

УДК 581.4:582.542.1

## Обзор фитолитов некоторых видов диких и культурных злаков

### Phytoliths overview of some species of wild and cultivated grasses

Н. Ю. Сперанская, М. Ю. Соломонова

N. Yu. Speranskaya, M. Yu. Solomonova

*Алтайский государственный университет, пр. Ленина, 61, г. Барнаул, 656049, e-mail: speranskaj@mail.ru; solomonova@edu.asu.ru*

**Реферат.** В статье представлены результаты изучения фитолитов в злаках, произрастающих на территории Евразии, в основном постсоветского пространства. Приведен обзор специфических морфотипов фитолитов у различных видов злаков. Статья содержит фотографии в световой микроскоп наиболее распространенных форм фитолитов среди изученных видов. Основными морфотипами у исследованных злаков являются: конусовидные частицы, трапециевидные короткие частицы, трихомы, трапециевидные полилопастные частицы, волнистые пластинки и трапеции, а также двулопастные короткие частицы.

**Summary.** The article presents research results of grasses phytoliths, which grow on the territory of Eurasia, generally in the post-Soviet space. Specific morphotypes of phytoliths for various species were brought. The article has photos in the light microscope of most common forms of phytoliths, which were explored. The main morphotypes of researched grasses are trapeziform short cells, trapeziform polylobates, trapeziform sinuates, rondels, trichomes and bilobate short cells.

#### Введение

Фитолиты – это специфические кремневые частицы, образующиеся в растениях в результате биоминерализации. Биоминерализация – это общий процесс, свойственный всему живому. Выделяют четыре основных минерала, продуцируемых живыми организмами: кальцит, арагонит, апатит и опал. Практически все организмы способны накапливать кремнезем. Кремний входит в состав панцирей диатомовых водорослей и играет важную роль на ранних этапах их онтогенеза. Также описана роль соединений кремния для других групп водорослей (Айлер, 1982).

Большую роль кремний играет в организме растений. Оптимизация кремневого питания способствует повышению устойчивости растений к биогенным и абиогенным стрессам. Содержание кремния в растениях различно. В луговых и степных фитоценозах максимальное содержание кремния наблюдается в злаках, осоках и представителях семейства ситниковых. В лесных сообществах много кремния содержат листья папоротников, а самыми крупными его накопителями на лугах являются представители семейства хвощей (Колесников, 2001).

Практически все исследователи выделяют злаки, как рекордсмены в продуцировании и индикационной значимости фитолитов. Наибольшее количество специфических форм фитолитов образуется у злаков в эпидермисе. В первую очередь окремневают основные клетки эпидермиса: длинные и короткие; встречаются также окремнения устьичных клеток, волосков опушения (трихом), а также крупных пузыревидных клеток, отвечающих за сворачивание листьев (Воронков и др., 1970; Гольева, 2001; Лотова, 2001). В результате образуются фитолиты разнообразной формы: трапециевидные короткие, конусовидные, полилопастные, двулопастные, крестообразные и седловидные.

Целью представленного исследования явился обзор форм фитолитов некоторых злаков на территории Евразии. В рамках данной работы были изучены фитолиты эпидермиса злаков специфической формы, исключая длинные частицы.

#### Материалы и методы

Материалом для исследования послужил гербарий культурных растений и их сородичей предоставленный Всероссийским институтом растениеводства им. Вавилова Н.И. (г. Санкт-Петербург), а также растения собранные в коллекции Алтайского НИИ сельского хозяйства (г. Барнаул). Сбор растений для изучения фитолитов производится в конце лета или в начале осени, в момент наибольшей степени окремнения тканей.

Работа проводилась на базе лаборатории мониторинга геосферно-биосферных процессов АлтГУ. Фитолиты извлекались из растительных образцов по методом сухого озоления по А.А. Гольевой (2001) с небольшими изменениями.

Всего были исследованы фитолиты 64 видов злаков. Получено 126 проб, которые просматривались на световом микроскопе Olympus BX-51, фотографировались с помощью цифровой камеры Olympus XC-50 и ПО cellSens Standart. Название морфотипов фитолитов даны в соответствии с международной номенклатурой ICPN (2005).

### Результаты и их обсуждение

Усеченные конусовидные частицы (рис. 1), которые, как правило, образуются у видов п.сем. *Pooideae* встречаются у большинства видов в различном количестве: *Agropyron cristatum*, *A. trichophorum*, *A. pectinatum*, *Agrostis gigantea*, *A. vinealis*, *Aegilops cylindrica*, *A. juvenalis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Anthoxanthum odoratum*, *Avena strigosa*, *Beckmannia syzigachne*, *Botriochloe ischaemum*, *Bromopsis inermis*, *Bromus danthoniae*, *B. kopetdagensis*, *B. oxyodon*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Cutandia memphitica*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Eragrostis pilosa*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *Hordeum spontaneum*, *Koeleria cristata*, *Leymus angustus*, *L. dasystachys*, *Melica inaequiglumis*, *Panicum antidotale*, *P. miliaceum*, *Phleum paniculatum*, *Pennisetum orientale*, *Piptatherum holciforme*, *Poa bulbosa*, *P. macrocalyx*, *P. pratensis*, *Psathyrostachys juncea*, *Setaria viridis*, *Stipa capillata*, *S. hohenackeriana*, *S. korshinsky*, *S. lessingiana*, *S. lingua*, *S. turcomanica*, *S. pennata*, *Stipagrostis pennata*, *Triarrhena succhariflora*, *Triticum aestivum*. Важной эколого-ценотической особенностью фитолитов этой формы является их большое количество в почвах степных фитоценозов (Гольева, 2001, Соломонова и др., 2013). Также было отмечено их высокой обилие у видов рода *Stipa* (Сперанская и др., 2014).

Фитолиты в форме трихом (рис. 2), которые различными исследователями указаны как признаки луговых и лесных злаков (Гольева, 2001; Сперанская и др., 2013) отмечены у сравнительно небольшого числа видов: *Agropyron trichophorum*, *A. pectinatum*, *Agrostis gigantea*, *A. vinealis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Alopecuropsis textilis*, *Beckmannia syzigachne*, *Bromopsis inermis*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Eragrostis pilosa*, *Festuca pratensis*, *Koeleria cristata*, *Leymus angustus*, *L. dasystachys*, *Poa macrocalyx*, *Setaria viridis*, *Stipa capillata*, *Stipa korshinsky*, *Stipa pennata*. Следует отметить, что имеются статистические данные, указывающие на зависимость количества продуцируемых злаком трихом от увлажнения (Соломонова и др., 2014).

Также отмечена зависимость от индекса увлажнения продуцирования следующих форм – трапециевидных коротких частиц (Соломонова и др., 2015). Этот морфотип в большей степени присущ степным

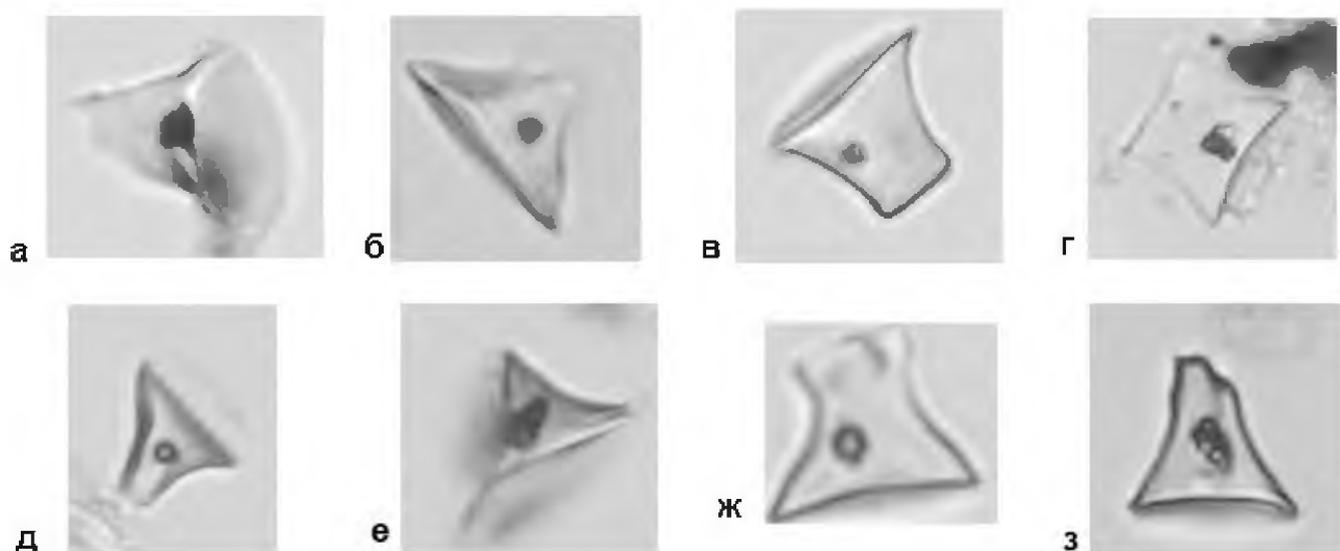


Рис. 1. Конусовидные частицы (фото в световой микроскоп): а) *Agropyron cristatum*, б) *Alopecurus arundinaceus*, в) *Anthoxanthum odoratum*, г) *Avena strigosa*, д) *Critesion jubatum*, е) *Hordeum spontaneum*, ж) *Stipa lessingiana*, з) *Stipagrostis pennata*.

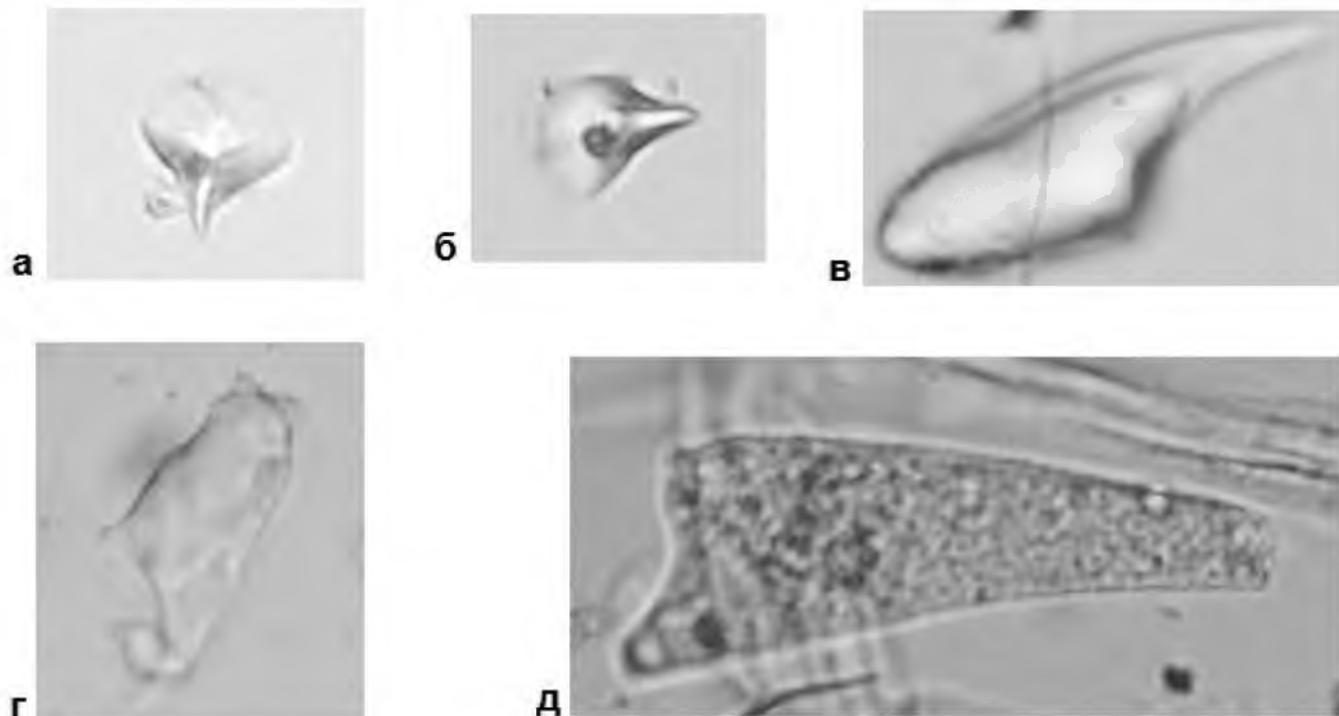


Рис. 2. Трихомы (фото в световой микроскоп): а) *Agropyron trichophorum*, б) *Critesion jubatum*, в) *Eragrostis pilosa*, г) *Leymus angustus*, д) *Poa macrocalyx*.

злакам, однако есть систематически обусловленные исключения (*Festuca*). Фитолиты этой формы (рис. 3, а–г) продуцируются у следующих видов: *Agropyron cristatum*, *A. pectinatum*, *Agrostis gigantean*, *A. vinealis*, *Aegilops juvenalis*, *A. cylindrica*, *Apera interrupta*, *Avena strigosa*, *Botriochloe ischaemum*, *Bromopsis inermis*, *Bromus commutatus*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Echinochloa oryzoides*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Elytrigia repens*, *Eragrostis pilosa*, *Festuca pratensis*, *F. pseudovina*, *Hordeum spontaneum*, *Koeleria cristata*, *Leymus angustus*, *L. dasystachys*, *L. racemosus*, *Piptatherum holciforme*, *Poa pratensis*, *Psathyrostachys juncea*, *Setaria viridis*, *Sorghum alnum*, *Stipa capillata*, *S. hohenackeriana*, *S. korshinskyi*, *S. lessingiana*, *S. lingua*, *S. pennata*, *S. tortilis*, *S. turcomanica*, *Stipagrostis pennata*, *Triarrhena succhariflora*, *Trisetum flavescens*, *Triticum aestivum*. Фитолиты этой формы в большом количестве встречаются в степных фитоценозах (Гольева, 2001; Силантьева и др., 2014).

Считается, что трапециевидные волнистые частицы и волнистые пластинки (рис. 3, д–ж) в большом количестве производятся видами родов *Koeleria* и *Agropyron* (Киселева, 1989). Тем не менее, существуют и другие злаки, продуцирующие этот морфотип: *Agropyron cristatum*, *A. pectinatum*, *Agrostis vinealis*, *Alopecurus arundinaceus*, *A. textilis*, *Apera interrupta*, *Avena fatua*, *Bromopsis inermis*, *Bromus commutatus*, *Elymus exelsus*, *E. gmelinii*, *Festuca pseudovina*, *Koeleria cristata*, *Melica inaequiglumis*, *Poa bulbosa*, *P. macrocalyx*, *Sclerochloa dure*, *Stipa lingua*, *Setaria viridis*.

Двулопастные короткие частицы (рис. 4, а–д) образуются у злаков подсемейства *Panicoideae*, для которых являются систематически, экологически и климатически обусловленной формой (Twiss, 1992; Bremond et al., 2005; Bremond et al., 2008; Сперанская и др., 2013). Существуют также специфические варианты этого морфотипа, характерные для подсемейства *Pooideae* (Сперанская и др., 2014). Двулопастные формы фитолитов отмечены у следующих злаков: *Agrostis gigantean*, *Botriochloe ischaemum*, *Calamagrostis epigeios*, *Echinochloa oryzoides*, *Enneapogon persicus*, *Eragrostis pilosa*, *Eriochloa villosa*, *Pennisetum orientale*, *Setaria viridis*, *Stipa tortilis*, *S. pennata*, *Triarrhena succhariflora*, *Triticum aestivum* var. *lutescens*.

Полилопастные трапециевидные частицы (рис. 4, е–и) чаще всего указываются как систематический признак подсемейства *Pooideae* (Lu, Liu, 2003). Отмечено их большое количество у луговых и лесных злаков юга Западной Сибири (Сперанская и др., 2013). Эти фитолиты образуются у следующих видов: *Agrostis gigantean*, *A. vinealis*, *Alopecurus arundinaceus*, *Beckmannia syzigachne*, *Bromopsis inermis*, *Bromus danthoniae*, *B. kopetdagensis*, *B. sterilis*, *B. tectorum*, *Calamagrostis epigeios*, *Critesion jubatum*, *Echinochloa oryzoides*,

*Eriochloa villosa*, *Festuca pratensis*, *Leymus angustus*, *Melica inaequiglumis*, *Poa bulbosa*, *P. macrocalyx*, *Setaria viridis*, *Sorghum almum*, *Stipa hohenackeriana*, *S. tortilis*, *Triarrhena succhariflora*, *Trisetum flavescens*.

У незначительного количества видов встречаются крестообразные короткие частицы: *Eriochloa villosa*, *Echinochloa oryzoides*. У некоторых видов встречаются седловидные частицы *Agrostis vinealis*, *Bromopsis inermis*, *Stipa korshinsky*, *Festuca pseudovina*.

### Заключение

Таким образом, наиболее распространенным морфотипом фитолитов среди изученных видов являются усеченные конусовидные частицы, они отмечены у 50-ти видов из 64-х. Также очень часто встречаются

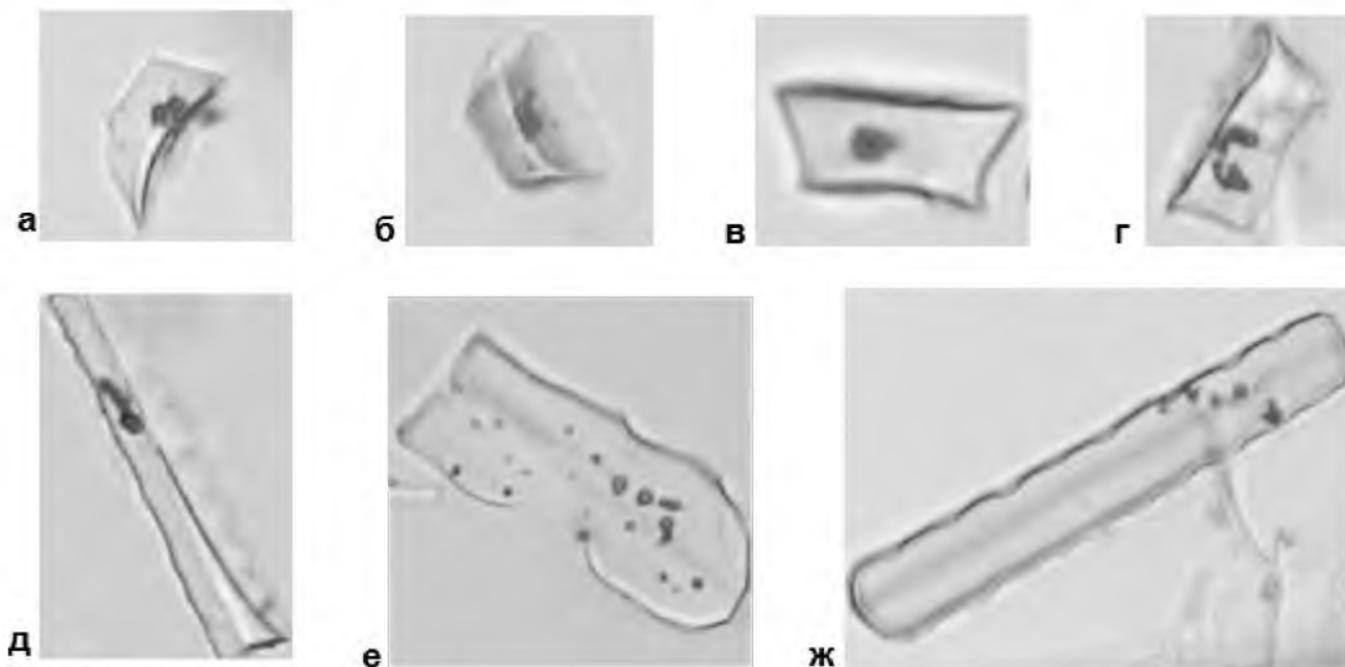


Рис. 3. Трапециевидные частицы и волнистые пластинки (фото в световой микроскоп): трапециевидные короткие частицы: а) *Agropyron cristatum*, б) *Leymus racemosus*, в) *Stipagrostis pennata*, г) *Trisetum flavescens*; трапециевидная волнистая частица: д) *Agropyron cristatum*; волнистые пластинки: е) *Alopecurus arundinaceus*, ж) *Alopecurus textilis*.

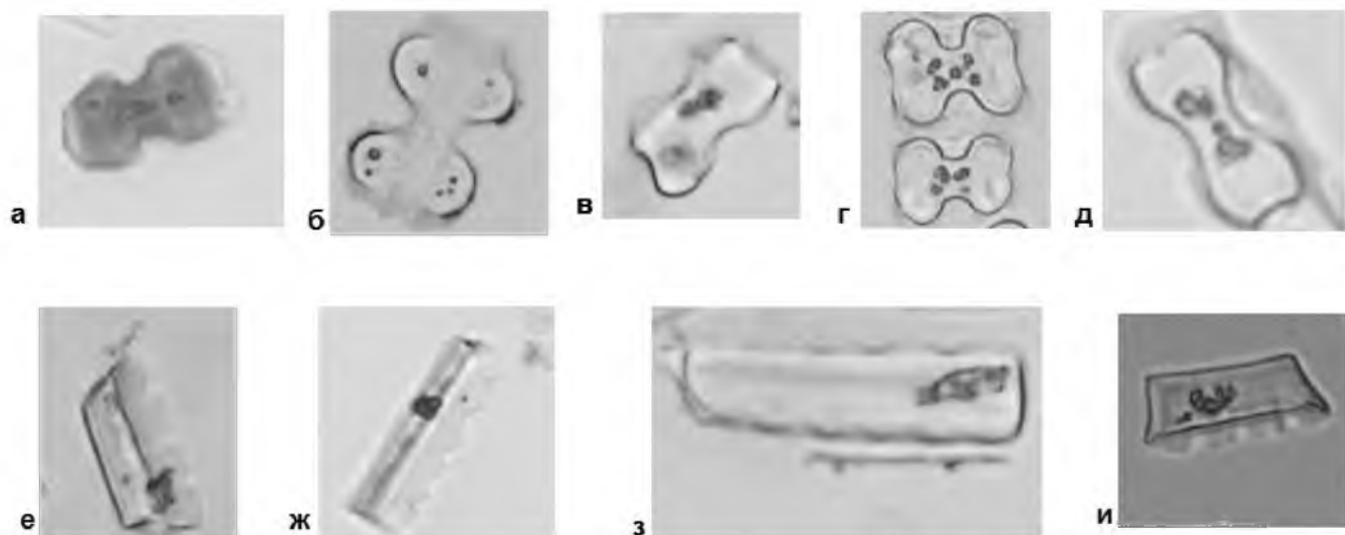


Рис. 4. Двулопастные короткие частицы (а–д) и полилопастные трапециевидные частицы (е–и). (фото в световой микроскоп): а) *Botriochloe ischaemum*, б) *Echinochloa oryzoides*, в) *Eragrostis pilosa*, г) *Eriochloa villosa*, д) *Triticum aestivum* var *lutescens*, е) *Beckmannia syzigachne*, ж) *Bromus tectorum*, з) *Poa macrocalyx*, и) *Trisetum flavescens*.

ся трапецевидные короткие частицы. Трихомы и полилопастные трапецевидные частицы образуют 16 видов. У некоторых злаков отмечены двулопастные короткие частицы. Наиболее редкими формами фитолитов у исследованных видов являются крестообразные и седловидные короткие частицы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Айлер Р.* Химия кремнезема: Пер с англ. – М.: Мир, 1982. – Ч. 2. – 712 с.
- Воронков М. Г., Зелчан Г. И., Лукевич Э. Я.* Кремний в жизни. – Рига: Зинатне, 1978. – 350 с.
- Гольева А. А.* Микробиоморфные комплексы природных и антропогенных ландшафтов. – М: URSS, 2008. – 240 с.
- Киселева Н. К.* Фитолитный анализ зоогенных отложений и погребенных почв // История степных экосистем Монгольской Народной Республики. – М: Наука, 1989. – С. 15–36.
- Колесников М. П.* Формы кремния в растениях // Успехи биологической химии / РАН, Институт биохимии им. А.Н. Баха. – М., 2001. – Т. 41. – 331 с.
- Лотова Л. И.* Морфология и анатомия высших растений. – М.: Едиториал УРСС, 2001. – С. 528 с.
- Силантьева М. М., Митус А. А., Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю.* Диагностическая роль морфометрических параметров трапецевидных коротких частиц в фитолитном анализе степных сообществ Кулунды // Известия АлтГУ, 2014. – № 3/2 (83). – С. 75–79.
- Соломонова М. Ю., Силантьева М. М., Сперанская Н. Ю.* Реконструкция растительного покрова мест археологических работ: Новоильинка–3 и Нижняя Каянча (Алтайский край), Тыгкескень–2 (Республика Алтай) // Приволжский научный вестник, 2013. – № 10 (26). – С. 10–16.
- Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М.* Значение морфометрических и качественных характеристик фитолитов (на примере трихом) для реконструкции трансформации пастбищных экосистем // Вестник алтайской науки, 2014. – № 4 (22). – С. 186–191.
- Соломонова М. Ю., Сперанская Н. Ю., Силантьева М. М., Митус А. А.* Встречаемость фитолитов в форме трапецевидных коротких частиц у злаков различных эколого-ценотических групп юга Западной Сибири // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (25–29 мая 2015 г., Барнаул). – Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. – С. 295–300.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Силантьева М. М.* Разнообразие фитолитов ковылей (*Stipa*) юга Западной Сибири // Известия АлтГУ, 2014. – № 3/1 (83). – С. 89–94.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Силантьева М. М.* Трихомы и лопастные фитолиты растений как возможные индикаторы мезофильных сообществ при реконструкции растительности // Приволжский научный вестник, 2013. – № 11 (27). – С. 40–46.
- International Code for Phytolith Nomenclature. ICPN Working Group: Madella M., Alexandre A., Ball T. // *Annals of Botany*, 2005. – Vol. 96. – P. 253–260.
- Lu H., Liu K-b.* Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 2003. – Vol. 58. – P. 587–600.
- Bremond L., Alexandre A., Peyron O., Guiot J.* Grass water stress estimated from phytoliths in West Africa // *Journal of Biogeography (J. Biogeogr.)*, 2005. – Vol. 32. – P. 311–327.
- Bremond L., Alexandre A., Ve'lab E., Guiota J.* Advantages and disadvantages of phytolith analysis for the reconstruction of Mediterranean vegetation: an assessment based on modern phytolith, pollen and botanical data (Luberon, France) // *Review of Palaeobotany and Palynology*, 2004. – Vol. 129. – P. 213–228.
- Twiss P. C.* Predicted world distribution of C3 and C4 grass phytoliths // *Phytoliths systematics: emerging issues. Advance Archaeological Museum Science / Rapp G.R., Mulholland S.C. (Eds.)*. – Plenum Press, New York, 1992. – Vol. 1. – P. 113–128.