

УДК 582.542.1(571.1)

Н.Ю. Сперанская, М.Ю. Соломонова, М.М. Силантьева

**Разнообразие фитоцитов ковылей (*Stipa*)
юга Западной Сибири**

N.Ju. Speranskaja, M.Ju. Solomonova, M.M. Silantyeva

**Diversity of the feather-grass (*Stipa*) phytoliths
in the south of Western Siberia**

В статье на основании микроскопического исследования озолненного гербарного материала приведены морфотипы фитоцитов шести видов р. *Stipa* (ковыль), произрастающих на юге Западной Сибири: *S. capillata*, *S. korshinski*, *S. pennata*, *S. dasyphylla*, *S. lessingiana*, *S. zaleskii*. Изученные формы фитоцитов разделены по степени встречаемости у разных представителей рода на три группы. Определены морфотипы фитоцитов, характерные для всех изученных видов ковылей (усеченные округлые и конусовидные частицы, трапециевидные короткие частицы, особые формы трихом). Они могут служить диагностическими формами различных аридных травянистых экосистем. В ходе исследований выявлены отличия трихом ковылей от аналогичных форм мезофильных злаков и степень их встречаемости у отдельных видов р. *Stipa*. Отмечены формы, характеризующие группу перистых ковылей. У *Stipa capillata* обнаружен ранее не изученный морфотип — трапециевидные папиллярные частицы. Обосновано отнесение трапециевидных волнистых и удлиненных частиц к одному морфотипу.

Ключевые слова: фитоциты, фитоцитный анализ, трапециевидные папиллярные частицы, ковыль, степи.

DOI 10.14258/izvasu(2014)3.1-16

Введение. Для реконструкции динамики развития растительного покрова при палеоэкологических исследованиях в последние годы стал более широко использоваться фитоцитный анализ. При его помощи в почвах и рыхлых наносах изучаются специфические формы кремневых тел растительного происхождения (фитоцитов). Сопоставление форм фитоцитов, продуцируемых растениями различных сообществ, и состава фитоцитов в рецентных и погребенных почвах позволяет реконструировать изменения в растительных сообществах, которые отражают изменения природной среды в целом. Поэтому метод широко применяется в археологии.

Доминантами и эдификаторами степных сообществ, которые являлись пастбищами для древних скотоводов юга Западной Сибири, зачастую выступают виды рода ковыль (*Stipa* L.). Этот род входит в состав семейства злаковых (*Poaceae* Barhart), явля-

The phytolith morphotypes of six species genus *Stipa* growing in the south of Western Siberia: *S. sapillata*, *S. korshinski*, *S. pennata*, *S. dasyphylla*, *S. lessingiana*, *S. zaleskii* are presented in the article after the microscopic examination of the digested herbarium material. The investigated shapes of phytoliths were divided by frequency of occurrence in different species of the genus into three groups. The morphotypes of phytoliths, which are similar in all studied species, have been identified (truncated conical and rounded particles, trapezoidal short particles, special forms of trichomes). They can serve as the diagnostic forms for different arid grassland ecosystems. The differences in feather-grass trichomes from the similar shapes of mesophilic gramineous plants and their frequency of occurrence in some species genus *Stipa* have been revealed during the investigation. Shapes that characterize a group of cirrus feather-grass have been identified. Previously not studied morphotype — trapezoidal papillary particles has been detected in *Stipa capillata*. The assignment of trapezoidal corrugated and elongated particles to one morphotype have been proved.

Key words: phytoliths, analysis of phytoliths, trapezoidal papillary particles, *Stipa*, steppe.

ющегося одним из крупнейших семейств региональной флоры. Как и многие другие виды злаков, ковыли продуцируют большое количество разнообразных форм фитоцитов.

Ковыли относятся в основном к ксерофитам, но есть среди них и мезоксерофиты. Виды рода произрастают в луговых, настоящих и сухих степях, остепненных лугах, а также по опушкам сосновых боров. Всего во флоре юга Западной Сибири насчитывается девять видов ковылей.

Цель исследования — выделение и описание форм кремневых частиц, продуцируемых ковылями, и создание эталонной коллекции фитоцитов.

Материалы и методы. Материалом для исследования послужили гербарные образцы, собранные в разных районах Алтайского края сотрудниками лаборатории «Мониторинг геосферно-биосферных процессов» Алтайского государственного университета

в 2012–2013 гг. Для анализа отобраны шесть видов р. *Stipa*: *S. capillata* L., *S. korshinskyi* Roshev., *S. pennata* L., *S. dasyphylla* (Lindem.) Trautv., *S. lessingiana* Trin. et Rupr., *S. zalesskii* Wilensky.

S. capillata — это обычный для степных сообществ и остепненных лугов вид; *S. korshinskyi* Roshev. — характерен для луговых и типичных богаторазнотравных степей на карбонатных суглинистых обыкновенных черноземах. Из группы перистых ковылей взяты: *S. lessingiana* — обычен в дерновинно-злаковых (сухих) степях на каштановых почвах; *S. pennata* — мезоксерофит, приурочен к наиболее влажным вариантам степей (луговым степям) и проникает на север дальше других перистых ковылей; *S. dasyphylla* — в крае находится на границе ареала и обитает в относительно сухих ковыльных, типчаково-ковыльных, реже разнотравно-ковыльных степях; *S. zalesskii* характерен для сухих ковыльных и разнотравно-дерновинно-злаковых степей, нередко заходит на солонцы.

Фитолиты выделяли методом сухого озоления [1]. Высушенные растения измельчали, помещали в тигли и озолляли в муфельной печи при температуре 400 °C в течение 15–20 часов. Полученную золу обрабатывали 20%-ной соляной кислотой. С помощью дистил-

лированной воды промывали пробы от кислоты на бумажных фильтрах. Затем на водяной бане выпаривали воду и получали сухой осадок. Выделенные фитолиты рассматривали при помощи светового микроскопа Olympus BX-51 (10×20) и фотографировали.

Результаты и их обсуждение. Основную часть классифицированных форм фитолитов ковылей составляют кремневые частицы из эпидермальных тканей. Эпидермис листа ковылей, как и всех злаков, имеет уникальное строение. Его основные, или покровные, клетки бывают двух типов: длинные с ровными или извилистыми боковыми стенками; короткие или вставочные, отклоняющиеся от длинных в процессе развития листа, а также довольно крупные пузыревидные клетки [2]. Клеточные стенки длинных клеток и полости вставочных клеток окремневают, формируя фитолиты (рис. 1). В международной номенклатуре для фитолитов используются термины «short cell» и «long cell» [3]. Мы предлагаем переводить слово «cell» как «частица», а не как «клетка», так как фитолит не является полной морфологической копией клетки. Таким образом, мы используем для обозначения фитолитов длинных клеток наименование «длинные частицы», для фитолитов вставочных — «короткие частицы».

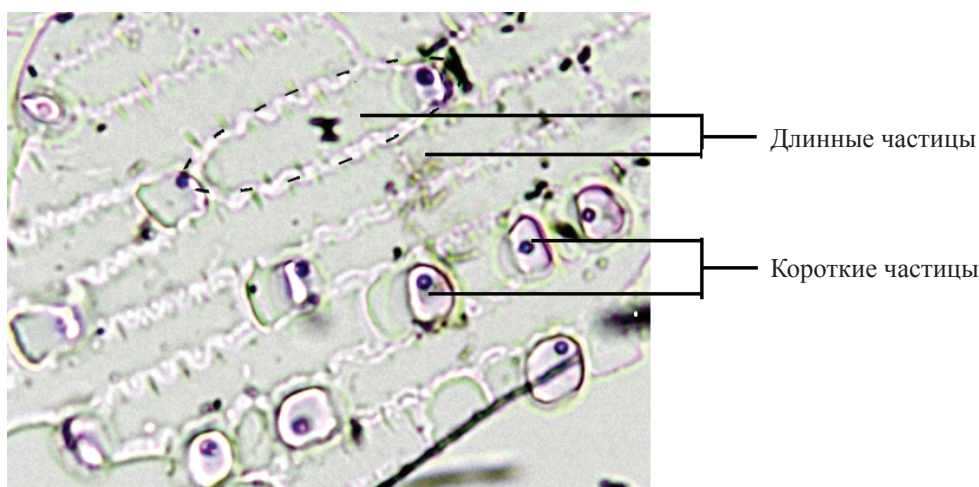


Рис. 1. Кремневый слепок эпидермы *Stipa pennata* после сжигания органического вещества

У ковылей выделены следующие формы кремневых частиц: усеченные округлые частицы, усеченные конусовидные частицы, трапециевидные короткие частицы, трихомы, неусеченные конусовидные частицы, двулопастные короткие частицы, седловидные короткие частицы, трапециевидные волнистые частицы, трапециевидные папиллярные частицы. Среди длинных частиц обнаружены зубчатые и гладкие палочки.

Гладкие палочки не имеют диагностического значения, так как встречаются у многих видов растений различных систематических групп. Поэтому эти формы при анализе фитолитного комплекса ковылей не учитывались.

Частота встречаемости остальных морфотипов представлена в таблице 1.

Специфичные формы можно разделить на три группы: А — встречающиеся у всех видов; Б — встречающиеся у части видов; В — встречающиеся у одного из изученных видов.

Группа А. Из коротких частиц у всех изученных видов встречаются усеченные округлые частицы (рис. 2, А), которые являются преобладающей формой у *Stipa capillata* и *S. korshinskyi*. Эти формы, помимо ковылей, встречаются и у других родов преимущественно степных видов злаков (например, *Festuca*) [4].

Таблица 1

Встречаемость основных форм фитолитов р. *Stipa*

Морфотипы фитолитов	Виды					
	<i>Stipa capillata</i>	<i>Stipa korshinskyi</i>	<i>Stipa pennata</i>	<i>Stipa dasyphylla</i>	<i>Stipa lessingiana</i>	<i>Stipa zalesskii</i>
Усеченные округлые	+++	+++	+++	++	++	+++
Усеченные конусовидные	+	++	+	+	++	+
Трапезиевидные короткие	+	++	++	++	++	++
Длинные зубчатые	—	—	++	++	+	+
Трихомы	+	+	++	+	+	+
Неусеченные конусовидные	—	+	+	+	+	+
Двулопастные короткие	+	+	—	—	++	+
Седловидные короткие	+	—	—	—	—	—
Трапезиевидные волнистые	—	—	—	—	++	—
Трапезиевидные папиллярные	++	—	—	—	—	—

Примечание: +++ доминируют; ++ встречаются часто; + встречаются редко; — отсутствуют.

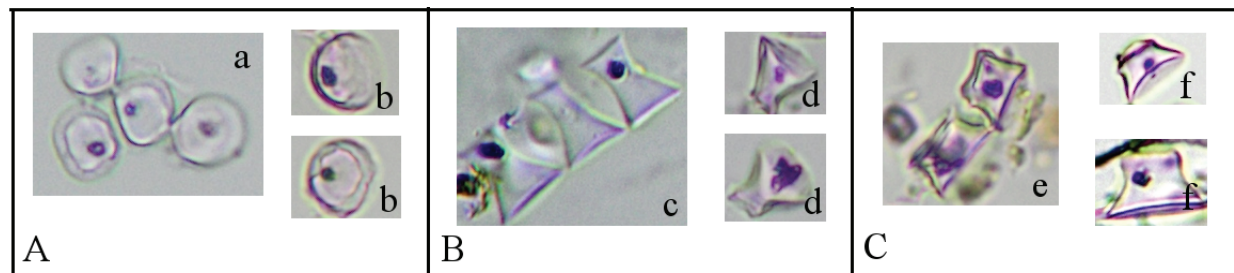


Рис. 2. Короткие частицы группы А:

А — усеченные округлые частицы; В — усеченные конусовидные частицы; С — трапезиевидные частицы;
а — *Stipa capillata*; b — *Stipa dasyphylla*; c — *Stipa korshinskyi*; d — *Stipa zalesskii*; e — *Stipa lessingiana*;
f — *Stipa pennata*

Усеченные конусовидные частицы (рис. 2, В) встречаются также у всех видов, но у *S. korshinskyi* и *S. lessingiana* — в наибольшем числе, у *S. capillata* — в единичном числе. Кроме того, у всех видов бывают трапезиевидные короткие частицы (рис. 2, С). Эти два морфотипа производятся у многих злаков преимущественно подсемейства *Pooideae* [5].

У всех видов ковылей встречаются особые формы трихом (рис. 3, А): особенно много их у *Stipa dasyphylla*, *S. lessingiana*, *S. pennata*, и в небольшом количестве — у *S. zalesskii*, *S. capillata*, *S. korshinskyi*.

Трихомы представляют собой окремнения волосков эпидермиса листа и (или) стебля [3]. Чаще всего остатки окремневших волосков встречаются у мезофильных злаков [1] и представляют собой крупные формы более или менее треугольной формой с четко выделенной волосковой частью в виде отростка или с выраженным основанием. У ковылей наблюдаются трихомы более простого строения: округлые и овальные. Только у *S. pennata* (рис. 3, с) трихомы имеют треугольное очертание, однако не имеют отростков,

а единичные трихомы *S. dasyphylla* (рис. 3, а) имеют волосковидные отростки, но их форма более округлая по сравнению с фитолитами мезофильных злаков. Если сравнить трихомы ковылей с аналогичными формами других злаков *Agrostis gigantea* (рис. 3, d) и *Calamagrostis epigeios* (рис. 3, е), то у последних фитолит заполняет полость волоска полностью, а у ковылей — лишь часть клетки.

Группа Б. Как у перистых (*Stipa pennata*, *S. lessingiana*, *S. dasyphylla*, *S. zalesskii*), так и у видов других групп (*S. korshinskyi*) встречаются неусеченные конусовидные частицы (рис. 4, В). Только у перистых ковылей отмечены длинные частицы в виде палочек с небольшими зубцами (рис. 4, А). Длинные зубчатые частицы («зубчатые палочки») ряд авторов относят к морфотипам культурных злаков или индикаторам аридных условий местообитания [1], однако на территории юга Западной Сибири из-за резко континентального типа климата эти формы ранее найдены нами у злаков различных экологических групп (*Dactylis glomerata*, *Festuca pseudoovina*) [6].

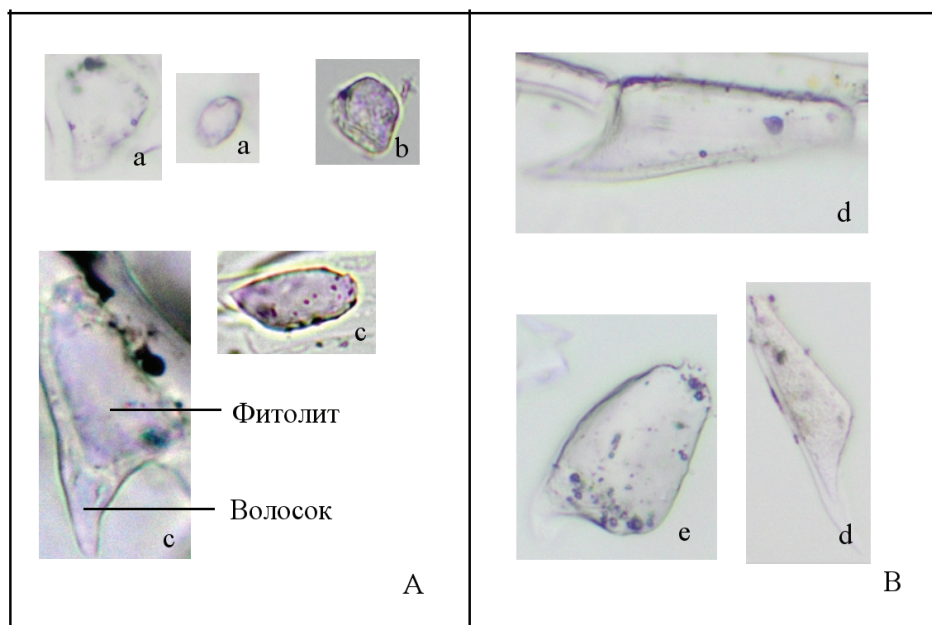


Рис. 3. Трихомы: А — ковыли; В — мезофильные злаки; а — *Stipa dasyphylla*; б — *Stipa lessingiana*; с — *Stipa pennata*; д — *Agrostis giganteae*; е — *Calamagrostis epigeios*

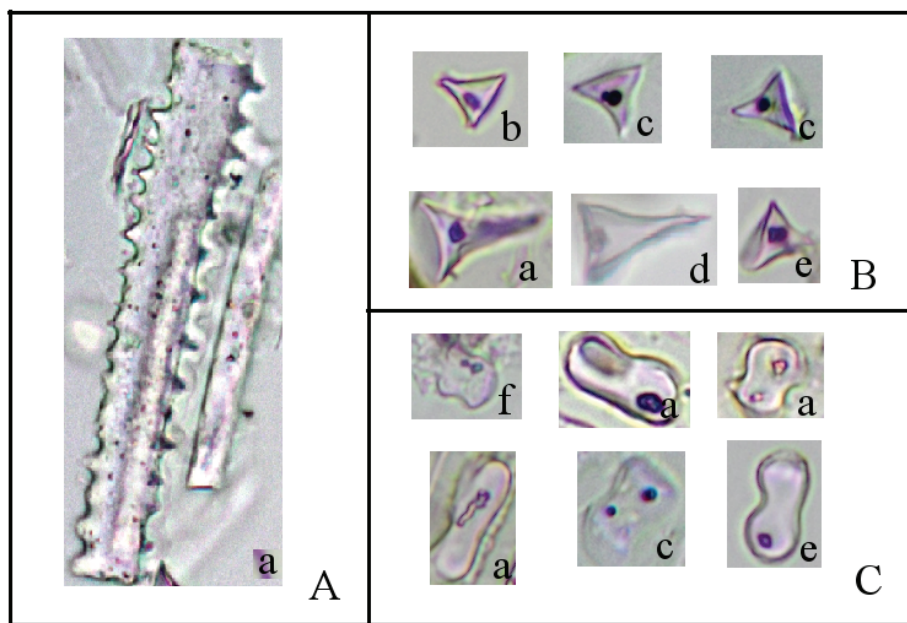


Рис. 4. Фитолиты группы Б:

А — зубчатые палочки; В — неусеченные конусовидные частицы; С — двулопастные короткие частицы; а — *Stipa lessingiana*; б — *Stipa dasyphylla*; с — *Stipa korshinskyi*; д — *Stipa pennata*; е — *Stipa zalesskii*; ф — *Stipa capillata*

У перистого ковыля *S. lessingiana* двулопастные частицы встречаются часто, а у *S. zalesskii*, *S. capillata*, *S. korshinskyi* — реже (рис. 4, С). В отношении индикаторной роли этих двулопастных коротких частиц в литературе нет единого мнения. Большинство авторов определяют их как диагностические формы для подсемейства *Panicoideae* и как индикаторы теплых

влажных условий [5], их иногда отмечают у злаков семейства *Chloridoideae* [5; 7]. В классификации Лу и Лиу, разработанной конкретно для лопастных форм, выделена часть морфотипов, производимая злаками сорных и сухих местообитаний [8]. Есть также работы, в которых описываются подобные формы и для ковылей — так называемые «*Stipa*-гантели» [9].

Группа В. Только у *Stipa capillata* встречаются седловидные короткие частицы (рис. 5, с) характерные для степных злаков [1]. Для районов с субтропическим и тропическим типами климата эти формы относят к диагностическим для подсемейства *Chlorodoideae* [5].

На территории Алтайского края до конца не изучены виды, производящие этот морфотип частиц в качестве доминирующей формы. Ранее мы находили седловидные частицы в небольшом количестве у совершенно разных видов (*Poa angustifolia* и *Leymus angustus*) [6].

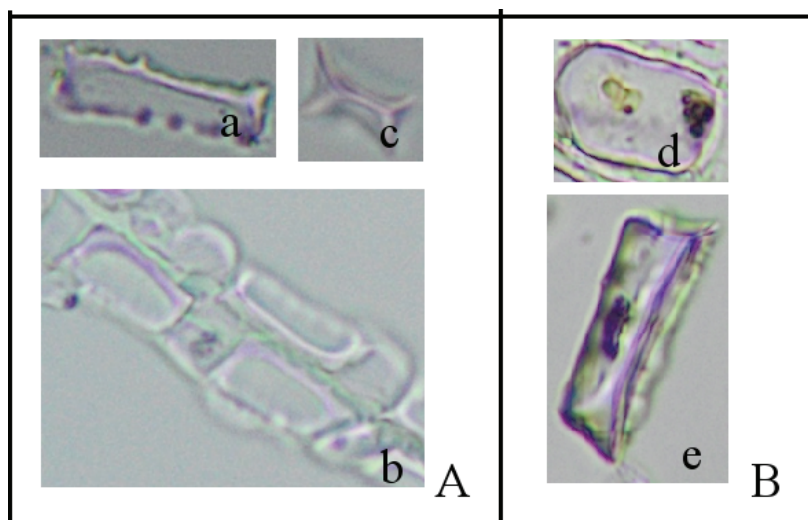


Рис. 5. Фитоциты группы В:

А — *Stipa capillata*; В — *S. lessingiana*; трапециевидные папиллярные частицы: а — отдельная частица; б — слепок; с — седловидная короткая частица; трапециевидные волнистые частицы: d — вид сверху; е — вид сбоку

Также у *S. capillata* выделены особые формы трапециевидных частиц: трапециевидные папиллярные частицы (англ. *Trapeziform columellate cell*) (рис. 5, а). Основание этих трапеций удлинено по сравнению с другими короткими частицами, его длина превосходит ширину в 3–4 раза и во много раз (5–10) превосходит высоту трапеции. На основании имеются обращенные к низу папиллярные выросты. Трапециевидные папиллярные частицы также обнаружены нами в специфических слепках (рис. 5, б), в которых фитоциты расположены рядами под углом. В основных классификациях [1; 7; 10; 11] эти формы и их видовая принадлежность не описаны, и, возможно, этот морфотип приводится нами впервые.

И, наконец, внесем коррективы в наши представления о фитоцитах злаков. У *Stipa lessingiana* встречаются волнистые трапециевидные частицы (рис. 5, В). При положении такой частицы в боковой проекции (рис. 5, е) волны основания трапеции становятся не видны. Подобные формы при изучении почвенных проб ранее нами описывались как удлиненные трапециевидные частицы [4]. При изучении фитоцитов ковылей эти частицы были рассмотрены объемно: наблюдались общая форма (удлиненная трапеция) и волнистое основание. Таким образом, эти две формы следует обозначать одним названием, более полно отражающим их морфологию, — трапециевидные

волнистые частицы. Такое же сочетание форм встречается у *Koeleria cristata* и *Psathyrostachys juncea* [6].

Выводы:

1. Все изученные виды ковылей имеют следующий общий набор частиц: усеченные округлые и конусовидные частицы, трапециевидные короткие частицы и особые формы трихом, что позволяет отнести эти морфотипы фитоцитов к диагностическим формам аридных травянистых экосистем, но с несколько различными эколого-ценотическими условиями.

2. Трихомы ковылей имеют округлую и овальную формы, в отличие от классических форм трихом, которые характерны для мезофильных злаков.

3. Особенностью состава комплекса фитоцитов перистых ковылей является наличие большого количества длинных зубчатых частиц.

4. Предложен к описанию возможный новый морфотип фитоцитов: трапециевидные папиллярные частицы (обнаружен у *Stipa capillata*); волнистые трапециевидные частицы и трапециевидные удлиненные частицы отнесены к одной и той же форме — волнистые трапециевидные частицы.

5. Для диагностики ковылей при фитоцитном анализе почвенных проб важны две особенности: соотношение доминирующих (не видоспецифичных) форм между собой и наличие специфичных форм фитоцитов, которые встречаются в небольшом числе.

Библиографический список

1. Гольева А.А. Фитолиты и их информационная роль в изучении природных и археологических объектов. — М. ; Сыктывкар ; Элиста, 2001.
2. Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. — М., 2001.
3. International Code for Phytolith Nomenclature. ICPN Working Group / M. Madella, A. Alexandre, T. Ball // *Annals of Botany*. — 2005. — № 96.
4. Соломонова М.Ю., Силантьева М.М., Сперанская Н.Ю. Реконструкция растительного покрова мест археологических работ Новоильинка-3 и Нижняя Каянча (Алтайский край), Тыткескень-2 (Республика Алтай) // *Приволжский научный вестник*. — 2013. — № 10 (26).
5. Bremond L., Alexandre A., Wooller M.J. et al. Phytolith indices as proxies of grass subfamilies on East African tropical mountains // *Global and Planetary Change*. — 2008. — № 61.
6. Атлас фитолитов растений юга Западной Сибири: Свидетельство о регистрации базы данных № 2013621427 / сост.: Сперанская Н.Ю., Силантьева М.М., Гребенникова А.Ю., Соломонова М.Ю., Гальцова Т.В., правообладатель ФГБОУ ВПО «Алтайский государственный университет». — 201362117; заявл. 23.09.2013; гос. рег. 14.11.2013.
7. Piperno D.R. *Phytoliths: a comprehensive Guide for Archaeologists and Paleoecologists*. — Lanham, 2006.
8. Lu H., Liu K. Morphological variations of lobate phytoliths from grasses in China and the south-eastern United States // *Diversity and Distribution*. — 2003. — № 9.
9. Fernandez H.M., Zucol A.F., Osterrith M.L. Phytolith Assemblages and Systematic Associations in Grassland Species of the South-Eastern Pampean Plains, Argentina // *Annals of Botany*. — 2006. — № 98.
10. Lu H., Liu K. Phytoliths of common grasses in the coastal environments of southeastern USA // *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. — 2003. — № 58.
11. Twiss P.C., Suess E., Smith R.M. Morphological Classification of Grass Phytoliths // Reprinted from the *Soil Science Society of America Proceedings*. — 1969. — Vol. 33, № 1.