



УДК 582.52/.59:581.821(751.1)

Разделение волнистых и полилопастных форм фитолитов морфотипа «srenate» у видов *Pooideae* Benth. юга Западной Сибири на основе филогенетических данных

М. Ю. Соломонова^{1,4*}, Н. Ю. Сперанская^{1,5}, М. С. Блинные^{2,3,6},
Т. А. Жембровская^{1,7}, М. М. Силантьева^{1,8}

¹ Алтайский государственный университет, пр. Ленина, д. 61, г. Барнаул, 656049, Россия

² Государственный университет Сент-Клауд, Юг Четвертой улицы, д. 420, г. Сент-Клауд, Миннесота, 56301-4498, США

³ Институт археологии и этнографии СО РАН, пр. Академика Лаврентьева, д. 17, г. Новосибирск, 630090, Россия

⁴ E-mail: solomonova@edu.asu.ru; ORCID iD: 0000-0002-4154-6048

⁵ ORCID iD: 0000-0003-0036-3760

⁶ ORCID iD: 0000-0003-1069-6307

⁷ ORCID iD: 0000-0002-9494-3063

⁸ ORCID iD: 0000-0002-7102-2675

* Автор для переписки

Ключевые слова: злаки, короткие клетки, филогения, фитолиты, *Pooideae*.

Аннотация. В статье рассматривается проблема номенклатуры и классификации фитолитов. На примере злаков подсемейства *Pooideae* юга Западной Сибири обосновано разделение морфотипа «srenate» (ICPN 2.0) на две формы: полилопастную и волнистую. Анализ литературных данных подтверждает неоднородность этого морфотипа и различные трактовки его вариаций. К первой форме были отнесены высокие в боковой проекции фитолиты с отчетливыми лопастями, ко второй группе – уплощенные формы с волнистым краем. В статье рассмотрено формирование этих двух морфотипов у 52 видов злаков, относящихся к 25 родам. Основное содержание исследования составляет анализ встречаемости форм в различных трибах и подтрибах *Pooideae* согласно современным сведениям о филогении злаков. На примере трех родов рассмотрены различия в формировании этих морфотипов на секционном и подродевом уровнях. В ходе детального анализа выявлено, что волнистые пластинки наиболее характерны для подтрибы *Aveninae* (*Poeae*), полилопастные частицы – для подтрибы *Agrostidinae* (*Poeae*) и трибы *Meliceae*. По некоторым таксонам, например, трибе *Stipeae*, получены неоднозначные данные, не согласующиеся с информацией по другим территориям, что указывает на необходимость дальнейших исследований обозначенной проблемы. При анализе встречаемости форм на внутривидовом уровне установлено, что в родах *Poa* и *Festuca* прослеживаются различия между отдельными подродами и секциями, а для рода *Calamagrostis* такие отличия отсутствуют. Полученные результаты указывают на перспективность привлечения к классификации фитолитов филогенетической информации и необходимость более полного изучения крупных родов злаков на предмет фитолитного состава (*Festuca*, *Calamagrostis*, *Poa*, *Stipa* и др.).

Separation of wavy and polylobate forms of phytoliths of the “crenate” morphotype in *Pooideae* Benth. species of the south of Western Siberia on the basis of phylogenetic data

M. Yu. Solomonova¹, N. Yu. Speranskaya¹, M. S. Blinnikov^{2,3}, T. A. Zhembrovskaya¹, M. M. Silantyeva¹

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

² St. Cloud State University, 4th Avenue South, 720, St. Cloud, MN, 56301-4498, United States

³ Institute of Archaeology and Ethnography SB RAS, Akad. Lavretieva St. 17, Novosibirsk, 630090, Russian Federation

Keywords: grasses, phylogeny, phytoliths, *Pooideae*, short cells.

Summary. The article deals with the problem of nomenclature and classification of phytoliths. The division of the “crenate” morphotype (ICPN 2.0) into two forms – polylobate and wavy – is substantiated using *Pooideae* grasses from the south of Western Siberia. An analysis of the literature data confirms the heterogeneity of this morphotype and various interpretations of its variations. The polylobate group includes phytoliths high in lateral projection with distinct lobes, and the wavy group includes flattened forms with a wavy edge. The article details the formation of these two morphotypes in 52 grass species belonging to 25 genera. The main content of the study is an analysis of the occurrence of forms in various tribes and subtribes according to modern information on the phylogeny of cereals. The differences in the formation of these morphotypes at the sectional and subgeneric levels are considered using as examples three genera. The detailed analysis shows that wavy plates are most typical for the subtribe *Aveninae* (*Poeae*), polylobed particles are typical for the subtribe *Agrostidinae* (*Poeae*) and the tribe *Meliceae*. For some taxa, for example, the tribe *Stipeae*, ambiguous data have been obtained that are inconsistent with information from other territories, which indicates the need for further research on this problem. The analysis of occurrence of forms at the intrageneric level shows that in the genera *Poa* and *Festuca* there are differences between individual subgenera and sections, while for the genus *Calamagrostis* there are no such differences. The results obtained point to the prospect of using phylogenetic information in the classification of phytoliths and the need for a more complete study of large genera of grasses in terms of phytolith composition (*Festuca*, *Calamagrostis*, *Poa*, *Stipa*, etc.).

Введение

Растения обладают способностью аккумулировать кремний из почвы и накапливать его (Пер, 1979; Matyuchenkov, 2008). Одной из форм окремнения тканей растений является внутриклеточное окремнение, при котором живое вещество постепенно замещается кремниевым опалом, формируя фитоцит. В итоге форма получившейся частицы полностью или частично повторяет форму вмещающей ее клетки (Kiseleva, 2006).

Наиболее важными и изученными являются фитоциты коротких клеток эпидермы злаков. Они широко используются в палеоэкологических исследованиях (Blinnikov et al., 2001; Golyeva, 2001; Cordova et al., 2011; Strömberg et al., 2018; Ryabogina et al., 2021); на основе пропорций различных морфотипов рассчитываются палеоклиматические индексы (Bremond et al., 2005, 2008), реконструируются условия обитания, диета и быт древнего человека (Verdin et al., 2001; Wang et al., 2016; Zhang et al., 2016; Khokhlova et al., 2018). Также актуальным является изучение

филогенетической приуроченности морфотипов фитоцитов. Авторы пытаются не только проанализировать специфичность фитоцитов в отдельных группах, но и выявить их диагностическую ценность. Так, например, уже первая классификация П. Твисса была основана на существовавшем на тот момент делении злаков на подсемейства (Twiss et al., 1969), что послужило основой дальнейшего изучения фитоцитов в контексте таксономии. Наиболее продвинулись исследования в области применения фитоцитов для разграничения видов внутри рода или близких родов (Ball et al., 1996; Krishnan, Samson, 2000; Yost, Blinnikov, 2011; Jattisha, Sabu, 2012, 2015). Встречаются исследования, в которых указана диагностическая значимость на уровне триб (Lu, Liu, 2003a; Shakoog et al., 2014). Сопоставления фитоцитного состава с филогенией злаков указывает на наличие форм, характерных на разных таксономических уровнях (Bobrov et al., 2001; Rudall et al., 2014; Hoskova et al., 2021).

Одними из морфотипов злаков являются полилопастные частицы и волнистые пластинки.

В первых классификациях кремниевых форм отмечалась принадлежность полилопастных форм – «complex dambell» – видам подсемейства *Panicoideae* A. Braun, а волнистых пластинок – «Oblong, sinuous» – подсемейству *Pooideae* (Twiss et al., 1969; Twiss, 2001). В дальнейшем формы, имеющие полилопастные края, отмечались и у видов подсемейства *Pooideae* (Golyeva, 2001; Lu, Liu, 2003b). В первой международной номенклатуре фитолитов (Madella et al., 2005) отмечается, что название «polylobate» используется для двух морфотипов: «cylindrical polylobate» (цилиндрические полилопастные) и «trapeziform polylobate» (трапециевидные полилопастные). В ICPN 1.0 также имеется морфотип «trapeziform sinuate», который близок по форме к полилопастным трапециям и отличается от него менее выемчатым основанием (Madella et al., 2005). Н. К. Киселева называла обе формы «волнистыми пластинками» и относила туда морфотипы, соответствующие полилопастным частицам по ICPN 1.0., отмечая, что два морфотипа различаются в боковой проекции. В ее работах отмечено формирование этого морфотипа у *Koeleria*, *Agropyron*, *Calamagrostis* (Kiseleva, 1989). М. С. Блинные делит рассматриваемый морфотип на короткие волнистые и длинные волнистые по количеству лопастей (Blinnikov, 2005). В последнем номенклатурном коде фитолитов к «polylobate» относят морфотипы *Panicoideae*, а лопастные формы злаков *Pooideae* объединены с волнистыми пластинками в группу «srenate» (Neumann et al., 2019). Таким образом, мы наблюдаем различные трактовки одного и того же морфотипа. Целью исследования является анализ полилопастных и волнистых форм фитолитов в коротких клетках видов *Pooideae* юга Западной Сибири на уровне триб, подтриб и родов согласно последним данным о филогении злаков.

Материалы и методы

Для анализа формирования полилопастных форм фитолитов в различных систематических группах *Pooideae* было исследовано 52 вида злаков юга Западной Сибири. Гербаризация материала происходила в конце вегетационного периода для получения наиболее окремненного материала. Для каждого вида был озолен один экземпляр растения. Лабораторная обработка образцов включала в себя озоление растений в муфельной печи при 400 °С в течение 20 часов и дальнейшую обработку 20 % соляной кисло-

той (методика согласно А. А. Гольевой (Golyeva, 2001) с дополнениями). Промытые и просушенные образцы подверглись микроскопированию.

Фитолиты изучались с помощью микроскопа Olympus BX-51, камеры Olympus SC-50 и программного обеспечения cellSens Standart. Увеличение объектива ×20. Проводился подсчет полилопастных частиц и волнистых пластинок. Приводится процентное соотношение исследуемых морфотипов среди коротких частиц. Выборка коротких частиц составила 180–200 фитолитов. Под полилопастными частицами мы принимали формы, имеющие боковую трапециевидную проекцию и верхнее полилопастное основание с четкими лопастями (рис. 1А, Б, 2А–В). Под волнистыми пластинками (рис. 1В, 2Г–Е) мы подразумеваем более уплощенные формы с неясной боковой проекцией, волнистым основанием, лопасти прослеживаются нечетко или не видны (также см. Kiseleva, 1989). Для понимания 3D формы фитолитов озоленный материал также был изучен с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi S-3400 N.

При изучении встречаемости морфотипов фитолитов в таксономических группах названия триб и подтриб даны согласно Soreng et al. (2017, 2022). На примере трех родов злаков: *Festuca* L., *Poa* L. и *Calamagrostis* Adans., проанализированы различия на внутривидовом уровне. Названия секций и подродов даны на основе следующих публикаций: Catalan et al., 2007 и Cheng et al., 2016 – для рода *Festuca*; Gillespie et al., 2007, 2018; Soreng et al., 2010; Olonova, 2016 – для рода *Poa*; Tsvelev, Probatova, 2012 – для рода *Calamagrostis*.

Статистическая обработка результатов была выполнена с помощью программного обеспечения Past 4.03 и включала в себя дисперсионный и дискриминантный анализы. Однофакторный дисперсионный анализ был выполнен для сравнения между собой триб *Pooideae* и хлоропластных групп и подтриб *Poeae* по каждому из исследуемых морфотипов в отдельности и по сумме двух форм. В соответствии с полученными результатами был проведен ряд тестов для попарных сравнений групп по средним и медианным значениям (статистические тесты Уэлча, Тьюки, Манна-Уитни, Краскела-Уоллеса, апостериорный критерий Данна). Для групп с малой выборкой проведены только тесты Манна-Уитни, Краскела-Уоллеса и рассчитан апостериорный критерий Данна. Аналогичные статистические тесты также проведены оценки внутривидовой изменчивости у *Festuca*, *Poa* и *Calamagrostis*.

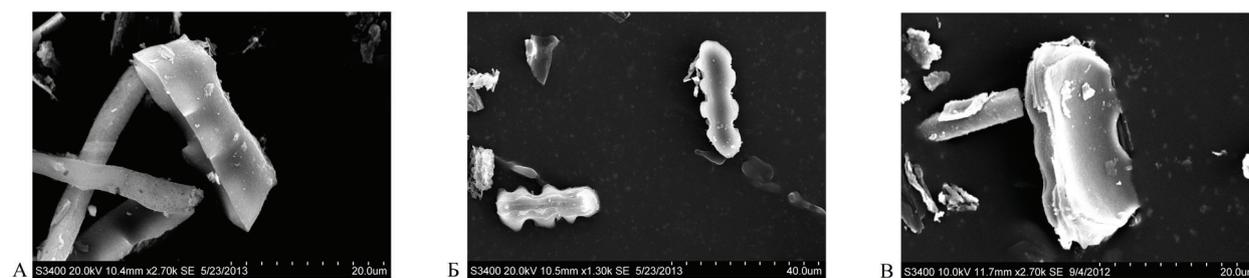


Рис. 1. Фотографии фитолитов *Pooideae* в сканирующий электронный микроскоп: А – полилопастная частица вид с боку; Б – полилопастная частица вид сверху и снизу; В – волнистая пластинка.

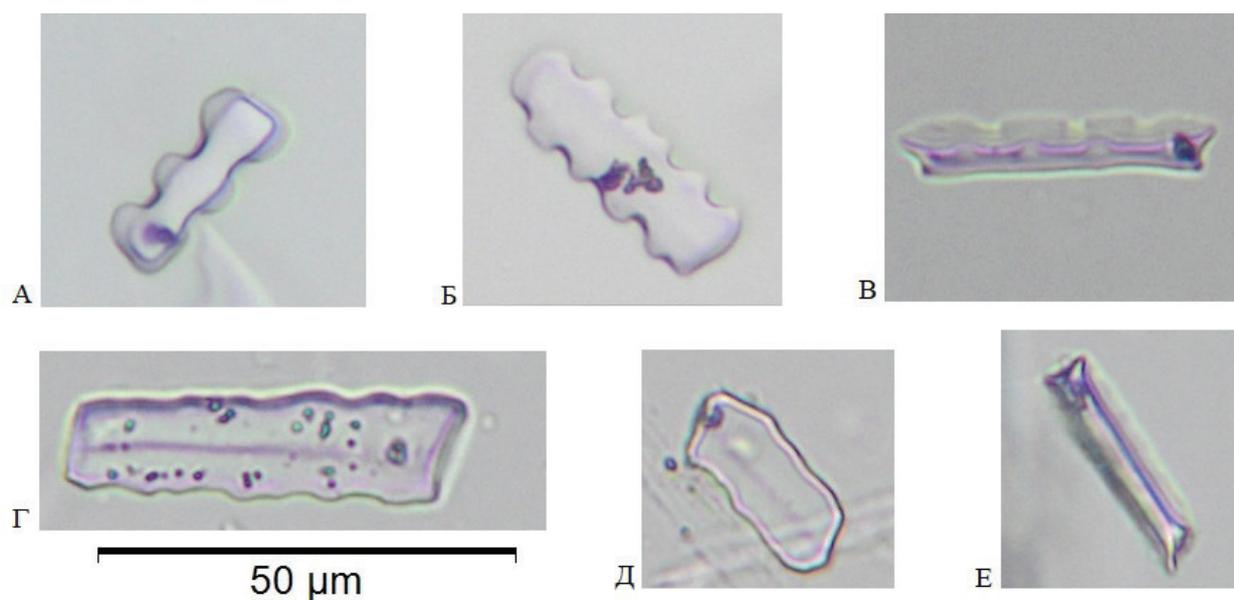


Рис. 2. Фотографии фитолитов *Pooideae* в световой микроскоп: А – полилопастная частица вид снизу; Б – полилопастная частица вид сверху; В – полилопастная частица вид сбоку; Г – волнистая пластинка вид сверху; Д – волнистая пластинка вид снизу; Е – волнистая пластинка – вид с боку.

Дискриминантный анализ был применен для проверки возможности разделения таксономических категорий на основе двух морфотипов (полилопастные частицы и волнистые пластинки). Выборка данных по трибам позволила проверить классификацию по фитолитам для триб *Triticeae*, *Poeae*, *Meliceae*, подтриб *Loliinae*, *Poodinae*, *Agrostidinae*, *Aveninae* трибы *Poeae*, а также хлоропластных групп трибы *Poeae*.

Результаты и их обсуждение

Анализ таксономической приуроченности полилопастных частиц на уровне триб и подтриб

В таблице 1 представлены полученные результаты исследования. Виды сгруппированы по трибам и подтрибам на основе филогенетических отношений.

В подсемействе *Pooideae* полилопастные и волнистые формы фитолитов широко распространены в коротких клетках эпидермы. Не обнаружено полилопастных форм фитолитов у изученных нами представителей трибы *Stipeae*. В других исследованиях по роду *Stipa* некоторые формы фитолитов можно отнести к укороченным волнистым пластинкам (Blinnikov, 2005; Olonova et al., 2021), а для некоторых видов южноамериканских ковылей указаны трехлопастные формы с ассиметрично расположенными лопастями (Gallego, Distel, 2004). Также отсутствуют у представителей этой трибы и волнистые пластинки. У видов трибы *Brachypodieae*, которая филогенетически близка к предыдущей трибе (Soreng et al., 2017), полилопастные фитолиты формируются в большом числе, например, у вида *Brachypodium pinnatum* они преобладают над остальными формами фитолитов. У представителей трибы *Triticeae* полилопастные фи-

Таблица 1

Количество полилопастных и волнистых форм морфотипа «сепате» среди коротких частиц эпидермы листьев злаков *Pooideae*

Виды	Секции*	Подроды*	Количество, %			Триба	Подтриба
			П**	В	ПВ		
<i>Achnatherum sibiricum</i> (L.) Keng et Tzvelev			-	-	-	Stipeae Dumort.	
<i>Stipa capillata</i> L.			-	-	-	Stipeae	
<i>Stipa pennata</i> L.			-	-	-	Stipeae	
<i>Brachypodium sylvaticum</i> (Huds.) P. Beauv.			31	8	39	Brachypodiaceae Harz	
<i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv.			53	-	53	Brachypodiaceae	
<i>Agropyron pectinatum</i> (M. Bieb.) P. Beauv.			-	52	52	Triticeae Dumort.	
<i>Elymus dahuricus</i> Turcz. et Griseb.			-	-	-	Triticeae	
<i>Elymus gmelinii</i> (Ledeb.) Tzvelev			11	25	36	Triticeae	
<i>Elymus caninus</i> (L.) L.			-	12	12	Triticeae	
<i>Elymus mutabilis</i> (Drobow) Tzvelev			13	9	22	Triticeae	
<i>Elymus sibiricus</i> L.			13	17	30	Triticeae	
<i>Elytrogia repens</i> (L.) Nevski			14	36	50	Triticeae	
<i>Hordeum jubatum</i> L.			-	-	-	Triticeae	
<i>Leymus angustus</i> (Trin.) Pilg.			-	-	-	Triticeae	
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub			-	38	38	Bromeae Dumort.	
<i>Alopecurus arundinaceus</i> Poir.			-	-	-	Poeae R.Br.	Alopecurinae Dumort.
<i>Alopecurus pratensis</i> L.			-	10	10	Poeae	Alopecurinae
<i>Dactylis glomerata</i> L.			58	-	58	Poeae	Dactylidinae Stapf
<i>Deschampsia altaica</i> (Schischk.) O.D. Nikif.			10	8	18	Poeae	Aristaveninae F. Albers et Butzin
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P. Beauv.			-	-	-	Poeae	Aristaveninae
<i>Festuca altissima</i> All.		<i>Drymanthele</i> Krech. et Bobr.	1	4	5	Poeae	Loliinae Dumort.
<i>Festuca gigantea</i> (L.) Vill.	<i>Plantynia</i> (Dum.) Tzvelev	<i>Schedonorus</i> (P. Beauv.) Peterm.	36	26	62	Poeae	Loliinae
<i>Festuca pratensis</i> Huds.	<i>Schedonorus</i> (P. Beauv.) Koch		14	5	19	Poeae	Loliinae
<i>Festuca rubra</i> L.	<i>Aulaxyper</i> Dumort.		-	29	29	Poeae	Loliinae
<i>Festuca ovina</i> L.			-	-	-	Poeae	Loliinae
<i>Festuca pseudovina</i> Hack. et Wiesb.		<i>Festuca</i>	-	-	-	Poeae	Loliinae
<i>Festuca sphagnicola</i> B. Keller			-	-	-	Poeae	Loliinae
<i>Festuca valesiaca</i> Gaudin			-	-	-	Poeae	Loliinae
<i>Milium effusum</i> L.			-	-	-	Poeae	Miliinae Dumort.

Таблица I (окончание)

Виды	Секции*	Подроды*	Количество, %		Триба	Подтриба
			П**	В		
<i>Phleum pratense</i> L.			43	36	<i>Poeae</i>	<i>Phleinae</i> Dumort.
<i>Poa alpina</i> L.	<i>Alpinae</i> (Hegetschw. et Nyman) Stapf.	<i>Ochlopoa</i> (Asch. et Graebn.) Nyl.	36	5	<i>Poeae</i>	<i>Pooidinae</i> Dumort.
<i>Poa annua</i> L.	<i>Micrantherae</i> Stapf.		-	36	<i>Poeae</i>	<i>Pooidinae</i>
<i>Poa angustifolia</i> L.	<i>Poa</i>		-	7	<i>Poeae</i>	<i>Pooidinae</i>
<i>Poa pratensis</i> L.	<i>Poa pratensis</i> L.	<i>Poa</i>	-	-	<i>Poeae</i>	<i>Pooidinae</i>
<i>Poa sibirica</i> Roshev.	<i>Macrospora</i> F. Herm. et Tzvelev		10	11	<i>Poeae</i>	<i>Pooidinae</i>
<i>Agrostis gigantea</i> Roth			48	23	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i> Fr.
<i>Agrostis vinealis</i> Schreb.			71	11	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i>
<i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth	<i>Deyeuxia</i> (Clar.) Dumort.		42	8	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i>
<i>Calamagrostis pavlovii</i> Roshev.	<i>Deyeuxia</i> (Clar.) Dumort.		82	5	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i>
<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth	<i>Pseudophragmites</i> Tzvel.		85	-	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i>
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i> (Haller f.) Koeler	<i>Pseudophragmites</i> Tzvel.		93	2	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i>
<i>Calamagrostis purpurea</i> (Trin.) Trin.	<i>Calamagrostis</i>		79	10	<i>Poeae</i>	<i>Agrostidinae</i>
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.			59	4	<i>Poeae</i>	<i>Anthoxanthinae</i> A. Grey
<i>Anthoxanthum alpinum</i> Á. Löve et D. Löve			23	76	<i>Poeae</i>	<i>Anthoxanthinae</i>
<i>Helictotrichon pubescens</i> (Huds.) Pilg.			-	-	<i>Poeae</i>	<i>Aveninae</i> J. Presl
<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.			-	74	<i>Poeae</i>	<i>Aveninae</i>
<i>Trisetum altaicum</i> Roshev.			13	53	<i>Poeae</i>	<i>Aveninae</i>
<i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.			9	78	<i>Poeae</i>	<i>Aveninae</i>
<i>Phalaroides arundinacea</i> (L.) Rauschert			22	23	<i>Poeae</i>	<i>Phalaridinae</i> Fr.
<i>Melica altissima</i> L.			80	13	<i>Meliceae</i> Link. ex Endl.	
<i>Melica nutans</i> L.			58	13	<i>Meliceae</i>	
<i>Glyceria triflora</i> (Korsh.) Kom.			84	3	<i>Meliceae</i>	

Примеч.: * Для родов *Poa* и *Festuca* указаны секции и подроды, для *Calamagrostis* секции.

**Обозначения: П – полилопастные частицы, В – волнистые частицы, ПВ – сумма полилопастных и волнистых частей.

толиты редки (менее 15 %), а более половины изученных видов их не формируют. Тем не менее, у большинства видов этой трибы имеются волнистые пластинки, а у *Agropyron pectinatum* и *Elytrigia repens* их количество значительно. Полученные данные согласуются с исследованием культурных видов трибы (Shakoor et al., 2014). Для культурных злаков выявлены морфометрические отличия фитолитов соцветий этой трибы от подтрибы *Aveninae* (трибы *Poeae*) (Ball et al., 2017). У вида *Bromopsis inermis*, который относится к трибе *Bromeae*, формируются волнистые пластинки, а полилопастные трапеции отсутствуют. Похожие данные получены и у вида *Bromus tectorum* (Blinnikov, 2005), а у вида *Bromus squarrosus* отсутствуют морфотипы, которые мы можем отождествить с двумя рассматриваемыми формами (Oloponova et al., 2021). Трибы *Triticeae* и *Bromeae* филогенетически близки (Soreng et al., 2017), и у них наблюдается близкий состав морфотипов фитолитов.

Большинство изученных видов относятся к трибе *Poeae*. Образование полилопастных трапеций в этой крупной таксономической категории рассмотрено на уровне подтриб. На основе изучения пластидной ДНК подтрибы *Poeae* делятся на две группы: chloroplast group 1 (*Aveninae* type) и chloroplast group 2 (*Poeae* type) (Soreng et al., 2007). Начнем рассмотрение со второй группы подтриб, так как для них наблюдается наименьшее формирование полилопастных фитолитов. У видов подтрибы *Alopecurinae* полилопастный морфотип не формируется, хотя у одного вида наблюдается небольшое число волнистых пластинок. Вид *Dactylis glomerata* из подтрибы *Dactylidinae* является наибольшим исключением во всей хлоропластной группе, у него основным морфотипом являются полилопастные трапеции, волнистые формы отсутствуют. В подтрибе *Aristaveninae* среди двух изученных видов лишь у одного обнаружены в незначительном числе волнистые и полилопастные формы. У рода *Festuca*, относящегося к подтрибе *Loliinae*, наблюдается большая вариация продуцирования рассматриваемых форм от полного отсутствия до значительного числа у *Festuca gigantea*. Подтрибы *Dactylidinae* и *Loliinae* филогенетически близки (supersubtribe *Loliodinae*) (Soreng et al., 2022), тем не менее, ни у одного вида овсяниц не наблюдается такого числа полилопастных форм, как у ежи сборной. По количеству полилопастных частиц подтриба *Dactylidinae* среди подтриб хлоропластной группы статистиче-

ски отличается только от *Alopecurinae* на основе критерия Данна ($p = 0,035$). Представители двух родственных подтриб *Miliinae* и *Phleinae* (Soreng et al., 2017) различаются между собой. У *Millium effusum* не формируется ни полилопастного морфотипа, ни близких к нему волнистых пластинок. У *Phleum pratense* полилопастные трапеции являются преобладающей формой. Подтриба *Poodinae* филогенетически близка к двум описанным выше, у ее основного рода *Poa* наблюдаются различные вариации в продуцировании полилопастных трапеций, вплоть до полного отсутствия как этого морфотипа, так и волнистых пластинок. Несмотря на наблюдаемую разнородность по набору двух морфотипов фитолитов, подтрибы хлоропластной группы 2 статистически не различаются между собой на основе критериев Манна-Уитни, Краскела-Уоллеса и апостериорного критерия Данна (за исключением двух подтриб).

Для злаков хлоропластной группы 1 были изучены представители четырех подтриб. Подтриба *Agrostidinae* является наиболее филогенетически удаленной от остальных трех, для ее представителей характерно преобладание полилопастных трапециевидных форм, а в совокупности с волнистыми пластинками они преобладают над остальными короткими частицами. Лишь у двух видов число полилопастных фитолитов ниже 50 %. У представителей подтрибы формируется наибольшее количество полилопастных форм среди всех злаков изученной трибы. Эта подтриба достоверно отличается по количеству полилопастных частиц от подтрибы *Aveninae* при анализе критериев Краскела-Уоллеса ($p = 0,002$ при сравнении подтриб группы и $p = 0,006$ при сравнении всех подтриб трибы), Манна-Уитни ($p = 0,01$) и Данна ($p = 0,003$). Также подтриба *Agrostidinae* достоверно отличается от большинства подтриб хлоропластной группы 2 на основе критерия Данна: *Alopecurinae* ($p = 0,003$), *Aristaveninae* ($p = 0,02$), *Loliinae* ($p = 0,0002$), *Miliinae* ($p = 0,025$), *Poodinae* ($p = 0,001$), и от двух подтриб на основе критерия Манна-Уитни: *Loliinae* ($p = 0,001$), *Poodinae* ($p = 0,005$). У видов подтрибы *Anthoxanthinae* формируются как полилопастные формы, так и волнистые пластинки, при этом у одного вида преобладает первый морфотип, а у другого второй. Подтриба достоверно отличается по количеству полилопастных частиц от половины подтриб хлоропластной группы 2 на основе критериев Краскела-Уоллеса ($p = 0,01$) и Данна (от 0,019 до 0,048). В подтрибе

Aveninae фитоциты, которые можно отнести к полилопастному морфотипу, формируются лишь у одного (*Trisetum*) из трех изученных родов в небольшом количестве. Основным морфотипом являются волнистые пластинки, за исключением одного вида *Helictotrichon pubescens*, у которого отсутствуют обе рассматриваемые формы. Как было сказано выше, по количеству полилопастных частиц подтриба *Aveninae* достоверно отличается от *Agrostidinae*, а по волнистым пластинкам на основе критерия Данна ($p = 0,004$) – от *Loliinae*. Вид *Phalaroides arundinacea* (подтриба *Phalaridinae*) формирует значительное число как полилопастных трапеций, так и волнистых пластинок. Таким образом, для злаков из chloroplast group 1 в большей степени характерно формирование полилопастных трапеций или их близкой формы – волнистых пластинок, чем для злаков chloroplast group 2. Результаты дисперсионного анализа подтверждают достоверность различия между двумя хлоропластными группами. Для полилопастных частиц $F = 14,96$, а значение p составляет 0,0005, для критерия Уэлча $p = 0,0025$, для критерия Краскела-Уоллеса $p = 0,0012$. Результаты всех остальных статистических тестов также подтверждают достоверность отличия по количеству полилопастных частиц у видов двух хлоропластных групп *Poeae*. При дисперсионном анализе количества волнистых пластинок отличия между хлоропластными группами менее значимы $F = 5,334$, $p = 0,02$. При проведении статистических тестов достоверность различия между группами выявляется только на основе критерия Тьюки ($p = 0,027$), остальные критерии показывают вероятность случайной ошибки на уровне 0,05–0,06. В ходе дисперсионного анализа различий по сумме двух морфотипов (П + В, табл. 1) показана достоверность отличий между двумя хлоропластными группами ($F = 35,32$; $p = 1,279E-06$). Все статистические критерии также показывают значимые результаты.

В заключение рассмотрим трибу *Meliceae*. Для ее представителей характерно доминирование полилопастных фитоцитов среди всех остальных форм и совокупное число полилопастных частиц и волнистых пластинок выше 70 %. Эта триба по изученным характеристикам фитоцитов наиболее отлична от всех в подсемействе *Pooideae*. Полилопастные частицы также указаны были ранее для видов *Melica picta* (Hoskova et al., 2021) и *Melica transsilvanica* (Olonova et al., 2021).

При анализе количества волнистых пластинок и полилопастных частиц в наибольшей сте-

пени обособленными выглядят трибы *Stipeae* и *Meliceae*, а также подтриба *Agrostidinae* трибы *Poeae*. Эти данные частично согласуются с анализом, полученным при изучении степени вытянутости и симметрии фитоцитов, на которых показано достоверное отличие фитоцитов триб *Stipeae* и *Meliceae* от *Poeae* (Hoskova et al., 2021).

Для всех 6-ти триб выполнен тест Краскела-Уоллеса. Медианные значения количества полилопастных трапеций достоверно отличаются ($p = 0,019$). Критерий Манна-Уитни показал различия между следующими трибами: *Brachypodieae* и *Triticeae* ($p = 0,035$), *Meliceae* и *Triticeae* ($p = 0,012$), *Poeae* и *Meliceae* ($p = 0,025$). Критерий Данна выявил отличия следующих триб: *Stipeae* и *Brachypodieae* ($p = 0,041$), *Stipeae* и *Meliceae* ($p = 0,0029$), а также отличие трибы *Meliceae* от всех остальных триб (p от 0.002 до 0.035), за исключением *Brachypodieae*. Для волнистых пластинок тест Краскела-Уоллеса показал отсутствие достоверных различий между медианами. На основе критерия Данна выявлены отличия трибы *Stipeae* от *Triticeae* ($p = 0,043$) и *Bromeae* ($p = 0,028$). По сумме двух морфотипов (П + В, табл. 1) критерий Краскела-Уоллеса выявил достоверные отличия между медианными значениями ($p = 0,041$). Критерий Манна-Уитни значим для следующих пар триб: *Stipeae* и *Poeae* ($p = 0,036$), *Meliceae* и *Triticeae* ($p = 0,015$), *Poeae* и *Meliceae* ($p = 0,049$). Апостериорный критерий Данна значим для следующих пар триб: *Stipeae* и *Poeae* ($p = 0,029$), *Stipeae* и *Meliceae* ($p = 0,001$), *Meliceae* и *Triticeae* ($p = 0,01$), *Poeae* и *Meliceae* ($p = 0,043$).

Для 3-х триб (*Triticeae*, *Poeae*, *Meliceae*) был выполнен дисперсионный анализ. Среднее количество полилопастных частиц в исследуемых трибах достоверно отличается ($F = 7,26$, $p = 0,001$). Значения теста Уэлча также достоверны ($F = 32,41$, $p = 0,0007$). Тест Тьюки показывает значимые отличия трибы *Meliceae* от *Poeae* ($p = 0,01$) и *Triticeae* ($p = 0,001$). Среднее количество волнистых пластинок не имеет значимых отличий между трибами. В результате дисперсионного анализа по сумме двух морфотипов трибы значимо различаются ($F = 4,002$, $p = 0,025$). На основе теста Тьюки достоверные отличия по этому показателю выявлены только между трибами *Meliceae* и *Triticeae* ($p = 0,019$).

Дискриминантный анализ показал возможность разделения триб *Triticeae* и *Meliceae* между собой на основе двух морфотипов фитоцитов. В матрице классификации (табл. 2) нет ни одной ошибки между этими двумя трибами. Все

виды трибы *Meliceae* были отнесены к правильной категории. У трибы *Triticeae* фитолитный набор 8-ми из 9-ти видов соответствует необходимой группе. На графике рассеяния (рис. 3) представители этих двух триб значительно разделены по оси 1, которая отражает изменчивость количества полилопастных форм. Триба *Poeae* слабо классифицируется на основе двух морфотипов фитолитов. Часть видов была отнесена к *Triticeae*, а часть видов к *Meliceae* (табл. 2). Тем не менее, внутри трибы *Poeae* на основе

дискриминантного анализа большинство видов классифицируются согласно принадлежности к хлоропластной группе (табл. 2). На графике рассеяния подтрибы хлоропластной группы 1 отделены от группы 2. *Agrostidinae*, *Anthoxanthinae*, *Phalaridinae* отличаются по количеству полилопастных частиц (ось 1), а *Aveninae* по числу волнистых пластинок (ось 2). Среди подтриб трибы *Poeae* только виды *Agrostidinae* классифицируются соответственно своему таксону.

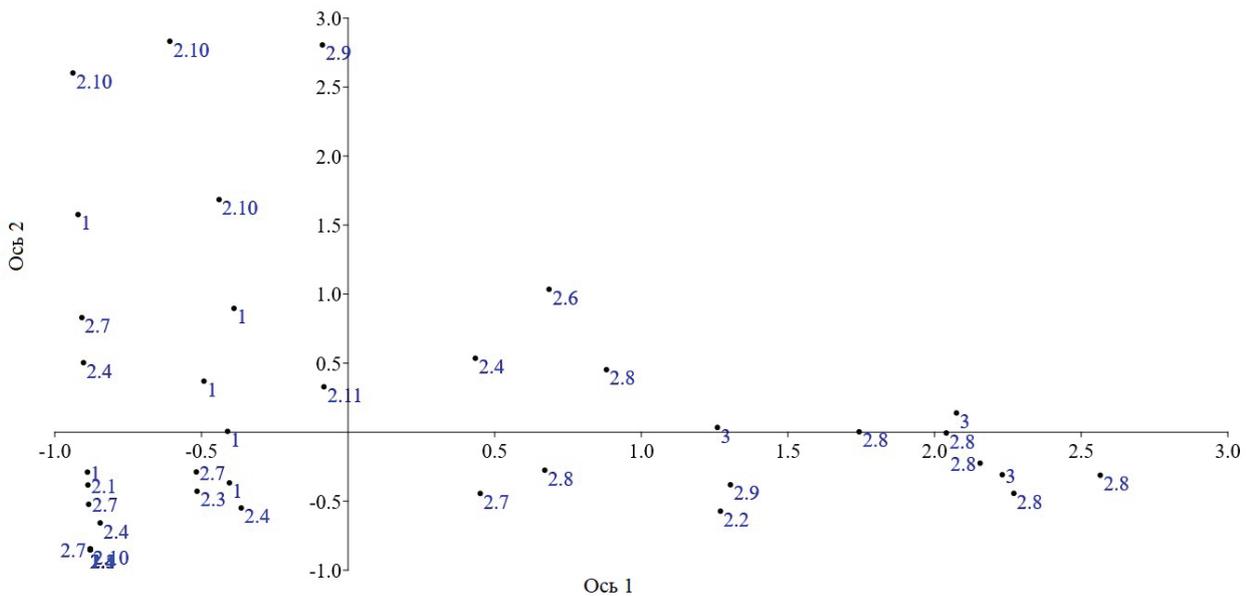


Рис. 3. Разделение видов на основе дискриминационного анализа. Ось 1 – полилопастные частицы, ось 2 – волнистые пластинки. Трибы: 1 – *Triticeae*; 2 – *Poeae*; 3 – *Meliceae*. Подтрибы: 2.1 – *Alopecurinae*; 2.2 – *Dactylidinae*; 2.3 – *Aristaveninae*; 2.4 – *Loliinae*; 2.5 – *Miliinae*; 2.6 – *Phleinae*; 2.7 – *Poodinae*; 2.8 – *Agrostidinae*; 2.9 – *Anthoxanthinae*; 2.10 – *Aveninae*; 2.11 – *Phalaridinae*.

Таблица 2

Матрицы упорядоченности классификации по двум морфотипам фитолитов

	Число совпадений на уровне триб				Число совпадений между хлоропластными группами <i>Poeae</i>			
	<i>Triticeae</i>	<i>Poeae</i>	<i>Meliceae</i>	Общее	Группа 1	Группа 2	Общее	
<i>Triticeae</i>	8	1	0	9	Группа 1	12	2	14
<i>Poeae</i>	19	8	7	34	Группа 2	3	17	20
<i>Meliceae</i>	0	0	3	3	Общее	15	19	34
Общее	27	9	10	46				

Внутриродовые различия продуцирования полилопастных частиц на примере *Festuca*, *Poa* и *Calamagrostis*.

Для *Festuca* изучены представители трех подродов *Drymanthele* (*Festuca altissima*), *Schedonorus* (*Festuca gigantea*, *F. pratensis*) и *Festuca* (*Festuca*

ovina, *F. pseudovina*, *F. rubra*, *F. sphagnicola*, *F. valesiaca*). Количество полилопастных частиц и волнистых пластинок отличается во всех трех подродах. Критерий Краскела-Уоллеса для полилопастных частиц указывает на достоверность отличий ($p = 0,031$). Для *Drymanthele* обе формы единичны, что не исключает занос. *Festuca*

gigantea, которая относится к секции *Plantynia* подрода *Schedonorus*, формирует наибольшее число полилопастных частиц и значительное количество волнистых пластинок, в совокупности эти две формы преобладают над остальными формами коротких частиц. У *Festuca pratensis* (секция *Schedonorus*, относящаяся к тому же подроду) количество обоих морфотипов намного ниже. У представителей подрода *Festuca* полилопастные трапеции не наблюдаются, волнистые пластинки отмечены у вида *Festuca rubra*, относящегося к секции *Aulaxyper*. У остальных видов подрода, которые относятся к секции *Festuca*, волнистые пластинки отсутствуют.

Подрод *Festuca* статистически отличается от подрода *Schedonorus* по количеству полилопастных трапеций по результатам тестов Манна-Уитни ($p = 0,029$) и Данна ($p = 0,01$). Отличия по количеству волнистых пластинок и сумме двух морфотипов не являются статистически достоверными. Среди секций статистически достоверные отличия по количеству полилопастных частиц показаны только по результатам критерия Данна между секциями *Festuca* и *Plantynia*. По количеству волнистых пластинок на основе критерия Данна различаются секции *Aulaxyper* и *Festuca* ($p = 0,032$).

Выявленное нами продуцирование полилопастных трапеций и волнистых пластинок в роде *Festuca*, согласуется с другими исследованиями (Carnelli et al., 2004; Morris et al., 2009; Lada, Gavrilov, 2016; Stepanova, Speranskaya, 2018). Эти морфотипы встречаются у вида часто, так, например, для территории Аргентины «trapeziform sinuate» отмечается в трех из восьми изученных видов, на схемах и рисунках к публикациям часть этих форм можно отнести к полилопастным (Fernandes et al., 2012). Различия в фитолитном составе отдельных видов рода *Festuca* соответствуют вариативности микроморфологии их листьев в зависимости от секционной и подродовой принадлежности, что было показано на многих видах (Aiken, Lefkovitch, 1984; Ortunez, Fuente, 2010; Ortunez, Cano-Ruiz, 2013; Kriuchkova et al., 2020).

Для рода *Poa* изучены представители двух подродов: *Ochlopoa* (*Poa alpina*, *P. annua*) и *Poa* (*P. angustifolia*, *P. pratensis*, *P. sibirica*). Исследованные виды подрода *Ochlopoa* относятся к разным секциям и отличаются между собой количеством рассматриваемых морфотипов. У *Poa alpina* (секция *Alpinae*) значительно число

полилопастных частиц, волнистых пластинок мало. У *Poa annua* (секция *Micrantherae*) полилопастные частицы отсутствуют, несмотря на то что волнистых пластинок значительное количество. Полученные результаты согласуются с более ранними исследованиями. Так, для *Poa alpina* по материалам из Европейских Альп приводятся данные о 51 % полилопастных и 24 % волнистых трапеций (названия форм по ICPN 1.0) (Carnelli et al., 2004). Для *Poa annua* волнистые трапеции указаны на основе материала с юга-востока США (Lu, Liu, 2003b).

В подрode *Poa* у представителя секции *Macropoa* (*Poa sibirica*) формируются оба морфотипа в небольшом количестве. Среди двух видов секции *Poa* в единичном числе отмечены волнистые пластинки только у одного вида (*Poa angustifolia*), что не исключает занос. У обоих видов секции отсутствуют полилопастные частицы. Ранее М. В. Олоновой и Н. С. Мезиной для секций *Stenopoa* и *Tichopoa* подрода *Poa* были приведены фитолиты, сопоставимые по описанию с волнистыми пластинками (Olonova, Mezina, 2011). Полилопастные формы и волнистые пластинки отмечаются у мятликов на различных территориях земного шара (Thorn, 2004; Blinnikov, 2005; Lada, Gavrilov, 2016).

У изученных нами двух подродов *Poa* статистически достоверны различия только по сумме двух морфотипов (П + В, табл. 1) по результатам следующих тестов: критерий Уэлча ($F = 19,18$, $p = 0,03$), критерий Тьюки ($p = 0,037$). Достоверность различий между секциями не подтверждена статистически.

У рода *Calamagrostis* Adans изучены представители трех секций: *Deyeuxia* (*Calamagrostis arundinacea*, *Calamagrostis pavlovii*), *Calamagrostis* (*Calamagrostis purpurea*), *Pseudophragmites* (*Calamagrostis epigeios*, *Calamagrostis pseudophragmites*). Для всех видов полилопастные частицы – это основная форма фитолитов (до 95 %). Исключением является вид *Calamagrostis arundinacea*, у которого общее число волнистых и полилопастных морфотипов не превышает 50 %. Таким образом, различия на межсекционном уровне не наблюдаются, что подтверждается статистически на основе критериев Краскела-Уоллеса, Манна-Уитни и Данна. Наличие полилопастных трапеций и волнистых пластинок у рода *Calamagrostis* указывалось различными исследователями (Kiseleva, 1989; Blinnikov, 1994, 2005; Golyeva, 2001; Carnelli et al., 2004).

Заключение

Полилопастные частицы и волнистые пластинки встречаются в большинстве триб *Pooideae*. Волнистые пластинки наиболее характерны для подтрибы *Aveninae* (*Poeae*), полилопастные частицы – для подтрибы *Agrostidinae* (*Poeae*) и трибы *Meliceae*. Таким образом, это можно рассматривать как филогенетическое доказательство самостоятельности этих двух морфотипов.

В результате статистических исследований показано, что полилопастные частицы, волнистые пластинки, а также сумма этих двух морфотипов обладают различной значимостью на разных систематических уровнях. Это также подтверждает правомерность разделения морфотипа «sperate» на две формы.

Внутриродовые различия в продуцировании исследуемых форм фитолитов могут как наблюдаться на подродовом (*Festuca* и *Poa*) и секционном уровнях (*Festuca*), так и отсутствовать или быть незначительными (*Calamagrostis*). Все три рассмотренных рода являются крупными и включают множество видов. Поэтому на этом этапе исследования мы не можем выявленные закономерности проецировать на остальные

виды представленных групп, но полученные результаты свидетельствуют о перспективности подобных изысканий.

Представленное исследование посвящено только двум морфотипам из всего фитолитного спектра. Анализ полного комплекса фитолитов может выявить дополнительные различия между систематическими категориями. Тем не менее, на основе только волнистых пластинок и полилопастных частиц возможно разделить две хлоропластные группы *Poeae*, и наблюдаются различия между отдельными трибами. В дальнейшем также необходимо расширить приведенное исследование с применением морфометрических методов исследования для четкой стандартизации понятий «волны» и «лопасти».

Благодарности

Исследование проведено при финансовой поддержке гранта Президента Российской Федерации «Изменчивость характеристик фитолитов коротких клеток эпидермы *Dactylis glomerata* L. в условиях юга Западной Сибири» (проект № МК-3359.2022.1.4). Авторы выражают благодарность к. б. н. П. Д. Гудковой и к. б. н. Н. В. Елесовой за помощь в идентификации растений.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Aiken S. G., Lefkovitch L. P.** 1984. The taxonomic value of using epidermal characteristics in the Canadian rough fescue complex (*Festuca altaica*, *F. campestris*, *F. hallii*, *F. scabrella*). *Can. J. Bot.* 62: 1864–1870. DOI: 10.1139/b84-254
- Ball T., Vrydaghs L., Mercer T., Pearce M., Snyder S., Lisztes-Szabo Z., Petó A.** 2017. A morphometric study of variance in articulated dendritic phytolith wave lobes within selected species of Triticeae and Aveneae. *Vegetation History and Archaeobotany* 26: 85–97. DOI: 10.1007/s00334-015-0551-x
- Ball T. B., Gardner J. S., Bortherson J. D.** 1996. Identifying phytoliths produced by the inflorescence bracts of three species of wheat (*Triticum monococcum* L., *T. dicoccum* Schrank., and *T. aestivum* L.) using computer-assisted image and statistical analyses. *Journal of Archaeological Sciences* 23: 619–632. DOI: 10.1006/jasc.1996.0058
- Ball T. B., Gardner J. S., Nicole A.** 1999. Identifying inflorescence phytoliths from selected species of wheat (*Triticum monococcum*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides* and *T. aestivum*) and barley (*Hordeum vulgare* and *H. spontaneum*) (Gramineae). *American Journal of Botany* 86(11): 1615–1623. DOI: 10.2307/2656798
- Blinnikov M. S.** 1994. Phytolith analysis and Holocene dynamics of alpine vegetation. In: V. Onipchenko, M. Blinnikov (eds.). *Experimental Investigation of Alpine Plant Communities in Northwestern Caucasus*. H. 115. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes ETH, Stiftung Rübel. Pp. 23–42.
- Blinnikov M. S.** 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
- Blinnikov M., Busacca A., Whitlock C.** 2001. A new 100,000-year phytolith record from the Columbia Basin, Washington, U.S.A. In: J. D. Meunier, F. Colin (eds.) *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Lisse: Swets end Zeitlinger. Pp. 27–55.
- Bobrov A. A., Bobrova E. K., Alexeev Ju. E.** 2001. Biogenic silica in biosystematics – potential uses. In: J. D. Meunier, F. Colin (eds.) *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Lisse: Swets end Zeitlinger. Pp. 279–288.
- Bremond L., Alexandre A., Peyron O., Guiot J.** 2005. Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)* 32: 311–327. DOI: 10.1111/j.1365-2699.2004.01162.x
- Bremond L., Alexandre A., Wooller M. J., Hély Ch., Williamson D., Schäfer P. A., Majule A., Guiot J.** 2008. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on 193 East African tropical mountains. *Global and Planetary Change* 61: 209–224. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2007.08.016

Carnelli A. L., Theurillat J.-P., Madella M. 2004. Phytolith types and typefrequencies in subalpine–alpine plant species of the European Alps. *Review of Palaeobotany and Palynology* 129: 39–65.

Catalan P., Torrecilla P., Lopez-rodriguez J. A., Muller J., Clive A. 2007. Stace a systematic approach to subtribe Loliinae (Poaceae: Pooideae) based on phylogenetic evidence. *Aliso* 23 (1), 31: 380–405. DOI: 10.5642/aliso.20072301.31

Cheng Y., Zhou K., Humphreys K. W., Harper J. A., Ma X., Zhang X., Ya H., Huang L. 2016. Phylogenetic relationships in the Festuca-Lolium complex (Loliinae; Poaceae): New insights from chloroplast sequences. *Frontiers in Ecology and Evolution* July 4: 89. DOI: 10.3389/fevo.2016.00089

Cordova C. E., Gerasimenko N., Lehman P., Kliukin A. A. 2011. Late Pleistocene and Holocene paleoenvironments of Crimea: pollen, soils, geomorphology and geoarchaeology. *Geology and Geoarchaeology of the Black Sea Region: Beyond the Flood Hypothesis, Geological Society of America* 473: 133–164. DOI: 10.1130/2011.2473(09)

Fernandez M. G., Zucol A., Arriaga M. O. 2012. Comparative phytolith analysis of *Festuca* (Pooideae: Poaceae) species native to Tierra del Fuego, Argentina. *Botany* 90(11): 1113–1124. DOI: 10.1139/b2012-070

Gallego L., Distel R. A. 2004. Phytolith Assemblages in Grasses Native to Central Argentina. *Annals of Botany* 94(6): 865–874. DOI: 10.1093/aob/mch214

Gillespie L. J., Soreng R. J., Cabi E., Amiri N. 2018. Phylogeny and taxonomic synopsis of *Poa* subgenus *Pseudopoa* (including *Eremopoa* and *Lindbergella*) (Poaceae, *Poeae*, *Poinae*). *PhytoKeys* 111: 69–101. DOI: 10.3897/phytokeys.111.28081

Gillespie L. J., Archambault A., Soreng R. G. 2007. Phylogeny of *Poa* (Poaceae) based on trnt–trnf sequence data: major clades and basal relationships. *Aliso* 23(1): 420–434. DOI:10.5642/aliso.20072301.33

Golyeva A. A. 2001. *Phytoliths and their informational role in the study of natural and archaeological objects*. Moscow; Syktyvkar: Elista, Poltex. 140 pp. [In Russian] (**Гольева А. А.** Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. М.; Сыктывкар: Элиста, Полтекс, 2001. 140 с.).

Hořková K., Neustupa J., Pokorný P., Pokorná A. 2021. Phylogenetic, ecological and intraindividual variability patterns in grass phytolith shape. *Annals of Botany* XX: 1–11. DOI: 10.1093/aob/mcab143

Iler R. K. 1979. *The Chemistry of Silica: Solubility, Polymerization, Colloid and Surface Properties and Biochemistry of Silica*. New York: Wiley-Interscience. 896 pp.

Jattisha P. I., Sabu M. 2015. Foliar phytoliths as an aid to the identification of *Panicaceae* (*Panicoideae*: Poaceae) grasses in South India. *Webbia: Journal of Plant Taxonomy and Geography* 70, 1: 115–131. DOI: 10.1080/00837792.2015.1005908

Jattisha P. I., Sabu M. 2012. Phytoliths as a tool for the identification of some *Chloridoideae* grasses in Kerala. *ISRN Botany* 2012: 9. DOI: 10.5402/2012/246057

Khokhlova O. S., Morgunova N. L., Khokhlov A. A., Golyeva A. A. 2018. Changes in climate and vegetation over the last 7000 years in the steppe Cis-Urals. *Soil Science* 5: 538–550. [In Russian] (**Хохлова О. С., Моргунова Н. Л., Хохлов А. А., Гольева А. А.** Изменения климата и растительности за последние 7000 лет в степном Предуралье // Почвоведение, 2018. № 5. С. 538–550).

Kiseleva N. K. 1989. Phytolithic analysis of zoogenic deposits and buried soils. In: *History of steppe ecosystems of the Mongolian People's Republic*. Moscow. Pp. 15–36. [In Russian] (**Киселева Н. К.** Фитолитный анализ зоогенных отложений и погребенных почв // История степных экосистем Монгольской Народной Республики. Ред. Л. Г. Динесман, Н. К. Киселева, А. В. Князев. М., 1989. С. 15–36).

Kiseleva N. K. 2006. Phytolithic analysis in paleoecological studies. *Dynamics of the modern ecosystem in the Holocene: Proceedings of the Russian Scientific Conference* (Moscow, February 2–3). Moscow. Pp. 99–107. [In Russian] (**Киселева Н. К.** Фитолитный анализ в палеоэкологических исследованиях // Динамика современных экосистем в голоцене: материалы Российской научной конф. (г. Москва, 2–3 февраля 2006 г.). М., 2006. С. 99–107).

Krishnan S., Samson N. P., Ravichandran P., Narasimhan D., Dayanandan P. 2000. Phytoliths of Indian grasses and their potential use in identification. *Bot J Linn Soc.* 132: 241–252. DOI: 10.1006/bojl.1999.0300

Kriuchkova E. A., Olonova M. V., Bayakhmetov E. Zh., Gudkova P. D. 2020. Taxonomic significance of the structure of the epidermis of the leaf blade at the level of sections of Altai *Festuca* (*Festuca* L.). *Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia* 19, 2: 117–122. [In Russian] (**Крючкова Е. А., Олонова М. В., Баяхметов Е. Ж., Гудкова П. Д.** Таксономическое значение строения эпидермы листовой пластинки на уровне секций алтайских овсяниц (*Festuca* L.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2020. Т. 19, № 2. С. 117–122). DOI: 10.14258/pbssm.2020088

Lada N. Y., Gavrilov D. A. 2016. Analysis of the phytolytic composition of the main plants of steppe ecosystems of Western Siberia. *Bulletin of Tomsk State University. Biology* 2(34): 53–68. [In Russian] (**Лада Н. Ю., Гаврилов 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. 2003a. Morphological variations of lobate phytoliths from grasses in China and the south-eastern United States. *Diversity and Distribution* 9(1): 73–87. DOI: 10.1046/j.1472-4642.2003.00166.x

Lu H., Liu K.-b. 2003b. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 58(3): 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: 10.1201/NOE9058093455.ch1
- Matychenkov V. V.** 2008. *The role of mobile silicon compounds in plants and the soil-plant system: Abstract of the dissertation of a doctor of biological sciences.* Pushchino. 34 pp. [In Russian] (**Матыченков В. В.** Роль подвижных соединений кремния в растениях и системе почва-растение: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Пушкино, 2008. 34 с.).
- Morris L. R., Baker F. A., Morris C., Ryel R. J.** 2009. Phytolith types and type-frequencies in native and introduced species of sagebrush steppe and pinyon-juniper woodlands of the Great Basin, USA. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 157(3–4): 339–357. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2009.06.007
- Neumann K., Strömberg C., Ball T., Albert R. M., Vrydaghs L., Cummings L. S.** 2019. International Code for Phytolith Nomenclature (ICPN) 2.0. *Annals of Botany* XX. 1–11: 1–41. DOI: 10.1093/aob/mcz064, available online at www.academic.oup.com/aob
- Olonova M. V.** 2016. Synopsis of *Poa* L., Poaceae of the Altai mountainous country. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University] 113: 68–88. [In Russian] (**Олонова М. В.** Конспект мятликов (*Poa* L., Poaceae) Алтайской горной страны // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 2016. № 113. С. 68–88. DOI: 10.17223/20764103.113.7).
- Olonova N., Gudkova P., Shiposha V., Kriuchkova E., Mezina N., Blinnikov M.** 2021. Phytoliths from some grasses (Poaceae) in arid lands of Xinjiang, China. *Acta Biologica Siberica* 7: 345–361. DOI: 10.3897/abs.7.e76105
- Olonova M. V., Mezina N. S.** 2014. Phytoliths of some mesophilic species *Poa* L. of the *Stenopoa* section and the possibility of their use in taxonomy. *Bulletin of the Tomsk State University. Biology* 1(13): 51–60. [In Russian] (**Олонова М. В., Мезина Н. С.** Фитолиты некоторых мезофильных видов мятликов (*Poa* L.) секции *Stenopoa* и возможность их использования в систематике // Вестник Томского государственного университета. Биология, 2014. № 1(13). С. 51–60).
- Ortunez E., Cano-Ruiz J.** 2013. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. subgenus *Festuca* (Poaceae). *Plant Syst. and Evol.* 299: 1471–1483. DOI: 10.1007/s00606-013-0809-7
- Ortunez E., Fuente V.** 2010. Epidermal micromorphology of the genus *Festuca* L. (Poaceae) in the Iberian Peninsula. *Plant Syst. and Evol.* 284, 3: 201–218. DOI: 10.1007/s00606-009-0248-7
- Rudall P. J., Prychid C., Gregory T.** 2014. Epidermal patterning and silica phytoliths in Grasses: An evolutionary history. *The Botanical Review* 80(1): 59–71. DOI: 10.1007/s12229-014-9133-3
- Ryabogina N. E., Yuzhanina E. D., Ivanov S. N., Golyeva A. A.** 2021. Microbiomarkers of the natural environment and interior design of Neolithic and Eneolithic dwellings (Settlement Mergen 6 and 7). *Bulletin of Archeology, Anthropology and Ethnography* 4(55): 5–16. [In Russian] (**Рябогина Н. Е., Южанина Э. Д., Иванов С. Н., Гольева А. А.** Микробиомаркеры природного окружения и внутреннего обустройства жилищ неолита и энеолита (Поселение Мерген 6 и 7) // Вестник археологии, антропологии и этнографии, 2021. № 4(55). С. 5–16).
- Shakoор S. A., Bhat M. A., Mir S. H., Soodan A. S.** 2014. Investigations into phytoliths as diagnostic markers for the Grasses (Poaceae) of Punjab. *Universal Journal of Plant Science* 2(6): 107–122. DOI: 10.13189/ujps.2014.020602
- Soreng R. J., Bull R. D., Gillespie L. J.** 2010. Phylogeny and reticulation in *Poa* based on plastid trnTLF and nrITS sequences with attention to diploids. In: *Diveristy, Phylogeny, and Evolution in the Monocotyledons: Conference.* Aarhus: Aarhus University Press. Pp. 619–643.
- Soreng R. J., Davis J. I., Voionmaa M. A.** 2007. A phylogenetic analysis of Poaceae tribe *Poeae* sensu lato based on morphological characters and sequence data from three plastid-encoded genes: Evidence for reticulation, and a new classification for the tribe. *Kew Bulletin* 62: 425–454.
- Soreng R. J., Peterson P. M., Romaschenko K., Davids G.** 2017. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) II: An update and a comparison of two 2015 classifications. *Journal of Systematics and Evolution* 55(4): 259–290. DOI: 10.1111/jse.12262
- Soreng R. J., Peterson P. M., Zuloaga F. O., Romaschenko K. G., Clark L., Teisher J. K., Gillespie L. J., Barberá P., Welker C. A. D., Kellogg E. A., Li D., Davidse G.** 2022. A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae) III: An update. *Journal of Systematics and Evolution* 60(3): 476–521. DOI: 10.1111/jse.12847
- Stepanova E. Y., Speranskaya N. Y.** 2018. Morphotypes of phytoliths of the genus *Festuca* in the south of Western Siberia. In: E. D. Rodionov (ed.). *Lomonosovskiye chteniya na Altaye: fundamentalnyye problemy nauki i tekhniki* [Lomonosov readings in the Altai: fundamental problems of science and technology. Collection of scientific articles of the international conference: electronic resource]. Barnaul: Publishing house of Altai State University. Pp. 1219–1221. [In Russian] (**Степанова Е. Ю., Сперанская Н. Ю.** Морфотипы фитолитов р. *Festuca* юга Западной Сибири // Ломоносовские чтения на Алтае: фундаментальные проблемы науки и техники: Сб. науч. ст. междунар. конф. (г. Барнаул, 13–16 ноября 2018 г.). Отв. ред. Е. Д. Родионов. Электрон. текст. дан. (250 Мб). 1 электрон. опт. диск (DVD). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2018. С. 1219–1221). URL: <http://elibrary.asu.ru/xmlui/handle/asu/6367>
- Strömberg C. A. E., Dunn R. E., Crifò C., Harris E. B.** 2018. Phytoliths in paleoecology: Analytical considerations, current use, and future directions: Reconstructing Cenozoic terrestrial environments and ecological communities. *Methods in Paleocology*: 235–287. DOI: 10.1007/978-3-319-94265-0_12

Thorn V. C. 2004. An annotated bibliography of phytolith analysis and atlas of selected New Zealand subantarctic and subalpine phytoliths. *Antarctic Data Series* 29: 61–67.

Twiss P. C. 2001. A curmudgeons view of grass phytolithology. In: J. D. Meunier, F. Colin (eds.) *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Lisse: Swets end Zeitlinger. Pp. 7–25.

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

Tzvelev N. N., Probatova N. S. 2012. A review of the genera *Deschampsia*, *Agrostis*, *Calamagrostis* (Poaceae – Poaeae) and the system of cereals of the Flora of Siberia. *Komarovsky readings* 59: 7–75. [In Russian] (**Цвелев Н. Н., Пробатова Н. С.** Обзор родов *Deschampsia*, *Agrostis*, *Calamagrostis* (Poaceae – Poaeae) и система злаков Флоры Сибири // Комаровские чтения, 2012. № 59. С. 7–75).

Verdin P., Berger J.-F., Lopez-Saez J.-A. 2001. Contribution of phytolith analysis to the understanding of historical agrosystems in the Rhône mid-valley (Southern France). In: J. D. Meunier, F. Colin (eds.) *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. Lisse: Swets end Zeitlinger. Pp. 155–171.

Wang J., Liu L., Ball T., Yu. L., Li Y., Xing F. 2016. Revealing a 5,000-y-old beer recipe in China. *PNAS* 113(23): 6444–6448. DOI: 10.1073/pnas.1601465113

Yost C., Blinnikov M. 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(8): 1977–1991. DOI: 10.1016/j.jas.2011.04.016

Zhang J., Lu H., Sun G., Flad R., Wu N., Huan X., He K., Wang Y. 2016. Phytoliths reveal the earliest fine reedy textile in China at the Tianluoshan site. *Scientific Reports* 6(1): 1–7. DOI: 10.1038/srep18664