УДК 582.542.1:581.8+581.55(571.150) DOI: 10.14258/pbssm.2022080

Изменчивость размера и формы полилопастных фитолитов листьев в трёх популяциях *Dactylis glomerata* L.

Variability in size and shape of polylobed leaf phytoliths in three populations of *Dactylis glomerata* L.

Соломонова М. Ю., Котов С. Д.

Solomonova M. Yu., Kotov S. D.

Алтайский государственный университет, г Барнаул, Россия. E-mail: solomonova@edu.asu.ru
Altai State University, Barnaul, Russia

Реферат. В статье представлены результаты морфометрического исследования полилопастных трапециевидных фитолитов эпидермы листьев *Dactylis glomerata*. Актуальность исследования заключается в сложности установления предела изменчивости фитолитов при использовании морфометрии в палеоэкологических целях. Исследования выполнены согласно рекомендациям Международного комитета по морфометрии фитолитов с использованием програмного обеспечения ImageJ и плагина к нему «PhytolithsBatch».

Впервые дана характеристика параметров размера и формы полилопастных фитолитов. Ранее изучение этих частиц не проводилось в виду их отсутствия у культурных злаков. Рассмотрена изменчивость изученных частиц внутри популяций и между представителями отдельных популяций. В наибольшей степени изменчивости подвержена длина фитолита и связанные с ней показатели, наиболее стабильными являются ширина и вписанный радиус.

Ключевые слова. Короткие клетки, морфометрия, полилопастные частицы, фитолиты, эпидермис, *Dactylis glomerata.*

Summary. The article presents the results of morphometric study of polylobed trapeziform phytoliths of the leaf epidermis of *Dactylis glomerata*. The relevance of the study lies in the difficulty of establishing the limit of phytolith variability when using morphometry for paleoecological purposes. The studies were performed according to the recommendations of the International Committee for Phytolith Morphometry using the ImageJ software and its PhytolithsBatch plugin. For the first time, the characteristics of the parameters of the size and shape of polylobed trapeziform phytoliths are given. Previously, the study of these particles was not carried out due to their absence in cultivated cereals. The variability of the studied particles within populations and between representatives of individual populations is considered. The length of the phytolith and related indicators are subject to the greatest variability, the width and inscribed radius are the most stable.

Key words. *Dactylis glomerata*, epidermis, morphometry, polylobed particles, phytoliths, short cells.

Введение. Фитолиты являются кремниевыми копиями клеток растений или межклеточных пространств. Метод фитолитного анализа применяется в палеоэкологии, почвоведении, экологии древних обществ, археологии, дает обширную информацию об использовании растений в древности и влиянии человека на растительный покров. Несмотря на широкое использование метода в науке, существует ряд проблем в интерпретации данных, связанных с исследованиями фитолитов. Одной из проблем является то, что одни и те же типы фитолитов образуются у разных растений. Эту проблему можно решить с помощью расчета пропорций общих форм у разных видов или таксонов. Другой проблемой является то, что большая часть кремниевых частиц имеют изменчивую морфологию (Tsartsidou et al., 2007). Для стандартизации критериев идентификации используются морфометрические методы исследования (Ball et al., 2016а, б; Out, Madella, 2016; Portillo et al., 2019). Наиболее изученными являются фитолиты Poaceae. Для них предложена система морфометрических критериев (Ball et al., 2016б). В ходе изучения характеристик фитолитов довольно сложно оценить, являются ли выяв-

ленные различия систематически обусловленными. Возможно, одни и те же параметры могут фенотипически проявляться в пределах нормы реакции разных видов. Для этого необходимо знать внутривидовую изменчивость этих показателей в различных популяциях. Целью представленного исследования является изучение морфометрических характеристик полилопастных трапециевидных фитолитов *Dactylis glomerata* L., образующихся в коротких клетках эпидермы.

Dactylis glomerata был выбран в качестве модельного вида для исследования внутривидовой изменчивости фитолитов благодаря его биологическим особенностям. Во-первых, это космополитный вид, широко распространённый на территории Северного полушария в различных экосистемах (на суходольных, низинных и краткопоемных лугах, в хвойных и лиственных лесах, в кустарниковых зарослях, на антропогеннонарушенных местообитаниях) (Горчакова, Лиференко, 2009; Красноперова, Веселкова, 2011; Арепьева, 2018). Это позволяет изучить объект в широком диапазоне экологических условий. Во-вторых, у ежи сборной наблюдается изменчивость размеров вегетативных органов в зависимости от условий произрастания (в том числе по воздействие антропогенного фактора), настолько сильное, что возможно выделение нескольких морфоэкотипов (Лайдинен и др., 2006; Веселкова, Красноперова, 2007; Горчакова, Лиференко, 2009; Веселкова, 2011, 2012; Загайнова и др., 2013), следовательно, ожидается и пластичность размеров анатомических структур (в том числе фитолитов). В-третьих, для *D. glomerata,* установлен набор фитолитов (Carnelli et al., 2004; Сперанская и др., 2016), среди всех морфотипов наибольшей ценностью обладают полилопастные трапециевидные частицы, формирующиеся в коротких клетках эпидермы. Этот морфотип фитолитов часто встречается в образцах современных почв и палеопочв.

Материалы и методы. Гербарный материал для исследования был собран из трёх растительных сообществ: разнотравно-злаково-щучковый гигрофильный луг (803 м над ур. м., точка 1), чихотниково-володушково-вейниковый суходольный луг (1473 м над ур. м., точка 2), березово-лиственичный лес с гераниево-крапивно-лабазниковым травяным покровом (641 м над ур. м., точка 3). Все три точки находятся на территории Западного Алтая. Было изучено 14 экземпляров *D. glomerata:* пять экземпляров с точки № 1, пять экземпляров с точки № 2 и четыре экземпляра с точки № 3.

Обработка растительного материала производилась методом сухого озоления в муфельной печи при 400 С°. Полученные образцы были изучены и отфотографированы с помощью светового микроскопа Olympus BX-51 и программы CellSensStandart. Для проведения морфометрических исследований фотографии выполнялись в проекции сверху. Морфометрические исследования выполнены с помощью программа ImageJ и плагина «PhytolithsBatch». Из каждого образца было изучено по 100–110 полилопастных трапециевидных частиц (основного морфотипа исследуемого вида).

Для полилопастных трапеций были измерены следующие параметры: площадь, выпуклая площадь (площадь описанной вокруг фитолита фигуры), периметр, выпуклый периметр (длина описанной вокруг фитолита фигуры), длина, ширина, длина средней линии, эквивалентный диаметр (диаметр круга той же площади, что и фитолит), вписанный радиус. Форма фитолитов была оценена по следующим расчетным параметрам: фактор формы (значение равное 1,0 – для идеального круга и уменьшается для неправильной формы), закругленность (значение равное 1,0 – для идеального круга и уменьшается с удлинением фитолита), выпуклость (1,0 для идеально выпуклой формы, уменьшается при наличии углублений на поверхности), плотность (1,0 для идеально выпуклой формы, уменьшается при наличии углублений на поверхности), компактность (отношение эквивалентного диаметра к длине фитолита), соотношение сторон, протяженность (отношение длины фитолита по его средней оси к ширине фитолита), извилистость (отношение длины к длине фитолита по его средней оси).

Морфометрические данные были обработаны в программе «STATISTICA 10» с применением описательной статистики. В итоге было построено 17 графиков типа «box plots» по параметрам формы и размера фитолитов. На основе этих графиков были изучены медианные значения, 25-й и 75-й квартили, точки экстремума, а также точки, которые в незначительной мере выпадают из основного разброса данных.

Результаты. Полилопастные трапециевидные фитолиты *D. glomerata* обладают крупными размерами (табл.) за счет большой длинны. Ширина фитолитов при этом небольшая. Этот факт и наличие лопастей обуславливают характерные особенности формы. Фактор формы, компактность и округленность указывают, на неправильную (значительно отличающуюся от круга) форму фитолитов. Тем не менее высокий показатель извилистости (близкий к 1) указывает на высокую симметричность полилопастных трапеций. Высокие значения выпуклости и плотности указывают на незначительную глубину лопастей фитолитов.

Таблица

Сводная информация о размере и форме фитолитов на основе анализа трёх популяций

Параметр	**Диапазон значений**	**Наиболее характерный диапазон значений (границы квартилей всех образцов)**
Выпуклая площадь	100 –1700 мкм^2	300–800 мкм^2
Площадь	100–1200 мкм^2	250–600 мкм^2
Периметр	45–300 мкм	85–200 мкм
Выпуклый периметр	402–60 мкм	70–150 мкм
Длина	20–130 мкм	30–80 мкм
Ширина	7–18 мкм	9–14 мкм
Длина средней линии	20–140 мкм	30–85 мкм
Эквивалентный диаметр	12–40 мкм	18–30 мкм
Вписанный радиус	1,0–7,0 мкм	2,5–4,5 мкм
Фактор формы	0,12–0,65	0,21–0,49
Закругленность	0,07–0,7	0,15–0,35
Выпуклость	0,72–0,93	0,81–0,9
Плотность	0,57–0,94	0,78–0,87
Компактность	0,25–0,85	0,38–0,6
Соотношение сторон	1,0–11	2,5–6,5
Извилистость	0,76–0,99	0,85–0,94
Протяженность	1,0–11	3,0–6,5

В результате исследования нами было выделено две группы морфометрических характеристик размера фитолитов. Для параметров первой группы отмечено наличие изменчивости в размерах. К ним относится площадь (рис. А), выпуклая площадь, периметр, выпуклый периметр, длина средней линии, длина, эквивалентный диаметр. Для этой группы характеристик наблюдается близкая картина распределения значений. Значительно отличаются более крупными размерами фитолитов два экземпляра из березово-лиственичного леса. Наиболее мелкими фитолитами обладают представители из суходольного луга. Ко второй группе характеристик фитолитов относится ширина и вписанный радиус (рис. Б). Для них изменчивость не выявлена.

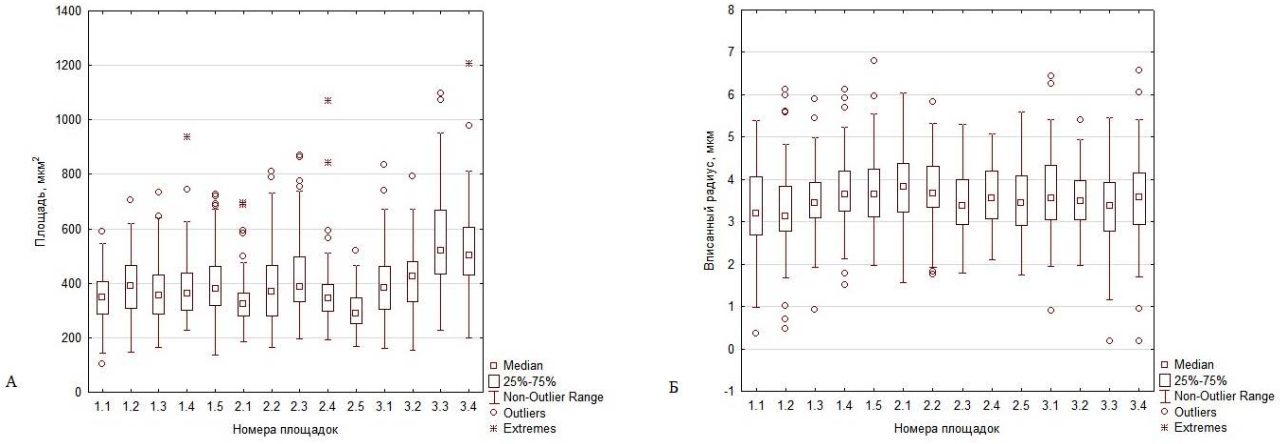

Рис. Примеры графиков распределения значений размера фитолитов: А – площадь; Б – вписанный радиус.

Для всех показателей формы (выпуклость закругленность, компактность, площадь, протяженность, соотношение сторон, фактор формы) наблюдается изменчивость. Графики распределения значений схожи с примером, приведенным на рис. А.

Заключение. Размер и форма полилопастных трапециевидных частиц *Dactylis glomerata* из трёх исследованных популяций обладают незначительной изменчивостью. Отличия наблюдаются по не-

скольким образцам. Это объясняется близкими условиями местообитания всех исследованных популяций. Наименее подвержены изменчивости параметры ширины фитолита и вписанный радиус. Возможно, они являются видоспецифичными характеристиками и не меняются под воздействием окружающей среды.

Благодарности. Исследования выполнены при поддержке Гранта Президента Российской Федерации МК-3359.2022.1.4 «Изменчивость характеристик фитолитов коротких клеток эпидермы *Dactylis glomerata* L. в условиях юга Западной Сибири». Авторы выражают благодарность за помощь в сборе гербарного материала и выполнении геоботанических описаний к. б. н. Н. Ю. Сперанской, к. б. н. Н. В. Елесовой, phD М. С. Блинникову.

ЛИТЕРАТУРА

Арепьева Л. А. Синантропные сообщества с *Dactylis glomerata* L. в Курской области // Растительность России, 2018. – № 33. – С. 3–18. DOI: 10.31111/vegrus/2018.33.3

Веселкова Н. Р. Популяции *Dactylis glomerata* L. в условиях крупного промышленного города //: Экологические проблемы промышленных городов: Сб. науч. тр. 5-й Всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием (г. Саратов, 12–14 апреля 2011 г.). – Саратов: СГТУ им. Ю. А. Гагарина, 2011. – С. 203–206.

Веселкова Н. Р. Популяционно-онтогенетические и биоморфологические исследования *Dactylis glomerata* L. на территории Удмуртской республики // Актуальные проблемы современной биоморфологии. – Киров: Савиных Н. П., 2012. – С. 247–254.

Веселкова Н. Р., Красноперова С. А. Био- и морфоэкотипы ежи сборной (*Dactylis glomerate* L.) в г. Ижевске и его окрестностях // Флора Урала в пределах бывшей Пермской губернии и ее охрана: Материалы Межрегион. конф., посвящ. 140-летию со дня рождения П. В. Сюзева. Под ред. Е. И. Демьяновой, С. А. Овеснова, Л. Г. Переведенцевой (г. Пермь, 18–19 декабря 2007 г.). – Пермь: из-во ПГНИУ, 2007. – С. 46–50.

Горчакова А. Ю., Лиференко О. В. Влияние различных биотопов на формирование побегов у растений ежи сборной (*Dactylis glomerata* L.) // Экологический вестник Северного Кавказа, 2009. – Т. 5, № 3. – С. 67–71.

Загайнова А. А., Скочилова Е. А., Закамская Е. С. Влияние автотранспорта на продукционный процесс *Dactylis glomerata* L. // Сборник науч. тр. SWORLD: «Современные направления теоретических и прикладных исследований»: Сборник науч. тр. Междунар. науч.-практ. конф. (г. Одесса, 19–30 марта 2013 г.). – Одесса: КУПРИЕНКО, 2013. – Т. 37, вып. 1. – С. 19–21.

Красноперова С. А., Веселкова Н. Р. Эколого-ценотическая и морфологическая характеристика Dactylis glomerata L. в условиях Удмурской Республики // Вестник ЧГПУ, 2011. – № 9. – С. 357–365.

Лайдинен Г. Ф., Казнина Н. М., Батова Ю. В., Титов А. Ф. Изменчивость морфологических признаков у растений *Dactylis glomerata* L. в условиях антропогенного воздействия // Северная Европа в XXI веке: природа, культура, экономика: Материалы междунар. конф., посвящ. 60-летию КарНЦ РАН (г. Петразаводск, 24–27 октября 2006 г.). – Петразаводск: Карельский научный центр РАН, 2006. – С. 135–136.

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. – Т. 7, № 1(13). – С. 155–162. DOI: 10.17816/edgcc71155-162

Ball T., Chandler-Ezell K., Dickau R., Duncan N., Hart T. C., Iriarte J., Lentfer C., Logan A., Lu H., Madella M. Phytoliths as a tool for investigations of agricultural origins and dispersals around the world // J. of Archaeol. Sci., 2016a. – № 68. – P. 32–45. DOI: 10.1016/j.jas.2015.08.010

Ball T. B., Davis A. L., Evett R. R., Ladwig J. L., Tromp M., Out W. A., Portillo M. Morphometric analysis of phytoliths: recommendations towards standardization from the International Committee for Phytolith Morphometrics // J. of Archaeol. Sci., 2016b. – № 68. – P. 106–111. DOI: 10.1016/j.jas.2015.03.023

Carnelli A. L., Theurillat J.-P., Madella M. Phytolith types and type-frequencies in subalpine–alpine plant species of the European Alps // Review of Palaeobotany and Palynology, 2004. – № 129. – P. 39–65. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2003.11.002

Out W. A., Madella M. Morphometric distinction between bilobate phytoliths from Panicum miliaceum and *Setaria italica* leaves // Archaeol. Anthropol. Sci., 2016 – № 8. – P. 505–521. DOI: 10.1007/s12520-015-0235-6

Portillo M., Ball T. B., Wallace M., Murphy Ch., Pérez-Díaz S., Ruiz-Alonso M., Aceituno F. J., López-Sáez J. A. Advances in Morphometrics in Archaeobotany // Environmental Archaeology, 2019 – Vol. 25, № 3. – P. 1–11. DOI: 10.10 80/14614103.2019.1569351

Tsartsidou G., Lev-Yadun S., Albert R.-M., Miller-Rosen A., Efstratiou N., Weiner S. The phytolith archaeological record: strengths and weaknesses evaluated based on a quantitative modern reference collection from Greece // J. of Archaeol. Sci., 2007. – № 34. – P. 1262–1275. DOI: 10.1016/j.jas.2006.10.017