

БОТАНИКА

УДК 582.475

А. В. Жук

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПАРАЗИТИЗМА У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Паразитизм — разновидность симбиотических взаимоотношений особей популяций различных видов и свойствен представителям всех царств органического мира. Из 200 000 видов цветковых растений известно 33 000 (16,5%), особи которых ведут паразитический образ жизни, используя в качестве хозяев высшие растения или грибы [45]. Несмотря на столь широкое распространение симбиозов такого типа среди магнoliофитов, в ботанической литературе, как в отечественной, так и в зарубежной, уделяется крайне мало внимания теоретическим вопросам паразитизма цветковых растений. Очень слабо изучены возможные эволюционные причины возникновения этого явления в мире растений.

Время появления паразитических цветковых растений точно не установлено. Однако совершенно очевидно, что различные виды прошли неодинаковый путь развития. По-видимому, наиболее древние среди них представители семейств раффлезиевых и ремнецветниковых. Достоверные палеоботанические данные свидетельствуют, что эти группы появились в конце мелового периода — начале эоцена [6].

Цветковые растения способны паразитировать только на представителях царства грибов или растений. Основываясь на этом признаке, Э. С. Терехин [46, 47] предлагает разделить все паразитические растения на две большие группы — ксенопаразиты и аллелопаразиты. Первые проходят свой жизненный цикл на растениях, вторые — на представителях царства грибов. Мы полностью согласны с таким подходом, но сами термины кажутся нам не вполне удачными.

Под аллелопаразитизмом традиционно понимают взаимный паразитизм гриба и высшего растения, т. е. взаимоотношения, близкие к микоризе. Поэтому в указанную группу попадают неодинаковые по биологии и экологии организмы. Мы предлагаем [17] называть паразитические растения, односторонне использующие факторы среды своих микосимбионтов, *микопаразитами*, противопоставляя им *фитопаразитов* — растения, паразитирующие на растениях (таблица).

Среди аллелопаразитов (микопаразитов, согласно нашей классификации) Э. С. Терехин [46, 47] предлагает различать по некоторым морфологическим признакам развития зоны контакта с грибами две формы. Форма «*Rufolesaeae*» включает большинство микопаразитов. Эти растения обычно устанавливают связь с грибами в результате проникновения гиф в ткани проростка, развивающиеся из радикулы. Для микопаразитных представителей семейства орхидных, представляющих форму «*Orchidaceae*», свойственно проникновение агрессивных гиф гриба уже в базальную область зародыша.

Фитопаразиты также неоднородны по многим признакам строения и особенностям

**Общая схема классификации цветковых паразитов
по систематическому положению хозяев
и специфике взаимоотношений с ними**

ПРИЗНАК	ГРУППЫ ПАЗАРИТОВ			
	МИКОПАРАЗИТЫ		ФИТОПАРАЗИТЫ	
Систематическое положение хозяев				
Способ развития зоны контакта или формирования гаусторий	Ryolaceae	Orchidaceae	Корневые	
Локализация на теле хозяина			Стеблевые	
			Orobanchaceae	Loranthaceae

взаимодействия с хозяевами. Наиболее четко различия проявляются в способе формирования гаусторий. У всех фитопаразитов, за исключением представителей семейств Cuscutaceae и Lauraceae (род *Cassyta* L.), гаустории формируются тканями — производными апикальной меристемы главного зародышевого корня или радикулы зародыша. Такие растения мы будем называть **корневыми** паразитами, противопоставляя им **стеблевым** паразитов (виды родов *Cuscuta* L. и *Cassyta* L.) (см. таблицу). У последних гаустории развиваются за счет тканей стебля и, как мы полагаем, вообще не имеют корневого происхождения [19].

К сожалению, некоторые исследователи [6, 46] выделяют группы корневых и стеблевых паразитов, используя в качестве критерия не способ формирования гаусторий, а локализацию паразита на теле хозяина. Такое деление едва ли имеет смысл. Следуя этой логике, к одной группе окажутся отнесенными столь не похожие растения, как, например, паразитирующие в кронах деревьев представители Loranthaceae и поражающие стебли главным образом травянистых растений виды семейства Cuscutaceae. Кроме того, Э. С. Терехин [46] совершенно справедливо отметил, что существуют растения, которые паразитируют во взрослом состоянии на стебле, но начинают онтогенез на корнях хозяина. Однако признак локализации паразита на теле хозяина может быть использован в классификации паразитических растений для разделения корневых (согласно нашей классификации) фитопаразитов на две группы. Так, корневые паразиты, начинающие свое развитие и преимущественно паразитирующие во взрослом состоянии на корнях хозяина, мы будем относить к группе Orobanchaceae. В противоположность им корневые фитопаразиты, растущие в кронах деревьев, нами предложено относить к группе Loranthaceae (см. таблицу).

Особый интерес представляет положение этих форм паразитических цветковых растений в системе отдела (см. рис. 1). Свои рассуждения мы будем строить на основе системы магнолиофитов А. Л. Тахтаджяна [42]. Так, фитопаразитов можно встретить среди представителей 24 семейств цветковых растений, которые распределяются по трем подклассам (Magnoliidae — 11, Lamiidae — 4, Rosidae — 9) класса двудольных (Magnoliopsida). Следует обратить внимание на отсутствие фитопаразитов в классах однодольных и в пяти оставшихся подклассах двудольных цветковых растений.

Подавляющее большинство микопаразитов, напротив, — представители однодольных (Liliopsida). Лидирующее положение по числу видов (25 тыс.) занимают орхидные. Несмотря на то что характер взаимоотношений с микосимбионтами большинства видов этого семейства точно не установлен, облигатность таких связей и наличие видов, утративших ассимиляционный аппарат, позволяют рассматривать их как микопаразитов. Паразитический характер взаимоотношений орхидных с грибами особенно проявляется на ранних этапах онтогенеза. Семена большинства видов семейства не содержат

необходимых для развития зародыша питательных веществ и поэтому не прорастают до того момента, пока не будут инфицированы гифами своего микосимбионта [46]. Даже если исключить из рассмотрения эту крупную группу растений, то все равно одностольные будут превосходить двудольных по числу узкоспециализированных форм, относящихся к обсуждаемому типу паразитизма. Так, микопаразиты образуют подкласс Triurididae с единственным порядком Triuridales и семейством Triuridaceae, все 80 видов (из 7 родов) которого являются бесхлорофильными организмами, не способными к самостоятельному существованию [42]. Подобные формы можно встретить и среди представителей еще трех семейств (не считая орхидных) подкласса Liliidae.

У двудольных растений нет столь четкой приуроченности в распределении микопаразитов в системе класса (Dilleniidae — 1, Rosidae — 1, Lamiidae — 1, Asteridae — 1). Поэтому можно предположить, что организмам различных систематических групп требовались своеобразные преадаптивные¹ свойства для перехода к паразитическому существованию и выбору определенной стратегии отношений паразит-хозяин, которые оказались далеко не у всех таксонов. Морфофункциональному базису² таксона всегда принадлежит ведущая роль в определении потенциальной возможности перехода от свободноживущего состояния к симбиотическому и становления конкретного типа и формы симбиотических взаимоотношений.

Паразитизм у цветковых растений, разумеется, не первичное явление [4–7, 25]. Предки всех существующих паразитических растений были свободноживущими автотрофами. Это справедливо для обеих групп цветковых паразитов (фито- и микопаразитов). На ранних этапах становления паразитизма паразиты довольствовались получением от хозяев лишь воды и минеральных веществ (если рассматривать, конечно, взаимоотношения паразитов и хозяев только в трофическом аспекте). Способность усваивать органические вещества возникла в эволюции многим позже, и только у представителей небольшой группы семейств [3, 25 и др.]. Переход столь большого числа исходно автотрофных и способных к самостоятельному существованию растений различных систематических групп к паразитизму не может быть случайным явлением. На сегодняшний день в отечественной и зарубежной литературе высказано не так много общих гипотез происхождения паразитизма у цветковых растений.

Пожалуй, первую предложили С. П. Костычев и Е. С. Цветкова [25]. По их мнению, предки растений-паразитов имели несовершенную корневую систему и поэтому не могли в должной мере самостоятельно обеспечить себя водой и минеральными веществами. При изменении экологической обстановки (снижении количества осадков) положение таких растений могло ухудшиться настолько, что отбор начал действовать в направлении паразитизма. Наиболее слабой стороной этой гипотезы, по-видимому, является сам термин «несовершенство» корневой системы. Трудно понять, что именно авторы подразумевали под ним и, главное, почему такое строение корневой системы наблюдалось изначально? Может быть, правильнее предположить, что это вторичная редукция, связанная со специфической трофикой паразита? Кроме того, И. Г. Бейлин [4] справедливо заметил, что большинство современных паразитических представителей цветковых растений либо обитатели, либо выходцы из влажных тропиков, т. е. проблема дефицита воды перед ними не стояла.

¹ Под преадаптацией здесь мы понимаем ту или иную структуру, возникшую у организмов в результате положительного отбора в некой среде и для некой функции, которая достигла такого состояния, что стала способна выполнять новую функцию [40].

² Под морфофункциональным базисом мы будем понимать генетически детерминированную совокупность признаков таксона ранга выше вида, позволяющую его представителям реализовывать в филогенезе определенные функциональные и морфологические характеристики.

Несколько позже И. Г. Бейлин [4, 6] предложил свою физиологическую модель возникновения паразитизма у покрытосемянных. Он считал, что «в условиях тропического леса с его исключительно густым сплетением корневых систем в почве корневые водоски будущего паразита, с высоким осмотическим давлением в них, могли случайно присосаться к корням соседа — будущего хозяина с низким осмотическим давлением — и начать отсасывать воду и растворенные в ней соли. Если этот будущий паразит был многолетним растением, подобное отсасывание, конечно, влияло на его свободную корневую систему, вело к ее ослаблению. Способность отсасывать воду из чужого корня давала известные преимущества. Признак этот в процессе естественного отбора закрепился. В результате растения утратили свой автотрофный способ питания и перешли к паразитическому существованию. Стабилизации такого образа жизни в тропическом лесу способствовало соседство с огромным количеством растений-хозяев» [6. С. 29]. Практически теми же причинами И. Г. Бейлин [6] объясняет и происхождение паразитизма в весьма интересной и своеобразной группе растений-паразитов из семейства Loganiaceae, поселяющихся в кроне растения-хозяина. Однако авторы двух рассмотренных гипотез в основном пытаются объяснить лишь происхождение корневых фитопаразитов, наподобие хорошо известных заразиховых (Orobanchaceae).

Стеблевых фитопаразитов (*Cuscuta*, *Cassyta*) обычно выводят от лиан корнелазов [46, 47, 58]. По мнению этих авторов,³ их адвентивные корни могли со временем трансформироваться в гаустории паразитов.

Группу растений-микопаразитов, таких, например, как представители семейств *Rufolesaceae*, *Orchidaceae*, вообще редко рассматривают вместе с фитопаразитами в плане обсуждения у них единых механизмов становления паразитизма. Однако в 1973 г. была опубликована работа П. Р. Этсета [53], автор которой экспериментально установил, что у *Orthocarpus purpurascens* Benth (*Scrophulariaceae*) образование гаусторий подавляется введением антибиотиков. Этот результат позволяет предположить, что развитие гаусторий у всех паразитических растений обеспечивается внутриклеточными симбионтами. Кроме того, по механизму установления автор отождествляет контакт фитопаразита и хозяина с поведением гиф гриба в случае микоризных и микопаразитических взаимодействий цветковых растений. На наш взгляд, опубликованные в этой работе результаты весьма неоднозначны и требуют дальнейшей проверки и уточнения. Позднее, Х. Г. Вебер [60] обнаружил ряд сходных черт в формировании зоны контакта с грибами у *Corollorhiza trifida* Chat. (*Orchidaceae*) с развитием гаусторий фитопаразитов.

В заключение анализа имеющихся в литературе гипотез происхождения паразитизма необходимо остановиться на всякого рода «тератологических» моделях. Так, иногда предполагают, что «неудовлетворительное состояние водного режима вследствие дисгармонии между листовой и корневой системой...» [24] или «потребность будущего паразита в минеральных элементах» [6] возможно возникла в результате каких-либо мутаций, делающих организм не способным к самостоятельному существованию. Подобный механизм становления паразитизма кажется нам абсолютно невероятным, ибо эволюция — процесс длительный и в пределах одного поколения не могли появиться специализированные контакты паразита с хозяином, а если даже такое и случилось бы, то никак не могло бы унаследоваться потомками. К тому же индивидуумы с нарушениями столь важных для поддержания нормальной жизнедеятельности систем вряд ли способны к существованию и, по-видимому, гибнут на ранних этапах онтогенеза.

Несмотря на то, что мнения разных исследователей о возможных путях происхожде-

³ Э. С. Терехин особую роль в этом процессе отводит изменению «поведения» растений [44, 46, 47].

ния паразитизма расходятся, практически во всех предложенных к настоящему времени гипотезах есть общая черта. Это, как нам кажется, подмена поиска эволюционной необходимости становления данного явления попыткой объяснения его механизма. На наш взгляд, такой подход совершенно неверный.

При выяснении эволюционного становления паразитизма необходимо в большей степени ставить вопрос «почему», а не «как» [38]. Прежде всего требуется найти тот фактор, действующий на природную популяцию будущих паразитов, который в определенных условиях и толкнул организмы на путь паразитизма. При выяснении этого станет более понятным и то, «как» мог протекать данный процесс, включая рассмотрение конкретных механизмов и признаков, оказавшихся преадаптивными в определенный момент и обусловивших выбор конкретной тактики паразитизма.

Кроме того, совершенно очевидно, что решить вопрос эволюционного происхождения паразитизма на уровне взаимодействия индивидуумов принципиально невозможно. Любые изменения отдельных особей ни к каким эволюционным процессам сами по себе привести не могут. Индивидуально и дискретно возникающие, они должны стать групповыми и подвергнуться воздействию тех или иных эволюционных факторов [52]. Это возможно только в рамках популяции, являющейся элементарной структурной единицей эволюционного процесса [1, 2, 53]. Поэтому в нашем случае следует рассматривать не отдельно взятые особи, а фитоценозы в целом со всеми слагающими их ценопопуляциями отдельных видов.

Проанализируем те «преимущества», которые могли получить растения, встав на путь паразитизма. При обсуждении различных вопросов паразитизма вообще и этого в частности многие авторы, к сожалению, нередко подменяют реально существующие принципы взаимоотношений паразита и хозяина сугубо антропоморфными представлениями. Почему-то большинство людей полагает, что паразиту жить легче, чем его хозяину, а взять чужое значительно проще, чем получить самому из окружающей среды. На самом деле все обстоит совершенно по-другому. Чтобы перейти от свободноживущего состояния к любому типу симбиоза, а особенно к паразитизму, необходим набор сложнейших адаптаций к среде партнера или хозяина. Их приобретение — длительный эволюционный процесс, протекающий под жесточайшим давлением отбора, обусловленного конкуренцией с другими видами.

В зоологической литературе, во многом благодаря работам В. А. Догеля [15] и Е. А. Павловского [31, 32], взгляд на паразитизм как на удачно реализованную попытку прожить беззаботно за чужой счет давно практически оставлен. К выводу о невозможности такой трактовки отношений паразит-хозяин пришел и А. П. Хохряков (1981) при обсуждении эволюции биоморф паразитических растений. Однако многие ботаники и по сей день пишут о преимуществах паразитизма на организменном уровне. Так, например, Э. С. Терехин полагает, что автотрофное растение, переходя к чужеядности, «более надежно обеспечивается в течение онтогенетического развития водой и минеральными веществами» [4. С. 23]. Интересно, в чем может выражаться эта стабильность, если водно-солевой обмен хозяина всецело зависит от содержания воды в почве. Вряд ли можно рассматривать организм хозяина и как своеобразный буфер при перенесении временного снижения доступности ресурсов, например в результате засухи или других неблагоприятных изменений среды. Известно, что у пораженного растения зона толерантности становится уже и снижается резистентность к действию неблагоприятных факторов. Но самым главным представляется даже не это, а принципиальная неэкономичность получения воды и минеральных веществ из другого растительного организма по сравнению с окружающей средой.

Для доказательства этого чрезвычайно важного для нас тезиса сначала остановимся на термодинамических основах водного обмена растения. Транспорт воды в системе почва-растение-атмосфера лучше всего рассматривать с использованием такого параметра, как водный потенциал. Этот термин был введен в 1960 г. [59]. Он приложим при любых описаниях водного режима в изучаемой системе [16], крайне удобен для экологических построений и даже делает возможным корректную формализацию для изучения системы при помощи аналогов электрических цепей [57].

Водный потенциал — это работа, необходимая для того, чтобы поднять потенциал связанной воды до уровня чистой воды [59]. Водный потенциал (Ψ) является алгебраической суммой следующих четырех составляющих:

Ψ_s — осмотического потенциала, отражающего влияние на активность воды частиц растворенных веществ;

Ψ_p — потенциала давления, отражающего влияние на активность воды механического (гидростатического или тургорного) давления;

Ψ_m — матричного потенциала, отражающего влияние на активность воды молекул полимеров;

Ψ_g — гравитационного потенциала, отражающего влияние на активность воды силы тяжести.

Таким образом, $\Psi = \Psi_s + \Psi_p + \Psi_m + \Psi_g$. Величины Ψ_s, Ψ_m, Ψ_g всегда отрицательны, Ψ_p , напротив, всегда положительна. Потенциал чистой воды всегда принимается равным 0 [16]. В живых системах, в почве и атмосфере значение Ψ почти всегда отрицательно. Диапазон Ψ доступной растениям почвенной влаги весьма узок и составляет,



Рис. 2. Схема движения воды в системе: почва-растение-хозяин-растение-паразит-атмосфера (объяснение в тексте).

по одним данным [0; -15] бар [13], по другим — [0; -30] бар [26]. В представленной схеме движения воды в системе почва-растение-хозяин-растение-паразит-атмосфера (рис. 2) конкретные значения параметров произвольны, но лежат в пределах естественного диапазона (по: [13]) и подобраны таким образом, что обеспечивают выполнение неравенства $\Psi_1 > \Psi_2 > \Psi_3 > \Psi_4 > \Psi_5 > \Psi_6$, — необходимого и достаточного условия транспорта воды в системе. Эта модель не упрощает реальной природной ситуации, так как восходящий ток воды в растении в основном зависит именно от внешних факторов; [16, 33 и др.]. Это было доказано результатами многих экспериментов, в ходе которых растения помещали в условия, когда у корня Ψ оказывался меньше, чем у других вегетативных частей растения, и при этом удавалось наблюдать обратный ток воды по ксилеме [23].

Как видно из схемы (рис. 2), термодинамически более оправданно передвижение воды в организм паразита прямо из почвы, а не из другого растения, у которого $\Psi_{\text{корня}}$ будет заведомо меньше $\Psi_{\text{почвы}}$. Кроме того, вода перемещается в сторону меньшего Ψ с интенсивностью, зависящей от $\Delta\Psi$, а $\Delta\Psi_{1-3}(2,5) > \Delta\Psi_{2-3}(1,0)$. На наш взгляд, это доказывает некорректность утверждений о якобы имеющихся «выгодах» получения воды из чужого организма.

Действительно, чтобы растения имели возможность получать воду из почвы, их корневые волоски должны иметь более низкий, по сравнению с почвой, водный потенциал. Так, и растения-паразиты должны иметь и имеют [27, 35 и др.] меньший водный потенциал (большую осмотическую силу и осмотическое давление), чем их хозяева. Очень часто это явление истолковывают как причину возникновения паразитизма [6], хотя это — необходимое, но недостаточное условие, которое делает в принципе возможным существование паразитических цветковых растений. Кроме того, можно обратить внимание еще и на то, что корневой паразитизм более энергетически выгоден, чем стеблевой, так как значения $\Psi_{\text{стебля}}$ хозяина всегда меньше его $\Psi_{\text{корня}}$ (иначе вода с минеральными веществами не будет поступать в надземные органы). Этим косвенно можно объяснить значительно меньшее число паразитов, развивающихся на стебле хозяина, по сравнению с числом видов, паразитирующих на корнях.

Микоризные взаимоотношения растений-хозяев, по всей видимости, могут оказывать влияние на доступность для них воды, но не в состоянии принципиально изменить значения и градиент водных потенциалов в системе. Поэтому наличием микоризы у большинства потенциальных растений-хозяев мы здесь сознательно пренебрегаем.

Процессы водоснабжения и минерального питания растений взаимосвязаны, и успех в снабжении организма-паразита водой должен был бы приводить и к успешному снабжению его растворенными в ней минеральными веществами. А поскольку такого не происходит, то и говорить о «преимуществах» в сфере минерального питания не приходится. Правда, нельзя обойти вниманием то, что процесс амминирования, т. е. перевод азота из формы NO_3^- в NH_4^+ , идет прямо во всасывающей зоне корня [11, 20, 37]. Поэтому паразиты могут получать из организма хозяина уже готовые аммонийные соединения, не расходуя при этом собственной энергии на биохимические реакции. Однако почти все растения способны усваивать азот в той или иной форме, в зависимости от доступности их в среде обитания [33]. Это наводит на мысль о том, что использование более желательной для растений аммонийной формы азота — не столь существенный фактор.

Таким образом, если наши рассуждения справедливы, то ответ на вопрос, «почему?» столь многочисленная группа цветковых растений переходит к паразитическому существованию, не может быть найден в области физиологии питания. Поэтому

нам представляется более предпочтительной другая — экологическая модель происхождения паразитизма у растений [18]. Одним из решающих факторов формирования растительных сообществ является конкуренция [29, 30, 34]. Под этим термином понимают любые тормозящие воздействия (прямые или косвенные), которые оказывают друг на друга находящиеся на небольшом пространстве растения, исключая проявления паразитизма [9]. Они оспаривают друг у друга свет, воду, питательные вещества и другие факторы среды. Межвидовая конкуренция проявляется тем острее, чем более лимитированы обуславливающие ее факторы и, как отмечает Г. Вальтер [8], чем больше число экземпляров, встречающихся на ограниченной территории, и чем крупнее сами экземпляры. Межвидовая конкуренция является одной из составляющих дарвиновской метафоры «борьба за существование» [12]. Ее роль в эволюции живых организмов чрезвычайно высока, потому что по мере развития жизни на Земле постоянно увеличивается разнообразие организмов, а следовательно, нарастает и конкуренция.

Дж. Харпер в статье «Дарвиновский подход к экологии растений» (1967) в качестве одной из главных задач эволюционной экологии растений назвал всестороннее изучение конкурентных отношений, адаптивных механизмов, обеспечивающих сосуществование или вытеснение экологически близких видов. Причем он специально обращал внимание на то, что «процветающими видами в этом смысле (естественного отбора. — А. Жук) можно назвать те виды, которые постоянно избегают интерференции со своими соседями, а не те, которые выдерживают их присутствие или даже преуспевают за их счет» [48]. Тех же взглядов придерживается и Р. Дажо [14], считая, что в ходе эволюции «победителями выходили группы, которым удалось избежать конкуренции» [14].

Требования, которые свободноживущие цветковые растения предъявляют к среде обитания, отличаются известным однообразием в силу сходства в пищевой стратегии и соответственно в используемых ресурсах. Распределение последних в пространстве также достаточно равномерно и четко локализовано в ограниченном объеме среды. Так, воду, все необходимые минеральные вещества и кислород, обеспечивающий дыхание в клетках их корней, растения вынуждены получать из весьма узкого и относительно однородного поверхностного слоя почвы. Отсюда совершенно очевидна жесткая конкурентная борьба особей различных видов, исходом которой может быть или конкурентное исключение, или расхождение требований к среде обитания (дифференциация экологических ниш).

В отличие от животных растения являются модульными организмами, ведущими прикрепленный, неподвижный образ жизни, поэтому они могут выбирать только пассивные стратегии адаптации. К их числу можно отнести два основных пути. *Первый* — это путь свободноживущих организмов, повышающих свою конкурентоспособность за счет приспособлений, обеспечивающих более интенсивное использование ресурсов в местообитаниях определенных типов. *Второй* — путь организмов, ведущих симбиотическое существование. Виды, реализующие эту стратегию, находят необходимую им для дифференциации экологических ниш «гетерогенность» среды посредством контактов с особями других видов, используя факторы среды их организмов. При этом получилось так, что характер предъявляемых к партнеру требований обусловил становление именно паразитизма как одной из форм симбиоза. Реализация указанных взаимоотношений является для паразитов такой же вынужденной мерой, как и существование в пустыне или тундре для особей свободноживущих видов. Можно предположить, что такая стратегия требовала от организмов даже более сложных адаптаций по сравнению с приспособлением к самым экстремальным условиям наземно-воздушной среды. По всей видимости, естественный отбор приводил их к симбиозу вообще и паразитизму

в частности только тогда, когда все ниши в наземно-воздушной и почвенной средах были заняты.

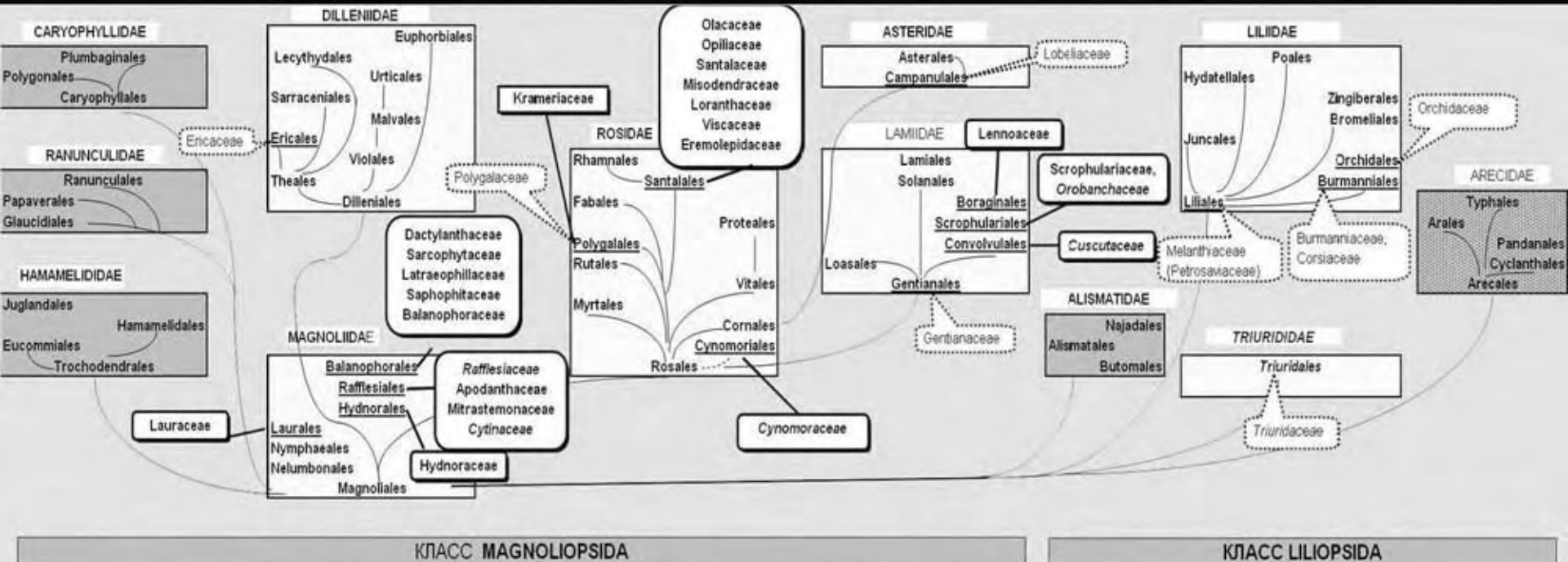
Высшие растения представляют собой четко выраженные биполярные организмы. Они структурно приспособлены к взаимодействиям с двумя областями окружающей среды (по сути дела, существуют в двух средах жизни), отличающимися друг от друга многими параметрами и предъявляемыми к ним растениями требованиями. Наземные органы растений контактируют с наземно-воздушной средой, где основной необходимый для них ресурс — солнечный свет. Несмотря на то что исходно интенсивность освещенности на поверхности Земли была практически одинаковой для растений в пределах определенной широтной зоны, по мере нарастания их разнообразия и численности свет в некоторых местообитаниях мог стать лимитирующим фактором и причиной конкуренции. Однако потенциальные возможности морфофункционального базиса высших растений и особенности среды обитания позволили им выработать широкий спектр морфолого-анатомических, физиологических и биохимических адаптаций к тем или иным условиям, различающимся по освещенности, что привело к расхождению растений в требованиях к среде по этому фактору. Результатами эволюции в этом направлении в настоящее время можно считать ярусность растительных сообществ, различный план строения ассимиляционных органов и ряд биохимических и физиологических различий в протекании фотосинтеза.

Подземные органы растений располагаются в почвенной среде. Они исходно специализированы на получение воды, минеральных веществ и захвата свободного пространства. Они образованы в основном живыми клетками, и поэтому для собственной жизнедеятельности им необходим кислород. Почва, в отличие от наземной среды, не предоставляет растениям такой возможности для дифференциации экологических ниш по водоснабжению и минеральному питанию, как только что рассмотренные расхождения в требованиях к освещенности. Дело в том, что слой почвы, развиваясь в котором растения могут удовлетворить свои запросы, довольно узок и относительно однороден. Активность корневых систем локализована главным образом в верхних горизонтах [34], где в результате деструкции образуется много минеральных веществ, лучшие условия водоснабжения и аэрации. Даже у деревьев и кустарников, у которых толстые опорные корни распространяются на большей глубине, чем у травянистых растений и кустарничков, сосущие физиологически активные корни все равно сосредоточены в верхних слоях почвы [21]. Такая ситуация неминуемо приводит к конкуренции. Эту форму конкурентных взаимодействий растений, обусловленную недостатком многих жизненно необходимых ресурсов (минерального питания, воды, кислорода, свободного пространства и др.), мы для удобства будем называть *синфактором корневой конкуренции*. Именно корневая конкуренция оказала, на наш взгляд, решающее влияние на эволюцию высших растений в направлении паразитизма (рис. 3).

Предложив такой вариант ответа на вопрос «почему?», становятся более понятными отдельные направления действия отбора, которые в каждой конкретной ситуации зависели от биологических особенностей и преадаптаций определенной предковой группы паразитов. Этим определяется и ответ на вопрос, *как* осуществлялся переход к паразитизму. Далее мы постараемся кратко рассмотреть возможные механизмы этого процесса для основных групп цветковых паразитов.

Микопаразиты. Это самый древний и распространенный тип симбиозов растений. Грибы стали играть заметную роль в жизни растений, начиная с ранних этапов завоевания суши последними. Мицелий грибов был обнаружен в ископаемых остатках спорофитов и предполагаемых гаметофитов Rhyniophyta [28, 41, 55]. Грибы облигат-

Положение паразитических растений в системе отдела Magnoliophyta



внутри подклассов указаны только главные порядки;
 предположительные эволюционные связи показаны пунктирными кривыми;
 подчеркнутые порядки включают семейства, содержащие паразитические виды;
 курсивом на выносках выделены семейства, целиком состоящие из видов-паразитов;
 фоном отмечены подклассы, не содержащие паразитов;
 пунктирной рамкой выделены таксоны, содержащие микопаразитов, сплошной --- фитопаразитов.

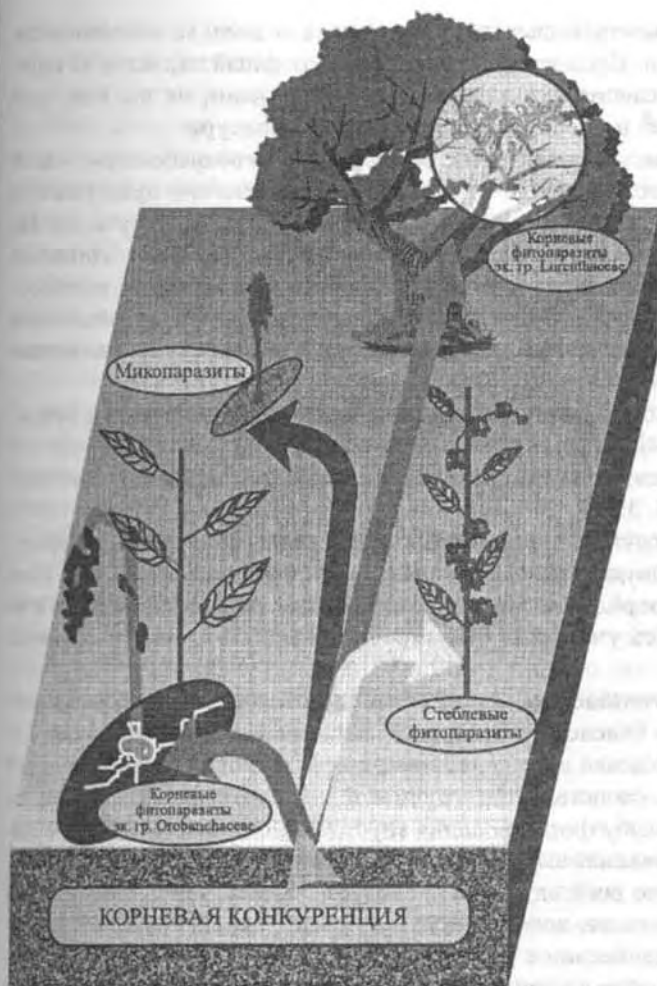


Рис. 3. Действия симфактора корневой конкуренции на происхождение и эволюцию различных форм паразитических цветковых растений (объяснение в тексте).

но взаимодействуют с гаметофитами большинства отделов высших растений. Особенно следует отметить, что около 80% всех изученных сосудистых растений являются микообразователями [22, 36, 39].

По всей видимости, у цветковых растений уже изначально существовали все необходимые преадаптации к развитию самых разных типов контактов с этими организмами. Взаимодействия с различными грибами позволяют им расширить диапазон экологических ниш и тем самым избежать корневой конкуренции. Подавляющее большинство видов растений в настоящий момент находится с ними в мутуалистических взаимоотношениях с неустойчивым динамическим равновесием. Смещение равновесия в сторону одностороннего паразитизма растения на своем микосимбионте и привело к появлению микопаразитов. Такие виды, как *Neottia nidus-avis* (L.) Rich., *Corallorhiza trifida* Chatel. (Orchidaceae),⁴ *Hypopitys monotropa* Crantz. (Monotropaceae), все представители семейства Triuridaceae (7 родов и 80 видов) и многие другие (см. рис. 1), полностью

⁴ Здесь и далее все названия видов цветковых растений приведены по системе А. Л. Тахтаджяна [42] в соответствии со сводкой С. К. Черепанова [51].

или частично утратили способность к синтезу хлорофилла и всецело метаболически зависят от своих хозяев — грибов. Несмотря на то что микотрофный характер их существования сейчас ни у кого из специалистов сомнений не вызывает, их все еще часто неверно называют сапрофитами⁵ в учебной и популярной литературе.

Корневые фитопаразиты. К экологической группе «*Orobanchaceae*» — самой большой группе цветковых фитопаразитов, относятся паразитические представители многих семейств цветковых двудольных растений (*Rafflesiaceae*, *Sarcophytaceae*, *Lathrasophyllaceae* и многие другие). Они демонстрируют все переходы от факультативных паразитов к облигатным фотосинтезирующим и, наконец, к облигатным с редуцированным ассимиляционным аппаратом. Это заметно облегчает понимание механизмов их эволюции. Основными преадаптациями, которые сделали возможным становление этой формы паразитизма, можно считать:

— способность многих цветковых растений образовывать внутривидовые и межвидовые корневые сростания [6, 34];

— более высокие, по сравнению с потенциальными хозяевами, значения осмотического давления клеток корня [6, 35].

Еще раз отметим, что эта группа паразитических цветковых растений содержит только представителей класса двудольных. Возможно, это объясняется тем, что в онтогенезе однодольных главный зародышевый корень очень быстро перестает расти и не может, следовательно, принимать участия в формировании зоны контакта с хозяином и развитии гаусторий.

К экологической группе «*Loranthaceae*» мы относим паразитические цветковые растения (представители семейств *Oleaceae*, *Opiliaceae*, *Santalaceae*, *Misidendraceae*, *Loranthaceae*, *Viscaceae*, *Eremolepidaceae* и др.), развивающиеся в кронах их хозяев — древесных растений. Несмотря на сходство этой группы и корневых фитопаразитов из группы «*Orobanchaceae*» по способу формирования гаусторий, они существенно различаются по своей биологии и механизмам становления паразитических взаимоотношений. Предками этих растений, по всей видимости, следует считать эпифитные формы [6]. Эпифиты и лианы — комменсалы, всегда в той или иной форме специализированы к существованию во взаимодействии с другими организмами, служащими им опорой. Об этом свидетельствует особое анатомо-морфологическое строение вегетативного тела, отличающееся от такового у свободноживущих форм, а нередко и наличие метаморфизированных структур (усиков, «присосок», веламена и т. п.), обеспечивающих им реализацию выбранной экологической стратегии.

Поэтому сначала корневая конкуренция в совокупности с конкуренцией за свет привела к комменсальным взаимоотношениям с партнерами. Паразитизм возник позднее, на основе в достаточной степени сформированного адаптивного комплекса признаков (размеров организма, способов поиска партнера и т. п.), позволяющего использовать определенные факторы организменной среды их партнеров по симбиозу — деревьев. Характер симбиотической системы изменился в тот момент, когда предки таких паразитов стали выдвигать дополнительные требования к партнерам, прежде всего обеспечение минерального питания и водоснабжения. Практически все эпифиты, теряя связь с субстратом, оказываются в неудовлетворительном положении по отношению к действию этих факторов и вынуждены приобретать соответствующие адаптации. Паразитизм оказался всего лишь одной из тактик решения этого вопроса, наравне с появлением ве-

⁵ Прекрасную, на наш взгляд, аргументацию против использования для описания различных групп паразитических цветковых растений ряда неудачных терминов: «полупаразит», «полусапрофит» и «сапрофит» приводит Э. С. Терехин [65].

ламена на корнях эпифитных орхидных или развитием насекомоядности у некоторых эпифитных непентесов.

Процесс установления облигатных метаболических взаимоотношений с хозяевами протекал довольно долго через ряд промежуточных стадий. Многие из них оказались весьма стабильными и в форме конкретных видов растений дошли до наших дней. Так, многие виды семейства Loranthaceae обладают еще нормальными корнями, которые располагаются экстракортикально на довольно большой площади поверхности ветвей хозяина [6].

Стеблевые фитопаразиты. К этой группе относятся только виды двух родов цветковых растений — *Cuscuta* (Cuscutaceae) и *Cassyta* (Lauraceae). По всей видимости, переход к паразитизму здесь также осуществлялся через комменсализм — в данном случае через жизненную форму травянистых (*Cuscuta*) или многолетних древесных (*Cassyta*) лиан. Только таким образом можно объяснить тот факт, что все без исключения паразиты этой группы являются лианами, а для проникновения гаустории в ткани хозяина необходимо плотное закручивание стебля паразита вокруг пораженного органа хозяина.

Вопрос о предках повиликовых решен еще недостаточно. Большинство исследователей считает гаустории повилики видоизмененными придаточными корнями. Отсюда предками повилик чаще всего называют растения наподобие *Hedera helix* L. [58], которые посредством адвентивной корневой системы стебля внедряются в трещины покровной ткани растения-опоры. Мы полагаем, что гаустории повилики на самом деле вряд ли имеют корневое происхождение [19], и поэтому мы не можем согласиться с предположением Д. К. Макледа [58] о происхождении повиликовых от лиан корнелазов. Нам представляется более правдоподобным считать предками повилик растения, которые по каким-то причинам не могли устанавливать контакт с хозяином с помощью структур корневой системы. Этим как раз и отличаются травянистые лианы из семейства вьюнковых, которые традиционно систематики сближают с повиликовыми. А. Л. Тахтаджян [42] относит оба семейства к одному порядку Convolvales.

Мы не исследовали специально процесс формирования гаусторий у *Cassyta* (Lauraceae), а имеющиеся литературные данные не позволяют однозначно вынести суждение об их гомологии. Таким образом, выделяя группу стеблевых фитопаразитов, мы основываемся только на том, что контакт с хозяином осуществляется структурами, развивающимися на стебле паразита. О том, тождественны ли они у представителей обоих семейств, пока сказать трудно.

Таким образом, цветковые растения-паразиты не приобретают физиологических преимуществ в процессе получения воды и минеральных веществ из организма своих хозяев по сравнению со свободноживущими видами. Главенствующая роль в эволюционном процессе перехода цветковых растений от свободноживущего к паразитическому образу жизни принадлежит корневой конкуренции. Вследствие своей неподвижности растения вынуждены искать необходимую им для дифференциации экологических ниш «гетерогенность» среды посредством симбиотических взаимодействий с особями других видов.

Статья рекомендована проф. Н. П. Черепановой.

Summary

Zhuk A. V. The origin of parasitism in flowering plants.

Of 200 000 species of flowering plants 33 000 (16,5%) are parasites of fungi or higher plants. However despite the widespread occurrence of this kind of symbiosis in Magnoliophyta, theoretical aspects of parasitism in flowering plants are given little consideration in literature both in Russia and abroad. This communication presents a review of the main existing hypotheses. An original hypothesis is proposed, based on the concept of competition as the principal factor of plant evolution from free-living to parasitic mode of life.

Литература

1. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику / Пер. с англ. М., 1984.
2. Айала Ф., Кайгер Дж. Современная генетика: В 3 т. Т.3 / Пер. с англ. М., 1988.
3. Антонова Т.С. Развитие гаусторий заразики подсолнечной (*Orobanchе ситана* Wallg.) и защитная реакция иммунных форм подсолнечника: Автореф. канд. дис. Л., 1978. 20 с.
4. Бейлин И. Г. Эволюция паразитизма у цветковых растений // Бюл. Моск. об-ва испыт. природы. 1948. С. 65-67.
5. Бейлин И. Г. Цветковые полупаразиты и паразиты. М., 1968.
6. Бейлин И. Г. Паразитизм и эпифитология (на примере паразитов из высших растений). М., 1986.
7. Березнеговская Л. Н. К вопросу об эволюции паразитизма у цветковых растений // Журн. общ. биол. 1963. Т. 24. № 3. С. 194-201.
8. Вальтер Г. Растительность Земного шара / Пер. с нем. М., 1968.
9. Вальтер Г. Общая геоботаника / Пер. с нем. М., 1982.
10. Вазмистров Д. В. Питание растений. М., 1979.
11. Вазмистров Д. В. Пространственная организация ионного транспорта в корне. М., 1991.
12. Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976.
13. Гэлстон А., Девис П., Сеттер Р. Жизнь зеленого растения / Пер. с англ. М., 1983.
14. Дажо Р. Основы экологии / Пер. с франц. М., 1975.
15. Догель В. А. Общая паразитология. Л., 1962.
16. Жолкевич В. Н., Гусев Н. А., Капля А. В. и др. Водный обмен растений. М., 1986.
17. Жук А. В. Паразитизм цветковых как одна из форм симбиотических взаимодействий с другими организмами // Вестн. С.-Петерб. ун-та. 1992а. Сер. 3 (№ 10). С. 48-55.
18. Жук А. В. Паразитизм цветковых: его формы и эволюционное происхождение // Межвузовская конференция молодых ученых. Тез. докл. СПб., 1992б. С. 57.
19. Жук А. В. Морфогенез и происхождение гаусторий у видов рода *Cuscuta* (Cuscutaceae) // Бот. журн. 1997. Т. 86. № 5. С. 1-15.
20. Измайлов С. Ф. Азотный обмен в растениях. М., 1986.
21. Игатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб., 1997.
22. Каратыгин И. В. Ковволюция грибов и растений. СПб., 1993.
23. Козловский Т. Т. Водный обмен растений. М., 1969.
24. Костычев С. П. Физиология растений: В 2 ч. Ч. 1. М.; Л., 1937.
25. Костычев С. П. Цветкова Е. С. О питании зеленых паразитов (*Rhinanthaceae*) // Журн. русск. бот. об-ва. 1921. Т. 5. № 21. С. 21-44.
26. Лархер В. Экология растений / Пер. с англ. М., 1978.
27. Лиленцитерн М. Ф. К значению соотношения осмотического давления у растения хозяина и паразита // Эксп. бот. 1934. Вып. 1. С. 40-47.
28. Мейен С. В. Предки высших растений // Природа. 1979. № 11. С. 40-47.
29. Миркин Б. М. Основы фитоценологии. Уфа, 1986.
30. Одум Ю. Экология: В 2 т. Т. 2 / Пер. с англ. М., 1986.
31. Павловский Е. Н. Организм как среда обитания. 1934. № 1. С. 80-91.
32. Павловский Е. Н. Общие проблемы паразитологии и зоологии. М.; Л., 1961.
33. Полевой В. В. Физиология растений. М., 1989.
34. Работнов Т. А. Фитоценология. М., 1992.
35. Рахимов У. Х. О транспирации и сосущей силе заразики и растений хозяев // Физиол. раст. 1967. Т. 14. Вып. 4. С. 745-747.
36. Рейен П., Эверт Р., Айхгорн С. Современная ботаника: В 2 т. Т. 1 / Пер. с англ. М., 1990.
37. Рубин Б. Н. Курс физиологии растений. М., 1976.
38. Сапрынов Ф. Ф. Молекулярные основы паразитизма. М., 1987.
39. Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981.
40. Солбриг О., Солбриг Д. Популяционная биология и эволюция / Пер. с англ. М., 1982.
41. Тахтаджян А. Л. Отдел риниофиты // Жизнь растений: В 6 т. Т. 4. М., 1978. С. 39-44.
42. Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987.
43. Терезин Э. С. О терминах «сапрофит», «полусапрофит» и «полупаразит» (в связи с характером биотических отношений некоторых покрытосеменных растений) // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 1. С. 60-69.
44. Терезин Э. С. О возможности использования понятия «поведение» в изучении эволюции растений // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 1. С. 75-89.
45. Терезин Э. С. Закономерности эволюционных преобразований эмбриональных и репродуктивных структур паразитных Angiospermae: Автореф. канд. дис. Л., 1973. 38 с.
46. Терезин Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977а.
47. Терезин Э. С. Происхождение и эволюция основных типов и форм паразитизма цветковых растений // Бот. журн. 1977б. Т. 62. № 6. С. 777-792.
48. Харпер Дж. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений // Механизмы биологической конкуренции / Пер. с англ. М., 1964. С. 11-54.
49. Хохлаков А. П. Эволюция биоморф. растений. М., 1981.
50. Яблоков А. В. Популяционная биология. М., 1987.
51. Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995.
52. Яблоков А. В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение (дарвинизм). М., 1989.
53. Atsatt P. R. Parasitic flowering plants: how did they evolve? // Amer. Natural. 1973. Vol. 107. 1956. P. 502-510.
54. Bary A. de. Comparative mor-

phology and biology of the fungi, mycetozoa and bacteria. Oxford, 1887. **55.** Bierhorst D. W. Morphology of vascular plants. New York; London, 1971. **56.** Harper J. Darwinian approach to plant ecology // J. Ecology. 1967. Vol. 55. N2. P. 247-270. **57.** Hunt E. R., Nobel P. S. Non-steady-state water flow for three desert perennials with different capacitances. 1987. Vol. 14. P. 363-375. **58.** Macled D. C. The parasitism of Cuscuta // The New Phytologist. 1963. Vol. 62. P. 257-263. **59.** Slatyer E. O., Taylor S. A. Terminology in plant and soil water relationships // Nature. 1960. Vol. 187. P. 922-924. **60.** Weber H. G. Orchideen auf dem Weg zum Parasitismus? Über die Möglichkeit einer phylogenetischen Umkonstruktion der Infektiosorgane von *Corollorhiza trifida* Chat. (Orchidaceae) zu Kontaktorganen parasitischer Blütenpflanzen // Ber. Deutsch. bot. Ges. 1981. Bd 94. S. 275-286.

Статья поступила в редакцию 10 ноября 2001 г.