

ORIGINAL ARTICLE

Cereal phytoliths of Northern Altai

N.Yu. Speranskaya¹, M.Yu. Solomonova¹, M.M. Silantyeva¹, Yu.V. Genrih¹, M.S. Blinnikov^{2,3}

¹Altai State University, Barnaul, Russia

²St. Cloud State University, St. Cloud, MN 56301-4498, USA

³Kazan Federal University, Kazan, Tatarstan, Russia

E-mail: msilan@mail.ru

Received: 25.12.2017. Accepted: 11.02.2018

The article presents the results of analysis of the phytolith composition of cereals in the Northern Altai. Some 23 species of *Poaceae* have been studied. For each species, we analyzed a set of silicon particles in leaves, stems, and generative structures. We selected from 22 to 27 significant morphotypes of phytoliths, depending on their morphological affinity. Our results were compared with the wetting factor. We also analyzed the ratio of the composition of phytoliths of cereals and their ecological (edaphotopic) groups and life forms. We founded the correlations between several morphotypes of cereal phytoliths and life forms with optimum species moistening.

Key words: phytoliths; cereals; ecological groups; moisturizing; life form; Northern Altai

Фитолиты злаков Северного Алтая

Н.Ю. Сперанская¹, М.Ю. Соломонова¹, М.М. Силантьева¹, Ю.В. Гейнрих¹, М.С. Блинников^{2,3}

¹Алтайский государственный университет, Барнаул, Россия

²St. Cloud State University, St. Cloud, MN 56301-4498, USA

Казанский федеральный университет, Казань, Татарстан, Россия

E-mail: msilan@mail.ru

В статье представлены результаты анализа фитолитного состава злаков территории Северного Алтая. Было изучено 23 вида сем. *Poaceae*. Для каждого вида проанализирован набор кремниевых частиц в листьях, стеблях и генеративных структурах. Выделено от 22 до 27 значимых морфотипов фитолитов в зависимости от их морфологической приуроченности. Полученные результаты были сопоставлены с фактором увлажнения. Также проанализировано соотношение состава фитолитов злаков и их экологических (эдафотопических) групп и жизненных форм. Установлена зависимость ряда морфотипов фитолитов злаков от экологических групп, жизненных форм и оптимумов увлажнения видов.

Ключевые слова: фитолиты; злаки; экологические группы; увлажнение; жизненная форма; Северный Алтай

Введение

Фитолитный анализ – метод с широкими палеоэкологическими и палеоботаническими возможностями. Фитолиты – кремниевые копии растительных клеток, обладают высокой устойчивостью в различных средах, и длительное время сохраняются в почвах.

Накопление фитолитов в растениях значительно различается в разных таксономических группах (Hodson et al., 2005; Katz, 2014). В настоящее время фитолитный анализ основывается в основном на исследовании фитолитов злаков и некоторых других семейств (*Cyperaceae*, *Arecaceae*, *Pinaceae*).

Наиболее специфичные морфотипы фитолитов формируются у представителей *Poaceae*. Несмотря на широкую изученность фитолитов представителей этого семейства, существует ряд проблем в интерпретации данных, основанных на изучении фитолитов злаков. Во-первых, одинаковые типы фитолитов производятся в различных растениях. Эта методологическая проблема решается путем расчета пропорций общих форм у различных видов или таксонов. Но, есть и другая проблема – многие фитолиты имеют изменчивую морфологию (Tsartsidou et al., 2007). Это приводит к необходимости изучения фитолитов злаков современной флоры для каждого отдельного региона Земли. Территория Северного Алтая характеризуется разнообразием эколого-ценотических и климатических условий, что дает возможность сравнивать фитолитный состав растений, произрастающих в контрастных условиях.

Еще одной проблемой в оценке приуроченности фитолитов злаков является то, что в различных морфологических структурах в фитолитном составе могут наблюдаться значимые отличия.

Листья производят огромный ассортимент фитолитов на грамм сухого материала (до миллиона/грамм) (Tsartsidou et al., 2007). Как правило, в листьях окремнению подвержены клетки эпидермиса, устьиц, трихомы (Carnelli et al., 2004). Окремнение клеток стебля также хорошо выражено, как и листьев. Но, фитолиты, образующиеся в них, как правило, не обладают диагностической значимостью (Tsartsidou et al., 2007). Соцветия диких и культурных злаков имеют несколько различных морфологических типов фитолитов (Rosen, 1992; Boll, 1999).

Фитолиты злаков имеют систематическую специфичность, выраженную на уровне подсемейств (Twiss et al., 1969; Lu, Liu, 2003; Bremond et al., 2008). Однако наиболее важные результаты можно получить, анализируя формы фитолитов у злаков из различных экологических (эдафотопических) групп с учетом их жизненной формы (Solomonova et al., 2015; Speranskaya et al., 2016).

Цель исследования: выявление взаимосвязи состава морфотипов фитолитов злаков Северного Алтая от оптимумов увлажнения, жизненных форм и экологических групп соответствующих видов.

Материалы и методы

Сбор злаков Северного Алтая производился на территории следующих хребтов: Ануйский, Башчелакский, Иолго, Куминский, Семинский и Чергинский. Гербарный материал отбирался в различных типах растительности на высотах от 400 до 2300 м над у.м.

Обработка растительного материала была выполнена с помощью сухого озоления по методике, опубликованной А.А. Гольевой (2001). Изучение полученных образцов производилось с помощью светового микроскопа Olympus BX-51, камеры Olympus BX-50 и программного обеспечения cellSens Standart.

Отдельно изучался состав фитолитов в листьях, стеблях и генеративных структурах видов, выборка кремниевых частиц составила не менее 300 экземпляров. Всего было изучено 23 вида: *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvelev, *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv., *Agrostis gigantea* Roth, *Alopecurus pratensis* L., *Anthoxanthum alpinum* Å. Löve & D. Löve, *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., *Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Elymus dahuricus* ssp. *excelsus* (Turcz. ex Griseb.) Tzvelev, *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev, *Elymus sibiricus* L., *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Festuca pratensis* Huds., *Glyceria triflora* (Korsh.) Kom., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Phleum pratense* L., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Poa angustifolia* L. *Poa sibirica* Roshev., *Stipa capillata* L., *Trisetum altaicum* Roshev., *Trisetum sibiricum* Rupr.

Фитолиты изученных видов злаков были классифицированы по следующим морфотипам: веерообразные пузыревидные частицы (рис. 1. К), параллелепипедовидные пузыревидные частицы, волнистые пластинки, полилопастные трапециевидные частицы, двулопастные частицы *Stipa*-типа, трапециевидный рондель низкий, трапециевидный рондель высокий, конический рондель низкий, конический рондель высокий, килиевидный рондель с одним килем, килиевидный рондель с несколькими киями, вытянутый рондель, седловидный рондель, ланцетные частицы с массивным основанием, ланцетные частицы с удлиненным шипом, ланцетные частицы треугольной формы. Среди длинных частиц были выделены следующие формы: длинные округлые частицы ровные и ассиметричные, длинные ребристые частицы ровные, мелкозубчатые длинные частицы ровные и ассиметричные, крупнозубчатые длинные частицы, длинные ребристые частицы ассиметричные, длинные перфорированные частицы, крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные, волнистые длинные частицы ровные и ассиметричные, дендритные длинные частицы ровные.

Анализ полученных результатов был сопоставлен с фактором увлажнения. Из экологических рядов А.Ю. Королюка для растений юга Сибири (Korolyuk, 2006) были выбраны оптимумы увлажнения видов, соответствующие, середине интервальной оценки экологических шкал Раменского. Также было проанализировано соотношение состава фитолитов злаков и их экологических (эдафотопических) групп (Silantyeva, Yelesova, 2014) и жизненных форм (Serebryakov, 1964).

Результаты и их обсуждение

Морфотипы фитолитов листьев злаков

Для листьев злаков выделено 27 основных сорфотипов (Таблица 1)

Таблица 1. Фитолитный состав листьев злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп (злаки в таблице расположены по возрастанию индекса увлажнения)

Морфо- типы	Виды злаков																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
п.п.	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	2	0	
в.п.	24	0	0	6	6	26	24	15	19	2	25	0	10	6	41	4	4	71	7	18	0	2	17
п.т.	0	0	1	0	0	4	10	11	23	0	3	44	9	0	10	10	22	22	3	36	1	64	16
н.д.	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
д.С.	0	3	84	2	0	0	0	0	0	0	0	49	0	0	0	0	8	0	2	0	0	0	0
т.н.	0	0	0	1	0	0	0	0	6	13	0	0	5	0	1	40	0	1	0	0	0	1	17
т.в.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	1	0
к.н.	18	71	5	5	49	28	63	44	5	57	4	13	51	69	10	8	8	0	42	16	55	0	16
к.в.	0	6	0	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
к.о.	4	2	0	2	12	8	1	14	0	10	0	0	12	14	15	1	10	0	10	4	32	3	0
к.к.	0	14	9	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	1	0	0	8	
в.р.	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
с.р.	0	0	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
л.о.	1	0	0	3	1	0	0	7	4	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	8	0	2	3
л.ш.	4	1	0	2	7	3	0	1	1	1	8	0	1	0	1	4	5	1	10	6	0	0	0
л.т.	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
о.р.	7	0	0	8	2	4	0	3	2	1	20	3	0	0	3	5	0	1	8	2	0	3	0
о.а.	2	0	0	2	0	3	0	0	15	0	6	0	1	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0
р.р.	1	0	0	2	0	10	0	0	10	1	16	1	0	0	1	1	0	0	2	4	2	6	6
р.а.	0	0	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	13	2	0	0	0	0	0	4	2
п.р.	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	38	0	0	0	0	0	10
п.а.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
м.р.	1	0	1	24	0	4	0	0	4	3	9	0	0	1	3	0	3	1	7	0	4	6	3
м.а.	12	0	0	9	0	0	2	0	4	8	0	0	9	2	0	12	0	1	2	0	0	0	0
к.р.	1	0	0	22	23	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	2	0	0	0
к.а.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	1	0	0	0
д.р.	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
д.а.	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
в.р.	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
в.а.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	0	0
пл.п.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0
пл.н.	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0
п.н.	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
о.д.	15	0	0	5	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Ув.	36,5	43	51	54	54,5	56	58	59	59	60	61	61	61	61	63	63	65	67	69	71	78	81	
Эд.	эк	эк	м	эм	эм	эм	м	эм	эм	к	эм	эм	эм	м	пс	эм	эм	эм	эм	мг	мг	мг	мг
Ж.Ф.	Рхд	П	П	Д	Рх	Д	Рх	Рх	Рх	Рх	П	Д	П	Рх	П	Рх	Рх	Рх	Рх	Рх	П	Рх	Д
		л	л	лК	д	лК	д	д	д	д	л	лК	Л	д	л	д	д	д	д	д	л	д	лК
		Д	Д								Д	Д		Д							Д		

Условные обозначения: Морфотипы фитолитов: вр.п – веерообразные пузыревидные частицы; п.п. – параллелипедовидные пузыревидные частицы; в.п. – волнистые пластинки; п.т. – полилопастные трапециевидные частицы; н.д. – настоящие двулопастные частицы; д.С. – двулопастные частицы Stipa-типа; к.ч. – крестовидные частицы; т.н. – трапециевидный рондель низкий, т.в. – трапециевидный рондель высокий; к.н. – конический рондель низкий; к.в. – конический рондель высокий; к.о. – килиевидный рондель с одним килем; к.к. – килиевидный рондель с несколькими киями; в.р. – вытянутый рондель; с.р. – седловидный рондель, л.о. –ланцетные частицы с массивным основанием; л.ш. – ланцетные частицы с удлиненным шипом; л.т. – ланцетные клетки треугольной формы; о.р. – длинные округлые частицы ровные; о.а. – длинные округлые частицы ассиметричные; р.р. – длинные ребристые частицы ровные; р.а. – длинные ребристые частицы ассиметричные; п.р. длинные перфорированные частицы ровные; п.а. – длинные перфорированные частицы ассиметричные; м.р. – длинные мелкозубчатые частицы ровные; м.а. –длинные мелкозубчатые частицы ассиметричные; к.р. – длинные крупнозубчатые частицы ровные; к.а. – длинные крупнозубчатые частицы ассиметричные; д.р. – длинные дендритные частицы ровные; д.а. – длинные дендритные частицы ассиметричные; в.р. – длинные волнистые частицы ровные; в.а. – длинные волнистые частицы ассиметричные; пл.п. – пластинки прямоугольной формы; пл.н. – пластинки неправильной формы; п.н. – перфорированные частицы неправильной формы; о.д. – округлые дендритические формы. Критерии: Ув. – индексы увлажнения по А.Ю. Королюку (2006); Эд. – эдафотопические группы (Силантьева, Елесова, 2014); Ж.Ф. – жизненные формы И. Г. Серебрякову (1962). Виды злаков: 1 – *Agropyron pectinatum*; 2 – *Stipa capillata*; 3 – *Achnatherum sibiricum*; 4 – *Bromopsis inermis*; 5 – *Phleum phleoides*; 6 – *Elytrigia repens*; 7 – *Elymus gmelinii*; 8 – *Elymus sibiricus*; 9 – *Phleum pratense*; 10 – *Elymus dahuricus*; 11 – *Trisetum sibiricum*; 12 – *Brachypodium pinnatum*; 13 – *Poa sibirica*; 14 – *Poa angustifolia*; 15 – *Trisetum altaicum*; 16 – *Festuca pratensis*; 17 – *Calamagrostis arundinacea*; 18 – *Anthoxanthum alpinum*; 19 – *Alopecurus pratensis*; 20 – *Agrostis gigantea*; 21 – *Deschampsia cespitosa*; 22 – *Glyceria triflora*; 23 – *Phalaroides arundinacea*.

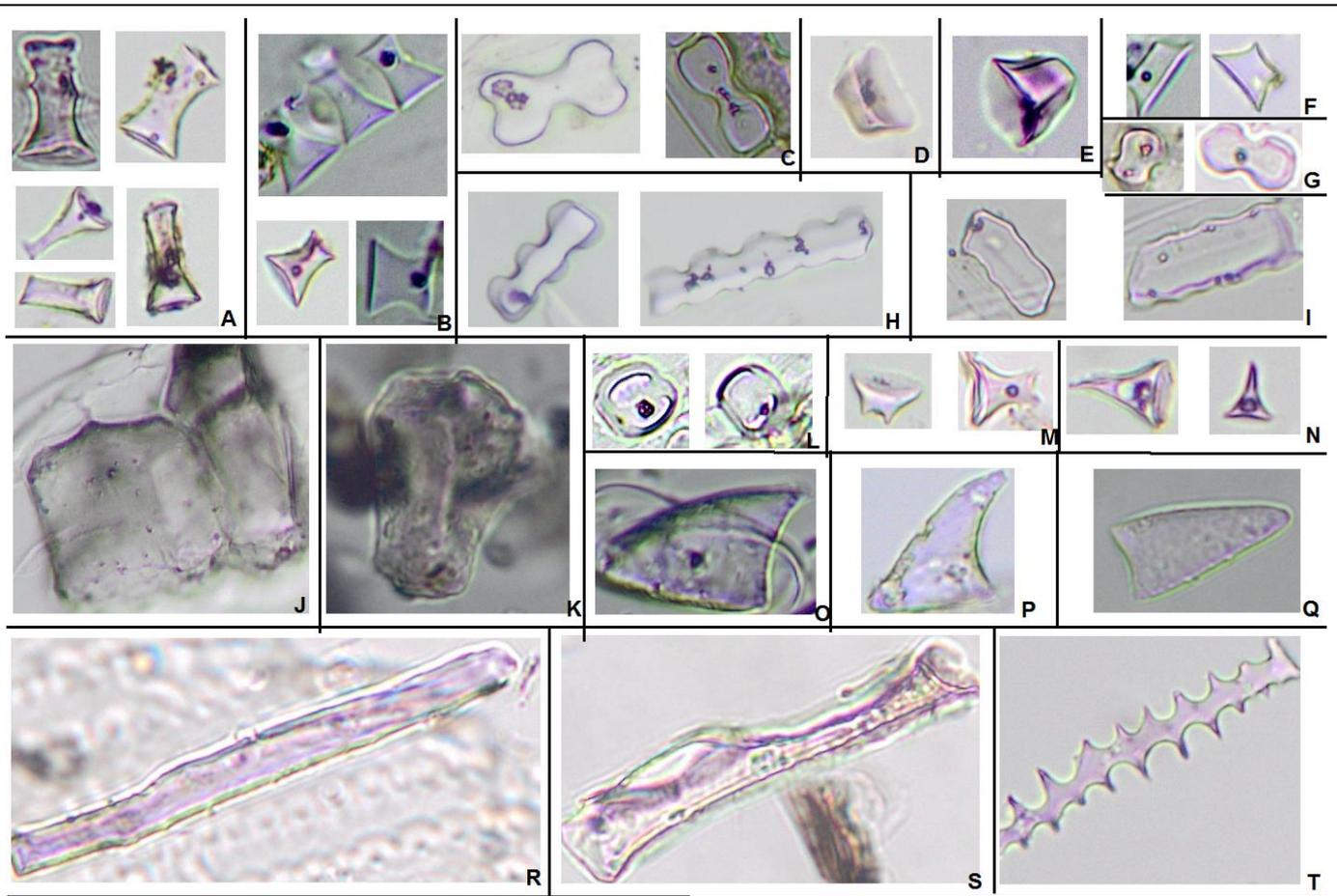


Рис. 1. Основные морфотипы фитолитов листьев злаков (сем. *Poaceae*): А – вытянутые рондели; В – конический рондель высокий; С – настоящие двулопастные частицы; D – трапециевидный рондель низкий; E – трапециевидный рондель высокий, F – конический рондель низкий, G – двулопастные частицы *Stipa*-типа, H – полилопастные трапециевидные частицы, I – волнистые пластинки, J – параллелепипедовидные пузыревидные частицы, K – веерообразные пузыревидные частицы, L – седловидные рондели, M – килевидные рондели с несколькими килями, N – килевидные рондели с одним килем, O – ланцетная частица с массивным основанием, P – ланцетная частица с удлинённым шипом, Q – ланцетная частица треугольной формы, R, S – длинные ребристые частицы ассиметричные, T – крупнозубчатая длинная частица ровная.

1. Параллелепипедовидные пузыревидные частицы (Рис. 1. J). Этот морфотип в небольшом количестве формируется у рыхлодерновинных мезогигрофитов и длиннокорневищных эумезофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения по А.Ю. Королюку не прослеживается.
2. Волнистые пластинки (рис. 1. I). Этот морфотип формируется у плотнодерновинных и рыхлодерновинных трав, а также длиннокорневищных злаков с низким коэффициентом увлажнения. Зависимость продуцирования злаками этой формы от их эдафотопической группы не прослеживается.
3. Полилопастные трапециевидные частицы (рис. 1. H). В наибольшем количестве этот морфотип формируется у рыхлодерновинных эумезофитов и мезогигрофитов и длиннокорневищных мезогигрофитов с коэффициентом увлажнения выше 59.
4. Двулопастные частицы *Stipa*-типа (рис. 1. G). В значительном количестве этот морфотип отмечен у двух видов различных эдафотопических групп и жизненных форм. Этого мало чтобы провести детальный анализ. Стоит отметить, что этот морфотип совершенно не характерен для мезогигрофитов.
5. Трапециевидный рондель низкий (рис. 1. D). В наибольшем количестве он подсчитан для некоторых рыхлодерновинных эумезофитов, в значительном количестве также отмечен у одного длиннокорневищного мезогигрофита. Как и в случае с полилопастными частицами коэффициент увлажнения у этих злаков выше 59.
6. Трапециевидный рондель высокий (рис. 1. E) отмечен лишь у одного вида – также как и предыдущая форма – у рыхлодерновинного эумезофита.
7. Конический рондель низкий (рис. 1. F) наиболее распространенный морфотип фитолитов. Он присутствует в большом количестве у большинства плотнодерновинных и рыхлодерновинных видов всех эдафотопических групп. В меньшей степени он характерен для длиннокорневищных злаков. 70% злаков с коэффициентом увлажнения ниже 60 имеют этот морфотип в качестве доминирующей или субдоминирующей формы.
8. Конический рондель высокий (рис. 1. B) встречается у некоторых злаков в единичном количестве, за исключением *Stipa capillata* у которого доминируют конические рондели низкие.

9. Килевидный рондель с одним килем (рис. 1. N). В наибольшем количестве этот морфотип отмечен у плотнодерновинного мезогигрофита (*Deschampsia cespitosa*). Также значительно его количество у плотнодерновинных эумезофита и псаммофита, а также у рыхлодерновинных эумезофитов, ксеромезофитов и мезоксерофитов. Наименее характерен этот морфотип для длиннокорневищных злаков. Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения по А.Ю. Королюку не прослеживается.
 10. Килевидный рондель с несколькими киями (рис. 1. M). В наибольшем количестве этот морфотип представлен у плотнодерновинного эуксерофита (*Stipa cappilata*). Но, в целом зависимость его продуцирования злаками от трех анализируемых критериев не прослеживается.
 11. Вытянутые рондели (рис. 1. A) отмечены в не большом количестве лишь для *Stipa cappilata*.
 12. Седловидный рондель (рис. 1. L) отмечен в единичном количестве лишь у одного вида.
 13. Ланцетные клетки с массивным основанием (рис. 1. O). В наибольшем количестве этот морфотип отмечен для двух рыхлодерновинных видов – эумезофита и мезогигрофита. Оба этих вида имеют коэффициент увлажнения выше 59.
 14. Ланцетные клетки с удлинённым шипом (рис. 1. P) чаще всего встречаются у эумезофитов (рыхлодерновинных и плотнодерновинных). Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 15. Ланцетные клетки треугольной формы (рис. 1. Q) редки и проанализировать продуцирование их злаками по трем представленным критериям невозможно.
 16. Длинные округлые частицы ровные в большей степени характерны для плотнодерновинных эумезофитов и рыхлодерновинных эуксерофитов и эумезофитов. Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения по не прослеживается.
 17. Длинные округлые частицы в значительном количестве продуцируются лишь у некоторых дерновинных эумезофитов с коэффициентом увлажнения в районе 60-ти.
 18. Длинные ребристые частицы ровные в значительном количестве продуцируются у некоторых эумезофитов, различных жизненных форм.
 19. Длинные частицы ребристые ассиметричные (рис. 1. R, S) в значительном количестве отмечены лишь у одного вида *Trisetum altaicum* (плотнодерновинный псаммофит). Для анализа приуроченности формы этого недостаточно.
 20. Перфорированные длинные частицы ровные отсутствуют у ксерофитов и встречаются у некоторых эумезофитов и мезогигрофитов различных жизненных форм с коэффициентом увлажнения выше 60.
 21. Перфорированные длинные частицы ассиметричные встречаются в единичном количестве лишь у 2-х видов, что недостаточно для анализа формы по заданным критериям.
 22. Мелкозубчатые длинные частицы ровные характерны для злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп, но, в наибольшем количестве они встречаются у эумезофитов. Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 23. Мелкозубчатые длинные частицы ассиметричные встречаются у злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп, за исключением мезогигрофитов. Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 24. Крупнозубчатые длинные частицы ровные (рис. 1. T) встречаются лишь у одного рыхлодерновинного эумезофита. Для анализа формы по заданным критериям этого недостаточно.
 25. Крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные встречаются лишь у одного рыхлодерновинного мезоксерофита. Для анализа формы по заданным критериям этого недостаточно.
 26. Дендритные длинные частицы ровные встречаются лишь у одного рыхлодерновинного эуксерофита. Для анализа формы по заданным критериям этого недостаточно.
 27. Округлые дендритические формы лишь встречаются в значительном количестве у одного плотнодерновинного эуксерофита. Для анализа формы по заданным критериям этого недостаточно.
- Остальные морфотипы фитоцитов в листьях злаков представлены слабо.

Морфотипы фитоцитов стеблей

Наибольшее значение в стеблях злаков имеют 23 морфотипа (Таблица 2).

1. Параллелепипедовидные пузыревидные частицы встречаются в значительном количестве у видов р. *Trisetum* (плотнодерновинный злаков), в отличии от продуцирования этого морфотипа листьями.
2. Волнистые пластинки. Этот морфотип характерен в основном для рыхлодерновинных эумезофитов и мезоксерофитов. Особенно много частиц этой формы у вида *Anthoxanthum alpinum* (эумезофит, псаммофит). Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения по А.Ю. Королюку не прослеживается.
3. Полилопастные трапецевидные частицы. В наибольшем количестве этот морфотип формируется у рыхлодерновинных эумезофитов и мезогигрофитов и длиннокорневищных мезогигрофитов с коэффициентом увлажнения выше 59.
4. Двулопастные частицы *Stipa*-типа. Этот морфотип характерен для видов различных эдафотопических групп и жизненных форм, за исключением эуксерофитов. Связь формирования фитоцитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
5. Крестовидные частицы (трапецевидные с боку) встречаются у вида *Elytrigia repens* (L.) Nevski. (длиннокорневищный эумезофит).
6. Трапецевидный рондель низкий в стеблях в большом количестве представлено у рыхлодерновинных эумезофитов и мезогигрофитов с коэффициентом увлажнения выше 59.
7. Трапецевидный рондель высокий отмечен лишь у одного вида *Festuca pratensis* (рыхлодерновинного эумезофита).

Таблица 2. Фитолитный состав стеблей злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп (злаки в таблице расположены по возрастанию индекса увлажнения)

Морфо- типы	Виды злаков																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
вр.п.						1									12							1	
п.п.								1	1														4
в.п.	5			4	8		10	6	4		4		4			6	1	90	1	1		1	1
п.т.	2							2		2			4				13	8	1	19			11
н.д.																							
д.С.			80			46						16		1			3			3	1	14	
к.ч.						7																	
т.н.								3	45		4					52					1	57	38
т.в.															1	9							
к.н.	52	59	4	8	44		73	62	4	70	1	71	58	78		21	20	2	29	18	56		1
к.в.		22						1							4	1					17		
к.о.	8	2		2	9	11	15	20	28	14	2	5	9	9			10		3	6	2	7	37
к.к.		16	15			3								2					5				
в.р.		1				7								1							14		
с.р.														1	1								
л.о.																							
л.ш.					4								1										
л.т.						3										10							
о.р.	1		1	7	5	12		2	2	2	26	4	3		5	3	16		21	16	6		3
о.а.				4	1			1	1	1	10		4		42	2	11		4	14			
р.р.					4				4	1	20			4		1			11		3	8	10
р.а.					1	10					7			1					2			1	1
п.р.				5				1		6	25			1			26			23			
п.а.				1						3			7		2								
м.р.	13			47	21			2	2					1		3			12				3
м.а.	1			9	3				1										4				
к.р.	2			13																			
к.а.	1								4						3								
д.р.																2							
д.а.	15																						
в.р.											1				1				4				
в.а.								2							7								
пл.п.															13				1				2
пл.н.								1							12								
п.н.										3			14										
о.д.																							
Ув.	36	43	51	54	54	56	58	59	59	59	60	61	61	61	61	63	63	65	67	69	71	78	81
	,5				,5					,5				,5	,5		,5		,5	,5	,5	,7	,5
Эд.	эк	эк	м	эм	эм	эм	м	эм	эм	к	эм	эм	эм	м	пс	эм	эм	эм	эм	эм	мг	мг	мг
			к				к			м				к				пс					
Ж.Ф.	Рх	П	П	Д	Рх	Д	Рх	Рх	Рх	Рх	П	Д	П	Рх	П	Рх	Рх	Рх	Рх	Рх	Рх	П	Рх
	д	л	л	лК	д	лК	д	д	д	д	л	лК	Л	д	л	д	д	д	д	д	д	л	д
		Д	Д								Д		Д		Д						Д		лК

Условные обозначения: Морфотипы фитолитов: вр.п – веерообразные пузыревидные частицы; п.п. – параллелепипедовидные пузыревидные частицы; в.п. – волнистые пластинки; п.т. – полилопастные трапециевидные частицы; н.д. – настоящие двулопастные частицы; д.С. – двулопастные частицы Stipa-типа; к.ч. – крестовидные частицы; т.н. – трапециевидный рондель низкий, т.в. – трапециевидный рондель высокий; к.н. – конический рондель низкий; к.в. – конический рондель высокий; к.о. – килиевидный рондель с одним килем; к.к. – килиевидный рондель с несколькими киями; в.р. – вытянутый рондель; с.р. – седловидный рондель, л.о. – ланцетные частицы с массивным основанием; л.ш. – ланцетные частицы с удлиненным шипом; л.т. – ланцетные клетки треугольной формы; о.р. – длинные округлые частицы ровные; о.а. – длинные округлые частицы ассиметричные; р.р. – длинные ребристые частицы ровные; р.а. – длинные ребристые частицы ассиметричные; п.р. – длинные перфорированные частицы ровные; п.а. – длинные перфорированные частицы ассиметричные; м.р. – длинные мелкозубчатые частицы ровные; м.а. – длинные мелкозубчатые частицы ассиметричные; к.р. – длинные крупнозубчатые частицы ровные; к.а. – длинные крупнозубчатые частицы ассиметричные; д.р. – длинные дендритные частицы ровные; д.а. – длинные дендритные частицы ассиметричные; в.р. – длинные волнистые частицы ровные; в.а. – длинные волнистые частицы ассиметричные; пл.п. – пластинки прямоугольной формы; пл.н. – пластинки неправильной формы; п.н. – перфорированные частицы неправильной формы; о.д. – округлые дендритические формы. Критерии: Ув. – индексы увлажнения по А.Ю. Королюку (2006); Эд. – эдафотопические группы (Силантьева, Елесова, 2014); Ж.Ф. – жизненные формы И. Г. Серебрякову (1962). Виды злаков: 1 – *Agropyron pectinatum*; 2 – *Stipa capillata*; 3 – *Achnatherum sibiricum*; 4 – *Bromopsis inermis*; 5 – *Phleum phleoides*; 6 – *Elytrigia repens*; 7 – *Elymus gmelinii*; 8 – *Elymus sibiricus*; 9 – *Phleum pratense*; 10 – *Elymus dahuricus*; 11 – *Trisetum sibiricum*; 12 –

Brachypodium pinnatum; 13 – *Poa sibirica*; 14 – *Poa angustifolia*; 15 – *Trisetum altaicum*; 16 – *Festuca pratensis*; 17 – *Calamagrostis arundinacea*; 18 – *Anthoxanthum alpinum*; 19 – *Alopecurus pratensis*; 20 – *Agrostis gigantea*; 21 – *Deschampsia cespitosa*; 22 – *Glyceria triflora*; 23 – *Phalaroides arundinacea*.

8. Конический рондель низкий встречается в значительном количестве у большинства видов злаков, в основном дерновинных. В большом количестве чаще всего у видов с коэффициентом увлажнения ниже 60.
 9. Конический рондель высокий характерен для некоторых плотнодерновинных эумезофитов и мезогигрофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с шкалой увлажнения не прослеживается.
 10. Килевидный рондель с одним килем в большей части продуцируется рыхлодерновинными эумезофитами, ксеромезофитами и мезоксерофитами, а также в значительном количестве у некоторых длиннокорневищных эумезофитов и мезогигрофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 11. Килевидный рондель с несколькими киями в наибольшем количестве характерен для двух плотнодерновинных ксерофитов (*Achnatherum sibiricum* и *Stipa capillata*) с низкими индексами увлажнения.
 12. Вытянутые рондели в большом количестве в стеблях характерны для других видов, чем в листьях, которые относятся к дерновинным мезогигрофитам.
 13. Количество ланцетных клеток в стебле не позволяет выполнить анализ этой формы.
 14. Длинные округлые частицы ровные в большей степени характерны для плотнодерновинных и рыхлодерновинных эумезофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 15. Длинные округлые частицы в значительном количестве продуцируются лишь у некоторых дерновинных эумезофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 16. Длинные ребристые частицы ровные в большей степени характерны для плотнодерновинных и рыхлодерновинных эумезофитов с коэффициентами увлажнения выше 59.
 17. Длинные частицы ребристые ассиметричные в большей степени характерны для эумезофитов.
 18. Перфорированные длинные частицы ровные в основном характерны для дерновинных эуксерофитов с коэффициентом увлажнения выше 59.
 19. Перфорированные длинные частицы ассиметричные в значительном количестве наблюдаются лишь у *Poa sibirica* (плотнодерновинный эумезофит).
 20. Мелкозубчатые длинные частицы ровные доминируют у одного длиннокорневищного эумезофита – *Bromopsis inermis*. В значительном количестве встречаются у некоторых рыхлодерновинных эумезофитов и эуксерофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 21. Мелкозубчатые длинные частицы ассиметричные в значительном количестве представлены у одного длиннокорневищного эумезофита – *Bromopsis inermis*.
 22. Крупнозубчатые длинные частицы ровные в значительном количестве представлены у одного длиннокорневищного эумезофита – *Bromopsis inermis*.
 23. Дендритные длинные частицы ассиметричные встречаются лишь у одного рыхлодерновинного эуксерофита. Для анализа формы по заданным критериям этого недостаточно.
- Остальные морфотипы фитолитов в стеблях злаков представлены слабо.

Морфотипы фитолитов генеративных частей

Для генеративных частей злаков проанализировано 22 морфотипа фитолитов (Таблица 3).

1. Волнистые пластинки. Этот морфотип формируется преимущественно у рыхлодерновинных трав с различным коэффициентом увлажнения и эдафотопической группой. Доминируют у одного вида – *Anthoxanthum alpinum*.
2. Полилопастные трапецевидные частицы. В большом количестве этот морфотип формируется у рыхлодерновинных эумезофитов и мезогигрофитов с коэффициентом увлажнения выше 54,5. У остальных видов либо не встречается, либо представлен незначительно.
3. Двулопастные частицы *Stipa*-типа представлены у двух плотнодерновинных ксерофитов с низким коэффициентом увлажнения – *Stipa capillata* и *Achnatherum sibiricum*, у последнего вида они являются доминантами.
4. Трапецевидный рондель низкий. В наибольшем количестве встречается у некоторых рыхлодерновинных эумезофитов и одного рыхлокорневищного мезогигрофита. Коэффициент увлажнения у этих злаков выше 59.
5. Конический рондель низкий также как в вегетативных частях злаков наиболее распространенный морфотип фитолитов. Он присутствует в большом количестве у большинства плотнодерновинных, рыхлодерновинных и длиннокорневищных видов всех эдафотопических групп, с различными коэффициентами увлажнения.
6. Конический рондель высокий характерен только для плотнодерновинного эуксерофита – *Stipa capillata*.
7. Килевидный рондель с одним килем. Так же как и предыдущая форма встречается у большинства злаков. Доминирует у некоторых длиннокорневищных и рыхлодерновинных видов, но наибольшее количество отмечено у плотнодерновинного. В целом зависимость его продуцирования злаками от трех анализируемых критериев не прослеживается.
8. Килевидный рондель с несколькими киями. Встречается редко, в большом количестве этот морфотип представлен у плотнодерновинного эуксерофита (*Stipa capillata*).
9. Седловидный рондель отмечен в единичном количестве у одного вида.
10. Ланцетные клетки с массивным основанием в небольшом количестве встречаются у рыхлодерновинных эумезофитов с коэффициентом увлажнения выше 59.

11. Ланцетные клетки с удлиненным шипом чаще всего встречаются у эумезофитов (рыхлодерновинных и плотнодерновинных), с высоким коэффициентом увлажнения.

Таблица 3. Фитолитный состав генеративных структур злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп (злаки в таблице расположены по возрастанию индекса увлажнения)

Морфо- типы	Виды злаков																						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23
в.п.	3	1			10	1			4		1		7	5		4	3	86	4	5		9	2
п.т.	1	3			13				3	1	1	3	8		3	14	5	2				14	2
н.д.		4	63									3					2						
к.ч.						17		5	59	70					3	59						36	11
т.н.																		3					
т.в.	51	28	14	8	45	31	66	65	7		3	59	25	78	7	7	27		24	51	49		2
к.н.					1																		
к.в.	15	1	1	5	3	14	11	16	11	14		31		8	70	11	13		5	28	26	13	43
к.о.	1	20	15		1			3		1													
в.р.		42	7							1													
с.р.									1					2					8				1
л.о.	1	1		6	4	1		1	5		30		56		1	5	8			11	10	4	1
л.ш.				5																			
л.т.					1	2					30	3			4		6	1	11		3		8
о.р.	1					1			7		6		3			7		1	8			3	4
о.а.				2		4	2				17	1			7			1	1		4	1	8
р.р.						2																	7
р.а.				47							7												
п.р.				2																			
п.а.	14			25	13	5	3	2	4		3				1	4	15	3	2	2	5		
м.р.	5				5	15	10			8	1		1	7								11	8
м.а.							1										12		35	2			
к.р.	1				4	7	7	7		5										1			
к.а.																					1		
д.р.	6																						
д.а.	1																						
в.а.															4						1	1	9
пл.п.															2						1	1	
пл.н.															1								
Ув.	36	43	51	54	54	56	58	59	59	59	60	61	61	61	61	63	63	65	67	69	71	78	81
Эд.	эк	эк	м	эм	эм	эм	м	эм	эм	к	эм	эм	эм	м	пс	эм	эм	эм	эм	эм	мг	мг	мг
Ж.Ф.	Рх	П	П	Д	Рх	Д	Рх	Рх	Рх	Рх	П	Д	П	Рх	П	Рх	Рх	Рх	Рх	Рх	Рх	П	Рх
	д	л	л	лК	д	лК	д	д	д	д	л	лК	Л	д	л	д	д	д	д	д	д	л	д
		д	д								д		д		д						д		лК

Условные обозначения: Морфотипы фитолитов: вр.п – веерообразные пузыревидные частицы; п.п. – параллелепипедовидные пузыревидные частицы; в.п. – волнистые пластинки; п.т. – полилопастные трапециевидные частицы; н.д. – настоящие двулопастные частицы; д.с. – двулопастные частицы Stipa-типа; к.ч. – крестовидные частицы; т.н. – трапециевидный рондель низкий, т.в. – трапециевидный рондель высокий; к.н. – конический рондель низкий; к.в. – конический рондель высокий; к.о. – килиевидный рондель с одним килем; к.к. – килиевидный рондель с несколькими килиями; в.р. – вытянутый рондель; с.р. – седловидный рондель, л.о. – ланцетные частицы с массивным основанием; л.ш. – ланцетные частицы с удлиненным шипом; л.т. – ланцетные клетки треугольной формы; о.р. – длинные округлые частицы ровные; о.а. – длинные округлые частицы ассиметричные; р.р. – длинные ребристые частицы ровные; р.а. – длинные ребристые частицы ассиметричные; п.р. – длинные перфорированные частицы ровные; п.а. – длинные перфорированные частицы ассиметричные; м.р. – длинные мелкозубчатые частицы ровные; м.а. – длинные мелкозубчатые частицы ассиметричные; к.р. – длинные крупнозубчатые частицы ровные; к.а. – длинные крупнозубчатые частицы ассиметричные; д.р. – длинные дендритные частицы ровные; д.а. – длинные дендритные частицы ассиметричные; в.р. – длинные волнистые частицы ровные; в.а. – длинные волнистые частицы ассиметричные; пл.п. – пластинки прямоугольной формы; пл.н. – пластинки неправильной формы; п.н. – перфорированные частицы неправильной формы; о.д. – округлые дендритические формы. Критерии: Ув. – индексы увлажнения по А.Ю. Королюку (2006); Эд. – эдафотопические группы (Силантьева, Елесова, 2014); Ж.Ф. – жизненные формы И. Г. Серебрякову (1962). Виды злаков: 1 – *Agropyron pectinatum*; 2 – *Stipa capillata*; 3 – *Achnatherum sibiricum*; 4 – *Bromopsis inermis*; 5 – *Phleum phleoides*; 6 – *Elytrigia repens*; 7 – *Elymus gmelinii*; 8 – *Elymus sibiricus*; 9 – *Phleum pratense*; 10 – *Elymus dahuricus*; 11 – *Trisetum sibiricum*; 12 – *Brachypodium pinnatum*; 13 – *Poa sibirica*; 14 – *Poa angustifolia*; 15 – *Trisetum altaicum*; 16 – *Festuca pratensis*; 17 – *Calamagrostis arundinacea*; 18 – *Anthoxanthum alpinum*; 19 – *Alopecurus pratensis*; 20 – *Agrostis gigantea*; 21 – *Deschampsia cespitosa*; 22 – *Glyceria triflora*; 23 – *Phalaroides arundinacea*.

12. Ланцетные клетки треугольной формы отмечены только у одного длиннокорневищного эумезофита.
 13. Длинные округлые частицы ровные в большей степени характерны для плотнoderновинных и рыхлoderновинных эумезофитов. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения по А.Ю. Королюку не прослеживается.
 14. Длинные округлые частицы ассиметричные в значительном количестве продуцируются редко, в основном отмечены у некоторых дерновинных эумезофитов с коэффициентом увлажнения больше 59-ти.
 15. Длинные ребристые частицы ровные продуцируются у некоторых эумезофитов и мезогидрофитов, различных жизненных форм.
 16. Длинные ребристые частицы ассиметричные отмечены только у двух видов. Для анализа приуроченности формы этого недостаточно.
 17. Перфорированные длинные частицы ровные встречаются у двух видов, доминируют у длиннокорневищного эумезофита.
 18. Мелкозубчатые длинные частицы ровные характерны для злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп. Связь формирования фитолитов этой формы с коэффициентом увлажнения не прослеживается.
 19. Мелкозубчатые длинные частицы ассиметричные встречаются у злаков различных жизненных форм и эдафотопических групп. В целом зависимость продуцирования этой формы злаками от трех анализируемых критериев не прослеживается.
 20. Крупнозубчатые длинные частицы ровные отмечены только у рыхлoderновинных злаков, с коэффициентом увлажнения от 58 до 69,5.
 21. Крупнозубчатые длинные частицы ассиметричные встречаются преимущественно у рыхлoderновинных злаков, различных эдафотопических групп.
 22. Пластинки прямоугольной и неправильной формы в небольшом количестве характерны в основном для мезогидрофитов различных жизненных форм (коэффициент увлажнения больше 71,5).
- Остальные морфотипы фитолитов в генеративных частях злаков представлены слабо или не встречаются.

Заклучение

Такие морфотипы как конический рондель низкий в листьях, килевидный рондель с одним килем и конический рондель низкий в стеблях, конический рондель высокий, трапециевидный рондель высокий, ланцетные частицы с массивным основанием и длинные перфорированные частицы ассиметричные в генеративных органах являются универсальными и встречаются у большинства видов изученных злаков.

В листьях и стеблях для рыхлoderновинных, плотнoderновинных и длиннокорневищных злаков увлажненных местообитаний характерны: полилопастные трапециевидные частицы, трапециевидный рондель низкий, длинные перфорированные частицы ровные; только в листьях – волнистые пластинки, только в стеблях – длинные округлые частицы ровные, длинные округлые частицы ассиметричные, длинные ребристые частицы ровные. У злаков более сухих местообитаний в листьях встречаются: длинные округлые частицы ровные, длинные округлые частицы ассиметричные, длинные крупнозубчатые частицы ровные, килевидный рондель с несколькими киями; в стеблях: также килевидный рондель с несколькими киями, кроме того двулопастные частицы *Stipa*-типа, длинные мелкозубчатые частицы ровные.

В генеративных органах волнистые пластинки более характерны для рыхлoderновинных эумезофитов, килевидный рондель с одним килем и вытянутый рондель – для плотнoderновинных злаков более засушливых местообитаний, длинные мелкозубчатые частицы ровные – для рыхлoderновинных видов разных экологических групп.

Благодарности

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 17-04-00437 «Влияние эколого-ценотических и климатических факторов на формирование фитолитных спектров основных фитоценозов Северного Алтая»

References

- Ball, T.B., Gardner, J.S., Anderson, N. (1999). Identifying inflorescence phytoliths from selected species of wheat (*Triticum monococcum*, *T. dicoccon*, *T. dicocoides*, and *T. aestivum*) and barley (*Hordeum vulgare* and *H. spontaneum*). *American Journal of Botany*, 86(11), 1615-1623.
- 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 East African tropical mountains. *Global and Planetary Change*, 61, 209-224.
- Carnelli, A.L., Theurillat, J.-P., Madella, M. (2004). Phytolith types and type-frequencies in subalpine-alpine plant species of the European Alps. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 129, 39-65

- Hodson, M.J., White P.J., Mead A., Broadley M. R. (2005). Phylogenetic Variation in the Silicon Composition of Plants. *Annals of Botany*, 96, 1027-1046.
- Katz, O. (2014). Beyond grasses: the potential benefits of studying silicon accumulation in non-grass species. *Frontiers in Plant Science*, 5, 376.
- Korolyuk, A.Yu. (2006). Ehkologicheskie optimumy rastenij yuga Sibiri. *Botanicheskie issledovaniya Sibiri i Kazahstana*, 12, 3–28 (in Russian).
- 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
- Rosen, A.M. (1992). Preliminary identification of silica skeletons from Near Eastern archaeological sites: an anatomical approach (pp. 120-148). In: Rapp, G., Mulholland, S.C. (Eds.), *Phytolith Systematics*. Plenum Press, New York.
- Serebryakov, I.G. (1964). Zhiznennyye formy vysshih rasteniy i ih izuchenie. *Polevaya geobotanika*, 3, 146-205 (in Russian).
- Silantyeva, M.M., Yelesova N.V. (2014). *Tipologicheskiye osobennosti flor*. Barnaul. Altai State University Press (in Russian).
- Solomonova, M.Yu., Speranskaya, N.Yu., Silant'eva, M.M., Mitus, A.Yu. (2015). Vstrechaemost' fitolitov v forme trapecievidnyh korotkih chastic u zlakov razlichnyh ehkologo-cenoticheskikh grupp yuga Zapadnoj Sibiri. *Problemy botaniki Yuzhnoj Sibiri i Mongolii*, 14, 295-300 (in Russian).
- Speranskaya, N.Yu., Solomonova, M.Yu., Haritonova, E.Yu. (2016). Fitolity nekotoryh vidov zlakov Altajskogo kraja raznyh ehkologicheskikh grupp i zhiznennyh form. *Dinamika okruzhayushchej sredy i global'nye izmeneniya klimata*, 7(1),(13), 155-162 (in Russian).
- Tsartsidou, G., Lev-Yadun, S., Albert, R.-M., Miller-Rosen, A., Efstratiou, N., Weiner, S. (2007). The phytolith archaeological record: strengths and weaknesses evaluated based on a quantitative modern reference collection from Greece. *Journal of Archaeological Science*, 34, 1262-1275.
- Twiss, P.C., Suess, E., Smith, R.M. (1969). *Morphological Classification of Grass Phytoliths*. Reprinted from the *Soil Science Society of America Proceedings*, 33(1), 109-117

Citation:

Speranskaya, N.Yu., Solomonova, M.Yu., Silantyeva, M.M., Genrih, Yu.V., Blinnikov, M.S. (2018). Cereal phytoliths of Northern Altai. *Ukrainian Journal of Ecology*, 8(1), 762-771.



This work is licensed under a Creative Commons Attribution 4.0. License
