

Л. Л. ОСИПЯН, А. Г. БАТИКЯН

ВЗАИМООТНОШЕНИЯ В ГРИБНЫХ АССОЦИАЦИЯХ,
РАЗВИВАЮЩИХСЯ НА ОВОЩАХ И ПИЩЕВЫХ ПЛОДАХ
В ПЕРИОД ИХ ХРАНЕНИЯ

Изучалось формирование ассоциаций грибов на овощах и пищевых плодах в период хранения. Установлен состав видов грибов и выявлены взаимоотношения между ними в одной ассоциации.

Полученные данные свидетельствуют о большом разнообразии взаимодействия грибов в ассоциациях, которое обусловлено составом их компонентов, субстратом и его физиологическим состоянием.

В последние годы внимание микологов обращено на исследование грибов, развивающихся совместно в числе двух и более и образующих на определенных органах растений группировки, именуемые некоторыми авторами комплексами [1], ассоциациями (Гулеа, по [2]) или микосинузиями [2]. Сначала эти наблюдения, чаще не специальные, а попутные, сводились лишь к констатации фактов, и лишь в немногих работах делается попытка разбора взаимоотношений грибов в этих ассоциациях. Так, Симонян [2] в специальной работе, посвященной взаимоотношениям грибов в микосинузиях, образованных на органах растений, устанавливает четыре типа микосинузий. В дальнейшем число типов Симонян сокращает до трех [3]. На наш взгляд, эта классификация требует уточнения, так как строится на основании двух разнокачественных признаков: формировании микосинузий и выявлении взаимоотношений между компонентами.

Анализируя факты совместной встречаемости грибов, наколленные за многие годы исследований [4—7], мы можем заключить следующее.

Ассоциации грибов, включающие совместно развивающиеся виды на различных органах растений, чаще всего формируются из сапроптических компонентов и возникают на отмирающих или уже отмерших частях растений или на переработанной продукции растительного происхождения. Сюда же следует отнести и грибы, образующие «чернь». За ними следуют, по частоте встречаемости, ассоциации, включающие паразитные грибы, сочетающие свое развитие с сапроптическими видами. Обычно такие ассоциации возникают в конце вегетации или когда паразитный гриб, в силу своих биологических особенностей, несколько раньше переходит к завершению своего развития, а субстратное расте-

ние или его пораженный орган оказываются достаточно ослабленными и восприимчивыми к сапрофитным грибам. Для таких ассоциаций характерно развитие и плеоморфных грибов, представленных паразитной бесполой и сапрофитной половой стадиями. И наконец, реже наблюдаются ассоциации, образованные только паразитными видами. (У паразитных грибов в период активного развития вообще редко встречаются сопутствующие виды, как паразитные, так и сапрофитные). Нередко компонентами таких ассоциаций становятся грибы, обладающие мицофильной способностью, вплоть до гиперпаразитов, или грибы, генетическая связь которых, возможно, еще не доказана, но и не исключается. К числу последних могут относиться, например, некоторые виды *Septoria* и *Cercospora*, *Septoria* и *Ramularia* и др.

В литературе больше всего примеров можно встретить относительно последних двух приведенных нами типов ассоциаций. Среди природных ассоциаций первого типа, включающих сапрофитные компоненты, благодатным объектом для исследований являются мясистые плоды после сбора — в период хранения. С рассматриваемых в настоящей статье позиций, грибы на этих субстратах никем не исследовались.

Работая в течение многих лет над мицофлорой овощей, пищевых плодов и переработанных продуктов растительного происхождения, мы имели возможность следить за формированием грибных ассоциаций в период хранения питающих их субстратов, за взаимоотношениями между компонентами этих ассоциаций и процессами сукцессий видов. Ассоциации грибов на мясистых плодах, клубнях, корнеплодах и луковичах формируются в основном лишь тогда, когда эти органы теряют свою первоначальную упругость и в них начинаются процессы старения. На свежесобранных плодах или в период их хранения с целью дозревания развиваются одиночные виды сапрофитных грибов, очевидно, в слабой степени проявляющие факультативный паразитизм. Их развитие обычно бывает обусловлено травматическими нарушениями поверхностного покрова плода. Не встречая конкурирующих микробов, виды эти беспрепятственно и очень быстро распространяются, захватывая весь плод. Такое явление часто наблюдается на баклажанах, пораженных *Botrytis nutans* или *Trichothecium roseum*, апельсинах, пораженных видами *Penicillium*, и др. На переработанных растительных продуктах, как, например, варенье, джемы, овощные консервы, также преобладают монопольные виды. Это, вероятно, связано, во-первых, со специфичностью субстрата и приуроченностью к нему определенных видов (они неоднократно выделяются с одного вида субстрата), и, во-вторых, малыми возможностями проникновения инфекции, так как продукты эти обычно хранятся в закрытой посуде.

С наступлением старения и особенно при наличии травмы появляются одно- или многоочаговые поражения одним видом сапрофитного гриба. Затем следует возникновение новых очагов, вызванных иными сапрофитными грибами. Априорно можно предположить, что это в

основном виды эпифитной микрофлоры конкретного субстрата. Однако подтвердить это возможно только экспериментально, что входит в наши дальнейшие планы.

Так формируются ассоциации микромицетов на плодах, клубнях, корнеплодах и луковицах, слагающие компоненты которых вступают в самые разнообразные взаимоотношения. Но прежде чем рассмотреть эти взаимоотношения, хотелось бы проанализировать систематический состав грибов в ассоциациях.

В таблице рассматриваются 33 ассоциации на 20 исследуемых объектах, включающих 46 видов грибов. В ассоциациях преобладают роды *Penicillium*—8 видов (21 штамм), *Alternaria*—7 (15 штаммов) и *Botrytis*—10 (13 штаммов). Остальные роды встречаются значительно реже. Идентичный видовой состав в ассоциациях

Таблица
Видовой состав грибов в ассоциациях по субстратам и их взаимодействие

Субстрат	Виды, штаммы грибов и их взаимодействие	Взаимодействие в эксперименте
1	2	3
Арбуз	<i>Verticillium lateritium</i> Berkeley (4A) <i>Trichothecium roseum</i> Lk. (4B) <i>Stemphylium botryosum</i> Wallr. (4C)	—
Баклажан	<i>Botrytis racemosa</i> DC. (122A) <i>Alternaria tenuis</i> Nees (122B) <i>Penicillium camemberti</i> Thom (122C)	идентично естественному
Баклажан	<i>Alternaria</i> sp. (139A) <i>Alternaria tenuissima</i> (Fr.) Wiltsh. (139B) <i>Botrytis cinerea</i> Pers. (139C)	—
Баклажан	<i>Botrytis infestans</i> Sacc. (138A) <i>Alternaria cheiranthi</i> (Lib.) Wiltsh. (138B) <i>Penicillium expansum</i> Lk. (138C)	идентично естественному
Баклажан	<i>Botrytis racemosa</i> DC. (160A) <i>Alternaria cheiranthi</i> (Lib.) Wiltsh. (160B)	—
Баклажан	<i>Penicillium camemberti</i> Thom (140A) <i>Stemphylium ilicis</i> Tengwall (140B)	идентично естественному
Баклажан	<i>Alternaria cheiranthi</i> (Lib.) Wiltsh. (141A) <i>Botrytis nutans</i> Payer. (141B)	—
Баклажан	<i>Penicillium camemberti</i> Thom (142A) <i>Alternaria cheiranthi</i> (Lib.) Wiltsh. (142B)	—
Баклажан	<i>Penicillium lanoso-viride</i> Thom (150A) <i>Alternaria tenuissima</i> (Fr.) Wiltsh. (150B)	идентично естественному
Баклажан	<i>Penicillium italicum</i> Wehmer (152A) <i>Cladosporium epiphyllum</i> (Pers.) Mart. (152B) <i>Alternaria humicola</i> Oud. (152C)	—

1	2	3
Виноград	<i>Rhizopus nigricans</i> Ehrenb. (103Б) <i>Trichothecium roseum</i> Lk. (103А) <i>Penicillium resticulosum</i> Birkinshaw (103С)	↓ ↓ ↑
Капуста	<i>Penicillium resticulosum</i> Birkinshaw (69Б) <i>Botrytis platensis</i> Speg. (69А)	↓ идентично естественному
Картофель	<i>Penicillium lanosum</i> Westling (131А) <i>Alternaria tentissima</i> (Fr.) Wiltsh. (131Б)	↑ —
Картофель	<i>Verticillium lateritium</i> Berk. (46А) <i>Fusarium solani</i> (Mart.) Appel (46Б)	↓ —
Королек	<i>Penicillium urticae</i> Bainier (59Б) <i>Rhizopus microsporus</i> v. Tiegh. (59А) <i>Trichothecium roseum</i> Lk. (59С)	↑ ↑ ↓
Лук	<i>Penicillium resticulosum</i> Birkinshaw (93А) <i>Aspergillus niger</i> v. Tiegh. (93Б)	↑ идентично естественному
Лук	<i>Stemphylium botryosum</i> Wallr. <i>Cladosporium herbarum</i> Lk.	↑ —
Лепцина	<i>Trichothecium roseum</i> Lk. (135А) <i>Torula convoluta</i> Harz. (135Б)	↓ —
Дикая груша (панта)	<i>Cladosporium linicola</i> Pidop. et Deniak (158Б) <i>Penicillium lanosum</i> Westling (158А)	↑ —
Персик	<i>Alternaria dianthi</i> Stevens et Halb. (102А) <i>Sphaerotheca pannosa</i> Lev. v. <i>persicae</i> <i>Woronich.</i> (102Б)	↓ —
Персик	<i>Penicillium lanosum</i> Westling (118А) <i>Mucor racemosus</i> Fres. (118Б)	↑ —
Свекла красная	<i>Penicillium lanoso-viride</i> Thom (100А) <i>Fusarium poae</i> (Peck) Wollenweber (100Б)	↓ —
Свекла сахарная	<i>Penicillium resticulosum</i> Birkinshaw (64А) <i>Fusarium oxysporum</i> Schlecht. v. <i>orthoceras</i> (App. et Wr.) Bilai (64Б)	↑ —
Томат	<i>Alternaria solani</i> (Ell. et Mart.) Sorauer <i>Alternaria tenuis</i> Nees	↑ —
Томат	<i>Rhizopus artocarpi</i> (Berk. et Br.) Boedijn (123А) <i>Alternaria cheiranthi</i> (Lib.) Wiltsh. (123Б)	↓ —
Тыква	<i>Botrytis douglassi</i> Tubeuf Beitr. (58А) <i>Botrytis tephroidea</i> Sacc. et Ell. (58Б) <i>Penicillium lanosum</i> Westling (58С)	↑ ↓ —
Фасоль	<i>Botrytis lanae</i> Sacc. (51А) <i>Botrytis cinerea</i> Pers. (51Б)	↓ —
Черешня	<i>Botrytis paeoniae</i> Oud. (28А) <i>Monilia cinerea</i> Bonorden (28Б)	↓ —

1	2	3
Черешня	<i>Monilia cinerea</i> Bonorden (24A) <i>Colletotrichum fructigenum</i> (Berk.) Vassil. (24Б)	↓
Черешня	<i>Penicillium urticae</i> Bainier (99A) <i>Alternaria cheiranthi</i> (Lib.) Wiltsh. (99Б) <i>Botrytis ochracea</i> Sacc. (99C)	↓ ↑
Джем из яблок	<i>Aspergillus niger</i> v. Tiegh. (101А) <i>Penicillium solitum</i> Westling (101Б)	↓
Баклажан в томатном соусе	<i>Penicillium resticulosum</i> Birkinshaw (87Б) <i>Aspergillus niger</i> v. Tiegh. (87А)	↑
Вишневка	<i>Aspergillus glaucus</i> Lk. (76Б) <i>Mucor macrocystis</i> Gams (76А)	↓

* Направление стрелки обозначает угнетающее действие одного гриба на другой.
—/— Взаимодействие в эксперименте не испытывалось.

на разных субстратах наблюдается редко. Только в одном случае *Aspergillus niger* и *Penicillium resticulosum* отмечены совместно на луковицах лука и консервированных баклажанах в томатном соусе. Сочетание определенных родов на определенном субстрате встречается часто. Так, часто являются компонентами одной ассоциации на баклажане виды *Botrytis* и *Alternaria*, *Botrytis* и *Penicillium*, *Botrytis* и *Penicillium*; на арбузе сочетаются виды *Trichothecium* и *Stemphylium* или *Verticillium* и *Stemphylium*; на винограде — *Trichothecium*, *Penicillium* и *Rhizopus*; на помидоре — *Alternaria* и *Rhizopus*. В грибных ассоциациях в период их активной жизнедеятельности почти не наблюдается развития бактерий. Что же касается взаимодействий компонентов в исследованных грибных ассоциациях, то они представлены по видам в табл. 1. Поведение одних и тех же видов меняется в зависимости от состава компонентов ассоциации и от субстрата. В целом взаимоотношения в ассоциациях антагонистические. Лишь в двух случаях они оказались индифферентными. В ассоциациях с двумя компонентами обычно один гриб ограничивает развитие другого, а иногда полностью вытесняет его. Такой пример приводился нами ранее [6] на луке, когда *Stemphylium botryosum* в короткое время подвергался сукцессии, а вместо него развивался столь же обильный налет *Cladosporium herbarium*. В ассоциациях с тремя компонентами возможны самые разнообразные комбинации воздействий. Так, например, на тыкве *Botrytis tephroidea* подавляет развитие *Penicillium lanosum* и *Botrytis douglasii*. Последний в свою очередь подавляет *Penicillium lanosum*.

В ряде случаев один из трех компонентов остается индифферентным, например, *Penicillium camemberti* на баклажане в сочетании с *Alternaria tenuis* и *Botrytis racemosa*. Неодинаково взаимодействие компонентов и по времени. Так, на баклажане *Botrytis infestans* сна-

чала подавляет развитие *Alternaria cheiranthi*, а несколько позже — *Penicillium expansum*. То же самое наблюдалось и при культивировании этих штаммов в чашках Петри. Иногда гриб не только угнетает развитие другого, но даже переходит на него. Такая агрессивность наблюдалась у *Penicillium lanosum* по отношению к *Cladosporium linicola* (панта) у *P. resticulosum* по отношению к *Trichothecium roseum* (вино-град). Этим свойством отличается и *Rhizopus nigricans*. Не оказали заметного воздействия друг на друга *Penicillium camemberti* в ассоциации с *Alternaria tenuis* и *Botrytis nutans*, а также *Alternaria cheiranthi* и *Botrytis racemosa*, развивающиеся на баклажане.

Суммируя наблюдения, следует отметить, что наибольшая агрессивность проявляется видами рода *Botrytis*. Из тринадцати штаммов девяти видов двенадцать штаммов этого рода подавляли развитие других грибов и главным образом из рода *Penicillium*. Развитие штаммов *Botrytis* лишь в трех случаях угнеталось другими грибами. Из них в двух случаях они угнетали виды своего же рода (на тыкве и фасоли). Случаи угнетения и вытеснения из ассоциации одного вида грибами другого вида из того же рода наблюдались нами на томате (штаммы *Alternaria tenuis* по отношению к *Alternaria solani*).

Известный своими антибиотическими свойствами гриб *Trichothecium roseum* подавляет развитие *Torula convoluta* и *Penicillium urticae*, но сам не выдерживает антагонизма с *Verticillium lateritium*, который оказался сильным антагонистом *Stemphylium botryosum* и *Fusarium solani*. Заметную агрессивность к видам *Penicillium* проявили виды *Alternaria*, хотя сами оказались подавленными видами *Botrytis*. Виды *Penicillium* уступают и такому компоненту, как *Aspergillus niger*.

Некоторые грибные ассоциации были воспроизведены нами в числовых культурах и показали идентичный с природными ассоциациями результат (табл. 1).

Полученные данные свидетельствуют о большом разнообразии взаимодействий грибов в ассоциациях, которое обусловлено составом компонентов, субстратом и его физиологическим состоянием, т. е. консортивными связями. Изложенный фактический материал дополняет наши представления о биологической активности отдельных видов грибов.

Ереванский государственный университет,
кафедра низших растений

Поступило 22.VII 1977 г.

Լ. Լ. ՀՈՎՍԵՓՅԱՆ, Հ. Գ. ԲԱՑԻՔՅԱՆ

ՓՈԽՀԱՐԱՔԵՐՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԸ ՊԱՀՊԱՆՄԱՆ ՇՐՋԱՆՈՒՄ
ՊՏՈՒԴՆԵՐԻ ԵՎ ԲԱՆՉԱՐԵԴԵՆԻ ՎՐԱ ԶԱՐԳԱՑՈՂ
ՍՆԿԵՐԻ Ա.ՍՈՑԻԱՅԻԱՆՆԵՐՈՒՄ

Ուսումնասիրվել է սնկերի ասոցիացիաների ձևավորումը պտուղների և բանջարեղենի վրա՝ պահպանման շրջանում։ Հաստատվել է սնկերի տեսա-

կային կազմը և նրանց միջև եղած փոխարաբերությունները մի ասոցիացիայի շրջանակներում: Իրենց առավել ագրեսիվ դրսնորեցին *Botrytis* ցեղի տեսակները, որոնք ճնշում են այլ սնկերի և հատկապես՝ *Penicillium* ցեղի տեսակների զարգացումը: Ուժեղ անտագոնիստական հատկություններ ի հայտ բերեց *Verticillium lateritium*-ը *Stemphylium botryosum*, *Fusarium solani* և *Trichothecium roseum* տեսակների նկատմամբ: *Penicillium* ցեղի տեսակների նկատմամբ նկատելի ագրեսիվություն ի հայտ բերեցին *Alternaria* ցեղի տեսակները:

Ստացված տվյալները վկայում են ասոցիացիաներում սնկերի փոխարաբերությունների փոփոխականության մասին, որը պայմանավորված է նրանց բաղադրիչների կազմով, սուբստրատով և ֆիզիոլոգիական վիճակով:

L. L. OSIPIAN, A. G. BATIKIAN

INTERRELATIONSHIP IN FUNGI ASSOCIATIONS DEVELOPING ON VEGETABLES AND FOOD FRUITS DURING THEIR PRESERVATION

The formation of fungi associations in vegetables and food fruits during their preservation as well as the composition of the fungi species and their interrelation in one association have been studied. The most aggressive were the strains of *Botrytis* species suppressing the development of other fungi, mainly of *Penicillium* genus. Strong antagonistic properties were revealed by *Verticillium lateritium* against *Stemphylium botryosum*, *Fusarium solani* and *Trichothecium roseum* as well as to *Penicillium* species by *Alternaria* species.

The obtained data indicate a great variation in fungi relationship in the associations which are conditioned by their nutrition, substrate composition and physiological state.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Рудаков О. Л. Биология и условия паразитизма грибов рода Ботритис, Фрунзе, 1959.
2. Симонян С. А. Микология и фитопатология, 9, 6, 1975.
3. Симонян С. А. Автореф. докт. дисс., Ереван, 1976.
4. Осипян Л. Л. Паразитные гифальные грибы Армянской ССР, Ереван, 1962.
5. Осипян Л. Л. Микофлора Армянской ССР, 1, Ереван, 1967.
6. Осипян Л. Л. Микофлора Армянской ССР, 3, Ереван, 1975.
7. Осипян Л. Л., Батикян А. Г. Биологический журнал Армении, 29, 1, 1976.