

УДК: 632.482.19 (048)

Проблема спорыньи злаков (*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.): история и современность (обзор)

© 2013. Л. М. Щеклеина, к.с.-х. н., с.н.с., Т. К. Шешегова, д.б.н., зав. лабораторией,
Зональный научно-исследовательский институт сельского хозяйства Северо-Востока
им. Н. В. Рудницкого Россельхозакадемии,
e-mail: utkina.e.i@mail.ru

В статье приведены исторические сведения по открытию и исследованию спорыньи злаков. Описаны фитопатологические, медицинские и ветеринарные аспекты этой проблемы. Приведены основные причины возникновения болезни и обоснованы методы защиты, в т.ч. и селекционные – на примере исследований в НИИСХ Северо-Востока.

The article presents historical data on ergot of cereals discovering and research. Phytopathologic, medical and veterinary aspects of this problem are described. The main reasons of the disease are given and protection methods are stated, including selection ones – by the example of research at the North East agriculture research institute.

Ключевые слова: спорынья, склероции, вредоносность,
биология гриба, защита растений, озимая рожь

Keywords: ergot, sklerotium, injuriousness,
biology, protection of plants, winter rye

Большая вредоносность спорыньи (*Claviceps purpurea* (Fr.) Tul.) в сельском хозяйстве обусловлена возможностью отравления людей и животных зерном и сеном, содержащими склероции патогена. В то же время склероции с давних пор используются в медицине. Чрезвычайно широкий географический ареал спорыньи обусловил важную роль гриба в жизни человека.

Из истории проблемы. Сложный цикл развития спорыньи стал понятен в 1853 г. благодаря трудам французского учёного Tulasne. Он доказал, что склероции, сумчатая и конидиальная стадии, считавшиеся до сих пор обособленными грибами, представляют собой фазы развития одного и того же вида [1, 2].

Болезнь, вызываемая спорыньёй, наделяла много неприятного в истории народов и целых государств. Заболевание, вызываемое отравлением алкалоидами спорыньи, называется эрготизмом. Первое упоминание о нём под названием «Огонь Святого Антония» относится к периоду Средневековья. Тогда были зарегистрированы случаи отравления спорыньёй, проявившиеся в виде ощущения горения рук и ног, сильных конвульсий и судорог, потери сознания и галлюцинаций; позднее возникала гангрена конечностей в такой степени, что пальцы рук и ног чернели и отпадали, как будто сожжённые невидимым огнём [2, 3].

В 1670 г. доктор Thuillier выдвинул гипотезу, что эрготизм – результат потребления продуктов из зерна, инфицированного спорыньёй. Следовательно, ключом к разгадке могло быть качество продовольствия. Сопоставив результаты засорённости ржи склероциями спорыньи с частотой возникновения болезни, Thuillier понял её причину, однако не смог доказать свою гипотезу. Это произошло намного позже, когда Rene Tulasne (1853) описал полный цикл жизни спорыньи [4].

Крупные вспышки заболевания эрготизмом были отмечены в 1927 г. (более 200 случаев) в Англии, а в 1951 г. – во Франции (также более 200 случаев). В России сильная эпидемия произошла в 1832 г., когда в 30 различных районах смертность достигала 66% [5]. По данным В. С. Синицкого (1963), особенно много заболевших наблюдалось в 1926–1927 гг. (10000 зафиксированных случаев) [6].

Таким образом, спорынья оказала большее, чем любая другая разновидность гриба, воздействие на мир в прошлом. И в настоящее время эта проблема не менее актуальна для отраслей сельского хозяйства, комбикормовой и перерабатывающей промышленности.

Гриб *C. purpurea* способен инфицировать большинство зерновых культур и дикорастущих злаков. Круг питающих растений этого патогена достигает 400 видов [1, 3, 7 – 13 и др.], но больше других культур спорыньёй

поражается озимая рожь. Являясь перекрёстно опыляющимся растением, она имеет открытое цветение, и поэтому её завязь легко доступна для заражения [14 – 18]. Спорынья имеет ярко выраженную органотропную специализацию и приурочена только к генеративным органам растений.

Спорынья проявляется всюду при наличии условий, способствующих развитию гриба. Наиболее благоприятны районы с высокой влажностью воздуха (70% и выше) и умеренно тёплой погодой (около +20 °С) в период цветения растений. Эти условия, обеспечивающие высокую продуктивность спорыньи, чаще всего проявляются в республиках Прибалтики, западных областях Украины и Белоруссии, в центральной Европе, во многих районах Дальнего Востока, на Северо-Востоке европейской части России [1, 4, 19]. В Кировской области, по многолетним наблюдениям (1998–2012 гг.), распространение болезни в посевах озимой ржи составляет от 0,2 до 1,3%. Это означает, что в среднем 1 м² посева содержит от 0,5 до 3,3 растения со склероциями гриба. При сильном поражении (более 3-х склероций в колосе) их весовое содержание в урожае превышает допустимые нормативы для продовольственного и фуражного использования зерна. Наиболее поражаемым является сорт озимой ржи Кировская 89 (0,9–8,0%), но в отдельные благоприятные для патогена годы не менее поражаются и другие сорта: Фалёнская 4 – до 0,8%, Крона – до 4%, Вятка 2 – до 6%.

Вредоносность спорыньи многогранна. Прежде всего, это проблема фитопатологическая, т. к. часть зерна растение теряет за счёт замещения его склероциями. При поражении колоса происходит обеспложивание большого количества цветков, и не только тех, в которых образуются непосредственно склероции. Дело в том, что на их образование используется большое количество питательных веществ. Поэтому в ослабленных вследствие этого растениях задерживается развитие здоровых цветков, и зерно в них также не завязывается.

У заражённых колосьев озёрность снижается до 15% [20]. Однако это зависит от количества сформировавшихся склероций. По данным А. И. Немковича (2005), озёрность колоса с одним и двумя склероциями снижалась на 22%, с тремя – на 41%, с четырьмя – на 50 и с пятью – на 52% [21]. В исследованиях В. Блашчака (1954) и Л. С. Гитмана (1960), потери урожая из-за спорыньи составляют не более 0,3% [2, 14]. Другие исследователи оце-

нивали их намного больше – до 20% [22] и до 34% [А. Л. Руоколо, 1957 – цит. по 23].

Из-за опасности использования загрязнённого зерна на пищевые и кормовые цели проблема спорыньи является медицинской и ветеринарной. Ядовитые свойства склероций обусловлены содержанием в них алкалоидов, объединяемых под общим названием эргоалкалоиды: эрготамины, эрготоксины и эргометрины [22 – 26 и др.]. Способность спорыньи продуцировать алкалоиды является наследственно закреплённым свойством, а не результатом воздействия определённых природно-климатических условий года [17, 19, 27, 28]. Тем не менее количественное и качественное содержание алкалоидов непостоянно и зависит в какой-то мере от географического фактора, климатических условий и растения-хозяина. Исследования В. С. Силицкого (1962) показали, что склероции на озимых и яровых культурах продуцируют примерно одинаковое количество алкалоидов. Так, среди сортов озимых культур количество алкалоидов изменялось от 0,199 до 0,291%, а среди яровых – от 0,200 до 0,284% [22]. Общее содержание алкалоидов в склероциях колеблется от 0,1 до 0,4%, а в культивируемом растении может достигать 0,7% [17].

Как уже отмечалось, заболевание, вызываемое ядовитыми веществами спорыньи, называется эрготизмом. Хотя эрготизм имеет много разновидностей, только два варианта считаются наиболее серьёзными: конвульсивный и гангренозный (омертвевший). Следует отметить, что симптоматика отравлений у человека, млекопитающих и птиц сходна.

При гангренозном эрготизме у больного появляются острые боли, происходит отторжение мягких тканей или целых конечностей. Этот тип эрготизма вызывает гангрену, сжимающая кровеносные сосуды, ведущие к конечностям. Если инфицированные конечности удалены, то инфекция может распространяться дальше. Такой эрготизм чаще встречается у животных, воздействуя на их хвосты, уши и копыта. Конвульсивный эрготизм («злые корчи») характеризуется психическими расстройствами, возникающими через 2–3 недели, а в тяжёлых случаях и на третьи сутки. Это наиболее тяжёлая форма эрготизма: у больного крутит и искажает органы, вызывая боли и судороги, которые чередуются эпилептиформными припадками. В некоторых случаях это сопровождается судорогами мускулов и галлюцинациями, а также множеством других признаков (тошнота, рвота, боли в животе).

Воздействие на центральную нервную систему сопровождается бессонницей, оглушенностью, трансформирующейся в психомоторное возбуждение, напоминающее алкогольное [4].

Принимая во внимание особую опасность спорыньи для человека и животных, содержание склероциев в продовольственном и фуражном зерне во всём мире строго регламентируется. В настоящее время в связи с вхождением России во Всемирную торговую организацию ГОСТы на зерно ещё более ужесточаются. Следует отметить, что российский ГОСТ 16990-88 на заготавливаемую рожь менее жёсткий и допускает наличие 0,25% склероциев спорыньи для группы А (переработка в муку) и 0,5% для группы В (кормовая рожь). В оригинальных и семенах высших репродукций наличие склероциев спорыньи не допускается [29].

В очень небольшом количестве ядовитые химические вещества спорыньи являются полезными. Химико-фармацевтическая промышленность широко использует склероциев в качестве сырья для производства лечебных препаратов, применяемых в акушерстве, гинекологии и хирургии. В последние годы препараты, изготовленные на основе алкалоидов спорыньи, находят широкое применение в лечении мигрени, гипертонии, стенокардии, базедовой болезни, а также в неврологии и психиатрии как седативно-транквилизирующие агенты и т. д. [24, 30].

Для медицинских целей склероциев получают либо на растениях, либо в лабораторных условиях в сапрофитной культуре [24, 31, 32]. Во Всероссийском институте лекарственных и ароматических растений (ВИЛАР) в настоящее время селекционированы и запатентованы новые высокопродуктивные промышленные штаммы спорыньи – продуценты различных эргоалкалоидов. Разработана уникальная для России интенсивная технология возделывания спорыньи на ржи, позволяющая обеспечить сырьём производство лекарственных препаратов. Методом индуцированного мутагенеза получены генетически изменённые линии сапрофитной культуры спорыньи эрготаминового и эргокриптинового штаммов [33].

Таким образом, вредные свойства спорыньи благодаря их изучению и освоению используются в настоящее время и для спасения жизни людей. Тем не менее фитопатологическая проблема до сих пор не решена и имеет тенденцию к усилению.

Биология гриба *S. purpurea* довольно сложная, что существенно затрудняет применение различных методов борьбы со спо-

рыньей. В систематическом положении гриб относится к классу Ascomycetes, порядку Nurocreales, семейству Clavicipiteae, роду *Claviceps*. Цикл развития возбудителя складывается из трёх обособленных стадий: склероциальной, сумчатой (половая стадия гриба) и конидиальной (бесполовая стадия). Таким образом, инфекционных структур у гриба несколько: склероциев, головчатая строма с перитециями, сумка с сумкоспорами, грибница, конидиеносцы с конидиями.

Склероциальная (зимующая) стадия спорыньи представлена рожками – склероциями тёмно-фиолетового цвета со специфическим запахом и приторным сладковатым вкусом. Они являются единственной формой сохранения жизни возбудителя в природе (в почве и в семенном материале). Величина склероциев зависит от условий развития как питающего растения, так и самого паразита; от количества и положения рожков в колосе и изменяется в значительных пределах. Например, длина их у ржи колеблется от нескольких миллиметров до 5 см при диаметре склероциев до 0,8 см и весе от 0,01 до 1,2 г [2, 8, 10]. В наших исследованиях длина склероциев ржи изменялась от 2,1 до 5,4 см, а ширина — от 0,3 до 0,7 см [34]. Они, как правило, легче зерна по удельной массе. На этом свойстве основан принцип их механического разделения. Количество склероциев в колосе может быть различным: от одного до нескольких. При искусственном заражении колоса их формировалось до 20 штук [34]; ранее встречались колосья, заполненные ими на 100% [35].

Созревшие склероциев при уборке урожая опадают на землю, перезимовывают и весной при благоприятных условиях прорастают. Лишь в исключительных случаях они могут перезимовать дважды [18]. Для успешного прорастания рожков необходим период физиологического дозревания при низких температурах: от 0° до –5 °С (максимум –12 °С) [8]. Продолжительность этого периода в естественных условиях равна 8–9 месяцам, но её можно искусственно сократить до 1,5 месяцев [36]. Прорастание склероциев происходит при температуре +10° – +20 °С, влажности воздуха 85–90% и почвы 30–35% [8].

При прорастании склероциев образует строма, состоящую из головки (плодовое тело) и более или менее длинной ножки (строма). Появление стромы характеризует собой начало *сумчатой стадии* гриба. Перезимовавшие склероциев прорастают с появления мелких бугорков на поверхности почвы. Бугорки

быстро удлиняются и через 1-2 суток принимают форму головки на ножке. Длина стром зависит от многих факторов: глубины заделки склероций, механического состава, плотности и влажности почвы, крупности самого склероция и т. д. [12, 34]. Количество образовавшихся на склероциях стром обуславливает определённый потенциал инфекции, и чем их больше, тем выше вероятность инфицированности посевов. Например, один склероций, сформировавшийся до 52 стром с плодовыми телами и численностью 5324800 спор, может заразить все растения на одном гектаре посева ржи [4].

По периферии каждой головки формируется непрерывный слой сумчатого спороношения, представляющий собой кувшиновидные плодовые тела – перитеции, в которых созревают сумки (аски) с сумкоспорами (аскоспорами). В каждой сумке заключено по 8 аскоспор. По мере созревания аскоспора выбрасываются из сумок и потоком воздуха переносятся на завязи цветущих колосьев. Попав на завязь цветков, аскоспора прорастают, образуя ростовые трубки, которые постепенно увеличиваются в размерах, ветвятся, переплетаются между собой, образуя грибницу [2, 12, 36 – 39].

В ходе дальнейшего развития на концах гиф грибницы «отшнуровывается» большое количество конидиоспор (*конидиальная стадия*). Они одноклеточные, овальной или эллипсоидальной формы от 6 до 10 мкм длиной, 2–4 мкм шириной [40]. Одновременно с этим выделяется клейкая сладковатая жидкость – «медвяная роса», которая содержит 7 различных сахаров, в первую очередь фруктозу и глюкозу, а также аминокислоты [41]. Она выступает в виде капелек между цветочными чешуями, привлекая насекомых, и тем самым способствует распространению конидий гриба на соседние цветки и их последующему (вторичному) заражению [18, 42, 43]. Появление «медвяной росы» происходит, в зависимости от погодных условий, спустя 7–14 дней после заражения цветка аскоспорами гриба. Заканчивается эта стадия с окончанием цветения растений, причём прекращается и распространение в поле летних спор гриба.

Первичное заражение растений в природе и при искусственной инокуляции может происходить как посредством аскоспор, так и конидий. Источником аскоспор в естественных условиях могут быть рожки, опавшие при уборке урожая предшествующей зерновой культуры, а также мелкие склероции с дикорастущих трав. Источником конидий для первичной инфекции служат заражённые и ра-

ноцветущие злаки, которые к моменту цветения зерновой культуры выделяют «медвяную росу» с большим количеством конидиоспор.

Вторичное заражение осуществляется только посредством конидий, распространяющихся насекомыми, а также при участии ветра, который вызывает соприкосновение здоровых и поражённых колосьев друг с другом.

Из конидиальной грибницы постепенно, путем её разрастания и уплотнения, образуется склероций, который после созревания колоса падает на землю, и цикл развития повторяется.

Защита растений от спорыньи. Известно, что степень распространения спорыньи является своеобразным показателем правильной организации производства, уровня культуры земледелия и семеноводства. Однако во многих хозяйствах культура земледелия зачастую провоцирует развитие болезни, чем ограничивает её распространение. Необоснованное применение минимальных способов обработки почвы, короткоротационных зернонасыщенных севооборотов, посев свежееубранными семенами, засорённость посевов и прилегающих территорий злаковыми сорняками, рост количества «бросовых» земель и отсутствие эффективных зерноочистительных машин – вот те основные причины, обеспечивающие сохранность склероций в природе и возобновление болезни. Сложность ещё в том, что для борьбы со спорыньей пока нет надёжных фунгицидов, а методы генетической защиты ржи от этого патогена ещё не разработаны. В селекционном плане эта проблема также практически не изучена. Нет данных об устойчивости генофонда зерновых культур, в том числе и ржи, к болезни; отсутствуют эффективные источники и доноры признака; неясны механизмы устойчивости к патогену; не разработаны целенаправленные селекционные программы.

Ведущая роль в борьбе со спорыньей, несомненно, принадлежит агротехническим и организационно-хозяйственным мероприятиям, правильное и неукоснительное соблюдение которых позволяет успешно с ней бороться. Одним из них является наличие переходящего и страхового семенного фонда, желательного хранящегося в течение двух лет. Это существенно снижает жизнеспособность склероций. Данные многих исследователей [4, 7, 8, 37, 38, 44 – 47 и др.] свидетельствуют, что склероции, находившиеся в семенном материале более 7-8 месяцев, теряют свою способность к формированию стром. По данным Э. В. Дабквичюса (1985), свежееубранные

склероции прорастают на 48%, а выдержанные на складе один год – на 5,7%, два года – на 0,5% [45]. В наших исследованиях свежие склероции после физиологического дозревания прорастали на 90–100%, прошлого года – не более чем на 10% [34].

Нельзя возделывать зерновые культуры на одном поле более 2-х лет. Осыпавшиеся на почву склероции при поверхностной её обработке могут инициировать заражение последующей зерновой культуры, поскольку возбудитель *S. purpurea* – полифаг [48]. Многие исследователи отмечают, что лучше всего прорастают и образуют больше стром крупные склероции, разбросанные на поверхности почвы и с глубины 0,5–5,0 см. Склероции, заделанные в почву на большую глубину, прорастают, но их стромы редко достигают поверхности почвы. И в этом случае они в патогенезе не участвуют. Показано, что склероции, заделанные в почву на глубину 2–4 см, прорастали на 90% и образовывали до 44 стром с плодовыми телами. Стромы склероций с большей глубины (6–8 см) достигали поверхности примерно на 5–7 дней позднее. В этом случае аскоспоры, образуемые в таких перитециях, вызывают инфицированность позднеспелых сортов, отдельных растений или стеблей. Количество плодовых тел на склероциях, заделанных на глубину 8 см, не более 32 штук [34].

Важна также хорошая перезимовка озимых зерновых культур и умеренная подкормка посевов весной азотными удобрениями для того, чтобы сформировать ровную и достаточно плотную густоту стеблестоя. Это поможет избежать недоразвитых стеблей, на которых появляется много спорыньи [13, 18]. Однако следует учитывать, что повышение дозы азотных удобрений, способствует увеличению суммы алкалоидов в склероциях, что увеличивает их токсичность [22].

Что касается химических мер борьбы, то протравители семян не обеспечивают полную защиту от спорыньи, т. к. биологическая эффективность их невысокая, а доля склероций в семенном материале очень мала. Первые исследования по изучению протравливания семян озимой ржи проведены в Германии. Оценивался химический препарат байтан-универсал, 19,5% с.п., эффективность которого в подавлении склероциев достигала 94,4% [49]. В Литве исследования по этому вопросу проводил Э. В. Дабкявичюс [45, 50, 51]. В лабораторных и полевых экспериментах было установлено, что протравители

задерживали прорастание склероций и формирование плодовых тел. Наиболее эффективными были фундозол, ТМТД, фентиурам и гранозан. В Республике Беларусь лучшие результаты по ингибированию прорастания склероций получены от применения препаратов: байтан-универсал, 19,5%, суми-8, 2%; паноктин, 35%; максим, 2,5% и биопрепарата агат 25К [52]. В исследованиях Татарского НИИСХ хорошие результаты показал био-препарат Экстрасол, обеспечивший повышение зимостойкости озимых зерновых культур и устойчивости их к спорынье [53]. Учитывая важность вторичной инфекции в патогенезе, проблему могла бы решить обработка растений в начале их цветения фунгицидами, но в «Списке препаратов, разрешенных к применению на территории РФ (2012)», их нет. С другой стороны, здесь есть опасность повреждения открытых завязей. Поэтому фунгициды должны иметь по возможности не химическое происхождение.

Эффективно применение гербицидов на посевах зерновых культур, так как при этом уничтожаются сорные злаковые растения – резерваторы сохранения и накопления спорыньи. Определённого эффекта по снижению уровня вторичного заражения конидиями можно достичь, применяя инсектициды в период «кущение – начало цветения». В этом случае будут уничтожаться насекомые-переносчики [14].

Сорта зерновых культур, в т. ч. и ржи, устойчивые к спорынье, в производстве отсутствуют. Проблему осложняет отсутствие эффективных источников и доноров устойчивости. Исследования в Германии показали, что в условиях искусственного заражения спорыньей популяционные сорта поражаются меньше, чем гибридные и синтетические [54]. Однако их потенциальная поражённость в 12 раз выше, чем допустимый уровень содержания склероций. Тем не менее варьирование засорённости зерна склероциями между сортами составило от 0,4 до 1,4%, что может служить отправной точкой при селекции на устойчивость.

Поскольку заражение осуществляется во время цветения растений, необходимо возделывать сорта, которые характеризуются укороченным периодом этой фазы. Это один из важных механизмов устойчивости к спорынье, который активно используется в отечественной и зарубежной селекции ржи.

В Московском НИИСХ установлено, что тип короткостебельности оказывает суще-

ственное влияние на степень поражения растений [29]. Так, в условиях благоприятного для спорыньи 2006 г. поражённость 15 сортов ржи с рецессивно-полигенным типом короткостебельности составила 0,25 г склероциев на 1 кг, а у 10 сортов с доминантно-моногонным типом – 0,99 г на 1 кг. Причиной такой восприимчивости к спорынье могла быть позднеспелость сортов с доминантной короткостебельностью, недружное цветение растений и большое количество подгонов в стеблестое. Поэтому скороспелые генотипы с выровненным стеблестоем могут также служить источниками устойчивости.

В НИИСХ Северо-Востока работа по селекции озимой ржи на устойчивость к спорынье начата в 2009 г. В настоящее время в лаборатории иммунитета и защиты растений имеется рабочая коллекция аскоспор и конидий возбудителя, позволяющая проводить искусственное заражение не только ржи, но и других зерновых культур. Отработаны различные методы заражения растений (инокуляция цветков, опрыскивание растений, внесение склероциев в почву) с целью поиска и создания источников устойчивости к болезни. Ежегодно проводится оценка районированных сортов и перспективных популяций озимой ржи селекции НИИСХ Северо-Востока на устойчивость к болезни. Высокой устойчивостью характеризуются возделываемые сорта озимой ржи: Рушник и Флора, а также перспективные популяции: 41/08, 37/04, 27/07, С-30/07. Изучается филогенетическая специализация возбудителя, жизнеспособность склероциев и вредоносность болезни. Осуществляется поиск морфологических механизмов устойчивости к спорынье. Методом индивидуального отбора на искусственном инфекционном фоне *S. purpurea* ежегодно выделяются формы ржи, обладающие высокой устойчивостью к спорынье. На их основе сформировано несколько популяций, проходящих дальнейшее селекционное изучение.

Заключение. Спорынья зерновых культур и злаковых трав – серьёзная проблема в сельскохозяйственном производстве. Из-за низкой озёрнённости генеративных органов растений наблюдается существенный недобор урожая. Кроме того, избыток токсичных склероциев в муке и кормах может вызвать серьёзные отравления человека и животных. Бороться со спорыньей можно и нужно. На первом этапе достаточно соблюдения 3-х важных агроприёмов: не возделывать зерновые

культуры на одном поле более 2-х лет; проводить после уборки зерновых культур вспашку с оборотом пласта; не использовать для посева свежесобранные семена. Необходимо сохранять посевы и обочины полей чистыми от злаковых сорняков. В связи с этим особую боль в настоящее время представляют земли, вышедшие из сельскохозяйственного оборота. Это фактически (не юридически) «ничейная территория» со всеми вытекающими последствиями. За рубежом такие земли – это биологический национальный резерв. Они должны быть образцом консервирования. На них проводятся все необходимые мероприятия, ограничивающие их негативное влияние на агроэкологию. Хотелось бы обратить внимание химической промышленности на практическое отсутствие эффективных фунгицидов в защите от спорыньи, а отечественное сельскохозяйственное машиностроение – на отсутствие недорогих, но эффективных машин по очистке зерновой массы от склероциев. Селекционные учреждения работают над проблемой спорыньи, но пока иммунных и устойчивых сортов нет. Перспективный селекционный материал находится на разных этапах изучения.

Литература

1. Рождественский Н.А. Спорынья. Сводка современных данных о спорынье. Л. 1927. 165 с.
2. Блашчак В. Спорынья // Природа. 1954. № 6. С. 75–77.
3. Каракулин Б.П. Новое о спорынье // Природа. 1938. № 7. С. 124–127.
4. Рукшан Л.В. Спорынья. Минск: Изд. Центр БГУ, 2003. 216 с.
5. Левитин М.М. Фитопатогенные грибы и болезни человека // Защита и карантин растений. 2009. № 9. С. 24–25.
6. Синицкий В.С. Об искусственном заражении ржи спорыньей // Ботанический журнал. 1963. Т. 48. № 2. С. 219–222.
7. Владимирский С.В. Географическое распространение и зоны вредоносного значения на ржи в СССР // Современная ботаника. 1939. № 5. С. 77–87.
8. Пшедецкая Л.И. Биологические особенности спорыньи на культурных и луговых злаках как материал для обоснования мероприятий по борьбе с ней: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л. 1953. 20 с.
9. Schlicks V., Star F. Beitrag zur Taxonomie und Nomenklatur der Gattung Claviceps. Tul, Presley. 1962. Roc. 34. Nr. 3. S. 229–244.
10. Струкчинскас М. Некоторые данные о спорынье в Литве // IV симп. Прибалт. микологов и лихенологов. Рига. 1965. С. 144–148.

11. Schultz T.R. Control of Ergot in Kentucky bluegrass Seeded Production Using Fungicides // Plant Dis. 1993. V. 77. P. 685–687.
12. Буга С.Ф., Немкович А.И. Спорынья озимой ржи // НТИ и рынок. 1997. № 7. С. 22–23.
13. Немкович А.И. Биологическое обоснование защиты озимой ржи от спорыньи: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Прилуки. 1999. 21 с.
14. Гитман Л.С. Материалы о различной восприимчивости злаков к спорынье (Обзор) // Степень изученности и практического использования иммунитета различных культурных растений к главнейшим болезням и вредителям: Тез. докл. III Всесоюз. совещ. по иммунитету к вредителям и болезням. Вып. 8. Кишинёв. 1960. С. 33–38.
15. Богомолов А.М. Об интенсификации цветения ржи и приёме дополнительного её опыления // Биология и агротехника сельскохозяйственных культур. Т. 49. Горки. 1967. С. 33–46.
16. Кудряшова З.Н. Микология с основами фитопатологии. Минск: Изд-во «Высшая школа», 1968. 283 с.
17. Казаков Е.Д. Вредные примеси в зерне (Ядовитые и карантинные). М.: Заготиздат, 1962. 125 с.
18. Чуприна В.П., Киреевкова А.Е. Спорынья на озимой пшенице. Меры борьбы // Главный агроном. 2004. № 5. С. 34–35.
19. Шаин С.С. Возделывание спорыньи на ржи // Возделывание спорыньи на ржи: Лекарственное растение. Обзорная информация М.: ЦБНТИмедпром, 1987. Вып. 4. 50 с.
20. Кособуцкий М.И. Спорынья в Вотской Автономной области в 1926–1928 гг. Л.: Изд. Вотск. обл. ст. зап. раст. и научн. общ. по изуч. Вотского края. 1929. С. 3–64.
21. Немкович А.И. Последствия заражённости озимой ржи спорыньей // Защита и карантин растений. 2005. № 5. С. 42–43.
22. Синицкий В.С. Разведение спорыньи (*Claviceps purpurea* Tul.) на ржи в Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л. 1962. 18 с.
23. Гитман Л.С. Вниманию спорыньи // Защита растений. 1967. № 7. С. 43.
24. Саркисова М.А., Шаин С.С., Бритвенко Л.И. Поиск новых штаммов спорыньи – продуцентов пептидных эргоалкалоидов // Микология и фитопатология. Т. 17. Вып. 3. 1983. С. 203–205.
25. Фонин В.С., Романенко В.И., Озёрская С.М. Изучение условий хранения штаммов паразитарной спорыньи *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. Новые и нетрадиционные растения и перспективы их использования: Мат. V Междунар. симпозиума. М. 2003. Т. I. С. 358–360.
26. Гагкаева Т.Ю., Дмитриев А.П., Павлюшин В.А. Микробиота зерна – показатель его качества и безопасности // Защита и карантин растений. 2012. № 9. С. 14–18.
27. Масалаб Н. Методы паразитарного культивирования спорыньи для медицинских целей. М.: Медгиз, 1941. 102 с.
28. Авраменко И.Д. Микробиология. Мн.: Колос, 1978. 154 с.
29. Гончаренко А.А. Современное состояние производства, методы и перспективы направления селекции озимой ржи в РФ // Озимая рожь: селекция. Семеноводство, технологии и переработка: Мат. Всерос. научн.-практ. конф. Уфа. 2009. 248 с.
30. Заболотная Е.С. Содержание алкалоидов в дикорастущей спорынье в зависимости от районов произрастания // Тр. ВИЛАР. 1959. С. 11.
31. Шалагина А.И. Островский Н.И. Баньковская А.Н. Разведение *Claviceps purpurea* на среде с гербицидами // Микробиология. 1966. Т. 35. № 1. С. 48–50.
32. Низковская О.Н., Шиврина А.Н. О биосинтезе алкалоидов спорыньи в сапрофитной культуре // Микология и фитопатология. Т. 3. В. 1. 1969. С. 66–75.
33. Быков В.А., Сокольская Т.А., Сидельников Н.И. Уникальный центр лекарственного растениеводства // Защита и карантин растений. 2012. № 8. С. 3–7.
34. Шешегова Т.К., Щеклеина Л.М. Селекция озимой ржи на болезнеустойчивость в НИИСХ Северо-Востока. Озимая рожь: селекция, семеноводство, технологии и переработка: Мат. Всерос. научн.-практ. конф. Екатеринбург, 2012. С. 76–82.
35. Пшедецкая Л.И. Склероциальная стадия *Claviceps purpurea* Tul. // Вестник ЛГУ. 1974. № 21. С. 57–61.
36. Синицкий В.С. О первичном и вторичном заражении ржи и культуре её на спорынью // Ботаника. 1962. Т. 47. № 10. С. 1482–1487.
37. Бочаров Д.К. К биологии прорастания рожков спорыньи // Бюллетень НТИ ВНИИК им. В.Р. Вильямса. 1957. № 3. С. 61–64.
38. Ефимова Н. О спорынье дикорастущих трав // Сельское хозяйство Казахстана. 1969. № 5. С. 38.
39. Пшедецкая Л.И. Условия зимовки и особенности прорастания склероциев спорыньи // Вестник ЛГУ. Вып. 4. 1978. № 21. С. 63–68.
40. Пшедецкая Л.И. Конидиальная стадия гриба *Claviceps purpurea* Tul. // Вестник ЛГУ. 1975. № 21. С. 39–45.
41. Mühle E. Krankheiten und Schädlinge der Futtergraser. Leipzig. 1971. P. 153–166.
42. Мушников К.С. Спорынья зерновых культур и меры борьбы с нею. М.: Колос, 1980. 72 с.
43. Никифоров А.М. Борьба с вредителями и болезнями сельскохозяйственных культур. М.: Колос, 1983. 152 с.
44. Kirchoff H. Beiträge zur Biologie und Physiologie des Mutterkornpilzes // Zb. 1929. № 77. S. 310–369.
45. Дабкявичюс З.В. Спорынья злаковых трав и меры борьбы с семенной инфекцией овсяницы луговой в условиях Литвы: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Самохваловичи Минской обл. 1985. 18 с.
46. Meyer B. Untersuchungen über die Entwicklung einiger parasitischer Pilze bei saprophytischer Ernährung, die künstliche Kultur der Sphacelia Sporen und das Vol-

kommen und die Heimdauer derselben in der Natur // J. Landw. 1988. №. 17. S. 924.

47. Буга С.Ф., Немкович А.И. Роль гидротермических условий в прорастании склероциев *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. // Белорусский НИИ защиты растений: Сб. тр. Вып. XXI. 1998. С. 128–131.

48. Павлова В.В. Спорынья зерновых – результат плохого хозяйствования // Агро XXI. 2000. № 7. С. 4–5.

49. Frauenstein K. Bedeutung der Fruchtfolge für den Mutterkornbefall des Roggens // Taf. – Ber. Akad. Landwirtschaft Wiss. DDR. Berlin. 1988. № 621. S. 271–273.

50. Дабкявичюс Э.В. Биология спорыньи злаковых трав и меры борьбы // Сб. тр. Литовского НИИ земледелия. 1984. № 53. С. 85–92.

51. Дабкявичюс Э.В. Важнейшие грибные болезни злаковых растений, их распространение и меры борьбы: Автореф. дис. ... доктор. с.-х. наук. Вильнюс. 1995. 60 с.

52. Буга С.Ф., Немкович А.И. Влияние протравителей на прорастание склероциев спорыньи *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul. // Известия Академии аграрных наук Республики Беларусь. 1997. № 4. С. 56–58.

53. Хазиев А.З. Селекционные и агротехнические пути повышения устойчивости озимых культур к спорынье в Среднем Поволжье: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. Киров. 2008. 19 с.

54. Miedaner T. Züchtung // In Buch: Roggen-Getreide mit Zukunft. DLG-Verlag-Gmb. 2007. S. 27–51.