



УДК 582.52/.59:581.821

CRENATE-ФИТОЛИТЫ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *Meliceae* Link. ex Endl.: морфометрический анализ

М. Ю. Соломонова^{1,4*}, С. Д. Котов^{1,5}, Н. Ю. Сперанская^{1,6}, М. С. Блинников^{2,3,7}

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: m_solomonova@list.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4154-6048>

⁵ E-mail: sergei.kotov98@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0009-0001-7955-5601>

⁶ E-mail: speranskaj@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-0036-3760>

⁷ E-mail: msblinnikov@stcloudstate.edu; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0003-1069-6307>

* Автор для переписки

Ключевые слова: морфометрия, фитолиты, эпидерма листьев, *Glyceria*, *Melica*.

Аннотация. В статье анализируется специфичность фитолитов морфотипа CRENATE в пределах трибы *Meliceae* на основе морфометрических данных. Рассматриваемый морфотип является основным для представителей этой трибы, а также часто встречается и у других злаков *Pooideae* Benth. В ходе исследования были изучены листья пяти представителей трибы: *Melica inaequiglumis* Boiss., *M. altissima* L., *M. nutans* L., *M. taurica* K. Koch, *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom. *Melica nutans* был проанализирован в двухкратной повторности. Экстрагированные CRENATE-фитолиты изучались в тор-проекции. Было изучено 17 морфометрических характеристик фитолитов: 9 показателей размера и 8 расчетных показателей формы. Обработка данных включала в себя описательную статистику, тест Тьюки и дискриминантный анализ. Полученные результаты указывают, что наибольшее количество достоверных отличий между средними значениями морфометрических показателей наблюдается при сравнении *M. altissima* и *M. inaequiglumis*. Фитолиты *G. triflora* по наименьшему числу признаков отличаются от *M. nutans* и *M. altissima*. В то же время многомерный дискриминантный анализ по всем 17-ти показателям выявляет наибольшую обособленность *G. triflora*. Точность классификации фитолитов по морфометрическим параметрам составляет 52 % на уровне отдельных образцов, 58 % на уровне видов и 88 % между родами *Glyceria* R. Br. и *Melica* L.. Таким образом, межвидовая специфичность CRENATE-фитолитов *Melica* выражена более слабо, чем между двумя отдельными родами. Можно отметить некоторые различия у фитолитов на уровне клад (секций) CILIATA и NUTANS.

CRENATE phytoliths of the epidermis of the leaf blade of some species of *Meliceae* Link. ex Endl.: a morphometric analysis

M. Yu. Solomonova¹, S. D. Kotov¹, N. Yu. Speranskaya¹, M. S. Blinnikov^{2,3}

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: *Glyceria*, leaf epidermis, *Melica*, morphometry, phytoliths.

Summary. The article analyzes specificity of CRENATE phytoliths of *Meliceae* tribe using morphometric analysis. This phytolith morphotype is the most common one in the species of this tribe, and is also found in other grasses of *Pooideae* Benth. subfamily. We studied five species: *Melica inaequiglumis* Boiss., *M. altissima* L., *M. nutans* L., *M. taurica* K. Koch, and *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom. *M. nutans* was studied from two different specimens. Extracted phytoliths were looked at in the top projection. We estimated 17 morphometric parameters, including 9 of size and 8 of shape. Statistical treatment included descriptive statistics, Tukey test and discriminant analysis. Our results show that the greatest difference is found between average morphometrics of *M. altissima* and *M. inaequiglumis*. At the same time, phytoliths of *G. triflora* are distinguished from *M. nutans* and *M. altissima* by the fewest traits. However, the multivariate discriminant analysis using all 17 parameters suggests that *G. triflora* is the most distinct from all other species. The results suggest that phytoliths could correctly classify 52 % cases of individual specimens, 58 % in species, and 88 % accuracy, when two genera were compared. Thus, interspecific difference is notable between *Glyceria* R. Br and *Melica* L., but less so within the latter genus. Some differences were noted between sections CILIATA and NUTANS in *Melica* genus.

Введение

Анатомические признаки эпидермы колосковых чешуй и листовых пластинок злаков активно изучаются в целях таксономии (Ellis, 1979; Mejia-saules, Bisby, 2003; Ortunez, Fuente, 2010; Fernandez et al., 2012; Ortunez, Cano-Ruiz, 2013; Olonova, Mezina, 2014; Kriuchkova et al., 2020; Olonova et al., 2021; etc.). Специфичность коротких клеток эпидермы злаков на уровне подсемейств была показана более полувека назад (Metcalfе et al., 1960; Esau, 1965). Анатомические структуры, подверженные окремнению, формируют фитолит, по большей части повторяющий форму клетки (Hodson et al., 1985; Attolini et al., 2023) и обладающий соответствующей специфичностью. Таксономическую принадлежность фитолитов злаков используют в палеоэкологических реконструкциях тропических регионов, соотнося формы, типичные для C3 и C4 групп, а также засухоустойчивых *Chloridoideae* Kunth ex Veilshm. и влаголюбивых *Panicoideae* A. Braun (Bremond et al., 2005, 2008).

Для более детального изучения экологического и таксономического потенциала фитолитов используется их морфометрия. Это направление имеет высокий потенциал в идентификации фитолитов культурных злаков (Ball et al., 1999; Portillo et al., 2006; Out, Madella, 2016; Wang et al., 2019; Yost et al., 2021), в выявлении филогенетической специфичности фитолитов (Hoškova et al., 2022), в оценке влияния на фитолиты экологических факторов (Ball, Brotherson, 1992; Dunn et al., 2015; Wang et al., 2018; etc.).

Представленное исследование посвящено одному из основных морфотипов фитолитов

Pooideae Benth. – CRENATE (ICPN 2.0) – у некоторых представителей двух родов (*Melica* L. – перловник и *Glyceria* R. Br. – манник) *Meliceae*. Ранее нами было показано преобладание этого морфотипа у трех видов этой трибы (Blinnikov et al., 2021; Solomonova et al., 2022). Цель данного исследования – оценить специфичность размера и морфометрических показателей формы фитолита у отдельных видов.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили шесть образцов листьев пяти видов представителей трибы (табл. 1). Вид *Melica nutans* представлен в двукратной повторности. Экстракция фитолитов проводилась методом сухого озоления (Golyeva, 2001). Фитолиты изучались с помощью микроскопа Olympus BX-51, камеры Olympus CX-51 и программного обеспечения cellSens Standart. Увеличение объектива $\times 20$. Фотографии фитолитов (рис. 1) выполнены со стороны верхнего основания. Для морфометрических измерений CRENATE была использована программа ImageJ с установленным плагином «PhytolithsBatch», рекомендуемая Международным комитетом по морфометрии фитолитов. Были изучены стандартные общепринятые параметры размера и формы фитолитов (Ball et al., 2016). Из каждого образца измерено 97–175 фитолитов.

Для анализа полученных данных выполнена описательная статистика, апостериорный тест Тьюки (попарное сравнение образцов) и дискриминантный анализ в программе Past 4.03.

Таблица 1

Характеристика материала исследования

№	Вид	Точка сбора
1	<i>Melica inaequiglumis</i> Boiss. (<i>Melica persica</i> ssp. <i>inaequiglumis</i> (Boiss.) Bor)*	Туркменистан, Центральный Копетдаг, Ашхабадский р-н, Фюрюзинское ущелье, на сухих склонах вдоль дорог (гербарий 1973 г., ВИР им. Н. И. Вавилова).
2	<i>Melica altissima</i> L.	Россия, Алтайский край, Колыванский р-н, окр. оз. Колыванское, заросли кустарников.
3	<i>Melica nutans</i> L.	Россия, Алтайский край, Крутихинский р-н, опушка соснового леса.
4	<i>Melica nutans</i> L.	Россия, Республика Алтай, Усть-Канский р-н, отроги Бащелакского хребта, остепненный луг.
5	<i>Melica taurica</i> K. Koch (<i>Melica ciliata</i> ssp. <i>taurica</i> (K. Koch) Tzvelev)*	Туркменистан, Центральный Копетдаг, Ашхабадский р-н, Гаудан, склоны гор 1200–1400 м над ур. м. (гербарий 1974 г., ВИР им. Н. И. Вавилова).
6	<i>Glyceria triflora</i> (Korsh.) Kom.	Россия, Республика Алтай, Чарышский р-н, правый берег р. Бащелак, гидрофитное сообщество.

Примеч.: * – в скобках указано принятое название.

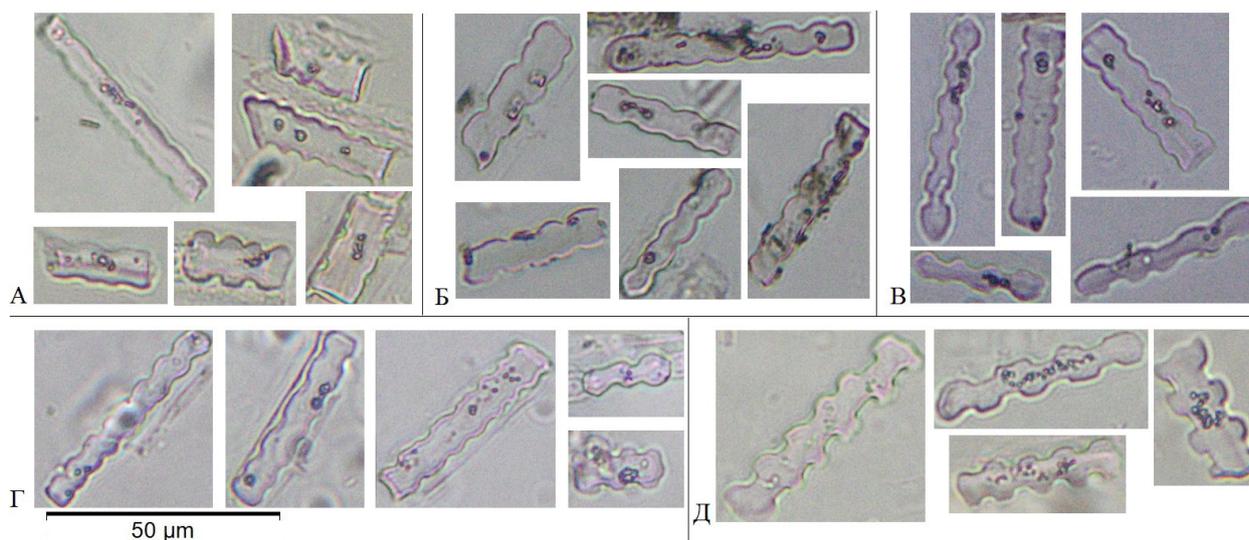


Рис. 1. Примеры СРЕНАТЕ-фитолитов у видов *Meliceae*: А – *Melica inaequiglumis*; Б – *M. altissima*; В – *M. nutans*; Г – *M. taurica*; Д – *G. triflora*.

Результаты

Размер фитолитов оценивался по девяти морфометрическим характеристикам, для которых был выполнен анализ их средних значений (табл. 2). Наиболее крупными по площади являются фитолиты *M. altissima* (для всех образцов, кроме *G. triflora*, здесь и далее утверждения на основе теста Тьюки при $p \leq 0,05$). Наибольшим периметром обладают фитолиты *G. triflora*. Также образцы фитолитов, полученные из этих двух видов, обладают наибольшими диаметрами эквивалентного по площади круга. Эта характеристика у *M. altissima* достоверно отличается от

всех образцов, кроме *G. triflora* ($p \leq 0,05$), фитолиты последнего достоверно отличаются по этому параметру только от кремневых частиц *M. nutans*. СРЕНАТЕ-фитолиты *M. nutans* обладают достоверно наименьшей шириной среди всех изученных образцов и радиусом вписанного круга среди всех представителей рода *Melica*.

Форма фитолитов оценивалась по восьми морфометрическим характеристикам. Наиболее правильными и компактными фитолитами отличаются *M. inaequiglumis*, *M. altissima* и *M. taurica*. Отличия показателей от *M. nutans* и *G. triflora* при попарном сравнении данных являются достоверными. Наиболее удлиненными

(округленность, соотношение сторон, вытянутость) являются фитолиты *M. inaequiglumis* и *M. taurica*. Наименьшими характеристиками выпуклости обладают CRENATE-фитолиты у *G. triflora*. Эти два параметра и то, что фитолиты этого вида обладают одним из наименьших радиусов вписанного круга при сопоставимой с другими видами шириной, указывают на то, что фитолиты *G. triflora* обладают наиболее выраженными лопастями.

Анализируя все характеристики в совокупности (табл. 3), стоит отметить, что наибольшее количество достоверных отличий наблюдается между *M. altissima* и *M. inaequiglumis*. Фитолиты *G. triflora* по наименьшему числу признаков отличаются от *M. nutans* и *M. altissima*. Количество достоверных отличий в этих случаях ниже, чем между отдельными видами перловника.

Фитолиты CRENATE обоих образцов *M. nutans* не отличаются между собой ни размером, ни формой. *M. inaequiglumis* и *M. taurica* обладают близкими по размеру и форме CRENATE-фитолитами листьев.

Для выявления различий по всем морфометрическим характеристикам был использован дискриминантный анализ (рис. 2, табл. 4). При распределении точек, характеризующихся комплексом морфометрических параметров, наблюдается пересечение облаков данных. Наиболее обособленными являются фитолиты *G. triflora*. Также группируются центры облаков обоих образцов *M. nutans*, и третью группу составляют *M. inaequiglumis*, *M. altissima* и *M. taurica*.

На основе морфометрических данных фитолиты классифицируются между образцами с точностью 52 %. Наиболее слабо разделяются между собой фитолиты двух образцов *M. nutans*. Несмотря на то, что средние значения отдельных морфометрических характеристик *M. inaequiglumis* и *M. taurica* не отличаются между собой, при многомерном анализе лишь 11 % фитолитов *M. taurica* были классифицированы как *M. inaequiglumis*. Также только 14 % фитолитов *M. inaequiglumis* были классифицированы как *M. taurica*. Значительная часть фитолитов *M. taurica* была классифицирована как *M. altissima*. Но фитолиты *M. altissima* наиболее точно отнесены к своему виду (71 %). Точность классификации фитолитов *G. triflora* составляет 68 %.

При объединении данных по двум образцам *M. nutans* точность классификации на уровне видов составляет 58 %. А точность классифика-

ции на уровне родов (*Melica* и *Glyceria*) составляет 88 %.

Обсуждение

Полученные данные подтверждают распространенность CRENATE фитолитов в изученной трибе. В литературе существует мало данных о морфометрических исследованиях этого морфотипа в подсемействе *Pooideae* (Dunn et al., 2015; Hoškova et al., 2022; Solomonova et al., 2023). В целом, в трибе представлены достаточно мелкие фитолиты этого морфотипа, если сравнивать их с аналогами у *Dactylis glomerata* L. (Solomonova et al., 2023) и *Poa secunda* J. Pers (Dunn et al., 2015).

Комплексный анализ данных показал, что среди изученных видов наиболее отличными характеристиками обладают фитолиты *Glyceria triflora*. Это ожидаемо, учитывая, что это отдельный род, генетически хорошо дифференцируемый от перловника (Rodionov et al., 2013). Полученные результаты стоит сравнить с морфометрическими исследованиями ВИЛОВАТЕ-фитолитов листьев *Panicum miliaceum* и *Setaria italica* (Out, Madella, 2016). CRENATE-фитолиты *Glyceria* и *Melica* показывают такой же уровень точности классификации на уровне рода (88 %), несмотря на то, что вариабельность CRENATE должна быть выше из-за разного количества лопастей (рис. 1).

M. inaequiglumis и *M. taurica* имеют близкие по морфометрическим характеристикам фитолиты. Это является ожидаемым, так как оба растения являются подвидами видов одной клады CILIATA (*M. persica* и *M. ciliata* соответственно) (Khodaverdi et al., 2023). В то же время *M. nutans* и *M. altissima* принадлежат также к одной клade NUTANS (Tzvelev, 2012; Khodaverdi et al., 2023), но фитолиты перловника высокого оказались ближе к фитолитам видов из предыдущей клады. Имеющиеся данные о строении эпидермы колосковых чешуй *Melica* указывают на таксономическую специфичность анатомических структур (Mejia-saules, Bisby, 2003) как минимум на уровне клад. По характеру фитолитов, шипиков, волосков, анатомических признаков *M. persica* и *M. ciliata* попадают в одну группу, а *M. nutans* и *M. altissima* в другую (Mejia-saules, Bisby, 2003). В исследовании фитолитов листьев получают менее точные результаты, так как по факту рассматривается один анатомический признак, хоть и более тщательно.

Таблица 2

Описательная статистика морфометрических характеристик *SRENATE*-фитолитов листьев *Meliceae*

№	Площадь (мкм ²)						Площадь описанной фигуры (мкм ²)					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	103,998	116,51	75,642	83,186	82,853	87,906	117,613	132,46	85,023	98,435	95,845	107,787
Max	416,135	676,703	486,294	749,821	517,221	447,285	498,565	810,974	537,324	882,787	635,672	598,055
Mean	206,25	248,5407	192,2421	211,3283	213,1198	238,4786	238,2293	283,3372	223,7779	249,4703	244,8557	303,5351
Std. error	5,588343	7,972089	9,902771	11,78367	6,050677	8,14851	6,619792	9,805509	10,92026	13,78237	7,380706	11,22048
	Периметр (мкм)											
1	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	51,872	54,713	41,74	44,632	44,107	49,633	48,7	49,826	38,115	39,866	40,556	41,688
Max	136,897	180,902	152,44	207,005	160,966	182,46	116,672	157,983	136,336	176,28	138,388	155,013
Mean	75,45989	87,45427	79,60907	87,06772	78,9827	97,50793	66,62196	78,56008	70,51213	76,68208	69,45299	83,18047
Std. error	1,359425	2,180797	2,429258	3,020748	1,773742	2,63621	1,180195	1,905898	2,154719	2,567088	1,557954	2,208035
	Длина (мкм)											
1	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	18,391	20,779	15,619	15,97	14,925	16,509	21,898	23,394	16,232	17,396	17,65	18,818
Max	51,589	75,136	63,126	80,939	63,755	73,035	58,18	80,597	69,37	91,932	72,656	81,535
Mean	28,05309	34,1191	31,16633	34,38206	29,56154	36,78335	31,08696	37,54997	34,10987	37,56562	33,09731	41,23256
Std. error	0,593167	0,9411334	1,037031	1,228585	0,7660604	1,097437	0,6316025	1,037489	1,145844	1,384305	0,8553047	1,205924
	Эквивалентный диаметр (мкм)											
1	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	6,491	6,53	4,73	5,081	4,916	6,627	11,507	12,18	9,814	10,292	10,271	10,579
Max	16,688	14,404	12,276	11,917	13,04	14,185	23,018	29,353	24,883	30,898	25,662	23,864
Mean	10,02463	9,309925	7,985031	8,025835	9,526869	9,312468	16,05354	17,58386	15,22351	15,88806	16,21106	17,14493
Std. error	0,1970061	0,1180089	0,1624106	0,1601337	0,0952477	0,1480806	0,2178821	0,2617242	0,3682103	0,4039403	0,2217208	0,2967925
	Радиус вписанного круга (мкм)											
1	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	1,572	1,882	1,271	1,119	1,427	1,392	0,25	0,201	0,19	0,167	0,221	0,149
Max	5,114	4,304	4,756	4,369	5,095	4,779	0,618	0,583	0,597	0,578	0,643	0,481
Mean	3,152673	3,178224	2,580567	2,438786	3,098491	2,503315	0,4573462	0,4213084	0,3834536	0,3550194	0,44468	0,3287568
Std. error	0,0710595	0,04896329	0,08416589	0,07131194	0,04586866	0,0589874	0,0065297	0,00778258	0,00905899	0,0082542	0,00677821	0,00737161

Таблица 2 (окончание)

№	Огруленность						Выпуклость, рассчитанная через периметр					
	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	0,135	0,107	0,11	0,086	0,128	0,087	0,765	0,817	0,827	0,804	0,749	0,7
Max	0,62	0,455	0,523	0,449	0,619	0,455	0,939	0,93	0,927	0,93	0,938	0,934
Mean	0,3484327	0,288514	0,2648969	0,2381456	0,3382686	0,2443874	0,884125	0,8995794	0,886	0,8836311	0,8797143	0,855027
Std. error	0,00938922	0,00707157	0,00897692	0,00751205	0,00769465	0,00771207	0,00343226	0,00193348	0,00206056	0,00251843	0,00228264	0,00355936
Выпуклость, рассчитанная через площадь												
№	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	0,79	0,785	0,742	0,736	0,792	0,678	0,367	0,327	0,332	0,294	0,358	0,295
Max	0,929	0,943	0,931	0,906	0,942	0,895	0,788	0,675	0,723	0,67	0,787	0,674
Mean	0,86725	0,8826355	0,8536082	0,8467282	0,8759429	0,795027	0,5845769	0,5325888	0,5077423	0,481835	0,5747486	0,4876396
Std. error	0,00278481	0,00289002	0,00422548	0,00340879	0,00240214	0,00409377	0,00802816	0,00678154	0,00858456	0,0076528	0,00675419	0,00770538
Соотношение сторон												
№	1	2	3	4	5	6	1	2	3	4	5	6
Min	1,315	2,154	1,792	2,145	1,479	1,998	1,46	2,417	2,037	2,313	1,691	2,302
Max	6,654	9,004	7,566	9,029	7,359	9,492	6,97	9,659	8,204	9,564	8,048	10,632
Mean	2,925413	3,709103	3,979423	4,330854	3,158446	4,010829	3,226837	4,07543	4,339536	4,712136	3,52508	4,486568
Std. error	0,09021279	0,1079527	0,1304087	0,13818	0,08804566	0,1250814	0,09269184	0,1157804	0,1389087	0,1490761	0,09526284	0,1349491
Изогнутость												
№	1	2	3	4	5	6						
Min	0,802	0,819	0,805	0,801	0,736	0,789						
Max	0,972	0,984	0,979	0,994	0,972	0,962						
Mean	0,9017885	0,9088131	0,9149485	0,9187476	0,89376	0,8913063						
Std. error	0,00401646	0,00309037	0,00349052	0,00324865	0,0029688	0,00350866						

Примеч.: № – номер образца согласно таблице 1; Min – минимальное значение; Max – максимальное значение; Mean – среднее значение; Std. error – стандартная ошибка.

Таблица 3

Количество достоверных морфометрических отличий на основе апостериорного теста Тьюки при попарном сравнении фитолитов листьев видов *Meliceae*

	<i>M. altissima</i>	<i>M. nutans 1</i>	<i>M. nutans 2</i>	<i>M. taurica</i>	<i>G. triflora</i>
<i>M. inaequiglumis</i>	14	7	11	0	13
<i>M. altissima</i>		8	11	12	9
<i>M. nutans 1</i>			0	9	12
<i>M. nutans 2</i>				11	7
<i>M. taurica</i>					13

Таблица 4

Таблица классификации СРЕНАТЕ-фитолитов исследуемых видов *Melica* на основе дискриминантного анализа (точность классификации 52 %)

	<i>M. inaequiglumis</i>	<i>M. altissima</i>	<i>M. nutans 1</i>	<i>M. nutans 2</i>	<i>M. taurica</i>	<i>G. triflora</i>	Заданные группы
<i>M. inaequiglumis</i>	55	17	6	8	15	3	104
<i>M. altissima</i>	11	76	1	5	11	3	107
<i>M. nutans 1</i>	3	12	39	24	13	6	97
<i>M. nutans 2</i>	4	13	22	46	11	7	103
<i>M. taurica</i>	19	53	7	12	71	13	175
<i>G. triflora</i>	13	2	11	8	2	75	111
Итоговые группы	105	173	86	103	123	107	697

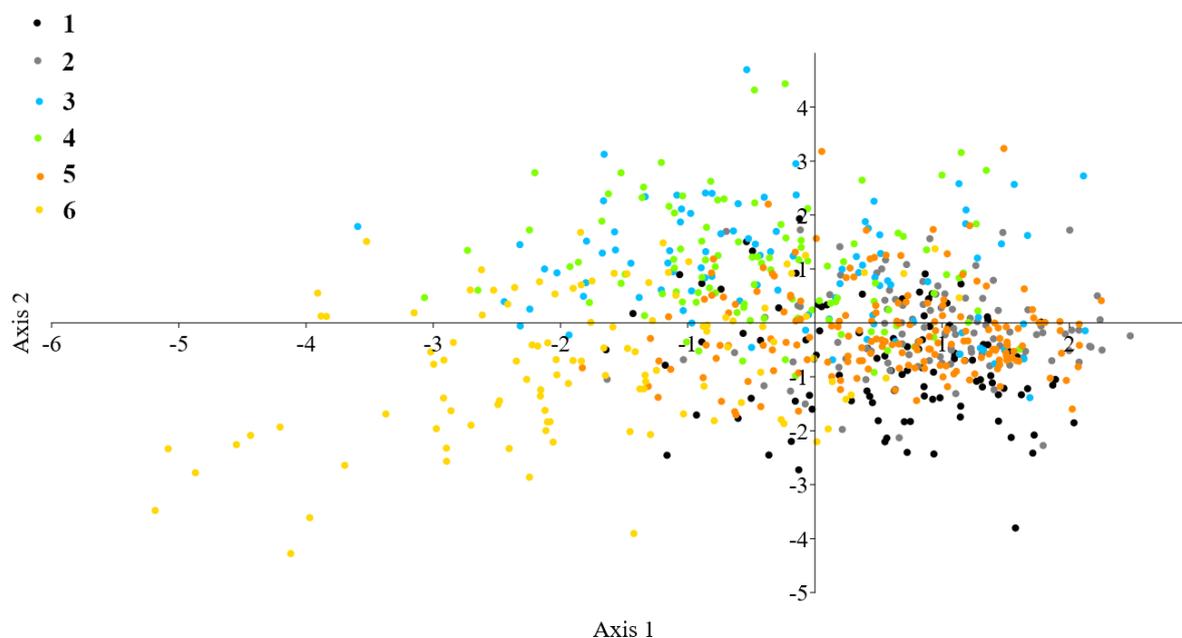


Рис. 2. Распределение точек на плоскости на основе дискриминантного анализа морфометрических данных. Номера групп: 1 – *Melica inaequiglumis*; 2 – *M. altissima*; 3 – *M. nutans*-образец 1; 4 – *M. nutans*-образец 2; 5 – *M. taurica*; 6 – *G. triflora*.

Заключение

В результате исследования показан высокий потенциал специфичности CRENATE-фитолитов *Meliceae* между двумя отдельными родами. Фитолиты *Glyceria* как минимум отличаются от CRENATE *Melica* более выраженными лопастями. Представленные данные получены на одном образце манника. В дальнейшем необходимо расширение выборки для этого рода, что, возможно, позволит разработать детальные критерии разделения фитолитов двух родов.

На внутривидовом уровне таксономические различия CRENATE-фитолитов выражены более слабо. По большей части от всех остальных отличаются лишь образцы *M. nutans*. Можно лишь

отметить некоторые различия у фитолитов на уровне клад (секций).

Благодарности

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 23-74-01026, <https://rscf.ru/project/23-74-01026/>. Коллектив авторов выражает благодарность коллегам кафедры ботаники Алтайского государственного университета д. б. н. М. М. Силантьевой, к. б. н. Н. В. Елесовой, к. б. н. Т. В. Корниевской за помощь в сборе и определении гербарного материала. Образцы *M. inaequiglumis* и *M. taurica* были предоставлены к. б. н. И. Г. Чухиной (Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова, г. Санкт-Петербург).

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Attolini D., Pattelli L., Nocentini S., Wiersma D. S., Tani C., Papini A., Mariotti Lippi M.** 2023. Developmental analysis and optical modelling of short cell phytoliths in *Festuca exaltata* (Poaceae). *Flora*: 301. DOI: 10.1016/j.flora.2023.152239
- Ball T. B., Brotherson J. D.** 1992. The effect of varying environmental conditions on phytolith morphometries in two species of grass (*Bouteloua curtipendula* and *Panicum virginatum*). *Scann. Microscopy* 6(4): 1163–1181.
- Ball T. B., Davis A., Evett R. R., Ladwig J. L., Tromp M., Out W. A., Portillo M.** 2016. Morphometric analysis of phytoliths: recommendations towards standardization from the International Committee for Phytolith Morphometrics. *J. Archaeol. Sci.* 68: 106–111. DOI: 10.1016/j.jas.2015.03.023
- 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). *Am. J. Bot.* 86(11): 1615–1623. DOI: 10.2307/2656798
- Blinnikov M. S., Hoffman B. R., Salova Yu. A.** 2021. Modern analog assemblages of phytoliths under various plant communities of the Middle Volga and their applicability for archaeological reconstructions. *The Volga River Region Archaeology (Povolzhskaya Arkheologiya)* 4(28): 217–234. DOI: 10.24852/pa2021.4.38.217.234
- Bremond L., Alexandre A., Peyron O., Guiot J.** 2005. Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa. *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. *Glob. Planet. Change* 61: 209–224. DOI: 10.1016/j.gloplacha.2007.08.016
- Dunn R. E., Le T.-Y. T., Strömberg C. A. E.** 2015. Light environment and epidermal cell morphology in grasses. *Int. J. Plant Sci.* 176(9): 832–847. DOI: 10.1086/683278
- Ellis R. P.** 1979. A procedure for standardizing comparative leaf anatomy in the Poaceae. II. The epidermis as seen in surfase view. *Bothalia* 12: 641–671.
- Esau K.** 1965. *Plant Anatomy*. New York: Wiley. 735 pp.
- 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
- 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.).
- Hodson M. J., Sangster A. G., Parry D. W.** 1985. An ultrastructural study on the developmental phases and silicification of the glume of *Phalaris canariensis* L. *Ann. of Bot.* 55: 649–655. DOI: 10.1093/oxfordjournals.aob.a086944
- Hošková K., Neustupa J., Pokorný P., Pokorná A.** 2022. Phylogenetic, ecological and intraindividual variability patterns in grass phytolith shape. *Ann. of Bot.* 129(3): 303–313. DOI: 10.1093/aob/mcab143.
- Khodaverdi M., Mullinger M. D., Shafer H. R., Preston J. C.** 2023. *Melica* as an emerging model system for comparative studies in temperate Pooideae grasses. *Ann. of Bot.* 132(7): 1175–1189. DOI: 10.1093/aob/mcad136
- Kriuchkova E. A., Olova 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 South-*

ern 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

Mejia-saules T., Bisby F. 2003. Silica bodies and hooked papillae in lemmas of *Melica* species (Gramineae: Pooideae). *Bot. J. Linn. Soc.* 14: 447–46. DOI: 10.1046/j.1095-8339.2003.00152.x

Metcalfe C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons. I. Gramineae.* Oxford: Clarendon Press. 731 pp.

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. *Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya* 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).

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 Biol. Sib.* 7: 345–361. DOI: 10.3897/abs.7.e76105

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

Out W. A., Madella M. 2016. Morphometric distinction between bilobate phytoliths from *Panicum miliaceum* and *Setaria italica* leaves. *Archaeol. Anthropol. Sci.* 8(3): 505–521. DOI: 10.1007/s12520-015-0235-6

Portillo M., Ball T. B., Manwaring J. 2006. Morphometric analysis of inflorescence phytoliths produced by *Avena sativa* L. and *Avena strigosa* Schreb. *Econ. Bot.* 60(2): 121–129. DOI: 10.1663/0013-0001(2006)60[121:MAOIPP]2.0.CO;2

Rodionov A. V., Kotsinyan A. R., Gnutikov A. A., Dobroradova M. A., Machs E. M. 2013. Variability of the ITS1-5.8S rDNA-ITS2 sequence during the divergence of sweet-grass species (*Glyceria* R. Br.). *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 3(2): 83–90. DOI: 10.1134/S2079059713020068

Solomonova M. Yu., Speranskaya N. Yu., Blinnikov M. S., Zhebrovskaya T. A., Silantyeva M. M. 2022. 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. *Turczaninowia* 25, 4: 122–135. [In Russian] (**Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Блинников М. С., Жембровская Т. А., Силантьева М. М.** Разделение волнистых и полилопастных форм фитолитов морфотипа «crenate» у видов Pooideae Benth. юга Западной Сибири на основе филогенетических данных // *Turczaninowia*, 2022. Т. 25, № 4. С. 122–135). DOI: 10.14258/turczaninowia.25.4.13

Solomonova M. Yu., Zhebrovskaya T. A., Lyashchenko A. D., Kotov S. D., Speranskaya N. Yu. 2023. Environmental impact on phytolith morphometric parameters by example crenate morphotype of *Dactylis glomerata* L. leaves (South of Western Siberia, Russia). *Acta Biol. Sib.* 9: 953–973. DOI: 10.5281/zenodo.10101537.

Tzvelev N. N. 2012. On species of the genus *Melica* sect. *Melica* (Poaceae) in Russia. *Bot. Zhurn.* 97(2): 252–257. [In Russian] (**Цвелев Н. Н.** О видах секции *Melica* рода *Melica* (Poaceae) в России // Бот. журн., 2012. Т. 97, № 2. С. 252–257).

Wang C., Lu H., Zhan J., Mao L., Ge Y. 2019. Bulliform phytolith size of rice and its correlation with hydrothermal environment: a preliminary morphological study on species in Southern China. *Front. Plant Sci.* 10: 1037. DOI: 10.3389/fpls.2019.01037

Wang J., Liu L., Gao Z., Jie D. 2018. Effects of available soil silicon on the formation of phytoliths in *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud, Poaceae. *Bot. Lett.* 166(1): 51–63. DOI: 10.1080/23818107.2018.1544505

Yost C. L., Michas M. C., Adams K. R., Swarts K., Puseman K., Ball T. 2021. An in situ and morphometric study of maize (*Zea mays* L.) cob rondel phytoliths from Southwestern North American landraces. *J. Archaeol. Sci. Reports* 35: 102732. DOI: 10.1016/j.jasrep.2020.102732