

Суккуленты: номинация, классификация и эволюция

Г.М. Левин, к.б.н., университет им. Бен-Гуриона (Израиль)

Общее число видов, населявших Землю с момента возникновения жизни, достигало от одного до нескольких миллиардов, число ныне живущих видов составляет не менее 5 миллионов, в том числе покрытосеменных растений – 286000 видов (Грант, 1980), а суккулентных видов – свыше 15000, или более 5% покрытосеменных (Синев, 1993). В этой статье кратко отражена разрабатываемая автором концепция, основанная на более широком подходе к экологическим группам суккулентов как обитателям различных сред (Левин, 2001а, б, 2002 и др.).

Суккулентность – это наличие у растений сочных, мясистых тканей различного генезиса и топографии. На основе суккулентности различного уровня эволюировали разные группы суккулентов, представленные различными филумами, жизненными формами, в разных средах. Суккуленты – это группа многолетних и однолетних растений, относящихся к габитуально различным жизненным формам, с круглогодичной или сезонной вегетацией, вечнозеленых и листопадных (веткопадных), осуществляющих фотосинтез по различным типам или перешедших на гетеротрофный тип питания, обитающих в различных средах и регионах, расходующих воду в засушливый сезон за счет ее запасов, накопленных в различных органах в дождливый сезон, или син-

тезированную в ходе метаболизма, или за счет ее непрерывного поступления из окружающей среды, и объединяемых наличием в листьях, стеблях и других органах сочных, мясистых (часто фотосинтезирующих) паренхимных тканей, во многих случаях (но не всегда) играющих роль водозапасающих.

В соответствии с разработанной нами классификацией суккулентов выделяются следующие группы:

1. Эусуккуленты – это группа видов с тотальной (общей) суккулентностью, габитуально весьма различных жизненных форм (от терофитов до фанерофитов), в большинстве вечнозеленых многолетних ксерофитов, осуществляющих фотосинтез по САМ-типу, имеющих водозапасающие ткани в фотосинтезирующих органах, использующих также синтезированную метаболитную воду, отличающихся низкими транспирацией и осмотическим давлением клеточного сока, высокими засухоустойчивостью и жаростойкостью, наличием различных защитных приспособлений, поверхностной корневой системой и гликофитностью. К ним также относятся оконные суккуленты (у которых защита от перегрева осуществляется наличием у вертикально ориентированных листьев "окон" в виде прозрачных полосок или точек, имеющих скопления прозрачных клеток, пропускающих ослабленный солнечный свет вглубь листьев к фотосинтезирующим тканям) и суккулентные терофиты (включая эфе-

меров) (представители *Cactaceae*, *Crassulaceae*, *Aizoaceae* и мн. др.).

2. Парциальные суккуленты – это группа многолетних и однолетних видов, отдельные органы которых обладают суккулентностью в той или иной степени. К ним относятся представители многих семейств – эфемерные и эфемероидные суккулентоиды, геммосуккуленты (растения, у которых почки превратились в суккулентный орган), суккулентные геофиты, кауцидиформы (обычно древесные формы с водозапасающими стеблями и сезонными, опадающими листьями), факультативные суккуленты (у которых суккулентные органы являются сезонными, опадающими) и др.

3. Гипогейные суккуленты – это группа видов, у которых суккулентные органы находятся под землей; к ним относятся представители многих семейств – суккулентные и луковичные геофиты, туберосуккуленты (у которых водозапасающими органами являются подземные клубни и аналогичные им органы), оконные суккулентные геофиты и др.

4. Эпифитные суккуленты – это группа суккулентных видов, обитающих в кронах деревьев (большой частью в тропиках) и использующих периодические осадки и конденсационную воду. К ним относятся представители *Bromeliaceae*, *Orchidaceae* и других семейств – суккулентные эпифитные конденсатофиты, эфемероидные эпифитные суккуленты и др.

5. Гумидосуккуленты – это группа ксерофитных видов, распространенных в различных зонах в биотопах с достаточным увлажнением; к ним относятся представители *Cactaceae*, *Orchidaceae*, *Crassulaceae*, *Portulacaceae* и других семейств – мезофильные и гигрофильные суккуленты.

6. Гидросуккуленты – это группа многолетних и однолетних видов, имеющих органы с суккулентными тканями и обитающих в воде; к ним относятся представители *Crassulaceae*, *Lemnaceae*, *Elatinaceae*, *Pontederiaceae*, *Lythraceae*, *Trapaceae* и др.

7. Галосуккуленты – это группа многолетних и однолетних видов, обитающих в засоленных биотопах. К ним относятся представители *Chenopodiaceae*, *Aizoaceae*, *Plumbaginaceae*, *Zygophyllaceae*, *Frankeniaceae* и других семейств – древоподобные галосуккуленты, галосуккуленты-терофиты, галосуккуленты-эфемеры, парциальные галосуккулентоидные фанерофиты (деревья мангров), суккулентные ксеро- и гидрогалофиты и др.

8. Гетеротрофные суккуленты – это группа суккулентных видов, перешедших на гетеротрофный тип питания, включающих паразитосуккуленты – представители *Orobanchaceae*, *Cynomoriaceae*, *Cuscutaceae*, *Rafflesiaceae*, *Balanophoraceae*

и других семейств, и сапросуккуленты – представители *Orchidaceae*, *Polygalaceae*, *Burmanniaceae* и других семейств.

Возможно, в системе биологического мира есть некоторая избыточность, но большая часть видов занимает определенное место в экономике природы. Мелодии эволюции всегда звучали полифонически, ее ведущие направления, управляемые или корректируемые преобладающими факторами среды, реализовались одновременно или в различное время, иногда солировали. Реальная картина осуществления этих процессов, по выражению М.Г. Попова (1958), находится в сумерках, и по-прежнему, по выражению Ч. Дарвина, существует гнусная тайна происхождения цветковых растений.

Покрытосеменные стали завоевателями и основными обитателями суши Земли, имея наиболее широкие пределы пластичности по сравнению с большинством голосеменных и папоротникообразных, и за относительно короткое время достигли необычайного разнообразия форм, занимая по уровню своей организации такое же место в мире растений, какое занимают млекопитающие в мире животных (Тахтаджян, 1961, 1966). Вследствие мощной вспышки адаптивной радиации их основные жизненные формы должны были возникнуть во множестве уже на прародине покрытосеменных (предположительно в Восточной Азии) на самых ранних этапах их экологической эволюции и дифференциации в процессе выработки довольно широкой амплитуды приспособленности к колебаниям атмосферной и почвенной влажности. Некоторые черты ксероморфной организации у первичных покрытосеменных (имевшиеся уже в альбе и сеномане) перед началом их широкой и быстрой экспансии в меле послужили в дальнейшем основой для ксерофильного направления их экологической эволюции, формирования ксерофильных типов растительности, возникновения первичного ядра верхнемеловых разнообразных ксерофильных флор аридных зон Азии, Австралии, Африки и Америки, имевших, вероятно, восточноазиатское происхождение (Тахтаджян, 1961). Видообразование покрытосеменных в течение третичного и четвертичного периодов шло в основном в направлении ксероморфогенеза (Engler, 1882, по: Гроссгейм, 1950).

Суккуленты, возникшие как наиболее продвинутой в эволюционном плане часть мира ксерофитов, являются в то же время вполне легитимным сегментом многообразного мира покрытосеменных, проявляя некий морфофизиологический или, по выражению Н.В. Тимофеева-Ресовского (1927, по: Яблоков, 1980), фенотипический параллелизм. Они сохранили во многом поливариантность и многое из морфофизиологического наследия и большинство признаков, присущих

исходным группам покрытосеменных, и несут на себе отпечаток истории этих победителей в борьбе за существование. Суккулентам как сегменту покрытосеменных присуще многообразие способов и трендов видообразования, типов адаптаций и жизненных форм. Суккуленты – это не кантовская "вещь в себе", не замкнутый универсум, а изменчивая совокупность разнообразных и разнородных таксонов, эволюционировавшая под воздействием различных отдельных или совокупно действующих канализирующих факторов, это эволюционный адаптивный ответ различных филумов покрытосеменных на возникновение экстремальной среды. Суккуленты в обычных, мезофильных условиях чаще всего являются неконкурентоспособными. Занимая экстремные биотопы с дефицитом воды (в отдельные сезоны) или с засоленными почвами (которые покинули неадаптированные виды) на специфических плацдармах аридных территорий на многих материках, суккуленты становятся конкурентоспособными видами, иногда – доминантами в фитоценозах.

Суккулентность тотальная (общая) или парциальная (частичная) возникает вначале фенотипически, а следом генотипически (вследствие эффекта Болдуина), преадаптивно, гетеробатмически и гетерохронно, она присуща во всем ее функциональном многообразии (и даже при отсутствии ее функциональности в ряде групп суккулентов, у которых она, по-видимому, является своего рода рудиментом) многим филогенетическим группам, но отнюдь не всем. Суккулентность не всегда служит признаком ксерофитности, засухоустойчивости и не всегда, по-видимому, является адаптивным признаком. Представление о презумпции суккулентности как одного из символов водозапасающего и непосредственной связи ее напрямую с дефицитом воды в среде нарушается наличием ряда примеров произрастания суккулентов в мезофильных и гигрофильных условиях, в галофильной и водной среде.

Первые эусуккуленты (основная, ведущая группа суккулентов) эволюировали, скорее всего, в тропической зоне, где спектр условий среды был весьма разнообразен, а давление отбора было значительно ослаблено. Это позволило на основе преадаптивно возникшей суккулентности и тератогенеза – одного из типов неоформленного видообразования – реализоваться огромному числу форм, обладающих спектром необычных морфологических признаков – эволюционных новшеств. Суккулентогенез как один из вариантов процесса специализации (телогенеза) приводил к усложнению строения отдельных тканей и усиливал адаптацию к аридным условиям за счет тех или иных форм водозапасающего, водосохранения и экономного использования воды,

что способствовало расширению ареалов новых форм. При фитоспрединге (растекании) из тропиков в регионы с сезонными типами климатов в ходе эволюции главную роль сыграла суккулентность (результат накопления различных скрытых мутаций) как мобилизационный резерв видов, обеспечивавший быструю адаптацию к новым условиям. Разнообразие открытых для колонизации биотопов в различных географических зонах, возможно, обусловило быстрое проникновение большинства типов суккулентов, хотя фитоспрединг, вероятно, происходил различными темпами и в разных масштабах: от широкой экспансии в аридные и галосреды (в ходе мейнстрима – основного направления эволюции суккулентов) до относительно слабого проникновения суккулентных форм по маргинальным, боковым направлениям эволюции (часто тупиковым): в северную аридную (с суровой морозной зимой), в гумидную и водную среды (в разных регионах) и перехода на гетеротрофный тип питания (у сапро- и паразитосуккулентов). В ходе реализации гетеробатмии (разноступенчатости) как результата мозаичной эволюции и возникли боковые, маргинальные продукты эволюции суккулентов, переходящих в новые среды. Переход на маргинальное направление эволюции вызвал специализацию новых форм по какому-либо другому признаку. В результате подобной диверсификации эволюции суккулентов по направлениям ксерофитизации, криофилизации, галофитизации, эпифитизации, мезо-, гигро- и гидрофилизации, диверсификации типов питания и возникло все ныне существующее разнообразие суккулентов. Одним из следствий маргинализации некоторых направлений эволюции суккулентов стало преобразование суккулентности в архаическую адаптацию, ее рудиментация у ряда суккулентных видов, занявших необычные для этой экологической группы растений среды.

Эволюционно закрепленные бифуркации различных категорий суккулентов диверсифицировались под воздействием двух типов комплексов среды – тропического и внетропического. Различные эволюционные тренды суккулентов можно представить в виде нескольких эволюционно-биоморфологических рядов:

1. Ксерофитизация биотопов вызвала появление модификантов, затем преобразовавшихся в ходе отбора (эффект Болдуина – Майр, 1974) в генотипически обусловленных суккулентов – суккулентоидов и эусуккулентов, а в суровой и холодной аридной среде – в факультативных суккулентов.

2. Появление засоленных биотопов вызвало появление вначале суккулентных в той или иной степени модификантов, преобразовавшихся затем в генетически обусловленные облигатные ксеро- и гидрогалофиты и др.

3. Мезофилизация и гигрофилизация сред привела к возникновению мезо-, гигро- и гидрофитов.

Часто представители крупных родов суккулентов оказывались в разных условиях обитания (и относились соответственно к разным группам, по нашей классификации). Процесс этот был одно- или двух-, трехэтапным, параллельным или конвергентным и протекал, вероятно, в разное время и в различных регионах несколькими путями:

1. Тропическим (авто- и аллохтонным), приведшим к появлению эусуккулентов, эпифитных суккулентов и каудиформ.

2. Галофитным (авто- и аллохтонным), протекавшим в основном в двух регионах развития – тропической и умеренной зонах.

3. Внетропическим аридным (аллохтонным, в меньшей мере автохтонным), приведшим, в частности, к появлению факультативных суккулентов.

4. Внетропическим бореально-мезофильным (аллохтонным), в результате которого эволюировала группа нексерофитных бореальных суккулентов, освоивших гумидную зону (например, в северной Евразии).

5. Гидрофильным (космополитным), приведшим к появлению гидросуккулентов.

Литература

1. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980.
2. Гроссгейм А.А. Теория ксероморфогенеза и некоторые вопросы истории флоры // Проблемы ботаники. Вып. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950.
3. Левин Г.М. Что такое суккуленты? // Суккуленты. – 2001а. – №1–2.
4. Левин Г.М. Материалы к классификации жизненных форм суккулентов // Суккуленты. – 2001б. – №1–2.
5. Левин Г.М. Материалы по эволюции суккулентов // Суккуленты. – 2002. – №1–2.
6. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. – М.: Миир, 1974.
7. Попов М.Г. Избр. соч. – Ашхабад: Изд-во АН ТССР, 1958.
8. Синев И.Е. Краткий справочник водозапасающих растений. – Ашгабат, 1993.
9. Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. Изд. 2-е. – М.: Высшая школа, 1961.
10. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. – М.-Л.: Наука, 1966.