

УДК 581.5:581.8:57.012.3

Особенности фитолитных комплексов злаков (*Pooideae* Benth) в связи с ценотическими свойствами

Features of phytolith complexes of cereals (*Pooideae* Benth) in connection with coenotic properties

Климова Н. В.¹, Гаврилов Д. А.²

Klimova N. V.¹, Gavrillov D. A.²

¹ Институт мониторинга климатических и экологических систем СО РАН, г. Томск, Россия. E-mail: klimnin@sibmail.com

² Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: denis_gavrillov@list.ru

¹ Institute of Monitoring of Climatic and Ecological Systems of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Tomsk, Russia

² Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

Реферат. Исследованы фитолитные комплексы основных видов злаков (подсемейство *Pooideae*) на юге таежной зоны Западной Сибири. При высоком сходстве фитолитных комплексов, выявлена связь некоторых их признаков с ценотической приуроченностью злаков автоморфных экотопов. В ряду лесные – лугово-лесные – луговые – лугово-степные виды увеличивается степень выраженности лопастей у двулопастных и полилопастных частиц, и уменьшается доля длинных частиц трапецевидных морфотипов.

Summary. Phytolith complexes of the main cereal species (subfamily *Pooideae*) in the south of the taiga zone of Western Siberia were studied. With a high similarity of phytolith complexes, some of their signs are linked to the coenotic association of cereals of upland habitats. In the series “forest – meadow-forest – meadow – meadow-steppe species” increases the degree of blades in bilobate and polylobate opal particles, and the proportion of relatively long particles of trapezoidal morphotypes decreases.

Фитолитный анализ – важная составляющая микробиоморфного метода, активно используемого в палеоэкологических исследованиях (Гольева, 2008). Высокая сохранность фитолитов в различных отложениях позволяет использовать их для реконструкции экологических и климатических условий прошлого (Bremond et al., 2008). Основное разнообразие диагностических форм фитолитов известно для семейства злаков (Twiss et al., 1969). Достоинством этой группы растений является и то, что они продуцируют фитолиты в больших количествах, и, кроме того, широко распространены и встречаются в большом диапазоне условий местообитаний (Гольева, 2001; Определитель ..., 2014). Однако возможности фитолитного анализа зависят от видового состава злаков и различны для каждой конкретной территории. В частности, фитолитный индекс (Bremond et al., 2008) основан на соотношении фитолитов злаков из разных подсемейств, а в таежной зоне умеренных широт семейство злаков представлено главным образом одним подсемейством – *Pooideae* (Определитель ..., 2014; Watson, Dallwitz, 1992). Разработан способ экологической интерпретации данных фитолитного анализа для европейской территории России (Гольева, 2001). Активно ведутся исследования в этом направлении для степной зоны Южной Сибири (Лада, Гаврилов, 2016; Сперанская и др., 2016; и др.). Показано, что имеется определенная связь формы фитолитов с условиями местообитаний (Сперанская и др., 2016). Юг таежной зоны Западной Сибири исследован сравнительно мало (Гаврилов, Лойко, 2016). Поэтому наша работа посвящена изучению связи фитолитных комплексов видов злаков подсемейства *Pooideae* с их ценотическими свойствами с целью уточнения возможностей фитолитного анализа для палеоэкологических исследований на этой территории.

Исследованы основные виды злаков (41 вид, подсемейство *Pooideae*) с высокой и средней встречаемостью в различных растительных сообществах юга таежной зоны, как дренированных, так и ги-

дроморфных экотопов. Большинство видов злаков встречается более чем в одном типе фитоценозов, распространены в разных растительных подзонах, поэтому при отнесении их к ценотической группе (лесные, лугово-лесные, луговые, лугово-степные, сыролуговые) мы учитывали их максимальную фитоценотическую активность (по встречаемости и обилию) по литературным данным (Лашинский, Тищенко, 2011; Лашинский и др., 2014; Лашинский, Королюк, 2015; и др.).

В лесных сообществах дренированных местообитаний южнотаежной подзоны (темнохвойные разнотравные леса класса *Milio-Abietetea*) наибольшей встречаемостью отличаются *Calamagrostis obtusata* Trin. (доминант), *Milium effusum* L., *Cinna latifolia* (Trevir.) Griseb. (группа лесных злаков). В лесных сообществах дренированных местообитаний подтаежной подзоны (осиново-березовые разнотравные леса класса *Brachypodio-Betuletea* порядка *Carici macrourae-Pinetalia sylvestris*) максимальная встречаемость у *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. (доминант), *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth (доминант), *Melica nutans* L., *Elymus caninus* L., *E. –mutabilis* (Drobow) Tzvelev, *E. –sibiricus* L., *Poa nemoralis* L. (группа лугово-лесных злаков). Кроме того, нами исследованы виды, встречающиеся в подтаежных лесах, но максимальная встречаемость для которых отмечается в лесостепных сообществах (осиново-березовые разнотравные леса класса *Brachypodio-Betuletea* порядка *Calamagrostio epigei-Betuletalia pendulae*) или даже южнее: *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Poa angustifolia* L., *Festuca pseudovina* Hack. ex Wiesb., *Stipa capillata* L., *Phleum phleoides* (L.) H. Karst., *Elymus gmelinii* (Ledeb.) Tzvelev (условно группа лугово-степных видов). На лугах увеличивается встречаемость *Elytrigia repens* (L.) Nevski, *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub, *Deschampsia cespitosa* (L.) P. Beauv., *Phleum pratense* L., *Festuca pratensis* Huds., *F. –rubra* L., *Poa pratensis* L., *P. –sibirica* Roshev., *Dactylis glomerata* L., *Agrostis gigantea* Roth, *A. –tenuis* Sibth., *Hierochloa odorata* (L.) P. Beauv., *Alopecurus pratensis* L. (группа луговых злаков). В гидроморфных местообитаниях (заболоченные леса и луга) наибольшей встречаемостью отличаются *Calamagrostis langsdorffii* (Link) Trin., *C. –phragmitoides* Hartm., *C. –canescens* (Weber) Roth, *C. –neglecta* (Ehrh.) Gaertn., *Poa palustris* L., *Glyceria lithuanica* Gorski, *G. –triflora* (Korsh.) Kom., *Trisetum sibiricum* Rupr., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rauschert, *Scolochloa festucacea* (Willd.) Link, *Agrostis stolonifera* L., *Alopecurus aequalis* Sobol. (группа сыролуговых злаков).

Подготовка образцов для изучения фитолитных комплексов проведена методом сухого озоления (при 400 °С) гербарных образцов растений, собранных в конце вегетационного периода (конец июля, август) с последующей обработкой 10 %-ной соляной кислотой (Гольева, 2001). Учет морфотипов проведен на основе изучения золы в растворе глицерина с помощью оптического микроскопа (x400).

В фитолитных комплексах исследованных видов злаков кроме палочек и трихом, встречающихся также и у представителей других семейств, доминантными морфотипами являются трапециевидные полилопастные, двулопастные и трапециевидные короткие частицы. Такое соотношение форм фитолитов характерно для подсемейства *Pooideae* согласно ранее проведенным исследованиям (Twiss et al., 1969). Ввиду сходства наборов морфотипов в фитолитных комплексах всех исследованных видов злаков, для выявления связей с их ценотическими свойствами нами отдельно учтены частицы с разной степенью выраженности лопастей (лопастные, волнистые), а также полилопастные частицы разной длины, косвенно оцененной числом пар лопастей (3–4 пары; более 4 пар). Применение методов многомерной статистики (метод главных компонент, дискриминантный и корреляционный анализы) подтвердило отсутствие значимых различий между фитолитными комплексами злаков разных ценотических групп из подсемейства *Pooideae*. Однако выявлена значимая ($p > 0,05$) корреляция первого дискриминантного корня с признаком степени выраженности лопастей у трапециевидных морфотипов, а второго – с длиной частиц, которую косвенно отражает соотношение трапециевидных коротких и полилопастных морфотипов (табл.).

Сравнение фитолитных комплексов злаков по этим признакам позволило выявить тенденции их изменения в ценотических группах, выстраиваемых вдоль широтного градиента. В фитолитных комплексах лесных злаков преобладают волнистые частицы, у лугово-лесных злаков увеличивается доля морфотипов с хорошо выраженными лопастями, максимальное количество лопастных форм выявлено у лугово-степных видов (рис. 1).

По сравнению с лесными и лугово-лесными злаками у лугово-степных снижается доля длинных морфотипов (с более чем 4 парами лопастей) и возрастает доля двулопастных и трапециевидных корот-

ких частиц (рис. 2). Дальнейшее увеличение доли трапециевидных коротких частиц (трапециевидные, усеченно конические, округлые плоские, седловидные и т.п.) отмечено в фитолитных комплексах степных злаков (Лада, Гаврилов, 2016; Сперанская и др., 2016).

Таблица

Корреляция (r) между морфотипами фитолитов и дискриминантными корнями

Морфотипы	Степень выраженности лопастей	Дискриминантные корни	
		1	2
Двулопастные	Лопастные	-0,62	-0,36
	Волнистые		0,62
Полилопастные (3–4 пары лопастей)	Лопастные	-0,42	–
	Волнистые	0,49	–
Полилопастные (более 4 пар лопастей)	Лопастные	–	0,29
	Волнистые	0,65	-0,50

Примечание: «–» – отсутствует статистически достоверная корреляция ($p > 0,05$).

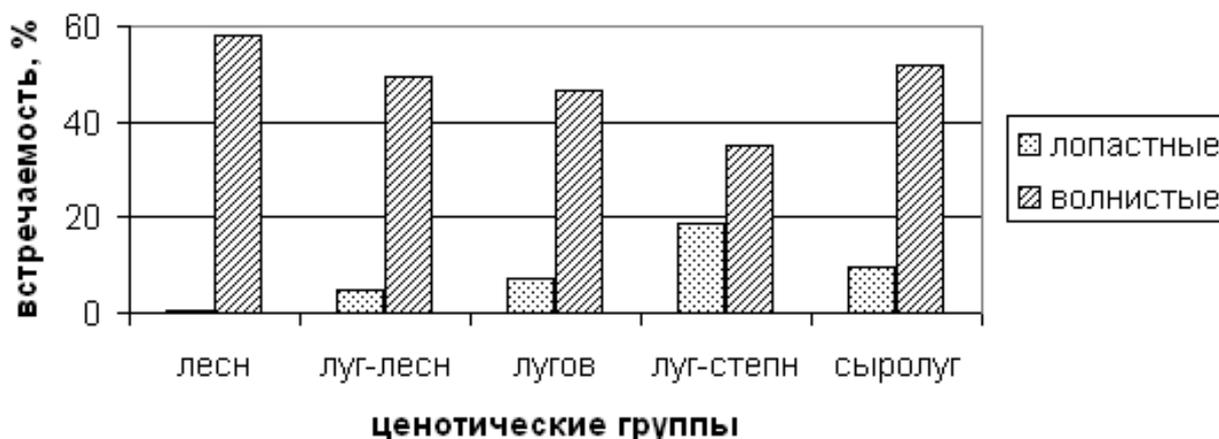


Рис. 1. Встречаемость волнистых и лопастных форм трапециевидных морфотипов фитолитов в фитолитных комплексах злаков (подсемейство *Pooideae*) из различных ценоотических групп. Ценоотические группы: лесн – лесные; луг-лесн – лугово-лесные; лугов – луговые; луг-степн – лугово-степные; сыролуг – сыролуговые.

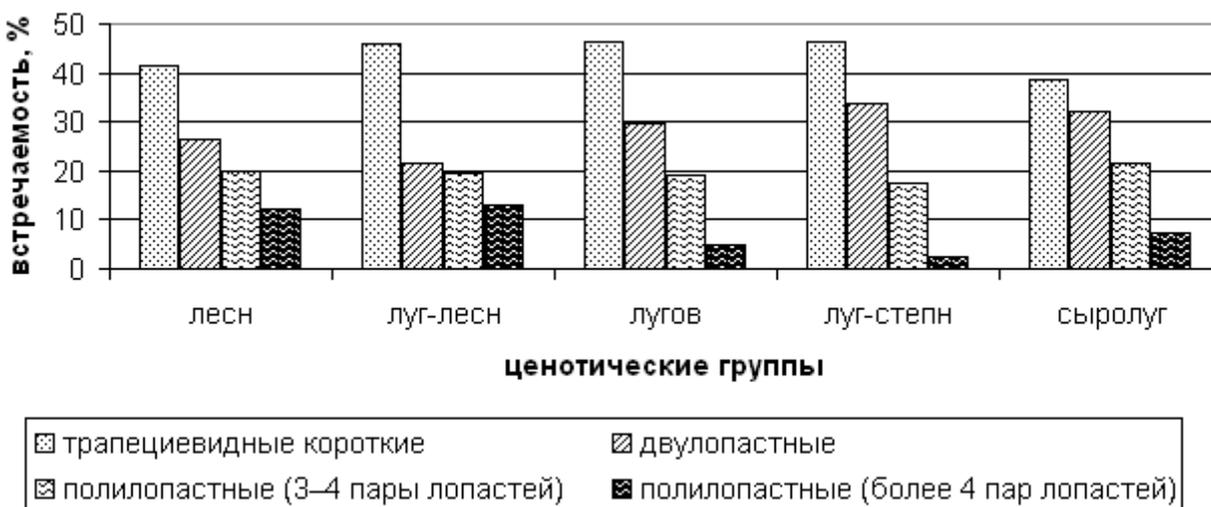


Рис. 2. Встречаемость различных морфотипов трапециевидных частиц в фитолитных комплексах злаков (подсемейство *Pooideae*). Ценоотические группы – обозначения как на рис. 1.

В фитолитных комплексах злаков гидроморфных экотопов (сыролуговые) не выявлено существенных отличий от фитолитных комплексов злаков автоморфных местообитаний. По-видимому, при диагностике местообитаний с повышенным увлажнением следует ориентироваться на наличие фитолитов тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.) (веерообразные и крупные параллелепипедовидные частицы), входящего в другое подсемейство злаков (*Arundinoideae* Kunth ex Beilschm).

Сходные выводы получаются и при сопоставлении почвенных фитолитных комплексов. При разделении лесных фитоценозов южнотаежной и подтаежной подзон большее значение имеют фитолиты хвойных и мхов: их наличие указывает на темнохвойные лесные сообщества, а отсутствие – на осиново-березовые (или луговые). Соотношение морфотипов злаков при этом очень близкое, отмечено незначительное увеличение трапециевидных коротких частиц в почвенных фитолитных комплексах под подтаежными растительными сообществами, по сравнению с южнотаежными (Гаврилов, Лойко, 2016; Климова, Пологова, 2017).

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-34-00325 мол_а).

ЛИТЕРАТУРА

- Гаврилов Д. А., Лойко С. В.* Фитолиты почв темнохвойных гемибореальных лесов юго-востока Западной Сибири // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата, 2016. – Вып. 1(3). – С. 41–53.
- Гольева А. А.* Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. – М., Сыктывкар, Элиста, 2001. – 200 с.
- Гольева А. А.* Микробиоморфные комплексы природных и антропогенных ландшафтов: генезис, география, информационная роль. – М.: УРСС, 2008. – 256 с.
- Климова Н. В., Пологова Н. Н.* Палеогеографические аспекты почв со сложным органопрофилем под длительнопроизводными травяными березняками на юге таежной зоны // Матер. IV всеросс. науч.-практ. конф. «Современные проблемы географии и геологии». – Томск, 2017. – С. 161–164.
- Лада Н. Ю., Гаврилов Д. А.* Анализ фитолитного состава основных растений степных экосистем Западной Сибири // Вестник Том. гос. ун-та. Биология, 2016. – №2(34). – С. 53–68.
- Лашинский Н. Н., Королук А. Ю. Синтаксономия темнохвойных зональных лесов южной тайги Западно-Сибирской равнины и гумидных низкогорий Алтае-Саянской горной области // Растительность России, 2015. – № 26. – С. 85–107.
- Лашинский Н. Н., Тищенко М. П.* Лесные луга подтайги Обь-Иртышского междуречья // Вестник Том. гос. ун-та. Биология, 2011. – №3(15). – С. 92–97.
- Лашинский Н. Н., Тищенко М. П., Писаренко О. Ю., Лашинская Н. В.* Растительный покров подтаежных ландшафтов предгорной равнины правобережья реки Оби // Растительность России, 2014. – №24. – С. 63–85.
- Определитель растений Томской области / отв.ред. А. С. Ревушкин. – Томск: Изд-во Том. ун-та, 2014. – 464 с.
- Сперанская Н. Ю., Соломонова М. Ю., Харитонова Е. Ю.* Фитолиты некоторых видов злаков Алтайского края разных экологических групп и жизненных форм // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата, 2016. – Вып. 1(3). – С. 155–162.
- Bremond L., Alexandre A., Wooller M. J., Hely Ch., Williamson D., Schaefer P. A., Majule A., Guiot J.* Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East-African tropical mountains // Global and Planetary Change, 2008. – Vol. 61 – P. 209–224.
- Twiss P. C., Suess E., Smith R.* Morphological classification of grass phytoliths // Reprinted from the Soil Science Society of America Proceedings, – 1969. – Vol. 33, №1. – P. 109–117.
- Watson L., Dallwitz M. J.* The Grass Genera of the World. – Wallingford: C.A.B. International, 1992. – 1038 p.