

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

DOI: 10.15372/RMAR20240402

МАКРО- И МИКРОМОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ
НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *GERANIUM* (GERANIACEAE)

В.И. Трошкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, Россия; wtroshkina@yandex.ru

В статье представлены результаты макро- и микроморфологического исследования плодов 41 таксона (40 видов и двух разновидностей) рода *Geranium* L. из трех подродов и 12 секций. Исследованы форма, размеры, поверхность перикарпия, особенности строения клеток экзокарпия. Для видов *G. laetum* Ledeb., *G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. asiaticum* Serg., *G. albiflorum* Ledeb., *G. malyshevii* Troshkina, *G. affine* Ledeb., *G. sergievskajae* (Peschkova) Troshkina, *G. transbaicalicum* Serg., *G. turczaninovii* (Serg.) Troshkina, *G. popovii* (Tzvelev) Tzvelev признаки строения плода изучены с помощью СЭМ впервые. Вид *G. rotundifolium* пред-варительно исключен из секции *Batrachioides* и, соответственно, подрода *Robertium* и перенесен в секцию *Geranium* подрода *Geranium*. Показано, что морфологию плода и механизм его вскрывания можно использовать для разделения таксонов на уровне рода и подрода; форму мерикарпия, особенности скульптуры поверхности перикарпия – на уровне секции, подсекции и вида.

Ключевые слова: *Geraniaceae*, *Geranium*, мерикарпий, плод, сканирующий электронный микроскоп, скульптура поверхности перикарпия.

Для цитирования: Трошкина В.И. 2024. Макро- и микроморфология плодов некоторых видов рода *Geranium* (Geraniaceae). *Растительный мир Азиатской России*. 17(4):281–299. DOI: 10.15372/RMAR20240402

ВВЕДЕНИЕ

Род *Geranium* Tourn. ex L. (Geraniaceae Juss.), согласно последним данным, насчитывает порядка 320–340 видов, распространенных, главным образом, в умеренных и субтропических широтах обоих полушарий в лесных, луговых, степных сообществах, а также в горных районах тропиков. Некоторые из них произрастают на нарушенных местообитаниях и сорничают (Бобров, 1949; Пешкова, 1996; Цыренова, 2007; Трошкина, 2019; Aedo, 2023). В основе деления рода на подроды лежат морфология и механизм вскрывания плода. Плоды гераней изучались и продолжают изучаться, в том числе, с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) (Hedlund, 1902; Knuth, 1912; Каден, 1964а; Tokarski, 1972; Yeо, 1984; Цвелев, 1996; Keshavarzi, Esfandani-Bozchaloyi, 2018). Плод гераниевых представляет собой синкарпную дробную пятигнездную коробочку, распадающуюся на пять односемянных мерикарпиев. Семязачатков 10, по два в каждом мерикарпии, из которых в полноценные семена развивается только пять. Мерикарпий, как правило, несет на верхушке придаток, представляющий собой полоску наружных тканей, отрывающуюся от спинки сросшихся между собой стилодиев. У большинства видов семя удерживается в мерикарпии при помощи пучка щетинок у

основания, развивающихся из мозолистого бугорка (рис. 1). Однако у некоторых видов бугорки и щетинки отсутствуют. Н.Н. Каден и В.П. Лановая (1963), проводя детальные исследования по изучению строения и способа вскрывания плода гераней, определили, что плод герани отличается от других плодов и заслуживает выделения в особый карпологический тип – стеригма. (Каден, Лановая, 1963; Каден, 1964а, б; Артюшенко, Федоров, 1986).

Для многих видов рода *Geranium* характерно активное саморазбрасывание мерикарпиев или семян на расстояние до двух с половиной метров от материнского растения – автомеханохория (Левина, 1957). В том случае, когда диаспоры не разбрасываются, их распространение происходит либо благодаря раскачиванию стебля (баллистически), либо при помощи животных (эпизоохория) (Мордак, 1981; Долматова, 1992). Таким образом, единицами распространения (диаспорами) могут быть и мерикарпии, и семена.

Вскрывание плода происходит по-разному. На основе этого Р.Ф. Yeо (1984) и Н.Н. Цвелев (1996) разделили род на подроды. Р.Ф. Yeо выделил три подрода. У видов подрода *Geranium* мерикарпии снабжены длинными остями, которые при созревании отрываются от колонки плода, загибаются кверху в виде дуги и остаются висеть в верхней

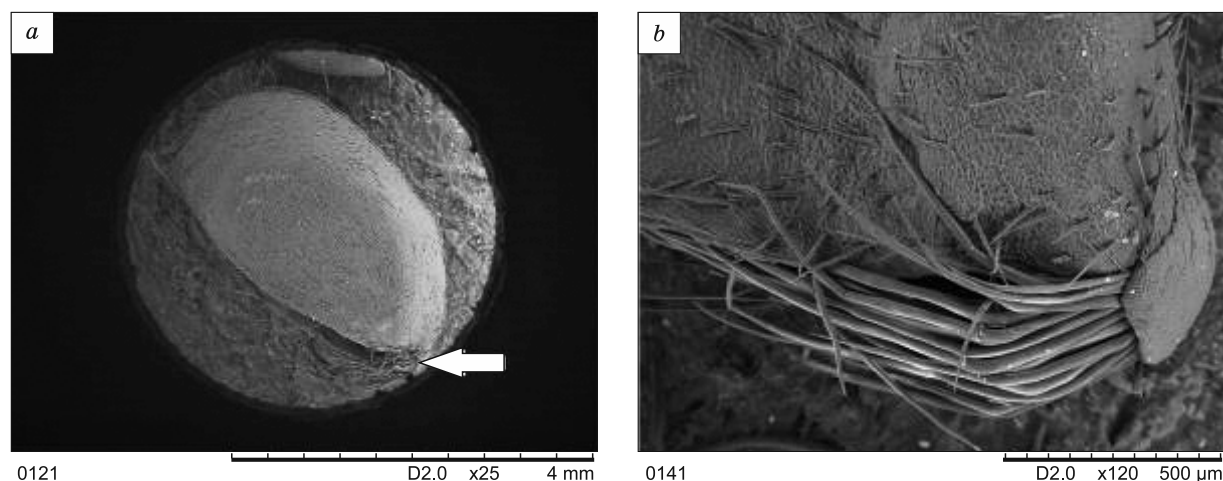


Рис. 1. Щетинки и мозолистый бугорок мерикарпия у видов рода *Geranium*.

Fig. 1. Setae and callosal tubercle of mericarp in species of the genus *Geranium*.

части колонки, напоминая канделябры. Одновременно с отрыванием мерикарпиев из них выбрасываются семена – тип SE (“seed-ejection”).

У видов подрода *Robertium* мерикарпии также полностью опадают с колонки плода с заключенными в них семенами. Однако в отличие от предыдущего подрода, ости мерикарпиев отламываются и теряются – тип CP (“carpel-projection”).

У видов подрода *Erodioideae* при растрескивании зрелого плода створки его с закрученной спиралевидной остью и с семенами внутри полностью отделяются от колонки плода и разбрасываются – тип ET (“erodium-type”).

Согласно описанию Н.Н. Цвелева (1996), у подрода *Geranium* при вскрывании плодов мерикарпии остаются соединенными со створками, а створки – с верхней частью носика; семена выбрасываются из мерикарпиев. У подрода *Erodioideae* при вскрывании плодов мерикарпии остаются прочно соединенными со створками, но створки отделяются от носика и семена выбрасываются вместе с мерикарпием и створкой. У подрода *Robertium* при вскрывании плодов мерикарпии вместе с семенами отделяются от створок, которые остаются в соединении с верхней частью носика; семена выбрасываются вместе с мерикарпиями. У четвертого, выделенного Цвелевым на основе секции *Unguiculata* (Boiss.) Koch ex Reiche подрода *Pelargoniasrum*, тип вскрывания плода такой же, как у подрода *Robertium*, отличия заключаются в количестве цветоножек, форме тычиночных нитей и жизненной форме (Цвелев, 1996).

Немного ранее М. Токарский (Tokarski, 1972), изучив плоды и семена 42 видов европейских и кавказских гераней, пришел к тому же выводу, что и Р.Ф. Yeо.

З.Т. Артюшенко и Ал.А. Федоров в своей работе (1986) классифицировали плод гераней не только в зависимости от способа отделения створок, но и по другим признакам: форме, расположению щетинок, характеру поверхности, опушению перикарпия, наличию/отсутствию придатка, его строению.

А.П. Долматова (1992) впервые изучила с помощью СЭМ мерикарпии 9 однолетних видов гераней Кавказа. Автор описала поверхность створок мерикарпия следующим образом: “гладкая или морщинистая, опушена вся или только ее часть, по щели вскрывания присутствуют волоски или иные выросты” (Долматова, 1992:32). Согласно проведенным исследованиям, автор пришла к выводу о положении изученных видов в системе рода: subgen. *Geranium* sect. *Geranium*: *G. columbinum* L., *G. dissectum* L., *G. rotundifolium* L.; sect. *Tuberosa* Koch, subsect. *Mediterranea* Knuth: *G. bohemicum* L.; subgen. *Robertium* (Picard) Roy et Fouc. sect. *Ruberta* Dumort.: *G. robertianum* L. *G. lucidum* L.; sect. *Batrachioidea*: *G. divaricatum* Ehrh., *G. molle* L., *G. pusillum* Burm. f.

Р.Ф. Yeо (1992) при ревизии рода *Geranium* в юго-западном Китае привел описание 42 видов, указывая при характеристике мерикарпия его размеры, характер опушения, цвет. С. Aedo et al. (1998) при таксономической ревизии описывали мерикарпии некоторых видов секций *Divaricata* Rouy (*G. divaricatum* Ehrh. и *G. albanum* M. Bieb.) и *Batrachioidea* Koch (*G. pyrenaicum* Burm. f., *G. molle* L. и *G. aequale* (Bab.) Aedo). Поверхность мерикарпиев ровная у всех видов секции *Batrachioidea*, за исключением *G. molle*, у которой мерикарпии поперечно-морщинистые, как и у двух видов секции *Divaricata*. У видов обеих секций мерикарпии

обычно покрыты короткими волосками, но у *G. pyrenaicum* наблюдаются два состояния: subsp. *pyrenaicum* имеет волосистые мерикарпии, а subsp. *lusitanicum* имеет голые мерикарпии. Поверхность мерикарпиев также практически голая у *G. molle* и *G. aequale*, с лишь несколькими ресничками по краям. Также авторы описывают строение мезокарпия. С. Aedo (2000, 2001), при изучении видов *Geranium* Северной Америки, описал мерикарпии 11 однолетних (*G. pusillum* Burm. f., *G. lucidum* L., *G. molle*, *G. robertianum*, *G. dissectum* L., *G. aequale*, *G. columbinum* L., *G. bicknellii* Britton, *G. rotundifolium* L., *G. carolinianum* L., *G. texanum* (Trel.) A. Heller) и 19 многолетних (*G. sanguineum* L., *G. potentilloides* L'Her. ex DC., *G. sibiricum* L., *G. pyrenaicum* subsp. *pyrenaicum*, *G. palmatum* Cav., *G. × magnificum* Hylander, *G. thunbergii* Siebold ex Lindl. et Paxton, *G. retrosum* L'Her. ex DC., *G. solanderi* Carolin, *G. erianthum* DC., *G. maculatum* L., *G. sylvaticum* L., *G. pratense* L., *G. oreganum* Howell, *G. lentum* Wooton et Standl., *G. wizlizenii* S. Watson, *G. richardsonii* Fisch. et Trautv., *G. viscosissimum* Fisch. et C.A. Mey., *G. caespitosum* E. James, *G. californicum* G.N. Jones & F.L. Jones) видов. Автор описывает размеры мерикарпиев, характер опушения, наличие/отсутствие мозолистого бугорка. Позднее С. Aedo (2017) выделил в роде *Geranium* четвертый подрод – *Tuberosa* (Boiss.) Aedo из подрода *Geranium*. Главным отличием этого подрода от подрода *Geranium* Aedo назвал тип вскрывания плода – “*Geranium bohemicum*-type” (GB-type) при созревании плода ость мерикарпия отделяется от колонки, и семя выбрасывается самостоятельно. У мерикарпиев отсутствует каллус у основания или другой механизм, препятствующий выпадению семени до момента созревания. Семя не выпадает за счет скручивания створок мерикарпия, расположенного в наклонной плоскости по отношению к главной оси плода. Другими характеристиками этого типа плодов являются большая уплощенная область на вершине мерикарпия и спиральное расположение краев на лицевой стороне плода. В этот подрод вошли секция *Tuberosa* (Boiss.) Koch ex Reiche с видами *G. kotschyi* Boiss., *G. libanoticum* A. Schenk, *G. linearilobum* DC., *G. macrostylum* Boiss., *G. malviflorum* Boiss. et Reut., *G. tuberaria* Jacquem. ex Cambess., *G. tuberosum* L., и секция *Lanuginosa* Rouy in Rouy et Fous. с видами *G. bohemicum* L., *G. gracile* Ledeb., *G. gymnocaulon* DC., *G. ibericum* Cav., *G. kurdicum* Bornm., *G. lanuginosum* Lam., *G. libani* P.H. Davis, *G. peloponnesiacum* Boiss. *G. platypetalum* Fisch. et C.A. Mey.

При написании монографии по роду *Geranium* С. Aedo (2023) разделил секцию *Geranium* на группы. Он отметил, что, возможно, группы заслужи-

вают выделения в отдельные секции, но в них есть противоречивые признаки, что ведет к “неудовлетворительной классификации”. Поэтому, по его мнению, на данном этапе необходимо объединить схожие виды в группы, чтобы создать основу для продвижения к естественной классификации. Мы придерживаемся этой концепции для трех видов с территории Южной и Северной Америки, поскольку таксономия видов этих регионов нами не изучалась. Названия видов *G. alpestre* и *G. rivulare* некоторые исследователи считают синонимами, однако наше сравнительное изучение морфологических признаков показало, что это самостоятельные виды.

С.-Н. Chen и С.-М. Wang (2007) исследовали виды *G. pusillum* и *G. molle* в Тайване. В контексте статьи авторы приводят рисунки и фото мерикарпиев этих видов, сделанные с помощью СЭМ. Форму мерикарпиев *G. pusillum* описывают как продолговато-яйцевидную, *G. molle* – как почти шаровидную. Поверхность перикарпия у *G. pusillum* шероховатая, а у *G. molle* морщинистая. Также указывают на выраженный гребень у *G. pusillum*. М. Keshavarzi и S. Esfandani-Bozchaloyi (2018) исследовали плоды 23 видов *Geranium* из Ирана. Авторы описали размеры, цвет, форму, орнаментацию поверхности, особенности опушения мерикарпия.

Ранее нами уже были изучены признаки опушения поверхности перикарпия некоторых видов рода *Geranium* (Трошкина, 2022). В данной работе рассмотрены макро- и микроморфологические признаки плода гераней, без подробного описания опушения, с целью получения дополнительной информации для их использования в качестве диагностических для внутривидовой систематики.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили образцы плодов, взятые с гербарных экземпляров собственных сборов, хранящихся в Гербарии им. М.Г. Попова и Гербарии им. И.М. Красноборова Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск, NSK, NS), а также в коллекциях Гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН, г. Санкт-Петербург, LE), Гербария им. Д.П. Сырейщикова Московского государственного университета (МГУ, г. Москва, MW), Гербария им. П.Н. Крылова в Национальном исследовательском Томском государственном университете (НИТГУ, г. Томск, ТК), Гербария Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg (Halle (Saale), Germany, HAL). Акронимы приведены по данным в международной базе Index Herbariorum (Thiers, 2024).

Исследование макро- и микроморфологических признаков плодов проводили с помощью СЭМ Carl Zeiss EVO MA 10 в ЦКП микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН. Мерикарпии крепили к предметному столику с помощью клейкой ленты, напыляли золотом напылителем Mini SC 7620, затем сканировали. Съемку производили при увеличении от $\times 35$ до $\times 100$ для фотографирования общего вида мерикарпии, до $\times 2560$ для фотографирования особенностей поверхности перикарпия.

Исследовали 172 мерикарпии, по 1–5 для каждого из 42 таксонов (41 вид, включая две разновидности) из 12 секций и трех подродов: подрод *Geranium*: секции *Geranium*, *Recurvata* (Knuth) Novosselova, *Eriantha* Novosselova, *Dahurica* Tzyren., *Sobolifera* Novosselova, *Palustria*, *Sibirica* Knuth; подрод *Tuberosa*: секция *Lanuginosa*, *Tuberosa*; подрод *Robertium*: секции *Divaricata*, *Trygonium* Dumort., *Batrachoides*, *Ruberta* Dumort. Мерикарпии брали с гербарных экземпляров из разных районов Алтайского и Красноярского краев, Рязанской, Брянской, Новосибирской, Амурской, Магаданской областей, Республик Тыва, Абхазия, Крым, Украина, Казахстан, Таджикистан, Монголии, Китайской Народной Республики, Республик Корея, Кипр, Перу, из США и Канады. В случае если гербарный экземпляр был один, с него был взят только один мерикарпий для исследования. Все данные сведены в таблицу. Виды в таблице расположены по системе, предложенной нами на основе ряда работ (Yeo, 1984; Трошкина, 2019; Aedo, 2023). У видов *G. laetum* Ledeb., *G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. asiaticum* Serg., *G. albiflorum* Ledeb., *G. malyshevii* Troshkina, *G. affine* Ledeb., *G. sergievskajae* (Peschkova) Troshkina, *G. transbaicalicum* Serg., *G. turczaninowii* (Serg.) Troshkina, *G. popovii* (Tzvelev) Tzvelev микроморфология плода изучена впервые. При описании микроморфологии плодов использовали терминологию, предложенную в работах (Murley, 1951; Barthlott, 1981; Boesewinkel, Bouman, 1984; и др.).

Исследованные образцы:

G. sylvaticum L. – [Россия, Алтайский край], Барнаульский у., Алеусский сосновый бор, между Вернеалеусским и Антоновой, 2 VI 1913, П.Н. Крылов (ТК).

G. alpestre Schuhr. – [Украина], Карпаты, Восточные полонины, гора Петрос, альпийский пояс, северный склон, горелый выгон с *Deschampsia caespitosa*, $48^{\circ}15'$ с.ш., $24^{\circ}20'$ в.д., 12.09.1948, № 222, К.Н. Игошина (LE).

G. laetum Ledeb. – Россия, Республика Алтай, Улаганский р-н, 4 км западнее с. Чибит, Ю-В склон отрога Айгулакского хребта, караганниково-разнотравный лиственный лес, 1400 м над ур. м.,

$50^{\circ}18'54.6''$ с.ш., $87^{\circ}28'18.4''$ в.д., 02.07.2009, В.И. Ивлева (NSK0146531).

G. rectum Trautv. – [Китай], Джунгария, Вост. Тянь-Шань, район Урумчи, верховье реки Тасенку, местность Биангоу, еловый лес, 24.09.1929, № 312, М.Г. Попов (LE).

G. rivulare Vill. – Herb. Ledebour, 59, in m. Thonir (LE).

G. pseudosibiricum J. Mayer – Россия, Красноярский край, окрестности г. Красноярска, березовый лес с розово-черемухово-кизильниковым подлеском, 240 м над ур. м., $55^{\circ}35'51''$ с.ш., $93^{\circ}9'9''$ в.д., 26.06.2018, В.И. Трошкина (NSK0178890).

G. asiaticum Serg. – [Россия, Новосибирская обл.], Каинский у., между пос. Орловским и с. Константиновским, северо-западнее оз. Чаны, березовый колок, 20.07.1913, Л. Уткин (LE).

G. albiflorum Ledeb. – Россия, Алтайский край, Чарышский р-н, 8 км на С-В от с. Покровка, маральник, смешанный лес, 673 м над ур. м., $51^{\circ}11'01.3''$ с.ш., $83^{\circ}45'13.0''$ в.д., 25.06.2008, В.И. Ивлева (NSK0144307).

G. krylovii Tzvelev – Россия, Республика Алтай, Улаганский р-н, 5 км от с. Чибит, сев. склон отрога Северо-Чуйского хребта, ущелье, лиственный еловая тайга с примесью пихты, 03.07.2009, В.И. Ивлева (NSK0165788).

G. malyshevii Troshkina – [Россия], Красноярский край, Западный Саян, Куртушибинский хребет, долина р. Тихой, разнотравно-злаковый закустаренный луг, 20.07.1979, № 797, Д. Шауло, И. Ковалева (NS0023291).

G. viscosissimum Fisch. et C.A. Mey. – [USA], South Dakota county, Lawrence / Pennington, 3 mi W. of Rockford, Black Hills, at the prairie slope, 07.07.1978, № 863, L. Malyshev (NSK0065135).

G. bicknellii Britton – [Canada], British Columbia, Charlie Lake, $56^{\circ}21' N$, $120^{\circ}58' W$, 01.08.1969, № 5495, T.C. Bryashaw (LE).

G. sibbaldioides Benth. subsp. *elongatum* (Wedd.) Aedo – Peru, Puno: Sachpata in graminos, plantae peruvianae Ed. R.F. Hochenacker, 08.1854, № 2518a, W. Lechler (HAL).

G. pratense L. – Россия, Алтайский край, Курьинский р-н, окр. с. Колывань, березово-сосновый осочковый лес, 2 VIII 2010, А.Е. Гребенникова (NSK0152360).

G. affine Ledeb. – Монголия, Баян-Улэгэйский аймак, Монгольский Алтай, верховья р. Джелты, долина Сангинин-Гола близ границы с Китаем, 1700 м над ур. м., 14.08.1979, № 7942, И.А. Губанов (MW0184623).

G. sergievskajae (Peschkova) Troshkina – [Россия], Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, Хемчикская котловина, окр. г. Чадан, парковый бере-

зовый лес в долине р. Чадан, 29.07.1976, А. Куминова, Г. Макарова (NS0022143).

G. transbaicalicum Serg. – Монголия, Центральный аймак, в 145 км к югу от г. Дзун-мод, разнотравно-злаковая горная степь у подножья каменистого склона, 21.08.1995, В.В. Неронов (MW 0184751).

G. turczaninovichii (Serg.) Troshkina – [Россия, Забайкальский край], Восточная Сибирь, Забайкалье, Шилкинский р-н, окр. пос. Делюнь, по берегу речки, 52° с.ш., 86° в.д., 18.07.1937, № 50-139, Л.П. Сергиевская (NSK0064691).

G. collinum Steph. ex Willd. var. *eglandulosum* Ledeb. – [Kazakhstan], In herbosis prope Semipalatinsk, nec non in arenosis deserti Soongoro-Kirghisici Kokbekty et Dschartasch, 1840, № 165, Karelin, Kirilloff (TK).

G. collinum Steph. ex Willd. var. *glandulosum* Ledeb. – [Россия], между дд. Камышенкой и Березовкой, солонцы, 16.08.1891, П.Н. Крылов (TK).

G. pamiricum Ikonn. – Монголия, Кобдосский аймак, 7 км на юг от пос. Булган, луг по берегу растающей протоки в древней долине р. Булган, 1000 м над ур. м., 15.08.1982, № 5078, И.А. Губанов (MW0184634).

G. regelii Nevski – Таджикистан, южный склон Кураминского хребта, басс. р. Ангрен, сев. склон г. Бабай-Хатан, на каменистой вершине, 3300 м над ур. м., 14.08.1947, № 266, В.А. Никитин (LE).

G. saxatile Kar. et Kir. – Казахстан, Талды-Курганская обл., окр. Копала, Джунгарский Алатау, горы Каратау, 07.09.1972, М. Пименов, Л. Сдобина, Е. Ключиков (MW0850828).

G. erianthum DC. – [Россия], Магаданская обл., Ольский р-н, окр. пос. Гадля, лиственничник высокоотравный, 24.07.2008, описание № 4, С.В. Овчинникова, И.В. Хан, Д.С. Лысенко, А. Овчинников (NSK0065152).

G. platyanthum Duthie – Nördliche Mongolei, Grenze zwischen Chubsugul und Bulgan Aimak, Namron-uul, Birken-Lärchen-Wald, am 22.07.1983, W. Hilbig (HAL).

G. dahuricum DC. – Россия, Забайкальский край, Нерчинско-Заводской р-н, с. Нерчинский Завод, сопка к юго-западу от села, березняк, 51°18' с.ш., 119°35' в.д., 29.07.2011, И.В. Хан, Е.А. Балде, Л.А. Ковалева (NSK0183799).

G. soboliferum Kom. – Россия, Дальний Восток, “Узкое” в 15 км от бухты Ольги, пойма реки Аввакумовки, 16.08.1951, Е.В. Дмитриева (NSK0179473).

G. koreanum Kom. – Korea Septentrionalis, provincial Pen-nian, districtum Kenge, subdist. Chu-czan, долина Андори, Amnok-gan-Jalu-dsian, растение лесное, 21.08.1897, V.L. Komarov (LE).

G. maximowiczii Regel et Maak – [Россия], Амурская обл., хребет Тукурингра, Зейский заповедник, Белобородовский ключ, крутой щебнистый склон южной экспозиции, 06.08.1977, И.А. Губанов, О.А. Тузов (MW 0154826).

G. transversale (Kar. et Kir.) Vved. – Казахстан, Курчумский р-н, Кин-Кириш, опустыненная степь, 48°14'15.5" с.ш., 84°33'31.8" в.д., 20.05.2012, А.Н. Куприянов, А.Ю. Королюк, Н.Н. Лащинский (NSK0178439).

G. sibiricum L. – Россия, Алтайский край, Краснощековский р-н, кордон Тигирек, луг, 438 м над ур. м., 51°08'40.0" с.ш., 83°01'33.7" в.д., 21.08.2012, В.И. Ивлева (NSK0144280).

G. nepalense Sweet – China, Suchuan Province, Mount Siguniang (Four Sisters Mountain), near Wolong Village, 3000 m s. l., 07.06.2018, A. Erst. (NSK0215563).

G. popovii (Tzvelev) Tzvelev – Украина, дубовый лес в парке “Олександрія” у г. Белая Церковь, в большом количестве – сорное, 15.09.1956, А.Т. Борисова (LE).

G. divaricatum Ehrh. – [Казахстан], Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 20 км южнее с. Пржевальское, окр. кордона по дороге на Кызылку, лиственничник, 25.06.2002, Е.А. Королюк (NSK0178426).

G. bohemicum L. – [Россия], Рязанская обл., Рыбновский р-н, в 2 км к западу от с. Криума, на гари, 21.07.2006, М.В. Казакова, Д.С. Ламзов (MW 0423054).

G. columbinum L. – [Россия], Крымская обл., Ялта, на лесном лугу, 24.05.1905, К. Гольде (TK).

G. schrenkianum Trautv. ex A.K. Becker – [Казахстан], Казахская ССР, Целиноградская обл., р. Терсаккана, горы Кокшетау, на разнотравном лугу у родника, 12.07.1957, В. Грубов, Т. Попова (NS0024931).

G. molle L. – [Республика Абхазия], Абхазская АССР, Сухуми, сорное, 01.05.1916, В. Маркович (NSK0065354).

G. pusillum L. – [Россия], Брянская обл., Навлинский р-н, у р. Ревны, 10.07.1982, А.К. Скворцов (NSK0065354).

G. rotundifolium L. – Cyprus, Division 4 of Meikle 1977, 1 km to E from Ayia Napa, herbaceous plot among *Sarcopoterium spinosum* on the foot of limestone escarp, alt = 10–20 m a.s.l., 34°58'50"N, 34°01'30"E, 19.04.2006, A-763, A. Seregin, I. Privalova = Кипр, Район 4 (по Meikle, 1977), 1 км к В от г. Айя-Напа, травяная лужайка среди *Sarcopoterium spinosum* у основания известнякового уступа, 10–20 м над ур. м., 34°58'50" с.ш., 34°01'30" в.д., 19.04.2006, A-763, А. Серегин, И. Привалова (MW0741091).

G. robertianum L. – [Россия], Брянская обл., Брасовский р-н, 3 км южнее ст. Погребы, 05.07.1982, А.К. Скворцов (NSK0061205).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Большинство изученных видов имеют мерикарпии эллипсоидальной формы (20 видов), 9 видов – обратнойцевидной, по 3 – продолговато-эллипсоидальной, широкоэллипсоидальной и яйцевидной, 2 – продолговато-яйцевидной, 1 – полушаровидной. Размеры мерикарпиев изученных видов варьируют от 1.6 мм длины у *G. pusillum* до 5.6 мм у *G. viscosissimum*, и от 0.9 мм ширины (*G. pusillum*) до 3.3 мм (*G. viscosissimum*). При характеристике поверхности мерикарпиев мы различаем три признака: поверхность мерикарпиев, видимую при меньшем увеличении – “cell arrangement”, и скульптуру – первичную (“primary sculpture”) и вторичную (“secondary sculpture”), согласно терминологии W. Barthlott (1981). Было выделено два типа поверхности. I тип – ровная, под которой подразумевается волосистоопушенная, покрытая волосками различных типов поверхность. Она может быть как абсолютно ровной, так и иметь небольшое количество складок, обычно 1–4, которые фокусируются в верхней части мерикарпия. II тип – складчатая – поверхность, на которой имеется различное число (более 4) разнонаправленных складок. Такая поверхность может быть голой, например, у вида *G. molle*, а может быть покрыта небольшим количеством ресничек и коротких трихом, как у видов *G. divaricatum* и *G. robertianum*. Ровная поверхность характерна для большинства изученных видов рода. Опушение мерикарпиев было изучено ранее (Трошкина, 2022).

Подрод *Geranium*

Секция *Geranium*. Из типовой секции изучили 13 видов, входящих в три подсекции – *Geranium*, *Albiflora* Troshkina, *Pseudosibirica* Troshkina, и три группы – *Caespitosum*, *Carolinianum* и *Sibbaldioides* (рис. 2) (Aedo, 2023). Вскрытие мерикарпиев по типу SE. Мерикарпии всех видов опушены, обычно к верхушке обильнее. Размеры их варьируют в длину от 2.6 мм у *G. asiaticum* до 5.6 мм у *G. viscosissimum* и в ширину от 1.3 мм у *G. asiaticum* до 3.3 мм *G. viscosissimum* (см. таблицу). У большинства представителей секции форма мерикарпиев эллипсоидальная, у некоторых видов – продолговато-эллипсоидальная, яйцевидная, обратнойцевидная (см. таблицу). Поверхность мерикарпиев всех изученных видов секции I-го типа. У видов *G. laetum* Ledeb., *G. rectum* Trautv., *G. rivulare*, *G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. asiaticum* Serg., *G. albiflorum* Ledeb., *G. viscosissimum*, *G. bick-*

nellii, *G. sibbaldioides* Benth. – ровная без складок (см. рис. 2, c–h, k–m). У остальных видов секции (*G. sylvaticum*, *G. alpestre*, *G. krylovii* Tzvelev, *G. malyshchevii* Troshkina) ближе к верхушке мерикарпия имеется по 2–4 складки (см. рис. 2, a, b, i, j). Мерикарпии *G. rectum* и *G. pseudosibiricum* килеватые по спинке. Североамериканский вид *G. viscosissimum*, отнесенный к группе *Caespitosum*, отличается от всех изученных видов секции. Мерикарпии очень крупные (см. таблицу), сильно опушенные (см. рис. 2, k). Вид *G. bicknellii*, отнесенный к группе *Carolinianum*, и *G. sibbaldioides*, отнесенный к группе *Sibbaldioides*, С. Aedo в своей монографии (2023) отнес также к секции *Geranium*. Хотя ранее (Aedo et al., 2002) последний был отнесен к секции *Neoandina* Aedo.

Первичная скульптура поверхности перикарпия почти всех изученных представителей секции *Geranium* сетчатая (рис. 3). Клетки экзокарпия полигональные с выступающими толстыми антиклинальными стенками. Они ровные, двойные у всех видов, кроме *G. laetum* и *G. rectum* (у него ровные, одинарные) (см. рис. 3, d). У вида *G. laetum* первичная скульптура сближено-кольчатая, так как антиклинальные стенки заглублены. На поверхности перикарпия имеются устьица (см. рис. 3, c). У видов этой секции чаще встречается в основном струйчатая либо струйчатая вблизи волосков, а между ними или местами волнистая, морщинистая, бугорчатая, струйчато-бугорчатая (см. рис. 3, a–e, h–j, l; таблицу) вторичная скульптура. Редко встречается слабо морщинистая вторичная скульптура (см. рис. 3, f; таблицу). У двух видов вторичная скульптура струйчато-бугорчатая (см. рис. 3, g, k; таблицу), у *G. sibbaldioides* вторичная скульптура не выражена (см. рис. 3, m).

Секция *Recurvata*. В секции *Recurvata* исследовали 9 видов, включая две разновидности, из двух подсекций – *Recurvata* Knuth и *Collina* Knuth (рис. 4). Вскрытие мерикарпиев по типу SE. Размеры мерикарпиев варьируют: у видов подсекции *Recurvata* крупнее, чем у видов подсекции *Collina*. В этой подсекции выделяется крупными размерами мерикарпиев вид *G. regelii* (см. таблицу). Цветки у этого вида также крупнее, чем у других видов подсекции *Collina*. Мерикарпии всех видов опушены. Форма у большинства видов секции эллипсоидальная, у некоторых – яйцевидная и обратнойцевидная (см. таблицу). Поверхность мерикарпиев всех изученных видов секции I-го типа ровная (см. рис. 4). У видов *G. affine*, *G. sergievskajae*, *G. turczaninovi*, *G. collinum* var. *glandulosum*, *G. regelii* в верхней части мерикарпия имеется одна складка (см. рис. 4, b, c, e, h, i). У *G. pratense* может быть одна

Морфологические признаки мерикарпиев у видов рода *Geranium*
 Morphological characteristics of the mericarps on the *Geranium* species

Вид	Форма мерикарпия	Длина мерикарпия, мм	Ширина мерикарпия, мм	Наличие буторка со щетинками у основания мерикарпия	Тип поверхности перикарпия	Первичная скульптура	Вторичная скульптура
1	2	3	4	5	6	7	8
Подвид <i>Geranium</i> секция <i>Geranium</i> подсекция <i>Geranium</i>							
<i>G. sylvaticum</i>	Эллипсоидальная	3.6–4.2	2.1–2.4	Есть	I тип – ровная с 2–4 складками	Сетчатая	В основном струйчатая
<i>G. alpestre</i>	Обратнойцевидная	4.3–4.8	2.1–2.6	»	»	»	Струйчатая вблизи волосков и волнистая или морщинистая между ними
<i>G. laetum</i>	Продолговато-эллипсоидальная	3.7–4.8	1.5–2.4	»	I тип – ровная	Сближено-кольчатая	То же
<i>G. rectum</i>	Эллипсоидальная	2.6–3.7	1.8–1.9	»	»	Сетчатая	Слабо выражена, струйчатая в основном вблизи волосков, между ними бугорчатая
<i>G. rivulare</i>	Обратнойцевидная	4.2–4.5	2.1–2.6	»	»	»	Слабо выражена, местами струйчатая, волнистая или морщинистая
Секция <i>Geranium</i> подсекция <i>Pseudosibirica</i>							
<i>G. pseudosibiricum</i>	Эллипсоидальная	3.3–3.8	1.9–2.1	Есть	I тип – ровная	Сетчатая	Слабоморщинистая
<i>G. asiaticum</i>	»	2.6–2.8	1.3–1.6	»	»	»	Струйчато-бугорчатая, между волосками местами бугорчатая
Секция <i>Geranium</i> подсекция <i>Albiflora</i>							
<i>G. albiflorum</i>	Эллипсоидальная	3.4–3.5	1.9–2.2	Есть	I тип – ровная	Сетчатая	Струйчатая
<i>G. krylovii</i>	Продолговато-эллипсоидальная	4.0–4.1	1.8–2.1	»	I тип – ровная с 2–4 складками	»	В основном струйчатая, местами струйчато-бугорчатая
<i>G. malyshevii</i>	Обратнойцевидная	2.9–3.4	1.5–2.0	»	То же	»	Струйчатая вблизи волосков, между ними волнистая
Секция <i>Geranium</i> подсекция <i>Caespitosum</i>							
<i>G. viscosissimum</i>	Яйцевидная	5.6	3.3	Есть	I тип – ровная	Сетчатая	Слабо выражена, струйчато-бугорчатая
Секция <i>Geranium</i> подсекция <i>Carolinianum</i>							
<i>G. bicknellii</i>	Эллипсоидальная	3.1–3.2	1.8–2.1	Есть	I тип – ровная	Сетчатая	Струйчатая и волнистая, реже морщинистая
Секция <i>Geranium</i> подсекция <i>Sibbaldioides</i>							
<i>G. sibbaldioides</i>	Эллипсоидальная	1.9	1.3	Есть	I тип – ровная	Сетчатая	Отсутствует
Подрод <i>Geranium</i> секция <i>Rescurvata</i> подсекция <i>Rescurvata</i>							
<i>G. pratense</i>	Яйцевидная	3.6–4.3	2.3–2.4	Есть	I тип – ровная или с 1 складкой	Сетчатая	Бугорчатая
<i>G. affine</i>	»	4.6–4.7	2.2–2.9	»	То же	»	Бугорчатая или морщинистая (только у клеток вокруг трихом)
<i>G. sergievskajae</i>	»	4.5–4.7	1.9–2.1	»	I тип – ровная с 1 складкой	»	Бугорчатая

Окончание табл.

1	2	3	4	5	6	7	8
<i>G. transbaicalicum</i>	»	4.0–4.3	1.9–2.7	»	I тип – ровная	»	»
<i>G. turczaninowii</i>	»	3.8–4.3	1.9–2.3	»	I тип – ровная с 1 складкой	»	Бугорчатая или морщинистая (только у клеток вокруг трихом)
<i>G. collinum</i> var. <i>eglandulosum</i>	Эллипсоидальная	2.8–3.2	1.7–2.1	Есть	Секция <i>Rescurvata</i> подсекция <i>Collina</i> I тип – ровная	Сетчатая	Бугорчатая
<i>G. collinum</i> var. <i>glandulosum</i>	»	3.4–3.9	1.9–2.2	»	I тип – ровная с 1 складкой	»	Бугорчатая или морщинистая (только у клеток вокруг трихом)
<i>G. pamiricum</i>	Обратнойцевидная	2.9–3.2	1.4–2.1	»	I тип – ровная	»	Морщинистая, иногда бугорчатая
<i>G. regelii</i>	Эллипсоидальная	4.3–4.4	2.0–2.3	»	I тип – ровная с 1 складкой	»	В основном струйчатая
<i>G. saxatile</i>	»	3.8	2.1	»	I тип – ровная	»	Струйчатая, волнистая, морщинистая, морщинисто-бугорчатая
<i>G. erianthum</i>	Эллипсоидальная	4.0–4.4	2.2–2.6	Есть	Подрод <i>Geranium</i> секция <i>Eriantha</i> подсекция <i>Beringica</i> I тип – ровная	Сетчатая	Неравномерно бугорчатая
<i>G. platyanthum</i>	Яйцевидная	3.5–4.8	2.2–2.7	Есть	Секция <i>Eriantha</i> подсекция <i>Nemoralea</i> I тип – ровная	Сетчатая	Крупноморщинистая
<i>G. dahuricum</i>	Обратнойцевидная	2.6–3.6	1.6–2.2	Есть	Подрод <i>Geranium</i> секция <i>Dahurica</i> I тип – ровная	Сетчатая	Струйчатая, волнистая или морщинистая
<i>G. soboliferum</i>	Эллипсоидальная	3.0–3.2	1.5–1.8	Есть	Подрод <i>Geranium</i> секция <i>Soboliferum</i> I тип – ровная	Сетчатая	В основном струйчатая
<i>G. koreanum</i>	Обратнойцевидная	3.9	2.4	Есть	Подрод <i>Geranium</i> секция <i>Palustria</i> I тип – ровная	Сетчатая	В основном струйчатая, местами волнистая и морщинистая, морщинисто-извилистая
<i>G. maximowiczii</i>	Эллипсоидальная	2.5–3.3	1.7–2.0	»	»	»	В основном струйчатая, местами волнистая и морщинистая, морщинисто-извилистая
<i>G. sibiricum</i>	Обратнойцевидная	2.6–2.8	1.5–1.8	Есть	Подрод <i>Geranium</i> секция <i>Sibirica</i> I тип – ровная с 1 складкой	Сетчатая	Бугорчатая или струйчато-бугорчатая
<i>G. nepalense</i>	Продолговато-яйцевидная	2.2–2.4	1.2–1.3	»	I тип – ровная	»	Бугорчатая
<i>G. popovii</i>	Эллипсоидальная	3.0–3.5	1.7–1.8	»	»	»	Струйчато- или морщинисто-бугорчатая
<i>G. bohemicum</i>	Обратнойцевидная	4.4–4.6	2.2–2.5	Нет	Подрод <i>Tuberosa</i> секция <i>Lanuginosa</i> I тип – ровная	Сетчатая	Бугорчатая
<i>G. transversale</i>	»	2.3–2.5	1.5–1.7	Нет	Подрод <i>Tuberosa</i> секция <i>Tuberosa</i> I тип – ровная	Сетчатая	Бугорчатая
<i>G. divaricatum</i>	Продолговато-эллипсоидальная, мерикарпий сплюснутый с боков	3.4–3.7	1.6–1.7	Нет	Подрод <i>Robertium</i> секция <i>Divaricata</i> II тип – складчатая	Неогчетливо-сетчатая с бугорком в середине ареол	Струйчатая в области бугорков и морщинистая между ними

	Подрод <i>Robertium</i> секция <i>Trygonium</i>					
	Широкоэллипсодальная	2.9–3.3	2.3–2.4	Есть	I тип – ровная с 2 складками I тип – ровная	Сетчатая
<i>G. columbinum</i>	Широкоэллипсодальная	2.9–3.3	2.3–2.4	Есть	I тип – ровная с 2 складками	Бугорчатая и струйчато-бугорчатая
<i>G. schrenkianum</i>	Эллипсоидальная	2.2–2.8	1.4–1.6	»	I тип – ровная	В основном струйчатая
	Подрод <i>Robertium</i> секция <i>Batrachioidea</i>					
	Широкоэллипсодальная, мерикарпий сплюснутый с боков	1.5–1.7	1.1–1.2	Нет	II тип – складчатая	
	Широкоэллипсодальная, мерикарпий сплюснутый с боков	1.6–1.8	0.9–1.1	»	I тип – ровная	
<i>G. molle</i>	Широкоэллипсодальная, мерикарпий сплюснутый с боков	1.5–1.7	1.1–1.2	Нет	II тип – складчатая	Не выражена
<i>G. pusillum</i>	Широкоэллипсодальная, мерикарпий сплюснутый с боков	1.6–1.8	0.9–1.1	»	I тип – ровная	Бугорчатая
<i>G. rotundifolium</i>	Полушаровидная	2.5–3.3	1.9–2.3	Есть	»	Слабоморщинисто-бугорчатая
	Подрод <i>Robertium</i> секция <i>Ruberta</i>					
	Продолговатояйцевидная	3.0–3.2	1.2–1.5	Нет	II тип – складчатая	
<i>G. robertianum</i>	Продолговатояйцевидная	3.0–3.2	1.2–1.5	Нет	II тип – складчатая	Слабоморщинистая

складка или поверхность мерикарпиев абсолютно ровная (см. рис. 4, *a*). Мерикарпии видов *G. transbaicalicum*, *G. pamiricum*, *G. collinum* var. *eglandulosum*, *G. saxatile* имеют ровную поверхность (см. рис. 4, *d, f, g, j*).

Первичная скульптура поверхности перикарпия всех изученных представителей секции *Recurvata* сетчатая (рис. 5, *a–j*). Клетки экзокарпия полигональные с выступающими толстыми, одинарными антиклинальными стенками. Они ровные у *G. pratense*, *G. pamiricum*, *G. collinum* var. *glandulosum*, *G. regelii* (см. рис. 5, *a, f, h, i*) и узловатые у *G. affine*, *G. sergievskajae*, *G. transbaicalicum*, *G. turczaninovi*, *G. collinum* var. *eglandulosum*, *G. saxatile* (см. рис. 5, *b–e, g, j*; таблицу). Чаще всего встречается бугорчатая вторичная скульптура поверхности перикарпия (см. рис. 5, *a, c, d, g*; таблицу); реже – бугорчатая или морщинистая (только у клеток вокруг трихом) (см. рис. 5, *b, e, h*; таблицу); и по одному виду – морщинистая, иногда бугорчатая (см. рис. 5, *f*; таблицу); в основном струйчатая (см. рис. 5, *i*; таблицу); струйчатая, волнистая, морщинистая, морщинисто-бугорчатая (см. рис. 5, *j*; таблицу).

Секция *Eriantha*. В секции *Eriantha* Novosselova было изучено два вида: *G. erianthum* DC. из подсекции *Beringica* Tzyren. и *G. platyanthum* Dutchie из подсекции *Nemoralea* Tzyren. (рис. 6, *a, b*). Вскрытие мерикарпиев по типу SE. Размеры сходны у обоих изученных видов: 3.5–4.8 мм длина и 2.2–2.7 мм ширина (см. таблицу). Форма у *G. erianthum* эллипсоидальная, у *G. platyanthum* – яйцевидная (см. таблицу). Мерикарпии опушенные, с ровной поверхностью перикарпия. Первичная скульптура поверхности перикарпия сетчатая, состоит из полигональных клеток с тонкими, одинарными, ровными антиклинальными стенками. Вторичная скульптура поверхности перикарпия *G. erianthum* неравномерно бугорчатая (рис. 7, *a*); *G. platyanthum* – крупноморщинистая (см. рис. 7, *b*).

Секция *Dahurica*. Из секции *Dahurica* Tzyren. изучен один вид *G. dahuricum* DC. (см. рис. 6, *c*). Вскрытие мерикарпиев по типу SE, длина 2.6–3.6 мм, ширина 1.6–2.2 мм, форма обратной яйцевидная (см. таблицу). Мерикарпии равномерно опушенные, с ровной поверхностью. Первичная скульптура поверхности перикарпия сетчатая, состоит из полигональных клеток с толстыми, двойными, ровными антиклинальными стенками. Вторичная скульптура – струйчатая, волнистая или морщинистая (см. рис. 7, *c*).

Секция *Sobolifera*. Из секции *Sobolifera* Novosselova изучен один вид *G. soboliferum* Kom. (см.

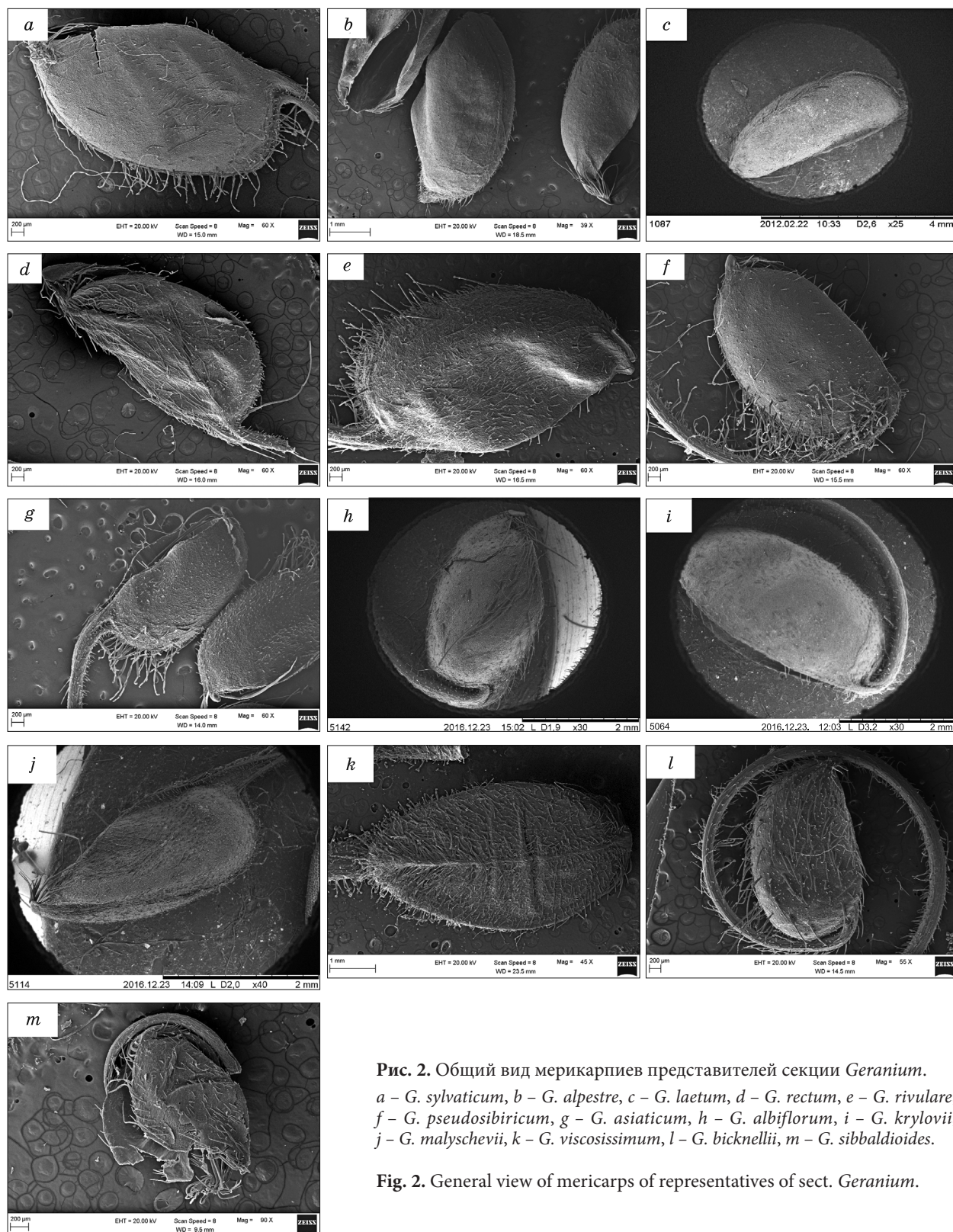


Рис. 2. Общий вид мерикарпиев представителей секции *Geranium*.
 a – *G. sylvaticum*, b – *G. alpestre*, c – *G. laetum*, d – *G. rectum*, e – *G. rivulare*,
 f – *G. pseudosibiricum*, g – *G. asiaticum*, h – *G. albiflorum*, i – *G. krylovii*,
 j – *G. malyshevii*, k – *G. viscosissimum*, l – *G. bicknellii*, m – *G. sibbaldioides*.

Fig. 2. General view of mericarps of representatives of sect. *Geranium*.

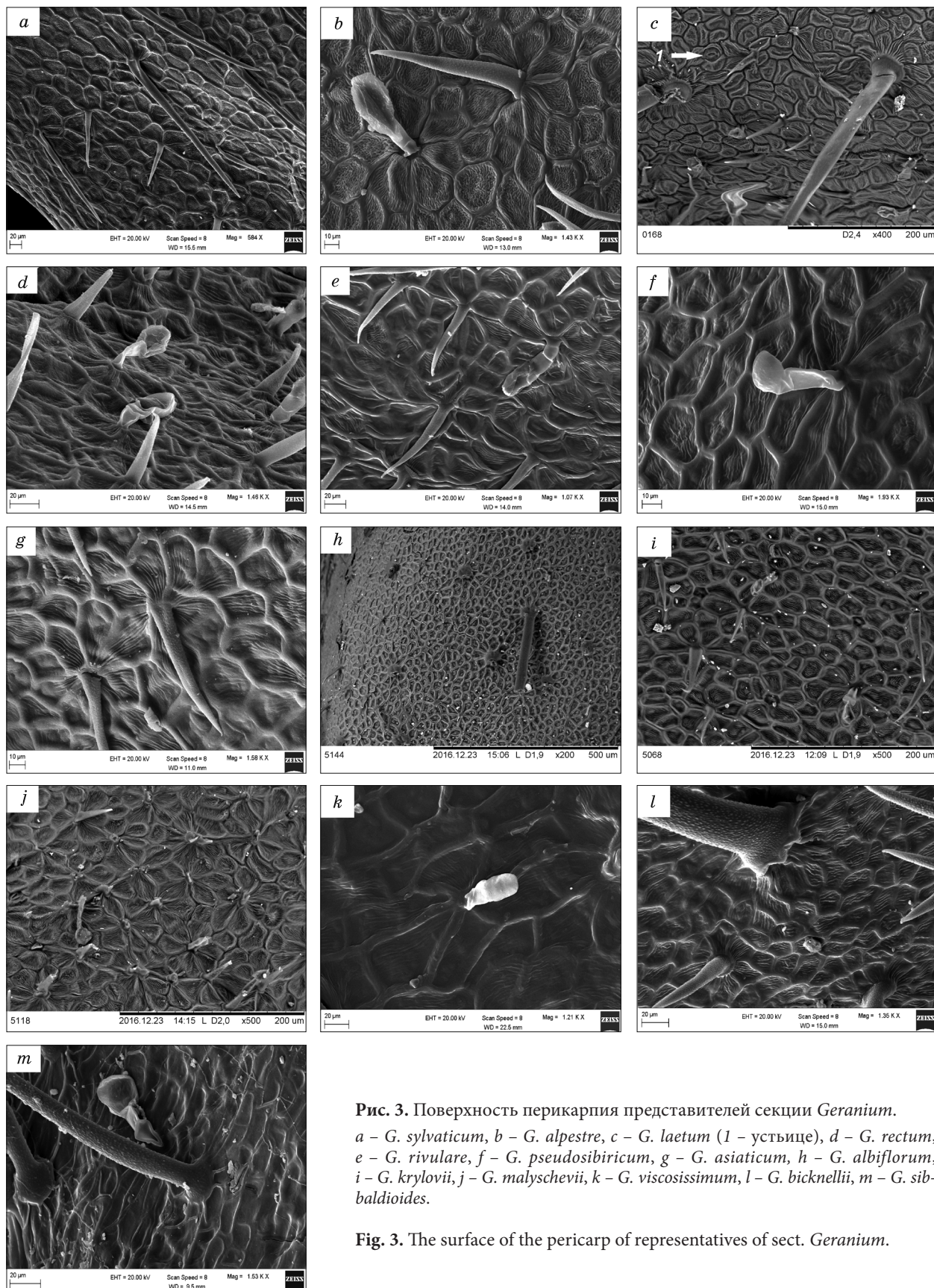


Рис. 3. Поверхность перикарпия представителей секции *Geranium*.

a – *G. sylvaticum*, b – *G. alpestre*, c – *G. laetum* (1 – устье), d – *G. rectum*, e – *G. rivulare*, f – *G. pseudosibiricum*, g – *G. asiaticum*, h – *G. albiflorum*, i – *G. krylovii*, j – *G. malyshevii*, k – *G. viscosissimum*, l – *G. bicknellii*, m – *G. sibbaldioides*.

Fig. 3. The surface of the pericarp of representatives of sect. *Geranium*.

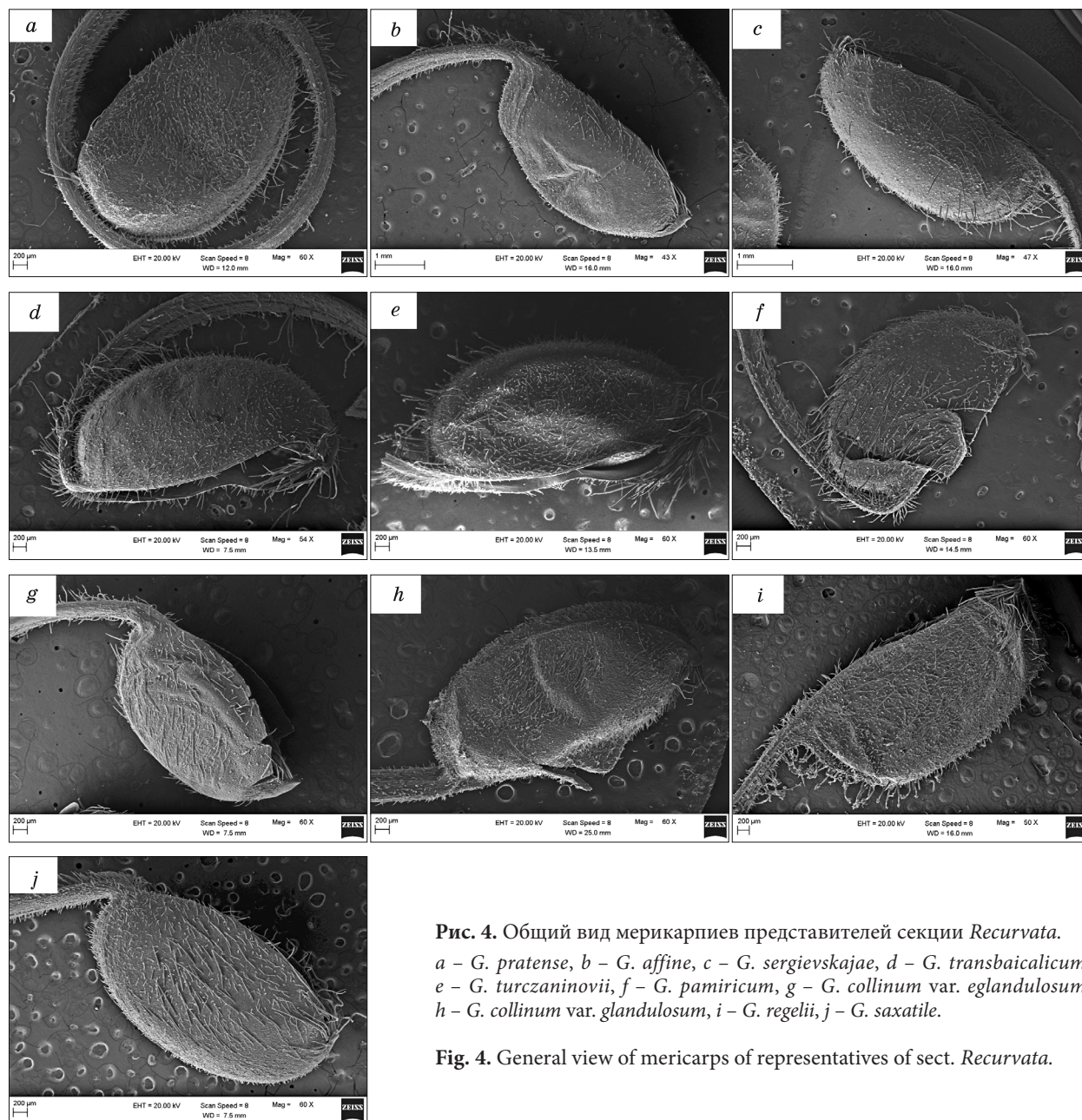


Рис. 4. Общий вид мерикарпиев представителей секции *Recurvata*.

a – *G. pratense*, b – *G. affine*, c – *G. sergievskajae*, d – *G. transbaicalicum*, e – *G. turczaninovii*, f – *G. pamiricum*, g – *G. collinum* var. *eglandulosum*, h – *G. collinum* var. *glandulosum*, i – *G. regelii*, j – *G. saxatile*.

Fig. 4. General view of mericarps of representatives of sect. *Recurvata*.

рис. 6, d). Вскрытие мерикарпиев по типу SE, длина 3.0–3.2 мм и ширина 1.5–1.8 мм, форма эллипсоидальная (см. таблицу). Мерикарпии равномерно опушенные, с ровной поверхностью. Первичная скульптура поверхности перикарпия сетчатая, экзокарпий состоит из полигональных клеток с толстыми, двойными, ровными антиклинальными стенками. Вторичная скульптура в основном струйчатая (см. рис. 7, d).

Секция *Palustria*. В секции *Palustria* изучено два вида: *G. koreanum* Kom. и *G. maximowiczii* Regel et Maack (см. рис. 6, e, f). Вскрытие мерикарпиев

по типу SE, длина 2.5–3.9 мм и ширина 1.7–2.4 мм, форма обратнойцевидная у *G. koreanum* и эллипсоидальная у *G. maximowiczii* (см. таблицу). У обоих видов мерикарпии более или менее равномерно опушенные, с ровной поверхностью. Первичная скульптура поверхности перикарпия обоих видов сетчатая, состоит из полигональных клеток с толстыми, двойными, ровными антиклинальными стенками. Вторичная скульптура поверхности перикарпия *G. koreanum* и *G. maximowiczii* в основном струйчатая, местами волнистая и морщинистая морщинисто-извилистая (см. рис. 7, e, f).

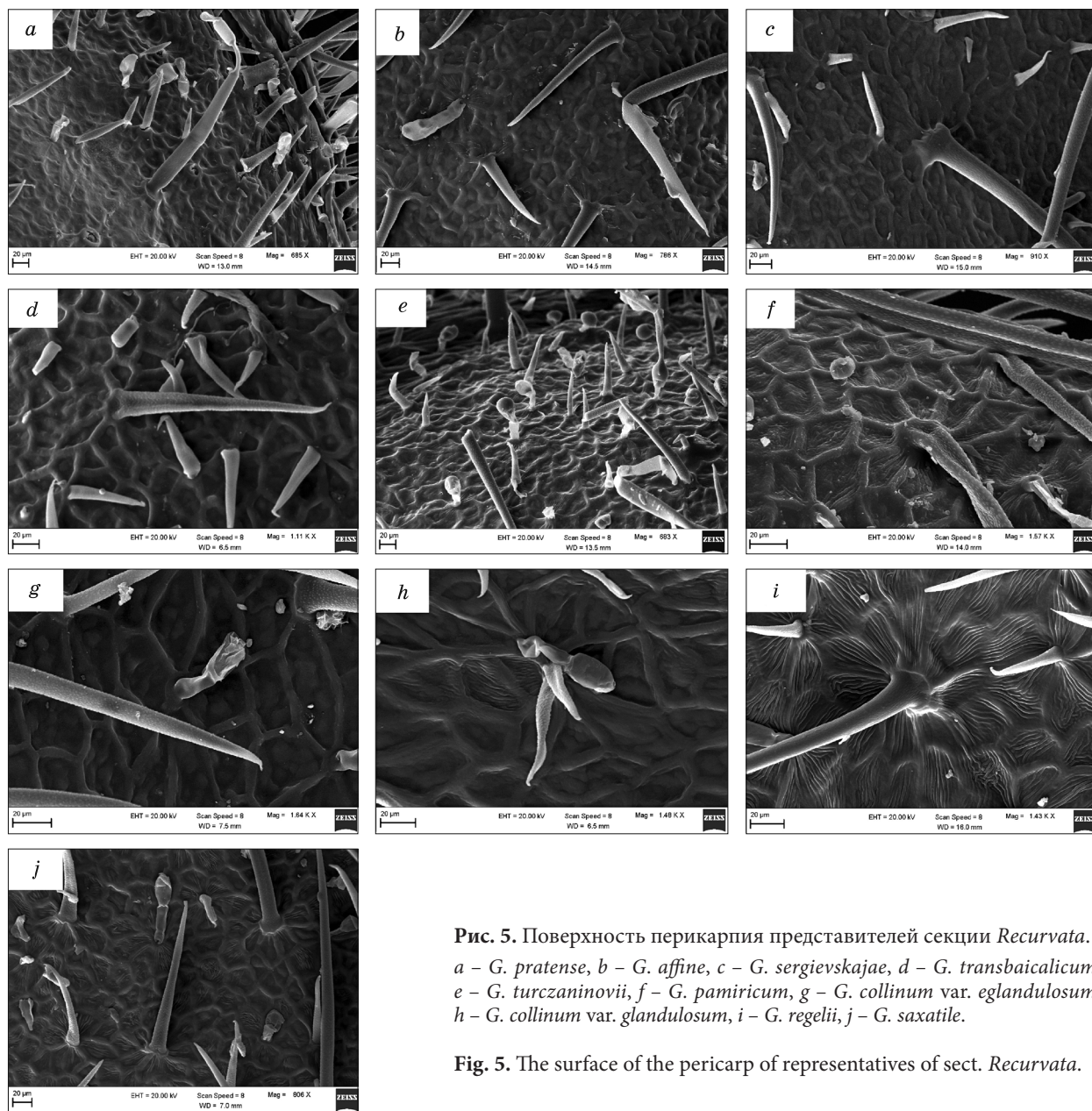


Рис. 5. Поверхность перикарпия представителей секции *Recurvata*.
 a – *G. pratense*, b – *G. affine*, c – *G. sergievskajae*, d – *G. transbaicalicum*,
 e – *G. turczaninovi*, f – *G. pamiricum*, g – *G. collinum* var. *eglandulosum*,
 h – *G. collinum* var. *glandulosum*, i – *G. regelii*, j – *G. saxatile*.

Fig. 5. The surface of the pericarp of representatives of sect. *Recurvata*.

Секция *Sibirica*. Из секции *Sibirica* было изучено три вида: *G. sibiricum*, *G. porovii* (Tzvelev) Tzvelev, *G. nepalense* Sweet (см. рис. 6, g–i). *G. sibiricum* и *G. porovii* – близкородственные виды. *G. porovii* был определен Н.Н. Цвелевым (1993) как подвид *G. sibiricum* subsp. *porovii*. Затем переведен в ранг вида (Цвелев, 2000). Вскрытие мерикарпиев по типу SE. Размеры мерикарпиев *G. porovii* значительно превышают их размеры *G. sibiricum*. Размеры мерикарпиев *G. nepalense* ближе к таковым у *G. sibiricum* (см. таблицу). Форма обратно-йцевидная у *G. sibiricum*, продолговатойцевидная у *G. nepalense* и эллипсоидальная у *G. porovii*

(см. таблицу). Мерикарпии всех трех видов опушены. Поверхность перикарпия *G. porovii* и *G. nepalense* ровная, у *G. sibiricum* – есть одна складка у верхушки. Первичная скульптура поверхности мерикарпиев всех трех видов – сетчатая, состоит из полигональных клеток с толстыми, двойными антиклинальными стенками, ровными у *G. sibiricum* и узловатыми у *G. porovii* и *G. nepalense*. Вторичная скульптура поверхности перикарпия *G. sibiricum* бугорчатая или струйчато-бугорчатая (см. рис. 7, g); у *G. porovii* – струйчато- или морщинисто-бугорчатая (см. рис. 7, h); у *G. nepalense* – бугорчатая (см. рис. 7, i).

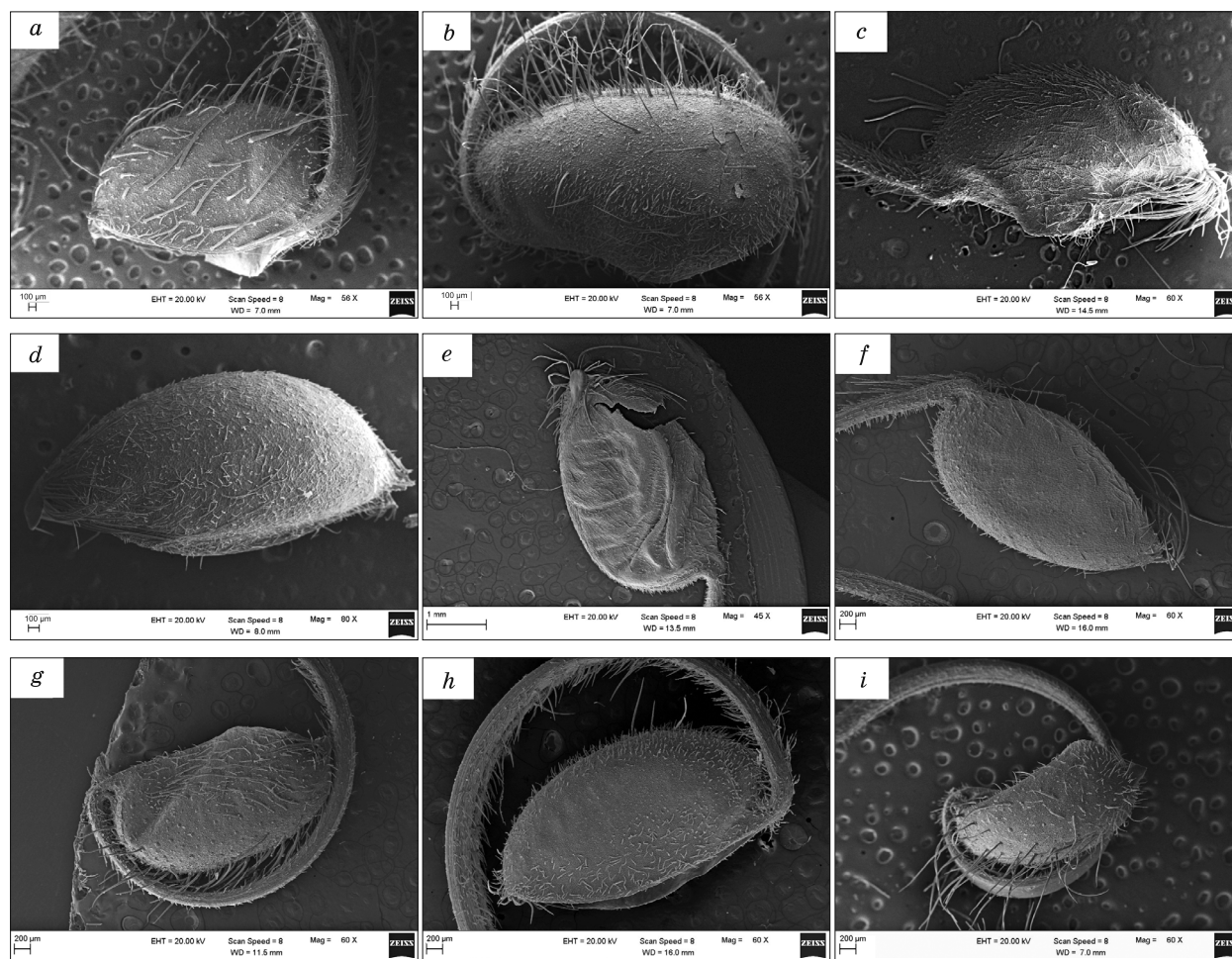


Рис. 6. Общий вид мерикарпиев представителей секций *Eriantha*, *Dahurica*, *Sobolifera*, *Palustria*, *Sibirica*.

a – *G. erianthum*, *b* – *G. platyanthum*, *c* – *G. dahuricum*, *d* – *G. soboliferum*, *e* – *G. koreanum*, *f* – *G. maximowiczii*, *g* – *G. sibiricum*, *h* – *G. popovii*, *i* – *G. nepalense*.

Fig. 6. General view of mericarps of representatives of sect. *Eriantha*, *Dahurica*, *Sobolifera*, *Palustria*, *Sibirica*.

Подрод *Tuberosa*

Секция *Lanuginosa*. Из секции *Lanuginosa* был изучен один вид *G. bohemicum* (рис. 8, *a*). Вскрытие мерикарпиев по типу GB. Мерикарпии крупные, обратнойцевидной формы, опушены обильно, с ровной поверхностью. Первичная скульптура поверхности перикарпия сетчатая, экзокарпий состоит из полигональных клеток с отчетливо выступающими, толстыми, двойными, ровными антиклинальными стенками. Вторичная скульптура – бугорчатая (рис. 9, *a*).

Секция *Tuberosa*. Из секции *Tuberosa* изучен один вид *G. transversale* Vved. ex Pavlov (см. рис. 8, *b*). Вскрытие мерикарпиев по типу GB. Мерикарпии относительно мелкие, обратнойцевидной формы, более или менее редко равномерно опушенные, с ровной поверхностью (см. таблицу). Первичная скульптура поверхности перикарпия сетчатая, состоит из округло-полигональных клеток, со слабо выступающими, тонкими, двойными,

узловатыми антиклинальными стенками. Вторичная скульптура бугорчатая (см. рис. 9, *b*).

Подрод *Robertium*

Секция *Divaricata*. Из секции *Divaricata* был изучен один вид: *G. divaricatum* (см. рис. 8, *c*). Вскрытие мерикарпиев по типу CP. Несмотря на небольшие размеры самого растения, мерикарпии *G. divaricatum* достаточно крупные, продолговато-эллипсоидальной формы, сплюснутые с боков (см. таблицу), редко опушенные, трихомы находятся, главным образом, на вершинах складок. Поверхность II-го типа – складчатая (см. рис. 8, *c*). Первичная скульптура поверхности перикарпия неотчетливо-сетчатая с бугорком в середине ареол, экзокарпий состоит из округло-полигональных клеток с очень слабо выступающими, местами погруженными, тонкими, двойными, ровными антиклинальными стенками; вторичная скульптура –

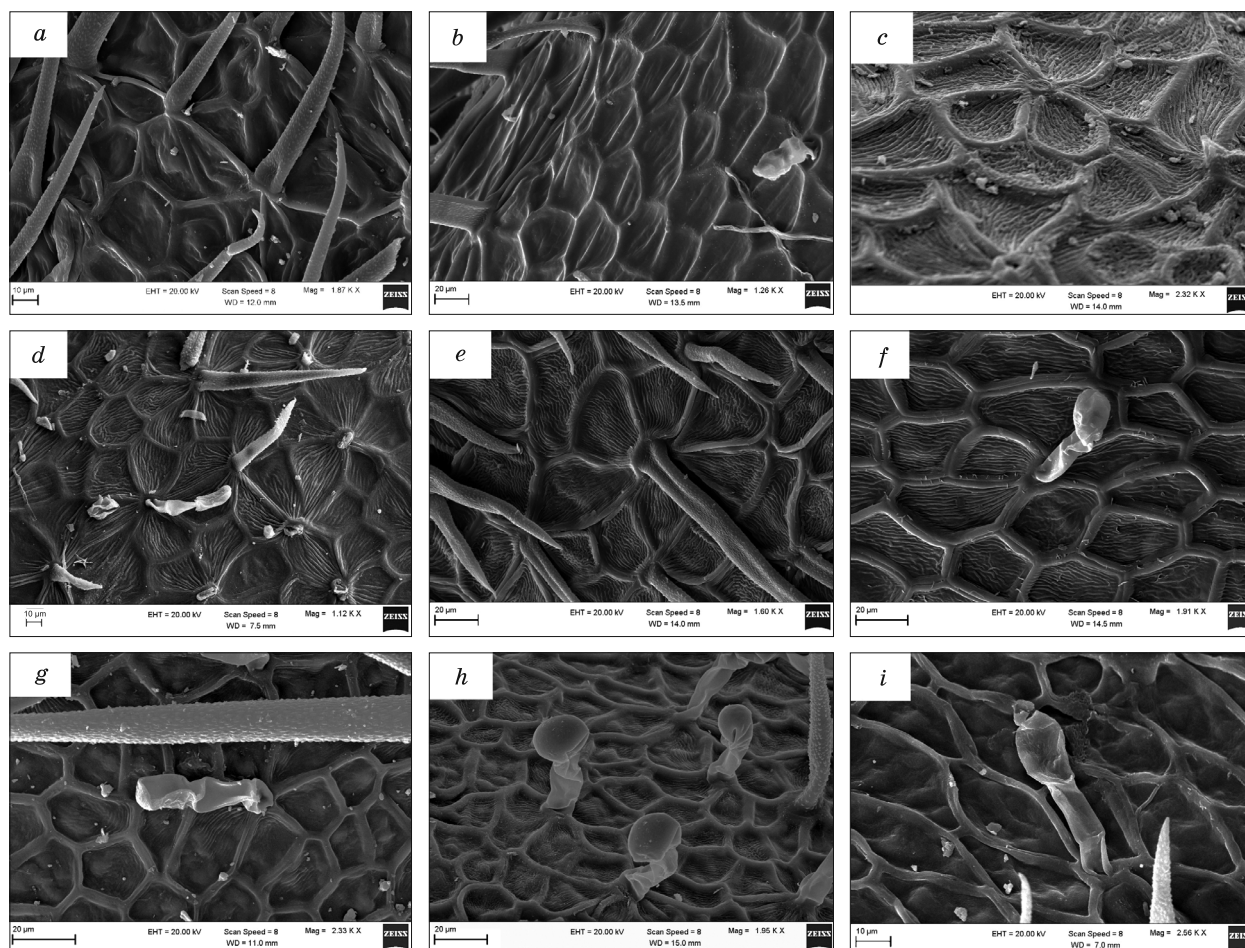


Рис. 7. Поверхность перикарпия представителей секций *Eriantha*, *Dahurica*, *Sobolifera*, *Palustria*, *Sibirica*.

a – *G. erianthum*, b – *G. platyanthum*, c – *G. dahuricum*, d – *G. soboliferum*, e – *G. koreanum*, f – *G. maximowiczii*, g – *G. sibiricum*, h – *G. popovii*, i – *G. nepalense*.

Fig. 7. The surface of the pericarp of representatives of sect. *Eriantha*, *Dahurica*, *Sobolifera*, *Palustria*, *Sibirica*.

струйчатая в области бугорков и морщинистая между ними (см. рис. 9, c).

Секция *Trygonium*. В секции *Trygonium* изучено два вида: *G. columbinum* и *G. schrenkianum* Trautv. ex A.K. Becker (см. рис. 8, d, e). Вскрытие мерикарпиев по типу СР. Виды, близкие морфологически. Однако *G. schrenkianum* хорошо отличается более мелкими размерами частей цветка: чашелистиков, ости чашелистиков и лепестков. Эта же корреляция прослеживается в размерах мерикарпиев (см. таблицу). Форма широкоэллипсоидальная у *G. columbinum* и эллипсоидальная у *G. schrenkianum* (см. таблицу). Поверхность мерикарпиев *G. columbinum* ровная с двумя складками в верхней части, *G. schrenkianum* – ровная, без складок. Первичная скульптура поверхности перикарпия *G. columbinum* сетчатая, экзокарпий состоит из вытянутых полигональных клеток с тонкими, одинарными, ровными антиклинальными стенками (см.

рис. 9, d), у *G. schrenkianum* – неотчетливо сетчатая с бугорком в середине ареол, состоит из округло-полигональных клеток с очень слабо выступающими, тонкими, одинарными, ровными антиклинальными стенками (см. рис. 9, e). Вторичная скульптура *G. columbinum* бугорчатая и струйчато-бугорчатая (см. рис. 9, d). Вторичная скульптура *G. schrenkianum* в основном струйчатая (см. рис. 9, e).

Секция *Batrachioides*. Из секции *Batrachioides* изучено 3 вида: *G. molle*, *G. pusillum* Burm., *G. rotundifolium* (см. рис. 8, f–h). Мерикарпии *G. rotundifolium* отличаются от мерикарпиев двух других видов, прежде всего, тем, что при созревании они остаются соединенными с остью (мерикарпии вскрывающиеся (SE-type)), в то время как *G. molle* и *G. pusillum* отбрасывают створки с семенем, не способные к самозарыванию (CP-type). Кроме этого мерикарпии *G. rotundifolium* отличаются более

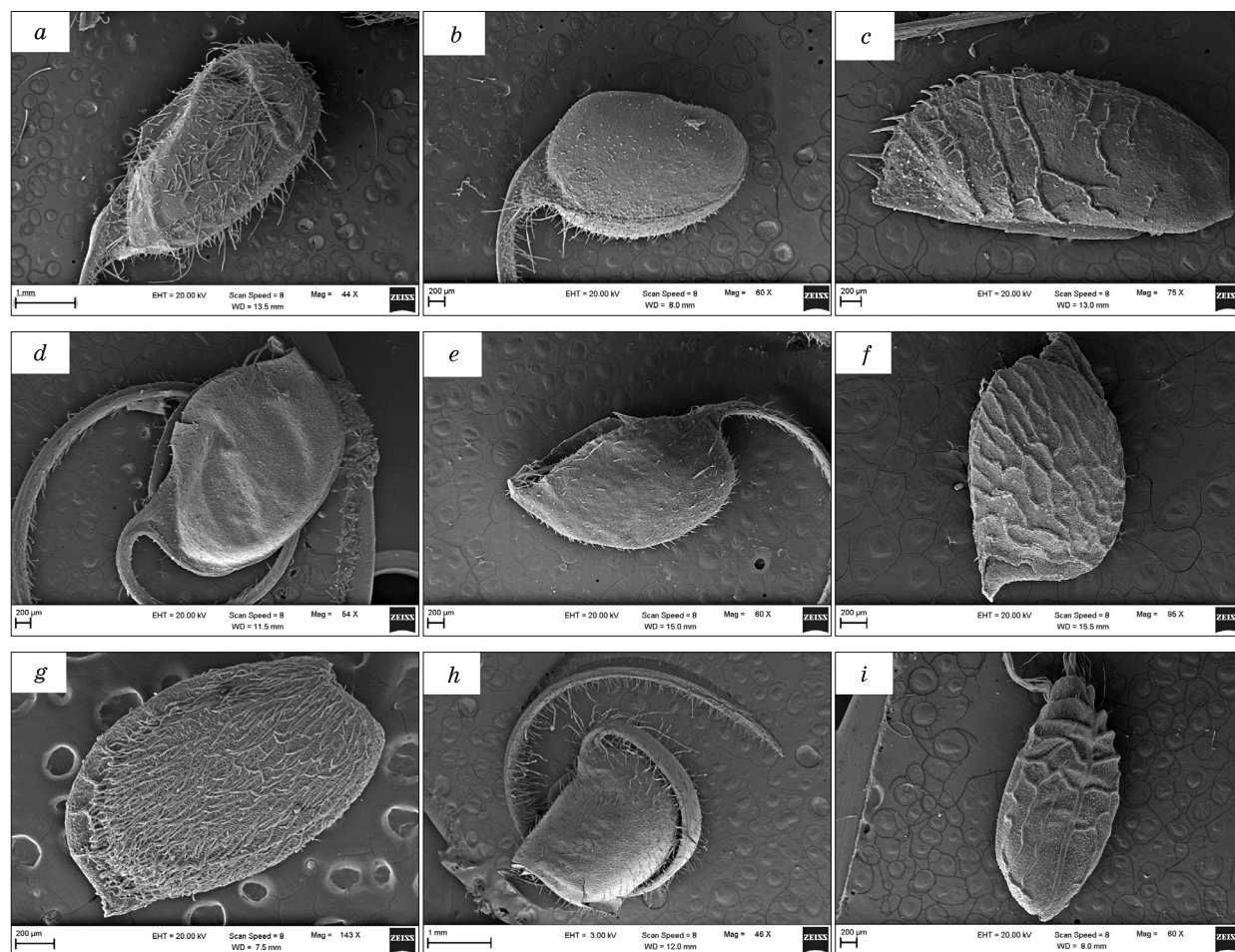


Рис. 8. Общий вид мерикарпиев представителей секций *Lanuginosa*, *Tuberosa*, *Divaricata*, *Trygonium*, *Batrachioides*, *Ruberta*.

a – *G. bohemicum*, b – *G. transversale*, c – *G. divaricatum*, d – *G. columbinum*, e – *G. schrenkianum*, f – *G. molle*, g – *G. pusillum*, h – *G. rotundifolium*, i – *G. robertianum*.

Fig. 8. General view of mericarps of representatives of sect. *Lanuginosa*, *Tuberosa*, *Divaricata*, *Trygonium*, *Batrachioides*, *Ruberta*.

крупными размерами (см. таблицу). У мерикарпиев *G. molle* и *G. pusillum* отсутствует мозолистый бугорок, у *G. rotundifolium* – присутствует. Мерикарпии *G. molle* и *G. pusillum* широкоэллипсоидальной формы, сплюснутые с боков; полушаровидные у *G. rotundifolium* (см. таблицу). Поверхность мерикарпиев *G. molle* складчатая, голая (см. рис. 8, f); *G. pusillum* – ровная, равномерно обильно опушенная, по спинке имеется характерный только для этого вида выступающий голый гребень с поперечными ровными складками (см. рис. 8, g). Поверхность мерикарпиев *G. rotundifolium* ровная, редко, более или менее равномерно опушенная, первичная скульптура сетчатая (см. рис. 8, h). Первичная скульптура *G. molle* колликулярная. Экзокарпий состоит из выпуклых полигональных клеток, с заглубленными, тонкими, одинарными, ровными антиклинальными стенками. Первичная

скульптура поверхности мерикарпиев у *G. pusillum* сетчатая, экзокарпий состоит из полигональных клеток с отчетливо выступающими, тонкими, двойными, ровными антиклинальными стенками. Первичная скульптура поверхности мерикарпиев у *G. rotundifolium* – сетчатая, экзокарпий состоит из вытянутых полигональных клеток с тонкими, одинарными, узловатыми антиклинальными стенками. Вторичная скульптура поверхности мерикарпия *G. molle* не выражена; *G. pusillum* – бугорчатая; *G. rotundifolium* – слабоморщинисто-бугорчатая (см. рис. 9, f, g, h).

Секция *Ruberta*. Из секции *Ruberta* изучен один вид *G. robertianum* (см. рис. 8, i). Вскрытие мерикарпиев по типу ЕТ, длина 3.0–3.2 мм и ширина 1.2–1.5 мм, форма продолговато-яйцевидная (см. таблицу). На верхушке мерикарпия имеется две длинных щетинки. Поверхность перикарпия

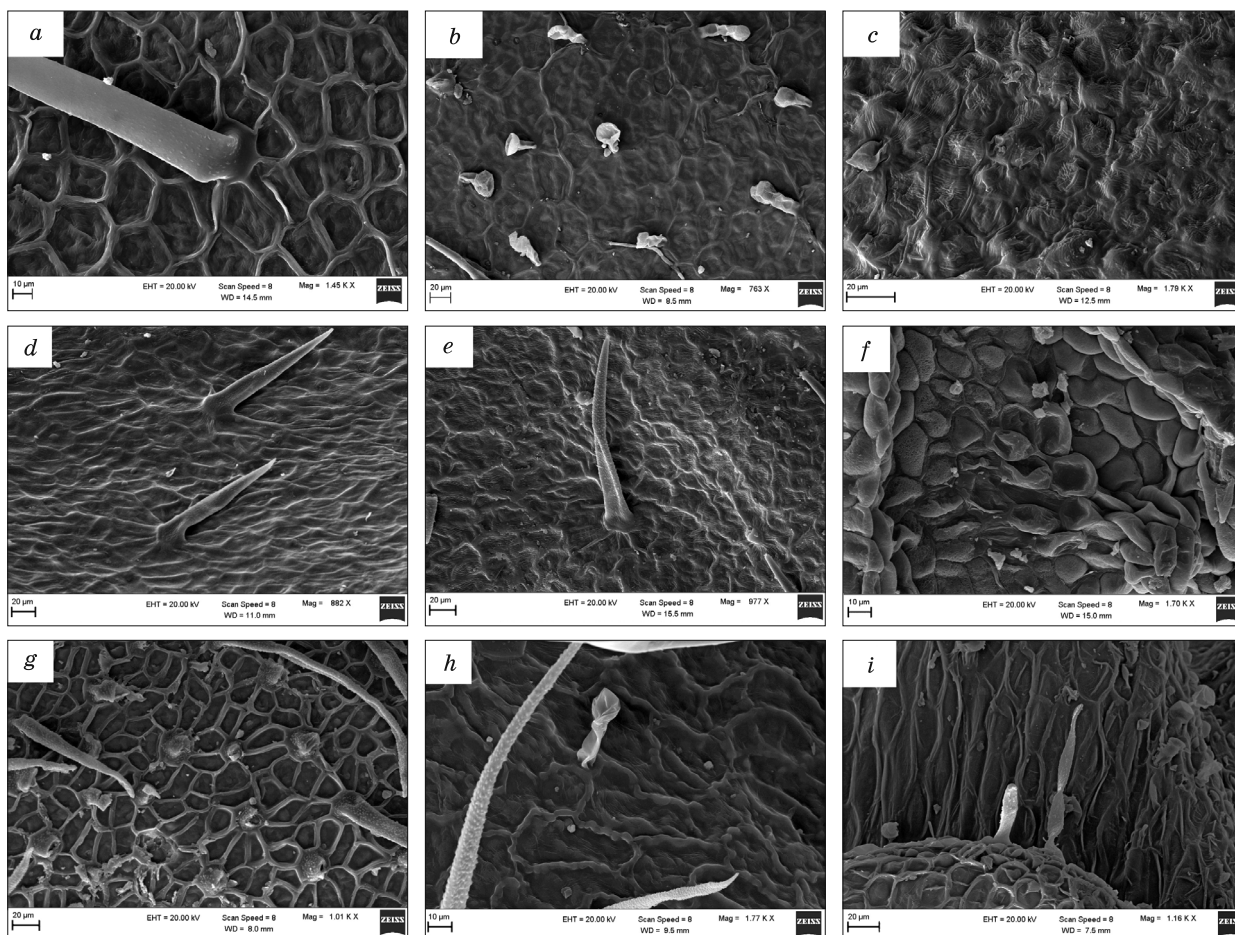


Рис. 9. Поверхность перикарпия представителей секций *Lanuginosa*, *Tuberosa*, *Divaricata*, *Trygonium*, *Batrachioides*, *Ruberta*.

a – *G. bohemicum*, b – *G. transversale*, c – *G. divaricatum*, d – *G. columbinum*, e – *G. schrenkianum*, f – *G. molle*, g – *G. pusillum*, h – *G. rotundifolium*, i – *G. robertianum*.

Fig. 9. The surface of the pericarp of representatives of sect. *Lanuginosa*, *Tuberosa*, *Divaricata*, *Trygonium*, *Batrachioides*, *Ruberta*.

складчатая, почти голая: на складках у верхушки имеются отдельно стоящие трихомы, на поверхности имеются также железки без ножек. Первичная скульптура поверхности перикарпия сетчатая, экзокарпий состоит из вытянутых полигональных клеток, с тонкими, двойными, ровными антиклинальными стенками; вторичная скульптура – слабоморщинистая (см. рис. 9, i).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Морфология плодов играет важную роль в систематике рода *Geranium*. Все описанные признаки плода можно использовать в систематических целях на разных уровнях – родовом: морфология плода (при разделении родов *Erodium* и *Geranium*); подродовом: механизм вскрывания плода; секционном, подсекционном и видовом: форма, размеры перикарпия, особенности поверхности пери-

карпия. На видовом уровне у многих видов есть отличия во вторичной скульптуре экзокарпия. Вид *G. rotundifolium* должен быть исключен из секции *Batrachioides* и подрода *Robertium* соответственно. И перенесен в подрод *Geranium*, предварительно в секцию *Geranium*. С. Aedo (2023) также относит этот вид к подроду *Geranium*, но не определяет его ни в одну из секций, оставляя в “other species from Eurasia” – группе видов, для которых не определено родство. Для более точного вывода необходимы дополнительные исследования. Данные по форме, размерам, наличию мозолистого бугорка, типу поверхности перикарпия совпадают с полученными нами. Данные по строению первичной и вторичной скульптуры не приводились ранее в том виде, в котором мы даем их в этой работе. В основном, это были обобщенные сведения без конкретного описания особенностей строения.

Благодарности. Автор выражает благодарность д.б.н. Т.И. Кравцовой (БИН РАН) за ценные замечания и дополнения при подготовке статьи к печати, С.Н. Панкову (ЦСБС СО РАН) за помощь при работе на СЭМ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ЦСБС СО РАН № АААА-А21-121011290024-5. В статье использовался материал научной коллекции Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (УНУ 440537, Гербарий NS, NSK).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

- Артюшенко З.Т., Федоров Ал.А. 1986.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л. 392 с. [Artyushenko Z.T., Fyodorov Al.A. 1986. Atlas of descriptive morphology of higher plants. Fetus. Leningrad. 392 p. (In Russian)].
- Бобров Е.Г. 1949.** Род Герань – *Geranium* L. В: Флора СССР. Т. 14. Ред. Б.К. Шишкин, Е.Г. Бобров. М.; Л. 2-62. [Bobrov E.G. 1949. *Geranium* L. In: B.K. Shishkin, E.G. Bobrov (Eds.). Flora USSR. Vol. 14. Moscow, Leningrad. 2-62. (In Russian)].
- Долматова А.П. 1992.** Карпологическое изучение однолетних гераней (Geraniaceae) флоры Кавказа. *Ботанический журнал*. 77(9):31-35. [Dolmatova A.P. 1992. The carpological investigation of annual Gerania (Geraniaceae) of the Caucasian flora. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 77(9):31-35. (In Russian)].
- Каден Н.Н. 1964а.** Еще о способах вскрывания плодов. *Ботанический журнал*. 49(12):1776-1779. [Kaden N.N. 1964a. More about methods of opening fruits. *Botanicheskii Zhurnal = Botanical Journal*. 49(12):1776-1779. (In Russian)].
- Каден Н.Н. 1964б.** Морфология плодов гераниевых. *Научные доклады высшей школы, серия Биологические науки*. 2:97-102. [Kaden N.N. 1964b. Morphology of *Geranium* fruits. *Nauchnye doklady vysshei shkoly, seriya Biologicheskije Nauki = Scientific report Higher School, series Biological Sciences*. 2:97-102. (In Russian)].
- Каден Н.Н., Лановая В.П. 1963.** Морфология гинецея и плода гераниевых. *Научные доклады высшей школы, серия Биологические науки*. 4:104-109. [Kaden N.N., Lanovaya V.P. Morphology of gynoecium and fruit of Geraniaceae. *Nauchnye doklady vysshei shkoly, seriya Biologicheskije Nauki = Scientific report Higher School, series Biological Sciences*. 4:104-109. (In Russian)].
- Левина Р.Е. 1957.** Способы распространения плодов и семян. М. 358 с. [Levina R.E. 1957. Methods of dispersal of fruits and seeds. Moscow. 358 p. (In Russian)].
- Мордак Е.В. 1981.** Семейство гераниевые (Geraniaceae). В: Жизнь растений. Т. 5. Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М. 277-280. [Mordak E.V. Fam. Geraniaceae. In: A.L. Takhtadjan (Ed.). Plant Life. Moscow. Vol. 5. 277-280. (In Russian)].
- Пешкова Г.А. 1996.** *Geranium* L. – Герань. В: Флора Сибири: Geraniaceae–Cornaceae. Т. 10. Отв. ред. Л.И. Малышев. Новосибирск. 8-21. [Peschkova G.A. 1996. *Geranium* L. In: L.I. Malyshev (Ed.). Flora of Siberia: Geraniaceae–Cornaceae. Vol. 10. Novosibirsk. 8-21. (In Russian)].
- Трошкина В.И. 2019.** Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны. *Растительный мир Азиатской России*. 35(3):13-28. DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28) [Troshkina V.I. 2019. The synopsis of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai Mountain Country. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 35(3):13-28. (In Russian)].
- Трошкина В.И. 2022.** Особенности опушения мерикарпиев некоторых видов рода *Geranium*. Классификация трихом. *Turczaninowia*. 25(4):33-46. DOI: 10.14258/turczaninowia.25.4.6 [Troshkina V.I. 2022. Features of pubescence of mericarps of some species of the genus *Geranium*. Trichomes classification. *Turczaninowia*. 25(4):33-46. (In Russian)].
- Цвелев Н.Н. 1993.** Заметки о гераниевых (Geraniaceae) флоры Восточной Европы. *Новости систематики высших растений*. 29:95-99. [Tzvelev N.N. 1993. Notes on the Geraniaceae flora of Eastern Europe. *Novosti Sistematiki Vysshikh Rasteniy = Novitates Systematicae Plantarum Vascularum*. 29:95-99. (In Russian)].
- Цвелев Н.Н. 1996.** Сем. Geraniaceae Juss. – Гераниевые. В: Флора Восточной Европы. Т. 9. Ред. Н.Н. Цвелев. СПб. 370-388. [Tzvelev N.N. 1996. Fam. Geraniaceae. In: N.N. Tzvelev (Ed.). Flora Europae Orientalis. Vol. 9. St. Petersburg. 370-388. (In Russian)].
- Цвелев Н.Н. 2000.** Род *Geranium* – Герань. В: Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 496-499. [Tzvelev N.N. 2000. Genus *Geranium*. In: Manual of the Vascular Plants of North-West Russia (Leningrad, Pskov and Novgorod provinces). St. Petersburg. 496-499. (In Russian)].
- Цыренова Д.Ю. 2007.** Герани (*Geranium*, Geraniaceae) в бассейне Амура. Систематика, распространение, филогения. Хабаровск. 182 с. [Tsyrenova D.Yu. 2007. Genus *Geranium* L. (Geraniaceae) in the Amur River basin. Systematics, distribution, phylogeny. Khabarovsk. 182 pp. (In Russian)].
- Aedo C. 2000.** The genus *Geranium* L. (Geraniaceae) in North America. I. Annual species. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 58(1):39-82.
- Aedo C. 2001.** The genus *Geranium* L. (Geraniaceae) in North America. II. Perennial species. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 59(1):3-65.
- Aedo C. 2017.** Ajustes nomenclaturales en *Geranium* L. (Geraniaceae). *Acta Botanica Malacitana*. 42(2):299-300. DOI: 10.24310/abm.v42i2.2750

- Aedo C. 2023.** A Monograph of the genus *Geranium* L. (Geraniaceae). Madrid. 898 p.
- Aedo C., Aldasoro J.J., Navarro C. 1998.** Taxonomic revision of *Geranium* sections *Batrachioidea* and *Divaricata* (Geraniaceae). *Annals of the Missouri Botanical Garden*. 85:594-630.
- Aedo C., Aldasoro J.J., Navarro C. 2002.** Revision of *Geranium* sections *Azorelloida*, *Neoandina*, and *Paramensia* (Geraniaceae). *Blumea*. 47:205-297.
- Barthlott W. 1981.** Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic Journal of Botany*. 1(3): 345-355.
- Boesewinkel F.D., Bouman F. 1984.** The seed: structure. In: B.M. Johri (Ed.). *Embryology of angiosperms*. Berlin. P. 567-610.
- Chen C.-H., Wang C.-M. 2007.** *Geranium pusillum* L. (Geraniaceae): A Newly Naturalized Plant in Taiwan. *Taiwania*. 52(3):270-275.
- Hedlund T. 1902.** Om frukten hos *Geranium bohemicum*. *Botaniska notiser*. 1:1-39.
- Keshavarzi M., Esfandani-Bozchaloyi S. 2018.** Macro- and micro-morphological study of fruits and seeds in the genus *Geranium* (Geraniaceae). *Phytotaxa*. 371(3):185-204. DOI: 10.11646/phytotaxa.371.3.3
- Knuth R. 1912.** *Geranium* L. Das Pflanzenreich regni vegetabilis conspectus. Leipzig. 53. 640 s.
- Murley M.R. 1951.** Seeds of the Cruciferae of Northeastern North America. *The American Midland Naturalist Journal*. 46(1):1-81.
- Thiers B.M. 2024.** (updated continuously). Index Herbariorum. URL: <https://sweetgum.nybg.org/science/ih/> [last accessed 2024]
- Tokarski M. 1972.** Morphological and taxonomical analysis of fruits and seeds of the European and Caucasian species of the genus *Geranium* L. *Monographiae Botanicae*. 36:5-113.
- Yeo P.F. 1984.** Fruit-discharge-type in *Geranium* (Geraniaceae): its use in classification and its evolutionary implications. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 89:1-36.
- Yeo P.F. 1992.** A Revision of *Geranium* L. in South-West China. *Edinburgh Journal of Botany*. 49(2):123-211.

MACRO- AND MICROMORPHOLOGY OF FRUITS OF SOME SPECIES OF THE GENUS *GERANIUM* (GERANIACEAE)

Viktoriya I. Troshkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Russia; wtroshkina@yandex.ru

The article presents the results of macro- and micromorphological study of fruits of 41 taxa (40 species and two varieties) of the genus *Geranium* L. from three subgenera and 12 sections. The shape, size, surface of the pericarp, and structural features of the exocarp cells were studied. For the species *G. laetum* Ledeb., *G. pseudosibiricum* J. Mayer, *G. asiaticum* Serg., *G. albiflorum* Ledeb., *G. malyshevii* Troshkina, *G. affine* Ledeb., *G. sergievskajae* (Peschkova) Troshkina, *G. transbaicalicum* Serg., *G. turczaninovichii* (Serg.) Troshkina, *G. popovii* (Tzvelev) Tzvelev, the structural features of the fruit were studied using SEM for the first time. The species *G. rotundifolium* is preliminarily excluded from the section *Batrachioidea* and, accordingly, the subgenus *Robertium* and transferred to the section *Geranium* of the subgenus *Geranium*. It is shown that the morphology of the fruit and the mechanism of its dehiscence can be used to separate taxa at the level of genus and subgenus; the shape of the mericarp, the features of the sculpture of the pericarp surface – at the level of section, subsection and species.

Kew words: Geraniaceae, *Geranium*, mericarp, scanning electron microscope, sculpture of pericarp surface.

For citation: Troshkina V.I. 2024. Macro- and micromorphological characters of fruits of some species of the genus *Geranium* (Geraniaceae). *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii = Flora and Vegetation of Asian Russia*. 17(4):281-299. DOI: 10.15372/RMAR20240402

Acknowledgements. The author expresses gratitude to T.I. Kravtsova (Komarov Botanical Institute of RAS) for valuable comments and additions when preparing the article for publication and S.N. Pankov (CSBG SB RAS) for assistance in working with SEM.

The work was carried out within the framework of the state task of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS under the project No. AAAA-A21-121011290024-5. Scientific collections Central Siberian Botanical Garden SB RAS (USU 440537, Herbarium NS, NSK) were used in the work.

ORCID ID

V.I. Troshkina 0000-0001-5762-4357

Конфликт интересов. Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

Conflict interest. Author declares no conflict of interest.

Поступила в редакцию / Received by the editors 11.03.2024

Принята к публикации / Accepted for publication 20.03.2024