

Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
«Вятский государственный университет»

Кировское отделение Русского ботанического общества

БИОМОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ: ТРАДИЦИИ И СОВРЕМЕННОСТЬ

Материалы
Международной научной конференции
(г. Киров, 19–21 октября 2022 г.)

Киров
2022

УДК 581.4(082)
ББК 28.560я431
Б 635

*Печатается по рекомендации Научного совета
Вятского государственного университета*

Редакционная коллегия:

С. В. Шабалкина, канд. биол. наук; **О. Н. Пересторонина**, канд. биол. наук, доцент; **Н. П. Савиных**, д-р биол. наук, профессор; **Ю. А. Овчинникова**, магистрант

Б 635 Биоморфология растений: традиции и современность : материалы международ. науч. конф. (г. Киров, 19–21 октября 2022 г.) / ред. кол. С. В. Шабалкина [и др.]. – Киров : Вятский государственный университет, 2022. – 507 с. – ISBN 978-5-98228-256-9

В сборник материалов международной научной конференции «Биоморфология растений: традиции и современность» включены результаты исследований по теоретическим проблемам биоморфологии, изучению жизненных форм отдельных видов растений, в том числе – наземных и прибрежно-водных цветковых, споровых, прикладным вопросам использования биоморфологического подхода при характеристике флор, жизненных стратегий видов, сукцессий лесных сообществ. Значительное место занимают материалы, посвященные архитектуре деревьев и трав, моделированию развития кроны и особи.

Конференция посвящена 100-летию со дня рождения одной из основоположников биоморфологии как науки доктора биологических наук, профессора Татьяны Ивановны Серебряковой, воспоминания о ней есть также в сборнике.

Сборник материалов конференции предназначен для научных работников, преподавателей, аспирантов и других категорий обучающихся высших учебных заведений.

За достоверность и оригинальность сведений, изложенных в статьях, ответственность несут авторы. Мнение редакционной коллегии может не совпадать с мнением авторов материалов.

Конференция проводится в рамках Программы развития ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет» на 2021–2030 годы.

Благодарим руководство ООО «Нолинская лесопромышленная компания» за партнерство и сотрудничество.

УДК 581.4(082)
ББК 28.560я431

ISBN 978-5-98228-256-9

© ФГБОУ ВО «Вятский государственный университет» (ВятГУ), 2022

Federal State Budgetary Educational Institute of Higher Education
“Vyatka State University”

Kirov Branch of the Russian Botanical Society

**BIOMORPHOLOGY
(GROWTH HABITS) OF PLANTS:
TRADITIONAL AND MODERN
APPROACHES**

Proceedings of the
International Scientific Conference
(Kirov, October 19–21, 2022)

Kirov
2022

UDC 581.4(082)
LBC 28.560я431
B 635

*Printed on recommendation of the Science Council of the
Vyatka State University*

Editorial board:

S. V. Shabalkina, Cand. Sc. Biology; **O. N. Perestoronina**, Cand. Sc. Biology, Associate Prof.; **N. P. Savynykh**, Doctor Sc. Biology, Prof.; **Yu. A. Ovchinnikova**, Master's Student

B 635 Biomorphology (Growth Habits) of Plants: traditional and modern approaches : Proceedings of the International Scientific Conference (Kirov, October 19–21, 2022) / ed. board S. V. Shabalkina [et al.]. – Kirov : Vyatka State University, 2002. – 507 p. – ISBN 978-5-98228-256-9

The book of the proceedings of the international scientific conference “Biomorphology of Plants: traditional and modern approaches” includes research results on theoretical issues of biomorphology, studies of life forms of some plant species, including dry land and littoral-aquatic flowering plants, sporophytes, as well as on application issues of the biomorphological approach in characterizing floras, species life strategies, forest communities successions. There are also articles on architecture of trees and grasses, modeling the development of a tree crowns or of a plant unit.

The conference is devoted to the occasion of centenary of the birth of Doctor Sc. Biology, Professor Tatyana Ivanovna Serebryakova, one of the founders of biomorphology as a science. The proceedings also contain reminiscences on her.

The book of the proceedings of the conference is for research workers, teachers, graduate students, and other students of higher educational institutions.

The authors are responsible for authenticity and originality of their works included in the book. The meaning of the editorial board may or may not always coincide with the meaning of the authors.

The conference is held within the framework of the Program of development of the FSBEI HE “Vyatka State University” for 2021–2030.

We are also grateful the OOO “Nolinsk timber company” for partnership and cooperation.

UDC 581.4(082)
LBC 28.560я431

ISBN 978-5-98228-256-9

© FSBEI HE “Vyatka State University”
(VyatSU), 2022

РАЗДЕЛ V СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ РАСТЕНИЙ

СВЯЗЬ СИММЕТРИИ ЦВЕТКА БОБОВЫХ (LEGUMINOSAE) С ОСОБЕННОСТЯМИ СРАСТАНИЯ ТЫЧИНОК И МОРФОЛОГИЕЙ ФЛОРАЛЬНЫХ НЕКТАРНИКОВ

А. А. Синюшин

*Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова,
sinjushinandrey@gmail.com*

На собственном материале с привлечением данных литературы проанализирована взаимосвязь между симметрией цветка, срастанием тычинок и наличием цветковых нектарников у бобовых (в первую очередь, подсем. Papilionoideae). Мотыльковый венчик может сочетаться с различными вариантами срастания тычинок и любой симметрией нектарника. Актиноморфный венчик за редкими исключениями обычен для цветков со свободными тычинками. Нектарники сохраняются при различных преобразованиях околоцветника и тычинок.

Ключевые слова: актиноморфия, зигоморфия, двубратственный андроцей, однобратственный андроцей.

CORRELLATION BETWEEN FLORAL SYMMETRY, STAMINAL FUSION AND FLORAL NECTARIES IN LEGUMINOSAE

A. A. Sinjushin

Lomonosov Moscow State University

Basing on own results and data available in literature, correlation between floral symmetry, staminal fusion and presence of floral nectaries was reviewed in legumes (primarily subfamily Papilionoideae). Papilionate corolla (flag blossom) may associate with different patterns of staminal fusion and any symmetry of floral nectaries. With rare exceptions, polysymmetric corolla is characteristic for flowers with free stamens. Floral nectaries persist in the course of different alterations of perianth and androecium.

Keywords: diadelph, monadelph, monosymmetry, polysymmetry.

Несмотря на огромное разнообразие цветков у представителей третьего по величине семейства покрытосеменных, Бобовых (Leguminosae), их основным аттрактантом является нектар (Синюшин, 2021). Если сведения о морфологии околоцветника и андроцея доступны по крайней мере в формате родового или видового диагноза, строение цветковых нектарников для большинства родов Бобовых не изучено. Исследования флоральных нектарников (ФН) проводят с использованием трех основных подходов: анализ секреции нектара, световая микроскопия, электронная микроскопия. Последний из перечисленных методов дает наиболее надежные сведения о наличии и локализации ФН, хотя все три подхода являются взаимодополняющими. За редкими исключениями (см. ниже) секреция нектара у Бобовых происходит из устьиц, расположенных на цветоложе и/или гипантии.

Далее мы рассмотрим взаимосвязь между различными признаками цветка Бобовых, преимущественно на материале самого обширного подсем. Мотыльковых (Papilionoideae). Собственные данные получены с использованием сканирующей электронной микроскопии.

Срастание тычинок и цветковые нектарники

Общепринято мнение, что наличие ФН у Бобовых напрямую связано с особенностями срастания тычинок (Rodriguez-Riano et al., 1999). Исходный для всего семейства план строения андроцея – десять тычинок в двух кругах. У представителей самого обширного подсемейства Мотыльковых (Papilionoideae), интуитивно воспринимаемого европейскими морфологами как «типичные» Бобовые, возможны следующие варианты строения андроцея (приведены примеры только для таксонов с «мотыльковым венчиком»).

1. Все тычинки свободны (*Thermopsis*, *Anagyris* из трибы Thermopsidae). Такой план сравнительно редок и у перечисленных родов сочетается с наличием ФН. Анагирис секретирует обильный нектар; это единственный европейский представитель семейства, у которого отмечена орнитофилия (Valtuna et al., 2007).

2. Тычинка внутреннего круга, противоположная флагу (вексиллярная), полностью свободна (двубратственный андроцей: *Astragalus*, *Caragana* из трибы Galegeae; *Cajanus*, *Paracalyx*, *Phaseolus* из трибы Phaseoleae и мн. др.). В таких цветках ФН обычны, а их положение вариабельно. Так, у многих представителей Phaseoleae и *Wisteria* ФН обычно представляет собой кольцевидное возвышение вокруг основания плодолистика, на котором более или менее равномерно со всех сторон формируются секреторные устьица. У исследованных нами видов *Astragalus*, *Caragana*, *Colutea*, *Oxytropis* такие устьица обнаруживаются только в абаксиальной части цветоложа и/или гипантия, иногда на различимом возвышении.

3. Вексиллярная тычинка тем или иным образом постгенитально присоединяется к соседним, сохраняя собственную эпидерму (ложнооднобратственный андроцей). Плотный контакт между тычиночными нитями сохраняется на протяжении значительной части времени цветения. У основания век-

силлярной тычинки сохраняются отверстия, обеспечивающие доступ опылителей к нектару или его вытекание за пределы тычиночной трубки. Основания вексиллярной и смежных с ней тычинок могут в большей или меньшей степени изгибаться, эти особенности весьма изменчивы даже в пределах одного рода (Sinjushin et al., 2022). Таковы тычинки представителей триб Fabeae (*Lathyrus*, *Vicia*), Trifolieae (*Melilotus*, *Trigonella*), Hedysareae (*Onobrychis*), Loteae (*Anthyllis*).

Подобный андроцей сочетается с наличием ФН, обычно локализованного в абаксиальной части цветоложа. Ложнооднобратственный (возможно, двубратственный) андроцей в цветке, лишенном ФН, описан лишь у *Coronilla varia* (Loteae) (Vogel, 1997). Наши предварительные данные подтверждают, что у этого вида отсутствуют ФН типичного для Бобовых строения.

4. Все тычинки сростаются в замкнутую трубку (однобратственный андроцей). Подобный план строения в подсем. Papilionoideae возникает неоднократно. У части представителей трибы Genisteae, для которой в целом характерен однобратственный андроцей, ФН отсутствуют (*Genista*, *Echinospartum*, *Teline* p.p.). У других родов Дроковых (*Chamaecytisus* p.p., *Retama* p.p.) описаны «заместительные» нектарники (substitutive nectaries): сахаристая жидкость выделяется не из устьиц, а из разрывов в эпидерме наружной поверхности тычиночной трубки (Vogel, 1997). По крайней мере у одного вида *Stylosanthes* (триба Aeschynomeneae) с однобратственным (или ложнооднобратственным) андроцеом ФН представляют собой лишенные устьиц желёзки в дистальной части очень длинной трубки гипантия. «Заместительные» нектарники у Genisteae и *Stylosanthes* вторичны и, вероятно, не имеют гомологии с ФН других Мотыльковых.

Как правило, однобратственный андроцей у Papilionoideae, помимо отсутствия ФН, сочетается с диморфизмом тычинок: это связано с тем, что основной аттрактант таких цветков – пыльца. Помимо Genisteae, такие цветки характерны для *Ononis* (Trifolieae) и уже упомянутого *Stylosanthes*. За пределами Papilionoideae дифференциация тычинок также образует синдром с отсутствием ФН в роде *Senna* (включая *Cassia*) из подсем. Caesalpinioideae. Цветки сенн адаптированы к «опылению при вибрации» (buzz pollination). Их тычиночные нити могут сростаться, но иным образом, нежели у Мотыльковых (Marazzi et al., 2007).

Нами установлено наличие ФН и описана их структура у двух неродственных Мотыльковых – *Galega* (триба Galegeae) и *Campylotropis* (триба Desmodieae). Общая особенность обоих родов – однобратственный андроцей, нехарактерный для их ближайших родичей. У *Galega* вексиллярная тычинка не имеет собственной эпидермы, но отделяется от тычиночной трубки раньше прочих (Sinjushin et al., 2022). У *Campylotropis* вексиллярная тычинка также свободна в большей степени, чем остальные, хотя детальное анатомическое исследование андроцея в этом роде не выполнено. Можно предположить, что однобратственный андроцей у этих родов возник в эволюционных масштабах

сравнительно недавно и не сопровождается полной утратой ФН, которые, однако, редуцированы; секреторные устья немногочисленны.

Одноратственный андроцей входит в видовой диагноз нескольких астрагалов (*A. monadelphus*, *A. donianus*); детальное анатомическое исследование *A. monadelphus* показало, что его андроцей ложноодноратственный (Liu et al., 2010). Сведения о ФН у этих видов отсутствуют. Нам также удалось изучить аномальный гербарный экземпляр *A. albispinus* из Ирана с полностью сросшимися в трубку тычинками (в норме у этого вида андроцей двуратственный). На гипантии у аномальных цветков были обнаружены секреторные устья, как и у нормальных цветков (Sinjushin et al., 2022).

5. Вексиллярная тычинка прирастает только к одной из двух соседних тычинок (*Pterocarpus*, *Tipuana*: Dalbergieae; *Crotalaria*: Crotalarieae; *Calpurnia*: Podalyrieae). В нижней части андроеца сохраняется асимметричное отверстие, которое позволяет проникновение к ФН.

6. Возможны и иные варианты срастания тычинок. У *Aeschynomene* (Aeschynomeneae) тычинки срастаются в две группы по пять справа и слева от плодолистика. У *Discolobium* (Dalbergieae) свободны вексиллярная и наружная абаксиальная (т.е. расположенные на оси симметрии) тычинки, остальные срастаются в две группы по четыре.

У небольшого числа Мотыльковых внутренних круг тычинок стерилен, превращен в стаминодии (*Astragalus epiglottis*, *A. pelecinus*, *Staminodianthus*). Сходное преобразование отмечено и в других подсемействах: Cercidoideae (*Bauhinia*), Caesalpinioideae (*Pentaclethra*). У однолетних астрагалов подобная редукция сочетается с миниатюризацией цветков, вскрыванием пыльников до распускания цветков и самосовместимостью (Gallardo et al., 1994), т.е. адаптацией к самоопылению. Нами были обнаружены предположительно секреторные устья у основания плодолистика в цветках *A. epiglottis* и *A. pelecinus*.

Здесь же уместно заметить, что нектарники сохраняются при миниатюризации цветка и у мелкоцветковых вик (*Vicia hirsuta*, *V. tetrasperma*: Fabaeae). Мы установили наличие устьиц в основании плодолистика у *Medicago lupulina* (Trifolieae) – вида, у которого ранее была установлена возможность клейстогамии (Верещагина, Новоселова, 1997).

Можно заключить, что особенности срастания тычинок действительно взаимосвязаны с наличием ФН. Однако, как на регуляторном, так и на эволюционном уровнях связь не является жесткой, что дает наблюдаемое в природе разнообразие комбинаций.

Преобразования симметрии цветка и сопутствующие им изменения

Очевидно, что свободная в той или иной степени вексиллярная тычинка является частью общей зигоморфной симметрии цветка. Это, однако, не исключает существования цветков с мотыльковым венчиком и полностью свободными тычинками. Для установления закономерностей, в соответствии с которыми связаны эти признаки, интересно обратиться не только к природ-

ному разнообразию цветков Бобовых, но и к аномальным вариациям – мутантам, садовым формам.

У декоративной «махровой» формы *Clitoria ternatea* (Phaseoleae) число органов цветка соответствует норме, но все лепестки дифференцируются как флаги. В норме андроцей клитории двубратственный, но у аномальных растений все тычинки свободны. С регуляторной точки зрения такое строение объяснимо: дифференцировка всех лепестков как адаксиальных сопровождается дифференцировкой всех противолежащих им тычинок как вексиллярных, не сросшихся с соседними. Подобная морфология отмечена нами и у аномального экземпляра *Astragalus karl-heinzii* из Ирана, в цветках которого все лепестки приобретали сходство с парусом, а тычинки оказывались свободными.

В нормальных цветках клитории вокруг основания плодолистика обнаруживается структура в виде кольца, незамкнутого на абаксиальной стороне и выступающего над поверхностью гипантия. Хотя этот выступ интерпретировали как ФН (Trelease, 1879), по нашим предварительным данным на поверхности кольца устьяца отсутствуют. Не исключено, что секреция происходит в иной части цветоложа или гипантия, а кольцевидный вырост предотвращает вытекание нектара из ресупинатного цветка. Независимо от интерпретации эта структура отсутствует у «махровой» формы клитории. Это также можно объяснить тем, что на адаксиальной стороне гипантия вырост отсутствует, и при распространении адаксиальной программы развития на все пять лепестков изменения происходят не только в венчике (все лепестки дифференцируются как флаги), но и в андроцее (все тычинки оказываются свободными), и в предполагаемом ФН (исчезает полностью). Следуя линнеевской терминологии, «махровые» цветки клитории представляют собой *peloria anectaria*: аномально актиноморфный околоцветник сочетается с утратой ФН у таксона, для которого в норме характерна зигоморфия (например, Jabbour et al., 2015).

Переход от зигоморфии к актиноморфии в венчике вполне возможен за счет подобной аномальной дифференцировки лепестков по типу паруса (дорсализации). Хрестоматийным (вероятно, в силу своей уникальности) стал пример *Cadia* (Podalygiaceae). У кадии во всех пяти лепестках в процессе развития экспрессируется ген, обычно активный лишь в адаксиальном лепестке будущего мотылькового венчика (Citerne et al., 2006).

Изучение разнообразия цветков в подсемействе Papilionoideae вскрывает следующую закономерность. Зигоморфный (хотя и не обязательно мотыльковый) венчик может сочетаться с любым паттерном срастания тычинок (см. выше), но актиноморфному венчику обычно соответствуют свободные тычинки. Нам известны два случая, когда актиноморфный венчик сочетался бы со сросшимися тычинками, – *Etaballia* и *Riedeliella* (Dalbergiaceae). По крайней мере у *Etaballia* актиноморфия венчика связан не с дорсализацией всех лепестков, а с нарушением делений и роста их клеток, что приводит к развитию пяти очень узких лентовидных лепестков (Sinjushin, 2018). Не исключено, что сходный сценарий реализовался и у *Riedeliella*.

Эти наблюдения подводят к заключению, что вторичное возникновение актиноморфного околоцветника за счет дифференцировки всех лепестков по одному плану (например, дорсализации) имеет лишь ограниченный потенциал в эволюции морфогенеза Бобовых. Подобные преобразования во многих случаях способны повлечь за собой комплексные изменения, которые требуют немедленной перестройки стратегии опыления из-за смены типа андроцея и/или утраты ФН (или сопутствующих ему структур). «Успешность» такого сценария в случае *Cadia* связана со спецификой проявлений зигоморфии у Podalygiaceae. В нашем распоряжении не было материала по цветкам *Cadia*, но удалось проанализировать структуру андроцея и ФН у сравнительно близкого рода *Calpurnia* с мотыльковым венчиком из той же трибы Podalygiaceae. Тычинки у представителей Подалириевых практически свободные или сросшиеся лишь основаниями. ФН у *Calpurnia* расположен на гипантии, и секреторные устьица распределены более или менее равномерно со всех сторон от основания плодолистика. Вероятно, адаксиальная программа развития не оказывает влияния на развитие ФН. При дорсализации венчика в такой цветке ФН сохранился бы. Это согласуется с данными о том, что цветки *Cadia* вырабатывают обильный нектар и опыляются птицами (Cronk, Ojeda, 2008). Таким образом, лишь цветки, в которых зигоморфия проявляется только в околоцветнике (как *Calpurnia*), способны претерпевать дорсализацию без существенных потерь. Если зигоморфная симметрия затрагивает андроцей и ФН, перестройка симметрии приведет к значительным изменениям (как у *Clitoria*). Иными словами, возникновение зигоморфии, распространяющейся на различные части цветка, у Бобовых (и, вероятно, в других семействах) представляет собой эволюционный тупик.

Подводя итог данной работе, можно сделать следующие выводы.

1. Симметрия околоцветника у Бобовых (по крайней мере, в подсем. Мотыльковых) на регуляторном уровне связана с особенностями строения андроцея. В зигоморфном цветке срастание тычинок может быть различным, для актиноморфных цветков более характерны свободные тычинки.

2. Цветковые нектарники обладают значительной степенью эволюционной консервативности и могут сохраняться при различных формах срастания, полимеризации или редукции частей цветка, при его миниатюризации.

3. В специализированных зигоморфных цветках Бобовых перестройка симметрии венчика может одновременно (не вследствие отбора!) приводить к сопряженным изменениям в срастании тычинок и наличии/локализации цветковых нектарников.

При исследовании Бобовых обращает на себя внимание слабая изученность их цветковых нектарников. Представленная работа призвана сформулировать некоторые закономерности преимущественно регуляторного характера. Однако судить о путях реальной эволюции ФН в масштабах всего семейства или подсемейств в настоящее время практически невозможно из-за неполноты, фрагментарности наших представлений о ФН в конкретных группах. Собственные и доступные в литературе данные показывают, что измен-

чивость ФН можно наблюдать даже в пределах больших родов. Дальнейшие исследования в этом направлении позволят сделать более значимые обобщения как для Бобовых, так и для покрытосеменных в целом.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-54-56046). Автор сердечно благодарит сотрудников Лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ за многолетнюю помощь в проведении исследований.

Библиографический список

Верещагина В. А., Новоселова Л. В. Репродуктивная биология *Medicago lupulina* (Fabaceae) // Ботан. журн. 1997. Т. 82. № 1. С. 30–39.

Синюшин А. А. Эволюционная история цветка Бобовых (Leguminosae) // Успехи современной биологии. 2021. Т. 141. № 1. С. 50–65.

Citerne H. L., Pennington R. T., Cronk Q. C. B. An apparent reversal in floral symmetry in the legume *Cadia* is a homeotic transformation. Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 2006. Vol. 103. Pp. 12017–12020. doi: 10.1073/pnas.060098610

Cronk Q., Ojeda I. Bird-pollinated flowers in an evolutionary and molecular context // J. Exp. Bot. 2008. Vol. 59. Pp. 715–727. doi: 10.1093/jxb/ern009

Gallardo R., Dominguez E., Munoz J. M. Pollen-ovule ratio, pollen size, and breeding system in *Astragalus* (Fabaceae) subgenus *Epiglottis*: a pollen and seed allocation approach // Am. J. Bot. 1994. Vol. 81. Pp. 1611–1619. doi: 10.1002/j.1537-2197.1994.tb11473.x

Jabbour F., Nadot S., Espinosa F., Damerval C. Ranunculacean flower terata: Records, a classification, and some clues about floral developmental genetics and evolution // Flora. 2015. Vol. 217. Pp. 64–74. doi: 10.1016/j.flora.2015.09.009

Liu X. L., Liu P. L., Chang Z. Y., Xu L.R. Pseudomonadelphous characters of *Astragalus monadelphus* Maxim. and its taxonomical significances. Acta Bot. Boreal.-Occident. Sin. 2010. Vol. 30. Pp. 1834–1836.

Marazzi B., Conti E., Endress P. K. Diversity of anthers and stigmas in the buzz-pollinated genus *Senna* (Leguminosae, Cassinae) // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. Pp. 371–391. doi: 10.1086/512105

Rodriguez-Riano T., Ortega-Olivencia A., Devesa J. A. Types of androecium in the Fabaceae of SW Europe // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. Pp. 109–116. doi: 10.1006/anbo.1998.0808

Sinjushin A. A. Notes on floral symmetry in the *Pterocarpus* clade (Leguminosae: Papilionoideae: Dalbergieae) // Wulfenia. 2019. Vol. 26. Pp. 175–188.

Sinjushin A., Ploshinskaya M., Maassoumi A. A., Mahmoodi M., Bagheri A. Variations in structure among androecia and floral nectaries in the Inverted Repeat-Lacking Clade (Leguminosae: Papilionoideae) // Plants. 2022. Vol. 11. 649. doi: 10.3390/plants11050649

Trelease W. The fertilization of our native species of *Clitoria* and *Centrosema* // Am. Nat. 1879. Vol. 13. Pp. 688–692.

Valtuna F. J., Ortega-Olivencia A., Rodriguez-Riano T. Nectar production in *Anagyris foetida* (Fabaceae): two types of concentration in flowers with hanging droplet // Int. J. Plant Sci. 2007. Vol. 168. Pp. 627–638. doi: 10.1086/513482

Vogel S. Remarkable nectaries: structure, ecology, organophyletic perspectives I. Substitutive nectaries // Flora. 1997. Vol. 192. Pp. 305–333. doi: 10.1016/S0367-2530(17)30798-3