

ЖИЗНЬ РАСТЕНИЙ

В ШЕСТИ ТОМАХ

Главный редактор
член-корреспондент АН СССР,
профессор Ал. А. ФЕДОРОВ

1

ВВЕДЕНИЕ
БАКТЕРИИ И
АКТИНОМИЦЕТЫ

2

ГРИБЫ

3

ВОДОРОСЛИ
ЛИЦАЙНИКИ

4

МХИ
ПЛАУНЫ
ХВОЩИ
ПАПОРОТНИКИ
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
РАСТЕНИЯ

5

ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ I

6

ЦВЕТКОВЫЕ
РАСТЕНИЯ II

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

член-корреспондент АН СССР
Ал. А. ФЕДОРОВ
(гл. редактор)
академик АН СССР
А. Л. КУРСАНОВ
академик АН СССР
А. Л. ТАХТАДЖЯН
академик АН СССР
Н. В. ЦИЦИН
академик ВАСХНИЛ
П. М. ЖУКОВСКИЙ
член-корреспондент АН СССР
Н. А. КРАСИЛЬНИКОВ
профессора:
М. М. ГОЛЛЕРБАХ,
М. В. ГОРЛЕНКО,
А. А. УРАНОВ,
А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ
кандидат биологических наук
С. Г. ЖИЛИН

ПОД РЕДАКЦИЕЙ
профессора
М. В. ГОРЛЕНКО

АВТОРЫ НАСТОЯЩЕГО ТОМА:

Профессора

М. В. ГОРЛЕНКО, Д. В. СОКОЛОВ

Доктора биологических наук

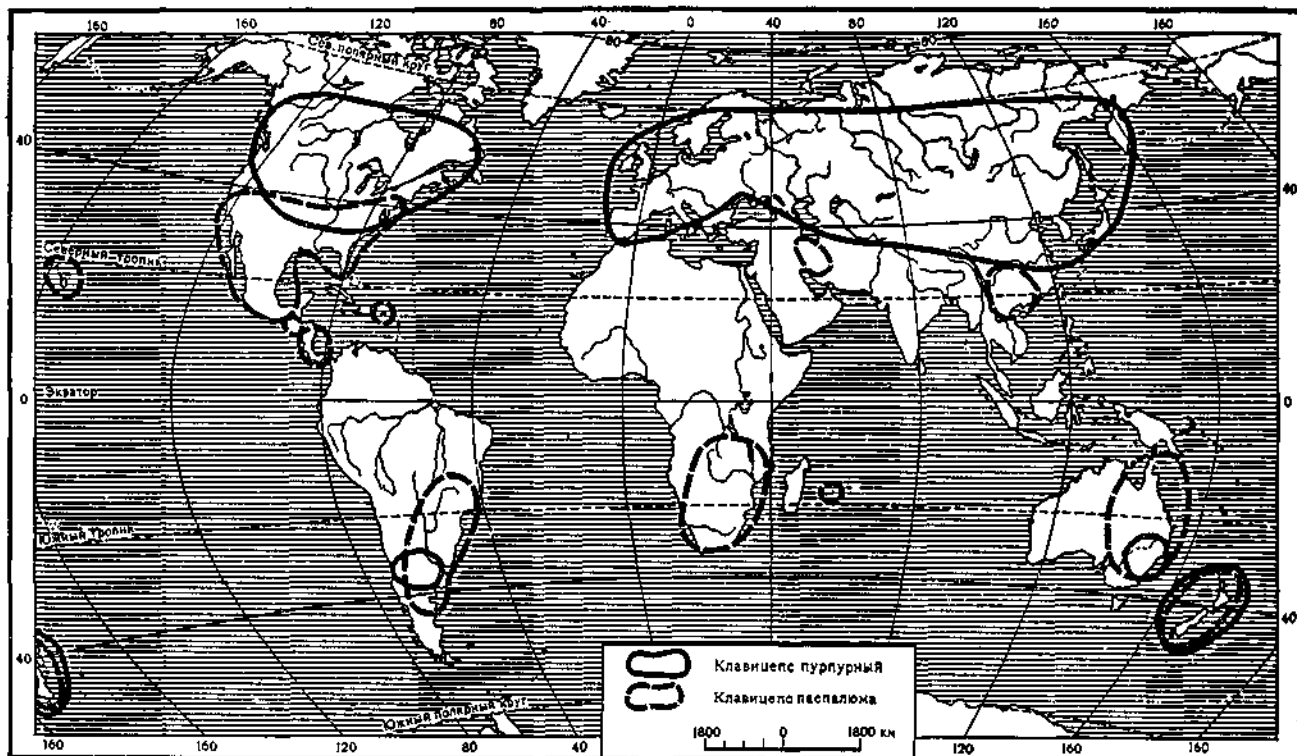
А. А. ЕВЛАХОВА, М. А. ЛИТВИНОВ, Д. Г. МЕЛИК-ХАЧАТРИАН, А. А. МИЛЬКО, Н. С. НОВОТЕЛЬНОВА,
Э. Х. ПАРМАСТО, Э. И. СЛЕПЯН, Б. А. ТОМИЛИН

Кандидаты биологических наук

И. П. БАБЬЕВА, Э. К. ВИМБА, М. А. БОНДАРЦЕВА,
Б. П. ВАСИЛЬКОВ, Л. В. ГАРИБОВА, И. А. ДУДКА,
Ю. Т. ДЪЯКОВ, И. В. КАРАТЫГИН, Л. М. ЛЕВКИНА,
С. Н. ЛЕКОМЦЕВА, В. П. ПРОХОРОВ, А. Г. РАЙТВИЙРА,
И. И. СИДОРОВА, Т. П. СИЗОВА, М. Ю. СТЕПАНОВА,
К. Л. ТАРАСОВ, Г. Д. УСПЕНСКАЯ

В томе использованы фотографии:

С. П. Вассера, Э. К. Вимбы, Л. В. Гарибовой, М. В. Горленко, С. А. Егорова, Ю. А. Коробко, Ю. Б. Королева, Д. С. Курницыной, Г. Ф. Лебедевой, В. Я. Лукина, А. Я. Малкиной, Д. Г. Мелик-Хачатрян, А. И. Милько, Э. Х. Пармасто, В. П. Прохорова, М. А. Проценко, А. Г. Райтвейра, А. А. Розова, И. И. Сидоровой.



Карта 5. Распространение важнейших спорыньевых грибов.

в результате чего на следующий год развиваются большие растения. У ежи сборной удается искусственное заражение конидиями или аскоспорами через срезанный конец соломины. Косвенным подтверждением такого пути инфекции служит сильное распространение чехловидной болезни на полевице на пастбищах с интенсивным выпасом скота. Возможно, в переносе инфекции принимает также участие муха *Phorbia rheniosa*, обычно встречающаяся на пораженной чехловидной болезнью еже сборной и содержащая споры паразита.

У многих злаков при поражении чехловидной болезнью подавлено только цветение, а вегетативный рост продолжается, число образующихся побегов может даже увеличиваться. Поэтому заболевание это не очень вредоносно на пастбищах, однако приносит серьезный ущерб при культуре трав на семена.

Для видов рода балансия характерны хорошо развитые головчатые стромы небольших размеров, обычно около 1–3 мм длиной. В молодом возрасте они часто имеют белую или желтоватую окраску, а позднее чернеют. В отличие от предыдущего рода стромы образуются на темноокрашенных строматизированных тканях хозяина — псевдосклероциях. Перитеции погружены в ткань стромы, на поверхность высту-

пают только их остии. Представители этого рода паразитируют на стеблях осоковых и злаков. (рис. 107).

Грибы рода *клавипецс*, или *спорынья* (*Claviceps*), образуют темные твердые склероции различной формы и размеров в завязи растения-хозяина. Из склероциев после перезимовки развиваются головчатые стромы желтого или красноватого цвета с погруженными в них перитециями (рис. 108, табл. 20). Род включает около 30 видов, большинство которых паразитирует на злаках. 3 вида из этого рода развиваются на осоковых — осоках, ситовниках, камышах, а один вид описан на ситниковых, однако известен только в конидиальной стадии.

В цикле развития у всех видов спорынья есть конидиальное спороношение типа *сфацилия* (*Sphacelia*, рис. 108, 3).

Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид рода — *спорынья пурпурная*. Она паразитирует на многочисленных видах злаков, как культурных, так и дикорастущих, особенно часто встречается на ржи, тимофеевке, пырее, костре, поражает также пшеницу, особенно твердую, ячмень, райграс, молинию и другие травы. Этот вид повсеместно распространен в амфибореальной зоне — в Европе (кроме северных районов

Скандинавского полуострова и Крайнего Севера европейской части СССР), Азии и Северной Америке. Кроме того, он обнаружен в Северной Африке, некоторых районах Австралии и в Южной Америке (Аргентина) (карта 5).

Цикл развития этого гриба установлен более 100 лет назад Л. Р. Тюлянем. Он связал в общий цикл три следующие друг за другом стадии, которые ранее считали самостоятельными видами грибов: конидиальную стадию сфацелия, склероции и головчатые стромы с перитециями.

На пораженных спорыньей растениях в соцветиях хорошо заметны склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета (рис. 108, табл. 20). Они представляют зимующую стадию гриба. Склероции состоят из сердцевинки, покрытой корой из меланизированных толстостенных клеток. Покоящиеся склероции содержат около 3—4% сахаров (трегалозы, глюкозы и др.), до 1% многоатомных спиртов и много липидов. Склероции зимуют в почве, куда они попадают при уборке урожая с культурных злаков или с дикорастущих злаков, обитающих по краям полей, межам. Здесь накапливается обычно большое количество склероциев, с чем связано более сильное заражение посевов ржи спорыньей по краям полей.

Прорастание склероциев активируется действием низкой температуры от (-3 до +5° С) в течение длительного времени. Это связано с биологией гриба, так как в природе прорастанию склероциев предшествует холодный зимний период. В лаборатории для активации прорастания достаточно выдержать склероции на холоде 4—6 недель. Однако прорастания склероциев не происходит, пока сохраняется низкая температура. Они не прорастают также и при временных оттепелях весной. Для того чтобы склероции проросли, оптимальная температура (10—20° С) должна держаться достаточно долго. Таким путем достигается строгая согласованность цикла развития паразита с фазами развития растения-хозяина — выбрасывание аскоспор паразита происходит в период массового цветения злаков.

Стромы образуются из клеток сердцевинки. На поверхности прорастающих склероциев появляются маленькие бугорки, а затем небольшие трещинки корового слоя. Зачатки стром прорывают кору склероция и вырастают в виде бугорков. Эти бугорки быстро удлиняются, и их концы дифференцируются в шаровидные головки диаметром 1—1,5 мм. По периферии головок стром развиваются перитеции. Из каждого склероция обычно развивается несколько стром (табл. 20, рис. 108), их количество и размеры зависят от размеров склероциев. Стромы обычно красноватого цвета.

Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Наиболее сильное заражение наблюдается поэтому при высокой влажности воздуха и холодной, бессолнечной погоде, когда затягивается период цветения злаков, а следовательно, и их восприимчивости к заражению грибом. Поэтому спорынья наиболее распространена в северных и северо-западных районах европейской части СССР.

После выбрасывания из перитециев аскоспоры разносятся ветром и попадают на растения. Если аскоспора попадает на цветковые чешуи, ее ростковая трубка не способна их пробить и заражение не происходит. Если цветковые чешуи открыты, аскоспоры попадают на рыльце пестика или в нектар, прорастают и их ростковые трубки проникают в завязь. Заражение происходит через рыльце или меристематические ткани у основания завязи.

Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба — сфацелия (рис. 108). В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, образующих огромное количество мелких конидий, погруженных в капли «медвяной росы». Она имеет неприятный запах и содержит большое количество сахаров. Предполагают, что ее образует растение в результате заражения. Обычно в этот период в завязи накапливается крахмал, но при развитии гриба он не синтезируется. Возможно, паразит образует соединения, ингибирующие биосинтез крахмала в растении, и сохраняет таким способом сахара в доступной для себя форме. Спорынья не образует амилазы и не может гидролизировать крахмал.

«Медвяная роса» играет существенную роль в распространении конидий гриба. Привлеченные ею насекомые переносят конидии на здоровые растения. В период конидиального спороношения спорыньи вокруг зараженных колосьев обычно кружится масса насекомых, переносящих «медвяную росу» с конидиями паразита. Конидии могут распространяться не только насекомыми, но и каплями дождя, при трении колосьев друг о друга под действием ветра, при стекании капель «медвяной росы» с пораженных колосьев, а после ее высыхания конидии могут переноситься ветром. Возможность такого распространения конидий спорыньи подтверждают наблюдения, показывающие, что на участках поля, не защищенных от ветра, поражение растений спорыньей в 3—4 раза выше, чем на защищенных от ветра участках. Распространение спорыньи происходит в основном за счет вторичной инфекции конидиями.

Время образования склероциев зависит от погоды. Во влажную погоду первые склероции можно обнаружить уже через неделю после

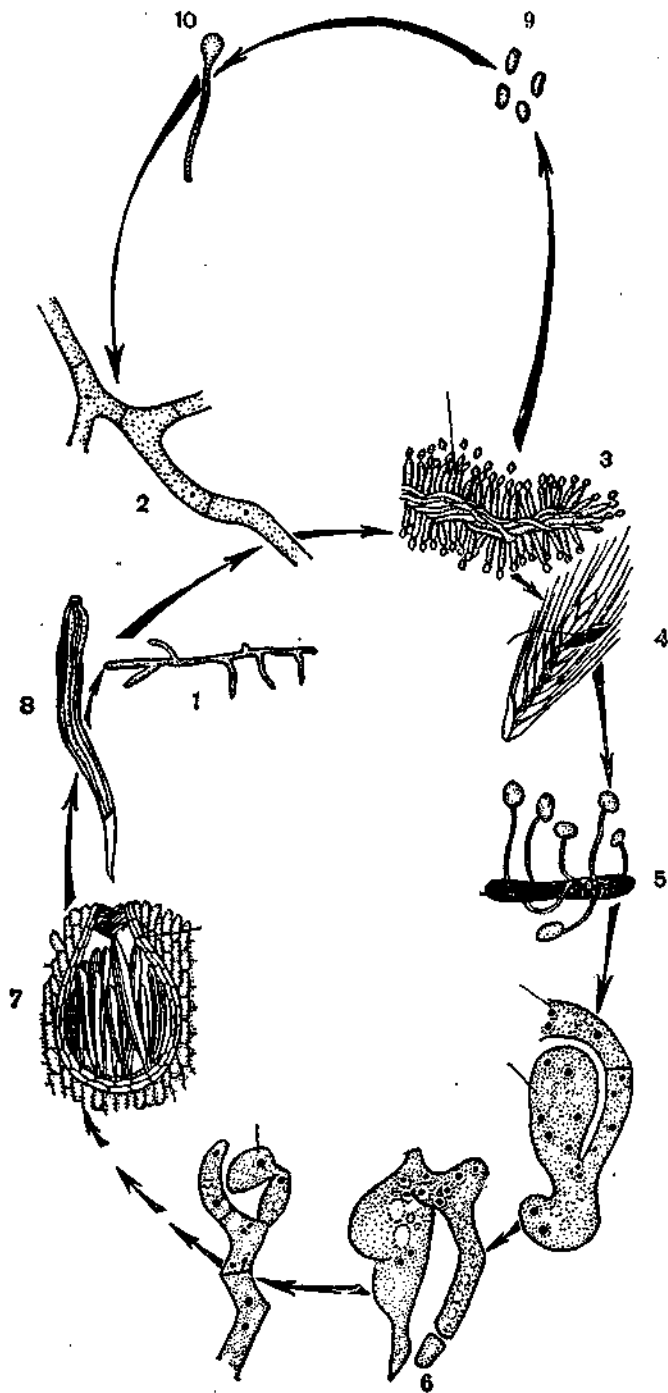


Рис. 108. Цикл развития спорыньи пурпурной (*Claviceps purpurea*):

1 — проросшая аскоспора; 2 — мицелий; 3 — конидиальное спороношение — сфацелля; 4 — склероций; 5 — склероций, проросший строматами; 6 — половой процесс; 7 — перитеций с сумками; 8 — сумка с аскоспорами; 9, 10 — конидии.

появления «медвяной росы», а в сухую — через две недели. Развитие склероциев происходит медленно. Сначала они желтовато-коричневые, затем приобретают серо-фиолетовую или черно-фиолетовую окраску. Полное их созревание происходит ко времени созревания зерна. В пораженных цветках ткани завязи полностью разрушаются и замещаются мицелием гриба. Часто гибнут также завязи и соседних с пораженным цветков.

Склероции спорыньи пурпурной с разных хозяев различаются не только по форме и размерам, но и по способам их распространения. Крупные склероции на ржи обычно распространяются человеком (при уборке урожая, с зерном и т. д.). У этого же гриба на водном злаке глицерии образуются рыхлые склероции, содержащие в тканях много воздуха и распространяющиеся водой. На вейнике склероции срываются с цветковыми чешуями, образующими летучки, и легко переносятся ветром, а на коротконожке склероции имеют крючки, также образованные из цветочных чешуй, и распространяются животными, переносящими их на шерсти.

У спорыньи пурпурной наблюдаются интересные случаи разнохозяйственности, очень редкие у аскомицетов (стр. 180) и связанные с разрывом во времени созревания аскоспор паразита и цветения основного хозяина. Так, перитеции спорыньи часто созревают за 1—2 недели до цветения ржи. В этих случаях аскоспоры заражают раннецветущие дикие злаки, к моменту цветения ржи на них уже развиваются конидии, которые и заражают рожь. Интересный случай разнохозяйственности описан К. Штегером у спорыньи, развивающейся на коротконожке. Склероции гриба, образующиеся на этом растении, прорастают весной, когда коротконожка еще не цветет, но цветет бор развесистый, встречающийся обычно в тех же биоценозах. Аскоспоры заражают цветки бора, и в них развивается конидиальная стадия гриба. К моменту ее образования начинается цветение коротконожки, конидии заражают ее завязи и здесь начинают развиваться склероции паразита.

Развиваясь на культурных злаках, спорынья в незначительной степени снижает их урожай. Вред, причиняемый спорыньей ржи, сейчас практически не имеет значения. Повышение культуры земледелия (тщательная очистка семян, своевременная и высококачественная обработка почвы) резко снизило поражение посевов этим грибом. Сейчас его можно найти в основном по краям полей, где источником инфекции служат дикорастущие злаки. Обычно гриб поражает не более 1% растений, а сниженные урожай колеблется в пределах 0,3—5%.

Сильнее страдают от спорыньи кормовые злаки, особенно многолетние — тимофеевка, ежа, коостер безостый и др. Число склероциев в одном соцветии достигает у них часто 20—70. Очистка семян от склероциев очень трудна, так как они сильно варьировуют в размерах. Часто склероции покрыты цветковыми чешуями и внешне неотличимы от семян (например, склероции на мятлике).

Практическое значение спорыньи определяется, однако, в первую очередь не снижением урожая или ухудшением качества семян под действием этого гриба, а токсическим действием алкалоидов, содержащихся в склероциях. Спорынья — один из наиболее давно известных ядовитых (токсических) грибов. Вызываемый алкалоидами спорыньи токсикоз сейчас у людей бывает очень редко, а алкалоиды этого гриба широко используются в медицине. Однако в прошлом этот токсикоз был широко распространен в Европе, а в периоды сильных вспышек уносил большое число жертв, приближаясь по их количеству к таким заболеваниям, как чума и холера.

Клавицесотоксикоз, или эрготизм, обусловлен способностью алкалоидов спорыньи вызывать сокращение гладкой мускулатуры и сосудов и их действием на нервную систему. Он известен в двух формах — гангренозной (так называемый «антонов огонь») и конвульсивной («злые корчи»). В французской рукописи конца X в. так описана вспышка эрготизма: «...ужасные бедствия распространились среди людей, скрытый огонь, съедающий конечности и тело». В этой рукописи описана вспышка эрготизма в Лиможе в 994 г., унесшая 40 000 жертв. Распространение эрготизма в Западной и Центральной Европе было так велико, что в 1095 г. папа Урбан II основал орден св. Антония, в задачи которого входило лечение людей, страдающих эрготизмом. Отсюда произошло и старинное название болезни — «огонь св. Антония» или «антонов огонь».

Долгое время эта болезнь оставалась загадочной. Хотя спорынья была описана впервые в 1582 г. (А. Л о н и ц е р), предположение о связи вспышек эрготизма с употреблением в пищу продуктов из зерна, зараженного спорыньей, было высказано почти через 200 лет. Подробное исследование эрготизма и его этиологии было проведено А. Г е с с ь е в 1777 г., во время эпидемии эрготизма в Солони. Им были воспроизведены в опытах на животных симптомы токсикоза.

С X по XIX в. вспышки эрготизма систематически повторялись в Западной и Центральной Европе. В России это заболевание впервые упоминается в Троицкой летописи в 1408 г. Вероятно, спорынья появилась в России зна-

чительно позднее, чем в Западной Европе, в результате заноса гриба (А. Х. С а р к и с о в).

Последняя крупная вспышка этого токсикоза произошла в 1816 г. в Бургундии. Небольшие вспышки наблюдались в Европе в годы второй мировой войны. Поэтому укрепился взгляд на эрготизм как болезнь прошлого. Однако в 1951 г. в поселке Понт-Сен-Эспри во Франции вспыхнула эпидемия странной болезни. Предполагали, что это неизвестная вирусная инфекция или ртутное отравление. Поражалась в первую очередь нервная система. По данным, опубликованным в 1965 г., болели 300 жителей поселка, а 5 из них погибли. Даже в 1965 г. последствия токсикоза удалось ликвидировать не у всех больных, пораженных им. Этот случай произвел такое впечатление, что о нем была даже написана книга «День огня св. Антония». Наиболее вероятная причина болезни, по мнению многих специалистов, — отравление склероциями спорыньи с повышенным содержанием производных лизергиновой кислоты, обладающих нейротропным действием.

Нередко наблюдается эрготизм у животных. Он вызывается обычно скармливанием сена, пораженного спорыньей, и проявляется как в гангренозной, так и в судорожной форме.

Заболевания животных, сходные с клавицесотоксикозом или эрготизмом, вызываются также склероциями другого вида спорыньи — *клавицеса паспалюма* (*Claviceps paspali*). Этот гриб развивается на дикорастущих злаках из рода паспалюм — пальчатой траве или пальчатой гречке, паспалюме расширенном и др. В отличие от спорыньи пурпурной распространение этого вида ограничено только эвритропической и эврисубтропической зонами (карта). В нашей стране он встречается только в нижней полосе Западной Грузии и на Каспийском побережье Азербайджана.

По циклу развития этот вид сходен с предыдущим. После заражения цветков аскоспорами на колосках развивается конидиальное спороношение типа сфацелия, с очень обильным выделением «медвяной росы», стекающей на листья и стебли растений. Позднее в таких цветках развиваются склероции размером 2—5 мм, светло-коричневые, неправильно шаровидные, обычно с бугорчатой растрескивающейся поверхностью. Цветковые чешуи широко раскрываются и срстаются со склероцием. В одном колосе образуется до 50 склероциев, их форма резко меняется. Если здоровые колосья тонкие, прямые и правильно четырехрядные, то больные утолщены, имеют неправильную форму и выглядят взъероженными (рис. 109). После перезимовки склероции прорастают несколькими головчатыми стромами желтого цвета. Дл-

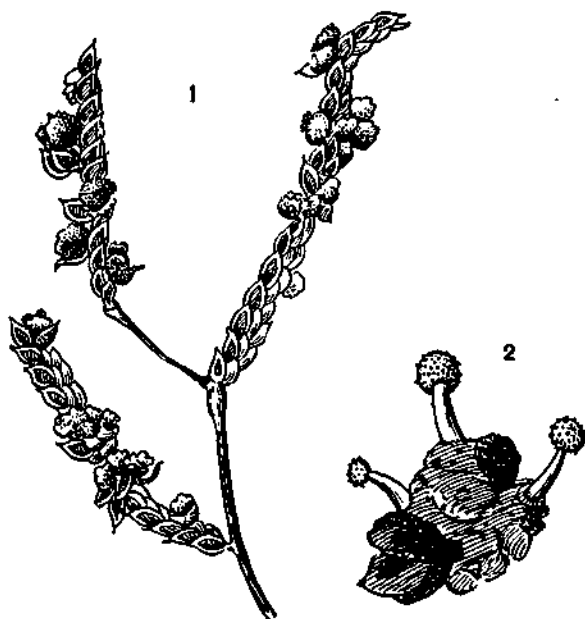


Рис. 109. Спорынья паспалюма (*Claviceps paspali*):

1 — пораженный колос паспалюма со склероциями; 2 — просвеченный склероций.

аметр головки стромы 0,5—2 мм, длина ножки, как и у спорыньи пурпурной, зависит от глубины залегания склероция в почве. Этот гриб может паразитировать и на некоторых видах проса. Его довольно узкий ареал определяется, по-видимому, температурными требованиями. Он очень плохо переносит низкую температуру зимой, особенно в условиях повышенной влажности, в которых он обычно развивается.

Заболевание животных, вызываемое склероциями этого гриба, было известно в Америке еще в прошлом столетии. У нас в стране оно впервые зарегистрировано в 1942 г. в Закавказье. Токсикоз связан с поражением центральной нервной системы под действием алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба, и проявляется в расстройстве координации движений животного, в связи с чем получил местное название «бандала» («пьяная походка»). При длительном кормлении зараженными склероциями гриба сеном или травой животные гибнут. Токсикоз наблюдается у лошадей, крупного рогатого скота и овец.

Алкалоиды спорыньи широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний. В официальную медицину спорынья была введена в начале XIX в., тогда же было начато и изучение алкалоидов, содержащихся в склероциях гриба. Однако еще довольно долго до изучения действующих компонентов склероциев их широко применяли в акушерстве. Использование их в медицине

упоминается уже в работах А. Лонгера (1582) и Р. Я. Камераруса (1688).

Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов. Классические алкалоиды спорыньи — производные лизергиновой и изолизергиновой кислот. Наиболее ценны для медицины пептидные алкалоиды, в состав которых входят лизергиновая или изолизергиновая кислота, пептид и пировиноградная кислота или ее производные. Некоторые производные лизергиновой кислоты (амид, диэтиламид) обладают галлюциногенными свойствами. Первый химически чистый алкалоид из этой группы был получен в 1918 г., а в 1943 г. осуществлен химический синтез диэтиламида лизергиновой кислоты — препарата ЛСД.

Вторая группа — клавиновые алкалоиды (агроклавины, элимоклавины и др.) — известна относительно недавно. Алкалоиды этой группы содержатся в больших количествах в склероциях спорыньи на дикорастущих злаках в Африке и на Дальнем Востоке. В склероциях спорыньи пурпурной и спорыньи паспалюма содержатся алкалоиды из обеих групп. Клавинные алкалоиды обнаружены также у некоторых дейтеромицетов (*Aspergillus fumigatus*, *Penicillium* spp.) и зигомикетов (*Rhizopus nigricans*). В семенах некоторых бьюнковых из Центральной Америки (ипомея и др.) обнаружен пептидный алкалоид эргозин. Эти растения входили в состав ритуального лекарства древних ацтеков и индейцев Мексики, обладавшего галлюциногенными свойствами.

Биологическое действие алкалоидов спорыньи многообразно. Они вызывают сокращение сосудов и других органов с гладкими мышцами, обладают нейрогуморальным действием, являясь антагонистами адреналина, влияют на деятельность центральной нервной системы.

Алкалоиды содержатся только в склероциях гриба в количестве 0,0001—0,75%. Обычно присутствует смесь алкалоидов всех групп в разных соотношениях.

В промышленном производстве алкалоидов спорыньи принципиально возможны три метода: получение их из склероциев, выращенных на растениях, биосинтез алкалоидов в сапрофитной культуре спорыньи и частичный или полный химический синтез алкалоидов. В отношении последнего способа получения алкалоидов напоминают антибиотики. Хотя их синтез и возможен, он экономически невыгоден.

Наиболее экономически выгодным способом получения пептидных алкалоидов до настоящего времени остается культура спорыньи на ржи. В ранний период промышленного производства алкалоидов склероции собирали на естественно пораженных полях. В 1930—1940 гг. были разработаны методы искусствен-

ного разведения спорыньи на ржи. Для заражения растений в поле используют взвесь конидий гриба, полученных в сапрофитной культуре или на ржи в теплице. Полученных с 1 м² растений в теплице конидий достаточно для заражения 0,1—0,2 га поля. Заражение проводят при помощи специальных машин или инокуляционных пистолетов.

Для разведения в искусственной культуре используют тщательно отселекционированные штаммы спорыньи с высоким содержанием нужной группы алкалоидов. Если в дикорастущих склероциях содержание алкалоидов колеблется обычно в пределах 0,027—0,24%, то в искусственной культуре селекционных штаммов их содержание более стабильно и составляет 0,4—0,6%. Для увеличения урожая склероциев применяют агротехнические приемы, удлиняющие период цветения ржи, — посев в разные сроки, разная глубина заделки семян. Наилучшее их развитие наблюдается при влажности воздуха до 74%, ее снижение уменьшает урожай склероциев.

Сбор склероциев производится вручную или машинами. Урожай их составляет 50—100 кг/га, а в годы с благоприятными погодными условиями — до 150—200 кг/га.

Недостатки этого метода — получение в год только одного урожая склероциев, сильное влияние погоды на урожай. Так, снижение влажности воздуха на 1,5% приводит к снижению урожая склероциев на 4,5%. Поэтому уже давно делались попытки освоения сапрофитной культуры спорыньи для получения алкалоидов. Первый патент на такой метод был получен в 1910 г., однако лишь в последние 20 лет удалось получить в глубинной и поверхностной культуре спорыньи достаточно высокий и стабильный выход алкалоидов клавиновой группы и простых производных лизергиновой кислоты. В сапрофитной культуре используются обычно селекционные штаммы спорыньи пурпурной и спорыньи паспалюма, выход алкалоидов у которых составляет от 600 мг до 1—2 г на 1 л культуры. У исходных диких штаммов их выход 10—100 мг/л.

Получение в культуре пептидных алкалоидов разрабатывается сейчас во многих странах — СССР, США, ФРГ, Канаде, Швеции, Японии и др. Биосинтез может быть направлен в сторону образования фармацевтически ценных пептидных алкалоидов, и в этом направлении проводятся интенсивные поиски.

Грибы рода *кордицепс* (*Cordyceps*) — паразиты насекомых, значительно реже пауков, грибов. Их стромы развиваются из плотной массы мицелия, заполняющей тело хозяина, — эндосклероция или псевдосклероция. Размеры и форма стром разнообразны. Они могут быть

очень длинными, нитевидными, как у *кордицепса удлиненного* (*C. elongata*), цилиндрическими, булавовидными или головчатыми. У одних грибов они очень мелкие, не превышающие 1,5—2,5 мм в длину; у других могут достигать длины 20—30 см. Стромы разнообразно окрашены — беловатые, серые, желтые, оранжевые, красные, коричневые, зеленые и черные. Перитеции образуются обычно только на части стромы, а ножка остается стерильной. Сумки цилиндрические, очень длинные, от 80 до 700 мкм длиной. Аскоспоры нитевидные, многоклеточные, по длине равны сумкам, в зрелости после выбрасывания из перитеция распадаются на одноклеточные фрагменты. Обычно в цикле развития присутствует конидиальная стадия.

Род включает около 200 видов. Большинство из них паразитирует на насекомых из различных отрядов — жуках, бабочках, перепончатокрылых, полужесткокрылых, прямокрылых, равнокрылых и двукрылых. Только 3 вида этого рода паразитируют на пауках. Несколько грибов из рода *кордицепс* паразитируют на грибах. Два из них развиваются на склероциях спорыньи и встречаются в Европе (*C. clavicipitis*) и Японии (*C. clavicipiticola*). Два других вида часто встречаются на подземных клейстотециях оленьего трюфеля (*Elaphomyces*) в умеренной зоне северного полушария.

Большинство грибов рода *кордицепс* обитает в голарктической зоне (Европа, Азия, Северная Америка, Северная Африка). Космополитом является только один вид — *кордицепс булговатый* (*C. tuberculata*). Широта ареалов голарктических видов различна. Одни из них встречаются во всех районах зоны, как *кордицепс военный* (*C. militaris*), *кордицепс головчатый* (*C. capitata*) и *кордицепс офиглоглоссовидный* (*C. ophioglossoides*). У других ареалы очень небольшие. Например, 5 видов, паразитирующих на цикадах, известны только в Японии, а *кордицепс китайский* (*C. sinensis*) встречается только в Северном и Центральном Китае.

Один из наиболее распространенных в умеренной зоне представителей этого рода — *кордицепс военный* — развивается на личинках и куколках бабочек, зимующих в почве. Его часто можно встретить на куколках коконопрядов из родов гастропаха, депдролимус и других.

Аскоспоры этого гриба, попадая на покровы восприимчивой куколки, прорастают, и их ростовые трубки внедряются в тело хозяина через дыхальца или непосредственно через покровы, гидролизуют хитин. Гифы гриба развиваются в теле насекомого и образуют цилиндрические гифенные тела, постепенно запол-

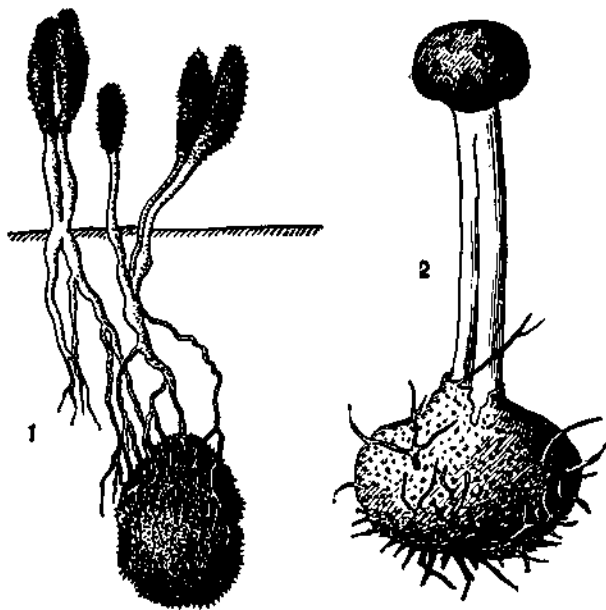


Рис. 110. Кордицепсы, паразитирующие на оленьих трюфелях:

1 — кордицепс офиоглоссовидный (*Cordyceps ophioglossoides*);
2 — кордицепс головчатый (*C. capitata*)

няющие все тело хозяина. После гибели куколки и использования грибом всего содержимого в ее покровах образуется твердая гиffyнная масса псевдосклеротия. Осенью псевдосклеротии прорастают оранжево-желтыми или оранжево-красными головчатыми стромы высотой 4—6 см и толщиной 0,5—1 см (табл. 20), поднимающимися над поверхностью почвы.

Кордицепс военный редко вызывает эпизоотии, однако иногда находят большие группы его стром (более 200 стром на одном участке).

При искусственном заражении куколок ковидиями из культуры их гибель наблюдается уже через 5 дней, а через 45—60 дней развиваются стромы с зрелыми перитециями.

У кордицепса бугорчатого, встречающегося во всех зонах земного шара на взрослых бабочках, развивается белый мицелий, покрывающий тело насекомого и прикрепляющий его к субстрату. Многочисленные стромы выходят из разных частей тела хозяина. Их форма сильно варьирует, от короткоцилиндрических до булавовидных. Верхняя часть стромы, несущая перитеции, желтоватая или серая, длиной 2—11 мм и толщиной 1,2—2 мм. Ножка коричневая, толщиной 0,5—2 мм.

Кордицепс китайский, обитающий в Китае на личинках бабочек из семейства тонкопрядов, образует цилиндрические или веретеновидные стромы черного цвета, выходящие всегда из головы насекомого и достигающие 4—7 см

в длину. В сухом виде эти стромы используют в пищу.

Ткани насекомых, убитых кордицепсами, не заселяются бактериями и не разлагаются. Это связано с образованием грибом антибиотика кордицепина, выделяемого в ткани хозяина и защищающего субстрат от заселения микроорганизмами. Такое приспособление к защите субстрата от конкурентов наблюдается у многих грибов, паразитирующих как на растениях (*Penicillium expansum*, *Trichothecium roseum*), так и в тканях животных (*Trichophyton*). Если такой антибиотик образуется паразитом в процессе его развития на живом хозяине, он может играть определенную роль в патогенезе. Кордицепин в этом плане пока не изучен, неизвестно также его действие на насекомых.

Кордицепс офиоглоссовидный и кордицепс головчатый, паразитирующие на плодовых телах различных видов оленьего трюфеля, распространены во всех районах гюларктической зоны. Мицелий этих грибов проникает через перидий в клейстотеций хозяина и образует в нем псевдосклеротий. Форма и окраска клейстотеция при этом не меняются. Иногда мицелий паразита покрывает часть плодового тела хозяина, образуя ризоморфы или сплетения гиф (рис. 110).

Стромы кордицепса офиоглоссовидного развиваются летом и осенью. Они булавовидные, постепенно расширяющиеся к вершине, часто уплощенные (рис. 110), высотой 4—10 см, оливково-черные, оливково-коричневые или черные. Нижняя часть стромы желтоватая, желтый мицелий паразита окружает в почве плодовое тело оленьего трюфеля. Иногда этот вид встречается в большом количестве. Его ареал совпадает с ареалом хозяина.

У кордицепса головчатого образование стром происходит в октябре—ноябре. Стромы головчатые, их верхняя шаровидная часть хорошо отграничена от ножки, темная, красно-коричневая или оливково-коричневая, поверхность ее выглядит точечно-шероховатой от слегка выступающих остий перитециев, диаметр 5—20 мм. Ножка стромы обычно уплощена и искривлена, длиной 3—8 см, желтая с волокнистой поверхностью.

Единственный род из порядка спорыньевых, у представителей которого не образуются ни стромы, ни субикюлюм, а перитеции развиваются на мицелии, — *бария* (*Baria*). В нем известны два очень редких вида: *бария паразитическая* (*B. parasitica*), обитающая на перитециях аскомицетов из рода *бертия* (*Bertia*), и *бария лишайниковая* (*B. lichenicola*), встречающаяся на лишайниках. У этих видов на перитециях или талломе хозяина образуются белые дерновинки мицелия, на которых развиваются

группевидные, оливково-серые перитеции с сочным перидием из толстостенных округлых клеток.

В тропиках на стеблях бамбука развиваются спорыньевые с крупными стромы неправильно шаровидной или подушковидной формы. У *микомалюса бамбукового* (*Mycomalus bambusinus*) стромы до 6 см в диаметре, жесткомясистые, шаровидные или чаще клубневидные. Перитеции в них располагаются полоской по экватору стромы, сверху и снизу стромы сте-

рильна. По форме и окраске стромы этого гриба напоминают яблоко, что и отразилось в его родовом названии. Другой тропический вид — *аскополипорус разноцветный* (*Ascopolyporus polychrous*) — образует клубневидные или копытообразные стромы до 7 см в диаметре, по внешнему виду напоминающие плодовые тела трутовиков. Перитеции образуются в нижней части стромы, их остиолы придают ей пористый вид, что еще больше увеличивает сходство этого гриба с трутовиками.

ГРУППА ПОРЯДКОВ ДИСКОМИЦЕТЫ

Плодовые тела дискомицетов — апотеции. Аскоспоры их освобождаются активно. Исключение — порядок туберелевых (*Tuberales*), у которых освобождение аскоспор происходит после разрушения перидия.

ПОРЯДОК ГЕЛОЦИЕВЫЕ (HELOTIALES)

Гелоциевые грибы характеризуются сумками, которые открываются не в виде крышечки на верхушке, как сумки пецицевых грибов (стр. 191), а в виде трещины или поры. Пора обычно довольно хорошо видна в утолщенной стенке верхушки сумки (рис. 121). Плодовые тела гелоциевых в большинстве случаев — типичные апотеции сравнительно малых размеров. Самые маленькие из них не крупнее 0,02 мм в диаметре, а большие достигают лишь 2—3 см в высоту и в диаметре. Плодовые тела еще более крупные встречаются очень редко. Таким образом, в среднем апотеции гелоциевых имеют диаметр 1—3 мм.

Анатомическое строение апотециев у гелоциевых имеет характерные для всех типичных апотециев черты. Однако для апотециев некоторых представителей этого порядка характерно упрощенное строение, вследствие чего в них отсутствует внутренняя ткань — мякоть — между внешним эксципулом (оболочкой апотеции) и субгимением (сплетение гиф под гимением). Такие апотеции состоят только из гимения, тонкого субгимения и гомогенного внешнего эксципула. Апотеции гелоциевых нередко имеют хорошо развитую тонкую ножку (рис. 111).

Споры гелоциевых очень часто асимметрические, многоклеточные, но всегда с гладкой оболочкой. В некоторых семействах встречаются представители с окрашенными спорами.

Гелоциевые грибы — обитатели различных растительных субстратов. Лишь немногие виды можно отнести к напочвенным сапротрофам. Почти полностью отсутствуют представители

таких экологических групп, как карбофилы и копрофилы, среди которых можно обнаружить немало пецицевых грибов.

Многие виды гелоциевых грибов активно разлагают субстрат, на котором произрастают. Во время осеннего листопада земля под деревьями в лесу покрывается слоем пожелтевших листьев осины, березы, ольхи, клена. Но еще до того, как ляжет белый зимний покров, от листьев остаются только черешки и жилки. Основную роль в процессе разложения этих листьев сыграл маленький гелоциевый гриб *Нупеносурфус каудатус*, плодовые тела которого обильно встречаются в смешанных лесах средней полосы СССР с первой половины сентября до половины октября.

Многие гелоциевые грибы разлагают различные компоненты лесного опада. Важность их роли в круговороте веществ в природе очевидна. Можно подсчитать, что если не было бы грибов, то слой лесного опада увеличивался бы в год примерно на 3—5 см и за 100 лет достиг бы толщины в несколько метров.

Наиболее благоприятным местообитанием гелоциевых грибов являются сообщества высокоствольных деревьев. Здесь на прошлогодних, отмерших стеблях происходит массовое развитие самых различных гелоциевых грибов.

Большинство гелоциевых грибов является сапротрофами, но во многих семействах встречаются и паразитные виды. Почти все грибы из семейства склеротиниевых (*Sclerotiniaceae*) — паразиты.

Во многих случаях паразитический образ жизни связан с увеличением значения конидиальной стадии в цикле развития. У сапротрофных видов конидиальное плодоношение встречается сравнительно редко.

Половой процесс у гелоциевых грибов осуществляется с помощью сперматиев, которые выполняют роль мужских половых клеток. Сперматии развиваются в особых органах — спермидиях. Иногда их называют и ми-