

Л. Л. ОСИПЯН

К ВОПРОСУ О СОЖИТЕЛЬНОСТИ И МИКОФИЛЬНОЙ СПОСОБНОСТИ ГИФАЛЬНЫХ ГРИБОВ

В последние полтора десятилетия в связи с изысканием биологических средств борьбы с грибными патогенами появилось немало работ, посвященных исследованию сожительства грибов и микопаразитизму, явлениям издавна известным в микологии, но недостаточно изученным.

Среди грибов, обитающих на грибах, довольно высокий процент составляют гифальные. В литературе в числе микофильных гифальных грибов упоминаются роды *Trichothecium*, *Cladosporium* (оба особенно часто), *Ramularia*, *Fusicladium* и др. Они поселяются как на микроскопических грибах, так и на плодовых телах макромицетов. В одном случае их совместное обитание носит эпифильный [1], в другом—антагонистический или паразитический характер [9].

Грибы, наделенные микофильной способностью (т. е. способностью обитать на грибном субстрате), представлены сапрофитными и паразитными видами. По Нико [8], грибные паразиты на шляпочных грибах могут сильно угнетать своего хозяина, вызывая нарушения в росте и форме, или не оказывать на него заметного влияния. Согласно тому же автору, специфичный состав сапрофитных плесневых грибов на агариковых связан со своеобразным набором источников углеродного питания субстрата (трегалоза, маннит, гликоген), легко усваиваемых плесневыми грибами.

Природа паразитизма грибов на грибах, по Барнету [5], детально изучавшему это явление, существенно не отличается от взаимоотношений микроскопических паразитов с высшими растениями. Барнет различает два типа гиперпаразитов. 1. Паразиты, выделяющие ферменты, разрушающие клетки хозяина при помощи неспецифических токсинов. У таких паразитов поглощение питательных веществ происходит из убитых клеток хозяина. Они широко специализированы и культивируются на обычных лабораторных питательных средах. Этот тип паразитов Барнет называет некротрофным. 2. Паразиты, требующие для своего развития ростовые факторы, которые извлекаются непосредственно из живых клеток хозяина. Барнет их называет биотрофными.

Гиперпаразитизм на микроскопических грибах особенно часто развивается в эцидиях и других спороношениях ржавчинных грибов. По мнению Стояновича [6], гиперпаразитизм более распространенное явление, чем это предполагалось.

Микофильные грибы нередко угнетают развитие другого гриба своей способностью антагонистического воздействия. Тузе-Суле [9] описывает случай совместного нахождения на плодах семечковых видов *Fusicladium* и *Trichothecium roseum* Link ex Fries, при котором сапрофитный возбудитель розовой плесени своими выделениями в конечном итоге вызывает гибель возбудителя парши и начинает питаться за счет больного плода.

Еще в 1962 году в работе «Паразитные гифальные грибы Армянской ССР» [2] мы обратили внимание на факт нахождения паразитного гриба *Ramularia coleosporii* Sacc. на уредоподушечках *Coleosporium campanulae* (Pers.) Lév. развивающегося на *Campanula alliariaefolia* W. и встречающегося повсеместно в лесах Дилижана и Анкаванского ущелья. В этой же работе приводились другие примеры совместной встречаемости некоторых грибов.

За последние годы нами накоплен новый материал, представляющий интерес с точки зрения теоретического познания вопроса микопаразитизма и сожительства у грибов, а также использования этих особенностей в сельскохозяйственной практике.

Из представителей рода *Ramularia* на грибах зарегистрированы еще два вида. Один из них—*R. rosea* (Fuck.) Sacc.—известен в литературе как гиперпаразит, развивающийся на листьях ив, пораженных ржавчинным грибом. Этот вид наблюдался нами на спороношении *Melampsora salicis-albae* Kleb. в образцах из Апарана. Имеется сообщение Симонян [4] о нахождении *R. rosea* совместно с *M. salicis-albae* и *Septogloeum salicinum* Sacc. на листьях *Salix* sp. в Мегринском районе.

В нашем образце *R. rosea* из Мартуни ржавчина ивы не отмечена, несмотря на то, что она имеет большое распространение в районе сбора. Это наблюдение может служить доказательством возможного самостоятельного существования вида *R. rosea* независимо от первичного паразита.

Не менее интересен вид *R. lappaе* (Bres.) Ferr., развивающийся совместно с ржавчинным грибом *Puccinia bardanae* (Walr.) Sda на листьях лопуха. Этот гриб распространен в Шамшадинском и Красносельском районах, где часто можно наблюдать самостоятельное развитие обоих грибов на разных экземплярах растений.

У упомянутого выше *R. coleosporii* конидиальный налет покрывает своим спороношением уредоподушечки ржавчины и местами захватывает большие участки ткани листовой пластинки, свободной от ржавчины.

В Дилижане нами [2] зарегистрирован гриб *Fusicladium euphorbiae* Karak., самостоятельно поражающий листья *Euphorbia* sp. Этот же гриб был обнаружен нами в Анкаванском ущелье на молочае, пораженном *Melampsora* sp. Черноватый, бархатистый конидиальный налет *F. euphorbiae* обычно развивается в местах спороношения ржавчины, иногда переходя на ткань листовой пластинки.

Большой микофильной способностью обладают грибы из рода *Cladosporium*. В эцидиях *Russinia graminis* Pers., паразитирующего на барбарисе, развивается гриб *C. aecidiicola* Thuem. Симонян [3] в этих эцидиях наблюдала одновременно два гриба — *C. aecidiicola* и *Macrosporium* sp., ограничивающих широкое распространение ржавчины. Этим же автором гриб *C. aecidiicola* отмечен также в эцидиях *Russinia tragopogi* Cda.

Из представителей рода *Cladosporium* нами зарегистрировано еще два вида, обитающие на грибах: *C. exoasci* Lindau на сумках *Exoascus pruni* Sadeb., обуславливающие развитие кармашков слив, и *C. umbrinum* Fries на карпофорах агариковых грибов. Первый гриб развился вскоре после хранения кармашков в комнатных условиях, а второй был обнаружен в мае в Иджеванском районе в лесу во влажной станции.

С другими грибами, особенно с видами *Alternaria*, *Stemphyllium*, *Scolecotrichum*, *Fusicladium*, очень часто встречается *C. herbarum* (Pers.) Fries. Так, этот вид нами наблюдался совместно с *F. fraxini* Aderh., *A. tenuis* Nees, *A. vitis* Cav. Симонян [3] отмечает *C. herbarum* совместно с *A. dianthi* Stev. et Hall. и *Phoma herbarum* West. совместно с *Scolecotrichum graminis* Fuck., *C. molle* Cooke совместно с *Macrosporium cladosporioides* Desm. и др.

Агрессивное развитие *C. herbarum* дважды наблюдалось нами на обильном конидиальном налете *Stemphyllium botryosum*, которым были поражены зеленые и увядающие листья лука. [В обоих случаях *S. botryosum* в короткое время полностью исчезал, а вместо него развивался столь же обильный налет *C. herbarum*.

Такое же явление было замечено у родственных видов *Alternaria solani* (Ell. et Mart.) Sor. на плодах томата и *A. tenuis*. Первый гриб вскоре замещался вторым видом. Паразитические свойства *A. tenuis* в отношении *A. solani* известны в литературе [7].

Нередки случаи совместного развития видов *Cladosporium* и *Heterosporium*. Так, на листьях кукурузы нами определены совместно обитающие *C. brunneum* и *H. maydis*. Вследствие некоторого морфологического сходства виды этих родов часто ошибочно отождествляются и определяются как один вид, принадлежащий к тому или иному роду.

О *Fusicladium fraxini*, вызывающем паршу ясеня, и сопутствующих ему грибах мы сообщали еще в 1962 году. На пятнах от парши очень часто поселяются грибы из родов *Cladosporium*, *Macrosporium*, несколько реже — *Gloeosporium* и *Ascochyta*. Они угнетают *F. fraxini*, конидии которого постепенно исчезают. На конидиальном налете *F. pirinum* на плодах груши нами зарегистрировано развитие гриба *Trichotecium roseum*, который вскоре вытеснил возбудителя парши. Подобное явление на плодах семечковых, пораженных паршой, наблюдал и Тузе-Суле [9].

Значительный интерес представляют грибы, вызывающие чернь, не редко описываемые в литературе под названием *Fumago vagans* Pers

ex Fries. На самом деле в образовании черни очень часто одновременно участвует несколько грибов из различных систематических групп — гифальных, пикнидиальных, сумчатых, — родовой и видовой состав которых изменчив. К этому выводу пришел Воронихин [1] на основе сопоставления списков грибов Крыма и Кавказа, образующих чернь.

Наши исследования показали, что в Армянской ССР чернь вызывается грибами из родов *Apiosporium* (*Carpodium*), *Tripodosporium*, *Cladosporium*, *Coniothecium*, *Hormiscium* и *Fumago*. Самостоятельность последнего рода в микологической литературе взята под сомнение. Ввиду этого его систематическая принадлежность подлежит дальнейшему исследованию. Перечисленные грибы часто встречаются вместе по 2—4 и более вида в разных комбинациях, образуя симбиоз, в состав которого иногда входят и водоросли.

Микофильная способность *R. coleosporii*, *R. rosea*, *F. euphorbiae* ряда видов *Cladosporium* расценивается в литературе как гиперпаразитизм. В отношении некоторых видов высказывается сомнение относительно возможности их самостоятельного существования (*R. rosea*). В приведенных нами примерах обращает на себя внимание способность большинства микофильных грибов развиваться самостоятельно. Весьма очевидно, что так называемые гиперпаразиты связаны не только с первичными паразитами, но и с высшими растениями-хозяевами, по отношению к которым они, при свободном от ржавчины развитии, также становятся первичными паразитами. Вполне вероятно, что в случаях, подобных *R. lappae* и *F. euphorbiae* (эти виды могут развиваться совершенно независимо от ржавчинных), мы имеем дело с факультативным вторичным паразитизмом.

Не во всех случаях совместная встречаемость грибов свидетельствует о гиперпаразитической функции одного из них. Нам думается, что здесь мы имеем дело прежде всего с микофильной способностью грибов. Что же касается их гиперпаразитической роли, то такое утверждение в каждом конкретном случае требует доказательств, основанных на анатомических и других исследованиях.

Ереванский государственный университет
кафедра низших растений

Поступило 26.XI 1969 г.

Լ. Լ. ՀՈՎՍԵՓՅԱՆ

ՀԻՅԱԼ ՄԵԿԵՐԻ ՀԱՄԱԿԵՑՈՒԹՅԱՆ ԵՎ ՄԻԿՈՅԻԼ
ԱՌԱՆՁՆԱՀԱՏՎՈՒԹՅԱՆ ՀԱՐՑԻ ՄԱՍԻՆ

Ս. մ փ ո փ ո լ մ

Հնդհանրացված են տեղեկությունները հիֆալ սնկերի մասին, որոնք զարգանում են ուրիշ սնկերի վրա կամ համակեցություն մեջ են միմյանց հետ: *Ramularia coleosporii*, *R. rosea*, *Fusicladium euphorbiae* տեսակները հայտնի են որպես հիպերպարազիտներ ժանկասնկերի սպորազոցումների վրա:

Հեղինակի կողմից դրանք դիտվել են նաև որպես ինքնուրույն գոյություն ունեցող օրգանիզմներ: Ըստ երևույթին դրանք կապված են ոչ միայն առաջնային պարազիտների հետ, այլ նաև բարձրակարգ տեր-բույսերի հետ, որոնց նկատմամբ նրանք, ժանկի բացակայության դեպքում, իրագործում են առաջնային պարազիտի դերը: Որոշ սնկեր, ինչպես օրինակ՝ *R. lappa* և ուրիշները, կարող են դրսևորել ֆակուլտատիվ երկրորդային պարազիտիզմ:

Նշված են դեպքեր, երբ որոշ սնկեր ագրեսիվ ազդեցություն են գործում ուրիշ սնկերի վրա, որի հետևանքով վերջիններս լրիվ ոչնչանում են:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Воронихин Н. Н. Ботанический журнал СССР, XIX, 6, 1934.
2. Осибян Л. Л. Паразитные гифальные грибы Армянской ССР. Изд. ЕГУ, 1962.
3. Симонян С. А. Грибные паразиты растений ботанических садов АрмССР. Изд. АН АрмССР, 1965.
4. Симонян С. А. Биологический журнал Армении, XXII, 1, 1969.
5. Barnett H. L. Mycologia, LVI, 1, 1963.
6. Josifović M., Stojanovic D. Rev. roumaine biol. Sér. bot. 11, 1—3: 11—114, 1966.
7. Neergaard P. Danish species of Alternaria and Stemphylium. London, 1945.
8. Nicot Jacqueline. Sci et nature, 77, 1966.
9. Tauze-Soulet J.—M. Rev. mycol. 32, 4, 1967.