

На правах рукописи



ТРОШКИНА Виктория Игоревна

**РОД *GERANIUM* L. (*GERANIACEAE* JUSS.)
ВО ФЛОРЕ АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ:
СИСТЕМАТИКА, ПАЛИНОМОРФОЛОГИЯ, ХОРОЛОГИЯ**

03.02.01 – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Новосибирск – 2019

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Центральном сибирском ботаническом саду Сибирского отделения Российской академии наук.

Научный руководитель — доктор биологических наук, с.н.с.
Овчинникова Светлана Васильевна.

Официальные оппоненты: Эбель Александр Леонович,
доктор биологических наук, доцент,
ФГАОУ ВО «Национальный исследовательский
Томский государственный университет»,
профессор;
Косачёв Пётр Алексеевич,
кандидат биологических наук, доцент,
ФГБОУ ВО «Алтайский государственный университет»,
ведущий агроном.

Ведущая организация — ФГБУН Ботанический институт им. В.Л. Комарова
Российской академии наук.

Защита состоится 20 марта 2019 г. в 13⁰⁰ часов на заседании диссертационного
совета Д 003.058.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН
по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101.

Факс: (383) 330–19–86.

E-mail: botgard@ngs.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального
сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <http://www.csbg.nsc.ru>.

Автореферат разослан января 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук



Храмова Елена Петровна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследований. Исследование таксономического разнообразия родовых комплексов, выявление фитогеографических закономерностей их распространения и особенностей формирования носят фундаментальный характер. Род *Geranium* L. (*Geraniaceae* Juss.), согласно данным С. Aedo, F. M. Garmendia и F. Pando (1998), насчитывает 423 вида, распространенных в основном в умеренных и субтропических широтах обоих полушарий, а также в горных районах тропиков. В мировых сводках R. Knuth (1912) и Aedo et al. (1998) представлены различные по объему внутривидовые подразделения. Во взглядах на видовую самостоятельность некоторых видов и их родственные связи у исследователей нет единого мнения. При этом накоплен значительный фактический материал по морфологии, палиноморфологии, географии видов из разных регионов мира.

Представители рода *Geranium* играют значительную роль в формировании лесных, луговых и степных сообществ Алтайской горной страны (АГС). У более чем половины алтайских видов до сих пор не были решены вопросы типификации, не выявлены четкие диагностические признаки и область распространения. Использование комплекса традиционных и современных методов исследования позволяет по-новому взглянуть на нерешенные вопросы таксономии и географии гераней АГС. Необходимость решения этих вопросов и определяет актуальность темы.

Цель и задачи исследований. Целью исследования является критическая ревизия таксономического состава рода *Geranium* на территории Алтайской горной страны и анализ географического распространения видов.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Критический анализ данных по систематике, морфологии и палиноморфологии представителей рода *Geranium*;
2. Решение спорных вопросов типификации и номенклатуры таксонов различного ранга на основании изучения гербарного материала, хранящегося в основных гербарных хранилищах России и зарубежных стран;
3. Критический пересмотр объема полиморфных видов рода *Geranium* в пределах их полных ареалов;
4. Проведение сравнительно-морфологического исследования видов, оценка таксономической значимости диагностических признаков, традиционно используемых в систематике рода, и выявление новых признаков для разграничения близкородственных видов и внутривидовых таксонов;
5. Изучение признаков пыльцевых зерен у всех таксонов рода *Geranium* АГС с помощью сканирующего электронного микроскопа и возможности их использования в систематике рода;
6. Составление конспекта, морфологических описаний и таблицы для определения видов;
7. Проведение эколого-географического анализа изученных таксонов, выявление закономерностей пространственного разнообразия рода на территории АГС и сопредельных территориях, составление карт ареалов.

Защищаемые положения:

1. Признаки скульптуры поверхности пыльцевых зерен наряду с признаками опушения стебля и чашелистиков, длиной чашелистика и его ости, строением листовой пластинки имеют существенное значение для разграничения секций и подсекций, а также для подтверждения самостоятельности критических таксонов рода *Geranium*.

2. Разнообразие таксономической структуры рода определяется участием в его формировании как древнесредиземноморских, собственно бореальных, так и восточноазиатских видов, а также наличием алтайских субэндемичных видов, имеющих автохтонное происхождение.

Научная новизна. Впервые установлено, что на территории АГС род *Geranium* представлен 21 видом и 1 подвидом, относящимися к 5 подсекциям, 8 секциям и 2 под родам, 2 подсекции выделены впервые. Впервые для АГС приведены таксоны *G. rectum* Trautv., *G. transbaicalicum* Serg. subsp. *turczaninovii* (Serg.) Peschkova, *G. saxatile* Kar. et Kir., *G. pusillum* L., *G. rotundifolium* L., *G. schrenkianum* Trautv. ex Pavl. Описано два новых для науки вида – *G. igoschinae* Troschkina и *G. malyshevii* Troschkina, предложена новая номенклатурная комбинация в ранге вида *G. sergievskajae* (Peschkova) Troschkina. Обозначены лектотипы названий 8 таксонов, изолектотипы 4 таксонов, выделены синтипы 6 таксонов, автентичные образцы 9 таксонов, подтвержден выбор лектотипов названий 4 таксонов. По 13 из 22 таксонов, произрастающих на территории АГС, решены спорные вопросы типификации.

Разработана классификация трихом для рода *Geranium*. Исследована скульптура поверхности пыльцевых зерен у 35 таксонов рода *Geranium*, в том числе 22 таксонов с территории АГС, впервые для науки описаны п. з. у 19 таксонов из 8 секций рода *Geranium*; выявлены новые признаки, имеющие таксономическое значение. Уточнены морфологические характеристики видов и особенности их местообитания. Составлена таблица для определения видов рода *Geranium* для территории АГС. Уточнены и значительно дополнены данные о географическом распространении видов рода и выявлены типы их ареалов. Составлены карты ареалов 9 видов рода и карты распространения на территории АГС для 17 видов.

Теоретическая и практическая значимость. Материалы исследований использованы для составления «Определителя высших растений Республики Саха (Якутия)», могут быть использованы при составлении «Флоры Алтая», других региональных «Флор» и «Определителей». Данные о строении и разнообразии трихом и пыльцевых зерен могут быть использованы для справочников, атласов и пособий по морфологии и палинологии. Около 1000 гербарных листовполнили коллекцию Гербария им. М.Г. Попова (NSK).

Публикации и апробация работы. По теме диссертации опубликовано 24 работы, из них 6 статей в рецензируемых журналах, рекомендованных Перечнем ВАК, 2 статьи – в базе данных Scopus. Результаты исследований были представлены: на XXVI и XXVII научных конференциях студентов, магистрантов, аспирантов и учащихся лицейных классов (Барнаул, 2009, 2010), Всероссийской конференции (с международным участием) «Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий» (Кемерово, 2010), XIII Российской палинологической конференции (Сыктывкар, 2011), II(X) и III(XI) Международных ботанических конференциях молодых ученых в Санкт-Петербурге (2012, 2015), «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2015, 2016, 2017), «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2015), «Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы» (Новосибирск, 2016), XIV Всероссийской палинологической конференции «Актуальные проблемы современной палинологии памяти Владимира Поликарповича Гричука» (Москва, 2017), конференции «Ботаника в современном мире» в рамках XIV Делегатского съезда Русского ботанического общества (Махачкала, 2018).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 6 глав, вы-

водов, списка литературы и приложений. Текст работы изложен на 254 страницах, иллюстрирован 122 рисунками и 19 таблицами. Список литературы содержит 206 наименований, в том числе 95 – на иностранных языках.

Автор выражает глубокую признательность кураторам гербариев Dr. Ja. Štěpánek (Univerzita Karlova v Praze, PRC), Dr. R. Vogt (Berlin-Dahlem, Willdenow Herbarium, B), Prof. U. Braun, Dr. N. Tkach (Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, HAL), д.б.н. Д.В. Гельтману (БИН РАН, LE), д.б.н. А.П. Серегину (МГУ, MW), д.б.н. И.И. Гуреевой (ТГУ, ТК), д.б.н. А.И. Шмакову, к.б.н. Н.А. Усик (АлтГУ, ALTB), д.б.н. А.Н. Куприянову, к.б.н. И.А. Хрустальной (ФИЦ УУХ СО РАН, KUZ); А.А. Красникову за консультативную помощь при работе с микроскопической техникой в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН; сотрудникам Института гидродинамики СО РАН Я.Л. Лукьянову, ИВЭП СО РАН к.б.н. В.В. Кириллову, А.В. Дьяченко за помощь при работе на СЭМ; д.б.н. Н.Н. Лацинскому и д.б.н. А.Ю. Королюку за предоставленные гербарные образцы; к.б.н. В.М. Доронькину, к.б.н. Н.В. Степанцовой, к.б.н. Т.М. Копытиной, Е.В. Желудевой за помощь в получении фотографического материала гербария; научному руководителю, д.б.н. С.В. Овчинниковой за помощь и поддержку при выполнении работы, а также д.б.н. М.М. Силантьевой, к.б.н. И.В. Соколовой, к.б.н. А.А. Шибановой, Dr. N. Friesen, Ch. Schüßler, сотрудникам СПФ АРАН и всем сотрудникам лаборатории Систематики и флорогенетики высших сосудистых растений ЦСБС СО РАН за неоценимую помощь, оказанную при проведении исследований. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований в рамках проекта № 15-29-02429, фонда Andrew W. Mellon Foundation в рамках гранта № 41300650 и программы ФАНО по поддержке биоресурсных коллекций, проект № 0312-2017-006.

ГЛАВА 1. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектом исследования послужили виды рода *Geranium* семейства *Geraniaceae* на территории Алтайской горной страны. Исследуемые таксоны изучались в Гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (БИН РАН, Санкт-Петербург, LE), МГУ (MW), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина (МНА), Томского государственного университета им. П.Н. Крылова (ТГУ, ТК, Томск), Центрального сибирского ботанического сада СО РАН: им. М.Г. Попова (NSK) и им. И.М. Красноборова (NS) (ЦСБС СО РАН, Новосибирск), Южно-Сибирского ботанического сада (ЮСБС, Барнаул, ALTB), Института общей и экспериментальной биологии СО РАН, (ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, UUN); Института экологии человека (ФИЦ УУХ СО РАН, Кемерово, KUZ); Národní museum, Univerzita Karlova v Praze (Чехия, Прага, PRC), Botanischer Garten und Botanisches Museum Berlin-Dahlem, Zentraleinrichtung der Freien Universität Berlin (B), Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, (MLU, Halle (Saale), HAL), Institute of Botany, Mongolian Academy of Sciences (Ulaanbaatar, UBA), по фотографическому материалу из Гербариев Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН, (ИЭРиЖ УрО РАН, Екатеринбург, SVER), Сибирского института физиологии и биохимии растений СО РАН (СИФИБР СО РАН, IRK), Иркутского государственного университета им. В.И. Смирнова (ИГУ, IRKU), (Иркутск), Института биологических проблем Севера ДВО РАН, (Магадан, MAG). В общей сложности было изучено около 12 000 листов гербария. Типовой материал изучался в Гербариях LE, MW, МНА, ТК, NSK, PR, B, HAL.

Проведены наблюдения в природе и собран гербарный материал в 2008–2018 гг.

на территории Алтайского края, Республики Алтай, Новосибирской области, Северной Монголии. Около 1000 гербарных листовполнили коллекцию Гербария им. М.Г. Попова (NSK).

Работа выполнена на основе использования сравнительно-морфологического, эколого-географического, палиноморфологического методов исследований и метода статистического анализа. Типификация проводилась при сочетании классического типологического и исторического методов по выделению типовых и аутентичных материалов в соответствии с требованиями Международного кодекса номенклатуры для водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants (Shenzhen Code) adopted by the Nineteenth International Botanical Congress Shenzhen, China, July 2017) (Turland et al., 2018).

Материалом для сравнительно-морфологического анализа послужили образцы чашечек и цветоножек, взятые с гербарных экземпляров. Исследование поверхности чашелистиков и цветоножек проводилось с помощью стереомикроскопа Carl Zeiss Stereo Discovery V4 с цветной цифровой камерой высокого разрешения MR-5 и с программой AxioVision 4.8 для получения, обработки и анализа изображений. Сухие цветки помещали на предметное стекло и при помощи макро- и микровинтов наводили резкость изображения. Полученные материалы обрабатывались методом математической статистики (Шмидт, 1984).

Для исследования строения и особенностей прикрепления волосков был использован сканирующий электронный микроскоп (СЭМ) Hitachi TM-1000 (Япония), с оригинальным программным обеспечением в Центре коллективного пользования ЦСБС СО РАН. Сухие цветки или отделенные чашелистики и цветоножки наклеивали на алюминиевые предметные столики с помощью двусторонней прозрачной клейкой ленты (скотча). Съемка производилась при увеличении от $\times 50$ для фотографирования общего вида поверхности чашечки или цветоножки до $\times 1200$ для фотографирования деталей строения волосков. Исследовано около 100 проб, по 5, 7, 12 для каждого вида. При описании волосков использована терминология, предложенная в работе Е.В. Байковой (2001) для представителей рода *Salvia* (Lamiaceae), с некоторыми изменениями.

Материалом для палинологического анализа послужили образцы пыльников с пыльцевыми зернами. Отбор проб производился с учетом следующей особенности: внутри видов рода *Geranium* имеются женские и обоеполые особи (явление гинодизии). Так как у женских особей пыльники стерильны, для исследования брались пыльники с обоеполых экземпляров. 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 работах А. Perveen, M. Gaiser (1999); A. Ilcim, M. Y. Dadandi, M. Çenet (2008). В совокупности исследовано около 600 пыльцевых зерен, в среднем по 10, 15, 20, 25 для каждого вида. Предварительно сухие пыльцевые зерна высвобождались из пыльников и крепились на металлические предметные столики с помощью двусторонней прозрачной клейкой ленты (скотча). Затем предметные столики с пыльцой подвергались напылению золото-палладиевой смесью или золотом в течение 6 мин с силой тока 18–20 мА напылителем SC7620 mini Sputter coater (фирма Quorum Technologies). Съемка производилась при увеличении от $\times 850$ для фотографирования общего вида пыльцевого зерна и при увеличении до $\times 32\,000$ для фотографирования деталей поверхности экзины. При описании

морфологии пыльцевых зерен использована терминология, предложенная в работах Л.А. Куприяновой, Л.А. Алешиной (1967, 1972) и М. Hesse et al. (2009).

Исследование морфологии листьев проводилось с помощью программы для получения и обработки изображений «SIAMS Photolab» с дополнительным модулем «Морфометрический анализ листьев растений». При изучении морфологии долей и сегментов листьев учитывались, в большинстве случаев, центральные доли/сегменты (Федоров и др., 1956). Сухие листья помещались в сканирующий аппарат, затем производилось сканирование. Для анализа брали нижние стеблевые листья, от 10 до 50 для каждого вида.

Исследование поверхности плодов и семян проводилось с помощью сканирующего электронного микроскопа Hitachi TM-1000. Предварительно распаренные плоды и семена крепились к предметному столику с помощью клейкой ленты, затем производилось сканирование.

Хорология видов проанализирована по флористическим районам Алтайской горной страны согласно районированию Р.В. Камелина (1998, 2002, 2004, 2005): А – Алтае-Западносаянская горная провинция (районы: А1 – Северно-Алтайский, А2 – Северо-Восточно-Алтайский, А3 – Центрально-Алтайский, А4 – Чулышманский, А5 – Абакано-Джебашский, А6 – Хемчикский); КАД – Алтае-Джунгарская горная провинция (районы: КАД1 – Северо-Западно-Алтайский, КАД2 – Калбинский, КАД3 – Тарбагатайский, КАД4 – Саурский, КАД5 – Зайсанский, КАД6 – Бухтарминский, КАД7 – Маркаколь-Канасский, КАД8 – Черно-Иртышский, КАД9 – Алтае-Джунгарский); ЗМ, ЮМ – Тувинско-Монгольская провинция (районы: ЗМ1 – Чукотский, ЗМ2 – Цаган-Гольский, ЗМ3 – Кобдосско-Тонхильский, ЮМ – Южно-Монгольский). Общее распространение дано в соответствии с районированием, разработанным Ю.Л. Меницким (2003) и принятым во «Флоре Кавказа»: Европа: Атл. – Атлантическая, Сев. – Северная, Центр. – Центральная, Южн. – Южная, Юго-Вост. – Юго-Восточная, Вост. – Восточная, Средиз. – Средиземноморье; Азия: Сев. – Северная, Юго-Зап. – Юго-Западная, Ср. – Средняя, Центр. – Центральная, Вост. – Восточная, Юго-Вост. – Юго-Восточная, Южн. – Южная. Карты ареалов составлены точечным и контурным методами.

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ РОДА *GERANIUM*

Первые сведения о роде *Geranium* даны в сочинениях ботаника и путешественника Р.Ж. Турнефорта (1694, 1700). Ему были известны уже 72 таксона. Подробное описание рода *Geranium* и его название узаконено К. Линнеем в «Species Plantarum» (Linne, 1753). В роде *Geranium* Линней описал 65 видов, объединив известные ему виды в пять групп. Четвертая и пятая группы с десятью фертильными тычинками остались в роде *Geranium*. Й. Мейер (1796) описал вид *G. pseudosibiricum* J. Mayer по сборам А.В. Мартини. А.Р. де Кандолле (1824) в «Prodromus...» рассматривал в роде *Geranium* 66 видов, деля их на три группы: многолетние с одноцветковыми цветоносами; многолетние с двухцветковыми цветоносами; однолетние с двухцветковыми цветоносами.

К.Ф. Ледебур совместно с А.А. Бунге и С.А. Мейером посетив Алтайские горы в 1826 г., написал «Flora Altaica» (1831), а в дальнейшем эти данные вошли во «Flora Rossica» (1842). Во «Flora Altaica» автор указал 10 видов гераней, в том числе описал четыре новых для науки вида: *G. acrocarphum*, *G. affine*, *G. albiflorum* и *G. laetum*. Во «Flora Rossica» Ледебур (1842) включил 37 видов, внося ряд изменений в системати-

ческое положение некоторых таксонов. Так, в синонимы к *G. pseudosibiricum* был переведен описанный им во «Flora Altaica» *G. laetum* и вид A.P. de Candolle *G. bifolium*.

Одну из первых попыток деления рода на секции сделал J. Koch (1837) при ревизии гераней Германии в «Icones Florae Germanicae and Helveticae», разделив род на три секции – *Batrachium*, *Batrachoides*, *Columbinum*. В дальнейшем основы этой классификации были приняты E. Boissier (1867) в его «Flora orientalis». Он также разграничил многолетние и однолетние виды и поместил виды в семь безранговых подразделений (параграфов). Обработка рода в полном объеме, осуществленная K. Reiche (1897) в «Die natürlichen Pflanzenfamilien», основана на секциях, установленных Буассье и Кохом, с добавлением трех новых. R. Knuth (1912, 1931) предложил систему рода в мировом масштабе, увеличил число секций до 30. В двух секциях автор впервые для рода *Geranium* выделяет подсекции.

Во «Флоре Западной Сибири» Л.П. Сергиевская (1935) приводит 11 видов. Она описала вид *G. asiaticum* из родства *G. pseudosibiricum* (Сергиевская, 1934, 1935), который, согласно проведенным нами исследованиям (Трошкина, 2016а, в), является одним видом с *G. bifolium*. *G. transbaicalicum* и *G. transbaicalicum* var. *turczaninovii* были описаны с территории Забайкальского края из родства *G. pratense*.

Обработка рода во «Флоре СССР» (1949) выполнена Е.Г. Бобровым на основе системы R. Knuth с добавлением ряда видов в секции и самих секций с перемещениями в них видов. Эта же система была взята за основу В.В. Фисюн (1963) во «Флоре Казахстана». М.М. Набиев (1983) в «Определителе растений Средней Азии» указал 21 вид, 13 из которых – общие с АГС.

В системе P.F. Yeo (1984) предложено использование таксонов подродового уровня. Автор выделил типовой подрод *Geranium*. Основываясь на трех способах растрескивания плода, Yeo поделил род на три подрода – *Geranium*, *Erodioideae* (Picard) Yeo и *Robertium* (Picard) Rouy. Автор произвел детализацию системы рода до подсекционного уровня, с подробным морфологическим анализом и ареалогической характеристикой для выделенных им таксонов. Лишь в пределах типового подрода группировки видов Yeo выделены без указания их таксономического ранга.

Во «Флоре Восточной Европы» Н.Н. Цвелев (1996) разделил род на четыре подрода, описав еще и подрод *Pelargoniastrum* Tzvelev. Здесь Цвелев приводит новый описанный им вид *G. krylovii* из типовой секции. Во «Флоре Сибири» Г.А. Пешкова (1996) указывает 22 вида рода *Geranium*, при этом она признает вид *G. laetum*, сведенный ранее в синонимы к *G. pseudosibiricum*, для территории Западной Сибири.

В мировой сводке рода *Geranium* C. Aedo et al. (1998) насчитывается 423 вида, за основу взята классификация рода P.F. Yeo (1984) с корректировкой подродов *Erodioidea* и *Geranium*. Род подразделен на три подрода – *Erodioidea*, *Geranium* и *Robertium*.

М.С. Новоселова (1998а, б), изучая род для флоры Кавказа, восстановила две секции – sect. *Sibirica* Knuth с видом *G. sibiricum* и sect. *Trygonium* Dumort. с видами *G. columbinum* и *G. rotundifolium*. В обзоре рода для видов Дальнего Востока России Новоселовой (1999) подсекция *Recurvata* переведена в ранг секции: *Recurvata* (Knuth) Novosselova. К ней отнесен *G. pratense*. Вслед за Новоселовой С. Aedo (2003) также признает секцию *Trygonium* с видами *G. columbinum* и *G. schrenkianum*.

Система рода *Geranium* для юга Дальнего Востока России, Китая и Монголии в пределах бассейна Амура приведена Д.Ю. Цыреновой (2007) и включает 8 секций в составе типового подрода. Цыренова описала 3 новых для науки вида из родства *G. sibiricum*. Во «Flora of China» (Langran, Aedo, 2008) приводится 50 видов рода *Geranium* без выделения подродов и секций.

В сводке «Конспект флоры Азиатской России» (Пешкова, Овчинникова, 2012) род *Geranium* включает 36 таксонов, объединенных в два подрода – *Geranium* и *Robertium*. В Монгольском Алтае В.И. Грубовым (1982) отмечено пять видов, А.И. Губановым (1996) – шесть таксонов рода *Geranium*. В «Определителе растений Республики Алтай» (Манеев, 2012) указывается 12 видов. Это неполный список произрастающих в Республике Алтай таксонов рода *Geranium*. В «Определителе растений Алтайского края» (Силантьева, 2003) указано 12 видов. Часть из них (*G. robertianum*, *G. albiflorum*, *G. krylovii*, *G. laetum*, *G. pseudosibiricum*) произрастает лишь в горной местности, в основном на территории АГС. В «Определителе растений Кемеровской области» (Красноборов и др., 2001) указано 9 видов. Все они также встречаются на территории АГС. «Определитель растений Республики Тывы» (Ломоносова, 2007) содержит указания о 7 видах. Здесь есть один вид, не встречающийся в АГС – *G. wlassovianum*, произрастающий на северо-востоке Республики.

ГЛАВА 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ ТАКСОНОВ РОДА *GERANIUM* И ИХ ДИАГНОСТИЧЕСКАЯ ЦЕННОСТЬ

Жизненная форма. Характеристика жизненных форм основана на классификации И.Г. Серябрякова (1962) в модификации А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (2006). В Алтайской горной стране большинство видов рода *Geranium* являются многолетними летнезелеными травянистыми короткостебельно-кустовыми симподиально нарастающими поликарпиками с полурозеточным прямостоячим побегом. Такую жизненную форму имеют *G. sylvaticum*, *G. laetum*, *G. rectum*, *G. albiflorum*, *G. krylovii*, *G. malyshevii*, *G. pseudosibiricum*, *G. asiaticum*, *G. pratense*, *G. affine*, *G. transbaicalicum*, *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii*, *G. sibiricum*, *G. schrenkianum*, *G. pusillum*, *G. rotundifolium*, *G. divaricatum*, *G. robertianum* являются одно-двулетними летнезелеными травянистыми стержневыми моноподиально нарастающими монокарпиками с полурозеточным приподнимающимся побегом. Виды *G. sergievskajae*, *G. collinum*, *G. saxatile* – это многолетние летнезеленые травянистые короткостебельные симподиально нарастающие поликарпики с полурозеточными приподнимающимися побегами. Вид *G. transversale* – многолетний летнезеленый травянистый короткостебельно-кустовый с клубневидно утолщенными придаточными корнями симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом. Характер жизненной формы может использоваться на секционном уровне.

Признаки осевой части побеговой системы или стебель. Надземная часть побега у большинства таксонов рода *Geranium* АГС прямостоячая или восходящая. Лишь у некоторых видов (*G. collinum*, *G. sibiricum*, *G. divaricatum*) стебли слабые, лежащие или вползающие в кустарники. **Лист** состоит из листовой пластинки (л. п.), расположенной на черешке. В зависимости от места расположения на стебле листья делятся на розеточные, нижние, средние и верхние стеблевые. Розеточные листья имеют длинные черешки, нижние и средние стеблевые листья с более короткими черешками, верхние – почти сидячие. У всех видов гераней имеются прилистники. Они могут быть пленчатыми или кожистыми по консистенции, бурыми или зелеными по цвету, опушенными или неопушенными, сросшимися или свободными. По форме прилистники ланцетные, продолговато-яйцевидные, яйцевидные или треугольно-усеченные и всегда с заостренной верхушкой. В некоторых случаях особенности строения прилистников могут служить в качестве дополнительного видового признака. Листорасположение очередное или супротивное (Мордак, 1981; Цыренова, 2007).

Изучение л. п. у видов рода *Geranium* показало, что такие признаки, как форма, глубина рассеченности л. п. и ширина составляющих ее частей, степень рассеченности, характер изрезанности краев могут быть использованы для разграничения внутривидовых таксонов рода *Geranium*. Среди видов рода *Geranium* АГС можно выделить несколько основных типов формы л. п.: округлая, почковидная, почковидно-округлая (округло-почковидная), пятиугольная, пятиугольно-округлая, угловато-округлая (рис. 1) (Бобров, 1949; Трошкина, 2016б).



Рисунок 1 – Разнообразие форм листовой пластинки у видов рода *Geranium*:

1 – округлая; 2 – почковидная; 3 – округло-почковидная; 4 – пятиугольная; 5 – пятиугольно-округлая; 6 – угловато-округлая.

Согласно литературным данным (Бобров, 1949; Новоселова, 1998; Цыренова, 2007), а также нашим исследованиям (Трошкина, 2016а, б), такие признаки л. п., как ширина составляющих ее частей, степень и глубина рассеченности, характер изрезанности краев могут считаться диагностическими на видовом уровне.

Также виды можно разделить на три группы по размерам л. п. К первой группе относятся виды с листьями до 6 (7) см шириной. Ко второй группе относятся виды с шириной л. п. от 5 до 10 (12) см. Типы вырезных л. п. у гераней различаются в зависимости от глубины и формы надрезов. Все таксоны рода можно поделить на две группы: таксоны с л. п., имеющими доли, и таксоны с л. п., имеющими сегменты. Признаки л. п. могут использоваться на подсекционном и видовом уровне.

Опушение. Наличие опушения – одна из характерных особенностей представителей рода *Geranium*. Полная классификация трихом рода *Geranium* до сих пор не разработана. По разработанной нами классификации, у видов рода *Geranium* встречаются следующие типы волосков: 1) нежелезистые простые одноклеточные неветвистые волоски: конические, нитевидные; 2) нежелезистые сложные однорядные неветвистые волоски: конические короткие и конические длинные; 3) железистые головчатые неветвистые волоски: длинные и короткие. Диагностическое значение имеют степень и характер опушения стебля. При описании опушения чашелистиков и цветоножек были выявлены характерные особенности: чашелистики наружного круга опушены обильнее, чем чашелистики внутреннего; для всех изученных видов характерны только неветвистые волоски; как правило, длинные нежелезистые и железистые волоски располагаются по краям, жилкам чашелистиков и у основания ости; для всех изученных видов характерно наличие очень мелких (50–70 нм) железистых трихом

Г2, которые располагаются даже на лепестках. Признаки опушения могут использоваться на видовом уровне.

Соцветие гераней относится к симподиальному типу и характеризуется как цимбид или закрытый тирс, где непосредственно под цветком, завершающим верхушку главной оси, развиваются одна или несколько боковых осей, повторяющих строение главной (Фёдоров, Артющенко, 1979). В некоторых случаях структура соцветия может использоваться на видовом уровне.

Цветок у представителей рода *Geranium* актиноморфный, пятичленный, обоеполый или однополый (женский). Цветки располагаются на цветоносах по 1–2, редко по 3–9, и тогда образуют зонтиковидные соцветия. **Чашелистики** свободные, черепитчато налегающие друг на друга, остающиеся при плодах, имеют от 3 до 5–7 жилок, по краю есть пленка, более широкая у чашелистиков внутреннего круга, чем у чашелистиков наружного круга. Апикальный конец чашелистика несет ость, которая может быть различного размера от едва заметной до 1,5–2,0 мм дл. Выявлено, что две крупные секции рода на территории АГС можно разделить по длине чашелистика. Для представителей секции *Geranium* характерной является длина чашелистика 4,4–6,2 мм, для представителей секции *Recurvata* – 7,4–9,3 мм. Длина чашелистика является диагностическим признаком секционного значения. Длина ости – диагностический признак видового уровня. **Венчик**. Лепестки свободные, черепитчато налегающие, различной окраски. На верхушке лепестки закругленные или с выемкой. Опушение лепестков может быть различным и, по мнению ряда авторов (Пешкова, 1996; Цвелев, 1996; Цыренова, 2007), имеет диагностическое значение на видовом уровне. **Тычинок** 10, свободных или едва сросшихся при основании. Андроец обдиплостемонный. Согласно данным многих авторов (Сергиевская, 1935; Бобров, 1949; Фисюн, 1966; Пешкова, 1996; Цвелев, 1996), а также нашим исследованиям (Ивлева, 2009; Трошкина, 2016а), форма тычиночных нитей имеет диагностическое значение на видовом уровне. **Нектарников** пять, возникают из примордиев недоразвитых тычинок и имеют форму небольших медовых железок, чередующихся с лепестками (Бобров, 1949; Карташова, 1965). **Гинецей** состоит из пяти плодолистиков. Завязь у *Geranium* верхняя, пятилопастная, по числу плодолистиков, пятигнездная, с придатками, вытянутыми в клювообразную колонку, увенчанную пятью рыльцами (Мордак, 1981; Цвелев, 1996). **Плод** – дробная коробочка, распадающаяся по пяти перегородкам на пять односемянных частей – мерикарпиев (Каден, 1964; Мордак, 1981). Мерикарпий, как правило, несет на верхушке придаток, представляющий собой полосу наружных тканей, отрывающуюся от спинки сросшихся между собой стилодиев. Семя удерживается в мерикарпии при помощи пучка щетинок у основания, развивающихся из мозолистого бугорка. Из-за специфики структуры плод гераниевых называют стеригмой (Каден, 1964; Артющенко, Федоров, 1986). Вскрытие плода происходит по трем типам, на основе чего P.F. Yeo (1984) разделил род на 3 подрода. **Семя**. Для выявления дополнительных диагностических признаков нами были изучены форма и особенности морфологии семян некоторых видов. Установлено, что различаются размеры семени, длина и ширина семенного шва, форма семенного рубчика (эллипсоидальный, продольно-щелевидный, четырехугольный). В семенных покровах имеются устьица, что также отмечали F.D. Boesewinkel и W. Been (1979). Скульптура поверхности семян имеет значение для разделения видов.

Хромосомные числа. Большинство видов рода *Geranium* АГС – диплоиды с основным хромосомным числом $x = 14$. Один вид *G. robertianum* может содержать как диплоидный, так и тетраплоидный набор хромосом.

ГЛАВА 4. ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GERANIUM* ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ТАКСОНОМИИ

4.1. Краткая история изучения пыльцы рода *Geranium*

Изучение морфологии пыльцевых зерен (п. з.) представителей рода *Geranium* проводилось многими исследователями (Куприянова, Алешина, 1972; İlçim et al., 2008; Hesse et al., 2009). Пыльца изучена примерно у 90 видов рода *Geranium*. Из 21 вида и 1 подвида рода *Geranium*, произрастающих на территории АГС, ранее пыльца была изучена у 11 видов рода из других регионов (Erdtman, 1943; Bortenschlager, 1967; Куприянова, Алешина, 1972; Serbănescu-Jitariu et al., 1974; Stafford, Blackmore, 1991; Weber, 1996; Perveen, Gaiser, 1999; Chester, Raine, 2001; Aedo et al., 2002; Kozuharova, 2002; Tofts, 2004; Asikainen, Mutikainen, 2005). Но только в ряде работ (Bortenschlager, 1967; Stafford, Blackmore, 1991; Perveen, Gaiser, 1999) при описании п. з. авторы выделяли палинотипы и группы родства, основываясь на общих морфологических признаках п. з.

4.2. Морфоструктура пыльцевых зерен представителей рода *Geranium* АГС и сопредельных регионов

С помощью СЭМ изучена морфология п. з. у 35 таксонов рода *Geranium* из 11 секций, из них у 13 таксонов АГС (*G. albiflorum*, *G. malyshevii*, *G. krylovii*, *G. laetum*, *G. pseudosibiricum*, *G. asiaticum*, *G. rectum*, *G. sergievskajae*, *G. affine*, *G. transbaicalicum*, *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii*, *G. saxatile*, *G. transversale*) и 4 таксонов, произрастающих за пределами исследуемой территории (*G. uralense*, *G. igoschinae*, *G. regelii*, *G. erianthum*), п. з. были изучены впервые для науки (Ивлева, 2010а, б; Овчинникова, Ивлева, 2011; Трошкина, 2016г; Трошкина, 2017а, г).

4.3. Анализ палиноморфологических признаков представителей рода *Geranium*

В типовой секции по признакам п. з. выделилось несколько групп родства. Первая – группа *G. sylvaticum*. К ней относятся *G. sylvaticum*, *G. laetum* (рис. 2, 1), *G. uralense*, *G. igoschinae*, *G. rectum*. Вторая группа – виды родства *G. albiflorum*. К ней относятся *G. albiflorum*, *G. krylovii* (рис. 2, 2), *G. malyshevii*, а также мы предположительно отнесли к ней североамериканский вид *G. richardsonii*, исследованный нами для сравнения признаков. Третья группа видов секции *Geranium* – группа родства *G. pseudosibiricum*. К ней относятся *G. pseudosibiricum* (рис. 2, 3), *G. pseudosibiricum* subsp. *uschkanense* и *G. asiaticum*.

Секция *Recurvata* разделилась на две группы. Первая – группа родства *G. pratense*. К ней относятся таксоны *G. pratense* s. str., *G. sergievskajae* (рис. 2, 4), *G. affine*, *G. transbaicalicum*, *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovii*.

Вторая – группа родства *G. collinum*. К ней относятся *G. collinum* var. *eglandulosum* (рис. 2, 5), *G. collinum* var. *glandulosum*, *G. saxatile*, *G. regelii*.

Следующие три секции подрода *Geranium* на территории АГС содержат по одному виду: секция *Sibirica* – вид *G. sibiricum* (рис. 2, 6), секция *Trygonium* – вид *G. schrenkianum* (рис. 2, 7), секция *Tuberosa* – вид *G. transversale* (рис. 2, 8). У полиморфного вида *G. sibiricum* были выявлены п. з. с разными характеристиками. У части п. з. головки очень плотно прилегают друг к другу, у другой части п. з. головки располагаются редко и ясно видны ячейки. Орнаментация звездчатая у п. з. с ячейками или бугорчатая. П. з. *G. transversale* из секции *Tuberosa* имеют сетчатую скульптуру поверхности с неясно выраженными неправильной формы ячейками, либо с невыраженными ячейками. Го-

ловки 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.

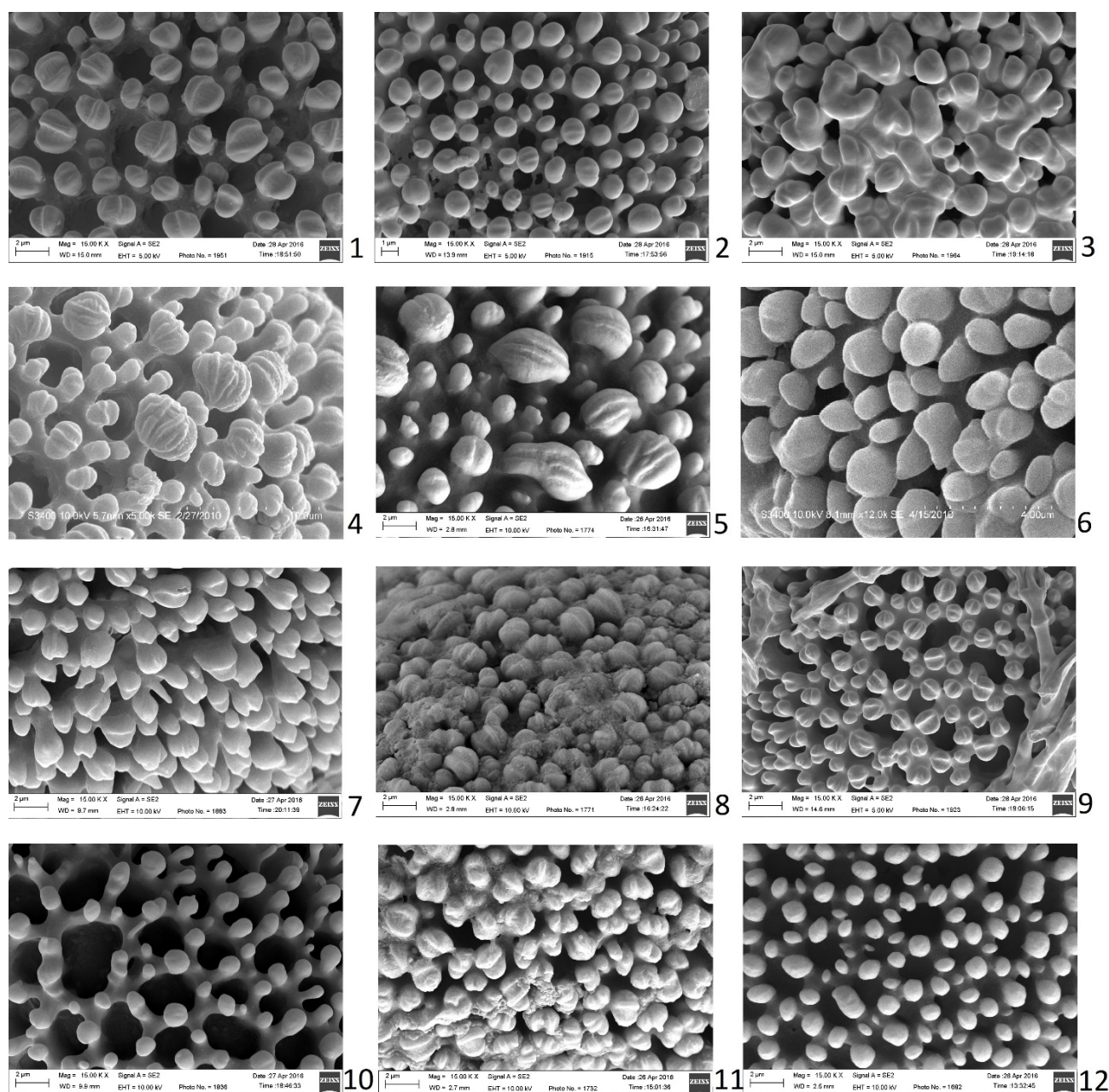


Рисунок 2 – Скульптура поверхности экзины п. з. видов рода *Geranium*: 1 – *G. laetum*; 2 – *G. krylovii*; 3 – *G. pseudosibiricum*; 4 – *G. sergievskajae*; 5 – *G. collinum*; 6 – *G. sibiricum*; 7 – *G. schrenkianum*; 8 – *G. transversale*; 9 – *G. pusillum*; 10 – *G. rotundifolium*; 11 – *G. divaricatum*; 12 – *G. robertianum*. Масштабная линейка: 1, 3, 5, 7–12 – 2 мкм, 2 – 1 мкм, 4 – 10 мкм, 6 – 4 мкм.

К подроду *Robertium* относятся в пределах АГС три секции – *Batrachioides*, *Divaricata* и *Ruberta*. В состав первой входит 2 вида: *G. pusillum* (рис. 2, 9), *G. rotundifolium* (рис. 2, 10). П. з. этих видов отличаются размерами. Головки имеют по 2–3 притупленных продольных верхушки. Оба вида имеют сетчатую разноячеистую внутреннюю сетку, однако ячейки *G. rotundifolium* крупнее. П. з. *G. divaricatum* (рис. 2, 11) имеют сетчатую, ячеистую, представленную ячейками различных разме-

ров, внутреннюю сетку эскины и головки булабовидных выростов с 2–3 притупленными продольными вершинами, между которыми есть поперечные полосы. *G. robertianum* (рис. 2, 12) отличается строением поверхности головок п. з.

Таким образом, признаки п. з. таксонов рода *Geranium* имеют различное диагностическое значение. Секции рода хорошо отличаются между собой размерами п. з. Самые крупные размеры п. з. наблюдаются в секции *Recurvata*, наиболее мелкие – у п. з. видов секции *Batrachioides*. Размер п. з. можно вполне отнести и к подсекционным признакам. К ним относятся особенности строения внутренней сетки эскины и орнаментация поверхности п. з.

ГЛАВА 5. СИСТЕМА И КОНСПЕКТ ВИДОВ РОДА *GERANIUM* ВО ФЛОРЕ АЛТАЙСКОЙ ГОРНОЙ СТРАНЫ

5.1. Конспект видов рода *Geranium* Алтайской горной страны

В главе представлен детальный таксономический обзор видов рода *Geranium* во флоре АГС. В результате проведенных исследований установлено, что на данной территории произрастает 21 вид и 1 подвид рода *Geranium*, объединенных в 2 подрода, 8 секций и 5 подсекций. При всех таксонах приводятся номенклатурные цитаты, указывается лектотип или тип, морфологическое описание, сведения об экологической приуроченности, географическом распространении в пределах АГС и общем, приводятся хромосомные числа, ссылки на иллюстрации и примечания. Распространение таксонов по территории АГС дано согласно ботанико-географическим районам, принятым во «Флоре Алтая» (Камелин, 2005). Общее распространение дается в соответствии с районированием, разработанным Ю.Л. Меницким (2003) и принятым во «Флоре Кавказа».

Прямым полужирным шрифтом отмечены таксоны, выделенные автором.

Gen. *Geranium* L. – Lectotypus (Hanks, Small, 1907: 4): *G. sylvaticum* L.

Subgen. 1. *Geranium* – Lectotypus: лектотип рода.

Sect. 1. *Geranium* – Lectotypus: лектотип рода.

Subsect. 1. *Geranium* – Lectotypus: лектотип рода.

1. *G. sylvaticum* L.; 2. *G. laetum* Ledeb.; 3. *G. rectum* Trautv.

Subsect. 2. ***Albiflora*** Troschkina, subsect. nova, prov. – Typus: *G. albiflorum* Ledeb.

4. *G. albiflorum* Ledeb.; 5. *G. krylovii* Tzvelev; 6. ***G. malyshevii*** Troschkina.

Subsect. 3. ***Pseudosibirica*** Troschkina, subsect. nova, prov. – Typus: *G. pseudosibiricum* J. Mayer.

7. *G. pseudosibiricum* J. Mayer; 8. *G. asiaticum* Serg.

Sect. 2. *Recurvata* (Knuth) Novosselova – Lectotypus: *G. pratense* L. (Новоселова, 1999: 130).

Subsect. 1. *Recurvata* Knuth – Lectotypus: *G. pratense* (Новоселова, 1999: 130).

9. *G. pratense* L.; 10. ***G. sergievskajae*** (Peschkova) Troschkina; 11. *G. affine* Ledeb.; 12. *G. transbaicalicum* Serg.; 13. *G. transbaicalicum* Serg. subsp. *turczaninovii* (Serg.) Peschkova.

Subsect. 2. *Collina* Knuth – Lectotypus (hic designatus): *G. collinum* Steph. ex Willd.

14. *G. collinum* Steph. ex Willd.; 15. *G. saxatile* Kar. et Kir.

Sect. 3. *Sibirica* Knuth – Typus: *G. sibiricum* L.

16. *G. sibiricum* L.

Sect. 4. *Trygonium* Dumort. – Lectotypus: *G. columbinum* L. (Van Loon, 1984: 290).

17. *G. schrenkianum* Trautv. ex Pavl.

Sect. 5. *Tuberosa* (Boiss.) Koch ex Reiche – Lectotypus: *G. tuberosum* L. (Yeo, 1984: 11, как «type»).

18. *G. transversale* (Kar. et Kir.) Vved.

Subgen. 2 *Robertium* (Picard) Rony et Fouc. – Lectotypus (Yeo, 1984: 9 как «Type»): *G. robertianum* L.

Sect. 1. *Batrachioides* Koch – Lectotypus (Yeo, 1984: 15): *G. pyrenaicum* Burm. fil.

19. *G. pusillum* L.; 20. *G. rotundifolium* L.

Sect. 2. *Divaricata* Rouy – Typus: *G. divaricatum* Ehrh.

21. *G. divaricatum* Ehrh.

Sect. 3. *Ruberta* Dumort. – Lectotypus (Yeo, 1984: 9): *G. robertianum* L.

22. *G. robertianum* L.

В составе типовой секции *Geranium* выделено две новых подсекции: *Albiflora* и *Pseudosibirica*. Нами признаются подсекции *Geranium*, *Recurvata*, *Collina*, предложенные ранее. Предложен новый ранг для *G. sergievskajae* (Peschkova) Troschkina. Описан новый вид *G. malyshevii*. Впервые для изучаемой территории приводятся таксоны *G. rectum*, *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninonii*, *G. saxatile*, *G. pusillum*, *G. rotundifolium*, *G. schrenkianum*. Обозначено 8 лектотипов, 4 изолектотипа, выделено 6 син-типов, 9 автентиков; подтвержден выбор 4 лектотипов. По 13 из 22 таксонов, произрастающих на территории АГС, решены спорные вопросы типификации.

5.2. Таблица для определения видов рода *Geranium* АГС

В подглаве представлена таблица для определения видов рода *Geranium* АГС.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ТАКСОНОВ РОДА *GERANIUM* АГС

В данной главе описаны особенности видового богатства, географического распространения на территории АГС таксонов рода *Geranium*, основные хронологические группы, проведен эколого-ценотический анализ.

Мы рассмотрели видовой состав рода *Geranium* АГС и провели сравнение видовых списков гераней с соседними территориями: Сибири в целом, Казахстаном, Китаем и Монголией. Установлено, что по видовому составу гераней территория АГС наиболее близка к территории Казахстана. Второй по степени общности видов с АГС выступает территория Сибири в целом. Третьей – территория Китая. Менее всего общих видов с Внешней Монголией.

Проведен сравнительный анализ видов в различных частях АГС. Самое большое видовое разнообразие присуще Казахстанскому Алтаю. Это достигается за счет малолетних видов, большинство которых встречается только на территории Казахстана, например, *G. schrenkianum*, *G. divaricatum*, *G. rotundifolium*. Из многолетников только на территории Казахстанского Алтая произрастают виды *G. transversale* и *G. rectum*. Остальные 12 видов – общие с территорией Русского Алтая, обладающей чуть меньшим видовым разнообразием: 16 видов. Только в Русском Алтае встречаются виды *G. sylvaticum*, *G. malyshevii*, *G. asiaticum* и подвид *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninonii*. В Монгольском Алтае произрастает 10 видов рода *Geranium*. Все они общие с разными частями АГС, главным образом, с Русским и Казахстанским Алтаем, так же как и в Китайском Алтае, в котором встречается 7 видов. Все 7 видов общие с территориями Казахстанского и Монгольского Алтая, 6 – с территорией Русского Алтая.

Рассмотрев распределение видов по ботанико-географическим районам АГС, мы пришли к выводу, что наиболее богаты видами следующие районы: АЗ и КАД6 – по 12 видов; также богаты видами районы: А1, КАД1 и КАД5 – по 11 видов. Чуть менее богаты видами районы А2 – 10 видов, КАД2 и ЗМ1 – по 9 видов. Это можно объяснить не только лучшей изученностью этих районов, но и разнообразием представленных здесь комплексов: луговых, горно-лесных, горно-лугово-лесных, горно-лугово-степных, субальпийских редколесий, субальпийских и альпийских лугов и горных тундр. Следующие районы содержат среднее число видов: КАД3, КАД4 и КАД9 – по 8 видов; КАД7 – 7 видов; А4, А6, КАД8 – по 6 видов. Маловидовые районы: ЗМ3 – 4 вида; ЮМ (Южно-Монгольский) – 3 вида; А5 и ЗМ2 – по 2 вида. Это можно объяснить слабой изученностью этих районов, а также более сухими климатическими условиями, не подходящими для большинства видов гераней, являющихся мезофитными травами. Если посмотреть на видовой состав маловидовых районов, можно отметить, что *G. albiflorum*, *G. krylovii* и *G. pseudosibiricum* являются криофитами, то есть растут на субальпийских и альпийских лугах, *G. pratense* и *G. sergievskajae* – являются мезоксерофитами, а *G. collinum* предпочитает засоленные местообитания, что как раз характерно для этих районов. В целом, видовое богатство гераней АГС уменьшается в более засушливых юго-восточных районах.

Согласно А.Л. Тахтаджяну (1987) и Р.В. Камелину (2002, 2004, 2005), ареалы видов рода *Geranium* АГС разделены на 11 типов, объединенных в 3 хорологические группы. **Циркумбореальная хорологическая группа.** 1. Голарктический тип ареала – *G. sibiricum*. 2. Палеарктический тип ареала: вид с собственно палеарктическим ареалом – *G. pratense*, палеарктический дизъюнктивный ареал имеет вид лесного флороцено типа – *G. robertianum*. 3. Евразийский тип ареала – *G. krylovii*. 4. Евросибирский тип ареала: собственно евросибирский ареал имеет вид *G. sylvaticum*. Урало-западносибирский ареал – у вида *G. asiaticum*. 5. Североазиатский тип ареала имеет вид лугово-лесного флороцено типа – *G. pseudosibiricum*. 6. Сибирский тип ареала характерен для вида лугово-лесного флороцено типа – *G. sergievskajae*. 7. Алтае-саянский тип ареала имеет вид *G. malyshevii*. 8. Алтае-джунгарский тип ареала характерен для видов *G. laetum*, *G. albiflorum*, *G. affine*. **Древнесредиземноморская хорологическая группа.** 9. Евро-древнесредиземноморский тип ареала характерен для *G. collinum*, *G. saxatile*, *G. pusillum*, *G. rotundifolium*, *G. divaricatum*. 10. Туранский тип ареала: турано-джунгарский *G. transversale*, джунгаро-тяньшань-алайский *G. rectum* и собственно туранский *G. schrenkianum*, распространенный на территории Казахстана. **Восточноазиатская хорологическая группа.** 11. Южносибирско-восточноазиатский тип ареала: *G. transbaicalicum* и *G. transbaicalicum* subsp. *turczaninovi*.

В основу эколого-ценотического анализа рода *Geranium* АГС положена схема, предложенная Л.И. Малышевым и Г.А. Пешковой (1984) для Байкальской Сибири с учетом особенностей Алтайской горной страны (Куминова, 1967; Огуреева, 1980; Ревушкин, 1988; Камелин, 2005). Таксоны рода *Geranium* АГС разделены на несколько флористических комплексов с подразделениями на 6 эколого-ценотических групп: луговой, лесной, синантропный. Алтайская горная страна является одним из центров разнообразия рода *Geranium*. Восемнадцать видов имеют аллохтонное происхождение на территории АГС. Три субэндемика Алтайской горной страны – *G. laetum*, *G. albiflorum*, *G. affine* имеют автохтонное происхождение.

ВЫВОДЫ

1. В результате критической ревизии выявлено, что на территории Алтайской горной страны произрастает 21 вид и 1 подвид рода *Geranium* L. из 2 подродов, 8 секций и 5 подсекций. Доказана видовая самостоятельность *G. sergievskajae* (Peschkova) Troschkina. Впервые для изучаемой территории приведены 6 таксонов: *G. rectum*, *G. malyshevii*, *G. saxatile*, *G. rotundifolium*, *G. schrenkianum*, *G. divaricatum*.

2. Изучение полиморфных комплексов *G. albiflorum* s. l. и *G. pseudosibiricum* s. l. позволило разграничить сложные таксоны, выделить 2 новые подсекции: *Albiflora* и *Pseudosibirica* и описать 2 новых для науки вида: *G. igoschinae* и *G. malyshevii*.

3. Сравнительно-морфологический анализ выявил дополнительные диагностические признаки, которые можно использовать для установления положения видов в системе рода: продолжительность жизни; степень рассечения листовой пластинки и количество долей/сегментов, ширина листовой пластинки нижних стеблевых листьев, длина чашелистиков и их ости, форма и цвет венчика, длина лепестка. Составлена таблица для определения таксонов рода *Geranium* на территории АГС.

4. Исследование пыльцевых зерен впервые показало, что виды рода *Geranium* различаются по размерам полярной оси и экваториального диаметра, особенностям скульптуры экзины, орнаментации поверхности п. з., что может быть использовано для характеристики секций и подсекций.

5. Проведение экологического анализа позволило разделить таксоны рода *Geranium* АГС на 3 флористических комплекса: луговой, лесной и синантропный с подразделениями на 6 эколого-ценотических групп. Более половины видов относятся к горно-лесолуговой и бореальной эколого-ценотической группе.

6. Хорологический анализ позволил установить, что по видовому составу гераней территория АГС наиболее близка к территории Сибири в целом и Казахстана. Второй по степени общности видов с АГС выступает территория Китая. Менее всего общих видов с Внешней Монголией. Видовое богатство гераней АГС уменьшается с северо-запада на юго-восток. Наиболее богаты видами районы северо-западного и центрального Алтая (А1, А2, А3, А6, КАД1, КАД2, КАД5, ЗМ1). Наименее богаты более засушливые районы Монгольского Алтая: А5, ЗМ2, ЗМ3 и ЮМ.

7. Ареалы видов рода *Geranium* АГС разделены на три хорологические группы: циркумбореальную (12 видов), древнесредиземноморскую (8 видов) и восточноазиатскую (2 вида) с 11 типами ареалов. Восемнадцать видов имеют аллохтонное происхождение на территории АГС. Автохтонными можно считать *G. albiflorum*, *G. laetum*, *G. affine*, являющиеся алтайскими субэндемиками.

8. Гетерогенный таксономический состав и анализ распространения видов показывают, что Алтайская горная страна является одним из центров разнообразия рода *Geranium*.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в периодических изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Ивлева В.И. Палиноморфологическое изучение представителей рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*) флоры Алтая / В.И. Ивлева // *Turczaninowia*. 2010. Т. 13. № 3. С. 140–146.
2. Трошкина В.И. Типификация *Geranium pseudosibiricum* (*Geraniaceae*) / В.И. Трошкина // *Растительный мир Азиатской России*. 2016. № 2(22). С. 21–24.
3. Трошкина В.И. Заметки по систематике и хорологии *Geranium pseudosibiricum* и

близких видов (*Geraniaceae*) / В.И. Трошкина // Растительный мир Азиатской России. 2016. № 3(23). С. 22–32.

4. Трошкина В.И. Палиноморфологические особенности таксонов рода *Geranium* (*Geraniaceae*) Алтайской горной страны / В.И. Трошкина // *Turczaninowia*. 2017. Т. 20, вып. 3. С. 36–54. (Scopus)

5. Трошкина В.И. Систематика и хорология *Geranium albiflorum* и родственных ему видов (*Geraniaceae*) / В.И. Трошкина // Растительный мир Азиатской России. 2017. № 3(27). С. 22–33.

6. Трошкина В.И. Новые данные о составе и распространении рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*) во флоре Монголии и Китая страны / В.И. Трошкина // *Turczaninowia*. 2018. Т. 21, № 4. С. 181–187. (Scopus)

Статьи в других периодических и продолжающихся изданиях:

7. Ивлева В.И. Типовые образцы названий некоторых видов рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*), описанных К.Ф. Ледебуром / В.И. Ивлева // Новости сист. высш. раст. 2013. Т. 44. С. 230–234.

8. Трошкина В.И. Типовые образцы названий таксонов рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*), описанных Л.П. Сергиевской, хранящиеся в Гербарии им. П.Н. Крылова (ТК) / В.И. Трошкина // Новости сист. высш. раст. 2015. Т. 46. С. 119–125.

9. Doronkin V. et al. New records for the flora of Selenge Province (Mongolia) / V. Doronkin, D. Shaulo, I. Han, N. Vlasova, V. Ivleva, L. Enkhtuya, T. Munkh-Erdene, N. Ochgerel and B. Munkhjargal // *Skvortsovia*, 2015. V. 2, № 1. P. 8–27.

10. Трошкина В.И. О видовой самостоятельности *Geranium sergievskajae* (*Geraniaceae*) / В.И. Трошкина // Новости сист. высш. раст. 2016. Т. 47. С. 31–39.

11. Трошкина В.И. История таксономического изучения видов рода *Geranium* L. (*Geraniaceae*) Алтайского горной страны / В.И. Трошкина // Ботанические исследования Сибири и Казахстана: сборник научных трудов. Вып. 24 / Под ред. А.Н. Куприянова. Кемерово: КРЭОО «Ирбис», 2018. С. 45–55.

Публикации в материалах научных мероприятий:

12. Ивлева В.И. Семейство *Geraniaceae* Juss. Во флоре Алтайского края и Алтайской горной страны / В.И. Ивлева // Труды молодых ученых Алтайского государственного университета: материалы XXVI научной конференции студентов, магистрантов, аспирантов и учащихся лицейных классов. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2009. Вып. 6. С. 151–152.

13. Ивлева В.И. Палинологические особенности некоторых видов рода *Geranium* L. / В.И. Ивлева // Труды молодых ученых Алтайского государственного университета: материалы XXVII научной конференции студентов, магистрантов, аспирантов и учащихся лицейных классов. Барнаул: Изд-во Алт. ун-та, 2010. Вып. 7. С. 159–160.

14. Силантьева М.М. Обзор некоторых представителей семейства *Geraniaceae* Алтайской горной страны и равнинной части Алтайского края, растущих на антропогенно нарушенных территориях / М.М. Силантьева, В.И. Ивлева // Флора и растительность антропогенно нарушенных территорий: сборник научных трудов Кемеровского отделения РБО / Под ред. А.Н. Куприянова. Кемерово: Ирбис, 2010. Вып. 6. С. 16–17.

15. Овчинникова С.В. Изучение пыльцевых зерен видов рода *Geranium* для целей таксономии / С.В. Овчинникова, В.И. Ивлева // Проблемы современной палинологии: Материалы XIII Российской палинологической конференции. Т. 1. Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН, 2011. С. 47–50.

16. Ивлева В.И. К систематике секции *Geranium* Knuth рода *Geranium* L. (*Geraniaceae* Juss.) в Алтайской горной стране / В.И. Ивлева // Тезисы докладов II (X) Международной Ботанической Конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 11–16 ноября 2012 г. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ «ЛЭТИ», 2012. С. 16.

17. Трошкина В.И. Диагностические признаки чашечки цветка в систематике рода *Geranium* L. (*Geraniaceae* Juss.) / В.И. Трошкина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XIV международной научно-практической конференции (25-29 мая 2015 г., Барнаул). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2015. С. 157–167.
18. Трошкина В.И. Заметки по систематике алтайских видов рода *Geranium* L. (*Geraniaceae* Juss.), описанных П.Н. Крыловым и Л.С. Сергиевской / В.И. Трошкина // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Материалы V Международной научной конференции, посвященной 130-летию Гербария им. П.Н. Крылова и 135-летию Сибирского ботанического сада Томского государственного университета (Томск, 20–22 октября 2015 г.). Томск: Издат. дом ТГУ, 2015. С. 83–86.
19. Трошкина В.И. Ареалы сибирских видов из секции *Geranium* рода *Geranium* (*Geraniaceae*) / В.И. Трошкина // Тезисы докладов III (XI) Международной Ботанической конференции молодых ученых в Санкт-Петербурге 4-9 октября 2015 г. СПб., 2015. С. 139–140.
20. Трошкина В.И. Методика изучения морфологии листовой пластинки у видов рода *Geranium* L. (*Geraniaceae* Juss.) для целей систематики / В.И. Трошкина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XV международной научно-практической конференции (23-26 мая 2016 г., Барнаул). Барнаул: Изд-во АлтГУ, 2016. С. 329–333.
21. Трошкина В.И. Пыльцевые зерна видов рода *Geranium* (*Geraniaceae*) Алтайской горной страны / В.И. Трошкина // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы // Материалы Международной конференции, посвященной 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 1–8 августа 2016 г.). Новосибирск, 2016. С. 298–300.
22. Трошкина В.И. Морфология пыльцы представителей сем. *Geraniaceae* / В.И. Трошкина, С.В. Овчинникова // Актуальные проблемы современной палинологии: Материалы XIV Всероссийской палинологической конференции / Отв. ред. Н.С. Болиховская, Т.С. Ключиткина. М.: Географический факультет МГУ, 2017. С. 348–351.
23. Трошкина В.И. Систематика *Geranium albiflorum* Ledeb. и *G. krylovii* Tzvelev (*Geraniaceae*) / В.И. Трошкина // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам XVI международной научно-практической конференции (5–8 июня 2017 г., Барнаул). Барнаул: Концепт, 2017. С. 157–160.
24. Трошкина В.И. Древнесредиземноморские виды рода *Geranium* (*Geraniaceae*) во флоре Алтайской горной страны / В.И. Трошкина // Труды XIV Съезда Русского ботанического общества и конференции «Ботаника в современном мире» (г. Махачкала, 18-23 июня 2018 г.). Т. 1: Систематика высших растений. Флористика и география растений. Охрана растительного мира. Палеоботаника. Ботаническое образование. Махачкала: АЛЕФ, 2018. С. 91–93.