

АНДРОМОНОЭЦИЯ У *GALIUM ODORATUM* (RUBIACEAE)

© 2023 г. В. Н. Годин

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия

e-mail: vn.godin@mpgu.su

Поступила в редакцию 21.07.2023 г.

После доработки 12.09.2023 г.

Принята к публикации 19.09.2023 г.

Изучено проявление полового полиморфизма у многолетнего травянистого длиннокорневищного поликарпического сциофитного растения *Galium odoratum* в Московской области в течение 2021–2023 гг. Установлено, что при низкой освещенности (не более 15% от полного солнечного света) его особи образуют только обоеполые цветки. При увеличении степени освещенности (до 60% от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки. Обоеполые цветки *G. odoratum* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные. Гинецей в тычиночных цветках редуцирован, но сохраняются его рудименты в виде стерильных рылец и очень коротких стилодиев. По ряду параметров обоеполые цветки достоверно крупнее, чем тычиночные. Для *G. odoratum* характерны монотелические гетерокладийные конъюнктивные тырсы метелковидной формы. Тычиночные цветки у андромоноэцичных особей располагаются только на побегах IV порядка, и их доля варьирует от 12 до 30%. Обсуждаются возможные причины проявления андромоноэции у цветковых растений под действием различных факторов окружающей среды.

*Ключевые слова:* *Galium odoratum*, андромоноэция, степень освещенности

DOI: 10.31857/S0006813623090041, EDN: XCQSYF

Rubiaceae Juss. — пятое по числу видов семейство цветковых растений в мировой флоре. По данным P.F. Stevens (2021) в нем насчитывается 614 родов и 13465 видов, относящихся к 64 трибам и 2 подсемействам. Одна из отличительных особенностей этого семейства — широкое распространение гетеростилии (Bir Bahadur, 1968). Примерно половина его видов характеризуется наличием дистилии, в то время как тристилия выявлена лишь у единичных представителей (Ganders, 1979; Chen et al., 2021). До сих пор не установлена причина такой большой встречаемости гетеростилии у Rubiaceae (Anderson, 1973; Naiki, 2012). Однако виды этого семейства обладают и другими приспособлениями, способствующими перекрестному опылению: половая дифференциация, протандрия, самонесовместимость, вторичное преподнесение пыльцы и др. (Knuth, 1898; Baker, 1958; Wawa, Beach, 1983; Puff et al., 1996; Halford, Ford, 2009; Soza, Olmstead, 2010; Wong et al., 2019). Анализ литературы показывает, что в пределах семейства отмечается широкий спектр половых форм: андромоноэция, гиномоноэция, тримоноэция, гинодиэция, субдиэция, диэция, полигамодиэция, андродиэция и, возможно, триэция (Dempster, 1973; Puff, 1978, 1986; Demyanova, 1985; Schönbeck-Temesy, Ehrendorfer, 1987; Soza,

Olmstead, 2010; Godin, 2019, 2020; Wong et al., 2019; Chen et al., 2021). К сожалению, отсутствуют данные о точной количественной представленности половых форм у Rubiaceae или их приуроченности к подсемействам или трибам. Тем не менее, по данным E. Robbrecht (1988) примерно у 10% родов семейства образуются однополые цветки.

Род *Galium* L. — самый крупный (около 670 видов) в трибе Rubieae подсемейства Rubioideae и широко географически распространенный (Ehrendorfer et al., 2018). Традиционно виды этого рода описываются как имеющие обоеполые цветки и за редким исключением формирующие однополые (Knuth, 1898; Pobedimova, 1958; Puff, 1978; Thompson, 2009). В разных частях космополитного ареала рода описаны виды с разными формами половой экспрессии. E.E. Goldberg с соавторами (Goldberg et al., 2017) установили, что для 58 из 94 проанализированных видов этого рода в рамках мировой флоры характерны обоеполые цветки, остальные виды образуют однополые цветки. Согласно данным V.L. Soza и R.G. Olmstead (2010), среди американских представителей рода выявлено около 25 диэцичных и 17 полигамных видов. Для евразийских видов имеются лишь отрывочные сведения о половой дифференциации. Так E.И. Демьяновой (Demyanova, 2011) по-

казано, что *Asperula tinctoria* L. (ранее *Galium tinctorium* (L.) Scop.), *Galium boreale* L., *G. mollugo* L., *Galium verum* L. ssp. *verum*, *G. uliginosum* L. относятся к андромоноэичным видам. Личные наблюдения за *Galium odoratum* (L.) Scop. во время цветения и плодоношения показали, что на побегах самых высоких порядков в некоторых случаях наблюдается опадение бутонов, цветков и зачатков плодов. С учетом этого факта и, опираясь на данные литературы по другим видам этого рода с половой дифференциацией, появилось предположение, что у *G. odoratum*, кроме обоеполюх цветков, образуются тычиночные (именно зачатки этих цветков скорее всего часто опадают). Поэтому цель данной работы – выявление половой дифференциации *Galium odoratum* в Московской области.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

**Объект исследования.** *Galium odoratum* – многолетнее травянистое длиннокорневищное поликарпическое растение, гемикриптофит (эпигеогенное корневище располагается в подстилке). Встречается почти по всей территории Восточной, Скандинавской, Средней и Атлантической Европы, Средиземноморья, на Кавказе, Западной и Восточной Сибири, Дальнем Востоке, Средней и Малой Азии, Северном Иране, Японии и Китае (Pobedimova, 1958). Относится к неморальным элементам: произрастает в глубокой тени на влажной почве, в хвойных и лиственных лесах, особенно в ясеневых, дубовых и буковых (Курнаев, 1980). В европейской части России относится к доминантам в составе следующих типов ассоциаций: *Fagetum podolicum*, *Carpineto-Nemoretum ucrainicum* s.l. (*Carpineto-Nemoretum pocuticum*, *Carpineto-Nemoretum aegopodiosum ucrainicum*, *Carpineto-Nemoretum caricosum pilosae ucrainicum*, *Carpineto-Nemoretum polessicum*), *Mixto-Nemoretum tanaiticum* s.l. (*Acereto-Tilieto-Nemoretum aegopodiosum charkoviense*, *Acereto-Tieieto-Nemoretum caricosum pilosae charkoviense*, *Fraxineto-Nemoretum aegopodiosum tanaiticum*), *Tilieto-Nemoretum Okense*, *Tilieto-Nemoretum Volgense*, *Mixto-Nemoretum Praeuralense*, *Tilietum uralense* (Клеоров, 1990). Согласно экологическим шкалам Н. Ellenberg (1974) и Е. Landolt (1977) *G. odoratum* – сциофит и произрастает при освещенности от 1 до 30%.

**Места сбора.** Половая дифференциация *G. odoratum* изучена в трех ценопопуляциях (ЦП) в 2021–2023 гг. в Московской области.

ЦП 1. Московская область (МО), Истринский р-н, окр. с. Павловская Слобода, 55°47'59.6"N 37°04'22.0"E. Сосно-ельник волосистоосоково-кисличный. Общее проективное покрытие (ОПП) – 70%, проективное покрытие вида (ППВ) – 0.5%. Доминанты: *Picea abies* (L.) Н. Karst.,

*Pinus sylvestris* L., *Oxalis acetosella* L., *Carex pilosa* Scop., *Dryopteris filix-mas* (L.) Schott, *Asarum europaeum* L.

ЦП 2. Московская область (МО), г. Пушкино, окр. микрорайона Заветы Ильича, 56°03'08.9"N 37°49'05.0"E. Липо-ельник кисличный. ОПП – 85%, ППВ – 0.5%. Доминанты: *Picea abies*, *Tilia cordata* Mill., *Oxalis acetosella*, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newman, *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Calamagrostis arundinacea* (L.) Roth.

ЦП 3. Московская область (МО), городской округ Подольск, окр. пос. Дубровицы, 55°26'39.9"N 37°29'52.0"E. Ясненникова волосистоосоково-снытевая дубрава. ОПП – 90%, ППВ – 5%. Доминанты: *Quercus robur* L., *Tilia cordata*, *Aegopodium podagraria* L., *Carex pilosa*, *Mercurialis perennis* L., *Galium odoratum*, *Dryopteris filix-mas*.

В исследованных ЦП отмечалась разная степень освещенности на уровне травяного покрова. Из-за периодически происходящих рубок древесного яруса травяной покров в ЦП 1 получал намного больше солнечной энергии, чем в ЦП 2 и 3. В связи с этим до и во время цветения *G. odoratum* производились неоднократные измерения степени освещенности на уровне 30 см от почвы с помощью аспирационного люксметра Ассмана.

**Методика сбора и обработки материала.** Каждый год в ЦП регулярным способом на трансекте закладывались учетные площадки размером 1.0 × 1.0 м. Общая площадь трансекты составляла 3 м<sup>2</sup>, поскольку численность особей была высокой. В каждой ЦП изучено от 100 до 300 особей генеративного периода. В качестве счетных единиц использованы рамы. На трансекте у всех генеративных особей *G. odoratum* во время массового цветения анализировали половой статус раскрывающихся цветков каждые 3–5 дней. Кроме того, измерялась длина генеративного побега и общее число цветков в синфлоресценции у 20 особей.

Изучены морфологические параметры 100 обоеполюх и тычиночных цветков, собранных с 20 разных особей. С одного растения проанализировано по 5 цветков разных половых типов. Морфология цветков описана согласно “Atlas...” (Fedorov, Artyushenko, 1975) и L.P. Ronse de Craene (2010). Размеры частей цветков измерены с помощью стереоскопического микроскопа Биомед МС-1 с окуляр-микрометром при увеличении 20 или 40. Произведены измерения частей цветка, характеризующих венчик, андроцей и гинецей.

Определение фертильности пыльцы проведено методом микроскопирования в ацетокармине. Для приготовления препаратов пыльцы используются все пыльники из каждого цветка. Препарат изучен под микроскопом Биомед-5 при увеличении 16 × 10. Подсчет пыльцевых зерен проведен в 30 полях зрения. В каждом цветке исследовано по 300–500 пыльцевых зерен. Всего изучена пыльца 100 обоеполюх и 100 тычиночных цветков у

20 разных особей. С помощью окуляр-микрометра (увеличение  $16 \times 40$ ) на тех же препаратах проводили измерения пыльцевых зерен. Изучена пыльца по трем признакам: экваториальный диаметр и полярная ось пыльцевых зерен, мкм; фертильность пыльцы, %. Степень рецептивности рылец проверяли по методике Робинсона (Robinson, 1924), когда поверхность зрелых, готовых воспринимать пыльцу рылец окрашивается слабым раствором перманганата калия в коричневый или бурый цвет, а не созревших — не окрашивается.

**Статистическая обработка.** Полученные данные обработаны методами вариационной статистики (Sokal, Rohlf, 2012). Для каждого изучаемого признака определены пределы его варьирования (min–max), среднее значение (M) и его ошибка (m). Сравнение средних арифметических проведено с помощью *t*-критерия Стьюдента. Результаты вычислений представлены в табл. 1.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Половая дифференциация и уровень освещенности.** Проведенные исследования показали, что при довольно низкой степени освещенности (ЦП 2 и ЦП 3) особи *G. odoratum* формировали только обоеполые цветки. В этих ЦП освещенность травяного покрова на уровне 30 см от почвы составляла до 15% от полного солнечного света в ясную погоду. Такие условия соответствуют экологическим требованиям *G. odoratum*, приспособленного произрастать под пологом широколиственных лесов (Ellenberg, 1974; Landolt, 1977). Длина генеративных побегов в этих ЦП варьировала от 20 до 35 см. Отмечалась разная степень выраженности гинецея в обоеполых цветках в зависимости от их пространственного расположения в синфлоресценции (см. ниже). В ЦП 1 несколько скоплений *G. odoratum* получали большее количество света из-за периодических рубок древесного яруса. В результате чего освещенность травяного покрова на уровне 30 см от почвы составляла до 60% от полного солнечного света в ясную погоду. Именно у особей *G. odoratum* в этих локусах наблюдалось образование кроме обоеполых цветков еще и тычиночных, расположенных на побегах самых высоких порядков. Подобные условия освещенности можно охарактеризовать как пессимальные для данного сциофитного вида. Длина генеративных побегов в этой ЦП варьировала от 10 до 15 см, что значительно меньше, чем в ЦП 2 и ЦП 3. Как следствие таких неблагоприятных условий по степени освещенности *G. odoratum* не удерживается в травяном покрове на вырубках и элиминируется на следующий вегетационный сезон. Поэтому приходилось для дальнейших наблюдений использовать другие локусы в этой ЦП.

Проведенные исследования показали, что у *G. odoratum* при высокой степени освещения формируются обоеполые и тычиночные цветки на одной особи. Следовательно, данный вид относится к андромоноэцичным растениям. Рассмотрим морфологию двух половых типов цветков.

**Морфология обоеполых и тычиночных цветков.** Обоеполые цветки *G. odoratum* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроцей и димерные в гинецее. Чашечка сростается с завязью, отгиб ее едва заметный, зубцы не выражены. Венчик сростнолепестный, воронковидный, опадающий, белый, однотонный, в бутоне створчатый, 4-лопастной, с трубкой, которая короче лопастей отгиба. Трубка венчика прямая, короткая, узкая, кувшинчатая, густо покрыта изнутри железистыми волосками. Отгиб свободный, отвернутый. Зев венчика расширенный (шире трубки), опушенный железистыми волосками. Лопастни венчика продолговато-яйцевидные, цельные, отогнутые, сросшиеся при основании на  $1/3$  длины, наверху туповато-заостренные, изнутри опушенные многочисленными железистыми волосками.

Андроцей состоит из 4 тычинок, которые чередуются с лопастями венчика и прикреплены к трубке венчика. Тычинки надпестичные, свободные, равные, короче венчика, все фертильные, сразу после раскрытия цветка прямые, позже — немного отогнутые. Тычиночная нить прямая, цилиндрическая, средняя (ее диаметр почти равен диаметру пыльника), длинная, голая и гладкая. Продолговатый связник является продолжением тычиночной нити. Пыльники 4-гнездные, неподвижные, эллиптические, свободные, прикреплены к тычиночной нити спинной стороной по середине, верхушечные, равные, однообразные, короче тычиночных нитей. Пыльники вскрываются продольными щелями интрорзно.

Пыльцевые зерна одиночные, 3-клеточные, 6–8-бороздные, слегка сплюснутые или слегка вытянутые. В очертании с полюса 6–8-лопастные, с экватора широкоэллиптические или округлые. Длина полярной оси варьирует от 16 до 21 мкм, экваториальный диаметр — от 16 до 20 мкм. Фертильность пыльцы колеблется от 93.5 до 98.1%.

Гинецей синкарпный, состоит из 2 медианных плодолистиков. Завязь нижняя, двугнездная, шаровидная, с выпяченными гнездами, опушена густыми, блестящими, крючковидно загнутыми волосками, сидящими на бугорках. Кроме того, с наружной стороны завязи, на ее верхушке в месте прикрепления трубки венчика, располагаются немногочисленные железистые волоски сферической формы. Столбик 1, центральный, прямостоячий, прямой, тонкий, цилиндрический, опадающий, в верхней  $2/3$  разделен на два стилодия. Рыльце верхушечное, простое, округлое, прямое,

**Таблица 1.** Значения морфологических параметров обоеполых и тычиночных цветков *Galium odoratum*  
**Table 1.** Values of *Galium odoratum* morphological features of perfect and staminate flowers

Признак Morphological feature	Цветок Flower	Min–Max	M ± m	P
Длина трубки венчика, мм	b	1.2–1.3	1.25 ± 0.02	<b>4.743</b>
Corolla tube length, mm	s	0.8–1.1	0.95 ± 0.06	
Диаметр трубки венчика, мм	b	1.4–1.9	1.59 ± 0.08	1.912
Corolla tube diameter, mm	s	1.4–1.5	1.43 ± 0.03	
Диаметр отгиба венчика, мм	b	5.3–7.9	6.52 ± 0.41	<b>3.639</b>
Corolla limb diameter, mm	s	4.6–5.3	4.96 ± 0.13	
Длина лопасти венчика, мм	b	2.0–3.1	2.61 ± 0.18	<b>3.324</b>
Corolla blade length, mm	s	1.8–2.1	2.00 ± 0.05	
Ширина лопасти венчика, мм	b	1.2–1.7	1.39 ± 0.11	1.473
Corolla blade width, mm	s	1.2–1.3	1.23 ± 0.03	
Длина тычиночных нитей, мм	b	1.2–1.5	1.33 ± 0.07	1.941
Length of filaments, mm	s	1.2–1.3	1.19 ± 0.02	
Длина свободных частей тычиночных нитей, мм	b	0.35–0.40	0.37 ± 0.01	<b>6.455</b>
Length of free parts of filaments, mm	s	0.25–0.30	0.27 ± 0.01	
Длина пыльника, мм	b	0.65–0.75	0.69 ± 0.02	1.388
Anther length, mm	s	0.55–0.70	0.65 ± 0.02	
Ширина пыльника, мм	b	0.33–0.40	0.37 ± 0.01	1.000
Anther width, mm	s	0.28–0.38	0.35 ± 0.02	
Полярная ось пыльцевых зерен, мкм	b	16.2–21.3	19.6 ± 1.03	0.207
Polar axis of pollen grains, mkm	s	15.9–21.1	19.3 ± 1.02	
Экваториальный диаметр пыльцевых зерен, мкм	b	16.4–20.8	18.9 ± 0.94	0.558
Equatorial diameter of pollen grains, mkm	s	16.1–20.2	18.2 ± 0.83	
Фертильность пыльцы, %	b	93.5–98.1	96.5 ± 2.7	0.303
Pollen fertility, %	s	92.1–97.4	95.3 ± 2.9	
Длина завязи, мм	b	0.5–0.9	0.76 ± 0.07	<b>5.073</b>
Length of ovary, mm	s	0.4–0.5	0.41 ± 0.02	
Ширина завязи, мм	b	0.6–1.1	0.94 ± 0.08	<b>4.339</b>
Width of ovary, mm	s	0.5–0.7	0.55 ± 0.04	
Длина стилодия, мм	b	0.45–0.88	0.72 ± 0.07	<b>8.805</b>
Style length, mm	s	0.05–0.15	0.11 ± 0.02	
Диаметр рыльца, мм	b	0.13–0.28	0.22 ± 0.02	<b>6.183</b>
Stigma diameter, mm	s	0.05–0.08	0.07 ± 0.01	
Длина лопасти нектарника, мм	b	0.23–0.43	0.32 ± 0.03	0.889
Nectary lobe length, mm	s	0.20–0.35	0.28 ± 0.03	
Высота лопасти нектарника, мм	b	0.15–0.30	0.20 ± 0.03	1.061
Nectary lobe height, mm	s	0.13–0.20	0.17 ± 0.01	

**Примечание.** Минимальное (Min) и максимальное (Max) значение признака, M – среднее арифметическое значение признака, m – его ошибка, P – достоверность различий, **полужирным** шрифтом выделены достоверные отличия, b – обоеполые и s – тычиночные цветки.

**Note.** Min-max – minimum and maximum values of feature; M – mean value; m – mean error, P – significance of differences, distinct differences are shown in **bold**, b – perfect and s – staminate flowers.

покрыто при созревании сосочками. Рыльца в начале цветения цветка спрятаны глубоко в трубке венчика, позже столбик и стилодии удлиняются, и рыльца располагаются почти на уровне пыльников. Созревшие рыльца обоеполых цветков всегда окрашивались слабым раствором перманганата калия в бурый цвет.

Нектарники внутрицветковые, располагаются над завязью в виде массивного диска, разделенного на 2 лопасти, расположенных медианно.

Кроме описанной выше мерности обоеполых цветков *G. odoratum* встречаются и аномальные формы, которые условно можно разделить на три типа. 1) Цветки с тремя лопастями венчика и тремя тычинками. 2) Цветки с пятью лопастями венчика и пятью тычинками. 3) Цветки с шестью лопастями венчика и пятью тычинками. Во всех этих отклоняющихся по числу частей цветка форм мерность гинецея всегда оставалась без изменений.

Тычиночные цветки по строению и мерности околоцветника и андроеца не отличаются от обоеполых цветков. Гинецей в тычиночных цветках крайне редуцирован, но сохраняются его рудименты в виде стерильных рылец и очень коротких стилодиев. Проверка по методу Робинсона (Robinson, 1924) выявила, что поверхность редуцированных рылец тычиночных цветков никогда не изменяла своей окраски под действием слабого раствора перманганата калия. Визуально обоеполые и тычиночные цветки различаются тем, что в первых хорошо заметны две лопасти рыльца на уровне зева венчика, у вторых — они глубоко спрятаны и едва заметны на верхушке завязи.

**Размерные различия обоеполых и тычиночных цветков.** Обоеполые и тычиночные цветки различаются не только по степени развитости гинецея, но и размерами своих частей (табл. 1). Выделяются две группы параметров. К первой группе отнесены признаки (8 из 18 изученных), значения которых достоверно больше у обоеполых цветков: длина трубки венчика, диаметр отгиба венчика, длина лопасти венчика и др. Вторую группу составляют признаки (10 из 18), по которым обоеполые и тычиночные цветки статистически не различаются: диаметр трубки венчика, ширина лопасти венчика, длина тычиночных нитей и др.

**Расположение обоеполых и тычиночных цветков в синфлоресценциях.** Для семейства Rubiaceae характерно образование монотелических синфлоресценций (Weberling, Troll, 1998). У видов рода *Galium* развиваются монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы, у которых верхние паракладии представлены цимами (дихазии), нижние — тирсами паракладиев, а переход между этими двумя зонами постепенный (терминология в понимании Troll, 1969). Структурные единицы тирсов — дихазии очень часто с элементами редукции. У *G. odoratum*

зона обогащения синфлоресценции может включать до трех узлов. Степень разветвления синфлоресценции в условиях Московской области не превышала четырех порядков. Тычиночные цветки у андромоноэцичных особей располагаются только на побегах IV порядка.

Общее число цветков в синфлоресценциях *G. odoratum* в ЦП 1 варьировало от 9 до 15 шт., в ЦП 2 и ЦП 3 — от 23 до 35 шт. В ЦП 1 в локусах с повышенной степенью освещенности (до 60% от общей освещенности) у особей доля тычиночных цветков колебалась от 12 до 30%. У особей в ЦП 2 и ЦП 3 наблюдалось постепенное уменьшение венчика и его частей и разная степень выраженности гинецея у обоеполых цветков, расположенных на побегах разных порядков в синфлоресценции. У цветков на побегах I и II порядков отмечены наиболее крупные размеры структурных элементов венчика и наибольшее развитие всех частей гинецея, что выражалось в максимальных показателях завязей, столбиков, стилодиев и рылец. С увеличением порядка ветвления побегов до IV размерные показатели венчика женских генеративных частей обоеполых цветков несколько снижались. Сравнение показателей частей цветков, расположенных на побегах разных порядков, показало отсутствие достоверных различий между ними. Однако, при этом у всех обоеполых цветков на побегах разных порядков ветвления поверхность рылец всегда окрашивалась в бурый цвет под действием слабого раствора перманганата калия.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенные исследования показали, что в условиях повышенной освещенности (неблагоприятные условия) у *G. odoratum* на особях, кроме обоеполых цветков, образуются тычиночные, развивающиеся на побегах самых высоких порядков ветвления. Следовательно, как и ряд других представителей рода *Galium*, этот вид относится к андромоноэцичным растениям.

В трибе Rubieae представлены три половые формы: диэция, андромоноэция и гермафродитизм (Schumann, 1891; Chen et al., 2021). Первоначально была выдвинута гипотеза о том, что диэция в этой трибе могла возникнуть из гермафродитизма через стадию андромоноэции (Puff, 1986; Robbrecht, 1988). Однако позднее молекулярно-филогенетические исследования показали (Soza, Olmstead, 2010), что андромоноэция в этой трибе — конечная стадия развития половой дифференциации, а не промежуточный этап перехода к двудомности. К сожалению, сведения о характере проявления андромоноэции у видов как этой трибы, так и в целом всего семейства Rubiaceae крайне немногочисленны. В единичных исследованиях авторы отмечают, что тычиночные цветки мельче, чем обоеполые (Schumann, 1891; Puff,

1986; Puff et al., 2005; Wong et al., 2019). У андромоноэичных *Cruciata laevipes* Opiz. и видов рода *Valantia* L. тычиночные цветки формируются в тирсах только на побегах самых высоких порядков ветвления (Schulz, 1888; Schumann, 1891; Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2016). Большинство исследователей указывают, что рудименты органов противоположного пола характерны для однополых цветков у представителей сем. Rubiaceae с разными формами половой дифференциации (Schulz, 1888; Knuth, 1898; Robbrecht, 1988; Wong et al., 2019; Chen et al., 2021).

Из-за крайней отрывочности сведений о характере проявления андромоноэии у представителей семейства Rubiaceae можно обратиться к другим таксонам цветковых растений, обладающих этой половой формой. Как показывает анализ литературы, ряд авторов предполагает, что существуют как минимум две группы андромоноэичных растений, различающихся по времени остановки развития женских генеративных структур в тычиночных цветках и степени влияния факторов окружающей среды на соотношение обоеполых и тычиночных цветков у особей. У первой группы андромоноэичных растений очень рано в морфогенезе тычиночных цветков происходит ингибирование развития гинецея, а доля тычиночных цветков, как выяснили исследователи, не зависит от внешних условий (Tucker, 1991; Zimmerman et al., 2013). Ко второй группе отнесены виды, у которых супрессия развития гинецея происходит на поздних стадиях морфогенеза тычиночных цветков как ответная реакция на разные факторы окружающей среды (Beavon, Chapman, 2011; Ajani et al., 2016; Naghiloo, Classen-Bockhoff, 2016).

Характер изменений размеров венчика и гинецея у обоеполых цветков в синфлоресценциях и образование тычиночных цветков при неблагоприятных условиях (повышенная освещенность) позволяет отнести *G. odoratum* ко второй группе андромоноэичных растений. В оптимальных для этого вида условиях освещения наблюдается градиент в значениях показателей венчика и гинецея у обоеполых цветков с увеличением порядка побега, что, скорее всего, обусловлено поступлением меньшего количества пластических веществ в развивающиеся цветки на побегах самых высоких порядков (Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010). У андромоноэичных особей *G. odoratum* обоеполые цветки развиваются на побегах I–III порядков, тычиночные цветки — только на побегах IV порядка. Состояние гинецея тычиночных цветков позволяет предположить, что ингибирование его развития происходит относительно поздно в морфогенезе. Таким образом, возможно, что появление тычиночных цветков у *G. odoratum* представляет собой ответную реакцию вида на неблагоприятные условия, связанные с повышенной освещенностью отдельных его скоплений в ЦП 1.

Пониженная жизненность особей в локусах ЦП 1 при высокой степени освещенности, выражающаяся в значительном уменьшении длины генеративных побегов и числа цветков в синфлоресценциях, видимо приводит к еще большему снижению количества поступающих пластических веществ на развитие цветков, расположенных на побегах самых высоких порядков ветвления. Затраты растений на формирование обоеполых и однополых цветков различаются, при этом обоеполые цветки — самые “экономически” выгодные (Jong et al., 2008). Тем не менее, при ограниченности ресурсов растения иногда вынуждены образовывать однополые цветки. Чаще развиваются тычиночные цветки, чем пестичные, поскольку последние в конце концов могут формировать плоды и семена, на которые затрачивается большое количество пластических веществ.

Сходная ситуация отмечается исследователями у представителей семейства Apiceae. Во-первых, у ряда андромоноэичных видов из разных родов в двойных и простых зонтиках наблюдается следующий переход: типично обоеполые краевые цветки — срединные обоеполые цветки с несколько уменьшенными размерами венчика и функционирующего гинецея — мелкие центральные тычиночные цветки с рудиментами нефункционирующего гинецея. Во-вторых, у особей пониженной жизненности в неблагоприятных условиях (вызванных влиянием разных экологических факторов) тычиночные цветки появляются на побегах более низких порядков, чем у особей средней и высокой жизненности в благоприятных условиях окружающей среды. В-третьих, обоеполые цветки заметно крупнее тычиночных цветков, особенно это отчетливо проявляется, когда тычиночные цветки располагаются на побегах более высоких порядков ветвления, чем обоеполые (Demyanova, 1995; Reuther, Claßen-Bockhoff, 2010; Godin et al., 2019, 2021, 2022).

## ВЫВОДЫ

1. В оптимальных для *Galium odoratum* условиях освещения (до 15% от полного солнечного света) особи образуют только обоеполые цветки. В песимальных условиях (до 60% от полного солнечного света в ясную погоду) на особях формируются обоеполые и тычиночные цветки.

2. Обоеполые цветки *G. odoratum* полные, актиноморфные, тетрациклические, гетеромерные: тетрамерные в околоцветнике и андроцея и димерные в гинецея. Тычиночные цветки по строению и мерности околоцветника и андроцея не отличаются от обоеполых цветков. Гинецей в тычиночных цветках крайне редуцирован, но сохраняются его рудименты в виде стерильных рылец и очень коротких стилодиев.

3. По таким параметрам как длина трубки венчика, диаметр его отгиба, длина его лопасти, длина свободных частей тычиночных нитей, длина и ширина завязи, длина стилодия и диаметр рыльца обоеполые цветки крупнее, чем тычиночные.

4. У *G. odoratum* развиваются монотелические гетерокладийные конъюнктивные тирсы метелковидной формы. Тычиночные цветки у андромоноэтических особей располагаются только на побегах IV порядка, и их доля варьирует от 12 до 30%.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена в рамках государственного задания Центрального сибирского ботанического сада СО РАН № АААА-А21-121011290026-9.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ajani Y., Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. 2016. Pattern of floral development in Apiaceae–Apioidae. — *Flora*. 221: 38–45.  
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004>
- Anderson W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. — *Taxon*. 22 (5/6): 537–542.  
<https://doi.org/10.2307/1218628>
- Baker H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. — *J. West African Sci. Assn.* 4: 9–24.
- Bawa K.S., Beach J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. — *Am. J. Bot.* 70 (9): 1281–1288.  
<https://doi.org/10.2307/2443418>
- Beavon M.A., Chapman H.M. 2011. Andromonoecy and high fruit abortion in *Anthoantha noldeae* in a West African montane forest. — *Plant Syst. Evol.* 296 (3): 217–224.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0488-1>
- Bir Bahadur. 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. — *Osmania University J. Sci.* 4: 207–238.
- Chen T., Zhu H., Chen J., Taylor C.M., Ehrendorfer F., Lantz H., Funston A.M., Puff C. 2021. — In: *Flora of China*. 19: 57–368. Beijing, St. Louis.
- Dempster L.T. 1973. The polygamous species of the genus *Galium* (Rubiaceae), section *Lophogalium*, of Mexico and southwestern United States. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* 64: 1–36.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 1985. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 70 (10): 1289–1301.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 1995. К изучению антроэкологии и полового полиморфизма *Seseli ledebourii* G. Don fil. (Umbelliferae). — *Вестн. Перм. ун-та. Биология*. 1: 45–54.
- [Демуанова] Демьянова Е.И. 2011. Спектр половых типов и форм в локальных флорах Урала (Предуралья и Зауралья). — *Бот. журн.* 96 (10): 1297–1315.
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. 2018. Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and world-wide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). — *PLoS ONE*. 13 (12): e0207615.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207615>
- Ellenberg H. 1974. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Göttingen. 97 s.
- [Fedorov, Artyushenko] Фёдоров Ал.А., Артюшенко З.Т. 1975. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л. 351 с.
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. — *N. Z. J. Bot.* 17 (4): 607–635.  
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
- [Godin] Годин В.Н. 2019. Распространение гинодиэзии в системе APG IV. — *Бот. журн.* 104 (5): 669–683.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- [Godin] Годин В.Н. 2020. Распространение гинодиэзии у цветковых растений. — *Бот. журн.* 105 (3): 236–252.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- [Godin et al.] Годин В.Н., Архипова Т.В., Яламова Ж.И. 2021. Проявление полового полиморфизма в соцветиях *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) в Московской области. — *Бот. журн.* 106 (6): 540–555.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813621060053>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — *Tomsk State Univ. J. Biol.* 58: 96–112.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- [Godin] Годин В.Н., Дозорова С.В., Архипова Т.В. 2019. Андромоноэция у *Aegopodium podagraria* L. (Apiaceae) в Московской области. — *Вест. Томск. гос. ун-та. Биология*. 45: 47–68.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Goldberg E.E., Otto S.P., Vamosi J.C., Mayrose I., Sabath N., Ming R., Ashman T.-L. 2017. Macroevolutionary synthesis of flowering plant sexual systems. — *Evolution*. 71 (4): 898–912.  
<https://doi.org/10.1111/evo.13181>
- Halford D.A., Ford A.J. 2009. Two new species of *Morinda* L. (Rubiaceae) from north-east Queensland. — *Austrobaileya*. 8 (1): 81–90.  
<https://doi.org/10.2307/41739110>
- Jong de T.J., Shmida A., Thuijssman F. 2008. Sex allocation in plants and the evolution of monoecy. — *Evol. Ecol. Res.* 10 (8): 1087–1109.
- [Клеоргов] Клеопов Ю.Д. 1990. Анализ флоры широколиственных лесов европейской части СССР. Киев. 352 с.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 s.
- [Курнаев] Курнаев С.Ф. 1980. Теневые широколиственные леса Русской равнины и Урала. М. 316 с.
- Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. — *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zürich*. 64. 1–208.
- Naiki A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. — *Plant Species Biol.* 27 (1): 3–29.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
- Naghiloo S., Classen-Bockhoff R. 2016. Developmental analysis of merosity and sexual morphs in Rubiaceae: a

- case study in *Rubia* and *Cruciata*. — *Flora*. 222: 52–59. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.03.010>
- [Pobedimova] Победимова Е.Г. 1958. Род 1392. Подмаренник — *Galium* L. — В кн.: Флора СССР. Т. 23. М., Л. С. 287–381.
- Puff C. 1978. The genus *Galium* L. (Rubiaceae) in Southern Africa. — *J. S. Afr. Bot.* 44 (3): 203–279.
- Puff C. 1986. A biosystematic study of the African and Madagascan Rubiaceae-Anthospermeae. — *Plant Syst. Evol. Suppl.* 3: 1–535. <https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8851-4>
- Puff C., Chayamarit K., Chamchumroon V. 2005. Rubiaceae of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok. 245 p.
- Puff C., Robbrecht E., Buchner R., De Block P. 1996. A survey of secondary pollen presentation in the Rubiaceae. — *Opera Bot. Belg.* 7: 369–402.
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — *Plant Divers. Evol.* 128 (1–2): 181–220. <https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Robbrecht E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. — *Opera Bot. Belg.* 1: 1–272.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode. — *Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I.* 133 (7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Schönbeck-Temesy E., Ehrendorfer F. 1987. The vicarious differentiation of the alpine *Galium serpylloides* group (Rubiaceae), endemic to the W. Himalaya. — *Plant Syst. Evol.* 155 (1/4): 77–87. <https://doi.org/10.1007/BF00936291>
- Schulz A. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. — *Bibl. Bot.* 10: 1–105.
- Schumann K. 1891. Rubiaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 4 (4). Leipzig. P. 1–156.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. New York. 937 p.
- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010. Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). — *Am. J. Bot.* 97 (10): 1630–1646. <https://doi.org/10.3732/ajb.1000130>
- Stevens P.F. 2021. APweb — [www.mobot.org/MOBOT/research/APweb](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb)
- Thompson I.R. 2009. A revision of *Asperula* and *Galium* (Rubiaceae: Rubiaceae) in Australia. — *Muelleria*. 27 (1): 36–112. <https://doi.org/10.5962/p.291946>
- Troll W. 1969. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 s.
- Tucker S.C. 1991. Helical floral organogenesis in *Gleditsia*, a primitive caesalpinoid legume. — *Am. J. Bot.* 78 (8): 1130–1149. <https://doi.org/10.2307/2444901>
- Weberling F., Troll W. 1998. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. B. II. T. 2. Jena. 483 s.
- Wong K.M., Turner I.M., Wang R., Harwood B., Seah W.W., Ng X.Y., Lim R.C.J., Lua H.K., Mahyuni R. 2019. Rubiaceae. — In: *Flora of Singapore*. Vol. 13. Singapore. P. 1–358. <https://doi.org/10.26492/fo13.2019-01>
- Zimmerman E., Prenner G., Bruneau A. 2013. Floral morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious legume. — *Int. J. Plant Sci.* 174 (2): 154–160. <https://doi.org/10.1086/668789>

## ANDROMONOECY IN *GALIAM ODORATUM* (RUBIACEAE)

V. N. Godin

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

e-mail: [vn.godin@mpgu.su](mailto:vn.godin@mpgu.su)

The manifestation of sexual polymorphism in the sweet woodruff *Galium odoratum* was studied in the Moscow region during 2021–2023. The plant is a common perennial herbaceous, long-rhizome, polycarpic sciophyte. We find that at low illumination (less than 15% of total sunlight) only perfect flowers are formed. With increasing illumination (to up to 60% of full sunlight in clear weather), both perfect and staminate flowers are formed on individual plants. The perfect flowers of *G. odoratum* are complete, actinomorphic, tetra-cyclic, and heteromeric. In contrast, in staminate flowers the gynoecium is reduced, but its rudiments are preserved in the form of sterile stigmas and very short styloids. Perfect flowers are significantly larger than staminate ones. The inflorescence in *G. odoratum* is a panicle-shaped monotelic, heterocladiol, conjunctive thyrus. Staminate flowers in andromonoecious individuals are located only on shoots of order IV, and their proportion varies from 12% to 30%. We finally discuss the possible reasons for the manifestation of andromonoecy in flowering plants under the influence of various environmental factors.

*Keywords:* *Galium odoratum*, andromonoecy, degree of illumination

## ACKNOWLEDGEMENTS

The work is carried out in the framework of the State assignment of the Central Siberian Botanical Garden SB RAS № AAAA-A21-121011290026-9.

## REFERENCES

- Ajani Y., Bull-Hereñu K., Claßen-Bockhoff R. 2016. Pattern of floral development in Apiaceae-Apioideae. — *Flora*. 221: 38–45.  
<https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.02.004>
- Anderson W.R. 1973. A morphological hypothesis for the origin of heterostyly in the Rubiaceae. — *Taxon*. 22 (5/6): 537–542.  
<https://doi.org/10.2307/1218628>
- Baker H.G. 1958. Studies in the reproductive biology of West African Rubiaceae. — *J. West African Sci. Assn.* 4: 9–24.
- Bawa K.S., Beach J.H. 1983. Self-incompatibility systems in the Rubiaceae of a tropical lowland wet forest. — *Am. J. Bot.* 70 (9): 1281–1288.  
<https://doi.org/10.2307/2443418>
- Beavon M.A., Chapman H.M. 2011. Andromonoecy and high fruit abortion in *Anthonotha noldeae* in a West African montane forest. — *Plant Syst. Evol.* 296 (3): 217–224.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-011-0488-1>
- Bir Bahadur. 1968. Heterostyly in Rubiaceae: a review. — *Osmania University J. Sci.* 4: 207–238.
- Chen T., Zhu H., Chen J., Taylor C.M., Ehrendorfer F., Lantz H., Funston A.M., Puff C. 2021. — In: *Flora of China*. 19: 57–368. Beijing, St. Louis.
- Dempster L.T. 1973. The polygamous species of the genus *Galium* (Rubiaceae), section *Lophogalium*, of Mexico and southwestern United States. — *Univ. Calif. Publ. Bot.* 64: 1–36.
- Demyanova E.I. 1985. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 70 (10): 1289–1301 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 1995. The study of anthecology and sexual polymorphism *Seseli ledebourii* G. Don fil. (Umbelliferae). — *Bull. Perm Univ. Biol.* 1: 45–54 (In Russ.).
- Demyanova E.I. 2011. The spectrum of sexual types and forms in the local floras of the Urals (Cis- and Trans-Urals). — *Bot. Zhurn.* 96 (10): 1297–1315 (In Russ.).
- Ehrendorfer F., Barfuss M.H.J., Manen J.-F., Schneeweiss G.M. 2018. Phylogeny, character evolution and spatiotemporal diversification of the species-rich and world-wide distributed tribe Rubieae (Rubiaceae). — *PLoS ONE*. 13 (12): e0207615.  
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207615>
- Ellenberg H. 1974. *Zeigerwerte der Gefasspflanzen Mitteleuropas*. Göttingen. 97 s.
- Fedorov Al.A., Artyushenko Z.T. 1975. *Organographia illustrata plantarum vascularum*. Flos. Leningrad. 351 p. (In Russ.).
- Ganders F.R. 1979. The biology of heterostyly. — *N. Z. J. Bot.* 17 (4): 607–635.  
<https://doi.org/10.1080/0028825X.1979.10432574>
- Godin V.N. 2019. Distribution of gynodioecy in APG IV system. — *Bot. Zhurn.* 104 (5): 669–683 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050053>
- Godin V.N. 2020. Distribution of gynodioecy in flowering plants. — *Bot. Zhurn.* 105 (3): 236–252 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030023>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Ialamova J.I. 2021. Expression of sexual polymorphism in *Heracleum sibiricum* (Apiaceae) inflorescences in Moscow Region. — *Bot. Zhurn.* 106 (6): 540–555 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813621060053>
- Godin V.N., Arkhipova T.V., Vetlova M.A., Kuranova N.G. 2022. Andromonoecy and floral protandry of *Oenanthe aquatica* (Apiaceae). — *Tomsk State University Journal of Biology*. 58: 96–112.  
<https://doi.org/10.17223/19988591/58/5>
- Godin V.N., Dozorova S.V., Arkhipova T.V. 2019. Andromonoecy of *Aegopodium podagraria* (Apiaceae) in Moscow region. — *Tomsk State University Journal of Biology*. 45: 47–68 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.17223/19988591/45/3>
- Goldberg E.E., Otto S.P., Vamosi J.C., Mayrose I., Sabath N., Ming R., Ashman T.-L. 2017. Macroevolutionary synthesis of flowering plant sexual systems. — *Evolution*. 71 (4): 898–912.  
<https://doi.org/10.1111/evo.13181>
- Halford D.A., Ford A.J. 2009. Two new species of *Morinda* L. (Rubiaceae) from north-east Queensland. — *Austrobaileya*. 8 (1): 81–90.  
<https://doi.org/10.2307/41739110>
- Jong de T.J., Shmida A., Thuijsman F. 2008. Sex allocation in plants and the evolution of monoecy. — *Evol. Ecol. Res.* 10 (8): 1087–1109.
- Kleopov Yu.D. 1990. *Analiz flory shirokolistvennykh lesov Yevropeyskoy chasti SSSR* [Analysis of the flora of broad-leaved forests of the European part of the USSR]. Kiev. 352 p. (In Russ.).
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie*. Bd. II. T. I. Leipzig. 697 s.
- Kurnayev S.F. 1980. *Tenevyye shirokolistvennyye lesa Russkoy ravniny i Urala* [Shadow broad-leaved forests of the Russian Plain and the Urals]. Moscow. 315 p. (In Russ.).
- Landolt E. 1977. *Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora*. — *Veröff. Geobot. Inst. ETH. Zürich*. 64. 1–208.
- Naiki A. 2012. Heterostyly and the possibility of its breakdown by polyploidization. — *Plant Species Biol.* 27 (1): 3–29.  
<https://doi.org/10.1111/j.1442-1984.2011.00363.x>
- Naghiloo S., Classen-Bockhoff R. 2016. Developmental analysis of merosity and sexual morphs in Rubiaceae: a case study in *Rubia* and *Cruciata*. — *Flora*. 222: 52–59.  
<http://dx.doi.org/10.1016/j.flora.2016.03.010>
- Pobedimova E.G. 1958. Genus 1392. *Galium* L. — In: *The flora of the USSR*. Vol. 23. Moscow, Leningrad. P. 287–381 (In Russ.).
- Puff C. 1978. The genus *Galium* L. (Rubiaceae) in Southern Africa. — *J. S. Afr. Bot.* 44 (3): 203–279.
- Puff C. 1986. A biosystematic study of the African and Madagascan Rubiaceae-Anthospermeae. — *Plant Syst. Evol. Suppl.* 3: 1–535.  
<https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8851-4>

- Puff C., Chayamarit K., Chamchumroon V. 2005. Rubiaceae of Thailand. A pictorial guide to indigenous and cultivated genera. Bangkok. 245 p.
- Puff C., Robbrecht E., Buchner R., De Block P. 1996. A survey of secondary pollen presentation in the Rubiaceae. — *Opera Bot. Belg.* 7: 369–402.
- Reuther K., Claßen-Bockhoff R. 2010. Diversity behind uniformity — inflorescence architecture and flowering sequence in Apiaceae-Apioideae. — *Plant Divers. Evol.* 2010. 128 (1–2): 181–220.  
<https://doi.org/10.1127/1869-6155/2010/0128-0009>
- Robbrecht E. 1988. Tropical woody Rubiaceae. Characteristic features and progressions. Contributions to a new subfamilial classification. — *Opera Bot. Belg.* 1: 1–272.
- Robinson I. 1924. Die Färbungsreaktion der Narbe, Stigmatochromie, als morpho-biologische Blütenuntersuchungsmethode // Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-naturwissenschaftliche Classe. Abt. I. 133 (7–8): 181–211.
- Ronse de Craene L.P. 2010. Floral Diagrams. An aid to understanding flower morphology and evolution. Cambridge University Press. 441 p.
- Schönbeck-Temesy E., Ehrendorfer F. 1987. The vicarious differentiation of the alpine *Galium serpylloides* group (Rubiaceae), endemic to the W. Himalaya. — *Plant Syst. Evol.* 155 (1/4). 77–87.  
<https://doi.org/10.1007/BF00936291>
- Schulz A. 1888. Beiträge zur Kenntniss der Bestäubungseinrichtungen und der Geschlechtsvertheilung bei den Pflanzen. — *Bibl. Bot.* 10: 1–105.
- Schumann K. 1891. Rubiaceae. — In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 4 (4). Leipzig. P. 1–156.
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. 4th edition. New York. 937 p.
- Soza V.L., Olmstead R.G. 2010. Evolution of breeding systems and fruits in New World *Galium* and relatives (Rubiaceae). — *Am. J. Bot.* 97 (10): 1630–1646.  
<https://doi.org/10.3732/ajb.1000130>
- Stevens P.F. 2021. APweb — [www.mobot.org/MOBOT/research/APweb](http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb)
- Thompson I.R. 2009. A revision of *Asperula* and *Galium* (Rubiaceae: Rubiaceae) in Australia. — *Muelleria.* 27 (1): 36–112.  
<https://doi.org/10.5962/p.291946>
- Troll W. 1969 Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Bd. II. Jena. 630 s.
- Tucker S.C. 1991. Helical floral organogenesis in *Gleditsia*, a primitive caesalpinoid legume. — *Am. J. Bot.* 78 (8): 1130–1149.  
<https://doi.org/10.2307/2444901>
- Weberling F., Troll W. 1998. Die Infloreszenzen: Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. B. II. T. 2. Jena. 483 s.
- Wong K.M., Turner I.M., Wang R., Harwood B., Seah W.W., Ng X.Y., Lim R.C.J., Lua H.K., Mahyuni R. 2019. Rubiaceae. — In: Flora of Singapore. Vol. 13. Singapore. P. 1–358.  
<https://doi.org/10.26492/fos13.2019-01>
- Zimmerman E., Prenner G., Bruneau A. 2013. Floral morphology of *Apuleia leiocarpa* (Dialiinae: Leguminosae), an unusual andromonoecious legume. — *Int. J. Plant Sci.* 174 (2): 154–160.  
<https://doi.org/10.1086/668789>