

МІКОФЛОРОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ВИДОВОГО СКЛАДУ БОРОШНИСТОРОСЯНИХ ГРИБІВ УКРАЇНИ

борошнисторосяні гриби України, мікофлорогенетичні групи, формування видового складу

У двох попередніх наших працях [2, 3] висунута їй обґрунтована гіпотеза про центри виникнення (чи розселення, що ймовірніше) борошнисторосяних грибів (порядок *Erysiphales*) та шляхи їх міграцій. Згідно з цією гіпотезою, гриби порядку *Erysiphales* виникли 97—60 млн. років тому на території південно-східної частини сучасного Китаю, звідки Берингійським мостом суші мігрували до Північної Америки, дещо пізніше — до Північної, Північно-Західної та Західної Азії. При цьому формувалося ще два вторинних центри видоутворення борошнисторосяних грибів — чукотсько-алєсінський (холодостійкі види) та центральноазіатський (ксерофільні). На ранніх етапах розселення потрапили в Європу, в тому числі й на територію України, гриби порядку *Erysiphales* не могли, оскільки на той час Європа та Азія були розділені водним басейном — залишком Тетіса.

За нашими розрахунками, міграції борошнисторосяних грибів до Європи стали можливими тільки розпочинаючи з кінця олігоцену (приблизно 25 млн. років тому, після зникнення цього бар'єра). Вони відбувалися асинхронно трьома різними міграційними коридорами. Перший з них (будемо називати його північним) розташований північніше Уральського хребта (можливо, навіть на просторах, вкритих нині водами Північного Льодовитого оксану), міг бути відкритим для борошнисторосяних грибів з кінця олігоцену. Однак цим коридором в Європу мігрували, очевидно, більш чи менш холодостійкі види, оскільки він весь час, аж до наших днів, знаходиться в помірній зоні, переважно в північній її частині. Другий коридор (назвемо його південно-приуральським) пролягав між Уральським хребтом та Понтічним морем-озером — залишком прадавнього Тетіса. Виник він наприкінці міоцену (5 млн. років тому) й існував порівняно недовго — 1,5 млн. років. Цим коридором мігрували види порядку *Erysiphales*, пристосовані до помірно-теплого і теплого клімату. Третій коридор (будемо називати його південним) відкривається наприкінці пліоцену (2 млн. років тому) південніше Пракаспію і ним можуть мігрувати тільки найксерофільніші види порядку *Erysiphales*. Отже, борошнисторосяні гриби України або будь-якого іншого регіону Європи залежно від часу їх місця виникнення тих чи інших видів та міграційних шляхів, якими вони сюди потрапили, можна розділити на ряд мікофлорогенетичних груп. Розглянемо ці теоретично ймовірні групи.

До I групи слід віднести види з високою екологічною амплітудою, найранішого походження, які виникли в Південно-Східному Китаї, в палеоцені — соцені Берингійським мостом суші мігрували до Америки, пізніше (в еоцені — наприкінці олігоцену) від цього моста пройшли через північ Сибіру та північним міграційним коридором потрапили до Європи. Вони повинні мати ареали американо-євразіатського та афро-американо-євразіатського типів свиріголарктичного географічного елемента¹.

¹ Класифікація ареалів борошнисторосяних грибів України подана нами в одній з попередніх праць [4].

II група об'єднує види, екологічно рівноцінні представникам I групи, які, однак, виникли у Південно-Східному Китаї дещо пізніше, оскільки не змогли подолати Берингійський міст суші. В еоцені—олігоцені ці види мігрують Східним Сибіром на північ, пізніше — на північний захід Азії, де й прориваються до Європи разом з представниками попередньої групи. Для них мають бути характерними ареали євразіатського та афро-євразіатського типів євриголарктичного географічного елемента.

До III групи належать холодолюбні види, які виникли в палеоцені — на початку еоцену у вторинному центрі походження борошнисторосяних грибів і потрапили до Європи разом з представниками двох попередніх груп. Вони повинні мати американо-євразіатські ареали північноголарктичного географічного елемента.

IV група включає види, приурочені до помірно-теплих регіонів, які виникли у Південно-Східному Китаї майже одночасно з представниками II групи чи дещо пізніше, але потрапили до Європи тільки наприкінці міоцену — на початку плюоцену південно-приуральським міграційним коридором. Для них будуть характерними ареали євразіатського типу південноголарктичного географічного елемента.

До V групи відносимо таксони, які виникли, ймовірно, в міоцені в Центральній Азії й проникли до Європи разом з видами попередньої групи. Вони повинні мати західноєвразіатські ареали південноголарктичного географічного елемента.

До VI групи належать найксерофільніші види центральноазіатського походження, приурочені до аридних областей північної півкулі Землі. Виникли вони, очевидно, не раніше міоцену, в Європу мігрували наприкінці плюоцену — на початку плейстоцену південним коридором й повинні мати західноєвразіатські та афро-західноєвразіатські ареали ксеромеридіального географічного елемента.

Крім видів наведених вище шести мікофлорогенетичних груп не виключена наявність у мікофлорі України і представників порядку *Erysiphales*, які виникли на території Європи в результаті трансформації азіатських мігрантів. Ми їх будемо відносити до VII групи, розділивши її на дві підгрупи: а) південноєвропейські види, приурочені до теплих чи аридних областей (з європейськими ареалами північноголарктичного і ксеромеридіонального географічних елементів); б) північноєвропейські, пов'язані з прохолоднішими й вологішими, в тому числі гірськими регіонами (з європейськими ареалами неморального географічного елемента). Крім того, в мікофлорі України відомі антропомігранти (VIII група), які потрапили на її територію в результаті господарської діяльності. Виділяємо три їх підгрупи: а) південно-східноазіатські; б) центральноазіатські; в) північноамериканські.

Наведений вище перелік теоретично можливих мікофлорогенетичних груп дозволяє провести мікофлорогенетичний аналіз видового складу борошнисторосяних грибів будь-якого регіону Європи. Однак для цього попередньо потрібно провести його географічний аналіз, оскільки саме через оцінку сучасних ареалів представників порядку *Erysiphales* можна визначити їх приналежність до тієї чи іншої мікофлорогенетичної групи. Такий аналіз для борошнисторосяних грибів України нами здійснений в одній з попередніх праць [4]. Його результати та викладені вище матеріали синтезовані в табл. 1, яка є базисом цієї статті й після незначного доповнення може бути використана для аналізу видового складу борошнисторосяних грибів будь-якого регіону Європи чи Африки.

Таблиця 1. Принадлежність видів борошнисто-сірих грибів, зареєстрованих в Україні, до мікофлорогенетичних груп

Вид	Мікофлорогенетичні групи											
	I	II	III	IV	V	VI	VIIa	VIIb	VIIIa	VIIIb	VIIIc	VIIIc
<i>Arthrocladiella mougeotii</i> (Lev.) Vassilkov				x								
<i>Blumeria graminis</i> (DC.) Speer	x											
<i>Erysiphe aquilegiae</i> DC.	x											
<i>E. betae</i> (Vanha) Weltz.									x			
<i>E. buhrii</i> Braun				x								
<i>E. catalpae</i> Sim.										x		
<i>E. caulincola</i> (Petrak) Braun						x						
<i>E. circaeae</i> Junell							x					
<i>E. convolvuli</i> DC.				x								
<i>E. cruchetiana</i> Blumer				x								
<i>E. cruciferarum</i> Opiz ex Junell	x											
<i>E. heraclei</i> DC.	x											
<i>E. howeana</i> Braun										x		
<i>E. hyperici</i> (Wallr.) Blumer		x										
<i>E. knautiae</i> Duby		x										
<i>E. limonii</i> Junell				x								
<i>E. lycopsisidis</i> Zheng & Chen				x								
<i>E. lythri</i> Junell			x									
<i>E. malvae</i> Hel.					x				x			
<i>E. pisi</i> DC.	x											
<i>E. polygoni</i> DC.	x											
<i>E. thesii</i> Junell					x							
<i>E. trifolii</i> DC.	x											
<i>E. urticae</i> (Wallr.) Blumer		x										
<i>Golovinomyces arabidis</i> (Zheng & Chen) Hel.							x					
<i>G. artemisiae</i> (Grev.) Hel.	x											
<i>G. biocellatus</i> (Ehrenb.) Hel.	x											
<i>G. cichoraceorum</i> (DC.) Hel.	x											
<i>G. cynoglossi</i> (Wallr.) Hel.	x											
<i>G. depressus</i> (Wallr.) Hel.	x											
<i>G. echinopis</i> (Braun) Hel.					x							
<i>G. galeopsidis</i> (DC.) Hel.	x											
<i>G. galii</i> (Blumer) Hel.	x											
<i>G. hyoscyami</i> (Zheng & Chen) Hel.			x									
<i>G. magnicellulatus</i> (Braun) Hel.	x											
<i>G. mayorii</i> (Blumer) Hel.	x											
<i>G. morozkovskii</i> (Hel.) Hel.					x							
<i>G. orontii</i> (Cast.) Hel.	x											
<i>G. riedelianus</i> (Speer) Hel.	x											
<i>G. simplex</i> (Hel.) Hel.					x							
<i>G. sordidus</i> (Junell) Hel.	x											

Продовження таблиці I

Вид	Мікрофлорогенетичні групи										
	I	II	III	IV	V	VI	VIIa	VIIb	VIIIa	VIIIb	VIIIc
<i>G. ulmariae</i> (Desm.) Hel.	x										
<i>G. valeriana</i> (Jacz.) Hel.	x										
<i>G. verbasci</i> (Jacz.) Hel.	x										
<i>Leveillula contractirostris</i> Hel. & Sim.						x					
<i>L. cylindrospora</i> Braun						x					
<i>L. duriae</i> (Lev.) Braun						x					
<i>L. helichrysi</i> Hel. & Sim.							x				
<i>L. lactucarum</i> Durr. & Rost.						x					
<i>L. picridis</i> (Cast.) Durr. & Rost.						x					
<i>L. scolymi</i> (Prost.) Durr. & Rost.						x					
<i>L. taurica</i> (Lev.) Arn.						x					
<i>L. verbasci</i> (Jacz.) Gol.						x					
<i>Microsphaera alphitoides</i> Griff. & Maubl.							x				
<i>M. astragali</i> (DC.) Trev.	x										
<i>M. baemulari</i> Magn.		x									
<i>M. berberidis</i> Lev.	x										
<i>M. divaricata</i> (Wallr.) Lev.							x				
<i>M. euonymi</i> (DC.) Sacc.						x					
<i>M. europaea</i> (Braun) Hel.						x					
<i>M. friesii</i> Lev.					x						
<i>M. gorlenkoi</i> Fan Tyk Chjen							x				
<i>M. grossulariae</i> (Wallr.) Lev.					x						
<i>M. hedwigii</i> Lev.					x						
<i>M. jaczewskii</i> Braun								x			
<i>M. ioniceriae</i> (DC.) Wint.	x										
<i>M. ornata</i> Braun	x										
<i>M. palczewskii</i> Jacz.								x			
<i>M. penicillata</i> (Wallr.: Fr.) Lev.	x										
<i>M. pseudacaciae</i> (Marcz.) Braun							x				
<i>M. russellii</i> Clint.									x		
<i>M. sparsa</i> Howe	x										
<i>M. tortilis</i> (Wallr.: Fr.) Speer					x						
<i>M. vanbruntiana</i> Ger.									x		
<i>Phyllactinia fraxini</i> (DC.) Fuss.	x										
<i>P. guttata</i> (Wallr.: Fr.) Lev.	x										
<i>P. hippophaes</i> V.Thuem. ex Blumer						x					
<i>P. mali</i> (Duby) Braun	x										
<i>P. roboris</i> (Gachet) Blumer				x							
<i>Podosphaera clandestina</i> (Wallr.: Fr.) Lev.	x										
<i>P. leucotricha</i> (Ell. & Everh.) Salm.	x										
<i>P. myrtillina</i> (Schub.: Fr.) Kunze			x								

Продовження таблиці I

Вид	Мікофлорогенетичні групи										
	I	II	III	IV	V	VI	VIIa	VIIb	VIIIa	VIIIb	VIIIc
<i>Podosphaera tridactyla</i> (Wallr.) de Bary	x										
<i>Sawadaea bicornis</i> (Wallr.: Fr.) Miyabe				x							
<i>S. tulasnei</i> (Fuck.) Homma					x						
<i>Sphaerotheca aphanis</i> (Wallr.) Braun	x										
<i>S. balsaminae</i> (Wallr.) Kari		x									
<i>S. delphinii</i> (Karst.) Blumer		x									
<i>S. dipsacearum</i> (L.R. & C.Tul.) Junell						x					
<i>S. epilobii</i> (Wallr.) Sacc.		x									
<i>S. euphorbiae</i> (Cast.) Salm.		x									
<i>S. ferruginea</i> (Schlecht.: Fr.) Junell	x										
<i>S. fugax</i> Penz. & Sacc.	x										
<i>S. fuliginea</i> (Schlecht.: Fr.) Poll.		x									
<i>S. fusca</i> (Fr.) Blumer emend. Braun	x										
<i>S. helianthemi</i> Junell						x					
<i>S. macularis</i> (Wallr.: Fr.) Lind.	x										
<i>S. mors-uvae</i> (Schw.) Berk. & Curt.										x	
<i>S. pannosa</i> (Wallr.: Fr.) Lev.					x						
<i>S. plantaginis</i> (Cast.) Junell	x										
<i>S. polemonii</i> Junell										x	
<i>S. savulescui</i> Sandu-Ville						x					
<i>S. verbenae</i> Sav. & Negru										x	
<i>Uncinula adunca</i> (Wallr.: Fr.) Lev.	x										
<i>U. carpinicola</i> Hara								x			
<i>U. clandestina</i> (Biv.-Bern.) Schroet.				x							
<i>U. necator</i> (Schw.) Burr.										x	
<i>Uncinuliella prunastri</i> (DC.) Hel.					x						

П р и м і т к а . Хоча український «*G. arabidis*» за морфологією й відповідає далекосхідному *G. arabidis*, вірогідніше з його незалежне походження від грибів типу *G. cichoraceorum* чи *G. orontii*, осільки, за винятком одного зразка з Казахстану [1], відсутні збори цього виду на величезних просторах — від Далекого Сходу до України.

Як бачимо з табл. 2, в якій узагальнені дані табл. 1, в сучасному видовому складі борошнисторосяних грибів України переважають види, що, ймовірно, мігрували до Європи північним коридором (52 представники I—III груп або 48 % від загальної їх кількості, зареєстрованої в Україні). Більшість з них (37) належить до I мікофлорогенетичної групи. Південно-приуральським коридором пройшло всього 26 видів (IV—V групи). Половина з останніх — південно-східнокитайські, інша половина — центральноазіатські. Південним коридором мігрувало тільки 9 видів (VI група). Мало представників порядку *Erysiphales* (також 9), які є європейськими трансформантами азіатських мігрантів. Решта видів (12) — антропомігранти переважно з Північної Америки та Південно-Східного Китаю.

Таблиця. 2. Розподіл видів борошнисторосаних грибів, зареєстрованих на території України, за мікофлорогенетичними групами

Рід	Мікофлорогенетичні групи										
	I	II	III	IV	V	VI	VIIa	VIIb	VIIIa	VIIIb	VIIIc
<i>Arthrocladiella</i>	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—
<i>Blumeria</i>	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Erysiphe</i>	6	3	1	6	—	1	1	1	1	1	1
<i>Golovinomyces</i>	10	5	—	1	3	—	1	—	—	—	—
<i>Leveillula</i>	—	—	—	—	—	8	1	—	—	—	—
<i>Microsphaera</i>	6	1	—	1	5	—	1	3	3	—	1
<i>Phyllactinia</i>	3	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—
<i>Podosphaera</i>	3	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sawadaea</i>	—	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—
<i>Sphaerotheca</i>	7	4	—	—	3	—	1	—	—	—	3
<i>Uncinula</i>	1	—	—	1	—	—	—	—	1	—	1
<i>Uncinuliella</i>	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
Всього	37	13	2	13	13	9	5	4	5	1	6

Отже, можна дійти висновку, що основа сучасного видового складу борошнисторосаних грибів України сформована наприкінці олігоцену (приблизно 25 млн. років тому) вихідцями з Південно-Східного Китаю — холодостійкими видами переважно з родів *Golovinomyces* (Braun) Hel., *Sphaerotheca* Lev. та *Erysiphe* DC.: Fr. Менше було видів роду *Microsphaera* Lev., а роди *Blumeria* Golov. ex Speer, *Phyllactinia* Lev., *Podosphaera* Kunze і *Uncinula* Lev. були представлені одним-трьома видами. Наприкінці міоцену — на початку пліоцену цей видовий склад значною мірою був поповнений відносно теплолюбнimi південно-східнокитайськими (переважно з роду *Erysiphe*) та центральноазіатськими видами (головним чином з роду *Microsphaera*). Найменш результативним був південний коридор, яким 2 млн. років тому мігрували майже виключно представники найксерофільнішого роду борошнисторосаних грибів — *Leveillula* Arnaud.

Як бачимо з табл. 2, малоінтенсивним був процес місцевого видоутворення. Види, які ми вважаємо європейськими за походженням, становлять всього 8,3% від загальної їх кількості в Україні.

Незначною мірою поповнився видовий склад борошнисторосаних грибів України і внаслідок господарської діяльності (тільки 11% видів). Але, очевидно, відсоток таких видів з часом буде збільшуватися у зв'язку з активною інтродукцією квіткових рослин (зокрема й таких, що є живителями грибів порядку *Erysiphales*) з різних регіонів земної кулі.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Васягина М.П., Кузнецова М.Н., Писарєва М.Ф., Шварцман С.Р. Флора спорових растеній Казахстана. Т. 3. Мучнисторосаные грибы. — Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. — 460 с.
2. Гелюта В.П. Гіпотеза про походження і поширення борошнисторосаних грибів // IX з'їзд Українського ботанічного товариства (Дніпропетровськ, травень 1992 р.): Тез.доп. — Дніпропетровськ, 1992. — С. 426-427.
3. Гелюта В.П. Гіпотеза про походження та міграції грибів порядку *Erysiphales* // Укр.ботан.журн. — 1992. — 49, N 5. — С.5-13.
4. Гелюта В.П. Географічний аналіз борошнисторосаних грибів України // Там же, — 1993. — 50, N 2. — С. 79-85.

Рекомендую до друку
А.С. Бухало

Надійшла 14.12.93

V.P. Гелюта

МИКОФЛОРОГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА МУЧНИСТОРОСЯНЫХ ГРИБОВ УКРАИНЫ

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, г. Киев

В зависимости от наиболее вероятных места и времени происхождения отдельных видов, миграционных путей, по которым они проникли на территорию Европы, и с учетом современных ареалов мучнисторосые грибы Украины разделены на восемь мицофлорогенетических групп. Анализ полученного распределения позволил прийти к выводу, что основа современного видового состава порядка *Erysiphales*, установленного для Украины (48% видов), сформировалась конце олигоцена (приблизительно 25 млн. лет назад) выходцами из Юго-Восточного Китая — холодоустойчивыми видами преимущественно из родов *Golovinomyces* (Braun) Hel., *Sphaerotheca* Lev. и *Erysiphe* s. str. В конце миоцена — начале плиоцена (приблизительно 5 млн. лет назад) этот видовой состав в значительной степени (на 24%) пополнился сравнительно теплолюбивыми юго-восточнокитайскими (преимущественно из рода *Erysiphe* s. str.) и центральноазиатскими видами (главным образом из рода *Microsphaera* Lev.). В конце плиоцена (приблизительно 2 млн. лет назад) из Центральной Азии на территорию Украины мигрируют наиболее ксерофильные представители порядка *Erysiphales* — виды рода *Leveillula* (только 7% от общего количества мучнисторосых грибов, обнаруженных в Украине). Процесс местного видеообразования был неактивным. Антропомигранты составляют 11% видов, однако их число со временем будет, очевидно, возрастать.

V.P. Гелюта

MYCOFLOROGENETIC ANALYSIS OF THE SPECIES COMPOSITION OF POWDERY MILDEW FUNGI IN UKRAINE

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev

According to the most probably place and time of origin of some species, migration routes they have spread to Europe, and taking into consideration their modern areas, powdery mildew fungi of Ukraine are divided into eight mycoflorogenetic groups. Analysis of in-group distribution led us to the conclusion that basis of the modern species composition of *Erysiphales* established in Ukraine (48% of species) was formed at the end of Oligocen (ca. 25 millions years ago). It were springing from South-Eastern China cold-resistant species, belonging mainly to genera *Golovinomyces* (Braun) Hel., *Sphaerotheca* Lev. and *Erysiphe* s. str. At the end of Miocen — early Pliocen (ca. 5 millions years ago) this species composition was to a great extent (24%) replenished by South-Eastern Chinese relatively warm-requiring species (mainly from the genus *Erysiphe* s. str.), and Central Asian species (mainly from genus *Microsphaera* Lev.). At the end of Pliocen (ca. 2 millions years ago) the most xerophilic representatives of the order *Erysiphales*, species of the genus *Leveillula* Arnaud (7%), migrated from Central Asia to Ukraine. Process of local speciation was very limited. Anthropomigrants (alien species) are represented by 11% of species, but their number will be apparently increasing in the future.