

ФИТОЛИТЫ ВИДОВ НЕКОТОРЫХ РОДОВ СЕМЕЙСТВА СУРГАСЕАЕ

Бобров А.А., Семенов А.Н., Алексеев Ю.Е.

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

anatoly-bobrov@yandex.ru

Проведен сравнительный анализ фитолитных комплексов 31 видов 4 родов семейства Сургаеае Juss. Результаты фитолитного анализа статистически обработаны методами кластерного и канонического корреспондентского анализа. Выделены статистически значимые группы видов осок по сходству индикационных форм фитолитов. Проведен анализ фитолитных комплексов викарных видов осок для выяснения влияния экологических условий на процесс аккумуляции биогенного кремнезема в этих растениях. В целях систематики осок и других растений могут быть использованы в основном специфичные фитолиты или их индикаторные формы и в меньшей степени их комплексы или фитолитные спектры. Викарные виды осок могут быть дифференцированы по их фитолитным спектрам, так как викарные близкородственные виды часто имеют различия в фитолитном составе (морфологическом спектре фитолитов). Полученные результаты могут быть использованы в целях как филогенетических исследований семейства осоковых, так и в палеоботанике.

Ключевые слова: фитолиты, классификация, биогенный кремнезем, палеоботаника, методы исследования

Цитирование: Бобров А.А., Семенов А.Н., Алексеев Ю.Е. 2016. Фитолиты видов некоторых родов семейства Сургаеае // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Т. 7. № 1 (13). С. 27-33.

ВВЕДЕНИЕ

В настоящее время достаточно хорошо исследованы морфологические особенности биогенного кремнезема, выделенного из растений и животных. Биогенный кремнезем солнечников, раковинных амёб, пресноводных губок лежит в основе систематики этих групп организмов, так как морфология панцирей, раковин и скелетов представляет собой важнейший систематический критерий.

В то же время результаты фитолитных исследований редко используются в систематике растений. Внутри- и межклеточная аккумуляция кремнезема растениями преимущественно пассивный процесс, но в тех случаях, когда морфология растительных клеток представляет собой значимый систематический признак, анализ морфологии фитолитов может быть полезным. Образование части фитолитов контролируется геномом, в первую очередь это различные эпидермальные выросты и внутриклеточные структуры или цистолиты [Metcalf, 1960; 1971]. Если у низших растений и простейших формируются отдельные целостные кремнеземистые структуры (панцири, раковинки), морфологические особенности которых лежат в основе систематики этих организмов, то у высших растений образуются только отдельные кремнеземистые образования (фитолиты) не связанные в единые структуры.

Показано [Toivonen, Toivonen, 1978], что форма фитолитов осоковых может служить одним из систематических признаков при установлении филогенетических соотношений в критических родовых группах. В последние десятилетия был предпринят целый ряд исследований фитолитов осок и злаков для использования их в систематике этих групп растений [Mehra, Sharma, 1965; Blackman, 1971; Soni et al., 1972; Geis, 1978; Brown, 1984; Ollendorf et al., 1987; Олонова, Мезина, 2011]. При этом практически все публикации были посвящены инвентаризации фитолитных спектров осоковых и, как правило, в региональном контексте. В ряде публикаций приведены результаты фитолитного анализа различных органов растений – листьев, стеблей и семян [Hopaine et al, 2009; 2013]. Проблема викарных видов осоковых в фитолитных исследованиях остается по-прежнему актуальной, так как отдельно она не рассматривалась.

Цель исследования – инвентаризация морфологического спектра фитолитов некоторых растений семейства Сургаеае и анализ фитолитных комплексов викарных видов осок, а также выяснение влияния экологических условий на морфологические особенности фитолитов этих растений.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Образцы для фитолитного анализа растений семейства осоковых были отобраны во время зональной практики по геоботанике (маршрут Москва – Красная Поляна – Москва) во второй половине июля и хранятся в Гербарии имени Д.П. Сырейщикова Московского Государственного университета имени М.В. Ломоносова (MW).

Методами световой и электронной растровой микроскопии были исследованы фитолиты 33 вида, относящихся к четырем родам *Bolboschoenus* (Ascherson) Palla, *Carex* L., *Scirpus* L. и *Schoenoplectus* Palla семейства Cyperaceae Juss: *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla (син. *Scirpus maritimus*), *Schoenoplectus tabernaemontani* (C.C.Gmel.) Palla (син. *Scirpus tabernaemontani*), *Scirpus triqueter* L., *Carex acutiformis* Ehrh., *Carex alaiica* Litv., *Carex buekii* Wimm., *Carex cespitosa* L., *Carex caryophillea* Latourr. (образец отобран на территории заповедника “Стрелецкая степь”, Курская область), *Carex colchica* J.Gay, *Carex cuspidata* Host, *Carex diluta* M.Bieb., *Carex distans* L., *Carex globularis* L., *Carex hirsuta* Willd., *Carex hirta* L., *Carex humilis* Leyss., *Carex flava* L., *Carex macroura* Meinsh., *Carex montana* L., *Carex melanostachya* Bib. ex Willd., *Carex nigra* (L.) Reichard, *Carex otrubae* Podp., *Carex pediformis* C.A. Mey., *Carex rhizina* Blytt ex Lindblom, *Carex riparia* Curt., *Carex sempervirens* Vill., *Carex scabricuspis* V. Krecz. (син. *Carex caryophillea*, гербарный образец, Воронежская область), *Carex stenophylla* Wahlenb., *Carex titovii* V.I.Krecz., *Carex tomentosa* L., *Carex tristis* M.Bieb. Видовые определения проведены Ю.Е. Алексеевым, к.б.н., доцентом кафедры геоботаники биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова по классификации, приведенной в монографии “Осоки” [Алексеев, 1996]. Листья и стебли нескольких гербарных экземпляров каждого вида осок и злаков были озолены при 450⁰ С [Piperno, 1988]. В каждом образце просмотрено от 300 до 500 фитолитов и определена встречаемость их различных форм. Эти данные послужили основой для анализа их сходства методами кластерного анализа (Statistica 6.0; Ward’s method, Chebyshev distance metric) и канонического корреспондентского анализа.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Исследование фитолитов растений семейства Cyperaceae были проведены в 2 этапа. Первый – инвентаризация морфологического разнообразия фитолитов некоторых растений семейства Cyperaceae с целью выявления возможных различий их фитолитных комплексов. Второй – анализ фитолитных комплексов викарных видов осок для выяснения влияния экологических условий на процесс аккумуляции биогенного кремнезема в этих растениях.

Фитолиты растений семейства Cyperaceae

Анализ золы исследованных растений, главным образом листового материала, позволил выделить 42 морфологические формы фитолитов (рис. 1). Результаты кластерного анализа их морфологического разнообразия приведены в виде дендрограммы (рис. 2).

Группу А составляют виды осок *Carex acutiformis*, *C. tomentosa*, *C. stenophylla*, *C. distans*. Это те единственные виды осок, в которых присутствуют гексагональные в плане фитолиты (рис. 1: 1 – 3, 17). В систематическом отношении эти виды принадлежат к разным секциям и под родам. Тем не менее, уровень различий по фитолитным спектрам у них низок (в пределах от 15 до 25%). Гексагональная форма фитолитов отмечена также и у других видов семейства осокоцветных [Ollendorf et al., 1987]. Разделение по разным группам *Scirpus triqueter* и *Schoenoplectus tabernaemontanii* – растений прежде одного рода, находит свое объяснение в морфологии вегетативных органов. Поперечное сечение стебля первого вида треугольное, второго – круглое. *S. maritimus* выделен из рода *Scirpus* в род *Bolboschoenus* как *B. maritimus*. Поэтому разнесение по разным кластерам видов рода *Scirpus* также имеет убедительное объяснение с точки зрения систематики растений и особенностей их морфологии. Различные типы фитолитов у видов рода *Scirpus* отмечались и ранее [Bobrov et al., 2001a].

Группа Б состоит из *C. buekii* и *C. caespitosa*, входящих вместе с *C. nigra* в одну секцию *Acutae* (Carey) Christ (два последних вида из двух разных подсекций), *C. otrubae* и *C. colchica*, относящихся к разным секциям подрода *Vignea* (Beauv. ex Lestib.), а также *S. tabernaemontanii* и *C. flava*, различающихся от первых двух групп на очень высоком уровне (около 80%). При этом выделение подрода *Vignea* (Beauv. ex Lestib.), получает дополнительный аргумент и на основе фитолитного анализа, так как пары видов *C. buekii*-*C. caespitosa* и *C. otrubae*-*C. colchica* разделены на уровне

различий выше 50%. Основной признак, сближающий по фитолитному спектру первые два вида осок – высокое (свыше 30%) содержание фитолитов – так называемых остроконечных "шляп", коротких клеток, встречающихся у значительного числа не только осок, но и злаков (рис. 1: 7, 8). У *C. otrubae* и *C. colchica*, кроме того, в фитолитном спектре по 20% "шляп" с закругленным конусовидным выростом (рис. 1: 7, 8).

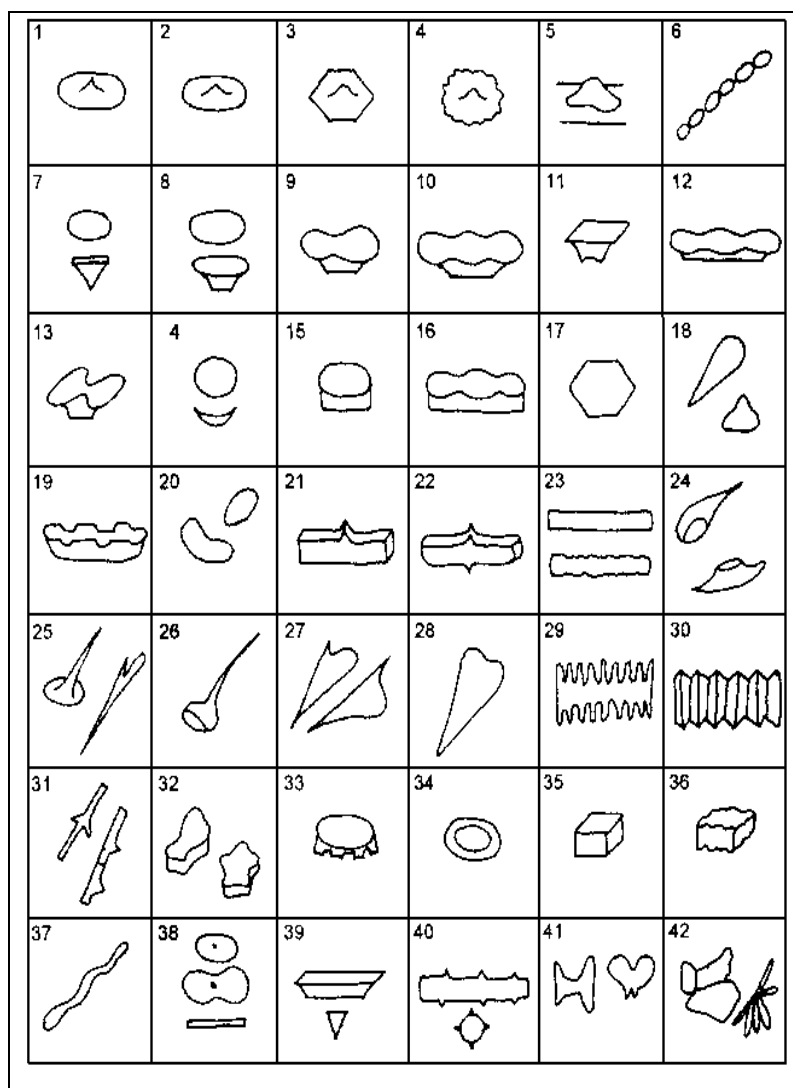


Рис. 1. Фитолиты растений семейства Cyperaceae

Группа В – четыре вида осок – *C. hirta*, *C. humilis*, *C. globularis*, *C. nigra* и один клубникамыш *B. maritimus*. Для этих осок и клубникамыша характерно наличие в фитолитном спектре комплекса "шляп" с остроконечными и закругленными конусами и плоских таблеток (рис. 1: 1–17). Несмотря на то, что одна из осок (*C. globularis*) данной группы входит вместе с *C. tomentosa* (группа А) в одну секцию, они, как мы видим, на основе фитолитного анализа разделены по разным кластерам. Это противоречие снимается более детальным анализом особенностей экологии этих видов. Родственные по морфологии, занимающие близкие позиции в систематическом плане, виды, тем не менее, резко различаются по требованиям к экологическим условиям местообитаний. *C. globularis* – растение болот, тогда как *C. tomentosa* – типичный представитель ксерофитных сообществ и характерен для дубово-можжевеловых лесов. Возможно, что характер увлажнения сказывается на морфологии и размере клеток растений, а следовательно, и на морфологии фитолитов. Это предположение позволяет поставить проблему соотношения генетических и экологических факторов в формировании кремнеземистых структур в клетках растений.

Группа Г. Группа из двух видов осок *C. riparia* и *C. melanostachya* и расположенные отдельно с высоким уровнем сходства *C. montana* и *S. triqueter*. При этом первые два входят в ту же секцию, в которую ранее была внесена и *C. acutiformis* (группа А), выделенная недавно в отдельную секцию, но особенности морфологии фитолитов их разделяют с очень высокой степенью различия (близкой к

100%). То же самое относится к *C. montana* и *C. tomentosa*, принадлежащие также к одной секции. Однако своеобразие фитолитного спектра сближает первый вид с *S. triqueter*.

Результаты канонического корреспондентского анализа близки выводам, полученным с помощью кластерного анализа (рис. 3).

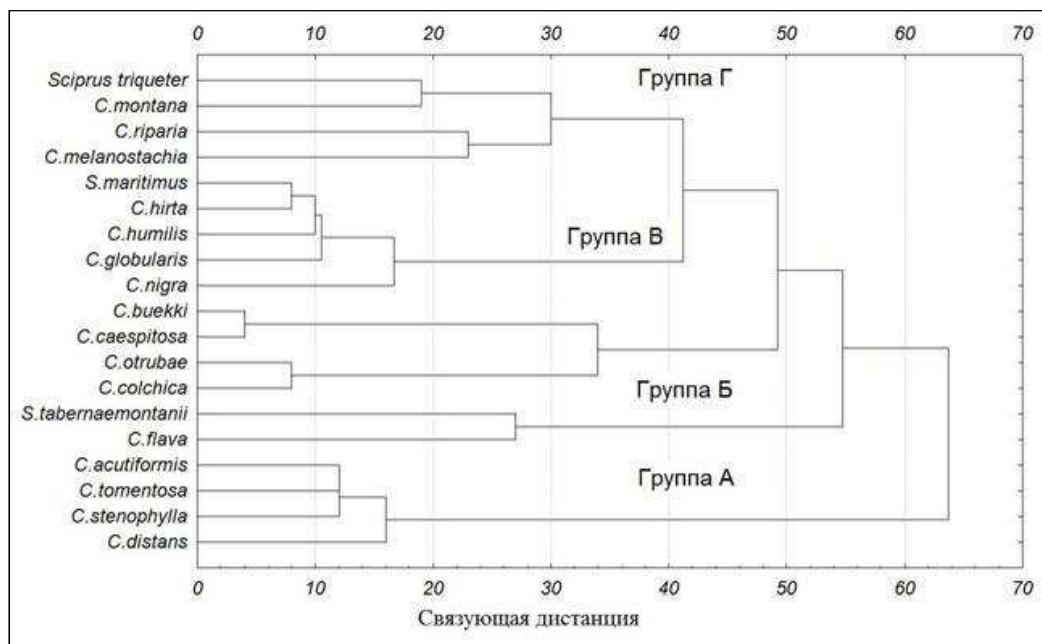


Рис. 2. Дендрограмма сходства фитолитных спектров осоковых (19 видов)

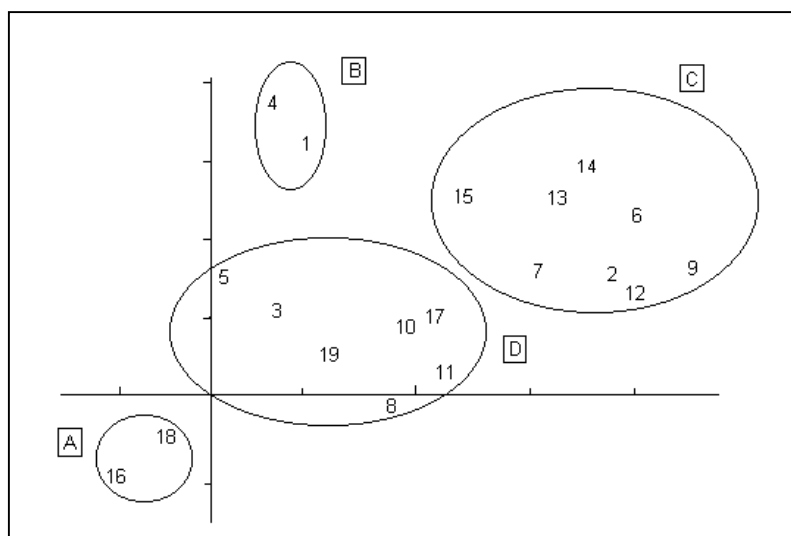


Рис. 3. Результаты канонического корреспондентского анализа фитолитных спектров 19 видов осоковых. Группа А (16 – *Carex cuspidata*, 18 – *C. flava*); группа В (1 – *Scirpus triqueter*, 4 – *C. riparia*); группа С (2 – *C. acutiformis*, 6 – *C. tomentosa*, 7 – *C. melanostachia*, 9 – *C. distans*, 12 – *C. stenophylla*, 13 – *C. humilis*, 14 – *C. hirta*, 15 – *S. tabernaemontanii*), группа D (10 – *S. maritimus*, 5 – *C. montana*, 8 – *C. globularis*, 10 – *C. hirsuta*, 11 – *C. nigra*, 17 – *C. otrubae*, 19 – *C. colchica*)

Фитолитные спектры викарных видов осок

Викарные виды были найдены в различных географических районах. Как сказываются разные экологические условия на процессе аккумуляции биогенного кремнезема морфологические спектры фитолитов в этих растениях?

Относящиеся к секции *Frigidae* Fries ex Kuk виды осок разделяются на две группы – одна представлена *C. sempervirens* и *C. tristis* (рис. 4), популяции которых происходят из Карпат и Кавказа соответственно. Ко второй группе принадлежат *C. stenocarpa* и *C. alaica*, которые также по ряду признаков отличаются друг от друга (хотя происходят из одного региона – горы Средней Азии). Три вида кроме *C. alaica* систематики иногда объединяют в один вид *C. sempervirens* s. l. И, наконец,

фитолитный анализ ставит вопрос о разделении или общности двух групп – *C. sempervirens/C. tristis* и *C. stenocarpa/C. alatica*. Их различия могут быть обусловлены комплексом физико-географических условий распространения эти видов (Альпы и Карпаты – альпийский тип вертикальной поясности – влажные и прохладные условия; с другой стороны высокогорья Средней Азии – более теплыми и сухими условиями).

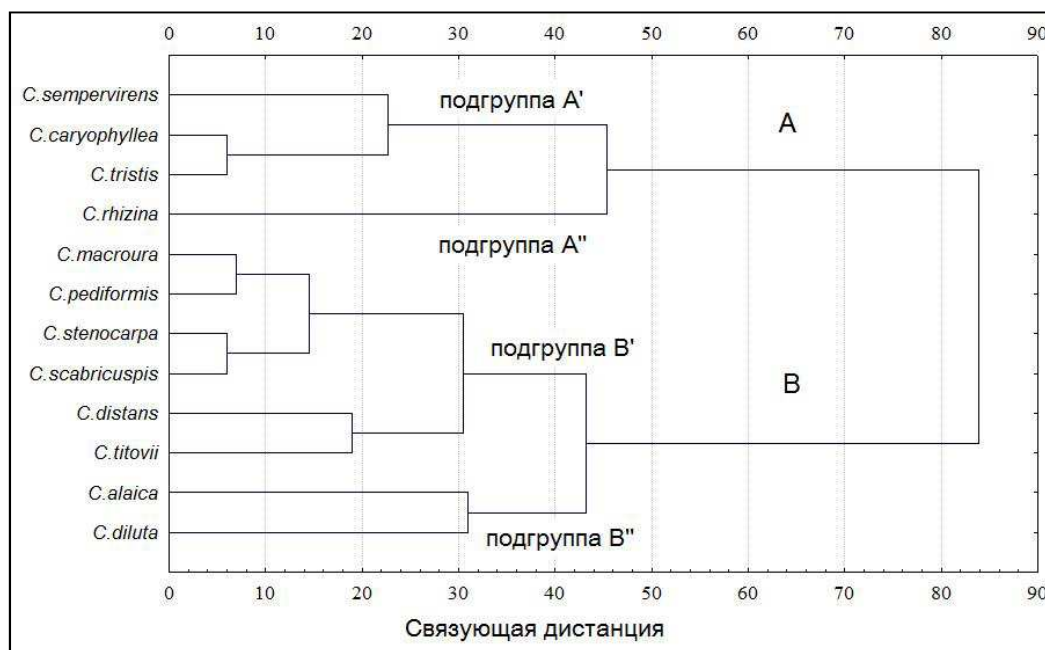


Рис. 4. Дендрограмма сходства 12 викарных видов осок

Другой пример – изученные виды из секции *Digitatae* (Fries) Christ также распадаются на две группы. Одна представлена лесным видом *C. rhizina* в другую входят *C. macrourea* и *C. pediformis*. В систематическом плане в секции они занимают максимально близкие позиции к друг другу (виды одной подсекции *Pediformes* Egor.). Но по фитолитным спектрам обнаруживается принадлежность этих видов к двум различным группам.

Третий пример подобного рода можно найти среди осок из секции *Mitratae* Kuk. Три близкородственных вида *C. caryophyllea*, *C. scabricuspis* и *C. titovii*, из которых первый вид отделен по фитолитному спектру не только от критического (близкородственного) высокогорного кавказского вида *C. scabricuspis*, но также и близкородственного среднеазиатского среднегорного критического вида *C. titovii*.

Вместе с тем обращает на себя внимание тот факт, что два близкородственных вида *C. distans* и *C. diluta* хотя и входят в одну из крупных групп, но внутри этой группы характеризуются определенным несходством по своим фитолитным спектрам. Возможное объяснение этому заключается в эколого-географических различиях их распространения. *C. diluta* приурочен к аридным областям южной Сибири, Средней Азии и степной зоны восточной Европы (континентальным районам Евразии), а *C. distans* имеет более широкий ареал – почти вся Европа, южная Сибирь, Малая и Средняя Азии.

ВЫВОДЫ

На основе полученных результатов фитолитного анализа можно сделать некоторые предварительные выводы: а) фитолитные комплексы могут быть использованы в систематике осок в качестве дополнения при окончательном ответе в случае затруднительных ситуаций при определении их места в семействе; б) в целях систематики осок и других растений могут быть использованы в основном специфичные фитолиты или их индикаторные формы и в меньшей степени их комплексы или фитолитные спектры; в) викарные виды осок могут быть дифференцированы по их фитолитным спектрам, так как викарные близкородственные виды часто имеют различия в фитолитном составе (морфологическом спектре фитолитов).

Большинство форм выделенных фитолитов было обнаружено как у представителей семейства осоцветные, так и у злакоцветных [Bobrov et al., 2001a]. Однако, среди кремнеземистых

образований в растениях осокоцветных и злакоцветных есть некоторые формы, характерные только для осок или только для злаков (группы специфических форм). В первую очередь, это относится к гексагональным в плане, плоским с остроконечным, центрально расположенным конусовидным выростом фитолитам, которые характерны только для некоторых видов осок (*C. tomentosa*, *C. distans*, *C. stenophylla*). Детальный морфологический анализ фитолитов, как было показано [Бобров 2002а, 2002б; Bobrov et al., 2001а, Bobrov et al., 2002б; Bobrov, 2007; Bronnikova et al., 2003], полезен также при решении различных прикладных задач в палеоэкологии и археологии.

Присутствие одинаковых комплексов фитолитов в разных группах растений (секциях, подродах, родах) можно рассматривать как свидетельство возможных их филогенетических связей и единства. Являясь в большинстве своем репликами клеток тканей вегетативных органов растений, сходные комплексы фитолитов подчеркивают их древнее эволюционное родство и, с этой точки зрения, могли бы быть использованы в анализе эволюции и филогении растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев Ю.Е. 1996. Осоки. Москва: Аргус. 251 с.
- Бобров А.А. 2002. Фитолитный анализ современных и погребенных почв курганных могильников Калмыкии // Могильник Островной. Итоги комплексного исследования памятников археологии Северо-Западного Прикаспия. С. 137-166.
- Бобров А.А. 2002. Фитолиты растений Ики-Бурульского района Калмыкии: первые результаты // Могильник Островной. Итоги комплексного исследования памятников археологии Северо-Западного Прикаспия. С. 167-175.
- Олонова М.В., Мезина Н.С. 2011. Фитолиты некоторых мезофильных видов мятликов (*Poa* L.) секции *Steporoa* и возможность их использования в систематике // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 1 (13). С. 51-60.
- Blackman E. 1969. The pattern and sequence of opaline silica deposition in rye (*Secale cereale* L.) // *Ann. Bot.* V. 32. № 125. P. 207-218.
- Bobrov A.A., Bobrova E.K., Alexeev Ju.E. 2001a. Biogenic silica in biosystematics - potential uses // *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. A.A. Balkena Publishers. P. 279-288.
- Bobrov A.A., Bobrova E.K. 2001b. Phytoliths assemblages in podzol and podzolic soils of the South-West coast of the Okhotsk sea // *Phytoliths: Applications in Earth Sciences and Human History*. A.A. Balkena Publishers. P. 365-370.
- Bobrov A.A. 2007. Phytoliths and micropaleontological data in boggy soil // *Plant People and Places - Recent Studies in Phytolith Analysis*. OXBOW BOOKS. Oxford. P. 163-172.
- Bronnikova M.A., Zazovskaya E.P., Bobrov A.A. 2003. Local landscape evolution related to human impact of an early medieval pre-urban center in the Upper Dnieper region (Central Russian Plain): an interdisciplinary experience // *Revista Mexicana de Ciencias Geologicas*. V. 20. № 3. P. 245-262.
- Brown D.A. 1984. Prospects and limits of a phytoliths key for grasses in the Central United States // *J. Archeol. Sci.* Vol. 11. № 4. P.345-368.
- Geis J.W. 1978. Biogenic opal in three species of gramineae // *Ann. Bot.* V. 42. P. 1119-1129.
- Honaine M.F., Zucol A.F., 2009. Osterrieth M.L. Phytolith analysis of Cyperaceae from the Pampean region, Argentina. *Australian Journal of Botany*. V. 57 (6). P. 512-523.
- Honaine M.F., Borrelli N.L., Osterrieth M.L and Del Rio L. 2013. Amorphous silica biomineralizations in *Schoenoplectus californicus* (Cyperaceae): their relation with maturation stage and silica availability // *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. V. 48. № 2.
- Mehra P.N., Sharma O.P. 1965. Epidermal silica cells in the Cyperaceae // *Bot. Gaz.* V. 126. № 1. P. 53-58.
- Metcalf C.R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons*. V. 1. Graminae. London: Oxford Clarendon Press. 562 p.
- Metcalf C.R. 1971. *Anatomy of the Monocotyledons*. V. 2. Cyperaceae. London: Oxford Clarendon University Press. 564 p.
- Soni S.L., Kaufman P.B., Bigelow W.G. 1972. Studies on silicon accumulation in developing intermodal epidermal cells of *Cyperus alternifolius* // *Micron*. V. 3. P. 348-356.
- Toivonen H., Toivonen T. 1978. Perigynium and achene epidermis in some species of *Carex* subopu. *Vigna* (Cyperaceae) studies by SEM // *Ann. Bot. Fennici*. V. 13. P. 49-59.
- Ollendorf A.L., Mulholland S.C., Ropp G. 1987. Phytoliths from some Israeli sedge // *Israel J. Bot.* V. 36. № 3. P.125-132.
- Piperno D.R. 1988. Phytolith analysis. An archaeological and geological perspective. San-Diego: Acad. Press. 260 p.

PHYTOLITHS OF SPECIES SOME GENERA OF THE FAMILY CYPERACEAE

Bobrov A.A., Semenov A.N., Alexeev Yu.E.

Lomonosov Moscow State University

A comparative quantitative analysis of phytoliths complexes 31 species of the family Cyperaceae. The analysis results are statistically processed by methods of cluster analysis and canonical correspondent. Highlighted a statistically significant group of species of sedge form similarity indicator phytoliths. The analysis of phytoliths assemblages vicar sedge species to ascertain the impact of environmental conditions on the process of accumulation of biogenic silica in these plants. In order Systematic sedges and other plants can be used mainly phytoliths specific indicator or form and to a lesser extent their assemblages or phytoliths spectra. Vicar critical types of sedges can be differentiated by their phytoliths spectra as vicar closely related species are often differences in the composition of phytoliths. The results obtained can be used for phylogenetic studies of the family as the sedge and in paleobotany.

Keywords: phytoliths, classification, biogenic silica, paleobotany, research methods.

Поступила в редакцию: 13.01.2016
Переработанный вариант: 05.05.2016