**Суккуленты**

А.П. Хохряков, И.Е. Синев

Суккуленты знакомы всем, даже тем, кто об этом не подозревает. Эти причудливой формы растения с сочными (от лат. succus- сок) тканями зеленых стеблей и (или) листьев, растущие в крайне засушливых и жарких странах, главным образом в тропиках, давно (со времени великих географических открытий) привлекают к себе внимание как специалистов-ботаников, так и любителей комнатных растений. Как ни парадоксально, но все известные определения, не приводимые здесь из соображений экономии места, описывают только один критерий суккулентности, признаваемый безоговорочно всеми авторами, - наличие сочных водозапасающих тканей в листьях или стеблях. Недостаточность этого единственного критерия слишком очевидна, так как позволяет необъятно расширить круг суккулентов, включив в него на "законных правах" десятки тысяч видов растений с сочными (но не зеленый!) тканями, таких как луки, тюльпаны, шафраны, заразихи и многие, многие другие. Уже сравнительно давно ботаники обнаружили, что типичные суккуленты (кактусы, толстянки и др.) отличаются от других "несуккулентных" ксерофитов особым типом метаболизма, позволяющим им тратить примерно в 30 раз меньше воды, чем "обычным" растениям. CAM-метаболизм (CAM - Crassulacean Acid Metabolism) заключается в том, что благодаря усложнению внутренней структуры органов ассимиляции процесс фотосинтеза протекает в две стадии. На первой стадии фотосинтезирующие клетки суккулентов фиксируют CO2 в темноте (при обычных типах фотосинтеза поглощается в дневные часы) с помощью фосфоенолпируваткарбоксилазы с образованием органических кислот, которые запасаются в вакуолях тех же клеток. Затем, в течение дня, когда устьица закрыты, CO2 высвобождается и включается в цикл Кальвина - далее фотосинтез протекает по традиционной схеме.Итак, понятие суккулентности, на наш взгляд, включает наличие водозапасающих тканей в зеленых органах ассимиляции (листьях и стеблях) и особого, САМ-типа, метаболизма, позволяющего экономно тратить запасенную влагу. Такое определение наряду с наличием водозапасающих тканей должно отражать особый тип фотосинтеза. Это ограничивает круг суккулентов и отличает их от четырех других групп растений, распространенных в сухих биотопах: эфемеров, эфемероидов, склерофитов и пойкилогидрических (высыхающих) растений. Последние, представленные в основном мхами, лишайниками и водорослями, ведут себя подобно микроорганизмам: в отсутствие влаги высыхают, но не полностью. После смачивания быстро впитывают необходимое количество влаги и начинают вегетировать. Эфемеры развиваются лишь в короткий влажный период (например, весной), а с наступлением засухи полностью отмирают, оставляя для воспроизводства жаростойкие семена. Эти однолетники мало отличаются от "обычных", не испытывающих недостатка влаги, растений (мезофитов).Эфемероиды, в отличие от эфемеров, - многолетние растения. Однако в целом подобны эфемерам - они развиваются только во влажный сезон года, но с наступлением сухого периода, в отличие от эфемеров, отмирают не полностью, сохраняя многолетние части. В пустынях с морозными зимами это, как правило, подземные органы: клубни, луковицы, корневища. В пустынях с теплыми зимами многолетние органы могут быть и надземными, например "деревья-бутылки" (хоризии, баобабы и др.). Но во всех случаях отмирают ассимилирующие органы, т.е. зеленые части растений, листья или заменяющие их молодые зеленые побеги. Эфемероидам CAM-тип фотосинтеза не требуется, поскольку в отсутствие транспирации запасаемая влага надежно сохраняется под землей или под толстой корой наземных хранилищ - "каудициформ". Склерофиты (склерофитные ксерофиты), как и суккуленты, не избегают засухи, но "борются" с ней примитивнее. Прежде всего, у них развита мощная (в десятки раз превышающая массу надземной части растения) корневая система, которая позволяет добывать необходимое количество влаги даже при относительно низком ее содержании в почве (0.5 - 1% от полной влагоемкости). Во-вторых, если у этих растений и есть листья, то они мелкие и жесткие (отсюда и название "склерофит", от греч. склерос - жесткий). И, наконец, эти растения приспосабливаются к периодическому обезвоживанию своих тканей, отчего становятся жесткими и их стебли, но тем не менее не могут существовать на совсем сухой (даже в течение не слишком продолжительного времени) почве.В отличие от склерофитов суккуленты приспособились не просто к возрастающему дефициту влаги, а к ее полному отсутствию в окружающей среде на длительные сроки, запасая воду в тот период, когда она есть. При совместном произрастании со склерофитами (например, злаками) суккуленты не только не конкурируют с ними за почвенную влагу, так как распространяют свои корни в верхнем, рыхлом, менее влагоемком и быстровысыхающем слое почвы, но их соседство часто жизненно необходимо для суккулентов. Так, известный среди коллекционеров кактус Toumeya papyracantha растет только в куртинах злаков Boutloua sp. и Sporobolus airoides. Только в тени склерофитов растут и многие виды из рода Stapelia. Не транспирируя днем, суккуленты приспособлены к сильному перегреву тканей. Не удивительно поэтому, что максимальная для живых растений температура покровных тканей - +65oС - была зафиксирована именно у суккулентов, у одного из видов Opuntia в северной Мексике. Нельзя сказать, чтобы такие температуры были для них благоприятны, поэтому растения стараются как-то защититься от слишком жарких лучей солнца: кактусы из рода Opuntia, например, свои плоские листья и стебли располагают ребром к лучам солнца. Кроме того, у многих кактусов есть на поверхности собственные "зонтики" из пучков колючек и волосков, которые одновременно притеняют, защищают от нападения животных, а в некоторых случаях способствуют поглощению столь дефицитной в пустынях воды, оседающей на них в прохладные ночи. В нашем опыте мексиканский белоопушенный кактус Cephalocereus senilis, который длительное время не поливался, тронулся в рост после того, как кончики его волосков стали регулярно смачивать. У суккулентов без колючек эпидермис часто белого или голубого цвета, что помогает им лучше отражать солнечные лучи от тела.

Необычные суккуленты

Среди суккулентов существуют еще более удивительные жизненные формы. Вот, например, растения с листьями-окнами. Это тоже своего рода защита от обжигающих лучей солнца. Заключается она в следующем: у торчащих вертикально вверх листьев, на верхушках, находятся округлые или угловатые скопления прозрачных, наполненных слизью клеток, образующих так называемое "окно" и пропускающих солнечные лучи в самую глубину листа (не забудем, что лист стоит вертикально). Хлорофиллоносные (фотосинтезирующие) клетки располагаются вдоль боковых стенок внутри листа, и, следовательно, ослабленный при прохождении через слизистые ткани свет к ним доходит не снаружи, а изнутри.Такие оригинальные приспособления есть у листовых суккулентов из разных семейств, но более обычны они для некоторых представителей лилейных (Gasteria, Haworthia) и аизовых (Ophthalmophyllum, Lithops). Интересно, что у некоторых из них листья-окна погружены в почву, например у видов из рода Lithops, - вровень с верхним его обрезом, т.е. с "окном". Недаром эти растения носят такое название (от греч. литос - камень), так как обнаружить их, когда они не цветут, среди окружающих камней крайне трудно. Неверно думать, что дефицит влаги в окружающей среде присущ только пустыням. На тонких маломощных почвах, подстилаемых, например, скальными породами, дефицит влаги может возникнуть уже через неделю после дождя. Еще менее надежно обеспечены влагой растения-эпифиты. Даже в экваториальных постоянно влажных, дождевых лесах перерыв между дождями может достигать двух и даже трех недель. В областях с муссонным климатом сухой сезон может длиться более полугода. Неудивительно, что более подробное изучение эпифитных орхидей приводит к парадоксальному выводу: почти все виды, даже в наиболее влажных экваториальных лесах - суккуленты. Эпифитные орхидеи в течение сухого сезона теряют листья и переживают неблагоприятный период в виде так называемых псевдобульб - утолщенных, водозапасающих частей стебля, сохраняющих способность к фотосинтезу. В отличие от настоящих "бульб" (луковиц или толстых корневищ) они зеленые. Псевдобульбы могут иметь самую разнообразную объемную форму: овальную, яйцевидную, шаровидную, луковицеобразную, приплюснутую, веретеновидную. Их размеры колеблются от нескольких миллиметров до 16 см в диаметре (у Peristeria elata). Внутренняя часть псевдобульб заполнена водозапасающими клетками, способными к типичному для суккулентов САМ-типу фотосинтеза. Газообмен осуществляется не через эпидермис на всей поверхности псевдобульбы, а только устьицами, которые расположены в небольшом углублении на самой верхушке. Это, конечно, существенное отличие орхидей от других суккулентов, например кактусов, устьица которых рассеяны по всему эпидермису равномерно. У моноподиальных орхидей (как, например, у широко известной ванили) вода запасается в стеблях, и они становятся похожими на обычные стеблевые суккуленты. Однако у орхидей могут быть суккулентными и листья. Как известно, орхидеи - растения микоризные, т.е. дающие в своих корнях приют грибам, которые и осуществляют в основном процесс минерального питания, притом там, где минералов может и не быть вовсе, а зато есть мертвые растительные остатки, охотно разлагаемые грибами. Но для успешной работы грибов необходимы не только высокая температура, но и влажность, что может быть лишь в затенении. Хотя наиболее "суккулентные" виды орхидей, например обитающих в дождевых лесах Африки, заселяют периферийную (верхнюю) часть кроны6, но все же 95% видов орхидей дождевого леса - теневыносливы. Но как это может сочетаться с суккулентностью? Иными словами, как можно объяснить становление суккулентности у микоризных и эпифитных орхидей, если они тенелюбивы? Мы полагаем, что суккулентность возникла у наземных предков орхидей, которые хотя и принадлежат к самостоятельному порядку, но входят в надпорядок Liliane - Asphodelaceae - Agavaceae). Это подтверждает то, что большинство примитивных (по строению цветка) орхидей - наземные виды. Значит, и микотрофность, и суккулентность имели все шансы развиться еще у наземных форм, может быть, вначале и порознь. А затем и то, и другое стало прекрасной предпосылкой для развития эпифитизма. Во внетропических пустынях Евразии распространению "обычных" суккулентов препятствуют продолжительные морозные зимы. Поэтому встречающиеся здесь листовые и стеблевые суккуленты сбрасывают свои водозапасающие - ассимилирующие - органы перед наступлением зимы (кроме Crassulaceae). Весной или летом, в зависимости от начала вегетации, они отрастают вновь. Такие суккуленты мы относим к категории "факультативных". Они соединяют в себе черты склерофитов (экстенсивно развитая корневая система, способность поглощать влагу из засоленных глинистых почвогрунтов; высокое осмотическое давление клеточного сока; пониженное содержание воды в древесине) и суккулентов (количество воды в органах ассимиляции 83 - 96%; CAM-тип фотосинтеза; незначительные колебания содержания воды в органах ассимиляции при их усыхании). В Заалтайской Гоби в течение нескольких лет биологию этих растений изучала Совместная советско-монгольская комплексная биологическая экспедиция АН СССР и АН МНР. Установлено, в частности, что на более благоприятных по условиям увлажнения участках Гоби (предгорные степи) суккуленты составляют 3% от видового состава флоры. В то же время в щебнистых и гипсовых крайне аридных пустынях (количество атмосферных осадков менее 50 мм в год) суккуленты составляют 96 - 99% флоры. В полосе крайнеаридных пустынь на водораздельных пространствах встречается лишь один вид - Iljinia reqelii, создающий разреженные поселения. Все остальные виды сосредоточены в руслах сухих водотоков. В менее экстремальных условиях доминируют такие факультативные суккуленты, как Calligonum mongolicum, Haloxylon ammodendron. Богатая флора факультативных суккулентов обнаружена нами также в некоторых районах п-ова Мангышлак

 Очевидно, суккулентность - качественно новый уровень в эволюционном развитии ксероморфизма, открывший новое направление адаптивной изменчивости и позволивший растениям осуществлять жизненные процессы даже в условиях периодически полного отсутствия влаги в окружающей среде. Это стало возможным благодаря усложнению внутренней структуры тканей растений, а именно: разделению основной паренхимы на хлоренхиму и водоносную паренхиму. Вспомним пример еще более сложной дифференциации - "листья-окна" экзотических растений из рода Lithops, у которых внутренний объем сросшихся в шаровидное тело листьев заполнен полупрозрачной водоносной паренхимой, а хлоренхима сосредоточена на внутренней поверхности оболочки листа. Структурные изменения тканей сопровождались перестройкой процессов метаболизма по САМ-типу.

Совокупность этих морфологических и физиологических особенностей суккулентов обеспечивает им независимость от условий внешней среды и определяет само понятие суккулентности. Ограничивать развитие и распространение суккулентов могут лишь низкие температуры, так как ткани водоносной паренхимы неустойчивы к температурам ниже 0oС и САМ-тип фотосинтеза, как правило, эффективен при температурах выше 20oС.

Несмотря на то, что многие суккулентные виды, роды и даже семейства образуют довольно внушительные группы, это никак не решает вопроса об их происхождении, так как среди них сложно выделить примитивные типы, все они занимают достаточно высокое положение в систематике цветковых. Ну а если поискать предков суккулентов среди более примитивных растений?

Среди голосеменных и сосудистых споровых можно встретить отдельные виды с водозапасающими органами. К ним относятся виды рода Nephrolepis - наземного и эпифитного папоротника тропиков, у которого на корнях образуются шаровидные водозапасающие шишки. Также многие представители Polypodiaceae и Davalliaceae, как наземные, так и эпифитные, имеют мясистые корневища. Во время поездки по Юго-Восточной Азии в ноябре - декабре 1979 г. мы увидели на одной из каменных стен в Маниле (на Филиппинах) толстые и сочные корневища Aglaomorpha, лишь едва зеленоватые, густо покрытые сверху мелкими чешуями.

Совсем как суккулент выглядит Davallia canariensis, ваи (тонкорасчлененные листья) которого гораздо мельче, чем у предыдущего вида, и расположены не пучком, а одиночно. Корневища этого вида стелются по поверхности почвы в виде толстых, диаметром 1.5 - 2 см, цилиндров, но также едва зеленоватых и покрытых чешуями. Растет этот папоротник в нижнем, довольно засушливом поясе Канар. Мы обнаружили его там в октябре 1982 г.

В Колхиде в течение ряда лет мы наблюдали за другим папоротником, Polypolium australe.Его небольшие ваи сменяются (старые прошлогодние отмирают, а новые начинают развертываться) в августе, причем в засушливые годы отмирание идет быстрее, а развертывание - позже, так что утолщенное корневище около месяца может существовать без листьев.

Конечно, между упомянутыми папоротниками и цветковыми никакой прямой связи быть не может, тем не менее приведенные примеры показывают, что суккулентность могла возникать "частями", постепенно и не всегда в связи с экстремально-сухими климатическими условиями, а скорее местными, экологическими. В основе ее, однако, всегда лежит одно и то же: способность к водозапасанию.

Что же касается эволюционных процессов среди самих суккулентов, то для их лучшего понимания целесообразно ввести понятие "коэффициент эффективности водозапасения" (КЭВ), который определяется отношением объема водозапасающего органа к площади его транспирирующей поверхности: КЭВ = V/S.

Именно площадь транспирирующей поверхности (при неизменном объеме) определяет продолжительность существования суккулента в отсутствие увлажнения. Известно, что среди тел с равным объемом минимальной площадью поверхности обладает шар. С увеличением линейных размеров шара, равно как и других объемных тел, наблюдается неуклонный рост КЭВ

в пределах шаровидной формы КЭВ возрастает с увеличением диаметра тела суккулента;

для плоских тел рост КЭВ пропорционален утолщению и слабо зависит от увеличения поперечных размеров плоского органа;

для цилиндрических тел рост КЭВ пропорционален диаметру и не зависит от длины цилиндрической части.

Таким образом, в безводных пустынях растениям-суккулентам выгодно наращивать толщину и диаметр тела, и, следовательно, эволюция суккулентов здесь должна быть направлена в сторону увеличения их размеров. Неудивительно поэтому, что П.Нобель в пустыне Сонора установил: диаметр пяти видов высоких (свыше 6 м) колонновидных (т.е. цилиндрических) кактусов возрастает в северном направлении, коррелируя с уменьшением (в этом же направлении) годовой суммы осадков. Поэтому мы никак не можем согласиться с К.Бакебергом в том, что гигантские шаровидные кактусы стоят в начале эволюционной линии развития в трибе Boreocactinae, а не в ее конце.

Напротив, с улучшением условий увлажнения наблюдаются пониженные значения КЭВ. Например, у кактуса Marniera chrysocardium безлистный побег напоминает сильно рассеченный лист. Напоминают листья и уплощенные членики эпифитных филлокактусов, как у общеизвестного "декабриста" (Zygocactus truncatus).

Мы полагаем, что суккуленты - не тупиковая жизненная форма, они продолжают эволюционировать, и тому немало примеров. Многие виды орхидей из постоянно влажных дождевых лесов экваториальной зоны (например, рода Dendrobium) не имеют метаболизма САМ-типа, а водоносная паренхима у них развита слабо.

Эволюционное развитие в сторону эфемероидности можно отметить у геофитных суккулентов: втягивание стебля под землю на сухой период года (у некоторых видов кактусов рода Lophophora) и развитие подземного водозапасающего органа (у видов Peniocereus, Neochilenia). У Euphorbia maleolensis водозапасающие стебли развиваются под поверхностью земли, а несуккулентные листья отрастают только во время влажного сезона и опадают с началом засухи - типичные признаки эфемероидности растения. Пока верхушки побегов этого вида не полностью закрываются грунтом и способны к транспирации, но это, видимо, лишь вопрос времени. Водозапасающие стебли другого представителя этого рода E.balsamiphera уже утратили способность к фотосинтезу.

Геофитизация суккулентов способствует их проникновению в более холодные регионы. Мы убедились в этом более двадцати лет назад при изучении прекрасных декоративных растений Средней Азии - эремурусов, которые, как выяснилось, имеют прямое родство с африканскими суккулентами типа алоэ. Это касается и средиземноморских асфоделий. Суккулентные черты луковичных и клубнелуковичных однодольных мы также объясняем тем, что их предки - лилейные суккуленты.

Также суккулентное происхождение имеют несуккулентные, северные и высокогорные представители толстянковых, что хорошо описано К.Лемсом. В пределах тропиков - это сплошь наземные растения, с проникающими в почву корнями, но на севере они становятся гемикриптофитами и в основном геофитами (для защиты от холода их почки возобновления погружены в почву). Таким образом, способность суккулентов зарываться в почву - одна из важнейших предпосылок их дальнейшей эволюции, которая помогает им осваивать не только засушливые, но и холодные области. Огромное разнообразие красивоцветущих орхидей, кактусов, разного рода толстянок - свидетельство того, что суккуленты, при всей их наружной медлительности и неторопливости, тем не менее не застыли навечно, а способны к дальнейшему развитию и процветанию как в засушливых, так и незасушливых областях, хотя и в несколько видоизмененном виде.