

Российская академия наук
Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова

С.Б. Розенфельд

АТЛАС

МИКРОФОТОГРАФИЙ КУТИКУЛЯРНОЙ СТРУКТУРЫ
ЭПИДЕРМИСА КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ
ПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ ТУНДРОВОЙ
И СТЕПНОЙ ЗОН ЕВРАЗИИ



МОСКВА 2011

Атлас представляет собой справочник – определитель рисунка скульптуры эпидермальных клеток основных кормовых видов растений тундровой, приморской и степной зоны, может применяться для изучения состава рациона растительноядных животных методом кутикулярного копрологического анализа. При изучении спектра питания определение до вида потребляемых растений необходимо далеко не всегда. Атлас может быть использован и для изучения питания фитофагов в других природных зонах, поскольку сходство скульптурного орнамента эпидермиса внутри родов растений дает возможность определять кормовые растения до рода или на уровне основных групп кормовых растений (Ларин, Шелковникова, 1985; Розенфельд, 2009).

Фотографии эпидермальных клеток выполнены на микроскопе Leica DM 1000 с фотонасадкой Leica DFC 295 с 1000 кратным увеличением. Для дальнейшей обработки фотографий использовали программу Photoshop CS4.

Как пользоваться атласом

Для удобства пользователя названия файла соответствует латинскому видовому названию растения. Файлы расположены в алфавитном порядке. В некоторых случаях после видового названия в имени файла указывается орган растения (fl. – цветок; st. – стебель; l. – лист; root – прикорневая часть; gen. – генеративная часть; tr. – трихома)

Метод копрологического кутикулярного анализа

Специфика питания, доступность корма, его энергетическая ценность, распределение корма по территории обитания определяют многие стороны образа жизни вида: его распространение и характер биотопического распределения в пределах ареала, время вступления в размножение, а для мигрирующих животных и время прибытия на место размножения. Для проведения исследования экологии питания obligатных фитофагов необходимо применять комплекс полевых и лабораторных методов, основанных на анализе спектра потребляемых растений с учетом биотопического распределения и качества кормовых местообитаний. Применение неинвазивного метода кутикулярного анализа для диагностики проглоченных растений по их фрагментам позволяет успешно изучать особенности питания животных фитофагов. Такое исследование позволяет понять некоторые причины сокращения численности одних видов на фоне агрессивной экспансии других, исследовать адаптации, вскрыть причины деградации кормовых местообитаний и перестройки растительных сообществ, а также спрогнозировать характер перераспределения видов в пределах всего ареала.

Методы, используемые для изучения кормовой экологии животных, разделяют на две группы: анализ содержимого желудков и анализ экскрементов. В обоих случаях не употребляют предварительный анализ материала для облегчения микроскопического исследования кутикулярного слоя остатков растений, которые присутствуют в образцах. Это ограничивает диапазон размеров частиц, доступных для идентификации и, таким образом, уменьшает точность и предвзятость оценки источников пищи. Как следствие выводы могут быть ошибочны. Наиболее распространенный ранее в зоологической практике способ оценки рациона через исследование содержимого желудка (рубца у жвачных) требует забоя животного, что не всегда возможно, а в некоторых случаях, например, при прижизненном исследовании питания непрямые методы, недопустимы. К тому же этот метод не всегда дает объективную картину, поскольку фрагменты наиболее легкоперевариваемых растений относительно быстро разлагаются бактериями и покидают желудочно-кишечный тракт, оставаясь недоступными при анализе его содержимого.

Для исследований качественного и количественного состава кормов животных все чаще используют метод микроскопического копрологического кутикулярного анализа (Owen, 1975; Stewart, 1967; Абатуров, Петрищев, 1998; Чернова, Розенфельд, 2010). Этот метод основан на диагностике фрагментов растений при помощи идентификации отпечатка на кутикуле видоспецифичного орнамента, образованного эпидермальными клетка-

ми. Он снимает много ограничений на размер идентифицируемых частиц и делает микроскопический анализ образцов быстрым и относительно простым. Кроме того, он позволяет проводить исследование состава кормов фитофагов как с помощью анализа экскрементов, так и содержимого желудка (рубца).

Метод копрологического кутикулярного анализа, впервые описанный для гусей М.Оуэном в Великобритании (Owen, 1975), позволили значительно улучшить качество исследований качественного и количественного состава кормов, значительно упростил исследования по пищевой энергетике (Owen, 1980).

Метод, предложенный Оуэном, состоял в следующем. Участки эпидермиса растений выдерживали в глицерине и фотографировали для сравнения с материалом из экскрементов, что позволяло определять виды проглоченных растений. Для микроскопического анализа брались образцы экскрементов, которые сохранялись в 5% растворе глицерина и предварительно тщательно перемешивались. Из такой пробы делали 5 препаратов на стеклах 22х50 мм. На каждом стекле выделяли квадрат, разделенный 4-мя трансектами через каждые 5 мм. Определяли и записывали 100 фрагментов. Если такого числа фрагментов не набиралось, приготавливали следующий препарат (Owen, 1975).

Используя эту методику, в 1993 году на Западном Таймыре исследовали пищевую экологию черной казарки (*Branta bernicla bernicla*) (Spilling, Bergmann, Stock, 1994). Тем не менее, хотя результаты кутикулярного анализа широко обсуждали в литературе (Harwood, 1977; Ogilvie, 1978), детальное описание алгоритма исследования, как правило, в статьях опускали.

Мы модифицировали этот метод (Розенфельд, 1998; Kozhevnikova, 2000) и применили его для диагностики растений из экскрементов гусей и казарок (Розенфельд, 1997, 2009; Розенфельд, Карагичева, 2010; Розенфельд, Бадмаев, 2008), а также копытных Монголии (Дмитриев, Розенфельд, Абатуров, 2009) и Калмыкии (Ларионов, Джапова, Розенфельд, Абатуров, 2008), овцебыка (*Ovibos moschatus*) и северного оленя (*Rangifer tarandus*) о. Врангеля (Казьмин, Холод, Розенфельд, Абатуров, 2011).

Традиционный анализ продуктов переваривания фитофагов и его недостатки

Традиционный анализ обычно включает следующие процедуры:

1. Образец экскрементов или содержимого желудка замачивается в воде.
2. Этот материал используется для приготовления временных микропрепаратов, погруженных в воду или глицерол.
3. Материал изучается под бинокулярном или микроскопом в зависимости от целей исследования.

Обычный анализ идентифицирует пищевые виды растений в образцах по особенностям слоистых структур эпидермиса. Эталонные образцы эпидермальной скульптуры делаются из свежесобранных пищевых растений. Препараты погружаются в глицерол (осветлитель). Такие препараты очень нестабильны, не выдерживают длительного хранения и перевозки, кроме того, многие клетки меняют форму. Почти невозможно отделить эпидермис в маленьких и узколистых растениях, особенно для оператора с небольшим опытом работы в ботанической микротехнике. Кроме того, полиморфизм кутикулярной морфологии в разных органах растений при этом редко принимают во внимание. Образцы, собранные для копрологического анализа, замачиваются в воде, затем погружаются в глицерол, что приводит к разбуханию паренхимальных и мезофильных клеток в частично переваренном материале. Такой материал обычно содержит клетки на разных стадиях переваривания, например, отслоившегося эпидермиса, что препятствует точной фокусировке микроскопа (Kozhevnikova, 2000).

Преимущества кутикулярного метода

Наружные покровы растений представлены эпидермисом и покрывающей его кутикулой, а иногда и воско-видным налетом. Эпидермис – клеточная структура. Клетки эпидермиса обычно бесцветные, располагаются в

один ряд, тесно примыкают друг к другу: они «живые» – метаболически активные, и, за исключением расположенных в эпидермисе клеток *устыц* (пор), лишены хлорофилла. В состав ткани эпидермиса входят следующие типы клеток: эпидермальные (или двигательные) клетки, защитные клетки, вспомогательные клетки и *трихомы* (волосовидные эпидермальные выросты). Эпидермальные клетки самые многочисленные, крупные и наименее специализированные. У однодольных растений они более вытянуты. Орнамент отпечатка скульптуры эпидермальных клеток, специфичен для таксонов разного ранга.

Кутикула – прозрачный слой бесструктурного вещества – *кутина*, лежащий поверх эпидермиса в виде тонкой пленки. Кутин продуцируется эпидермисом, представляет собой воскоподобное вещество, смесь высших жирных кислот и их эфиров. Эта пленка местами прерывается вкраплениями пектиноподобных веществ. Через такие участки лист может поглощать из попадающих на его поверхность растворов вещества, содержащие азот, фосфор, калий и другие элементы, необходимые для питания и нормальной жизнедеятельности растения.

Кутикула выполняет защитную функцию, обладает гидрофобными свойствами, служит для защиты от испарения и ожогов солнечными лучами – листья растений способны отражать до 40% солнечной радиации. Кутикула и эпидермис защищают внутренние клетки от быстрого высыхания; толщина этих наружных слоев часто говорит об адаптации вида к среде обитания. Так, у сосен и других узколистных вечнозеленых растений мощная кутикула весьма эффективно замедляет испарение, особенно зимой, когда в промерзшей почве содержится мало доступной для корней воды.

Верхняя и нижняя поверхности листа имеют различную структуру и выполняют разные функции. Кутикула нижней части листа, как правило, тоньше, чем на верхней; и толще у обитателей биотопов с аридным климатом, чем у растений, живущих там, где недостаток влаги не ощущается.

Особенностью внутренней поверхности кутикулы является то, что на ней, как на восковой пленке, отпечатывается орнамент поверхности эпидермиса, образованный эпидермальными клетками. Эта характерная черта кутикулы взята на вооружение в зоологии и палеоботанике (Чернова, Розенфельд, 2010).

Таким образом, метод кутикулярного анализа основан на нескольких положениях:

1. Многим видам растений (вечнозеленых, листопадных *психрофитов* (растений, произрастающих на влажных и холодных почвах), обитателям хорошо дренированных песчаных почв) свойственен утолщенный кутикулярный слой, который хорошо защищает листья (Горишина и др., 1992);
2. Отпечаток орнамента эпидермиса растений на внутренней стороне кутикулы видоспецифичен и устойчив (например, не изменяется даже под воздействием пищеварительных энзимов в желудочно-кишечном тракте животных (Mattocks, 1971));
3. С биохимической точки зрения кутикула представляет собой аналог воска, и в нормальных условиях она устойчива к окислению сильными неорганическими кислотами, но гидролизуетса щелочами.

Копрологический кутикулярный анализ включает следующие процедуры:

1. Составление гербария кормовых растений;
2. Определение собранных растений;
3. Процесс выделения кутикулярной структуры кормовых видов растений для приготовления эталонных образцов эпидермиса;
4. Составление атласа рисунков или фотографий кутикулярного слоя и эпидермальных клеток на основе эталонных образцов;
5. Предварительная обработка пищевых остатков из экскрементов для микроскопического анализа;

6. Микроскопические исследования подготовленного материала. Диагностика проглоченных растений по особенностям слоистых структур эпидермиса (идентификация пищевых видов растений в образцах экскрементов фитофагов) проводится путем сравнения кутикулярного отпечатка орнамента поверхности эпидермиса проглоченного растения из экскрементов с фотографиями эталонных образцов эпидермиса кормовых растений.

Некоторые из вышеперечисленных процедур нуждаются в более детальном описании.

Составление гербария кормовых растений

Эталонные образцы эпидермального орнамента делают из свежесобранных пищевых растений. Особый упор следует делать на адекватную этикетирование каждого образца. Растения собираются целиком для нормального определения, даже если для эталонного образца необходим только небольшой кусочек листа, стебля или цветка. При определении мы пользовались системой А. Энглера (A. Engler. Syllabus der Pflanzenfamilien. 6 Aufl. Berlin, 1909).

Приготовление эталонных образцов

Эпидермис и кутикулу отслаивают от мезофилла способом мацерации, который является одним из самых распространенных в ботанической микротехнике (Наумов, Козлова, 1954, Прозина, 1960). Мацерация разрушает межклеточный матрикс, который рщепляется до отдельных клеток. Выбор мацерационного агента зависит от идентифицируемых цитологических элементов. Мы осуществляли мацерацию в концентрированной азотной кислоте в фарфоровом тигле при нагревании под вытяжкой, при этом 5-10 мм фрагменты разных органов растений были помещены в тигль и нагревались на спиртовке в 3-4 каплях концентрированной азотной кислоты на асбестовой подставке, чтобы избежать перегрева и нежелательных реакций. Пособия по ботанической микротехнике рекомендуют использование реакций между азотной кислотой и поташем (KClO_3). Мы не применяли эту реакцию, поскольку в нашем случае необходимо было иметь возможность остановить процесс в любой момент. Ткани нагревались в течение 2-3 минут до тех пор, пока их зеленый цвет не становился оранжевым. Остатки переносились на маленькую тарелку, содержащую воду (обязательно под вытяжкой!). Фрагменты эпидермиса, всплывшие на поверхность, помещались на предметное стекло, которое переносилось под бинокуляр. Неповрежденные фрагменты для эталонов отбирались препаровальной иглой и переносились на предметное стекло в каплю глицерола. Материал оставлялся в глицероле от 30 минут до 3-х часов (Kozhevnikova, 2000).

Дальнейшие действия зависят от цели исследования. Недолговечные образцы могут быть получены просто путем накрывания капли глицерола покровным стеклом. Такой препарат не выдерживает длительного хранения и не может быть использован как эталонный, поскольку многие детали будут не видны. Постоянные препараты получали путем погружения выбранных частей эпидермиса в глицерол-желатин. Эта стандартная процедура описана в нескольких учебниках по ботанической микротехнике и не требует специальных реактивов и оборудования. Приготовленные образцы запечатываются путем лакирования краев покровного стекла для предотвращения высыхания. Такие препараты собираются в эталонный банк. Необходимо указать масштаб изображения. Каждый препарат снабжают этикеткой, на которой указан вид и орган растения, а также дата изготовления препарата и фамилия preparatora.

Например:

<p><i>Oxytropis sordida</i> (Willd.) Pers. Остролодочник грязноватый (синцеветковая форма) Цветок Эпидермис Масштаб: ув. X... 22.10.2000 Иванов И.И.</p>
--

При составлении данного атласа такие образцы были сфотографированы на микроскопе Leica DM 1000 с фотонасадкой Leica DFC 295 при 1000 кратном увеличении. Для дальнейшей обработки фотографий использовали программу Photoshop CS3.

Приготовление материала (образцов экскрементов) для микроскопического анализа

Для диагностики пищевых объектов из экскрементов животных участки эпидермиса растений, произрастающих в местах обитания изучаемых видов, из эталонных образцов сравнивают с фрагментами растительного материала из экскрементов. Образцы экскрементов собирают в поле и высушивают до воздушно-сухого состояния, затем перетирают или размалывают для получения частиц одинакового размера. Такие образцы важно сохранять в сухом месте для предотвращения появления плесени, поскольку гифы плесневых грибов могут существенно затруднить последующий микроскопический анализ образца. В зависимости от целей исследования анализ можно проводить как в поле, так и в лабораторных условиях. Грубую оценку питания можно осуществлять без мацерации, для этого размолотые частицы помещаются в воду в чашку Петри, и после оседания тяжелых частиц (например, песка), оставшиеся на поверхности фрагменты эпидермиса с помощью пипетки помещаются на предметное стекло и исследуются под микроскопом или бинокуляром.

Более подробное исследование лучше проводить в лабораторных условиях после мацерации образцов экскрементов. Процесс мацерации проводят так же, как и при приготовлении эталонных образцов. Мацерированный образец моется на подставке, которая помещается в маленькую воронку, чтобы удалить остаточные кислоты и побочные продукты реакций. Материал очищается дальше вымыванием его с подставки в чашку Петри, где тяжелые частицы оседают на дно, а эпидермис остается на поверхности. Очищенный эпидермис помещается пипеткой в каплю глицерола или воды на предметное стекло, накрывается покровным стеклом и исследуется под микроскопом.

Критерий репрезентативности образцов

Необходимо учитывать критерий репрезентативности образцов. Под термином «проба» или «образец» понимается стандартизированное по минимальной массе (например, 5 г сухого веса) число образцов экскрементов, собранных в данное время в данном месте. «Проба» при микроскопическом анализе разбивается на несколько порций. Полный спектр рациона в пробе считали адекватно представленным, если новые виды растений не идентифицировали в последующих порциях, т. е. количественный анализ образцов проводили с помощью методики насыщения пробы (Розенфельд, 1997; Kozhevnikova, 2000). При микроскопическом анализе каждой пробы подсчитывали и определяли минимум 100 фрагментов растений. Анализ пробы прекра-

щают только после того, как в последующих порциях перестают встречаться новые виды растений и кривая, показывающая кумулятивное число диагностированных видов, выйдет на плато (рис. 1).

О составе рациона можно судить по процентному соотношению числа фрагментов разных видов растений. Селективность питания и характер влияния животных на растительность можно оценивать путем сопоставления долей конкретных видов или групп кормовых растений (обычно выделяют 6 основных групп кормовых растений (Ларин, Шелковникова, 1985)), в экскрементах и на контрольных укосных площадках, закладываемых в кормовых местообитаниях. (Подробное описание методики закладывания контрольных площадок и укосов приведено в статье Казьмина и Холода (2007)). Процентные доли видов корма в рационе рассчитывают, сопоставляя число учтенных кусков эпидермиса конкретного вида корма и общего учтенного числа кусков эпидермиса в пробе (Owen, 1975). Разнообразие рационов определяют по общему числу видов корма, зарегистрированных от всех проб, собранных в каждый конкретный период. Под видом корма мы понимаем один вид растения или группу видов (комплекс) растений, схожих по своим кормовым качествам и произрастающих в одном биотопе. Соответственно, виды или комплексы видов, идентифицированные в пробах помета, свидетельствуют о кормлении в определенных биотопах (Розенфельд, Сыроечковский, Казьмин, 2010).

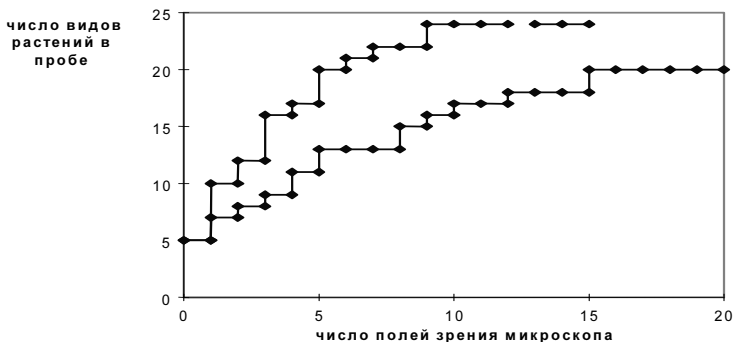


Рис.1. Иллюстрация метода насыщения пробы. Выход числа видов на плато (для двух проб).

Освоение методики копрологического кутикулярного анализа и ее адаптация к исследованию питания облигатных фитофагов

Этот процесс предполагает решение нескольких задач:

- составление атласа кутикулярных структур эпидермиса всех видов кормовых растений, их определение в пробах экскрементов и экстраполяция встречаемости эпидермисов растений в пробах на реальную поедаемость растений;

- разработка дополнительных методов исследования таких, как визуальные наблюдения, поиск и описание кормовых биотопов;
- оценка избирательности: для выявления пищевых предпочтений разных видов необходимо проводить сопоставление картины потребления отдельных видов или групп видов кормовых растений с динамикой их вегетации и обилием в конкретные периоды в конкретных районах;
- проведение отдельных геоботанических исследований на типичных площадках, находящихся непосредственно на кормовой территории или в сходных биотопах.

Несмотря на явные преимущества, до недавнего времени метод копрологического анализа для изучения питания облигатных фитофагов в России использовали редко. Трудоемкость подготовительного процесса и создания банка эталонных препаратов очевидна, поэтому готовый атлас фотографий эпидермисов основных кормовых видов растений позволит шире использовать относительно простой кутикулярный копрологический анализ для изучения питания фитофагов неинвазивными методами. Данный атлас не претендует на полноту, однако с его помощью можно оценивать питание и определять основные кормовые предпочтения фитофагов в тундровых, степных и приморских зонах.

Литература

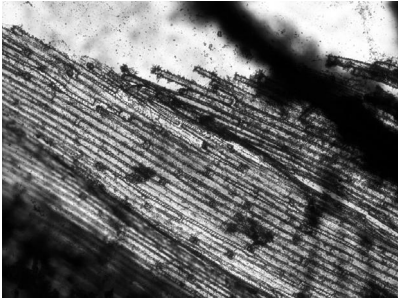
1. Абатуров Б.Д., Петрищев Б.И. 1998. Сравнительная оценка рациона свободнопасущегося сайгака (*Saiga tatarica*) микроскопическим анализом растительных остатков в фекалиях и визуальным подсчетом поедаемых растений // Зоологический журнал. Т. 77. № 8. С. 964-970.
2. Горишина Т.К., Антонова И.С., Самойлов Ю. И. 1992. Практикум по экологии растений // Учебное пособие. Санкт-Петербург: Издательство Санкт-Петербургского университета. 140с.
3. Дмитриев И.А., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д. 2009. Особенности использования степных пастбищ Восточной Монголии дикими и домашними растительноядными млекопитающими. Аридные экосистемы. Т. 15, № 4 (40) С. 52-68.
4. Казьмин В.Д., Холод С.С., 2007. Материалы по надземной фитомассе растительного покрова на острове Врангеля // Природа острова Врангеля: современные исследования. Сб. науч. трудов. СПб.: Астерион. С. 182-209.
5. Казьмин В.Д., Холод С.С., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д. 2011. Современное состояние кормовых ресурсов и питание северного оленя (*Rangifer tarandus*) и овцебыка (*Ovibos moschatus*) в арктических тундрах острова Врангеля // Зоожурнал, том 90, № 3 (принято в печать).
6. Ларин В.В., Шелковникова Т.А. 1985. Питание и конкурентные отношения некоторых фитофагов Центральных Пусторан // Экология. ВАСХНИЛ. Научно-технический бюллетень. Сибирское отделение. Новосибирск. Вып.25. С. 24-33.
7. Ларионов К.О., Джапова Р.Р., Розенфельд С.Б., Абатуров Б.Д. 2008. Питание сайгаков (*Saiga tatarica*) на пастбищах Черных земель Калмыкии в условиях восстановительной смены растительности и остепнения // Зоологический журнал, С. 1155-1280.
8. Наумов Н.А., Козлов В.Е. 1954. Основы ботанической микротехники. М.: Гос. изд-во Советская наука. 312 с.
9. Прозина М.Н. 1960. Ботаническая микротехника. М.: Высшая школа. 206с.
10. Розенфельд С.Б. 1997. Методика копрологического анализа на примере изучения состава кормов гусей в тундрах Таймыра // Бюллетень Рабочей Группы по Гусям и Лебедям Восточной Европы и Северной Азии "Казарка". №3. С.38-52.

11. С.Б. Розенфельд, В.Б. Бадмаев 2008. Экологические особенности питания краснозобой казарки (*Branta ruficollis*) и белолобого гуся (*Anser albifrons*) на миграционном пути и в Арктике // Вестник Южного Научного Центра, Том 4, № 3, С. 87-96.
12. Розенфельд С.Б. 2009. Питание казарок и гусей в российской Арктике. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 236 с.
13. Розенфельд С.Б., Карагичева Ю.В. 2010. Особенности питания самок белошеюй казарки (*Branta leucopsis*) на лайдовых приморских лугах Европейского Севера. Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых. Материалы Конференции молодых сотрудников и аспирантов Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова. Товарищество научных изданий КМК. М.: 270-277.
14. С.Б. Розенфельд, Е.В. Сыроечковский, В.Д. Казьмин 2010. Особенности питания белого гуся (*Anser caerulescens caerulescens*) острова Врангеля в гнездовой период // Зоо журнал, том 89, № 10, с. 1231–1245.
15. Розенфельд С.Б. 2011. Перспективы и практическое значение изучения неинвазивными методами трофических стратегий пастбищных фитофагов в экосистемах открытых ландшафтов // Вестник КГАУ, Вып. № 11. Красноярск. (принято в печать).
16. О.Ф. Чернова, С.Б. Розенфельд 2010. Возможность применения метода кутикулярного анализа для диагностики растений по их фрагментам // Вестник КрасГАУ, Вып. №9. Красноярск. С.43-47.
17. Harwood J. 1977. Summer Feeding Ecology of Lesser Snow Geese // J. Wildl. Manage 41 (1). P. 48-55.
18. Kozhevnikova A.D. 2000. A "cuticular method" for the analysis of food composition of phytophagous birds // Heritage of the Russian arctic: Research, conservation and international cooperation. Moscow: Ecopros publishers: 357-362.
19. Mattocks J.G. 1971. Goose Feeding and Cellulose Digestion // J. Wildl. 22. P. 107-113.
20. Ogilvie M. 1987. Wild Geese Feeding Ecology // Tond A.D. Poyser Benkhamsted.
21. Owen M. 1975. An Assessment of Fecal Analyses Technique in Waterfowl feeding Studies. WWT, Slimbrige // J. Wildl. Manage, 39(2). P. 271-279.
22. Owen M. 1980. Food Caelection in Geese // Werhalthis der ornithologische Gesellschaft. Bayer 23, (1978-1979), P.169-176.
23. Spilling E., Bergmann H.-H., Stock M. 1994. Progress Report. Diet of Dark-bellied Brent Geese (*Branta b. bernicla*) in the Piassina Delta, Taimyr, Siberia // IWRB, Goose Research Group Bulletin, no 5, November. P.18-25.
24. Stewart D.R.M. 1967. Analysis of plant epidermis in feces: a technique for studying the food preferences of grazing herbivores // Journal of Applied Ecology. Vol. 4. P. 83-111.

Благодарности

Автор благодарит М.Ю. Плева, А.В. Куваева, И.Н. Поспелова, Н.К. Киселеву, А.В. Кондратьева, Е.Е. Сыроечковского и К.Е. Литвина на помощь в подготовке данного справочника.

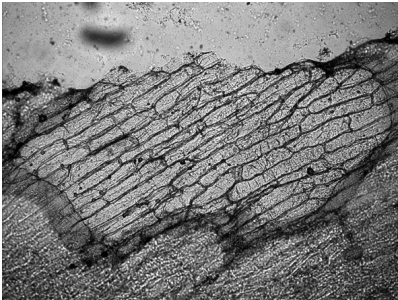
Разнообразие и специфика кутикулярной скульптуры разных видов растений



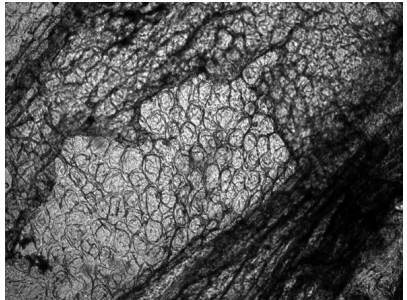
Festuca baffinensis



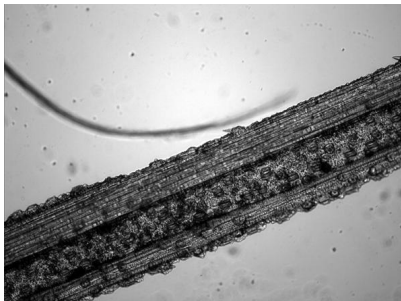
Pulsatilla multifida



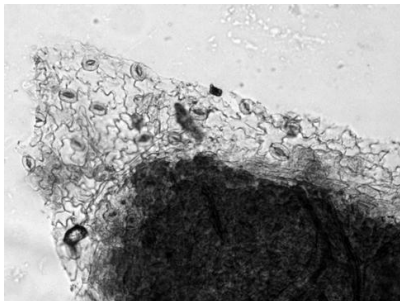
Ranunculus nivalis



Saxifraga monticola

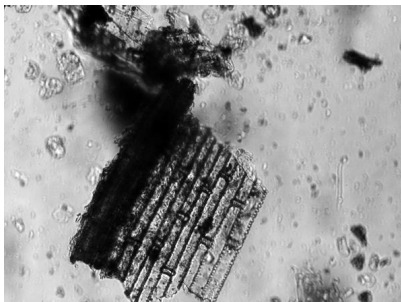


Stipa lessingiana

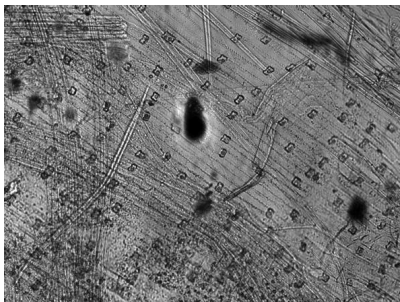


Taraxacum officinale

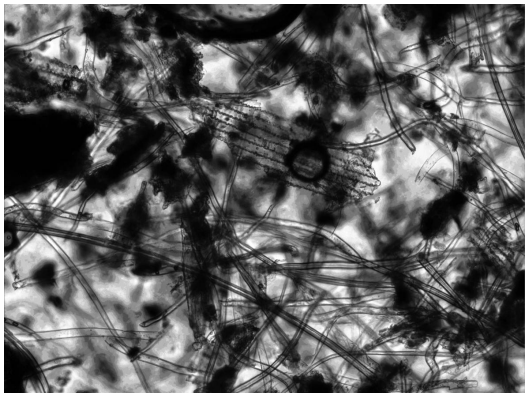
**Сравнение эпидермиса из образца экскрементов (слева)
и эталонного препарата (справа)**



Festuca rubra



Сравнение эпидермиса из образца экскрементов (вверху)
и эталонных препаратов (внизу)



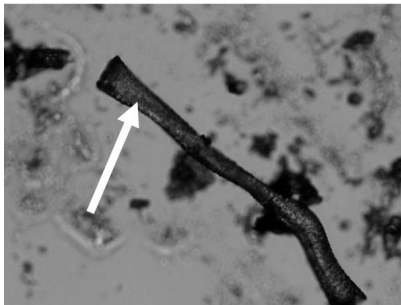
Salix glauca



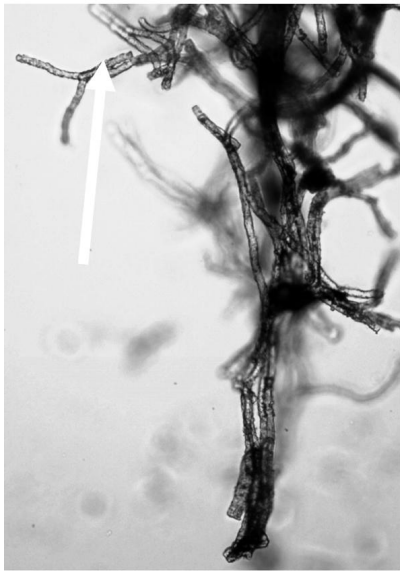
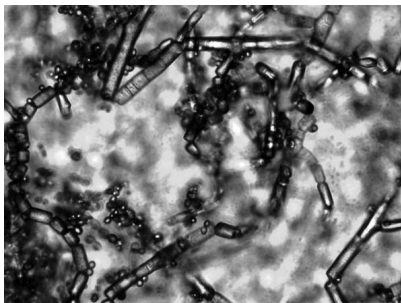
Poa pratensis

Первичная диагностика основных групп кормовых растений

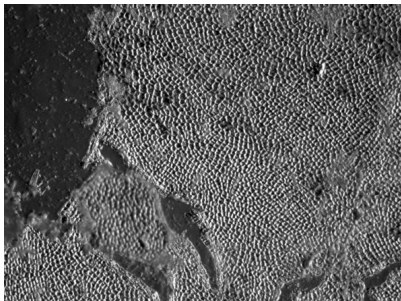
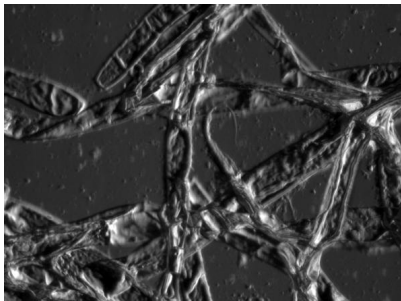
Типичные формы эпидермальных клеток растений основных кормовых групп (стрелками показана характерная форма клеток)



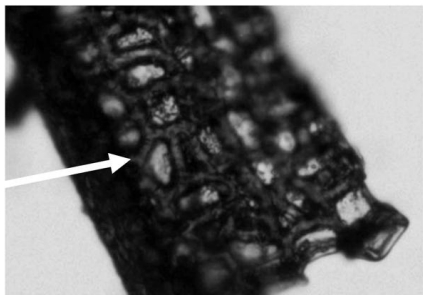
Лишайники (Lichenophyta) (слоевище не имеет дифференцированной структуры (слева), иногда хорошо просматриваются гифы (справа))



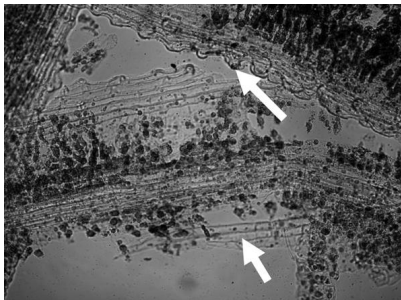
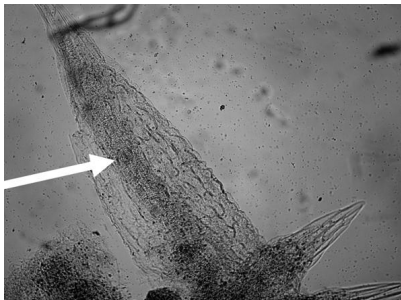
Грибы (Fungi) (клетки большинства грибов соединяются в нити (гифы), которые могут быть разделены перегородками на отдельные клетки, споры, как правило, имеют круглую или яйцевидную форму)



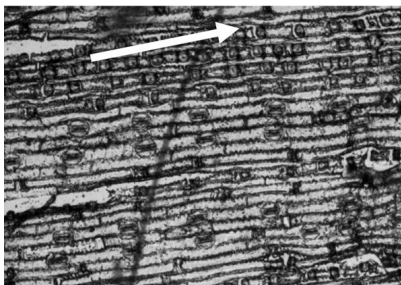
Водоросли (Algae) (характерны либо мелкие круглые клетки, часто образующие подобие сеточки, или «порошковидные» скопления (справа), либо жгутоподобные удлиненные клетки, разделенные перегородками (слева))



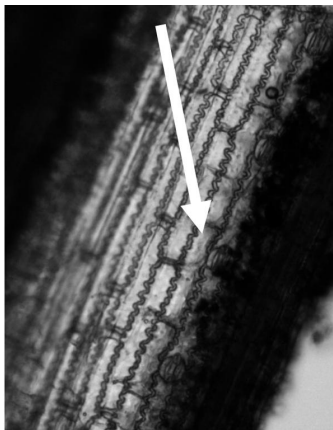
Мхи (Bryophyta) (характерны толстостенные, бурокрашенные клетки, склеренхимные волокна, иногда клетки со штриховатыми утолщениями стенок, ассимиляционная ткань разделена на воздушные камеры, отделенные одна от другой однослойными стенками)

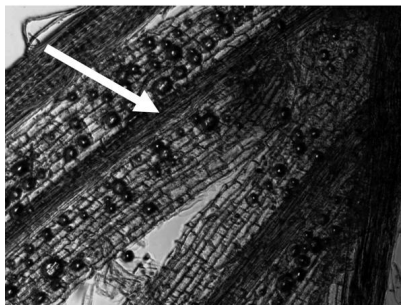


Хвощи (Equisetaceae) (характерно сочетание волнисто-округлой и прямоугольной формы эпидермальных клеток (справа), а также штриховатость клеток механической ткани (слева))

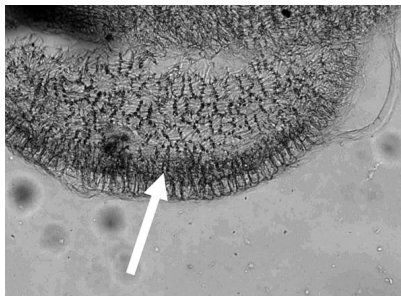
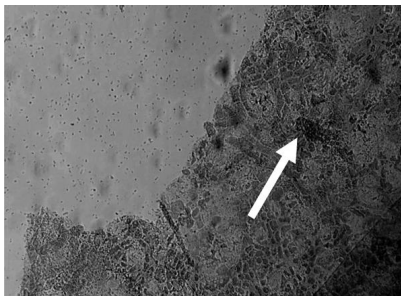


Злаки (Poaceae) (эпидермальные клетки длинные, вытянутой формы, иногда отличаются сильной извилистостью, боковые края волнистые (справа) или ровные; устьица расположены вровень с другими эпидермальными клетками и часто имеют гантелевидную форму, характерно наличие парных клеток (слева))

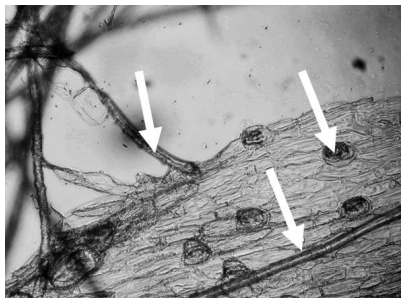
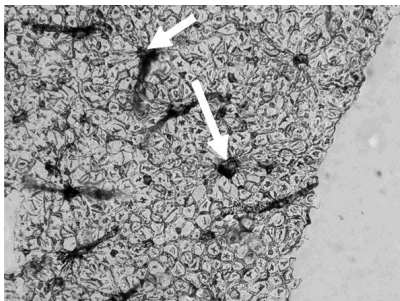




Осоковые (Сурегасеae) (эпидермальные клетки в основном квадратные или ромбовидные (слева) с ровными, реже волнистыми краями, клеточные стенки толстые, хорошо просматриваются участки механической ткани (справа))



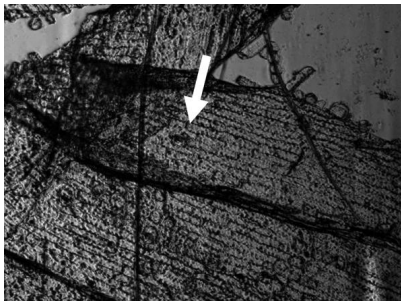
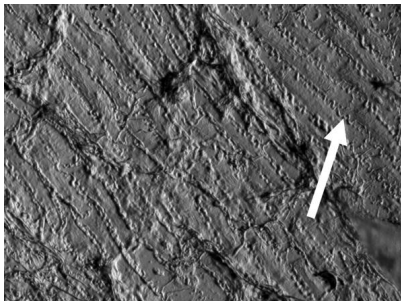
Ивы (Salicaceae) (характерны мелкие, часто бурые клетки (слева), клетки механической ткани жилки образуют многоярдную полиморфную структуру (справа))



Бобовые (Fabaceae) (в целом характерны округлые или ромбовидные клетки, устьица и трихомы крупные и хорошо заметны (справа и слева), клетки склеренхимы палочкообразные (справа))

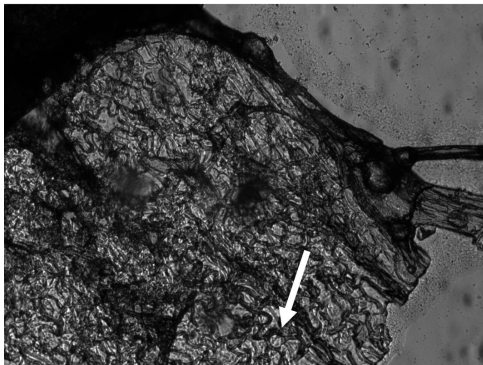


Водные растения (Ruppia spp., Potamogeton spp.) (для руппии (слева) характерны удлиненные клетки с ровными краями и толстыми, хорошо выраженными перегородками, устьица отсутствуют; эпидермальные клетки рдестов (справа) мелкие, квадратно-округлой формы, отличаются очень большой толщиной стенок)

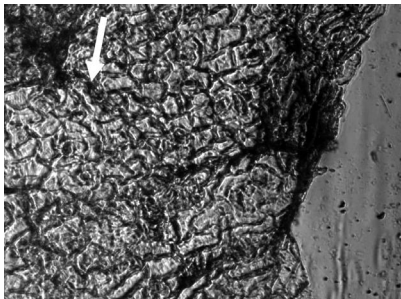


Ситниковые (*Juncaceae*) (формой эпидермальных клеток напоминают растения семейства осоковых, но у ситниковых края клеток обычно ребристые (справа) и устьица хорошо заметны (слева))

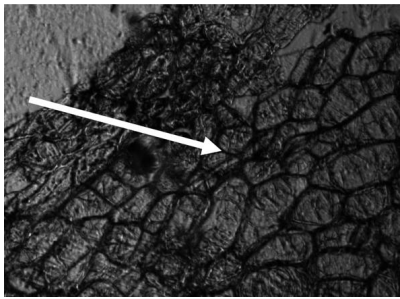
Разнотравье



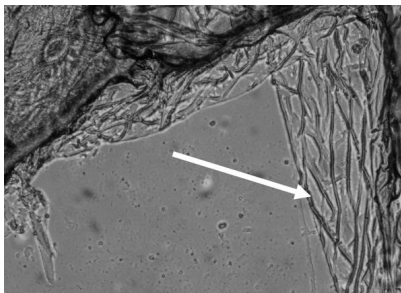
Гвоздичные (*Caryophyllaceae*) (на некоторых участках просматривается характерное соединение клеток: круглую клетку «обволакивает» более крупная, неправильной формы)



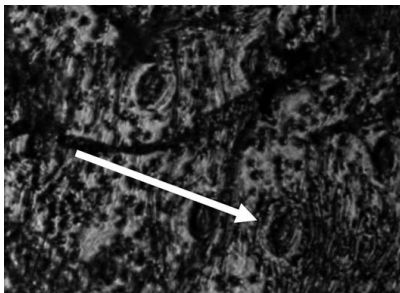
Крестоцветные (Brassicaceae) (характерны клетки неправильной формы, небольшие, округлой формы устьица хорошо заметны)



Гречишные (Polygonaceae) (характерны очень крупные клетки округлой или ромбовидной формы, клеточные стенки обычно очень толстые)

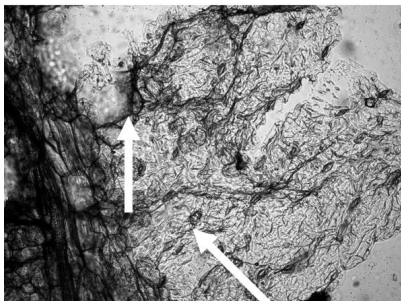


Маревые (Chenopodiaceae) (характерны крупные ромбовидные или треугольные клетки с толстыми стенками)

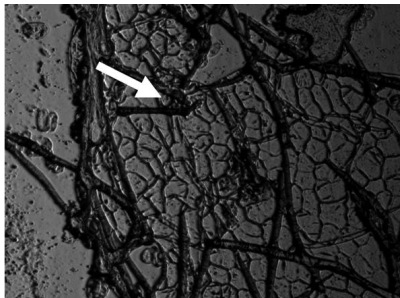


Подорожниковые (Plantaginaceae) (характерным признаком являются практически круглые, очень крупные устьица)

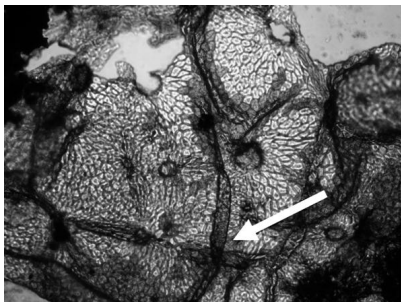
Розоцветные (Rosaceae) (характерны клетки неправильной формы и обилие трихом)



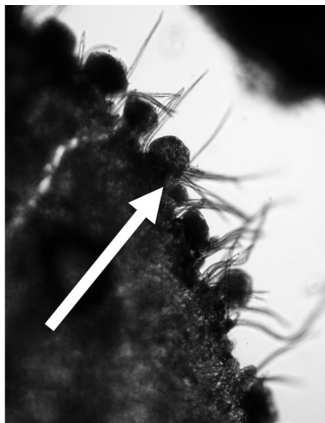
Artemisia



Potentilla



Dryas

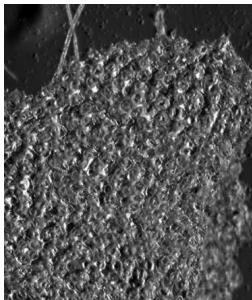


Rosa

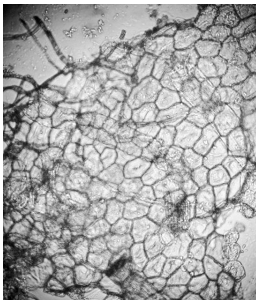
Полиморфность эпидермальных клеток в разных органах растения

При диагностировании растений из экскрементов фитофагов, которые потребляют значительное число семян, плодов или цветков важно учитывать то обстоятельство, что форма эпидермальных клеток может быть разной в разных частях растения. Например, характерные удлиненные клетки злаков в оболочках их семян могут отсутствовать, заменяясь на очень крупные клетки округлой формы. У осоковых характерная квадратная форма эпидермальных клеток листа и стебля в оболочках семян может изменяться на округлую, на круглую или продолговатую. Для эпидермальных клеток цветков характерна более нежная структура, стертость границ между клетками и изменение их формы. У цветков ивовых форма клеток в принципе сохраняется, но эпидермальные выросты и трихомы часто меняют форму и более обильны.

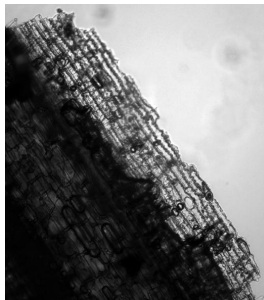
Типичная форма клеток некоторых генеративных органов растений из основных кормовых групп

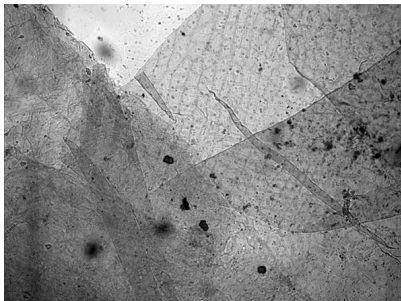


Осоковые (оболочка семян)

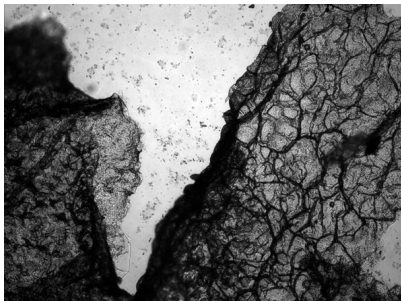


Злаковые (оболочка семян)

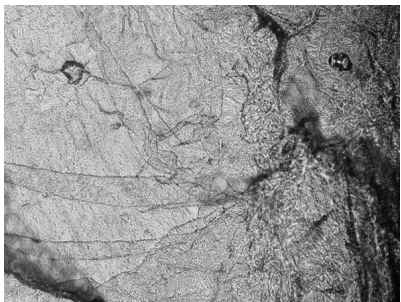




Разнотравье (цветки)



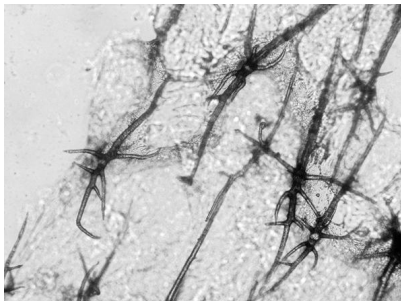
Ивовые (цветок)



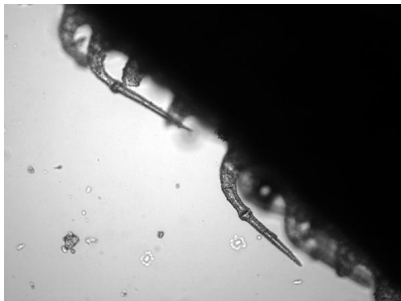
Бобовые (цветок)

Трихомы

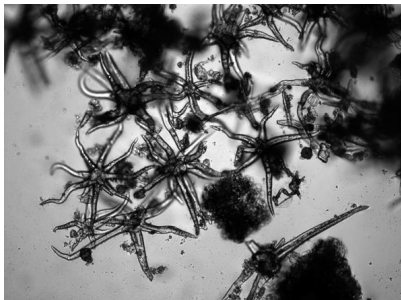
Форма трихом может быть хорошим диагностическим признаком для определения видов всех групп кормовых растений, особенно разнотравья.



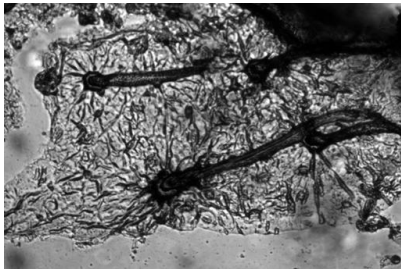
Heliotropium elongatum



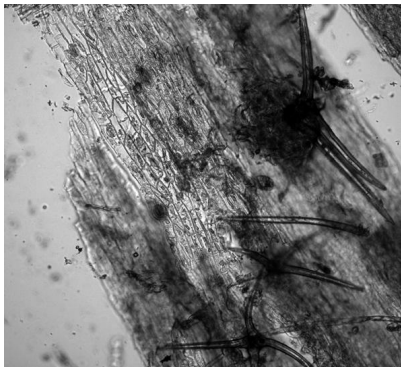
Heteropappus altaicus



Krascheninnikovia ceratoides



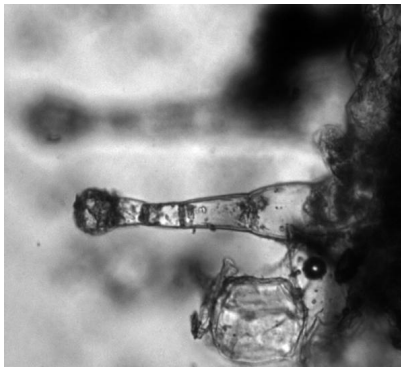
Lupinaster pentaphyllus



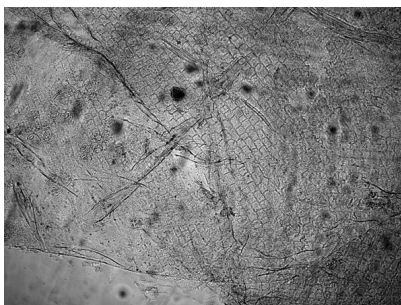
Malva pusilla



Myosotis asiatica



Stellaria dichotoma



Eriophorum russeolum

INDEX
ПЕРЕЧЕНЬ ИЗОБРАЖЕНИЙ ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ СТРУКТУР

Семейства расположены согласно общепринятой системе А. Энглера с поправками и дополнениями по С.Г. Dalla Torre et Harms (1907), роды и виды внутри них – для удобства – в алфавитном порядке. Названия таксонов даны в основном по сводке С.К. Черепанова (1995), некоторые – уточнены по базам данных Missouri Botanical Garden (<http://tropicos.org/>) и International Plant Names Index (<http://ipni.org/>).

**ОТДЕЛ RHODORHYSORPHYTA – КРАСНЫЕ
ВОДОРОСЛИ (БАГРЯНКИ)**

1. Корковые

ОТДЕЛ RHAEORPHYTA – БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ

2. *Fucus* sp.

ОТДЕЛ CHLOROPHYTA – ЗЕЛЁНЫЕ ВОДОРОСЛИ

3. Нитчатые
4. Спиральные

ОТДЕЛ LICHENOPHYTA – ЛИШАЙНИКИ

5. *Alectoria nigricans* (Ach.) Nyl.
6. *Thamnoia vermicularis* (Sw.) Ach.

ОТДЕЛ FUNGI (MYCETES) – ГРИБЫ

7. Мицелий Fungi

ОТДЕЛ BRYORPHYTA – МОХОВИДНЫЕ

8. *Bryum teres* Lindb.
9. *Hylocomium* sp.
10. *Sphagnum* sp.

**ОТДЕЛ EUISETOPHYTA – ХВОЩЕВИДНЫЕ
КЛАСС EUISETOPSIDA – ХВОЩЁВЫЕ
Семейство Equisetaceae – Хвощёвые**

11. *Equisetum arvense* L.
12. *Equisetum pratense* Ehrh.

**ОТДЕЛ GYMNOSPERMAE (PINOPHYTA) –
ГОЛОСЕМЕННЫЕ
КЛАСС GNETOPSIDA – ГНЕТОВЫЕ
Семейство Ephedraceae – Эфедровые
(Хвойниковые)**

13. *Ephedra dahurica* Turcz. (*E. sinica* auct.)

**ОТДЕЛ ANGIOSPERMAE (MAGNOLIOPHYTA) –
ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ (ЦВЕТКОВЫЕ)
КЛАСС MONOCOTYLEDONES (LILIOPSIDA) –
ОДНОДОЛЬНЫЕ
Семейство Potamogetonaceae – Рдестовые**

14. *Potamogeton crispus* L.
15. *Potamogeton pectinatus* L.

Семейство Ruppiaceae – Руппиевые

16. *Ruppia cirrhosa* (Petagna) Grande

Семейство Juncaginaceae – Ситниковидные

17. *Triglochin maritima* L.

**Семейство Poaceae (Gramineae) – Мятликовые
(Злаки)**

18. *Achnatherum sibiricum* (L.) Keng ex Tzvel. (*Stipa sibirica* (L.) Lam.)
19. *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski
20. *Agropyron cristatum* (L.) Beauv.
21. *Agropyron desertorum* (Fisch. ex Link) Schult.
22. *Agropyron fragile* (Roth) P. Candargy
23. *Agropyron pectinatum* (Bieb.) Beauv.

24. *Agrostis gigantea* Roth. (*Agrostis alba* auct. non L.)
 25. *Agrostis stolonifera* L.
 26. *Agrostis straminea* C. Hartm.
 27. *Alopecurus alpinus* Smith
 28. *Alopecurus arundinaceus* Poir.
 29. *Alopecurus pratensis* L.
 30. *Arctagrostis arundinacea* (Trin.) Beal
 31. *Arctagrostis latifolia* (R. Br.) Griseb.
 32. *Arctophila fulva* (Trin.) Anderss.
 33. *Avenella flexuosa* L.
 34. *Beckmannia syzigachne* (Steud.) Fern.
 35. *Bromopsis arctica* (Shear) Holub (*Bromus arcticus* Shear.)
 36. *Bromopsis pumpelliana* (Scribn.) Holub (*Bromus pumpellianus* Scribn.)
 37. *Bromus squarrosus* L.
 38. *Calamagrostis holmii* Lange
 39. *Calamagrostis kolymensis* Kom.
 40. *Calamagrostis purpurascens* R. Br.
 41. *Cleistogenes squarrosa* (Trin.) Keng
 42. *Deschampsia glauca* C. Hartm.
 43. *Deschampsia obensis* Roshev.
 44. *Dupontia fisheri* R. Br.
 45. *Elymus alascanus* (Scribn. et Merr.) A. Love (*Roegneria alascana* (Scribn. et Merr.) Jurtz. et Petrovsky)
 46. *Elymus vassiljevii* Czer. (*Roegneria villosa* V. Vassil.)
 47. *Elytrigia pontica* (Podp.) Holub.
 48. *Elytrigia repens* (L.) Nevski
 49. *Eragrostis minor* Host.
 50. *Eragrostis pilosa* (L.) Beauv.
 51. *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach.
 52. *Festuca auriculata* Drob.
 53. *Festuca baffinensis* Polun.
 54. *Festuca brachyphylla* Schult. et Schult. fil.
 55. *Festuca brevissima* Jurtz.
 56. *Festuca lenensis* Drob.
 57. *Festuca rubra* L.
 58. *Festuca sulcata* Hack.
 59. *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin
 60. *Festuca viviparoides* Krajina et Pavlick.
 61. *Hierochloë parviflora* C. Presl
 62. *Hierochloë pauciflora* R. Br.
 63. *Hordeum brevisubulatum* (Trin.) Link
 64. *Koeleria macrantha* (Ledeb.) Schult.
 65. *Leymus chinensis* (Trin.) Tzvel. (*Elymus chinensis* (Trin.) Keng)
 66. *Leymus interior* (Hult.) Tzvel.
 67. *Phippsia algida* (Soland.) R. Br.
 68. *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud.
 69. *Pleuropogon sabinii* R. Br.
 70. *Poa alpigena* (Blytt) Lindm.
 71. *Poa arctica* R. Br.
 72. *Poa argunensis* Roshev.
 73. *Poa bulbosa* L.
 74. *Poa glauca* Vahl
 75. *Poa malacantha* Kom.
 76. *Poa paucispicula* Scribn. et Merr.
 77. *Poa pratensis* L.
 78. *Poa pseudoabreviata* Roshev.
 79. *Poa vrangetica* Tzvel.
 80. *Puccinellia angustata* (R. Br.) Rand et Redf.
 81. *Puccinellia colpodoides* Tzvel.
 82. *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh.
 83. *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr.
 84. *Puccinellia tenella* (Lange) Holmb.
 85. *Stipa capillata* L.
 86. *Stipa grandis* P. Smirn.
 87. *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr.
 88. *Trisetum sibiricum* (Rupr.)
 89. *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt.
- Семейство Cyperaceae – Осоковые**
90. *Carex aquatilis* Wahlenb.
 91. *Carex aquatilis* Wahlenb. ssp. *stans* (Drej.) Hult
 92. *Carex atrofusca* Schkuhr
 93. *Carex bigelowii* Torr. ex Schwein.
 94. *Carex cespitosa* L. (*C. caespitosa* auct.)
 95. *Carex cryptocarpa* C.A. Mey.
 96. *Carex duriuscula* C.A. Mey.
 97. *Carex ensifolia* Turcz. ex V. Krecz.
 98. *Carex hepburnii* Boott.
 99. *Carex korshinskyi* Kom.
 100. *Carex lugens* H.T. Holm
 101. *Carex marina* Dew.
 102. *Carex misandra* R. Br.

103. *Carex nigra* L.
 104. *Carex obtusata* Liljebl.
 105. *Carex paupercula* Michx. (*C. irrigua* (Wahlenb.) Smith ex Hoppe)
 106. *Carex podocarpa* R. Br.
 107. *Carex ramenskii* Kom.
 108. *Carex rariflora* (Wahlenb.) Smith
 109. *Carex rotundata* Wahlenb.
 110. *Carex scirpoidea* Michx.
 111. *Carex subspathacea* Wormsk. ex Hornem.
 112. *Carex ursine* Dew.
 113. *Eleocharis acicularis* (L.) Roem. et Schult.
 114. *Eleocharis uniglumis* (Link) Schult.
 115. *Eriophorum angustifolium* Honck., syn. *E. polystachion* L.
 116. *Eriophorum callitrix* Cham. ex C.A. Mey.
 117. *Eriophorum polystachion* L.
 118. *Eriophorum russeolum* Fries
 119. *Eriophorum scheuchzeri* Hoppe
 120. *Eriophorum vaginatum* L.
 121. *Kobresia myosuroides* (Vill.) Fiori
 122. *Kobresia sibirica* (Turcz. ex Ledeb.) Boeck.

Семейство Juncaceae – Ситниковые

123. *Juncus balticus* Willd.
 124. *Juncus biglumis* L.
 125. *Juncus castaneus* Smith.
 126. *Juncus filiformis* L.
 127. *Juncus gerardii* Loisel.
 128. *Juncus trifidus* L.
 129. *Luzula confusa* Lindeberg
 130. *Luzula nivalis* (Laest.) Spreng. (*L. arctica* auct.)
 131. *Luzula parviflora* (Ehrh.) Desv.
 132. *Luzula tundricola* Gorodk. ex V. Vassil.
 133. *Luzula wahlenbergii* Rupr.

Семейство Liliaceae - Лилейные

134. *Hemerocallis minor* Mill.
 135. *Lilium dahuricum* Hort. ex Reuthe
 136. *Lilium pumilum* Delile

Семейство Alliaceae – Луковые

137. *Allium anisopodium* Ledeb.
 138. *Allium schoenoprasum* L.
 139. *Allium senescens* L.
 140. *Allium tenuissimum* L.

Семейство Asparagaceae – Спаржевые

141. *Anemarrhena asphodiloides* Bunge
 142. *Asparagus davuricus* Fisch. ex Link

Семейство Iridaceae – Касатиковые

143. *Iris dichotoma* Pall.
 144. *Iris tenuifolia* Pall.

Семейство Orchidaceae – Орхидные

145. *Orchis salina* Fronius

КЛАСС DICOTYLEDONES (MAGNOLIOPSIDA) – ДВУДОЛЬНЫЕ

Семейство Salicaceae – Ивовые

146. *Salix glauca* L.
 147. *Salix phlebophylla* Anderss.
 148. *Salix polaris* Wahlenb.
 149. *Salix pulchra* Cham.
 150. *Salix reptans* Rupr.

Семейство Cannabaceae – Коноплевые

151. *Cannabis sativa* L.

Семейство Polygonaceae – Гречиховые

152. *Aconogonon divaricatum* (L.) Nakai ex Mori (*Polygonum divaricatum* L.)
 153. *Bistorta vivipara* (L.) S.F. Gray (*Polygonum viviparum* L.)
 154. *Calligonum aphyllum* (Pall.) Guerke
 155. *Persicaria lapathifolia* (L.) S.F. Gray

156. *Polygonum alopecuroides* Turcz. ex Meissn.
 157. *Polygonum arenastrum* Boreau
 158. *Polygonum aviculare* L.
 159. *Polygonum neglectum* Bess.
 160. *Polygonum novoascanicum* Klok.
 161. *Polygonum patulum* Bieb. x *P. arenarium* Waldst. et Kit.
 162. *Rheum compactum* L. s.l.
 163. *Rumex acetosa* L.
 164. *Rumex arcticus* Trautv.
 165. *Rumex stenophyllus* Ledeb.
 166. *Rumex thyrsoflorus* Fingerh.

Семейство Chenopodiaceae – Маревые

167. *Agriophyllum squarrosum* (L.) Moq.
 168. *Atriplex micrantha* C.A. Mey.
 169. *Atriplex nudicaulis* Bogusl.
 170. *Atriplex tatarica* L.
 171. *Bassia hyssopifolia* (Pall.) O. Kuntze
 172. *Ceratocarpus arenarius* L.
 173. *Chenopodium acuminatum* Willd.
 174. *Chenopodium album* L.
 175. *Corispermum hyssopifolium* L.
 176. *Kochia prostrata* (L.) Schrad.
 177. *Kochia scoparia* (L.) Schrad.
 178. *Krascheninnikovia ceratoides* (L.) Gueldenst.
 179. *Salicornia europaea* L. (*S. herbacea* (L.) L.)
 180. *Salsola collina* Pall.
 181. *Salsola tragus* L. s.l.
 182. *Suaeda altissima* (L.) Pall.
 183. *Teloxys aristata* (L.) Moq. (*Chenopodium aristatum* L.)

Семейство Amaranthaceae – Амарантовые (Щирциевые)

184. *Amaranthus albus* L.

Семейство Portulacaceae – Портулаковые

185. *Claytonia arctica* Adams.

Семейство Caryophyllaceae – Гвоздичные

186. *Arenaria procera* ssp. *glabra* (F.N. Williams) Holub.
 187. *Cerastium regelii* Ostenf.
 188. *Coccyganthe flos-cuculi* (L.) Fourr. (*Coronaria flos-cuculi* (L.) R. Br.)
 189. *Dianthus versicolor* Fisch ex Link.
 190. *Gastrolychnis involucrata* (Cham. et Schlecht.) A. et D. Love (*G. affinis* (J. Vahl ex Fries) Tolm. et Kozhanczikov)
 191. *Gastrolychnis angustiflora* Rupr.
 192. *Gypsophila davurica* Turcz. ex Fenzl
 193. *Silene jensiseensis* Whild.
 194. *Silene repens* Patrín.
 195. *Stellaria ciliatosepala* Trautv.
 196. *Stellaria dichotoma* L.
 197. *Stellaria humifusa* Rottb.
 198. *Stellaria peduncularis* Bunge

Семейство Ceratophyllaceae – Роголистниковые

199. *Ceratophyllum demersum* L.

Семейство Ranunculaceae – Лютиковые

200. *Anemone dichotoma* L.
 201. *Caltha arctica* R. Br.
 202. *Clematis hexopetala* Pall.
 203. *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene
 204. *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bunge
 205. *Pulsatilla multifida* (G. Pritz.) Juz.
 206. *Ranunculus nivalis* L.
 207. *Ranunculus pallasii* Schlecht.
 208. *Ranunculus sulphureus* C.J. Phipps
 209. *Ranunculus tumeri* Green
 210. *Thalictrum alpinum* L.
 211. *Thalictrum petaloideum* L.
 212. *Thalictrum squarrosum* Steph.

Семейство Papaveraceae – Маковые

213. *Chiazospermum erectum* L.
 214. *Fumaria sheichzeri* L.

215. *Papaver gorodkovii* Tolm. et Petrovsky
216. *Papaver pulvinatum* Tolm.

**Семейство Brassicaceae (Cruciferae) – Капустные
(Крестоцветные)**

217. *Alyssum desertorum* Stapf.
218. *Cardamine bellidifolia* L.
219. *Cardamine pratensis* L.
220. *Cochlearia groenlandica* L.
221. *Draba subcapitata* Simm.
222. *Descurainia sophia* (L.) Webb ex Prantl.
223. *Dontostemon integrifolius* (L.) C.A. Mey.
224. *Erysimum pallasii* (Pursh) Fern.
225. *Eutrema edwardsii* R. Br.
226. *Parrya nudicaulis* (L.) Regel (*Achoriphragma nudicaule* (L.) Sojak)
227. *Ptilotrichum elongatum* (DC.) C.A. Mey.

Семейство Crassulaceae – Толстянковые

228. *Orostachys fimbriata* (Turcz.) A. Berger

Семейство Saxifragaceae – Камнеломковые

229. *Saxifraga caespitosa* L.
230. *Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit.
231. *Saxifraga monticola* (Small) Fedde
232. *Saxifraga nelsoniana* D. Don.
233. *Saxifraga oppositifolia* L.
234. *Saxifraga serpyllifolia* Pursh.

Семейство Rosaceae – Розоцветные

235. *Amygdalus nana* L.
236. *Comarum palustre* L.
237. *Crataegus microphylla* K. Koch
238. *Dryas incisa* Juz.
239. *Dryas punctata* Juz.
240. *Dryas chamissonis* Spreng. ex Jurtz.
241. *Potentilla acaulis* L.
242. *Potentilla anachoretica* Sojak
243. *Potentilla nivea* L. (*Potentilla arenosa* (Turcz.) Juz.)

244. *Potentilla biflora* Willd. ex Schlecht.
245. *Potentilla crebridens* Juz. (*Potentilla matsukana* Makino subsp. *crebridens* (Juz.) Sojak)
246. *Potentilla egedii* Wormsk.
247. *Potentilla elegans* Cham. et Schlecht.
248. *Potentilla hyparctica* Malte
249. *Potentilla prostrata* Rottb. (*Potentilla mischkinii* Juz.)
250. *Potentilla pulchella* R. Br.
251. *Potentilla pulviniformis* A. Khokhr.
252. *Potentilla recta* L.
253. *Potentilla stipularis* L.
254. *Potentilla tanacetifolia* Willd. et Schlecht.
255. *Potentilla tikhomirovii* Jurtz.
256. *Potentilla uniflora* Ledeb.
257. *Potentilla subvahliana* Jurtz. (*P. vahliana* auct.)
258. *Potentilla wrangelii* Petrovsky
259. *Rosa davurica* Pall.
260. *Sanguisorba officinalis* L.
261. *Sibbaldianthe adpressa* (Bunge) Juz.
262. *Spiraea salicifolia* L.

**Семейство Fabaceae (Leguminosae) – Бобовые
(Мотыльковые)**

263. *Astragalus adsurgens* Pall.
264. *Astragalus mongholicus* Bunge
265. *Astragalus pallescens* M. Bieb.
266. *Astragalus subpolaris* Boriss. & Schischk.
267. *Astragalus tenuis* Turcz.
268. *Astragalus tugarinovii* Basil.
269. *Astragalus unbellatus* Bunge
270. *Caragana arborescens* Lam.
271. *Caragana microphylla* Lam.
272. *Caragana stenophylla* Pojark.
273. *Hedysarum hedysaroides* ssp. *arcticum* (B. Fedtsch.) P.W. Ball
274. *Hedysarum dasycarpum* Turcz.
275. *Lespedeza juncea* (L. fil.) Pers. (*Lespedeza hedysaroides* (Pall.) Kitag.)
276. *Lupinaster pentaphyllus* Moench (*Trifolium lupinaster* L.)
277. *Medicago romanica* Prod.
278. *Medicago ruthenica* (L.) Ledeb.

279. *Oxytropis czukotica* Jurtz.
280. *Oxytropis glacialis* (Fisch.)
281. *Oxytropis maydelliana* Trautv.
282. *Oxytropis mertensiana* Turcz.
283. *Oxytropis middendorffii* Trautv.
284. *Oxytropis sordida* (Willd.) Pers.
285. *Oxytropis uschakovii* Jurtz.
286. *Oxytropis wrangelii* Jurtz.
287. *Robinia pseudoacacia* L.
288. *Thermopsis lanceolata* R. Br.
289. *Trifolium arvense* L.
290. *Vicia sativa* L.
291. *Vicia villosa* Roth. B. Muse-Vikke

Семейство Geraniaceae – Гераниевые

292. *Geranium davuricum* DC.

Семейство Linaceae – Льновые

293. *Linium sibiricum* DC.

Семейство Peganaceae – Гармаловые

294. *Peganum harmala* L.

Семейство Zygophyllaceae – Парнолистниковые

295. *Zygophyllum fabago* L.

Семейство Nitrariaceae – Селитрянковые

296. *Nitraria schoberi* L.

Семейство Rutaceae – Рутовые

297. *Haplophyllum davuricum* (L.) G. Don fil.

Семейство Polygalaceae – Истодовые

298. *Polygala sibirica* L.

Семейство Euphorbiaceae – Молочайные

299. *Euphorbia discolor* Ledeb.

**Семейство Malvaceae – Мальвовые
(Просвирниковые)**

300. *Malva pusilla* Smith

**Семейство Tamaricaceae – Тамариковые
(Гребенщиковые)**

301. *Tamarix ramosissima* Ledeb.

Семейство Thymelaeaceae – Волчниковые

302. *Stellera chamaejasme* L.

Семейство Hippuridaceae – Хвостниковые

303. *Hippuris tetraphylla* L.

**Семейство Apiaceae (Umbelliferae) –
Сельдерейные (Зонтичные)**

304. *Bupleurum scorzoniferifolium* Willd.
305. *Saposhnikovia divaricata* (Turcz.) Schischk.

Семейство Pyrolaceae – Грушанковые

306. *Pyrola rotundifolia* L.

Семейство Primulaceae – Первоцветные

307. *Androsace elongata* L.
308. *Primula borealis* Duby
309. *Primula tschuktschorum* Kjellm.

Семейство Limoniaceae – Кермековые

310. *Goniolimon tataricum* (L.) Boiss
311. *Limonium bicolor* Kuntze

Семейство Gentianaceae – Горечавковые

312. *Gentiana decumbens* L. fil.
313. *Gentiana dahurica* Fisch.

Семейство Convolvulaceae – Вьюнковые

314. *Convolvulus arvensis* L.

Семейство Polemoniaceae – Синюховые

315. *Polemonium acutiflorum* Willd. ex Roem. et Schult.
316. *Polemonium racemosum* (Regel) Kitam.

Семейство Boraginaceae – Бурачниковые

317. *Eritrichium sericeum* (Lehm.) A. DC.
318. *Heliotropium elongatum* (Lehm.) I.M. Johnston.
319. *Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray
320. *Myosotis asiatica* (Vestergren) Schischk. et Serg.

**Семейство Lamiales (Labiatae) – Яснотковые
(Губоцветные)**

321. *Halerpestes salsuginosa* (Pall. ex Georgi) Greene
322. *Nepeta sibirica* L.
323. *Phlomis tuberosa* L.
324. *Scutellaria scordiifolia* Fischer ex Schrank.
325. *Schizonepeta multifida* (L.) Briq.

Семейство Scrophulariaceae – Норичниковые

326. *Bartsia alpina* L.
327. *Cymbaria dahurica* L.
328. *Lagotis minor* (Willd.) Standl.
329. *Pedicularis albolabiata* (Hult.) Ju. Kozhevnik.
330. *Pedicularis amoena* Adams ex Stev.
331. *Pedicularis capitata* Adams
332. *Pedicularis hirsuta* L.
333. *Pedicularis langsdorffii* Fisch. ex Stev.
334. *Pedicularis sudetica* Willd.
335. *Pedicularis verticillata* L.
336. *Pedicularis villosa* Ledeb. ex Spreng.

337. *Veronica arvensis* L.
338. *Veronica decumbens* J.B. Armstr.
339. *Veronica incana* L.

Семейство Orobanchaceae – Заразиховые
340. *Orobanche amoena* C.A. Mey. in Ledeb.

Семейство Plantaginaceae – Подорожниковые

341. *Plantago schrenkii* C. Koch

Семейство Rubiaceae – Мареновые

342. *Galium aparine* L.
343. *Galium boreale* L.
344. *Galium humifusum* Bieb.
345. *Galium ruthenicum* Willd.
346. *Galium verum* L.

Семейство Valerianaceae – Валериановые

347. *Valeriana capitata* Pall. ex Link

Семейство Campanulaceae – Колокольчиковые

348. *Campanula glomerata* L.
349. *Campanula uniflora* L.

**Семейство Asteraceae (Compositae)
– Сложноцветные**

350. *Antennaria friesiana* (Trautv.) E. Ekman
351. *Arnica frigida* C.A. Mey. ex Iljin
352. *Arnica iljinii* (Maguire) Iljin
353. *Artemisia arctica* Less.
354. *Artemisia austriaca* Jack.
355. *Artemisia borealis* Pall. subsp. *richardsoniana* (Bess.)
Korobkov (*Artemisia richardsoniana* Bess.)
356. *Artemisia commutata* Bess.
357. *Artemisia dracunculoides* L.
358. *Artemisia frigida* Willd.
359. *Artemisia glomerata* Ledeb.
360. *Artemisia santolinifolia* Turcz. ex Bess.

361. *Artemisia tilesii* Ledeb.
362. *Crinitaria villosa* (L.) Grossh.
363. *Erigeron compositus* Pursh
364. *Erigeron komarovii* Botsch.
365. *Filifolium sibiricum* (L.) Kitam.
366. *Galatella villosa* (L.) Reichenb. Fil.
367. *Heteropappus altaicus* (Willd.) Novopokr.
368. *Heteropappus hispidus* (Thunb.) Less.
369. *Lactuca tatarica* (L.) C.A. Mey.
370. *Leontopodium leontopodioides* (Willd.) Beauverd.
371. *Petasites frigidus* (L.) Fr.
372. *Saussurea salicifolia* DC.
373. *Saussurea tilesii* (Ledeb.) Ledeb.
374. *Scorzonera radiata* Fisch. ex Ledeb.
375. *Serratula centauroides* L.
376. *Sonchus humilis* Orlova
377. *Taraxacum officinale* Wigg. s.l.
378. *Tephroseris atropurpurea* (Ledeb.) Holub (*Senecio atropurpureus* (Ledeb.) B. Fedtsch.)
379. *Tephroseris frigida* (Richards.) Holub (*Senecio frigidus* (Richards.) Less.)
380. *Tephroseris integrifolia* (L.) Holub (*Senecio integrifolius* (L.) Clairv.)
381. *Tephroseris palustris* (L.) Reichenb. (*Senecio congestus* (R. Br.) DC.)
382. *Tripolium vulgare* Nees (*Aster tripolium* L.)
383. *Xanthium sibiricum* Patr. ex Widd.
-

Программа Президиума РАН «Биологическое разнообразие»

С.Б. Розенфельд

АТЛАС

МИКРОФОТОГРАФИЙ КУТИКУЛЯРНОЙ СТРУКТУРЫ ЭПИДЕРМИСА КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ ПОЗВОНОЧНЫХ ФИТОФАГОВ ТУНДРОВОЙ И СТЕПНОЙ ЗОН ЕВРАЗИИ

*Утверждено к печати Ученым советом
Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН*