



УДК 551.863.3/882.2:282.112

В. П. ГЕЛЮТА

ГІПОТЕЗА ПРО ПОХОДЖЕННЯ ТА МІГРАЦІЇ ГРИБІВ ПОРЯДКУ *ERYSIPHALES*

борошнесторосяні гриби, центри походження, міграційні шляхи

Проблема мікогеографії, як зазначається в огляді І. О. Дудки [12], є однією з найменш розроблених у мікології. Що стосується борошнесторосяних грибів, то практично немає праць, в яких більш чи менш повно розглядалися б питання розподілу їх видів на земній кулі. Відзначимо тільки дослідження К. Аmano [29], які в першу чергу присвячені колу рослин-живителів, а потім уже — поширенню останніх у різних регіонах Землі. Однак будь-яких здогадок чи висновків щодо центрів походження порядку *Erysiphales*, шляхів міграції його представників автор не зробив, хоча згадана праця і є чудовим географічним зведенням, відомості з якого після значної таксономічної трансформації частково використані в аналізах та побудовах, на яких базується наша стаття. Певне відношення до мікогеографії має й книга І. О. Бункіної [3], де зроблена, мабуть, чи не найперша спроба встановити типи ареалу для ряду форм борошнесторосяних грибів Далекого Сходу колишнього СРСР, однак, як і в попередньому випадку, висновки стосовно географії чи мікофлогенезу тут відсутні.

У цій статті ми намагаємося розв'язати питання географії (насамперед, палеогеографії) борошнесторосяних грибів за допомогою якоюсь мірою оригінального (в усякому разі, для мікології) підходу — кількісного і якісного порівняльного аналізу сучасних мікофлор¹ ряду регіонів земної кулі із зіставленням отриманих результатів з даними палеогеографії [7, 14, 27] та

відомостями про палеоклімат [5, 10, 14, 16, 20, 21] і палеофлору вищих рослин [2, 5, 13, 15, 21—25]. Оскільки запропонований аналіз обмежується відсутністю критично опрацьованих на сучасному рівні та узагальнених відомостей для всіх регіонів, що входять до ареалу грибів порядку *Erysiphales*, то доводиться задовольнятися тим, що маємо на сьогоднішній день. Тому в цій праці ми можемо використати дані про видовий склад борошнесторосяних грибів лише таких країн, як Румунія [31, 32, 40], Польща [39], Норвегія [35] і Швеція [36] в Європі, Китай і Японія [33, 34] в Азії, США і Канада [33, 38] в Америці, внісши певні корективи відповідно до найновішої номенклатури. В межах колишнього СРСР для порівняння взяті відомості про гриби Естонії [26], України [9], Московської обл. [11], Якутії [1] та Далекого Сходу Російської Федерації [3], Казахстану [4], Узбекистану [8] і Вірменії [17—19]. Вважаємо, що проведений нами аналіз є змістовним навіть у випадку значної нерівномірності у розмірах порівнюваних територій, оскільки ця нерівномірність нівелюється за рахунок слабкої екологічної спеціалізації представників порядку *Erysiphales* і великої широти їх ареалів та високої частоти трапляння на відносно малих площах.

Оцінимо родову різноманітність порядку *Erysiphales* у вказаних вище регіонах. Як бачимо з таблиці, даний показник досягає максимуму в Китаї (17 родів), Японії та США (по 16 родів). Для цих же країн характерна наявність майже всіх відомих переважно вузькоендемичних видів таких південних родів, як *Cystotheca* Berk. & Curt., *Setoerysiphie* Y. Nomura, *Brasiliomyces* Vieg., *Medusosphaera* Gol. & Gam., *Typhulochaeta* Ito & Hara, *Bulbouncinula* Zheng & Chen і *Pleochaeta* Sacc. & Speg. При будь-якому віддаленні від вказаних трьох регіонів, особливо в північному чи південному напрямках, родова різноманітність різко

¹ Автор не схильний замість терміна «мікофлора» вживати термін «мікобіота», бо ці поняття не рівноцінні за біологічним змістом.

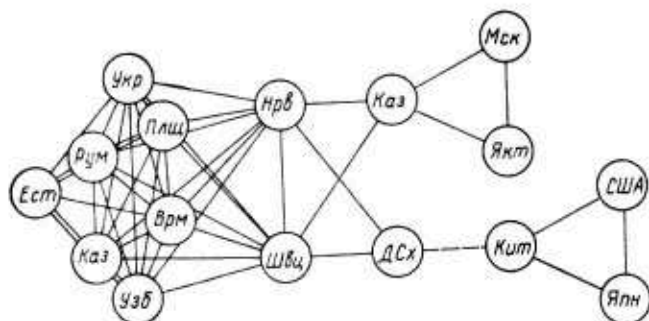


Рис. 1. Схема взаємозв'язків між борошністоросяними грибами 16 регіонів земної кулі, побудована за двома першими за величиною коефіцієнтами родової спільності Жакара. Умовні позначення (тут і на рис. 2): Врм — Вірменія, ДСх — Далекий Схід Російської Федерації, Ест — Естонія, Каз — Казахстан, Кит — Китай, Кнд — Канада, Мск — Московська обл. Росії, Нрв — Норвегія, Плщ — Польща, Рум — Румунія, США — Сполучені Штати Америки, Узб — Узбекистан, Укр — Україна, Шви — Швеція, Якт — Якутія, Япон — Японія; пунктиром показано найслабший зв'язок

знижується. Що стосується видів, то картина їх кількісного розподілу майже аналогічна розподілу родів (таблиця). До Китаю, Японії і США — регіонів з максимальним родовим та видовим багатством, додається ще Далекий Схід Російської Федерації, де зареєстровано 124 види з 13 родів борошністоросяних грибів. Показник видової різноманітності (так само, як і родової) різко зменшується при віддаленні від зазначених регіонів, особливо від першого з них. До цього до-

дамо, що для Китаю, Японії та США властиві і найвищі рівні видового ендемізму — 31, 20 та 24 % відповідно. Крім того, є досить багато японсько-китайських, китайсько-японсько-корейських, японо-маньчжурських ендеміків тощо. Для порівняння вкажемо, що цей показник, наприклад, для борошністоросяних грибів України становить менше 2 %. Отже, навіть такий короткий аналіз кількісного складу грибів даного порядку наводить на думку про те, що центр їх походження слід шукати у східноазіатсько-американському регіоні, звернувши особливу увагу на Китай.

Щоб візуально не оцінювати подібність якісного складу мікофлор борошністоросяних грибів 16 перелічених у таблиці регіонів, удамося до відомих методик їх порівняння, наприклад за допомогою коефіцієнта Жакара K_j . Як бачимо з рис. 1 (схема побудована на основі двох перших максимальних для кожного регіону коефіцієнтів родової спільності Жакара K_{ij}), за цим показником мікофлори групуються у дві плеяди — східноазіатсько-американську та західноазіатсько-європейську², які з'єднуються через Далекий Схід Російської Федерації. До меншої із плеяд входять Китай, Японія та США, тобто країни з найбагатшим родовим складом. У ре-

² Сюди ж входить і Канада, однак з метою спрощення терміна плеяду називаємо західноазіатсько-європейською, тим більше, що родовий склад борошністоросяних грибів Канади як північної території є редукованим і, очевидно, похідним від родового складу грибів США.

Розподіл видів борошністоросяних грибів за родами в різних регіонах земної кулі

Рід	Region															
	Норвегія	Швеція	Польща	Україна	Румунія	Естонія	Московська обл.	Якутія	Вірменія	Узбекистан	Казахстан	Далекий Схід Росії	Китай	Японія	Канада	США
<i>Erysiphe</i>	11	18	18	22	19	16	12	9	18	14	19	27	40	26	10	19
<i>Microsphaera</i>	13	17	21	21	19	15	15	5	12	14	18	24	45	48	27	43
<i>Gozovinomyces</i>	15	14	18	20	19	16	13	10	16	17	20	17	16	17	14	23
<i>Sphaerotheca</i>	15	18	21	18	17	16	12	7	19	15	15	17	17	25	18	21
<i>Leveillula</i>	—	—	3	9	7	1	—	—	13	14	14	—	4	1	—	1
<i>Phyllactinia</i>	3	4	4	5	4	2	2	1	4	5	5	3	17	10	4	5
<i>Podosphaera</i>	4	4	4	4	4	5	4	2	3	3	4	6	4	7	5	5
<i>Uncinula</i>	1	2	3	4	3	3	2	1	5	6	6	11	41	27	5	8
<i>Sawadaea</i>	2	2	2	2	2	1	2	—	2	2	1	3	5	3	1	1
<i>Blumeria</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Uncinuliella</i>	1	1	1	1	1	—	—	—	1	1	1	2	3	2	1	1
<i>Arthrocladiella</i>	1	1	1	1	1	1	—	—	1	1	1	1	1	1	—	1
<i>Pleochaeta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	1	—	1
<i>Typhulochaeta</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1	—	1
<i>Brasiliomyces</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>Cystotheca</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	2	—	1
<i>Setoerysiphe</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—
<i>Bulbouscinula</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Medusosphaera</i>	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	—	—
Усього:																
родів	11	11	12	12	12	11	9	8	12	12	12	13	17	16	10	16
видів	67	82	97	108	106	77	67	36	95	93	105	124	202	173	87	122

зультаті аналогічного розрахунку коефіцієнта видової спільності Жакара K_j та побудови схеми зв'язків за двома першими максимальними K_j одержуємо рис. 2. Підвищення рівня зв'язку призводить до виділення Якутії і трьох плеяд: американської (Канада і США), східноазіатської (Китай, Японія і Далекий Схід Російської Федерації) та західноазіатсько-європейської (решта регіонів).

При значній подібності рисунків 1 і 2 між ними є принципова відмінність, яка полягає у перегрупуванні на другому із них східноазіатсько-американських мікофлор — Канада і США виділяються в окрему плеяду. Порівняння одержаних схем наводить на думку про те, що первісно спільний розвиток борошністоросяних грибів Східної Азії та Америки (про це свідчить їх близький родовий склад на вказаних територіях) з часом переривається і далі на азіатській та американській частинах ареалу відбувається самостійний процес видоутворення, у результаті якого, на нашу думку, повинно було виникнути багато споріднених, але ендемічних для кожного регіону видів і таксонів нижчого рангу. Дійсно, це припущення підтверджує й сучасний видовий склад грибів порядку *Erysiphales*. Так, наприклад, на видах роду *Tilia* L. у Північній Америці паразитує *Uncinula clintonii* Peck, у Східній Азії — близька до неї *U. oleosa* Zheng & Chen, на видах роду *Menispermum* L. у першому регіоні — *Microsphaera menispermii* var. *menispermii*, у другому — *M. menispermii* var. *dahurica* Braun & Nomura і *M. pseudolonicerae* (Salm.) Blum. Таких «паралельних» таксонів для вказаних регіонів можна навести досить багато.

Отже, на основі результатів якісного та кількісного порівняльного аналізу сучасного видового складу борошністоросяних грибів 16 регіонів земної кулі ми приходимо до висновку про те, що центр походження даної групи грибів знаходиться у східноазіатсько-американському регіоні, західна (азіатська) і східна (американська) частини якого в історичному минулому територіально повинні були являти собою єдине ціле з субтропічним чи помірно теплим кліматом, бо тільки за таких умов був можливим обмін між Азією та Америкою теплолюбними видами родів *Cystotheca*, *Phyllactinia* Lev., *Pleochaeta*, *Typhulochaeta*, *Uncinula* Lev. тощо (або міграція їх з однієї частини суші на іншу). Якщо ж ще врахувати характерні для Китаю найвищі рівні ендемізму родів, видів і внутрішньовидових таксонів та максимальну родову і видову різноманітність грибів порядку *Erysiphales*, то можна стверджувати, що первинним центром їх походження (чи, в крайньому разі, первісного розселення) є саме цей регіон. При нанесенні на карту місць збору китайських ендемічних видів стає зрозумілим, що це навіть не весь Китай, а лише його південно-східна частина в межах 23—34°

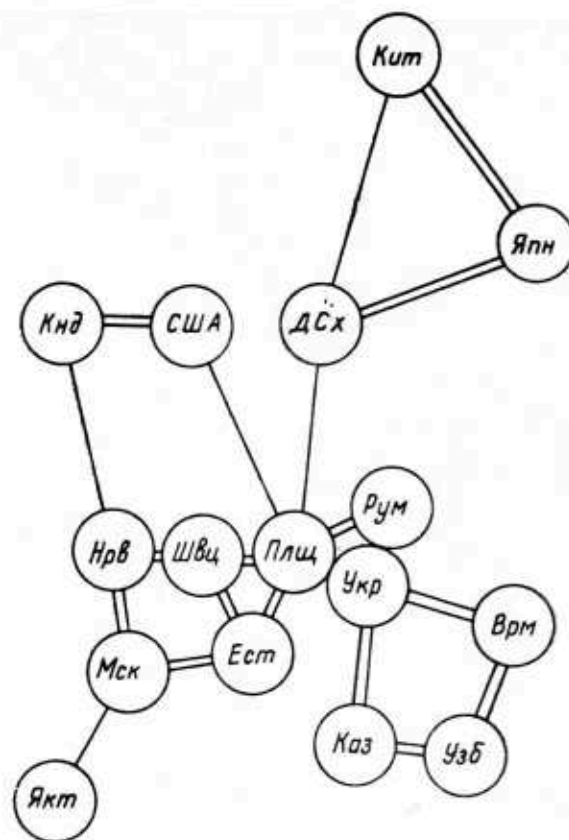


Рис. 2. Схема взаємозв'язків між борошністоросяними грибами 16 регіонів земної кулі, побудована за двома першими за величиною коефіцієнтами видової спільності Жакара (подвійними лініями показано найсильніші зв'язки)

північної широти та 100—121° східної довготи, тобто район з гірським рельєфом, субтропічним кліматом і рослинністю. Звідси борошністоросяні гриби потрапили до Північної Америки. Вірогідний коридор їх міграції — стик Чукотки і Аляски³. Якщо сказане зіставити з відомостями про палеоклімат, палеогеографію та палеорослинність Східної Азії, то можна розрахувати приблизний час виникнення цієї групи грибів.

У палеоботаніці практично загальноновизнаною є гіпотеза про появу перших квіткових рослин на межі палеозойської та мезозойської ер (пермський — тріасовий періоди) [23]. Однак їх розквіт, як свідчать палеонтологічні дані, розпочинається у другій половині крейдового періоду. Оскільки борошністоросяні гриби є паразитами виключно магноліофітів, то виникнення цих грибів потрібно пов'язувати тільки з даною групою рослин. До того ж еволюція будь-якого виду гриба, на наш погляд, повинна трохи запізнюватися порівняно з трансформаціями його живильних субстратів, у зв'язку з чим слід зробити висновок про те, що перші види порядку *Erysiphales* мог-

³ Тут і надалі мається на увазі не півострів Аляска, а територія, на якій розташований штат Аляска.

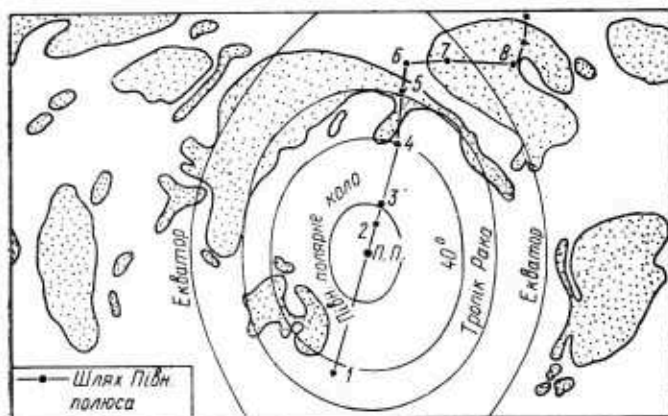


Рис. 3. Розташування географічних зон північної півкулі Землі наприкінці крейдового періоду (70 млн. років тому): Північний полюс (П.П.) — на 0° широти і 180° довготи) та дрейф Північного полюса від початку пізньої крейди до кінця третинного періоду: 1 — початок пізньої крейди (98 млн. років тому); 2 — початок палеоцену (65 млн. років тому); 3 — середина палеоцену (60 млн. років тому); 4 — середина еоцену (50 млн. років тому); 5 — середина олігоцену (32 млн. років тому); 6 — середина міоцену (15 млн. років тому); 7 — середина пліоцену (7 млн. років тому); 8 — кінець пліоцену (3 млн. років тому)

ли з'явитися не раніше, ніж на початку пізньої крейди, тобто **нижня межа** проміжку вірогідного часу виникнення цієї групи грибів повинна становити приблизно 98 млн. років.

На жаль, сучасна палеонтологія не має відомостей про викопні борошністоросяні гриби, хоча їх клейстотеції завдяки міцному вуглистому перидію цілком могли зберегтися у різноманітних відкладах. Описані раніше *Erysiphites protogaeus* Mesk., *E. mellii* Patr. і *Uncinulites baccharini* Patr., як установив А. А. Ячевський [28], ніякого відношення до порядку *Erysiphales* не мають. Тому **верхню межу** періоду, в якому з'явилися представники даного порядку, поки що можна визначити виключно непрямым шляхом, розраховавши найвірогідніший час міграції його теплолюбних видів із Євразії до Америки. Ця міграція могла відбутися тільки в періоди існування в районі стику Чукотка — Аляска суцільної ділянки суші з субтропічним кліматом, оскільки саме за такої умови, як зазначалося вище, субтропічні види могли подолати даний коридор.

У зв'язку зі сказаним цікаво звернутися до теорії Кьоппена—Веенера [6] про дрейф полюсів. У статті О. В. Ярмоленка [27] наводяться відомості про координати Північного полюса від еоцену до кінця вюрмського часу. Якщо за цими даними проаналізувати переміщення полюсів (а, відповідно, і широтних поясів, які повинні були існувати з огляду на закони фізики), то побачимо, що воно напрочуд тісно корелює зі змінами палеоклімату й палеорослинності. Наприклад, існування в еоцені на території Європи третинної субтропічної рослинності цілком зако-

номірно, оскільки екватор Землі в цей час проходив на рівні сучасних північної Іспанії і Криму. Отже, виходячи з теорії Кьоппена—Веенера, можна розрахувати час, в який Чукотка і Аляска знаходилися в субтропічній та помірній зонах.

Як уже зазначалося вище, ми, на жаль, маємо відомості про дрейф Північного полюса лише з еоцену. Однак шляхом нескладних розрахунків можна визначити приблизну траєкторію його руху і в більш віддалені періоди геологічного минулого Землі. Так, наприклад, на початку пізньої крейди (98 млн. років тому) він повинен був знаходитися в районі сучасної Нової Зеландії, а досліджуваний нами перехід Азія — Америка тоді знаходився в тропіках південної півкулі і не міг служити міграційним коридором для борошністоросяних грибів (навіть якщо вони й існували в той час). Наприкінці крейдового періоду (70 млн. років тому) Північний полюс повинен був переміститися, очевидно, в район о-ва Бейкер (США), а через Чукотку і південь Аляски мав пройти тропік Рака. Територія, що відповідає сучасним Східному Китаю, Далекому Сходу Російської Федерації, Камчатці, а також південь Чукотки і Аляски потрапляють у субтропічну зону північної півкулі (рис. 3). Це припущення підтверджується палеонтологічними даними [2]. Так, наприклад, до складу пізньокрейдових Бариківської коньяцько-ранньокампанської та Коряцької маастрихтської тафофлор (сучасний південь Чукотки) входили такі види, як *Magnolia ingefieldii* Heer., *Menispermites septentrionalis* Holl., *Platanus koloradensis* K. P. owl., *Viburnum newberryanum* W. A. G. d., *Corylites pseudomacquarrii* V. A. S. S. тощо, до складу Юконської пізньосеноманської (Центральна Аляска) і Данвеганської пізньосеноманської (західна частина Канади) — *Magnolia amplifolia* Heer., *Laurophyllum* sp., *Menispermites* spp., *Ficus lesquerenxii* Holl., *Aralia wellingtoniana* Lesq. тощо. Нащадки цих видів із родів *Menispermum*, *Magnolia* L., *Platanus* L., *Viburnum* L., *Corylus* L. і багатьох інших нині є рослинами-живителями борошністоросяних грибів Північної Америки, Китаю, Японії, Кореї, півдня Далекого Сходу Російської Федерації.

Отже, орієнтуючись на розміщення Північного полюса і, відповідно, кліматичних зон, можна дійти висновку, що гіпотетичний коридор між Азією і Америкою, яким могли мігрувати теплолюбні види борошністоросяних грибів, існував приблизно з кінця пізньої крейди, тобто 70 млн. років тому.

Висловлене вище припущення не суперечить даним палеогеографії [7, 14]. Так, у ранньокрейдодову епоху — епоху виникнення багатьох таксонів покритонасінних — між стародавньою Азією і частиною Лавразії, з якої пізніше сформувалася Північна Америка, знаходився водний бар'єр, але вже у пізній крейді — епосі, до якої ми від-

носимо час виникнення і активної еволюції борошністоросяних грибів. — між цими платформами утворюється суцільна ділянка суші Чукотка — західна частина Північної Америки (рис. 3), південь якої потрапляє, як зазначалося вище, в субтропічну зону. Отже, відсутність між Азією і Північною Америкою водного та кліматичного бар'єрів також свідчить про існування міграційного коридора Азія — Америка. Пізніше, в палеогені, даний перехід зберігається, але дрейф полюсів призводить до того, що 60 млн. років тому (середина палеоцену) він починає виходити із зони субтропіків (рис. 4) і по ньому могли мігрувати тільки менш теплолюбні види. Цей процес був можливим до початку еоцену, потім даний коридор перекривається (аж до наших днів) північною частиною помірною поясу чи навіть арктичною зоною (рисунки 5, 6). Наші розрахунки цілком відповідають геоботанічним даним. На підтвердження наведемо цитату з монографії Л. Ю. Буданцева «История арктической флоры раннего кайнофита»: «Документирование арктической флоры резко обрывается в конце эоцена. Редкие находки остатков ископаемых растений не дают даже отдаленного представления о характере растительного покрова в Арктике на протяжении олигоцена, миоцена и плиоцена» [2; с. 126]. Отже, борошністоросяні гриби виникли не раніше початку пізньої крейди (98 млн. років тому) і не пізніше середини палеоцену (60 млн. років тому).

Подальшу міграцію представників порядку *Erysiphales* американським континентом можна уявити таким чином. Внаслідок того, що починаючи з еоцену перехід Чукотка — Аляска поступово перекривається арктичною зоною, будь-який обмін теплолюбними видами між Азією і Америкою припиняється. Водночас тут у зв'язку з повільними змінами клімату створюються умови для нового етапу еволюції борошністоросяних грибів і відбору холодостійких видів. Отже, стик Чукотка — Аляска стає вторинним центром видоутворення грибів цієї групи, від якого вони мігрують у двох напрямках: на схід (північ американського континенту) і захід (північ Азії, пізніше — Європи). Зазначимо, що в наш час північні частини західної та східної півкуль за видовим складом порядку *Erysiphales* дуже подібні. У четвертинному періоді, хоча стик Азії та Америки знову входить у помірну зону і, можливо, відкривається для борошністоросяних грибів на порівняно короткий проміжок часу, через нього можуть пройти тільки холодостійкі види. Міграція південних таксонів неможлива у зв'язку з довготним розташуванням переходу Південно-Східна Азія — Аляска, тобто по цій лінії створюється кліматичний градієнт, що перешкоджає будь-яким міграціям (рис. 6). А ще пізніше коридор Азія — Америка перекривається водним бар'єром — Берінговою протокою.

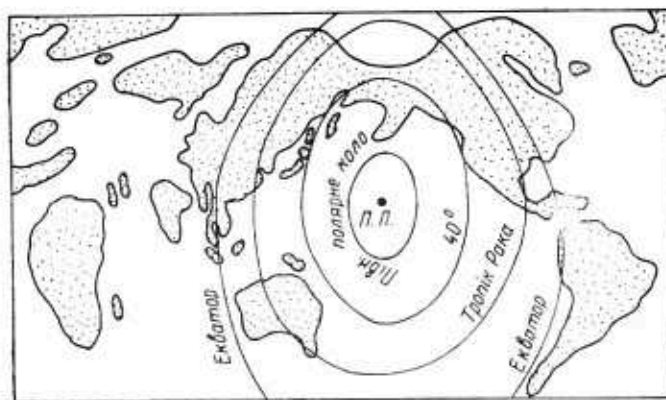


Рис. 4. Розташування географічних зон північної півкулі Землі в середині палеоцену (60 млн. років тому; П.П. — на 20° північної широти і 178° західної довготи сучасної градусної сітки)

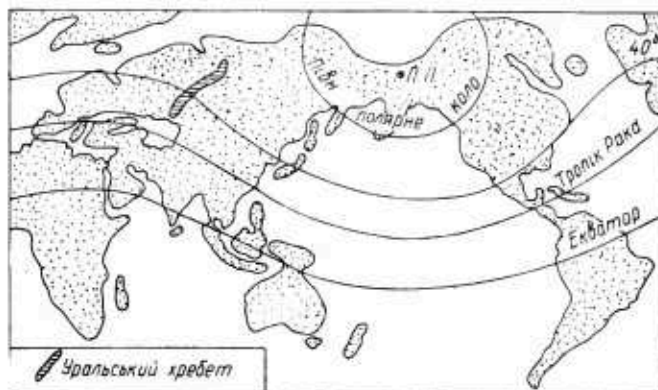


Рис. 5. Розташування географічних зон північної півкулі Землі наприкінці олігоцену (25 млн. років тому; П.П. — на 70° півн. широти і 153° зах. довготи сучасної градусної сітки)

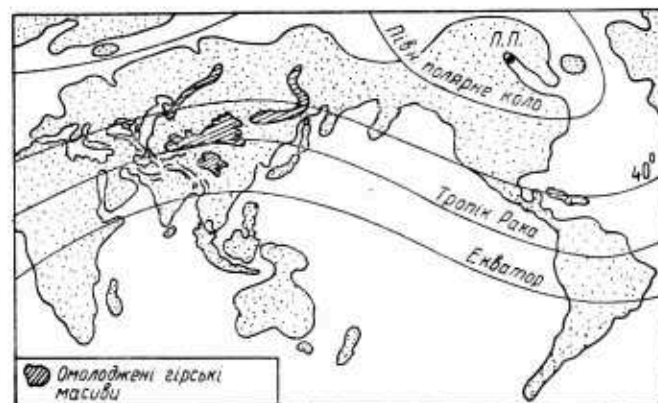


Рис. 6. Розташування географічних зон північної півкулі Землі на границі третинного і четвертинного періодів (2 млн. років тому; П.П. — на 70° півн. широти і 60° зах. довготи сучасної градусної сітки)

Види, які проникли в Америку наприкінці крейдового періоду, внаслідок дрейфу полюсів повинні були відступати разом із субтропічною та поміжною зонами на південь Північної Америки, однак екваторіальну зону змогли перетяти лише деякі з них. Це вісім представників роду *Uncinula* і декілька видів південних родів *Pleo-chaeta* та *Brasiliomyces*. Найвірогідніше, що екватор вони пройшли в пліоцені гірськими ланцюгами Кордільєрів та Анд. Що стосується таких південноамериканських ендеміків, як *Sphaerothera spiralis* Neg. і *Erysiphe deserticola* Spreng. (Аргентина), *E. frickii* Neg. і *Microsphaera myzodendri* Spreng & Oehg. (Чілі), то, враховуючи їх відірваність від основного ареалу відповідних родів та нездатність представників цих родів самостійно перетяти екватор через приуроченість до помірних і прохолодних кліматичних зон, слід припустити, що дані види — сучасні трансформанти європейських чи північноамериканських антропомігрантів.

Розглянемо також можливі міграційні шляхи борошністоросяних грибів у східній півкулі Землі. Як ми вже відмічали, їх максимальна родова та видова різноманітність характерна для Китаю. При віддаленні від нього в будь-який бік кількість родів і видів зменшується, причому найбільш різко це відбувається в південному напрямку. Так, наприклад, в Азії гриби порядку *Erysiphales* практично не заходять за 15-ту паралель, мало їх і в проміжку 15-та паралель — тропік Рака. Проникнення цих грибів до Австралії та Нової Зеландії пов'язане тільки з діяльністю людини. Переважна більшість видів занесена туди за останні два сторіччя з Європи, значно менше — з Азії [30]. Описані і три ендемічні новозеландські види. Однак морфологічно вони близькі до євразійських і є, очевидно, місцевими мутантними формами видів-інтродуцентів. Питання про поширення борошністоросяних грибів в Африці ми розглянемо нижче.

У північному напрямку кількість видів і родів борошністоросяних грибів зменшується більш чи менш плавно. Ця картина виглядає цілком закономірною на фоні зміни кліматичних зон, спричиненої дрейфом полюсів, про що мова йшла вище при розгляді міграційного шляху Азія — Америка. З кінця пізньої крейди західна частина азіатських субтропіків з Північно-Східної Азії поступово відходить на північ, потім північний захід і захід континенту⁴. При цьому територія, яка відповідає сучасному Південно-Східному Китаю, від пізньої крейди і аж донині практично не виходила із зони субтропіків (рисунки 3—6). Очевидно, саме тому тут збереглася найвища різноманітність видів і родів порядку *Erysiphales*.

У наш час борошністоросяні гриби поширені

⁴ Орієнтація суші подається відповідно до сучасної координатної сітки.

й західніше Китаю — в Центральній Азії, Європі, менше — на півночі Америки. Якщо Південно-Східний Китай вважати центром їх походження, то слід прийняти до уваги, що в західну частину сучасної Євразії вони могли потрапити лише в результаті міграційного процесу. Базуючись на даних палеогеографії, з урахуванням дрейфу полюсів, спробуємо визначити час і шляхи цієї міграції.

У пізній крейді європейська та азіатсько-американська частини Лавразії були розділені широким морським басейном [7, 14], а екватор проходив приблизно сучасним 90-м меридіаном (рис. 3), у зв'язку з чим будь-які міграції борошністоросяних грибів у напрямку Азія — Європа були неможливими. Однак наприкінці олігоцену (24,5 млн. років тому) майже вся європейська частина Лавразії піднімається над рівнем моря; таке становище зберігається до кінця третинного періоду. На стику Європи й Азії виникає гірський хребет, до якого з півдня примикає витягнутий лагунний басейн — північний залишок стародавнього Тетису (Паратетис). Тропік Рака тоді проходив приблизно по лінії північ Іспанії — Крим — Тайвань. Таким чином, північніше цієї лінії відкривається шлях для міграції борошністоросяних грибів на захід. Проте, як видно з рис. 5, цей коридор своєю середньою та південною частинами упирається в систему Паратетис — омолодженний Уральський хребет, у зв'язку з чим в Європу можливе проникнення тільки холодостійких видів.

Водночас південніше західної частини Паратетису відкривається, очевидно, вузький коридор, більш чи менш сприятливий для проникнення до Малої Азії, Південної Європи й Північної Африки найбільш теплолюбних видів борошністоросяних грибів. Але східна його частина пролягає через гімалайсько-індокитайську частину Середземноморської геосинклінальної області, в якій до кінця олігоцену відбувається поступове підняття поверхні й витіснення Тетису з подальшим активним складкоутворенням. У результаті західна міграція найбільш теплолюбних видів цим південним шляхом повинна була сильно гальмуватися, про що свідчать тільки поодинокі їх знахідки на півдні Африки (повна відсутність таких видів у Малій Азії, південній Європі і Північній Африці спричинена, мабуть, подальшою надмірною аридизацією цих районів).

Наприкінці міоцену (5 млн. років тому), внаслідок прогресуючого підняття північної крайової зони геосинклінальної області та прилеглої до неї окраїнної зони Руської плити, Паратетис дуже скорочує свою площу і перетворюється на Понтичне море-озеро, яке займає приблизно басейн сучасного Чорного моря, Кумо-Маницьку западину та середню частину Каспійського моря. Таким чином, між Уральським хребтом і Понтичним морем-озером виникає велика за площею ділянка суші, яка існувала протягом 1,5 млн.

років (до середини пліоцену) і могла відігравати роль коридора для проникнення борошністороссяних грибів із Західної та Середньої Азії через Україну до Південної Європи. Однак у цей час завдяки скранізуючій дії новоутворених у Центральній Азії гірських систем тут відбувається значна аридизація та похолодання клімату, в результаті чого даний коридор, хоча й знаходиться у північній частині субтропічної зони, можуть подолати лише ті види, які приурочені до місцезростань з помірним чи відносно теплим сухим кліматом. Це мають бути переважно представники родів *Golovinomyces* (Braun) Hel., *Erysiphe* D.C.: Fr. emend. Hel. та *Sphaerotheca* Lé v., менш вірогідно — роду *Microsphaera* Lé v. і, можливо, — роду *Leveillula* Arn. У цілому даний коридор малоефективний, бо прямий шлях Південно-Східний Китай — Південна Європа, що визначається поясом субтропіків, перекривається також і молодими центрально-азіатськими гірськими системами й прилеглими до них аридними областями. Цей висновок підтверджує порівняно бідний видовий склад порядку *Erysiphales* у країнах Південної Європи, розташованих у зоні субтропіків. Так, наприклад, у Греції відомо тільки 57 видів борошністороссяних грибів [37], тобто їх у 2 рази менше, ніж в Україні, і майже в 4 рази — ніж у Китаї. Крім того, це переважно види (за виключенням роду *Leveillula*), які мають широкі ареали і які потрапили у Грецію, очевидно, північним шляхом. Щодо роду *Leveillula*, то це, певно, продукт кінця третинного періоду з центрально-азіатською батьківщиною. Він виник, мабуть, на границі сухих гірських районів та пустель, потім його види частково мігрували на південь України і в країни Південної Європи.

Наприкінці пліоцену (2 млн. років тому) Понтичне море-озеро сильно збільшується (особливо його каспійська частина; на північ, можливо, аж до відкритого моря), перекриваючи, таким чином, описаний вище коридор (рис. 6). Водночас зона субтропіків переміщується ще південніше, в результаті чого нижче Акчигильської трансгресії (Пракаспію) вторинно відкривається шлях для міграції до Малої Азії, Закавказзя та Середземномор'я, але вже більш ксерофільних видів борошністороссяних грибів, які належать переважно до роду *Leveillula*. Однак не виключено, що цей процес розпочався трохи раніше і йшов даним шляхом, можливо, вже з кінця олігоцену.

Не мало особливого успіху і поширення борошністороссяних грибів у південному напрямку — на африканському континенті. Схоже, що більшість із них потрапила на південь Африки лише за участю людини, як це сталося, наприклад, з окремими видами роду *Leveillula*, зареєстрованими на деяких культурних рослинах у Кенії, Зімбабве, Сомалі, Того, ПАР тощо [29]. Однак слід відзначити, що тут описані також

види, знаходження яких поза межами Африки не встановлене чи обмежене [33]. Це 11 представників роду *Uncinula*, 2 види *Erysiphe* й по одному виду родів *Leveillula*, *Pleochaeta*, *Phyllactinia* і *Brasiliomyces*. Відомості про їх поширення дозволяють припустити, що у геологічній історії Близького Сходу й Африки, у всякому разі східної частини останньої, були більш вологі періоди (очевидно, наприкінці олігоцену), під час яких із Південно-Східної Азії відбулась міграція тепло- та вологолюбних видів родів *Uncinula*, *Brasiliomyces* та *Pleochaeta*. Що стосується двох представників роду *Erysiphe* та одного — *Phyllactinia*, то це види, морфологічно близькі до європейських і які є, очевидно, мутантними формами антропомігрантів із Євразії.

Підсумовуючи викладені вище матеріали, історію походження і розселення борошністороссяних грибів ми уявляємо таким чином. Як паразити магноліофітів, вони виникли не раніше, ніж у другій половині крейдового періоду орієнтовно в проміжку часу від 98 до 60 млн. років тому. Найвірогіднішим первинним центром їх походження є райони прадавньої Азії, які відповідають сучасному Південно-Східному Китаю. Наприкінці крейдового періоду внаслідок дрейфу полюсів частина Ангарида, яка відповідає Східній Азії, Чукотка, Аляска і тихоокеанське узбережжя Північної Америки опиняються на одній географічній широті, потрапляючи при цьому в зону субтропіків. Водночас між Азією і частиною Американської платформи виникає потужна ділянка суші, яка об'єднує їх. Отже, приблизно 60—65 млн. років тому складаються всі умови для міграції теплолюбних видів борошністороссяних грибів із Азії до Америки. На початку палеоцену в південній частині (відносно до сучасної системи координат) стику Чукотка — Аляска у результаті поступового похолодання клімату формується вторинний центр походження і розселення грибів порядку *Erysiphales* — його більш холодостійких таксонів. В еоцені даний коридор перекривається холодною зоною, на азіатській і американській частинах Лавразії розпочинається самостійна еволюція грибів порядку *Erysiphales*. У зв'язку з переміщенням зони субтропіків ці гриби відступають на південь Північної Америки, однак самостійно подолати екватор і потрапити до Південної Америки змогли лише лічені теплолюбні види з родів *Uncinula*, *Pleochaeta* і *Brasiliomyces*. В Азії ж субтропічна зона зміщується таким чином, що її східна частина постійно знаходиться у районі південного сходу сучасного Китаю, а західна описує чверть круга проти годинникової стрілки. Отже, по всій східній частині сучасного Сибіру борошністороссяні гриби мігрували разом із субтропічною рослинністю, однак проникнути в Європу не змогли через наявність водного бар'єру — Західносібірського внутрішньоконтинентального басейну. Наприкінці олігоцену створю-

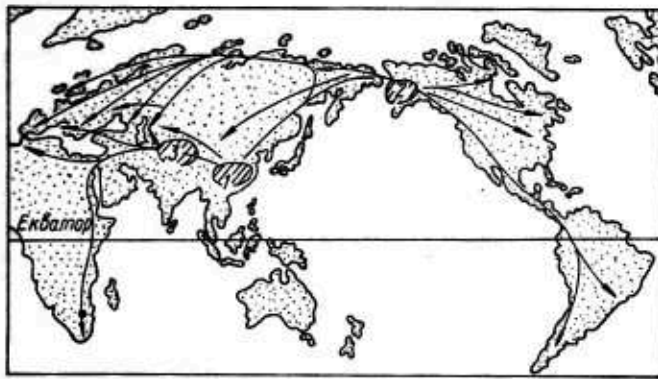


Рис. 7. Вірогідні міграційні шляхи та центри походження і розселення борошнесторосяних грибів: 1 — первинний китайський, 2 — вторинний чукотсько-аласкинський, 3 — вторинний центральноазійський

ються умови для подальшої західної експансії представників порядку *Erysiphales*, але тільки холодостійких чи євритопних видів, переважно з родів *Golovinomyces*, *Erysiphe* і *Sphaerotheca*, оскільки даний коридор у південній частині був перекритий абсолютним бар'єром — Паратетисом, а в північній — напівпроникним омолодженням Уральським хребтом. Водночас нижче Паратетису відкривається вузький і малоефективний південний міграційний коридор, яким до Малої Азії, Південної Європи та Північної Африки пройшла незначна кількість теплолюбних видів родів *Uncinula*, *Pleochaeta* і *Brasiliomyces*. З часом, внаслідок аридизації районів Близького Сходу і Середземномор'я, ці види тут зникають або ж частково мігрують на південь Африканського континенту. Наприкінці міоцену — в першій половині пліоцену південніше Уралу формується ще один коридор, яким із Західної Азії до Європи потрапляють види родів *Golovinomyces*, *Erysiphe* та *Sphaerotheca*, в меншій мірі — роду *Microsphaera* і, можливо, *Leveillula*. Наприкінці пліоцену цей коридор перекривається Понтичним морем-озером, південніше якого можливі міграції із Центральної Азії найбільш ксерофільних представників порядку *Erysiphales* — видів роду *Leveillula*. Всі ці міграційні шляхи схематично подано на рис. 7.

В антропогенний період численні види порядку *Erysiphales*, особливо паразити культурних рослин, внаслідок розселення людини та активізації її господарської діяльності заносяться в різні райони земної кулі, навіть у ті, де раніше борошнесторосяних грибів узагалі не було (Австралія, Нова Зеландія) або ж де вони були представлені незначною кількістю реліктових видів (Південна Америка, південь Африки). Крім того, спостерігається і подальший, але вже антропогенний перенос видів даного порядку в Європу з первинного центра їх походження, рідше з Північної Америки. Деякі антропомігранти в нових екологічних умовах перейшли на неха-

актерні для них рослини-живителі і частково змінили морфологію, у зв'язку з чим вони описані як неоендеміки окремих регіонів південної півкулі. Отже, у наш час завдяки діяльності людини відкриваються нові можливості для біологічної та морфологічної еволюції грибів порядку *Erysiphales*.

Вважаємо, що запропонована гіпотеза про час і місце виникнення та міграційні шляхи борошнесторосяних грибів може мати загальнобіологічне значення, оскільки розраховані нами шляхи були, очевидно, сприятливими і для міграції інших груп живих організмів. Зроблені висновки щодо центра виникнення цих грибів дуже близькі до положень, висловлених А. Л. Тахтаджяном [23] відносно походження та поширення квіткових рослин, тому не виключено, що спираючись на теорію дрейфу материків Кьоппена — Вегенера можна пояснити багато суперечливих фактів і про розселення магноліофітів. У всякому разі, керуючись навіть нашими, мабуть, не зовсім досконалими і приблизними розрахунками, можна зняти протиріччя між арктичною та низкоширотною гіпотезами стосовно походження квіткових рослин, оскільки ці розрахунки пояснюють наявність великої кількості спільних для Східної Азії і Північної Америки родів *Magnoliophyta*. Сподіваємось, що з часом наша гіпотеза буде уточнена і підтверджена палеонтологічними знахідками борошнесторосяних грибів.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Бенца К. А., Карпова-Бенца Е. И. Паразитные грибы Якутии. — Новосибирск: Наука, 1973. — 336 с.
2. Буданцев Л. Ю. История арктической флоры раннего кайнофита. — Л.: Наука, 1983. — 156 с.
3. Бункина И. А. Мучнисторосяные грибы (сем. *Erysiphaceae*) Дальнего Востока. — Владивосток: Дальневост. ун-т, 1978. — 150 с. — Деп. в ВИНТИ 20.02.78, № 581-78 Деп.
4. Васягина М. П., Кузнецова М. Н., Писарева М. Ф., Шварцман С. Р. Флора споровых растений Казахстана. Т. 3. Мучнисторосяные грибы. — Алма-Ата: Изд-во АН КазССР, 1961. — 460 с.
5. Вахрамеев В. А. Юрские и меловые флоры и климаты Земли. — М.: Наука, 1988. — 215 с.
6. Вегенер А. Происхождение континентов и океанов. — Л.: Наука, 1984. — 286 с.
7. Владимирская Е. В., Кагарманов А. Х., Спаский Н. Я. и др. Историческая геология с основами палеонтологии. — Л.: Недра, 1985. — 423 с.
8. Гапоненко Н. И., Ахмедова Ф. Г., Рамазанова С. С. и др. Флора грибов Узбекистана. Т. 1. Мучнисторосяные грибы. — Ташкент: ФАН, 1983. — 362 с.
9. Гелюта В. П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. — Киев: Наук. думка, 1989. — 256 с.
10. Гольберт А. В. Основы региональной палеоклиматологии. — М.: Недра, 1987. — 223 с.
11. Горленко М. В. Мучнисторосяные грибы Московской области. Семейство *Erysiphaceae*. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. — 73 с.
12. Дудка И. А. Географическое распространение водных гифомитетов // Новости системат. высших и низш. растений. — 1976. — С. 151—158.
13. Криштофович А. Н. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы //

- Материалы по истории флоры и растительности СССР. II.—М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1946.—С. 21—86.
14. *Леонов Г. П.* Историческая геология.—М.: Изд-во Московского ун-та, 1956.—364 с.
 15. *Попов М. Г.* Основы флорогенетики // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Избранные труды. В 2-х ч. Ч. I.—Киев: Наук. думка, 1983.—С. 132—237.
 16. *Природа Украинской ССР. Климат* / В. Н. Бабиченко, М. Б. Барабаш, К. Т. Логвинов и др.—Киев: Наук. думка, 1984.—232 с.
 17. *Симонян С. А.* Мучнисто-росяные грибы (*Erysiphaceae*) Армянской ССР. I // Тр. Ботан. ин-та АН Арм. ССР.—1959.—12.—С. 93—148.
 18. *Симонян С. А.* Мучнисто-росяные грибы (сем. *Erysiphaceae*) в Армянской ССР. 2 // Там же.—1962.—13.—С. 113—169.
 19. *Симонян С. А., Ульянцев В. И.* Конспект рода *Sphaerogotheca* L. ex. (сем. *Erysiphaceae*) Закавказья // Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР.—1988.—Вып. 11.—С. 9—16.
 20. *Сиренко Н. А., Турло С. И.* Развитие почв и растительности Украины в плиоцене и плейстоцене.—Киев: Наук. думка, 1986.—188 с.
 21. *Среда и жизнь на рубежах эпох кайнозоя в Сибири и на Дальнем Востоке* / Отв. ред. С. Б. Шацкий.—Новосибирск: Наука, 1984.—200 с.
 22. *Сябряй С. В., Шекина Н. А.* История развития растительного покрова Украины в миоцене.—Киев: Наук. думка, 1983.—172 с.
 23. *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений.—Л.: Наука, 1970.—147 с.
 24. *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли.—Л.: Наука, 1978.—247 с.
 25. *Шекина Н. А.* История флоры и растительности юга европейской части СССР в позднем миоцене—раннем плиоцене.—Киев: Наук. думка, 1979.—200 с.
 26. *Ярва Л., Пармasto Э.* Сводный список грибов Эстонии // Микологич. исследования (Scripta mycologica).—1980.—7.—С. 1—331.
 27. *Ярмоленко А. В.* Палеогеографические условия третичного и четвертичного периодов в свете гипотезы о перемещении полюсов // Материалы по истории флоры и растительности СССР. I.—М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1941.—С. 375—398.
 28. *Ячевский А. А.* Карманный определитель грибов. Вып. 2. Мучнисто-росяные грибы.—Л., 1927.—626 с.
 29. *Amano (Hirata) K.* Host range and geographical distribution of the powdery mildew fungi.—Tokyo: Japan Scientific Societies Press, 1986.—741 p.
 30. *Boesewinkel H. J.* *Erysiphaceae* of New Zealand // *Sydwia*.—1979.—15, N 1—6.—P. 13—56.
 31. *Bontea V.* Ciuperci parazite și saprofite din România. Vol. 1.—București: Ed. Academiei Republicii Socialiste România, 1985.—587 p.
 32. *Bontea V.* Ciuperci parazite și saprofite din România. Vol. 2.—Ed. Academiei Republicii Socialiste România, 1986.—471 p.
 33. *Braun U.* A monograph of the *Erysiphales* (Powdery mildews).—Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1987.—700 p.
 34. *Chen G., Han S., Lai Y. et al.* Flora Fungorum Sinicorum. Vol. 1. *Erysiphales*.—China: Science press, 1987.—552 p.
 35. *Jorstad I.* The *Erysiphaceae* of Norway.—Oslo: I Kommission Hos Jacob Dybwad, 1925.—116 p.
 36. *Junell L.* *Erysiphaceae* of Sweden // *Symb. Botan. Upsaliensis*.—1967.—19, N 1.—P. 1—117.
 37. *Pantidou E. M.* Fungus-host index for Greece.—Athens: Kiphissia, 1973.—382 p.
 38. *Parmelee J. A.* The fungi of Ontario. II. *Erysiphaceae* (mildews) // *Can. Journ. Botan.*—1977.—55, N 14.—P. 1940—1983.
 39. *Salata B.* Flora Polska. Grzyby (Mycota). Tom 15. Workowce (*Ascomycetes*). Maczniakowe (*Erysiphales*).—Warszawa; Kraków: Państwowe wydawnictwo naukowe, 1985.—248 s.
 40. *Sandu-Ville C.* Ciupercile *Erysiphaceae* din România.—București: Editura Academiei Republicii Socialiste România, 1967.—358 p.

Институт ботаники ім. М. Г. Холодного АН України, м. Київ

Надійшла 28.05.91

В. П. Гелюта

ГИПОТЕЗА О ПРОИСХОЖДЕНИИ И МИГРАЦИЯХ ГРИБОВ ПОРЯДКА *ERYSIPHALES*

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

Предполагается, что мучнисторосяные грибы как паразиты цветковых растений возникли не ранее второй половины мелового периода (98 млн. лет назад) и не позднее середины палеоцена (60 млн. лет назад) на территории древней Ангариды, соответствующей юго-восточной части современного Китая. На основании сведений по палеогеографии и палеоботанике с учетом гипотезы Кёппена-Вергенера о дрейфе полюсов Земли доказываем, что с конца мелового периода до середины палеоцена данная часть Ангариды, Чукотка, Аляска и тихоокеанское побережье Северной Америки располагались на одной географической широте, в зоне субтропиков и не разъединялись водным барьером. Таким образом, 65—60 млн. лет назад существовал коридор, благоприятный для миграций теплолюбивых представителей порядка *Erysiphales*. В Европу мучнисторосяные грибы могли попасть по трем коридорам: севернее Уральского хребта (конец олигоцена; только холодоустойчивые виды), южнее этого хребта (конец миоцена; виды, приуроченные к теплоумеренной зоне) и ниже Акчигильской трансгрессии (конец плиоцена; ксерофильные представители порядка *Erysiphales*). Дальнейшее распространение мучнисторосяных грибов связано с развитием человечества и миграциями населения.

V. P. Heluta

HYPOTHESIS ON THE ORIGIN AND MIGRATIONS OF FUNGI OF *ERYSIPHALES* ORDER

N. G. Kholodny Institute of Botany, Academy of Sciences of Ukraine, Kiev

Powdery mildew fungi as a parasites of flowering plants is supposed to appear not earlier than in the second half of the Cretaceous period (98 mill. years ago) and not later than in the Middle Paleocene (60 mill. years ago) in the territory of old Angarida which corresponds to the South-Eastern part of present China. Basing on the data on paleogeography and paleobotany with regard for the Köppen-Wegener hypothesis on the drift of the Earth poles it is proved that beginning from the end of the Cretaceous period to the middle of Paleocene the given part of Angarida, Chukotka, Alyaska and Pacific Ocean coast of North America were arranged at the same geographical latitude in the subtropical zone and were not separated by a water barrier. Thus, 65—60 mill. years ago there existed a corridor favourable for migration of heat-loving representatives of order *Erysiphales*. Powdery mildews could get to Europe via three corridors: northwards of the Urals ridge (the end of Oligocene; only cold-resistant species); southwards of this ridge (the end of Miocene; species confined to the heat-moderate zone) and downwards of the Akchygil transgression (Late Pliocene; xerophilic representatives of order *Erysiphales*). Further distribution of powdery mildews is connected with the development of humanity and population migrations.