

Влияние факторов окружающей среды на структуру комплексов почвообитающих микроскопических грибов тропических лесов Вьетнама

А. В. АЛЕКСАНДРОВА^{1,2}, И. И. АЛДОБАЕВА¹, К. А. КАЛАШНИКОВА¹, А. Н. КУЗНЕЦОВ^{2,3}

¹ Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119192, Москва, ул. Ленинские горы, 1
E-mail: alexandrova@mail.bio.msu.ru

² Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский
и технологический центр
Вьетнам, Ханой, ул. Нгуен Ван Хуен, Нгуа До, Кау Зай

³ Институт проблем экологии и эволюции им. А. Н. Северцова РАН
119071, Москва, Ленинский просп., 33

Статья поступила 07.03.2018

Принята к печати 05.04.2018

АННОТАЦИЯ

В работе впервые представлены результаты многолетнего комплексного исследования видового разнообразия, особенностей и закономерностей распространения, освоения субстратов и экологии почвенных микроскопических грибов в равнинных, предгорных и горных тропических лесах Вьетнама. В 97 лесных местообитаниях, изученных в пределах 13 особо охраняемых территорий Вьетнама, расположенных в северной, центральной и южной частях страны, выявлено 510 видов микромицетов из 148 родов. Проанализировано влияние экологических факторов (климатические особенности, рельеф, почвы, типы леса и т. п.) на формирование комплексов микромицетов, в результате чего установлена зависимость количества колониобразующих единиц (КОЕ) от характера субстрата и сезона (влажный/сухой): в сухой период (октябрь – март) выявляется значимо больше видов ($p < 0,05$) по сравнению с влажным, при этом многие из них ассоциированы с конкретными видами растений. Показатели видового разнообразия снижаются с увеличением высоты над уровнем моря ($p < 0,01$). При этом закономерно изменяются и соотношения таксономических групп микромицетов. Выявлен широтно-зональный тренд в смене видового состава микроскопических грибов, определяемый совокупностью факторов окружающей среды.

Ключевые слова: почвенные микроскопические грибы, распространение, видовое разнообразие, экологические факторы, тропические леса, экология.

Изучение закономерностей пространственного распространения микроскопических грибов – одна из сложных и нерешенных про-

блем микологии. С одной стороны, микромицеты, имеющие малые размеры структур, предназначенных для размножения, легко

переносимые на большие расстояния и способные развиваться в любых подходящих микроразнообразиях, должны подчиняться закону микробной экологии “все есть всюду, но среда отбирает” [Foissner, 2006], соответственно, определяющими для них являются конкретные условия микроместообитания [Wicklow, 1981; Christensen, 1989; Lodge, 1997; Gams, 2007]. С другой стороны, показаны отличия их состава в почвах различных регионов [Christensen, 1981; Мирчинк, 1988] в соответствии с биогеографическим законом распространения микроорганизмов [Мишустин, 1966]. Появилось множество свидетельств из области микробной экологии и географии в пользу того, что не совсем “все есть везде”. 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., 2014a, b].

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

Грибы в почвах тропиков отличаются большим разнообразием: наряду с космополитными видами, имеющими широкое таксономическое распространение, велика доля “уникальных” [Bills et al., 2004; Gams, 2007]. По 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].

Так, в Юго-Восточной Азии К. Hyde с соавт. [Hyde, 1988a, b; Hyde, Alias et al., 2000; Fröhlich et al., 2000; Taylor, Hyde, 2003; и др.] проводят многолетние исследования грибов, специфически связанных с определенными видами растений в тропических регионах, в частности, с бамбуками [Hyde et al., 2002a, b]. По его данным, во всем регионе отмечены более 1100 видов, а среди них в

тропических бамбуковых лесах – 290 видов, среди которых присутствуют представители как сумчатых, так и базидиальных грибов, которые находятся в различных трофических взаимодействиях с этими растениями [Hyde et al., 2002a, b; Shukla et al., 2016]. На растениях из семейства Pandanaceae отмечено более 114 родов и 226 видов микромицетов, связанных именно с этими растениями [Whitton et al., 2012].

Относительно много исследований экологии микромицетов проведено в тропических лесах Таиланда. К примеру, там отмечено несколько видов 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 [Fröhlich et al., 2000; Hyde, Alias, 2000]. Не так давно на них 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, также описывается довольно много новых видов. В частности, в Таиланде 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 *Cladospodium* [Plakthongdee et al., 2013].

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

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. Однако при этом видовая идентификация существенно ограничена возможностями мето-

да и неполнотой референсных баз данных [Schoch et al., 2014; Tedersoos et al., 2018]. Таким образом, работы, проводимые традиционными микробиологическими методами, продолжают оставаться актуальными. В их результате формируются коллекции культур, с которыми можно вести дальнейшие исследования в области филогении, физиологии и биотехнологического потенциала выявленных видов [Bills et al., 2002; Лиховидов и др., 2017а, б].

Разнообразие микромицетов Вьетнама очень слабо изучено, и до недавнего времени существовали только отдельные упоминания о них в работах прикладного характера. С 2009 г. на базе совместного Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра началась систематическая инвентаризация этих грибов на особо охраняемых природных территориях Вьетнама [Александрова и др., 2011; Калашникова, Александрова, 2014, 2015; Калашникова и др., 2016; Алдобаева, Александрова, 2018].

Цель данной работы – на основе обобщения многолетних данных, полученных в различных ООПТ Вьетнама, установить связь между разнообразием комплексов микроскопических грибов с их географическим положением и конкретными условиями местообитаний.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалы для исследования разнообразия микроскопических грибов почв и растительных субстратов лесов Вьетнама собраны в период с 2009 по 2017 г. на 13 особо охраняемых природных территориях (ООПТ) Вьетнама (рис. 1).

Образцы субстратов (почва, опад, “воздушная” почва из корзинок эпифитов, по 10 повторностей) отбирали на описанных модельных лесных участках, выбранных в типичных для каждой территории местообитаниях. Всего обработаны данные с 97 площадок.

Выделение микромицетов выполняли стандартным микробиологическим методом посева из серийных разведений на агаризованные питательные среды [Методы..., 1991].

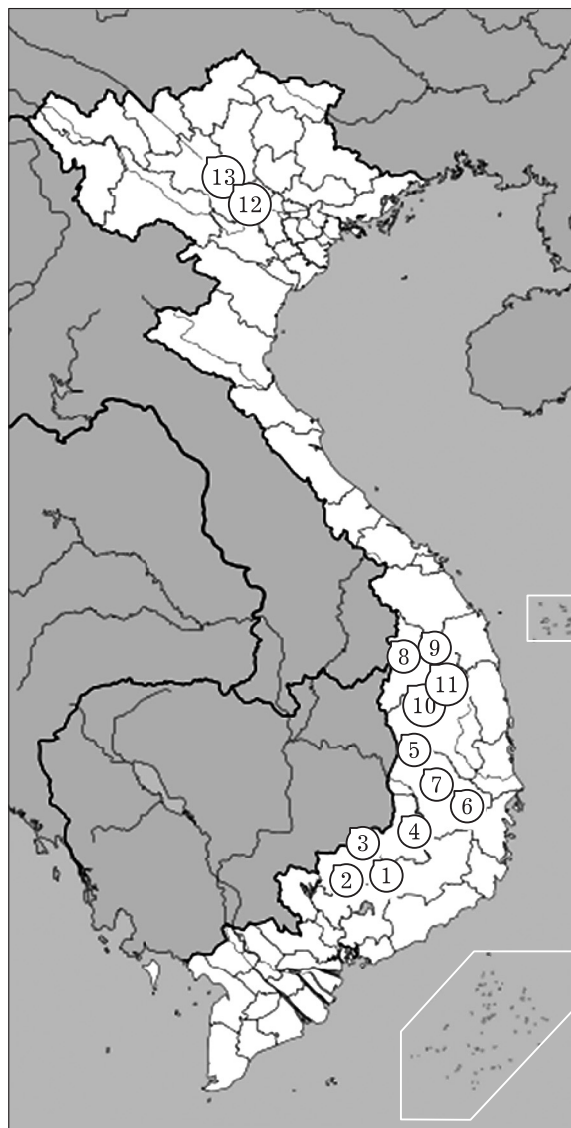


Рис. 1. Районы исследований культивируемых почвообитающих микромицетов на территории Вьетнама, 2009–2017 гг.

Охраняемые территории, провинция: 1 – (КТ) национальный парк Катъен, часть Биосферного заповедника Донгнай, провинция Донгнай; 2 – (МД) Культурный заповедник Донгнай (Мада), часть биосферного заповедника Донгнай, провинция Донгнай; 3 – (БЗМ) национальный парк Бузямап, провинция Биньфуок; 4 – (БЛ) охраняемый лес Баолок, провинция Ламдонг; 5 – (ЙД) национальный парк Йокдон, провинция Даклак; 6 – (БД) национальный парк Бидуп-Нуйба, провинция Даклак; 7 – (ЧЯС) национальный парк Чуянсин, провинция Даклак; 8 – (ЧМР) национальный парк Чуморрой, провинция Контум; 9 – (КП) охраняемый лес Конплюнг, провинция Контум; 10 – (ККК) национальный парк Конкакин, провинция Зиалай; 11 – (КТР) заповедник Контяранг, провинция Зиалай; 12 – (БВ) заповедник Ханой, провинция Ханой; 13 – (СШ) национальный парк Суаншон, провинция Намдинь

Использовали две среды: среда Чапека и сусло-агар, позволяющие выявить довольно широкий спектр видов микромицетов и легко дифференцировать морфологические типы колоний в посевах, для подавления роста бактерий добавляли антибиотик тетрациклин. Высев на чашки Петри проводили в пятикратной повторности на каждый тип среды.

Представленность видов оценивали по показателям частоты встречаемости и относительного обилия видов [Методы., 1991; Bills et al., 2004; Zak, Willig, 2004].

Идентификацию видов микроскопических грибов проводили по культуральным и микроморфологическим признакам, в отдельных случаях с привлечением молекулярных данных. Использовали общие определители [Hoog et al., 2000; Domsch et al., 2007], а также статьи, содержащие сводки по отдельным родам и описания видов. Наименования и систематическое положение дано по базе данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>). Обработку данных проводили в пакетах Microsoft Excel, Statistica 8, PCO3 и Estimates [Anderson, 2003; Colwell, 2006]. Для изучения влияния различных факторов на число выявляемых колониеобразующих единиц (КОЕ), число видов, значение индекса Шеннона проводили многофакторный дисперсионный анализ; так как не для всех значений факторов присутствовали пересечения, то дисперсионный анализ проводили как исследование главных эффектов (взаимодействие факторов не рассматривали).

Изучали связь разнообразия грибов со следующими факторами: субстрат (листовой опад, почва, воздушная почва); сезон сбора материала (начало сухого, сухой, конец сухого – начало влажного, влажный); рельеф местности (равнинный, предгорный, низкогорный, среднегорный или высокогорный лес); регион (южный, центральный или северный Вьетнам). Определение, между какими вариантами опыта при этом существует значимая разница, проводили с помощью критерия наименьшей существенной разницы Фишера (НСР). Для сравнения двух выборок в ряде случаев также осуществляли проверку гипотезы о равенстве средних с помощью критерия Стьюдента.

Выявленные отличия в видовом составе микроскопических грибов изученных место-

обитаний анализировали с использованием метода ординации в программе PCO3 [Anderson, 2003]. Использованные параметры: многомерное шкалирование, мера отличия Брея – Куртиса, с учетом как представленности (см. рис. 7), так и только присутствия – отсутствия видов (см. рис. 8).

РЕЗУЛЬТАТЫ

На территории 13 ООПТ Вьетнама выявлено 510 видов из 148 родов микроскопических грибов, развивающихся в почве и выбросах дождевых червей, на разлагающейся древесине и растительных остатках на поверхности почвы, “воздушной” почве и листовом опаде. В результате работы создана коллекция, включающая более 1500 штаммов чистых культур (430 видов микроскопических грибов).

Сравнительный анализ выявленного разнообразия и структуры комплексов почвообитающих культивируемых микромицетов различных территорий Вьетнама свидетельствует о неполноте (на сегодняшний момент) выявленных данных. Это наглядно демонстрируется в случае повторного сбора образцов в одной и той же ООПТ. К примеру, видовая структура комплексов почвообитающих микромицетов проанализированных участков лесного хозяйства Локбак [Калашникова, Александра, 2014] оказалась совершенно неодинаковой. Очень велики отличия между разными годами исследований, несмотря на то, что материал собирали в один и тот же сезон, при этом и даты сбора, и погодные условия были близки. В 2012 г. выявлено 67 видов, в 2013 г. – 68, из которых 46 ранее не отмечались в Лок Бак, и всего только 22 вида оказались общими.

Тип изученного субстрата: листовой опад, почва, “воздушная” почва. Установлено, что среднее число колониеобразующих единиц (КОЕ в тыс. на 1 г воздушно-сухого субстрата) микромицетов в листовом опаде в 2 раза и более превышает таковое в почве (рис. 2). Повышение численности на растительных субстратах скорее всего связано с тем, что они богаче питательными веществами и, соответственно, предпочтительнее для развития микромицетов. Интересно, что “воздушная” поч-

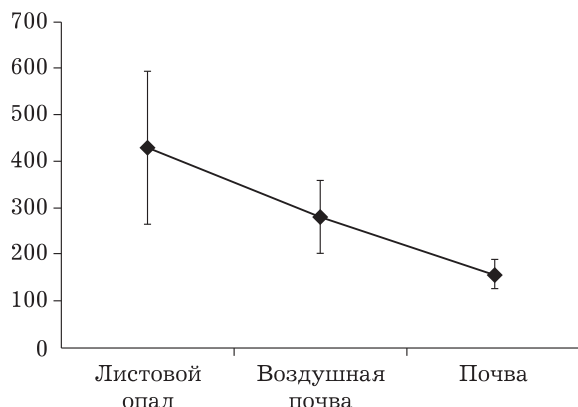


Рис. 2. Число КОЕ в разных типах образцов (приведены 95%-ные доверительные интервалы)

ва из корзинок эпифитов занимает по этому показателю промежуточное положение.

Сбор материала охватывал начало сухого, сухой, конец сухого – начало влажного, влажный сезоны. Количество КОЕ в образцах варьировало в очень широких пределах –

от 2815 (опад равнинного леса во влажный сезон) до 20 (почва равнинного леса в сухой сезон), но в среднем составляла несколько сотен тысяч на 1 г сухого субстрата (см. рис. 2). На эту характеристику значимо влияет не только тип субстрата, но и сезон (в сухой сезон число КОЕ возрастает) (табл. 1).

Такое повышение числа КОЕ грибов, выявляемых из субстратов, отобранных в сухой сезон, связано с накоплением к этому моменту запаса спор и покоящихся структур микроицетов, активно развивавшихся в предшествующий влажный период.

Видовое богатство микроскопических грибов в изученных местообитаниях также варьировало довольно сильно. Достоверное влияние на этот параметр оказывает только сезон (табл. 2): в сухой период выявляется значимо больше видов, чем в любой другой (рис. 3). Это может быть связано с накоплением покоящихся структур грибов, образо-

Т а б л и ц а 1

Многофакторный дисперсионный анализ (без взаимодействия факторов) по числу выявляемых колониеобразующих единиц (КОЕ) микроскопических грибов в изученных местообитаниях (значимо влияют факторы субстрата и сезона, $p < 0,05$)

Параметр	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы	Средний квадрат (MS)	F	p
Регион	37 853	2	18926,3	0,197366	0,821352
Рельеф	203 567	4	50891,7	0,530705	0,713547
Субстрат	1 278 559	2	639279,6	6,666481	0,002254
Сезон	1 759 571	3	586523,7	6,116337	0,000945
Ошибка	6 616 728	69	95894,6		

П р и м е ч а н и е. Здесь и в табл. 2 факторы и их значения: регион (южный, центральный, северный); рельеф местности (равнинный, предгорный, низкогорный, среднегорный, высокогорный); тип субстрата (листоной опад, почва, воздушная почва); сезон сбора материала (начало сухого, сухой, конец сухого – начало влажного, влажный).

Т а б л и ц а 2

Многофакторный дисперсионный анализ (без взаимодействия факторов) по числу выявляемых видов микроскопических грибов в изученных местообитаниях (значимо влияет фактор сезона, $p < 0,05$)

Параметр	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы	Средний квадрат (MS)	F	p
Регион	330,443	2	165,2215	2,285534	0,109370
Рельеф	441,016	4	110,2541	1,525162	0,204484
Субстрат	142,654	2	71,3269	0,986676	0,378012
Сезон	1507,694	3	502,5647	6,952055	0,000372
Ошибка	4988,016	69	72,2901		

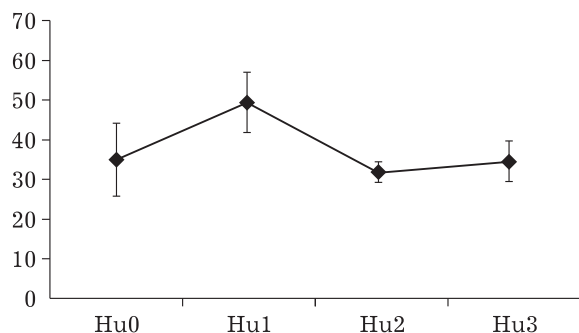


Рис. 3. Среднее число видов на площадку, выявляемое в разные сезоны (приведены 95%-ные доверительные интервалы). Hu0 – начало сухого, Hu1 – сухой, Hu2 – конец сухого и начало влажного, Hu3 – влажный

вавшихся в течение влажного сезона, которые имеют равные шансы прорасти на используемых питательных средах, тогда как во влажный сезон преимущественно выявляются виды, наиболее активно развивающиеся и, соответственно, подавляющие другие микромицеты.

Выявить закономерное влияние каких-либо факторов рельефа местности (равнинный, предгорный, низкогорный, среднегорный, высокогорный) на значение индекса Шеннона (H) методом дисперсионного анализа не удастся, что, вероятно, связано с большой неоднородностью представленных данных. Тем не менее, если посмотреть на значения H для площадок, расположенных на разном высотном уровне, то увидим, что средние значения монотонно уменьшаются с увеличением высоты (рис. 4). Распределение значений H для разных высот неодинаково (рис. 5), что и обуславливает отсутствие достоверных различий, несмотря на выраженную тенденцию. Но если взять для сравнения две наиболее полно представленные категории (Y_2 – равнинные, Y_5 – среднегорные), то критерий Стьюдента покажет достоверную разницу между двумя средними значениями ($p = 0,000052$) (рис. 6). Значит, распределение микроскопических грибов подчиняется общей тенденции сокращения показателей видового разнообразия с увеличением высоты.

При анализе видового состава микроскопических грибов выявляется группа видов, которые отмечаются как доминирующие (частота встречаемости более 60 %) практиче-

ски в любых местообитаниях, как горных, так и равнинных: *Aspergillus aculeatus* Iizuka, *Bionectria byssicola* (Berk. et Broome) Schroers et Samuels, *Cladosporium oxysporum* Berk. et M. A. Curtis, *Penicillium citrinum* Thom, *P. herquei* Bainier et Sartory, *P. ochrochloron* Biourge, *Pestalotiopsis* sp., *Purpureocillium lilacinum* (Thom) Luangsa-ard, Hywel-Jones et Samson и *Trichoderma harzianum* Rifai.

Обособляются виды, преобладающие в равнинных лесах: *Aspergillus japonicus* Saito, *A. phoenicis* (Corda) Thom et Currie, *A. sydowii* (Bainier et Sartory) Thom et Church, *Chaetomium malaysiense* (D. Hawksw.) Arx, *Gongronella butleri* (Lendn.) Peyronel et Dal Vesco, *Gonytrichum macrocladum* (Sacc.) S. Hughes, *Penicillium chrysogenum* Thom, *Talaromyces aculeatus* (Raper et Fennell) Samson, Yilmaz, Frisvad et Seifert, *T. flavus* (Klockner) Stolk et Samson, *T. ruber* (Stoll) Yilmaz, Houbraeken, Frisvad et Samson, *Trichosporon sporotrichoides* (Oorschot) Oorschot et de Hoog.

Видовой состав микромицетов предгорных лесов имеет промежуточный состав. В него входят виды, которые доминируют и в равнинных лесах: *Aspergillus flavipes* (Bainier et R. Sartory) Thom et Church и *Penicillium brevicompactum* Dierckx, и в горных лесах: *Fusarium solani* (Mart.) Sacc., *Penicillium implicatum* Biourge, *P. sclerotiorum* J. F. H. Beyma. Но есть и значительная группа уникальных видов – *Aspergillus tubingensis* Mosseray, *Aureobasidium melanogenum* (Herm.-Nijh.) Zalar, Gostincar et Gunde-Cim., *Cladosporium cladosporioides* (Fresen.) G. A. de Vries, *Penicillium daleae* K. M. Zalessky, *P. steckii* K. M. Zalessky и *Talaromyces solicola* Visagie et K. Jacobs.

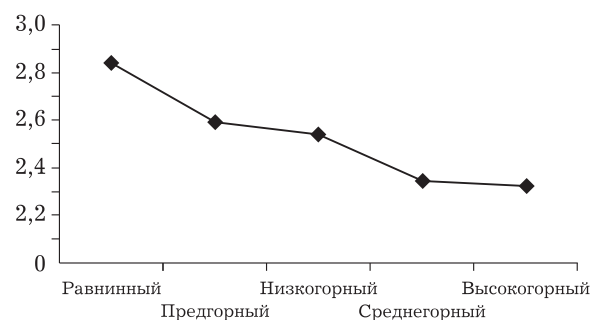


Рис. 4. Среднее значение индекса Шеннона (H) для площадок, расположенных на разной высоте над уровнем моря

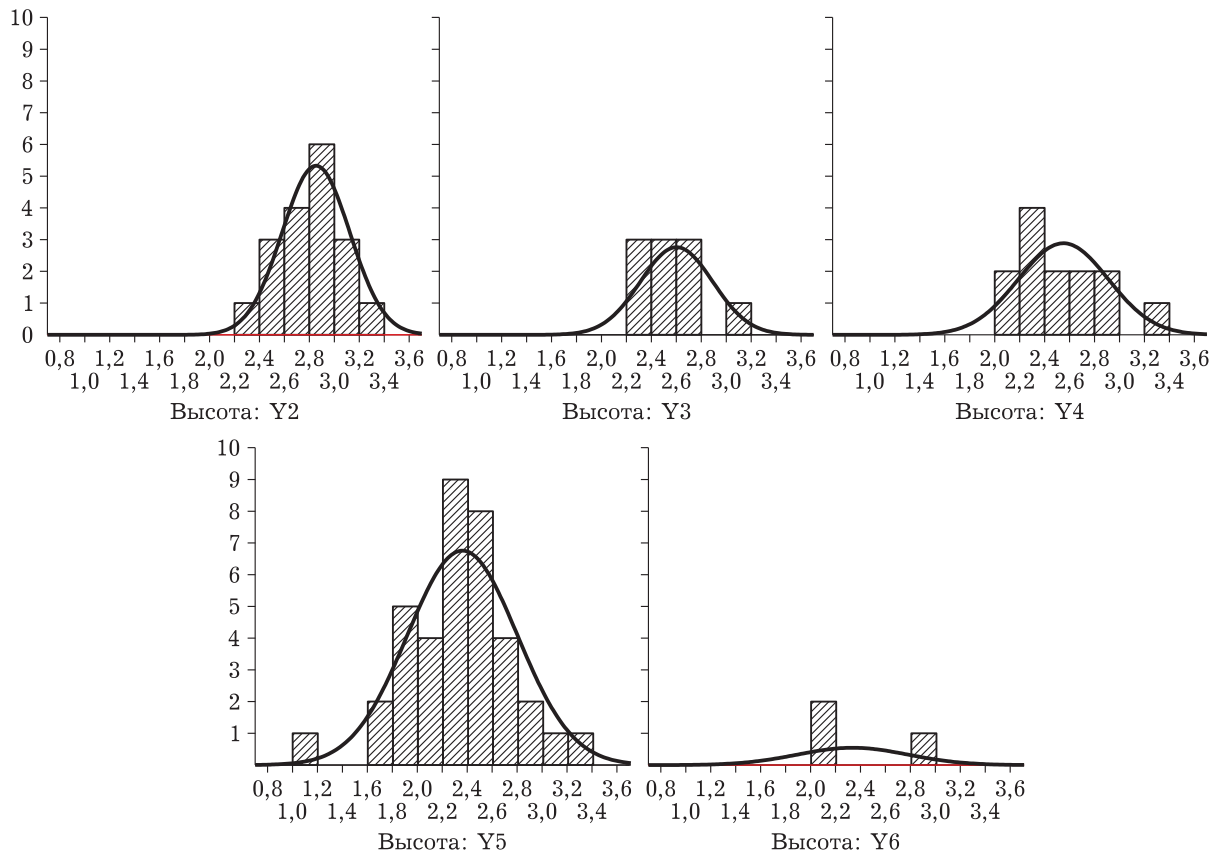


Рис. 5. Категоризированные гистограммы распределения значений H для разных высот (Y2 – равнинные, Y3 – предгорные, Y4 – низкогорные, Y5 – среднегорные, Y6 – высокогорные)

Только в горных лесах выходят на преобладающие позиции всего три вида: *Mucor hiemalis* Wehmer, *Tolyocladium album* (W. Gams)

Quandt, *Kepler et Spatafora* (= *Chaunopycnis alba* W. Gams) и *Trichoderma hamatum* (Bonord.) Bainier. Таким образом, набор видов формирующих разнообразие комплексов доминирующих видов в горных и равнинных лесах существенно различается.

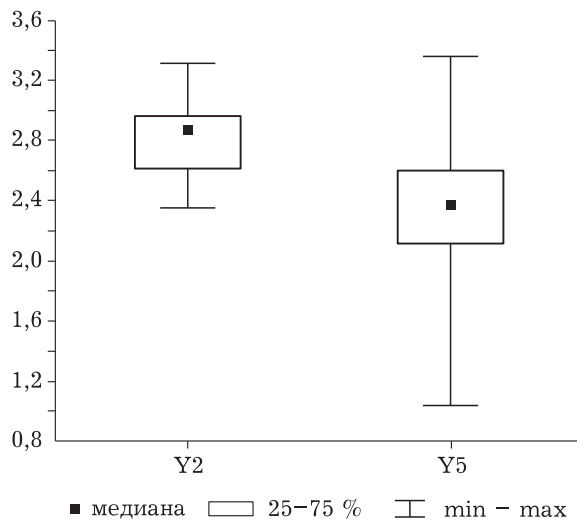


Рис. 6. Диаграмма размаха значений индекса Шеннона (H) для равнинных (Y2) и среднегорных (Y5) площадок

По отношению к региону (южный, центральный, северный) комплексы микромицетов исследованных местообитаний не распадутся на обособленные группы в соответствии с какой-либо характеристикой условий, точки относительно равномерно заполняют гипотетическую плоскость. При группировке данных по расположению в определенной ООПТ (рис. 7, а; 8, а), так же как и при группировке по факторам (субстрат, сезонность, тип почвы и растительности, высота над уровнем моря), упорядоченности точек выявить не удастся. Однако, если пробные участки группировать по регионам Вьетнама (рис. 7, б; 8, б), то обособляется группа, соответствующая южному Вьетнаму, а между центральным и северным различий нет. Это

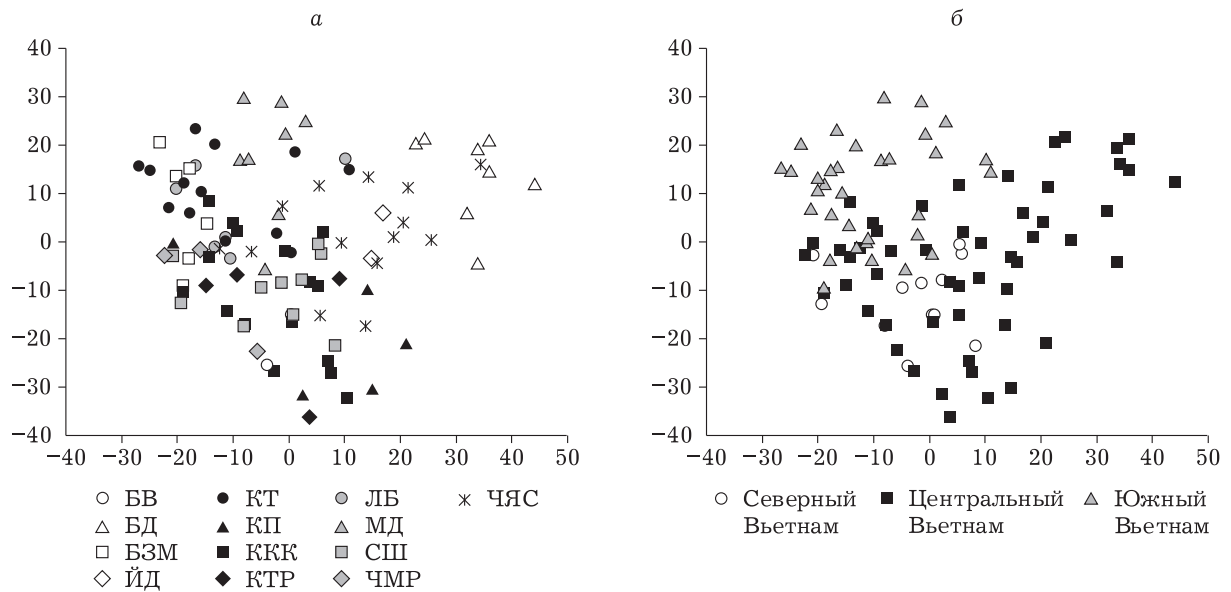


Рис. 7. Диаграмма ординации состава почвообитающих микроскопических грибов, выявленных в почве и различных субстратах на изученных участках ООПТ Вьетнама в ходе работ 2009–2017 гг. (13 ООПТ, 97 местообитаний), построенная методом главных компонент по данным в программе PCO3 [Anderson, 2003]; использованные параметры: многомерное шкалирование, мера отличия Брея – Куртиса, без стандартизации и без трансформации, с учетом обилия видов.

а – местообитания группированы по ООПТ, б – местообитания группированы по регионам Вьетнама

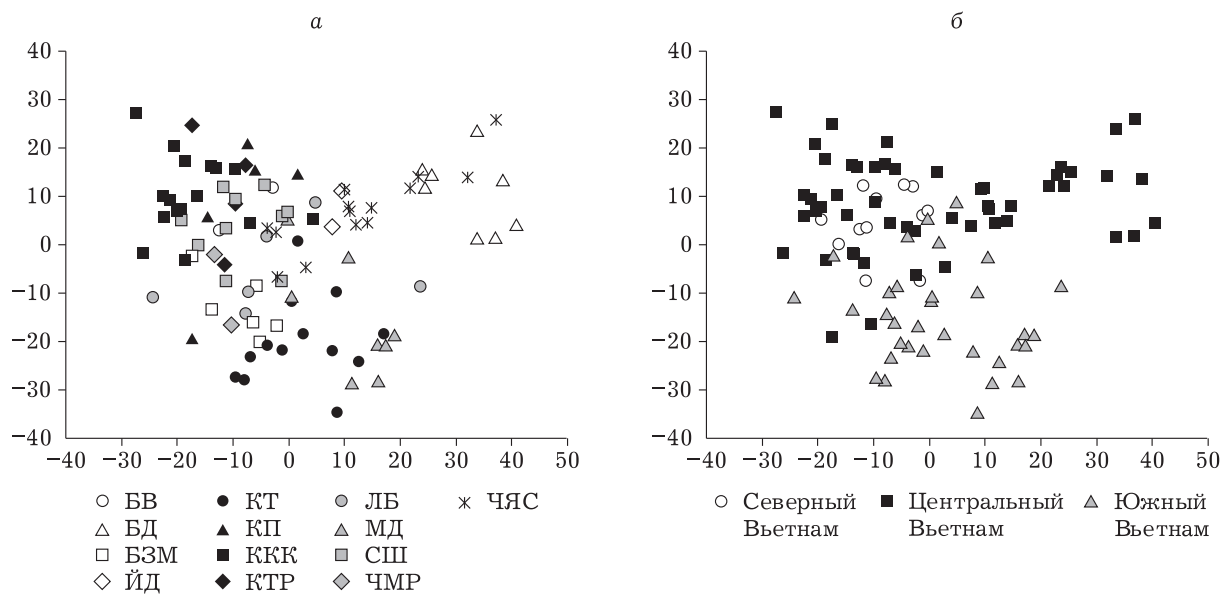


Рис. 8. Диаграмма ординации состава почвообитающих микроскопических грибов, выявленных в почве и различных субстратах на изученных участках ООПТ Вьетнама в ходе работ 2009–2017 гг. (13 ООПТ, 97 местообитаний). Построена методом главных компонент по данным в программе PCO3 [Anderson, 2003], использованные параметры: многомерное шкалирование, мера отличия Брея – Куртиса, с учетом только присутствия – отсутствия видов.

а – местообитания группированы по ООПТ, б – местообитания группированы по регионам Вьетнама

можно объяснить тем, что на юге Вьетнама складывается комплекс условий, отличный от центральных и северных районов. Это в первую очередь равнинный и предгорный характер территории, климатические особенности и влажностный режим, которые в совокупности влияют на формирование видового состава микромицетов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Обычно в тропических лесах очень трудно, а зачастую просто невозможно, выделить участки с преобладанием определенного вида деревьев [Кузнецов, 2016], так как в этих регионах наблюдается высокое видовое разнообразие древесных пород. Как правило, это полидоминантные леса. Природные условия Вьетнама очень неоднородны, что объясняется значительной протяженностью страны с севера на юг. При этом существенная часть занята горными массивами, что формирует еще большее разнообразие биотопов. Это позволяет использовать полученные данные по составу микромицетов лесных местообитаний для сравнения с общими закономерностями распределения микроскопических грибов, показанных в других работах. В связи с таким разнообразием субстратов и обилием возможности образовать биотические связи, микроскопические грибы Вьетнама отличаются высоким видовым разнообразием и своеобразием их комплексов в каждом изученном местообитании [Калашникова, Александрова, 2014, 2015; Калашникова и др., 2016].

Влияние типа субстрата. Ранее предполагалось, что редуценты населяют места с пониженной специфичностью растений-хозяев и менее разборчивы, чем патогены, но исследования показали, что разнообразие в основных группах грибов-редуцентов сильно зависит от разнообразия хозяев [Lodge et al., 1995]. Микроскопические грибы, развивающиеся на остатках растений, – в большинстве своем вегетативные или анаморфные стадии аскомицетов [Hyde et al., 2010], что также продемонстрировано в ходе данного исследования. Такое явление, вероятно, связано с физическими и химическими свойствами листьев, а не со специфичностью в таксономическом плане (определенные виды

растений-хозяев, род или семейство) [Bills, Polishook, 1994, 1996].

Несмотря на присутствие значительной доли космополитов, во всех изученных местообитаниях Вьетнама отмечены и уникальные виды, среди которых преобладают микромицеты, характерные для тропиков и часто связанные именно с тропическими растениями, например, такими как *Endocalyx melanoxanthus*, *Chaetomella circinoseta*, *C. raphigera* с пальмами [Rossmann et al., 2004; Cardet, Romero, 2010; Vitoria et al., 2011]. В ходе исследований впервые в равнинных лесах Центрального Вьетнама (Национальный парк Йок Дон) найден вид *Spegazzinia flabellata* – редкий тропический гриб, недавно описанный из Бразилии с опавших плодов из листового опада [Leão-Ferreira, Gusmao, 2010]. Вероятно, это вторая находка в мире.

Влияние широты и высоты над уровнем моря. Анализ публикаций по изучению широтного градиента в микологии свидетельствует, что, в общем, установлена тенденция к увеличению таксономического разнообразия грибов в направлении экватора, т. е. в тропиках и субтропиках оно выше, чем в северных широтах, особенно среди групп редуцентов [Lodge et al., 1995]. Причины более высокого грибного разнообразия в южных широтах еще не до конца ясны. Многие микологи склоняются к тому, что особенно важно влияние уникальных экологических условий тропиков (высокая температура воздуха, количество осадков, в некоторых местах – сезонность, высокая скорость деструкции) и высокое разнообразие растений-хозяев, обилие ресурсов и разнообразие мест обитаний [Lodge et al., 1995].

При рассмотрении широтно-зонального распределения микромицетов по регионам Вьетнама наблюдается очевидная географическая тенденция: обособление южной части (равнинные и предгорные леса) от центральной и северной (предгорные и горные леса), что, скорее всего, связано с комплексом климатических факторов и особенностями рельефа этой территории. Наблюдаемая тенденция сокращения показателей разнообразия почвообитающих микромицетов с увеличением высоты над уровнем моря согласуется с исследованиями других авторов [Dobzhansky, 1950]. Для микроскопических грибов на это обра-

щали внимание в ряде работ [Waksman, 1917; Wicklow, 1981; Lodge, 1995; Hawksworth, 2002; Hyde et al., 2007]. Однако есть и обратные ситуации, так, например, эктомикоризные грибы оказались более разнообразны в лесах с умеренным климатом [Meiser et al., 2014].

Таким образом, установленные различия в видовом составе почвенных микромицетов равнинных и горных тропических лесов Вьетнама соответствуют общим тенденциям географического распределения почвообитающих микроскопических грибов в целом. По представленности таксономических групп культивируемых микромицетов также прослеживаются отличия между горными лесами северной и центральной части и равнинными и предгорными лесами южной части Вьетнама.

В качестве основных отличий комплексов микромицетов лесов южного Вьетнама от центральной и северной частей страны можно отметить следующие:

- крайне низкое видовое богатство и обилие представителей отдела Zygomycota;
- значительную долю микромицетов из порядка Нуроскреалес;
- заметный вклад в видовое богатство видов порядка Хуларiales;
- относительно высокое разнообразие представителей рода *Aspergillus*;
- сравнительно большое количество потенциально фитопатогенных видов;
- высокое разнообразие и обилие грибов, не дающих спороношения на стандартных питательных средах.

Разнообразие таксономических групп микромицетов Вьетнама. Выявленное различие доли представителей таксономических групп в разных природных зонах уже отмечалось ранее другими авторами. Так, на сокращение видового богатства и обилия представителей отдела Zygomycota в почвах южных регионов указано еще в одной из первых работ С. Ваксмана [Waksman, 1917] и позже в работе Е. Н. Мишустина и О. И. Пушкинской [1960]. Однако и в этой группе можно проследить некоторые закономерности. Встречающийся во Вьетнаме *Syncephalastrum racemosum* – космополитный вид, но чаще всего, по данным литературы, он распространен в тропических и субтропических регионах [Wang, 1965; Zycha et al., 1969].

Роды муконовых грибов *Absidia* и *Cunninghamella* в тропиках, и во Вьетнаме в частности, встречаются чаще, чем *Mucor* или *Rhizopus*. Последние два рода обычно обильны в северных широтах. *Absidia spinosa* Lendn. и *Absidia glauca* Hagem, относящиеся к порядку Mucorales, по данным литературы [Ho et al., 2004], встречались также в почвах Тайваня, они термофильны и сохраняли способность расти в культуре при высоких температурах (до 35 °С). В проведенных исследованиях *Absidia glauca* Hagem. найден в небольшом количестве в национальном парке Баи (Северный Вьетнам), а *Absidia spinosa* Lendn. в национальном парке Бузямап (Южный Вьетнам).

Для лесов Вьетнама выявлено возрастание “удельного веса” представителей порядка Нуроскреалес. Для других тропических областей установлена сходная закономерность [Rossman et al., 1999; Chaverri, Vilchez, 2006; и др.]. Перестановки в группе ведущих по числу видов родов (*Penicillium* и *Aspergillus*) и возрастание “удельного веса” 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, 1988; Klich, 2002]. Увеличение доли микроскопических грибов порядка Хуларiales в тропических лесах не установлено, но макроскопические представители этой группы имеют центр разнообразия именно в экваториальных регионах.

Сравнительный анализ типичных тропических видов во Вьетнаме. 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, выявленных во Вьетнаме. Установлен ряд общих видов, которые помимо Вьетнама также встречаются в Таиланде, Тайване, Индии, Испании, Австралии, на Гавайских островах, в Аргентине, Бразилии, Коста-Рике и Пуэрто-Рико, Кот-д’Ивуаре, Мьянме на самых разных типах субстратов [Pitt et al., 1993, 1994; Mulas, Rambelli, 1995; Persiani et al., 1998; Rambelli et al., 2004]. К таким видам относятся *Alternaria alternata*, *Cladospo-*

rium 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 во Вьетнаме, но отмечены в других странах с частотой встречаемости более 60 %: *Aspergillus flavus*, *A. niger*, *Chaetomium globosum*, *Epicoccium 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 выявлены 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. 2, *Microdochium bolleyi*, *Nodulisporium* sp., *Paecilomyces clavissporus*, *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*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Из всех регионов Юго-Восточной Азии исследования почвенных микромицетов активно ведутся только в Таиланде [Thongkantha et al., 2008; Wang et al., 2008; Osono et al., 2009; и др.]. Следует отметить, что в основном интерес исследователей здесь, как и в других странах, направлен на изучение микробиоты специфических типов субстратов, имеющих хозяйственную и экономическую значимость. В разных странах исследованы зачастую непохожие субстраты, что существенно затрудняет процесс сравнения видовых списков.

Подобные широкомасштабные работы по изучению разнообразия микромицетов в ООПТ различных частей Вьетнама проведены впервые. Анализ полученных данных позволил определить степень влияния на раз-

нообразии микроскопических грибов географического положения и конкретных условий местообитания. В национальном масштабе среди первых результатов можно указать, что на разнообразии микромицетов достоверно влияет только сезон и тип субстрата: в сухой период выявляется значительно больше видов, чем в любой другой, многие виды ассоциированы с определенными видами растений и, соответственно, стойко выделяются со связанных с ними субстратов.

Вдоль высотного градиента установлена тенденция в изменении показателей разнообразия комплексов, а также закономерности в соотношении таксономических групп микромицетов. Помимо этого выявлен четкий широтно-зональный тренд в смене видового состава микроскопических грибов от Южного Вьетнама к Центральному и Северному, что может быть связано с комплексным изменением факторов окружающей среды.

Исследования принципов функционирования одного из наиболее богатых, интересных и в то же время очень уязвимых биомов земного шара – тропических лесов – невозможно без оценки роли грибов в протекающих процессах и их взаимосвязей со всеми компонентами биоценоза [Hawksworth, 2002]. В связи с этим необходимы интенсификация микологических исследований, сочетание традиционных подходов с применением современных молекулярных методов и охват работами новых регионов, что позволит в будущем на основании новых данных продолжить обсуждение вопроса закономерностей распространения микромицетов в тропиках.

Авторы выражают благодарность администрации и сотрудникам Тропического центра, организовавших комплексную работу по изучению биологического разнообразия и экологии лесов Вьетнама. Неоценимую помощь в работе оказали Нгуен Данг Хой, Фам Тхи Ха Занг, С. П. Кузнецова, В. Л. Трунов, А. Б. Васильева, И. Палько и С. Гоголева. Отдельная благодарность сотрудникам заповедников и национальных парков Вьетнама, организовавшим комфортную работу в полевых условиях.

Исследования выполнены в рамках Государственного задания МГУ, ч. 2 п. 01 10 (тема № АААА-А16-116021660084-1); работы А. В. Александровой, связанные с формированием коллекции микромицетов, поддержаны программой Российского научного фонда РФ, проект № 14-50-00029.

ЛИТЕРАТУРА

- Алдобаева И. И., Александрова А. В. Почвообитающие микроскопические грибы светлого диптерокарпового леса (Национальный Парк Йок Дон, Вьетнам) // Микол. и фитопатол. 2018. Т. 52, вып. 1. С. 22–29.
- Александрова А. В., Сидорова И. И., Тиунов А. В. Микроскопические грибы почв и листового опада в национальном парке Кат Тьен (Южный Вьетнам) // Там же. 2011. Т. 45, вып. 1. С. 12–25.
- Калашникова К. А., Александрова А. В. Почвообитающие микроскопические грибы национального парка Би Дуп – Нуй Ба (Южный Вьетнам) // Там же. 2014. Т. 48, вып. 6. С. 355–364.
- Калашникова К. А., Александрова А. В. Почвообитающие микроскопические грибы предгорного тропического леса (лесхоз Лок Бак, Южный Вьетнам) // Там же. 2015. Т. 49, вып. 2. С. 91–101.
- Калашникова К. А., Коновалова О. П., Александрова А. В. Почвообитающие микроскопические грибы муссонного диптерокарпового леса (Заповедник Донг Най, Южный Вьетнам) // Там же. 2016. Т. 50, вып. 2. С. 97–107.
- Кузнецов А. Н. Структура и динамика муссонных тропических лесов Вьетнама: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2016. 554 с.
- Лиховидов В. Е., Александрова А. В., Быстрова Е. В., Храмов М. В. Антибактериальная активность почвенных грибов Южного Вьетнама в отношении возбудителя сибирской язвы // Соврем. микол. 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 // Там же. 2017б. Т. 7. С. 242–245.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / под ред. Д. Г. Звягинцева. М.: Моск. гос. ун-т, 1991. 304 с.
- Мирчинк Т. Г. Почвенная микология. М.: Моск. гос. ун-т, 1988. 220 с.
- Мишустин Е. Н. Географический фактор, почвенные типы и их микробное население // Микрофлора почв Северной и Средней части СССР. М.: Наука, 1966. С. 3–23.
- Мишустин Е. Н., Пушкинская О. И. Эколого-географические закономерности в распространении почвенных микроскопических грибов // Изв. АН СССР. Сер. Биология. 1960. Т. 5. С. 641–660.
- Чернов И. Ю. География почвенных микроорганизмов: итоги и перспективы // Перспективы развития почвенной биологии. М.: МАКС Пресс, 2001. С. 34–46.
- Anderson M. J. PCO: A Fortran computer program for principal coordinate analysis / Department of Statistics. New Zealand University of Auckland, 2003. 8 p.
- Bills G. F., Christensen M., Powell M., Thorn G. Saprobic soil fungi. Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods / eds. G. M. Mueller et al. New York: Academic Press, 2004. P. 271–302.
- 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, 2002. P. 165–194.
- Bills G. F., Polishook J. D. Abundance and diversity of microfungi in leaf litter of a lowland rain forest in Costa Rica // Mycologia. 1994. Vol. 86. P. 187–198.
- Bills G. F., Polishook J. D. Microfungi from decaying leaves of two rain forest trees in Puerto Rico // J. Industrial Microbiol. 1996. N 17. P. 284–294.
- Capdet M., Romero A. I. Fungi from palms in Argentina // Mycotaxon. 2010. Vol. 112. P. 339–355.
- Chaverri P., Vilchez B. Hypocrealean (Hypocreales, Ascomycota) Fungal Diversity in different stages of Tropical Forest succession in Costa Rica // Biotropica. 2006. Vol. 38, N 4. P. 531–543.
- Christensen M. Species diversity and dominance in fungal communities // The fungal community / eds. D. T. Wiscklow, G. C. Carroll. New York: Marcel Dekker, 1981. P. 201–232.
- Christensen M. A view of fungal ecology // Mycologia. 1989. Vol. 81, N 1. P. 1–19.
- Colwell R. K. EstimateS, Version 8.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2006. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>
- Dobzhansky T. Evolution in the Tropics // Amer. Scientist. 1950. Vol. 38. P. 209–221.
- Domsch K. H., Gams W., Anderson T. H. Compendium of soil fungi. Sec. ed. Ehing: IHW-Verlag, 2007. 672 p.
- Foissner W. Biogeography and dispersal of microorganisms: A review emphasizing protists // Acta Protozoologica. 2006. Vol. 45. P. 111–136.
- Fontaneto D. Biogeography of microscopic organisms. Is everything small everywhere? // Biogeography of Microscopic Organisms / ed. D. Fontaneto. New York: Cambridge University Press, 2011. 384 p.
- Fröhlich J., Hyde K. D., Petrini O. Endophytic fungi associated with palms // Mycol. Res. 2000. Vol. 104, N10. P. 1202–1212.
- Gams W. Biodiversity of soil-inhabiting fungi // Biodiv. Conserv. 2007. Vol. 16, N 1. P. 69–72.
- Guo J. R., Ju Y. M., Hsieh H. J. Bionectriaceae fungi collected from forests in Taiwan // Botan. Studies. 2010. Vol. 51, N 1. P. 161–174.
- Hawksworth D. L. Why Study Tropical Fungi? // Tropical Mycology 2. Micromycetes / ed. R. Watling. New York: CABI Publishing, 2002. P. 1–11.
- Hawksworth D. L., Rossman A. Y. Where are all the undescribed fungi? // Phytopathology. 1997. Vol. 87. P. 888–891.
- Ho H. M., Chuang S. C., Chen S. J. Notes on Zygomycetes of Taiwan (IV): Three Absidia species (Mucoraceae) // Fungal Sci. 2004. Vol. 19, N 4. P. 125–131.
- Hoog de G. S., Guarro J., Gene J., Figueras M. J. Atlas of Clinical Fungi. (Sec. ed.). Baarn: CBS, 2000. 720 p.
- Hyde K. D. Studies on the tropical marine fungi of Brunei // Botan. Journ. 1988a. Vol. 98, N 2. P. 135–151.
- 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., Alias S. A. Biodiversity and distribution of fungi associated with decomposing *Nypa fruticans* // Biodiv. Conserv. 2000. Vol. 9, N 3. P. 393–402.
- Hyde K. D., Bussaban B., Paulus B., Crous P. W., Lee S., McKenzie E. H. C., Photita W., Lumyong S. Diversity of saprobic microfungi // Ibid. 2007. Vol. 16. P. 7–35.
- Hyde K., Zhou D., Dalisay T. Bambusicolous fungi: A review // Fungal Diversity. 2002a. Vol. 9. P. 1–14.
- Hyde K., Zhou D., McKenzie E., Ho W., Dalisay T. Vertical distribution of saprobic fungi on bamboo culms // Ibid. 2002b. Vol. 11. P. 109–118.

- Hyde K. D. Biodiversity of Tropical Microfungi. Hong Kong University Press, 2000. 460 p.
- Hyde K. D., Bussaban B., Paulus B., Crous P. W., Lee S., Mckenzie E. H., Photita W., Lumyong S. Diversity of saprobic microfungi // Biodiv. Conserv. 2010. Vol. 16, N 1. P. 7–35.
- 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. Vol. 7, N 7. P. 950–961.
- Leão-Ferreira S. M., Gusmão L. F. P. 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. Vol. 111, N 1. P. 1–10.
- Lodge D. J. Nutrient cycling by fungi in wet tropical forests // Aspects of tropical mycology. Cambridge, British Mycological Society / eds. S. Isaac et al. Cambridge: British Mycological Society, 1993. P. 37–57.
- Lodge D. J., Cantrell S. Fungal communities in wet tropical forests: Variation in time and space // Canad. Journ. Bot. 1995. Vol. 73. P. 1391–1398.
- Lodge D. J. Factors related to diversity of decomposer fungi in tropical forests // Biodiv. Conserv. 1997. Vol. 6. P. 681–688.
- 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 Rev., Microbiol. 2006. Vol. 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. Vol. 201, N 2. P. 623–635.
- Mueller G. M., Schmit J. P. Fungal biodiversity: What do we know? What can we predict? // Biodiv. Conserv. 2007. Vol. 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. Vol. 129. P. 1225–1232.
- Osono T., Ishii Y., Takeda H., Seramethakun T., Khamyong S., To-Anun C., Hirose D., Tokumasu S., Kakishima M. Fungal succession and lignin decomposition on *Shorea obtusa* leaves in a tropical seasonal forest in northern Thailand // Fungal Diversity. 2009. Vol. 36, N 10. P. 101–119.
- 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. Vol. 90. P. 206–214.
- 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. Journ. Food Microbiol. 1993. Vol. 20, N 4. P. 211–226.
- Pitt J. I., Hocking A. D., Bhudhasamai K., Miscamble B. F., Wheeler K. A., Tanboon-Ek P. The normal mycoflora of commodities from Thailand. 2. Beans, rice, small grains and other commodities // Ibid. 1994. Vol. 23, N 1. P. 160–172.
- Plakthongdee S., Monklung S., Cheewangkoon R., To-Anun C. Cladosporium on monocotyledon plant from Thailand // J. Agric. Technol. 2013. Vol. 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 // Mycol. Res. 2004. Vol. 108, N 3. P. 325–336.
- Rossmann A. Y., Samuels G. J., Rogerson C. T., Lowen R. Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes) // Studies in Mycology. Centralbureau voor Schimmelkultures (CBS). Utrecht, Netherlands, 1999. Vol. 42. 248 p.
- 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 // Mycol. Progress. 2004. Vol. 3, N 4. P. 275–290.
- 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., Divakar P. K., Dueñas M., Feu N., Fliegerova K., Garcia 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., Orla-riaga 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., Vágvoölgyi 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 Journ. Biol. Databases and Curation. 2014. Vol. 2014. P. 1–21.
- Shukla A., Singh A., Tiwari D., Ahirwar B. K. Bambusicolous Fungi: A Reviewed Documentation // Int. Journ. Pure & Appl. Bioscience (IJPAB). 2016. Vol. 4, N 2. P. 304–310.
- Somrithipol S., Jones E. G. *Calcarisporium phaeopodium* sp. nov., a new hyphomycete from Thailand // Sydowia. 2006. Vol. 58, N 1. P. 133–141.
- Taylor J. E., Hyde K. D. Microfungi of tropical and temperate palms // Fungal Diversity Press. 2003. Vol. 12. P. 53–66.
- Tedersoo L., Tooming-Klunderud A., Anslan S. PacBio metabarcoding of Fungi and other eukaryotes: Errors, biases and perspectives // New Phytologist. 2018. Vol. 217, N 3. P. 1370–1385.
- Tedersoo L., Nilsson R. H., Abarenkov K., Jairus T., Sada A., Saar I., Kõljalg U. 454 Pyrosequencing and Sanger sequencing of tropical mycorrhizal fungi provide similar results but reveal substantial methodological biases // Ibid. 2010. Vol. 188, N 1. P. 291–301.

- Tedersoo L., Bahram M., Pölme 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., Kessel 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. Vol. 346, N 6213. P. 1078.
- 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 // *Molec. Ecol.* 2014b. Vol. 23, N 16. P. 4168–4183.
- Thongkantha S., Lumyong S., McKenzie E. H. C., Hyde K. D. Fungal saprobes and pathogens occurring on tissues of *Dracaena lourieri* and *Pandanus* spp. in Thailand // *Fungal Diversity*. 2008. Vol. 30. P. 149–169.
- 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. Vol. 57, N 3. P. 217–227.
- 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. Vol. 117, N 1. P. 109–113.
- Waksman S. A. Is there any fungus flora of the soil? // *Soil Sci.* 1917. Vol. 3, N 6. P. 565–590.
- Wang C. J. K. Fungi of Pulp and Paper in New York / State University College of Forestry at Syracuse University // *Tech. Publ.* 1965. Vol. 87. P. 29–30.
- Wang H. K., Hyde K. D., Soytong K., Lin F. C. Fungal diversity on fallen leaves of *Ficus* in northern Thailand // *J. Zhejiang University Sci. B.* 2008. Vol. 9, N 10. P. 835–841.
- Whitton S. R., McKenzie E. H., Hyde K. D. The current understanding of fungi associated with Pandanaceae. Fungi associated with Pandanaceae // *Fungal Diversity. Res. ser.* 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.
- Zak J. C., Willig M. R. Analysis and interpretation of fungal biodiversity patterns // *Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods*. Boston, MA: Elsevier Academic Press, 2004. P. 59–76.
- Zycha H., Siepmann R., Linnemann G. *Mucorales*. Germany: Verlag J. Cramer, 1969. P. 283.

Influence of Environmental Factors on the Structure of Soil Microscopic Fungi of Tropical Forests in Vietnam

A. V. ALEXANDROVA^{1,2}, I. I. ALDOBAEVA¹, K. A. KALASHNIKOVA¹, A. N. KUZNETSOV^{2,3}

¹ *M. V. Lomonosov Moscow State University
19192, Moscow, Lenin's Gory, 1
E-mail: alexandrova@mail.bio.msu.ru*

² *Joint Vietnam-Russian Tropical Research and Technological Centre
Vietnam, Hanoi, Nguyen Van Huen, Ngia Do, Cau Zai*

³ *A. N. Severtsov Institute of ecology and evolution, RAS
119071, Moscow, Leninsky ave., 33*

The results of a multi-year complex study of species diversity, features and patterns of distribution, substrate colonization and ecology of soil microscopic fungi in the lowland, piedmont and mountain monsoon rain forests of Vietnam are presented for the first time. In 97 forest habitats studied within 13 specially protected areas of Vietnam, located in the northern, central and southern parts of the country, 510 species of micromycetes from 148 genera were identified. The influence of environmental factors (climatic features, relief, soils, forest types, and others) on the formation of complexes of micromycetes was analyzed, as a result the dependence of the number of colony forming units (CFU) on the type of the substrate and season (wet/dry) was established: in dry season (October – March) significantly more species were detected ($p < 0.05$) compared with the wet one, and many species were associated with specific plant species. Indicators of species diversity decrease with increasing altitude above sea level ($p < 0.01$). In this case, the ratio of the taxonomic groups of micromycetes naturally changes. A latitudinal-zonal trend is revealed in the change of the species composition of microscopic fungi determined by a combination of environmental factors.

Key words: soil microscopic fungi, distribution, species diversity, ecological factors, tropic forests, ecology.