

Д. Н. ТЕТЕРЕВНИКОВА-БАБАЯН, Л. С. ЗАКЯН

О ВЛИЯНИИ ТЕМПЕРАТУРЫ И ЗНАЧЕНИЯ рН СРЕДЫ  
НА РОСТ КОЛОНИЙ И ПРОРАСТАНИЕ КОНИДИЙ  
ВИДОВ ALTERNARIA и STEMPHYLIUM

Систематическому положению и внутривидовым подразделениям родов *Alternaria* и *Stemphylium* посвящено довольно много исследований, однако до сих пор нет вполне согласованного мнения о том, какие признаки следует считать более или менее стойкими видовыми критериями. Вопрос этот особенно трудно разрешим в силу большой изменчивости этих грибов.

Род *Alternaria* был создан еще в дофризовские времена в 1817 г. Нисом [14] на основе одного вида, *A. tenuis* Nees и характеризовался автором, как имеющий споры с поперечными и продольными перегородками и нитевидным клювиком, расположенные цепочками. В 1832 г. Фриз [11] уже не признает описанный Нисом вид, переносит его в род *Togula* и устанавливает новый род, *Macrosporium*, куда входят 4 вида без цепочек спор или с таковыми. В 1883 г. Валрот [15] описывает род *Stemphylium* (с типовым видом *S. botryosum* Wallr.), со вдутыми верхушками конидиеносцев и овальной формой спор. Однако несколько позже Корда [9] предлагает считать *Macrosporium* синонимом *Alternaria*, согласно правилам приоритета по Международному кодексу ботанической номенклатуры; эта концепция сохраняется и поныне в основных работах, посвященных названным родам.

Позже систематикой этих родов занимались Эллиот [10], Бол [8], Энгл [6] и некоторые другие авторы. В 1933 г. Вилтшир [16] посвятил им серьезные исследования. Он отметил, что признаки, указывавшиеся многими авторами для рода *Macrosporium* противоречивы, ведут к путанице, и предлагает аннулировать этот род. К роду *Alternaria* Вилтшир относит все виды, имеющие на конидиях клювик (конидии в цепочках или без них). Он предлагает считать бывший типовой традиционный вид *A. tenuis* auct., по которому сейчас не имеется нигде материала, доступного для проверки и описания, также аннулированным и заменить его *A. tenuissima* (Nees) Fr. (син. *Macrosporium tenuissimum* Fr.). Виды с сарцинообразными спорами, обычно относимые к *Macrosporium*, он группирует в род *Thyrospora*, который им же позже переводится в синонимы *Stemphylium* в качестве его подрода *Eu-Stemphylium* с сарциновидными спорами. Другой подрод, *Pseudo-Stemphylium* имеет овальные споры.

В 1946 г. вышла большая работа П. Ниргаарда [13] о датских видах *Alternaria* и *Stemphylium*, в которой он подверг основательному пересмотру все до сих пор описанные виды этих двух родов. В разграничении их друг от друга Ниргаард придерживается принципа Вилтшира: *Alternaria* имеет конидии с клювиком, образующиеся цепочками и редко—поодиночке; *Stemphylium*—конидии овальные, без клювика и без цепочек. Важнейшими видовыми критериями для разграничения видов *Alternaria* и *Stemphylium* он принимает форму, размер конидий, число перегородок, наличие или отсутствие клювика; менее важными—окраску конидий, скульптуру эписпория, способ расположения конидий, размер, форму, перегородчатость конидиеносцев, культуральные признаки и способность мицелия образовывать геммы. Специализацию по питающим растениям или по субстрату, температурные критерии роста и др. физиологические особенности Ниргаард считает пригодными только для разграничения физиологических рас, но не видов. На основании этого принципа все многочисленные, описанные до сих пор виды *Alternaria* были сведены им всего к 15-ти видам, с 4-мя вариациями, а виды *Stemphylium*—к трем видам с 1 вариацией. Нам кажется, что подобное чрезмерное укрупнение видов было преждевременным, тем более, что в пределах укрупненных видов наблюдается очень большая вариабильность признаков, в частности размеров и форм конидий, о чем свидетельствуют данные Ниргаарда, его описания и иллюстрации.

В новейшем исследовании рода *Alternaria* П. Жоли [12] подчеркивает, что гербарные сборы, без сомнения, дают систематику точные морфологические критерии для определения видов грибов. Однако, в поисках естественной классификации для характеристики видов необходимо синтетически использовать и другие биологические признаки, в частности, исследовать физиологические свойства видов, экологию, патогенность и т. д. Для рода *Alternaria* он считает очень важными физиологические и экологические критерии. Число самостоятельных видов и форм *Alternaria*, признаваемых Жоли [12], составляет 27.

Из работ последнего десятилетия большого внимания заслуживают исследования Горленко с сотрудниками [2], Горленко и Успенской [2], разграничивающих паразитные виды *Alternaria* и *Stemphylium* от сапрофитных по количеству накапливаемого ими аминного азота при росте в чистых культурах.

Хотя многие авторы для разграничения видов интересующих нас родов в теории признают значение температурных критериев, сведений по этому вопросу в литературе мало.

У Ниргаарда по отдельным видам приводится температурный оптимум, но ничего не говорится о минимальных и максимальных температурах роста. У Жоли [12] при описании видов вообще не указаны температурные критерии.

Сведения о температурных условиях для развития некоторых фитопатогенных видов *Alternaria* и *Stemphylium* рассеяны по журнальным

статьям и сообщениям, а о сапрофитных видах такого рода данных почти нет. Приводимые сведения очень разноречивы.

Так, по данным Нелен [14], оптимальной температурой для прорастания конидий *Macrosporium solani* Ell. et Mart. [ныне — *Alternaria dauci* (Kühn) Gr. et Sk. f. sp. *solani* (Ell. et Mart.) Neergaard] является 18—24°C, по Осницкой [3]—25—30°, по Геращенко (цитиров. по Нелен) — 20—25° [4].

Для *A. brassicae* (Berk.) Sacc Веймер (цит. по Д. Н. Тетеревниковой-Бабаян [5]) указывает очень высокий температурный оптимум прорастания конидий—33—35°, максимум 40—46°, минимум—ниже 1,5°. Для того же вида, по Осницкой [3], оптимальная температура—25°.

Для развития *A. tenuis* auct. на листьях петрушки Бобеш [7] дает следующие критерии: оптимальная температура 25°, минимальная 4°, максимум 38°. Специальных исследований, где проводилось бы сравнение температурных критериев большого числа видов или штаммов двух изучаемых нами родов, обнаружить не удалось. Почти не имеется также данных по влиянию значения рН среды на рост этих грибов.

В процессе изучения видового состава родов *Alternaria* и *Stemphylium* в Армении мы поставили задачу наряду с другими вопросами изучить также отношение определенного набора видов и штаммов к различным температурам и рН среды.

Из общего числа около 200 штаммов, выделенных нами в Армении из разных субстратов (больные растения, плоды, овощи, растительные остатки, почва и т. д.), для опытов был избран определенный набор штаммов, относящихся к одному и тому же виду или к разным.

Изучение влияния температуры велось в двух сериях опытов: в отношении быстроты роста колоний и в отношении прорастания конидий. Воздействие разных значений рН изучалось только в отношении роста колоний.

Методика постановки опытов была следующей.

Чашки Петри с картофельно-глюкозным агаром засеивались культурами изучаемых штаммов и помещались в условия разных температур (табл. 1), от 31° до 8°C. Измерения диаметра колоний в мм велись ежедневно в течение 7 дней, когда мицелий большинства штаммов покрыл собою поверхность чашки. В таблице приведены данные измерений на 3 и 7-ой дни.

Проращивание конидий проводилось в каплях на предметных стеклах, помещенных в чашки Петри, увлажняемые фильтровальной бумагой, которые ставились в политермостат при шести разных температурах от 31° до 5°C (табл. 2).

Для проращивания использовались следующие среды: водопроводная вода (контроль), стерильная вода, 1% раствор глюкозы, яблочный и бобовый отвары. Все варианты опыта (по температурам и средам) ставились в 4 повторностях. Подсчет процента прорастания производился через 16 час. после постановки опыта с выводом средних по 4-м повторностям.

Таблица 1  
Влияние различных температур на рост колоний грибов *Alternaria* и *Stemphylium*,  
(диаметр в мм). Посев 12.III.1966 г.

Виды и штаммы	С какого субстрата выделены	16.III 1966 г.					22.III 1966 г.						
		31°	26°,5	19°,5—20°	17°	15°	8—9°	31°	26°,5	19°,5—20°	17°	15°	8—9°
		Alt. tenuis 3	ризосфера томата	—	39	31	27	13	—	—	вся	86	80
A. tenuis 16	герань (лист)	—	18	20	22	11	—	—	47	40	63	23	—
A. tenuis 20	томат	10	25	14	10	5	—	17	75	48	37	23	—
A. tenuis 53	томат	—	9	28	26	18	13	—	49	79	65	50	32
A. chartarum 33	герань (стебель)	—	32	26	20	18	—	—	72	64	43	34	—
A. chartarum f. stemphylioides 46	пшеница (колос)	25	41	33	23	10	—	65	88	83	66	45	—
A. consortiale 26	томат	21	40	28	18	9	—	почти вся	вся	76	53	27	—
A. oleraceae 9	бакла (семена)	+	49	38	28	16	—	+	вся	вся	81	53	—
A. circinans 4	ризосфера томата	+	50	34	28	12	—	+	вся	80	62	49	—
A. cheiranthi 12	герань (стебель)	—	6	49	37	24	5	—	9	вся	вся	78	55
A. tenuissima 39	арбуз (плод)	—	45	27	20	16	—	—	вся	59	56	41	—
St. ilicis 2	ризосфера томата	—	17	15	8	5	—	—	42	36	27	15	—
St. ilicis 11	герань (лист)	+	36	32	24	17	—	+	82	58	50	32	—
St. ilicis 22	поверхн. бутылки вина	—	31	21	17	14	—	—	55	39	34	22	—
St. ilicis 30	яблоко	29	43	22	20	10	—	48	вся	78	63	40	—
St. ilicis 44	барбарис (побег)	17	37	33	21	14	—	67	вся	70	59	36	—
St. botryosum 1	ризосфера томата	—	32	27	21	12	—	—	вся	46	46	35	+
St. radicinum 47	пшеница (колос)	—	34	29	22	14	—	—	вся	59	43	24	—

Знаком + отмечены следы роста гриба.

Влияние различного значения pH на рост колоний изучалось в чашках Петри на картофельно-глюкозном агаре с pH, установленном от 4 до 9, при температуре, оптимальной для роста (26°C).

Измерения проводились тем же порядком, что и при изучении влияния температуры.

Результаты опытов суммированы в табл. 1—3. Из табл. 1 явствует, что для всех изученных видов и штаммов *Alternaria* и *Stemphylium*, оптимальная температура роста находится около 26°C. Почти все штаммы уже не растут при 8—9°, кроме трех, у которых наблюдаются следы роста.

При этой оптимальной температуре быстрота роста, как у видов, так и у штаммов в пределах вида, довольно сильно отличается друг от друга. Очень быстрый рост при 26°, покрывающий всю чашку, наблюдается, к примеру, у *A. consortiale*, *A. oleraceae*, *A. circinans*, *A. cheiranthi* и *A. tenuissima*, а также у большинства видов и штаммов *Stemphylium*. У других видов в тех же условиях диаметр колоний достигает 70—80 мм (*Alt. chartarum*, отдельные штаммы *A. tenuis*, *Stemphylium ilicis*), а у некоторых всего лишь 40—55 мм (штамм *A. tenuis* с герани, сапрофитный штамм *St. ilicis* 22). Из сказанного очевидно, что в пределах одного и того же вида разные штаммы при оптимальной температуре ведут себя в отношении роста различно (штаммы *A. tenuis*, *St. ilicis*).

Таблица 2

Результаты проращивания конидий штаммов *Alternaria* и *Stemphylium*  
при разных  $t^{\circ}$  в водопроводной воде

Виды и штаммы	С какого субстрата выделены	Средний процент прорастания при температуре					
		31	27	20	15	10	5
<i>Alt. tenuis</i> 59	Altheae	73	63	58	50	35	12
<i>Alt. circinans</i> 4	ризосфера томата	64	69	48	41	29	0
<i>St. ilicis</i> 83	семена томата	58	52	36	31	25	14
<i>St. ilicis</i> 30	яблоко	68	75	64	53	44	0,5
<i>St. botryosum</i> 1	ризосфера томата	55	76	52	40	6	0
В стерильной воде							
<i>Alt. tenuis</i> 59	Altheae	59	48	38	31	23	4
<i>Alt. circinans</i> 4	ризосфера томата	55	58	45	38	28	0
<i>St. ilicis</i> 83	семена томата	59	34	32	29	24	12
<i>St. ilicis</i> 30	яблоко	49	63	57	51	38	0
<i>St. botryosum</i> 1	ризосфера томата	42	48	37	31	3	0
В 1% растворе глюкозы							
<i>Alt. tenuis</i> 59	Altheae	80	69	57	52	46	20
<i>Alt. circinans</i> 4	ризосфера томата	93	95	85	63	56	0
<i>St. ilicis</i> 83	семена томата	86	84	64	56	49	42
<i>St. ilicis</i> 30	яблоко	69	80	73	63	48	1
<i>St. botryosum</i> 1	ризосфера томата	69	81	64	53	6	1
В яблочном отваре							
<i>Alt. tenuis</i> 59	Altheae	91	89	84	76	59	23
<i>Alt. circinans</i> 4	ризосфера томата	99	100	85	79	70	0,5
<i>St. ilicis</i> 83	семена томата	98	94	90	88	84	79
<i>St. ilicis</i> 30	яблоко	92	98	87	79	69	3
<i>St. botryosum</i> 1	ризосфера томата	96	99	81	60	11	2
В бобовом отваре							
<i>Alt. tenuis</i> 59	Altheae	97	96	94	84	73	23
<i>Alt. circinans</i> 4	ризосфера томата	99	100	89	79	71	1
<i>St. ilicis</i> 83	семена томата	98	94	90	88	84	79
<i>St. ilicis</i> 30	яблоко	97	99	94	78	68	5
<i>St. botryosum</i> 1	ризосфера томата	99	100	86	52	18	3

При высшей испытанной температуре ( $31^{\circ}$ ) большинство штаммов уже не растет или дает следы роста, но есть среди них и теплолюбивые, растущие при этой температуре отлично (*A. consortiale*) или хорошо (*A. chartarum* f. *stemphylioides*, *Stemphylium ilicis* 44). Опыты по проращиванию конидий показали (табл. 2), что для всех пяти изученных штаммов наилучшей средой прорастания является бобовый отвар, затем яблочный и 1% раствор глюкозы. Плохо прорастают конидии в водопроводной и особенно в стерильной воде, где отсутствуют какие-либо питательные вещества.

Температурный оптимум для прорастания конидий всех штаммов на всех средах колеблется в небольших пределах:  $27^{\circ}$ — $30^{\circ}\text{C}$ .

При самой низкой из испытанных температур штаммы ведут себя различно в отношении прорастания конидий. Некоторые из них при 5° дают более 70% прорастания (*St. ilicis* 83), другие прорастают слабо (*A. tenuis* 59 с *Altheae*), третьи — единично или совсем не прорастают (*A. circinans*, *St. ilicis*, *St. botryosum*).

Из данных по скорости роста мицелия при разных температурах можно сделать заключение, что быстрота роста при оптимальной температуре, а также при максимальной и минимальной не может быть надежным критерием вида, а является индивидуальным свойством отдельных штаммов, выработавшимся у них в процессе эволюционного приспособления к условиям их произрастания в разных экологических условиях.

Результаты опытов по влиянию значения рН в питательной среде на скорость роста изучаемых 10 штаммов приведены в табл. 3.

Таблица 3

Влияние различных рН на рост колоний грибов *Alternaria*, *Stemphylium*, в мм  
Посев 16.VI 1967 г.

Виды и штаммы	С какого субстрата выделены	Рост колоний в мм при разном рН											
		19.VI 1967 г.						23.VI 1967 г.					
		4	5	6	7	8	9	4	5	6	7	8	9
<i>Alternaria tenuis</i> 53	томат	25	31	31	33	31	26	32	46	49	71	67	63
<i>Alt. chartarum</i> f. <i>stemphylioides</i> 46	пшеница (колос)	24	32	33	34	35	33	33	80	82	83	85	80
<i>Alt. consortiale</i> 37	морковь	15	24	26	28	27	24	20	33	60	74	70	67
<i>Alt. resedae</i> 13	сирень (побер)	29	32	33	35	34	30	48	76	73	84	80	61
<i>Alt. resedae</i> 19	сирень (побер)	26	34	31	29	28	28	59	76	74	71	70	62
<i>Alt. circinans</i> 4	ризосфера томата	27	38	35	34	34	30	63	85	82	80	76	75
<i>St. ilicis</i> 22	поверхность бутылки вина	19	20	23	26	24	19	29	33	45	49	46	40
<i>St. ilicis</i> 27	томат	24	34	37	34	32	26	52	61	82	79	75	72
<i>St. ilicis</i> 30	яблоко	19	24	26	23	22	21	45	47	73	54	52	45
<i>St. botryosum</i> 1	ризосфера томата	18	27	29	30	31	28	29	52	56	63	65	44

Все 10 штаммов *Alternaria* и *Stemphylium* могут расти при рН от 4 до 9. Оптимальное значение рН для быстроты роста у разных штаммов различно. Так, если *A. resedae* 19, *A. circinans* дают наиболее быстрый рост при рН 5, то *St. ilicis* 27, *St. ilicis* 30 — при рН 6, некоторые штаммы, в том числе *St. ilicis* 22, — при рН 7, и наконец, для роста *A. chartarum* f. *stemphylioides* и *St. botryosum* оптимальное значение рН = 8. Таким образом, в пределах одного и того же вида разные штаммы различно реагируют на степень кислотности или щелочности питательной среды.

### З а к л ю ч е н и е

Опыты по изучению влияния температуры на быстроту роста колоний и на прорастание конидий в разных средах, влияния значения рН

среды на развитие разных видов *Alternaria* и *Stemphylium*, а также различных штаммов в пределах вида, показали следующее:

Отношение изученных форм *Alt.* и *Stemphylium* к температуре и к рН среды невозможно причислить к основным критериям для разграничения видов этих родов друг от друга, оно лишь может быть использовано, как дополнительный признак. Это свойство является индивидуальным для каждого штамма в пределах вида и у разных видов, оно вырабаталось в процессе эволюционного приспособления к условиям их произрастания в разных экологических условиях.

Ереванский государственный университет,  
кафедра низших растений

Поступило 2.VII 1968 г.

Գ. Ն. ՏԵՏԵՐՆԻՎԻԿՈՎԱ-ԲԱԲԱՅԱՆ, Լ. Ս. ՀԱՅՅԱՆ

ALTERNARIA և STEMPHYLIUM ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ՄԻՑԵԼԻՈՒՄԻ ԱՃԻ ՈՒ  
ՀԵՐՄԱՍՏԻՃԱՆԻ ԵՎ ՄԻՋԱՎԱՅՐԻ ՐԻ-ի ԱՉԳԵՏՈՒԹՅՈՒՆԸ  
ԿՈՆԴԻՏԻՄՆԵՐԻ ԾՂՄԱՆ ՎՐԱ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Փորձեր են դրվել ուսումնասիրելու համար ջերմաստիճանի ազդեցությունը միցելիումի աճի արագության և տարբեր սննդամիջավայրում կոնիդիումների ծլման վրա, ինչպես նաև միջավայրի pH-ի ազդեցությունը *Alternaria*-ի և *Stemphylium*-ի տարբեր տեսակների ու տեսակի սահմաններում տարբեր շտամների վրա:

Հաստատված է, որ աճման լավագույն ջերմաստիճանը ուսումնասիրվող բոլոր տեսակների և շտամների համար գտնվում է 26-ի շուրջը: Գրեթե բոլոր շտամները չեն աճում 8—9°-ում, բացի 3-ից, որոնք ցույց են տալիս աճման հետքեր: Մի քանի շտամներ 31°-ում տալիս են գերազանց կամ լավ աճ և դրանով իսկ հանդիսանում են ջերմասեր, իսկ շտամների մեծ մասը չեն աճում, կամ տալիս են աճման հետքեր: Լավագույն ջերմաստիճանի պայմաններում տարբեր շտամների մոտ աճի արագությունը որոշ չափով տատանվում է:

Միջավայրի pH-ի ազդեցության վերաբերմամբ նկատվում է, որ ուսումնասիրվող բոլոր շտամները կարող են աճել pH 4—9-ի սահմաններում: Տարբեր շտամների համար pH-ի լավագույն արժեքը տարբեր է, մի մասի համար հավասար է 5-ի, մյուս մասի համար՝ 6-ի, իսկ մյուսների համար՝ 7-ի կամ, նույնիսկ, 8-ի: Նույն տեսակի սահմաններում շտամները տարբեր վերաբերմունք են ցույց տալիս սննդամիջավայրի pH-ի նկատմամբ:

Այսպիսով, *Alternaria* և *Stemphylium*-ի ուսումնասիրված ձևերի վերաբերմունքը ջերմաստիճանի ու միջավայրի pH-ի նկատմամբ, չի կարելի դասել այդ ցեղերը տեսակների բաժանման հիմնական չափանիշների շարքը, այլ միայն կարող է տալ լրացուցիչ տեղեկություն տեսակների մասին: Այդ հատկությունները հանդիսանում են յուրաքանչյուր տվյալ շտամի համար հատկանիշներ և արդյունք են երկարատև էվոլյուցիայի:

## Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Герасимов Б. А., Осницкая Е. А. Вредители и болезни овощных культур, 1953.
2. Горленко М. В. и Успенская Г. Д. ДАН СССР, т. 131, 3, 1960.
3. Горленко М. В., Левкина Л. М., Успенская Г. Д., Чиннов Е. А. Вестн. Москов. универ., 3, сер. биол. почвенная.
4. Нелен Е. С. Сообщ. дальневост. филиала им. В. Л. Комарова Сиб. отд. АН СССР, вып. II, Владивосток, 1959.
5. Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Болезни овоще-бахчевых культур в Армении и меры борьбы с ними, т. I, Ереван, 1959.
6. Angell H. R. Journ. Agric. Res. 38:1929.
7. Bobes J. Studii si cercetari de Agronomie (Cluj) ann VIII, 3—4, 1957.
8. Bolle P. C. Die durch Schwärzepilze (Phaeodictyeae) erzeugten Pflanzenkrankheiten. Proefschrift. Amsterdam, 1924.
9. Corda A. C. J. Flore illustrée des Mucédinées d'Europe, 1840.
10. Elliott, John A. Amer. Journ. Bot. 4, 1917.
11. Fries E., X. Macrosporium. Sistema mycologicum 3, 1849.
12. Joly P. Le Genre Alternaria. Recherches physiologiques, biologiques et systematiques. Paris, 1964.
13. Neergaard P. Danish species of Alternaria and Stemphylium: taxonomy, parasitism, economical significance. London, 1945.
14. Nees, von Esenbeck C. G. System der Pilze. Würtburg, 1917.
15. Wallroth. Flore cryptogamica germanial, II:Vol. 2, Nortmbergiae, 1833.
16. Wiltshire, Trans Brit. Myc. Soc. 18, 1933.

