

УДК 582.28 : 631.466.1(597.3)

МИКРОСКОПИЧЕСКИЕ КУЛЬТИВИРУЕМЫЕ ГРИБЫ ПРЕДГОРНЫХ ЛЕСОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА БУЗЯМАП (ВЬЕТНАМ)

© 2024 г. И. И. Антонова^{1,*}, А. В. Александрова^{1,2,**}, Е. А. Антонов^{1,2,3,***},
И. А. Волинкина^{1,4,****}, Д. А. Лукьянов^{1,4,****}

¹ Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 119991 Москва, Россия

² Совместный Российско-Вьетнамский Тропический научно-исследовательский и технологический центр,
000084 Ханой, Вьетнам

³ Национальный исследовательский центр “Курчатовский институт”, 123182 Москва, Россия

⁴ Сколковский институт науки и технологий, 121205 Москва, Россия

*e-mail: antirina22@yandex.ru

**e-mail: alina-alex2011@yandex.ru

***e-mail: antonovea@my.msu.ru

****e-mail: info@mail.bio.msu.ru

Поступила в редакцию 21.09.2023 г.

После доработки 12.12.2023 г.

Принята к публикации 28.12.2023 г.

Изучен видовой состав культивируемых микроскопических грибов в почве и опаде диптерокарпового, лагерстремиевого и пальмового участков лесов национального парка Бузямпа (Вьетнам, провинция Бинь-фьюк), расположенного в предгорной части Центрального нагорья. Выявлено 88 видов микроскопических грибов, относящихся к 42 родам, из них 13 видов отмечено для Вьетнама впервые. Видовой состав отличается высоким разнообразием и характерными для тропических лесов особенностями таксономической структуры. Отдел *Mucoromycota* представлен двумя видами, один вид — *Rhizoctonia solani* — относится к отделу *Basidiomycota*, остальные 85 видов принадлежат к отделу *Ascomycota*, ведущими порядками являются *Eurotiales* (42 вида) и *Hypocreales* (17 видов). Выявлено сравнительно большое количество потенциально фитопатогенных грибов и стерильных форм. В группу доминантов на всех изученных субстратах входят три вида: *Aspergillus tubingensis*, *Penicillium ochrochloron*, *Trichoderma harzianum*. В национальном парке Бузямпа выявлены такие редкие виды, как *Chaetomella circinoseta* и *C. raphigera*, выделяемые преимущественно из тропических почв и растений. В почве на участке леса под лагерстремиями выделен редкий микромицет *Heterocephalum taiense*, обладающий уникальной морфологией конидиогенного аппарата. Отмечен редкий гриб, связанный с пальмами — *Endocalyx melanoxanthus*. Микромицет *Thielaviopsis radicola*, являющийся довольно серьезным патогеном финиковой пальмы, обнаружен в почве на участке леса с преобладанием *Lagerstroemia* sp. Комплексы микромицетов изученных участков леса подразделены на группы по типам изученных местообитаний и по типам субстратов. Наиболее сходными оказались образцы почвы и опада в пределах одного биотопа. Оценка степени изученности видовой состава почвообитающих микромицетов для всех местообитаний невелика — от 56 до 78%.

Ключевые слова: биологическое разнообразие, микобиота, тропические леса, почвенные микромицеты.

DOI: 10.31857/S0026364824030017, **EDN:** vjepki

ВВЕДЕНИЕ

Площади ненарушенных лесов во всем мире стремительно сокращаются в связи с антропогенным нарушением экосистем и глобальным изменением климата, это ведет к сокращению видового разнообразия всех групп организмов, населяющих эти леса, в том числе и грибов (Tsui et al., 1998). По этой причине в настоящее время крайне важными являются исследования биоразнообразия таких растительных

сообществ. Микроскопические грибы в тропических регионах являются важным компонентом почвенной биоты, обычно составляют большую часть биомассы микроорганизмов и выполняют ряд важных функций, связанных с поддержанием стабильности экосистемы (Devi et al., 2012). Грибы-сапротрофы являются основными деструкторами растительных остатков, поэтому и их видовой состав может коррелировать с видами растений, формирующими сообщества, в которых они обитают (Hawksworth, 2004).

В последние десятилетия грибам тропиков уделяется особое внимание, активизированы исследования всех групп грибов ненарушенных природных местообитаний, являющихся местом сохранения видового богатства и способных его поддерживать. Из выделенных в ходе таких работ чистых культур микромицетов формируются коллекции (Brandt et al., 2018), с которыми можно вести дальнейшие исследования в области филогении, физиологии и выявлять биотехнологический потенциал этих видов (Bills et al., 2004; Lihovidov et al., 2017a, 2017b).

Значительная часть 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 (Visalakshi et al., 2009; Brandt et al., 2018). Много работ посвящено изучению видового состава грибов, специфически связанных с определенными видами растений (Hyde, 1988; Hyde et al., 2000; Frohlich, Hyde, 2000; Guu et al., 2010; Taylor, Hyde, 2003). Например, в Юго-Восточной Азии изучали микромицеты, связанные с бамбуками: отмечено более 1100 видов по всему региону, а в тропических бамбуковых лесах — 290 видов, среди которых представители как сумчатых, так и базидиальных грибов, вступающих в различные трофические взаимодействия с этими растениями (Hyde et al., 2002; Shukla et al., 2012). На представителях семейства Pandanaceae отмечено более 114 родов и 226 видов (Whitton et al., 2012). В Таиланде, как связанные с пальмами, отмечены микромицеты, среди которых описаны новые для науки виды (Somrithipol, Jones, 2006; Konta et al., 2016). Показано, что ротанговые пальмы из рода *Calamus* (*Arecaceae*) являются богатым резервуаром уникального разнообразия грибов, относящихся по большей части к отделу *Ascomycota* (Frohlich, Hyde 2000; Hyde et al., 2000; Konta et al., 2016).

Тропические леса отличаются высоким видовым разнообразием древесных пород и, как правило, являются полидоминантными (Kuznetsov, 2016). В связи с этим при выборе территории для микологических исследований в таких местах очень трудно, а зачастую просто невозможно, выделить участки с преобладанием определенного вида деревьев. Однако на территории национального парка Бузямап сформировались локальные участки леса с практически монодоминантным древостоем, что дает возможность анализировать влияние фитоценоза на видовой состав комплекса микромицетов.

Целью данной работы стало исследование таксономической структуры и функциональной активности мицелиальных микроскопических грибов в почве

и на растительном опаде трех различных биотопов предгорных тропических лесов в национальном парке Бузямап (Вьетнам), а также предпринята попытка выявить связи между составом растительного сообщества и комплексами микромицетов почвы и связанных с ней субстратов. Ранее нами уже было проведено изучение микроскопических грибов равнинных, предгорных и горных лесов различных регионов Вьетнама (Kalashnikova, Aleksandrova, 2014, 2015; Kalashnikova et al., 2016; Aleksandrova, Aldobaeva, 2018). Данная статья продолжает эту серию исследований и дополняет данные о микромицетах природных местообитаний Вьетнама.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Место сбора материала. Национальный парк Бузямап расположен на юго-западе Вьетнама в провинции Биньфыок, в переходной зоне между центральной горной местностью (Центральное нагорье) и низменностью южного Вьетнама. Он был выделен в качестве особо охраняемой природной зоны в 1995 г. для сохранения редких видов растений, относящихся к семейству *Fabaceae* и видов рода *Lagerstroemia*, а также исчезающих птиц и млекопитающих (Van Sung, 1995). В 2002 г. эта территория получила статус национального парка. Рельеф территории очень изрезанный, преобладают невысокие горные гряды, между которыми расположены долины рек. Большую часть территории парка занимают тропические полулистопадные полидоминантные леса, на нарушенных территориях сформировались бамбуковые сообщества (Sterling et al., 2006). Мягкие климатические условия, разнообразие форм рельефа местности и режима увлажнения, а также высокий уровень эндемизма растений создают уникальные экологические ниши, обеспечивающие разнообразие видов грибов.

Материал в национальном парке был собран в рамках работ Российско-Вьетнамского тропического научно-исследовательского и технологического центра, на базе которого идут комплексные исследования структурно-функциональной организации тропических лесных экосистем и оценка современного состояния биологического разнообразия растительного и животного мира, в том числе и микроскопических грибов. Сбор почвы и растительного опада (по 10 образцов каждого субстрата) для выделения почвообитающих микромицетов был проведен в начале влажного сезона (май 2013 г.) в трех разных биотопах предгорного тропического леса:

1. Первичный диптерокарповый лес на гряде с *Dipterocarpus costatus* (*Dipterocarpaceae*) (БЗМ-Д, 12.1975° с.ш. и 107.205278° в.д., высота над ур. м. 480 м), почва красно-желтая ферраллитная, листовая опад в момент сбора лежал толстым слоем и не затронут разложением.

2. Лагерстремиевый лес на второй прирусловой террасе реки Ка с преобладанием *Lagerstroemia* sp. (*Lythraceae*) (БЗМ-Л, 12.198333° с.ш. и 107.206667° в.д., 440 м), почва бурая ферраллитная, слой опада не полностью покрывает почву, частично фрагментирован и унесен термитами.

3. Пальмовый лес в заливаемой низине прирусловой части реки Ка с *Arenga westerhoutii* (*Arecaceae*) (БЗМ-Па, 12.211389° с.ш. и 107.208611° в.д., 370 м) почва аллювиальная супесчаная, опад скудный, смывался потоками воды во время дождей.

Выделение почвообитающих микромицетов. Выделение грибов осуществляли методом посева из серийных разведений З. Ваксмана в модификации Д.Г. Звягинцева на агаризованные питательные среды (Methods., 1991). Для посева выбрано две среды: модифицированная среда Чапека – Докса с содержанием сахарозы 0.3% и сусло-агар, антибиотик – тетрациклин (0.001 г/л среды), разведение в 1000 раз, пятикратная повторность. Выделенные штаммы микромицетов хранятся в микропробирках при –70 °С в коллекции кафедры микологии и альгологии МГУ.

Идентификация. Видовая принадлежность грибов установлена по культурально-морфологическим признакам, использовали общепринятые определители и статьи, содержащие обработки отдельных родов и описания видов (Ellis, 1993; Ramirez, 1982; Domsch et al., 2007 и др.). Наименования видов и систематическое положение дано по базам данных MycoBank Fungal databases (2023) и CABI Bioscience Databases Index Fungorum (2023).

Молекулярная идентификация. В том случае, когда идентификация только на основе микроморфологии неоднозначна, были применены молекулярные методы. Для изолятов, не дающих спороношение

в культуре (стерильных форм), 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*): он ранее предложен Yilmaz 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 мицелия используя лизирующий буфер (2%-й ЦТАБ (цетилтри-метиламмонийбромид), 1.4 М NaCl, 20 мМ ЭДТА, 100 мМ Трис-НСl 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 стерильных культур и парой праймеров Bt2a/Bt2b (Glass, Donaldson, 1995) для рода *Talaromyces*. После амплификации ПЦР-продукты разгоняли в 1%-м 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 выровнены и объединены в программе MEGA11 (Tamura et al., 2021). Поиск сходных нуклеотидных последовательностей проведен по базе данных NCBI (GenBank) при помощи BLAST. Вновь полученные

Таблица 1. Последовательности ДНК, депонированные в базу данных NCBI (GenBank)

Видовая принадлежность	№ штамма	Локус	№ в Генбанке
<i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju et S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	1826	BenA	OR180088
» »	1828	BenA	OR180089
» »	1875	BenA	OR180090
» »	2127	BenA	OR333985
<i>T. stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson	1878	BenA	OR180091
<i>Talaromyces</i> sp. 1	1971	BenA	OR180092
<i>T. siamensis</i> Samson, N. Yilmaz et Frisvad	2134	BenA	OR180093
<i>Talaromyces</i> sp. 2	2126	BenA	OR333984
<i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn	FV-13 30 WSM 30A	ITS	OR398668
» »	FV-13 243 LSM 48A	ITS	KP747696
<i>Cordana terrestris</i> (Timonin) Hern.-Restr., Gené et Guarro	FV-13 87 DM 45A	ITS	OR398669
<i>Lasiodiplodia pseudotheobromae</i> A.J.L. Phillips, A. Alves et Crous	FV-13 69 DSM 56A	ITS	OR398670
<i>Pyrenochaetopsis leptospora</i> (Sacc. et Briard) Gruyter, Aveskamp et Verkley	FV-13 39 DSM 60A	ITS	OR398671
<i>Pestalotiopsis vismiae</i> (Petr.) J. Xiang Zhang et T. Xu	FV-13 47 80A	ITS	KP747709

последовательности ДНК, как ITS, так и BenA были депонированы в GenBank (табл. 1).

Обработка данных. Представленность видов оценивали по показателям пространственной частоты встречаемости и относительного обилия видов (Mirchink, 1982; Zak, Willig, 2004). Для характеристики видового состава почвенных грибов разных местообитаний использовали понятие комплекса типичных видов, выделяемого на основе частоты встречаемости (Mirchink, 1982). В качестве показателя разнообразия видов в работе был использован индекс разнообразия Шеннона, а также обратная форма индекса Симпсона. β -разнообразие участков было определено с помощью расчета коэффициентов сходства (коэффициенты Сёрсенена и Жаккара).

Для визуализации сходства комплексов микробиот из образцов использовали стандартные методы ординации: проведен анализ главных компонент в программе PCO3 (Anderson, 2003). Оценка степени изученности видового состава была проведена в программе EstimateS8.0 (Colwell, 2006). Использован метод построения кривых разряжения Колдуэлла – Мао (потенциальные кривые накопления, построенные методом экстраполяции), а также расчет индексов оценки видового богатства алгоритмом “складного ножа” второго уровня (Jack2) и Чао второго уровня (Chao2). Для схематического изображения наличия общих видов между различными местообитаниями была построена диаграмма Венна с использованием электронного ресурса (<http://www.interactivenn.net/>; Heberle et al., 2015).

Оценка антибиотической активности в отношении модифицированных штаммов *Escherichia coli*. Для исследования было отобрано 120 штаммов грибов, выделенных из всех исследованных местообитаний. Антимикробное действие определяли методом диффузии из агаровых блоков и из лунок. Антибиотическая активность была исследована на штаммах *Escherichia coli*: JW5503 Δ tolC (Baba et al., 2006), трансформированном репортерной плазмидой pDualrep2 (Amp^R) (Osterman et al., 2016), и BW25113 lptD^{mut} (Orelle et al., 2013), трансформированном pDualrep2 (Kan^R). Для проведения анализа клетки *E. coli* наносили на агаризованную среду LB с добавлением ампициллина (100 мкг/мл) или канамицина (50 мкг/мл) соответственно. В качестве контролей репортерной системы использовали антибиотики эритромицин (5 мкг) и левофлоксацин (25 нг). После нанесения образцов чашки с клетками инкубировали 18 ч при температуре 37 °C. Для визуализации результатов полученные чашки сканировали при помощи системы ChemiDoc (Bio-Rad, Калифорния, США) в каналах Cy3 (для детекции индукторов SOS-ответа: при их наличии

экспрессируется белок TurboRFP) и Cy5 (для детекции ингибиторов биосинтеза белка: при их наличии экспрессируется белок Katushka2S).

РЕЗУЛЬТАТЫ

В исследованных образцах почвы и опада с трех участков предгорных тропических лесов национального парка Бузямап выявлено 88 видов культивируемых микроскопических грибов, относящихся к 42 родам и 15 неспороносящих форм (табл. 2).

Отдел *Mucoromycota* представлен всего двумя видами – *Absidia spinosa* и *A. 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, *A. glauca* была найдена с небольшой частотой в национальном парке Бави, а *A. 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 *Hypocreales* (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 микробиот по участкам леса представлены в табл. 3. Численность КОЕ микроскопических грибов в исследованных субстратах была закономерно выше в опаде, чем в почве. Самое высокое видовое богатство было выявлено для комплекса микробиот из образцов почвы с участка пальмового леса, и индексы видового разнообразия там принимали наибольшее значение. Видовое разнообразие комплексов культивируемых микробиот, 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.

Кривые рангового распределения видового обилия (рис. 1, А, В, Д) иллюстрируют высокое видовое

Таблица 2. Частота встречаемости (%) микроскопических грибов различных участков лесов национального парка Бузьямап

Видовой состав	БЗМ-Л		БЗМ-Па		БЗМ-Д	
	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)	A (s)	A ₀ (l)
<i>Ascomycota</i>						
<i>Eurotiomycetes</i>						
<i>Eurotiales</i>						
<i>Aspergillus aculeatus</i> Iizuka	20	10				
<i>A. alliaceus</i> Thom et Church	20		20			
<i>A. clavatus</i> Desm.			10			
<i>A. flavipes</i> (Bainier et R. Sartory) Thom et Church	100			10	10	
<i>A. fumigatus</i> Fresen.		10		10		
<i>A. neoniveus</i> Samson, S.W. Peterson, Frisvad et Varga		50	40	10		
<i>A. niger</i> Tiegh.					10	10
<i>A. parasiticus</i> Speare						10
<i>A. sparsus</i> Raper et Thom			10			
<i>A. tubingensis</i> Mosseray	20	50	20	50	70	100
<i>A. ustus</i> (Bainier) Thom et Church			20			
<i>Heterocephalum taiense</i> Persiani et Maggi	30					
<i>Penicillium atrofulvum</i> Houbraken, Frisvad et Samson	20				10	
<i>P. brevicompactum</i> Dierckx	50					
<i>P. citreonigrum</i> Dierckx						10
<i>P. citrinum</i> Thom	70				70	
<i>P. daleae</i> K.M. Zalesky	30				10	90
<i>P. dierckxii</i> Biourge					10	
<i>P. glabrum</i> (Wehmer) Westling			30			
<i>P. herquei</i> Bainier et Sartory		70	30	70	20	
<i>P. implicatum</i> Biourge			70			
<i>P. javanicum</i> J.F.H. Beyma					10	
<i>P. miczynskii</i> K.M. Zaleski		60	10			
<i>P. novae-zeelandiae</i> J.F.H. Beyma	30					
<i>P. ochrochloron</i> Biourge	30	10	60	10	90	80
<i>P. sclerotiorum</i> J.F.H. Beyma	20	100	90	60		40
<i>P. steckii</i> K.M. Zalesky	50	100		80		
<i>Penicillium</i> sp. № 1	60					
<i>Penicillium</i> sp. № 2	40					
<i>Penicillium</i> sp. № 3						20
* <i>Pseudopenicillium megasporum</i> (Orpurt et Fennell) M. Guevara-Suarez, J.F. Cano et J. Guarro					10	
* <i>Talaromyces albobiverticillius</i> (H.M. Hsieh, Y.M. Ju et S.Y. Hsieh) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	20	20	60	80	30	80
* <i>T. amestolkiae</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson			70	20		
<i>T. apiculatus</i> Samson, N. Yilmaz et Frisvad			10			
<i>T. flavus</i> Stolk et Samson				40		

Таблица 2. Продолжение

* <i>T. islandicus</i> (Sopp) Samson, N. Yilmaz, Frisvad et Seifert	20					
<i>T. minioluteus</i> (Dierckx) Samson, N. Yilmaz et Frisvad	20					
* <i>T. siamensis</i> Samson, N. Yilmaz et Frisvad	70					
* <i>T. stollii</i> N. Yilmaz, Houbraken, Frisvad et Samson	70				80	10
<i>T. wortmannii</i> (Klöcker) C.R. Benj.	10				30	
* <i>Talaromyces</i> sp. 1		10				
* <i>Talaromyces</i> sp. 2			50	40		
<i>Sordariomycetes</i>						
<i>Amphisphaeriales</i>						
* <i>Pestalotiopsis vismiae</i> (Petr.) J. Xiang Zhang et T. Xu		90				
<i>Pestalotiopsis</i> sp.2			60	100	10	
<i>Chaetosphaeriales</i>						
<i>Gonytrichum macrocladum</i> (Sacc.) S. Hughes	50		80			
<i>Coniochaetales</i>						
* <i>Cordana terrestris</i> (Timonin) Hern.-Restr., Gené et Guarro			40			
<i>Glomerellales</i>						
<i>Nectriopsis lindauiana</i> (Bubák) Zare et W. Gams	10	30	40	10		
<i>Hypocreales</i>						
<i>Acremonium</i> sp.		10				
<i>Bionectria byssicola</i> (Berk. et Broome) Schroers et Samuels	20		10	20		10
<i>Emericellopsis minima</i> Stolk			40	30		
<i>Fusarium solani</i> (Mart.) Sacc.			10	90		
<i>F. stilboides</i> Wollenw.		40				
<i>Gliomastix luzulae</i> (Fuckel) E.W. Mason ex S. Hughes			10			
<i>Mariannaea elegans</i> var. <i>elegans</i> (Corda) Samson	10					
<i>Metacordyceps chlamydosporia</i> (H.C. Evans) G.H. Sung, J.M. Sung, Hywel-Jones et Spatafora	10					
<i>Metarhizium marquandii</i> (Masse) Kepler, S.A. Rehner et Humber			10			
<i>Purpleocillium lilacinum</i> (Thom) Luangsa-ard, Hywel-Jones et Samson	100	90	100	70	80	50
<i>Sarocladium kiliense</i> (Grutz) Summerb.					10	60
<i>Trichoderma asperellum</i> Samuels, Lieckf. et Nirenberg		20				
<i>T. atroviride</i> P. Karst.			40		10	10
<i>T. hamatum</i> (Bonord.) Bainier		10			10	10
<i>T. harzianum</i> Rifai	90	100	90	100	80	100
<i>T. koningii</i> Oudem.			10		20	10
<i>T. longibrachiatum</i> Rifai	10					
<i>T. virens</i> (J.H. Mill., Giddens et A.A. Foster) Arx					10	
<i>Microascales</i>						
<i>Pseudallescheria boydii</i> (Shear) McGinnis, A.A. Padhye et Ajello			10			
<i>Thielaviopsis radicicola</i> (Bliss) Z.W. De Beer et W.C. Allen				20		
<i>Sordariales</i>						
<i>Botryotrichum atrogriseum</i> J.F.H. Beyma					10	

Таблица 2. Окончание

<i>Chaetomium malaysiense</i> (D. Hawksw.) Arx	10					
<i>Dichotomopilus funicola</i> (Cooke) X. Wei Wang et Samson			40	50	10	
<i>Humicola fuscoatra</i> Traaen					10	
<i>Xylariales</i>						
<i>Arthrinium phaeospermum</i> (Corda) M.B. Ellis			30	10	30	
* <i>Beltraniella carolinensis</i> (M.E. Barr et Hodges) Jaklitsch et Voglmayr		90				
<i>Endocalyx melanoxanthus</i> var. <i>melanoxanthus</i> (Berk. et Broome) Petch			40	50		
<i>Microdochium bolleyi</i> (R. Sprague) de Hoog et Herm.-Nijh.	30					
* <i>Xylaria</i> sp. 1		50				
* <i>Xylaria</i> sp. 2		10				
* <i>Xylaria</i> sp. 3					10	
<i>Dothideomycetes</i>						
<i>Botryosphaeriales</i>						
<i>Neoscytalidium dimidiatum</i> (Penz.) Crous et Slippers		100				
* <i>Lasiodiplodia pseudotheobromae</i> A.J.L. Phillips, A. Alves et Crous				60		
<i>Capnodiales</i>						
<i>Cladosporium cladosporioides</i> (Fresen.) G.A. de Vries			10			100
<i>C. oxysporum</i> Berk. et M.A. Curtis		100		10		
<i>Dothideales</i>						
<i>Aureobasidium pullulans</i> var. <i>melanogenum</i> Herm.-Nijh.	90					
<i>Pleosporales</i>						
<i>Coniothyrium</i> sp.				10		
<i>Curvularia eragrostidis</i> (Henn.) J.A. Mey.		10				
<i>Epicoccum nigrum</i> Link		10		10		
* <i>Pyrenochaetopsis leptospora</i> (Sacc. et Briard) Gruyter, Aveskamp et Verkley			70	50		
<i>Leotiomyces</i>						
<i>Helotiales</i>						
<i>Chaetomella circinoseta</i> Stolk	30	30			30	
<i>C. raphigera</i> Swift				10		
<i>Dactylaria</i> sp.					10	
<i>Idriella variabilis</i> Matsush.					10	
<i>Pilidium</i> sp.					10	30
<i>Mucoromycota</i>						
<i>Mucoromycetes</i>						
<i>Mucorales</i>						
<i>Absidia glauca</i> Hagem					10	10
<i>A. spinosa</i> Lendn.		10				
<i>Basidiomycota</i>						
<i>Agaricomycetes</i>						
<i>Cantharellales</i>						
* <i>Rhizoctonia solani</i> J.G. Kühn	10		10			
Культуры, не дающие споронотения	30	100	100	100	100	100

Примечание. *Видовая принадлежность определена с использованием молекулярных методов. Сокращения: БЗМ-Д – диптерокарповый участок; БЗМ-Л – лагерстремиевый участок; БЗМ-Па – пальмовый участок; А (s) – верхний горизонт почвы; А₀ (l) – опад.

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 (Leontyev, 2008).

Расчет показателей, оценивающих полное видовое богатство (степень изученности видового состава, выявляемого посевом из почвенных разведений) микромицетов (рис. 1, Б, Г, Е, табл. 4) 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. 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.

Сравнение списков видов культивируемых микроскопических грибов исследованных местообитаний в национальном парке Бузямап показало довольно высокое своеобразие видового состава микромицетов изученных местообитаний. На диаграмме Венна видно (рис. 2, А), что общих видов между участками только девять.

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 шесть 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 филопланы, а заселяют этот субстрат из почвы. В листовом опаде диптерокарпового участка в качестве видов-доминантов были отмечены шесть 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.

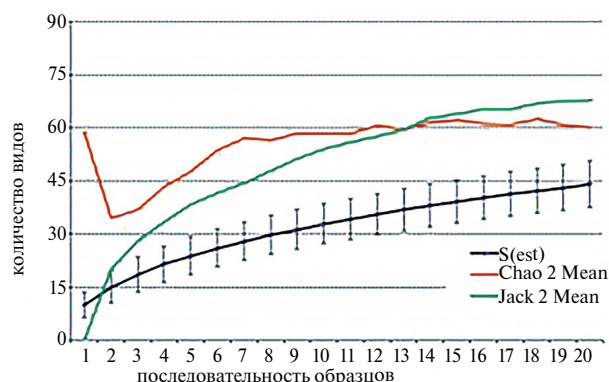
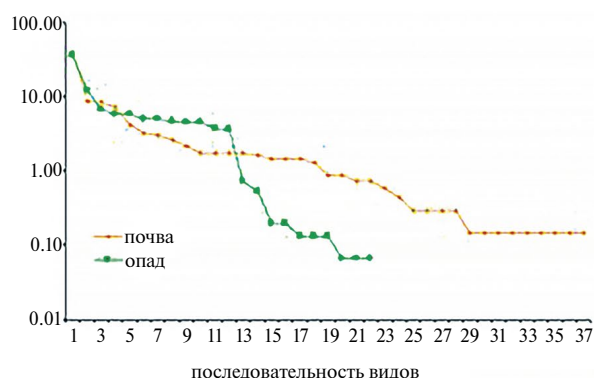
В почве лагерстремиевого леса (участок БЗМ-Л) доминировали (частота встречаемости более 60%) семь видов почвенных сапротрофов: *Purpureocillium lilacinum* (100%), *Aspergillus flavipes* (100%), *Trichoderma harzianum* (90%), *Aureobasidium melanogenum* (90%),

Таблица 3. Количественные характеристики и показатели разнообразия комплексов почвенных микромицетов из почвы и опада трех участков лесов национального парка Бузямап

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
KOE	166±6	350±7	105±6	502±23	104±2.4	299±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

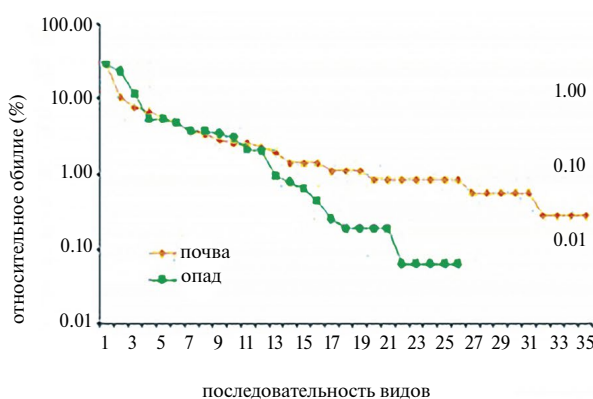
Примечание. Условные обозначения: БЗМ-Д – диптерокарповый участок; БЗМ-Л – лагерстремиевый участок; БЗМ-Па – пальмовый участок; A (s) – верхний горизонт почвы; A₀ (l) – опад; N – число обработанных образцов; NK – количество выделенных колоний; KOE – количество КОЕ микромицетов (тыс./г воздушно-сухого субстрата ± 95%-й 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.

БЗМ-Д

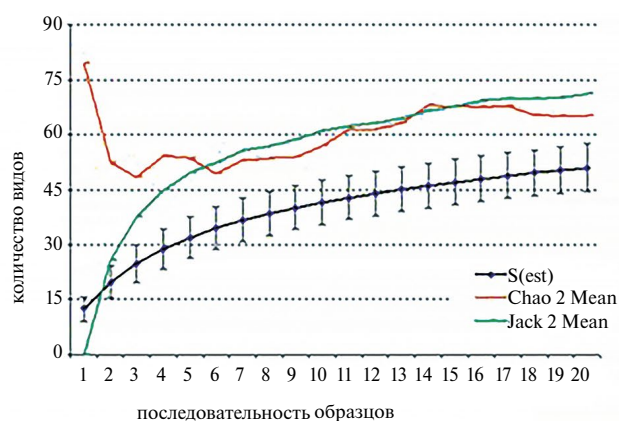


А

БЗМ-Л

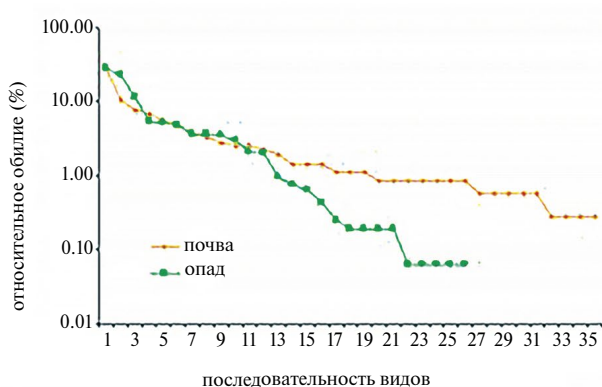


Б

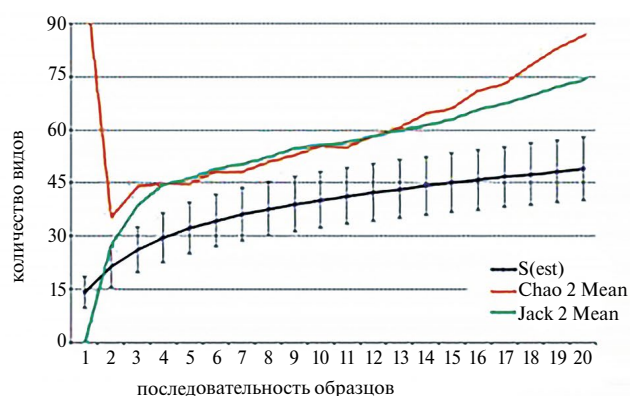


В

БЗМ-Па



Г



Д

Е

Рис. 1. Ранговое распределение видового обилия (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%-й доверительный интервал. S(est) – число выявленных видов; Chao2 – оценки видового богатства алгоритмом Чао второго уровня; Jack2 – оценки видового богатства алгоритмом “складного ножа” второго уровня.

Таблица 4. Степень изученности видового богатства комплексов микромицетов исследованных местообитаний

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%

Примечание. Условные сокращения – см. табл. 2

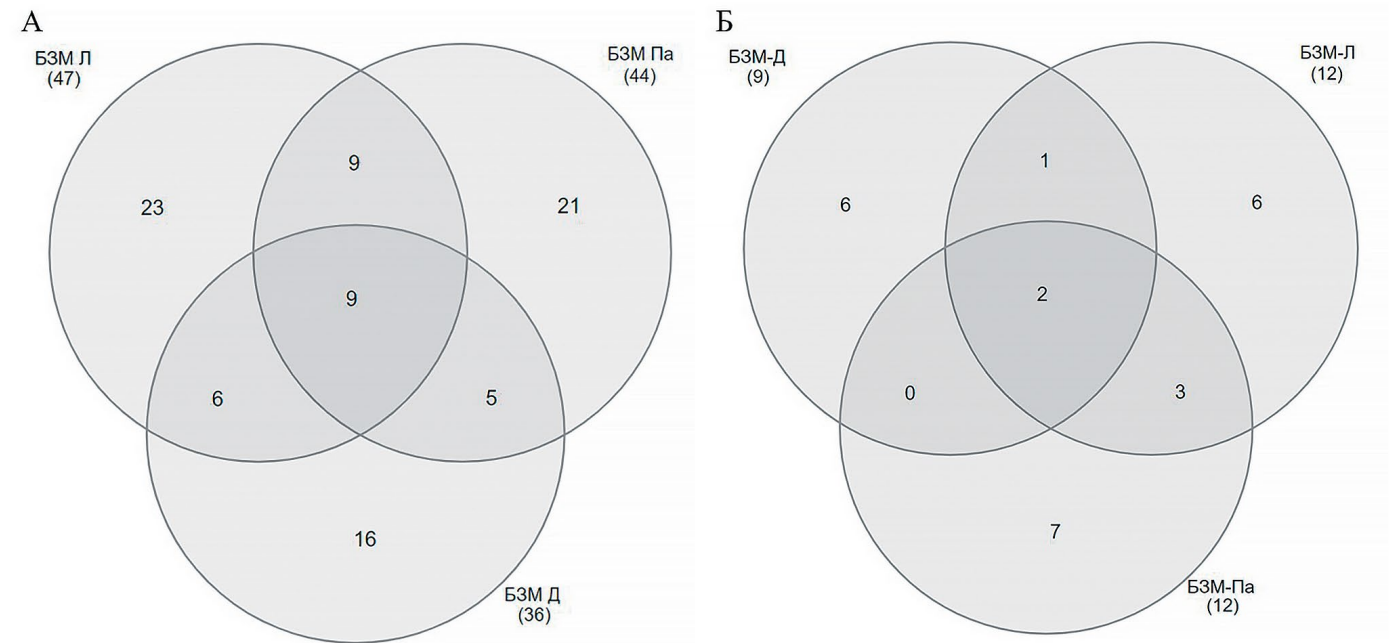


Рис. 2. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных участков лесов в национальном парке Бузьямап: А – сравнение общих видовых списков; Б – сравнение видов-доминантов.

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 семь 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. 2, Б), 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. 5), 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 – Сёренсена (табл. 5), 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

Таблица 5. Индексы сходства Сёренсена (качественные данные, нижняя часть таблицы) и Чао — Сёренсена (количественные данные, верхняя часть таблицы) между комплексами почвообитающих микромицетов разных субстратов изученных местообитаний

Местообитания	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	—

Примечание. Условные обозначения — см. табл. 2.

закономерностей можно получить с использованием метода ординации (рис. 3).

Ординация данных видовому составу комплексов микромицетов из образцов почвы и опада для каждого из трех участков в отдельности (рис. 3, А, Б, В) показывает, что они организуются в относительно компактные группы, соответствующие субстратам.

Ординация, построенная для всех участков лесов национального парка Бузямап (рис. 3, Г), показала своеобразие комплексов микромицетов диптерокарпового леса. Другие участки ближе друг к другу, но все же образуют обособленные группы. Сильнее всего отличаются комплексы микромицетов, выявленные в почве и на листовом опаде лагерьстремиевого 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 таковому 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.

Результаты исследования антибиотической активности в отношении модифицированных штаммов *Escherichia coli*. Для всех 122 штаммов, которые выделены в результате данного исследования, 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.

Анализ полученных результатов показал, что среди протестированных штаммов почти треть выделяет вещества, подавляющие рост тест-культур (36 штаммов из 122), из них пять штаммов блокировали синтез бактериальных белков, 12 — вызывали индукцию

SOS-ответа, а механизм действия веществ, выделяемых остальными активными штаммами, неизвестен. Среди протестированных штаммов для дальнейшей работы были отобраны 10 образцов, образующих наибольшие зоны подавления роста и характеризующиеся выраженной индукцией репортера: № 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 седьмые и 10-е сутки роста. С ними в настоящее время ведется работа по идентификации активных соединений.

ОБСУЖДЕНИЕ

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*, *Humicola*. Представлены также и фитопатогенные грибы — хорошо известные виды родов *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 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

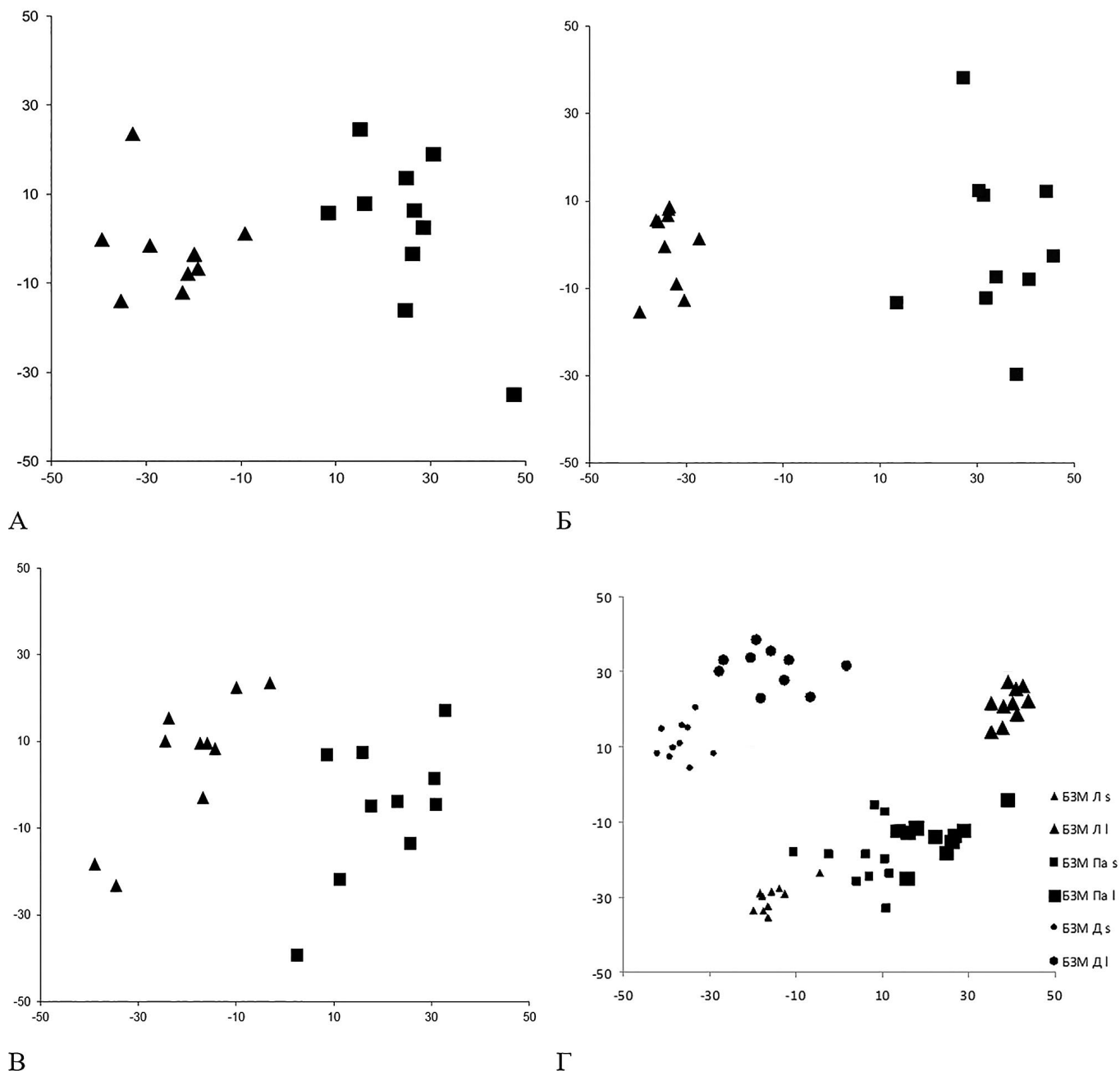


Рис. 3. Ординация комплексов почвообитающих микроскопических грибов, выделенных в национальном парке Бузямап с учетом представленности видов. Метод главных компонент с использованием меры отличия Брея-Куртиса в программе PCO3 (Anderson, 2003): А – участок леса БЗМ-Д; Б – участок леса БЗМ-Л; В – БЗМ-Па; Г – сравнение трех участков лесов, s – верхний горизонт почвы; l – опад. Треугольником обозначены образцы опада, квадратом – образцы почвы. Оси отражают абстрактную величину степени сходства комплексов видов микромицетов в проанализированных образцах.

и опавших листьев *Quercus* в Японии (Shirouzu 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 остается недоказанной), в ходе наших исследований этот вид

был встречен на участке (БЗМ-Па) с преобладанием пальм *Arenga westerhoutii* (*Arecaceae*). Микромицет *Thielaviopsis radicularis* тоже описан как связанный с пальмами вид, он является довольно серьезным 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 нами в национальном парке Каттхен 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 radicola*.

Среди исследованных нами ранее лесных массивов 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. 4, А), так и при сравнении списка только по доминирующим видам (рис. 4, Б), коэффициенты сходства видового состава тоже оказались невелики: коэффициент Жаккара — 0.29, а коэффициент Сёренсена — 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, шесть из семи видов *Trichoderma* spp., найденных в Бузямап, встретились также в Локбак. Такие различия могут быть связаны с составом растительных сообществ на этих территориях.

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. 5, А), а при сравнении видов-доминантов по субстратам был найден всего один общий вид — *Aspergillus tubingensis* (рис. 5, Б).

Полученные данные свидетельствуют об уникальности микобиоты лесов национального парка Бузямап, тем не менее состав видов в этих биотопах имеет ряд общих черт: он отличается высоким

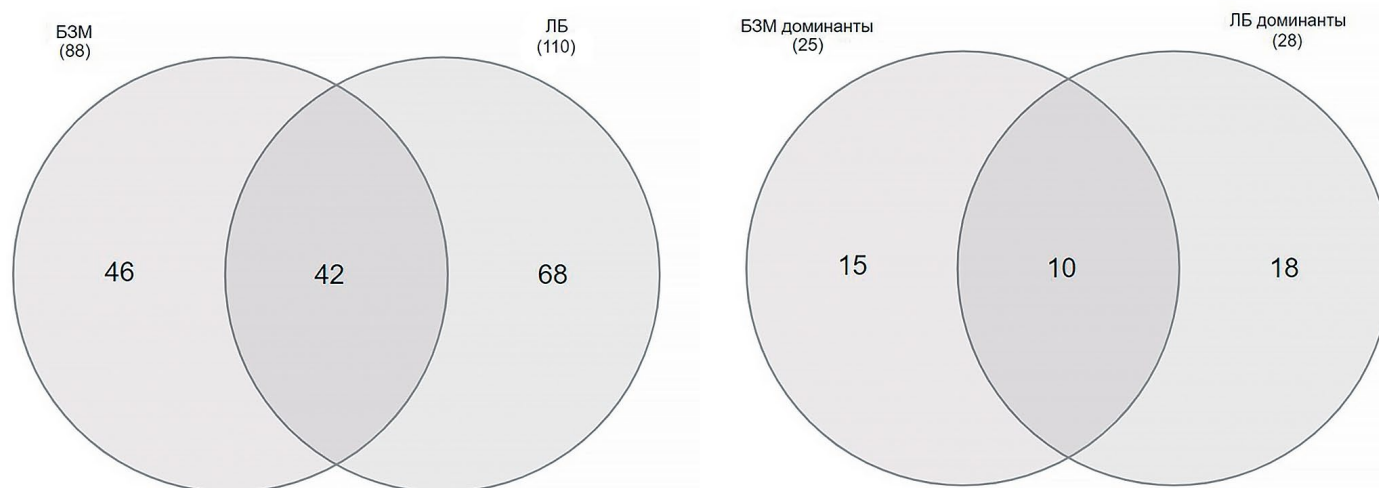


Рис. 4. Диаграмма Венна, отображающая сходство в комплексах видов культивируемых микроскопических грибов исследованных участков лесов в национальных парках Бузямап (БЗМ) и Локбак (ЛБ): А — сравнение общих видовых списков; Б — сравнение видов-доминантов.

образования Российской Федерации (соглашение № 075-15-2021-1396). Работа по исследованию антибактериальной активности поддержана грантом РНФ № 21-64-00006.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Abbas E., Abdulla A.* First report of neck bending disease on date palm in Qatar. *Plant Pathology*. 2003. V. 526. P. 790–790. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2003.00899.x>
- Aleksandrova A.V., Aldobaeva I.I.* Soil-inhabited microscopic fungi of the dry deciduous dipterocarpous forest National park Yok Don, Vietnam. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. V. 521. P. 22–29 (in Russ.).
- Aleksandrova A.V., Sidorova I.I., Tiunov A.V.* Microfungi of soils and litter of the National park Cat Tien (South Vietnam). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2011. V. 45 (1). P. 12–25 (in Russ.).
- Ammar M.I.* First report of *Chalaropsis punctulata* on date palm in Egypt, comparison with other *Ceratocystis* anamorphs and evaluation of its biological control. *Phytoparasitica*. 2011. V. 395. P. 447–453. <https://doi.org/10.1007/s12600-011-0179-z>
- Anderson M.J.* PCO: a Fortran computer program for principal coordinate analysis. Auckland, 2003.
- Ashbee H.R., Evans E.G.V.* Immunology of diseases associated with *Malassezia* species. *Clinical microbiology reviews*. 2002. V. 151. P. 21–57. <https://doi.org/10.1128/CMR.15.1.21-57.2002>
- Baba T., Ara T., Hasegawa M. et al.* Construction of *Escherichia coli* K-12 in-frame, single-gene knockout mutants: the Keio collection. *Molecular Systems Biology*. 2006. V. 2. P. 2006.0008. <https://doi.org/10.1038/msb4100050>
- Bills G.F., Dombrowski A., Pelvez F., et al.* Recent and future discoveries of pharmacologically active metabolites from tropical fungi. In: *Tropical Mycology 2. Micromycetes*. Eds. R. Watling et al. CABI Publishing, N.Y., 2004, pp. 165–194.
- Brandt S.C., Ellinger B., Van Nguyen T. et al.* A unique fungal strain collection from Vietnam characterized for high performance degraders of bioecological important biopolymers and lipids. *PLOS One*. 2018. V. 13 (8). P. e0202695. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0202695>
- Capdet M., Romero A.I.* Fungi from palms in Argentina. *Mycotaxon*. 2010. V. 1121. P. 339–355. <https://doi.org/10.5248/112.339>
- Colwell R.K.* EstimateS, Version 8.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples. 2006. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>
- Devi L.S., Khaund P., Nongkhaw F.M.W. et al.* Diversity of culturable soil microfungi along altitudinal gradients of Eastern Himalayas. *Mycobiology*. 2012. V. 40 (3). P. 151–158. <https://doi.org/10.5941/MYCO.2012.40.3.151>
- Domsch K.H., Gams W., Anderson T.* Compendium of soil fungi. IHW-Verlag, Ehing, 2007.
- Dzhongman R.G.G., ter Braak S.D.F., van Tongeren O.F.R.* Data analysis in community ecology and landscape. Izdatelstvo RASKHN, Moskva, 1999 (in Russ.).
- Ellis M.B.* Dematiaceous *Hyphomycetes*. CMI, Kew, 1993.
- Fröhlich J., Hyde K.D., Petrini O.* Endophytic fungi associated with palms. *Mycol. Res.* 2000. V. 10410. P. 1202–1212. <https://doi.org/10.1017/S095375620000263X>
- Gajbhiye M., Sathe S., Shinde V. et al.* Morphological and molecular characterization of pomegranate fruit rot pathogen, *Chaetomella raphigera*, and its Virulence Factors. *Indian Journal of Microbiology*. 2016. V. 561. P. 99–102. <https://doi.org/10.1007/s12088-015-0554-4>
- Gams W.* *Cephalosporium*-like *Hyphomycetes*: some tropical species. *Transactions of the British Mycological Society*. 1975. V. 64. P. 389–404.
- Glass N.L., Donaldson G.C.* Development of primer sets designed for use with the PCR to amplify conserved genes from filamentous ascomycetes. *Appl. Environm. Microbiol.* 1995. V. 61 (4). P. 1323–1330. <https://doi.org/10.1128/aem.61.4.1323-1330.1995>
- Guu J.R., Ju Y.M., Hsieh H.J.* Bionectriaceous fungi collected from forests in Taiwan. *Botanical Studies*. 2010. V. 511. P. 61–74.
- Hawksworth D.* Fungal diversity and its implications for genetic resource collections. *Stud. Mycol.* 2004. V. 50. P. 9–18.
- Heberle H., Meirelles G.V., da Silva F.R. et al.* InteractiVenn: a web-based tool for the analysis of sets through Venn diagrams. *BMC Bioinformatics*. 2015. V. 161. Article 1. <https://doi.org/10.1186/s12859-015-0611-3>
- Ho H.M., Chuang S.C., Chen S.J.* Notes on *Zygomycetes* of Taiwan IV: three *Absidia* species Mucoraceae. *Fungal Science*. 2004. V. 194. P. 125–131.
- 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. 1988. P. 77–82.
- Hyde K.D., Alias S.A.* Biodiversity and distribution of fungi associated with decomposing *Nypa fruticans*. *Biodiversity et Conservation*. 2000. V. 9 (3). P. 393–402. <https://doi.org/10.1023/A:1008911121774>
- Hyde K.D., Bussaban B., Paulus B. et al.* Diversity of saprobic microfungi. *Biodiversity and Conservation*. 2007. V. 161. P. 7–35. <https://doi.org/10.1007/s13225-018-0415-7>
- Hyde K.D., Zhou D., Dalisay T.* Bambusicolous fungi: a review. *Fungal Diversity*. 2002. V. 9. P. 1–14.
- Index Fungorum CABI Bioscience Database. <https://www.indexfungorum.org/>. Accessed 23.07.2023.
- Kalashnikova K.A., Alexandrova A.V.* Soil inhabiting microscopic fungi of the national park “Bi Dup-Nui Ba” South Vietnam. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 486. P. 355–364 (in Russ.).
- Kalashnikova K.A., Alexandrova A.V.* Soil-inhabiting microscopic fungi of the piedmont tropical forest Loc Bac Forest Enterprise, South Vietnam. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2015. V. 492. P. 91–101. (in Russ.).

- Kalashnikova K.A., Konovalova O.P., Alexandrova A.V.* Soil-inhabiting microfungi of the monsoon dipterocarp forest (the natural reserve Dong Nai, South Vietnam). *Mikologiya i fitopatologiya*. 2016. V. 50 (2). P. 97–107 (in Russ.).
- Kamiyama T., Satoh T., Umino T. et al.* Monamidocin, a novel fibrinogen receptor antagonist. II. Biological activity and a structure-activity relationships. *J. Antibiotics*. 1995. V. 48 (11). P. 1226–1233.
<https://doi.org/10.7164/antibiotics.48.1226>
- Klich M.* Biogeography of *Aspergillus* species in soil and litter. *Mycologia*. 2002. V. 941. P. 21–27.
- Konta S., Hongsanan S., Phillips A.J. et al.* Botryosphaeriaceae from palms in Thailand II—two new species of *Neodeigh-tonia*, *N. rattanica* and *N. rattanicola* from *Calamus rattan* palm. *Mycosphere*. 2016. V. 77. P. 950–961.
<https://doi.org/10.5943/mycosphere/14/1/2>
- Kuznetsov A.N.* Structure and dynamics of the monsoon tropical forest in Vietnam. Moscow, MSU, 2016 (in Russ.).
- Leontyev D.V.* Floristic analysis in mycology: a textbook for students. Kharkov, 2008 (in Russ.).
- Lihovidov V.E., Aleksandrova A.V., Bystrova E.V. et al.* Antibacterial activity of soil fungi of South Vietnam against the causative agent of anthrax. *Sovremennaya mikologiya v Rossii*. 2017a. V. 7. P. 412–414 (in Russ.).
- Lihovidov V.E., Aleksandrova A.V., Bystrova E.V. et al.* Antimicrobial activity of micromycete strains against hospital infections. *Sovremennaya mikologiya v Rossii*. 2017b. V. 7. P. 242–245 (in Russ.).
- Magurran A.E.* Ecological diversity and its measurement. Mir, Moscow, 1992 (in Russ.).
- Methods of soil microbiology and biochemistry. Izdatelstvo MGU, Moscow, 1991 (in Russ.).
- MycoBank Fungal databases. Nomenclature and species banks. 2023. <https://www.mycobank.org/>. Accessed 23.07.2023.
- Mirchink T.G.* Soil mycology. Publishing House of Moscow State University, Moscow, 1988 (in Russ.).
- Mirchink T.G., Ozerskaya S.M., Marfenina O.E.* Methods for identifying complexes of microscopic fungi typical for specific conditions from their structural characterization. *Nauchnye doklady vysshey shkoly. Biologicheskie nauki*. 1982. V. 11. P. 61–66 (in Russ.).
- Orelle C., Carlson S., Kaushal B. et al.* Tools for characterizing bacterial protein synthesis inhibitors. *Antimicrob. Agents Chemotherapy*. 2013. V. 57 (12). P. 5994–6004.
<https://doi.org/10.1128/aac.01673-13>
- Osterman I.A., Komarova E.S., Shiryayev D.I. et al.* Sorting out antibiotics' mechanisms of action: a double fluorescent protein reporter for high-throughput screening of ribosome and DNA biosynthesis inhibitors. *Antimicrob. Agents Chemotherapy*. 2016. V. 60 (12). P. 7481–7489.
<https://doi.org/10.1128/AAC.02117-16>
- Persiani A.M., Maggi O.* A new species of *Heterocephalum* from Ivory Coast soil. *Transactions of the British Mycological Society*. 1986. V. 87. P. 631–635.
- Pfenning L.H., Abreu de L.M.* Diversity of microfungi in tropical soils. In: *F.M.S. Moreira, J.O. Siqueira, L. Brussaard* (eds). Soil biodiversity in Amazonian and other Brazilian ecosystems. CABI Publishing, Oxfordshire, 2006, pp. 184–205.
- Pitt J.I.* The genus *Penicillium* and its teleomorphic states *Eupenicillium* and *Talaromyces*. Academic Press, L., 1979.
- Polizzi G., Castello I., Aiello D. et al.* First report of stem bleeding and trunk rot of Kentia palm caused by *Thielaviopsis paradoxa* in Italy. *Plant Disease*. 2007. V. 918. P. 1057–1057.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-91-8-1057A>
- Ramirez C.* Manual and atlas of the *Penicillia*. Amsterdam. Elsevier Biomedical Press, N.Y., Oxford, 1982.
- Rossman A.Y., Cathie A.M., Farr D.F. et al.* The coelomycetous genera *Chaetomella* and *Pilidium* represent a newly discovered lineage of inoperculate discomycetes. *Mycol. Progress*. 2004. V. 34. P. 275–290.
<https://doi.org/10.1007/s11557-006-0098-4>
- Schoch C.L., Seifert K.A., Huhndorf S. et al.* Nuclear ribosomal internal transcribed spacer (ITS) region as a universal DNA barcode marker for Fungi. *PNAS*. 2012. V. 109 (16). P. 6241–6246. <https://doi.org/10.1073/pnas.1117018109>
- Shirouzu T., Hirose D., Tokumasu S. et al.* Host affinity and phylogenetic position of a new anamorphic fungus *Beltraniella botryospora* from living and fallen leaves of evergreen oaks. *Fungal Diversity*. 2010. V. 43. P. 85–92.
- Shukla A., Singh A., Tiwari D. et al.* Bambusicolous fungi: A reviewed documentation. 2016. *International Journal of Pure and Applied Bioscience (IJPAB)*. V. 4 (2). P. 304–310.
<http://dx.doi.org/10.18782/2320-7051.2268>
- Somrithipol S., Jones E.G.* *Calcarisporium phaeopodium* sp. nov., a new hyphomycete from Thailand. *Sydowia*. 2006. V. 581. P. 133–141.
- Sterling E.J., Hurley M.M., Minh L.D.* Vietnam: a natural history. Yale University Press, New Haven, L., 2006.
- Tamura K., Stecher G., Kumar S.* MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 1. 2021. V. 38(7). P. 3022–3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Taylor J.E., Hyde K.D.* Microfungi of tropical and temperate palms. Fungal Diversity Press, 2003.
- Tsang C.C., Tang J.Y. M., Lau S.K.P. et al.* Taxonomy and evolution of *Aspergillus*, *Penicillium* and *Talaromyces* in the omics era — Past, present and future. *Computational and Structural Biotechnology Journal*. 2018. V. 16. P. 197–210.
<https://doi.org/10.1016/j.csbj.2018.05.003>
- Tsui K.M., Fryar S.C., Hodgkiss I.J. et al.* The effect of human disturbance on fungal diversity in the tropics. *Fungal Diversity*. 1998. V. 1. P. 19–26.
- Van Sung C.* The system of protected areas in Vietnam. Environment and bioresources of Vietnam. Hanoi. The Gioi Publishers. 1995. P. 57–128.
- Visalakshi S., Muthumary J.* Antimicrobial activity of the new endophytic *Monodictys castaneae* SVJM139 pigment and its optimization. *African J. Microbiol. Res.* 2009. V. 39. P. 550–556.
- Vitoria N.S., Cavalcanti M.A.Q., Luz E.D.N. et al.* *Endocalyx melanoanthus* var. *melanoanthus* Ascomycota: new to Brazil and three new hosts. *Mycotaxon*. 2011. V. 1171. P. 109–113.
<https://doi.org/10.5248/117.109>

- Vu D., Groenewald M., de Vries M. et al.* Large-scale generation and analysis of filamentous fungal DNA barcodes boosts coverage for kingdom fungi and reveals thresholds for fungal species and higher taxon delimitation. *Stud. Mycol.* 2019. V. 92 (1). P. 135–154.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2018.05.001>
- White T.J., Bruns T., Lee S. et al.* Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR Protocols*. 1990. P. 315–322.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-12-372180-8.50042-1>
- Whitton S.R., Mckenzie E.H., Hyde K.D.* The current understanding of fungi associated with *Pandanaceae*. Fungi associated with *Pandanaceae*. 2012. *Fungal Diversity Research Series*. V. 21. P. 1–10.
https://doi.org/10.1007/978-94-007-4447-9_1
- Yaguchi T., Someya A., Udagawa S.* New and rare microfungi from the island of Hachijo-Jima. *Mycoscience*. 1996. V. 37. P. 157–162.
- Yilmaz N., Visagie C.M., Houbraken J. et al.* Polyphasic taxonomy of the genus *Talaromyces*. *Stud. Mycol.* 2014. V. 78. P. 175–341.
<https://doi.org/10.1016/j.simyco.2014.08.001>
- Zaid A., De Wet P., Djerbi M. et al.* Diseases and pests of date palm. Chapter XII: Date palm cultivation. Food and Agriculture Organization Plant Production and Protection. 2002. V. 156. P. 227–281.
- Zak J.C., Willig M.R.* Analysis and interpretation of fungal biodiversity patterns. In: *Biodiversity of fungi: Inventory and monitoring methods*. Elsevier Academic Press, Amsterdam, 2004. P. 59–76.
- Александрова А.В., Сидорова И.И., Тиунов А.В.* (Aleksandrova et al.) Микроскопические грибы почв и листового опада национального парка Кат Тиен (южный Вьетнам) // *Микология и фитопатология*. 2011. Т. 45. № 1. С. 12–25.
- Александрова А.В., Алдобаева И.И.* (Aleksandrova, Aldobaeva) Почвообитающие микроскопические грибы светлого диптерокарпового леса национальный парк Йок Дон, Вьетнам // *Микология и фитопатология*. 2018. Т. 52. № 1. С. 22–29.
- Джонгман Р.Г.Г., ТерБраак С.Д.Ф. и др.* (Dzhongman et al.) Анализ данных в экологии сообществ и ландшафтов. М.: Издательство РАСХН, 1999. 306 с.
- Калашикова К.А., Александрова А.В.* (Kalashnikova, Aleksandrova) Почвообитающие микроскопические грибы Национального парка “Би Дуп-Нуй Ба” Южный Вьетнам // *Микология и фитопатология*. 2014. Т. 48. вып.6. С. 355–364.
- Калашикова К.А., Александрова А.В.* (Kalashnikova, Aleksandrova) Почвообитающие микроскопические грибы предгорного тропического леса (лесхоз Лок Бак, Южный Вьетнам) // *Микология и фитопатология*. 2015. Т. 49. № 2. С. 91–101.
- Калашикова К.А., Коновалова О.П., Александрова А.В.* (Kalashnikova et al.) Почвообитающие микроскопические грибы муссонного диптерокарпового леса Заповедник Донг Най, Южный Вьетнам // *Микология и фитопатология*. 2016. Т. 50. № 2. С. 97–107.
- Кузнецов А.Н.* (Kuznetsov) Структура и динамика муссонных тропических лесов Вьетнама. Дисс. ... докт. биол. наук. Москва, 2016. 554 с.
- Леонтьев Д.В.* (Leontyev) Флористический анализ в микологии: учебник для студентов высших учебных заведений. Харьков, 2008. 110 с.
- Лиховидов В.Е., Александрова А.В., Быстрова Е.В. и др.* (Likhovidov et al.) 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. и др.* (Likhovidov et al.) Антимикробная активность штаммов микромицетов в отношении госпитальных инфекций // *Современная микология в России*. 2017б. Т. 7. С. 242–245.
- Мегарран Э.* (Megarran) Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 1992. 181 с.
- Методы почвенной микробиологии и биохимии (Methods)* / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М.: Издательство МГУ, 1991. 304 с.
- Мирчинк Т.Г.* (Mirchink) Почвенная микология. М.: Изд-во МГУ, 1988. 220 с.
- Мирчинк Т.Г., Озерская С.М., Марфенина О.Е.* (Mirchink et al.) Выявление комплексов микроскопических грибов по их структуре // *Научные доклады высшей школы. Биологические науки*. 1982. № 11. С. 61–66.

Soil-Inhabiting Microscopic Fungi of the Foothill Forests of Bu Gia Map National Park (Vietnam)

I. I. Antonova^{a,#}, A. V. Aleksandrova^{a,b,##}, E. A. Antonov^{a,b,###}, I. A. Volynkina^{a,c,####},
and D. A. Lukyanov^{a,d,####}

^a Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

^b Joint Vietnam-Russian Tropical Research and Technological Centre, Hanoi, Vietnam

^c Kurchatov Institute National Research Center, Moscow, Russia

^d Skolkovo Institute of Science and Technology, Russia

[#]e-mail: antirina22@yandex.ru

^{##}e-mail: alina-alex2011@yandex.ru

^{###}e-mail: antonovea@my.msu.ru

^{####}e-mail: info@mail.bio.msu.ru

The information about species composition and conformation characteristics of microfungi's complexes in the soil and leaf litter of specially protected natural areas of Vietnam. The mycological examinations of the Bu Zia Map National Park were carried out for the first time. List of species that was found by dilution plate method from 60 samples includes 88 species of microscopic fungi belonging to 42 genera and 15 types of sterile forms. 13 species of them were not observed previously for Vietnam. *Mucoromycota* was represented by only two species that related to the order *Mucorales*. *Basidiomycota* was represented by only one species. The most of identified fungi belongs to *Ascomycota*, dominant part of them is anamorphic. The leading orders are *Eurotiales* (42 species) and *Hypocreales* (17 species). Among the anamorphic forms there is a lot of different species *Aspergillus* and *Penicillium*. In soil from dipterocarp forest were identified 36 species microscopic fungi from 19 genera and eight sterile forms were isolated. There are three species were included in the group of dominants: *Aspergillus tubingensis*, *Penicillium ochrochloron*, *Trichoderma harzianum*. On a forest with *Lagerstroemia* sp. (*Lythraceae*) was found 47 species from 24 genera and 4 sterile forms were isolated. In the palm tropical forest area with *Arenga westerhoutii* (*Arecaceae*) 44 species of micromycetes from 27 genera and 5 sterile forms were isolated. The number of typical (dominant and frequent) species is very large, especially for the complex of micromycetes of the soil. *Purpureocillium lilacinum* and *Trichoderma harzianum* were also present. Rare tropical fungi have been found, such as *Heterocephalum taiense*, *Chaetomella circinoseta* and *C. raphigera* — soil fungi that are usually isolated from tropical soils and plants. *Endocalyx melanoxanthus* that has a tropical distribution and is associated with palm trees was found in Vietnam for the first time. The micromycete *Thielaviopsis radicola* which is a rather serious pathogen of palm was found in the soil in a forest area with a predominance of *Lagerstroemia* sp. Complexes of micromycetes of the studied forest areas are divided into groups according to the types of habitats studied and by the types of different substrates. The complexes of micromycetes that were found in the soil and on the litter of the *Lagerstroemia* forest are very different. The degree of study of the species composition for all habitats is not very high: from 56 to 78%. Further studies of this group are promising and may lead to the identification of new species.

Keywords: biological diversity, micromycetes, mycobiota, soil microfungi, tropical forest