

УДК 582.751.2(571.15+571.151)

## Палиноморфологические особенности таксонов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны

В. И. Трошкина

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия  
E-mail: victoria\_ivleva@rambler.ru

**Ключевые слова:** Алтайская горная страна, пыльцевые зерна, сканирующий электронный микроскоп, Geraniaceae, *Geranium*.

**Аннотация.** С помощью сканирующего электронного микроскопа изучены пыльцевые зерна 22 таксонов из 7 секций и 2 подродов рода *Geranium* с территории Алтайской горной страны и 9 видов, произрастающих за пределами изучаемой территории. Впервые изучены пыльцевые зерна 10 таксонов. Установлено, что пыльцевые зерна у всех изученных таксонов рода *Geranium* радиально-симметричные, равнополярные, одиночные, 3-(редко 4)-бороздно-оровые, сплюсненно-сфероидальной или округло-эллипсоидальной формы, в очертании с полюса трех-(редко четырех-)лопастные, с экватора – почти округлые. Показано, что для всех изученных таксонов рода *Geranium* характерным признаком является булавовидная скульптура экзины. Впервые для рода *Geranium* выявлен вид (*G. regelii*), имеющий 4-бороздно-оровые пыльцевые зерна. Показано, что признаки пыльцевых зерен имеют значение для систематики видов рода *Geranium*. Внутри секций *Geranium* и *Recurvata* по признакам пыльцевых зерен выделены группы родства. В секции *Geranium* – 3 группы родства (группы *G. sylvaticum*, *G. albiflorum* и *G. pseudosibiricum*), в секции *Recurvata* – 2 группы родства (группы *G. pratense* и *G. collinum*). Изученные виды рода *Geranium* различаются по ряду признаков: длине полярной оси и экваториального диаметра, скульптуре экзины, размерам, форме и поверхности головок, орнаментации поверхности пыльцевого зерна. Размеры пыльцевых зерен определяют принадлежность к секции и коррелируют с размерами венчика: самые крупные размеры пыльцевых зерен наблюдаются в секции *Recurvata*, наиболее мелкие отмечены у пыльцевых зерен видов секции *Batrachioides*. Особенности внутренней сетки экзины и орнаментация поверхности пыльцевого зерна имеют значение в ранге подсекции. Скульптура поверхности булавовидных головок может служить дополнительным признаком при разделении видов.

## The palynomorphological features of the taxa of the genus *Geranium* (Geraniaceae) of the Altai Mountain Country

V. I. Troshkina

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, 630090, Russia

**Key words:** Altai mountain country, Geraniaceae, *Geranium*, pollen grains, scanning electron microscope.

**Summary.** Pollen grains of 22 taxa from 7 sections and 2 subgenera of the genus *Geranium* from the territory of the Altai Mountain Country and 9 other species of the genus growing outside the study area were examined with the help of scanning electron microscope. The pollen of 10 taxa was studied for the first time. The pollen grains of all studied *Geranium* taxa are radially symmetric, isopolar, simple, 3-(rarely 4)-groove-ore, oblate-spheroidal or round-ellipsoidal, with pole three-(rarely four-)lobed, with equator almost round. It is shown that common character for all investigated *Geranium* taxa is clavate sculpture of the first row of the exine. For the first time for the genus *Geranium* the species *G. regelii* with 4-lobed, 4-groove-ore pollen grains was identified. It is shown that the features of pollen grains have a value for the taxonomy of *Geranium* species. Descent groups in sections *Geranium* and *Recurvata* ac-

cording the pollen grains features were revealed. 3 descent groups (groups of *G. sylvaticum*, *G. albiflorum*, *G. pseudosibiricum*) are in the section *Geranium*, 2 descent groups (groups of *G. pratense* and *G. collinum*) are in the section *Recurvata*. Studied species of the genus *Geranium* differ on a set of features: the length of polar axis and equatorial diameter, the sculpture of the exine, size, shape and surface of heads, ornamentation of the surface of pollen grains. The size of pollen grains has sectional value and correlate with the size of the corolla: the pollen grains of species in section *Recurvata* have the largest sizes; the pollen grains of species in the section *Batrachioides* have the smallest size. Peculiarities of the internal reticle of the exine and the ornamentation of the surface of the pollen grains have subsectional value. The surface sculpture of the clavate heads can be a feature for division of species

### Введение

По последним данным, род *Geranium* L. во флоре Алтайской горной страны (АГС) представлен 20 видами, 1 подвидом и 2 разновидностями, относящимися к 7 секциям и 2 под родам (Sergievskaja, 1935; Nabiev, 1983; Peshkova, 1996; Gubanov, 1996; Xu, Aedo, 2008; Peshkova, Ovchinnikova, 2012; Doronkin et al., 2015; Troshkina, 2015, 2016a, b). При изучении рода *Geranium* на территории АГС возник ряд вопросов, касающихся статуса отдельных таксонов. Для решения сложных вопросов таксономии и признания самостоятельности видов нами было предпринято изучение пыльцевых зерен (п. з.) у всех таксонов рода *Geranium* АГС, а также у некоторых видов рода (*G. richardsonii* Fischer et Trautv., *G. uralense* Kuvaev, *G. igoschinae* Troshkina, *G. regelii* Nevski, *G. erianthum* DC., *G. eriostemon* Fischer ex DC., *G. wlassovianum* Fischer ex Link, *G. dahuricum* DC., *G. columbinum* L.), распространенных за пределами исследуемой территории, с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). Исследованные образцы видов *G. laetum* Ledeb., *G. albiflorum* Ledeb., *G. krylovii* Tzvelev, *G. pseudosibiricum* J. Meyer, *G. pratense* L., *G. sergievskajae* (Peschkova) Troshkina, опубликованы ранее (Ivleva, 2010).

Пыльца изучена примерно у 90 видов рода *Geranium* (Weber, 1996; İlcim et al., 2008; Hesse et al., 2009 etc.), но только в ряде работ (Bortenschlager, 1967; Stafford, Blackmore, 1991; Perveen, Qaiser, 1999) при описании п. з. авторы выделяли палинотипы и группы родства, основываясь на общих морфологических признаках п. з.

Из 22 таксонов рода *Geranium*, произрастающих на территории АГС, ранее пыльца была изучена у 11 видов в европейской части ареала (Erdtman, 1943; Bortenschlager, 1967; Kupriyanova, Alyoshina, 1972; Serbanescu-Jitariu et al., 1974; Stafford, Blackmore, 1991; Weber, 1996; Perveen, Qaiser, 1999; Chester, Raine, 2001; Tofts, 2004; Asikainen, Mutikainen, 2005).

Первоначально нами были изучены п. з. у 9 таксонов рода *Geranium* АГС для выявления возможности использования морфологических при-

знаков п. з. для целей систематики (Ivleva, 2010; Ovchinnikova, Ivleva, 2011). В результате этого исследования было показано, что наибольшее значение для систематики таксонов рода *Geranium* имеют признаки скульптуры поверхности п. з. При этом п. з. 6 видов (*G. albiflorum*, *G. krylovii*, *G. laetum*, *G. pseudosibiricum*, *G. asiaticum*, *G. sergievskajae*) были изучены впервые.

### Материал и методика

Материалом послужили образцы пыльников с пыльцевыми зернами, взятые с гербарных экземпляров из разных районов Республики Алтай, Алтайского, Забайкальского и Приморского краев, Новосибирской, Томской, Кемеровской, Камчатской, Крымской областей, Республик Бурятия и Хакасия, Урала, Казахстана, Узбекистана, Монголии, Китая, Латвии, Северной Америки (США, Южная Дакота), хранящихся в гербариях NSK, LE, ТК, ALTB, HAL. П. з. отбирали только с обоеполых экземпляров. Этикетки исследованных образцов приведены в примечании к таблице.

Исследование морфологии пыльцы проводилось с помощью СЭМ модели S-3400N (фирма Hitachi High-Technologies Corporation) и фирмы Carl Zeiss в лабораториях Института водных и экологических проблем (ИВЭП СО РАН, г. Барнаул) и Института гидродинамики им. М. А. Лаврентьева СО РАН (г. Новосибирск). Методика подготовки проб для Geraniaceae описана в работе (Ivleva, 2010). При описании морфологии п. з. использована терминология, предложенная в работах (Kupriyanova, Alyoshina, 1972; Hesse et al., 2009).

### Результаты исследования и обсуждение

В результате изучена морфология пыльцы у 31 таксона рода *Geranium* из 11 секций. Из них п. з. 12 таксонов АГС (*G. albiflorum*, *G. krylovii*, *G. laetum*, *G. pseudosibiricum*, *G. asiaticum*, *G. rectum*, *G. sergievskajae*, *G. affine*, *G. transbaicalicum*, *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii* (Serg.) Peschkova, *G. saxatile*, *G. transversale*) и 4 таксонов, произрастающих за пределами исследу-

дуемой территории (*G. uralense*, *G. igoschinae*, *G. regelii*, *G. erianthum*), были изучены впервые.

При описании п. з. учитывались следующие признаки: длина полярной оси (п. о.) и экваториального диаметра (э. д.), форма п. з.; тип и количество апертур; скульптура п. з.; размер, форма и поверхность головок булавовидных выростов; орнаментация поверхности п. з. (Kupriyanova, Alyoschina, 1972; Hesse et al., 2009; Ivleva, 2010; Ovchinnikova, Ivleva, 2011).

Установлено, что п. з. у всех изученных таксонов рода *Geranium* радиально-симметричные, равнополярные (изополярные), одиночные (монады), 3-(редко 4)-бороздно-оровые, сплюсненно-сфероидальной или округло-эллипсоидальной формы, в очертании с полюса трех-(редко четырех-)лопастные, с экватора – почти округлые. Определяющее значение имеет скульптура поверхности экзины. Можно выделить два порядка скульптурных элементов. Главные, наиболее крупные, доминирующие скульптурные элементы первого порядка непосредственно влияют на способ переноса пыльцевых зерен с помощью биотических и абиотических опылителей. Такие элементы всегда обнаруживаются на поверхности пыльцевого зерна при использовании любого микроскопа. Скульптурные элементы второго порядка играют роль в обеспечении жизнедеятельности цитоплазмы пыльцевого зерна в виде выходных сквозных отверстий, пронизывающих толщу экзины. Они создаются особенностями поверхности столбиков, а также ячеистых и гранулярных структур экзины и способом полимеризации спорополленина на поверхности первичной эктэкзины (Tokarev, Meyer-Melikian, 2004). У п. з. рода *Geranium* внутренняя сетка, обусловленная сетчатым расположением выростов, является элементом 1-го порядка. Рельеф головок – элементом 2-го порядка. Под орнаментацией мы понимаем узор поверхности п. з., образованный сочетанием скульптуры поверхности и внутренней сетки п. з. По данным ряда исследователей (Bortenschlager, 1967; Perveen, Qaiser, 1999; İlcim et al., 2008; Deniz et al., 2013), п. з. имеют сетчато-булавовидную скульптуру.

Проведенный анализ показал, что изученные виды рода *Geranium* различаются по ряду признаков: длине п. о. и э. д., скульптуре, размерам, форме и поверхности головок, орнаментации поверхности п. з. (см. табл.).

Наиболее крупные п. з. характерны для вида *G. pratense* из секции *Recurvata* (Knuth) Novoselova подрода *Geranium*, п. о. составила

(97,6)102,0–111,0 мкм, э. д. – (87,8)94,7–97,0. Наиболее мелкие (п. о. 49,3 мкм, э. д. 47,1–49,1 мкм) п. з. обнаружены у вида *G. pusillum* L. из секции *Batrachioides* Koch подрода *Robertium* (Picard) Rouy et Fouc. Средние размеры п. о. и э. д. различаются на видовом уровне. Борозды в большинстве случаев короткие, широкие, с неровными краями. У всех исследованных таксонов скульптура экзины сетчато-булавовидная – образована булавовидными выростами.

В типовой секции по признакам п. з. выделено несколько групп родства. Первая группа – группа *G. sylvaticum* (рис. 1, а–д). К ней относятся *G. sylvaticum*, *G. laetum*, *G. uralense*, *G. igoschinae*, *G. rectum*.

Для п. з. видов этой группы характерны диморфные п. з., различающиеся по размерам (п. о. 70,0–90,0 мкм, э. д. 63,0–92,0 мкм), крупноячеистая внутренняя сетка. Головки стерженьков имеют от 2 до 5 притупленных продольных верхушек, между которыми всегда есть поперечные полосы. Экологически все эти таксоны связаны с лесными местообитаниями. *G. laetum* – это эндемичный горно-лесной вид АГС, а *G. sylvaticum* – широко распространенный неморальный вид, имеющий евразийский дизъюнктивный ареал, при этом виды значительно различаются макроморфологически. *G. uralense*, *G. igoschinae* – это уральские и приуральские, вероятно, более молодые виды, близкие к *G. sylvaticum*. *G. rectum* произрастает в лиственных и хвойных лесах гор Тарбагатай, Джунгарского Алатау, Тянь-Шаня.

Вторая группа – группа видов родства *G. albiflorum* (рис. 1, е–з). К ней относятся *G. albiflorum*, *G. krylovii*, а также мы предположительно отнесли и североамериканский вид *G. richardsonii*, исследованный нами для сравнения признаков.

Виды этой группы объединены между собой размерами п. з.: п. о. 56,0–80,0 мкм, э. д. 58,0–76,0 мкм; сетчатой разноячеистой скульптурой экзины. Головки имеют 2–3 (редко 4) притупленных продольных верхушки. Поперечные полосы чаще всего отсутствуют или выражены слабо.

Третья группа видов секции *Geranium* – группа родства *G. pseudosibiricum* (рис. 2). К ней относятся *G. pseudosibiricum* и *G. asiaticum*. Таксоны этой группы объединяет сплошная (реже сетчатая) неясно-ячеистая скульптура экзины, неравномерно-бугорчатая орнаментация. Размеры п. з. сходны с группой *G. albiflorum*. Поверхность головок имеет 2–4 (редко 5 у *G. asiaticum*) притупленных верхушек, между которыми поперечные полосы обычно слабо выражены. Особо

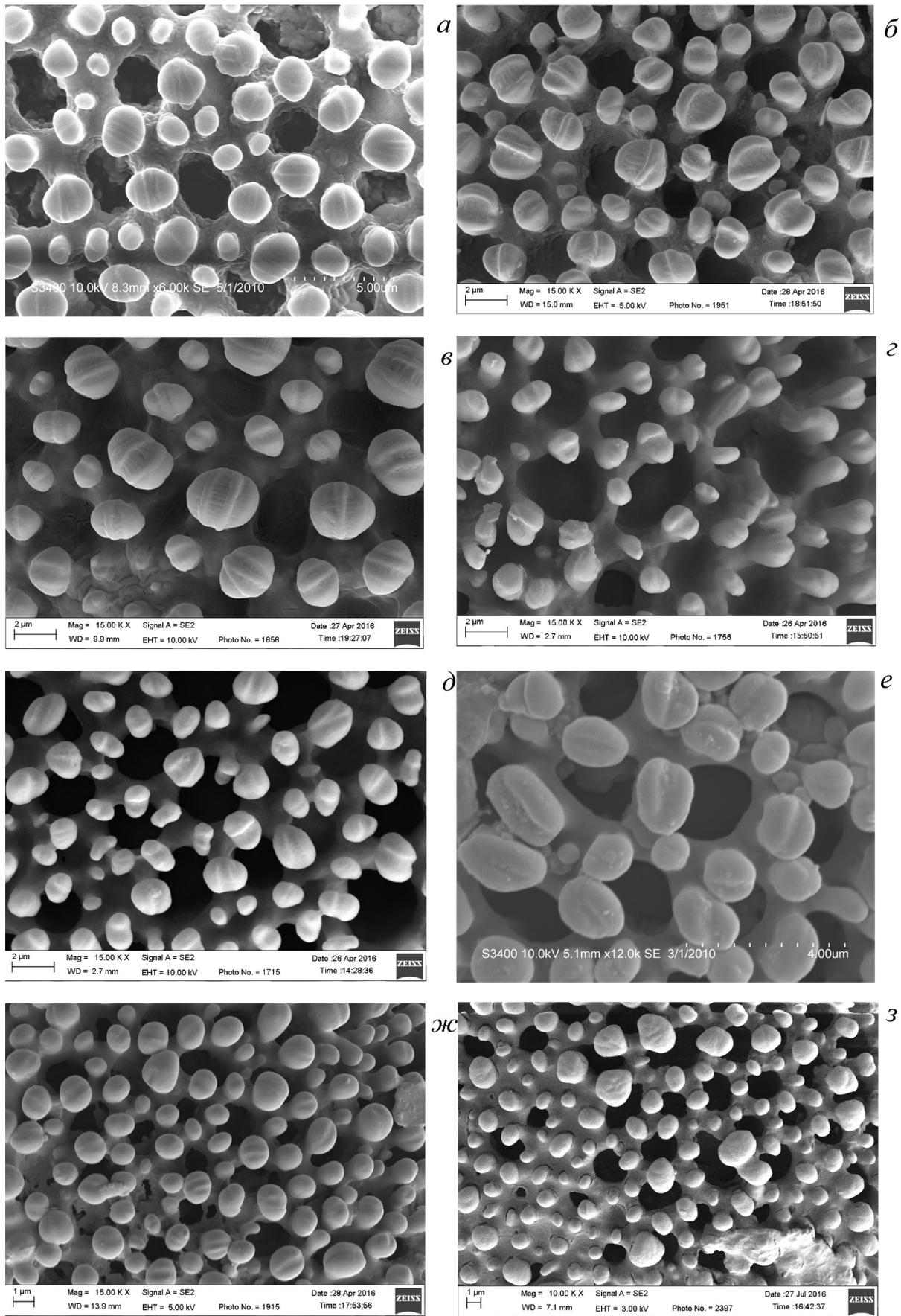


Рис. 1. Скульптура поверхности экзины п. з. групп *G. sylvaticum* (а–д) и *G. albiflorum* (е–з): а) *G. sylvaticum*; б) *G. laetum*; в) *G. uralense*; г) *G. igoschnae*; д) *G. rectum*; е) *G. albiflorum*; ж) *G. krylovii*; з) *G. richardsonii*. Масштабная линейка: а, – 5 мкм; б–д – 2 мкм; е – 4 мкм; ж, з – 1 мкм.

отличаются от всех видов типовой секции п. з. *G. pseudosibiricum*, имеющие сплошную, неясно-ячеистую скульптуру экзины. Головки сильно сближены между собой и почти не имеют поперечных полос между продольными вершинами. Иногда булавовидные выросты представляют собой удлиненные образования, образованные слившимися головками, и тогда вершины их могут располагаться продольно и поперечно. Эти особенности, возможно, указывают на более древнее происхождение этого вида, по сравнению с остальными из данной секции в пределах АГС. *G. asiaticum* отличается от других изученных видов слабо выраженной скульптурой внутренней сетки экзины. Для п. з. этого вида также характерны невыраженные стерженьки и слабо бугорчатая поверхность крупных головок. Данный вид часто сравнивают с видом *G. pseudosibiricum*, нередко ставя под сомнение его самостоятельность. Однако, по нашим данным, эти виды значительно различаются между собой размерами п. з., а также скульптурой внутренней сетки экзины. Она слабо выражена или состоит из головок различного размера у *G. asiaticum* и, главным образом, из крупных головок у *G. pseudosibiricum*. Кроме этого, эти виды хорошо отличаются друг от друга макроморфологически (Troshkina, 2016a).

Секция *Recurvata* разделилась на две группы. Первая – группа родства *G. pratense* (рис. 3). К ней относятся таксоны *G. pratense* s. str., *G. sergievskajae*, *G. affine*, *G. transbaicalicum*, *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii*.

Таксоны этой группы, прежде всего, сходны наличием ясно различающихся крупных и мелких головок стерженьков, из-за чего их орнаментация либо неравномерно-бугорчатая, либо

звездчатая, но с ясно выделяющимися крупными головками. Также п. з. этой группы таксонов имеют наиболее крупные размеры: п. о. 79,0–111,0 мкм, э. д. (65,2)84,0–107,0 мкм.

Вторая группа – группа родства *G. collinum* (рис. 4). К ней относятся *G. collinum* var. *eglandulosum*, *G. collinum* var. *glandulosum*, *G. saxatile*, *G. regelii*. Таксоны этой группы отличаются более мелкими размерами п. з.: п. о. 68,0–97,0 мкм, э. д. 71,0–108,0 мкм; внутренней сеткой экзины и ясно выраженной звездчатой орнаментацией. При этом п. з. этих таксонов имеют характерные особенности. Так, п. з. *G. collinum* var. *eglandulosum* имеют ясно выделяющиеся крупные головки, часто удлиненной формы, булавовидные головки п. з. видов *G. saxatile* и *G. regelii* также часто удлиненной формы из-за их сливания. Исследование п. з. вида *G. regelii*, взятых нами для сравнения с п. з. вида *G. saxatile*, показало, что они не 3-бороздно-оросые, а 4-бороздно-оросые (рис. 4д). М. С. Новоселова (Novoselova, 1996) относила *G. regelii* в синонимы к *G. saxatile*. Наши исследования показали, что *G. regelii* – это самостоятельный вид, при этом ранее наличие не трех, а четырех апертур не указывалось для п. з. рода *Geranium*.

Следующие три секции подрода *Geranium* на территории АГС содержат по одному виду: секция *Trygonium* Dumort. – вид *G. schrenkianum* Trautv. ex A. Beck. (рис. 5а), секция *Sibirica* Knuth. – вид *G. sibiricum* L. (рис. 5б), секция *Tuberosa* Koch ex Reiche – вид *G. transversale* (Kar. et Kir.) Vved. (рис. 5г).

Дополнительно для сравнительного анализа нами исследована пыльца типового вида секции *Trygonium* – *G. columbinum* (рис. 5б). П. з. обоих видов этой секции имеют ячеистую вну-

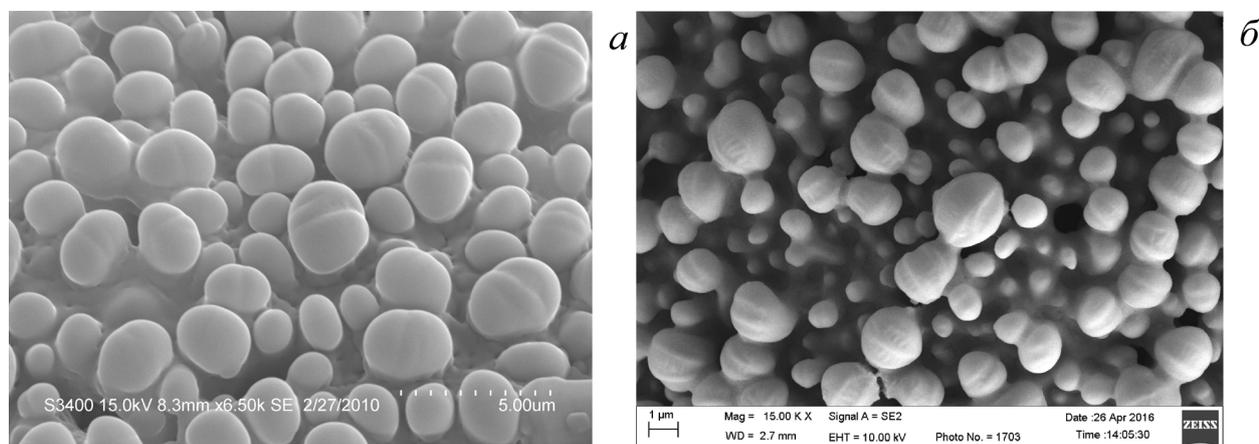


Рис. 2. Скульптура поверхности экзины п. з. группы *G. pseudosibiricum*: а) *G. pseudosibiricum*; б) *G. asiaticum*. Масштабная линейка: а – 5 мкм; б – 1 мкм.

тренную сетку, звездчатую орнаментацию. Различаются виды формой головок стерженьков: у *G. schrenkianum* часть головок округлые, часть – слившиеся между собой по несколько и тогда имеющие вытянутую или неправильную форму, а у *G. columbinum* головки всегда овальные или почти округлые, из-за чего орнаментация имеет более упорядоченный вид (рис. 5а, б).

У полиморфного вида *G. sibiricum*, относящегося к секции *Sibirica*, были выявлены п. з. с разными характеристиками (см. табл.).

П. з. *G. transversale* из секции *Tuberosa* имеют сетчатую скульптуру поверхности с неявно выраженными неправильной формы ячейками, либо с невыраженными ячейками. Головки могут быть у разных п. з. округлыми или вытянутыми, «с»-образной или гантелеобразной формы, образующейся из-за слияния нескольких головок и из стерженьков. Макроморфологически этот вид сильно отличается от других видов рода *Geranium* АГС строением листовой пластинки и наличием клубеньков на корнях.

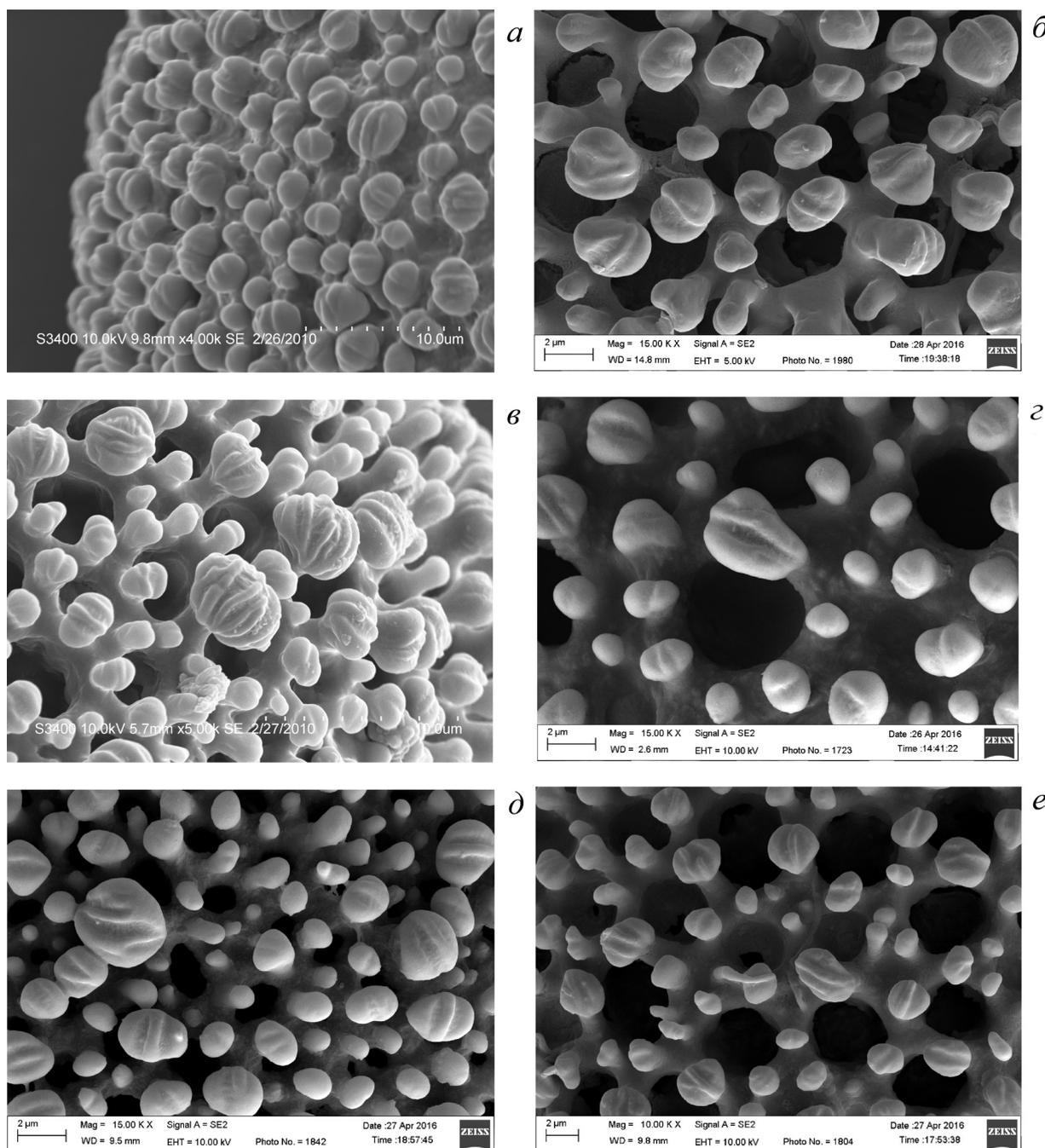


Рис. 3. Скульптура поверхности экзины п. з. группы *G. pratense*: а, б) *G. pratense* s. str.; в) *G. sergievskajae*; г) *G. affine*; д) *G. transbaicalicum*; е) *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii*. Масштабная линейка: а, в – 10 мкм; б, г–е – 2 мкм.

Таблица

Диагностические признаки пыльцевых зерен видов рода *Geranium*

№ п/п	Вид	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Особенности скульптуры	Размер ячеек, мкм	Размер головок, мкм		Форма и особенности головок	Поверхность головок	Орнаментация	Тип п. з.
						крупные	мелкие				
<b>Subgen. <i>Geranium</i></b>											
<b>Sect. <i>Geranium</i></b>											
1	<i>G. sylvaticum</i>	74,3–88,2	69,0–84,5	булавовидная; сетчатая, крупноячеистая, иногда местами сплошная	(3,0)3,4–5,5 × 2,1–3,5	2,13	1,0	овальные или округлые	2, 3, редко 4 притупленных верхушки, между которыми имеются поперечные полосы	звездчатая	3-бороздноровый
2	<i>G. laetum</i>	(63,2)70,9–84,2	(66,1)74,0–80,6	булавовидная; сетчатая, крупноячеистая	(1,87)2,0–4,01 × (2,0)2,2–4,3(5,8)	2,34	1,26	округлые, овальные, угловатые, овальные	3, 4 или 5 верхушки, между которыми имеются поперечные полосы	звездчатая	3-бороздноровый
3	<i>G. uralense</i>	76,5–83,3	75,4–82,1	булавовидная; сетчатая, крупноячеистая, иногда местами сплошная	2,82–4,26 × 2,76–4,5	2,72	1,29	овальные или округлые	2–5 притупленных верхушки, между которыми имеются поперечные полосы	звездчатая	3-бороздноровый
4	<i>G. igoschi-nae</i>	(51,5)70,2–73,1	(50,9)69,3–76,5	булавовидная; сетчатая, крупноячеистая	(1,62)2,21–3,79 × 3,14–4,88	2,48	1,05	овальные или округлые	2, 3, редко 4 притупленных верхушки, между которыми имеются поперечные полосы	звездчатая	3-бороздноровый
5	<i>G. rectum</i>	76,2–77,7	78,5–91,7	булавовидная; сетчатая, крупноячеистая, с различными размерами ячеек	2,54–3,41 × 2,61–3,93	2,44	1,19	овальные	2 или 3, редко 4 притупленных верхушки, между которыми располагаются поперечные полосы	звездчатая	3-бороздноровый
6	<i>G. albiglorum</i>	66,2–69,4 (70,0)	62,9–67,3	булавовидная; почти сплошная, ячейки слабо выражены	1,08 × 1,13	0,93	0,42	округлые или овальные	2, редко 3 или 4 притупленных верхушки, поперечные полосы не выражены	неясно-звездчатая	3-бороздноровый

Продолжение таблицы

7	<i>G. krylovii</i>	(56,3)72,7–77,7	58,5–63,5	булавовидная; сетчатая, разноячеистая	1,66–2,77 × 1,10–2,97	1,74	0,85	овальные	3, редко 2 или 4 приплюснутые верхушки, между которыми отсутствуют поперечные полосы, либо выражены слабо	звездчатая	3-бороздноровый
8	<i>G. richardsonii</i>	71,8–80,0	70,1–75,1	булавовидная; сетчатая, неравноячеистая, местами сплошная	(1,4)2,0–4,6 × 1,9–3,7	2,5	1,07	неправильной формы, угловатые или овальные	без выраженных продольных верхушек, или со слабо выраженными 2 или 3, без поперечных полос между ними	звездчатая	3-бороздноровый
9	<i>G. pseudo-sibiricum</i>	(59,9)80,6–86,3	(65,6)70,2–76,9	булавовидная; сплошная, неясно-ячеистая	не выражены	1,72	0,93	крупные, почти округлые	2, 3 или 4 гладкие верхушки, без поперечных полос между ними	неравномерно-бугорчатая	3-бороздноровый
10	<i>G. asiaticum</i>	(48,9)64,2–75,0(80,3)	(52,9)56,8–72,7(74,5)	булавовидная; сетчатая, с различными размерами ячеек или неясно-ячеистая	1,18–2,74 × 0,97–2,97	2,06	1,15	вытянутые (возможно сливание нескольких головок в одну) или округлые	2, 3 реже 4 или 5 приплюснутые верхушки, между которыми есть поперечные полосы; иногда поверхность головок слабо бугорчатая без выраженных верхушек	неравномерно-бугорчатая	3-бороздноровый
<b>Sect. <i>Recurvata</i></b>											
11	<i>G. pratense</i> s. str.	(97,6)102,0–111,0	(87,8)94,7–97,0	булавовидная; сплошная, неясно-ячеистая, ячейки слабо выражены	слабо выражены	1,8	0,77	округлые или слегка сжатые с боков	3, 4 или 5 верхушки со слабо выраженными поперечными полосами между ними или без поперечных полос	неравномерно-бугорчатая	3-бороздноровый

## Продолжение таблицы

12	<i>G. sergievskajae</i>	92,1–95,6	(86,7)93,7–99,7	булавовидная; сетчатая, крупноячейки в очертании овальные или угловатые	2,13–4,28 × 1,83–3,56	2,22	1,4	округлые или овальные	2–5 притупленных, между которыми есть поперечные полосы, иногда поперечная головок бугорчатая	неравномерно-бугорчатая с резко выделяющимися крупными головками	3-бороздородный
13	<i>G. affine</i>	89,4–95,1	95,8–106,1	булавовидная; сетчатая, крупноячейка представлена ячейками различных размеров, иногда сплошная	3,71–5,22 × 3,0–4,63	2,84	1,6	округлые, овальные или угловатые	2–3, редко 4 притупленных, продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	неравномерно-бугорчатая	3-бороздородный
14	<i>G. transbaicalicum</i>	96,9–102,1	(65,2)90,3–94,6	булавовидная; сетчатая, крупноячейка с ячейками различных размеров	(1,25)2,53–5,03(5,6) × (1,57)2,69–5,33	2,96	1,5	округлые, овальные или угловатые	2–3, реже 4 или 5 притупленных, продольных верхушки, между которыми есть неясно выраженные поперечные полосы и мелкие бугорки	звездчатая с резко выделяющимися крупными головками	3-бороздородный
15	<i>G. transbaicalicum</i> subsp. <i>turczaninovi</i>	91,0–106,8	93,5–106,8	булавовидная; сетчатая, крупноячейка с ячейками различных размеров	4,2–6,19 × 4,47–5,39	3,12	1,74	округлые, угловатые, овальные, угловатые	2–5 притупленными, продольными верхушками, без поперечных полос и бугорков между ними	звездчатая, с ясно выделяющимися крупными головками	3-бороздородный
16	<i>G. collinum</i> var. <i>eglandulosum</i>	78,0–78,1	74,4–79,2	булавовидная; сетчатая, со слабо выраженными или не выраженными ячейками с ясно выделяющимися крупными головками	2,15–3,13 × 2,02–2,83	4,34	1,3	округлые, овальные, иногда сливающиеся между собой	2–5 притупленных, продольных верхушки, с бугорчатой поверхностью между ними без поперечных полос	звездчатая	3-бороздородный

## Продолжение таблицы

17	<i>G. collinum</i> var. <i>glandulosum</i>	68,47–78,0	71,6–77,68	булавовидная; сетчатая, с хорошо выраженными ячейками	2,34–3,86 × 2,31–5,08	3,01	1,44	овальные, угловато- овальные	2–5 пригупленных, продольных верхушки, с поперечными поло- сами между ними	звездчатая	3-бороздно- оровый	
18	<i>G. saxatile</i>	82,1–92,7	86,1–92,7	булавовидная; сетчатая, круп- ноячейстая, представлена ячейками раз- личных раз- меров, иногда сплошная	3,0–4,08 × 2,66–4,82	3,58	2,02	овальные, округлые, часто сливаются между со- бой	2–3 пригупленных, продольных верхушки, между которыми есть неясно выраженные поперечные полосы или их не видно	звездчатая	3-бороздно- оровый	
19	<i>G. regelii</i>	81,6–96,6	84,3–108,0	булавовидная с ясно выделяю- щимися крупны- ми головками сетчатая, разноя- чейстая	3,3–5,0(9) × 2,8–4,6	3,62	1,76	овальные или почти округлые, иногда сливаюци- еся стер- женьками	2–4 продольных вер- хушки, с поперечными полосами между ними	звездчатая	4-бороздно- оровый	
<b>Sect. <i>Eriantha</i></b>												
20	<i>G. erian- thum</i>	83,0–85,6	(68,7)77,9– 88,1	булавовидная; сетчатая, не- равноячейстая с ясно выделяю- щимися крупны- ми шишковид- ными головками	(1,9)2,1– 3,7(4,5) × 1,5–3,4	8,77	3,93	округлые или оваль- ные	2–4 пригупленных вер- хушки без поперечных полос между ними; палочковидные голов- ки не имеют верхушек; шишковидные голов- ки имеют множество верхушек.	звездчатая	3-бороздно- оровый	
21	<i>G. erioste- mon</i>	86,5–96,3	(83,1)87,8– 98,4	булавовидная; сетчатая, не- равноячейстая с ясно выде- ляющимися очень крупными шишковидными головками	(1,4)2,4– 4,0(5,6) × 1,5–3,8(4,6)	4,57	1,94	округлые или оваль- ные	2–5 пригупленных вер- хушки без поперечных полос между ними; шишковидные головки имеют множество	звездчатая	3-бороздно- оровый	

Продолжение таблицы

<b>Sect. <i>Palustris</i></b>											
22	<i>G. wilsonianum</i>	91,8–104,0	91,9–93,5	булавовидная; сетчатая, неравноячейчатая	2,8–5,9(6,3) × 2,5–6,2(6,5)	3,63	1,39	округлые, угловатые, округлые, овальные, угловатые, овальные	от 4 до 7 притупленных верхушек без поперечных полос между ними	звездчатая	3-бороздноровый
<b>Sect. <i>Dahurica</i></b>											
23	<i>G. dahuricum</i>	70,9–74,6	66,9–76,2	булавовидная; сетчатая, неравноячейчатая, местами сплошная	2,7–4,4 × 2,1–4,2	2,73	1,27	округлые, овальные, угловатые, овальные или грушевидные	2–4 продольных верхушки, без поперечных полос между ними	звездчатая	3-бороздноровый
<b>Sect. <i>Trygonium</i></b>											
24	<i>G. schrenkianum</i>	53,5–57,2	52,1–60,4	булавовидная; сетчатая, ячеистая, представлена ячейками различных размеров	1,67–2,23 × 2,16–4,46	2,63	1,40	округлые или слившиеся по несколько и тогда имеющие вытянутую форму	2–3 притупленных, ясно или неясно выраженных продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	звездчатая	3-бороздноровый
25	<i>G. columbinum</i>	54,6–60,6	56,0–61,8	булавовидная; сетчатая, неравноячейчатая, местами сплошная	1,4–3,1(4,0) × 1,4–2,4	2,01	1,09	овальные или почти округлые	2 (редко 3) продольных верхушки, с выраженными поперечными полосами между ними или без них	звездчатая	3-бороздноровый
<b>Sect. <i>Sibirica</i></b>											
26	<i>G. sibiricum</i>	(50,3)58,0–61,2	(49,2)54,7–55,9	булавовидная; сплошная или сетчатая, ясноячейчатая	1,5–2,9 × 1,5–2,4	1,50	0,80	округлые или овальные	2–3, реже 4 притупленных продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	бугорчатая или звездчатая	3-бороздноровый

Окончание таблицы

<b>Sect. <i>Tuberosa</i></b>											
27	<i>G. transver-sale</i>	(61,8)63,9–81,2	(60,6)70,6–87,3	булавовидная; сетчатая, с неясно выраженными неправильной формы ячейками, местами сплошная	1,4–2,9 × 1,92–2,7	4,35	1,58	округлые, вытянутые, с-образной или гантелиобразной формы	2–4 продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	неравномерно-бугорчатая	3-борозднорый
<b>Subgen. <i>Robertium</i></b>											
<b>Sect. <i>Batrachioides</i></b>											
28	<i>G. pusillum</i>	49,3	47,1–49,1	булавовидная; сетчатая, ячейственная, представлена ячейками различных размеров	1,68–2,46 × 1,55–3,0	1,68	0,85	округлые, угловатые, округлые	2–3 пригнутых продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	звездчатая	3-борозднорый
29	<i>G. rotundifolium</i>	62,9	58,5–61,7	булавовидная; сетчатая, ячейственная, представлена ячейками различных размеров	2,11–2,46 × 2,08–2,54	1,63	1,01	округлые, угловатые, округлые	2–3 пригнутых продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	неравномерно-бугорчатая	3-борозднорый
<b>Sect. <i>Divaricata</i></b>											
30	<i>G. divaricata</i>	52,1–56,9	55,5–61,5	булавовидная; сетчатая, ячейственная, представлена ячейками различных размеров	1,71–2,2 × 2,03–2,17	1,74	0,97	округлые, овальные	2–3 пригнутых продольных верхушки, между которыми есть поперечные полосы	неравномерно-бугорчатая	3-борозднорый
<b>Sect. <i>Ruberta</i></b>											
31	<i>G. robertianum</i>	56,7–57,6	57,6–68,9	булавовидная; сетчатая, ячейственная, представлена ячейками различных размеров	2,07–3,63 × 1,89–3,8	1,93	1,25	округлые, овальные, угловатые, овальные	не имеют продольных верхушек, поверхность слегка бугорчатая	звездчатая	3-борозднорый

**Примечание к таблице: Исследованные образцы:** *G. sylvaticum* – Алтайский край, г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 28 V 2009, В. И. Ивлева (NSK); Новосибирская обл., г. Новосибирск, окрестности Академгородка, сосновый бор, 15 VI 2008, В. И. Ивлева (NSK); *G. laetum* – Респ. Алтай, Улаганский р-он, 4 км западнее с. Чибит, юго-вост. склон отрога Айгулакского хр., заросли кустарника, 2 VII 2009, В. И. Ивлева (NSK); *G. uralense* – Сев. Урал, бассейн р. Печоры, верховья р. Шугора, истоки реки Нанксарынь-Я, горный луг близ границы леса, 06 VII 1928, В. Б. Сочава (LE); *G. igoschiniae* – Челябинская обл., Верхнеуральский р-н, 10 км на север от с. Арсинского, остепненный луг, N 53.89742, E 59.86025, 03 VI 2012, А. Ю. Королук (NSK); *G. rectum* – Сев. склон Джунгарского Алатау, верхнее течение р. Б. Баскан, по травянистым склонам, 29 VI 1959, В. П. Голоскоков (LE); *G. krylovii* – Полярный Урал, пос. Хадата, обрыв по ручью Станционному, галечник, 12 VII 1961, С. Н. Сандамирская, опр. К. Н. Игошина (LE); *G. richardsonii* South Dakota, Pennington country, 0.5 mi. W. of Rockford, Black Hills Elevations, 7 VII 1978, L. Malyshev, № 876 (NSK); *G. pseudosibiricum* – МНР, оз. Хубсугул, истоки р. Эги, лиственничник, 14. VII 1975, А. Чепурнов; *G. asiaticum* – Алтайский край, г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 28 V 2009, В. И. Ивлева (NSK); Томская обл., окр. с. Киреевского на Оби, смешанный лес и луга, VI 1968, Экскурсия студентов (ТК); *G. pratense* s. str. – Владивост. окр., с. Михайловка склоны ж/д линии № 169, 01 VII 1925. leg. I. K. Schischkin; *G. affine* – Горно-Алтайская авт. обл., Онгудайский р-н, окр. с. Иня, песчаные наносы вдоль реки, 05 VII 1987, В. И. Курбатский, С. А. Пшеворская, С. Логинова, И. Захарова (ТК); *G. transbaicalicum* – РФ, Респ. Алтай, Кош-Агачский р-н, хр. Чихачева, верховье р. Нарын-Гол, выше оз. Киндиктыкуль, 49°49,5' с.ш., 89°31' в.д., h = 2500-2700 м, 17 VII 2000, Р. В. Камелин, А. И. Шмаков, В. И. Дорофеев, Е. В. Антонюк, П. А. Косачев, О. В. Уварова, С. А. Костюков, С. А. Дьяченко (АЛТВ); МНР, оз. Хубсугул, восточное побережье против о-ва Далайн-Куйс, на берегу озера, галечник, 19 VII 1975, А. Чепурнов (NSK); *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii* – Восточный Саян, хр. Пограничный, р. Она, урочище Сенцын-Тала, в лесном поясе, 1300 м н. у. м., на лугу среди степи, 12 VII 1959, № 908, Л. Малышев (NSK); *G. collinum* var. *eglandulosum* – Барнаульский уезд, между Долговой и Черной Курьей, солонцеватый луг, 26 VI 1913, В. Ревердатто (ТК); *G. collinum* var. *glandulosum* – Алтайский край, Табунский р-н, берег оз. Большое Яровое, бывшее с. Каутовка, урочище «Степной ключ», 02 IX 2009, М. М. Силантьева, П. В. Голяков (NSK); *G. saxatile* – № 1044, Китайская нар. Респ., Синьцзян-Уйгурская авт. обл., Вост. Тянь-Шань, сев. склон бассейна р. Манас, левобережье дол. р. Улан-Усу, в 4 км ниже подъема на перевал Дану-дабан, высокогорный пояс, кобрезиево-разнотравный луг на границе с осыпью, 23 VII 1957, А. А. Юнатов, Ли-Ши-ин, Юань И-фэнь (LE); *G. regelii* – Узбекистан, Байазиский р-н, вершина хребта Кетмень-Чоинит, каменистое русло, 3435 м н. ур. м., 23 VIII 1931, Ал. Ермоленко (LE); *G. erianthum* – Камчатская обл., Караганский р-н, вост. побережье, перевал Белая-Кичик, крутой склон юго-западной экспозиции, щебнистая россыпь, 23 VII 1974, Г. Лебедева, опр. В. Бусик (NSK); *G. eriostemon* – Flora Mongolica, prov. Ulan-Bator, Bogdo-ula oberhalb, 16 VII 1978, Н. Д. Кнарп (HAL); *G. wlassovianum* – МНР, окрестности оз. Хочимин, лиственничник, 4 VIII 1974, В. Ивельская (NSK); *G. dahuricum* – Читинская обл., Нерчинско-Заводской р-н, станица Калленская, в березовом лесу, 2 VIII 1902, Г. Стуков (NSK); *G. schrenkianum* – Респ. Казахстан, Алма-Атинская обл., Жамбыльский р-н, Чу-Илийские горы на границе с Джамбульской обл., ущелье Аранхай, 44°01' с. ш., 75°15' в.д., 07 V 2003, А. Ю. Королук, И. А. Хрусталева (NSK); *G. columbinum* – Крымская обл., Ялта, на лесном лугу, 24 V 1905, К. Голде (NSK); *G. sibiricum* – Алтайский край, Чарышский р-н, окр. с. Сентелек, левый берег р. Чарыш, склон сев. экспозиции отрога Коргонского хр., 27 VI 2008, В. И. Ивлева (NSK); Алтайский край, г. Барнаул, пос. Южный, сосновый бор, 28 VI 2009, В. И. Ивлева (NSK); Респ. Алтай, Улаганский р-н, 7 км западнее с. Чибит, обочина дороги, 2 VII 2009, В. И. Ивлева; *G. transversale* – Казахстан, Восточно-Казахстанская обл., хр. Саур, 10 км от с. Пржевальское (Сарытерек), 85°11' в. д., 47°24' с. ш., степные склоны, 27 V 2000, С. В. Смирнов, Е. В. Антонюк (NSK); Казахстан, окр. д. Самарское, 21 V, Н. Н. Лацинский (NSK); *G. pusillum* – Курляндия [Латвия], Нидердартуа, 1 VI 1898, С. Федосьев (LE); *G. rotundifolium* – Montes meridionales, Tian-Schan occidentalis, inter lapides secus fundum Saxosum convallis Ak-tasch in montibus Karschan-tau 14 V 1928. fl. et fr. Leg. Popov et Vvedensky (LE); *G. divaricatum* – Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-н, 20 км южнее с. Пржевальское, окр. Кордона по дороге на Кызылку, лиственничник, 25 VI 2002, Е. А. Королук (NSK); *G. robertianum* – Томская губ., Бийский уезд, долина р. Пыжи меж аилом Санганак и д. Троицкой, чернь, 3 VI 1911, Б. Шишкин, П. Крылов (ТК).

Нами также исследована морфология п. з. представителей других секций типового подрода, не произрастающих на территории АГС.

Из секции *Eriantha* Novosselova были исследованы два вида – *G. erianthum* (подсекция *Beringica* Tzyren.) и *G. eriostemon* (подсекция *Nemoralia* Tzyren.) (рис. 5d, e). Несмотря на ма-

кроморфологические различия этих двух видов в строении листовой пластинки и опушении стебля, их пыльца имеет общие черты строения. Скульптура экины у них булавовидная с ясно выделяющимися крупными шишковидными головками. Орнаментация звездчатая. Средний размер шишковидных головок у *G. eriostemon* –

4,57 мкм, у *G. erianthum* – 8,77 мкм. П. з. *G. eriostemon* несколько крупнее, чем п. з. *G. erianthum* (п. о. 86,5–96,3 мкм, э. д. (83,1)87,8–98,4 мкм и п. о. 83,0–85,6 мкм, э. д. (68,7)77,9–88,1 мкм соответственно). Головки имеют у *G. erianthum* 2–4 притупленных верхушки без поперечных полос между ними, у *G. eriostemon* – 2–5 притупленных верхушек также без поперечных полос между ними. Крупные шишковидные головки имеют

множество верхушек у п. з. обоих видов. Возможно, что эти виды не следует выделять в разные подсекции, так как их п. з. имеют примерно одинаковые размеры (признак секционного ранга), а также звездчатую орнаментацию поверхности и сетчатую, неравноячеистую скульптуру экзины (признаки подсекционного ранга).

Также нами были взяты для анализа п. з. вида *G. wlassovianum* из секции *Palustria* Knuth и

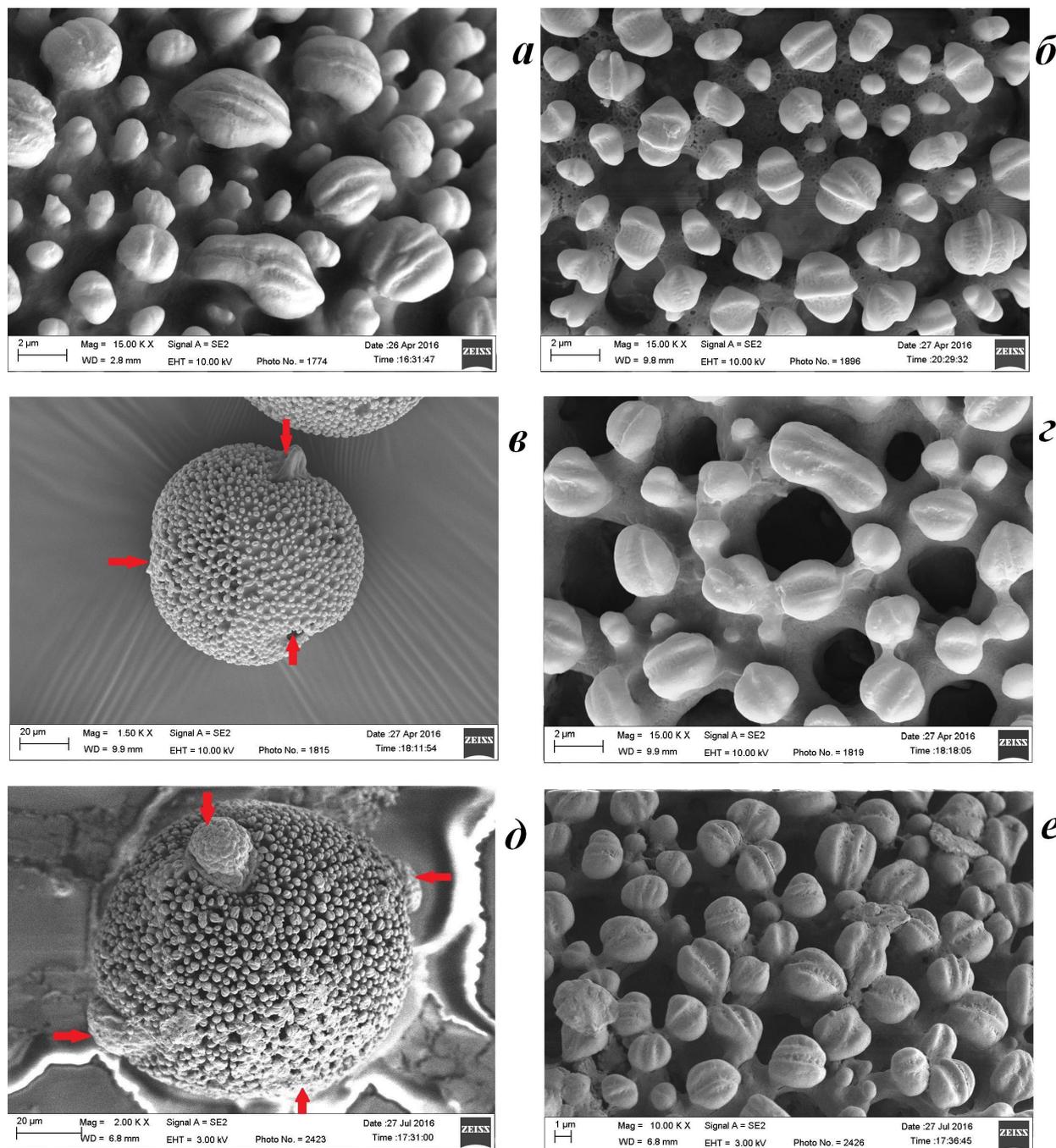


Рис. 4. Пыльцевые зерна группы *G. collinum*: а) Скульптура поверхности экзины *G. collinum* var. *eglandulosum*; б) Скульптура поверхности экзины *G. collinum* var. *glandulosum*; в) Общий вид п. з. *G. saxatile*; г) Скульптура поверхности экзины *G. saxatile*; д) Общий вид п. з. *G. regelii*; е) Скульптура поверхности экзины *G. regelii*. Стрелками показано расположение апертур. Масштабная линейка: а, б, г, е – 2 мкм; в, д – 20 мкм; е – 1 мкм.

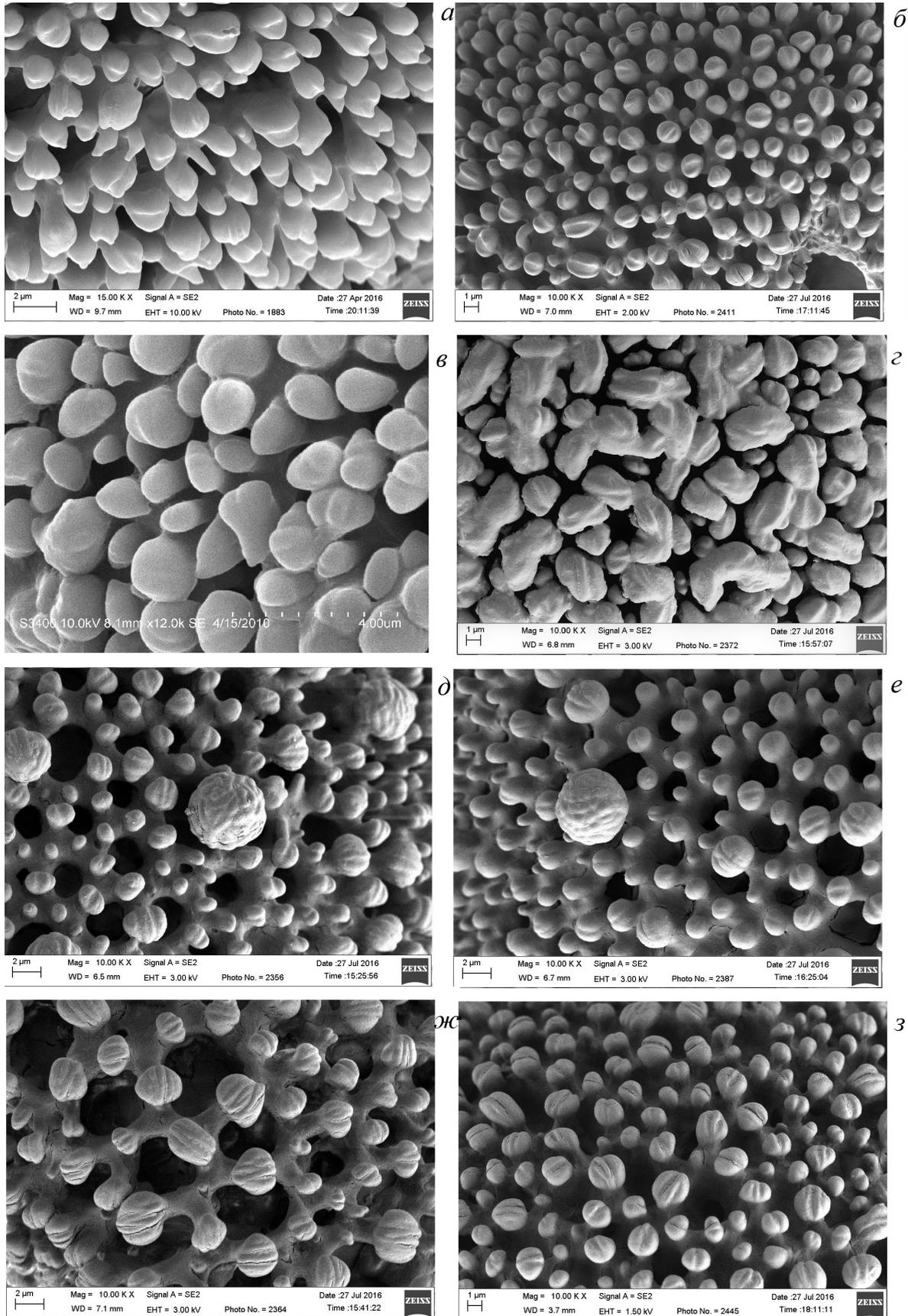


Рис. 5. Скульптура поверхности экзины п. з. видов рода *Geranium*: а) *G. schrenkianum*; б) *G. columbinum* (секция *Trygonium*); в) *G. sibiricum* (секция *Sibirica*); г) *G. transversale* (секция *Tuberosa*); д) *G. erianthum*; е) *G. eriostemon* (секция *Eriantha*); ж) *G. wlassovianum* (секция *Palustria*); з) *G. dahuricum* (секция *Dahurica*). Масштабная линейка: а, д–ж – 2 мкм; б, г, з – 1 мкм, в – 4 мкм.

*G. dahuricum* из секции *Dahurica* Tzyren. П. з. *G. wlassovianum* имеют довольно крупные размеры – п. о. 91,8–104,0, э. д. 91,9–93,5. Для него характерно наличие на головках от 4 до 7 притупленных верхушек без поперечных полос между ними (рис. 5ж). П. з. *G. dahuricum* (рис. 5з) исследовались для поиска возможных родственных связей с видом *G. pseudosibiricum*. Однако анализ п. з. выявил значительные отличия между этими видами. Так, внутренняя сетка у *G. pseudosibiricum* сплошная, неясно-ячеистая, у *G. dahuricum* – ячейки ясно видны, разных размеров. Орнаментация п. з. *G. pseudosibiricum* неравномерно-бугорчатая, у *G. dahuricum* – звездчатая.

К подроду *Robertium* относятся в пределах АГС три секции – *Batrachioides*, *Divaricata* Rouy и *Ruberta* Dumort. (рис. 6). В состав первой входит 2 вида: *G. pusillum*, *G. rotundifolium*. П. з. этих видов отличаются размерами (см. табл.). Головки имеют по 2–3 притупленных продольных верхушки. Оба вида имеют сетчатую разноразмерную внутреннюю сетку, однако ячейки *G. rotundifolium* несколько крупнее.

Из секции *Divaricata* на территории АГС произрастает вид *G. divaricatum*. Его п. з. имеют сетчатую, ячеистую, представленную ячейками различных размеров, внутреннюю сетку экзины и головки булавовидных выростов с 2–3 притупленными продольными вершинами, между которыми есть поперечные полосы.

К секции *Ruberta* на территории АГС принадлежит один вид *G. robertianum* L., обособленный как по признакам пыльцы (имеют округлые или угловато-овальные головки без продольных верхушек со слегка бугорчатой поверхностью), так и по макроморфологическим признакам (пластинки листьев рассечены до основания на 3–5 долей, лепестки с узким длинным, почти равным отгибу ноготком, сближенные прямостоячие чашелистики).

Сравнение полученных данных с литературными показало, что расхождения в описаниях п. з. незначительны. В узких пределах варьируют размеры пыльцевых зерен, ширина борозд, размеры пор и количество верхушек на головках стерженьков, что может объясняться различны-

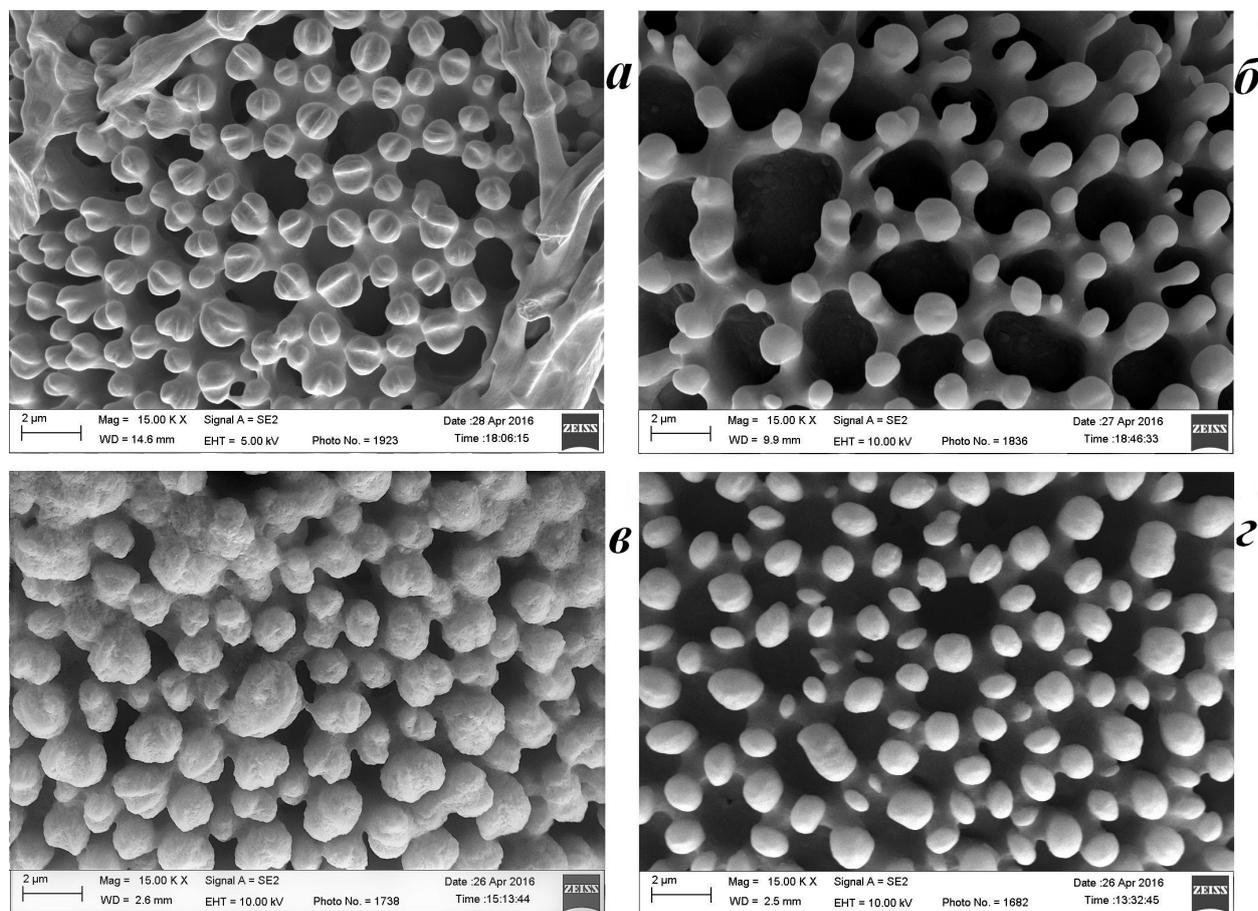


Рис. 6. Скульптура поверхности экзины п. з. видов подрода *Robertium*: а) *G. pusillum*; б) *G. rotundifolium* (секция *Batrachioides*); в) *G. divaricatum* (секция *Divaricata*); г) *G. robertianum* (секция *Ruberta*). Масштабная линейка: а–г – 2 мкм.

ми экологическими условиями произрастания изученных экземпляров растений, а также различными возможностями микроскопической техники.

Таким образом, признаки п. з. таксонов рода *Geranium* имеют различное диагностическое значение. Так, секции рода хорошо отличаются между собой размерами п. з. Самые крупные размеры п. з. наблюдаются в секции *Recurvata*, наиболее мелкие – у п. з. зерен видов секции *Batrachioides*. Размер п. з. можно вполне отнести и к подсекционным признакам. К ним относятся особенности строения внутренней сетки экзины и орнаментация поверхности п. з. В секции *Geranium* по этим признакам выделились 3 группы родства, которым, возможно, следует придать ранг подсекций. Для п. з. первой группы родства характерны сетчатая крупноячеистая скульптура второго ряда экзины. Отличительным признаком п. з. видов этой группы является их диморфизм (по размерам). Для п. з. второй группы характерна сетчатая, местами сплошная, разноячеистая внутренняя сетка экзины. П. з. третьей группы объединяет сетчатая неясно-ячеистая внутренняя сетка экзины. Орнаментация поверхности п. з. в этой секции хорошо отличается только у п. з. видов третьей группы – она неравномерно-бугорчатая. У видов двух первых групп она звездчатая. В секции *Recurvata* выделились 2 группы родства, которые, возможно, соответствуют подсекциям. Для п. з. первой характерны наиболее крупные размеры, сетчатая крупноячеистая внутренняя сетка экзины, неравномерно бугорчатая орнаментация с ясно выделяющимися крупными головками. Для таксонов второй группы характеры более мелкие п. з., сетчатая разноячеистая внутренняя сетка экзины и звездчатая орнаментация.

Виды *G. erianthum* и *G. eriostemon* восточно-азиатской секции *Eriantha* имеют крупные размеры п. з., сетчатую неравноячеистую с ясно выделяющимися очень крупными шишковидными головками скульптуру и звездчатую орнаментацию. На наш взгляд, выделение этих двух видов в разные подсекции нецелесообразно. *G. wlassovianum* из секции *Palustia* имеет п. з. крупнее, чем у видов предыдущей секции, а также сетчатую, неравноячеистую скульптуру экзины и звездчатую орнаментацию. П. з. вида *G. dahuricum* из секции *Dahurica* значительно меньше п. з. предыдущих двух секций, с сетчатой, неравноячеистой, местами сплошной скульптурой внутренней сеткой и звездчатой орнаментацией.

Таким образом, п. з. представителей этих трех секций имеют хорошие отличия.

П. з. малолетних видов секции *Trygonium* имеют мелкие размеры и звездчатую орнаментацию. П. з. вида *G. transversale* из секции *Tuberosa* имеют более крупные размеры и неравномерно-бугорчатую орнаментацию. П. з. полиморфного вида *G. sibiricum* отличаются мелкими размерами и полиморфизмом. Разные популяции этого вида различаются скульптурой экзины и орнаментацией поверхности п. з. Пробы были взяты из различных местообитаний: естественных и антропогенно-нарушенных, горных и равнинных территорий.

П. з. видов трех секций подрода *Robertium* различаются размерами п. з., наиболее мелкие п. з. характерны, как уже отмечалось, для видов секции *Batrachioides*.

Видовыми можно считать признаки строения поверхности булавовидных головок, а именно: наличие и количество продольных верхушек, либо поверхность головок гладкая или слабо бугорчатая; наличие или отсутствие поперечных полос между верхушками. В ряде случаев значение имеет и размер головок булавовидных выростов, иногда они могут сливаться между собой и тогда становятся «с»-образной, вытянутой или гантелеобразной формы. К видовым признакам п. з. можно отнести и их размеры.

В результате палиноморфологического исследования нами показано, что признаки п. з. имеют значение для систематики видов рода *Geranium*. В целом для всех изученных таксонов рода *Geranium* характерным признаком является булавовидная скульптура экзины. Ранее считалось, что признаком рода *Geranium* является 3-бороздно-оровый тип п. з. Однако наши исследования показали, что встречаются также виды (*G. regelii*), имеющие 4-бороздно-оровые п. з. Размеры п. з. определяют принадлежность к секции и коррелируют с размерами венчика. Особенности скульптуры экзины и орнаментация поверхности п. з. имеют значение в ранге подсекции. Скульптурные элементы поверхности булавовидных головок могут служить дополнительным признаком при разделении видов.

#### Благодарности

Автор выражает глубокую признательность сотруднику Института гидродинамики СО РАН Я. Л. Лукьянову, зав. лабораторией водной экологии ИВЭП СО РАН, к. б. н., В. В. Кириллову,

мл. науч. сотр. лаборатории гидрологии и геоморфологии ИВЭП СО РАН А. В. Дьяченко за помощь при работе на СЭМ, ведущему научному сотруднику лаборатории систематики высших сосудистых растений и флорогенетики ЦСБС

СО РАН, д. б. н., С. В. Овчинниковой за помощь в организации работы и подготовке статьи.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 15-29-02429.

## REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Asikainen E., Mutikainen P.** 2005. Preferences of Pollinators and Herbivores in Gynodioecious *Geranium sylvaticum*. *Annals of Botany* 95: 879–886. DOI: 10.1093/aob/mci094.
- Bortenschlager S.** 1967. Vorläufige Mitteilungen zur Polenmorphologie in der Familie der Geraniaceen und ihre systematische Bedeutung. *Grana Palynol.* 7(2–3): 400–468. DOI: <http://dx.doi.org/10.1080/00173136709430046>.
- Chester P. I., Raine J. I.** 2001. Pollen and spore keys for Quaternary deposits in the northern Pindos Mountains, Greece. *Grana* 40: 299–387. DOI: 10.1080/00173130152987535.
- Deniz İ., Çirpici A., Yıldız K.** 2013. Palynological study of the *Geranium* (Geraniaceae) species from the Thrace region (Turkey-in-Europe). *Phytologia Balcanica* 19(3): 347–355.
- Doronkin V., Shaulo D., Han I., Vlasova N., Ivleva V., Enkhtuya L., Munkh-Erdene T., Ochgerel N., Munkhjargal B.** 2015. New records for the flora of Selenge Province (Mongolia). *Skvortsovia* 2(1): 8–27.
- Erdtman G.** 1943. *An Introduction to Pollen Analysis*. Chronica Botanica Company, Waltham, 270 pp.
- Gubanov I. A.** 1996. *Konspekt flory Vneshney Mongolii [Conspectus of the flora Outer Mongolia]*. Valang, Moscow, 136 pp. [In Russian]. (Губанов И. А. Конспект флоры Внешней Монголии (сосудистые растения). М.: Валанг, 1996. 136 с.)
- Hesse M., Zetter R., Halbritter H., Weber M., Buchner R., Frosh-Radivo A., Ulrich S.** 2009. *Pollen Terminology. An illustrated Handbook*. Springer-Verlag, Wien, 261 pp.
- İlçim A., Dadandı M. Y., Çenet M.** 2008. Morphological and Palynological Studies on *Geranium tuberosum* L. (Geraniaceae). *Journal of Applied Biological Sciences* 2(3): 69–73.
- Ivleva V. I.** 2010. Palynomorphological study of Altai representatives of the genus *Geranium* L. (Geraniaceae). *Turczaninowia* 13, 3: 140–146 [In Russian]. (Ивлева В. И. Палиноморфологическое изучение представителей рода *Geranium* L. (Geraniaceae) флоры Алтая // Turczaninowia, 2010. Т. 13, вып. 3. С. 140–146).
- Kupriyanova L. A., Alyoshina L. A.** 1972. *Pollen and spores of plants from the flora of European part of the USSR*. Vol. 1. Nauka, Leningrad, 171 pp. [In Russian]. (Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца и споры растений Европейской части СССР. Л.: Наука, 1972. Т. 1. 171 с.)
- Nabiev M. M.** 1983. Fam. Geraniaceae. In: *Opredelitel rasteniy Sredney Azii [Conspectus florum Asiae Mediae]*. Fan, Tashkent, 7: 6–18 [In Russian]. (Набиев М. М. Сем. Geraniaceae – Гераниевые // Определитель растений Средней Азии. Ташкент, 1983. Т. 7. С. 6–18).
- Novoselova 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).
- Ovchinnikova S. V., Ivleva V. I.** 2011. Studying of the pollen grains species of the genus *Geranium* for taxonomic purposes. In: *Problemy sovremennoy palinologii [Problems of modern palynology: Materials of XIII Russian Palynological Conference]*. Syktyvkar, 1: 47–50 [In Russian]. (Овчинникова С. В., Ивлева В. И. Изучение пыльцевых зерен видов рода *Geranium* для целей таксономии // Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Росс. палинологической конф. Сыктывкар, 2011. Т. 1. С. 47–50).
- Perveen A., Qaiser M.** 1999. Geraniaceae. *Pollen Flora of Pakistan* 23: 263–269.
- Peshkova G. A.** 1996. Fam. Geraniaceae. In: *Flora Sibiri [Flora of Siberia]*. Vol. 10. Nauka, Novosibirsk, 8–22 pp. [In Russian]. (Пешикова Г. А. Сем. Geraniaceae // Флора Сибири: В 14 т. Т. 10. Новосибирск: Наука, 1996. С. 8–22).
- Peshkova G. A., Ovchinnikova S. V.** 2012. Fam. Geraniaceae. In: *Checklist of the vascular Flora of the Asian Russia*. Ed. by K. S. Baykov. SB RAS Press., Novosibirsk, 264–267 pp. [In Russian]. (Пешикова Г. А., Овчинникова С. В. Сем. Geraniaceae Juss. // Конспект флоры Азиатской России: сосудистые растения / Ред. К. С. Байков. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2012. С. 264–267).
- Serbanescu-Jitariu G., Radulescu-Mitroiu N., Radulescu D.** 1974. Morphologie du pollen chez certains représentants des familles Oxalidaceae, Geraniaceae et Zygophyllaceae. *Rev. roumaine* 19(1): 7–27.
- Sergievskaya L. P.** 1935. Fam. Geraniaceae. In: *Flora Zapadnoy Sibiri [Flora of West Siberia]*. Ed. by P. N. Krylov. Vol. 8. Krasnoye Znamya, Tomsk, 1819–1838 pp. [In Russian]. (Сергиевская Л. П. Сем. Geraniaceae – Гераниевые // Флора Западной Сибири. Т. 8 / Под ред. П. Н. Крылова. Томск: Красное знамя, 1935. С. 1819–1838).

**Stafford P. J., Blackmore S.** 1991. Geraniaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology* 69: 49–78. DOI: [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(91\)90066-C](https://doi.org/10.1016/0034-6667(91)90066-C).

**Tofts R. J.** 2004. *Geranium robertianum* L. *Journ. of Ecology* 92: 537–555.

**Tokarev P. I., Meyer-Melikian N. P.** 2004. The ranks of sculptural elements of pollen grains. *Byulleten MOIP. Otdel biologicheskij [Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series]* 109, 1: 16–18 [In Russian]. (**Токарев П. И., Мейер-Меликян Н. П.** Порядки скульптурных элементов пыльцевых зерен // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2004. Т. 109, вып. 1. С. 16–18).

**Troshkina V. I.** 2015. Notes on systematic and chorology of the Altai species of the genus *Geranium* L. (Geraniaceae Juss.) described by P. N. Krylov and L. P. Sergievskaya. In: *Problemy izucheniya rastitel'nogo pokrova Sibiri [Problems in the Study of Siberia vegetation: Proceedings of the V International scientific conference devoted to the 130th anniversary of the Herbarium of the P. N. Krylov and the 135th anniversary of the Siberian Botanical Garden of Tomsk State University]*. Izdatelskiy Dom Tomskogo gosudarstvennogo universiteta, Tomsk, 83–86 pp. [In Russian]. (**Трошкина В. И.** Заметки по систематике алтайских видов рода *Geranium* L. (Geraniaceae Juss.), описанных П. Н. Крыловым и Л. П. Сергеевской // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Междунар. науч. конф., посвящ. 130-летию Гербария им. П. Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, 20–22 октября 2015 г.). Томск: Издательский дом Томского государственного университета, 2015. С. 83–86).

**Troshkina V. I.** 2016a. Notes on systematic and chorology of *Geranium pseudosibiricum* and related species (Geraniaceae). *Rastitelnyj mir Aziatskoj Rossii [Plant Life of Asian Russia]* 3: 22–32 [In Russian]. (**Трошкина В. И.** Заметки по систематике и хорологии *Geranium pseudosibiricum* и близких видов (Geraniaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2016. № 3. С. 22–32).

**Troshkina V. I.** 2016b. Pollen grains of the genus *Geranium* (Geraniaceae) Altay Mountains. In: *Sokhraneniye raznoobraziya rastitel'nogo mira v botanicheskikh sadakh: traditsii, sovremennost, perspektivy [Preserving the diversity of flora in the botanical gardens: tradition, modernity and perspectives // Materials of the International Conference dedicated to the 70th anniversary of the Central Siberian Botanical Garden]*. Novosibirsk, 298–300 [In Russian]. (**Трошкина В. И.** Пыльцевые зерна видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: Материалы Междунар. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 1–8 августа 2016 г.). Новосибирск, 2016. С. 298–300).

**Weber M.** 1996. The existence of a special exine coating in *Geranium robertianum* pollen. *Int. J. Pl. Sci.* 157(2): 195–202. DOI: <http://www.journals.uchicago.edu/doi/10.1086/297338>.

**Xu L., Aedo C.** 2008. Fam. Geraniaceae. In: *Flora of China*. Beijing, St. Louis 11: 7–30.