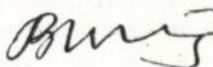


АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г.ХОЛОДНОГО

---

На правах рукопису



ГЕЛЮТА ВАСИЛЬ ПЕТРОВИЧ

**БОРОШНИСТОРОСЯНІ ГРИБИ  
(ПОРЯДОК ERYSIPTHALES). ПОШИРЕННЯ НА  
ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ, ЕВОЛЮЦІЯ І СИСТЕМАТИКА**

(03.00.24 – мікологія)

**Автореферат**  
дисертації на здобуття вченого ступеня  
доктора біологічних наук

Київ – 1992



00816388 (Y)

- 2 -

Робота виконана у відділі мікології  
Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України

Офіційні опоненти: заслужений діяч науки України,  
академік Академії аграрних наук України,  
доктор біологічних наук, професор  
В. Ф. Пересипкін

доктор біологічних наук  
Е. З. Коваль

доктор біологічних наук  
В. П. Павленко

Провідна організація - Інститут мікробіології і вірусології  
ім. Д. К. Заболотного АН України

Захист відбудеться "25" 11 1992 р. о 10 год. *вв* хв.  
на засіданні Спеціалізованої ради Д 016.52.01  
при Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України  
252601, Київ, МСП-1, вул. Рєпіна, 2

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці  
Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України  
(Київ, вул. Вел. Житомирська, 28)

Автореферат розісланий "23" *листопада* 1992 р.

Учений секретар  
Спеціалізованої ради  
канд. біол. наук



Т. Л. Навроцька

## ВСТУП

**Актуальність проблеми.** Еризифальні (борошнисторосяні) гриби (порядок Erysiphales), як паразити квіткових рослин і збудники небезпечного захворювання останніх, відомого під загальною назвою "борошниста роса", становили й становлять значний інтерес для вивчення як у практичному, так і теоретичному плані. У результаті збору багатих гербарних матеріалів і їх обробки для ряду регіонів земної кулі за останнє століття були опубліковані монографічні праці й численні статті, присвячені всебічному вивченню грибів цієї групи, у першу чергу їх видового складу. Як головні можна назвати регіональні зведення про поширення еризифальних грибів у Центральній Європі (Blumer, 1933, 1967), Норвегії (Jorstad, 1925), Швеції (Junell, 1967), Польщі (Salata, 1985), Румунії (Sandu-Ville, 1967), Болгарії (Факірова, 1991), Литві (Тригалиняйте, 1990), Казахстані (Васягина и др., 1961), на Далекому Сході Російської Федерації (Бункина, 1968, 1991), в Китаї (Chen et al., 1937), Японії (Нотта, 1937) та інші. Що стосується України, то її територія до наших досліджень була обстежена дуже нерівномірно. Одержані на той час відомості не давали правильного уявлення про видовий склад борошнисторосяних грибів цього крупного, екологічно дуже строкатого регіону, не дозволяли зробити висновки щодо розподілу представників порядку Erysiphales по ботаніко-географічних районах України й встановити механізми такого розподілу. Для жодного регіону в світі, у тому числі й дослідженого нами, не був проведений географічний аналіз видового складу грибів цієї групи.

Незважаючи на значний інтерес мікологів до проблеми походження та еволюції еризифальних грибів, і досі не були розглянуті питання про місце і час виникнення цих грибів і, відповідно, не були визначені найбільш вірогідні шляхи їх міграції. Практично відсутні гіпотези про еволюційні процеси всередині родів порядку Erysiphales. Зазначимо також, що відомі системи грибів даного порядку недостатньо орієнтовані на уявлення про їх філогенез.

У зв'язку з викладеним вище детальне флористико-систематичне дослідження еризифальних грибів України з одночасним розглядом питань еволюції й систематики цього порядку бачиться нам досить актуальним.

**Мета роботи.** - всестороннє вивчення видового складу ериси-

фальних грибів України як модельного об'єкта у зв'язку з проблемами їх походження, еволюції, міграцій та систематики. Для досягнення цієї мети були визначені наступні **завдання**:

1) установити видовий склад грибів порядку Erysiphales на території України, провести його систематичний й географічний аналіз, вивчити розподіл видів по ботаніко-географічних районах (районах "Флори грибів України"), установити рушійні причини й закономірності цього розподілу;

2) провести порівняльний аналіз видового складу еризифальних грибів України та інших регіонів земної кулі (по всьому ареалу порядку Erysiphales), установити вірогідний центр та час їх виникнення й можливі міграційні шляхи;

3) розглянути відомості з морфології еризифальних грибів і провести філогенетичний аналіз ознак останніх;

4) розглянути вірогідні еволюційні процеси в різних родах порядку Erysiphales і обговорити філогенетичні взаємозв'язки цих родів;

5) побудувати систему порядку Erysiphales, яка відповідала б сучасним уявленням про філогенез еризифальних грибів;

6) визначити види, які становлять потенційну загрозу для сільського господарства і лісівництва в Україні та на суміжних територіях.

**Наукова новизна роботи.** У результаті проведених досліджень уперше складене монографічне зведення про еризифальні гриби України, детально вивчений їх видовий склад у багатьох ботаніко-географічних регіонах, для яких відомості про цю групу грибів були практично відсутніми (Донецький і Правобережний злаково-лучні степи, Кримський і Полиновий степи, Розтоцькі ліси, Гірський Крим тощо). Раніше для дослідженого нами регіону наводилося тільки 45 видів порядку Erysiphales; ми довели їх список до 108 видів. Уперше проведено географічний аналіз еризифальних грибів України, для всіх 108 видів визначені типи ареалів та їх приналежність до географічних елементів, поданий історичний аналіз формування сучасних ареалів. Аналогічні роботи в світі раніше не проводилися. Використовуючи Україну як модельний об'єкт, ми вперше показали закономірності формування й розподілу видового складу еризифальних грибів на конкретній території. Нами запропонована (Гелюта, 1992) гіпотеза про місце й час виникнення грибів порядку Erysiphales та їх міграційні шляхи. Рані-

ше ці питання, як і вірогідні процеси, що йдуть усередині родів порядку Erysiphales, мікологами взагалі не обговорювалися. Нами також розроблена оригінальна система порядку Erysiphales, основана на уявленнях про філогенез еризифальних грибів. У процесі виконання роботи запропонований ряд нових для науки таксонів (включаючи нові комбінації) - 2 родини, 2 підродини, 4 родини, 1 рід, 2 підроди, 10 секцій, 5 підсекцій, 46 видів і 2 різновидності.

**Практичне значення** роботи. У зв'язку з великою шкідливістю еризифальних грибів як паразитів культурних і важливих дикорослих рослин, їх всебічне вивчення становить не тільки теоретичний, але й практичний інтерес. Зокрема, для спеціалістів-фітопатологів мають велике значення відомості про знахідки й поширення нових для району досліджень видів порядку Erysiphales, оскільки вони, як правило, потенційно є найнебезпечнішими для сільського господарства та лісівництва. Дані про поширення еризифальних грибів, їх морфологію, правильна номенклатура, ключі для визначення таксонів, найновіші системи порядку Erysiphales увійшли до одного з томів "Флори грибів України" (Гелюта, 1989), який дозволив значно підняти в СНД рівень фітопатологічних й мікологічних праць, присвячених еризифальним грибам і хворобам рослин, які ними викликаються. Указана книга використовується у педагогічному процесі багатьма викладачами вузів. Велике значення для спеціалістів південних країн має методика диференціації роду *Leveillula* Arnaud, розроблена нами разом з С. А. Симонян (Гелюта, Симонян, 1987). Відомості про еризифальні гриби, одержані в процесі виконання роботи, передані багатьом заповідникам України (Карадазькому, Карпатському, Ялтинському тощо). У Чорноморському біосферному заповіднику встановлені (Гелюта, Уманець, 1988) причини всихання дуба й деградації дубових колків, розроблені й передані дирекції заповідника рекомендації щодо усунення цього агубного явища.

**Основні положення** дисертації, які виносяться на захист.

1. Еризифальні гриби як паразити магноліофітів виникли орієнтовно у проміжку часу 97-60 млн. років тому, на території південно-східної частини сучасного Китаю, звідки мігрували Берингійським мостом суші до Америки, пізніше Сибіром - до Європи і, частково, Африки.
2. Видовий склад еризифальних грибів України має міграцій-

ний характер і євразійське походження. Він був сформований мігрантами в Східній Азії в три етапи - наприкінці олігоцену (холодостійкі види), наприкінці міоцену (таксони, приурочені до помірного клімату) і наприкінці пліоцену (ксерофільні види).

3. В основі порядку Erysiphales знаходилися примітивні аскоміцети типу видів роду *Brasiliomyces* Vieg., морфологічне ускладнення яких призвело до виникнення роду *Golovinomyces* (Braun) Hel. Предки останнього дали дві головні гілки розвитку еризифальних грибів - *Euoidium* (включаючи *Oidiopsis*) та *Pseudoidium*. Під *Blumeria* Golov. ex Speer, як і роди *Phyllactinia* Lev. та *Pleochaeta* Sacc. & Speg., не має прямих родинних зв'язків з попередніми групами родів. Орієнтуючись на вірсгідний філогенез еризифальних грибів, порядок Erysiphales слід розділити на три родини - Erysiphaceae s. str., Blumeriaceae та Phyllactiniaceae, розбивши першу з них на дві підродини - Erysiphoidae і Golovinomysetoideae.

**Апробація роботи** відбулася на розширеному засіданні відділу мікології Інституту ботаніки ім. М. П. Холодного АН України. Матеріали дисертації доповідались на X симпозіумі мікологів і ліхенологів Прибалтійських республік та Білорусі (Мадона, 1985 р.), IX з'їзді Українського ботанічного товариства (Дніпропетровськ, 1992), численних засіданнях секції мікології і фітопатології цього ж товариства, засіданнях ученої ради Інституту ботаніки АН України, а також на засіданнях відділу мікології того ж Інституту.

**Публікація результатів дослідження.** Положення і матеріали дисертаційної роботи опубліковані у 52 працях, дві з них - монографії.

**Структура й об'єм роботи.** Дисертаційна робота складається з вступу, семи розділів, висновків, списку літератури, 2 додатків і викладена на 371 сторінці, близько 250 з них припадає на чисто текстову частину (без урахування таблиць, ілюстрацій і списку літератури). Додаток 1 містить скорочений конспект видового складу еризифальних грибів України з наведенням синоніміки всіх таксонів, рослин-господарів, поширення у районах "Флори грибів України", а також типу ареалу для кожного виду. Додаток 2 представлений 19 таблицями мікрофотографій, одержаних переважно за допомогою скануючого електронного мікроскопа (зйомки проведені разом з канд. біол. наук О. А. Загордонцем).

Основою для написання дисертації були дослідження, проведені дисертантом у відділі мікології Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України в 1974-1992 рр.

## Розділ 1. РАЙОНИ, ОБ'ЄКТИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У результаті пошуку першоджерел так званого "ботаніко-географічного" районування України, яке використовується в різноманітних сучасних працях, у тому числі й у випусках "Флори грибів України", нами встановлено, що його основи були закладені ще в 20-х роках поточного століття О. В. Фомінін (1926). Аналіз описів окреслених цим автором "ботаніко-географічних" районів показав, що їх виділення базувалось на геоботанічних принципах. Отже, це районування за своїм змістом було геоботанічним. Його основа до наших днів кардинально застаріла, тому ми прийшли до нового районування (Гелота, 1989), використавши сучасну геоботанічну карту України (Геоботанічне районування ..., 1977). У більшості випадків межі виділених 26 районів збігаються з межами геоботанічних підпровінцій. У розділі подано короткі списки рослинного покриву цих районів, зазначаються фітоценози, у яких проводився збір матеріалів, указані місця стаціонарних досліджень.

У процесі вивчення видового складу еризивальних грибів України дисертантом було зібрано й оброблено біля 7 тис. зразків. Крім того, проглянуто матеріали мікологічного гербарію Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного АН України (Київ, КВ), опрацьовані особисті збори 50-х років проф. С. Ф. Морочковського, не інсеровані до цього гербарію, значні матеріали 70-80-х років проф. І. О. Дудки, канд. біол. наук В. П. Ісікова, канд. біол. наук П. Д. Марченка та інших колег. При проведенні досліджень з систематики борошнисторосяних грибів нами критично переглянуті матеріали, які зберігаються в гербаріях Далекосхідного університету (м. Владивосток), Біолого-грунтознавчого інституту ДСНВ РАН (VLA, м. Владивосток), Ботанічного інституту АН Вірменії (EREM, м. Єреван). Крім того, опрацьований гербарій, зібраний проф. І. О. Дудкою на Камчатці, у Забайкаллі, Вірменії, і наші збори з Алтаю, Узбекистану і півдня Далекого Сходу Росії.

У розділі наведені методики підготовки препаратів до спостереження їх у скануючому електронному мікроскопі, а також формули, з допомогою яких проводилося порівняння еризивальних грибів України та інших регіонів земної кулі.

Розділ 2. ВИДОВИЙ СКЛАД ЕРИЗИФАЛЬНИХ ГРИБІВ УКРАЇНИ  
ТА ЙОГО АНАЛІЗ

Перші збори еризифальних грибів на території України (Крим, Причорномор'я) проведені Ж. Левейє (Leveille, 1842) та Н. К. Срединським (1873). Пізніше цю групу вивчало багато дослідників, однак найбільший внесок зробили С. Ф. Морочковський (50-ті роки), З. Г. Лавітська (60-ті роки) та П. Д. Марченко (60-70-ті роки).

У результаті критичного аналізу літературних відомостей та проведених нами досліджень встановлено, що на території України поширено не менше 108 видів 12 телеоморфних родів трьох родин порядку Erysiphales; це становить, відповідно, 25, 55 і 100% всіх їх видів, родів та родин, зареєстрованих на земній кулі. Переважають види родів *Erysiphe* DC.: Fr. emend. Hel., *Microsphaera* Lev., *Golovinomyces* і *Sphaerotheca* Lev., до яких входить 75% видового складу еризифальних грибів України. Такий розподіл у цілому відповідає світовому, однак відносно високий відсоток видів ксерофільного роду *Leveillula* Arnaud (60%) та помірно ксерофільного *Golovinomyces* (40% від загальносвітової кількості) вказує на південний характер цього видового складу.

До початку наших досліджень для України було відомо 45 видів і біля 300 внутрішньовидових таксонів борошністоросяних грибів, переважно так званих "спеціалізованих форм". Отже список видового складу поповнений нами 63 видами (на 58%). Додамо, що для ряду видів характерний елемент новизни стосовно крупніших регіонів, ніж Україна. Так, новими для науки виявилися *Erysiphe malvae* Hel., *Golovinomyces morozkovskii* (Hel.) Hel., *G. simplex* (Hel.) Hel., *Leveillula contractirostris* Hel. & Sim., *L. helichrysi*, для колишнього СРСР - *Microsphaera ornata* Braun, *M. russellii* Clint. і *Sphaerotheca savulescui* Sandu-Ville, для Європи - *Golovinomyces arabidis* (Zheng & Chen) Hel., *Microsphaera ornata*, *M. vanbruntiana* Ger., *Uncinula carpinicola* Hara тощо. Значно поповнені нами (від 30 до 100%) відомості про еризифальні гриби окремих ботаніко-географічних районів, у результаті чого територія України стосовно грибів цього порядку стала однією з найбільш досліджених на земній кулі.

Кількісний розподіл представників порядку Erysiphales за районами "Флори грибів України" виявився дуже нерівномірним - від 12 до 84 видів. Найбільше їх зареєстровано у Правобережному Лісостепу, Правобережному Поліссі і на Південному березі Криму

(по 65), у Харківському Лісостепу (61) та Карпатських лісах (60 видів), найменше - у Розтоцьких Лісах (12), Середньоруських лісах (16), Прикарпатських лісах (23) та Полиновому Степу (28 видів). Розрахунок коефіцієнтів кореляції показав, що видова різноманітність еризифальних грибів у районі в першу чергу залежить від площі цього району ( $r = + 0.62$ ) і, очевидно, в меншій мірі від рівня різноманітності екотопів, що тут сформувалися ( $r = + 0.38$ ). Такі показники як середня річна кількість опадів та середня місячна температура липня на кількісний розподіл представників порядку Erysiphales не впливають. Однак виявилось, що від двох останніх факторів значною мірою залежить якісний розподіл еризифальних грибів. Розрахувавши для кожного роду коефіцієнти кореляції між його участю в регіоні (в %) та наведеними вище двома факторами (табл. 1), ми встановили, що найбільшу залежність від режимів зволоження і температурного виявляють роди *Leveillula* і *Microsphaera*, причому для першого з них зменшення вологості й підвищення температури сприятливе, у той час як для другого - все навпаки, тобто в умовах України в екологічному плані ці два роди є антагоністами. Подібно до роду *Leveillula* на вологість і температуру реагують, але у меншій мірі, роди *Sawadaea Miyabe*, *Erysiphe s. str.* і *Uncinula Lev.* Роди *Uncinuliella Zheng & Chen* і *Sphaerotheca Lev.* реагують як і рід

Табл. 1. Коефіцієнти кореляції між кількістю видів родів порядку Erysiphales, середньорічною кількістю опадів і середніми температурами липня на території 26 районів "Флори грибів України"

Роди	:Залежність від		Роди	:Залежність від	
	: опа- :дів	: темпе- : ратури		: опа- :дів	: темпе- : ратури
<i>Leveillula</i>	-0.58	+0.63	<i>Golovinomyces</i>	-0.02	+0.03
<i>Sawadaea</i>	-0.32	+0.51	<i>Phyllactinia</i>	+0.05	+0.06
<i>Erysiphe</i>	-0.29	+0.33	<i>Podosphaera</i>	+0.12	-0.04
<i>Uncinula</i>	-0.27	+0.37	<i>Sphaerotheca</i>	+0.33	-0.31
<i>Blumeria</i>	-0.13	+0.17	<i>Uncinuliella</i>	+0.35	-0.31
<i>Arthrocladiella</i>	-0.13	+0.11	<i>Microsphaera</i>	+0.45	-0.31

*Microsphaera*. Види родів *Podosphaera* Kunze, *Phyllactinia*, *Golovinomyces* (Braur) Hel., *Arthrocladiella* Vassilkov і *Blumeria* в умовах України практично не чутливі до градієнта зволоження і температури, тобто це представники з найвищою екологічною амплітудою.

У результаті проведення кількісних та якісних порівняльних аналізів розподілу еризифальних грибів за районами "Флори грибів України" встановлені деякі закономірності цього процесу:

1) чим крупніший природний регіон, тим вища у ньому видова різноманітність грибів досліджуваної групи;

2) для екологічно різноманітніших районів вірогідний багатший видовий склад грибів порядку *Erysiphales*;

3) поряд розташовані райони мають якісно близький видовий склад цих грибів;

4) те ж характерно для районів (не обов'язково суміжних), які належать до однієї зони;

5) якісний розподіл видів порядку *Erysiphales* по районах залежить від режимів зволоження і термічного, однак у різних родів ця залежність проявляється по різному: найчіткіше на градієнт указаних факторів реагують роди *Leveillula* і *Microsphaera*, в найменшій мірі - роди *Blumeria*, *Golovinomyces*, *Podosphaera* тощо.

При проведенні географічного аналізу видового складу еризифальних грибів України використана з деякими корективами методика, опублікована М. Ф. Макаревич (1963). Розподіл видів за географічними елементами і типами ареалів наведений у табл. 2., з якої видно, що основна кількість видів (86%) тою чи іншою мірою пов'язана з Азією, 46% - з Америкою, 27% - з Африкою. Чисто євразійських видів - 40%, американо-європейських - 5% (всі занесені в Європу людиною за останні два століття), афро-європейських - немає зовсім. Незначна кількість чисто європейських, у тому числі й українських умовно ендемічних видів. Тому вважаємо, що видовий склад еризифальних грибів України має міграційний характер й азіатське походження.

У результаті аналізу видового складу грибів порядку *Erysiphales* окреслено коло їх представників, потенційно небезпечних для сільського господарства, лісівництва та декоративних насаджень України. Це *Erysiphe aquilegiae* DC., *E. luhrii* Braun, *E. cruciferarum* Opiz ex Junell, *E. heraclei* DC., *Microsphaera*

Таблиця 2. Розподіл видового складу еризифальних грибів України за географічними елементами мікофлори і типами ареалу

Геоелемент	: Тип ареалу											
	афро-американо-євразійський	американо-євразійський	афро-євразійський	євразійський	західно-євразійський	європейський	афро-західно-євразійський	євразійський	український умовно ендемічний	американо-східно-азійський	американський	східноазійський
Евриголарктичний	23	16	-	13	5	-	-	-	1	5	1	64
Північноголарктичний	-	1	-	-	1	1	-	-	-	-	-	3
Південноголарктичний	2	-	1	10	4	1	-	-	-	-	1	13
Неморальний	-	-	-	2	1	4	2	2	-	-	1	8
Ксеромеридіональний	-	-	-	-	3	1	2	2	-	-	-	14
<b>Всього:</b>	<b>25</b>	<b>17</b>	<b>1</b>	<b>25</b>	<b>20</b>	<b>7</b>	<b>2</b>	<b>2</b>	<b>1</b>	<b>5</b>	<b>3</b>	<b>108</b>

berberidis (DC.) Lev., *M. jaczewskii* Braun, *M. palczewskii* Jacz., *M. vanbruntiana* Ser., *Uncinula carpinicola* Hara, *G. cichoraceorum* (DC.) Hel., *Podosphaera myrtillina* (Schub.: Fr.) Kunze, *Sphaerotheca savulescui* Sandu-Ville тощо. Для сільського господарства південних районів найбільшу загрозу являють види роду *Leveillula*, особливо якщо збудуться прогнози стосовно потепління і аридизації клімату. Епіфітотії борошнистої роси будуть можливими на таких культурах, як еспарцет і люцерна, оскільки в ряді місць (Крим, Донецька і Харківська обл.) нами зареєстрований їх паразит *L. lactucarum* Durr. & Rost. Звертаємо увагу і на *Oidium* sp., який почав траплятися на помідорах (м. Київ, м. Кривий Ріг). У північно-західних районах Росії цей гриб уже спустошив ряд тепличних господарств, які спеціалізувалися на вирощуванні помідорів.

### Розділ 3. ПОХОДЖЕННЯ І МІГРАЦІЇ ЕРИЗИФАЛЬНИХ ГРИБІВ

Проблема анцестральної групи є однією з найменш розроблених у філогенії еризифальних грибів. Ураховуючи наявність деяких загальних рис у будові сумок, морфології аскоспор і анаморфи окремих груп дискоміцетів і грибів порядку *Erysiphales*, робимо дуже попередній висновок про можливе існування анцестральної групи, загальної для порядків *Pezizales* і *Erysiphales*. Це могли бути найпримітивніші аскоміцети типу *Eremascus albus* Eid. з статевим процесом гаметангіогамією, подальша еволюція яких призвела до виникнення аскогенної гіфи й аскокарпів. Розвиток цієї анцестральної групи міг піти двома шляхами - в бік паразитизму (еризифальні гриби) і в бік паралельної сапротрофної еволюції з вищепленням окремих груп паразитів рослин.

Оскільки викопні рештки грибів порядку *Erysiphales* достовірно не відомі, то центр їх розселення (не виключено, що і виникнення) можна визначити, проаналізувавши ареали сучасних видів. Для порівняння ми взяли списки еризифальних грибів 16 регіонів земної кулі, попередньо внісши до них певні корективи відповідно до сучасної номенклатури. При порівнянні виявилось, що найбільша родова різноманітність характерна для Китаю (17 родів), Японії і США (по 16 родів). При побудові дендрита, який базується на коефіцієнтах родової спільності Жакара, ці регіони утворили окрему плеяду. В них же виявлена і максимальна кількість видів еризифальних грибів, однак при застосуванні коефіцієнта видової спільності Жакара одержуємо дендрит, у якому

крім головної плеяди маємо ще дві: Канада - США, Японія - Китай - Далекий Схід Росії. Додатково врахувавши найбільший родовий і видовий ендемізм, характерний для Китаю, Японії і США, приходимо до висновку, що центр виникнення еризифальних грибів знаходиться у східноазіатсько-американському регіоні, азіатська й американська частини якого колись були з'єднані мостом суші з субтропічним чи помірно теплим кліматом, яким могли мігрувати теплолюбні представники порядку Erysiphales. Однак пізніше на цьому мосту мав виникнути бар'єр, про що свідчить значний паралелізм у видоутворенні на азіатській і американській частинах цього гіпотетичного регіону. Найвищі родовий і видовий ендемізм, родова і видова різноманітність, характерні для Китаю, наявність примітивних форм багатьох родів свідчать про те, що саме тут повинен був знаходитися центр виникнення еризифальних грибів. Нанесення ж на карту місцезнаходжень китайських ендемічних видів дозволило ще точніше окреслити регіон, у якому, очевидно, з'явилися борошністоросяні гриби як паразити магноліофітів. Ним виявилася південно-східна частина Китаю у межах 23-24° півн. широти і 100-121° сх. довготи.

Час виникнення перших представників порядку Erysiphales також розрахований непрямым шляхом. Виходячи з того, що вони є паразитами магноліофітів, їх появу слід пов'язувати з розквітом саме цієї групи рослин, тобто з другою половиною крейдового періоду. Отже, еризифальні гриби з'явилися не раніше, ніж 97 млн. років тому. Нижню межу вірогідного проміжку часу виникнення грибів досліджуваної групи можна розрахувати, встановивши період, у який була можлива міграція субтропічних її видів з Азії до Америки. Така міграція могла відбутися за двох умов - фізичного існування переходу Азія - Америка й пакування тут субтропічного клімату. Відомості палеогеографії свідчать, що такий міст, відомий під назвою Берінгійського, дійсно існував протягом 70 - 2 млн. років тому. Виходячи з теорії Кьопена-Вегенера про дрейф материків відносно Північного полюса Землі, а також палеогеографічних реконструкцій, ми встановили (Гелюта, 1992), що субтропічний клімат у районі стику Чукотка - Аляск міг існувати до середини палеоцену, потім цей перехід перекривається помірною, а пізніше (середина олігоцену) - навіть арктичною зонами. Отже, субтропічні таксони порядку Erysiphales могли

мігрувати з Азії до Америки 70-60 млн. років тому. Таким чином, еризифальні гриби, очевидно, виникли у проміжку часу від 97 до 60 млн. років тому.

Розглянемо вірогідні міграції борошністоросяних грибів (рис. 1), які пов'язані, на наш погляд, зі змінами палеогеографічної ситуації на Землі, викликані дрейфом материків і іншими геологічними причинами. Як говорилося вище, 70-60 млн. років тому схід Азії, захід Америки і стик між ними (Берингійський міст) знаходилися у субтропічній зоні, тому була можливою міграція еризифальних грибів з Китаю до Північної Америки. Пізніше, у зв'язку з відносним дрейфом Північного полкуса, Берингійський міст перекривається помірною, потім арктичною зонами, а субтропічна зона у Америці зсувається у південному напрямку. Отже, еризифальні гриби мігрують на південь Північної Америки. Однак, як свідчать сучасні їх ареали, тропічну зону змогли перетяти тільки деякі представники родів *Uncinula* (8 видів), *Pleochaeta* і *Brasiliomyces* (по декілька видів). Окремі види, як *Sphaerotheca spiralis* Neg., *Erysiphe frickii* Neg. тощо, очевидно, є сучасними трансформантами європейських чи американських антропомігрантів.

В Азії субтропічна зона своїм західним краєм пересувалася проти годинникової стрілки, при цьому південно-східна частина Китаю практично не виходила з цієї зони. Отже, теплолюбні види порядку *Erysiphales* могли мігрувати у північному (за сучасною сіткою координат), потім північно-західному і західному напрямках. Однак в Європу борошністоросяні гриби (холодостійкі види) змогли потрапити лише наприкінці олігоцену (25.5 млн. років тому) після зникнення морського басейну, який розділяв Азію і Європу. Міграційний коридор знаходився північніше омолодженого Уральського хребта, який сам був бар'єром для міграцій борошністоросяних грибів. Наприкінці міоцену (5 млн. років тому) між Уралом і Лонтичним морем-озером (залишком Тетиса) внаслідок підняття суші формується другий коридор, яким протягом 1.5 млн. років в Європу можуть проникати більш чи менш теплолюбні види порядку *Erysiphales*. Наприкінці пліоцену (2 млн. років тому) нижче Акцигильської трансгресії (Пракаспію) відкривається третій коридор, яким до Малої Азії, Південної Європи та Північної Африки проникають ксерофільні представники порядку *Erysiphales* - види роду *Leveillula*. Отже, найвірогідніше, що видовий склад борошні-

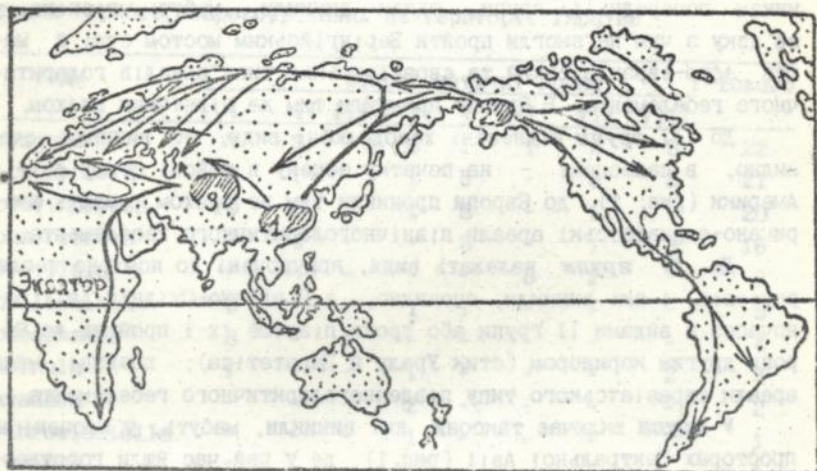


Рис. 1. Вірогідні міграційні шляхи й центри походження еризифальних грибів: 1 - первинний китайський, 2 - вторинний чукотко-аласький, 3 - вторинний центральноазіатський

сторосяних грибів Європи, у тому числі й України, сформувався у три основні етапи, мова про які йшла вище. Додамо, що в останні століття став помітним значний антропогенний перенос еризифальних грибів в Північній Америці і Східній Азії до Європи.

#### Розділ 4. ЗАКОНОМІРНОСТІ ФОРМУВАННЯ І РОЗПОДІЛУ ВИДОВОГО СКЛАДУ ЕРИЗИФАЛЬНИХ ГРИБІВ НА КОНКРЕТНІЙ ТЕРИТОРІЇ (НА ПРИКЛАДІ УКРАЇНИ)

Співставивши результати попередніх розділів, еризифальні гриби України за їх походженням і міграційними шляхами ми розділили на вісім мікофлорогенетичних груп. До I групи включили євритопні види найбільш раннього (виходячи з сучасних ареалів) походження, які в палеоцені - еоцені мігрували з південно-Східного Китаю Берингійським мостом суші до Америки, в еоцені - кінці олігоцену - Північним Сибіром і північніше Уралу до Європи. Для них характерні ареали афро-американо-євразійського й американо-євразійського типів євриголарктичного геоелемента.

**II група** об'єднує види, які екологічно рівноцінні представникам попередньої групи, однак виникли, мабуть, пізніше, у зв'язку з чим не змогли пройти Берінгійським мостом суші й мають афро-євразійський та євразійський типи ареалів голарктичного геоелемента. В Європу проникли тим же північним шляхом.

До **III групи** віднесені холодолюбні види, які виникли, очевидно, в палеоцені - на початку еоцену в районі стику Азії і Америки (рис. 1), до Європи проникли тим же шляхом, мають американо-євразійські ареали північнотропічного геоелемента.

До **IV групи** належать види, приурочені до помірно теплих регіонів, і які виникли, очевидно, в Південно-Східній Азії одночасно з видами II групи або трохи пізніше їх і пройшли до Європи другим коридором (стик Уралу й Паратетиса); повинні мати ареали євразійського типу південнотропічного геоелемента.

**V група** включає таксони, які виникли, мабуть, у міоцені на просторах Центральної Азії (рис. 1), де у цей час йшли горотворчі процеси; до Європи мігрували тим же шляхом, що й види попередньої групи. Для них характерні західноєвразійські ареали південнотропічного геоелемента.

До **VI групи** ми віднесли ксерофільні види центральноазиатського походження, які проникли до Європи третім коридором (нижче Акцигильської трансгресії) й мають західноєвразійські й афро-західноєвразійські ареали ксеромеридіонального геоелемента. **VII група** включає види європейського походження, **VIII** об'єднує всіх антропомігрантів.

Узагальнені відомості про розподіл еризаїфальних грибів України за мікофлорогенетичними групами подані в табл. 3. Як бачимо, основа їх видового складу зформована мігрантами з Південно-Східної Азії (67 видів з 108) і Центральної Азії (24 види). Крім того, з таблиці видно, що найбільша частина видів (52) мігрувала до Європи, в тому числі й України, північним коридором (вище Уралу); лише 12 представників порядку пройшло другим коридором (південніше Уралу). З огляду на це, найвірогіднішим періодом формування основи видового складу борошністоросяних грибів України слід вважати другу половину міоцену (15 - 5 млн. років тому). Ця основа, очевидно, була представлена головним чином євритопними чи холодостійкими видами з родів *Golovinomyces*, *Erysiphe* і *Sphaerotheca*. Пізніше другим (5 млн. років тому) і третім (2 млн. років тому) коридорами вона поповнилась додатко-

Табл. 3. Розподіл за флорогенетичними групами видів еризифальних грибів, зареєстрованих на території України

Роди	Флорогенетичні групи								Всього
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	
Erysiphe	7	3	-	5	1	1	2	3	22
Microsphaera	6	1	-	1	5	-	5	3	21
Golovinomyces	10	5	-	1	3	-	1	-	20
Sphaerotheca	7	4	-	-	3	-	1	3	18
Leveillula	-	-	-	-	-	8	1	-	9
Phyllactinia	3	-	-	1	1	-	-	-	5
Podosphaera	3	-	1	-	-	-	-	-	4
Uncinula	1	-	-	1	-	-	-	2	4
Sawadaea	-	-	-	2	-	-	-	-	2
Arthrocladiella	-	-	-	1	-	-	-	-	1
Blumeria	1	-	-	-	-	-	-	-	1
Uncinuliella	-	-	-	-	1	-	-	-	1
<b>Всього:</b>	<b>38</b>	<b>13</b>	<b>1</b>	<b>12</b>	<b>14</b>	<b>9</b>	<b>10</b>	<b>11</b>	<b>108</b>

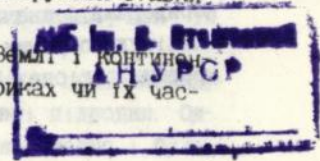
вс видами названих родів, а також представниками родів Microsphaera і Leveillula.

Аналіз розподілу видів різних флорогенетичних груп по районах "Флори грибів України" показав, що видовий склад борошністоросяних грибів має "історичну пам'ять", оскільки цей розподіл значною мірою визначався географічним розташуванням районів відносно гіпотетичних коридорів, якими відбувалися міграції.

Отже, як мінімум, основа видового складу грибів порядку Erysiphales була визначена історичними факторами. Розглянемо їх суть і результативність.

1. Виникнення еризифальних грибів у другій половині крейдового періоду в зоні субтропіків Південно-Східної Азії і практично повна неможливість подолання ними тропічної зони (обмежувачим фактором може служити синергетична дія високих вологості, інсоляції і температур) стало причиною того, що види даного порядку, за незначним винятком, самостійно могли мігрувати тільки в північній півкулі Землі.

2. Відносне переміщення Північного полюса Землі і континентів визначало положення кліматичних зон на материках чи їх час-



тинах, що знаходилися у північній півкулі, а у зв'язку з цим - і напрямки міграційних шляхів еризифальних грибів.

3. Зміна обрисів материків і їх рельєфу, спричинювані трансгресіями і регресіями, призводили до часткового чи навіть повного перекриття зонально визначених міграційних коридорів географічними бар'єрами. У результаті перше проникнення еризифальних грибів на територію України стало можливим тільки у другій половині олігоцену (холодостійкі таксони, які пройшли північніше Уральського хребта), повторилось наприкінці міоцену - у першій половині пліоцену (стик Уралу й Паратетиса; приурочені до теплого і помірного клімату види) і наприкінці пліоцену (південніше Паратетиса; ксерофільні представники порядку *Erysiphales*). Види трьох указаних груп склали основу видового складу еризифальних грибів не тільки України, а й усієї Європи.

4. Регулярні ритмічні зміни клімату (особливо у четвертинному періоді), а в зв'язку з цим і меридіональні міграції еризифальних грибів, призвели, очевидно, до незначної втрати деяких видів й утворення нових чи міграції з інших регіонів Європи вже місцевих європейських трансформантів, а також до більш рівномірного, але неоновного перемішування азійських мігрантів трьох указаних груп по всій території України.

5. Розвиток людства і міграції населення, які супроводжувалися сільськогосподарською діяльністю людини, спричинили занесення до Європи, у тому числі й на територію України, порівняно невеликої кількості південно-східноазійських і північноамериканських видів.

Якби Україна представляла собою регіон з плавним градієнтом головних складових її клімату, то видовий склад еризифальних грибів розподілявся б на території цього регіону у відповідності до розташування установлених нами міграційних коридорів (на півночі - холодостійкі, на південному сході - теплолюбні, на півдні - ксерофільні представники порядку). Однак плавність зміни кліматичних факторів на дослідженій території досить різко порушується двома гірськими системами і Донецьким кряжем. Тому у кінцевому результаті, з урахуванням перемішуючої ролі ритмічних зледенень Європи, ми маємо розподіл видів еризифальних грибів, тільки частково пов'язаний з їх міграційними коридорами й значно більше визначений відповідністю екологічної амплітуди окремих видів до кліматичних умов, що склалися у конкретних регіонах України.

Розділ 5. ЗАГАЛЬНІ ВІДОМОСТІ ПРО МОРФОЛОГІЮ  
І ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ОЗНАК ЕРИЗИФАЛЬНИХ ГРИБІВ

Після короткого розгляду методики філогенетичного аналізу ознак і опису онтогенетичного циклу еризифальних грибів обговорюється надзвичайно важливе питання їх еволюції - напрямок розвитку. Як свідчить аналіз філогенетичних схем різних авторів, більшість апіорно вважає, що еризифальні гриби розвивалися в бік морфологічного ускладнення. Ми погоджуємося з такою думкою, оскільки гриби порядку Erysiphales є екзоматрикальними паразитами і прямо контактують з факторами зовнішнього середовища, а не опосередковано через організм господаря, як це характерно для ендопаразитів. Тому морфологічне ускладнення в порядку Erysiphales - більш вірогідний процес, ніж редукція. Цей логічний висновок підтверджується фактичними матеріалами. Наприклад, паразити бобових з родів *Erysiphe* і *Microsphaera* утворюють дуже плавний ряд, з якого добре видно, що від видів з примітивними міцелієвидними придатками утворюються види з екваторіальними придатками. Якщо ж стояти на редукціоністських позиціях, то потрібно буде визнати, що в процесі еволюції від видів з морфологічно і функціонально високодиференційованими придатками започатковуються види, придатки яких поступово втрачають функціональну диференціацію, примітивізуються, зсуваються у базальну частину аскокарпа і перетворюються в міцеліальні утвори, яких і так достатньо при основі клейстотеції. Як бачимо, такий процес не має біологічного сенсу. Якби він мав місце, то в описаному ряді був би набір видів з різною мірою редуктованими екваторіальними придатками. Але зазначимо, що при загальній тенденції морфологічного ускладнення еризифальних грибів можливий і регрес за деякими ознаками, наприклад, цитологічно доведене зменшення кількості аскоспор від 8 до 2. При цьому морфологічний регрес призводить до біологічного прогресу. Отже, еволюційно більш просунутим слід вважати той таксон, для якого характерна складніша морфологічна організація з вищою структурно-функціональною диференціацією його "органів". З подібним критерієм необхідно підходити і до більшості морфологічних ознак при їх рангуванні. Розглянемо деякі з цих ознак.

Тип міцелію (ендофітний, напівендофітний, поверхневий) брався до уваги багатьма мікологами при виділенні підродин. Однак ендоефітизація грибилиці йшла у різних груп незалежно і була,

очевидно, реакцією на підвищену інсоляцію у прадавніх груп і посилену аридизацію у наймолодшого роду *Leveillula*. Отже, ця ознака не є гом логічною.

Останнім часом при розробці систем еризифальних грибів велике значення надають конідіальному спороношенню. Залежно від будови конідіеносця і способу утворення конідій розрізняють п'ять їх анаморфних родів (типів анаморф) - *Oidium*, *Pseudoidium*, *Oidiopsis*, *Ovulariopsis* і *Streptopodium*. Два перших надзвичайно близькі, однак еволюційно більш просунутим вважаємо другий з них, оскільки для цього типу характерний вищий ступінь структурно-функціональної організації. Крім того, він прогресивніший і в біологічному плані, оскільки для нього характерний скорочений шлях від зачатка до зрілої конідії, що дозволяє значно збільшити кількість генерацій за сезон.

Тип *Oidiopsis* (анаморфа роду *Leveillula*) ми виводимо від типу *Euoidium* і вважаємо, що головною причиною його формування була аридизація клімату у місці виникнення роду *Leveillula*. Ознаки анаморфи цього роду мають надзвичайно велике значення для розробки його системи, оскільки морфологія телеоморфи досить одноманітна. Важливу інформацію несе структура поверхні конідій, яка встановлюється з допомогою скануючого електронного мікроскопа. Однак не вичерпала себе і звичайна світлова мікроскопія. Разом з С. А. Симонян (Гелюта, Симонян, 1987) ми розробили методику диференціації таксонів роду *Leveillula*, взявши за основу комплекс таких ознак первинних конідій, як максимальний їх діаметр (кількість, місце розміщення), довжина, ширина і ступінь витягнутості, ступінь гостроти носика, рівномірність звуження до основи конідії тощо.

Анаморфний рід *Ovulariopsis* (телеоморфа стадія - рід *Phyllactinia*) морфологічно близький до попереднього, але обидва роди філогенетично не пов'язані, оскільки їх виникнення дуже сильно рознесене в часі і просторі. Рід *Streptopodium* суттєво не відрізняється від *Ovulariopsis*. Обидва, очевидно, філогенетично взаємопов'язані.

Плодові тіла еризифальних грибів за формою бувають шести типів - кулясті, напівкулясті (вдавлені знизу), депресовані (стиснуті з полюсів), чашеподібні і турбінатні (ріпоподібні). Крім того, вони можуть мати одношаровий, двошаровий або багатшаровий перидій. Поєднання цих двох ознак у різних комбінаціях

може незалежно траплятись у різних групах порядку Erysiphales. Найпримітивнішими є кулясті аскокарпи з одношаровим перидієм.

Найбільший інтерес у систематиці еризифальних грибів становлять придатки плодових тіл - вирости клітин атросклерокортексу. Можна виділити три їх типи: а) міцелієподібні; б) стержнеподібні, диференційовані від міцелію; в) апікальні рудиментарні. Аналіз ознак придатків свідчить, що в цілому для порядку Erysiphales - це негомологічні структури, тому при визначенні філогенетичних взаємозв'язків родів борошністоросяних грибів базуватися на морфології придатка досить ризиковано, однак ця пересторога, очевидно, цілком знімається при оцінці можливої спорідненості всередині конкретних родів.

Для філогенетичних побудов на рівні порядку малоінформативними є і ознаки асків та аскоспор еризифальних грибів, однак їх можна застосувати при розгляді взаємозв'язків всередині родів.

Підсумовуючи сказане, приходимо до висновку, що побудувати загальну кладограму для порядку Erysiphales практично неможливо, оскільки немає впевненості в правильності визначення природи подібності для дуже багатьох груп ознак, які використовуються у систематиці еризифальних грибів. Однак методика кладистичного аналізу можна частково реалізувати при розгляді родинних взаємозв'язків усередині окремих родів, як це зроблено нами для роду *Leveillula* у розділі 6.

#### Розділ 6. ВІРОГІДНІ ЕВОЛЮЦІЙНІ ПРОЦЕСИ В РІЗНИХ РОДАХ ПОРЯДКУ ERYSIPIHALES І СИСТЕМИ ЦИХ РОДІВ

Розгляд вірогідних еволюційних процесів у кожному з родів порядку Erysiphales є передумовою викладення загальної системи цього порядку.

Роди *Arthrocladiella* Vassilkov і *Blumeria* Golov. ex Speer монотипні. У першому еволюція йшла в бік зменшення кількості аскоспор у сумці, що стосується другого - то тут можна гоарити тільки про фізіологічну еволюцію, а це виходить за рамки даної роботи.

Рід *Brasiliomyces* Vieg. об'єднує чотири види з надзвичайно примітивною морфологією. Всі вони приурочені до субтропічних чи навіть тропічних регіонів. Сказане свідчить про реліктовий характер роду. Еволюція у ньому йшла в бік морфологічного усклад-

нення за рахунок появи і розвитку придатків, а також збільшення об'єму аскоспор унаслідок редукції їх кількості до двох в аску. Гіпотетичний предок роду має такі риси: кулястий клейстотецій з одношаровим перидієм, без придатків, з 4-5 8-споровими сумками, міцелій поверхневий, анаморфа відсутня, паразит на листках деревних порід. Поширення - субтропіки.

Рід *Bulbouncinula* Zheng & Chen представлений одним видом. Його зв'язки з іншими родами не ясні. Необхідні пошуки нових зразків і ідентифікація анаморфи.

Рід *Cystotheca* Berk. & Curt. об'єднує три примітивні реліктові види, які мають клейстотеції з двошаровим перидієм і анаморфу типу *Euoidium*. Поширені в субтропіках (один вид - у тропічній зоні); паразити деревних порід. Еволюція йшла у напрямку збільшення об'єму аскоспори і ускладнення поверхневого міцелію.

Рід *Erysiphe* DC.: Fr. emend. Hel. є одним з найбільших у порядку *Erysiphales*. Однак порівняльний аналіз морфологічних ознак узятих нами 74 видів дав відносно мало інформації про еволюційні процеси й філогенетичні зв'язки всередині цього роду, оскільки довести гомологію діагностичних ознак, які використовуються при виділенні таксонів роду, практично не можливо. Однак можна визначити групи примітивних і еволюційно просунутих видів, орієнтуючись на наявність чи відсутність показників примітивізму. Виявилось, що види, які мають арахаїчне число аскоспор (6-8), відділяються від решти представників роду *Erysiphe* і за іншими ознаками (аскокарпи - максимальних для роду розмірів, багатосумчасті, субстрати - чеввичні, представлені в основному деревними породами чи репродуктивними органами рослин; поширення - ендемічне). Приходимо до висновку, що ця група видів є найдревнішою у роді, реліктовою. Еволюція її предків йшла, очевидно, в бік зменшення кількості сумок і аскоспор з паралельним освоєнням трав'янистих рослин-живителів. Для роду характерне вторинне освоєння деревних порід з ускладненням зовнішньої будови аскокарпа. Найчіткіше воно прослідковується на паразитах бобових, де бачимо плавний перехід від примітивних видів роду *Erysiphe* до високоорганізованих представників роду *Microsphaera*. Рід *Erysiphe* ми розділили на дві секції - *Erysiphe* і *Multispora* sect. nov.

Рід *Furcuncinula* Z. X. Chen представлений одним видом, відомим з одного місцезнаходження. Очевидно, пов'язаний з родом

Uncinula.

Під *Golovinomyces* (Braun) Hel. (34 види) виділений нами з *Erysiphe* на основі притаманної йому анаморфи типу *Euoidium*. Побудувавши і порівнявши ряди варіювання ознак аскокарпа видів цього роду, приходимо до висновку, що еволюція тут ішла двома головними напрямками - у бік прогресивного розвитку клейстотеції без змін його вмісту або ж у бік зменшення числа аскоспор з паралельним збільшенням їх об'єму без змін зовнішньої морфології плодового тіла. Вірогідний предок роду повинен мати такі ознаки: анаморфа - *Euoidium*, кулясті клейстотеції з міцелієподібними придатками по всій поверхні багат шарового перидію сумок багато, вони 8-спорові. Під ділимо на три секції - *Polysporae* (Braun) Hel., *Galeosporidis* (Braun) Hel. і *Golovinomyces* з двома підсекціями [*Golovinomyces* і *Depressae* (Braun) Hel.].

Під *Leveillula* (Lev.) Arn. до наших досліджень у таксономічному плані був одним з найменш вивчених серед родів порядку *Erysiphales*. Порівнюючи його види, ми дійшли висновку, що еволюція у роді йшла в бік формування чашевидних клейстотецій, зменшення числа аскоспор до двох і їх значного укрупнення. Еволюція анаморфи також була направленою на збільшення об'єму конідій і відпрацювання механізму їх поодиначного утворення на конідієносцях. У результаті філогенетичного аналізу таких ознак, як форма плодового тіла, ступінь гостроти носика і розташування максимального діаметру первинної конідії, кількості максимальних діаметрів, наявності кілець на конідіях, побудована кладограма роду, осмислення якої примусило нас внести деякі корективи в його систему. Під ми ділимо на підроди *Leveillula* (з секціями *Mediospora* Hel. & Sim. і *Leveillula*) та *Obtusispora* Hel. & Sim. (з секціями *Obtusispora* і *Dilatispora* Hel. & Sim.). Остання з секцій розділена на підсекції *Dilatisporae*, *Didametrisporae* subsect. nov. і *Cingulisporae* (Hel. & Sim.) Hel. stat. nov. Анцестральним таксоном роду *Leveillula* повинен бути вид з імпресоїдними крупними аскоспорами й 4-споровими сумками. Такого типу види є у роді *Golovinomyces*.

Під *Medusosphaera* Golov. & Gam. представлений одним видом, плодове тіла якого мають подосфероїдні придатки і стержнеподібні рудиментальні; анаморфа *Euoidium*.

Під *Microsphaera* Lev. є найбільшим у порядку *Erysiphales* і налічує 126 видів. У результаті аналізу ознак, характерних для

представників цього роду, ми прийшли до висновку, що достовірно довести їх повну гомологію неможливо, оскільки аналогічні вияви окремих ознак могли спостерігатися незалежно у рівних лініях розвитку цього роду. Тому вірогідні еволюційні процеси у роді розглядаються нами по комплексах таксонів, приурочених до певних родин рослин-хазителів. У результаті ми прийшли до висновку, що рід *Microsphaera* безпосередньо пов'язаний з родом *Erysiphe*, однак бере свій початок не від одного якогось таксона, захованого в надрах анцестрального роду, а від різних його представників - як вимерлих, так і сучасних, наприклад, *E. trifolii* Grev. Крім того, процес перетворення видів роду *Erysiphe* в види роду *Microsphaera* йде і в наш час, що добре прослідковується на паразитах бобових. Отже, у рамках сучасного об'єму рід *Microsphaera* є поліфилетичним. Він був розбитий (Braun, 1978) на три секції - *Microsphaera*, *Trichocladioidea* Blumer ex Braun і *Arthrocladiella* (Vassilkov) Braun, останню з яких У. Браун пізніше розглядає у ранзі окремого роду. Отже, залишається дві секції, в одну з яких об'єднані види з примітивними додатками, в другу - з високодиференційованими від мицелію. Однак наш аналіз показав, що такий поділ штучний. Ми пропонуємо рід *Microsphaera* розділити на дві секції - *Microsphaera* (включає види з загнутими кінцевими гілочками; тип *M. divaricata*) і *Trichocladioidea* Blumer ex Braun emend. Hel. emend. nov. (види з прямими кінцевими гілочками; тип *M. eunomi*).

Рід *Phyllactinia* Lew. еволюційно найприсунутіший у порядку *Erysiphales*. Найдревнішим слід вважати його види з нефіксованим числом спор у сумці. Цитологічно доведено (Parguey-Leduc, 1977), що саме у цього роду у молодій сумці утворюється 8 гаплоїдних ядер, але тільки навколо 2-4 з них формуються спори. Отже, еволюційний процес у роді *Phyllactinia* йшов у бік редукції числа аскоспор до 2 з паралельним їх укрупненням.

Рід *Pleochaeta* Sacc. & Speg. налічує всього 5 видів, які відомі з регіонів з теплим кліматом. Їх географічне поширення і коло рослин-хазителів свідчить про реліктовий характер роду. Еволюційні процеси як у попередньому роді.

Рід *Podosphaera* об'єднує тільки 12 видів, головним чином приурочених до країн Південно-Східної Азії. На основі комплексу паразитів розовцвітих можна спостерігати відносно плавний перехід від представників роду *Sphaerotheca* до видів роду *Podosphae-*

га. Цей ланцюжок свідчить, що процес морфологічної еволюції у останньому роді був пов'язаним з освоєнням деревних порід сферотеккоїдним анцестором з паралельною "волаізацією" його аскокарпів. Однак не виключено, що деякі види можуть походити від роду *Microsphaera*, а сам рід *Podosphaera* є поліфілетичним. Ми розділяємо його на дві секції - *Podosphaera* (види з типовими для роду придатками; тип *P. myrtillina*) і *Biuncinata* Hel. sect. nov. (види з мікросфероїдними придатками; тип *P. biuncinata* Cooke & Peck).

Рід *Sawadaea* Miyabe налічує всього 8 видів, які паразитують тільки на рослинах з порядку *Sapindales*. Більшість з них має дуже вузьке поширення - лише окремі райони Східної Азії. Аналіз ряду морфологічних ознак представників даного роду дозволяє зробити висновок, що його еволюція йшла такими напрямками: 1) асув точок галузження придатка від верхівки до основи, часто з їх суміщенням; 2) редукція числа галузей; 3) зменшення числа придатків; 4) редукція числа аскоспор.

Рід *Setoerysiphe* Y. Nomura монотипний, ендемік Японії. Очевидно, є проміжною ланкою між родами *Erysiphe* чи *Golovinomyces* і більш просунутими таксонами типу родів *Medusosphaera* або *Uncinuliella*.

До роду *Sphaerotheca* належить 50 видів примітивної морфології. У результаті порівняльного аналізу їх ознак встановлено, що для роду характерні такі тенденції розвитку: 1) зменшення кількості спор у сумці, за рахунок цього - збільшення їх розмірів (порівняно з іншими родами порядку *Erysiphales* тут цей напрямок не домінує); 2) диференціація придатків від мицелію, яка найбільш характерна для видів секції *Sphaerotheca*, особливо паразитів роацвітих; результат цього процесу - рід *Podosphaera*, предків якого слід шукати в надрах роду *Sphaerotheca*; 3) перехід від кулястих аскокарпів до напівкулястих (тільки в секції *Sphaerotheca*); 4) формування вторинного мицелію. Предком роду *Sphaerotheca* є, очевидно, вид типу *S. fusca*. Рід поділено на дві секції - *Sphaerotheca* і *Magnicellulatae* U. Braun.

Рід *Typhulochaeta* Ito & Hara налічує 5 видів, які поширені у Східній Азії, а один з них відомий у США. Всі вони - паразити деревних порід. Їх поширення і коло рослин-живителів свідчать про реліктовий характер представників даного роду. Еволюція у ньому могла йти в бік редукції екваторіальних придатків.

Рід *Uncinula* Lev. за об'ємом займає друге місце в порядку

Erysiphales (32 представники). Однак не виключено, що сюди відносять і види, які слід розглядати в інших родах - *Uncinuliella*, *Sawadaea*, *Pleochaeta* тощо). У результаті порівняльного аналізу ознак дійсних видів роду *Uncinula* приходимо до висновку, що він пов'язаний з родом *Erysiphe* й представлений двома філогенетичними лініями, які були незалежно започатковані від різних прадавніх видів роду *Erysiphe*. Перша з цих ліній об'єднує види з базально-екваторіальними придатками, друга ж включає таксони (тільки афро-азіатські) з екваторіально апікальними придатками.

Рід *Uncinuliella* Zeng & Chen виділений з попереднього на основі наявності у його представників придатків третього типу й налічує 6 видів. Однак ця кількість, очевидно, буде збільшена після уважного дослідження ряду видів, які поки-що знаходяться в роді *Uncinula*. При проведенні порівняльного аналізу ознак якісь еволюційні закономірності не встановлені. Додамо тільки, що в результаті вивчення онтогенезу гриба *U. prunastri* (DC.) Hel. ми прийшли до висновку, що придатки третього типу є аналогією придатків другого типу (екваторіальних), розвиток яких припиняється на ранніх етапах формування аскокарпа.

#### Розділ 7. СИСТЕМА ПОРЯДКУ ERYSIPIHALES ЯК РЕЗУЛЬТАТ ЙОГО ФІЛОГЕНЕЗУ

Проблема філогенетичних взаємозв'язків між родами порядку Erysiphales викликала й викликає значний інтерес у багатьох дослідників даної групи грибів. У нашій роботі проаналізовані схеми цих зв'язків, запропоновані рядом мікологів (Neger, 1901; Arnaud, 1921; Ячевський, 1927; Savulescu, 1929; Blumer, 1933; Головін, 1947; Braun, 1981, 1987), але ні одна з них не відповідала нашим поглядам на філогенез порядку Erysiphales.

Виходячи з того, що еволюція еризифальних грибів у цілому йшла в напрямку їх морфологічного ускладнення, необхідно допустити, що в основі цієї групи були дуже примітивні аскоміцети. Порівняльний аналіз морфології сучасних видів порядку Erysiphales свідчить, що найпростіше побудовані види роду *Brasiliomyces*, які до того ж є реліктовими й первинно примітивними. Очевидно, реконструйований нами предок даного роду є найподібнішим до анцестрального таксона. Отже, найвірогідніше, що борошністоросні гриби започатковані примітивним аскоміцетом, який мав кулястий аскокарп з одношаровим перидієм, без придатків, в декількома

сумками. Оскільки у сучасних видів роду *Brasiliomyces* немає анаморфи, то вона, мабуть, була відсутньою у гіпотетичного предка грибів порядку *Erysiphales*.

Наступним етапом в еволюції борошнисторосяних грибів була, очевидно, поява у них примітивної анаморфи типу *Euoidium* й ускладнення аскокарпа, у результаті чого останній став двшаровим. Цьому гіпотетичному таксону відповідає, за винятком кількості сумок, рід *Cystotheca*, у якого аскокарпи вторинно моносумчасті. Внаслідок подальшого ускладнення клейстотецію (багатшаровість перидію) утворюється група видів, анцестральна для сучасного роду *Golovinomyces*. Редукція аскогенної гіфи одного з них, мабуть, стала початком еволюції групи видів, яку зараз ми трактуємо як рід *Sphaerotheca*. Від сферотекоподібних видів, унаслідок "волаізації" аскокарпа виникають види роду *Podosphaera*, про що ми говорили в попередньому розділі.

Особливого обговорення заслуговує питання філогенетичних зв'язків таких родів, як *Sawadaea*, *Medusosphaera* і *Arthrocladiella*. Перший з них, виділений з роду *Uncinula*, прямих зв'язків з цим родом не має, оскільки анаморфа у нього типу *Euoidium*, а не *Pseudoidium*. Крім того, у видів роду *Sawadaea* конідії з чітко вираженими фіброзиновими тілами, що вказує на його спорідненість з родами *Sphaerotheca* і *Podosphaera*. Очевидно, цей рід започаткований *Golovinomyces*-подібним предком ще на ранніх етапах еволюції еризифальних грибів.

Рід *Arthrocladiella* також близький до роду *Golovinomyces*. Найявність же у нього мікросфероїдних придатків зумовлене освоєнням його предком чагарникових рослин з родини *Solanaceae*.

Рід *Medusosphaera* має придатки, апекси яких такі ж, як у роду *Podosphaera*. Крім того, в верхній частині його аскокарпів є стержневидні придатки. Це, та наявність анаморфи типу *Euoidium*, свідчать про зв'язки роду з *Golovinomyces*-подібним предком, а не з родом *Microsphaera*, як вважає У. Браун (Braun, 1987). Додамо, що всі три роди (*Sawadaea*, *Medusosphaera* і *Arthrocladiella*) раніше представляли, очевидно, значно більші групи, ніж зараз, основна частина видів яких, мабуть, вимерла або ж покищо не знайдена.

Представники наведених вище родів мають анаморфу типу *Udium*. Від цієї філогенетичної гілки бере свій початок (через *Golovinomyces*-подібного предка) ще одна крупна гілка родів з ана-

морфю *Pseudoidium*. Найпримітивнішим тут є рід *Erysiphe*, телеоморфи якого дуже близькі до телеоморф роду *Golovinomyces*. Прадавні представники роду *Erysiphe* стали, очевидно, базою для розвитку інших родів з анаморфю *Pseudoidium*. Так, на рядах сучасних видів дуже добре прослідковується перехід *Erysiphe* --> *Microsphaera*, гірше - *Erysiphe* --> *Uncinula*. З останнім, очевидно, пов'язаний рід *Furcuncinula*, який відрізняється від *Uncinula* роздільними апексами додатків. Що стосується родів *Uncinuliella* і *Bulbuncinula*, то їх зв'язок з *Uncinula* викликає значні сумніви. Потрібне детальне вивчення анаморфи цих родів, оскільки не вичлнено, що вони належать до гілки *Euoidium* і пов'язані з групою родів *Arthrocladiella*, *Sawadaea* і *Medusosphaera*. Це ж стосується і роду *Setoerysiphe*, анаморфа якого не відома. У. Браун (Braun, 1987) останній відносить до гілки *Pseudoidium*.

У роду *Blumeria* анаморфа типу *Euoidium*. Однак вона досить специфічна: конідіеносці *B. graminis* (DC.) Speer, єдиного виду цього роду, мають бульбовидне потовщення, яке не виявлене більше ні в одного представника порядку *Erysiphales*. Крім того, для роду характерний цілий ряд унікальних морфологічних і біологічних ознак, дуже своєрідне коло рослин-живителів (тільки злаки). Цей комплекс ознак дозволяє нам (Гелюга, 1980, 1989) і У. Брауну (Braun, 1987) вважати, що даний рід відділився від решти таксонів порядку *Erysiphales* ще на ранніх етапах філогенезу. Його анаморфа могла виникнути незалежно від інших родів, а сам рід *Blumeria* був започаткований примітивними *Brasilomyces*-подібними предками й сформувався, очевидно, в низьких широтах північної півкулі Землі. Тому, зважаючи на наявність значного гіатусу, розглядаємо рід *Blumeria* в окремій родині порядку *Erysiphales*.

У видів роду *Typhulochaeta* анаморфа не знайдена. Його місце в схемі філогенетичних зв'язків не ясне. Очевидно, варто погодитися з У. Брауном, що цей рід пов'язаний з родом *Uncinula*. Однак зазначимо, що не виключені його родинні зв'язки з родами *Erysiphe*, *Golovinomyces* чи навіть *Phyllactinia*.

Решта родів (*Leveillula*, *Phyllactinia* і *Pleochaeta*) мають схожі анаморфи типів *Oidiopsis*, *Ovulariopsis* та *Streptopodium*. Що стосується першого роду, то нами встановлене його пізнє походження і зв'язок з родом *Golovinomyces*. Види родів *Pleochaeta* і *Phyllactinia* мають дуже своєрідну складну морфологію. Зараз

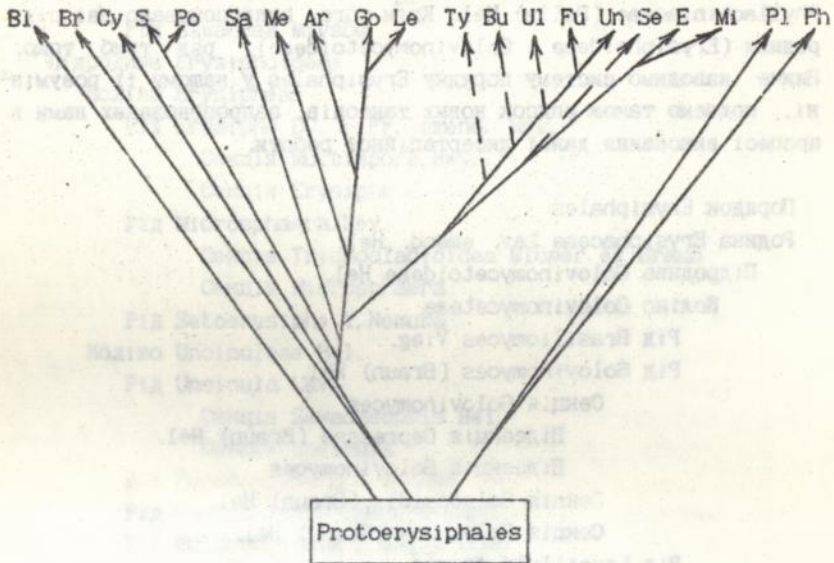


Рис. 2. Схема можливих філогенетичних взаємозв'язків між родами еризифальних грибів (за уявленнями дисертанта): Ar - *Arthrocladiella*, Bl - *Blumeria*, Br - *Brasiliomyces*, Bu - *Bulbouncinula*, Cy - *Cystotheca*, E - *Erysiphe*, Fu - *Furcouncinula*, Go - *Golovinomyces*, Le - *Leveillula*, Me - *Medusosphaera*, Mi - *Microsphaera*, Ph - *Phyllactinia*, Pl - *Pleochaeta*, Po - *Podosphaera*, S - *Sphaerotheca*, Sa - *Sawadaea*, Se - *Setoerysiphe*, Ty - *Typhulochaeta*, Ul - *Uncinuliella*, Un - *Uncinula*

не відомі проміжні таксони, які вказували б на якісь зв'язки цих родів з іншими представниками порядку Erysiphales. Географічне поширення свідчить про прадавність цих родів, особливо *Pleochaeta*. Тому ми поділяємо точку зору У. Брауна (Braun, 1987) про самостійний їх розвиток від гіпотетичних Protoerysiphales.

Вазуючись на вірогідних філогенетичних взаємозв'язках між родами еризифальних грибів (рис. 2), ми запропонували нову систему порядку Erysiphales, яка значною мірою відрізняється від уже відомих його систем. Головна її відмінність - розділ цього

порядку на три родини: Blumeriaceae Hel., Erysiphaceae s. str. і Phyllactiniaceae (Palla) Hel. Крім того, запропоновано дві підродини (Erysiphoideae і Golovinomycetoideae), ряд триб тощо. Нижче наводимо систему порядку Erysiphales у нашому її розумінні, подаємо також список нових таксонів, запропонованих нами в процесі виконання даної дисертаційної роботи.

Порядок Erysiphales

Родина Erysiphaceae Lev. emend. Hel.

Підродина Golovinomycetoideae Hel.

Коліно Golovinomyceteae

Під Brasiliomyces Vieg.

Під Golovinomyces (Braun) Hel.

Секція Golovinomyces

Підсекція Depressae (Braun) Hel.

Підсекція Golovinomyces

Секція Galeopsidis (Braun) Hel.

Секція Polyspora (Braun) Hel.

Під Leveillula Arnaud

Підрид Obtusispora Hel. & Sim.

Секція Obtusispora

Секція Dilatisthpora Hel. & Sim.

Підсекція Dilatisthporae

Підсекція Didiametrisporae Hel.

Підсекція Cingulisthporae (Hel. & Sim.) Hel.

Підрид Leveillula

Секція Mediospora Hel. & Sim.

Секція Leveillula

Коліно Cystothecaeae (Katamoto) Braun

Під Cystotheca Berk. & Curt.

Під Sphaerotheca Lev.

Секція Magnicellulatae Braun

Секція Sphaerotheca

Під Podosphaera Kunze

Секція Podosphaera

Секція Biuncinata Hel.

Коліно Arthrocladielleae Hel.

Під Arthrocladiella Vassilkov

Під Medusosphaera Golov. & Nam.

- Рід *Sawadaea* Miyabe  
Підродина *Erysiphoideae*  
Коліно *Erysipheae*  
Рід *Erysiphe* DC. : Fr. emend. Hel.  
Секція *Multispora* Hel.  
Секція *Erysiphe*  
Рід *Microsphaera* Lev.  
Секція *Trichocladioidea* Blumer ex Braun  
Секція *Microsphaera*  
Рід *Setoerysiphe* Y. Nomura  
Коліно *Uncinuleae* Hel.  
Рід *Uncinula* Lev.  
Секція *Sawadaeopsis* Hel.  
Секція *Uncinula*  
Рід *Furcouncinula* Z. X. Chen  
Рід *Uncinuliella* Zheng & Chen  
Рід *Bulbouncinula* Zheng & Chen  
Рід *Typhulochaeta* Ito & Hara  
Родина *Blumeriaceae* Hel.  
Рід *Blumeria* Golov. ex Speer  
Родина *Phyllactiniaceae* (Palla) Hel.  
Рід *Pleochaeta* Sacc. & Spog.  
Рід *Phyllactinia* Lev.

Список нових таксонів еризифальних грибів

- Arthrocladielleae* Hel. trib. nov.  
*Blumeriaceae* Hel. fam. nov.  
*Erysiphe* sect. *Multispora* Hel. sect. nov.  
*E. diervillae* var. *chasanensis* Hel. var. nov.  
*E. diervillae* var. *weigela* (Z. X. Chen & Luo) Hel. stat. nov.  
*E. malvae* Hel. sp. nov.  
*Erysipheae* trib. nov.  
*Erysiphoideae* subfam. nov.  
*Golovinomyces* (Braun) Hel. stat. nov.  
*Golovinomyces* sect. *Galeopsidis* (Braun) Hel. comb. nov.  
*Golovinomyces* sect. *Golovinomyces* sect. nov.  
*Golovinomyces* sect. *Golovinomyces* subsect. *Depressae* (Braun)  
Hel. comb. nov.

Golovinomyces sect. Golovinomyces subsect. Golovinomyces  
subsect. nov.

Golovinomyces sect. Polyspora Hel. sect. nov.

G. adenophorae (Zheng & Chen) Hel. comb. nov.

G. americanus (Braun) Hel. comb. nov.

G. arabidis (Zheng & Chen) Hel. comb. nov.

G. artemisiae (Crev.) Hel. comb. nov.

G. biocellatus (Ehrenb.) Hel. comb. nov.

G. brunneopunctatus (Braun) Hel. comb. nov.

G. californicus (Braun) Hel. comb. nov.

G. chelones (Schw.) Hel. comb. nov.

G. cichoraceorum (DC.) Hel. comb. nov.

G. cumminsianus (Braun) Hel. comb. nov.

G. cynoglossi (Wallr.) Hel. comb. nov.

G. depressus (Wallr.) Hel. comb. nov.

G. echinopsis (Braun) Hel. comb. nov.

G. galaeopsidis (Braun) Hel. comb. nov.

G. galii (Blum.) Hel. comb. nov.

G. greeneanus (Braun) Hel. comb. nov.

G. hydrophyllaceorum (Braun) Hel. comb. nov.

G. hyoscyami (Zheng & Chen) Hel. comb. nov.

G. immersus (Braun) Hel. comb. nov.

G. laportaeae (Braun) Hel. comb. nov.

G. magnicellulatus (Braun) Hel. comb. nov.

G. mayorii (Blum.) Hel. comb. nov.

G. morozkovskii (Hel.) Hel. comb. nov.

G. orontii (Cast.) Hel. comb. nov.

G. pseudosepultus (Braun) Hel. comb. nov.

G. riedlianus (Speer) Hel. comb. nov.

G. simplex (Hel.) Hel. comb. nov.

G. sordidus (Junell) Hel. comb. nov.

G. sparsus (Braun) Hel. comb. nov.

G. ulmariae (Desm.) Hel. comb. nov.

G. valerianae (Jacz.) Hel. comb. nov.

G. verbasci (Jacz.) Hel. comb. nov.

G. verbenae (Schw.) Hel. comb. nov.

Golovinomyceteae trib. nov.

Golovinomycetoideae Hel. subfam. nov.

Leveillula subgen. Leveillula subgen. nov.

- Leveillula subgen. Leveillula sect. *Mediospora* Hel. & Sim.  
sect. nov.
- Leveillula subgen. *Obtusispora* Hel. & Sim. subgen. nov.
- Leveillula subgen. *Obtusispora* sect. *Dilatispora* Hel. & Sim.  
sect. nov.
- Leveillula subgen. *Obtusispora* sect. *Dilatispora* subsect.  
*Cingulisporeae* (Hel. & Sim.) Hel. stat. nov.
- Leveillula subgen. *Obtusispora* sect. *Dilatispora* subsect.  
*Didiametrisporae* Hel. subsect. nov.
- Leveillula subgen. *Obtusispora* sect. *Dilatispora* subsect.  
*Dilatisporae* subsect. nov.
- L. braunii* Sim. & Hel. sp. nov.
- L. cleomis* Sim. & Hel. sp. nov.
- L. contractirostris* Hel. et Sim. sp. nov.
- L. elaeagni* (Jacz.) Sim. & Hel. stat. & comb. nov.
- L. golovinii* Sim. & Hel. sp. nov.
- L. helichrysi* Hel. & Sim. sp. nov.
- Microsphaera europaea* (Braun) Hel. stat. & comb. nov.
- M. miranda* Hel. sp. nov.
- Phyllactiniaceae (Palla) Hel. stat. nov.
- Podosphaera* sect. *Biuncinata* Hel. sect. nov.
- Sawadaea bifida* Hel. sp. nov.
- S. kovaliana* Hel. sp. nov.
- Uncinula* sect. *Sawadaeopsis* Hel. sect. nov.
- Uncinula* sect. *Uncinula* sect. nov.
- Uncinuleae* Hel. trib. nov.
- Uncinuliella macrospora* (Peck) Hel. comb. nov.
- U. prunastri* (DC.) Hel. comb. nov.

### Conclusions

The powdery mildews of Ukraine are represented by 108 species from 12 teleomorph genera of three families of the order Erysiphales: Blumeriaceae, Erysiphaceae s. str. and Phyllactiniaceae. *Erysiphe*, *Microsphaera*, *Golovinomyces* and *Sphaerotheca* predominate. Relatively great number of species belongs to *Leveillula*, and relatively small - to *Uncinula* and *Phyllactinia*. Species composition is formed mainly by everytopic (everyholartic) species with broad ecological amplitude (59%). There are

significantly small number of relatively thermophilic (nemoral and southern holarctic) (25%) and xerophilous (13%) species. Overwhelming majority of the powdery mildews known from the territory of Ukraine are connected in their distribution with Asia (86%), less frequently - with America (46%), and only 27% - with Africa. There are no Afro-European and primarily European-American species, and very few European and Ukrainian endemics. Thus the species composition of the powdery mildew of Ukraine has migratory nature and Eurasian origin.

Quantitative distribution of the Erysiphales species among floristic regions of Ukraine directly depends on areas of this regions, and to less extent - on degree of ecotopes diversity developed in each specific region, and not depends on humidity and average monthly temperature of July in this regions. Qualitative distribution is considerably influenced by two latter factors. Most significantly their gradient has an influence on the species of genera *Microsphaera* and *Leveillula*; to less extent - on *Erysiphe*, *Sphaerotheca* and *Uncinula*. Representatives of genera *Leveillula*, *Sawadaea*, *Erysiphe*, *Uncinula*, *Blumeria*, *Arthrocladella* and *Golovinomyces* react more or less positively to aridization of regions, while representatives of *Microsphaera*, *Uncinula*, *Sphaerotheca* and *Podosphaera* - to humidization of regions.

The powdery mildews, as parasites of Magnoliophyta, originated approximately in the interval of 97-60 mln years ago. The probable center of their origin was situated on the territory of south-eastern part of modern China within the area 23-24° N and 120-121° E. From this territory they penetrated into North America via Bering Land Bridge 65-60 mln years ago, and subsequently gradually migrated to the South of the continent. In connection with shifting of climatic zones according to the continents movements in respect of North Pole, the Chukotka - Alasca region became the secondary center of the powdery mildews speciation (eurytopic and cold-persistent species). Into Europe, including Ukraine, Erysiphales were able to migrate along three migrarcs, which existence was determined by paleogeographic factors: up to the end of Oligocene - to the North of Ural (only cold-persistent species), up to the end of Miocene - to the South of Ural (taxa confined to temperate zone), and to the end of Pleistocene - to the South of Akohigil transgression (xerophilic species

of the genus *Leveillula*).

The 'framework' of species composition of Ukrainian powdery mildews was formed as the result of the first invasion of this group into the territory of European platform (morphologically primitive species, mostly from the genera *Golovinomyces*, *Sphaerotheca* and *Erysiphe*). During the second invasion the species composition was substantially supplemented by representatives of genera *Erysiphe* and *Microsphaera*, and to less extent - of *Golovinomyces*. By the third southernmost migrarc a small number of xerophilic species of genus *Leveillula* migrated to the territory of Ukraine. Local European speciation practically had no influence on the species composition of the powdery mildews in Ukraine. The modern distribution patterns of the powdery mildews in the investigated territory reflected to some extent their historical fate as Asian migrants (despite repeated meridional migration of this fungi caused by European glaciations); though this distribution depends to a considerable extent on the degree of conformity between climatic conditions of specific regions, and ecological amplitude of the species that migrated by either migrarc.

The ancestors of the order Erysiphales were primitive ascomycetes similar to species of the genus *Brasiliomyces*, having ascogenous gypha and globose ascocarps with peridium formed by one layer of cells. Anamorph probably was absent. Complication of peridium (formation of outer and inner layers) and anamorph appearance led to arising of new taxa (now extinct, or not found yet); but their progeny, the genus *Cystotheca*, is exists now. It differs from them by single ascus in each ascocarp. The next stage (further complication of peridium that became multilayered) led to arising of the genus *Golovinomyces*. From ancestor of the latter, take their origin species of the genus *Sphaerotheca*, from which *Podosphaera* could be derived easily. Genera *Sawadaea*, *Medusosphaera* and *Arthrocladiella* also should be derived from the ancestor similar to *Golovinomyces*. All mentioned genera (i.e. *Arthrocladiella*, *Brasiliomyces*, *Cystotheca*, *Golovinomyces*, *Medusospsphaera*, *Podosphaera*, *Sawadaea* and *Sphaerotheca*) belong to the most massive evolutionary branch with *Euoidium* anamorph.

The genus *Leveillula*, despite of having *Oidiopsis* anamorph, also is the derivate of *Golovinomyces*-like ancestor. A number of genera (*Erysiphe*, *Microsphaera*, *Uncinula*, *Furcuncinula*, and pro-

bably also *Bulbouncinula*, *Setoerysiphe*, *Typhulochaeta* and *Uncinuliella*) belong to another developmental line with *Pseudoidium* anamorph. In the base of this line there must be *Erysiphe*-like taxon, also originated from *Golovinomyces*-like ancestor. The genus *Blumeria*, despite of its *Oidium* anamorph, has no direct relations with the previous group, as well as genera *Phyllactinia* and *Pleochaeta*. In confirmity with the mentioned hypothetic connections the system of the order *Erysiphales* was constructed. It is divided into three families: *Blumeriaceae* (genus *Blumeria*), *Erysiphaceae* s.str. (subfamilies *Erysiphoideae* and *Golovinomyce-toideae*), and *Phyllactiniaceae* (genera *Pleochaeta* and *Phyllactinia*).

Anamorph of *Leveillula* species brings significantly more information about this species than its teleomorph. For determination of the known species, and also for revealing new ones, complex of characters should be used: (maximal diameter of primary conidia (number, arrangement), their length, width, features of their stretching, degree of their apex, tapering, equitability (unequitability) of thinning of their wall from a middle to an end, form of their base, presence of structures swelling in a lactic acid). The taxonomic importance of conidia surface structure (when studied under scanning electron microscope) is also of great value. Similar characters also can be used for elaboration of the genus *Phyllactinia* system because of low variability of its teleomorph morphological features.

Morphological complication of the powdery mildews species in the course of their evolution is more probable than their simplification; but the possibility of morphological simplification of some characters in certain developmental lines is not eliminated. Reduction of ascogenous gypa and reduction of ascospores number per ascus within representatives of many *Erysiphales* genera should be treated as such exceptions.

Some species of the *Erysiphales* found for the first time on the investigated territory are potentially dangerous for agriculture, forestry and horticulture in Ukraine and neighbouring countries. *Erysiphe cruciferarum*, *E. heraclei*, *E. knautiae*, *E. pisi*, *Microsphaera grossulariae*, *Golovinomyces cichoraceorum*, *G. orontii*, *Leveillula lactucarum* are the most dangerous for agriculture; *Microsphaera pseudacaciae* (southern regions) and *Podosphaera my-*

rtillina - for forestry, *Erysiphe aquilegiae*, *E. buhrii*, *Microsphaera berberidis*, *M. jaczewskii* and *Uncinula carpinicola* - for culture of ornamental plants.

По темі дисертації опубліковано понад 50 праць. Головні положення і основні матеріали викладені в роботах, перелічених нижче.

1. Гелюта В. П. К филогении рода *Microsphaera* Lev. // Материалы V конференции по низшим растениям Закавказья. Сентябрь 1979 г., г. Баку. - Баку: Элм, 1979. - С. 52-53.

2. Гелюта В. П. Історія вивчення борошнисто-росяних грибів (*Erysiphaceae*) в СРСР // Укр. ботан. журн. - 1979. - 36, N 5. - С. 476-478.

3. Гелюта В. П. *Erysiphe moroczkovskii* W. Geluta - ноеий вид борошнисто-росяного гриба з степової зони України // Там же. - 1980. - 37, N 2. - С. 53-56, 64.

4. Гелюта В. П. Место рода *Podosphaera* Kunze в схеме возможных филогенетических взаимосвязей родов мучнисто-росяных грибов // Новости систематики высших и низших растений, 1979 (1980). - К.: Наукова думка, 1981. - С. 200-209.

5. Гелюта В. П., Горленко М. В. К систематике и распространению *Microsphaera van-bruntiana* Ger. в европейской части СССР // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. - 1981. - 86, N 3. - С. 117-124.

6. Гелюта В. П. Нові для мікофлори УРСР види роду *Microsphaera* Lev. // Укр. ботан. журн. - 1981. - 38, N 6. - С. 50-52.

7. Гелюта В. П., Марченко П. Д. *Uncinula bicornis* (Fr.) Lev. на *Aesculus hippocastanum* L. в УРСР // Там же. - 1984. - 41, N 2. - С. 42-44.

8. Гелюта В. П., Горленко М. В. *Microsphaera palczewskii* Jacz. з СРСР // Микол. и фитопатол. - 1984. - 18, вып. 3. - С. 177-182.

9. Гелюта В. П. К систематике и распространению в СССР гриба *Microsphaera ornata* U. Braun (*Erysiphaceae*) // Там же. 1985. - 19, вып. 2. - С. 119-124.

10. Гелюта В. П., Дудка И. А. Мучнисторосяные грибы (семейство *Erysiphaceae*) Камчатки // Там же. - 1985. - 19, вып. 3. - С. 202-206.

11. Гелюта В. П. Видовий склад борошністо-росяних грибів (Erysiphaceae) Карадагського державного заповідника // Укр. ботан. журн. - 1985. - 42, N 5. - С. 36-39.

12. Гелюта В. П. Систематичне положення представників роду *Erysiphe* Hedw. fil.: Fr. - паразитів роду *Salvia* L. // Там же. - 1986. - 43, N 5. - С. 50-53.

13. Симонян С. А., Гелюта В. П., Закордонец О. А. Некоторые результаты изучения конидий представителей рода *Leveillula* Arnaud в сканирующем электронном микроскопе // Материалы VII Закавказской конференции по споровым растениям. - Ереван: Изд-во Ереванского ун-та, 1986. - С. 90-91.

14. Гелюта В. П., Симонян С. А. О роли анаморфной стадии в определении структуры рода *Leveillula* Arnaud (Erysiphaceae) // Биол. журн. Армении. - 1987. - 40, N 1. - С. 20-26.

15. Гелюта В. П., Марченко П. Д. *Microsphaera russellii* Clint. in Peck. - новый для СССР вид мучнисторосяного гриба (Erysiphaceae) // Микол. и фитопатол. - 1987. - 21, вып. 2. - С. 122-124.

16. Симонян С. А., Гелюта В. П. Новые таксоны в роде *Leveillula* Arnaud (Erysiphaceae) // Биол. журн. Армении. - 1987. - 40, N 6. - С. 458-463.

17. Гелюта В. П. Нові для мікофлори УРСР види борошністоросяних грибів (Erysiphaceae) в степовій зоні республіки // Укр. ботан. журн. - 1987. - 44, N 5. - С. 55-58.

18. Гелюта В. П., Тихоненко Ю. Я., Бурдюкова Л. И., Дудка И. А. Паразитные грибы степной зоны Украины. - К.: Наук. думка, 1987. - 279 с.

19. Гелюта В. П. Филогенетические взаимосвязи между родами эризифальных грибов и некоторые вопросы систематики порядка Erysiphales // Биол. журн. Армении. - 1988. - 41, N 5. - С. 351-358.

20. Гелюта В. П., Симонян С. А. Два новых вида *Leveillula* Arnaud из Армении и Украины // Там же. - 1988. - 41, N 10. - С. 816-821.

21. Гелюта В. П. Нові таксономічні комбінації в родині Erysiphaceae // Укр. ботан. журн. - 1988. - 45, N 5. - С. 62-63.

22. Гелюта В. П., Уманець О. Ю. Причини й можливі наслідки засихання дуба в Чорноморському державному біосферному заповіднику АН УРСР // Там же. - 1988. - 45, N 6. - С. 66-68.

23. Гелюта В. П., Закордонець О. А. Морфологічні особливості *Uncinuliella prunastri* (DC.) Gel. // Там же. - 1989. - 46, N 1. - С. 70-73.

24. Симонян С. А., Гелюта В. П. Новый вид мучнисторосяного гриба из рода *Leveillula* Arnaud на клеоме // Биол. журн. Армении. - 1989. - 42, N 5. - С. 480-482.

25. Симонян С. А., Гелюта В. П., Закордонець О. А. Поверхностная структура конидий - один из основных видовых критериев рода *Leveillula* Arnaud (Erysiphaceae) // Проблемы вида и рода у грибов. - Таллинн: АН ЭССР, 1989. - С. 159-164.

26. Гелюта В. П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. - Киев: Наукова думка, 1989. - 256 с.

27. Гелюта В. П. *Erysiphe malvae* sp. nov. - новый вид борошнесто-росяного гриба в Крыму // Укр. ботан. журн. - 1990. - 47, N 4. - С. 75-76.

28. Гелюта В. П. Нові для науки та СРСР таксони борошнесто-росяних грибів із заповідника "Кедрова падь" (Приморський край) // Там же. - 1990. - 47, N 5. - С. 78-83.

29. Бункина И. А., Гелюта В. П. Мучнисторосяные грибы Читинской области // Микол. и фитопатол. - 1990. - 24, вып. 5. - С. 397-399.

30. Гелюта В. П. Мучнисторосяные грибы (порядок Erysiphales) заповедника "Кедровая Падь" // Там же. - 1991. - 25, вып. 5. - С. 381-387.

31. Гелюта В. П. Гіпотеза про походження і поширення борошнесто-росяних грибів // IX з'їзд Українського ботанічного товариства. Тези доповідей. Київ: Наук. думка, 1992. - С. 426-427.

32. Гелюта В. П. Гіпотеза про походження та міграції грибів порядку Erysiphales // Укр. ботан. журн. - 1992. - 26, N 5. - С. 5-14.

Подписано к печати 12.10.1992 г. Формат 60x84/16

Бумага офсетная Усл.-печ. лист 2,0. Уч.-изд. лист 2,0.

Тираж 150. Заказ 1025. Бесплатно

Полиграф. уч-к Института электродинамики АН Украины,  
252057, Киев-57, проспект Победы, 56.

467973

Ab 25.925

**AB 25.925**