

УДК 581.815(571.150)

Анатомические особенности эпидермы листа и формирование фитолитов некоторых представителей Poaceae юга Западной Сибири

М. Ю. Соломонова¹, Н. Ю. Сперанская¹, Д. Д. Рыжакова¹, П. Д. Гудкова^{1,2},
М. С. Блинные^{3,4}, М. М. Силантьева¹, Т. А. Терехина¹

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, Россия. E-mail: solomonova@edu.asu.ru

² Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, г. Томск, 634050, Россия

³ Казанский федеральный университет, ул. Кремлёвская 18, г. Казань, 420008, Россия.
E-mail: msblinnikov@stcloudstate.edu

⁴ St. Cloud State University, St. Cloud, MN 56301-4498, USA. E-mail: msblinnikov@stcloudstate.edu

Ключевые слова: кремний, короткие клетки, трихомы, фитолиты, эпидерма, *Achnatherum sibiricum*, *Agrostis gigantea*, *Elymus dahuricus*, *Festuca pratensis*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata*, *Phalaroides arundinacea*.

Аннотация. В статье приведен анализ основных морфотипов фитолитов злаков юга Западной Сибири и анатомической ультраструктуры эпидермы листовых пластинок. Фитолиты – кремниевые структуры, формирующиеся внутри клеток и позволяющие идентифицировать растение при палеоботанических исследованиях. Выбор объектов для изучения обоснован представленностью форм окремнения. Впервые сопоставлен состав форм фитолитов в % с анатомическими особенностями строения эпидермальных тканей листьев злаков. Исследованы семь видов злаков, в которых представлен полный набор морфотипов фитолитов, встречающихся у Poaceae на территории юга Западной Сибири: *Achnatherum sibiricum*, *Agrostis gigantea*, *Elymus dahuricus*, *Festuca pseudovina*, *Festuca pratensis*, *Koeleria cristata*, *Phalaroides arundinacea*. Их морфотипы фитолитов имеют диагностическое значение при археоботанических и палеоэкологических реконструкциях. Выявлена локализация основных форм фитолитов в эпидерме листовых пластинок этих видов. Установлены корреляции, касающиеся форм коротких клеток эпидермы, трихом и морфотипов фитолитов, формирующихся в них. Полученные данные о строении фитолитов расширяют представления об анатомическом строении тканей и позволяют оценить 3d-форму их отдельных клеток. Большинство диагностических морфотипов фитолитов соответствуют формам основных клеток эпидермы. Выявленные несоответствия формы ронделей и коротких клеток эпидермы у некоторых видов подтверждают сложность процесса образования кремниевых частиц. Фитолиты в форме ланцетных частиц формируются в трихомах не у всех видов злаков с выраженным опушением. Знания об анатомических особенностях формирования фитолитов позволяют избежать неточностей в определении кремниевых частиц из почвенных образцов и служат для расширения коллекции рецентных форм фитолитов, как для юга Западной Сибири, так и для Северной Евразии в целом.

Anatomical features of leaf epidermis and formation of silica phytoliths in some species of Poaceae of the south of West Siberia

M. Yu. Solomonova¹, N. Yu. Speranskaya¹, D. D. Ryzhakova¹, P. D. Gudkova^{1,2},
M. S. Blinnikov^{3,4}, M. M. Silantjeva¹, T. A. Terekhina¹

¹ Altai State University, Lenina av., 61, Barnaul, 656049, Russian Federation

² Tomsk State University, Lenina av., 35, Tomsk, 634050, Russian Federation

³ Kazan Federal University, Kremlevskaya st. 18. g, Kazan, 420008, Russian Federation

⁴ St. Cloud State University, St. Cloud, MN 56301-4498, USA

Keywords: *Achnatherum sibiricum*, *Agrostis gigantea*, *Elymus dahuricus*, epidermis, *Festuca pratensis*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata*, *Phalaroides arundinacea*, phytoliths, short cells, silica, trichomes.

Summary. The article analyzed main phytolith morphotypes produced and anatomical microscopic structure of grass leaf epidermis in dominant species in the south of West Siberia. Phytoliths are silica microfossils formed inside plant cells that allow identification of plants in paleobotanical studies. The choice of objects in the study was based on presence of strong silicification in selected dominant grasses. For the first time in our region, phytolith assemblage from a plant (% of morphotypes) was compared to the anatomical structure of leaf epidermis in Poaceae. We studied seven Poaceae species that together produced all major morphotypes found in soils of the region: *Achnatherum sibiricum*, *Agrostis gigantea*, *Elymus dahuricus*, *Festuca pseudovina*, *Festuca pratensis*, *Koeleria cristata*, *Phalaroides arundinacea*. Because all of these species were regionally important dominants, their phytoliths would help diagnose specific plant communities. We showed localization of main phytoliths in the leaves of these species and compared short cell and trichome distribution in a plant with its silicification. The results allowed to better visualize 3D shapes of epidermal cells. Most common phytoliths were formed as cell wall casts that repeat the shape of the cell in question. Some short cells, for example rondels and bilobates, did not match the shape of the cell, indicating active shaping process present inside the cells. An interesting result was a lack of silicification of trichomes in some grasses despite heavy trichome presence. This study will help researchers to avoid mistakes in identifying common dominant plants based on their phytolith record in paleosediments, within West Siberia and across all of Northern Eurasia.

Введение

Специфичность строения эпидермы листьев представителей семейства Poaceae Barnhart была показана в ранних исследованиях по анатомии растений (Metcalfе, 1960). Изначально была выявлена специфичность клеток эпидермы на уровне подсемейств (Parry, Smithson, 1964; Sangster, 1970), что недавно подтверждено для всех 12 подсемейств злаков в Африке (Neumann et al., 2016). В Северной Америке специфичность была также показана для некоторых триб в пределах *Pooideae* Benth. (Blackman, 1971; Mulholland, 1989; Fredlund, Tieszen, 1994). Результаты анатомических исследований тканей злаков применяются при решении вопросов систематики на видовом уровне (Brown, 1958; Ellis, 1986; Shavrova, 2007; Gudkova, Olonova, 2012). Клетки эпидермы злаков подвержены выраженному окремнению (Esau, 1953). В результате этого процесса образуются кремниевые тельца, которые повторяют форму вмещающих их клеток за счет отложения кремниевой кислоты в стенке, либо накопления внутри клетки с помощью активного транспорта. Последние – фитолиты, формируются в основных коротких клетках эпидермы (Twiss et al., 1969; Sase, Kondo, 1974; Twiss, 2001). Хотя окремнение выражено в длинных клетках, трихомах и устьицах, специфичность морфотипов, возникающих в этих структурах, изучена еще недостаточно (Twiss, 1992, 2001; Wang, Lu, 1993; Madella et al., 2005). Фитолиты являются важными индикаторами в палеоэкологических, палеопочвенных и археоботанических исследованиях, дополняя палинологические данные и имея ряд преимуществ в реконструкции локальной расти-

тельности и флоры (Gol'eva, 2001; Matiushkina et al., 2017; Semenyak et al., 2018).

Как и строение эпидермы, формы фитолитов злаков имеют систематическое значение. Наиболее явно различия в наборе морфотипов фитолитов выражены на уровне подсемейств (Twiss et al., 1969; Lu, Liu, 2003). Для подсем. *Pooideae*, которое является основным на территории юга Западной Сибири, характерно наличие следующих специфичных морфотипов: ронделей, трапециевидных полилопастных и двулопастных частиц. Часто присутствует окремнение трихом и длинных клеток (Twiss et al., 1969; Speranskaya et al., 2014, 2018). Специфичность форм фитолитов на родовом и видовом уровнях показана только для культурных злаков и, по большей части, на основе морфометрических параметров (Ball et al., 1996, 1999). Для диких злаков определен набор фитолитов, характерных для тех или иных родов. Например, у родов *Stipa*, *Festuca*, *Leymus*, *Elymus* встречаются разнообразные формы ронделей, у *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Dactylis* из специфичных форм доминируют полилопастные трапециевидные частицы, у *Agropyron* и *Koeleria* в большом количестве представлены волнистые пластинки (Kiseleva, 1989; Gol'eva, 2001; Blinnikov, 2005; Speranskaya et al., 2016, 2018).

Для территории юга Западной Сибири отмечены различия в наборе морфотипов фитолитов злаков различных жизненных форм и экологических групп. Выявлено, что у корневищных злаков преобладают полилопастные формы фитолитов, у дерновинных – рондели и волнистые пластинки (Speranskaya et al., 2016). В настоящее время важным является установление мест лока-

лизации специфичных морфотипов фитолитов, так как это необходимо для понимания продукции растениями кремниевых частиц, расширения возможности определения растения и его частей по фитолитам.

Одно из первых сопоставлений основных клеток эпидермы степных злаков с формами окремнения было проведено Н. К. Киселевой (Kiseleva, 1989). Ею были проанализированы формы фитолитов в таких родах, как *Festuca*, *Koeleria*, *Poa*, *Stipa*. Результаты этого анализа были сопоставлены с анатомической структурой эпидермы листовых пластинок этих растений. В итоге были выявлены места локализации диагностических форм фитолитов и их взаимное расположение (Kiseleva, 1989). В настоящий момент накоплен значительный материал по морфотипам фитолитов, которые формируются в коротких клетках эпидермы злаков в умеренных широтах (Blinnikov, 2005; Yost, Blinnikov, 2011) и в тропиках (Novello, Barboni, 2015; Neumann et al., 2016). Также имеются данные о систематической специфичности строения эпидермы у некоторых видов (Shavtova, 2007; Gudkova, Olonova, 2012; Ryzhakova, Gudkova, 2018). Работ, посвященных пространственной локализации фитолитов в эпидермальной ткани, немного (Madella et al., 2005).

Представленное исследование направлено на сопоставление форм фитолитов с анатомическим строением листьев злаков подсем. *Pooideae* и выявление мест локализации специфичных морфотипов в эпидермальной ткани. Впервые подробно сопоставлены формы клеток эпидермы и морфотипы фитолитов с учетом процентного состава морфотипов кремниевых частиц у отдельных видов злаков. Это позволяет судить о степени окремнения разных эпидермальных структур.

Материалы и методы

В ходе исследования нами были сопоставлены анатомическая ультраструктура листьев семи видов сем. Poaceae и набор морфотипов фитолитов в них. Для анализа выбраны виды, включающие в себя все их разнообразие для подсем. *Pooideae* на юге Западной Сибири: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Agrostis gigantea* Roth, *Elymus dahuricus* Turcz. ex Griseb., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Festuca pratensis* Huds., *Koeleria cristata* (L.) Pers., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert. Большинство из них, кроме первого вида, широко распространено в

Северной Евразии и Северной Америке, и фитолиты некоторых из них уже изучались ранее (Blackman, 1971; Sangster et al., 1983).

Анатомическая ультраструктура злаков была исследована на сканирующем электронном микроскопе SNE-4500M (Корея). Материал для сканирования отбирался из средней части листовой пластинки площадью $0,5 \times 1$ см². Полученные образцы в сухом виде фиксировали на двустороннем электропроводящем углеродном скотче в двух вариантах – с адаксиальной и абаксиальной сторон. Для уменьшения влияния заряда их обрабатывали методом термического напыления в вакууме золотом. Образцы исследовали в режиме высокого вакуума, поверхность сканировали при ускоряющем напряжении 20 кВ. Определение размера и формы клеток проводили при увеличении $\times 300$, $\times 900$, а общего характера поверхности – $\times 150$. Абаксиальная и адаксиальная стороны рассматривались отдельно. При изучении листовых пластинок использовалась терминология, предложенная К. Меткалфом (Metcalfe, 1960) и Р. П. Эллисом (Ellis, 1979).

Фитолиты изучались в световом микроскопе Olympus BX-51 и камеры Olympus XC-50. Кремниевые частицы были получены путем сухого озоления листьев злаков по методике А. А. Гольевой (Gol'eva, 2001). В каждом полученном образце был произведен подсчет более 30 морфотипов фитолитов, при этом выборка по каждой пробе составила 300 частиц. На основе полученных данных для каждого вида были выявлены доминирующие морфотипы фитолитов, особенности которых сопоставлялись с данными электронного сканирования листовых пластинок.

Результаты и их обсуждение

В итоговый анализ вошли морфотипы фитолитов, обладающие диагностической значимостью для семейства Poaceae. Поэтому при описании эпидермы основной акцент был сделан на короткие клетки и трихомы (шипики, щетинки, волоски) (табл.).

Двулопастные частицы *Stipa*-типа отличаются от простых двулопастных частиц менее выраженными лопастями и боковой трапециевидной проекцией. Встречаются у многих представителей злаков с СЗ-типом фотосинтеза (в отличие от простых двулопастных частиц). Наиболее часто указаны для рода *Stipa* и в значительном числе обнаружены у североамериканских видов: *S. occidentalis* (*Achnatherum occidentale*), *S. thurberiana* (*A. thurberianum*) и *S. viridula*

(*Nassella viridula*) (Fredlund, Tieszen, 1994; Blinnikov, 2005), и у некоторых других представителей трибы *Stipae*. У вида *S. occidentalis* более 50 % кремниевых частиц представлено двулопастными частицами *Stipa*-типа (Blinnikov, 2005). У западносибирских видов ковылей этот морфотип встречается редко (Gudkova, Olonova, 2012; Speranskaya et al., 2014; Olonova et al., 2016). В представленном исследовании двуло-

пастные частицы *Stipa*-типа в большом числе обнаружены у *Achnatherum sibiricum* (табл., рис. 1 a1). Короткие клетки расположены у этого вида только в области над жилками (рис. 1A), поэтому выраженное доминирование двулопастных частиц свидетельствует о сильном окремнении коротких клеток по сравнению с остальными эпидермальными структурами.

Таблица

Сопоставление основных морфотипов фитолитов и эпидермы листовых пластинок

Вид (триба)	Формы основных клеток эпидермы листа	Основные диагностические морфотипы фитолитов
<i>Achnatherum sibiricum</i> (<i>Stipae</i> Dumort.)	Короткие клетки двулопастной формы, расположены над жилками. Трихомы представлены шипиками и щетинками, расположенными в основном с адаксиальной поверхности.	Двулопастные частицы <i>Stipa</i> -типа (84 %).
<i>Agrostis gigantea</i> (<i>Poeae</i> R. Br.)	Короткие клетки лопастной формы, расположены над жилками. Трихомы представлены шипиками, в основном с адаксиальной стороны.	Полилопастные трапеции (36 %), волнистые пластинки (18 %), конусовидные рондели низкие (16 %), ланцетные частицы с массивным основанием (8 %).
<i>Elymus dahuricus</i> (<i>Triticeae</i> Dumort.)	Короткие клетки овальной и округлой формы абаксиальной стороны, с адаксиальной стороны короткие клетки имеют вогнутую поверхность и ровные стенки. Трихомы в основном с адаксиальной стороны.	Конусовидные рондели низкие (57 %), килевидные рондели с одним килем (10 %).
<i>Festuca pseudovina</i> (<i>Poeae</i> R. Br.)	Короткие клетки с абаксиальной и адаксиальной стороны округлой формы.	Трапециевидные рондели низкие (42 %), конусовидные рондели низкие (29 %).
<i>Festuca pratensis</i> (<i>Poeae</i> R. Br.)	С абаксиальной стороны короткие клетки имеют округлую или овальную форму и расположены в костальной области. Короткие клетки с адаксиальной стороны могут быть округлые или сильно вытянутые овальные, их длина превышает ширину в 2–3 раза, расположены в костальной области.	Трапециевидные рондели низкие (40 %), волнистые пластинки (14 %), трапециевидные рондели высокие (9 %), конусовидные рондели низкие (8 %).
<i>Koeleria cristata</i> (<i>Poeae</i> R. Br.)	Короткие клетки округлой или эллиптической формы в основном с абаксиальной стороны листа. Различия между костальной и интеркостальной областью не выражены. Трихомы многочисленны с обеих сторон (шипика, микроволоски).	Волнистые пластинки (27 %), конусовидные рондели низкие (12 %), полилопастные трапеции (8 %).
<i>Phalaroides arundinacea</i> (<i>Poeae</i> R. Br.)	Короткие клетки, овальной или слегка сдавленной в средней части формы, располагаются в области над жилками с адаксиальной стороны. Шипики в области над жилками с абаксиальной стороны.	Волнистые пластинки (17 %), трапециевидные рондели низкие (17 %), полилопастные трапеции (16 %), конусовидные рондели низкие (16 %).

Полилопастные трапециевидные частицы (полилопастные трапеции) являются диагностическим морфотипом для подсем. *Pooideae* (Lu, Liu, 2003). В различных публикациях отмечены для следующих родов: *Agrostis*, *Calamagrostis*, *Bromus*, *Dactylis*, *Lolium*, *Poa* и др. (Blinnikov,

2005; McCune, Pellatt, 2013; Speranskaya et al., 2016, 2018). Среди исследованных нами видов указанный морфотип наиболее характерен для *Agrostis gigantea* (табл., рис. 1 b2), в меньшем числе представлен у *Phalaroides arundinacea* и *Koeleria cristata*. Этот морфотип формируется в

продолговатых коротких клетках, которые расположены в области над жилками. При этом лопасти у этих клеток не всегда видны при исследовании эпидермы листовых пластинок с помощью электронного сканирующего микроскопа.

Волнистые пластинки были отмечены Н. К. Киселевой в качестве диагностических форм для *Koeleria* и *Agropyron*. Также подобные морфотипы отмечаются в таких родах, как *Bromus*, *Phleum* и др. (Kiseleva 1989; Fredlund, Tieszen, 1994;

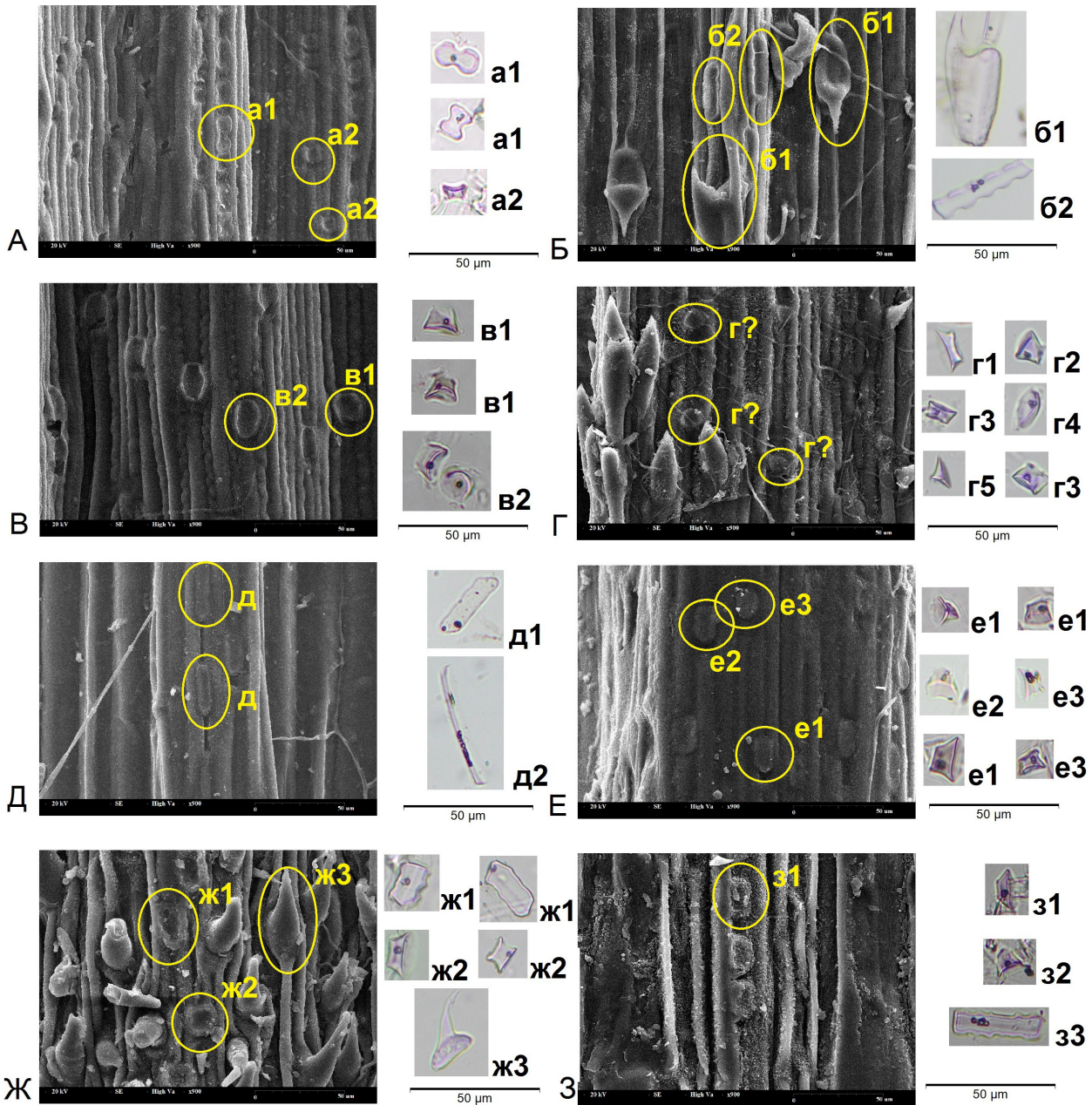


Рис. 1. Эпидерма листовых пластинок злаков (электронный сканирующий микроскоп, увеличение $\times 900$, фото: Рыжакова Д. Д., Гудкова П. Д.) и фитолиты в листьях (световой микроскоп, автор Соломонова М. Ю.). *Achnatherum sibiricum*: А – эпидерма; а1 – двулопастные частицы Stipa-типа; а2 – седловидный рондель. *Agrostis gigantea*: Б – эпидерма; б1 – трихома; б2 – полилопастная трапециевидная частица. *Elymus dahuricus*: В – эпидерма; в1 – трапециевидный рондель; в2 – конусовидный рондель. *Festuca pseudovina*: Г – эпидерма; г1 – килевидный рондель; г2 – трапециевидные рондель; г3 – конусовидный рондель; г4 – рондель с округлым основанием; г5 – килевидный рондель с одним килем. *Festuca pratensis*: Д – эпидерма (адаксиальная сторона); д1 – волнистая пластинка вид сверху; д2 – волнистая пластинка вид сбоку; Е – эпидерма (абаксиальная сторона); е1 – трапециевидный рондель; е2 – седловидный рондель; е3 – конусовидный рондель. *Koeleria cristata*: Ж – эпидерма; ж1 – волнистая пластинка; ж2 – конусовидный рондель; ж3 – трихома. *Phalaroides arundinacea*: З – эпидерма; з1 – трапециевидный рондель; з2 – конусовидный рондель; з3 – волнистая пластинка. Желтым выделены места локализации фитолитов.

Blinnikov, 2005; Speranskaya et al., 2016, 2018). Среди изученных в рамках представленного исследования видов этот морфотип преобладает у *Koeleria cristata* (табл., рис. 1 ж1), встречается также в значительном числе у *Agrostis gigantea*, *Festuca pratensis* и *Phalaroides arundinacea* (рис. 1 з3). У житняка гребенчатого этот морфотип формируется в коротких клетках по всей абаксиальной поверхности листа, у остальных в коротких клетках над жилками. У *Phalaroides arundinacea* при сканировании листовой пластинки в электронном микроскопе различия между клетками, которыми продуцируются поллопастные трапеции и волнистые пластинки, не выявлены (табл.).

Рондели (усеченные конусовидные частицы, трапециевидные короткие частицы, округлые короткие частицы, седла) характерны для подсем. *Pooideae* и в большем числе встречаются в родах *Festuca*, *Poa*, *Stipa* и некоторых других (Fredlund, Tieszen, 1994; Gol'eva, 2001; Lu, Liu, 2003; Blinnikov, 2005).

Для злаков территории юга Западной Сибири была предложена классификация ронделей по их высоте (низкие, высокие), форме (конусовидные, трапециевидные), степени вогнутости верхнего основания (седловидные), наличие выростов на нижнем, обращенном вглубь листовой пластинки, основании (килевидные) (Speranskaya et al., 2018). Из перечисленных форм у исследованных злаков преобладают четыре морфотипа.

Конусовидные низкие рондели среди исследованных видов доминируют у *Elymus dahuricus* (табл., рис. 1 в2), значительно их число у *Festuca pseudovina* (табл., рис. 1 г3). Этот морфотип присутствует также у всех видов за исключением *Achnatherum sibiricum*. Конусовидные рондели формируются у изученных видов в коротких клетках, которые, как правило, расположены над жилками. Значительная доля этого морфотипа в наборе фитоцитов у видов с малым числом округлых коротких клеток свидетельствует об их высокой способности к окремнению.

Трапециевидные низкие рондели доминируют у видов *Festuca pseudovina* (табл., рис. 1 г2) и *Festuca pratensis* (табл., рис. 1 е1). Это не первое исследование, которое показывает продуцирование подобных форм в р. *Festuca* (Solomonova et al., 2015). При исследовании эпидермы *Festuca pseudovina* и *F. pratensis* четырехугольная форма верхнего основания ронделей прослеживается слабо (табл., рис. 1 Г, Д, Е), но у фитоцитов, изученных в световом микроскопе, четко прослеживается трапециевидная 3-d форма.

Трапециевидные высокие рондели (табл.), у которых высота превышает ширину верхнего основания, встречаются только у *Festuca pratensis* и формируются в тех же клетках, что и два других типа ронделя. При исследовании структуры эпидермы в электронном сканирующем микроскопе различия между высотой ронделей не видны.

Килевидные рондели с одним килем встречаются у вида *Elymus dahuricus* (табл., рис. 1 г5) и имеют округлое верхнее основание. При исследовании структуры эпидермы с помощью электронного сканирующего микроскопа короткие клетки, в которых формируются этот морфотип, неотличимы от клеток, образующих конусовидные рондели.

Окремнения таких структур эпидермы, как щетинки, шипики, волоски и прочее в форме фитоцитов, в русскоязычной литературе называются «трихомы» или ланцетные частицы (Gol'eva, 2001; Speranskaya et al., 2018). Они формируются у многих родов злаков, некоторых осок и единичных двудольных (Bobrov et al., 2016; Lada, Gavrillov, 2016). Ланцетные частицы являются примером экологически зависимого окремнения (Strömberg, 2004). Было показано для семейства *Poaceae*, что в большем числе трихомы формируются у длиннокорневищных злаков, произрастающих на местах с достаточным или избыточным увлажнением (Speranskaya et al., 2016, 2018). В эпидерме листа почти всех изученных нами видов присутствуют образования, в которых могут формироваться ланцетные частицы, но в изученных образцах они присутствуют в единичном количестве за исключением *Agrostis gigantea*. Для злаков юга Западной Сибири было предложено деление ланцетных частиц в зависимости от соотношения основания и отростка, что соотносится с подходом А. А. Гольевой к классификации трихом (Gol'eva, 2001; Speranskaya et al., 2018).

Ланцетные частицы с массивным основанием, или трихомы («лесные» по А. А. Гольевой (Gol'eva, 2001)) формируются в значимом числе у *Agrostis gigantea* (табл., рис. 1 б1), преимущественно с адаксиальной поверхности листа.

Остальные морфотипы фитоцитов (рис. 1 а2, г4, е2) у изученных видов представлены в единичном числе.

Анализируя результаты сопоставления ультраструктуры эпидермы злаков с набором доминирующих форм фитоцитов прослеживается закономерное окремнение коротких клеток и соответствие фитоцитов их формам. Тем не ме-

нее, имеются некоторые отличия в особенностях геометрических форм коротких клеток и формирующихся в них фитолитов, что прослеживается на таких формах, как полилопастные трапеции и рондели. Также стоит отметить, что не все виды, имеющие трихомы (волоски, шипики и пр.) формируют ланцетные частицы. Этот факт является еще одним подтверждением экологически обусловленного окремнения некоторых клеток (трихом, длинных частиц). При палеоэкологических реконструкциях следует учитывать специфику формирования фитолитов и их анатомическую приуроченность, так как это дает возможность избежать неточностей в формулировке названий морфотипов фитолитов и оценки их принадлежности отдельным растениям.

Полученные сведения расширяют данные не только об анатомической специфике фитолитов, но и о их систематической значимости. В некоторых работах высказывается предположение о специфичности фитолитов эпидермы злаков в пределах триб *Poeae*, *Triticeae* (*Hordeae*), *Avenae*, *Stipae* и некоторых других (Blackman, 1971; Mulholland, 1989; Fredlund, Tieszen, 1994). Взяв за основу классификацию Poaceae 2015 г. (Soreng et al., 2015), стоит отметить различия по набору форм фитолитов у разных видов *Poeae*, хоть и имеются некоторые отличия состава форм у представителей этой трибы от набора морфотипов видов *Stipeae* и *Triticeae*. В то же время, имеются данные о формировании фитолитов у *Stipa* и информация о строении эпидермы этого злака (Shavtova, 2007; Gudkova, Olova, 2012; Speranskaya et al., 2014; Olova et al., 2016), которые указывают на близость форм основных эпидермальных клеток и морфотипов фитолитов этих злаков к структурам *Festuca*. Таким обра-

зом, вопрос систематической принадлежности фитолитов *Pooideae* требует дальнейшего изучения. Это стоит учитывать в палеоэкологических исследованиях при определении таксономической принадлежности фитолитов злаков.

Заключение

Фитолиты представителей сем. Poaceae имеют широкую область применения в палеоботанике, палеоэкологии, изучении генезиса почв, анатомии растений и систематике злаков. Сопоставление анатомической ультраструктуры эпидермы с набором основных морфотипов фитолитов, образующихся в листовых пластинках злаков позволило выявить места локализации специфичных форм фитолитов. В большей степени у исследованных видов окремнению подвержены короткие клетки абаксиальной поверхности листа. Форма коротких клеток в большинстве случаев соответствует формам фитолитов. Знания о строении фитолитов злаков расширяют представления об анатомическом строении эпидермальных тканей, так как позволяют оценить высоту коротких клеток. Выявленные различия между набором фитолитов злаков на данном этапе изучения не позволяют судить о систематической специфичности морфотипов на уровне триб, но показывают перспективность таких направлений исследования.

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке проекта РФФИ 17-04-00437 «Влияние эколого-ценотических и климатических факторов на формирование фитолитных спектров основных фитоценозов Северного Алтая».

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Blackman E.** 1971. Opaline silica bodies in the range grasses of southern Alberta. *Canadian Journal of Botany* 49: 769–781. DOI: 10.1139/b2012-070
- Blinnikov M.** 2005. Phytoliths in plants and soils of the interior Pacific Northwest, USA. *Review of Palaeobotany and Palynology* 135: 71–98. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2005.02.006
- Bobrov A. A., Semenov A. N., Alexeev Yu. E.** 2016. Phytoliths of species some genera of the family Cyperaceae. *Environmental dynamics and global climate change* 7, 1: 27–33 [In Russian]. (**Бобров А. А., Семенов А. Н., Алексеев Ю. Е.** 2016. Фитолиты видов некоторых родов семейства Cyperaceae // ДОСигИК, Т. 7, № 1. С. 27–33). DOI: 10.17816/edgccc7127-33
- Brown W. V.** 1958. Leaf anatomy in grass systematics. *Botanical Gazette*, 119, 3: 170–178. DOI: 10.1086/335974
- Ellis R. P.** 1986. A review of comparative leaf blade anatomy in the systematics of the Poaceae: the past twenty-five years, in Soderstrom. In: *Grass Systematics and Evolution*. Eds. T. R. Soderstrom, K. H. Hilu. Washington, 3–11 pp.
- Ellis R. P.** 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. The epidermis as seen in surface view. *Bothalia* 12: 641–671. DOI: 10.1086/335974

- Esau K.** 1953. *Plant Anatomy*. Wiley, New York, Chapman & Hall, London, 735 pp.
- Fredlund G., Tieszen L. T.** 1994. Modern phytolith assemblages from the North American Great Plains. *Journal of Biogeography* 21(3): 321–335. DOI: 10.2307/2845533
- Gol'eva A. A.** 2001. *Phytoliths and their information role in natural and archaeological objects*. Elista, Moscow, Syktyvkar, 200 pp. [In Russian]. (**Гольева А. А.** Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. М., Сыктывкар, Элиста, 2001. 200 с.).
- Gudkova P. D., Oloнова M. V.** 2012. Micromorphology of abaxial epidermis of siberian *Stipa* L. leaf blades. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology] 3, 19: 33–45. (**Гудкова П. Д., Олонова М. В.** Микроморфологическое изучение абаксиальной эпидермы листовых пластинок Сибирских видов рода *Stipa* L. // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2012. № 3, 19. С. 33–45). DOI: 10.17223/19988591/19/3
- Kiseleva N. K.** 1989. Phytolith analysis of zoogenic deposits and buried soils. In: L. G. Dinesman, N. K. Kiseleva, A. V. Knyazev. *Istoriya stepnykh ekosistem Mongolskoy Narodnoy Respubliki* [The history of the steppe ecosystems of the Mongolian People's Republic]. Nauka, Moscow, 15–36 pp. [In Russian]. (**Киселева Н. К.** Фитолитный анализ зоогенных отложений и погребенных почв // Л. Г. Динесман, Н. К. Киселева, А. В. Князев. История степных экосистем Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1989. С. 15–36).
- Lada N. Yu., Gavrilov D. A.** 2016. Analysis of phytolith composition of the main plant steppe ecosystems of Western Siberia. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* [Tomsk State University Journal of Biology] 2(34): 53–68 [In Russian]. (**Лада Н. Ю., Гагрилов Д. А.** Анализ фитолитного состава основных растений степных экосистем Западной Сибири // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2016. № 2(34). С. 53–68). DOI: 10.17223/19988591/34/4
- Lu H., Liu K.-b.** 2003. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58: 587–600. DOI: 10.1016/S0272-7714(03)00137-9
- Madella M., Alexandre A., Ball T.** 2005. International Code for Phytolith Nomenclature 1.0. *Annals of Botany* 96: 253–260. DOI: 10.1093/aob/mci172
- McCune J. L., Pellatt M. G.** 2013. Phytoliths of Southeastern Vancouver Island, Canada, and their potential use to reconstruct shifting boundaries between Douglas-fir forest and oak savannah. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 383–384: 59–71. DOI: 10.1016/j.palaeo.2013.05.003
- Matiushkina L. A., Golyeva A. A., Stenina A. S., Kharitonova G. V.** 2017. Forms of biogenic silica in meadow soils of the Middle Amur Lowland. *Regionalnyye problemy* [Regional problems] 20, 1: 34–38 [In Russian]. (**Матиюшкина Л. А., Гольева А. А., Стенина А. С., Харитоновна Г. В.** Формы биогенного кремнезема в луговых почвах Среднеамурской низменности // Региональные проблемы, 2017. Т. 20, № 1. С. 34–38).
- Metcalfe C. R.** 1960. *Anatomy of Monocotyledons. I. Gramineae*. Clarendon Press, Oxford, 731 pp. DOI: 10.1126/science.133.3467.1817-a
- Mulholland S.** 1989. Phytolith shape frequencies in North Dakota grasses: a comparison to general patterns. *Journal of Archaeological Science* 16: 489–511. DOI: 10.1016/0305-4403(89)90070-8
- Neumann K., Fahmy A. G., Müller-Scheefel N., Schmidt M.** 2017. Taxonomic, ecological and palaeoecological significance of leaf phytoliths in West African grasses. *Quaternary International* 434 (B): 15–32. DOI: 10.1016/j.quaint.2015.11.039
- Novello A., Barboni, D.** 2015. Grass inflorescence phytoliths of useful species and wild cereals from sub-Saharan Africa. *Journal of Archaeological Science* 59: 10–22. DOI: 10.1016/j.jas.2015.03.031
- Oloнова M. V., Gudkova P. D., Barkworth M. E.** 2016. Lemma micromorphology and the systematics of siberian species of *Stipa* (Poaceae). *Nordic Journal of Botany* 34(3): 322–334. DOI: 10.1111/njb.00881
- Parry D. W., Smithson, F.** 1964. Types of opaline silica depositions in the leaves of British grasses. *Annals of Botany* 28: 169–185. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a083891
- Ryzhakova D. D., Gudkova P. D.** 2018. A leaf blade anatomical survey of some grasses species groups from the Altai Republic. In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of 17th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, Altai Republic 24–26 May 2018)*, Barnaul: 255–259 pp. [In Russian]. (**Рыжакова Д. Д., Гудкова П. Д.** Анатомические особенности строения эпидермы листовой пластинки отдельных групп злаков Республики Алтай // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сборник научных статей по материалам XVII международной научно-практической конференции (Барнаул, Республика Алтай 24–26 мая). Барнаул, 2018. С. 255–259).
- Sangster A. G.** 1970. Intracellular Silica Deposition in Immature Leaves in Three Species of the Gramineae. *Annals of Botany* 34: 245–257. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a084359
- Sangster, A. G., Hodson M. J., Parry D. W.** 1983. Silicon deposition and anatomical studies in the inflorescence bracts of four *Phalaris* species with their possible relevance to carcinogenesis. *New Phytologist* 93, 1: 105–122. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1983.tb02696.x
- Sase T., Kondo R.** 1974. The study of opal phytoliths in the humus horizon of buried volcanic-ash soils in Hokkaido. *Research Bulletin of the Obihiro University* 8: 465–483.

Shavrova P. D. 2007. The study of the anatomical structure of the leaf of the mountainous Altai feather-grass for systematics. In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of 6th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, 25–28 October 2007)*, Barnaul: 354–356 [In Russian]. (**Шаврова П. Д.** Изучение анатомического строения листьев ковылей Горного Алтая для целей систематики // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы Шестой Международной научно-практической конференции (25–28 октября 2007 г., Барнаул). Барнаул, 2006. С. 354–356).

Semenyak N. S., Golyeva A. A., Syrovatko A. S., Troshina A. A. 2018. The comparative characteristics phytolith, pollen and charcoal methods (by materials archaeological sites in the middle river Oka I millennium AD). In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of 17th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, Altai Republic 24–26 May 2018)*, Barnaul: 304–308 pp. (**Семеняк Н. С. Гольева А. А. Сыроватко А. С. Трошина А. А.** Сравнительный анализ фитолитного, спорово-пыльцевого и педоантропологического методов (по материалам археологических памятников второй пол. I тыс. н. э. в Московской области // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сборник научных статей по материалам XVII международной научно-практической конференции (Барнаул, Республика Алтай 24–26 мая). Барнаул, 2018. С. 304–308).

Solomonova M. Yu., Speranskaya N. Yu., Silantjeva M. M., Mitus A. A. 2015. Incidence of phytoliths at form of trapezium-shape short particles of grasses of different ecological groups in the south of Western Siberia. In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: Proceedings of 14th International Scientific-Practical Conference (Barnaul, 25–29 May 2015)*, Barnaul: 295–300 pp. [In Russian]. (**Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М., Митус А. А.** Встречаемость фитолитов в форме трапециевидных коротких частиц у злаков различных эколого-ценотических групп юга Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сборник научных статей по материалам Четырнадцатой международной научно-практической конференции (Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). Барнаул, 2015. С. 295–300).

Speranskaya N. Yu., Solomonova M. Yu., Silantjeva M. M., Genrih Yu. V., Blinnikov M. S. 2018. Cereal phytoliths of Northern Altai. *Ukrainian Journal of Ecology* 8(1): 762–771 [In Russian]. (**Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Силантьева М. М., Гейнрих Ю. В., Блинные М. С.** Фитолиты злаков Северного Алтая // Ukrainian Journal of Ecology, 2018, 8(1): 762–771). DOI: 10.15421/2018_278

Speranskaja N. Yu., Solomonova M. Yu., Silantjeva M. M. 2014. Diversity of the feather-grass (*Stipa*) phytoliths in the south of Western Siberia. *Izvestiya of Altai State University* 3–1(83): 89–94 [In Russian]. (**Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Силантьева М. М.** Разнообразие фитолитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия Алтайского государственного университета, 2014. № 3–1(83). С. 89–94). DOI: 10.14258/izvasu(2014)3.1-16

Speranskaya N. Yu., Solomonova M. Yu., Kharitonova E. Yu. 2016. Phytoliths in some grasses of Altai region from different ecological groups and life forms. *Environmental dynamics and global climate change* 7, 1: 155–162. (**Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Харитоновна Е. Ю.** Фитолиты некоторых видов злаков Алтайского края разных экологических групп и жизненных форм // ДОСигИК, 2016. Т. 7, № 1. С. 155–162). DOI: 10.17816/edgc71155-162

Strömberg C. A. E. 2004. Using phytolith assemblages to reconstruct the origin and spread of grass-dominated habitats in the Great Plains of North America during the late Eocene to early Miocene. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 207: 239–275. DOI: 10.1016/j.palaeo.2003.09.028

Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K., Davidse G., Zuloaga F. O., Judziewicz E. J., Filgueiras T. S., Davis J. I., Morrone O. 2015. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* 53(2): 117–137. DOI: 10.1111/jse.12150

Twiss P. C. 1992. Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytolith. In: *Phytolith Systematics. Emerging Issues*. Eds. G. R. Rapp, S. C. Mullholland. New York, 113–128 pp. DOI: 10.1007/978-1-4899-1155-1_6

Twiss P. C. 2001. A curmudgeons view of grass phytolithology. In: *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Eds. J. D. Meunier, F. Colin. Lisse, 7–25 pp.

Twiss P. C., Suess E., Smith R. 1969. Morphological classification of grass phytoliths. *Soil Science Society of America Proceedings* 33, 1: 109–117. DOI: 10.2136/sssaj1969.03615995003300010030x

Wang, Y. J., Lu, H. Y. The study of phytolith and its application (in Chinese). China Ocean Press, Beijing, 1993. 228 pp.

Yost C. L., Blinnikov M. S. 2011. Locally diagnostic phytoliths of wild rice (*Zizania palustris* L.) from Minnesota, USA: comparison to other wetland grasses and usefulness for archaeobotany and paleoecological reconstructions. *Journal of Archaeological Science* 38: 1977–1991. DOI: 10.1016/j.jas.2011.04.016