

УДК 58.02(571.150)

М.Ю. Соломонова, Н.Ю. Сперанская, М.М. Силантьева, А.А. Митус

M.Yu. Solomonova, N.Yu. Speranskaya, M.M. Silantieva, A.A. Mitus

ВСТРЕЧАЕМОСТЬ ФИТОЛИТОВ В ФОРМЕ ТРАПЕЦИЕВИДНЫХ КОРОТКИХ ЧАСТИЦ У ЗЛАКОВ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ЮГА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

INCIDENCE OF PHYTOLITHS AT FORM OF TRAPEZIUM-SHAPE SHORT PARTICLES OF GRASSES OF DIFFERENT ECOLOGICAL GROUPS IN THE SOUTH OF WESTERN SIBERIA

В статье приведены результаты исследования встречаемости фитолитов в форме трапециевидных коротких частиц у злаков юга Западной Сибири. Проанализирована распространенность морфотипа у видов трех подсемейств злаков, относящихся к различным эколого-ценотическим группам по отношению к увлажнению и различным жизненным формам. Наиболее часто фитолиты исследуемой формы встречаются у видов подсемейства *Pooideae*, относящихся к плотнoderновинным эуксерофитам.

Введение

В процессе жизнедеятельности все растения способны усваивать кремний из окружающей среды. В растительных тканях кремний находится в виде водорастворимых соединений типа ортокремневой кислоты и ортокремневых эфиров (Колесников, 2001). При определенных условиях эти формы кремния в растениях образуют нерастворимые минеральные полимеры, которые осаждаются в тканях и клетках формируют фитолиты – частицы специфической формы.

Специфичность фитолитов разных таксономических и экологических групп позволила сформироваться особому направлению палеоботаники – фитолитному анализу. Суть метода заключается в изучении фитолитов различных форм в пробах почвенного грунта и реконструкции на их основе состава растительных сообществ.

Фитолиты злаков обладают наибольшей специфичностью и значимостью для фитолитных исследований степных фитоценозов. Одной из типично степных форм считаются трапециевидные короткие частицы (рис. 1) (Гольева, 2001; Соломонова и др., 2013). Эти фитолиты имеют небольшие размеры и образуются в эпидермисе ряда злаков.

Под трапециевидными короткими частицами подразумеваем формы, имеющие боковую проекцию в виде трапеции. Для них характерно округлое или прямоугольное основание, длина которого превосходит высоту боковой трапеции. Согласно международной номенклатуре (Madella et al., 2005) к описанным выше формам мы можем отнести как непосредственно морфотипы «Trapeziform short cell», так и некоторые укороченные формы морфотипа «Rondel». Оба этих морфотипа относят к фитолитам одной эколого-специфической группы (Bremond et al., 2008).

Для каждого географического региона мира имеются свои особенности в подходах интерпретации фитолитного анализа с учетом специфики местной флоры. Поэтому в задачи исследования входило изучение видовой, ценотической приуроченности фитолитов трапециевидной формы, и отношение растений, их производящих, к увлажнению.

Материалы и методы

Исследованы трапециевидные короткие частицы 34 видов злаков флоры юга Западной Сибири. Большая часть видов принадлежит к подсемейству *Pooideae*, четыре вида относятся к *Panicoideae* и один вид к *Arundinoideae*.

Фитолиты были выделены с помощью сухого озоления в муфельной печи при 400 °С, а затем обработаны соляной кислотой для удаления карбонатов. Отмытые от соляной кислоты и высушенные пробы изучались под световым микроскопом Olympus BX-51.

Доля трапециевидных коротких частиц была рассчитана от всего количества фитолитов. Рассчитан 95 % доверительный интервал: $p \pm 1,96 \times sp$, где p – выборочная доля, sp – ее стандартная ошибка:

$$s_p = \sqrt{\frac{p \times (1 - p)}{n}}$$

Где n – объем выборки (Гланц, 1998).

Эколого-ценотическая приуроченность злаков оценена с использованием экологических оптимумов увлажнения видов А.Ю. Королюка, соответствующих середине интервальной оценки экологических шкал Раменского (Королюк, 2006). Кроме того, учтены сведения по экологическим группам видов по отношению к увлажнению, а также их жизненные формы (Силантьева, Елесова, 2014).

Результаты и их обсуждение

Таксономическая значимость трапециевидных коротких частиц соответствует принятым международным представлениям об этой форме. В большом количестве подобный морфотип продуцируют представители подсемейства Pooideae (табл. 1). У представителей подсемейств Panicoideae и Arundinoideae этих форм мало, или они отсутствуют, что также соответствует исследованиям на других территориях земного шара (Piperno, 2006; Bremond et al., 2008).

Фитолиты в форме трапециевидных коротких частиц отсутствуют у следующих видов: *Panicum miliaceum*, *Phragmites australis* и *Phleum pratense*.

Panicum miliaceum является представителем подсемейства Panicoideae, для которого не характерно образование фитолитов в форме трапеций и конусов (Bremond et al., 2008, Сперанская и др., 2013). Основными морфотипами этого подсемейства являются двулопастные короткие частицы и крестообразные короткие частицы. У *Panicum miliaceum* преобладают крестообразные короткие частицы.

Phragmites australis относится к подсемейству Arundinoideae, для которого также не характерно образование трапециевидных коротких частиц. Диагностической формой подсемейства являются седловидные короткие частицы (Bremond et al., 2008; Lu, Liu, 2003).

Отсутствие изучаемой формы фитолитов у *Phleum pratense* объясняется экологической спецификой вида.

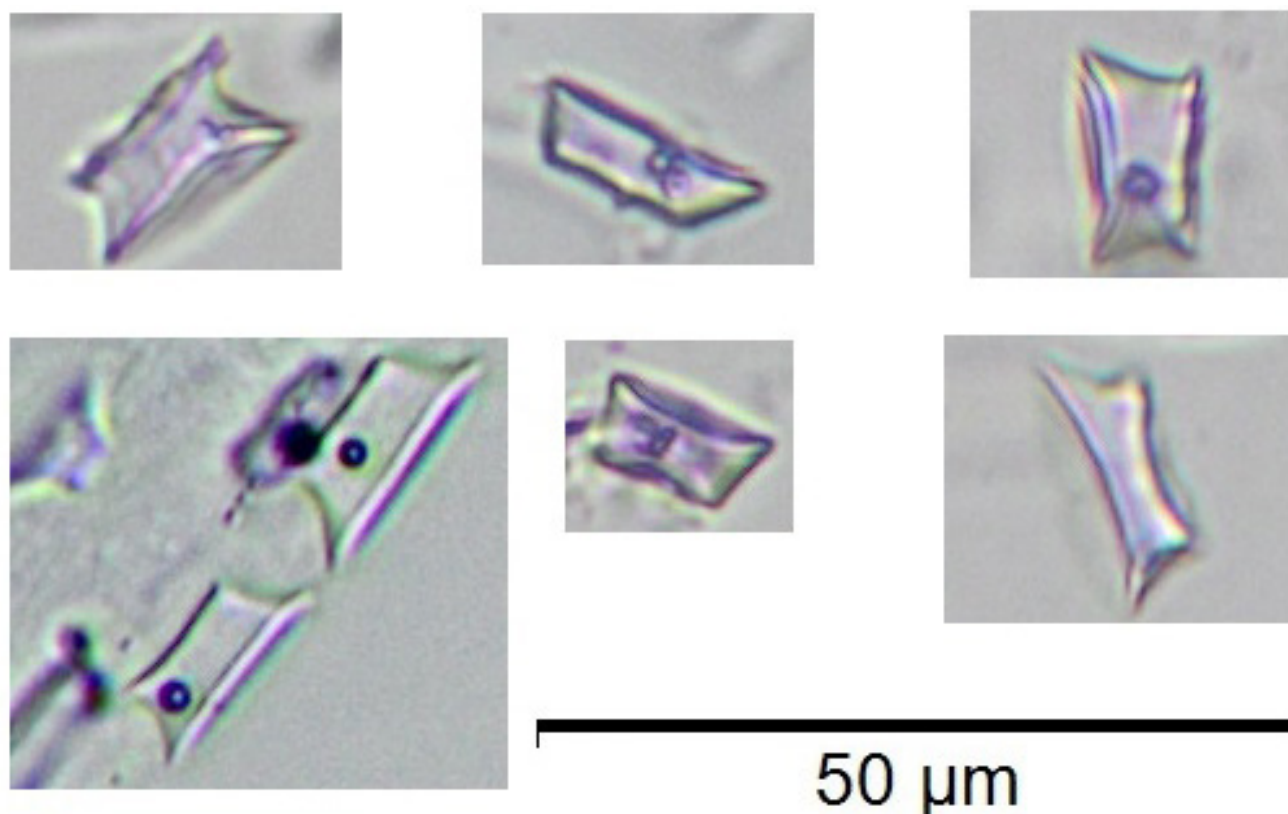


Рис. 1. Фотографии трапециевидных коротких частиц в световой микроскоп (20х).

Формирование трапецевидных коротких частиц у злаков различных экологических групп. Продуцирование фитолитов в форме трапецевидных коротких частиц злаками различных экологических групп отражено в таблице 1.

Эуксерофиты продуцируют трапецевидные короткие частицы в большом количестве, часто около 30 % и более от общего числа всех фитолитов. Среди изученных видов исключениями являются *Leymus dasystachis* и *Koeleria cristata*. У первого вида помимо трапецевидных формируются другие короткие частицы – усеченные конусовидные. Фитолиты подобной формы исследователями считаются степными и сре-

Таблица 1

Основные характеристики исследуемых объектов

Вид	Подсемейство	Экологическая группа ¹	Жизненная форма ²	Индекс увлажнения ³	Доля коротких трапецевидных частиц (%)
<i>Agropyron pectinatum</i>	Pooideae	ЭК	РхД	36,5	32
<i>Stipa lessingiana</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	39	34
<i>Stipa korshinskyi</i>	Pooideae	МК	ПлД	42	32
<i>Stipa capillata</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	43	36
<i>Koeleria cristata</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	43,5	3
<i>Stipa pennata</i>	Pooideae	МК	ПлД	46	29
<i>Leymus angustus</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	49,5	24
<i>Festuca rupicola</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	49,5	32
<i>Festuca pseudovina</i>	Pooideae	МК	ПлД	50	40
<i>Setaria viridis</i>	Panicoideae	ЭМ	О	50	3
<i>Poa krilovii</i>	Pooideae	ЭК	ПлД	53,2	29
<i>Bromopsis inermis</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	54	10
<i>Leymus dasystachis</i>	Pooideae	ЭК	РхД	55,5	16
<i>Elytrigia repens</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	56	9
<i>Setaria pumila</i>	Panicoideae	КМ	О	56,9	2
<i>Calamagrostis epigeios</i>	Pooideae	МК	ДлК	57	11
<i>Elymus gmelinii</i>	Pooideae	МК	РхД	58	24
<i>Phleum pratense</i>	Pooideae	ЭМ	РхД	59	0
<i>Panicum miliaceum</i>	Panicoideae	ЭМ	О	59,3	0
<i>Elymus exelsus</i>	Pooideae	КМ	РхД	59,5	23
<i>Melica nutans</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	60	2
<i>Trisetum sibiricum</i>	Pooideae	ЭМ	ККК	60	3
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Pooideae	ЭМ	ДлК	61	6
<i>Echinochloa crusgalii</i>	Panicoideae	ЭМ	О	61,4	3
<i>Poa angustifolia</i>	Pooideae	МК	РхД	61,5	19
<i>Hordeum jubatum</i>	Pooideae	ЭК	О	61,7	11
<i>Agrostis vinealis</i>	Pooideae	КМ	РхД	63	11
<i>Festuca pratensis</i>	Pooideae	ЭМ	РхД	63	23
<i>Dactylis glomerata</i>	Pooideae	ЭМ	РхД	63,5	6
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	Pooideae	ГГ	ДлК	64,5	9
<i>Agrostis tenuis</i>	Pooideae	МГ	РхД	68,5	6
<i>Agrostis gigantea</i>	Pooideae	МГ	РхД	69,5	7
<i>Alopecurus arundinaceus</i>	Pooideae	МГ	ЗВ, РхД	70	2
<i>Phragmites australis</i>	Arundinoideae	ГГ	ЗВ, ДлК	77,5	0

¹Сокращения соответствуют: ЭК – эуксерофиты, МК – мезоксерофиты, КМ – ксеромезофиты, ЭМ – эумезофиты, МГ – мезогигрофиты, ГГ – гигрофиты.

²Сокращения соответствуют: РхД – рыхлодерновинные, ПлД – плотнодерновинные, ДлК – длиннокорневищные, ККК – короткокорневищные, ЗВ – земноводные, О – однолетние

³ Индекс увлажнения по А.Ю. Королюку (2006)

⁴Доля коротких трапецевидных частиц от всего количества фитолитов.

ди злаков часто встречаются также у ковылей (Сперанская и др., 2014). У *Koeleria cristata* короткие частицы любой формы редки, а для рода *Koeleria* в целом характерны волнистые пластинки. Эти же формы указаны Н.К. Киселевой как индикаторы и для рода *Agropyron* (Динесман и др., 1989). Но у *Agropyron pectinatum* помимо волнистых пластинок формируются в большом количестве трапециевидные короткие частицы.

Большинство мезоксерофитов также в большом количестве формируют фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц. Особенно много их у овсяницы ложноовечьей и ковылей. Мало у *Calamagrostis epigeios*. Последний вид произрастает на лугах, в разреженных лесах, среди кустарников, на песках и галечниках. Основными его морфотипами являются трапециевидные полилопастные частицы и трихомы, которые в предыдущих исследованиях были отмечены как морфотипы лесных и луговых злаков (Сперанская и др., 2013).

Среди изученных злаков к ксеромезофитам относятся три вида. Количество трапециевидных коротких частиц у них варьирует, но в целом значения ниже, чем у большинства эуксерофитов и мезоксерофитов.

У эумезофитов, мезогигрофитов и гигрофитов фитоцитов в форме трапециевидных коротких частиц ожидаемо мало или они отсутствуют. Исключением, как и при анализе продуцирования этого морфотипа трапециевидными короткими частицами, является *Festuca pratensis*.

У видов различных по увлажнению местообитаний количество трапециевидных коротких частиц варьирует. Так, у видов с более низким значением индекса увлажнения количество фитоцитов в форме трапециевидных коротких частиц выше (рис. 2). Однако, есть исключения. У *Koeleria cristata* – индекс увлаж-

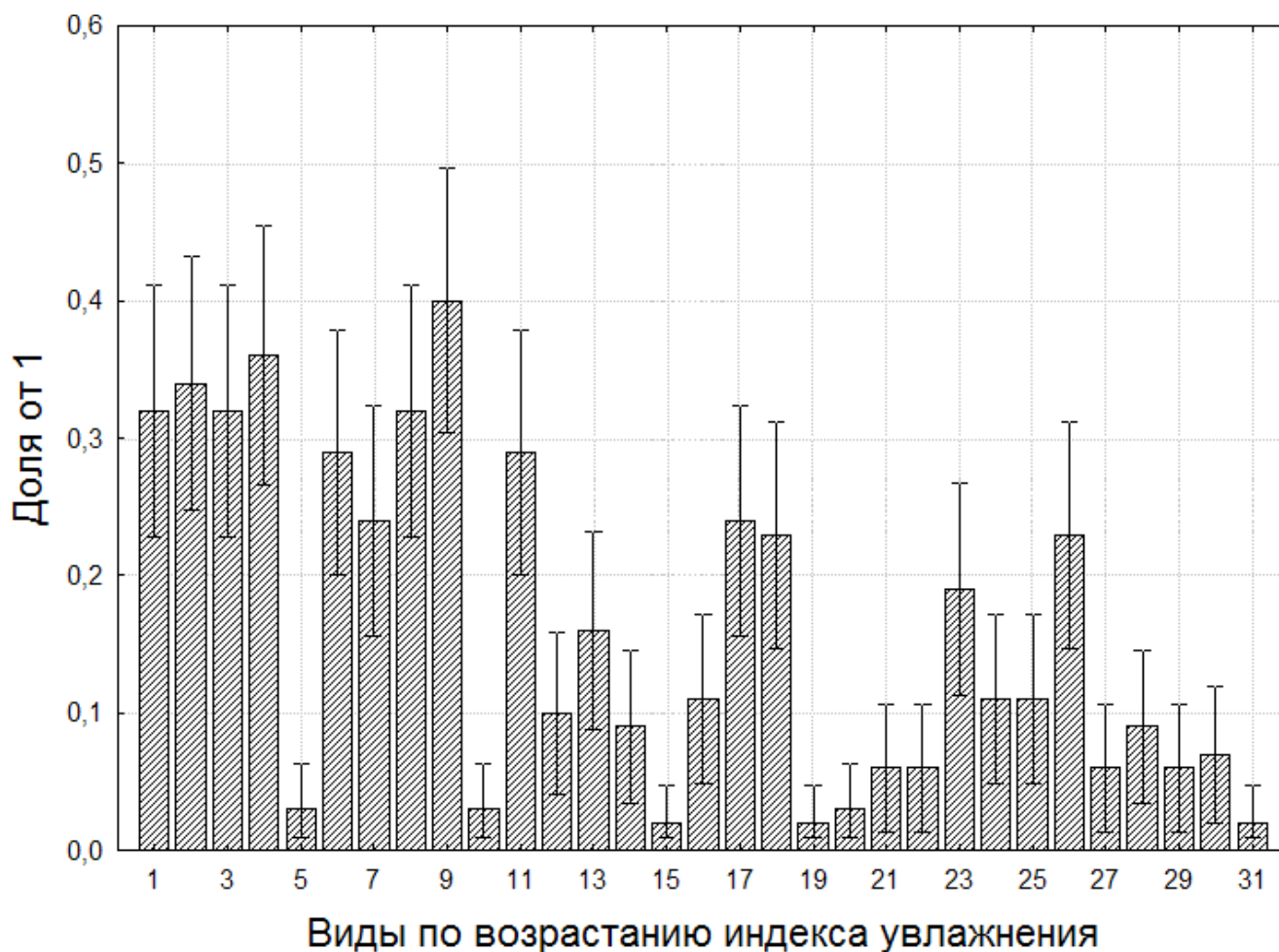


Рис. 2. Доля трапециевидных коротких частиц от всего объема фитоцитов у различных видов злаков: 1 – *Agropyron pectinatum*, 2 – *Stipa lessingiana*, 3 – *Stipa korshinskyi*, 4 – *Stipa capillata*, 5 – *Koeleria cristata*, 6 – *Stipa pennata*, 7 – *Leymus angustus*, 8 – *Festuca rupicola*, 9 – *Festuca pseudovina*, 10 – *Setaria viridis*, 11 – *Poa krylovii*, 12 – *Bromopsis inermis*, 13 – *Leymus dasystachis*, 14 – *Elytrigia repens*, 15 – *Setaria pumila*, 16 – *Calamagrostis epigeios*, 17 – *Elymus gmelinii*, 18 – *Elymus exelsus*, 19 – *Melica nutans*, 20 – *Trisetum sibiricum*, 21 – *Brachipodium pennatum*, 22 – *Echinocloa crusgalii*, 23 – *Poa angustifolia*, 24 – *Hordeum jubatum*, 25 – *Agrostis vinealis*, 26 – *Festuca pratensis*, 27 – *Dactylis glomerata*, 28 – *Calamagrostis pseudophragmites*, 29 – *Agrostis tenuis*, 30 – *Agrostis gigantea*, 31 – *Alopecurus arundinaceus*.

нения которого близок к параметрам ковылей, трапециевидные короткие частицы отсутствуют. Возможно это связано с формированием у него особой формы фитоцитов, встречающейся изредка у некоторых родов злаков (*Agropyron*, *Koeleria*, *Poa*) – волнистых пластинок (Динесман и др., 1989). У большинства видов с индексом увлажнения выше 55 количество трапециевидных коротких частиц меньше. У представителей подсемейства *Pooideae*, виды которого характеризуются высоким индексом увлажнения, формируются трапециевидные полилопастные частицы. Эти особенности не отмечены у видов рода *Elymus*, а также у *Festuca pseudovina*. Возможно, для родов *Elymus* и *Festuca* продуцирование фитоцитов в форме трапециевидных коротких частиц является таксономическим признаком. Таким образом, увлажнение – не единственный фактор, от которого зависит образование фитоцитов определенного морфотипа.

Формирование трапециевидных коротких частиц у злаков различной жизненной формы (табл. 1).

У плотнодерновинных злаков, которые формируют основной состав степных сообществ, встречаются трапециевидные короткие частицы в большом количестве (от 30 до 40 %), исключая уже описанный выше *Koeleria cristata*.

Среди рыхлодерновинных злаков наблюдается разброс по количеству продуцируемых трапециевидных коротких частиц от 0 до 32 %.

Наименьшее количество трапециевидных коротких частиц встречается у длиннокорневищных злаков и однолетников (*Calamagrostis epigeios*, *Setaria viridis*). Очень мало фитоцитов этой формы и у короткокорневищного вида *Trisetum sibiricum*.

В целом, анализ встречаемости трапециевидных частиц у злаков имеет выраженную взаимосвязь с их жизненными формами.

Выводы:

1. Большинство представителей подсемейства злаков юга Западной Сибири *Pooideae* формируют фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц, но в различном количестве.

2. Формирование трапециевидных коротких частиц зависит от отношения вида злака к увлажнению по шкале А.Ю. Королюка. Наибольшее количество фитоцитов в форме трапециевидных коротких частиц формируется у видов с коэффициентом увлажнения менее 54, а наименьшее – у видов с коэффициентом увлажнения более 60. Подобное соотношение характерно и для различных экологических групп растений по отношению к увлажнению. Наиболее характерны фитоциты этого морфотипа для эуксерофитов, у остальных встречаются реже.

3. Почти у всех изученных плотнодерновинных злаков фитоциты в форме трапециевидных коротких частиц являются доминирующей формой. У всех длиннокорневищных и однолетних злаков этот морфотип формируется в небольшом количестве или отсутствует. Рыхлодерновинные злаки объединяют виды как с большим, так и с малым количеством трапециевидных коротких частиц.

ЛИТЕРАТУРА

- Гланц С. Медико-биологическая статистика. Пер. с англ. – М.: Практика, 1998. – 459 с.
- Гольева А.А. Фитоциты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. – Сыктывкар: Элиста, 2001. – 200 с.
- Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Князев А.В. История степных экосистем Монгольской Народной Республики. – М: Наука, 1989. – 215 с.
- Колесников М.П. Формы кремния в растениях // Успехи биологической химии, 2001. – Т. 41. – С. 301–332.
- Королюк А.Ю. Экологические оптимумы растений юга Сибири // Ботанические исследования Сибири и Казахстана, 2006. – Выпуск 12. – С. 3–28.
- Силантьева М.М., Елесова Н.В. Типологические особенности флор: учебное пособие. – Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2014. – 186 с.
- Соломонова М.Ю., Силантьева М.М., Сперанская Н.Ю. Реконструкция растительного покрова мест археологических работ: Новоильинка-3 и Нижняя Каянча (Алтайский край), Тыткескень-2 (Республика Алтай) // Приволжский научный вестник, 2013. – Т. 10 (26). – С. 10–16.
- Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М. Разнообразие фитоцитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия АлтГУ. – № 3 (83), Т. 1. – С. 89 – 94.
- Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М. Трихомы и лопастные фитоциты растений как возможные индикаторы мезофильных сообществ при реконструкции растительности // Приволжский научный вестник, 2013. – № 11 (27). – С. 40–46.

Bremond L., Alexandre A., Wooller M.J., Hély Ch., Williamson D., Schäfer P.A., Majule A., Guiot J. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East African tropical mountains // *Global and Planetary Change*, 2008. – Vol. 61– P. 209–224.

Lu H., Liu K-b. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003. – Vol. 58. – P. 587–600.

Madella M., Alexandre A., Ball T. International Code for Phytolith Nomenclature. ICPN Working Group // *Annals of Botany*, 2005. – Vol. 96. – P. 253–260.

Piperno D.R. Phytoliths: a comprehensive guide for archaeologists and paleoecologists. – Rowman Altamira, 2006. – P. 238.

SUMMARY

The article describes the product of research the incidence of phytoliths at form of trapezium-shape short particles of grasses in the south of Western Siberia. The investigations are made on grasses of different subfamilies, ecological groups in relation to humifying and of different life-form. The most frequent this form is in subfamil Pooideae and species of firm-bunch real-xerophytes.