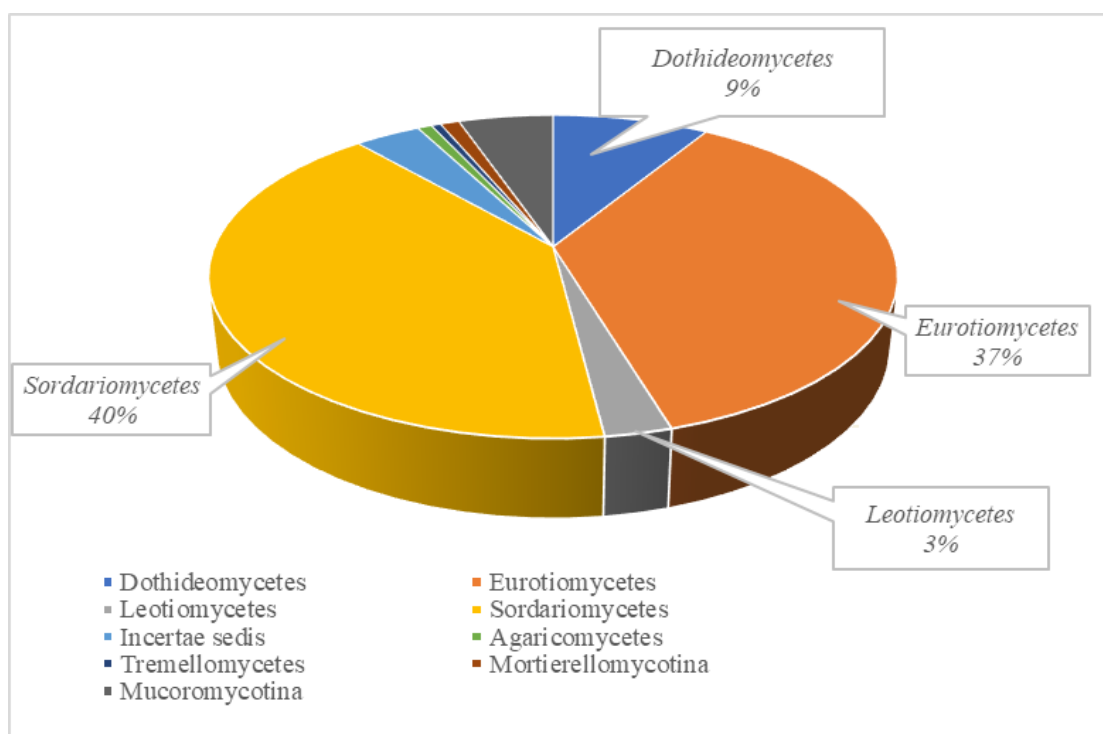


Рисунок 70. Диаграмма представленности классов микроскопических грибов, выявленных в 10 ООПТ Вьетнама (на основе данных таблицы 20).

Сравнивая видовой состав всех исследованных ООПТ Вьетнама, можно обратить внимание на уникальность каждого конкретного участка леса: среди 371 вида микромицетов, только 3 были найдены во всех местообитаниях, это *Aspergillus aculeatus* и *Trichoderma harzianum*, а также не идентифицированный до вида *Pestalotiopsis* sp. На территории 9 из 10 ООПТ было найдено, кроме упомянутых, еще 8 видов. Среди них *Bionectria byssicola*, 4 вида рода *Penicillium*: *P. herquei*, *P. implicatum*, *P. miczynskii* и *P. ochrochloron*, а также *Phoma* sp., *Purpureocillium lilacinum* и *Trichoderma hamatum*. Общими для 8 ООПТ были еще дополнительно 9 видов грибов: два из них относились к роду *Trichoderma* (*T. virens*, *T. tomentosum*), ещё два связаны с растениями и являются фитопатогенами – *Fusarium solani* (*Neocosmospora solani*) и *Cladosporium oxysporum*, остальные включали анаморфные виды *Penicillium citrinum*, *P. citreonigrum*, *Aspergillus sydowii*, *A. flavipes*, *Talaromyces primulinus*.

Если рассматривать только виды, входящие в группу доминантов (частота встречаемости выше 60%) на исследованных участках лесов, то их можно разделить на три группы. В первую входят те виды, что встречались повсеместно: *Aspergillus aculeatus*, *A. flavipes*, *A. sydowii*, *Bionectria byssicola*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium solani*, *Penicillium chrysogenum*, *P. citrinum*, *P. herquei*, *P. miczynskii*, *P. ochrochloron*, *Pestalotiopsis* sp., *Purpureocillium lilacinum*, *Talaromyces purpureogenus*, *Trichoderma harzianum*,

T. tomentosum.

Во вторую, преобладающие в среднегорных лесах: *Aspergillus fumigatus*, *Cladosporium oxysporum*, *C. sphaerospermum*, *Mucor hiemalis*, *Penicillium brevicompactum*, *P. citreonigrum*, *P. implicatum*, *P. sclerotiorum*, *Tolypocladium album*, *Trichoderma asperellum*, *T. hamatum*, *T. reesei*, *Umbelopsis isabelline*.

В третью, преобладающие в равнинных лесах: *Apiotrichum sporotrichoides*, *Aspergillus flavus*, *A. ochraceus*, *A. phoenicis*, *A. raperi*, *Gongronella butleri*, *Gonytrichum macrocladum*, *Humicola malaysiensis*, *Nodulisporium sp.*, *Pseudallescheria boydii*, *Talaromyces aculeatus*, *T. flavus*, *T. variabilis*, *Yunnania carbonaria*.

3.2.1 Анализ сходства видового состава исследованных ООПТ Вьетнама.

Для сравнения степени сходства видового состава культивируемых микромицетов в исследованных ООПТ Вьетнама был использован качественный индекс подобия Сьёренсена, Он был посчитан для каждой пары из 10 территорий, исследованных в данной работе. Мы сравнивали данные более, чем для двух биотопов, поэтому данные представлены в виде матрицы сходства (табл. 21). Все 10 сравниваемых нами ООПТ занесены в соответствующие строки и столбцы этой таблицы, на пересечении которых показаны индексы сходства между этими местообитаниями. Жирным шрифтом обозначены наиболее похожие территории, видно, что индексы сходства не принимают значений больших, чем 0,54 (максимальное значение индекса сходства для территорий заповедника Пумат и Пухоат), это говорит о том, что для каждой территории велика доля уникальных видов, выявленных только в этом местообитании.

Наибольшим своеобразием отличается национальный парк Йокдон, индексы сходства его с другими ООПТ не превышают 0,24, а среднее их значение составляет всего 0,2 (Алдобаева, Александрова, 2018). Такие результаты можно объяснить уникальностью природных условий данной территории: это было самое сухое место, со своеобразным светлым диптерокарповым лесом саванного типа.

Таблица 21. Индексы сходства между ООПТ Центрального и Северного Вьетнама (коэффициент Сьёренсена, качественный), обозначения ООПТ как в таблице 1.

	БЗМ	ЙД	КП	ККК	КТР	СШ	БВ	ПМ	ПХ
БЗМ	###								
ЙД	0,24	###							
КП	0,38	0,23	###						
ККК	0,38	0,24	0,42	###					
КТР	0,36	0,18	0,39	0,40	###				
СШ	0,40	0,17	0,41	0,42	0,50	###			

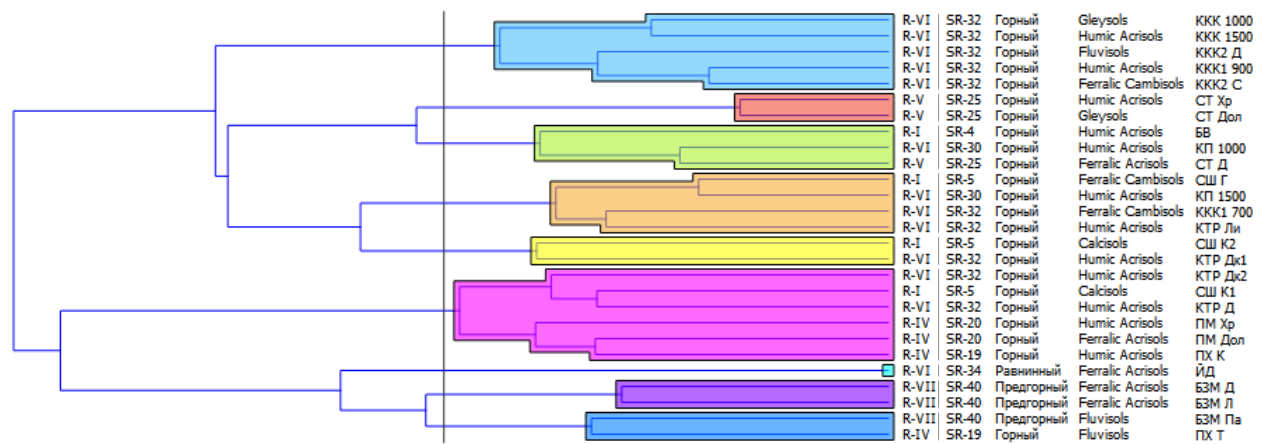
БВ	0,33	0,20	0,44	0,32	0,34	0,36	###		
ПМ	0,35	0,15	0,35	0,40	0,46	0,46	0,35	###	
ПХ	0,38	0,20	0,38	0,38	0,49	0,47	0,37	0,54	###
СТ	0,34	0,13	0,36	0,44	0,45	0,40	0,30	0,37	0,37

Несмотря на то, что матрица сходства (табл. 21) является удобным инструментом сравнения нескольких выборок, в качестве приложения к ней требуется соответствующая визуализация. Для более или менее цельного представления о взаимоотношениях сходства между сравниваемыми нами биотами был проведен кластерный анализ, результаты которого представлены на рисунке 71.

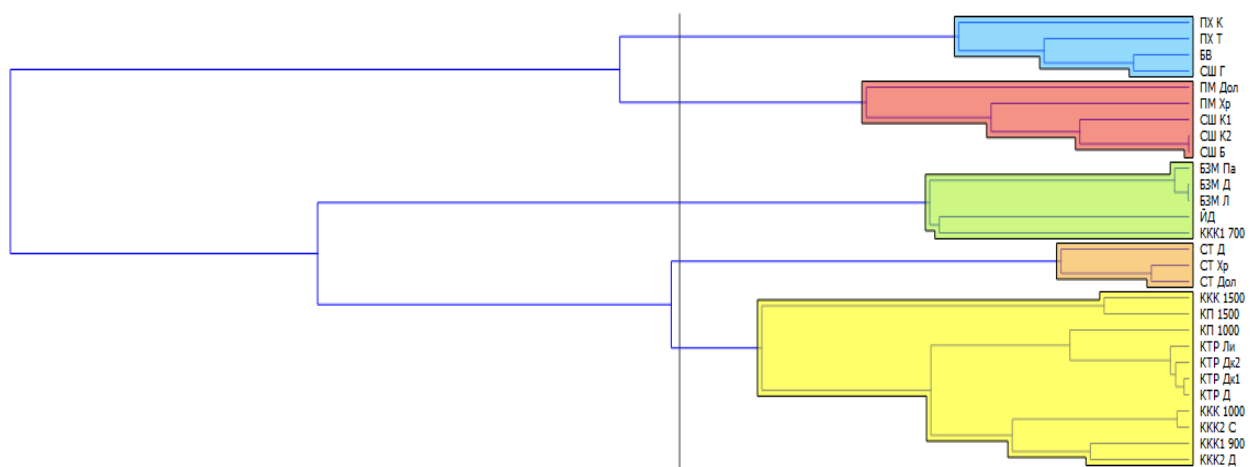
На построенной дендрограмме видно, что изученные местообитания расходятся на два больших кластера, более-менее связанные с географическим положением, которые в свою очередь делятся на более компактные группы. Но, в целом, мы видим формирование «разбросанных» некомпактных кластеров, в этой ситуации удаленные местообитания оказываются связанными цепочками «промежуточных» местообитаний.

В первом случае (рис. 71А) проанализирована степень сходства между комплексами видов исследованных территорий (в подписи точек указано ее обозначение, экорегион, субрегион, рельеф, почва по Vu Tan Phuong et al., 2011). При рассмотрении широтно-зонального распределения микромицетов наблюдается некоторая географическая тенденция: обособление равнинного и предгорных участков лесов центральной части Вьетнама от участков горных лесов северной территории, что, скорее всего, связано с комплексом климатических факторов и особенностями рельефа выбранных территорий. Достаточно обособленно стоит Йокдон с его уникальными светлыми диптерокарповыми лесами. Также интересно отметить, что объединяются местообитания из удаленных ООПТ, расположенные на переувлажненных почвах (БЗМ Па и ПХ Т). Получается, что этот фактор важнее географического.

Вторая дендрограмма (рис. 71Б) построена для местообитаний по данным 19 биоклиматических параметров по данным модели Worldclim 2.0. с использованием программы DIVA-GIS. Распределение исследованных участков по кластерам близко, но не идентично распределению по комплексам микромицетов. Это говорит, что климатические параметры только частично определяют их формирование.



А



Б

Рисунок 71. Дендрограмма кластерного анализа для всех исследованных местообитаний на 10 исследованных территориях Вьетнама.

А. По данным состава комплекса видов культивируемых микромицетов.

Б. По данным 19 биоклиматических факторов

Столбцы в обозначениях: 1 – экорегия (R), 2 – субрегион (SR), 3 – рельеф, 4 – почва, 5 – обозначение местообитания как в таблице 1. Источник: Vu Tan Phuong et al., 2011 "Final Report on Forest Ecological Stratification in Vietnam".

3.2.2 Диаграммы ординации исследованных ООПТ по видовому составу.

Ещё одним вариантом графической интерпретации данных, полученных в результате нашего исследования, является построение диаграммы ординации. Точки на полученной плоскости представляют собой общность видов, выявленных на каждом участке леса в совокупности для каждой ООПТ. В случае, если они имеют сходный видовой состав, то на этой гипотетической плоскости в двумерном пространстве точки будут соседствовать, а если значительно отличаются друг от друга, то будут находиться на удалении. Для большинства исследованных нами местообитаний были получены соответствующие диаграммы ординации (см. раздел «Видовой состав и структура комплексов культивируемых микроскопических грибов в наиболее типичных местообитаниях ООПТ Центрального и Северного Вьетнама»), которые демонстрируют, что комплексы микромицетов из изученных образцов разных типов субстратов преимущественно формируют четко обособленные группы. Высокое сходство, как с учетом количественных, так и качественных данных, наблюдается между комплексами видов микромицетов из почвы и листового опада внутри одного участка леса, между разными участками в одном национальном парке оно меньше, и еще меньше между разными национальными парками.

На представленной ниже диаграмме (рис. 72) для совокупности видов, выделенных из образцов всех участков леса отдельной ООПТ видно, что точки немного расходятся в зависимости от типа рельефа местности и типа почв (Герасимова, Красильников, 2015), по другим параметрам (регион Вьетнама, экорегион, режим увлажнения и т.д.) группировка точек ООПТ не наблюдается.

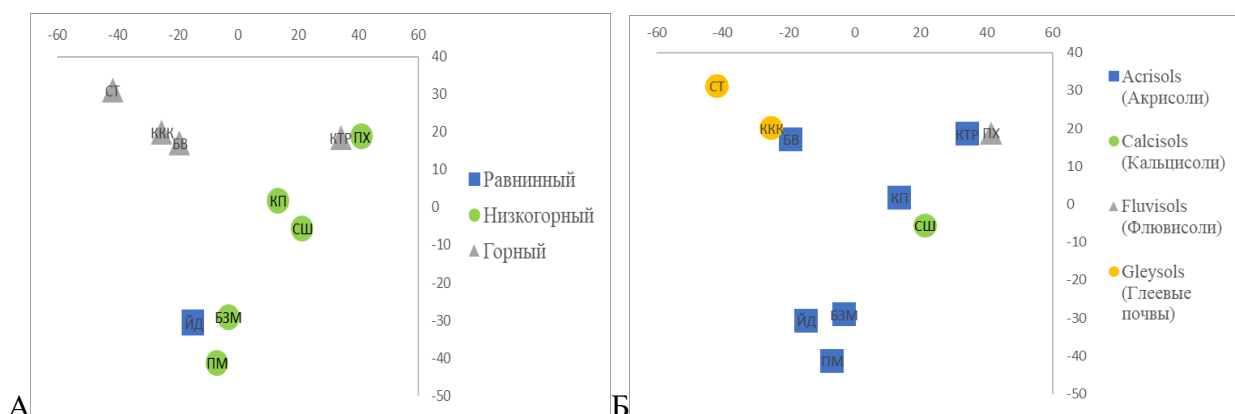


Рисунок 72. Ординация выявленного видового состава почвообитающих микроскопических грибов исследованных ООПТ Вьетнама. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003) по данным с учетом присутствия/отсутствия видов (стандартизация отсутствует, оси описывают 31% видового разнообразия). Обозначения ООПТ как в таблице 1.

А – по видовому составу с учетом типа рельефа местности

Б – по видовому составу с учетом типа почв

3.2.3 Диаграммы ординации участков лесов исследованных ООПТ по видовому составу.

Видовой состав участков лесов исследованных ООПТ был различным, и для построения ординации было решено использовать только комплекс типичных видов, т.е. тех видов, которые встречались в большинстве местообитаний. На полученных диаграммах ординации можно увидеть некоторое разделение точек (участков лесов) по видовому составу. При добавлении на диаграмму информации о типе лесов (Кузнецов, 2016) и классификации экорегионов (Lung et al., 2011), распределение точек в плоскости ординации становится более наглядным (рис. 73-74).

При разделении точек по типу леса (рис. 73) видна некоторая группировка участков лесов, что можно объяснить сходными растительными субстратами и формированием ассоциаций почвенных грибов с преобладающими видами в растительных формациях.

В классификации же экорегионов были учтены не только типы природных сообществ на данных территориях, но и абиотические факторы среды, оказывающие влияние на биоту. В данном случае, группировки участков лесов тоже заметны, однако формируют более перекрывающиеся области диаграммы (рис. 74).

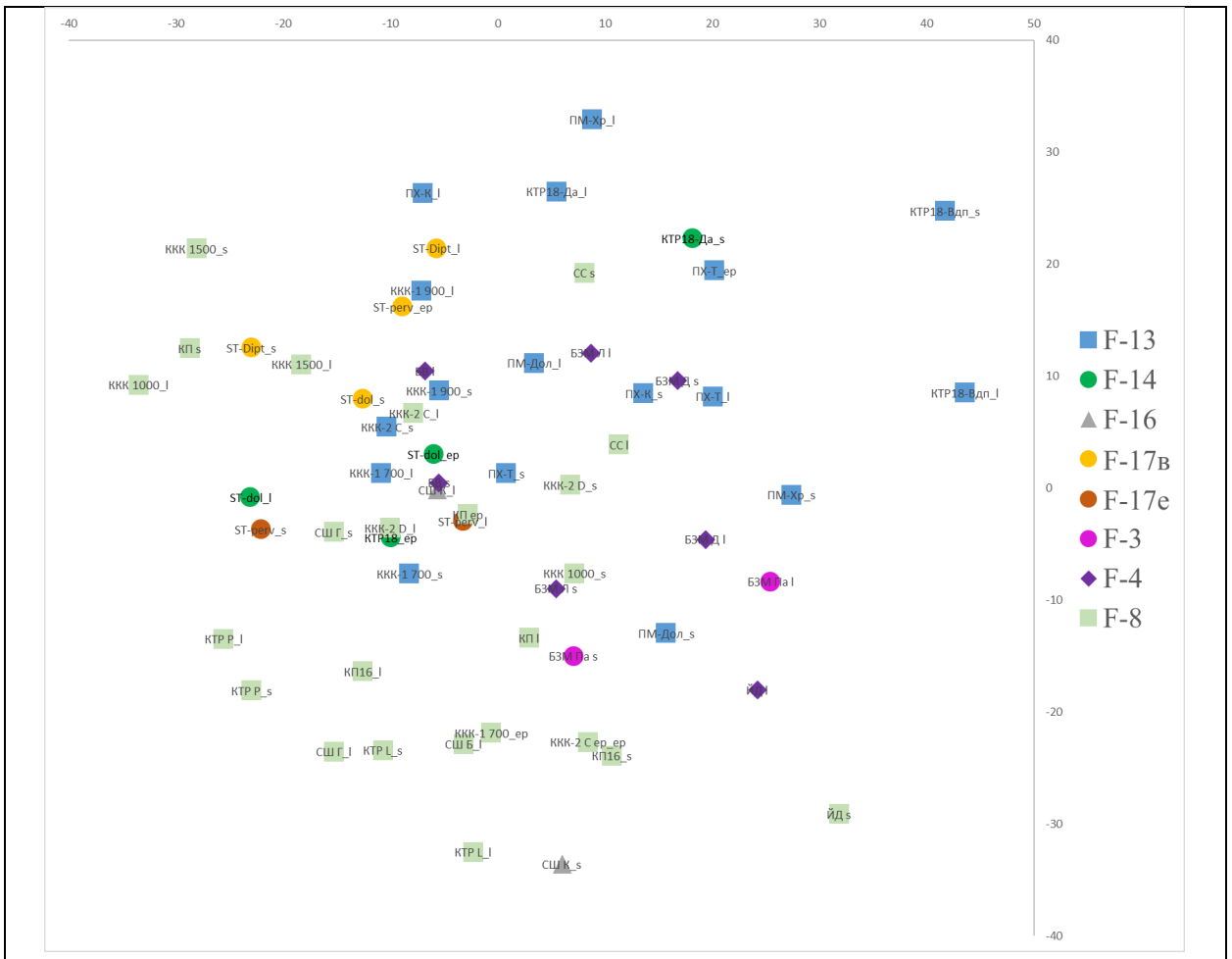
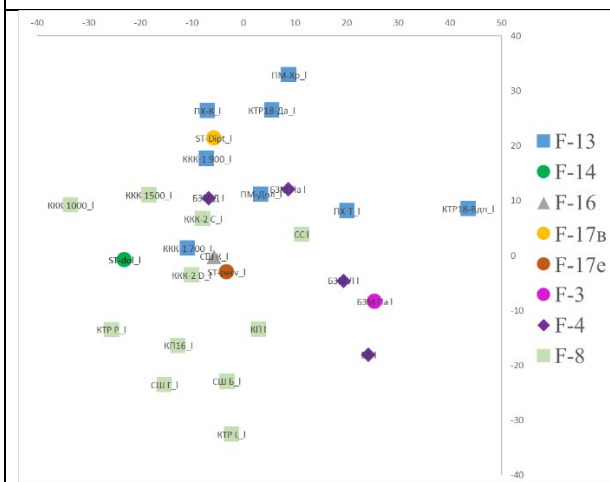
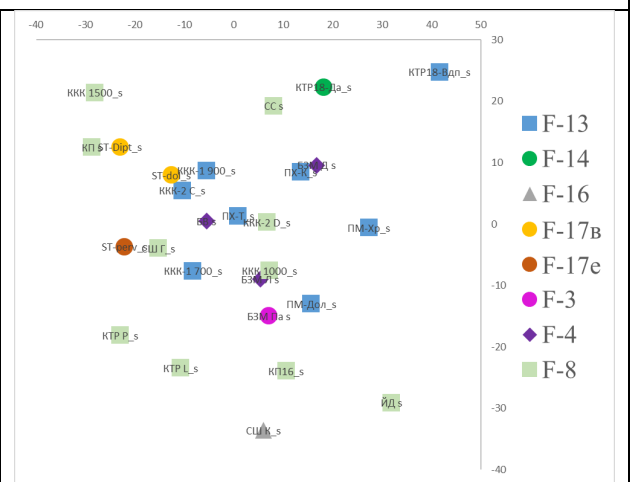


Рисунок 73. Ординация выявленного видового состава почвообитающих микроскопических грибов исследованных участков ООПТ Вьетнама по типам субстратов с учетом типа леса (обозначения участков лесов как в таблице 1; s – образцы почвы, l – образцы опада, ep – образцы воздушного опада из корзинок эпифитов; классификация типов лесов по Кузнецову, 2016). Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003) по данным о составе комплекса типичных видов (трансформация по присутствию-отсутствию, стандартизация не проводилась, суммарно оси описывают 29% разнообразия).

А По трем типам субстратов: почва, опад и воздушная почва из корзинок эпифитов.



Б По одному типу субстрата: опад



В По одному типу субстрата: почва

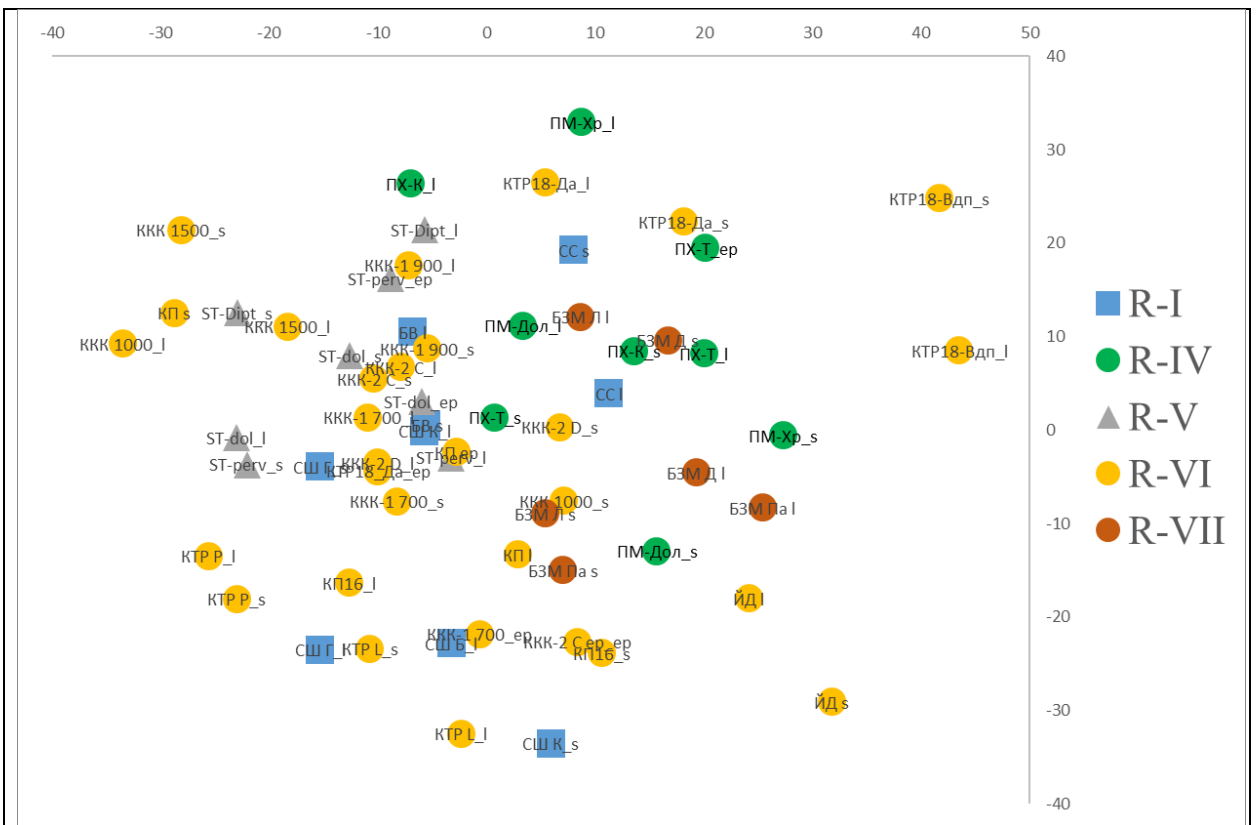
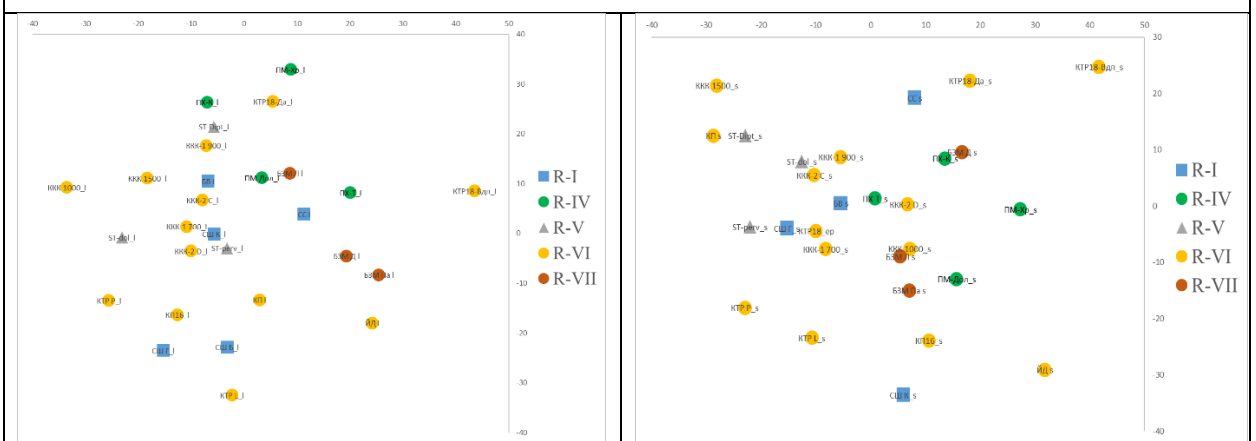


Рисунок 74. Ординация выявленного видового состава почвообитающих микроскопических грибов исследованных участков ООПТ Вьетнама по типам субстратов с учетом экорегиона (обозначения участков лесов как в таблице 1; s – образцы почвы, l – образцы опада, ep – образцы воздушного опада из корзинок эпифитов; классификация экорегионов по Lung et al., 2011). Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003) по данным о составе комплекса типичных видов (трансформация по присутствию-отсутствию, стандартизация не проводилась, суммарно оси описывают 29% разнообразия).

А По трем типам субстратов: почва, опад и воздушная почва из корзинок эпифитов.



Б По одному типу субстрата: опад

В По одному типу субстрата: почва

3.2.4 Сравнительный анализ выявленного разнообразия.

Сравнение данных по составу микроскопических грибов в исследованных заповедниках и национальных парках с другими работами в тропических широтах планеты проведено на основе анализа встречаемости доминантных видов. Установлен ряд общих видов, которые помимо Вьетнама также встречаются в Таиланде, Тайване, Индии, Испании, Австралии, на Гавайских островах, Аргентине, Бразилии, Коста-Рике и Пуэрто-Рико, в Кот-д'Ивуаре, Мьянме на самых разных типах субстратов (Pitt et al., 1993, 1994; Persiani et al., 1998; Mulas, Rambelli, 1995; Rambelli et al., 2004). К таким видам относятся *Alternaria alternata*, *Cladosporium cladosporioides*, *Fusarium solani*, *Lasiodiplodia theobromae*, *Penicillium brevicompactum*, *P. chrysogenum*, *P. citrinum*, *P. spinulosum*, *Phomopsis* sp., *Trichoderma hamatum*, *T. harzianum*, *T. koningii*. Стоит выделить виды, которые не попали в список доминантных видов Вьетнама, но были отмечены в других странах с частотой встречаемости более 60%: *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Chaetomium globosum*, *Epicoccum nigrum*, *Fusarium moniliforme*, *Nigrospora oryzae*. *Aspergillus flavus* – один из видов, выявленных на максимально возможном числе исследованных растений и злаковых культур: кукурузы, риса, ячменя, пшеницы, фасоли, сорго, копры и др. (Pitt et al., 1993, 1994).

Во Вьетнаме найдены виды, которые не отмечены в работах исследователей в других странах тропического пояса: *Gongronella butleri*, виды рода *Umbelopsis*, *Aspergillus phoenicis*, *Chaetomium fusiforme*, *Chaunopycnis alba*, *Clonostachys byssicola*, *Heterocephalum aurantiacum*, *Leptosphaeria* sp., *Microdochium bolleyi*, *Nodulisporium* sp., *Paecilomyces clavisorus*, *P. formosus*, *Paraphoma fimeti*, *Penicillium atrofulvum*, *P. aurantiacobrunneum*, *P. dierckxii*, *P. glandicola*, *P. johnkrugii*, *P. ochrochloron*, *P. palitans*, *P. raciborskii*, *P. tropicoides*, *P. wellingtonense*, *Phoma leveillei*, *Pseudallescheria boydii*, *Scytalidium lignicola*, *Talaromyces funiculosus*, *T. purpurogenus*, *T. ruber*, *T. rugulosus*, *T. wortmannii*, *Trichoderma ghanense*, *T. tomentosum*. С другой стороны, широко распространенные в тропиках виды *Eurotium chevalieri*, *Fusarium semitectum*, *Pestalotiopsis guepinii* во Вьетнаме до сих пор не отмечены.

Помимо присутствия существенной доли космополитов, во всех изученных местообитаниях отмечены и уникальные виды, среди которых преобладают микромицеты, характерные исключительно для тропических регионов и часто связанные именно с тропическими растениями. Среди таких почвообитающих грибов можно отметить *Endocalyx melanoxanthus*, *Chaetomella circinoseta*, *C. raphigera*, связанные с пальмами (Rossman et al., 2004; Capdet, Romero, 2010; Vitoria et al., 2011).

Выявленные целомицеты из родов *Chaetomella* и *Pilidium* (*C. circinoseta*, *C. raphigera*, *Pilidium* sp.) имеют тропическое распространение (Rossman et al., 2004). В

последние годы они все чаще отмечаются не только как сапротрофы, но и как паразиты хозяйственно важных растений (Zhang et al., 2014; Ayoubi et al., 2016; Gajbhiye et al., 2016). Впервые во Вьетнаме из почв выделен вид *Spiegazzinia flabellata* – редкий тропический гриб, описанный относительно недавно из Бразилии с опавших плодов из опада. Этот вид четко отличается от близкородственных по форме, размерам и длиной шипов конидий а- и б-типов (Leão-Ferreira, Gusmão 2010). Вероятно, это вторая находка в мире.

Выявленные микроскопические грибы интересны не только как представители тропической микобиоты, но и как потенциальные объекты для биотехнологии. Полученные культуры пополнили коллекцию грибов, хранящихся на кафедре микологии и альгологии биологического факультета МГУ. С ними возможна дальнейшая работа по изучению их физиологических и биохимических свойств. Например, самый массовый вид, как в почве, так на опаде многих местообитаний – *Aspergillus aculeatus*, является важным продуцентом гидролитических ферментов (Suwannarangsee et al., 2014). Представитель *Mucoromycota* – *Syncephalastrum racemosum* – космополитный вид, но чаще встречается в тропических регионах. Есть данные относительно возможности использования этого вида в качестве агента биотрансформации (Robertson, 1975; Ma et al., 2008).

3.2.5 Сравнительный анализ количественных показателей и уровня разнообразия. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленного методом посева из серийных разведений, для каждого участка леса исследованных ООПТ Центрального и Северного Вьетнама значительно различались (Прил. 6). Тем не менее, можно вывить некоторые общие закономерности. Изученные местообитания отличаются по численности почвенных грибов, и количество КОЕ микромицетов, как правило, выше в листовом опаде, чем в почве. Единственное исключение было для опада голосеменных *Dacrycarpus imbricatus* и *Cunninghamia lanceolata*, вероятно, это связано с его специфическим составом.

Количество обнаруженных видов, наоборот, стабильно больше выявляется из образцов почвы.

При анализе такого специфического субстрата, как «воздушная почва» из корзинок эпифитных папоротников, можно заметить, что значения всех показателей принимают промежуточное значение между образцами почвы и листового опада.

Кроме того, мы наблюдали тенденцию к сокращению показателей разнообразия почвообитающих микромицетов с увеличением высоты над уровнем моря, что согласуется с исследованиями других авторов.

3.2.6 Регрессионный анализ.

Регрессионный анализ зачастую используют для изучения и поиска корреляции между различными переменными, представляющими интерес для исследователей. В данном случае, он необходим для оценки влияния различных независимых переменных на зависимые переменные.

Для анализа были взяты независимые переменные: участки лесов в 10 ООПТ Вьетнама (всего 31 участок), для которых были получены данные (зависимые переменные в нашем случае) о КОЕ (количеству колониеобразующих единиц в образце), количестве видов микроскопических грибов на участке леса, количестве видов грибов в отдельном образце из данного местообитания, выравненности видовых обилий, а так же индексах биологического разнообразия: обратная форма индекса Симпсона, индекс Шеннона.

В результате проведения регрессионного анализа были получены следующие данные (табл. 22).

Таблица 22. Результаты проведения регрессионного анализа в программе RStudio (Вер. 2023.12.1.) с использованием пакета *caret* (функции *regr* и *predict*).

Параметры	Переменные					
	КОЕ	Количество видов на участке леса	Количество видов в образце	Обратная форма индекса Симпсона	Индекс Шеннона	Выравненность видовых обилий
Train R-squared	39.7%	87.5%	36.4%	81.7%	97%	93.8%
Test R-squared	1.5%	94.7%	8.5%	62.6%	95.2%	91.4%
Train MAPE	150%	7.6%	64.7%	25.5%	2.3%	2.1%
Test MAPE	210%	8.8%	116.3%	30.3%	3%	2.3%
Зависимость	Нет	Есть	Нет	Слабая	Есть	Есть

1. Зависимая переменная «КОЕ» (“CFU”). При проведении регрессионного анализа для переменной «КОЕ», общий объем выборки был разделён на две подвыборки: тренировочную (train) и тестовую (test). На первой происходит обучение модели (происходит построение регрессионной модели), на второй мы предсказываем, т.е. проверяем зависимую переменную. Данная модель объясняет 39.7% дисперсии зависимой переменной (R-squared) КОЕ на выборке обучения, а на тестовой выборке она совсем мала, всего 1.5%. Таким образом, практически нет влияния между предикторами (участками территорий ООПТ) и переменной КОЕ. Уровень средней абсолютной ошибки (или точность прогноза, MAPE) при этом тоже крайне высок (150% и 210% по двум выборкам, соответственно).

2. Зависимая переменная «Количество видов на участке леса» (“Species”). При проведении аналогичных действий с другой переменной ситуация в корне меняется. На обучающей выборке модель объясняет 87.5% дисперсии, а на тестовой выборке – 94.7%. Наши предикторы (участки леса) очень хорошо влияют на эту переменную, т.е. мы, зная значение предикторов, можем предсказать значение количества видов на участке леса, в отличие от КОЕ. При изучении влияния на переменную «количество видов на участке леса», был обнаружен уровень R^2 , равный 0.947, т.е., модель объясняет 94.7% дисперсии зависимой переменной, что говорит о хорошей показательной способности предикторов к этой переменной. В данном случае значение MAPE – всего 8%.

3. Зависимая переменная «Количество видов в образце» (“Speciesinsample”). Переменная «количество видов в образце» тоже слабо зависит от участка леса исследованных территорий ООПТ. Мы видим всего 8.5% объясненной дисперсии зависимой переменной от предикторов, а уровень средней абсолютной ошибки при этом составляет 116.3%. Ситуация сходна с той, что наблюдалась при изучении влияния предикторов на зависимую переменную «КОЕ», что тоже довольно ожидаемо.

4. Зависимая переменная «Обратная форма индекса Симпсона» (“d”). Модель объясняет 62.6% выборки зависимой переменной, поэтому можно считать, что показано некоторое влияние предикторов. Значение MAPE на уровне 30.3%, что довольно много. Можно попробовать объяснить эти результаты тем, что обратная форма индекса Симпсона довольно чувствительна к видам-доминантам, обнаруженным на участках леса, т.е. меняется сильнее, если выше доминирование одного или нескольких видов микромицетов в конкретном местообитании.

5. Зависимая переменная «Индекс Шеннона» (“h”). Регрессионный анализ показал полное линейное влияние предикторов на данную зависимую переменную. Очень хорошая предсказательная способность этой модели, больше 90% (и всего 3% ошибки MAPE). В отличие от обратной формы индекса Симпсона, этот индекс (индекс Шеннона) зависит от средней части графика рангового распределения видовых обилий в изученных местообитаниях, и в меньшей степени от видов-доминантов. Возможно, поэтому удалось выявить зависимость влияния участков леса на эту переменную.

6. Зависимая переменная «Выравненность видовых обилий» (“eh”). Наши независимые переменные её предсказывают тоже очень хорошо, полученная модель объясняет 91.4% дисперсии зависимой переменной, что говорит о хорошей показательной способности предикторов к этой переменной. В данном случае MAPE – всего 2%. Этот результат тоже довольно ожидаем, так как выравнивание видовых обилий высчитывается на основе индекса Шеннона и количества видов на участке леса, ранее в анализе было

показано, что обе этих переменных зависят от предикторов (участков леса), соответственно, закономерно ожидать предсказания моделью зависимости выравненности видовых обилий от них же.

3.2.7 Кластерный анализ.

Участки лесов исследованных ООПТ Вьетнама различались по большому ряду параметров. Во-первых, были посчитаны зависимые переменные, используемые в регрессионном анализе и МАНОВА ранее, эти переменные использованы и для кластерного анализа первой группы. Задача кластерного анализа в данном случае состоит в том, чтобы найти кластеры (группы точек), в которых наблюдения (участки лесов с соответствующими параметрами видового разнообразия) внутри одного кластера очень похожи друг на друга, а наблюдения в разных кластерах существенно отличаются друг от друга. Анализ выполнен в программе R-statistics, пакеты: *cluster*, *factoextra*, *NbClust*, метод К-средних, визуализация функцией *fviz_cluster*.

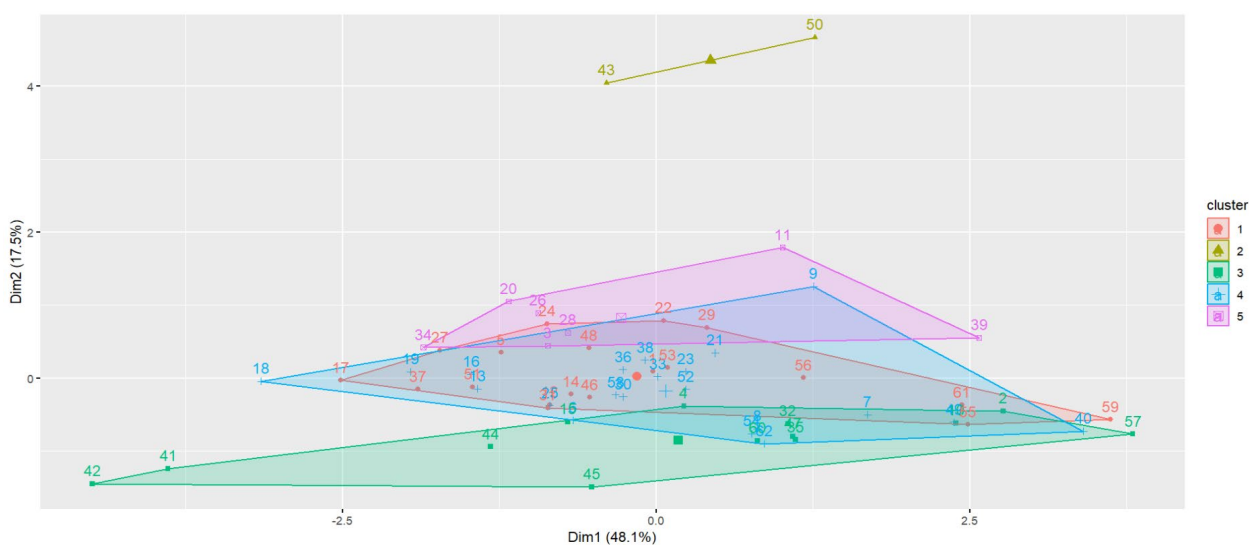


Рисунок 75. Диаграмма рассеивания, полученная на основе кластерного анализа в программе R-statistics для группы шести переменных ("CFU", "Species", "Speciesamples", "d", "h", "eh").

Как видно из результатов анализа по всем шести вычисленным параметрам (рис. 75), наши участки лесов расходятся по кластерам достаточно плохо, выявить какую-либо закономерность в такой группировке точек не удаётся. В связи с этим, было принято решение выполнить кластерный анализ только по трём переменным, которые, по результатам регрессионного анализа, оказывают наибольшее влияние на независимые переменные (количество видов на участке леса – "Species", индекс разнообразия Шеннона – "h", выравненность видовых обилий – "eh").

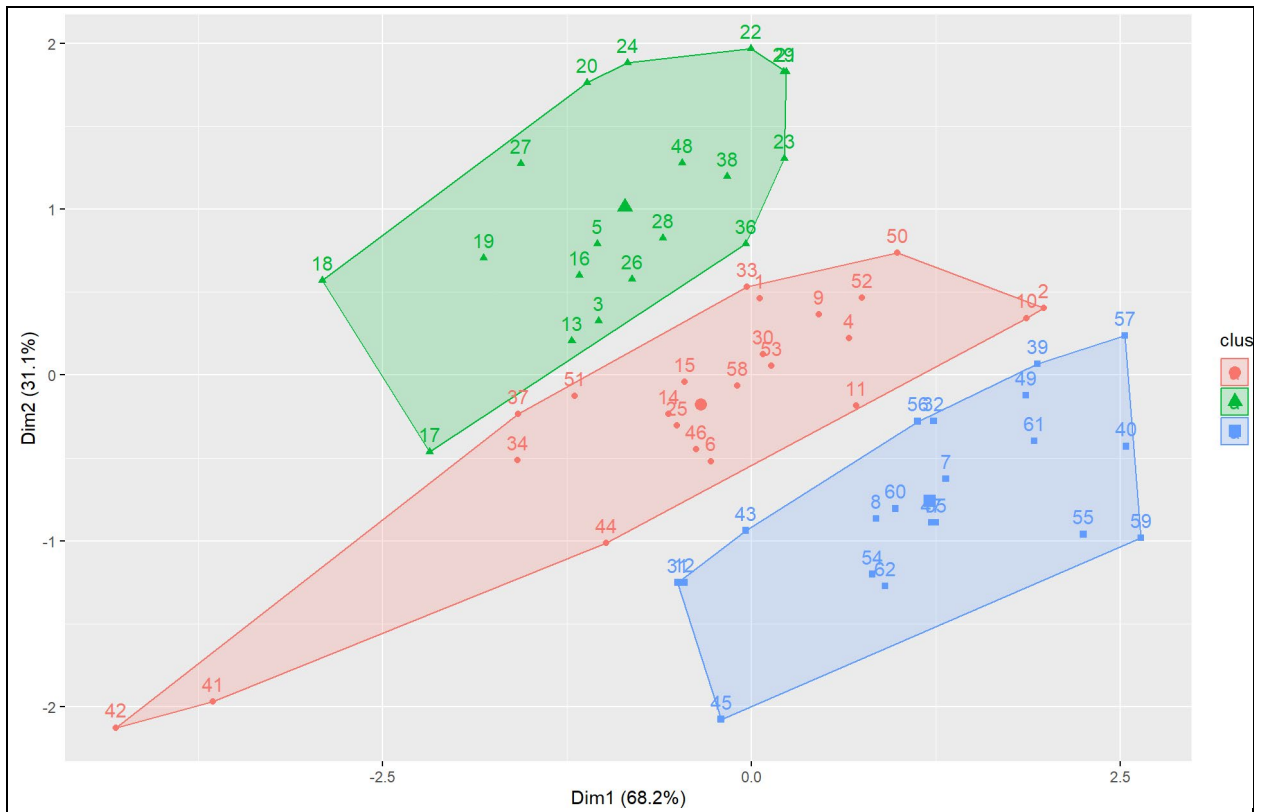
Таблица 23. Принадлежность участков лесов ООПТ Вьетнама к кластерам в результате кластеризации по различным переменным (анализ выполнен в программе R-statistics, пакеты: *cluster*, *factoextra*, *NbClust*, метод К-средних, визуализация функцией *fviz_cluster*).

№ на диаграмме рассеивания	Участки лесов/субстраты	Номера кластеров по переменным		
		"Species", "h", "eh"	"bio1", "bio2", "bio8", "bio9", "bio10", "bio11"	"bio13", "bio14", "bio15", "bio16", "bio17", "bio18", "bio19"
		Рисунок 76А	Рисунок 76Б	Рисунок 76В
1	БЗМ Па l	1	1	3
2	БЗМ Па s	1	1	3
3	БЗМ Л s	1	1	3
4	БЗМ Д s	1	1	3
5	ЙД l	1	1	3
6	ЙД s	1	1	3
7	СШ l	1	4	1
8	КП l	1	4	1
9	КП s	1	1	3
10	КТР Р s	1	1	3
11	СШ Г s	1	2	1
12	ККК-1 700 ep	1	2	1
13	ККК-1 700 l	1	5	3
14	ККК-2 С l	1	5	3
15	КТР18-Да l	1	5	3
16	КТР18-Да s	1	5	3
17	КТР18-Вдп l	1	5	3
18	ПМ-Дол l	1	5	3
19	ПХ-Т ep	1	5	3
20	ПХ-Т l	1	5	3
21	ПХ-Т s	1	5	3
22	ПХ-К l	1	3	3
23	ST-perv ep	1	3	3
24	БЗМ Л l	2	3	3
25	БЗМ Д l	2	3	3
26	КП ep	2	2	1
27	ККК 1000 l	2	2	1
28	ККК 1000 s	2	2	1
29	ККК 1500 l	2	2	1
30	ККК 1500 s	2	2	1
31	КП l	2	3	3
32	КП s	2	3	3
33	КТР L l	2	1	3
34	КТР L s	2	1	3
35	КТР Р l	2	1	3
36	СШ Б l	2	5	3
37	СШ К l	2	5	3

38	СШ К s	2	5	3
39	СШ Г l	2	3	3
40	ККК-2 С ep	2	3	3
41	ККК-2 С s	2	3	3
42	ПМ-Хр l	2	3	3
43	БВ l	3	3	3
44	БВ s	3	3	3
45	СШ s	3	3	3
46	ККК-2 D l	3	1	1
47	ККК-2 D s	3	1	1
48	ККК-1 700 s	3	2	1
49	ККК-1 900 l	3	2	1
50	ККК-1 900 s	3	4	1
51	КТР18-Да ep	3	4	1
52	КТР18-Вдп s	3	4	1
53	ПМ-Дол s	3	4	1
54	ПМ-Хр s	3	4	1
55	ПХ-К s	3	3	2
56	СТ-dol ep	3	3	2
57	СТ-dol l	3	3	2
58	СТ-dol s	3	3	2
59	СТ-perv l	3	3	2
60	СТ-perv s	3	3	2
61	СТ-Dipt l	3	3	2
62	СТ-Dipt s	3	3	2

При сравнении принадлежности субстратов из различных ООПТ к определенным кластерам на основе биоклиматических параметров (рис. 76Б, В) и на основе переменных, связанных с разнообразием видового состава (рис. 76А), можно отметить некоторое сходство в распределении точек по кластерам (табл. 23). Таким образом, величины индексов разнообразия и видовое богатство почвообитающих микромицетов исследованных участков лесов могут быть связаны с биоклиматическими характеристиками этих территорий.

В данном случае участки лесов исследованных ООПТ расходятся в гипотетической плоскости достаточно хорошо, формируя три обособленных кластера (рис. 76А).



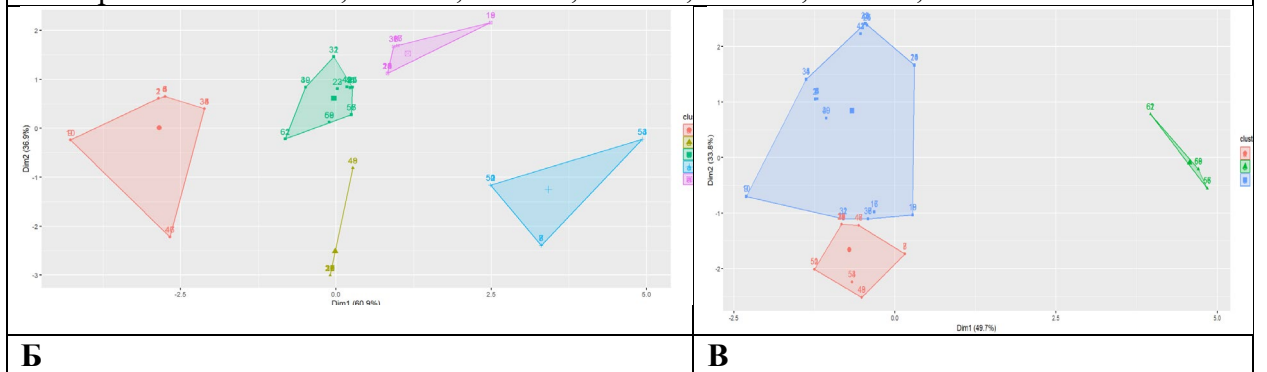
А

Рисунок 76. Диаграмма рассеивания, полученная на основе кластерного анализа в программе R-statistics для группы переменных (обозначения переменных как в табл.22, принадлежность к кластерам указана в табл. 23).

А: Переменные "Species", "h", "eh".

Б: Переменные "bio1", "bio2", "bio8", "bio9", "bio10", "bio11".

В: Переменные "bio13", "bio14", "bio15", "bio16", "bio17", "bio18", "bio19".



Б

В

3.2.8 Многомерный дисперсионный анализ (MANOVA). Процедура многомерного дисперсионного анализа (MANOVA) выполняет регрессионный и дисперсионный анализ для нескольких зависимых переменных (использованы те же переменные, что и в регрессионном анализе: КОЕ, количество видов на участке леса и в образце, индексы разнообразия и выравненность видовых обилий) по одной или нескольким факторным переменным (мы использовали переменные: регион, экорегион и тип почвы). Эти факторные переменные поделили генеральную совокупность на группы. Используя данную процедуру, реализующую общую линейную модель, мы проверили нулевую гипотезу о влиянии факторных переменных на средние значения параметров, т.е., что наши зависимые переменные различаются по региону, экорегиону, типу почвы или их совместному влиянию. Было исследовано как взаимодействие между факторами, так и влияние отдельных факторов на наши зависимые переменные (табл. 24).

Таблица 24. Результаты многомерного анализа дисперсии (MANOVA) в RStudio (Вер. 2023.12.1.) с использованием пакетов *caret*, *tidyverse*, *dplyr*, *ggplot2*, *reshape2* (функции *manova* и *melt*).

Факторные переменные	Степени свободы	Pillai (След Пиллаи)	p-value
Регион	1	0.04652	0.90147
Экорегион	3	0.53768	0.05098
Тип почвы	4	0.29585	0.91240
Регион и тип почвы	1	0.11485	0.46873
Экорегион и тип почвы	3	0.39725	0.29420

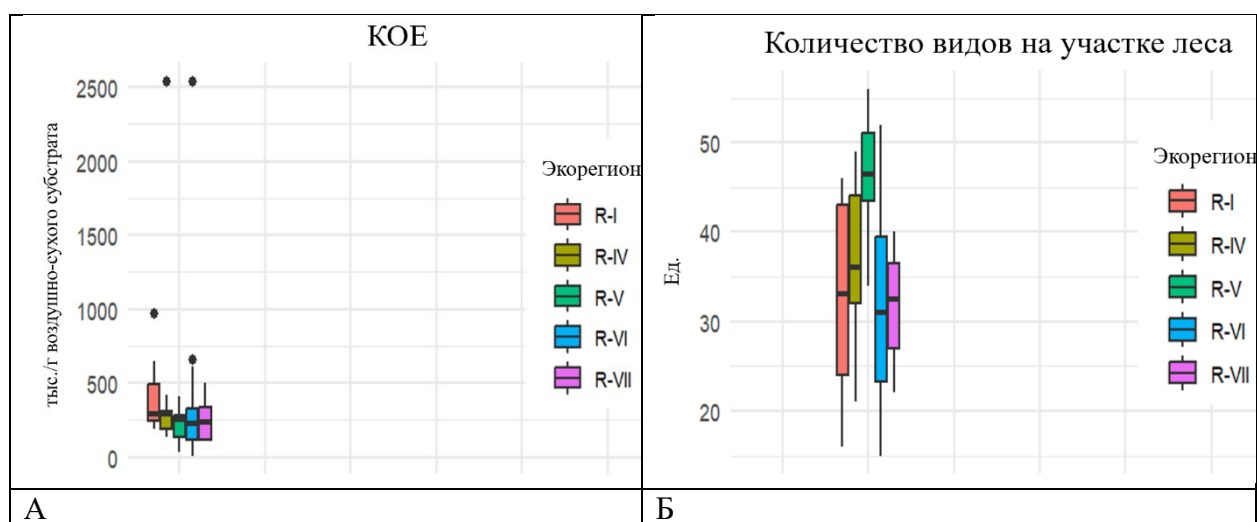
В результате многомерного анализа гипотеза о том, что исследуемые зависимые переменные различаются по региону, типу почвы и совместному влиянию данных факторов отвергается: эти факторы и их совместное влияние не значимо, о чём говорит очень высокий уровень p-value и следа Пиллаи (этот показатель используется для расчета грубой аппроксимации F-статистики вместе с соответствующим значением p). Чем ближе кривая Пиллаи к 1, тем сильнее доказательство того, что объясняющая переменная оказывает статистически значимое влияние на значения переменных отклика. По влиянию фактора «Регион» можно сказать, что с вероятностью 90% различия случайны, допускается не более 5% вероятности ошибки первого рода, то есть нахождения различий там, где их нет (например, среднее по КОЕ в центральном регионе 325, а в северном 405). Только лишь на уровне статистической тенденции удалось выявить влияние фактора «Экорегион»: по нему p-value=0.05098, а след Пиллаи 0.53768.

Таблица 25. Общие статистические параметры, вычисленные в программе в RStudio (Вер. 2023.12.1.).

Статистические параметры Зависимые переменные	Среднее	Стандартное отклонение	Медиана	Усечённое среднее	Абсолютное медианное отклонение	Минимум	Максимум	Размах
	КОЕ	337,39	440,25	246,5	253,84	140,11	11	2540
Количество видов на участке леса	34,19	10,85	33,5	34,22	13,34	15	56	41
Количество видов в образце	15,98	18,4	13	12,66	4,45	8	142	134
Обратная форма индекса Симпсона	8,9	4,67	7,65	8,33	3,21	1,8	23,68	21,88
Индекс Шеннона	2,54	0,45	2,52	2,55	0,42	1,18	3,38	2,2
Выравненность видовых обилий	0,73	0,11	0,74	0,74	0,1	0,34	0,89	0,55

Так как разница между этими зависимыми переменными по факторам «регион» и «тип почвы» не статистически значима, мы приводим вычисленные статистические данные (Прил. 7) отдельно только по фактору «экорегиян», влияние которого на уровне статистической тенденции показано выше.

В качестве наглядной интерпретации полученных результатов сравнения зависимых переменных по типу экорегияна были составлены графики (рис. 77).



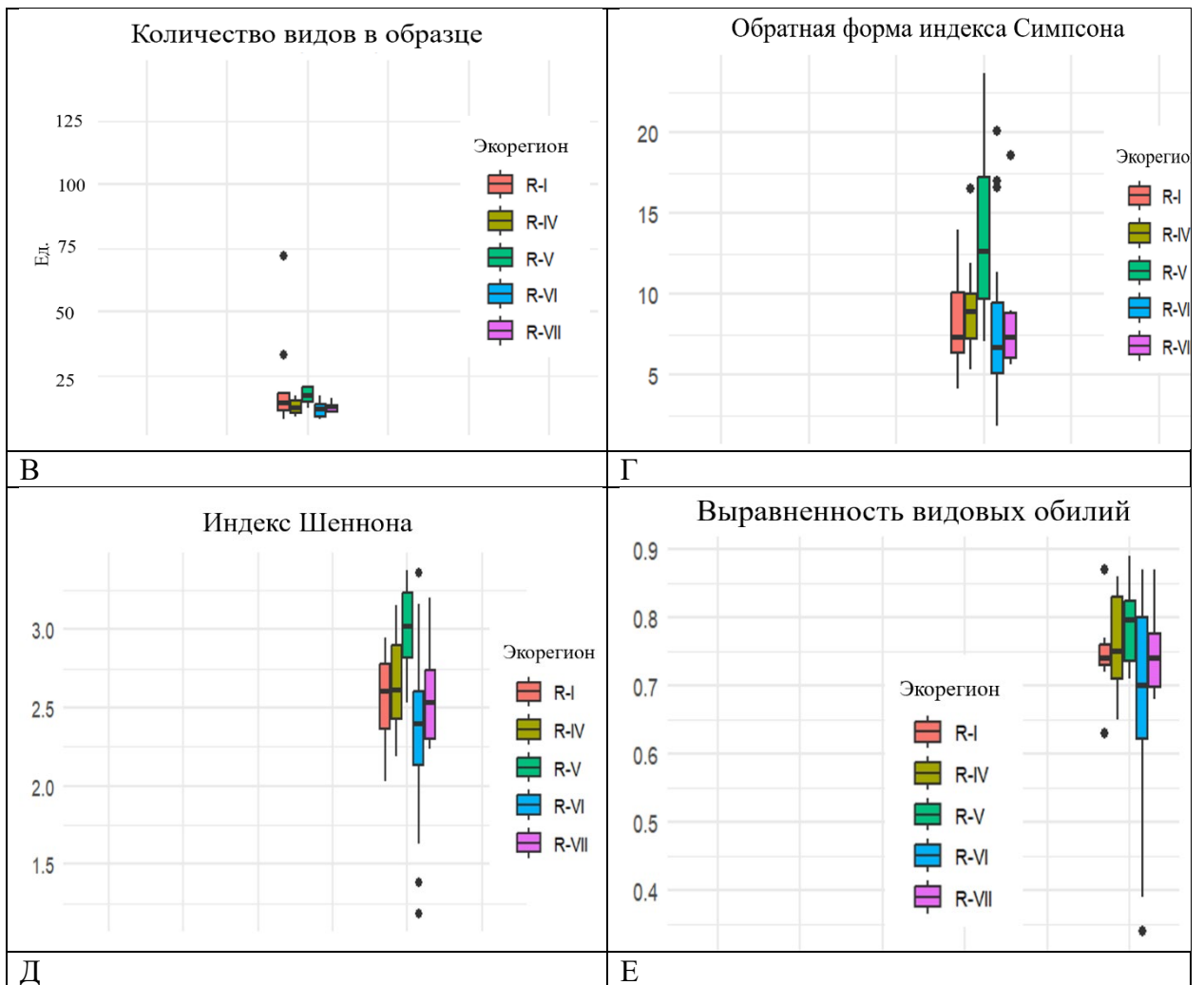


Рисунок 77. Графики зависимых переменных по фактору «Экорегиян» (по «Forest ecological stratification in Vietnam», Vu et al., 2011), построенные в программе RStudio (Вер. 2023.12.1.) с использованием пакета *ggplot*. А – зависимая переменная «КОЕ», Б – зависимая переменная «количество видов на участке леса», В – зависимая переменная «количество видов в образце», Г – зависимая переменная «обратная форма индекса Симпсона», Д – зависимая переменная «индекс Шеннона», Е – зависимая переменная «выравненность видовых обилий» (точками отмечены выбросы).

ГЛАВА 4. МОЛЕКУЛЯРНАЯ ИДЕНТИФИКАЦИЯ И БИОТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ КОЛЛЕКЦИИ МИКРОМИЦЕТОВ ВЬЕТНАМА

4.1 Результаты идентификации коллекционных культур *Trichoderma* spp. Виды рода *Trichoderma* являются доминантами во многих исследованных местообитаниях, однако определение их видовой принадлежности на основе макро- и микроморфологических признаков затруднено из-за описания в настоящее время большого количества криптических видов (близкие виды, с перекрывающимися морфологическими признаками). В связи с этим для уточнения идентификации использован молекулярно-генетический метод. Было отобрано 35 штаммов, выделенных из различных локалитетов, относящихся к 12 идентифицированным по морфологии группам и два штамма с признаками, не укладывающимися в известные морфологические виды. Результаты идентификации и субстратная приуроченность видов указана в таблице 26. Полный список полученных последовательностей ДНК для различных видов микромицетов, депонированных в базы данных GenBank, представлен в приложении 9.

Таблица 26. Видовая принадлежность штаммов *Trichoderma* spp. по участку ITS (обозначения участков и субстратов как в таблице 1)

№	Участок/субстрат	Вид по морфологии	Вид по ITS
4105	КТР Дк2 ep	<i>Trichoderma asperellum</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
4563	СТ Д s	<i>Trichoderma asperellum</i>	<i>Trichoderma erinaceum</i>
2581	КП 1500 s	<i>Trichoderma atroviride</i>	<i>Trichoderma atroviride</i>
3624	ПХ К s	<i>Trichoderma atroviride</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
3049	СШ К2 s	<i>Trichoderma deliquescens</i>	<i>Trichoderma deliquescens</i>
2726	КП 1000 ep	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Trichoderma pubescens</i>
3040	ККК 1500 l	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Trichoderma pubescens</i>
3627	ПХ-К l	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Trichoderma hamatum</i>
4477	СТ Дол ep	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Trichoderma hamatum</i>
4564	СТ Д s	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Trichoderma hamatum</i>
3378	ККК-1 900 l	<i>Trichoderma hamatum</i>	<i>Trichoderma rossicum</i>
2582	КП 1500 s	<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
3050	СШ К2 s	<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
3053	ККК 1000 d	<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Trichoderma pleuroticola</i>
3622	КТР Дк2 s	<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
4147	КТР Дк2 l	<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
4291	ПМ Хр l	<i>Trichoderma harzianum</i>	<i>Trichoderma atroviride</i>
2580	КП 1500 s	<i>Trichoderma koningii</i>	<i>Trichoderma koningiopsis</i>
3514	ККК 2Д s	<i>Trichoderma koningii</i>	<i>Trichoderma koningiopsis</i>
4565	СТ Д s	<i>Trichoderma koningii</i>	<i>Trichoderma koningiopsis</i>
4566	КТР Дк2 l	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>
3456	ККК 2Д s	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>

4357	СТ Хр s	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>
4528	СТ Дол ер	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>
3042	СШ Г 1	<i>Trichoderma reesei</i>	<i>Trichoderma ghanense</i>
3043	ККК 1500 s	<i>Trichoderma reesei</i>	<i>Trichoderma reesei</i>
4531	СТ Д s	<i>Trichoderma reesei</i>	<i>Trichoderma hamatum</i>
4588	КТР Дк2 1	<i>Trichoderma reesei</i>	<i>Trichoderma koningiopsis</i>
4448	СТ Дол s	<i>Trichoderma sp.</i>	<i>Trichoderma spirale</i>
4447	СТ Дол s	<i>Trichoderma sp.</i>	<i>Trichoderma asperelloides</i>
2574	КП 1000 ер	<i>Trichoderma tomentosum</i>	<i>Trichoderma tomentosum</i>
3518	ККК 1700 s	<i>Trichoderma tomentosum</i>	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>
3623	ПХ К s	<i>Trichoderma tomentosum</i>	<i>Trichoderma pubescens</i>
3044	СШ К2 s	<i>Trichoderma virens</i>	<i>Trichoderma virens</i>
2728	КП 1000 ер	<i>Trichoderma viride</i>	<i>Trichoderma koningiopsis</i>

В результате работы для 16 штаммов подтверждена видовая принадлежность, показанная на основе морфологии. Для 19 штаммов идентификация была уточнена, а дополнительно выявлено ещё 7 видов: *Trichoderma asperelloides*, *T. erinaceum*, *T. ghanense*, *T. koningiopsis*, *T. pleurotica*, *T. pubescens*, *T. rossicum* и *T. spirale*.

4.2 Результаты исследования антибиотической активности коллекционных штаммов микромицетов в отношении госпитальных инфекций.

В ходе работ было протестировано на наличие антибиотической активности 597 штаммов грибов (из 88 родов, относящихся к 302 видам, а также 31 стерильный/неидентифицированный штамм). Среди них 273 штамма выделено из почв и листового опада Вьетнама. Остальные – из различных регионов России: Московской, Тверской, Ленинградской и других областей.

Среди проанализированных 597 штаммов, был выявлен 121 штамм грибов-антагонистов, обладающих бактерицидной активностью. Штаммы с зонами подавления 20 мм и выше обнаружены в родах *Chaetomium*, *Clonostachys*, *Cylindrocarpon*, *Fusarium*, *Gongronella*, *Hamigera*, *Humicola*, *Malbranchea*, *Microdochium*, *Nodulisporium*, *Oidiodendron*, *Stilbella*, *Trichoderma*. Самые широкие зоны подавления роста патогена отмечены у микромицетов в родах *Aspergillus*, *Beauveria*, *Clonostachys*, *Oedocephalum*, *Penicillium*, *Simplicillium*, *Trichoderma*. Выявлены 6 перспективных штаммов 5 видов: *Acremonium berkeleyanum*, *Clonostachys candelabrum*, *Cylindrocarpon destructans*, *Purpureocillium lilacinum* и *Penicillium thomii*, обладающие антибиотиками широкого спектра действия, подавляющие сразу 5 бактериальных тест-культур из 8.

В результате исследований выявили 121 штамм грибов-антагонистов, обладающих бактерицидной активностью (с зонами подавления культур 15 мм и выше). Штаммы с

зонами подавления 20 мм и выше обнаружены в родах *Chaetomium* (Вьетнам), *Clonostachys* (Московская область), *Cylindrocarpon* (Московская область), *Fusarium* (большая часть - Вьетнам), *Gongronella* (Ленинградская область), *Hamigera* (Вьетнам), *Humicola* (Вьетнам), *Malbranchea* (Вьетнам), *Microdochium* (Ленинградская область), *Nodulisporium* (Вьетнам), *Oidiodendron* (Тверская область), *Pestalotiopsis* (Вьетнам), *Stilbella* (Вьетнам), *Trichoderma* (большая часть - Вьетнам и Московская область).

Помимо определения зоны подавления тест-культуры, было возможно выявить спектр действия вещества, диффундирующего в толщу агара в отношении набора исследуемых бактерий. Была показана активность 6 штаммов грибов, относящихся к 5 видам: *Acremonium berkeleyanum* (Московская область), *Clonostachys candelabrum* (Московская область), *Cylindrocarpon destructans* (Московская область), *Paecilomyces lilacinus* (Вьетнам) и *Penicillium thomii* (Вьетнам) против большинства тест-культур (они подавляли 5 бактериальных тест-культур из 8).

Подавляли 4 тест-культуры уже 15 штаммов микромицетов (10 из них имеют Вьетнамское происхождение), относящихся к 12 видам. Подавляли 3 тест-культуры 48 штаммов тестируемых штаммов грибов. А против 2 тест-культур были активны уже 75 штаммов. Всего 1 тест-культуру подавляли 153 штамма из числа исследованных.

Важно отметить, что 300 исследуемых штаммов не проявили активности против данных тест-культур.

Самые высокие зоны подавления роста патогена отмечены у микромицетов в родах *Aspergillus*, *Beauveria*, *Clonostachys*, *Oedocephalum*, *Penicillium*, *Simplicillium*, *Trichoderma*. 34 штамма образовывали наибольшие зоны подавления роста (в диапазоне значений от 45 до 20 мм). Наиболее активные среди них: *Clonostachys candelabrum*, *Trichoderma viride*, *Hamigera avellanea*, *Trichoderma harzianum*, *Simplicillium lamellicola*, *Fusarium solani* и *Humicola fuscoatra*.

105 штаммов тестируемых грибов образовывали зоны в диапазоне значений от 20 до 10 мм. Наиболее активными (из 63) против *Bacillus cereus* оказались штаммы *Penicillium chrysogenum*, *Fusarium heterosporum*, *Penicillium citrinum*, они подавляли тест-культуру на 25-20 мм.

Подавляли рост *Micrococcus luteus* 105 штаммов микромицетов, самые активные *Hamigera avellanea*, *Fusarium solani* и *Penicillium thomii*, образовывали зоны подавления на 35-30 мм.

Pseudomonas fluorescens могли подавить только три штамма – это *Fusarium heterosporum* (максимальная зона 17 мм), *Oedocephalum glomerulosum* (12 мм), *Paecilomyces lilacinus* (11 мм).

Serratia marcesces не могла активно расти в присутствии 42 штаммов грибов из исследованных (от 22 мм до 4 мм зоны подавления), среди них наиболее сильными были: *Humicola fuscoatra*, *Fusarium solani*, *Microdochium bolleyi* и *Acremonium berkeleyanum*.

Против *Staphylococcus aureus* были эффективны многие штаммы (рис. 78), 212 из 297 проявивших какую-либо активность вообще, диаметр зоны подавления роста сильно варьировал: от 40 мм до всего 2 мм. Наиболее активные штаммы (40-30 мм): *Trichoderma viride*, *Trichoderma harzianum*, *Simplicillium lamellicola*, *Humicola fuscoatra*, и *Fusarium solani*.

Дрожжевой патоген *Candida albicans* тоже оказался под влиянием грибов-подавителей роста тест-культур. Активных штаммов оказалось тоже немало: 105 (зоны подавления от 28 до 2 мм).

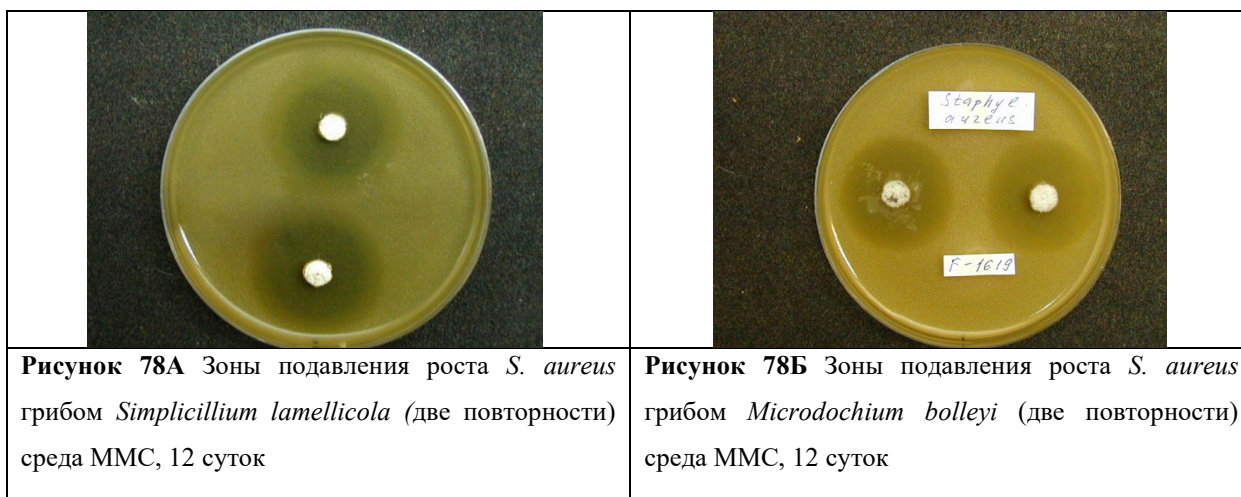
Помимо прочего, выявляли активность некоторых выбранных штаммов в отношении довольно серьезных инфекций: *Bacillus anthracis*, *Francisella tularensis*, *Pseudomonas aeruginosa*.

Рост тест-культуры *Bacillus anthracis* подавляли 4 штамма грибов: лучше всех "работал" *Aspergillus flavipes* (зона 15 мм, Вьетнам), с меньшей эффективностью подавляли тест-культуры *Clonostachys candelabrum* (5 мм, Московская область), *Aspergillus sydowii* (5 мм, Вьетнам), *Aspergillus terreus* (5 мм, Астраханская область).

Francisella tularensis также не росла вокруг блоков с 4 штаммами грибов: *Clonostachys candelabrum* (зона 45 мм, Московская область), *Aspergillus terreus* (15 мм, Астраханская область), *Fusarium solani* (13 мм, Южный Вьетнам), *Penicillium velutinum* (10 мм, Южный Вьетнам).

Против *Pseudomonas aeruginosa* "работали" только *Aspergillus niger* (18 мм зона) и *Aureobasidium pullulans* (15 мм), выделенные из почв Вьетнама.

Среди многих протестированных штаммов грибов, наиболее активными в отношении большого количества тест-культур и с максимальными зонами подавления были: *Clonostachys candelabrum*, *Paecilomyces lilacinus*, *Trichoderma viride*, *Trichoderma harzianum*, *Humicola fuscoatra*, *Hamigera avellanea*, *Fusarium heterosporum* и *Fusarium solani*. Эти виды можно выделить как из почв на территории России, так и из почв Вьетнама. Однако наиболее перспективны с точки зрения дальнейшего изучения свойств и дальнейшей работы по выявлению антибиотической активности в отношении возбудителей госпитальных инфекций вьетнамские штаммы, так как они выделяют вещества, имеющие более широкий спектр действия на бактерии разных групп, а также действуют более эффективно, образуя большие зоны подавления тест-культур.



4.3 Результаты исследования антибиотической активности в отношении модифицированных штаммов *Escherichia coli*.

Для 122 штаммов микромицетов, которые выделены в результате данного исследования из природных субстратов национального парка Бузьямап (Прил 8, Табл. 6), было проведено первичное тестирование в отношении двух репортерных штаммов бактерий *Escherichia coli*. Помимо диаметра зоны подавления роста бактериальных тест-культур, мы получали первичные данные относительно возможного механизма действия антибиотиков, производимых исследуемыми грибами (рис. 79).

Анализ полученных результатов показал, что среди протестированных штаммов, почти треть выделяет вещества, подавляющие рост тест-культур (36 штаммов из 122): из них 5 штаммов блокировали синтез бактериальных белков, 12 – нарушали синтез клеточной стенки, а механизм действия веществ, выделяемых остальными активными штаммами, неизвестен. Среди протестированных, для дальнейшей работы отобраны 10 активных штаммов, подавляющих трансляцию бактериальных белков и образующих наибольшие зоны подавления роста: № 1809 *Pseudobotrytis terrestris*, № 1823 *Penicillium* sp., № 1824 *Penicillium javanicum*, № 1833 *Aspergillus alliaceus*, № 1834 *Aspergillus clavatus*, № 1837 *Trichoderma virens*, № 1841 *Trichoderma virens*, № 1883 *Trichoderma virens* № 1974 *Aspergillus clavatus*, № 2128 *Penicillium aurantiogriseum*. Для данных штаммов были подобраны оптимальные условия культивирования на жидких питательных средах, в дальнейшем анализе использовали полученные культуральные жидкости на 7-е и 10-е сутки роста. С ними в настоящее время продолжается работа по идентификации активных соединений.

Показано, что штамм № 1837 (*Trichoderma virens*) производит конинговую (гептелидовую) кислоту, которая не влияет на трансляцию в клетках бактерий, довольно хорошо известна в литературе и, к сожалению, токсична для клеток эукариот. Штамм

№ 1834 (*Aspergillus clavatus*) продуцирует вещество под названием монамидоцин (Kamiyama et al., 1995) и три вещества из группы сидерофоров, вероятнее всего, они не отвечают за антибактериальные свойства этого штамма. Наиболее интересным для дальнейшего изучения оказался штамм № 1823 (*Eupenicillium* sp.), который, как обнаружено, продуцирует два активных соединения. Удалось получить чистую фракцию одного из них, активно подавляющего бактериальную трансляцию, и не известного ранее по литературным данным.

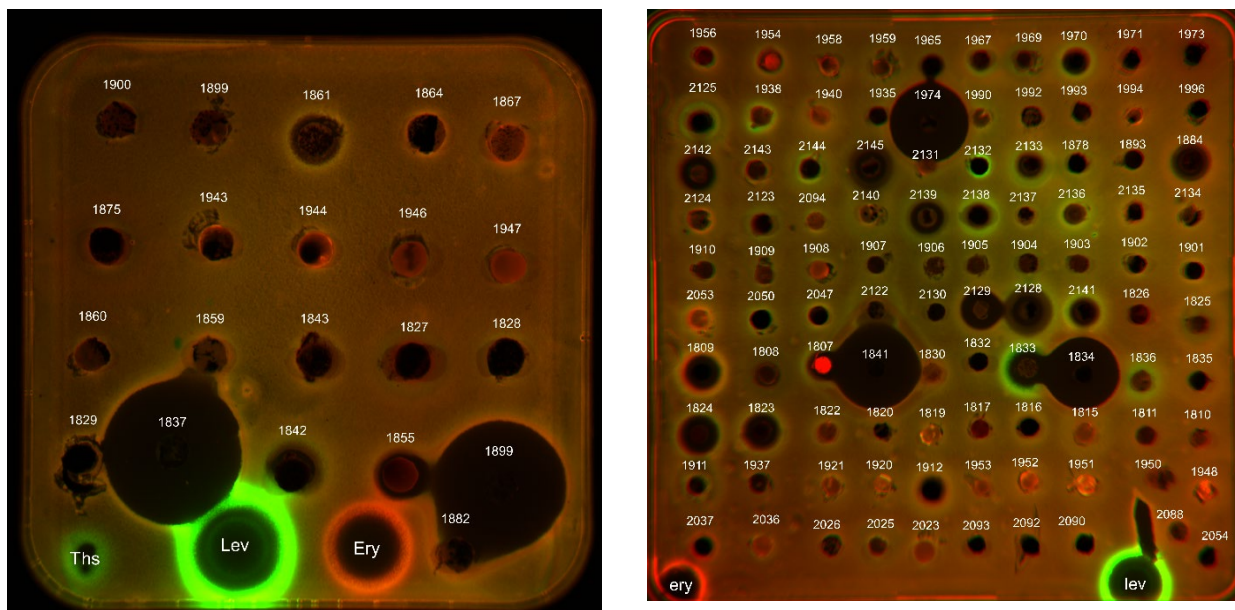


Фото чашек с тестируемыми культурами, полученное с помощью устройства ChemiDock в двух флуоресцентных каналах Су3 и Су5, номерами обозначены коллекционные штаммы.

Рисунок 79. Чашки с тест-объектами (результаты тестирования) спустя сутки инкубирования

4.4 Результаты скрининга почвенных микромицетов продуцентов фермента бета-маннаназы.

При определении активности фермента особенно важным этапом оказался подбор оптимального уровня рН, при котором производилось измерение оптической плотности и подбор соответствующего буферного раствора. В результате, показательным для дальнейших опытов оказалось выявление активности фермента при рН 4,0.

При подборе среды показано, что оптимальными условиями для культивирования микромицетов является среда без дрожжевого экстракта и с минимальным содержанием сахарозы, активность лучше смотреть на 4-е сутки культивирования, чем на 6-е, так как происходит активное расходование субстрата и ингибирование роста культуры микромицета. Набор этих условий культивирования оказался оптимальным и использовался для дальнейшего выращивания штаммов микроскопических грибов.

В результате проведенного скрининга 28 штаммов из 100 показали способность к продукции исследуемого фермента. Ниже приведены результаты (Табл. 27) измерения оптической плотности наиболее активных продуцентов фермента бета-маннаназы.

Таблица 27. Уровень активности фермента (оптическая плотность среды культивирования) бета-маннаназы для коллекционных штаммов микромицетов.

№	№ штамма в коллекции	Вид	Оптическая плотность	
			рН 4.0	рН 6.0
			590 нм	590 нм
1	S 2152	<i>Aspergillus aculeatus</i>	0,993	0,773
2	S 2141	<i>Penicillium sclerotiorum</i>	0,974	0,992
3	S 2208	<i>Fusarium proliferatum</i>	0,964	0,457
4	S 2153	<i>Aspergillus aculeatus</i>	0,886	0,931
5	S 2319	<i>Penicillium oxalicum</i>	0,875	0,405
6	S 2154	<i>Aspergillus aculeatus</i>	0,821	0,502
7	S 2156	<i>Aspergillus flavipes</i>	0,821	0,520
8	S 2207	<i>Fusarium proliferatum</i>	0,787	0,398
9	S 2157	<i>Aspergillus flavipes</i>	0,784	0,800
10	S 2167	<i>Aspergillus unguis</i>	0,753	0,469
11	S 2308	<i>Fusarium trichothecioides</i>	0,750	0,285
12	S 2212	<i>Fusarium solani</i>	0,738	0,294
13	S 2155	<i>Aspergillus cervinus</i>	0,722	0,514

14	S 2160	<i>Aspergillus fumigatus</i>	0,708	0,534
15	S 2161	<i>Aspergillus insuetus</i>	0,580	0,168
16	S 2170	<i>Aspergillus versicolor</i>	0,544	0,393
17	S 2166	<i>Aspergillus unguis</i>	0,523	0,546
18	S 2168	<i>Aspergillus sydowii</i>	0,497	0,404
19	S 2163	<i>Aspergillus sydowii</i>	0,447	0,314
20	S 2321	<i>Pestalotiopsis sp.</i>	0,412	0,178
21	S 2169	<i>Aspergillus terreus</i>	0,395	0,243
22	S 2151	<i>Aspergillus aculeatus</i>	0,288	0,115
23	S 2164	<i>Aspergillus terreus</i>	0,220	0,534
24	S 2202	<i>Fusarium flocciferum</i>	0,218	0,433
25	S 2328	<i>Scopulariopsis carbonaria</i>	0,207	0,443
26	S 2165	<i>Aspergillus tubingensis</i>	0,191	0,066
27	S 2158	<i>Aspergillus flavus var. flavus</i>	0,174	0,264
28	S 2162	<i>Aspergillus nidulans</i>	0,155	0,326

* уровни активности

Активность фермента		
низкая	средняя	высокая
0.15-0.25	0.25-0.5	0.5-1.0

Среди 100 тестируемых, 17 штаммов показали высокую активность фермента, 5 – среднюю и 6 штаммов – низкую. Среди них большинство – представители родов *Aspergillus*, *Penicillium* и *Fusarium*, что согласуется с литературными данными по поиску активных продуцентов. Эти виды активно используются в биотехнологических целях (особенно при производстве ферментов, необходимых для обработки сырья в пищевой промышленности и сельском хозяйстве).

По итогам работ 4 штамма *Aspergillus* spp. были отобраны для дальнейшей работы по очистке фермента и трансформации продуцента.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Природные условия Вьетнама очень неоднородны, в связи со значительной протяженностью страны с севера на юг, большая часть территории занята горными массивами, и в этом регионе наблюдается большое видовое богатство древесных жизненных форм, что формирует дополнительное разнообразие биотопов. В связи с таким многообразием абиотических и биотических факторов, а также типов субстратов, микроскопические грибы Вьетнама отличаются видовым составом и своеобразием их комплексов в каждом изученном местообитании.

Подобные широкомасштабные работы по изучению разнообразия микромицетов в 10 ООПТ Центрального и Северного Вьетнама проведены впервые. Анализ полученных в ходе этого исследования данных позволил выявить особенности видового состава микроскопических грибов и оценить влияние конкретных условий местообитания.

Обнаруженные нами микромицеты относятся к разным эколого-трофическим группам. Наиболее многочисленны сапротрофы, развивающиеся в почве и на разлагающихся растительных остатках – это, в первую очередь, представители родов *Aspergillus* и *Penicillium*, *Talaromyces*, *Trichoderma*, *Chaetomium*. Представлены также и фитопатогенные грибы: хорошо известные виды *Cladosporium*, *Fusarium*, *Curvularia*, *Pilidium*, *Epicoccum*, способные как к сапротрофному развитию на растительных остатках, так и к активному поражению древесных и травянистых растений. *Chaetomella circinoseta* и *C. raphigera* – редкие виды тропических микромицетов (Rossman et al, 2004), они уже были встречены на территории национальных парков Бузьямап и Йокдон (Aleksandrova, Aldobaeva, 2018). Других видов этого рода на территории Вьетнама в настоящее время не выявлено. Нами выявлены и сапротрофы, предпочитающие растительные остатки, среди которых *Beltraniella carolinensis*, исходно выделенный и описанный как потенциальный эндофит из живых и опавших листьев *Quercus* в Японии (Shirouzu T. et al., 2010). *Endocalyx melanoxanthus* (Vitoria et al., 2011) практически всегда связан с пальмовыми остатками, микромицет *Thielaviopsis radicola* тоже описан как связанный с пальмами вид, он является довольно серьезным патогеном финиковой пальмы (*Phoenix dactylifera*). Среди энтомопатогенных представителей микобиоты можно отметить *Purpureocillium lilacinum*, который входил в список доминирующих видов и почвы, а также *Metacordyceps chlamydosporia*, выделенный с небольшой частотой.

Интересно отметить виды, которые не встречаются повсеместно, а впервые отмечены в ходе этого исследования для территорий Вьетнама, однако такая задача вызывает трудности.

Довольно много исследований микромицетов тропиков имеет прикладной характер: изучают патогенов растений (Abbas et al., 2003; Hyde et al., 2007; Ammar, 2011; Gajbhiye et al., 2016) или животных и человека (Ashbee, Evans, 2002), а также грибы-продуценты биологически активных веществ (Visalakchi et al., 2009; Brandt et al., 2018). Много работ посвящено изучению видового состава грибов, специфически связанных с определенными видами растений и различными типами субстратов (Hyde, 1988; Hyde et al., 2000; Frohlich, Hyde, 2000; Guu et al., 2010; Taylor, Hyde, 2003). Кроме того, значительно различаются методы исследования видового состава и способы определения видовой принадлежности (на основе культуральных и микроморфологических признаков или же только на основе молекулярно-генетических маркёров). Дополнительную сложность создаёт нестабильность систематического положения и видовых названий даже самых распространенных микроскопических грибов. В связи с этим, вызывает трудности составление полного списка микобиоты территории Вьетнама, с которым можно было бы сравнить данные о видовом составе, полученные в ходе данного исследования.

Систематическое изучение видового разнообразия, особенностей распространения, освоения субстратов и экологии культивируемых микроскопических грибов из различных субстратов лесных экосистем Вьетнама преимущественно на основе культурально-морфологических методов проводится с 2009 года (Александрова и др., 2011; Калашникова, Александрова, 2014 и др.). Авторами ранее опубликованы списки микромицетов, обнаруженных в ходе исследования территорий национального парка Катъен (Александрова, Сидорова, 2011) и типичных лесов юга Вьетнама на примере национальных парков Донгнай, Бидуп-Нуйба, Чуянгсин и Локбак (Калашникова, 2016). Эти исследования выявили 358 видов микроскопических грибов на территории южного Вьетнама в 5 различных ООПТ. В результате данной работы (на территории 10 ООПТ Центрального и Северного регионов) список почвообитающих микромицетов исследованных территорий Вьетнама был пополнен ещё на 194 вида (рис. 80А).

На рисунке (рис. 80Б) представлено сравнение видовых списков грибов, обнаруженных в трех биогеографических регионах Вьетнама. Как видно, только 16% (91 вид из 552) от общего числа сравниваемых видов встречены во всех трех регионах, в то время как каждый из обозначенных регионов отличался наличием уникального видового состава. Меньшее, по сравнению с Севером и Югом, число уникальных видов, выявленных в Северном регионе, можно объяснить меньшим числом исследованных лесов.



Рисунок 80. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных территорий Вьетнама. Сравнение списка видов по биогеографическим регионам (видов, обнаруженных на территориях Центрального, Северного и Южного Вьетнама).

Установленные различия в видовом составе равнинных и горных тропических лесов Вьетнама соответствует общим тенденциям географического распределению почвообитающих микроскопических грибов в целом. По представленности таксономических групп культивируемых микромицетов также прослеживаются отличия между различными экорегионами и субрегионами Вьетнама.

Исследование таксономической структуры и функциональной активности комплексов микроскопических грибов в почве и на растительном опаде таких интересных, богатых и уникальных природных сообществ как тропические лесные экосистемы, позволяет провести некоторую оценку роли грибов в протекающих процессах и их взаимосвязей со всеми компонентами биоценоза.

Выделенные в ходе данного исследования культуры микромицетов заложены на хранение и пополнили коллекцию кафедры микологии и альгологии. Для части коллекционных штаммов была продемонстрирована антагонистическая и ферментативная активность, их метаболиты могут быть использованы в медицинских и биотехнологических целях, работа с ними продолжается в настоящее время.

В связи с описанными выше фактами необходима интенсификация микологических исследований на новых территориях, сочетающих традиционные подходы с применением современных молекулярных методов, а также охват работами новых регионов, что позволит в будущем на основании новых данных продолжить обсуждение вопроса закономерностей распространения микромицетов в тропических регионах и их биотехнологического потенциала.

ВЫВОДЫ

1. В исследованных особо охраняемых тропических лесах центрального и северного регионов Вьетнама выявлен 371 вид культивируемых микроскопических грибов, относящихся к 135 родам, при этом впервые для микобиоты страны отмечено 194 вида.
2. Таксономическая структура микобиоты: отдел Mucoromycota представлен 20 видами, отдел Mortierellomycota – 4 видами, отдел Basidiomycota включал 5 видов, а остальные – принадлежат отделу Ascomycota, ведущими порядками являются Eurotiales (133 вида, 36%) и Нурокреалес (104 вида, 28%).
3. Изученные местообитания отличаются как по численности почвенных грибов, так и по количеству КОЕ микромицетов. Этот показатель самый высокий на листовом опаде (от 973 ± 72 тыс/г и до $177 \pm 0,9$ тыс/г), а количество видов (от 52 до 19) в большинстве случаев самое высокое в образцах почвы, значения этих параметров для «воздушной почвы» занимают промежуточное значение.
4. Методом многофакторного дисперсионного анализа показано, что количественные характеристики и показатели разнообразия комплексов почвообитающих микромицетов изученных местообитаний сильнее всего зависят от фактора «экорегиян», объединяющего климатические и географические особенности территории.
5. Видовой состав микромицетов в большей мере зависит от конкретных условий микроместообитаний: типа субстрата, почвы, рельефа местности, а также гидрологического режима, а климатические параметры имеют меньшее значение.
6. Только 16% от общего числа видов микромицетов на сравниваемых территориях встречены во всех трех регионах Вьетнама (центральном, северном и южном), большинство из них – космополитные виды, в то время как уникальные виды для каждого региона связаны со специфическими субстратами в тропических лесах.
7. Среди проанализированных 597 штаммов микроскопических грибов около 20% (121 штамм) обладают антибиотической активностью в отношении госпитальных инфекций.
8. Среди проанализированных 120 коллекционных штаммов микроскопических грибов Вьетнама в отношении модифицированных *Escherichia coli* для идентификации биологически активных соединений отобрано 10 перспективных штаммов.
9. По итогам скрининга 100 штаммов для очистки фермента бета-маннаназы и трансформации продуцента отобрано 4 штамма *Aspergillus* spp.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алдобаева И.И., Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы светлого диптерокарпового леса (национальный парк Йок Дон, Вьетнам) // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. N. 1. С. 22–29.

Александрова А.В., Сидорова И.И., Тиунов А.В. Микроскопические грибы почв и листового опада национального парка Кат Тиен (Южный Вьетнам) // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. N. 1. С. 12–25.

Александрова А.В., Сидорова И.И. Микроскопические грибы почвы и опада // В кн.: Структура и функции почвенного населения тропического муссонного леса (национальный парк Кат Тьен, южный Вьетнам). М.: КМК. 2011.С. 166–189.

Асеева И.В., Бабьева И.П., Бызов Б.А., Гузев В.С., Добровольская Т.Г., Звягинцев Д.Г., Зенова Г.М., Кожевин П.А., Кураков А.В., Лысак Л.В., Марфенина О.Е., Мирчинк Т.Г., Полянская Л.М., Паников Н.С., Скворцова И.Н., Степанов А.Л., Умаров М.М. / под редакцией Звягинцева Д.Г. / Методы почвенной микробиологии и биохимии. М.: Изд-во МГУ Москва, 1991. 154 с.

Билай В.И. Фузарии. Киев: Наукова Думка. 1977. 442 с.

Билай В.И., Коваль Э.З. Аспергиллы. Киев: Наукова думка. 1988. 204 с.

Бродский А. Введение в проблемы биоразнообразия. СПб : ДЕАН, 2002. 144 с.

Герасимова М. И., Красильников П. В. Мировая реферативная база почвенных ресурсов 2014 // Международная система почвенной классификации для диагностики почв и создания легенд почвенных карт //Исправленная и дополненная версия. 2015. 216 с.

Джонгман Р.Г.Г., Тер Браак С.Дж.Ф. Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. / Пер. с англ. Под ред. А.Н. Гельфана, Н.М. Новиковой, М.Б. Шадринной / М.: РАСХН, 1999. 306 с.

Жерихин В.В. История биома дождевых тропических лесов // Журн. Общ. Биол., 1993. Т.54. N. 6. С. 659–666.

Калашникова К.А., Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы национального парка «Би Дуп — Нуй Ба» (Южный Вьетнам) // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. N. 6. С. 355–364.

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

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. N. 2. С. 97–107.

Кириленко Т.С. Определитель почвенных сумчатых грибов. Киев: Наук. Думка. 1978. 263 с.

Кузнецов А.Н. Структура и динамика муссонных тропических лесов Вьетнама. Дис. д.б.н., Москва. 2016. 554 с.

Кураков А.В. Методы выделения и характеристики комплексов микроскопических грибов наземных экосистем. М.: МАКС Пресс. 2001. 89 с.

Леонтьев Д.В. Флористический анализ в микологии: учебник для студентов высших учебных заведений. Харьков, 2008. 110 с.: 50 ил.

Лиховидов В.Е., Александрова А.В., Быстрова Е.В., Храмов М.В. Антибактериальная активность почвенных грибов Южного Вьетнама в отношении возбудителя сибирской язвы // Современная микология в России. 2017а. Т. 7. С. 412–414.

Лиховидов В.Е., Александрова А.В., Быстрова Е.В., Храмов М.В. Антимикробная активность штаммов микромицетов в отношении госпитальных инфекций // Современная микология в России. 2017б. Т. 7. С. 242–245.

Мегарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.

Мельник В.А. Определитель грибов России. Класс *Hyphomycetes*. Семейство *Dematiaceae*. СПб.: Наука, 2000. 371 с.

Милько А.А. Определитель мукоральных грибов. Киев: Наук. думка, 1974. 306 с.

Мирчинк Т.Г. Почвенная микология. Москва: МГУ, 1988. 220 с.

Мишустин Е.Н., Пушкинская О.И. Эколого–географические закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов // Известия АН СССР. Сер. Биология. 1960. Т. 5. С. 641–660.

Новожилов Ю.К., Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Щепин О.Н., Азаров Д.В., Змитрович И.В., Волобуев С.В., Коваленко А.Е. Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы // Биосфера. 2016. Т.8. N. 2. С. 202–215.

Фридланд В.М. Почвы и коры выветривания влажных тропиков. М.:Наука, 1964. 321с.

Фридланд В.М. Структуры почвенного покрова мира. М.: Мысль, 1984. 235 с.

Цех В., Хинтермайер–Эрхард Г. Почвы мира. Атлас. М.: Академия. 2007.120 с.

Чернов И.Ю. География почвенных микроорганизмов: итоги и перспективы // Перспективы развития почвенной биологии. 2001. Москва: МАКС Пресс. С. 34–46.

-
- Anasontzis, G.E., Thuy, N.T., Hang, D.T.M., Huong, H.T., Thanh, D.T., Hien, D.D., Olsson, L. Rice straw hydrolysis using secretomes from novel fungal isolates from Vietnam. *Biomass and Bioenergy*, 2017. T. 99, P.11–20. doi:10.1016/j.biombioe.2017.02.008
- Anderson J.M., Swift M.J. Decomposition in tropical forest. In: Sutton S.L., Whitmore T.C., Chadwick A.C. (Eds.) // *Tropical Rain forest: Ecology and management*. Blackwell, Oxford. 1983. P. 287–309
- Arx J.A. The genera of fungi sporulation in pure culture // *Vaduz.: J. Cramer*, 1981. 424 p
- Ashbee H.R., Evans E.V. Immunology of diseases associated with *Malassezia* species. // *Clin. Microbiol. Rev.*, 2002. V. 15. P. 21–57.
- Averyanov L.V., Phan Ke Loc, Nguyen Tine, Hiep D.K. Harder. Phytogeographic review of Vietnam and adjacent areas of Eastern Indochina // *Komarovia Saint Petersburg, Russia*.2003. T.3 V.3. P.1–83.
- Ayoubi N, Soleimani M.J, Zare R. *Pilidium concavum*, causing Tan–brown Rot on Strawberry in Iran // *Journal of Plant Pathology*. 2016. T. 98. P.667–669.
- Bills G.F., Dombrowski A., Pelvez F., Polishook J.D., Zhiqiang A. Recent and future discoveries of pharmacologically active metabolites from tropical fungi. // *Tropical Mycology 2. Micromycetes / Eds. R. Watling et al. New York: CABI Publishing*, 2004. P. 165–194.
- Blackwell M. The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*. 2011. T. 98. V. 3. P. 426–438. doi:10.3732/ajb.1000298
- Booth C. The genus *Fusarium* // *Klwl, Surrey, England: Commonwealth Mycological Inst.* 1971. 237 p.
- Brandt S.C., Ellinger B., van Nguyen T., Thi Q.D., van Nguyen G., Baschien C., ... Gand M. A unique fungal strain collection from Vietnam characterized for high performance degraders of bioecological important biopolymers and lipids. *PLOS ONE*, 2018. T. 13. V. 8, P.26–95. doi:10.1371/journal.pone.0202695
- Burgess L.W., Summerell B.A. Mycogeography of *Fusarium*: Survey of *Fusarium* species from sub–tropical and semi–arid grassland soils from Queensland, Australia. // *Mycological Research*. 1992. V. 96. P. 780–784.
- Capdet M., Romero A.I. Fungi from palms in Argentina // *Mycotaxon*. 2010. V. 112. P. 339–355.
- Chaverri P., V´ılchez B. Fungal Diversity in different stages of Tropical Forest succession in Costa Rica // *Biotropica*. 2006. V. 38, N. 4. P. 531–543.

Chomnunti P., Hongsanan S., Aguirre–Hudson B., Tian Q., Peršoh D., Dhimi M.K., ...
Hyde K.D. The sooty moulds. *Fungal Diversity*, 2014. T. 66. V. 1. P. 1–36. doi:10.1007/s13225–
014–0278–5

Christensen M. A view of fungal ecology // *Mycologia*. 1989. V. 81, N. 1. P. 1–19.

Christensen M. Species diversity and dominance in fungal communities // *The fungal community* / Eds. D.T. Wiscklow, G.C. Carrol. New York: Marcel Dekker, 1981. P. 201–232.

Cloudsley–Thompson J.L. Desert life // *The LivingEarth*. 1975. 144p.

Costa L.A., Gusmão L.F.P. Communities of saprobic fungi on leaf litter of *Vismia guianensis* in remnants of the Brazilian Atlantic Forest // *Journal of Forestry Research*, 2016. T. 28. V.1. P. 163–172. doi:10.1007/s11676–016–0268–4

de Queiroz JS, Griswold D, Duc Tu N, Hall P Vietnam tropical forest and biodiversity assessment. In: United States Agency for International Development, editor. Quito: Sun Mountain International and Cadmus Group, Inc. 2013

Domsch K.H., Gams W., Anderson T. Compendium of soil fungi. (Sec. ed.) Ehing: IHW–Verlag. 2007. 672 p.

Ellis M.B. Dematiaceous Hyphomycetes. // Kew: CMI, 1971. 608 p.

Ellis M.B. More Dematiaceous Hyphomycetes // Kew: CMI, 1976. 507 p.

Fittkau E.J., Klinge H. On biomass and tropic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem II // *Biotropica*. 1973. V.5. N.1. P. 2–14.

Foissner W. Biogeography and dispersal of microorganisms: a review emphasizing protists // *Acta Protozoologica*. 2006. V. 45. P. 111–136.

Fontaneto D. Biogeography of microscopic organisms. Is everything small everywhere? // *Biogeography of Microscopic Organisms* / Ed. .Fontaneto D. New York: Cambridge University Press. 2011. 384 p.

Fröhlich J., Hyde K.D Biodiversity of palm fungi in the tropics: are global fungal diversity estimates realistic? // *Biodiversity and Conservation*. 1999. V. 8. P. 977–1004. <https://doi.org/10.1023/A:1008895913857>

Fröhlich J., Hyde K.D., Petrini O. Endophytic fungi associated with palms // *Mycological research*. 2000. V. 104, N. 10. P. 1202–1212.

Gajbhiye M, Sathe S, Shinde V, Kapadnis B. Morphological and Molecular Characterization of Pomegranate Fruit Rot Pathogen, *Chaetomella raphigera*, and its Virulence Factors // *Indian journal of microbiology*. 2016. T. 56. V. 1. P. 99–102.

Gams W, Hoekstra ES, Aptroot A. CBS Course of Mycology // CBS. Baarn. 1998. 165 p.

Gams W. Biodiversity of soil–inhabiting fungi // *Biodiv. Conserv*. 2007. V. 16, N. 1. P. 69–72.

- Gerlach W., Nirenberg H. The genus *Fusarium* – a pictorial atlas Berlin. 1982. 406 p.
- Guu J.R., Ju Y.M., Hsieh H.J. Bionectriaceous fungi collected from forests in Taiwan // Botanical Studies. 2010. V. 51, N.1. P. 161–174.
- Hai V.D., Hoang S.M. T., Hung N.T.Q., Ky N.M., Gwi–Nam B., Ki–hong P., ... Nguyen D.D. Characteristics of airborne bacteria and fungi in the atmosphere in Ho Chi Minh city, Vietnam – A case study over three years // International Biodeterioration & Biodegradation, 2019. T.145 P. 104–819. doi:10.1016/j.ibiod.2019.104819
- Hawksworth D. L., Rossman A. Y. Where are all the undescribed fungi? // Phytopathology. 1997. V. 87. P. 888–891.
- Hawksworth D.L. Why Study Tropical Fungi? // Tropical Mycology 2. Micromycetes / Eds R. Watling J.C., Frankland A.M., Ainsworth S., Isaac C.H., New York: CABI Publishing. 2002. P. 1–11.
- Hawksworth, D.L. Global species numbers of fungi: are tropical studies and molecular approaches contributing to a more robust estimate? // Biodiversity and Conservation. 2012. T. 21. V. 9. P. 2425–2433. doi:10.1007/s10531–012–0335–x
- Hawksworth, DL, Lücking, R. (2017). Fungal diversity revisited: 2.2 to 3.8 million species. // Microbiol Spectrum. 2016. T. 5. V. 4: P.1–52. doi:10.1128/microbiolspec.FUNK–0052–2016.
- Heberle H., Meirelles G.V., da Silva F.R., Telles, G.P., Minghim R. InteractiVenn: a web–based tool for the analysis of sets through Venn diagrams // BMC Bioinformatics. 2015. T. 16. P.1–69. DOI: 10.1186/s12859–015–0611–3
- Henkel T.W., Aime M.C., Chin M.M.L., Miller S.L., Vilgalys R., Smith M.E. Ectomycorrhizal fungal sporocarp diversity and discovery of new taxa in *Dicymbe* monodominant forests of the Guiana Shield // Biodiversity and Conservation. 2011. T. 21. V. 9. P. 2195–2220. doi:10.1007/s10531–011–0166–1
- Hiep N.V., Ha N.T., Thuy T.T.T., Van Toan P. Isolation and selection of *Arthrobotrys nematophagous* fungi to control the nematodes on coffee and black pepper plants in Vietnam // Archives of Phytopathology and Plant Protection. 2019. T. 52. V. 7. N. 8. P. 825–843. doi:10.1080/03235408.2019.1647694
- Ho H.M., Chuang S.C., Chen S.J. Notes on Zygomycetes of Taiwan (IV): three *Absidia* species (Mucoraceae). Fungal Science. 2004. V. 19, N. 4. P. 125–131.
- Hoog de G.S. The genera *Blastobotrys*, *Sporothrix*, *Calcarisporium* and *Calcarisporiella* gen. nov. // Stud. Mycol. 1974. N. 7. 84 p.
- Hoog de G.S., Guarro J., Gene J., Figueras M.J. Atlas of clinical fungi. // Sec. ed. Baarn: Centraalbureau voor Schimmelcultures. 2000. 1126 p.

Hubka, V., Kolarik, M., 2012. β -tubulin paralogue tubC is frequently misidentified as the benA gene in *Aspergillus* section *Nigri* taxonomy: primer specificity testing and taxonomic consequences. *Persoonia – Mol. Phylogeny Evol. Fungi* 29, 1–10. <https://doi.org/10.3767/003158512X658123>

Hyde K.D. Alias S.A. Biodiversity and distribution of fungi associated with decomposing *Nypa fruticans* // *Biodiversity & Conservation*. 2000. V. 9. N 3. P. 393–402.

Hyde K.D. Observations on the vertical distribution of marine fungi on *Rhizophora* spp. at Kampong Danau mangrove, Brunei // *Asian Marine Biology* 5. Hong Kong University Press. 1988b. P. 77–82.

Hyde K.D. Studies on the tropical marine fungi of Brunei // *Botanical journal*. 1988a. Vol. 98, N. 2. P. 135–151.

Hyde K.D., Bussaban B., Paulus B., Crous P.W., Lee S., Mckenzie E.H.C., ... Lumyong S. Diversity of saprobic microfungi // *Biodiversity and Conservation*. 2007. T.16 N.1. P. 7–35. doi:10.1007/s10531-006-9119-5

Jordan C.F., Medina E. Ecosystem research in the tropics // *Ann. Missouri Bot. Garden*. 1977. V.64. N.4. P. 737–745.

Kaneko S., Pham T.Q., Hiratsuka Y. Notes on some rust fungi in Vietnam // *Mycoscience*. 2007. T. 48. N.4. P. 263–265. doi:10.1007/s10267-007-0354-8

Khoa L.V., Hatai K., Aoki T. *Fusarium incarnatum* isolated from black tiger shrimp, *Penaeus monodon Fabricius*, with black gill disease cultured in Vietnam // *Journal of Fish Diseases*. 2004. T. 27. N. 9. P. 507–515. doi:10.1111/j.1365-2761.2004.00562.x

Klich M.A. Biogeography of *Aspergillus* species in soil and litter // *Mycologia*. 2002. V. 94. P. 21–27.

Klich M.A. Identification of common *Aspergillus* species. Baarn: CBS. 2002. 116 p.

Konta S., Hongsanan S., Phillips A.J., Jones E., Boonmee S., Hyde K.D. Botryosphaeriaceae from palms in Thailand II—two new species of *Neodeightonia*, *N. rattanica* and *N. rattanicola* from *Calamus* (rattan palm) // *Mycosphere*. 2016. V. 7. N. 7. P. 950–961.

Leão-Ferreira S.M, Gusmão L.F.P. (2010) Conidial fungi from the semi-arid Caatinga biome of Brazil. New species of *Endophragmiella* and *Spegazzinia* with new records for Brazil, South America, and Neotropica // *Mycotaxon*. 2010. T.111. V.1. P.1–10

Lodge D.J. Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests // *Biodiversity and Conservation*. 1997. V. 6. P. 681–688.

Lodge D.J. Nutrient cycling by fungi in wet tropical forests // *Aspects of tropical mycology* / Eds. S. Isaac et al. Cambridge: British Mycological Society. 1993. P. 37–57.

Luizao F.J., Schubart H.O.R. Litter production and decomposition in a terra-firme forest of Central Amazonia // *Experienta*. 1987. V.43. N.3. P. 259–265.

Lung, N. N., Quat, N. X., Lien, A. P. D. T. V., Que, A. P. D. N. D., Van Con, A. P. D. T., Ky, A. P. D. N. D., & Cam, L. V. (2011). Final report on forest ecological stratification in Vietnam. UN–REDD Program Vietnam: Hanoi, Vietnam.

Ma X.C., Xin X.L., Liu K.X., Han J., Guo D.A. Microbial transformation of cinobufagin by *Syncephalastrum racemosum* // *Journal of natural products*. 2008. T. 71. V.7. P.1268–1270.

MacKinnon J., MacKinnon K. Review of the protected areas system in the Indo–Malayan Realm. // Gland, Switzerland and Cambridge. P. 1–284.

Martiny H.J.B., Bohannan B.J.M., Brown J.H., Colwell R.K., Fuhrman J.A., Green J.L., Horner–Devine M.C., Kane M., Krumins J.A., Kuske C.R., Morin P.J., Naeem S., Øvreås L., Reysenbach A.–L., Smith V.H., Staley J.T. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map // *Nature Reviews, Microbiology*. 2006 .V. 4. P. 102–112.

Meiser A., Bálint M., Schmitt I. Meta–analysis of deep–sequenced fungal communities indicates limited taxon sharing between studies and the presence of biogeographic patterns // *New phytologist*. 2014. V. 201, N. 2. P. 623–635.

Mel'nik V.A., Alexandrova A.V., Popov E.S. Anamorphic fungi on grasses in Vietnam // *Novosti Sist. Nizsh. Rast*. 2015. V. 49. P. 177–185.

Mueller G.M., Schmit J.P. Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? // *Biodiv. Conserv*. 2007. V. 16. P. 1–5.

Mulas B., Rambelli A. Contribution to the study of the microfungi in the saprotrophic specialization in tropical forest litter // *Plant Biosystems*. 1995. V. 129. P. 1225–1232.

Persiani A.M., Maggi O., Cassado M.A., Pineda F.F. Diversity and variability in soil fungi from a disturbed tropical rain forest // *Mycologia*. 1998. V. 90. P. 206–214.

Pfenning L.H., Abreu L.M. Diversity of microfungi in tropical soils. // *Soil Biodiversity in Amazonian and Other Brazilian Ecosystems*. 2006. V. 1. P. 184–205.

Pitt J.I. The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces* // London: Academic Press. 1979. 634 p.

Pitt J.I., Hocking A.D., Bhudhasamai K., Miscamble B.F., Wheeler K.A., Tanboon–Ek P. The normal mycoflora of commodities from Thailand. 1. Nuts and oilseeds // *Int. J. Food Microbiol*. 1993. V. 20. N. 4. P. 211–226.

Plakthongdee S., Monklung S., Cheewangkoon R., To–Anun C. Cladosporium on monocotyledon plant from Thailand // *J. Agric. Technol*. 2013. V. 9, N. 4. P. 943–951.

Rambelli A., Mulas B., Pasqualetti M. Comparative studies on microfungi in tropical ecosystems in Ivory Coast forest litter: behaviour on different substrata // *Mycological Research*. 2004. V. 108, N. 3. P. 325–336.

Ramirez C. *Manual and Atlas of the Penicillia* // Amsterdam; New York; Oxford: Elsevier Biomedical Press. 1982. 874 p.

Raper K.B., Fennel D.I. *The genus Aspergillus* // Baltimore: Williams & Wilkins. 1965. 686 p.

Raper K.B., Thom C. *A Manual of the Penicillia* // New York: Hefner Publishing Co. 1968. 875 p.

Robertson L.W., Lyle M.A., Billets S. Biotransformation of cannabinoids by *Syncephalastrum racemosum* // *Biological Mass Spectrometry*. 1975. T. 2. V. 5. P. 266–271.

Rossmann A.Y., Cathie A.M., Farr D.F., Castlebury L.A., Peterson K.R., Leahy R. The coelomycetous genera *Chaetomella* and *Pilidium* represent a newly discovered lineage of inoperculate discomycetes // *Mycological Progress*. 2004. V. 3, N. 4. P. 275–290.

Rossmann A.Y., Samuels G.J., Rogerson C.T., Lowen R. Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes) // *Studies in Mycology*. 1999. V. 42. 248 p.

Samson R.A. *Paecilomyces* and some allied Hyphomycetes // *Studies in Mycology*. 1974. V.6. 119 p.

Samson R.A., Noonim P., Meijer M., Houbraken J.A.M.P., Frisvad J.C., Varga J. Diagnostic tools to identify black aspergilla // *Studies in Mycology*. 2007. N. 59. P. 129–145.

Sarmiento C., Zalamea P.-C., Dalling J.W., Davis A.S., Stump S.M., U'Ren J.M., Arnold A.E. Soilborne fungi have host affinity and host-specific effects on seed germination and survival in a lowland tropical forest // *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2017. T. 114. V. 43. P. 11458–11463. doi:10.1073/pnas.1706324114

Sasvári Z., Magurno F., Galanics D., Hang T., Ha T., Luyen N., Huong L., Posta K. Isolation and Identification of Arbuscular Mycorrhizal Fungi from Agricultural Fields of Vietnam // *American Journal of Plant Sciences*. 2012. V. 3 N. 12A. P. 1796–1801. doi: 10.4236/ajps.2012.312A220.

Schoch C.L., Robbertse B., Robert V., Vu D., Cardinali G., Irinyi L., Meyer W., Nilsson R.H., Hughes K., Miller A.N., Kirk P.M., Abarenkov K., Aime M.C., Ariyawansa H.A., Bidartondo M., Boekhout T., Buyck B., Cai Q., Chen J., Crespo A., Crous P.W., Damm U., Wilhelm De Beer Z., Dentinger B.T.M., P Divakar P.K., Dueñas M., Feau N., Fliegerova K., García M.A., Ge Z.-W., Griffith G.W., Groenewald J.Z., Groenewald M., Grube M., Gryzenhout M., Gueidan C., Guo L., Hambleton S., Hamelin R., Hansen K., Hofstetter V., Hong S.-B.,

Houbraken J., Hyde K.D., Inderbitzin P., Johnston P.R., Karunarathna S.C., Kõljalg U., Kovács G.M., Kraichak E., Krizsan K., Kurtzman C.P., Larsson K-H., Leavitt S., Letcher P.M., Liimatainen K., Liu J-K., Lodge D.J., Luangsa-ard J.J., Lumbsch H.T., Maharachchikumbura S.S.N., Manamgoda D., Martín M.P., Minnis A.M., Moncalvo J-M., Mulè G., Nakasone K.K., Niskanen T., Olariaga I., Papp T., Petkovits T., Pino-Bodas R., Powell M.J., Raja H.A., Redecker D., Sarmiento-Ramirez J.M., Seifert K.A., Shrestha B., Stenroos S., Stielow B., Suh S-O., Tanaka K., Tedersoo L., Telleria M.T., Udayanga D., Untereiner W.A., Uribeondo J.D., Subbarao K.V., Vágvölgyi C., Visagie C., Voigt K., Walker D.M., Weir B.S., Weiß M., Wijayawardene N.N., Wingfield M.J., Xu J.P., Yang Z.L., Zhang N., Zhuang W-Y., Federhen S. Finding needles in haystacks: linking scientific names, reference specimens and molecular data for Fungi // The journal of biological databases and curation. 2014. V. 2014. P. 1–21.

Schroers H.J. A monograph of *Bionectria* (Ascomycota, Hypocreales, Bionectriaceae) and its *Clonostachys* anamorphs // Stud. Mycol. 2001. V. 46. 206 p.

Shukla A., Singh A., Tiwari D., Ahirwar B.K. Bambusicolous Fungi: A Reviewed Documentation // Int. J. Pure & Appl. Bioscience (IJPAB). 2016. V. 4. N. 2. P. 304–310.

Sigler L., Carmichael J.W. Taxonomy of *Malbranchea* and some other Hyphomycetes with arthroconidia. // Mycotaxon. 1976. V. IV. N. 2. P. 349–488.

Simmons E.G. Typification of *Alternaria*, *Stemphylium* and *Ulocladium* // Mycologia. 1967. V. 59. P. 67–92.

Smith D., Waller J.M. Culture collections of microorganisms: their importance in tropical plant pathology. // Fitopatologia Brasileira. 1992. V. 17. P. 1–8.

Sodhi N.S., Koh L.P., Brook B.W., Ng P.K.L. Southeast Asian biodiversity: an impending disaster // Trends in Ecology and Evolution. 2004. V.19. P. 654–660.

Somrithipol S., Jones E.G. *Calcarisporium phaeopodium* sp. nov., a new hyphomycete from Thailand // Sydowia. 2006. V. 58. N. 1. P. 133–141.

Sterling E.J., Hurley M.M. Conserving Biodiversity in Vietnam: Applying Biogeography to Conservation Research // Proc. Calif. Acad. Sci. 2005. V. 56. P. 98–114.

Sterling E.J., Hurley M.M., Minh L.D. Vietnam: a natural history // New Haven and London: Yale University Press. 2006. 423 p.

Stolk A.C., Samson R.A. The Genus *Talaromyces*. Studies on *Talaromyces* and Related Genera. II. C.B.S. // Stud. Mycol. 1972. N. 2.

Stott P.A., Goldammer J.G., Werner W.L. The role of fire in the tropical lowland deciduous forests of Asia. In Fire in the tropical biota // Springer Heidelberg. Berlin. 1990. P. 32–44.

Sutton B.C. The Coelomycetes // Kew: CMI. 1980. 690 p.

Sutton B.C., Pascoe I.G. Some cupulate coelomycetes from native Australian plants // Transactions of the British Mycological Society. 1987. V. 88. N. 2. P. 169–180.

Suwannarangsee S., Arnthong J., Eurwilaichitr L., Champreda V. Production and characterization of multi-polysaccharide degrading enzymes from *Aspergillus aculeatus* BCC199 for saccharification of agricultural residues // J Microbiol Biotechnol. 2014. T. 24. N. 10. P. 1427–1437.

Taylor J.E., Hyde K.D. Microfungi of tropical and temperate palms // Fungal Diversity Press. 2003. V. 12. P. 53–66.

Tedersoo L., Bahram M., Põlme S., Kõljalg U., Yorou N.S., Wijesundera R., Ruiz L.V., Vasco-Palacios A.M., Quang Thu P., Suija A., Smith M.E., Sharp C., Saluveer E., Saitta A., Rosas M., Riit T., Ratkowsky D., Pritsch K., Põldmaa K., Piepenbring M., Phosri C., Peterson M., Parts K., Pärtel K., Otsing E., Nouhra E., Njouonkou A.L., Nilsson R.H., Morgado L.N., Mayor J., May T.W., Majuakim L., Lodge D.J., Lee S.S., Larsson K–N., Kohout P., Hosaka K., Hiiesalu I., Henkel T.W., Harend H., Guo L–D., Greslebin A., Grelet G., Geml J., Gates G., Dunstan W., Dunk C., Drenkhan R., Dearnaley J., Kesel A.D., Dang T., Chen X., Buegger F., Brearley F.Q., Bonito G., Anslan S., Abell S., Abarenkov K. Global diversity and geography of soil fungi // Science. 2014a. V. 346, N. 6213. P. 1078–1090.

Tedersoo L., Bahram M., Ryberg M., Otsing E., Kõljalg U., Abarenkov K. Global biogeography of the ectomycorrhizal /sebacina lineage (Fungi, Sebaciniales) as revealed from comparative phylogenetic analyses // Molecular ecology. 2014. V. 23. N. 16. P. 4168–4183.

Tedersoo L., Tooming–Klunderud A., Anslan S. PacBio metabarcoding of Fungi and other eukaryotes: errors, biases and perspectives // New Phytologist. 2018. V. 217, N. 3. P. 1370–1385.

Thanh N.T., Nhung H.T., Thuy N.T., Lam T.T.N., Giang P.T., Lan T.N., Viet N.V., Man V.T. The Diversity and Antagonistic Ability of *Trichoderma* spp. on the *Aspergillus flavus* Pathogen on Peanuts in North Center of Vietnam // World Journal of Agricultural Research. 2014. T. 2. N. 6. P. 291–295.

Trang D.T., Van Der Hoek W., Tuan N.D., Cam P.D., Viet V. H., Luu D.D., Dalsgaard A. Skin disease among farmers using wastewater in rice cultivation in Nam Dinh, Vietnam // Tropical Medicine & International Health. 2007. T. 12. P. 51–58. doi:10.1111/j.1365–3156.2007.01941.x

Udagava C. The genus *Myrothecium* // Can. J. Bot. 1969. V. 47. P. 1916–1933.

Urbina H., Scofield D.G., Cafaro M., Rosling A. DNA–metabarcoding uncovers the diversity of soil–inhabiting fungi in the tropical island of Puerto Rico // Mycoscience. 2016. T. 57. N. 3. P. 217–227. doi:10.1016/j.myc.2016.02.001

Vietnam National Biodiversity Strategy – to 2020, vision to 2030. Ministry of Natural Resources and Environment. Hanoi, 2020. 176 p.

Vitoria N.S., Cavalcanti M.A.Q., Luz E.D.N., Bezerra J.L. *Endocalyx melanoxanthus* var. *melanoxanthus* (Ascomycota): new to Brazil and three new hosts // Mycotaxon. 2011. V. 117. N.1. P. 109–113.

Vu T.P., Nguyen T.M.L., Nguyen N.L., Do D.S., Nguyen X.Q., Tran V.L., Ngo D.Q., Tran V.C., Nguyen D.K., Lai V.C., Do H.T., Ngo T.G., Hoang V.A., Dinh T.G., Pham N.T. Final Report on Forest Ecological Stratification in Vietnam // FAO the UN–REDD Programme. Hanoi. 2011. 136 p.

Waksman S.A. Is there any fungus flora of the soil? // Soil Science. 1917. V. 3, N. 6. P. 565–590.

White T.J., Bruns T., Lee S., et al. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: PCR protocols: a guide to methods and applications (Innis MA, Gelfand DH, Shinsky TJ, White TJ, eds). 1990. New York. 1990. P. 315–322.

Whitton S.R., Mckenzie E.H., Hyde K.D. The Current Understanding of Fungi Associated with Pandanaceae. Fungi Associated with Pandanaceae // Fungal diversity. Research series 21. Springer. 2012. P. 1–10.

Wicklow D.T., Carroll G.D. The Fungal Community: its Organization and Role in the Ecosystem // Marcel Dekker, Inc., New York, 1981. P. 201–232.

Zhang M., Li J.J., Wu H.Y., Geng Y.H., Han W.L. First report of *Chaetomella raphigera* causing leaf spot on *Rosa chinensis* in China // Plant Disease. 2014. T. 98. V. 4. P. 569–569.

Zycha H., Siepmann R., Linnemann G. Mucorales. Verlag J. Cramer. Germany. 1969. 283 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Характеристика участков отбора образцов для анализа состава культивируемых микроскопических грибов и объем собранного материала

ООПТ	Тип местообитания	Дата Обозначение*	Географическое положение	Высота над уровнем моря	Тип почвы и характер листового опада	Тип образцов	Кол-во образцов
Национальный парк Бузямап (Bu Gia Map National Park) Провинция Биньфыок, район Бузямап.	Низкогорный тропический широколиственный лес с доминированием <i>Lagerstroemia</i> sp. на второй приречной террасе.	29.04.2013	12.198333° с.ш. 107.206667° в.д.	440m	Бурая лесная (Ferralic Cambisols). Тонкий слой из сильно разложившихся и свежих листьев <i>Lagerstroemia</i> .	Почва	10
		БЗМ Л				Опад	10
	Низкогорный тропический лиственный лес с доминированием пальм <i>Arenga westerhoutii</i> (<i>Areceaceae</i>) на заливаемой низине в прирусловой части реки Дак Ка .	29.04.2013	12.211389° с.ш. 107.208611° в.д.	370m	Аллювиальная песчаная (Fluvisols). Опад очень скудный, регулярно смывается водой.	Почва	10
		БЗМ Па				Опад	10
Низкогорный тропический высокоствольный первичный лес с доминированием <i>Dipterocarpus costatus</i> на широком гряде	29.04.2013	12.1975° с.ш. 107.205278° в.д.	480m	Красно-желтая ферраллитная (Humic Acrisols). Опад свежий, лежит толстым слоем.	Почва	10	
	БЗМ Д				Опад	10	
Национальный парк Йокдон (Yok Đôn National Park), Провинция Даклак, район Бюндон.	Светлый диптерокарповый лес в холмах, доминируют <i>Dipterocarpus obtusifolius</i> , <i>D. tuberculatus</i> , <i>Shorea siamensis</i> (<i>Dipterocarpaceae</i>).	11.05.2014	12.948° с.ш. 107.791472° в.д.	251 м	Красно-желтая ферраллитная (Humic Acrisols). Скудный, представлен свежей листвой, видны следы пожара.	Почва	10
		ЙД				Опад	10
Национальный парк Суаншон (Xuân Sơn National Park), Провинция Футхо, район Таншон.	Низкогорный широколиственный тропический лес на карстовых породах, преобладают представители семейств <i>Elaeocarpaceae</i> , <i>Lauraceae</i> , <i>Moraceae</i> , <i>Sabiaceae</i> , <i>Anacardiaceae</i> .	09.06.2014	21.133444° с.ш. 104.943833° в.д.	380 м	Бурая лесная на известняках (Calcisols). Обильный, лежит толстым слоем, представлен листьями на разных стадиях разложения.	Почва	10
		СШ К1				Опад	10
	Пещера 1. В окрестности деревни Ланг, первый грот с протекающей рекой, 10 м от входа.	07.06.2014	21.110167° с.ш. 104.955389° в.д.	390 м	Грунт глинистый серый. Опада нет.	Грунт	10
Пещера 2. В окрестности деревни Лап, пятый зал (последний) 100 м от входа.	13.06.2014	21.138639° с.ш. 104.941861° в.д.	300 м	Грунт. Опада нет.	Грунт	10	
	СШ П2						

	Низкогорный полидоминантный широколиственный тропический карстовый лес с преобладанием представителей семейств <i>Elaeocarpaceae</i> , <i>Lauraceae</i> , <i>Moraceae</i> , <i>Sabiaceae</i> , <i>Anacardiaceae</i> на карстовых породах в долине временного водотока.	23.06.2016 СШ К2	21.121648° с.ш. 104.945771° в.д.	580м	Бурая лесная на известняках (Calcisols). Обильный, лежит толстым слоем, состоит из листьев, находящихся на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
	Среднегорный полидоминантный широколиственный лес на вершине горы Тен на гранитах с преобладанием представителей семейств <i>Fabaceae</i> , <i>Lauraceae</i> , <i>Magnoliaceae</i> .	24.06.2016 СШ Г	21.115354° с.ш. 104.934785° в.д.	1200м	Бурая лесная (Ferralic Cambisols). Лежит толстым слоем, формирует лесную подстилку со слабо дифференцированными слоями.	Почва	10
						Опад	10
	Банановая роща (заросли одичавшего банана <i>Musa acuminatum</i>) в карстовой долине.	23.06.2016 СШ Б	21.121066° с.ш. 104.946616° в.д.	580м	Бурая лесная на известняках (Calcisols). Формируется остатками листьев и стволов банана.	Опад	10
	Карстовая пещера на склоне горы Нуй Ня, четвертый от входа зал (последний), ~50 м от входа.	25.06.2016 СШ ПЗ	21.115576° с.ш. 104.957916° в.д.	470м	Грунт. Нет	Грунт	10
Национальный парк Бави (Ba Vi National Park), Муниципалитет Ханой, район Бави.	Среднегорный полидоминантный широколиственный тропический лес , древостой на хребте между вершинами Тан Виен и Нгок Хоа, преобладают представители семейств <i>Fagaceae</i> , <i>Elaeocarpaceae</i> , <i>Magnoliaceae</i> .	18.06.2014 БВ	21.06575° с.ш. 105.36075° в.д.	1100м	Горная гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Обильный, лежит толстым слоем, представлен листьями на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
Охраняемый лес Конплонг (Тхак Ням) (Kon Plông Protected Forest (Thác Ném), Провинция Контум, район Конплонг.	Среднегорный тропический влажный среднесложный сомкнутый лес на хребте с доминированием <i>Calophyllum</i> sp. (<i>Calophyllaceae</i>), <i>Garcinia</i> sp. (<i>Clusiaceae</i>), <i>Michelia</i> sp. (<i>Magnoliaceae</i>), <i>Lauraceae</i> , <i>Rubiaceae</i> .	15.04.2015 КП 1000	14.75041° с.ш. 108.31501° в.д.	1150м	Горная гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Обильный, лежит толстым слоем, представлен листьями на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
						Субстрат эпифитов	10
	Среднегорный смешанный полидоминантный высокоствольный постоянно влажный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств <i>Podocarpaceae</i> (<i>Dacrycarpus imbricatus</i>), <i>Magnoliaceae</i> (<i>Michelia</i> sp., <i>Mangletia</i> sp., <i>Kmeria</i> sp.), <i>Myrtaceae</i> (<i>Syzygium</i> sp.), <i>Calophyllaceae</i> (<i>Calophyllum</i> sp.), <i>Elaeocarpaceae</i> (<i>Slonea</i> sp.), <i>Betulaceae</i> (<i>Betula</i> sp.) на пологом склоне с выходами гранитных обломков.	7.06.2016 КП 1500	14.753985° с.ш. 108.297858° в.д.	1400м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Неполностью покрывает поверхность почвы слоем в 1–2 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
Национальный парк Конкакинь (Kon Ka Kinh National Park),	Тропический низкогорный долинный полидоминантный постоянно влажный высокоствольный лес с преобладанием деревьев из семейств <i>Euphorbiaceae</i> , <i>Myrtaceae</i> , <i>Moraceae</i> ,	15.05.2016 ККК 1000	14.21937° с.ш. 108.31765° в.д.	1000м	Гидроморфная темная со следами оглеения (Gleysols).	Почва	10
						Опад	10

Провинция Зялай, район Мангзанг.	Duabangaceae, Lauraceae, Fagaceae, Meliaceae в долине реки Адзун (A Yun River).				Лежит толстым слоем, представлен опавшей в разные сроки листвой на разных стадиях разложения.	Субстрат эпифитов	10
	Среднегорный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Juglandaceae, Fagaceae, Elaeocarpaceae, Magnoliaceae на широком гребне хребта.	14.05.2016 ККК 1500	14.22287°с.ш. 108.331880°в.д.	1500м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Полностью покрывает поверхность почвы слоем в 2–5 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
						Субстрат эпифитов	10
	Низкогорный низкоствольный полидоминантный лиственный тропический лес простой структуры, преобладают представители семейств Lythraceae (<i>Lagerstroemia calyculata</i> Kurz), Anacardiaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Burseraceae. Произрастает на нижней части склонов на гранитах.	18.05.2017 ККК1 700	14.296336°с.ш. 108.445607°в.д.	700м	Бурая рыхлая супесчаная, глубоко дренированная (Fluvisols). Лежит толстым плотным слоем (до 7 см), мелколистный фрагментированный разлагающийся, очень мокрый и заросший мицелием.	Почва	10
						Опад	10
						Субстрат из эпифитов	10
	Низкогорный высокоствольный (до 40 м) полидоминантный влажный лес на базальтах со сложной структурой (5 ярусов), в верхнем ярусе 27 видов деревьев (300-400 лет), в среднем более 30 видов, преобладают представители семейств Myrtaceae, Dipterocarpaceae, Anacardiaceae, Meliaceae, Burseraceae. на широком гребне хребта, сложенного базальтовыми породами, переотложенными на гранитах.	17.05.2017 ККК1 900	14.320337°с.ш. 108.444608°в.д.	920м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная, тяжелосуглинистая (Humic Acrisols). с высокой влагоемкостью (хорошо для древесной растительности). Лежит плотным слоем, сложен листьями и веточками, с грибами.	Почва	10
Опад						10	
Долинный заливаемый низкоствольный полидоминантный тропический лес на легких почвах, преобладают <i>Shorea siamensis</i> Miq., <i>Shorea roxburghii</i> G. Don (Dipterocarpaceae), <i>Schima</i> sp. (Theaceae), <i>Irvingia</i> sp. (Irvingiaceae), <i>Streblus asper</i> Lour. <i>Ficus</i> spp. (Moraceae), <i>Syzygium</i> (Myrtaceae). Расположен в широкой заливаемой долине реки.	23.05.2017 ККК2 Д	14.217081°с.ш. 108.283478°в.д.	860м	Супесчаная аллювиальная на сланцах и глинах (Fluvisols). Представлен крупными листьями, частично смыт потоками воды.	Почва	10	
					Опад	10	
Среднегорный высокоствольный тропический лес с доминированием на отдельных участках <i>Pinus dalatensis</i> Ferré (Pinaceae) и <i>Elaeocarpus</i> sp. (Elaeocarpaceae), <i>Schima</i> sp. (Theaceae),	26.05.2017 ККК2 С	14.193672°с.ш. 108.323651°в.д.	1160м	Бурая лесная, хорошо дренированная. Подстилка образует толстый плотный слой (15-20 см), сложена	Почва	10	
					Опад	10	

	<i>Podocarpus neriifolius</i> D. Don (Podocarpaceae), <i>Rhodoleia</i> sp. (Hamamelidaceae). Произрастает на широком гребне и пологом склоне хребта, сложенного сланцами.				листьями, хвоей и веточками, дифференцирована на слои по степени разложения.	Субстрат из эпифитов	10
Природный заповедник Контюранг (Kon Chu Răng Nature Reserve), Провинция Зялай, район Кбанг.	Низгорный широколиственный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Lauraceae (<i>Litsia</i>), Burseraceae (<i>Canarium</i>), Myrtaceae (<i>Syzygium</i>), Hamamelidaceae (<i>Simingtonia</i>) на пологом экранированном постоянно влажном склоне на фрагментированных базальтах.	29.05.2016 КТР Ли	14.51795° с.ш. 108.54593° в.д.	1000м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Не полностью покрывает поверхность почвы слоем в 1–2 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Почва	10
	Низгорный смешанный тропический лес с преобладанием деревьев из семейства Podocarpaceae (<i>Dacrydium elatum</i> , <i>Dacrycarpus imbricatus</i>) и участием Hamamelidaceae (<i>Simingtonia</i> sp.), Rhodoliaceae (<i>Rhodolia</i> sp.), Fagaceae, Sterculiaceae (<i>Scaphium</i> sp.) со среднесложной вертикальной структурой на базальтовой плите.	28.05.2016 КТР Дк	14.48856° с.ш. 108.56924° в.д.	1050м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Покрывает поверхность почвы толстым слоем в 10–15 см, состоит из веточек и хвои <i>Dacrydium elatum</i> с отдельными листьями на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
	Низгорный широколиственный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus kerrii</i> King), Clusiaceae, Ebenaceae, Fabaceae, Theaceae, Magnoliaceae на краю плато на короткопрофильной почве на базальте.	1.04.2018 КТР Д	14.514043° с.ш. 108.571246° в.д.	1025м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Покрывает поверхность почвы не плотным слоем в 1 – 2 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Опад	10
Низгорный смешанный тропический лес с преобладанием деревьев из семейства Podocarpaceae (<i>Dacrydium elatum</i> (Roxb.) Wall. ex Hook.) и участием Hamamelidaceae, Rhodoleiaceae, Myrtaceae, Theaceae со среднесложной вертикальной структурой на переувлажненных короткопрофильных почвах на базальте.	2.04.2018 КТР Дк2	14.468823° с.ш. 108.562208° в.д.	995м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols). Покрывает поверхность почвы толстым слоем в 10–15 см, состоит из веточек и хвои <i>Dacrydium elatum</i> с отдельными листьями на разных стадиях разложения.	Почва	10	
					Опад	10	
Национальный парк Пумат (Pù Mát National Park),	Долинный полидоминантный высокоствольный постоянно влажный тропический лес с присутствием <i>Dracontomelon dao</i> (Blanco) Merr. & Rolfe (Anacardiaceae),	14.04.2018 ПМ Дол	18.955816° с.ш., 104.685032° в.д.	200м	Красно-желтая ферраллитная (Ferralic Acrisols).	Почва	10

Провинция Нгеань, район Конкуонг.	<i>Bischofia javanica</i> Blume (Phyllanthaceae), <i>Pometia pinnata</i> J.R. Forst. & G. Forst. (Sapindaceae), <i>Lagerstroemia calyculata</i> Kurz (Lythraceae), <i>Ficus</i> sp. (Moraceae) в долине на прирусловой террасе реки Кхе Чоанг (Khe Trong) на сланцах.				Полностью покрывает поверхность почвы слоем в 3 – 5 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Опад	10
	Низкогорный высокоствольный лиственный с участием голосеменных полидоминантный постоянно влажный лес с присутствием <i>Hopea mollissima</i> C.Y. Wu (Dipterocarpaceae), <i>Knema</i> sp. (Myristicaceae), <i>Livistona saribus</i> (Lour.) Merr. ex A. Chev., <i>Calamus</i> sp. (Arecaceae) и деревьев из семейств Fagaceae, Podocarpaceae (<i>Dacrydium imbricatum</i> (Blume) de Laub.), на сланцах на хребте.	18.04.2018	18.940773°с.ш. 104.684380°в.д.	825м	Горная красно-желтая ферраллитная (Humic Acrisols). Покрывает не полностью поверхность почвы, слой в 2 – 3 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Почва	10
Природный заповедник Пухоат (Pù Hoạt Nature Reserve), Провинция Нгеань, район Куефонг.	Долинный широколиственный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев <i>Terminalia</i> sp. (Combretaceae) и <i>Aglaiia gigantea</i> (Pierre) Pellegr. (Meliaceae) со среднесложной вертикальной структурой на переувлажненных аллювиальных почвах на гранитах в долине реки Зот Суой (Giot Suoi).	8.05.2018	19.762038°с.ш. 104.802386°в.д.	845м	Аллювиальная бурая с фрагментами гранитов (Fluvisols).	Почва	10
					Полностью покрывает поверхность почвы слоем в 3 – 5 см, состоит из частично фрагментированных листьев на разных стадиях разложения.	Опад	10
						Субстрат из эпифитов	10
	Горный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев <i>Cunninghamia lanceolata</i> (Lamb.) Hook. (Cupressaceae) на гранитах на крутом склоне хребта.	9.05.2018	19.775998°с.ш. 104.803729°в.д.	1370м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols).	Почва	10
					Полностью покрывает поверхность почвы толстым слоем в 10–15 см, состоит из веточек и хвои <i>Cunninghamia</i> с отдельными фрагментами на разных стадиях разложения.	Опад	10
Природный заповедник Сонгхань (Sông Thanh Nature Reserve), Провинция	Горный первичный полидоминантный высокоствольный (до 40 м) лес на широком хребте с преобладанием в верхнем ярусе деревьев из семейств Podocarpaceae (<i>Dacrydium imbricatum</i>), Dipterocarpaceae (<i>Hopea</i> sp.),	26.04.2019	15.579374° с.ш. 107.379022° в.д.	960м	Горная красно-желтая гумусно-ферраллитная (Humic Acrisols).	Почва	10
					Полностью покрывает поверхность почвы слоем в 1 – 2 см, состоит из практически не	Опад	10

Куангнам, Район Намзянг.	Anacardiaceae (<i>Semecarpus</i> sp.), Fagaceae (<i>Lithocarpus</i> sp., <i>Quercus</i> sp.), Ruthaceae, Meliaceae, Apocynaceae (<i>Wrightia</i> sp.), Sapotaceae, Myrthaceae (<i>Syzygium</i> spp.), Sapindaceae (<i>Pometia pinnata</i>), Lauraceae (<i>Cinnamomum</i> sp., <i>Neolitsea</i> sp.), Burseraceae, Verbenaceae.				фрагментированных листьев, слабо затронутых процессами разложения.	Субстрат из эпифитов	10
	Горный первичный полидоминантный высокоствольный лес в долине ручья с преобладанием деревьев из семейств Lauraceae (<i>Litsea</i> sp.), Magnoliaceae (<i>Magnolia</i> sp.), Fagaceae (<i>Lithocarpus</i> sp.), Cornaceae (<i>Alangium</i> sp.), Elaeocarpaceae (<i>Elaeocarpus</i> sp.), Euphorbiaceae, Rutaceae (<i>Acronychia</i> sp.) Anacardiaceae, Clusiaceae (<i>Garcinia</i> sp.).	28.04.2019 СТ Дол	15.567724° с.ш. 107.385276° в.д.	1005 м	Гидроморфная темная гумусно-ферраллитная со следами оглеения (Gleysols). Лежит толстым слоем (до 15 см), представлен опавшей в разные сроки листвой, находящейся на разных стадиях разложения.	Почва	10
						Листовой опад	10
	Низкогорный высокоствольный лес с преобладанием <i>Dipterocarpus hasseltii</i> (Dipterocarpaceae) на расширении хребта, спускающегося в долину реки.	07.05.2019 СТ Д	15.578276° с.ш. 107.401609° в.д.	790 м	Красно-желтая горная ферраллитная (Humic Acrisols). Полностью покрывает поверхность почвы слоем в 3 – 5 см, состоит из слабо фрагментированных листьев, практически не затронутых разложением.	Субстрат из эпифитов	10
Почва						10	
10 ООПТ	31 участок тропических лесов					710	

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Участки ООПТ Центрального и Северного Вьетнама с типами субстратов, использованные для анализа влияния различных факторов на количественные характеристики и показатели видового разнообразия (условные обозначения экорегиона, субрегиона, типа леса и типа почвы в Приложениях 3-4).

ООПТ	Участки ООПТ и типы субстрата	КОЕ	Количество видов	Количество видов в образце	Обратная форма индекса Симпсона 1/D	Индекс Шеннона H	Выравненность видовых обилий ЕН	Тип рельефа	Экорегион	Субрегион	Тип леса	Тип почвы
БЗМ	БЗМ Па l	299	30	13	8.40	2.60	0.76	низкогорный	R-VII	SR-40	F-17в	Fluvisols
БЗМ	БЗМ Па s	104	40	16	18.54	3.20	0.87	низкогорный	R-VII	SR-40	F-17в	Fluvisols
БЗМ	БЗМ Л l	502	26	12	8.96	2.24	0.69	низкогорный	R-VII	SR-40	F-17е	Acrisols
БЗМ	БЗМ Л s	105	35	13	6.29	2.79	0.78	низкогорный	R-VII	SR-40	F-17е	Acrisols
БЗМ	БЗМ Д l	350	22	10	5.96	2.24	0.72	низкогорный	R-VII	SR-40	F-17в	Acrisols
БЗМ	БЗМ Д s	166	37	10	5.62	2.47	0.68	низкогорный	R-VII	SR-40	F-17в	Acrisols
БВ	БВ l	248	46	18	13.97	2.95	0.77	горный	R-I	SR-4	F-3	Acrisols
БВ	БВ s	198	46	14	10.10	2.78	0.73	горный	R-I	SR-4	F-3	Acrisols
ЙД	ЙД l	216	33	14	9.34	2.71	0.78	равнинный	R-VI	SR-34	F-16	Acrisols
ЙД	ЙД s	64	40	8	16.61	3.16	0.86	равнинный	R-VI	SR-34	F-16	Acrisols
СШ	СШ l	973	39	72	9.17	2.78	0.76	низкогорный	R-I	SR-5	F-4	Calcisols
СШ	СШ s	291	43	33	4.13	2.36	0.63	низкогорный	R-I	SR-5	F-4	Calcisols
КП	КП ep	215	26	11	5.64	2.19	0.67	горный	R-VI	SR-30	F-8	Acrisols
КП	КП l	282	33	12	7.37	2.39	0.68	горный	R-VI	SR-30	F-8	Acrisols
КП	КП s	65	32	9	6.56	2.42	0.70	горный	R-VI	SR-30	F-8	Acrisols
ККК	ККК 1000 l	238	23	9	4.91	2.20	0.70	горный	R-VI	SR-32	F-8	Gleysols
ККК	ККК 1000 s	384	27	12	3.11	1.88	0.57	горный	R-VI	SR-32	F-8	Gleysols
ККК	ККК 1500 l	177	15	8	3.00	1.63	0.60	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
ККК	ККК 1500 s	238	19	8	5.43	1.99	0.67	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
КП	КП l	504	15	10	6.76	2.11	0.80	горный	R-VI	SR-30	F-8	Acrisols
КП	КП s	171	20	11	11.32	2.61	0.87	горный	R-VI	SR-30	F-8	Acrisols
КТР	КТР L l	354	18	10	9.50	2.51	0.87	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
КТР	КТР L s	152	24	9	9.58	2.63	0.83	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
КТР	КТР P l	332	15	10	7.47	2.22	0.82	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
КТР	КТР P s	197	34	14	5.43	2.40	0.68	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
СШ	СШ Б l	648	25	14	6.52	2.31	0.72	низкогорный	R-I	SR-5	F-4	Calcisols

СШ	СШ К 1	269	16	8	5.54	2.03	0.73	низкогорный	R-I	SR-5	F-4	Calcisols
СШ	СШ К s	497	24	9	7.34	2.37	0.75	низкогорный	R-I	SR-5	F-4	Calcisols
СШ	СШ Г 1	341	20	11	10.81	2.60	0.87	горный	R-I	SR-5	F-4	Cambisols
СШ	СШ Г s	188	33	12	6.35	2.60	0.74	горный	R-I	SR-5	F-4	Cambisols
ККК	ККК-2 D 1	384	43	13	5.42	2.33	0.63	низкогорный	R-VI	SR-32	F-14	Fluvisols
ККК	ККК-2 D s	112	42	13	9.40	2.97	0.78	низкогорный	R-VI	SR-32	F-14	Fluvisols
ККК	ККК-1 700 ep	254	29	13	9.33	2.57	0.76	низкогорный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
ККК	ККК-1 700 l	616	31	15	4.31	2.02	0.61	низкогорный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
ККК	ККК-1 700 s	110	48	17	9.67	2.92	0.75	низкогорный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
ККК	ККК-2 C ep	261	27	8	7.27	2.55	0.78	горный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
ККК	ККК-2 C l	304	28	9	4.33	2.07	0.62	горный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
ККК	ККК-2 C s	243	23	10	9.48	2.51	0.80	горный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
ККК	ККК-1 900 l	659	43	17	16.99	3.16	0.85	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
ККК	ККК-1 900 s	148	50	17	20.08	3.36	0.85	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
КТР	КТР18-Да l	66	33	14	1.99	1.38	0.39	горный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
КТР	КТР18-Да s	15	31	9	1.80	1.18	0.34	горный	R-VI	SR-32	F-13	Cambisols
КТР	КТР18 ep	2540	42	13	5.36	2.52	0.67	горный	R-VI	SR-32	F-13	Acrisols
КТР	КТР18-Вдп l	62	38	13	5.01	2.22	0.61	горный	R-VI	SR-32	F-14	Acrisols
КТР	КТР18-Вдп s	11	52	16	6.39	2.38	0.60	горный	R-VI	SR-32	F-14	Acrisols
Пм	ПМ-Дол l	289	36	15	7.20	2.43	0.68	низкогорный	R-IV	SR-20	F-8	Acrisols
Пм	ПМ-Дол s	135	48	17	9.73	2.90	0.75	низкогорный	R-IV	SR-20	F-8	Acrisols
Пм	ПМ-Хр l	296	21	10	7.84	2.40	0.79	горный	R-IV	SR-20	F-8	Acrisols
Пм	ПМ-Хр s	161	44	9	16.48	3.15	0.83	горный	R-IV	SR-20	F-8	Acrisols
Пх	ПХ-Т ep	2540	32	15	11.92	2.91	0.83	низкогорный	R-IV	SR-19	F-8	Fluvisols
Пх	ПХ-Т l	306	29	9	5.30	2.19	0.65	низкогорный	R-IV	SR-19	F-8	Fluvisols
Пх	ПХ-Т s	190	38	10	5.95	2.49	0.86	низкогорный	R-IV	SR-19	F-8	Fluvisols
Пх	ПХ-К l	418	34	12	8.90	2.61	0.74	горный	R-IV	SR-19	F-8	Acrisols
Пх	ПХ-К s	238	49	13	9.98	2.75	0.71	горный	R-IV	SR-19	F-8	Acrisols
СТ	СТ-dol ep	272	54	16	14.37	3.20	0.81	горный	R-V	SR-25	F-8	Gleysols
СТ	СТ-dol l	407	42	18	10.84	2.90	0.78	горный	R-V	SR-25	F-8	Gleysols
СТ	СТ-dol s	33	44	13	23.68	3.38	0.89	горный	R-V	SR-25	F-8	Gleysols
СТ	СТ-perv ep	245	34	12	7.06	2.53	0.72	горный	R-V	SR-25	F-8	Acrisols
СТ	СТ-perv l	329	56	21	21.05	3.33	0.83	горный	R-V	SR-25	F-8	Acrisols
СТ	СТ-perv s	93	46	15	9.17	2.83	0.74	горный	R-V	SR-25	F-8	Acrisols
СТ	СТ-Dipt l	268	47	21	15.97	3.14	0.82	горный	R-V	SR-25	F-8	Acrisols
СТ	СТ-Dipt s	145	50	20	9.87	2.78	0.71	горный	R-V	SR-25	F-8	Acrisols

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Описания типов лесов различных территорий ООПТ Вьетнама, в которых отбирали образцы субстратов (Кузнецов, 2016).

Тип леса	Описание лесов и преобладающие в них растения
F-3	<p>Леса на холмах низкогорий, в т.ч. полидоминантные высокоствольные: Fagaceae (<i>Lithocarpus</i>, <i>Castanopsis</i>, <i>Quercus</i>), Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus retusus</i>), Magnoliaceae (<i>Manglietia</i>, <i>Michelia</i>), Bombacaceae (<i>Bombax ceiba</i>), Theaceae (<i>Anneslea fragrans</i>, <i>Schima wallichii</i>), Elaeocarpaceae (<i>Elaeocarpus</i>, <i>Sloanea sinensis</i>), Euphorbiaceae (<i>Endospermum chinense</i>, <i>Bischofia javanica</i>), Lauraceae (<i>Litsea</i>, <i>Cinnamomum</i>, <i>Actinodaphne</i>), Podocarpaceae (<i>Dacrycarpus imbricatus</i>, <i>Dacrydium elatum</i>, <i>Podocarpus neriifolius</i>), Hamamelidaceae (<i>Exbucklandia populnea</i>); высокоствольные диптерокарповые леса с доминированием <i>Dipterocarpus retusus</i>.</p> <p>За – леса с доминированием Cupressaceae (<i>Fokienia hodginsii</i>); полидоминантные высокоствольные на плато: Dipterocarpaceae (<i>Hopea mollissima</i>), Fagaceae (<i>Lithocarpus</i>, <i>Castanopsis</i>), Cupressaceae (<i>Fokienia hodginsii</i>), Taxodiaceae (<i>Cunninghamia konishii</i>), Magnoliaceae, Theaceae, Elaeocarpaceae (<i>Sloanea</i>), Asteraceae (<i>Vernonia arborea</i>), Meliaceae.</p>
F-4	<p>Леса известняковых (карстовых) массивов: Fagaceae (<i>Lithocarpus</i>, <i>Quercus</i>, <i>Castanopsis</i>), Lauraceae (<i>Caryodaphnopsis tonkinensis</i>), Cupressaceae (<i>Calocedrus macrolepis</i>), Elaeocarpaceae (<i>Elaeocarpus</i>), Magnoliaceae (<i>Michelia</i>, <i>Manglietia</i>), Mimosaceae (<i>Archidendron</i>), Theaceae (<i>Schima wallichii</i>, <i>Ternstroemia</i>), Cyatheaceae (<i>Cyathea</i>), Cephalotaxaceae (<i>Cephalotaxus mannii</i>).</p>
F-8	<p>Леса гор, в т.ч. полидоминантные высокоствольные: Fagaceae (<i>Lithocarpus</i>, <i>Quercus</i>, <i>Castanopsis</i>), Magnoliaceae (<i>Manglietia</i>, <i>Michelia</i>), Theaceae (<i>Schima wallichii</i>, <i>Anneslea fragrans</i>, <i>Adinandra</i>, <i>Gordonia</i>), Podocarpaceae (<i>Dacrycarpus imbricatus</i>, <i>Dacrydium elatum</i>, <i>Podocarpus neriifolius</i>), Clusiaceae (<i>Calophyllum</i>), Euphorbiaceae (<i>Endospermum chinense</i>, <i>Balakata baccata</i>, <i>Bischofia javanica</i>), Sapotaceae (<i>Madhuca</i>), Cupressaceae (<i>Fokienia hodginsii</i>), Mimosaceae (<i>Archidendron</i>), Altingiaceae (<i>Altingia</i>), Caesalpiniaceae, Hamamelidaceae, Dipterocarpaceae (<i>Hopea mollissima</i>, <i>Parashorea stellata</i>, <i>Dipterocarpus kerrii</i>), Lauraceae, Betulaceae (<i>Betula alnoides</i>), Mastixiaceae, Pinaceae (<i>Pinus latteri</i>, <i>P. kesiya</i>), Myrtaceae (<i>Syzygium</i>).</p> <p>8а – леса с доминированием Cupressaceae (<i>Fokienia hodginsii</i>); 8б – леса с доминированием Pinaceae (<i>Pinus latteri</i>).</p>
F-13	<p>Леса гор, в т.ч. высокоствольные полидоминантные: Pinaceae (<i>Pinus dalatensis</i>, <i>P. kesiya</i>), Betulaceae (<i>Betula alnoides</i>), Theaceae (<i>Schima wallichii</i>), Fagaceae, Elaeocarpaceae (<i>Elaeocarpus</i>, <i>Sloanea sinensis</i>), Hamamelidaceae (<i>Exbucklandia populnea</i>), Anacardiaceae (<i>Dracontomelon</i>, <i>Mangifera</i>), Magnoliaceae (<i>Manglietia</i>, <i>Michelia</i>), Aceraceae, Cornaceae, Rhodoleiaceae, Juglandaceae, Podocarpaceae, Amentotaxaceae.</p>

<p>F-14</p>	<p>Низкоствольные светлые диптерокарповые леса на базальтовом плато: Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus tuberculatus</i>, <i>D. obtusifolius</i>, <i>Shorea obtusa</i>), Combretaceae (<i>Terminalia mucronata</i>, <i>T. alata</i>), Dilleniaceae (<i>Dillenia</i>), Rubiaceae (<i>Mitragyna</i>, <i>Morinda tomentosa</i>), Lecythidaceae (<i>Careya sphaerica</i>), Loganiaceae (<i>Strychnos nux-vomica</i>), Lythraceae (<i>Lagerstroemia</i>), Bignoniaceae, Bombacaceae (<i>Bombax anceps</i>).</p>
<p>F-16</p>	<p>Леса равнин: светлые низкоствольные диптерокарповые леса на сланцах: Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus tuberculatus</i>, <i>D. obtusifolius</i>, <i>Shorea obtusa</i>), Combretaceae (<i>Terminalia alata</i>, <i>T. mucronata</i>), Bombacaceae (<i>Bombax anceps</i>), Irvingiaceae (<i>Irvingia malayana</i>), Rubiaceae (<i>Mitragyna rotundifolia</i>, <i>Randia turgida</i>), Papilionaceae (<i>Butea monosperma</i>), Anacardiaceae (<i>Spondias pinnata</i>), Lythraceae (<i>Lagerstroemia</i>), Fagaceae (<i>Quercus kerrii</i>), Dilleniaceae, Bignoniaceae, Lecythidaceae (<i>Careya sphaerica</i>), Loganiaceae, Chrysobalanaceae.</p> <p>16а – низкоствольные светлые полидоминантные сезонно-заливаемые леса на туфах: Tiliaceae (<i>Berrya mollis</i>), Lythraceae (<i>Lagerstroemia</i>), Verbenaceae (<i>Vitex</i>), Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus obtusifolius</i>, <i>D. intricatus</i>);</p> <p>16б – посадки <i>Borassus flabillifer</i> (Arecaceae) на месте светлых низкоствольных лесов с Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus obtusifolius</i>, <i>D. intricatus</i>); Chrysobalanaceae (<i>Parinari anamensis</i>), Rubiaceae (<i>Morinda tomentosa</i>), Lecythidaceae (<i>Careya arborea</i>), Arecaceae (<i>Corypha lecomtei</i>);</p> <p>16в – низкоствольные светлые леса на базальтах с доминированием Pinaceae (<i>Pinus latteri</i>) и Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus obtusifolius</i>), участием Theaceae (<i>Schima wallichii</i>), Elaeocarpaceae (<i>Elaeocarpus</i>);</p> <p>16г – высокоствольные полидоминантные леса: Theaceae (<i>Schima wallichii</i>), Juglandaceae (<i>Engelhardia spicata</i>), Dilleniaceae (<i>Dillenia</i>), Elaeocarpaceae (<i>Elaeocarpus</i>), Chrysobalanaceae (<i>Parinari anamensis</i>);</p> <p>16д – леса равнин и среднегорий, в т.ч. высокоствольные полидоминантные: Dipterocarpaceae (<i>Anisoptera costata</i>, <i>Dipterocarpus</i>, <i>Hopea odorata</i>), Meliaceae (<i>Sandoricum koetjape</i>), Anacardiaceae (<i>Dracontomelon schmidii</i>), Sapindaceae (<i>Pometia pinnata</i>), Euphorbiaceae (<i>Endospermum chinense</i>), Sterculiaceae (<i>Scaphium macropodium</i>, <i>Sterculia</i>), Duabangaceae (<i>Duabanga</i>), Fagaceae (<i>Lithocarpus</i>), Moraceae (<i>Ficus</i>, <i>Artocarpus</i>), Arecaceae (<i>Arenga pinnata</i>), Myrtaceae (<i>Syzygium</i>), Magnoliaceae, Clusiaceae, Bombacaceae, Caesalpiniaceae.</p>

<p>F-17</p>	<p>Леса равнин, в т.ч. высокоствольные диптерокарповые леса на сланцах: Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus alatus</i>, <i>D. dyeri</i>, <i>D. turbinatus</i>), Irvingiaceae (<i>Irvingia malayana</i>), Moraceae (<i>Ficus</i>), Anacardiaceae (<i>Mangifera</i>, <i>Swintonia floribunda</i>), Meliaceae (<i>Sandoricum koetjape</i>, <i>Dysoxylum</i>), Sapindaceae (<i>Xerospermum noronhianum</i>), Lauraceae (<i>Machilus</i>), Lythraceae (<i>Lagerstroemia calyculata</i>), Dilleniaceae, Caesalpiniaceae (<i>Sindora siamensis</i>), Chrysobalanaceae, Bombacaceae (<i>Bombax insigne</i>), Rubiaceae, Fagaceae (<i>Lithocarpus dongnaensis</i>), Podocarpaceae (<i>Podocarpus neriifolius</i>).</p> <p>17а – высокоствольные диптерокарповые леса на сланцевом плато: Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus turbinatus</i>), Theaceae (<i>Schima wallichii</i>), Podocarpaceae (<i>Dacrycarpus imbricatus</i>), Elaeocarpaceae (<i>Sloanea</i>), Moraceae (<i>Ficus</i>), Rubiaceae;</p> <p>17б – леса на склонах плато, в т.ч. высокоствольные полидоминантные: Dipterocarpaceae (<i>Hopea odorata</i>), Apocynaceae (<i>Wrightia</i>), Sterculiaceae (<i>Scaphium macropodium</i>), Chrysobalanaceae (<i>Parinari anamensis</i>), Anacardiaceae (<i>Mangifera</i>), Moraceae;</p> <p>17в – леса в долинах и на склонах, в т.ч. высокоствольные диптерокарповые: Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus costatus</i>, <i>D. dyeri</i>) Irvingiaceae (<i>Irvingia malayana</i>), Moraceae (<i>Ficus</i>), Euphorbiaceae (<i>Balacata baccata</i>), Caesalpiniaceae, Anacardiaceae (<i>Mangifera</i>), Lythraceae (<i>Lagerstroemia calyculata</i>);</p> <p>17г – леса на песках, в т.ч. высокоствольные с доминированием <i>Dipterocarpus alatus</i>;</p> <p>17д – прирусловые высокоствольные леса: Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus alatus</i>), Achariaceae (<i>Hydnocarpus</i>), Lythraceae (<i>Lagerstroemia</i>), Datisceae (<i>Tetrameles nudiflora</i>);</p> <p>17е – высокоствольные долинные сезоннозаливаемые лагерстремиевые леса на туфах: Lythraceae (<i>Lagerstroemia calyculata</i>), Rubiaceae (<i>Haldina cordifolia</i>), Dipterocarpaceae (<i>Dipterocarpus turbinatus</i>, <i>D. alatus</i>, <i>Hopea odorata</i>, <i>Shorea</i>), Datisceae (<i>Tetrameles nudiflora</i>), Combretaceae (<i>Terminalia</i>), Mimosaceae (<i>Dalbergia</i>), Caesalpiniaceae (<i>Azelia xylocarpa</i>), Arecaceae, Moraceae (<i>Ficus</i>).</p>
--------------------	--

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Регионы и субрегионы Вьетнама (по Lung et al., 2011) Условные обозначения экорегионов как в Приложении 2

Регион / субрегион	Территория субрегиона	Площадь (га)
R-I. Северо - Запад		4,586,350
Субрегион 1	Река Да (выше по течению)	1,782,913
Субрегион 2	Река Ма (выше по течению)	381,064
Субрегион 3	Плато Сон Ла - Мок Чау	364,912
Субрегион 4	Долина реки Да	699,692
Субрегион 5	Горный хребет Хоанг Лиен Сон	935,104
Субрегион 6	Ниньбинь и Хоабинь (холмистая местность)	422,664
R-II. Северо-Восток		5,698,492
Субрегион 7	Долины рек Ред-Ривер и Чай	436,154
Субрегион 8	Среднегорный Хоанг Су Пхи	388,928
Субрегион 9	Реки Ло и Гам (выше по течению)	918,815
Субрегион 10	Низкогорный участок Бао Лак, Ба Бе	1,105,941
Субрегион 11	Известняковая гора Донг Ван	384,386
Субрегион 12	Мидленд, включая Фу Тхо, Тай Нгуен, Винь Фук и Бак Джанг	896,377
Субрегион 13	Известняковая гора Бак Сон	393,098
Субрегион 14	Низкогорный участок Цао Банг, Лангсон и Куангнинь	931,841
Субрегион 15	Мангровые заросли северо - восточного побережья	151,947
Субрегион 16	Северо - Восточный остров	91,005
R-III. Дельта Красной реки		1,352,475
Субрегион 17	Дельта Красной реки	1,318,140
Субрегион 18	Мангровые леса дельты Красной реки	34,335
R-IV. Северо-Центральный регион		5,063,188
Субрегион 19	Муонг Ксен	301,798
Субрегион 20	Горный район к западу от провинций Тханьхоа, Нгхан и Ха Тинь	1,943,353
Субрегион 21	Северо - Центральная холмистая местность	1,090,979
Субрегион 22	Дельта и прибрежные песчаные дюны Северо – Центрального региона	827,413
Субрегион 23	Известняковая гора Фонг Нха - Ке Банг	148,573
Субрегион 24	Горный хребет к западу от Биньтри Тьена	751,073
R-V. Южно - Центральный регион		3,686,832
Субрегион 25	Горный хребет к западу от Куангнама и Куангнгай	412,209
Субрегион 26	Холмистая местность Южно - Центрального региона	2,536,153

Субрегион 27	Равнина и прибрежные песчаные дюны Южно – Центрального региона	738,469
Субрегион 28	Хоанг Са и Труонг Са	Не определено
R-VI. Центральное нагорье		5,327,223
Субрегион 29	Аридный субрегион Южно -Центрального региона	309,456
Субрегион 30	Горный хребет Нгок Линь	591,057
Субрегион 31	Гора Са Тай	652,742
Субрегион 32	Плато на базальтах Плейку, Кон Ха Нунг	550,492
Субрегион 33	Гора Ан Кхе	284,810
Субрегион 34	Пенеплены Чео Рео, Фубон и Еа Суп	838,988
Субрегион 35	Базальтовое плато Буон Ме Туат	573,120
Субрегион 36	Горный хребет Мдрак	396,339
Субрегион 37	Плато Дак Нонг и Дак Мин	385,342
Субрегион 38	Гора Чу Анг Син и горное плато Далат	744,877
Субрегион 39	Плато Ди Линь и Бао Лок	389,852
R-VII. Юго-Восток		2,768,152
Субрегион 40	Горная местность Юго - восточного региона	1,136,314
Субрегион 41	Холмистая местность Юго -восточного региона	881,050
Субрегион 42	Юго - восточная равнина	594,852
Субрегион 43	Юго-восточный прибрежный мангровый лес	150,731
Субрегион 44	Кон Дао	5,206
R-VIII. Юго-Запад		3,982,679
Субрегион 45	Дельта Меконга	3,696,309
Субрегион 46	Мангровые леса Юго-запада	230,349
Субрегион 47	Юго - Западный остров	56,02

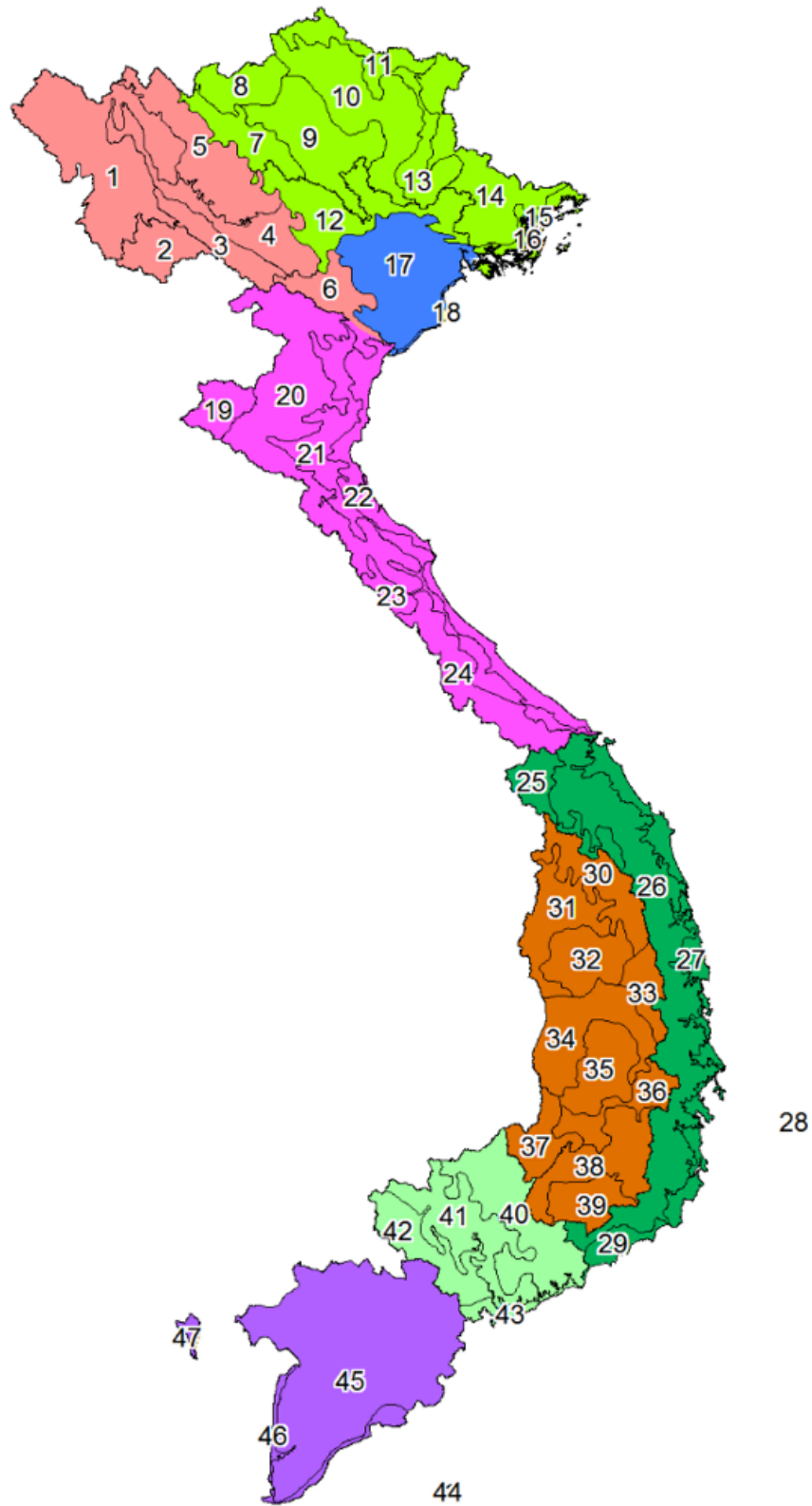


Рисунок 81. Экорегiónы и субрегионы Вьетнама (по “Final report on forest ecological stratification in Vietnam”, Lung N. N. et al., 2011)

ПРИЛОЖЕНИЕ 5

Фотографии мест отбора образцов исследованных ООПТ



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 82. Национальный парк Бузямап (Bu Gia Map National Park). Провинция Биньфыок, район Бузямап. Низкогорный тропический широколиственный лес с доминированием *Lagerstroemia* sp. на второй приречной террасе. Условное обозначение – БЗМ Л.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 83. Национальный парк Бузямап (Bu Gia Map National Park). Провинция Биньфыок, район Бузямап. Низкогорный тропический лиственный лес с доминированием пальм *Arenga westerhoutii* (Arecaceae) на заливаемой низине в прирусловой части реки Дак Ка. Условное обозначение – БЗМ Па.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 84. Национальный парк Бузямап (Bu Gia Map National Park). Провинция Биньфыок, район Бузямап. Низкогорный тропический высокоствольный первичный лес с доминированием *Dipterocarpus costatus* на широком гряде. Условное обозначение – БЗМ Д.



А – Участок леса



Б – Участок леса



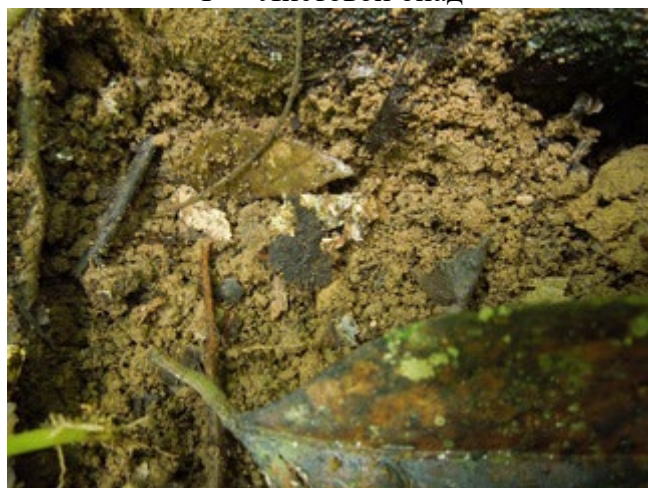
В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 85. Национальный парк Суаншон (Xuân Sơn National Park), Провинция Футхо, район Таншон. Низкогорный широколиственный тропический лес на карстовых породах, преобладают представители семейств *Elaeocarpaceae*, *Lauraceae*, *Moraceae*, *Sabiaceae*, *Anacardiaceae*. Условное обозначение – СШ К1.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 86. Национальный парк Йокдон (Yok Đôn National Park), Провинция Даклак, район Быондон. Светлый диптерокарповый лес в холмах, доминируют *Dipterocarpus obtusifolius*, *D. tuberculatus*, *Shorea siamensis* (Dipterocarpaceae). Условное обозначение – ЙД.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 87. Национальный парк Бави (Ba Vi National Park), Муниципалитет Ханой, район Бави. Среднегорный полидоминантный широколиственный тропический лес, древостой на хребте между вершинами Тан Виен и Нгок Хоа, преобладают представители семейств Fagaceae, Elaeocarpaceae, Magnoliaceae.

Условное обозначение – БВ.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д - Корзинка эпифита *Asplenium nidus*



Е – «Воздушная почва» под эпифитами

Рисунок 88. Охраняемый лес Конплонг (Тхак Ням) (Kon Plông Protected Forest (Thác Ném), Провинция Контум, район Конплонг. Среднегорный тропический влажный среднесложный сомкнутый лес на хребте с доминированием *Calophyllum* sp. (Calophyllaceae), *Garcinia* sp. (Clusiaceae), *Michelia* sp. (Magnoliaceae), Lauraceae, Rubiaceae.

Условное обозначение – КП 1000.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Разлагающаяся древесина

Рисунок 89. Национальный парк Конкакинъ (Kon Ka Kinh National Park), Провинция Зялай, район Мангзанг. Тропический низкогорный долинный полидоминантный постоянно влажный высокоствольный лес с преобладанием деревьев из семейств Euphorbiaceae, Myrtaceae, Moraceae, Diabangaceae, Lauraceae, Fagaceae, Meliaceae в долине реки Адзун (A Yun River).
Условное обозначение –ККК 1000.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Выбросы дождевого червя

Рисунок 90. Национальный парк Конкакинъ (Kon Ka Kinh National Park), Провинция Зялай, район Мангзанг. Среднегорный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Juglandaceae, Fagaceae, Elaeocarpaceae, Magnoliaceae на широком гребне хребта.

Условное обозначение – ККК1500.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 91. Природный заповедник Контюранг (Kon Chur Räng Nature Reserve), Провинция Зялай, район Кбанг. Низкогорный широколиственный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Lauraceae (*Litsia*), Burseraceae (*Canarium*), Myrtaceae (*Syzygium*), Hamamelidaceae (*Simingtonia*) на пологом экранированном постоянно влажном склоне на фрагментированных базальтах. Условное обозначение – КТР Ли.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 92. Природный заповедник Контюранг (Kon Chur Räng Nature Reserve), Провинция Зялай, район Кбанг. Низкогорный смешанный тропический лес с преобладанием деревьев из семейства Podocarpaceae (*Dacrydium elatum*, *Dacrycarpus imbricatus*) и участием Hamamelidaceae (*Simingtonia* sp.), Rhodoliaceae (*Rhodolia* sp.), Fagaceae, Sterculiaceae (*Scaphium* sp.) со среднесложной вертикальной структурой на базальтовой плите. Условное обозначение – КТР Дк.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 93. Охраняемый лес Конплонг (Тхак Ням) (Kon Plông Protected Forest (Thác Ném), Провинция Контум, район Конплонг. Среднегорный смешанный полидоминантный высокоствольный постоянно влажный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Podocarpaceae (*Dacrycarpus imbricatus*), Magnoliaceae (*Michelia* sp., *Mangletia* sp., *Kmeria* sp.), Myrtaceae (*Syzygium* sp.), Calophyllaceae (*Calophyllum* sp.), Elaeocarpaceae (*Sloanea* sp.), Betulaceae (*Betula* sp.) на пологом склоне с выходами гранитных обломков. Условное обозначение – КП 1500.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 94. Национальный парк Суаншон (Xuân Sơn National Park), Провинция Футхо, район Таншон. Низкогорный полидоминантный широколиственный тропический карстовый лес с преобладанием представителей семейств *Elaeocarpaceae*, *Lauraceae*, *Moraceae*, *Sabiaceae*, *Apocynaceae* на карстовых породах в долине временного водотока. Условное обозначение – СШ К2.



А – Участок леса



Б – Участок леса



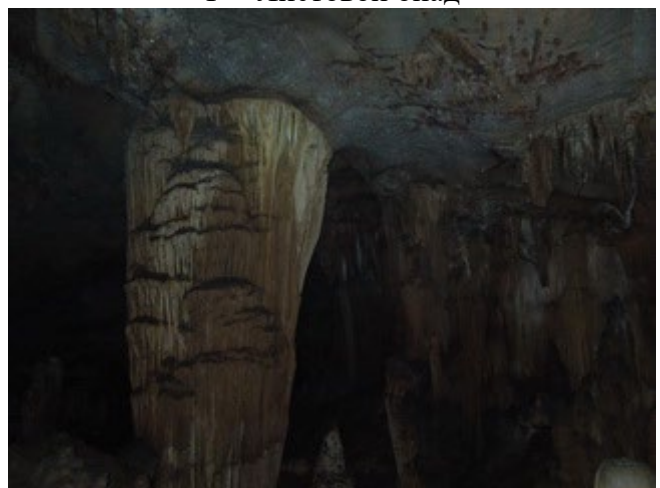
В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Банановая роща (заросли одичавшего банана *Musa acuminatum*) в карстовой долине. Условное обозначение – СШ Б.



Е – Карстовая пещера на склоне горы Нуй Ня, четвертый от входа зал (последний), ~50 м от входа. Условное обозначение – П.

Рисунок 95. Национальный парк Суаншон (Xuân Sơn National Park), Провинция Футхо, район Таншон. Среднегорный полидоминантный широколиственный лес на вершине горы Тен на гранитах с преобладанием представителей семейств Fabaceae, Lauraceae, Magnoliaceae. Условное обозначение –СШ Г..



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 96. Национальный парк Конкакин (Kon Ka Kinh National Park), Провинция Зялай, район Манганг. Низкогорный низкоствольный полидоминантный лиственный тропический лес простой структуры, преобладают представители семейств Lythraceae (*Lagerstroemia calyculata* Kurz), Anacardiaceae, Clusiaceae, Euphorbiaceae, Burseraceae. Произрастает на нижней части склонов на гранитах.

Условное обозначение – ККК 1700.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 97. Национальный парк Конкакинъ (Kon Ka Kinh National Park), Провинция Зялай, район Мангзанг. Низкогорный высокоствольный (до 40 м) полидоминантный влажный лес на базальтах со сложной структурой (5 ярусов), в верхнем ярусе 27 видов деревьев (300-400 лет), в среднем более 30 видов, преобладают представители семейств Myrtaceae, Dipterocarpaceae, Anacardiaceae, Meliaceae, Burseraceae. на широком гребне хребта, сложенного базальтовыми породами, переотложенными на гранитах.
Условное обозначение – ККК 1900.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 98. Национальный парк Конкакин (Kon Ka Kinh National Park), Провинция Зялай, район Манганг. Долинный заливаемый низкоствольный полидоминантный тропический лес на легких почвах, преобладают *Shorea siamensis* Miq., *Shorea roxburghii* G. Don (Dipterocarpaceae), *Schima* sp. (Theaceae), *Irvingia* sp. (Irvingiaceae), *Streblus asper* Lour. *Ficus* spp. (Moraceae), *Syzygium* (Myrtaceae). Расположен в широкой заливаемой долине реки. Условное обозначение – ККК 2Д.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 99. Национальный парк Конкакинъ (Kon Ka Kinh National Park), Провинция Зялай, район Мангзанг. Среднегорный высокоствольный тропический лес с доминированием на отдельных участках *Pinus dalatensis* Ferré (Pinaceae) и *Elaeocarpus* sp. (Elaeocarpaceae), *Schima* sp. (Theaceae), *Podocarpus neriifolius* D. Don (Podocarpaceae), *Rhodoleia* sp. (Hamamelidaceae). Произрастает на широком гребне и пологом склоне хребта, сложенного сланцами. Условное обозначение – ККК 2С.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок №100. Национальный парк Пумат (Pù Mát National Park), Провинция Нгеань, район Конкуонг. Долинный полидоминантный высокоствольный постоянно влажный тропический лес с присутствием *Dracontomelon dao* (Blanco) Merr. & Rolfe (Anacardiaceae), *Bischofia javanica* Blume (Phyllanthaceae), *Pometia pinnata* J.R. Forst. & G. Forst. (Sapindaceae), *Lagerstroemia calyculata* Kurz (Lythraceae), *Ficus* sp. (Moraceae) в долине на прирусловой террасе реки Кхе Чоанг (Khe Trong) на сланцах.

Условное обозначение – ПМ Дол.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 101. Национальный парк Пумат (Pù Mát National Park), Провинция Нгеань, район Конкуонг. Низкогорный высокоствольный лиственный с участием голосеменных полидоминантный постоянно влажный лес с присутствием *Hopea mollissima* C.Y. Wu (Dipterocarpaceae), *Knema* sp. (Myristicaceae), *Livistona saribus* (Lour.) Merr. ex A. Chev., *Calamus* sp. (Arecaceae) и деревьев из семейств Fagaceae, Podocarpaceae (*Dacrycarpus imbricatus* (Blume) de Laub.), на сланцах на хребте. Условное обозначение – ПМ Хр.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – «Воздушная почва» в корзинке эпифитного папоротника



Е – Почва

Рисунок 102. Природный заповедник Пухоат (Pù Hoạt Nature Reserve), Провинция Нгеань, район Куэфонг. Долинный широколиственный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев *Terminalia* sp. (Combretaceae) и *Aglaia gigantea* (Pierre) Pellegr. (Meliaceae) со среднесложной вертикальной структурой на переувлажненных аллювиальных почвах на гранитах в долине реки Зот Суой (Giot Suoi).
Условное обозначение – ПХ Т.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Сбор образцов



Г – Листовой опад *Cunninghamia lanceolata*



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 103. Природный заповедник Пухоат (Pù Hoạt Nature Reserve), Провинция Нгеань, район Куэфонг. Горный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев *Cunninghamia lanceolata* (Lamb.) Hook. (Cupressaceae) на гранитах на крутом склоне хребта.

Условное обозначение – ПХ К.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 104. Природный заповедник Контюранг (Kon Chu Räng Nature Reserve), Провинция Зялай, район Кбанг. Низкогорный широколиственный полидоминантный высокоствольный тропический лес с преобладанием деревьев из семейств Dipterocarpaceae (*Dipterocarpus kerrii* King), Clusiaceae, Ebenaceae, Fabaceae, Theaceae, Magnoliaceae на краю плато на короткопрофильной почве на базальте.

Условное обозначение – КТР Д.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 105. Природный заповедник Контюранг (Kon Chu Räng Nature Reserve), Провинция Зялай, район Кбанг. Низкогорный смешанный тропический лес с преобладанием деревьев из семейства Podocarpaceae (*Dacrydium elatum* (Roxb.) Wall. ex Hook.) и участием Hamamelidaceae, Rhodoleiaceae, Myrtaceae, Theaceae со среднесложной вертикальной структурой на переувлажненных короткопрофильных почвах на базальте.

Условное обозначение – КТР Дк2.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 106. Природный заповедник Сонгтхань (Sông Thanh Nature Reserve), Провинция Куангнам, Район Намзянг. Горный первичный полидоминантный высокоствольный (до 40 м) лес на широком хребте с преобладанием в верхнем ярусе деревьев из семейств Podocarpaceae (*Dacrycarpus imbricatus*), Dipterocarpaceae (*Hopea* sp.), Anacardiaceae (*Semecarpus* sp.), Fagaceae (*Lithocarpus* sp., *Quercus* sp.), Ruthaceae, Meliaceae, Apocynaceae (*Wrightia* sp.), Sapotaceae, Myrthaceae (*Syzygium* spp.), Sapindaceae (*Pometia pinnata*), Lauraceae (*Cinnamomum* sp., *Neolitsea* sp.), Burseraceae, Verbenaceae.

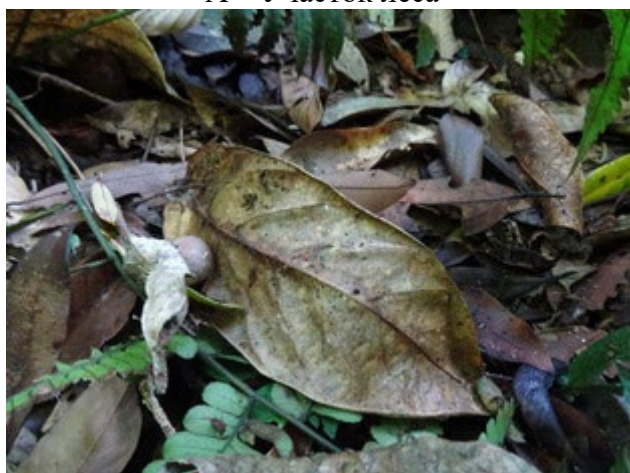
Условное обозначение – СТ Хр.



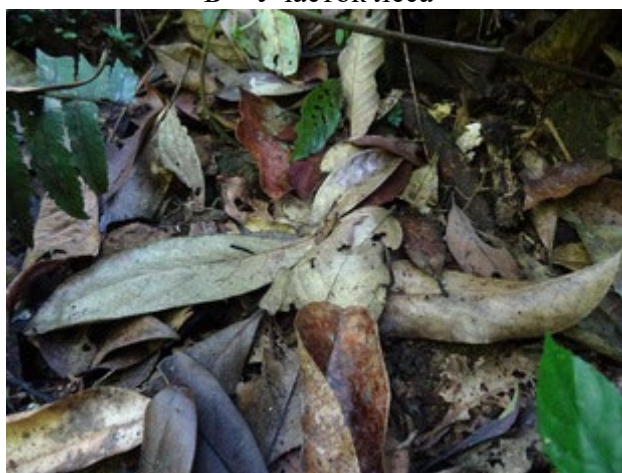
А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 107. Природный заповедник Сонгтхань (Sông Thanh Nature Reserve), Провинция Куангнам, Район Намзянг. Горный первичный полидоминантный высокоствольный лес в долине ручья с преобладанием деревьев из семейств Lauraceae (*Litsea* sp.), Magnoliaceae (*Magnolia* sp.), Fagaceae (*Lithocarpus* sp.), Cornaceae (*Alangium* sp.), Elaeocarpaceae (*Elaeocarpus* sp.), Euphorbiaceae, Rutaceae (*Acronychia* sp.) Anacardiaceae, Clusiaceae (*Garcinia* sp.).

Условное обозначение – СТ Дол.



А – Участок леса



Б – Участок леса



В – Листовой опад



Г – Листовой опад



Д – Почва



Е – Почва

Рисунок 108. Природный заповедник Сонгтхань (Sông Thanh Nature Reserve), Провинция Куангнам, Район Намзянг. Низкогорный высокоствольный лес с преобладанием *Dipterocarpus hasseltii* (Dipterocarpaceae) на расширении хребта, спускающегося в долину реки. Условное обозначение – СТ Д.

ПРИЛОЖЕНИЕ 6

Количественные характеристики и показатели разнообразия комплекса почвенных микромицетов, выявленные методом посева из серийных разведений, участки леса 10 ООПТ Центрального и Северного Вьетнама.

Обозначения участков как в Приложении 1. Условные обозначения: А (s) – верхний горизонт почвы; А0 (l) – опад; (ep) – субстрат из корзинок эпифитов. Обозначения столбцов: N – число обработанных образцов; НК – количество выделенных колоний; КОЕ – количество КОЕ микромицетов (тыс./г воздушно сухого субстрата ± 95%-доверительный интервал); S – количество обнаруженных видов (S); NS – Среднее количество видов в образце (пределы варьирования); 1/D – индекс разнообразия Симпсона (1/D); H – индекс разнообразия Шеннона (H); ЕН – выровненность (ЕН).

Участок леса	Субстрат	N	НК	КОЕ	S	NS	1/D	H	ЕН
БЗМ-Л	А (s)	10	356	105 ± 6	35	12 (5-16)	6,29	2,79	0,78
	А0 (l)	10	1589	502 ± 23	26	12 (10-17)	8,96	2,24	0,69
БЗМ-Па	А (s)	10	608	104 ± 2.4	40	16 (11-19)	18,54	3,20	0,87
	А0 (l)	10	1335	299 ± 6.4	30	13 (7-17)	8,4	2,60	0,76
БЗМ-Д	А (s)	10	682	166 ± 6	37	10 (6-19)	5,62	2,47	0,68
	А0 (l)	10	1523	350 ± 7	22	10 (5-14)	5,96	2,24	0,72
ЙД	А (s)	10	528	64 ± 8	40	12 (7-24)	16,61	3,16	0,86
	А0 (l)	10	1188	216 ± 142	33	15 (10-19)	9,34	2,71	0,78
СШ-К1	А (s)	10	1096	291 ± 33	43	17 (13-26)	4,13	2,36	0,63
	А0 (l)	10	858	973 ± 72	39	14 (10-25)	9,17	2,78	0,76
СШ-К2	А (s)	10	1015	188 ± 0.9	33	12 (6-16)	6,35	2,60	0,74
	А0 (l)	10	1727	341 ± 1.6	20	11 (9-13)	10,81	2,60	0,87
СШ-Г	А (s)	10	2187	497 ± 4.2	24	9 (6-13)	7,34	2,37	0,75
	А0 (l)	10	820	269 ± 3.7	16	8 (5-11)	5,54	2,03	0,73
СШ-Б	А0 (l)	10	1643	648 ± 6.5	25	14 (10-20)	6,52	2,31	0,72
СШ-П1	грунт	10	478	0.2 ± 0.03	35	13 (9-19)	11,70	2,80	0,79
СШ-П2	грунт	10	947	0.5 ± 0.09	23	8 (6-12)	3,18	1,82	0,58
СШ-П3	грунт	10	693	0.249 ± 0.001	21	8 (6-10)	5,91	2,19	0,72
БВ	А (s)	10	2387	198 ± 14	46	14 (9-20)	10,10	2,78	0,73

	A0 (l)	10	3062	248 ± 18	46	17 (12-22)	13,97	2,95	0,77
КП-1000	A (s)	10	617	65 ± 0.7	32	9 (5-12)	6,56	2,42	0,70
	A0 (l)	10	2522	282 ± 2.2	33	12 (9-15)	7,37	2,39	0,68
	(ep)	10	1881	215 ± 1.1	26	11 (9-15)	5,64	2,19	0,67
КП-1500	A (s)	10	1175	171 ± 1,5	20	11 (10-17)	11,32	2,61	0,87
	A0 (l)	10	2312	504 ± 1,6	15	10 (8-12)	6,76	2,11	0,78
ККК-1000	A (s)	10	1970	384 ± 2,3	27	12 (7-16)	3,11	1,88	0,57
	A0 (l)	10	1729	238 ± 1,3	23	9 (5-13)	4,91	2,20	0,70
ККК-1500	A (s)	10	1845	238 ± 1,7	19	8 (6-12)	5,43	1,99	0,67
	A0 (l)	10	1278	177 ± 0,9	15	8 (7-10)	3,00	1,63	0,60
ККК1-700	A (s)	10	785	110 ± 0.8	48	17 (14-25)	9,67	2,92	0,75
	A0 (l)	10	3474	616 ± 4.3	31	15 (11-17)	4,31	2,02	0,61
	(ep)	10	1344	254 ± 2.8	29	13 (11-15)	9,33	2,57	0,76
ККК2-900	A (s)	10	789	148 ± 1.8	50	17 (11-23)	20,08	3,36	0,85
	A0 (l)	10	2347	659 ± 5.4	43	17 (11-20)	16,99	3,16	0,85
ККК2-Д	A (s)	10	628	112 ± 1,2	42	13 (7-18)	9,40	2,97	0,78
	A0 (l)	10	2651	384 ± 2,7	43	13 (10-17)	5,42	2,33	0,63
ККК2-С	A (s)	10	930	243 ± 2.1	23	10 (7-16)	9,48	2,51	0,80
	A0 (l)	10	1353	304 ± 2.9	28	9 (6-11)	4,33	2,07	0,62
	(ep)	10	944	261 ± 3.3	27	8 (5-14)	7,27	2,55	0,78
КТР-Ли	A (s)	10	1057	152 ± 1,1	24	9 (8-11)	9,58	2,63	0,83
	A0 (l)	10	1966	354 ± 1,6	18	10 (9-13)	9,50	2,51	0,87
КТР-Дк	A (s)	10	2001	297 ± 1,1	34	14 (11-17)	5,43	2,40	0,68
	A0 (l)	10	2304	332 ± 1,2	15	10 (9-12)	7,47	2,22	0,82
КТР-Д	A (s)	10	998	113 ± 1.8	52	16 (12-19)	6,39	2,38	0,60
	A0 (l)	10	2878	416 ± 1.5	38	13 (11-16)	5,01	2,22	0,61
	(ep)	10	1924	324 ± 6.1	42	13 (11-20)	5,36	2,52	0,67
КТР-Дк2	A (s)	10	968	105 ± 2.7	31	9 (4-15)	1,80	1,18	0,34
	A0 (l)	10	1931	360 ± 3.2	33	14 (8-18)	1,99	1,38	0,39
ПМ-Дол	A (s)	10	743	135 ± 1.5	48	17 (13-23)	9,73	2,90	0,75
	A0 (l)	10	1456	289 ± 3.7	36	15 (11-17)	7,2	2,43	0,68
ПМ-Хр	A (s)	10	980	161 ± 2.4	44	9 (8-11)	16,48	3,15	0,83
	A0 (l)	10	1659	296 ± 4.5	21	10 (9-13)	7,84	2,40	0,79
ПХ-Г	A (s)	10	617	190 ± 2.4	38	10 (7-14)	5,95	2,49	0,68

	A0 (l)	10	724	306 ± 3.3	29	9 (7-15)	5,3	2,19	0,65
	(ep)	10	818	2280 ± 2.4	32	15 (12-18)	11,92	2,91	0,83
ПХ-К	A (s)	10	730	238 ± 3.1	49	13 (10-19)	9,98	2,75	0,71
	A0 (l)	10	740	418 ± 3.4	34	12 (7-16)	8,9	2,61	0,74
СТ-Хр	A (s)	10	609	93 ± 1.0	45	15 (10-20)	9,17	2,83	0,74
	A0 (l)	10	1352	329 ± 2.1	56	21 (15-26)	21,05	3,33	0,83
	(ep)	10	1487	254 ± 2.8	35	12 (8-15)	7,06	2,53	0,72
СТ-Дол	A (s)	10	288	33 ± 0.6	43	13 (6-27)	23,68	3,38	0,89
	A0 (l)	10	1479	407 ± 2.5	41	18 (15-23)	10,84	2,90	0,78
	(ep)	10	1480	272 ± 1.3	53	16 (13-20)	14,37	3,20	0,81
СТ-Д	A (s)	10	1051	145 ± 1.9	49	20 (14-23)	9,87	2,78	0,71
	A0 (l)	10	1416	268 ± 1.7	47	21 (13-25)	15,97	3,14	0,82

ПРИЛОЖЕНИЕ 7

Общие статические параметры разнообразия микромицетов по фактору «Экорегиион» (по «Forest ecological stratification in Vietnam», Vu et al., 2011).

Статистические параметры Зависимые переменные	Среднее	Стандартное отклонение	Медиана	Усечённое среднее	Абсолютное медианное отклонение	Минимум	Максимум	Размах
Регион R-I								
КОЕ	405,89	259,88	291	405,89	137,88	188	973	785
Количество видов на участке леса	32,44	11,59	33	32,44	14,83	16	46	30
Количество видов в образце	21,22	20,45	14	21,22	5,93	8	72	64
Обратная форма индекса Симпсона	8,21	3,07	7,34	8,21	2,71	4,13	13,97	9,84
Индекс Шеннона	2,53	0,29	2,6	2,53	0,34	2,03	2,95	0,92
Выравненность видовых обилий	0,74	0,06	0,74	0,74	0,03	0,63	0,87	0,24
Регион R-IV								
КОЕ	508,11	766,84	289	508,11	146,78	135	2540	2405
Количество видов на участке леса	36,78	9,15	36	36,78	10,38	21	49	28
Количество видов в образце	12,22	2,95	12	12,22	4,45	9	17	8
Обратная форма индекса Симпсона	9,26	3,41	8,9	9,26	2,52	5,3	16,48	11,18
Индекс Шеннона	2,65	0,3	2,61	2,65	0,31	2,19	3,15	0,96
Выравненность видовых обилий	0,76	0,07	0,75	0,76	0,1	0,65	0,86	0,21
Регион R-V								
КОЕ	224	124,83	256,5	224	136,4	33	407	374
Количество видов на участке леса	46,62	6,99	46,5	46,62	5,93	34	56	22

Количество видов в образце	17	3,55	17	17	5,19	12	21	9
Обратная форма индекса Симпсона	14	5,93	12,61	14	5,04	7,06	23,68	16,62
Индекс Шеннона	3,01	0,3	3,02	3,01	0,32	2,53	3,38	0,85
Выравненность видовых обилий	0,79	0,06	0,8	0,79	0,07	0,71	0,89	0,18
Регион R-VI								
КОЕ	312,47	450,15	227	227,96	163,09	11	2540	2529
Количество видов на участке леса	31,13	10,54	31	30,79	11,86	15	52	37
Количество видов в образце	16	23,97	11,5	11,67	3,71	8	142	134
Обратная форма индекса Симпсона	7,63	4,28	6,66	7,02	3,72	1,8	20,08	18,28
Индекс Шеннона	2,37	0,49	2,4	2,39	0,33	1,18	3,36	2,18
Выравненность видовых обилий	0,7	0,13	0,7	0,72	0,13	0,34	0,87	0,53
Регион R-VII								
КОЕ	254,33	158,23	232,5	254,33	181,62	104	502	398
Количество видов на участке леса	31,67	6,89	32,5	31,67	8,15	22	40	18
Количество видов в образце	12,33	2,25	12,5	12,33	2,22	10	16	6
Обратная форма индекса Симпсона	8,96	4,89	7,35	8,96	2,22	5,62	18,54	12,92
Индекс Шеннона	2,59	0,37	2,54	2,59	0,41	2,24	3,2	0,96
Выравненность видовых обилий	0,75	0,07	0,74	0,75	0,07	0,68	0,87	0,19

ПРИЛОЖЕНИЕ 8

Виды микроскопических почвенных грибов, выделенных с различных субстратов 10 ООПТ Центрального и Северного Вьетнама

(и число местообитаний, в которых был выделен этот гриб в пределах ООПТ)

№ п/п	Вид	БЗМ	ЙД	КП	ККК	КТР	СШ	БВ	ПМ	ПХ	СТ
1	<i>Absidia cylindrospora</i> Hagem	-	-	3	-	3	2	-	-	1	1
2	<i>A. glauca</i> Hagem	2	-	-	-	-	-	2	-	-	-
3	<i>A. heterospora</i> Y. Ling	-	-	-	-	-	4	-	-	1	-
4	<i>A. spinosa</i> Lendn.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	<i>Acremonium alternatum</i> Link	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
6	<i>A. charticola</i> (J. Lindau) W. Gams	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
7	<i>A. chrysogenum</i> (Thirum. et Sukapure) W. Gams	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
8	<i>A. murorum</i> (Corda) W. Gams	-	-	-	2	-	-	-	1	1	1
9	<i>A. persicinum</i> (Nicot) W. Gams	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
10	<i>A. polychromum</i> (J.F.H. Beyma) W. Gams	-	-	-	8	1	2	-	-	-	2
11	<i>A. potronii</i> Vuill.	-	-	-	2	-	-	-	-	-	2
12	<i>A. rutilum</i> W. Gams	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1
13	<i>A. tubakii</i> W. Gams	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
14	<i>Acremonium</i> sp.	1	-	1	-	-	1	-	-	-	-
15	<i>Acrodontium virellum</i> (Fr.) de Hoog	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
16	<i>Akanthomyces muscarius</i> (Petch) Spatafora, Kepler & B. Shrestha	-	-	-	-	2	-	-	-	2	-
17	<i>Albifimbria verrucaria</i> (Alb. & Schwein.) L. Lombard & Crous	-	1	-	3	-	-	1	-	-	-
18	<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	-	1	-	-	-	-	-	2	-	-
19	<i>A. arborescens</i> E.G. Simmons	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
20	<i>A. botrytis</i> (Preuss) Woudenb. & Crous	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
21	<i>A. chartarum</i> Preuss	-	-	-	-	1	-	-	1	-	1
22	<i>A. infectoria</i> E.G. Simmons	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-

23	<i>Alternaria</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
24	<i>Apiospora sphaerosperma</i> (Pers.) Pintos & P. Alvarado	3	-	-	1	-	-	-	-	-	-
25	<i>Apiotrichum laibachii</i> (Windisch) Yurkov & Boekhout	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
26	<i>A. sporotrichoides</i> (Oorschot) Yurkov & Boekhout	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
27	<i>Arthrimum arundinis</i> (Corda) Dyko et B. Sutton	-	-	-	-	-	1	-	1	-	1
28	<i>Aspergillago clavatoflava</i> (Raper & Fennell) Samson, Houbraken & Frisvad	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
29	<i>Aspergillus aculeatus</i> Iizuka	2	2	3	11	6	7	2	2	2	4
30	<i>A. alliaceus</i> Thom et Church	2	2	-	-	-	-	-	-	-	-
31	<i>A. candidus</i> Link	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
32	<i>A. cervinus</i> Masee	-	-	1	3	2	-	1	-	-	1
33	<i>A. clavatus</i> Desm.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
34	<i>A. flavipes</i> (Bainier et R. Sartory) Thom et Church	3	1	1	6	-	1	1	2	1	-
35	<i>A. flavus</i> Link	-	1	2	1	-	1	-	3	2	-
36	<i>A. foetidus</i> Thom et Raper	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
37	<i>A. fumigatus</i> Fresen.	2	-	3	3	-	1	2	-	-	2
38	<i>A. inflatus</i> (Stolk & Malla) Samson, Frisvad, Varga, Visagie & Houbraken	-	-	-	-	1	-	1	-	-	-
39	<i>A. insuetus</i> (Bainier) Thom et Church	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
40	<i>A. lentulus</i> Balajee et Marr	-	1	-	1	-	-	-	-	-	-
41	<i>A. neoflavipes</i> Hubka, A. Nováková, M. Kolarík & S.W. Peterson	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
42	<i>A. neoniveus</i> Samson, S.W. Peterson, Frisvad et Varga	3	-	1	-	-	-	-	-	2	-
43	<i>A. niger</i> Tiegh.	2	-	2	4	1	1	2	-	-	-
44	<i>A. nomiae</i> Kurtzman, B.W. Horn & Hesselt.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
45	<i>A. ochraceus</i> G. Wilh.	-	-	-	-	5	-	-	-	-	1
46	<i>A. parasiticus</i> Speare	1	-	-	1	-	-	-	1	1	-
47	<i>A. parvulus</i> G. Sm.	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-
48	<i>A. silvaticus</i> Fennell & Raper	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
49	<i>A. sparsus</i> Raper et Thom	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-

50	<i>A. stromatoides</i> Raper & Fennell	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
51	<i>A. subnutans</i> A.J. Chen, Frisvad & Samson	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
52	<i>A. sydowii</i> (Bainier et Sartory) Thom et Church	-	-	1	2	1	3	1	2	2	1
53	<i>A. tamaritii</i> Kita	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
54	<i>A. terreus</i> Thom	-	1	1	-	-	-	-	-	-	-
55	<i>A. tubingensis</i> Mosseray	6	2	-	-	2	1	-	3	3	-
56	<i>A. unguis</i> (Émile-Weill et L. Gaudin) Thom et Raper	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-
57	<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et Church	1	-	-	-	1	2	-	-	-	-
58	<i>A. versicolor</i> (Vuill.) Tirab.	-	-	-	-	-	2	1	1	-	-
59	<i>Aureobasidium melanogenum</i> (Herm.-Nijh.) Zalar, Gostincar & Gunde-Cim.	1	-	3	1	2	-	-	-	-	4
60	<i>A. pullulans</i> (de Bary) G. Arnaud	-	2	1	4	-	1	-	-	1	1
61	<i>Beauveria bassiana</i> (Bals.-Criv.) Vuill.	-	-	-	2	1	-	-	1	-	1
62	<i>B. brongniartii</i> (Sacc.) Petch	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
63	<i>Beltraniopsis asperisetifera</i> Matsush.	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
64	<i>Bionectria byssicola</i> (Berk. & Broome) Schroers & Samuels	4	-	2	9	3	5	2	2	3	5
65	<i>B. lasiacidis</i> (Samuels) Schroers	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
66	<i>B. pseudochroleuca</i> Schroers & Samuels	-	-	-	3	-	-	-	-	-	2
67	<i>B. rossmaniae</i> Schroers	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
68	<i>B. setosa</i> Schroers	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
69	<i>Boeremia exigua</i> (Desm.) Aveskamp, Gruyter & Verkley	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
70	<i>Botryotrichum atrogriseum</i> J.F.H. Beyma	1	-	-	1	1	1	-	-	-	2
71	<i>Cephalotrichum stemonitis</i> (Pers.) Nees	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-
72	<i>Ceratocystis paradoxa</i> (Dade) C. Moreau	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
73	<i>Chaetomella circinoseta</i> Stolk	3	2	-	-	-	-	-	-	-	-
74	<i>Chaetomella raphigera</i> Swift	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-
75	<i>Chaetomium cochliodes</i> Palliser	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
76	<i>C. globosum</i> Kunze	-	-	-	2	-	1	-	-	-	-
77	<i>Chaetomium</i> sp.	-	-	-	-	2	2	-	1	1	-

78	<i>Chaetosphaeria vermicularioides</i> (Sacc. & Roum.) W. Gams & Hol.-Jech.	-	-	-	-	2	1	-	-	-	1
79	<i>Chloridium chloroconium</i> (W. Gams & Hol.-Jech.) Réblová & Seifert	-	-	-	-	2	-	-	-	3	2
80	<i>Circinella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
81	<i>Cladobotryum</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
82	<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries	2	-	1	-	-	4	-	1	-	4
83	<i>C. halotolerans</i> Zalar, de Hoog et Gunde-Cim.	-	2	-	-	1	-	-	-	-	2
84	<i>C. herbarum</i> (Pers.) Link	-	-	-	-	-	-	2	-	-	1
85	<i>C. oxysporum</i> Berk. et M.A. Curtis	2	-	3	12	3	3	2	1	-	7
86	<i>C. sphaerospermum</i> Penz.	-	-	3	2	1	1	-	1	-	3
87	<i>Clonostachys chlorina</i> Schroers	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
88	<i>C. rogersoniana</i> Schroers	-	-	-	2	3	1	-	-	-	2
89	<i>C. rosea</i> f. <i>catenulata</i> (J.C. Gilman & E.V. Abbott) Schroers	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
90	<i>Clonostachys</i> sp.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
91	<i>Cochliobolus geniculatus</i> R.R. Nelson	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
92	<i>Coleophoma</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
93	<i>Colletotrichum acutatum</i> J.H. Simmonds	-	-	-	-	1	-	-	2	1	-
94	<i>C. gloeosporioides</i> (Penz.) Penz. et Sacc.	-	-	1	2	-	-	-	-	-	2
95	<i>Colletotrichum</i> sp.	-	-	1	-	4	3	1	-	1	1
96	<i>Coniothyrium</i> sp.	1	-	-	1	-	-	-	-	1	1
97	<i>Cordana terrestris</i> (Timonin) Hern.-Restr., Gené & Guarro	1	-	-	-	-	2	-	-	1	3
98	<i>Cordyceps cateniannulata</i> (Z.Q. Liang) Kepler, B. Shrestha & Spatafora	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
99	<i>C. javanica</i> (Bally) Kepler, B. Shrestha & Spatafora	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
100	<i>Cosmospora berkeleyana</i> (P. Karst.) Gräfenhan, Seifert & Schroers	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1
101	<i>Cunninghamella echinulata</i> (Thaxt.) Thaxt. ex Blakeslee	-	-	-	2	1	3	-	-	1	-
102	<i>C. elegans</i> Lendn.	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1
103	<i>Curvularia eragrostidis</i> (Henn.) J.A. Mey.	1	-	-	1	-	-	2	-	-	-

104	<i>C. lunata</i> (Wakker) Boedijn	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
105	<i>Cylindrocarpon ianthothele</i> Wollenw.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
106	<i>C. magnusianum</i> Wollenw.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	2
107	<i>Cylindrocarpon</i> sp.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
108	<i>Dactylaria xinjiangensis</i> Z. Jiao, Xing Z. Liu & Y.T. Wang	-	-	-	2	-	-	-	-	-	1
109	<i>Dichotomopilus funicola</i> (Cooke) X. Wei Wang & Samson	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
110	<i>Didymella glomerata</i> (Corda) Qian Chen & L. Cai	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
111	<i>Emericellopsis minima</i> Stolk	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
112	<i>Endocalyx melanoxanthus</i> (Berk. et Broome) Petch	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-
113	<i>Entomortierella lignicola</i> (G.W. Martin) Vandepol & Bonito	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
114	<i>Epicoccum</i> sp.	2	2	1	1	-	-	1	-	-	3
115	<i>Exophiala dermatitidis</i> (Kano) de Hoog	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
116	<i>E. mansonii</i> (Castell.) de Hoog	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-
117	<i>Exophiala</i> sp.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1
118	<i>Furcasterigmium furcatum</i> (Moreau & V. Moreau ex W. Gams) Giraldo López & Crous	-	-	1	4	2	2	-	1	-	4
119	<i>Fusarium flocciferum</i> Corda	-	-	-	-	-	1	1	-	-	-
120	<i>F. fujikuroi</i> Nirenberg	-	-	-	4	-	2	-	-	-	-
121	<i>F. graminum</i> Corda	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
122	<i>F. heterosporum</i> Nees & T. Nees	-	2	1	3	-	1	-	-	-	-
123	<i>F. lateritium</i> Nees	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-
124	<i>F. neocosmosporiellum</i> O'Donnell & Geiser	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
125	<i>F. oxysporum</i> Schltldl.	-	2	-	5	-	-	-	-	-	-
126	<i>F. proliferatum</i> (Matsush.) Nirenberg ex Gerlach et Nirenberg	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-
127	<i>F. redolens</i> Wollenw.	-	-	-	6	-	1	-	-	-	-
128	<i>F. sambucinum</i> Fuckel	-	-	2	1	-	1	-	-	-	1
129	<i>F. solani</i> (Mart.) Sacc.	2	-	3	2	3	10	-	1	5	5
130	<i>F. stilboides</i> Wollenw.	1	1	1	-	2	2	-	-	-	2
131	<i>F. trichothecioides</i> Wollenw.	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
132	<i>F. tricinctum</i> (Corda) Sacc.	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-

133	<i>Fusicolla merismoides</i> (Corda) Gräfenhan, Seifert & Schroers	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
134	<i>Gaeumannomyces graminis</i> (Sacc.) Arx & D.L.Olivier	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
135	<i>Gelasinospora</i> sp.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
136	<i>Geniculosporium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
137	<i>Gibellulopsis serrae</i> (Maffei) Giraldo López & Crous	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
138	<i>Gliocephalotrichum longibrachium</i> Decock & Charue	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
139	<i>G. simplex</i> (J.A. Mey.) B.J. Wiley & E.G. Simmons	-	-	-	1	-	-	-	-	2	-
140	<i>Gliocladiopsis indonesiensis</i> L. Lombard et Crous	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
141	<i>G. irregularis</i> Crous et Peerally	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
142	<i>G. tenuis</i> (Bugnic.) Crous et M.J. Wingf.	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-
143	<i>Gliocladiopsis</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
144	<i>Gliomastix luzulae</i> (Fuckel) E.W. Mason ex S. Hughes	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
145	<i>Gliomastix</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
146	<i>Gongronella butleri</i> (Lendn.) Peyronel et Dal Vesco	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
147	<i>Gonytrichum macrocladum</i> (Sacc.) S. Hughes	2	-	-	3	-	2	-	1	3	4
148	<i>Graphium</i> sp.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
149	<i>Heterocephalum aurantiacum</i> Thaxt.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
150	<i>H. taiense</i> Persiani et Maggi	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
151	<i>Hormographiella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
152	<i>Humicola fuscoatra</i> Traaen	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
153	<i>H. malaysiensis</i> (D. Hawksw.) X. Wei Wang & Houbraken	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
154	<i>Humicola</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
155	<i>Idriella variabilis</i> Matsush.	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
156	<i>Idriella</i> sp.	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
157	<i>Ilyonectria destructans</i> (Zinssm.) Rossman, L. Lombard & Crous	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
158	<i>Inaequalispora prestonii</i> (M.C. Tulloch) L. Lombard & Crous	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
159	<i>Isaria</i> sp.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-

160	<i>Juxtiphoma eupyrena</i> (Sacc.) Valenz.-Lopez, Crous, Stchigel, Guarro & Cano	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
161	<i>Keithomyces carneus</i> (Duché & R. Heim) Samson, Luangsa-ard & Houbraken	-	-	-	3	1	2	2	-	2	4
162	<i>Kiflimonium curvulum</i> (W. Gams) Summerb., J.A. Scott, Guarro & Crous	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
163	<i>Lasionectriopsis pteridii</i> (W. Gams & J.C. Frankland) Lechat & P.-A. Moreau	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
164	<i>Lecanicillium aphanocladii</i> Zare & W. Gams	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
165	<i>Lectera colletotrichoides</i> (J.E. Chilton) P.F. Cannon	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
166	<i>Mariannaea camptospora</i> Samson	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
167	<i>M. elegans</i> (Corda) Samson	1	-	-	1	-	1	-	-	-	-
168	<i>M. punicea</i> (Samson) D.M. Hu & L. Cai	-	-	1	3	-	-	-	-	-	-
169	<i>Marquandomyces marquandii</i> (Masse) Samson, Houbraken & Luangsa-ard	1	-	-	6	-	-	-	2	-	2
170	<i>Melanopsamma pomiformis</i> (Pers.) Sacc.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
171	<i>Metacordyceps chlamydosporia</i> (H.C. Evans) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones & Spatafora	1	-	-	3	-	-	-	-	-	2
172	<i>Metapochonia bulbilosa</i> (W. Gams & Malla) Kepler, Rehner & Humber	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
173	<i>Metarhizium anisopliae</i> (Metschn.) Sorokīn	-	-	-	1	1	-	-	-	2	2
174	<i>Microascus melanosporus</i> (Udagawa) Woudenb. & Samson	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
175	<i>Microdochium bolleyi</i> (R. Sprague) de Hoog et Herm.-Nijh.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
176	<i>Monodictys castaneae</i> (Wallr.) S. Hughes	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-
177	<i>M. fluctuata</i> (Tandon et Bilgrami) M.B. Ellis	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
178	<i>Mortierella alpina</i> Peyronel	-	-	-	-	-	2	-	1	1	-
179	<i>M. bisporalis</i> (Thaxt.) Björl.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
180	<i>Mortierella</i> sp.	-	-	1	3	-	-	-	-	-	-
181	<i>Mucor circinelloides</i> Tiegh.	-	-	-	-	-	1	1	2	1	-
182	<i>M. heterogamus</i> Vuill.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-

183	<i>M. hiemalis</i> Wehmer	-	-	2	5	5	7	2	4	5	-
184	<i>M. moelleri</i> (Vuill.) Lendn.	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-
185	<i>M. mucedo</i> Fresen.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
186	<i>M. racemosus</i> Fresen.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
187	<i>Mycothermus thermophilus</i> (Cooney & R. Emers.) X. Wei Wang, Houbraken & D.O. Natvig	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-
188	<i>Nectricladiella viticola</i> (Berk. & M.A. Curtis) Hirooka, Rossmann & P. Chaverri	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
189	<i>Nectriopsis lindauiana</i> (Bubák) Zare & W. Gams	4	-	1	-	-	1	1	-	-	1
190	<i>Neoscytalidium dimidiatum</i> (Penz.) Crous et Slippers	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
191	<i>Nodulisporium</i> sp.	-	-	-	-	3	-	-	-	-	3
192	<i>Oidiodendron setiferum</i> Essl.	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-
193	<i>Ovicillium oosporum</i> Zare & W. Gams	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
194	<i>O. subglobosum</i> Zare & W. Gams	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
195	<i>Paecilomyces divaricatus</i> (Thom) Samson, Houbraken & Frisvad	-	-	-	2	1	2	-	-	-	-
196	<i>P. fulvus</i> Stolk & E.S. Salmon	-	-	-	1	-	-	-	1	1	-
197	<i>P. maximus</i> C. Ram	-	-	-	-	1	1	2	-	-	1
198	<i>Paraboeremia putaminum</i> (Speg.) Qian Chen & L. Cai	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
199	<i>Paraconiothyrium</i> sp.	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
200	<i>Paramyrothecium roridum</i> (Tode) L. Lombard & Crous	-	-	-	-	-	1	-	2	1	-
201	<i>Paraphoma fimeti</i> (Brunaud) Gruyter, Aveskamp et Verkley	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
202	<i>Parasarocladium radiatum</i> (Sukapure & Thirum.) Summerb.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
203	<i>Parascedosporium putredinis</i> (Corda) Lackner & de Hoog	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
204	<i>Penicillium clavariiformis</i> Solms	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
205	<i>Penicillium adametzii</i> K.M. Zalesky	-	-	-	1	2	-	-	-	-	1
206	<i>P. atramentosum</i> Thom	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-
207	<i>P. atrofulvum</i> Houbraken, Frisvad et Samson	2	-	-	1	-	-	-	-	-	-
208	<i>P. atrovenetum</i> G. Sm.	-	1	-	-	2	-	-	-	-	-
209	<i>P. aurantiogriseum</i> Dierckx	-	-	-	-	-	2	-	1	2	-
210	<i>P. brasilianum</i> Batista	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-

211	<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	1	-	-	3	4	3	-	1	-	-
212	<i>P. cainii</i> K.G. Rivera, Malloch & Seifert	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
213	<i>P. camemberti</i> Thom	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
214	<i>P. canescens</i> Sopp	-	-	-	-	1	1	-	-	1	-
215	<i>P. cavernicola</i> Frisvad & Samson	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-
216	<i>P. chermesinum</i> Biourge	-	-	-	-	-	-	-	1	-	1
217	<i>P. chrysogenum</i> Thom	-	2	-	1	3	2	-	-	1	2
218	<i>P. citreonigrum</i> Dierckx	1	-	1	3	4	1	1	-	2	2
219	<i>P. citrinum</i> Thom	3	-	2	4	4	7	2	-	2	3
220	<i>P. commune</i> Thom	-	2	1	2	1	-	-	-	-	2
221	<i>P. concentricum</i> Samson, Stolk et Hadlok	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-
222	<i>P. coprobium</i> Frisvad	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
223	<i>P. corylophilum</i> Dierckx	-	-	1	2	3	-	-	-	-	-
224	<i>P. daleae</i> K.M. Zalessky	3	-	-	8	3	2	2	1	-	-
225	<i>P. decumbens</i> Thom	-	-	-	-	2	-	-	-	1	2
226	<i>P. dierckxii</i> Biourge	1	-	-	-	2	-	-	-	-	-
227	<i>P. dipodomyis</i> (Frisvad, Filt. & Wicklow) Banke, Frisvad & S. Rosend.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
228	<i>P. discolor</i> Frisvad et Samson	-	-	-	-	3	-	-	-	2	-
229	<i>P. echinulatum</i> Raper et Thom ex Fassat.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
230	<i>P. expansum</i> Link	-	-	-	2	-	1	-	1	-	-
231	<i>P. fuisporum</i> L. Wang	-	-	-	-	2	-	-	2	-	-
232	<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling	1	-	-	-	1	1	-	1	2	2
233	<i>P. glandicola</i> (Oudem.) Seifert et Samson	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
234	<i>P. griseofulvum</i> Dierckx	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-
235	<i>P. herquei</i> Bainier et Sartory	3	-	4	3	4	6	2	2	1	3
236	<i>P. hirsutum</i> Dierckx	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
237	<i>P. implicatum</i> Biourge	1	-	2	2	5	5	1	2	1	4
238	<i>P. italicum</i> Wehmer	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-
239	<i>P. janczewskii</i> K.M. Zalessky	-	-	-	-	2	1	-	2	3	-
240	<i>P. javanicum</i> J.F.H. Beyma	1	-	1	2	-	-	-	-	-	-

241	<i>P. jensenii</i> K.M. Zalessky	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
242	<i>P. lapidosum</i> Raper & Fennell	-	2	-	2	3	-	1	-	-	-
243	<i>P. melinii</i> Thom	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-
244	<i>P. miczynskii</i> K.M. Zalessky	2	1	3	5	5	1	2	2	4	5
245	<i>P. montanense</i> M. Chr. et Backus	-	-	-	1	-	-	-	3	-	2
246	<i>P. multicolor</i> Grig.-Man. & Porad.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
247	<i>P. nalgiovense</i> Laxa	-	-	1	-	1	-	-	-	2	-
248	<i>P. novae-zeelandiae</i> J.F.H. Beyma	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
249	<i>P. ochrochloron</i> Biourge	6	-	1	5	8	6	2	3	5	7
250	<i>P. olsonii</i> Bainier et Sartory	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1
251	<i>P. oxalicum</i> Currie et Thom	-	-	-	1	-	3	1	-	-	-
252	<i>P. palmense</i> C. Ramírez, A.T. Martínez & Ferrer	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
253	<i>P. paxilli</i> Bainier	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
254	<i>P. restrictum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
255	<i>P. sacculum</i> E. Dale	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
256	<i>P. sclerotiorum</i> J.F.H. Beyma	5	-	-	7	4	5	-	3	2	5
257	<i>P. simplicissimum</i> (Oudem.) Thom	-	-	-	-	3	1	-	2	-	2
258	<i>P. solitum</i> Westling	-	-	-	-	1	1	-	1	2	-
259	<i>P. thomii</i> Maire	-	-	-	-	-	1	-	-	-	2
260	<i>P. tropicoides</i> Houbraken, Frisvad et Samson	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
261	<i>P. ulaiense</i> H.M. Hsieh, H.J. Su & Tzean	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
262	<i>P. velutinum</i> J.F.H. Beyma	-	-	-	3	3	-	-	2	3	1
263	<i>P. verrucosum</i> Dierckx	-	-	-	2	-	1	-	-	-	-
264	<i>P. vinaceum</i> J.C. Gilman et E.V. Abbott	-	-	-	1	3	2	-	-	-	-
265	<i>P. waksmanii</i> K.M. Zalessky	-	-	-	-	-	2	-	2	1	1
266	<i>P. westlingii</i> K.M. Zalessky	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
267	<i>Penicillium</i> sp. 1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-
268	<i>Penicillium</i> sp. 2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
269	<i>Penicillium</i> sp. 3	2	1	-	-	-	-	-	-	-	2
270	<i>Penicillium</i> sp. 4	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
271	<i>Penicillium</i> sp. 5	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-

272	<i>Penicillium</i> sp. 6	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
273	<i>Penicillium</i> sp. 7	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
274	<i>Penicillium</i> sp. 8	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
275	<i>Periconia macrospinoso</i> Lefebvre & Aar.G. Johnson	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
276	<i>Pestalotiopsis</i> sp.	3	2	3	10	7	5	2	3	3	8
277	<i>Pestalozziella</i> sp.	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
278	<i>Petriella setifera</i> (Alf. Schmidt) Curzi	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
279	<i>Phaeoisaria clematidis</i> (Fuckel) S. Hughes	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1
280	<i>Phialemonium dimorphosporum</i> W. Gams et W.B. Cooke	-	-	1	1	-	1	-	-	-	3
281	<i>Phialoarthrobotryum</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
282	<i>Phoma herbarum</i> Westend.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
283	<i>P. leveillei</i> Boerema et G.J. Bollen	-	-	-	1	-	-	-	-	-	4
284	<i>Phoma</i> sp.	2	-	1	4	3	3	2	2	1	5
285	<i>Phyalophora</i> sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
286	<i>Pilidium acerinum</i> (Alb. et Schwein.) Kunze (V30)	2	2	-	-	-	-	1	-	2	-
287	<i>Plectosphaerella</i> sp.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
288	<i>Pleurostoma richardsiae</i> (Nannf.) Réblová & Jaklitsch	-	-	1	-	1	-	-	-	-	-
289	<i>Pseudallescheria boydii</i> (Shear) McGinnis, A.A. Padhye et Ajello	1	-	-	1	1	1	-	1	2	-
290	<i>Pseudohelicomyces</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
291	<i>Pseudopenicillium megasporum</i> (Orpurt & Fennell) M. Guevara-Suarez, J.F. Cano & J. Guarro	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
292	<i>Pseudophialocephala humicola</i> (S.C. Jong & E.E. Davis) M.S. Calabon, E.B.G. Jones & K.D. Hyde	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
293	<i>Pseudothielavia terricola</i> (J.C. Gilman & E.V. Abbott) X. Wei Wang & Houbraken	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
294	<i>Purpureocillium lilacinum</i> (Thom) Luangsa-ard, Hywel-Jones et Samson	6	-	2	14	2	6	1	2	4	3
295	<i>Ramichloridium anceps</i> (Sacc. & Ellis) de Hoog	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
296	<i>Rasamsonia brevistipitata</i> Houbraken et Frisvad	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
297	<i>Rhinocladiella</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

298	<i>Rhizoctonia</i> sp.	-	-	-	-	2	1	-	-	1	-
299	<i>Rhizopus arrhizus</i> A. Fisch.	-	-	1	-	-	1	-	-	-	-
300	<i>Sarcopodium circinatum</i> Ehrenb.	-	-	-	1	-	2	-	-	1	-
301	<i>Sarocladium bacillisporum</i> (Onions et G.L. Barron) Summerb.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	2
302	<i>S. kiliense</i> (Grutz) Summerb.	2	-	-	-	-	-	-	-	1	-
303	<i>S. strictum</i> (W. Gams) Summerbell	-	-	-	-	-	-	-	2	1	1
304	<i>Scolecofusarium ciliatum</i> (Alb. & Schwein.) L. Lombard, Sand.-Den. & Crous	-	-	-	2	1	-	1	1	-	4
305	<i>Scopulariopsis brumptii</i> Salv.-Duval	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
306	<i>S. candida</i> Vuill.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
307	<i>Scytalidium lignicola</i> Pesante	-	2	-	1	1	-	1	-	1	-
308	<i>Scytalidium</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
309	<i>Spegazzinia flabellata</i> S.M. Leão et Gusmão	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-
310	<i>Sporothrix isarioides</i> (Petch) de Hoog	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
311	<i>S. schenckii</i> Hektoen et C.F. Perkins	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3
312	<i>Sporothrix</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
313	<i>Stachybotrys chartarum</i> (Ehrenb.) S. Hughes	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
314	<i>Stachybotrys parvisporus</i> S. Hughes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
315	<i>Staphylotrichum boninense</i> K. Nonaka, Miyazaki & Masuma	-	-	-	-	-	3	-	-	-	1
316	<i>Subramaniula fusispora</i> (G. Sm.) X.Wei Wang & Samson	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-
317	<i>Syncephalastrum racemosum</i> Cohn ex J. Schröt.	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-
318	<i>Talaromyces aculeatus</i> (Raper et Fennell) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	2	2	-	1	1	2	-	-	-	-
319	<i>T. albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju & S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad & Seifert	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
320	<i>T. dendriticus</i> (Pitt) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	-	-	-	6	-	-	-	1	-	-
321	<i>T. flavus</i> (Klöcker) Stolk et Samson	2	-	-	-	2	-	-	2	-	1
322	<i>T. funiculosus</i> (Thom) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	1	2	-	-	-	3	-	-	1	-
323	<i>T. islandicus</i> (Sopp) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-

324	<i>T. loliensis</i> (Pitt) Samson, Yilmaz et Frisvad	1	-	-	1	-	1	-	1	3	-
325	<i>T. minioluteus</i> (Dierckx) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	1	-	-	1	1	-	-	-	1	-
326	<i>T. primulinus</i> (Pitt) Samson, Yilmaz et Frisvad	1	-	1	3	1	2	-	3	1	1
327	<i>T. purpureogenus</i> Samson, N. Yilmaz, Houbraken, Spierenb., Seifert, Peterson, Varga & Frisvad	2	-	-	-	1	1	-	-	2	-
328	<i>T. ruber</i> (Stoll) Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson	-	-	-	-	4	3	2	3	1	2
329	<i>T. rugulosus</i> (Thom) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	-	-	-	-	-	1	-	1	-	-
330	<i>T. solicola</i> Visagie et K. Jacobs	5	-	-	1	1	1	-	-	-	-
331	<i>T. variabilis</i> (Sopp) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	1	-	-	-	-	1	-	-	-	-
332	<i>T. verruculosus</i> (Peyronel) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert	-	2	-	3	-	-	-	-	-	-
333	<i>T. wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.	2	-	-	-	-	-	-	-	1	2
334	<i>Talaromyces</i> sp.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
335	<i>Thielaviopsis radicularis</i> (Bliss) Z.W. De Beer & W.C. Allen	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
336	<i>Tolyposcladium album</i> (W. Gams) Quandt, Kepler & Spatafora	-	-	3	7	-	-	2	-	2	7
337	<i>T. microsporium</i> (Jaap) Bissett	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
338	<i>T. pustulatum</i> (Bills, Polishook & J.F. White) Quandt, Kepler & Spatafora	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
339	<i>Torrubiella alba</i> Petch	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-
340	<i>Trichocladium griseum</i> (Traaen) X. Wei Wang & Houbraken	-	-	1	3	1	-	-	1	-	-
341	<i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckf. et Nirenberg	1	-	-	6	5	4	-	2	-	4
342	<i>T. atroviride</i> P. Karst.	3	-	1	5	2	-	-	1	2	2
343	<i>T. crassum</i> Bissett	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
344	<i>T. deliquescens</i> (Sopp) Jaklitsch	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-
345	<i>T. ghanense</i> Yoshim. Doi, Y. Abe et Sugiy.	-	2	-	1	-	-	-	-	-	-
346	<i>T. hamatum</i> (Bonord.) Bainier	3	-	3	9	4	8	2	1	2	6
347	<i>T. harzianum</i> Rifai	6	2	5	14	9	8	2	4	5	8
348	<i>T. koningii</i> Oudem.	3	-	1	2	-	2	1	-	-	2
349	<i>T. longibrachiatum</i> Rifai	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
350	<i>T. luteocrystallinum</i> Jaklitsch <i>Gliocladium viride</i> Matr.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	1
351	<i>T. reesei</i> E.G. Simmons	-	-	3	8	2	4	-	2	1	1

352	<i>T. tomentosum</i> Bissett	-	-	2	6	3	1	1	2	3	3
353	<i>T. virens</i> (J.H. Mill., Giddens et A.A. Foster) Arx	1	2	-	3	1	1	-	1	1	2
354	<i>T. viride</i> Pers.	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
355	<i>Trichosporiella cerebriformis</i> (G.A. de Vries & Kleine-Natrop) W. Gams	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
356	<i>Tubercularia</i> sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
357	<i>Umbelopsis angularis</i> W. Gams et M. Sugiy.	-	-	-	-	-	-	2	1	2	-
358	<i>U. isabellina</i> (Oudem.) W. Gams	-	-	1	-	6	1	1	3	3	1
359	<i>U. ramanniana</i> (Möller) W. Gams	-	-	-	-	1	-	-	3	-	-
360	<i>U. vinacea</i> (Dixon-Stew.) Arx	-	-	-	-	-	2	1	1	-	1
361	<i>Verruconis verruculosa</i> (R.Y. Roy, R.S. Dwivedi & R.R. Mishra) Samerp. & de Hoog	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
362	<i>Verticillium alboatrum</i> Reinke & Berthold	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
363	<i>Verticillium</i> sp.	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-
364	<i>Virgaria nigra</i> (Link) Gray	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
365	<i>Volutella aerea</i> Z.F. Zhang & L. Cai	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1
366	<i>V. lini</i> Mukerji, J.P. Tewari et J.N. Rai	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-
367	<i>Wardomyces inflatus</i> (Marchal) Hennebert	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2
368	<i>Xenoacremonium</i> sp.	-	-	-	-	3	-	-	-	1	1
369	<i>Yunnania carbonaria</i> (F.J. Morton & G. Sm.) Woudenb., Houbraken & Samson	-	-	-	-	1	-	-	-	-	1
370	<i>Zasmidium biverticillatum</i> (Arzanlou & Crous) Videira & Crous	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-
371	<i>Zygosporium masonii</i> S. Hughes	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1

ПРИЛОЖЕНИЕ 9

Номера последовательностей ДНК микроскопических грибов Вьетнама, депонированные в базу данных NCBI (GenBank)

Обозначения ООПТ как в Приложении 1

№	№ в коллекции	Вид	Номер в GenBank	Локус	ООПТ	Субстрат
1	FV-13 87 DM 45A	<i>Cordana terrestris</i>	OR398669	ITS	БЗМ	Почва
2	FV-13 69 DSM 56A	<i>Lasiodiplodia pseudotheobromae</i>	OR398670	ITS	БЗМ	Растительный опад
3	FV-13 47 80A	<i>Pestalotiopsis vismiae</i>	KP747709	ITS	БЗМ	Растительный опад
4	FV-13 39 DSM 60A	<i>Pyrenochaetopsis leptospora</i>	OR398671	ITS	БЗМ	Растительный опад
5	FV-13 243 LSM 48A	<i>Rhizoctonia solani</i>	KP747696	ITS	БЗМ	Почва
6	FV-13 30 WSM 30A	<i>Rhizoctonia solani</i>	OR398668	ITS	БЗМ	Почва
7	1826	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR180088	BenA	БЗМ	Почва
8	1827	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094498	BenA	БЗМ	Почва
9	1828	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR180089	BenA	БЗМ	Растительный опад
10	1875	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR180090	BenA	БЗМ	Почва
11	2127	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	OR333985	BenA	БЗМ	Почва
12	2134	<i>Talaromyces siamensis</i>	OR180093	BenA	БЗМ	Почва
13	1971	<i>Talaromyces sp.</i>	OR180092	BenA	БЗМ	Почва
14	2126	<i>Talaromyces sp.</i>	OR333984	BenA	БЗМ	Почва
15	1878	<i>Talaromyces stollii</i>	OR180091	BenA	БЗМ	Почва
16	1883	<i>Trichoderma virens</i>	OR435215	ITS	БЗМ	Почва
17	3514	<i>Trichoderma koningiopsis</i>	OR435198	ITS	ККК	Почва



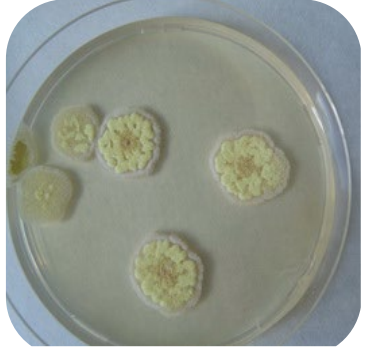
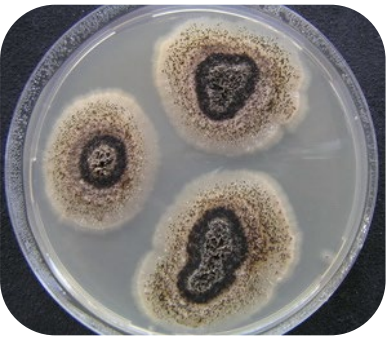




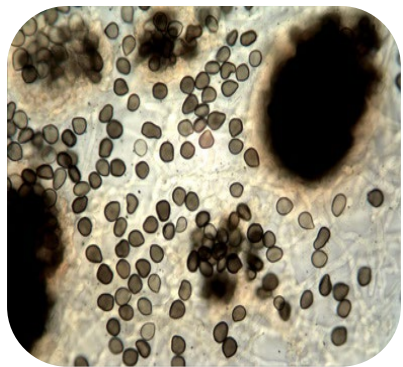



18	3518	<i>Trichoderma longibrachiatum</i>	OR435201	ITS	ККК	Почва
19	3456	<i>Trichoderma luteocrystallinum</i>	OR435203	ITS	ККК	Почва
20	3053	<i>Trichoderma pleuroticola</i>	OR435204	ITS	ККК	Воздушный опад из корзинок эпифитов
21	3040	<i>Trichoderma pubescens</i>	OR435205	ITS	ККК	Растительный опад
22	3043	<i>Trichoderma reesei</i>	OR435208	ITS	ККК	Почва
23	3378	<i>Trichoderma rossicum</i>	OR435209	ITS	ККК	Растительный опад
24	2581	<i>Trichoderma atroviride</i>	OR435181	ITS	КП	Почва
25	2582	<i>Trichoderma harzianum</i>	OR435190	ITS	КП	Почва
26	2580	<i>Trichoderma koningiopsis</i>	OR435196	ITS	КП	Почва
27	2728	<i>Trichoderma koningiopsis</i>	OR435197	ITS	КП	Воздушный опад из корзинок эпифитов
28	2726	<i>Trichoderma sp.</i>	OR435210	ITS	КП	Воздушный опад из корзинок эпифитов
29	2574	<i>Trichoderma tomentosum</i>	OR435214	ITS	КП	Воздушный опад из корзинок эпифитов
30	4291	<i>Trichoderma atroviride</i>	OR435182	ITS	ПМ	Растительный опад
31	3627	<i>Trichoderma hamatum</i>	OR435187	ITS	ПХ	Растительный опад
32	3624	<i>Trichoderma harzianum</i>	OR435193	ITS	ПХ	Почва
33	3623	<i>Trichoderma pubescens</i>	OR435206	ITS	ПХ	Почва
34	4447	<i>Trichoderma asperelloides</i>	OR435180	ITS	СТ	Почва
35	4357	<i>Trichoderma deliquescens</i>	OR435184	ITS	СТ	Почва

36	4563	<i>Trichoderma erinaceum</i>	OR435185	ITS	СТ	Почва
37	4477	<i>Trichoderma hamatum</i>	OR435188	ITS	СТ	Воздушный опад из корзинок эпифитов
38	4564	<i>Trichoderma hamatum</i>	OR435189	ITS	СТ	Почва
39	4565	<i>Trichoderma koningiopsis</i>	OR435199	ITS	СТ	Почва
40	4531	<i>Trichoderma pubescens</i>	OR435207	ITS	СТ	Почва
41	4528	<i>Trichoderma</i> sp.	OR435212	ITS	СТ	Воздушный опад из корзинок эпифитов
42	4448	<i>Trichoderma spirale</i>	OR435213	ITS	СТ	Почва
43	2285	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP094505	BenA	СШ	Почва
44	2286	<i>Talaromyces albobiverticillius</i>	PP104392	BenA	СШ	Почва
45	3066	<i>Talaromyces amestolkiae</i>	PP066134	BenA	СШ	Почва
46	2263	<i>Talaromyces annesophieae</i>	PP094503	BenA	СШ	Почва
47	3067	<i>Talaromyces apiculatus</i>	PP083702	BenA	СШ	Почва
48	3049	<i>Trichoderma deliquescens</i>	OR435183	ITS	СШ	Почва
49	3050	<i>Trichoderma harzianum</i>	OR435191	ITS	СШ	Почва
50	3042	<i>Trichoderma</i> sp.	OR435211	ITS	СШ	Растительный опад
51	3044	<i>Trichoderma virens</i>	OR435216	ITS	СШ	Почва

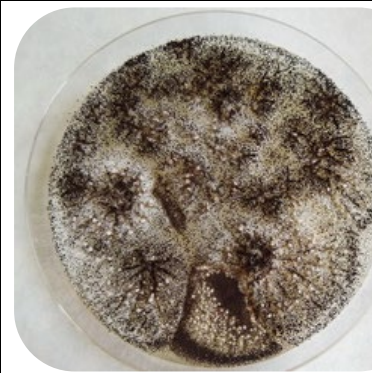





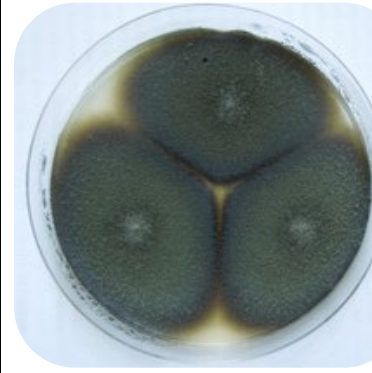
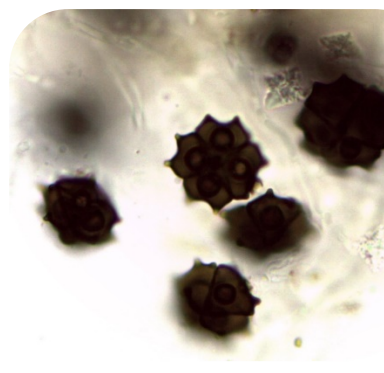
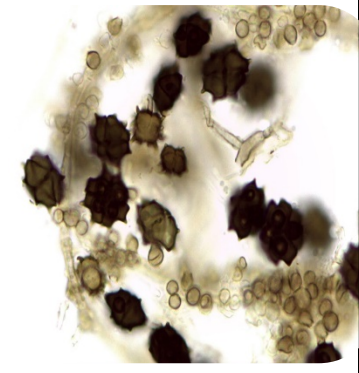



ПРИЛОЖЕНИЕ 10

Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов

Национальный парк Бузьямап

		
<i>Aspergillus alliaceus</i>	<i>Heterocephalum taiense</i>	<i>Fennellia nivea</i>
		
<i>Chaetomella circinoseta</i>		
		
<i>Endocalyx melanoxanthus</i>		
		
<i>Aspergillus ustus</i>	<i>Thielaviopsis punctulata</i>	

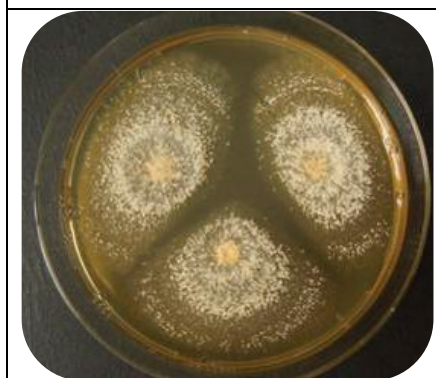
Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Йокдон

		
<i>Aspergillus tubingensis</i>	<i>Aspergillus aculeatus</i> (склероции)	<i>Thielavia terricola</i>
		
<i>Monodictys castaneae</i>	<i>Eupenicillium sp.</i>	
		
<i>Spegazzinia flabellata</i>		
		
<i>Myrothecium verrucaria</i>	<i>Aspergillus flavus</i>	<i>Fusarium oxysporum</i>

Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Конжакин



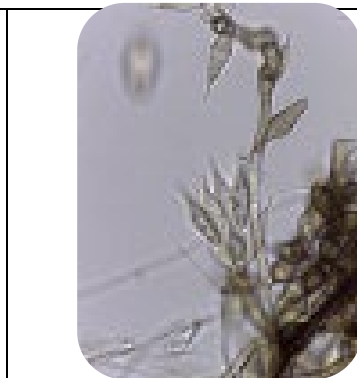
Чистые культуры микромицетов после выделения и отсева на питательные среды



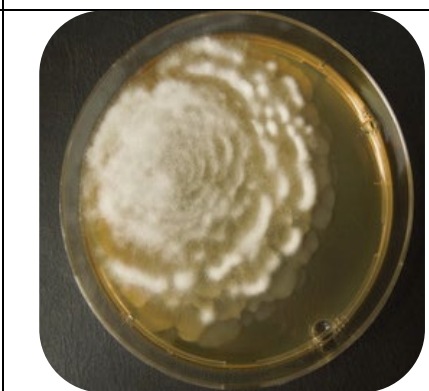
Sarcopodium circinatum



Beltraniopsis asperisetifer



Penicillium vinaceum



Mortierella sp.



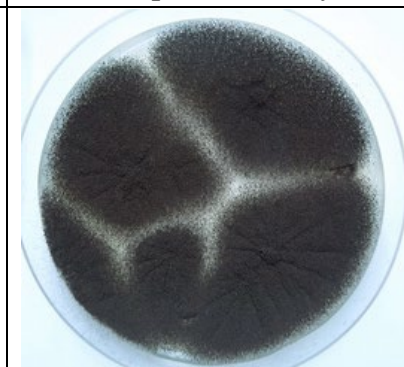
Penicillium clavariiformis



Penicillium sclerotiorum


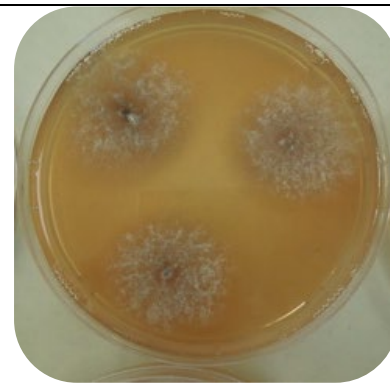
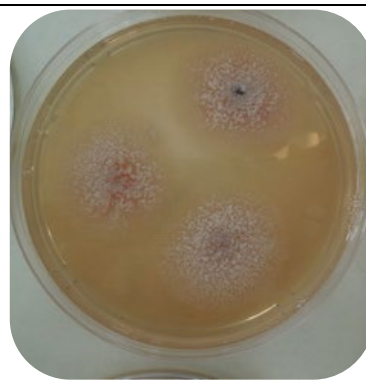
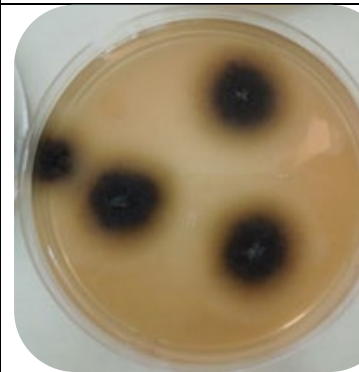





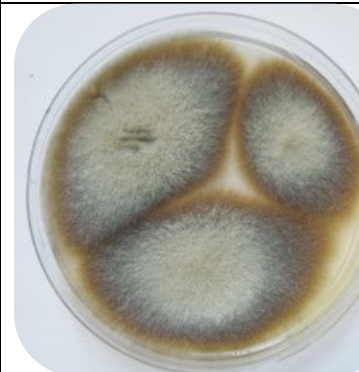
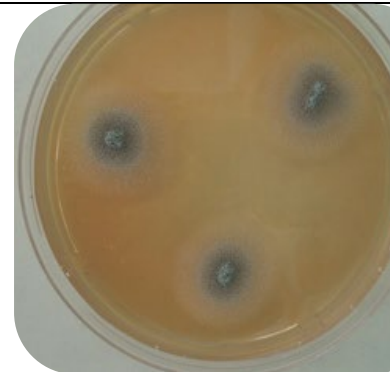



Fusarium roseum



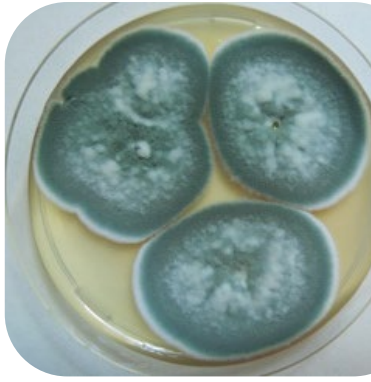




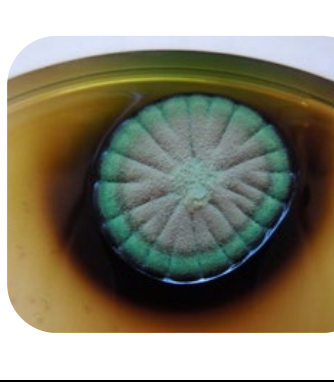
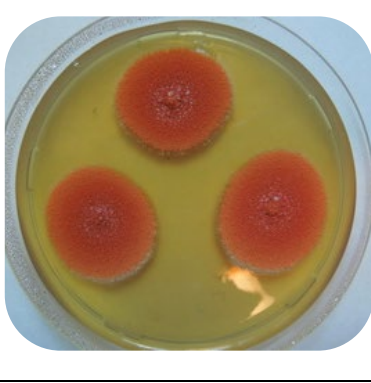





Aspergillus aculeatus




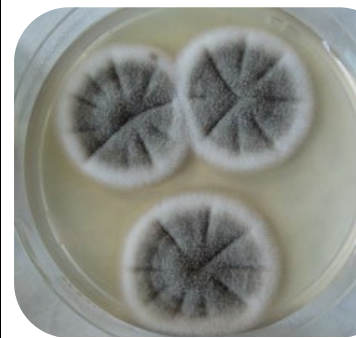








Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Контюранг

		
<i>Penicillium velutinum</i>	<i>Pseudallescheria boydii</i>	<i>Colletotrichum acutatum</i>
		
<i>Alternaria chartarum</i>	<i>Talaromyces flavus</i>	<i>Fusarium solani</i>
		
<i>Nodulisporium sp.</i>	<i>Heterocephalum aurantiacum</i>	<i>Penicillium vinaceum</i>
		
Стерильная культура	<i>Exophiala sp.</i>	<i>Fusarium solani</i>













Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Суаншон

		
<i>Penicillium ochrochloron</i>	<i>Pestalotiopsis</i> sp.	<i>Penicillium implicatum</i>
		
<i>Penicillium daleae</i>	<i>Fusarium solani</i>	<i>Acremonium chrysogenum</i>
		
<i>Isaria amoene-rosea</i>	<i>Penicillium herquei</i>	<i>Eupenicillium</i> sp.
		
<i>Myrothecium roridum</i>	<i>Fusarium sambucinum</i>	Стерильная культура










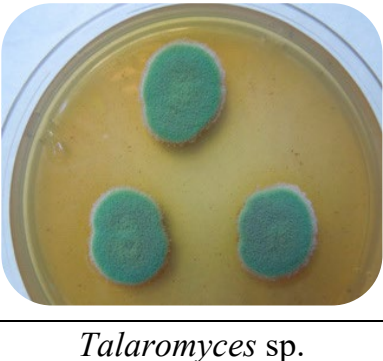


Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Бави

		
<i>Chaunopycnis alba</i>	<i>Penicillium atramentosum</i>	<i>Penicillium citreonigrum</i>
		
<i>Penicillium daleae</i>	<i>Cladosporium oxysporum</i>	<i>Penicillium tropicoides</i>
		
<i>Pilidium</i> sp.	Стерильная культура	<i>Isaria cateniannulata</i>
		
<i>Eupenicillium</i> sp.		<i>Scytalidium lignicola</i>













Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Пумат

		
<i>Penicillium fusisporum</i>	Стерильная культура	Стерильная культура
		
<i>Aspergillus</i> sp.	Стерильная культура	<i>Cladosporium sphaerospermum</i>
		
<i>Pestalotiopsis</i> sp.	<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	<i>Trichoderma harzianum</i>
		
<i>Colletotrichum acutatum</i>		<i>Mortierella alpina</i>













Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Пухоат

		
<i>Penicillium aurantiogriseum</i>	<i>Penicillium miczynskii</i>	<i>Colletotrichum acutatum</i>
		
<i>Purpureocillium lilacinum</i>	<i>Aspergillus aculeatus</i>	<i>Aspergillus flavus</i>
		
<i>Fusarium solani</i>	<i>Gliocephalotrichum simplex</i>	<i>Pilidium acerinum</i>
		
<i>Talaromyces sp.</i>	<i>Penicillium discolor</i>	<i>Bionectria byssicola</i>

Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Сонгтхань

		
<i>Aspergillus stromatoides</i>		<i>Aspergillus aculeatus</i>
		
<i>Penicillium herquei</i>	<i>Penicillium chrysogenum</i>	<i>Penicillium canescens</i>
		
<i>Penicillium multicolor</i>	<i>Bionectria pseudochroleuca</i>	<i>Talaromyces flavus</i>
		
<i>Pestalotiopsis</i> sp.	<i>Purpureocillium lilacinum</i>	<i>Cylindrocarpon magnusianum</i>

Фотографии чистых культур почвенных микроскопических грибов
национального парка Конплонг

		
<i>Bionectria byssicola</i>		Стерильная культура
		
<i>Cladosporium cladosporioides</i>	<i>Talaromyces ruber</i>	<i>Colletotrichum sp</i>
		
<i>Colletotrichum gloeosporioides</i>	Стерильная культура	Стерильная культура
		
<i>Fusarium fujikuroi</i>	Стерильная культура	<i>Colletotrichum sp.</i>

Список публикаций в рецензируемых научных изданиях, индексируемых в базах данных WoS, SCOPUS и базе ядра Российского индекса научного цитирования "eLibrary Science Index", рекомендованных для защиты в диссертационном совете МГУ имени М.В. Ломоносова»

1. **Антонова И.И.**, Александрова А.В., Антонов Е.А., Волынкина И.А., Лукьянов Д.А. Микроскопические культивируемые грибы предгорных лесов национального парка Бузьямап (Вьетнам). Микология и фитопатология. 2024. V. 58 (3). С. 177–194 [Scopus, SNIP=0.431, SJR=0.216] 1.59/1.19 (здесь и далее приведен объем публикации в печатных листах и вклад автора в печатных листах)
2. Антонов Е.А., Александрова А.В., **Антонова И.И.** Современная таксономия и подходы к идентификации рода *Talaromyces* (Trichocomaceae, Eurotiales). Микология и фитопатология. 2024. V. 58 (1). С. 3–18 [Scopus, SNIP=0.431, SJR=0.216] 1.67/0.2
3. Alexandrova A.V., **Aldobaeva I.I.**, Kalashnikova K.A., Kuznetsov A.N. Influence of environmental factors on the structure of soil microfungi of Vietnamese tropical forests // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11. No. 5. P. 472–483. [Scopus, SNIP=0.615, SJR=0.259] (Александрова А.В., **Алдобаева И.И.**, Калашникова К.А., Кузнецов А.Н. Влияние факторов окружающей среды на структуру комплексов почвообитающих микроскопических грибов Тропических лесов Вьетнама. // Сибирский экологический журнал. 2018. Изд-во СО РАН (Новосибирск). № 5. С. 545–558. (RINC 2022=0,842)) 1.11/0.56
4. **Алдобаева И.И.**, Александрова А.В. Почвообитающие микроскопические грибы светлого диптерокарпового леса (Soil-inhabiting microscopic fungi of the dry deciduous Dipterocarpaceous forest (National Park Yok Don, Vietnam)) // Микология и фитопатология. 2018. Т.52. №.1. С. 22–29. [Scopus, SNIP=0.431, SJR=0.216] 0.82/0.62
5. **Алдобаева И.И.**, Александрова А.В. Почвообитающие грибы Волго-Ахтубинской поймы (Soil inhabiting microfungi from typical habitats of the Volga-Akhtuba floodland) // Микология и фитопатология. 2017. Т.51. №. 6. С. 319–327. [Scopus, SNIP=0.431, SJR=0.216] 0.99/0.75