



УДК 581.95+582.751.2

Особенности опушения мерикарпиев некоторых видов рода *Geranium*. Классификация трихом

В. И. Трошкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, д. 101, г. Новосибирск, 630090, Россия
E-mail: vitroshkina@csbg.nsc.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-5762-4357>

Ключевые слова: волоски, классификация, мерикарпий, опушение, трихомы, Geraniaceae.

Аннотация. Изучены особенности опушения мерикарпиев у 34 таксонов видового и внутривидового рангов рода *Geranium* из разных секций. На основании изученных материалов разработана классификация трихом на поверхности мерикарпиев. Выделено две группы трихом: нежелезистые, включающие три типа и шесть подтипов, и железистые, включающие один тип и четыре подтипа. Впервые описаны нежелезистые простые неветвистые лентовидные трихомы (ЛП), нежелезистые сложные однорядные неветвистые крючковатые трихомы (КрС), нежелезистые сложные однорядные неветвистые винтообразные трихомы (ВС), нежелезистые сложные однорядные ветвистые нитевидные паутинистые трихомы (ПС), длинные железистые головчатые неветвистые сложные трихомы с большой головкой (ГДб). Проанализированы типы трихом поверхности мерикарпиев по их встречаемости в различных секциях рода *Geranium*. Показано, что есть типы трихом, характерные для мерикарпиев видов большинства секций, и типы трихом, характерные для мерикарпиев видов одной-двух секций или даже одного вида из секции. Это дает основание рассматривать некоторые признаки трихом в качестве видовых и секционных признаков. В то же время этот вопрос требует дальнейшего изучения поверхности мерикарпиев представителей других видов как из уже исследованных секций, так и из новых секций.

Features of pubescence of mericarps of some species of the genus *Geranium*. Trichomes classification

V. I. Troshkina

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, 630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya St., 101, 630090, Russian Federation

Keywords: classification, Geraniaceae, hairs, mericarp, pubescence, trichomes.

Summary. The features of pubescence of mericarps in 34 taxa of species and intraspecific ranks of the genus *Geranium* from different sections were studied. Based on the studied materials, a classification of trichomes on the surface of mericarps has been developed. Two groups of trichomes have been distinguished: non-glandular, including three types and six subtypes, and glandular, including one type and four subtypes. For the first time, non-glandular simple unbranched ribbon-like trichomes (LP), non-glandular complex uniserial unbranched hooked trichomes (CrS), non-glandular complex uniserial unbranched helical trichomes (BC), non-glandular complex uniserial branched filamentous arachnoid trichomes (PS), long glandular capitate unbranched complex trichomes with big head (GLb). The types of mericarp trichomes were analyzed according to their occurrence in different sections of the genus *Geranium*. It has been shown that there are types of trichomes that are characteristic of the mericarps of the species of most sections, and types of trichomes that are characteristic of the mericarps of species of one or two sections, or even one species from the sections. This is the basis for considering some characters of trichomes as a specific and sectional characters. At the same time, this issue requires further study of the surface of mericarps of representatives of other species, both from the already studied sections and from new sections.

Введение

Задача выявления диагностических признаков – одна из главных в систематике. Для представителей рода *Geranium* L. (Geraniaceae Juss.) важными признаками является качественный и количественный характер опушения разных органов.

В ведущих флористических работах, таких как «Флора СССР» (Bobrov, 1949), «Флора Сибири» (Peshkova, 1996), а также в работах Л. П. Сергиевской (Sergiyevskaya, 1934, 1935), М. С. Новоселовой (Novosselova, 1996, 1999), Д. Ю. Цыреновой (Tsyrenova, 2007) опушение надземных органов растения часто используется в качестве видового диагностического признака.

Материалы и методы

Материалом для сравнительно-морфологического анализа послужили образцы мерикарпиев и их придатков, взятые с гербарных экземпляров, хранящихся в Гербариях NS, NSK (г. Новосибирск, Центральный сибирский ботанический сад СО РАН), ТК (г. Томск, Национальный исследовательский Томский государственный университет), LE (г. Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН), MW (г. Москва, Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета), HAL (Halle (Saale), Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg).

Исследование строения и особенностей прикрепления волосков проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss EVO MA 10 в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. Мерикарпии крепились к предметному столику с помощью клейкой ленты, далее производилось напыление золотом напылителем Mini SC 7620, затем – сканирование. Съемка производилась при увеличении от $\times 35$ для фотографирования общего вида поверхности мерикарпия до $\times 1960$ для фотографирования деталей строения волосков.

Исследовано около 175 проб, по 5 для каждого из 34 таксонов видового и внутривидового рангов из 11 секций: *Geranium*, *Recurvata* (Knuth) Novosselova, *Eriantha* Novosselova, *Palustria* Knuth, *Sibirica* Knuth, *Trygonium* Dumort, *Tuberosa* (Boiss.) Koch ex Reiche, *Batrachoides* Koch, *Divaricata* Rouy, *Ruberta* Dumort., *Neoandina* Aedo. Пробы взяты с гербарных экземпляров из разных районов Алтайского и Красноярского краев, Рязанской, Брянской, Новосибирской, Амурской,

Магаданской областей, Республики Абхазии, Республики Крым, Украины, Республики Казахстан, Республики Таджикистан, Монголии, Китайской Народной Республики, Республики Корея, Республики Кипр, США (штат Южная Дакота), Республики Перу.

Исследованные образцы

1. *Geranium affine* Ledeb.: «Западная Монголия, Баян-Улэгэйский аймак, Монгольский Алтай, верховья р. Джелты, долина Сангинин-Гола близ границы с Китаем, № 7942, 1700 м над ур. м. 14 VIII 1979. И. А. Губанов» (MW0184623).

2. *G. alpestre* Schuhr.: «[Украина] Карпаты, Восточные полонины, гора Петрос, альпийский пояс, северный склон, горелый выгон с *Deschampsia caespitosa*, № 222, 48°15' с. ш. 24°20' в. д. 12 IX 1948. К. Н. Игошина» (LE).

3. *G. asiaticum* Serg.: «Каинский у., между пос. Орловским и с. Константиновским, северо-западнее оз. Чаны, березовый колок. 20 VII 1913. Л. Уткин» (LE).

4. *G. bicknellii* Britton: «British Columbia, Charlie Lake, № 5495, 56°21' N, 120°58' E. 1 VIII 1969. Т. С. Bryashaw» (LE).

5. *G. bohemicum* L.: «Рязанская обл., Рыбновский р-н, в 2 км к западу от с. Криума, на гари. 21 VII 2006. М. В. Казакова, Д. С. Ламзов» (MW0423054).

6. *G. collinum* Steph. ex Willd. var. *eglandulosum* Ledeb.: «In herbosis prope Semipalatinsk, nec non in arenosis deserti Soongoro-Kirghisici Kokbekty et Dschartasch. 165. 1840. Karelin, Kiriloff» (TK).

7. *G. collinum* Steph. ex Willd. var. *glandulosum* Ledeb.: «Между дд. Камышенкой и Березовкой, солонцы. 16 VIII 1891. П. Н. Крылов» (TK).

8. *G. columbinum* L.: «Крымская обл., Ялта, на лесном лугу. 24 V 1905. К. Гольде» (TK).

9. *G. divaricatum* Ehrh.: «Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 20 км южнее с. Пржевальское, окр. кордона по дороге на Кызылкум, лиственничник. 25 VI 2002. Е. А. Королюк» (NSK).

10. *G. erianthum* DC.: «Магаданская обл., Ольский р-н, окр. пос. Гадня, лиственничник высокотравный, описание № 4. 24 VII 2008. С. В. Овчинникова, И. В. Хан, Д. С. Лысенко, А. Овчинников» (NSK).

11. *G. koreanum* Kom.: «Korea Septentrionalis, provincial Pen-nian, districtum Kenge, subdist. Chu-czan, долина Андори, Amnok-gan-Jalu-dsian, растение лесное. 21 VIII 1897. V. L. Komarov» (LE).

12. *G. maximowiczii* Regel et Maak: «Амурская обл., хребет Тукурингра, Зейский заповедник, Белобородовский ключ, крутой щебнистый склон южной экспозиции. 6 VIII 1977. И. А. Губанов, О. А. Тузов» (MW0154826).
13. *G. molle* L.: «Абхазская АССР, Сухуми, сорное. 1 V 1916. В. Маркович» (NSK).
14. *G. nepalense* Sweet: «China, Suchuan Province, Mount Siguniang (Four Sisters Mountain), near Wo long village, 3000 m. 07 VI 2018. А. Erst» (NSK).
15. *G. pamiricum* Ikonn.: «МНР, Кобдосский аймак, 7 км на юг от пос. Булган, луг по берегу зарастающей протоки в древней долине р. Булган, № 5078, 1000 м над ур. м. 15 VIII 1982. И. А. Губанов» (MW0184634).
16. *G. platyanthum* Duthie: «Nördliche Mongolei, Grenze zwischen Chubsugul und Bulgan Aimag, Namron-uul, Birken-Lärchen-Wald. 22 VII 1983. W. Hilbig» (HAL).
17. *G. pratense* L.: «Алтайский край, Курьинский р-н, окр. с. Колывань, березово-сосновый осочковый лес. 2 VIII 2010. А. Е. Гребенникова» (NSK).
18. *G. popovii* (Tzvelev) Tzvelev: «Украина, дубовый лес в парке «Олександрія» у г. Белая Церковь. В большом количестве – сорное. 15 IX 1956. А. Т. Борисова» (LE).
19. *G. pseudosibiricum* J. Mäyer: «Республика Бурятия, Еравнинский р-н, окр. д. Укыр, лиственнично-березовый лес, 968 м над ур. м., 52°31'13.3" с. ш. 111°24'17.6" в. д. 30 VI 2018»; «Красноярский край, за г. Красноярском, березовый лес с розово-черемухово-кизилыниковым подлеском, 240 м над ур. м., 55°59.775' с. ш. 93°15.275' в. д. 26 VI 2018 (locus classicus). В. И. Трошкина» (NSK).
20. *G. pusillum* L.: «Брянская обл., Навлинский р-н, у р. Ревны. 10 VII 1982. А. К. Скворцов» (NSK0061204).
21. *G. rectum* Trautv.: «Джунгария, Вост. Тянь-Шань, район Урумчи, верховье реки Тасенку, местность Биангоу, еловый лес, № 312. 24 IX 1929. М. Г. Попов» (LE).
22. *G. regelii* Nevski: «Таджикистан, южный склон Кураминского хр., басс. р. Ангрэн, сев. склон г. Бабай-Хатан, на каменистой вершине, 3300 м над ур. м., № 266. 14 VIII 1947. В. А. Никитин» (LE).
23. *G. rivulare* Vill.: «Herb. Ledebour, 59, m. Thoir» (LE).
24. *G. robertianum* L.: «Брянская обл., Брасовский р-н, 3 км южнее ст. Погребы. 5 VII 1982. А. К. Скворцов» (NSK0061205).
25. *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, A-763, 10–20 m. 34°58'50"N, 34°01'30"E. 19 IV 2006. А. 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, А-763, 10–20 м над ур. м., 34°58'50" с. ш. 34°01'30" в. д. 19 IV 2006. А. Серегин, И. Привалова» (MW0741091).
26. *G. saxatile* Kar. et Kir.: «Казахстан, Талды-Курганская обл., окр. Копала, Джунгарский Алатау, горы Каратау. 7 IX 1972. М. Пименов, Л. Сдобина, Е. Елюйков» (MW0850828).
27. *G. schrenkianum* Trautv. ex A. K. Becker: «Казахская ССР, Целиноградская обл., р. Терсаккана, горы Кокшетау, на разнотравном лугу у родника. 12 VII 1957. В. Грубов, Т. Попова» (NSK).
28. *G. sergievskajae* (Serg.) Troschkina: «Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-н, Хемчикская котловина, окр. г. Чадан, парковый березовый лес в долине р. Чадан. 29 VII 1976. А. Куминова, Г. Макарова» (NS0022143).
29. *G. sibbaldioides* Benth. subsp. *elongatum* (Wedd.) Aedo: «Peru, Puno: Sachpata in graminos, plantae peruvianaе Ed. R. F. Hochenacker, Nr. 2518a. VII 1854. W. Lechler» (HAL).
30. *G. sibiricum* L.: «Алтайский край, Павловский р-н, с. Колыванское, в саду. 18 VIII 2012. В. И. Ивлева» (NSK).
31. *G. sylvaticum* L.: «Барнаульский у., Алеуский сосновый бор, между Вернеалеусским и Антоновой. 29 VI 1913. П. Н. Крылов» (ТК).
32. *G. transbaicalicum* Serg.: «Монголия, Центральный аймак, в 145 км к югу от г. Дзун-мод, разнотравно-злаковая горная степь у подножья каменистого склона. 21 VIII 1995. В. В. Неронов» (MW0184751).
33. *G. transversale* Kar. et Kir.: «Казахстан, Курчумский р-н, в 120 км от г. Курчум, урочище Киин-Кериш, опустыненная степь, 48°14'15.468" с. ш. 84°33'31.752" в. д. 20 V 2012. А. Н. Куприянов, А. Ю. Королук, Н. Н. Лацинский» (NSK).
34. *G. viscosissimum* Fisch. et C. A. Mey.: «South Dakota County, Lawrence / Pennington, 3 mi. W. of Rockford, Black Hills, at the prairie slope, № 863. 7 VII 1978. L. Malyshev» (NSK0065135).

Результаты и обсуждение

Согласно исследованиям ряда авторов (Sergiyevskaya, 1935; Bobrov, 1949; Peshkova, 1996; Troshkina, 2015, 2016, 2019), особенности опу-

шения различных частей растения: стебля, листьев, цветоносов и цветоножек, чашелистиков, лепестков, плодов служат важными диагностическими признаками видового уровня, реже – секционного.

Полная классификация трихом рода *Geranium* до сих пор не была разработана. Большинство авторов (Sergiyevskaya, 1935; Bobrov, 1949; Peshkova, 1996; etc.) при описании опушения у представителей рода не различают простые и сложные волоски, а выделяют волоски простые и железистые. Это, по нашему мнению, не корректно, а правильным будет различать железистые и нежелезистые, простые и сложные трихомы, поскольку и нежелезистые, и железистые трихомы могут быть как простыми, так и сложными. Простыми считаются трихомы, состоящие из одной клетки, сложными – из двух и более. По классификации С. Aedo (2001), у гераней встречаются железистые и нежелезистые трихомы. Железистые делятся по длине на большие и малые.

Надземные органы всех исследованных нами представителей рода опушены трихомами раз-

личного строения, которые могут быть отнесены к нескольким структурным типам. Ранее мы (Troshkina, 2015) уже предлагали классификацию трихом для рода *Geranium*. Однако она была основана на результатах изучения характера опушения цветоножек и чашелистиков. В то же время следует иметь в виду, что опушение плодов также играет значительную роль в систематике рода. Поэтому в данной работе мы рассмотрим типы волосков, покрывающих мерикарпии и их придатки.

Основой для создания классификации трихом послужили работы З. Т. Артюшенко, А. А. Федорова (Artyushenko, Fedorov, 1986), Е. В. Байковой (Baykova, 2006), Э. В. Бойко (Boiko, 2011) и др. Поскольку в данной работе рассмотрены не все виды рода, а лишь их часть, классификация может быть в дальнейшем дополнена.

Опушение мерикарпия и его придатка состоит из двух групп трихом, которые делятся на несколько типов (табл. 1).

Таблица 1

Классификация трихом мерикарпиев у видов рода *Geranium*

Группа	Тип	Подтип	Сокращение
нежелезистые	простые неветвистые волоски	шиловидные	ШП
		лентовидные	ЛП
	сложные однорядные неветвистые волоски	конические	КС
		крючковатые	КрС
		винтообразные	ВС
сложные однорядные ветвистые волоски	нитевидные паутинистые	ПС	
железистые	головчатые неветвистые сложные волоски	короткие до 100 мкм дл.: 1–3(4)-клеточная ножка и одноклеточная овальная головка (11)15–30(35) мкм в диам.	ГО
		короткие до 100 мкм дл.: 2-клеточная ножка и одноклеточная округлая широкая головка 30–35 мкм в диам.	ГК
		длинные до 2300 мкм дл.: (1)3–6-клеточная ножка, 1–3-клеточная шейка и одноклеточная головка 30–35 мкм в диам.	ГДм
		длинные: 2-клеточная ножка до 700 мкм в дл., 1-клеточная широкая головка 50–155 мкм шир. и 80–130 мкм дл.	ГДб

Трихомы, покрывающие мерикарпии *Geranium*, разнообразны по строению: они различаются по длине, количеству и размерам клеток ножки, наличию или отсутствию клеток шейки и их

количеству, форме и размерам головки. Головка у всех изученных головчатых волосков состоит из одной клетки.

Трихомы представителей рода *Geranium* делятся на две группы: нежелезистые и железистые (табл. 1). У представителей рода *Geranium* опушены, за редким исключением, все надземные части. Железистые трихомы чаще встречаются на цветоножках, чашелистиках, плодах, реже – на цветоносах, стебле. Нежелезистыми трихомами опушены все надземные части растения. Исключением являются некоторые виды, у которых могут отсутствовать трихомы всех типов на стеблях, мерикарпиях или других частях растения.

Группа нежелезистых трихом делится на три типа: простые неветвистые волоски, сложные однорядные неветвистые волоски, сложные однорядные ветвистые волоски. Простые неветвистые волоски делятся на два подтипа: шиловидные (ШП – шиловидные простые) (рис. 7А–В) и лентовидные (ЛП – лентовидные простые) (рис. 7Г). Сложные однорядные неветвистые волоски включают в себя подтипы конические (КС – конические сложные) (рис. 7Д, 7Е), крючковатые (КрС – крючковатые сложные) (рис. 7Ж) и винтообразные (ВС – винтообразные сложные) (рис. 7З) трихомы. Сложные однорядные ветвистые волоски имеют один подтип – нитевидные паутинистые трихомы (ПС – паутинистые сложные) (рис. 7И).

Группа железистых трихом имеет один тип – головчатые неветвистые сложные волоски с четырьмя подтипами: короткие до 100 мкм дл. с овальной головкой (ГО – головчатые с овальной головкой) (рис. 7Й, 7К); короткие до 100 мкм дл.

с округлой головкой (ГК – головчатые с округлой головкой) (рис. 7Л); длинные до 2300 мкм дл. с маленькой головкой (ГДм – головчатые длинные с маленькой головкой) (рис. 7М); длинные до 700 мкм дл. с большой головкой (ГДб – головчатые длинные с большой головкой) (рис. 7Н).

Мы проанализировали распределение типов трихом по секциям (табл. 2). Наиболее распространенными являются головчатые неветвистые сложные короткие, до 100 мкм дл., трихомы (ГО). Они есть у представителей всех исследованных секций и у большинства исследованных видов (кроме *G. molle* из секции *Batrachioides*). Во всех секциях, кроме *Ruberta* и *Neoandina* встречаются нежелезистые сложные неветвистые конические трихомы (КС). Также у представителей 8 секций из 11 исследованных в опушении мерикарпиев присутствуют нежелезистые простые неветвистые шиловидные трихомы (ШП). Наличие железистых головчатых неветвистых сложных длинных трихом (ГДм) является диагностическим признаком для многих видов и встречается у большого числа видов исследованных секций: в 6 секциях из 11.

Только для видов секции *Recurvata* характерно наличие следующих типов трихом на мерикарпиях: нежелезистых простых неветвистых лентовидных (ЛП) и железистых головчатых неветвистых сложных коротких до 100 мкм дл. с 2-клеточной ножкой и одноклеточной округлой широкой головкой (ГК). Нежелезистые сложные однорядные неветвистые крючковатые трихомы (КрС) покрывают мерикарпии одного вида

Таблица 2

Распределение типов трихом в секциях рода *Geranium*

Трихомы \ Секция	ШП	ЛП	КС	КрС	ВС	ПС	ГО	ГК	ГДм	ГДб
<i>Batrachioides</i>	+(1/3)	–	+(2/3)	+(1/3)	–	–	+(2/3)	–	+(1/3)	–
<i>Divaricata</i>	+(1/2)	–	+(1/2)	–	–	–	+(2/2)	–	+(1/2)	+(1/2)
<i>Eriantha</i>	–	–	+(2/2)	–	–	+(1/2)	+(2/2)	–	+(1/2)	–
<i>Geranium</i>	+(2/7)	–	+(6/7)	–	–	–	+(7/7)	–	+(5/7)	+(1/7)
<i>Neoandina</i>	+(1/1)	–	–	–	–	–	+(1/1)	–	–	–
<i>Palustria</i>	+(1/2)	–	+(2/2)	–	–	–	+(2/2)	–	–	–
<i>Recurvata</i>	+(5/9)	+(1/9)	+(8/9)	–	–	+(1/9)	+(9/9)	+(1/9)	+(5/9)	–
<i>Ruberta</i>	–	–	–	–	+(1/1)	–	+(1/1)	–	–	–
<i>Sibirica</i>	+(1/3)	–	+(3/3)	–	–	–	+(3/3)	–	–	–
<i>Trygonium</i>	+(1/3)	–	+(3/3)	–	–	–	+(3/3)	–	+(1/3)	–
<i>Tuberosa</i>	–	–	+(1/1)	–	–	–	+(1/1)	–	–	–

Примеч.: первая цифра в скобках означает количество видов в секции, у которых есть тип трихомы, вторая цифра – общее количество исследованных видов секции; «+» отмечено наличие типа трихомы, «–» – отсутствие.

из секции *Batrachioides*. Нежелезистые сложные однорядные неветвистые винтообразные трихомы (BC) характерны только для видов секции *Ruberta*. Нежелезистые сложные однорядные неветвистые нитевидные паутиновые трихомы (PC) в настоящее время обнаружены в двух секциях: *Recurvata* и *Eriantha*. Также для двух секций – *Geranium* и *Divaricata* характерен особый тип железистых трихом – головчатые неветвистые сложные длинные с 2-клеточной ножкой и 1-клеточной широкой головкой (ГДб).

1. Подтип нежелезистые простые одноклеточные неветвистые шиловидные трихомы (ШП) (рис. 1, 7А–В). Встречается у 12 исследованных видов из 7 секций: *Geranium* (*G. rectum*, *G. viscosissimum*), *Recurvata* (*G. affine*, *G. collinum* var. *eglandulosum*, *G. regelii*, *G. saxatile*, *G. sergievskajae*), *Sibirica* (*G. sibiricum*, *G. nepalense*), *Trygonium* (*G. bicknellii*), *Batrachioides* (*G. pusillum*), *Divaricata* (*G. divaricatum*), *Neoandina* (*G. sibbaldoides* subsp. *elongatum*). Кроющие трихомы цилиндрической формы, изогнутые дугообразно, иногда почти прямые, не полностью прилегающие к поверхности мерикарпия. Имеют мелкобугристую поверхность. На мерикарпии чаще всего располагаются ближе к его основанию, по гребню, на выступах. Иногда могут отсутствовать на мерикарпии, находясь только на остистом придатке (*G. pusillum*, рис. 1Е). Верхушка заостренная.

У видов *G. divaricatum* и *G. sibiricum* есть две разновидности шиловидных трихом – обычные и ШП с основанием из утолщенных клеток, образующих расширенное основание под волоском (рис. 1Г, 1Ж). Располагаются на морщинистых складках и по ребру мерикарпия у *G. divaricatum* и непосредственно на створках мерикарпия у *G. sibiricum*.

Размеры варьируют от 80 мкм (*G. divaricatum*) до 930 мкм дл. (*G. sibiricum*). Мерикарпии вида *G. nepalense* выделяются особо длинными ШП: от 690 мкм до 1310 мкм дл.

2. Подтип нежелезистые простые одноклеточные неветвистые лентовидные трихомы (ЛП) (рис. 2, 7Г). Характерен для мерикарпиев у разновидности вида *G. collinum* var. *glandulosum* из секции *Recurvata*. На мерикарпиях других видов пока не обнаружен. Размеры этих трихом составляют 115–290 мкм. Имеют лентовидную форму, прижаты к поверхности мерикарпия. Верхушка заостренная.

3. Подтип нежелезистые сложные неветвистые конические трихомы (КС) (рис. 3, 7Д,

7Е). Этот подтип характерен для мерикарпиев большинства изученных видов – 29 из 9 секций: *Geranium*, *Recurvata*, *Eriantha*, *Palustria*, *Sibirica*, *Tuberosa*, *Trygonium*, *Batrachioides*, *Divaricata*. Кроющие трихомы могут располагаться как на самом мерикарпии, так и на его придатке, прижатые или отклоняющиеся, вверх направленные. Они делятся на короткие (до 200 мкм дл.) и длинные (от 200 до 1700 мкм дл.). Наиболее короткие – от 20 до 37 мкм – конические трихомы наблюдаются у мерикарпиев таксонов *G. collinum* var. *glandulosum*, *G. pratense* (рис. 3В), *G. rectum*, *G. rivulare*, *G. schrenkianum*, *G. sergievskajae*, *G. sibiricum*, *G. transbaicalicum*. Самые короткие – у мерикарпиев вида *G. sergievskajae*. Наиболее длинные – от 600 до 1680 мкм дл. – у мерикарпиев видов *G. bicknellii*, *G. bohemicum* (рис. 3Г), *G. erianthum*, *G. pamiricum*, *G. platyanthum* (рис. 3З), *G. popovii*, *G. pseudosibiricum* (рис. 3Е), *G. sibiricum*, *G. transbaicalicum*, *G. transversale* (рис. 3Ж). Самые длинные трихомы – у мерикарпиев вида *G. platyanthum*. Они состоят из двух клеток: нижняя вогнутая в центре с двух сторон и верхняя – не вогнутая. Причем нижняя плавно переходит в верхнюю так, что граница между ними часто незаметна. Размер нижней клетки может быть от 1/3 волоска или больше, закономерности тут не обнаружено. Трихомы чаще всего прямые, иногда слегка изогнуты на верхушке. Имеют бугристую поверхность.

4. Подтип нежелезистые сложные однорядные неветвистые крючковатые трихомы (КрС). Обнаружены только у мерикарпиев одного вида из всех исследованных – *G. pusillum* из секции *Batrachioides*. Кроющие трихомы, прижатые, вверх и/или в сторону направленные, полностью покрывают поверхность мерикарпия. Их размеры варьируют от 60 мкм до 300 мкм дл. Имеют уплощенную форму и бугристую поверхность. На разных частях мерикарпия форма этих трихом различается: они почти прямые или слегка изогнуты на верхушке, если находятся ближе к центру створок мерикарпия и крючковидно изогнуты, если находятся ближе к ребру и внешнему краю мерикарпия. Состоят из нескольких клеток, последняя из которых образует подобие головки, которая, однако, не является железистой. Верхушка тупо заостренная (рис. 4А, 7Ж).

5. Подтип нежелезистые сложные однорядные неветвистые винтообразные трихомы (ВС). На сегодняшний день обнаружены у мерикарпиев вида *G. robertianum* из секции *Ruberta* и являются единственным типом нежелезистых

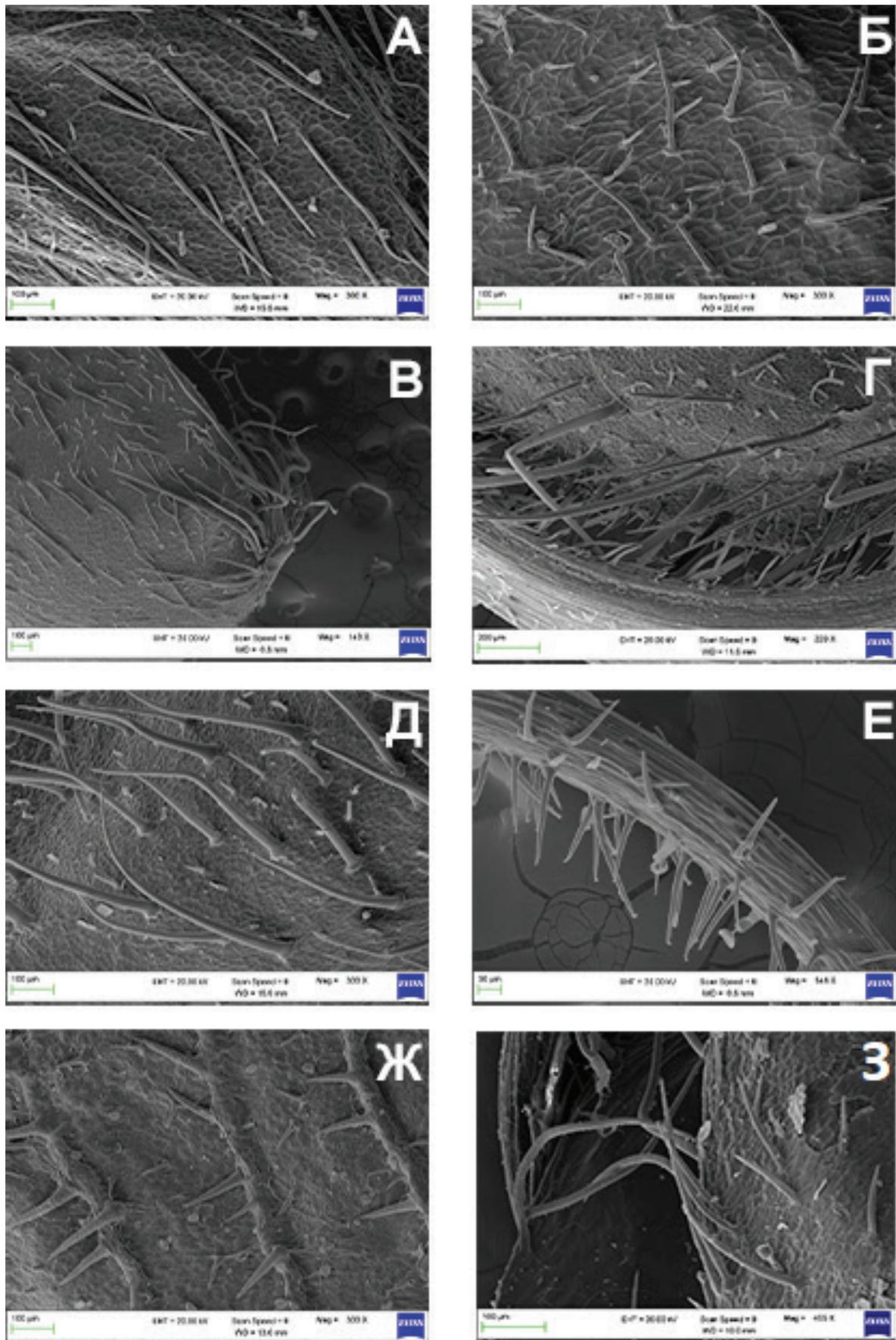


Рис. 1. Опушение поверхности мерикарпиев нежелезистыми простыми неветвистыми шиловидными трихомами (ШП) видов и подвидов рода *Geranium*: А – *G. rectum*; Б – *G. viscosissimum*; В – *G. saxatile*; Г – *G. sibiricum*; Д – *G. bicknellii*; Е – *G. pusillum*; Ж – *G. divaricatum*; З – *G. sibbaldioides* subsp. *elongatum*.

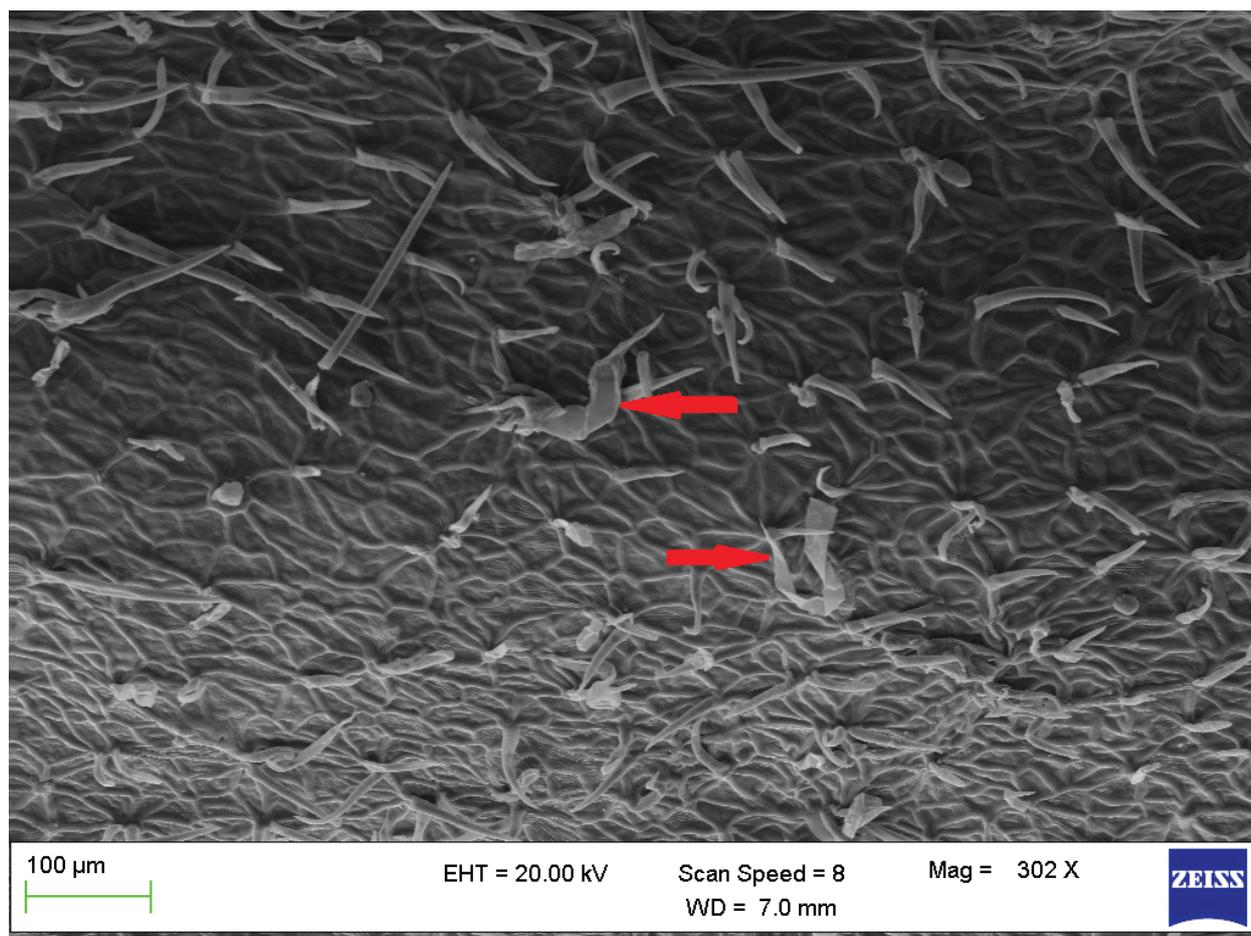


Рис. 2. Опушение поверхности мерикарпия *Geranium collinum* var. *glandulosum* нежелезистыми простыми неветвистыми лентовидными трихомами (ЛП).

трихом у мерикарпиев этого вида. Трихомы редко отдельно стоящие, вверх направленные, располагаются на морщинистых складках мерикарпия. Их размеры варьируют от 35 мкм до 120 мкм дл. Они состоят из двух уплощенных клеток, повернутых относительно друг друга на 30–90°, из-за чего и создается их винтообразная форма. Верхушка закругленная. Имеют бугристую поверхность (рис. 4Б, 73).

6. Подтип нежелезистые сложные однорядные неветвистые нитевидные паутинистые трихомы (ПС). Обнаружены у двух видов из исследованных: *G. pratense* из секции *Recurvata* и *G. platyanthum* из секции *Eriantha*. Состоят из многих клеток, ветвистые, переплетаются между собой. Клетки узкие, шириной от 5 до 10 мкм, из-за чего их не видно невооруженным глазом (рис. 4В, 4Г, 7И).

7. Подтип короткие головчатые, до 100 мкм дл. с овальной головкой (ГО): 1–3(4)-клеточная ножка и одноклеточная овальная головка около 20 мкм в диам. (рис. 5А–Ж, 7Й, 7Л). Имеют 1–3(4)-клеточную ножку и одноклеточную

головку около 20 мкм в диам. Длина этих трихом обычно не превышает 100 мкм, составляя в среднем около 58 мкм. Этот тип волосков присутствует почти у каждого вида рода *Geranium* даже у видов, у которых отсутствуют другие типы железистого опушения как на плодах, так и на других органах растения. Отсутствует на абсолютно голых мерикарпиях *G. molle* из секции *Batrachioides*.

8. Подтип короткие головчатые, до 100 мкм дл. с округлой головкой (ГК): 2-клеточная ножка и одноклеточная округлая широкая головка 30–35 мкм в диам. От предыдущего подтипа отличается округлой формой головки, в результате чего создается визуальный контраст с тонкой ножкой. Обнаружен у *G. transbaicalicum* из секции *Recurvata* (рис. 5З, 7Л).

9. Подтип длинные головчатые, до 2300 мкм дл. с маленькой головкой (ГДм): (1)3–6-клеточная ножка, 1–3-клеточная шейка и одноклеточная головка около 35 мкм шир. (рис. 6А–Е, 7М). Максимальная длина трихом этого подтипа составляет около 1500 мкм. В среднем длина

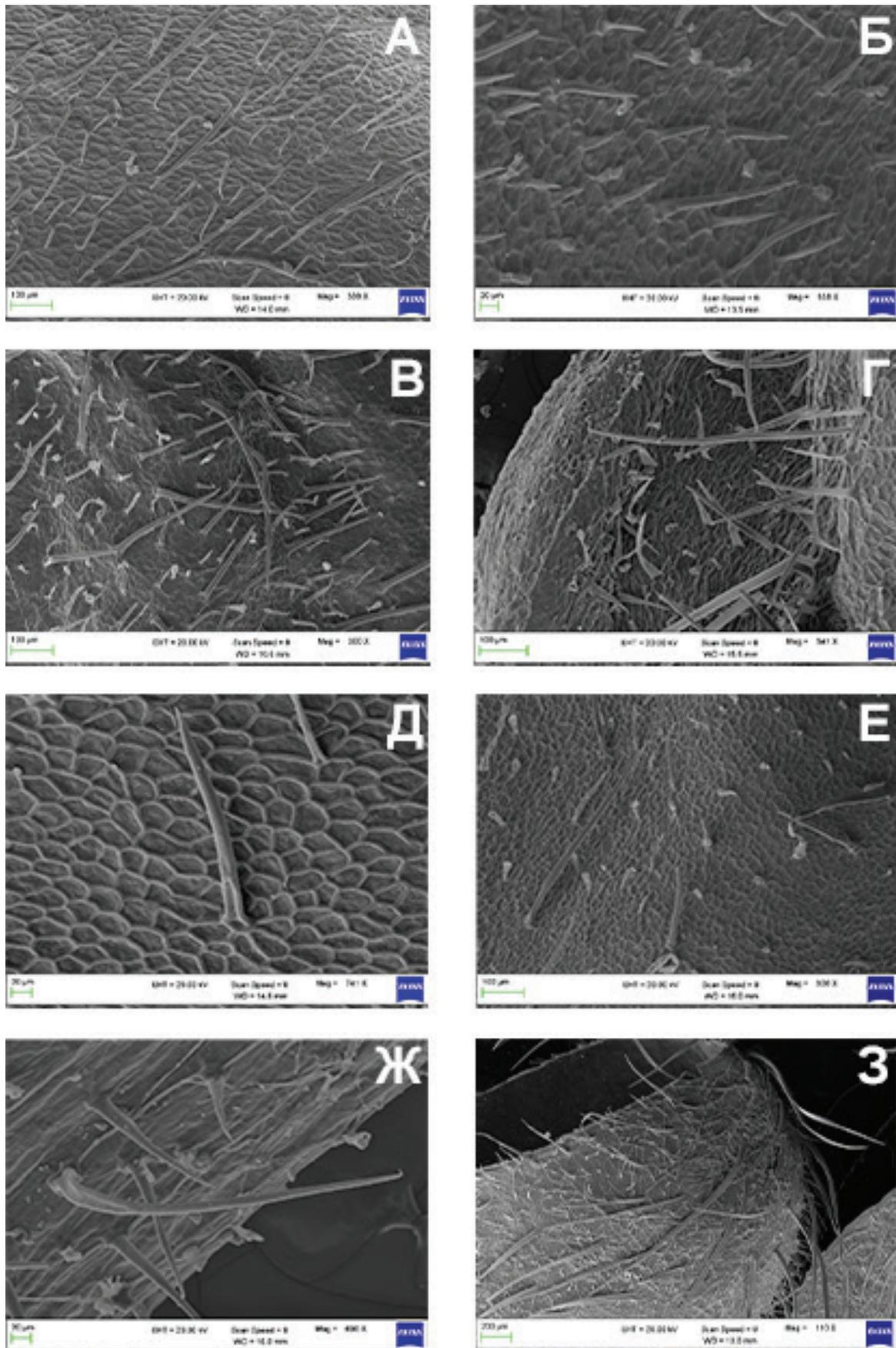


Рис. 3. Опушение поверхности мерикарпиев нежелезистыми сложными неветвистыми коническими трихомами (КС) у видов рода *Geranium*: А – *G. rivulare*; Б – *G. asiaticum*; В – *G. pratense*; Г – *G. bohemicum*; Д – *G. maximowiczii*; Е – *G. pseudosibiricum*; Ж – *G. transversale*; 3 – *G. platyanthum*.

600–700 мкм. Головка узкая (30–35 мкм в диам.), овальная. Этот подтип характерен для мерикарпиев многих видов рода из различных секций (рис. 6): *Geranium* (*G. rivulare*, *G. asiaticum*, *G. pseudosibiricum*, *G. rectum*, *G. sylvaticum*), *Recurvata* (*G. affine*, *G. pratense*, *G. regelii*, *G. sergievskajae*, *G. transbaicalicum*), *Trygonium* (*G. bicknellii*), *Batrachioides* (*G. rotundifolium*), *Divaricata* (*G. bohemicum*), *Eriantha* (*G. erianthum*, *G. platyanthum*).

10. Подтип длинные головчатые, до 700 мкм дл. с большой головкой (ГДб): 2-клеточ-

ная ножка до 700 мкм в дл., которая состоит из клетки и шейки и 1-клеточная широкая головка 50–155 мкм шир. и 80–130 мкм дл. (рис. 6Ж, 6З, 7Н). Ножка у подтипа трихом состоит из меньшего числа клеток, чем у подтипа ГДм, а ширина головки в 2–3 раза больше. Обнаружен на мерикарпиях двух видов: древнесредиземноморского сорного вида *G. bohemicum* из секции *Divaricata* и североамериканского *G. viscosissimum* из секции *Geranium*.

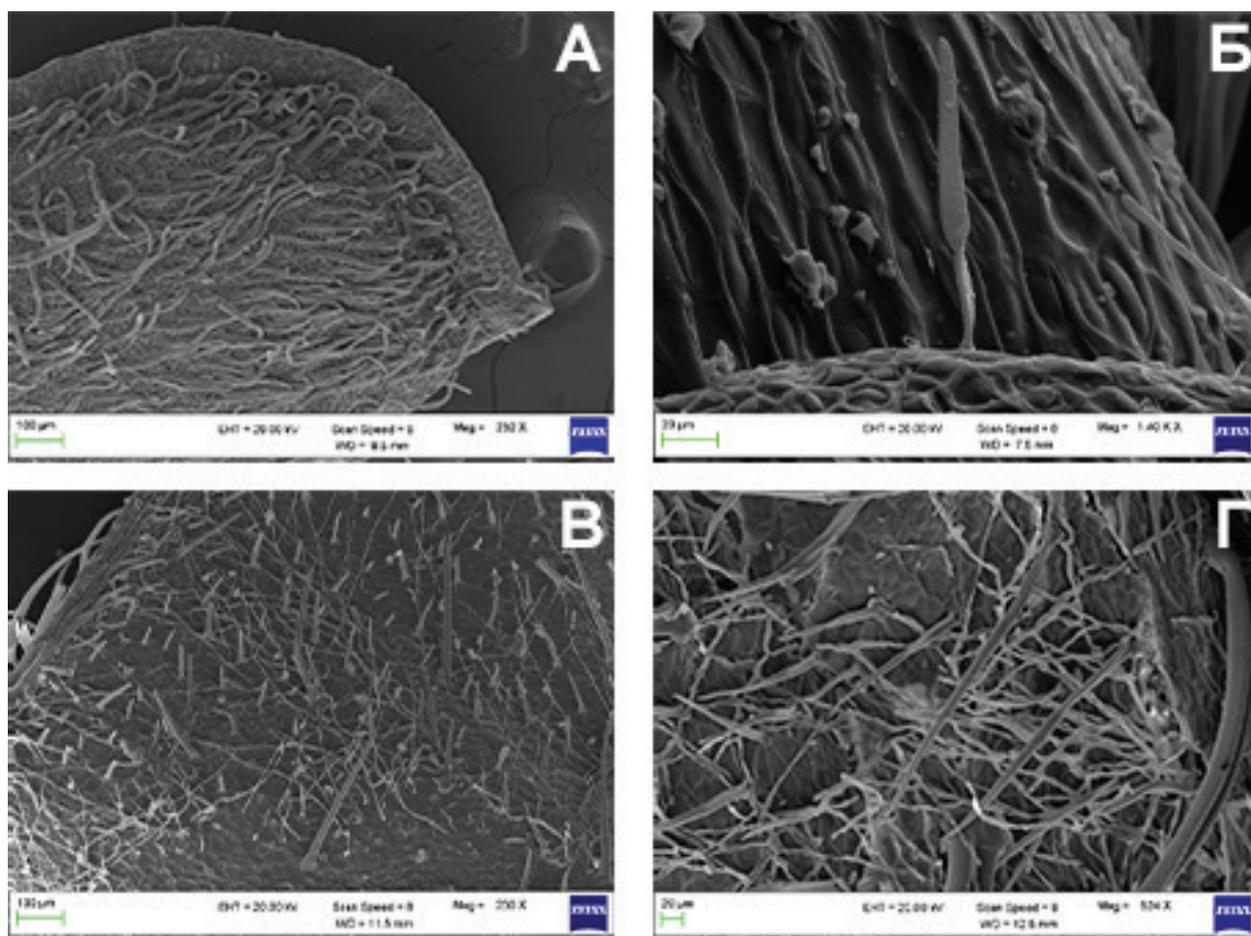


Рис. 4. Опушение поверхности мерикарпиев видов рода *Geranium*: А – нежелезистыми сложными однорядными неветвистыми крючковатыми трихомами (КрС) – *G. pusillum*; Б – нежелезистыми сложными однорядными неветвистыми винтообразными трихомами (ВС) – *G. robertianum*; нежелезистыми сложными однорядными неветвистыми нитевидными паутиными трихомами (ПС): В – *G. pratense*; Г – *G. platyanthum*.

Таким образом, в ходе изучения опушения поверхности мерикарпиев представителей рода *Geranium* было выделено две группы трихом: нежелезистые, включающие три типа и шесть подтипов, и железистые, включающие один тип и четыре подтипа. Для мерикарпиев рода *Geranium* впервые описаны нежелезистые простые одноклеточные неветвистые лентовидные три-

хомы (ЛП), нежелезистые сложные однорядные неветвистые крючковатые трихомы (КрС), нежелезистые сложные однорядные неветвистые винтообразные трихомы (ВС), нежелезистые сложные однорядные ветвистые нитевидные паутиные трихомы (ПС), длинные железистые головчатые неветвистые сложные трихомы с большой головкой (ГДб). Четыре типа трихом

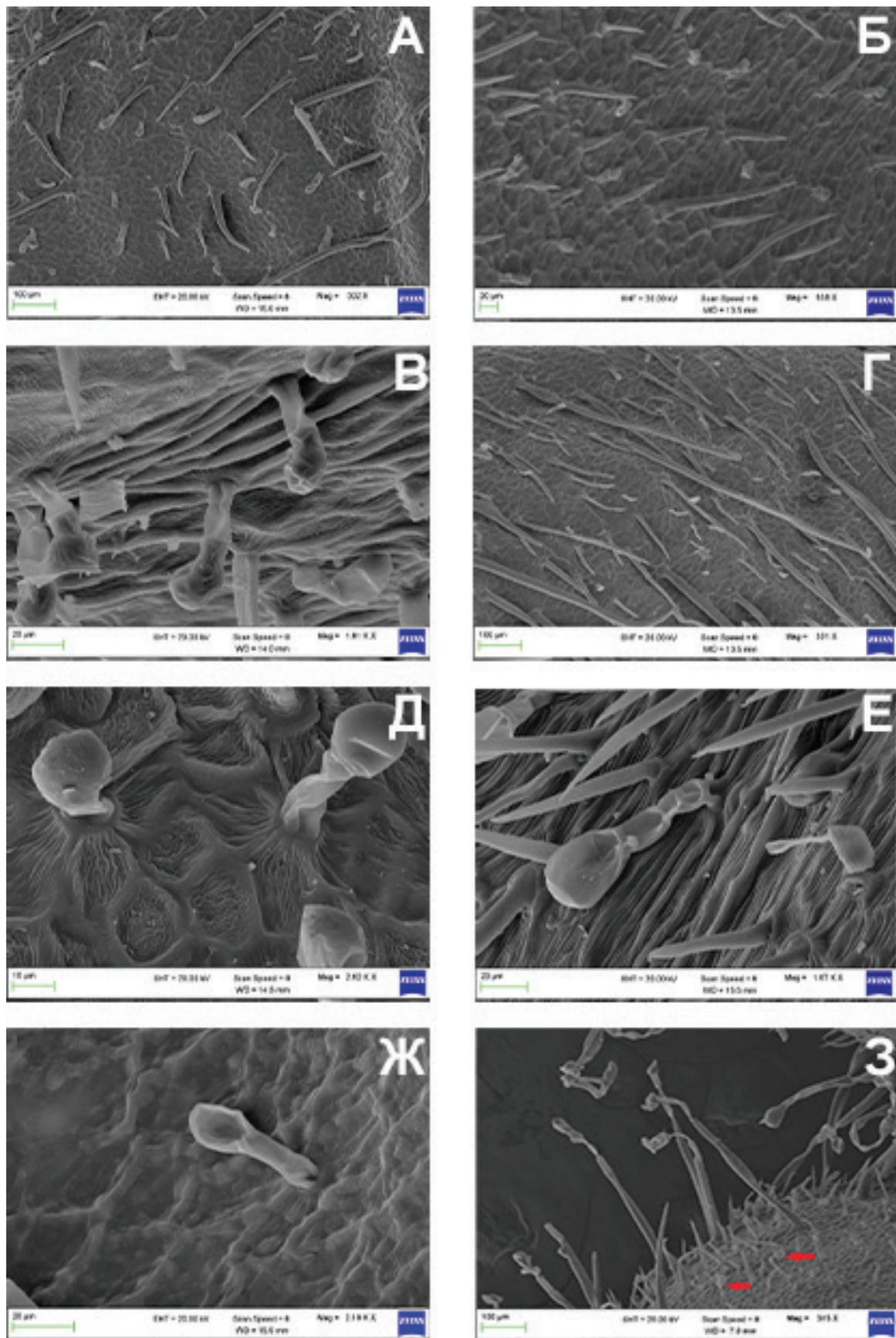


Рис. 5. Опушение поверхности мерикарпиев железистыми трихомами: короткими до 100 мкм дл. с овальной головкой (ГО) у видов рода *Geranium*: А – *G. affine*; Б – *G. divaricatum*; В – *G. koreanum*; Г – *G. pamiricum*; Д – *G. popovii*; Е – *G. regelii*; Ж – *G. schrenkianum*; 3 – и короткими до 100 мкм дл. с округлой головкой (ГК): *G. transbaicalicum*.

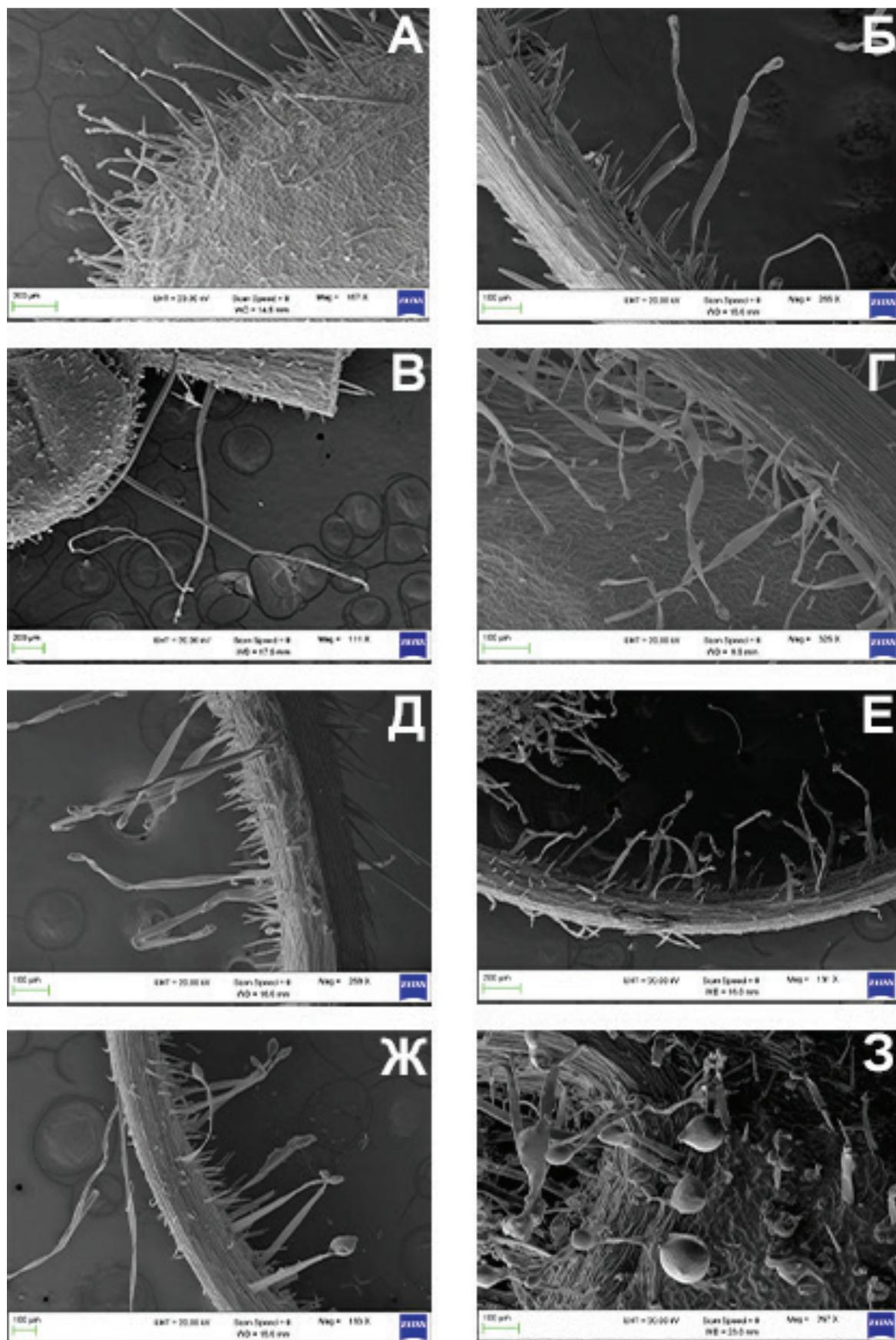


Рис. 6. Опушение поверхности мерикарпиев длинными железистыми трихомами с маленькой головкой (ГДм) у видов рода *Geranium*: А – *G. rivulare*; Б – *G. pseudosibiricum*; В – *G. rectum*; Г – *G. rotundifolium*; Д – *G. sergievskajae*; Е – *G. sylvaticum*; и длинными железистыми трихомами с большой головкой (ГДб): Ж – *G. bohemicum*; 3 – *G. viscosissimum*.

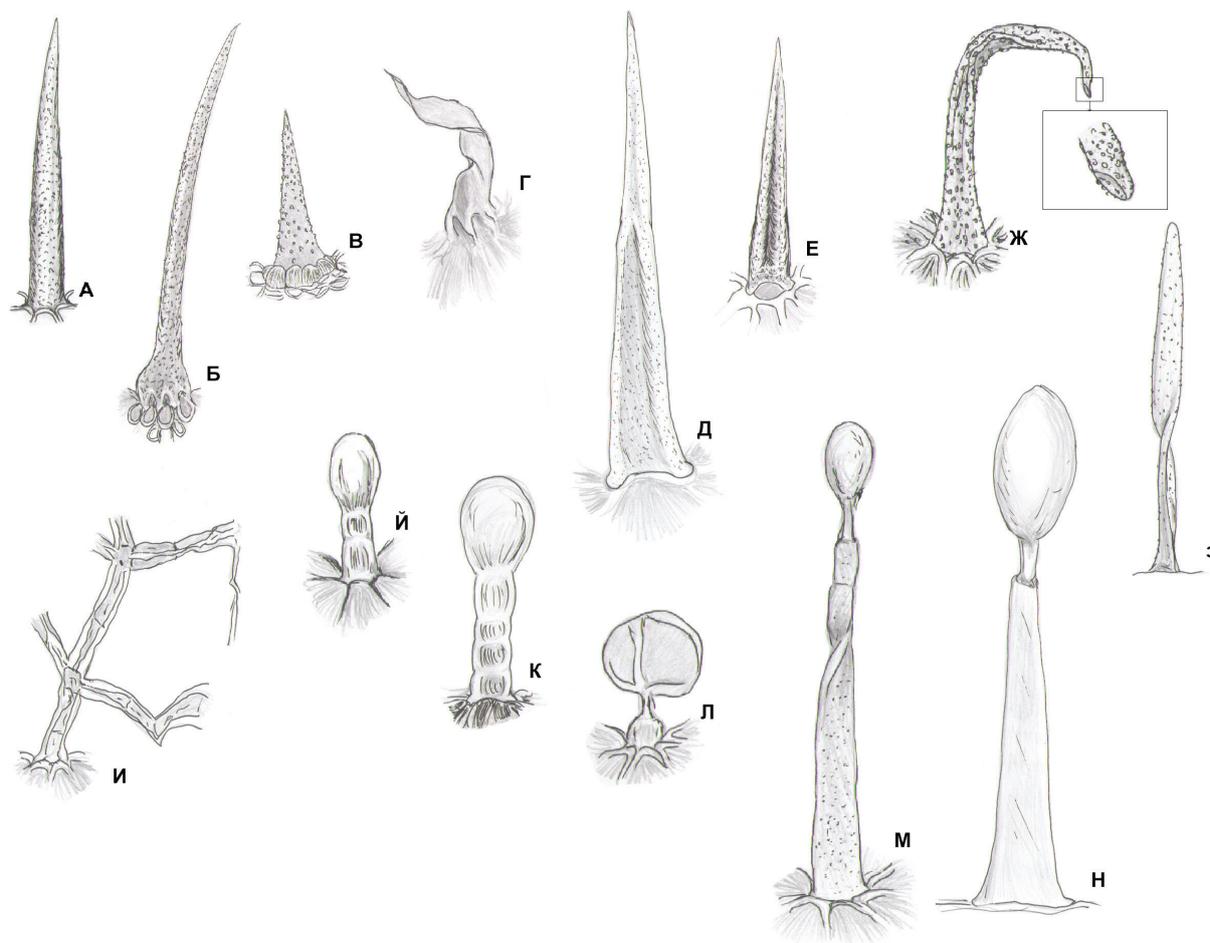


Рис. 7. Внешний вид трихом поверхности мерикарпиев видов рода *Geranium*: А, Б, В – нежелезистые простые неветвистые шиловидные (ШП); Г – нежелезистые простые неветвистые лентовидные (ЛП); Д, Е – нежелезистые сложные неветвистые конические (КС); Ж – нежелезистые сложные однорядные неветвистые крючковатые (КрС); З – нежелезистые сложные однорядные неветвистые винтообразные (ВС); И – нежелезистые сложные однорядные неветвистые нитевидные паутинистые (ПС); Й, К – железистые короткие до 100 мкм дл. с овальной головкой (ГО); Л – железистые короткие до 100 мкм дл. с округлой головкой (ГК); М – железистые длинные с маленькой головкой (ГДм); Н – железистые длинные с большой головкой (ГДб).

типов встречаются на мерикарпиях представителей большинства изученных секций. Однако есть типы трихом, характерные для мерикарпиев одной-двух секций, которые при дальнейшем изучении можно будет отнести к признакам секционного уровня.

Благодарности

Автор выражает искреннюю благодарность к. б. н. А. А. Эрст (Центральный сибирский ботанический сад (ЦСБС СО РАН) за консультацию по работе со сканирующим электронным микроскопом и д. б. н. С. В. Овчинниковой (ЦСБС СО РАН) за ценные советы и комментарии к статье.

Работа выполнена в рамках Проекта АААА-А21-121011290024-5 «Биологическое разнообразие криптогамных организмов и сосудистых растений Северной Азии и сопредельных территорий, их эколого-географическая характеристика и мониторинг». В статье использовались материалы Биоресурсной коллекции ЦСБС СО РАН УНУ «Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NS, NSK)» USU 440537, изображения гербарных образцов обсуждаемых видов размещены на сайтах MW, URL: <https://plant.depo.msu.ru/> и NS, NSK, URL: <http://herb.csbg.nsc.ru:8081>.

REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Aedo C.** 2001. The genus *Geranium* L. (Geraniaceae) in North America. II. Perennial species. *Anales Jard. Bot. Madrid*. 59(1): 3–65.
- Artyushenko Z. T., Fedorov A. A.** 1986. *Atlas po opisatel'noy morfologii vysshikh rasteniy. Plod* [Atlas on the descriptive morphology of higher plants. Fetus]. Leningrad: Nauka. 392 pp. [In Russian] (**Артюшенко З. Т., Федоров А. А.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Плод. Л.: Наука, 1986. 392 с.).
- Baykova E. V.** 2006. *Genus Salvia: morphology, evolution, prospects of cultivation*. Novosibirsk: Nauka. 248 pp. [In Russian] (**Байкова Е. В.** Род шалфей: морфология, эволюция, перспективы интродукции. Новосибирск: Наука, 2006. 248 с.).
- Bobrov E. G., Vvedenskiy A. I.** 1949. Geraniaceae J. St. Hil. In: *Flora SSSR [Flora of the USSR]*. Vol. 14. Moscow; Leningrad: Izdatel'stvo Akademii nauk SSSR. Pp. 1–76. [In Russian] (**Бобров Е. Г., Введенский А. И.** Сем. Гераниевые – Geraniaceae J. St. Hil. // Флора СССР. Т. 14. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1949. С. 1–76).
- Boyko E. V.** 2011. Trichomes of achenes of Asteraceae. 1. Covering hairs. *Turczaninowia* 14, 2: 130–144. [In Russian] (**Бойко Э. В.** Трихомы семян видов Asteraceae. I. Кроющие волоски // *Turczaninowia*, 2011. Т. 14. № 2. С. 130–144).
- Novosselova M. S.** 1996. Review of the family Geraniaceae of Central Asia. *Bot. Zhurn.* 81(10): 83–91. [In Russian] (**Новоселова М. С.** Обзор семейства Geraniaceae Центральной Азии // Бот. журн., 1996. Т. 81, № 10. С. 83–91).
- Novosselova M. S.** 1999. Family Geraniaceae in the flora of Russian Far East. *Bot. Zhurn.* 84(5): 127–135. [In Russian] (**Новоселова М. С.** Семейство Geraniaceae во флоре Российского Дальнего Востока // Бот. журн., 1999. Т. 84, № 5. С. 127–135).
- Peshkova G. A.** 1996. Gen. *Geranium*. In: *Flora Sibiri [Flora of Siberia]*. Vol. 10. Novosibirsk: Nauka. Pp. 8–22. [In Russian] (**Пешкова Г. А.** Род *Geranium* L. – Герань // Флора Сибири. Т. 10. Новосибирск: Наука, 1996. С. 8–22).
- Sergievskaya L. P.** 1934. About some Siberian species of the genus *Geranium* L. *Sist. Zametki Mater. Gerb. Krylova Tomsk. Gosud. Univ.* [Systematic notes on the materials of P. N. Krylov Herbarium of Tomsk State University] 1, 1: 1–5. [In Russian] (**Сергиевская Л. П.** О некоторых сибирских видах рода *Geranium* L. // Сист. зам. Герб. Томск. ун-та, 1934. Т. 1, № 1. С. 1–5).
- Sergievskaya L. P.** 1935. Fam. Geraniaceae. In: *Flora Zapadnoy Sibiri [Flora of West Siberia]*. Vol. 8. Tomsk: Krasnoye Znamya. Pp. 1819–1838. [In Russian] (**Сергиевская Л. П.** Сем. Geraniaceae – Гераниевые // Флора Западной Сибири. Т. 8. Томск: Красное знамя, 1935. С. 1819–1838).
- Troshkina V. I.** 2015. The diagnostic features of the flower calyx in taxonomy of the genus *Geranium* L. (Geraniaceae Juss.). In: *Problems of Botany of South Siberia and Mongolia: proceedings of the 14th International Scientific and Practical Conference (Barnaul, 25–29 mai 2015)*. Barnaul: Izdatel'stvo ASU. Pp. 157–167. [In Russian] (**Трошкина В. И.** Диагностические признаки чашечки цветка в систематике рода *Geranium* L. (Geraniaceae Juss.) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. статей по материалам XIV междунар. науч.-практ. конф. (г. Барнаул, 25–29 мая 2015 г.). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. С. 157–167).
- Troshkina V. I.** 2016. Notes on systematic and chorology of *Geranium pseudosibiricum* and related species (Geraniaceae). *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 23, 3: 22–32. [In Russian] (**Трошкина В. И.** Заметки по систематике и хорологии *Geranium pseudosibiricum* и близких видов (Geraniaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2016. Т. 23, № 3. С. 22–32). DOI: 10.27782/RMAR1995-2449-2016-3(22-32)
- Troshkina V. I.** 2019. The synopsis of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai Mountain Country. *Rastitelnyy mir Aziatskoy Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 35, 3: 13–28. [In Russian] (**Трошкина В. И.** Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны // Растительный мир Азиатской России, 2019. Т. 35, № 3. С. 13–28). DOI: 10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28)
- Tsyrenova D. Yu.** 2007. *Gerani (Geranium, Geraniaceae) v bassejne Amura. Sistematika, rasprostraneniye, filogeniya* [Genus *Geranium* L. (Geraniaceae) in the Amur River basin. Systematics, distribution, phylogeny]. Khabarovsk: Far Eastern State University of Humanities. 182 pp. [In Russian] (**Цыренова Д. Ю.** Герани (*Geranium*, Geraniaceae) в бассейне Амура. Систематика, распространение, филогения. Хабаровск: Изд-во ДВГГУ, 2007. 182 с.).