УДК 582.751.2:581.461 DOI: 10.14258/pbssm.2026071

Роль морфологии семенных покровов в систематике видов рода *Geranium* L. (Geraniaceae) Алтайской горной страны

The role of seed coat morphology in the taxonomy of species of the genus *Geranium* L. (Geraniaceae) of the Altai mountain country

Трошкина В. И.

Troshkina V. I.

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, г. Новосибирск, Россия. E-mail: wtroshkina@yandex.ru
Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Novosibirsk, Russia. E-mail: wtroshkina@yandex.ru

Реферат. Рассмотрены особенности морфологии семян видов рода *Geranium*, произрастающих на территории Алтайской горной страны. Описаны основные макроморфологические признаки, такие как форма, размеры (длина, ширина, индекс), цвет семени, расположение рубчика; и микроморфологические признаки поверхности семенных покровов – первичная скульптура, расположение, форма клеток экзотесты, особенности периклинальных и антиклинальных стенок клеток, строение вторичной скульптуры. Показано, что семенная кожура экзотестальная, со склерефицированной экзотестой, ее первичная скульптура у большинства видов сетчато-морщинистая, у некоторых видов – двусетчатая или микросетчатая. Клетки большинства изученных видов имеют вытянуто-полигональную форму, у некоторых видов – квадратно-полигональные или прямоугольные. Их наружная периклинальная стенка вогнутая, скульптурированная: вторичная скульптура крупно-, мелкосетчатая, сетчато-бугорчатая. У некоторых видов на периклинальных стенках встречаются мамиллятные бугорки. Так же у части видов обнаружены структуры оксалата кальция в виде кристаллов и друз, а также структуры воска в виде поперечных складок. Оценена таксономическая роль изученных признаков семени – секционная/подсекционная, видовая. Приведены исследованные образцы, фотографии семян, сделанные с помощью сканирующего электронного микроскопа, составлена сравнительная таблица макроморфологических признаков.

Ключевые слова. Поверхность семени, семена, структура поверхности, Geraniaceae, *Geranium*.

Summary. The article considers the morphological features of seeds of *Geranium* species growing in the Altai mountain country. The main macromorphological characters, such as shape, size (length, width, index), seed color, and hilum location, are described; as well as micromorphological characters of the seed coat surface, such as primary sculpture, arrangement, and shape of exotesta cells, features of periclinal and anticlinal cell walls, and secondary sculpture structure. It is shown that the seed coat is exotesta, with sclerified exotesta, its primary sculpture is reticulate-rugose in most species, and bireticulate or microreticulate in some species. Cells of most studied species have an elongated polygonal shape, while in some species they are square-polygonal or rectangular. Their outer periclinal wall is concave, sculptured: secondary sculpture is coarsely, finely, and reticulate-tuberculate. In some species, mamillate tubercles are found on the periclinal walls. Calcium oxalate structures in the form of crystals and druses, as well as wax structures in the form of transverse folds, were also found in some species. The taxonomic role of the studied seed traits – sectional/subsectional and species-specific – is assessed. The studied specimens are presented, along with photographs of the seeds taken using a scanning electron microscope, and a comparative table of macromorphological traits is compiled.

Key words. Geraniaceae, *Geranium*, seed surface, seeds, surface structure.

Введение. В систематике рода *Geranium* L. большую роль играют макро- и микроморфологические признаки генеративных частей – цветка и плода (Tokarski, 1972; Aedo, de la Estrella, 2006; Aedo, 2023 и др.). Использование методики световой микроскопии для изучения макроморфологии и сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) для исследования микроморфологии способствует решению ряда таксономических проблем у *Geranium*. Исследованиями с применением СЭМ доказано, что поверхность семенных покровов обладает довольно стабильными характеристиками и имеет большое таксономическое значение во многих семействах растений (Ambegaokar et al., 1990). В данной работе

мы хотим показать, какое значение для систематики гераней имеют макро- и микроморфологические признаки строения поверхности семенных покровов.

Некоторые исследователи, такие как M. Tokarski, P. Yeo, C. Aedo занимались изучением непосредственно семян гераней или изучали их строение в рамках общих исследований. Tokarski (1972) провел масштабное изучение плодов и семян 42 европейских и кавказских видов *Geranium*. Согласно его исследованию, семена гераней капмилотропные и относительно мелкие (Tokarski, 1972). Кампилотропность, согласно F. D. Boesewinkel и F. Bouman (2000), возникает в результате изгибания зародышевого мешка и, соответственно, зародыша вокруг локального утолщения внутреннего интегумента на стороне рафе (рубчика). Это утолщение образуется в результате периклинального деления и вытягивания средних слоев внутреннего интегумента. Изогнутый зародыш определяет форму семени. Из-за плотно прилегающей семенной кожуры в семени хорошо различимы зародышевый корешок и семядоли. Длина зародышевого корешка различна у разных видов. Семена с морщинистой поверхностью, образованной сетковидными клетками и россыпью устьиц с радиальными замыкающими клетками. Семенная кожура характеризуется двумя механическими слоями (Boesewinkel, Bouman, 2000).

C. Aedo и M. de la Estrella (2006) при исследовании семи видов секции *Tuberosa* (Boiss.) Koch ex Reiche описали, в том числе, и их семена. Авторы отметили, что семена имеют более или менее эллипсоидную форму, с разбросанными устьицами. При увеличении в 30 раз семенная оболочка имеет мелкоячеистую структуру, но у всех видов, кроме *G. kotschyi* Boiss., на СЭМ видно, что сетчатая поверхность обусловлена выступанием наружного и среднего слоев внешней оболочки. Семена у всех видов, как правило, равномерно коричневатые, за исключением *G. malviflorum* Boiss. et Reut., у которого семена красноватые. Размер у всех видов одинаковый. Кроме того, авторы наблюдали кристаллы оксалата кальция у семян видов *G. libanoticum* Boiss. et C. I. Blanche и *G. linearilobum* DC.

Deniz İ., Yıldız K. Çırpıcı A. провели исследование семян 13 видов рода *Geranium*: *G. asphodeloides* Burm.f., *G. columbinum* L., *G. dissectum* L., *G. divaricatum* Ehrh., *G. lucidum* L., *G. molle* L., *G. purpureum* Vill., *G. pusillum* L., *G. pyrenaicum* Burm.f., *G. robertianum* L., *G. rotundifolium* L., *G. sanguineum* L., *G. tuberosum* L. Авторы принимали во внимание размеры, индекс (отношение длины к ширине), форму (округлойцевидная, яйцевидная, эллиптически-яйцевидная, округло-эллиптическая, эллиптическая), скульптуру поверхности (сотовидная, сетчатая, гладкая,) и цвет (темно-коричневый, коричневый) семян. Авторы отмечают, что цвет семян различается у зрелых и незрелых семян, и это следует учитывать в работе, выбирая для изучения зрелые семена.

C. Aedo (2023) в монографии, посвященной роду *Geranium*, отмечает, что семена имеют более или менее эллипсоидную форму и слегка сжаты. У большинства видов рода поверхность мелкосетчатая. Глубина и длина альвеол варьируют у некоторых видов, что позволяет предположить, что эта особенность имеет небольшое таксономическое значение. У многих видов подрода *Robertium* (Picard) Rouy, (а также в нескольких случаях у видов подродов *Geranium* и *Tuberosa* (Boiss.) Aedo) поверхность кажется гладкой при малом увеличении, но при большом увеличении видна сетчатая структура. Исключением являются семена *G. rotundifolium* и некоторых других видов, которые демонстрируют отчетливую сетчатую структуру даже невооруженным глазом. Наружный слой семенной оболочки имеет клетки с антиклинально утолщенными стенками, образующими многоугольный узор. Эти антиклинально утолщенные стенки, обычно прямые у представителей рода, более или менее изогнуты у семян секции *Neurophyllodes* A. Gray, придавая поверхности семенной оболочки характерный сетчато-извилистый вид. Семена герани гладкие, за исключением *G. rupicola* Wedd., у которой на поверхности семени имеются рассеянные волоски (Aedo, 2023).

О. В. Корякина, О. А. Сорокопудова (Корякина, 2024) в исследовании, посвященном формированию семян декоративных гераней, изучили семена 29 видов и сортов, используя параметры длины, ширины, массы 1000 шт. и индекса семени. Авторы отмечают, что семена всех изученных гераней имеют эллипсоидальную форму с различной степенью вытянутости. Корреляция индекса и длины семян не прослеживается, но есть корреляция индекса и ширины семян: чем выше индекс семян, тем семена тоньше. Стоит отметить, что, судя по фото, авторы вместо семян *G. robertianum* исследовали мерикарпии с заключенными внутри них семенами, что, вероятно, можно объяснить отличающимся строением и плотно прилегающими к семени створками мерикарпиев этого вида.

При характеристике видов в «Определителях» и «Флорах» авторы описывают цвет, форму, размер семени, реже – краткие особенности строения поверхности. Иногда описание семян отсутствует.

Нами ранее уже были изучены особенности строения семян трех видов: *G. albiflorum* Ledeb., *G. krylovii* Tzvelev, *G. malyschevii* Troshkina. Было показано, что особенности строения поверхности семени могут использоваться на уровне вида как дополнительные диагностические признаки в систематике рода *Geranium* (Трошкина, 2017). Настоящее исследование представляет морфологические данные о строении поверхности семенных покровов и некоторых макроморфологических признаков семян видов *Geranium* АГС в качестве дополнительной информации для их таксономии.

Материалы и методы. Материалами для исследования послужили образцы семян, взятые с гербарных экземпляров собственных сборов, хранящихся в Гербарии им. М. Г. Попова (г. Новосибирск, NSK), а также в коллекциях Гербариев: LE (г. Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН), MW (г. Москва, Гербарий им. Д. П. Сырейщикова Московского государственного университета), NS (г. Новосибирск, Гербарий им. И. М. Красноборова), TK (г. Томск, Национальный исследовательский Томский государственный университет). Акронимы приведены по данным в международной базе Index Herbariorum (Thiers, 2026). Пробы взяты с гербарных экземпляров из разных районов Алтайского, Красноярского, Забайкальского краев, Брянской, Новосибирской областей, Республик Алтай, Тыва, Монголии, Республики Казахстан, Китайской народной республики, Республики Кипр.

Исследование цвета семени проводилось с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss» серии Stemi 2000 при увеличении от ×1.0 до ×5.0. Для определения цвета предпочтение отдавалось зрелым семенам. Исследование строения поверхности семени проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа Carl Zeiss EVO MA 10 в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН. Семена крепились к предметному столику с помощью клейкой ленты, далее образцы напыляли золотом напылителем Mini SC 7620 и сканировали. Съемка производилась при увеличении от ×35 до ×100 для фотографирования общего вида семени, и до ×16960 для фотографирования особенностей строения поверхности.

Исследовано 172 семени, по 1–10 для каждого из 24 таксонов видового и внутривидового рангов из 8 секций и трех подродов: subg. *Geranium*: sect. *Geranium*, sect. *Recurvata* (Knuth) Novosselova, sect. *Sibirica* Knuth, sect. *Divaricata* Rouy; subg. *Tuberosa* sect. *Tuberosa*; subg. *Robertium*: sect. *Trygonium* Dumort., sect. *Batrachioidea* W. D. J. Koch, sect. *Ruberta* Dumort. В случае, если гербарный экземпляр был один, с него взято только одно семя для исследования. Виды в таблице расположены по системе (Yeo, 1984, Трошкина, 2019; Aedo, 2023). Данное исследование является предварительным шагом к пониманию роли макро- и микроморфологического строения семян видов рода *Geranium*.

Исследованные образцы: 1. *G. sylvaticum* L.: «[Россия, Алтайский край], Барнаульский у., Алеусский сосновый бор, между Вернеалеусским и Антоновой, 29 VI 1913, П. Н. Крылов» (TK). **2. *G. laetum*** Ledeb.: «Россия, Республика Алтай, Улаганский р-н, 4 км западнее с. Чибит, Ю-В склон отрога Айгулакского хр., караганниково-разнотравный лиственничный лес, 1400 м над ур. м., 50°18′54.6″ с. ш., 87°28′18.4″ в. д., 02.07.2009, В. И. Ивлева» (NSK0146531). **3. *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). **4. *G. pseudosibiricum*** J. Mayer: «Россия, Красноярский край, окрестности г. Красноярска, березовый лес с розово-черемухово-кизильниковым подлеском, 240 м над ур. м., 55°35′51″ с. ш., 93°9′9″ в. д., 26.06.2018, В. И. Трошкина» (NSK0178890). **5. *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). **6. *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°11′01.3″ с. ш., 83°45′13.0″ в. д., 25.06.2008, В. И. Ивлева» (NSK0144307). **7. *G. krylovii*** Tzvelev: «Россия, Республика Алтай, Улаганский р-н, 5 км от с. Чибит, сев. склон отрога Северо-Чуйского хр., ущелье, лиственнично-еловая тайга с примесью пихты, 03.07.2009, В. И. Ивлева» (NSK0165788). **8. *G. malyschevii*** Troshkina: «[Россия], Красноярский край, Западный Саян, Куртушибинский хр., долина р. Тихой, разнотравно-злаковый закустаренный луг, 20.07.1979, № 797, Д. Шауло, И. Ковалева» (NS0023291). **9. *G. pratense*** L.: «Россия, Алтайский край, Курьинский р-он, окр. с. Колывань, березово-сосновый осочковый лес, 2 VIII 2010, А. Е. Гребенникова» (NSK0152360). **10. *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). **11. *G. sergievskajae*** (Peschkova) Troshkina: «[Россия], Тувинская АССР, Дзун-Хемчикский р-он, Хемчикская котловина, окр. г. Чадан, парковый березовый лес в долине р. Чадан, 29.07.1976, А. Куминова, Г. Макерова» (NS0022143). **12. *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). **13. *G. turczaninovii*** (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). **14. *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, Kiriloff» (TK). **15. *G. collinum*** Steph. ex Willd. var. ***glandulosum*** Ledeb.: «[Россия], между дд. Камышенкой и Березовкой, солонцы, 16.08.1891, П. Н. Крылов» (TK). **16. *G. pamiricum*** Ikonn.: «Монголия, Кобдосский аймак, 7 км на юг от пос. Булган, луг по берегу зарастающей протоки в древней долине р. Булган, 1000 м над ур. м., 15.08.1982, № 5078, И. А. Губанов» (MW0184634). **17. *G. saxatile*** Kar. et Kir.: «Казахстан, Талды-Курганская обл., окр. Копала, Джунгарский Алатау, горы Каратау, 07.09.1972, М. Пименов, Л. Сдобина, Е. Елюйков» (MW0850828). **18. *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). **19. *G. transversale*** (Kar. et Kir.) Vved.: «Казахстан, Курчумский р-он, 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). **20. *G. divaricatum*** Ehrh.: «[Казахстан], Восточно-Казахстанская обл., Зайсанский р-он, 20 км южнее с. Пржевальское, окр. кордона по дороге на Кызылкию, лиственничник, 25.06.2002, Е. А. Королюк» (NSK0178426). **21. *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). **22. *G. pusillum*** L.: «[Россия], Брянская обл., Навлинский р-он, у р. Ревны, 10.07.1982, А. К. Скворцов» (NSK0065354). **23. *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, А-763, А. Серегин, И. Привалова» (MW0741091). **24. *G. robertianum*** L.: «[Россия], Брянская обл., Брасовский р-он, 3 км южнее ст. Погребы, 5.07.1982, А. К. Скворцов» (NSK0061205).

При описании учитывались следующие признаки: форма, цвет, длина, ширина, индекс, расположение хилума, скульптура поверхности (первичная и вторичная), форма клеток поверхности семени.

Результаты и обсуждение. Для территории АГС на данный момент указывается 23 вида из 8 секций и 3 подродов (Трошкина, 2019, 2021; Aedo, 2023). Были изучены семена всех 23 видов, всего 24 таксона, включая две разновидности (рис. 1, 2, 3).

Семена изученных видов относительно мелкие (табл. 1), длина: от 1,61 мм (*G. pusillum*) до 3,37 мм (*G. sergievskajae*), ширина: от 0,96 мм (*G. pusillum*) до 2,05 мм (*G. transbaicalicum*); в плане продолговато-почковидные, рубчик (хилум) расположен латерально у всех изученных видов. Латеральные стороны семени слабо выпуклые. Цвет семени – от светло-коричневого до темно-коричневого и почти черного (табл. 1).

Таблица 1. Макроморфологические признаки семян представителей р. *Geranium* АГС

Название	Форма семени	Цвет семени	Длина, мм	Ширина, мм	Индекс длина/ширина
sect. *Geranium* subsect. *Geranium*					
G. sylvaticum	эллиптическая	коричневый	2,65	1,59	1,66
G. laetum	эллиптическая	коричневый	2,84	1,81	1,57
G. rectum	узко-эллиптическая	красновато-коричневый	2,62	1,47	1,78
sect. *Geranium* subsect. *Pseudosibirica*					
G. pseudosibiricum	эллиптическая	красновато-коричневый	2,29	1,58	1,49
G. asiaticum	эллиптическая	коричневый	2,07	1,25	1,66

Окончание табл. 1

Название	Форма семени	Цвет семени	Длина, мм	Ширина, мм	Индекс длина/ширина
sect. *Geranium* subsect. *Albiflora*					
G. albiflorum	эллиптическая	коричневый	2,59	1,54	1,68
G. krylovii	эллиптическая	коричневый	3,03	1,76	1,72
G. malyschevii	эллиптическая	коричневый	2,59	1,51	1,72
sect. *Recurvata* subsect. *Recurvata*					
G. pratense	эллиптическая	темно-коричневый	3,1	1,92	1,61
G. affine	эллиптическая	коричневый	3,04	1,86	1,63
G. sergievskajae	эллиптическая	темно-коричневый	3,37	1,93	1.75
G. transbaicalicum	эллиптическая	темно-коричневый	3,14	2,05	1,53
G. turczaninovii	эллиптическая	темно-коричневый	2,9	1,73	1,68
sect. *Recurvata* subsect. *Collina*					
G. collinum var. *eglandulosum*	эллиптическая	коричневый	2,41	1,57	1,54
G. collinum var. *glandulosum*	эллиптическая	темно-коричневый	2,98	1,91	1,56
G. saxatile	узко-эллиптическая	коричневый	2,82	1,91	1,48
G. pamiricum	эллиптическая	темно-коричневый	2,34	1,55	1,51
sect. *Sibirica*					
G. sibiricum	эллиптическая	темно-коричневый, почти черный	2,17	1,39	1,56
sect. Tuberosa					
G. transversale	округлая	красновато-коричневый	1,85	1,26	1,47
sect. *Divaricata*					
G. divaricatum	эллиптическая	красновато-коричневый	2,55	1,7	1,5
sect. *Trygonium*					
G. schrenkianum	эллиптическая	светло-коричневый/ коричневый	2,04	1,29	1,58
sect. *Batrachioidea*					
G. pusillum	узко-эллиптическая	красновато-коричневый	1,61	0,96	1,68
G. rotundifolium	округлая	светло-коричневый/ коричневый	2,09	1,84	1,36
sect. *Ruberta*					
G. robertianum	узко-эллиптическая	светло-красновато-коричневый	2,28	1,25	1,82

Семенная кожура экзотестальная, со склерефицированной экзотестой. Ее первичная скульптура сетчато-морщинистая (sect. *Geranium*: subsect. *Geranium* (рис. 1*а*, *б*, *в*); subsect. *Albiflora* (рис. 1*е*, *ж*, *з*); sect. *Recurvata* (рис. 2); sect. *Sibirica*: *G. sibiricum* (рис. 3*а*); sect. *Tuberosa*: *G. transversale* (рис. 3*г*)), мелко-сетчатая (sect. *Geranium*: subsect. *Pseudosibirica* (рис. 1*г*, *д*)) сетчатая (sect. *Trygonium*: *G. schrenkianum*; sect. *Batrachioides*: *G. rotundifolium*), микросетчатая (sect. *Divaricata*: *G. divaricatum* (рис. 3*в*); sect. *Batrachioidea*: *G. pusillum* (рис. 3*д*); sect. *Ruberta*: *G. robertianum* (рис. 3*ж*)).

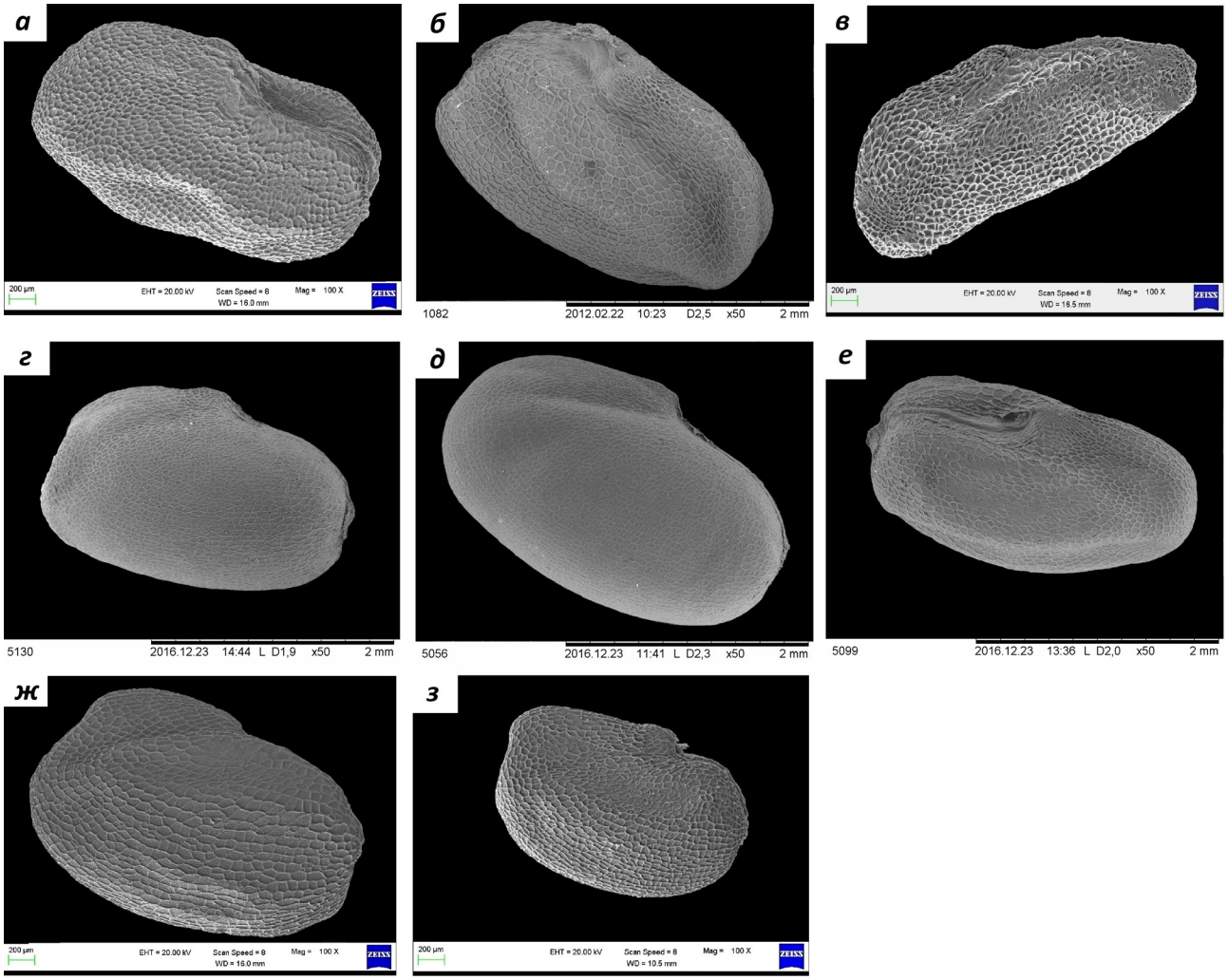


Рис. 1. Строение поверхности семян видов рода *Geranium* АГС секции *Geranium*. Условные обозначения: *а* – *Geranium sylvaticum*; *б* – *G. laetum*; *в* – *G. rectum*; *г* – *G. pseudosibiricum*; *д* – *G. asiaticum*; *е* – *G. albiflorum*; *ж* – *G. krylovii*; *з* – *G. malyschevii*.

Клетки экзотесты у большинства изученных видов расположены продольными концентрическими рядами, более или менее четко прослеживаемыми у большинства видов (sect. *Geranium*: *G. sylvaticum* (рис. 1*а*), *G. laetum* (рис. 1*б*), *G. rectum* (рис. 1*в*), *G. pseudosibiricum* (рис. 1*г*), *G. asiaticum* (рис. 1*д*), *G. albiflorum* (рис. 1*е*), *G. krylovii* (рис. 1*ж*), *G. malyschevii* (рис. 1*з*); sect. *Recurvata*: *G. sergievskajae* (рис. 2*б*), *G. transbaicalicum* (рис. 2*г*), *G. turczaninovii* (рис. 2*д*), *G. collinum* (var. *eglandulosum* (рис. 2*е*) и var. *glandulosum* (рис. 2*ж*)), *G. saxatile* (рис. 2*з*), *G. pamiricum* (рис. 2*и*); sect. *Sibirica*: *G. sibiricum* (рис. 3*а*); sect. *Divaricata*: *G. divaricatum* (рис. 3*в*); sect. *Tuberosa*: *G. transversale* (рис. 3*г*); sect. *Batrachioidea*: *G. rotundifolium* (рис. 3*е*); sect. *Ruberta*: *G. robertianum* (рис. 3*ж*)). У части видов клетки располагаются более или менее прослеживаемыми диагональными рядами, ориентированными на рубчик (sect. *Trygonium*: *G. schrenkianum* (рис. 3*б*); sect. *Batrachioidea*: *G. pusillum* (рис. 3*д*)).

У части видов ряды клеток сбиты (*G. pratense* (рис. 2*а*), *G. affine* (рис. 2*в*)). У *G. affine* и *G. saxatile* в районе расположения устьиц имеются скопления более мелких клеток, отличных от основной части.

Клетки большинства изученных видов имеют вытянуто-полигональную форму (четырех-, пяти-, шести-, многоугольные) *G. rotundifolium* – квадратно-полигональные; *G. pusillum* и *G. robertianum* – прямоугольные. Их наружная периклинальная стенка вогнутая, скульптурированная: вторичная скульптура крупно- (*G. schrenkianum*, *G. rotundifolium*), мелкосетчатая (*G. pusillum, G. divaricatum, G. robertianum*), сетчатая (*G. asiaticum*), сетчато-бугорчатая (*G. sylvaticum*, *G. laetum*, *G. rectum*, *G. pseudosibiricum, G. albiflorum, G. krylovii, G. malyschevii, G.pratense, G. sergievskajae, G. affine, G. transbaicalicum, G. turczaninovii*, *G. collinum* (var. *eglandulosum* и var. *glandulosum*), *G. saxatile*, *G. pamiricum*, *G. sibiricum, G. transversale*). У некоторых видов на периклинальных стенках встречаются

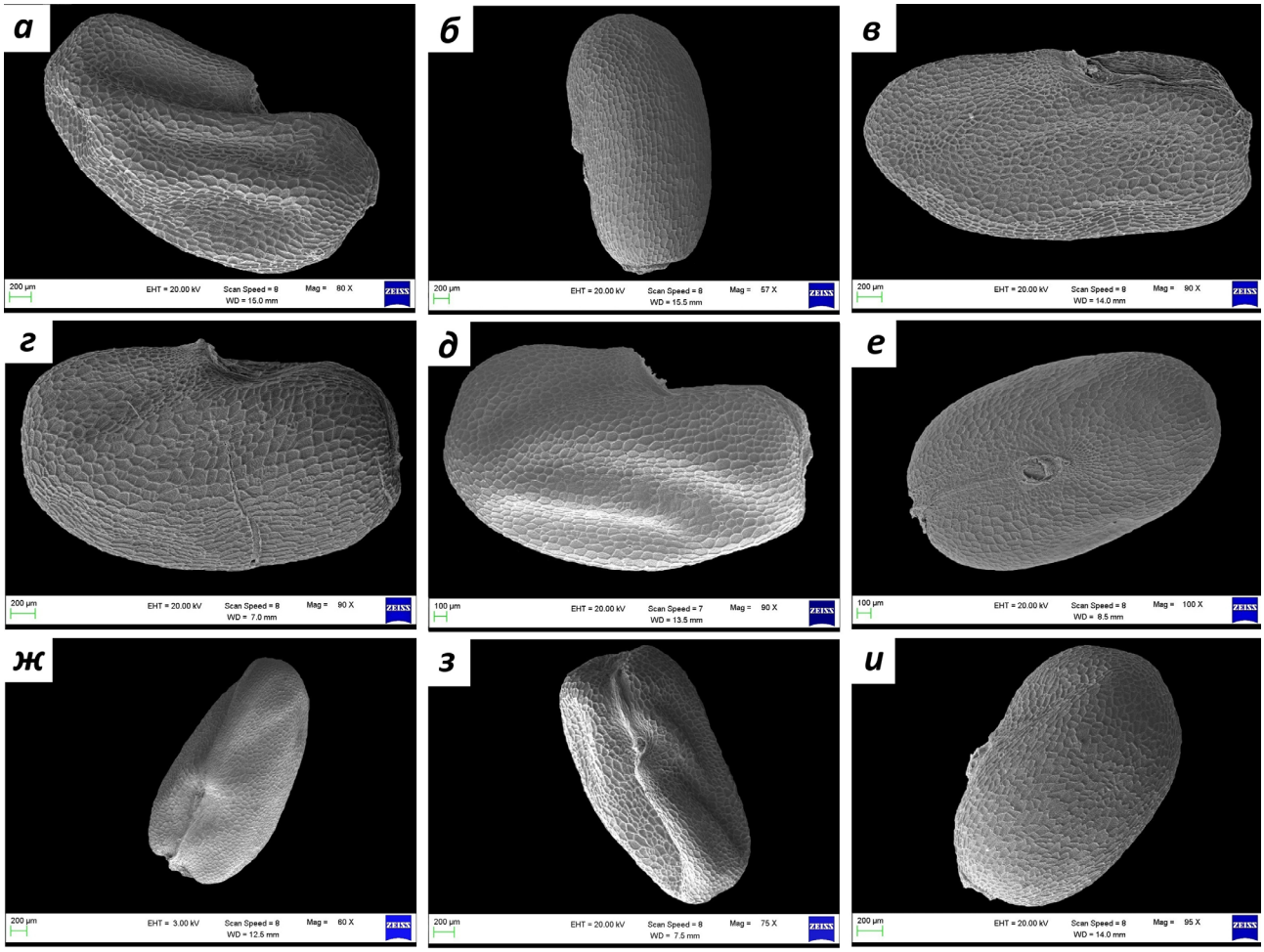


Рис. 2. Строение поверхности семян видов рода *Geranium* АГС секций *Recurvata.* Условные обозначения: *а* – *Geranium pratense*; *б* – *G. sergievskajae*; *в* – *G. affine*; *г* – *G. transbaicalicum*; *д* – *G. turczaninovii*; *е* – G . *collinum* var. *eglandulosum; ж* – *G. collinum* var. *glandulosum; з* – *G. saxatile; и* – *G. pamiricum*.

мамиллятные бугорки (*G. sylvaticum, G. affine*, *G. sergievskajae*, *G. collinum*, *G. divaricatum*, *G. transversale*), у *G. pusillum* – на антиклинальных стенках. На поверхности наружных стенок у многих видов найдены структуры оксалата кальция в виде кристаллов (*G. pamiricum*, *G. rotundifolium*, *G. sibiricum*, *G. schrenkianum*, *G. divaricatum*), друз (*G. sibiricum*). Структуры воска в виде длинных поперечных складок, пересекающих клетку, или коротких полос на периклинальной стенке есть у всех изученных видов. Антиклинальные стенки этих клеток выпуклые, у большинства видов сплющенные с боков в верхней части и утолщенные в нижней, у *G. schrenkianum* – равномерно сплющенные с боков.

Заключение. Полученные результаты свидетельствуют, на наш взгляд, о том, что такие признаки строения семени видов рода *Geranium*, как размер, цвет, форма семени, размер и форма клеток экзотесты имеют различное таксономическое и диагностическое значение. Таксономически важным видовым признаком является скульптура поверхности семени. Отмечены некоторые закономерности в ее строении у видов из разных секций. Так, микросетчатая первичная скульптура характерна для видов *G. pusillum* (sect. *Batrachioidea*), *G. divaricatum* (sect. *Divaricata*), *G. robertianum* (sect. *Ruberta*). Все три секции принадлежат к подроду *Robertium*. У видов *G. rotundifolium* и *G. schrenkianum* также схожая первичная скульптура поверхности: сетчатая, состоящая из квадратно-полигональных клеток с крупно-сетчатой вторичной скульптурой внутри них. И если семена видов с микросетчатой скульптурой невооруженным глазом выглядят гладкими, то квадратно-полигональные, так называемые, сотовидные клетки поверхности семян *G. rotundifolium* и *G. schrenkianum* видны невооруженным глазом или при малом увеличении. Для *G. rotundifolium* и *G. pusillum* строение скульптуры поверхности, несомненно, является очень важным диагностическим признаком, наряду со строением скульптуры поверхности перикарпия, поскольку по внешнему габитусу эти виды сходны и их определение часто вызывает

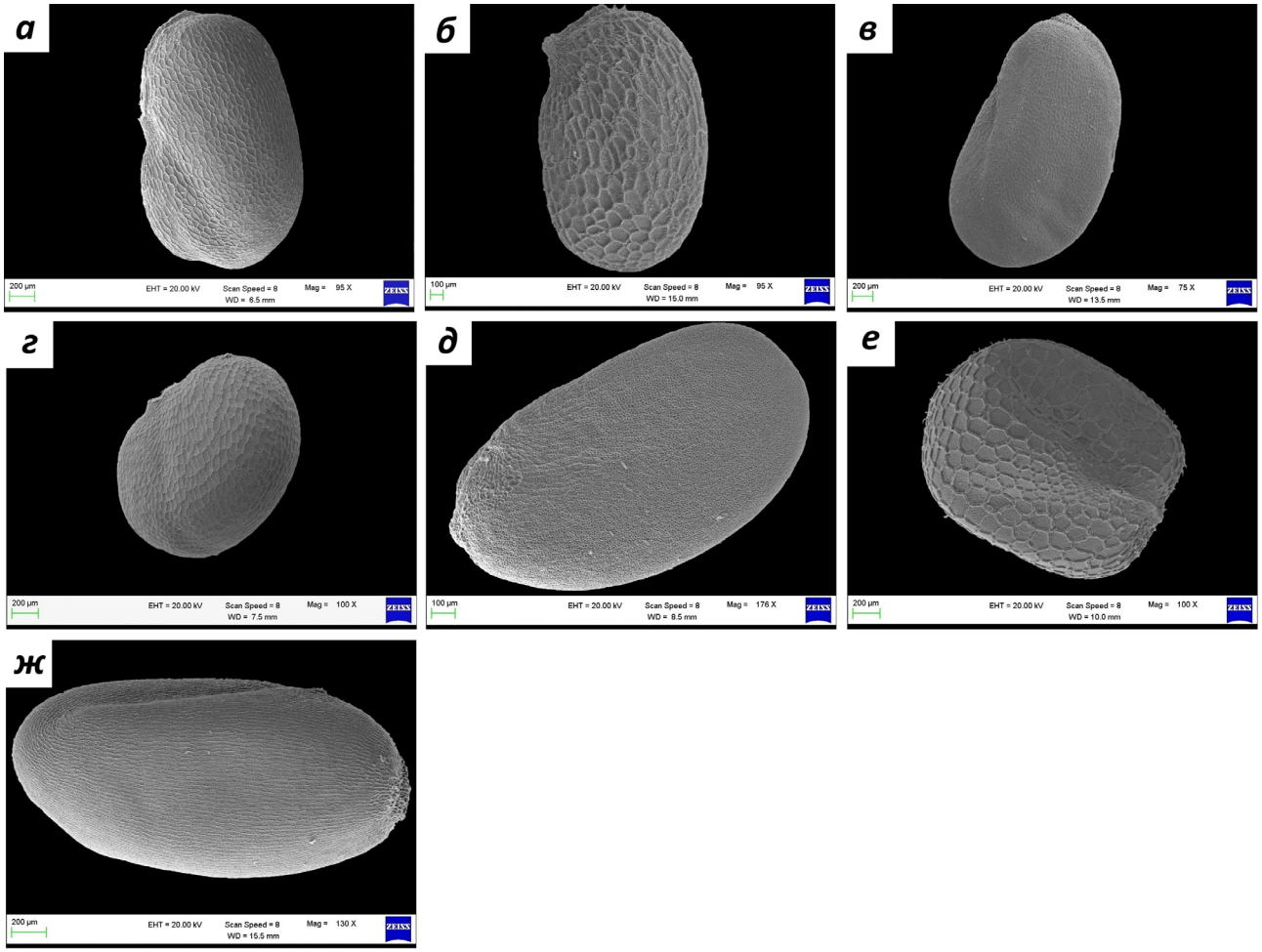


Рис. 3. Строение поверхности семян видов рода *Geranium* АГС секций *Sibirica, Trygonium, Divaricata, Tuberosa, Batrachioidea, Ruberta.* Условные обозначения: *а – Geranium sibiricum; б – G. schrenkianum; в – G. divaricatum; г – G. transversale; д – G. pusillum, е – G. rotundifolium;ж – G. robertianum.*

затруднение. Строение вторичной скульптуры поверхности имеет видовое значение для *G. pseudosibiricum* и *G. asiaticum*: у *G. pseudosibiricum* она сетчато-бугорчатая, в то время как у *G. asiaticum* – четкая сетчатая.

Размеры семени предварительно можно отнести к секционному/подсекционному признаку, но требуется исследование большего количества видов в секциях, т.к. в нашем исследовании в пяти секциях из восьми содержится только по одному виду. Но размер семени однозначно коррелирует с размером венчика: чем крупнее венчик, тем крупнее семена и наоборот. Форма семени почти у всех изученных видов эллиптическая, кроме нескольких. Для *G. rotundifolium* и *G. pusillum* этот признак также имеет значение на видовом уровне, поскольку семена *G. rotundifolium* округлой формы, а семена *G. pusillum* – узко-эллиптической. Узко-эллиптическая форма семян, отмеченная нами для *G. saxatile*, скорее всего, должна быть изменена на эллиптическую, потому что имеющиеся у нас семена были недостаточно зрелыми. Цвет семени так же можно предварительно отнести к секционному признаку. Так, в секции *Geranium* преобладает коричневый цвет семени, встречается красновато-коричневый. В секции *Recurvata* преобладает темно-коричневый цвет, встречается коричневый. Для того, чтобы сделать выводы по остальным секциям, необходимо изучить большее количество видов, относящихся к ним.

Таким образом, для большинства изученных видов признаки строения семени могут использоваться как дополнительные, для видов *G. rotundifolium* и *G. pusillum* – в числе основных.

Благодарности. Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН по проекту № 126021217213-2.

ЛИТЕРАТУРА

Корякина О. В., Сорокопудова О. А. Формирование семян у декоративных гераней в условиях Центрального нечерноземья // Бюллетень ГНБС, 2024. – Вып. 152. – С. 15–22.

Трошкина В. И. Систематика и хорология *Geranium albiflorum* и родственных ему видов (Geraniaceae) // Растительный мир Азиатской России, 2017. – Т. 27, № 3. – С. 22–33. https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-3(22-33).

Трошкина В. И. Конспект видов рода *Geranium* (Geraniaceae) Алтайской горной страны // Растительный мир Азиатской России, 2019. – Т. 35, № 3. – С. 13–28. https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2019-3(13-28)

Трошкина В. И. Таксономическая ревизия семейства Geraniaceae во флоре Монголии // Turczaninowia, 2021. – Т. 24, № 1. – С. 9–20. https://doi.org/10.14258/turczaninowia.24.1.2

Aedo C. A Monograph of the genus *Geranium* L. (Geraniaceae). – Madrid: Consejo superior de investigaciones cientificas, 2023. – 900 p.

Aedo C., de la Estrella M. Taxonomic revision of *Geranium* subsect. *Tuberosa* (Boiss.) Yeo (Geraniaceae) // Israel Journal of Plant Sciences, 2006. – Vol. 54. – P. 19–54. https://doi.org/10.1560/054K-6548-3818-7932.

Ambegaokar K. B., Bhandari N. N., Boesewinkel F. D., Bouman F., D'Amato F., Favre-Duchartre M., Hérr J. M. Jr., Jacobsen J. V., Johri B. M., Knox R. B., Lakshmanan K. K., Natesh S., Nogler G. A., Prabhakar K., Rao P. S., Rau M. A., Vijayaraghavan M. R., van Went J. L., Willemse M. T. M. Embryology of Angiosperms / пер. с англ. Э. С. Терехина, М. А. Гусаковой, О. П. Камелиной, Н. П. Матвеевой, В. П. Холодовой / под ред. И. П. Ермакова. – М.: ВО «Агропромиздат», 1990. – С. 170–195.

Boesewinkel F. D., Bouman F. Geraniaceae // Сравнительная анатомия семян. Т. 6. Двудольные. Rosidae II / пер. с англ. В. И. Трифоновой / под ред. А. Л. Тахтаджяна. – СПб.: «Наука», 2000. – С. 30–33.

Deniz İ., Yıldız K. Çırpıcı A. Taxonomical study of seeds and fruit micromorphology of the *Geranium* (Geraniaceae) species in the Thrace region of Turkey (Europe) // Phytologia Balcanica, 2018. – Vol. 24. – № 1. – P. 35 – 43.

Thiers B. M. (updated continuously). Index Herbariorum. URL: https://sweetgum.nybg.org/science/ih/ (Accessed May 2026)

Tokarski M. Morphological and taxonomical analysis of fruits and seeds of the European and Caucasian species of the genus *Geranium* L. // Monographiae Botanicae, 1972. – Vol. 36. – P. 5–113.

Yeo P. F. Fruit-discharge-type in *Geranium* (Geraniaceae): its use in classification and its evolutionary implications // Botanical Journal of the Linnean Society, 1984. – Vol. 89. – P. 1–36.