

УДК 581.8(58.002)

doi: 10.17223/19988591/34/4

Н.Ю. Лада, Д.А. Гаврилов

Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия

Анализ фитолитного состава основных растений степных экосистем Западной Сибири

Проведена качественная и количественная характеристика морфотипов фитолитов из основных семейств растений территории степной зоны юга Западной Сибири. Фитолиты каждого вида разделены на доминантные, фоновые и диагностические морфотипы. Анализ изученных форм фитолитов растений методом главных компонент позволил выделить четыре типа фитолитных комплексов, различающихся уровнем диагностических возможностей для определения особенностей состава степного фитоценоза: фитолитный комплекс степного фитоценоза; комплекс доминантных морфотипов фитолитов однодольных и двудольных семейств (диагностика классов); комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых и диагностический морфотип фитолита (определение семейства Осоковых и некоторых родов растений Злаковых). Результаты исследования фитолитного состава доминантов растительного покрова степных экосистем могут быть применены для палеоэкологических реконструкций степных экосистем.

Ключевые слова: *фитолитный комплекс растений; анализ главных компонент; фитолиты; номенклатура фитолитов.*

Введение

Основная проблема, с которой сталкиваются фитолитологи в своих исследованиях, – большое морфологическое разнообразие форм фитолитов в одном виде растения или семействе. Фитолиты формируются в различных клетках тканей растения и, следовательно, имеют разнообразную форму. Данное обстоятельство значительно усложняет определение вида растения по конкретному морфотипу или группе морфотипов.

В России еще в 30-х гг. прошлого столетия академиком И.В. Тюриным описаны основные формы фитолитов, встречающиеся в почвах европейской части России, и отмечена недостаточная изученность фитолитов в растениях [1].

Первоначально систематизация морфотипов (видов) фитолитов учеными из различных стран (США, России и др.) проводилась в рамках попыток по построению их классификации, основанной на объединении фитолитов в систематические группы. Одна из таких попыток сделана американским ботаником П. Твиссом с соавт., которые выделили 27 видов морфотипов

фитолитов, объединив их в классы овсяницевых (Festucoid), просовидных (Panicoid), хлоридоидных (Chlorodoid) и удлинённых морфотипов фитолитов с учетом их точного месторасположения в растении [2].

Г.В. Добровольский и С.А. Шоба [3] при изучении почв европейской части России и Западной Сибири различали семь основных морфотипов фитолитов, подчеркнув недостаточную изученность их разнообразия.

При исследовании степной растительности Монголии Н.К. Киселева [4], используя морфологическую близость фитолитов семейства Злаковых, разделила их на четыре класса – округлые, пластинчатые, трапецевидные, гантелевидные – и переходные между ними формы.

А.А. Гольева, изучая фитолитный состав доминантных растений таёжной, степной и пустынной зон Европейской территории России, выделила основные морфотипы фитолитов, которые объединила в экологические группы (фитолитные комплексы определенного фитоценоза), отражающие особенности фитоценоза (лес, луг и степь) [5].

Накопление большого количества данных по составу фитолитов в растениях и почвах в разных географических зонах привело к необходимости создания единой номенклатуры, которая бы применялась как универсальный инструмент по описанию фитолитов во всем мире. Первая попытка – работа Д. Боудери с соавт., в которой даны ключи для описания фитолитов как трехмерных тел [6]. В 2005 г. на III Международной конференции фитолитологов утвержден единый Международный код номенклатуры фитолитов (ICPN 1.0) [7], который является открытым для последующих дополнений. В нем разработана система описания фитолитов, общая для всех растительных таксонов, введен словарь терминов. Работы по созданию современных справочных коллекций фитолитов на сегодняшний день осуществляются для степных районов Сибири в Алтайском и Томском государственных университетах [8, 9]. Несмотря на растущее количество публикаций атласов морфотипов фитолитного состава растений как в современных растительных сообществах, так и выделенных из почв, применение фитолитного анализа при восстановлении растительного покрова во времени на территории Западной Сибири затруднено в связи со сложностями в определении видоспецифичности того или иного набора форм фитолитов.

В данной работе предпринята попытка установить видоспецифичность набора форм фитолитов растений в различных систематических группах растений, являющихся доминантами для степных экосистем юга Западной Сибири.

Материалы и методики исследования

Полевые исследования и отбор проб проведены на ключевом участке (координаты: 53°54'16,8" с.ш., 0,77° 0,8'51,4" в.д.), расположенном в юго-западной части Баганского района Новосибирской области, который представляет собой катену длиной 1 773 м, полого спускающуюся к озеру Баган.

Сбор образцов растений проведен в осенний период, когда накопление кремния в растениях достигло максимума.

Растительность представлена фрагментом разнотравно-типчаковой степи, находящейся под пастбищной нагрузкой. Проективное покрытие 60–80%. Сообщество трехъярусное. Верхний ярус (высота до 60 см) образуют генеративные побеги *Stipa capillata* L., второй ярус (высота до 30 см) – вегетативные побеги злаков и розетки разнотравья, третий представлен *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale.

Доминанты: *Stipa capillata* L. – 10%, *Festuca valesiaca* Gaudin – 10%, *Artemisia frigida* Willd. – 10%, *Koeleria cristata* (Spreng.) DC. – 5%, *Carex duriuscula* C.A. Mey. – 5%, *Cleistogenes squarrosa* Trin. – 5%.

Единично представлены: *Artemisia commutata* Besser., *Astragalus testiculatus* Pall., *Achillea nobilis* L., *Androsace septentrionalis* L., *Dianthus versicolor* Fisch. ex Link, *Erysimum cheiranthoides* L., *Onosma simplicissima* L., *Vaccaria hispanica* (Mill.) Rauschert, *Carex humilis* Leyss., *Veronica incana* L., *Galium verum* L.

Всего в растительных ассоциациях изучаемых степных сообществ зарегистрировано 124 вида высших растений, которые относятся к 24 семействам и 74 родам. Наибольшее количество видов – 83 (68% от общего количества) – включают следующие семейства: Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Fabaceae.

Исследовались следующие виды растений:

Астровые (Asteraceae): *Artemisia frigida* Willd., *A. austriaca* Jacq., *A. nitrosa* Web. Ex Stechm., *A. absinthium* L., *A. anethifolia* Web., *A. glauca* Pall. ex Willd., *Matricaria perforata* Merat., *Saussurea amara* (L.) DC.

Злаковые (Poaceae): *Poa pratensis* L., *Cleistogenes squarrosa* Trin., *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl., *Calamagrostis arundinacea* L. (Roth), *Stipa capillata* L., *Festuca valesiaca* Gaudin, *F. pratensis* Huds., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Bromus inermis* Leys., *Koeleria glauca* (Sprengel) DC., *Phragmites communis* Trin.

Осоковые (Cyperaceae): *Carex humilis* Leyss., *C. praecox* Schreb., *C. acuta* L.

Бобовые (Fabaceae): *Trifolium pratense* L., *Glycyrrhiza uralensis* Fisch., *Astragalus arbuscula* Pall., *A. testiculatus* Pall., *Oxytropis pilosa* (L.) DC.

Розоцветные (Rosaceae): *Potentilla bifurca* L., *P. acaulis* L., *P. multifida* L., *Fragaria viridis* Duch., *Spiraea crenata* L.

Губоцветные (Lamiaceae): *Phlomis tuberosa* L.

Норичниковые (Scrophulariaceae): *Veronica incana* L.

Гвоздичные (Caryophyllaceae): *Gypsophila altissima* L.

Свинчатковые (Plumbaginaceae): *Goniolimon speciosum* (L.) Boiss.

Ирисовые (Iridaceae): *Iris halophila* Pall.

Подорожниковые (Plantaginaceae): *Plantago maritima* L.

Среди них выделяются следующие жизненные формы: полукустарничек *Artemisia frigida*, кустарник *Spiraea crenata*, остальные – многолетние травянистые растения.

Фитолиты – это окремневшие клеточные стенки, которые отражают анатомическое строение растений и многообразие анатомического строения структур. Фитолиты в основном формируются в кутикулярном слое эпидермальной ткани растения. Эпидермис состоит из основных эпидермальных клеток, замыкающих клеток устьиц и трихом. Наружные стенки этих клеток покрыты кутикулой. Ее неравномерное отложение приводит к образованию кутикулярного рисунка, специфичного для растений (рис. 2, *S*, *T*). У некоторых растений оболочки основных клеток окремневают. У однодольных растений эпидермальные клетки вытянуты по продольной оси листа. Им свойственны особые основные клетки эпидермиса – длинные, короткие и пузыревидные. Эпидермальные клетки часто имеют волнистые очертания (рис. 1), что обеспечивает прочную связь между ними [10, 11].

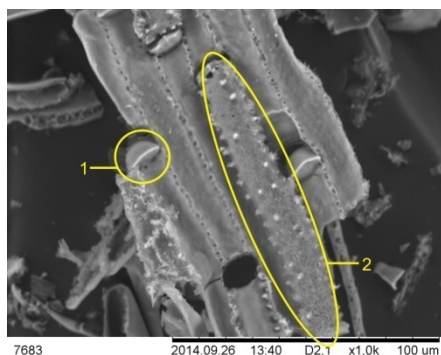


Рис. 1. Кутикулярный слепок *Elytrigia repens* после его озоления:

1 – короткая клетка; 2 – длинная клетка (фото Н.Ю. Лада)

[Fig. 1. Cuticular cast of *Elytrigia repens* after ashing: 1 - Short cell, 2 - Long cell (Photo is taken by NYu Lada)]

Фитолиты из собранных растений выделялись методом сухого озоления [5]. Затем золу просматривали под микроскопом и определяли тип фитолита согласно номенклатуре ICPN 1.0 [7]. Обнаруженные формы фитолитов представлены в таблице, которая дополнена русскими эквивалентами, употребляемыми в отечественных работах, и названиями морфотипов, предложенными ранее А.А. Гольевой (см. таблицу). Также даны сокращенные названия морфотипов, используемых в данной работе. При просмотре препаратов под световым микроскопом (МИКМЕД-6, «ЛОМО», Россия) иногда трудно установить действительную форму фитолита, поэтому фитолиты дополнительно изучены на электронном микроскопе Hitachi TM-1000 (Япония) Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (Новосибирск). Учитывалось содержание всех встреченных форм фитолитов и вычислялось их процентное соотношение в капле глицерина с препаратом, занимающим всю площадь покровного стекла (24×24 мм). Для характеристики каждого вида, согласно подходу Н.К. Киселевой [4], нами выделялись доминантные

и фоновые формы фитолиитов. К первой группе отнесены фитолииты, доля которых составляла 30% и более подсчитанных фитолиитов изученного образца золы растения. Остальные, менее 30%, – фоновые, их индикаторная роль мала, поскольку содержатся в малом количестве. Отдельную группу объединяют формы, которые встречаются только у одного семейства или рода растения. Такие формы названы диагностическими.

**Номенклатура морфотипов фитолиитов изученных растений по ICPN 1.0 [7]
и А.А. Гольевой [5]
[The nomenclature of phytolith morphotypes in studying plants according to ICPN 1.0 [7]
and AA Golyeva [5]]**

| Сокращенное название [Abbreviation] | ICPN 1.0 | По А.А. Гольевой, 2001 [AA Golyeva, 2001] | Русский эквивалент [Russian equivalent] |
|---|------------------------------------|---|--|
| BSC | Bilobate short cell | Гантелевидная короткая клетка | Двулопастная короткая клетка |
| TP | Trapeziform polylobate | Пластинчатая с сильноволнистыми краями | Трапезиевидная полилопастная |
| TS | Trapeziform sinuate | Пластинчатая с волнистыми краями | Трапезиевидная волнистая |
| TSC | Trapeziform short cell | Не указывается | Трапезиевидная короткая клетка |
| ELC | Echinate long cell | Палочка с зубчатыми краями | Зубчатая удлинённая клетка |
| PLC | Psilate long cell | Палочка с ровными краями | Гладкая удлинённая клетка |
| SLC | Scrobiculate long cell | Палочка с перфорированными краями | Перфорированная удлинённая клетка |
| R | Rondel | Конусовидная короткая клетка | Усеченная конусовидная короткая клетка |
| L | Lanceolate | Трихома | Ланцетная форма |
| S | Saddle | Седловидная короткая клетка | Седловидная короткая клетка |
| GP | Globular psilate | Гладкий шар | Сферическая с гладкой поверхностью |
| OF | Orbicular flat | Округлая плоская | Округлая плоская |
| P | Papillae | Шип | Воронковидная |
| Par | Parallelepipedal bulliform cell | Не указывается | Параллелепипедовидная пузыревидная клетка |
| C | Cuneiform bulliform cell | Веерообразная | Веерообразная пузыревидная клетка |
| St | Stomata | Устьица | Устьица |
| Cr | Cross | Не указывается | Крестообразная |

Для определения структуры взаимосвязи систематических групп растений и фитолиитных форм (признаков) применен многомерный статистический анализ данных. В программе PAST 2.17 проведен анализ главных компонент фитолиитных комплексов изученных таксонов [12].

При статистической обработке в качестве переменных выбран состав фитолитного комплекса, под которым принято считать соотношение форм фитолитов, выраженное в процентах к общему количеству всех фитолитов в образце [13].

Результаты исследования и обсуждение

Наибольшим количеством и разнообразием морфотипов фитолитов исследованных степных экосистем отличаются виды однодольных растений. Среди злаков доминантные **двулопастные** формы фитолитов имеет *Cleistogenes squarrosa* (рис. 2, N). Н.К. Киселева также отмечала преобладание гантелевидных форм у данного вида [4]. Остальные формы фоновые – ланцетные, седловидные и веерообразные, трапециевидные волнистые, длинные гладкие и зубчатые (рис. 2, P), усеченные конусовидные, сферические, округлые плоские. Кроме того, у змеевки выделены диагностические крестовидные формы.

Artemisia frigida семейства Астровых имеет доминантные **двулопастные** формы. Фоновые формы – сферические и воронковидные, длинные зубчатые и гладкие, конусовидные, ланцетные (рис. 2, O).

У *Poa pratensis* доминантные формы – **трапециевидные полилопастные** (рис. 2, B) и **перфорированные удлинённые**. Остальные встреченные формы – фоновые. Изучая данный вид в степях Монголии, Н.К. Киселева также относит фитолиты данного вида к классу трапециевидных форм [4]. *Poa pratensis* по классификации Твисса [2] соответствует классу овсяницевых (Festucoid) и продуцирует округлые и прямоугольные формы фитолитов. Венгерскими учеными у данного вида, изученного на территориях Ирана, Турции, Венгрии, Чехии, выявлены удлинённые – гладкие и извилистые (elongate psilate, sinuate), конусовидные-трапециевидные (rondel-trapeziform elongated) и округлые короткие (rounded) морфотипы [15].

У *Bromus inermis* доминантными формами мы считаем **удлинённые перфорированные**. Много зубчатых и гладких форм. Редко встречаются конусовидные, ланцетовидные. Палочки гладкие или с перфорированной поверхностью, трихомы с длинной остью выделены для *B. inermis* также в европейской части России (по А.А. Гольевой [5]). По классификации Твисса фитолиты данного вида соответствуют классу овсяницевых (Festucoid) [2].

Phleum phleoides, кроме доминантных **удлинённых перфорированных** форм, продуцирует трапециевидные волнистые и полилопастные морфотипы. Фоновыми зарегистрированы двулопастные, трапециевидные короткие, длинные зубчатые и гладкие, усеченные конусовидные, сферические, седловидные, ланцетные и устья. Для Европейской территории России А.А. Гольевой [5] выделены трихомы в виде округлых конусов, трихомы с вытянутыми тупыми, округлыми на концах остями, названные нами по ICPN ланцетными, и слабозубчатые палочки. В ее описаниях трапециевидные формы не указываются.

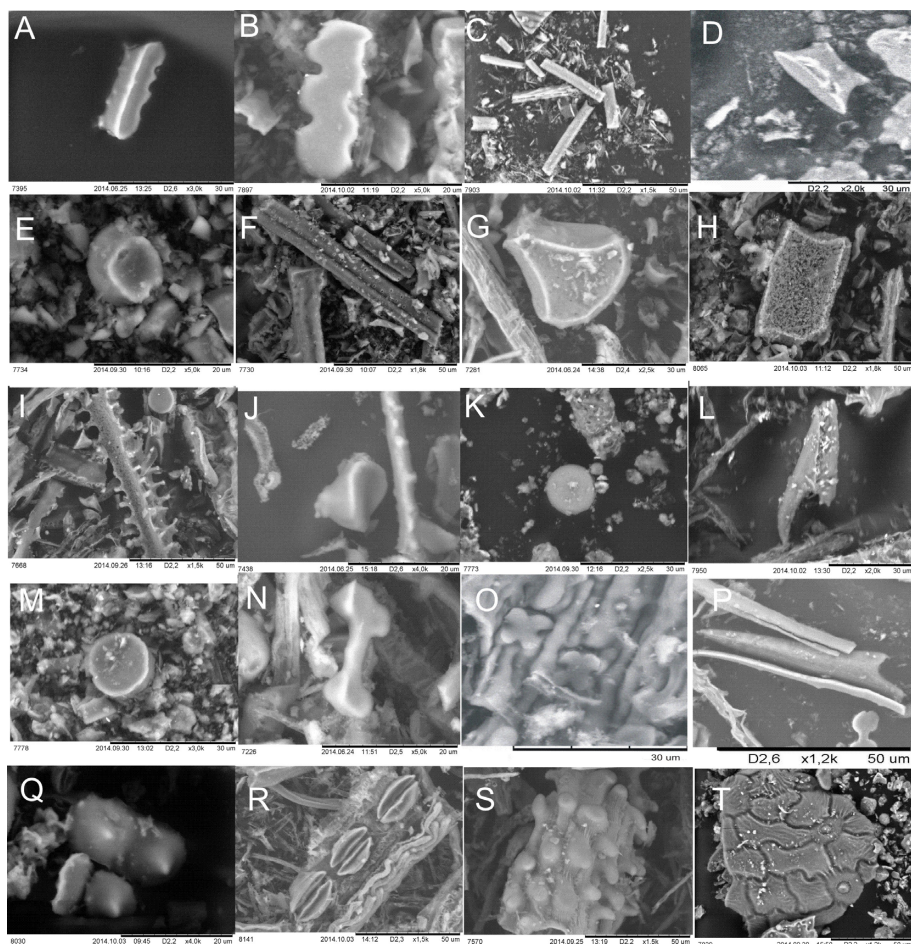


Рис. 2. Фотографии основных форм фитолитов растений степной экосистемы, сделанные с помощью электронного микроскопа: *A* – трапециевидная волнистая, *Calamagrostis arundinacea*; *B*, *C*, *D* – трапециевидная полилопастная, удлинённая гладкая, трапециевидная короткая, *Poa pratensis*; *E*, *F* – усечённая конусовидная и перфорированная удлинённая, *Stipa capillata*; *G*, *H* – веерообразная, параллелепипедовидная, *Phragmites communis*; *I* – удлинённая зубчатая, *Elytrigia repens*; *J* – седловидная, *Festuca valesiaca*; *K* – сферическая, *Glycyrrhiza uralensis*; *L* – ланцетная, *Fragaria viridis*; *M* – округлая плоская, *Puccinellia distans*; *N*, *O*, *P* – двуллопастная, крестовидная, ланцетная, *Cleistogenes squarrosa*; *Q* – воронковидная, *Carex acuta*; *R* – устьица, *Carex humilis*; *S* – кутикулярный слепок, *Carex praecox*; *T* – кутикулярный слепок, *Artemisia nitrosa* (фото Н.Ю. Лада)

[Fig. 2. Photos of the main forms of plant phytoliths steppe ecosystem made by a scanning electron microscope: *A* - Trapeziform sinuate, *Calamagrostis arundinacea*; *B*, *C*, *D* - Trapeziform polylobate, psilate long cell, trapeziform short cell, *Poa pratensis*; *E*, *F* - Rondel and scrobiculate long cell, *Stipa capillata*; *G*, *H* - Cuneiform and parallelepipedal, *Phragmites communis*; *I* - Echinate long cell, *Elytrigia repens*; *J* - Saddle, *Festuca valesiaca*; *K* - Globular psilate, *Glycyrrhiza uralensis*; *L* - Lanceolate, *Fragaria viridis*; *M* - Orbicular flat, *Puccinellia distans*; *N*, *O*, *P* - Bilobate, cross, lanceolate, *Cleistogenes squarrosa*; *Q* - Papillae, *Carex acuta*; *R* - Stomata, *Carex humilis*; *S* - Cuticular cast, *Carex praecox*; *T* - Cuticular cast, *Artemisia nitrosa* (Photo is taken by NYu Lada)]

Festuca pratensis имеет доминантные **перфорированные удлиненные** формы. Фоновые – трапецевидные волнистые, воронковидные, трапецевидные короткие, удлиненные зубчатые и гладкие, усеченные конусовидные, ланцетные, сферические формы.

Доминантные **трапецевидные волнистые** и **перфорированные удлиненные** формы свойственны *Calamagrostis arundinacea* (рис. 2, А). Отмечается большое количество трапецевидных полилопастных морфотипов. Н.К. Киселева фитоциты, выделенные из веточек, отнесла также к классу трапецевидных форм [4]. Согласно А.А. Гольевой [5] у данного вида выделены трихомы с вытянутыми остями и конусы при отсутствии трапецевидных форм.

Koeleria glauca имеет доминантные **трапецевидные волнистые** морфотипы. Много усеченных конусовидных и удлиненных гладких форм. Фоновые – двулопастные, трапецевидные короткие, удлиненные зубчатые и перфорированные, ланцетные, седловидные, сферические, округлые плоские и воронковидные.

Для *Artemisia austriaca* **трапецевидные волнистые** формы фитоцитов отмечены доминантными. Фоновые – удлиненные гладкие, конусовидные, ланцетные и сферические морфотипы. На Европейской территории России у *A. austriaca* зафиксированы пластинчатые неопределенные формы [5].

У *Trifolium pratense*, кроме доминантных **трапецевидных волнистых** фитоцитов, регистрируются ланцетные и округлые плоские формы. Фоновыми являются двулопастные, трапецевидные полилопастные, трапецевидные короткие, длинные зубчатые и гладкие, воронковидные, сферические формы. В европейской части России в *T. pratense* фитоцитов не выявлено [5].

Для злака *Festuca valesiaca* доминантные **усеченные конусовидные** формы. Фоновыми формами являются трапецевидные волнистые и короткие, удлиненные зубчатые, ланцетные, седловидные (рис. 2, Б). Н.К. Киселева фитоциты рода *Festuca* sp. относит к классу округлых форм группы шаровидных [4]. У данного вида на Европейской территории выделены также овальные клетки с волнистым краем, вытянутые трихомы с длинной остью [5]. Н.Ю. Сперанская с соавт. для территории Алтайского края выделяют у *F. valesiaca* большое количество трапецевидных коротких клеток [15].

Potentilla acaulis – представительница семейства розоцветных – кроме доминантных **усеченных конусовидных** морфотипов, имеет удлиненные гладкие. Фоновые – сферические, двулопастные, трапецевидные короткие, удлиненные зубчатые и ланцетные.

Для представителя семейства Норичниковых *Veronica incana* выделены доминантные **усеченные конусовидные** формы, фоновыми формами являются сферические, седловидные, удлиненные гладкие и зубчатые, трапецевидные короткие и волнистые, ланцетные.

Stipa capillata, кроме доминантных **округлых плоских** морфотипов, имеет много усеченных конусовидных и трапецевидных коротких форм (рис. 2, В, Д).

К фоновым отнесены перфорированные, трапециевидные, ланцетные, седловидные, двулопастные, удлиненные и сферические (рис. 2, *F*). Ряд авторов выделяют для данного вида усеченно-конические формы [4, 5, 15].

К доминантным **округлым плоским** формам мы отнесли фитоолиты, выделенные из злака *Elytrigia repens*. Для данного вида исследователи ранее также отмечали доминирующие подобные формы, названные «усеченными округлыми частицами» [15]. Фоновые формы – удлиненные зубчатые (рис. 2, *L*), ланцетные, трапециевидные волнистые и короткие, длинные гладкие, сферические, усеченные конусовидные и устьяца. На Европейской территории России формы данного вида названы согласно номенклатуре А.А. Гольевой [5] как округлые цилиндрические клетки, трихомы с вытянутой игольчатой остью, корытцевидные вытянутые пластинки с зубчатым краем.

У *Puccinellia distans*, кроме доминантных **округлых плоских** (рис. 2, *M*) форм фитоолитов, отмечены усеченные конусовидные формы. Реже фиксируются следующие фоновые формы: трапециевидные короткие, длинные зубчатые и гладкие, ланцетные.

Кроме доминантных **воронковидных** форм, *Carex humilis* имеет много сферических форм. Фоновые – трапециевидные волнистые и полилопастные, двулопастные, длинные зубчатые и гладкие, ланцетные, усеченные конусовидные, седловидные формы и замыкающие клетки устьиц (рис. 2, *R*).

Carex praecox, помимо **воронковидных** форм, в большом количестве продуцирует двулопастные формы. Фоновые – трапециевидные волнистые, длинные зубчатые и гладкие, ланцетные и устьяца.

У *Carex acuta* 96% встреченных форм – **воронковидные** (рис. 2, *Q*). Фоновыми являются ланцетные и сферические формы.

При исследовании семейства Осоковых выявленные общие доминантные для всего семейства **воронковидные** формы также подтверждены данными других исследователей [5, 16–20].

Удлиненные формы фитоолитов с **гладкой поверхностью** обозначены доминантными для представителя семейства Розоцветных – *Potentilla bifurca*. Много длинных зубчатых, усеченных конусовидных и сферических. Фоновые – трапециевидные полилопастные, ланцетные и округлые плоские.

Фитоолитный комплекс *Goniolimon speciosum* из семейства Свинчатковых представлен небольшим количеством фитоолитов. К доминантным отнесены **удлиненные гладкие** морфотипы фитоолитов. Фоновые – трапециевидные волнистые и сферические.

У *Glycyrrhiza uralensis*, помимо доминантных **сферических** форм (рис. 2, *K*), единично встречаются удлиненные гладкие и зубчатые, ланцетные.

Fragaria viridis имеет доминантные **сферические** морфотипы фитоолитов. Фоновые – ланцетные, воронковидные, удлиненные гладкие и зубчатые формы (рис. 2, *L*).

Кроме доминантных **сферических** форм, *Artemisia nitrosa* продуцирует много ланцетных, удлиненных гладких и зубчатых морфотипов.

Artemisia absinthium имеет доминантные **сферические** и **удлиненные гладкие** морфотипы фитолитов. Данный вид, по А.А. Гольевой [5], имеет формы, названные ею пластинчатые вытянутые.

Фитолитный комплекс *Phlomis tuberosa* из семейства Губоцветных, кроме доминантных **сферических** форм, представлен фоновыми трапецевидными короткими и удлиненными гладкими.

Matricaria perforata, кроме **сферических**, имеет удлиненные гладкие, ланцетные, трапецевидные волнистые.

Сферические морфотипы являются общими доминантными для двудольных растений: *Astragalus arbuscula*, *Glycyrrhiza uralensis*, *Fragaria viridis*, *Artemisia nitrosa*, *A. absinthium*, *Phlomis tuberosa*, *Matricaria perforata*.

Phragmites communis из семейства Злаковых имеет доминантные **параллелепипедовидные** и **веерообразные** формы, выявление которых в почвенном субстрате диагностирует влажные условия формирования фитоценозов (рис. 2, *G, H*). Также выделены фоновые конусовидные, удлиненные зубчатые и округлые плоские. В меньшем количестве встречаются трапецевидные полилопастные, удлиненные гладкие, ланцетные, сферические и устьица. По базе данных фитолитов Европейской территории России у данного вида выявлены ланцетные с удлиненной остью, конусовидные, крупные веерообразные и трапецевидные формы [5]. Округлые частицы с гладкой поверхностью ранее выделены для данного вида на юге Западной Сибири [15].

У *Saussurea amara*, *Artemisia anethifolia* и *A. glauca* семейства Астровых фитолиты не обнаружены. Также не выявлены фитолиты у *Oxytropis pilosa*, *Astragalus testiculatus* семейства Бобовых, *Spiraea crenata* и *Potentilla multifida* семейства Розоцветных, *Gypsophila altissima* из семейства Гвоздичных, у *Iris halophila* и *Plantago maritima*.

В результате применения ординации форм фитолитов и видов растений, их продуцирующих, по методу главных компонент получен график разброса видов в пространстве по двум компонентам, охватывающим наибольшую величину изменчивости.

На рис. 3 представлено распределение видов изучаемых семейств по комплексу исследуемых признаков в пространстве двух компонент. Виды со сходными признаками располагаются группами.

На долю первой компоненты приходится 25% от общей дисперсии признаков. Высокая корреляция с ним оказалась у следующих признаков: TP, TS, TSC, SLC, R, L, S, OF, Par, C, St, Cr, ELC. Данный набор морфотипов характеризует в основном Злаковые. Представители этого семейства имеют набор общих морфотипов фитолитов, образующих фитолитный комплекс: округлые плоские (OF), перфорированные удлиненные (SLC), трапецевидные (TP, TS, TSC), усеченные конусовидные (R), ланцетные (L), седловидные (S), зубчатые удлиненные (ELC), крестообразные (Cr).

Вторая компонента включает в себя 20% от общей дисперсии признаков. Она коррелирует с морфотипами GP (сферические), PLC (удлиненные

формы с гладкой поверхностью), BSC (двулопастные) и P (воронковидные). Выделенные воронковидные формы (P) семейства Осоковых позволили их представителям (*Carex humilis* – 18, *C. praecox* – 19, *C. acuta* – 20) обособиться от других семейств.

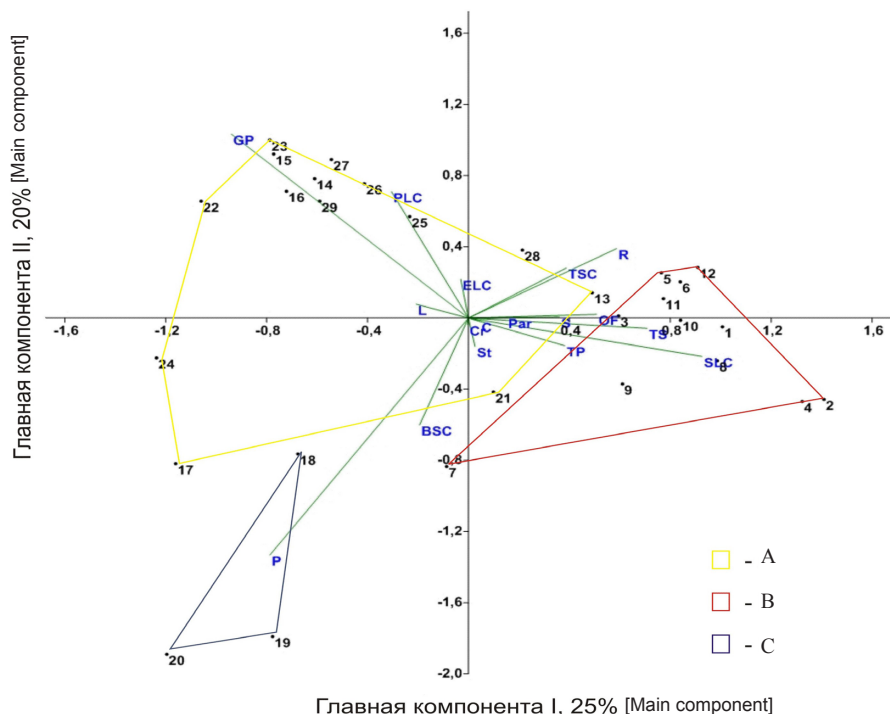


Рис. 3. Распределение видов растительных семейств в пространстве двух компонент.

Условные обозначения: A – комплекс доминантных морфотипов фитолиитов двудольных растений; B – комплекс диагностических морфотипов фитолиитов семейства Злаковых; C – диагностический морфотип фитолиита семейства Осоковых.

Буквенные обозначения см. таблицу. Обозначения семейств и видов: **Poaceae:**

1 – *Stipa capillata*, 2 – *Calamagrostis arundinacea*, 3 – *Elytrigia repens*, 4 – *Poa pratensis*, 5 – *Festuca valesiaca*, 6 – *Festuca pratensis*, 7 – *Cleistogenes squarrosa*, 8 – *Pleum phleoides*, 9 – *Bromus inermis*, 10 – *Puccinellia distans*, 11 – *Koeleria glauca*, 12 – *Phragmites communis*. **Asteraceae:** 13 – *Artemisia austriaca*, 14 – *Artemisia nitrosa*, 15 – *Artemisia absinthium*, 16 – *Artemisia frigida*, 17 – *Matricaria perforata*. **Cyperaceae:** 18 – *Carex humilis*, 19 – *Carex praecox*, 20 – *Carex acuta*. **Fabaceae:** 21 – *Trifolium pratense*, 22 – *Glycyrrhiza uralensis*, 23 – *Astragalus arbuscula*. **Rosaceae:** 24 – *Potentilla bifurca*, 25 – *Potentilla acaulis*, 26 – *Fragaria viridis*. **Lamiaceae:** 27 – *Phlomis tuberosa*.

Scrophulariaceae: 28 – *Veronica incana*. **Plumbaginaceae:** 29 – *Goniolimon speciosum*

[Fig. 3. The distribution of families' plant species in the space of two components (A - Dominant phytolith morphotypes assemblage of dicots; B - Dominant phytolith morphotypes assemblage of Poaceae; C - Diagnostic phytolith morphotype of Cyperaceae. For letter designations refer to the table]

Рассматривая распределение фитолитных комплексов изученных видов трав в системе двух компонент, отмечено, что виды, имеющие сходные фитолитные комплексы, располагаются ближе к определяющему признаку. Большинство изученных семейств имеют пересекающиеся области.

Анализ полученных нами данных позволяет выделить фитолитные комплексы, различающиеся уровнем диагностических возможностей: комплекс доминантных морфотипов фитолитов двудольных растений (рис. 3, А); комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых (рис. 3, В); диагностический морфотип фитолитов семейства Осоковых (рис. 3, С) и отдельных видов злаков. К подобным заключениям пришел П. Твисс с соавт., назвав фитолитные комплексы «классами» [2]. А.А. Гольева [5] на базе широких географических исследований растений европейской части России определила универсальные фитолитные комплексы, встречающиеся во всех фитоценозах, комплексы отдельных фитоценозов и «сигнальные формы фитолитов» конкретного фитоценоза. Так, автором на основе сравнения фитолитных комплексов разных фитоценозов описан фитолитный комплекс степей, в который входят седловидные, палочки с волнистыми и зубчатыми краями, «луговые трихомы», пластинки, прямоугольные с гладкой поверхностью, шары и овалы.

Фитолитный комплекс степного фитоценоза представлен во всех изученных видах растений и характеризуется всем разнообразием встреченных морфотипов фитолитов: трапециевидные полилопастные, трапециевидные волнистые, удлинённые зубчатые, удлинённые перфорированные, усечённые конусовидные, седловидные, сферические, округлые плоские и др.

Комплекс доминантных морфотипов фитолитов позволил выделить классы однодольных (Злаковые) и двудольных (Астровые, Розоцветные, Бобовые) растений степного фитоценоза. Фитолитный комплекс злаков включает в себя следующие морфотипы: трапециевидные полилопастные, трапециевидные короткие, удлинённые зубчатые, перфорированные удлинённые, усечённые конусовидные, ланцетные, седловидные, параллелепипедовидные и веерообразные. Фитолитный комплекс двудольных растений представлен удлинёнными формами с гладкой поверхностью и сферическими фитолитами.

В комплекс диагностических морфотипов фитолитов семейства Злаковых входят: двулопастные, удлинённые перфорированные, параллелепипедовидные и веерообразные.

Диагностические крестообразные и двулопастные морфотипы фитолитов характерны для рода *Cleistogenes* sp. Род *Phragmites* sp. идентифицируют параллелепипедовидные и веерообразные. Осоковые определяются вончковидным типом фитолита.

Согласованные результаты наших исследований с результатами изучения фитолитов разных географических районов мира подтвердили, что фитолитный анализ является универсальным для проведения палеоэкологических

исследований, так как фитоолитный комплекс одного и того же рода растений имеет близкие характеристики независимо от района его произрастания.

Заключение

Фитоолиты, выделенные из основных систематических групп степных растений Западной Сибири, отличаются большим разнообразием как по количеству, так и по формам. Полученные данные могут использоваться для определения принадлежности фитоолитов, выделенных из растительных остатков, чаще всего к определенному фитоценозу, реже к семействам, а в единичных случаях позволяют определить род однодольных растений. Сравнительный анализ фитоолитного состава различных групп растений степной зоны Западной Сибири подтвердил ранее полученные характеристики фитоолитного состава растений различных экологических групп с теми же видами растений европейской части России, Восточной Европы, Юго-Западной Азии, Северной и Южной Америки, что позволяет использовать результаты данного исследования фитоолитов для палеоэкологических реконструкций экосистем различных степных территорий Европы и Азии.

Литература

1. Тюрин И.В. О биологическом накоплении кремнекислоты в почвах // Проблемы советского почвоведения. 1937. Сб. 4. С. 3–6.
2. Twiss P.C., Suess E., Smith R. Morphological classification of grass phytoliths // Reprinted from the Soil Science Society of America Proceedings. 1969. Vol. 33, № 1. P. 109–117.
3. Добровольский Г.В., Шоба С.А. Растровая электронная микроскопия почв. М. : Изд-во Моск. ун-та, 1978. 132 с.
4. Динесман Л.Г., Киселева Н.К., Князев А.В. История степных экосистем Монгольской Народной Республики. М. : Наука, 1989. 215 с.
5. Гольева А.А. Фитоолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. Москва ; Сыктывкар ; Элиста : Полтекс, 2001. 140 с.
6. Bowdery D.B., Hart D., Wallis L.A. A universal phytolith key // Phytoliths Applications in Earth Sciences and human history / ed. J. D. Meunier, F. Colin. Rotterdam : Balkema, 2001. P. 267–269.
7. Madella M., Alexandre A., Ball T. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0 // Annals of Botany. 2005. Vol. 96. P. 253–260.
8. Олонова М.В., Мезина Н.С. Фитоолиты некоторых мезофильных видов мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* и возможность их использования в систематике // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2011. № 1(13). С. 51–60.
9. Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю., Силантьева М.М., Гальцова Т.В. Основы фитоолитного анализа : учеб. пособие. Барнаул : Изд-во Алт. гос. ун-та, 2013. 76 с.
10. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М. : Едиториал УРСС, 2001. 528 с.
11. Киселева Н.С. Анатомия и морфология растений. Курс лекций. 2-е изд. Минск : Высшая школа, 1976. 320 с.
12. Ефимов В.М., Ковалева В.Ю. Многомерный анализ биологических данных : учеб. пособие. 2-е изд. СПб. : ВИЗР, 2008. 87 с.

13. Киселева Н.К. Изучение фитоцитов в почвах для выяснения истории растительности степей Восточной Монголии // Известия АН СССР. Сер. геогр. 1982. № 2. С. 95–106.
14. Lisztes-Szabó Z., Kovács S., Pető Á. Phytolith analysis of *Poa pratensis* (Poaceae) leaves // Turkish Journal of Botany. 2014. Vol. 38. doi:10.3906/bot-1311-8.
15. Силантьева М.М., Сперанская Н.Ю., Соломонова М.Ю. Реконструкция эволюции растительного покрова степного фитоценоза Кулунды // Вестник алтайской науки. 2014. № 1. С. 198–203.
16. Toivonen H., Toivonen T. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subop. *vigneae* (Cyperaceae) studies by SEM // Ann. Bot. Fennici. 1978. Vol. 13. P. 49–59.
17. Ollendorf A.L., Mulholland S.C., Rapp G. Phytoliths from some Israeli sedges // Israel J. Bot. 1987. Vol. 36, № 3. P. 125–132.
18. Honaine M.F., Zucol A.F., Osterrieth M.L. Phytolith analysis of Cyperaceae from the Pampean region, Argentina // Australian Journal of Botany. 2009. Vol. 57. P. 512–523.
19. Wallis L. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora // Review of Palaeobotany and Palynology. 2003. Vol. 125. P. 201–248.
20. Carnelli A.L., Theurillat J.-P., Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine – alpine plant species of the European Alps // Review of Palaeobotany and Palynology. 2004. Vol. 129. P. 39–65.

Поступила в редакцию 15.09.2015 г.; повторно 10.01.2016 г.;
принята 11.05.2016 г.; опубликована 23.06.2016 г.

Авторский коллектив:

Лада Наталья Юрьевна – м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: covaleova.nat@yandex.ru

Гаврилов Денис Александрович – канд. биол. наук, м.н.с. лаборатории биогеоценологии Института почвоведения и агрохимии СО РАН (г. Новосибирск, Россия).

E-mail: denis_gavrilov@list.ru

Lada NYu, Gavrilov DA. Analysis of phytolith composition of the main plant steppe ecosystems of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;2(34):53–68. doi: 10.17223/19988591/34/4 In Russian, English summary

Natalia Yu. Lada, Denis A. Gavrilov

Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russian Federation

Analysis of phytolith composition of the main plant steppe ecosystems of Western Siberia

In this paper, we attempted to establish a set of species-specificity phytolith forms of plants in different taxonomic groups of steppe phytocenosis in the south of Western Siberia under the International Code for Phytoliths Nomenclature 1.0.

We sampled plant material of dominant species at the site of the steppe ridges in the south of Novosibirsk region (south of Western Siberia, Russia). The basic families are Asteraceae, Poaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Fabaceae, Lamiaceae, Scrophulariaceae, Brassicaceae, Caryophyllaceae, Plumbaginaceae and Iridaceae. We carried out a comparative and quantitative characterization of phytolith content. Phytoliths were extracted from plants by dry ashing. We divided forms of each species into diagnostic, dominant and background. Diagnostic forms account for 30% or more of the total

number of morphological types in the sample and are the most important. Background forms are contributed less than 10%, their indicator role is small.

We found four types of phytoliths assemblage with the help of the factor analysis of plant phytoliths: 1) phytoliths assemblage of steppe phytocoenosis; 2) assemblage of dominant morphotypes of phytoliths of monocots and dicotyledonous families (diagnosis classes); 3) assemblage of diagnostic morphological types of phytoliths of family Poaceae; and 4) diagnostic phytolith morphotype (definition of Cyperaceae class and some genera of Poaceae). Phytolith assemblage of Poaceae are of trapeziform polylobate, trapeziform sinuate, trapeziform short cell, echinate long cell, scrobiculate long cell, rondel, lanceolate, saddle, parallelepipedal and cuneiform forms. Phytoliths assemblage of dicotyledonous are of psilate long cell and globular psilate shape. The complex of diagnostic morphotypes of phytoliths of Poaceae is bilobate, orbicular flat, scrobiculate long cell, parallelepipedal and cuneiform forms. The diagnostic phytoliths morphotype allow determining the genus of monocots. Papillae forms are typical of Cyperaceae. Bilobate and cross forms are typical of *Cleistogenes* sp. Parallelepipedal and cuneiform forms are typical of *Phragmites* sp. The results of this study concerning the systematics of phytoliths of steppe communities can be used for paleoecological reconstructions of steppe ecosystems.

The article contains 3 Figures, 1 Table, 20 References.

Key words: phytoliths assemblage; phytoliths; analysis of main components; phytolith nomenclature.

References

1. Tyurin IV. O biologicheskom nakoplenii kremnekisloty v pochvakh [On biological accumulation of silica in soils]. *Problemy sovetskogo pochvovedeniya – Problems of Soviet Soil Science*. 1937;4:3-6. In Russian
2. Twiss PC, Suess E, Smith R. Morphological classification of grass phytoliths. *Reprinted from the Soil Science Society of America Proceedings*. 1969;33(1):109-117.
3. Dobrovolskiy GV, Shoba SA. Rastrovaya elektronnaya mikroskopiya pochv [Scanning electron microscopy of soils]. Moscow: University of Moscow Publ.; 1978. 132 p. In Russian
4. Dinesman LG, Kiseleva NK, Knyazev AV. Istoriya stepnykh ekosistem Mongol'skoy Narodnoy Respubliki [The history of steppe ecosystems of the Mongolian People's Republic]. Moscow: Nauka Publ.; 1989. 215 p. In Russian
5. Golyeva AA. Phytoliths and their information role in natural and archeological objects. Moscow-Sykt'yvkar-Elista: Polteks Publ.; 2001. 140 p. In Russian
6. Bowdery DB, Hart D, Wallis LA. A universal phytolith key. In: *Phytoliths Applications in Earth Sciences and human history*. Meunier JD, Colin F, editors. Rotterdam: Balkema Publ.; 2001. pp. 267-269.
7. Madella M, Alexandre A, Ball T. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany*. 2005;96:253-260. doi: [10.1093/aob/mci172#sthash.AbpS09Tn.dpuf](https://doi.org/10.1093/aob/mci172#sthash.AbpS09Tn.dpuf)
8. Olonova MV, Mezina NC. Phytoliths of some mesomorphic species of Bluegrasses (*Poa* L.) section *Stenopoa* and possibility of their use in systematic. *Tomsk State University Journal of Biology*. 2011;1(13):51-60. In Russian, English summary
9. Speranskaya NYu, Solomonova MYu, Silant'eva MM, Gal'tsova TV. Osnovy fitolitnogo analiza. Uchebnoe posobie [Fundamentals of phytoliths analysis. Study guide]. Barnaul: Altay State University Publ.; 2013. 76 p. In Russian
10. Lotova LI. Morfologiya i anatomiya vysshikh rasteniy [The morphology and anatomy of higher plants]. Moscow: Editorial URSS; 2001. 528 p. In Russian

11. Kiseleva NS. *Anatomiya i morfologiya rasteniy. Kurs lektsiy* [Anatomy and morphology of plants. Series of lectures]. 2nd ed. Minsk: Vysheyschaya shkola Publ.; 1976. 320 p. In Russian
12. Efimov VM, Kovaleva VYu. *Mnogomernyy analiz biologicheskikh dannykh. Uchebnoe posobie. 2-e izd.* [Multivariate analysis of biological data. Study guide. 2nd ed.]. St. Petersburg: VIZR Publ.; 2008. 87 p. In Russian
13. Kiseleva NK. *Izucheniye fitolitov v pochvax dlya vyyasneniya istorii rastitel'nosti stepey Vostochnoy Mongolii* [The study of phytoliths in soils to determine the history of the steppe vegetation in Eastern Mongolia]. *Izvestiya AN SSSR. Seriya Geograficheskaya*. 1982;2:95-106. In Russian
14. Lisztes-Szabó Z, Kovács S, Pető Á. Phytolith analysis of *Poa pratensis* (Poaceae) leaves. *Turkish Journal of Botany*. 2014;38:1-13. doi: [10.3906/bot-1311-8](https://doi.org/10.3906/bot-1311-8)
15. Silant'eva MM, Speranskaya NYu, Solomonova MYu. *Rekonstruktsiya evolyutsii rastitel'nogo pokrova stepnogo fitotsenoza Kulundy* [Evolution reconstruction of the vegetation cover in steppe phytocenosis of Kulunda]. *Vestnik Altayskoy nauki*. 2014;1:198-203. In Russian
16. Toivonen H, Toivonen T. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subopu. *vignea* (Cyperaceae) studies by SEM. *Ann. Bot. Fennici*. 1978;13:49-59.
17. Ollendorf AL, Mulholland SC, Rapp G. Phytoliths from some Israeli sedges. *Israel J. Bot.* 1987;36(3):125-132.
18. Honaine MF, Zucol AF, Osterrieth ML. Phytolith analysis of Cyperaceae from the Pampean region, Argentina. *Australian Journal of Botany*. 2009;57:512-523.
19. Wallis L. An overview of leaf phytolith production patterns in selected northwest Australian flora. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2003;125:201-248.
20. Carnelli AL, Theurillat J-P, Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine - alpine plant species of the European Alps. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 2004;129:39-65.

Received 15 September 2015; Revised 10 January 2016;

Accepted 11 May 2016; Published 23 June 2016.

Authors info:

Lada Natalia Yu., Junior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ac. Lavrentev Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: covaleova.nat@yandex.ru

Gavrilov Denis A., Cand. Sci. (Biol.), Junior Researcher, Laboratory of Biogeocenology, Institute of Soil Science and Agrochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, 8/2 Ac. Lavrentev Ave., Novosibirsk 630090, Russian Federation.

E-mail: denis_gavrilov@list.ru