

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ И СКУЛЬПТУРА ПОВЕРХНОСТИ МЕРИКАРПИЕВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *GALIUM* (*RUBIACEAE*)

Е.А. Балде

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: baldk21@ngs.ru

Впервые с помощью сканирующего электронного микроскопа изучены морфология плодов и скульптура поверхности мерикарпиев у семи видов из секций *Leptogalium*, *Trachygalium* и *Depauperata* рода *Galium* (*Rubiaceae*). Выделено три основных типа поверхности: сосочковатая, сетчатая и крючковато-сетчатая. Показано, что изученные признаки плодов могут быть использованы для выявления родственных связей в роде *Galium*.

Ключевые слова: *Rubiaceae*, *Galium*, секции *Leptogalium*, *Trachygalium*, *Depauperata*, фрагмокарпий, мерикарпий, скульптура поверхности.

MORPHOLOGY OF FRUITS AND SCULPTURE OF MERICARP SURFACE OF THE GENUS *GALIUM* (*RUBIACEAE*)

E.A. Balde

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: baldk21@ngs.ru

The results of detailed SEM study of mericarp morphology and surface of 7 species of the sections *Leptogalium*, *Trachygalium* and *Depauperata* of the genus *Galium* (*Rubiaceae*) are presented. Three types of the mericarp surface: nipple-shaped, netted, hooked-netted have been singled out. It was concluded that characters of fruit morphology are able to use for elucidation of the relationships in the genus *Galium*.

Key words: *Rubiaceae*, *Galium*, section *Leptogalium*, *Trachygalium*, *Depauperata*, fruits, mericarp, sculpture of surface.

ВВЕДЕНИЕ

Во “Флоре СССР” род *Galium* L. разделен на 11 секций (Победимова, 1958). При этом был использован комплекс признаков: количество листьев в мутовке, их форма, наличие жилок, особенности строения соцветия, морфология цветка, а также форма плода. В секцию *Leptogalium* Lange Е.Г. Победимова (1958) включила 10 видов, которые являются многолетними дерновинными травами, с 6–8 листьями в мутовке, с одной срединной жилкой на листе, обоопольными цветками, собранными в полузонтики или зонтиковидные метелки, с прямыми, голыми или с зернистой поверхностью плодами. Все виды секции *Leptogalium* она разделила на 2 ряда: *Hercynica* Pobed. и *Uliginosa* Pobed. Виды первого ряда встречаются главным образом в Средней Европе, тогда как представители второго приурочены к горным массивам Средней Азии, Южной Сибири и Дальнего Востока. Все виды обитают в альпийском и субальпийском поясах, на каменистых осыпях, а также в увлажненных местообитаниях. В секцию *Depauperata* Pobed. Е.Г. Победимова (1958) поместила многолетние и однолетние растения, с 4–6 листьями в мутовке, обоопольными цветками, собранными в пазушные 2–3-цветковые полузонтики, с плодами, опушенными крючковид-

ными волосками. Виды секции *Depauperata* встречаются главным образом в горах Средней Азии, и только *G. triflorum* широко распространен в умеренной Европе, Сибири, на Дальнем Востоке, в Японии, Китае и в Северной Америке.

Ф. Ehrendorfer (1976), а позднее А.Г. Еленевский с соавторами (2003) предложили новую систему рода *Galium*, в которой *G. uliginosum* и *G. dahuricum* из секции *Leptogalium* были перенесены в секцию *Trachygalium* Schum., лектотипом которой был выбран *G. uliginosum*. В секции *Leptogalium* остались только виды ряда *Hercynica*.

Неясность таксономического положения азиатских видов из секций *Leptogalium*, *Trachygalium* и *Depauperata* вызвала необходимость всестороннего изучения морфологических признаков, в том числе и признаков плода.

Впервые на важность признаков плода для систематики рода *Galium* обратил внимание К. Линней (Linnaeus, 1753). По этим признакам все виды он разделил на две группы: виды, у которых плоды имеют щетинки, и виды с голыми плодами. В дальнейшем многие ботаники, в частности В.С.Ж. Dumortier (1827), А.Р. de Candolle (1830), И.И. Шмальгаузен (1886) и

Е.Г. Победимова (1958, 1970) использовали морфологические признаки плодов для построения своих систем.

Плод видов рода *Galium* имеет сложное строение и разными авторами трактовался по-разному. Во “Флоре СССР” Е.Г. Победимова (1958) называет его двойчатым сухим орешком. В современной литературе (Бобров и др., 2009) плод рода *Galium* называют фрагмокарпием, он является нижним, дробным и распадающимся на две части, именуемые мерикарпиями. Обычно виды этого рода имеют два мерикарпия, редко встречаются одиночные фрагмокарпии с недоразвитым вторым мерикарпием. Фрагмокарпии обычно шаровидные, на верхушке выемчатые. Однако найдены также плоды вздутые, продолговатые и дуговидно изогнутые в зрелом состоянии (Еленевский и др., 2003).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые плоды из коллекций Гербария Центрального сибирского ботанического сада СО РАН (NS, NSK, г. Новосибирск) и Гербария им. П.Н. Крылова Томского государственного университета (ТК, г. Томск).

Первоначально плоды исследовались под световой бинокулярной лупой МБС-2, затем с помощью СЭМ марки HITACHI TM-1000. Изучены плоды 7 видов из секций *Leptogalium*, *Trachygalium* и *Depauperata* рода *Galium*, в том числе 3 вида (*G. hercynicum*, *G. anisophyllum*, *G. pumilum* (= *G. sylvestre* nom. prius)) с европейским типом ареала; 1 вид (*G. vassilczenkoi*) – среднеазиатский; 3 вида (*G. uliginosum*, *G. dahuricum*, *G. triflorum*), произрастающих в Азиатской России.

Общий вид фрагмокарпиев просматривался при увеличении $\times 50$, поверхность мерикарпиев (часть

В настоящее время многие исследователи доказали значимость признаков плода для систематики таксонов (Буданцев, 1993; Овчинникова, 2006, 2007; Никифорова, 2008; Shehata, Loutfy, 2006; и др.). Египетские ботаники (Abdel Khalik et al., 2008) изучили 11 видов и 2 подвида рода *Galium*, распространенных в Египте, описали морфологические признаки плодов, типы поверхности мерикарпиев и особенности ультраструктуры перикарпия, а также морфологическую структуру антиклинальных и периклинальных стенок перикарпия. Сведения о морфологии плодов у видов рода *Galium*, произрастающих в азиатской части России, отсутствуют. В связи с этим нами предпринято исследование морфологии и скульптуры поверхности плодов с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

фрагмокарпия) изучалась при увеличении $\times 100$, $\times 500$. Для изучения признаков выростов и особенностей их поверхности съемка проводилась при увеличении $\times 1000$. Для достоверности полученных результатов плоды исследовались в 2–3-кратных повторностях из разных частей ареала.

При характеристике поверхности мерикарпиев мы различаем скульптуру поверхности, видимую при меньшем увеличении, или “cell arrangement” по терминологии W. Barthlott (1981).

Для описания морфологии и поверхности плодов использовались термины, предложенные в ряде работ (Буданцев, 1993; Овчинникова, 2006, 2007; Abdel Khalik et al., 2008). Изученные виды рода *Galium* расположены по системе Е.Г. Победимовой (1958), предложенной во “Флоре СССР”.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Род *Galium* L.
Секция *Leptogalium* Lange
Ряд *Hercynica* Pobed.

1. *G. hercynicum* Weig. Фрагмокарпии почти округлой формы, овальные в поперечном сечении, около 1.0 мм дл. и 1.0–1.4 мм шир., темно-коричневые, основание плода плотно прилегает к цветоножке. Мерикарпии почковидной формы, приплюснутые, около 1 мм дл., 0.4–0.7 мм шир., в средней части соединены на 2/3. Поверхность мерикарпиев голая, сосочковатая. Клетки экзокарпия полигональные, с выростами в виде конусовидных, слегка приплюснутых сосочков. Сосочки невысокие, направленные вверх, треугольной формы, со скошенной округлой вершиной и широким изодиаметрическим основанием, располагаются плотно. Антиклинальные стенки (АС) погруженные; наружные периклинальные стенки (НПС) сильновыпуклые, мелкососочковые или мелкоизвилистые (рис. 1, 5, 6).

Исследованные образцы: Flora Umrigiaca, Pflanzen Waldränden hinter dem chimplleict, 27 VI 1979, F.U. Meges (NS); Ленинград, Сестрорецкий р-н, г. Зеленогорск, в елово-сосновом лесу под елями и на сухих лужайках куртинками 1 м², 3 VIII 1958, А. Пояркова, Е. Победимова (NS).

2. *G. anisophyllum* Vill. Фрагмокарпии почти округлой формы, овальные в поперечном сечении, 1.0–1.1 мм дл., 1.4–1.8 мм шир., коричневые, плотно прилегают к цветоножке. Мерикарпии вытянуто-почковидные, плоские, 1.0–1.1 мм дл., 0.6–0.8 мм шир., выпуклые по наружной стороне и прямые по шву соединения, на 1/3 дл. расходящиеся на вершине. Поверхность мерикарпия сетчатая, голая. Клетки экзокарпия полигональные, АС погруженные, прямые; НПС сильновыпуклые, неправильной формы, морщинистые (см. рис. 1, 1, 2).

Исследованные образцы: Flora Bulgarica, M. Pirin: in declivibus lapidosis sub lac. Sinaniško ezero

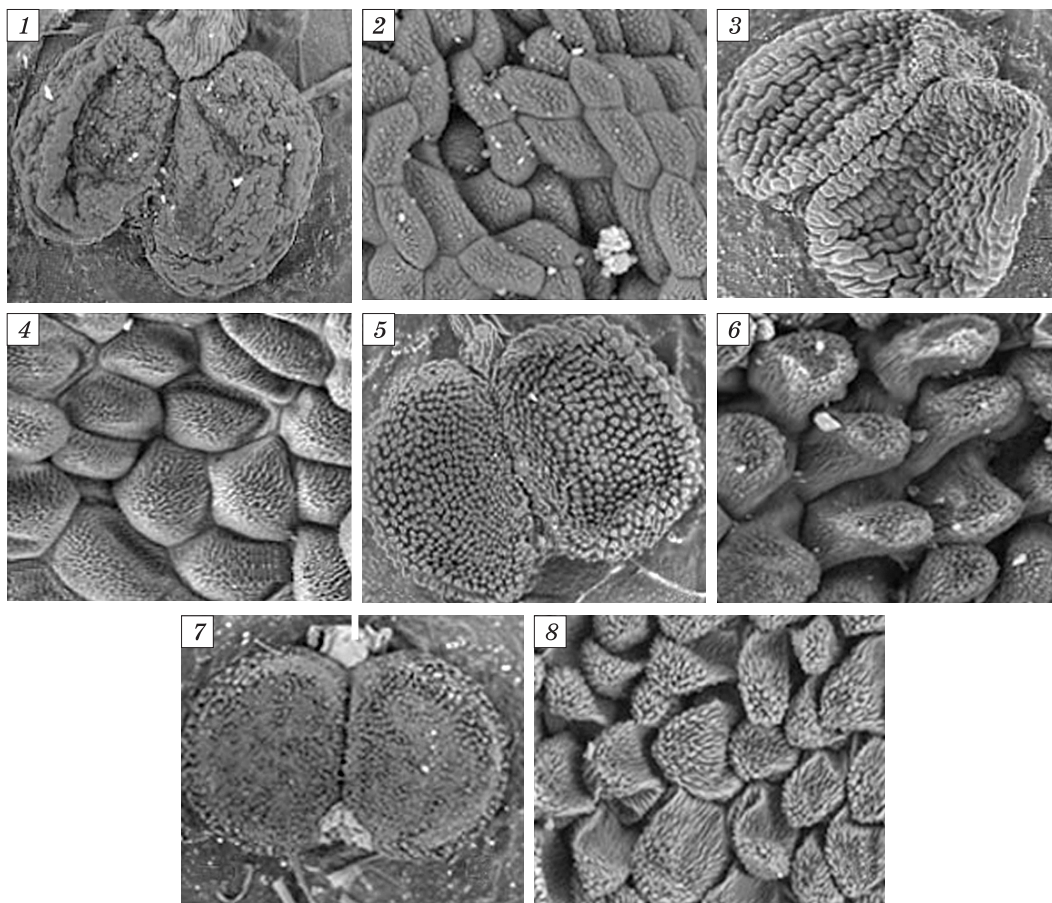


Рис. 1. Фрагмокарпии видов рода *Galium*:

1, 2 – *Galium anisophyllum*; 3, 4 – *G. pumilum*; 5, 6 – *G. hercynicum*; 7, 8 – *G. uliginosum*; 1, 3, 5, 7 – общий вид фрагмокарпиев; 2, 4, 6, 8 – скульптура поверхности мерикарпиев. Масштабные линейки: 1, 3, 5 – 1 мм; 2, 4, 8 – 200 мкм; 6 – 100 мкм; 7 – 2 мм.

ad ca 2000 m sm, 16 IX 1970, N. Vihodcevsy (NS); УССР, Закарпатская обл., Ужгородский р-н, урочище Сухой поток, г. Плишки, 8 VII 1960, С. Смирнов (NS).

3. *G. pumilum* Murr. (= *G. sylvestre* Pollich nom. prius). Фрагмокарпии почти округлой формы, в поперечном сечении – овальные, 1.0–1.5 мм дл., 1.2–1.5 мм шир., светло-коричневые или коричневые. Мерикарпии продолговатые, немного расширенные к вершине, приплюснутые, 1.0–1.5 мм дл., 0.5–0.8 мм шир., соприкасаются друг с другом на 3/4, голые, с вогнутой средней частью и немного приподнятыми краями. Поверхность мерикарпиев сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, полигональные. АС погруженные; НПС выпуклые, морщинистые (см. рис. 1, 3, 4).

Исследованные образцы: Bohemia australis distr. Blatna: in graminosis prope vicum Hydčice, 20 VII 1970, M. Deyl, B. Deylová (NS); Anholt: Nordbjøerg, 25 VI 1930, Johs. Grøntved (TK).

Ряд *Uliginosa* Pobed.

4. *G. uliginosum* L. Фрагмокарпии округлые, продолговато-вытянутые в поперечном сечении, 1.0–1.1 мм дл., 1.4–1.5 мм шир., коричневые или темно-коричневые. Мерикарпии почти округлые, приплюснутые,

1.0–1.1 мм дл., 0.6–0.8 мм шир., на 2/3 соединены по внутренней стенке, наружные края выпуклые. Поверхность мерикарпия сосочковатая. Клетки экзокарпия полигональные, с выростами в виде конусовидных сосочков. Сосочки вытянутые, плотно прилегающие друг к другу, с приплюснутой туповатой вершиной и широким изодиаметрическим основанием. АС погруженные; НПС сильновыпуклые, извилисто-бороздчатые (см. рис. 1, 7, 8).

Исследованные образцы: [Мурманская область] бассейн р. Поной, правый берег р. Поной, в 3 км ниже устья р. Кинемур, 15 VIII 1960, Н.И. Орлова, Е.Г. Чернова, А.Ф. Свеженина (NS); [Мурманская область] Кандалакшский берег, п-ов Турий, берег Хям – ручья в среднем течении, 5 VIII 1957, О.И. Кузнецова, А.Д. Дряхлова (NS).

Ниже приведены два самостоятельных описания фрагмокарпиев *G. dahuricum*, изученных из разных пунктов. Первое относится к образцу, собранному в Якутии, а второе – к образцу из Приморского края. По признакам цветка, форме и количеству листьев в мутовке, по форме жилкования листьев, опушения всех органов, форме соцветия и морфологии цветка эти образцы можно отнести к одному виду *G. dahuri-*

сит, но по морфологии плодов имеются существенные различия.

5. *G. dahuricum* Turcz. Фрагмокарпии округлой формы, 1.3–1.5 мм дл., 1.5–1.7 мм шир., темно-коричневые. Мерикарпии голые, плоские, 1.3–1.5 мм дл., 0.7–1.3 мм шир., соединены по внутренней стенке. Поверхность мерикарпия сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, полигональные, неправильной формы, расположены рядами. АС прямые, плоские, немного

погруженные; НПС плоские, неравномерно-складчатые (рис. 2, 1, 2).

Исследованные образцы: Якутия, Кобяйский р-н, окрестности пос. Сангар, заочкарненное болото, 4 VIII 1985, О. Никифорова (NSK).

5а. *G. dahuricum* Turcz. Фрагмокарпии округлой формы, 1.5–1.9 мм дл., 2.0–2.7 мм шир., темно-коричневые, почти черные, сжатые, с мелкими рассеянными шипами. Мерикарпии неясно почковидные, плос-

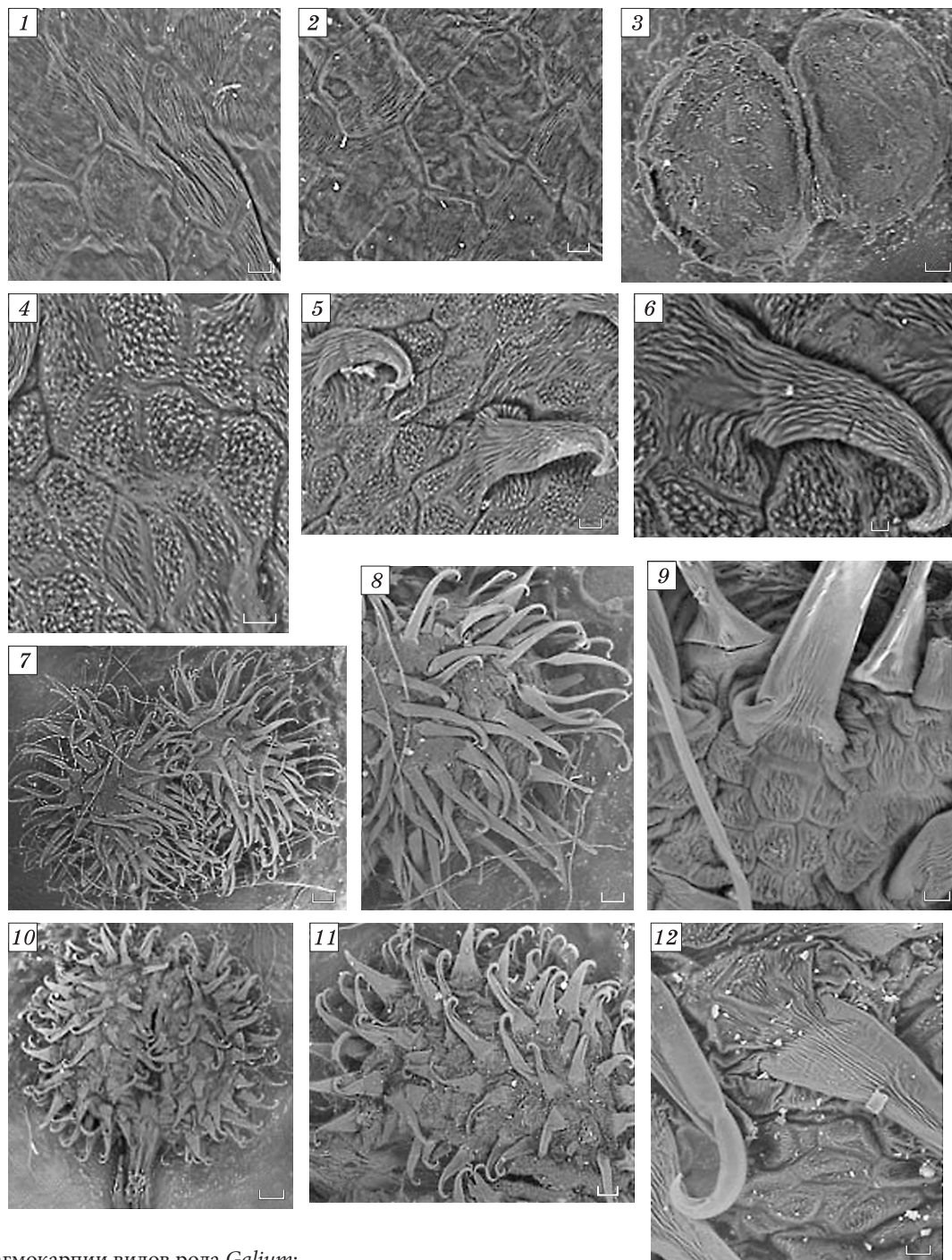


Рис. 2. Фрагмокарпии видов рода *Galium*:

1–6 – *Galium dahuricum*; 7–9 – *G. vassilczenkoi*; 10–12 – *G. triflorum*. 3, 7, 10 – общий вид фрагмокарпиев; 1, 2, 4–6, 8, 9, 11, 12 – ультраскульптура поверхности. Масштабные линейки: 3, 7, 10 – 2 мм; 8, 11 – 1 мм; 1, 2, 4, 5, 9, 12 – 200 мкм; 6 – 100 мкм.

кие, 1.5–1.9 мм дл., 0.5(0.7)–1.3(1.5) мм шир., с приподнятыми в виде ободка краями, примерно на 3/5 соединены по внутренней стенке, опушенные редкими прижатыми крючковатыми шипами, которые сконцентрированы по краям мерикарпия и отсутствуют в области соединения. Шипы прижатые, конусовидные, расширенные у основания, с крючковатым окончанием. Поверхность мерикарпия крючкото-сетчатая. Клетки экзокарпия крупные, веретеновидной формы, полигональные, расположены рядами. Клетки в основании шипиков крупные, широкие с массивными складками, продолжающимися на его поверхности. АС прямые, немного погруженные; НПС плоские, мелкоморщинистые (см. рис. 2, 3–6).

Исследованные образцы: Приморский край, гора Воробей, вейниковый луг на СВ склоне, 9 VIII 1956, П. Ярошенко (NS).

6. *G. vassilczenkoi* Pobed. Фрагмокарпии шаровидной формы, овальные в поперечном сечении, 1.5–1.8 мм дл., 1.2–2.0 мм шир., золотисто-коричневые или коричневые. Мерикарпии почковидно-вытянутые, 1.5–1.8 мм дл., 0.9–1.1 мм шир., наружные стенки выпуклые, внутренние прямые, в основании цветоножки соединенные, а наверху свободные, опушенные длинными крючковатыми шипами. Шипы у основания расширенные, их поверхность складчатая. Поверхность мерикарпиев крючкото-сетчатая. Клетки экзокарпия полигональные, крупные, плоские, с утолщенными, приподнятыми по периферии краями. Клетки в основании шипиков вытянутой продолговатой формы, более крупные. АС сильно погруженные; НПС ровные, немного выпуклые, морщинистые (см. рис. 2, 7–9).

Исследованные образцы: Зап. Памир, р. Пяндж, 140 км от Хорога, выс. 2800 м, 28 IX 1981, Д. Мунаваров (NS); Таджикская ССР, Бадахшан, долина Гарм-Чашма, в ивовом тугае, 16 IX 1964, Г. Ладыгина (NS).

Секция *Depauperata* Pobed.

7. *G. triflorum* Michx. Фрагмокарпии округлые, 1.4–1.7 мм дл., 1.7–1.9 мм шир., продолговато-вытянутые в поперечном сечении, темно-коричневые. Мерикарпии почковидной формы, шаровидные, 1.4–1.7 мм дл., 0.7–0.8 мм шир., соприкасаются только верхней и нижней частями, с многочисленными длинными торчащими крючковатыми шипами. Шипы длинные, на верхушке крючкото-загнутые, у основания расширенные, плоские, с длинными тонкими продольными складками. Поверхность мерикарпия крючкото-сетчатая; клетки экзокарпия полигональные, неправильной прямоугольной формы, плоские, со слегка приподнятой центральной частью. АС сильно погруженные, прямые; НПС немного выпуклые, морщинистые. Клетки в основании шипиков округлой формы, более крупные (см. рис. 2, 10–12).

Исследованные образцы: Приморский край, Уссурийский р-н, Уссурийский заповедник им. В.Л. Комарова, база долины р. Каменки, кедрово-широколиственный лес, 31 VII 1974, Т. Безделева, С. Нестерова (NS); Красноярский край, окрестности пос. Ново-Ангарск, елово-пихтовый лес, 29 VII 1978, Н. Лашинский (NSK).

Исследование плодов у видов из секций *Leptogalium*, *Trachygalium* и *Depauperata* показало, что все виды имеют одинаковый тип фрагмокарпиев, представленный двумя округлыми плоскими мерикарпиями, которые отличаются по форме, размерам, окраске, степени соединения и скульптуре их поверхности.

Виды рассмотренных секций имеют три типа поверхности: I – сосочковая (см. рис. 1, 5–8); поверхность мерикарпиев с мелкими частыми прижатыми сосочками. Характерен для видов *G. uliginosum* и *G. hercynicum*. II тип – голая, сетчатая (см. рис. 1, 1–4; рис. 2, 1, 2), отмечена для видов *G. anisophyllum*, *G. pumilum* (= *G. sylvestre* nom. prius), *G. dahuricum*. III тип – крючкото-сетчатая; мерикарпии покрыты многочисленными крючкото-загнутыми шипами различной длины. Встречается у видов *G. vassilczenkoi*, *G. triflorum*, *G. dahuricum* из Приморского края (см. рис. 2, 3, 5, 7, 8, 10, 11).

Ранее отмечалось, что Е.Г. Победимова (1958) поместила *G. uliginosum* в секцию *Leptogalium*, а F. Ehrendorfer (1976) и А.Г. Еленевский с соавторами (2003) отнесли его в секцию *Trachygalium*. Результаты наших исследований показали, что по типу поверхности мерикарпиев *G. uliginosum* имеет близкое родство с *G. hercynicum* из секции *Leptogalium* (см. рис. 1, 6, 8).

Вид *G. vassilczenkoi* Е.Г. Победимова (1958, 1970) включила в ряд *Uliginosa* секции *Leptogalium*. Но данный вид заметно отличается наличием длинных крючкото-загнутых шипов (см. рис. 2, 8), что указывает на отсутствие близких связей его как с видами секции *Trachygalium*, так и с видами секции *Leptogalium*.

Во “Флоре СССР” *G. triflorum* был отнесен к секции *Depauperata* Pobed. (Победимова, 1958). Д.А. Петелин (1991) вслед за F. Ehrendorfer (1976) поместил данный вид в секцию *Trachygalium* и отнес его в родство к *G. uliginosum* и *G. dahuricum*. Наши исследования показали, что *G. triflorum* по форме фрагмокарпия и мерикарпия не сходен ни с видами секции *Trachygalium*, ни с видами секции *Leptogalium*, и подтверждают положение этого вида в отдельной секции. У всех видов секции *Leptogalium* мерикарпии округлые, а у *G. triflorum* – почковидные, кроме того, виды существенно отличаются типом поверхности мерикарпия. Так же, как и плоды *G. vassilczenkoi*, они имеют крючкото-сетчатую поверхность, но форма шипов и их расположение хорошо отличаются: у *G. vassilczenkoi* шипы на плодах длинные, крючкото-загнутые, часто расположенные, торчащие; у *G. triflorum* – шипы более короткие, реже расположенные и с более

загнутыми верхушками (см. рис. 2, 7, 8, 10, 11). Кроме того, шипы *G. vassilczenkoi* и *G. triflorum* различаются по поверхности: шипы *G. vassilczenkoi* утолщенные, с продольными складками, плавно переходящими в ровную поверхность шипа; у *G. triflorum* шипы в основании плоские, более широкие, со складками, доходящими практически до верхушки (см. рис. 2, 9, 12).

Исследование мерикарпиев *G. dahuricum* показало различие в типе поверхности у образцов из Якутии и Приморского края. Мерикарпии якутских образцов имеют сетчатую поверхность, а мерикарпии дальневосточных образцов – крючковато-сетчатую (см. рис. 2, 1–3, 5, 6). Данные показали, что поверхность мерикарпиев *G. dahuricum* существенно отличается от мерикарпиев большинства видов секции *Leptogalium*.

На основании наших исследований выявлено возможное существование двух рас у вида *G. dahuricum*.

Сетчатая поверхность мерикарпиев у видов *G. pumilum* (= *G. sylvestre* nom. prius) и *G. anisophyllum* выделена в особый тип, не свойственный другим видам.

Таким образом, изучение морфологии плодов и поверхности мерикарпиев с помощью СЭМ показало, что эти признаки могут быть использованы для выявления родственных связей у видов рода *Galium*.

Работа проведена в Центре коллективного пользования микроскопических исследований ЦСБС СО РАН. Выражаю благодарность А.А. Красникову за помощь при работе на сканирующем электронном микроскопе.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М.: Кн. дом "Либроком", 2009. 398 с.
- Буданцев А.Л. Особенности ультраструктуры поверхности плодов видов рода *Nepeta* (*Lamiaceae*) // Бот. журн. 1993. Т. 78, № 4. С. 80–87.
- Еленевский А.Г., Куранова Н.Г., Пятунина С.К. О секциях в роде *Galium* L. (*Rubiaceae*) // Новости сист. высш. раст. 2003. Т. 35. С. 174–187.
- Никифорова О.Д. Морфология и структура поверхности эремов видов рода *Mertensia* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 11. С. 1749–1759.
- Овчинникова С.В. Особенности ультраструктуры поверхности плодов у видов подтрибы *Echinospeminae* (триба *Eriichieae*, *Boraginaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 10. С. 1545–1556.
- Овчинникова С.В. Ультраструктура плодов некоторых родов из триб *Eritrichieae* (подтриба *Eritrichiinae*) и *Trigonotideae* (*Boraginaceae*) // Бот. журн. 2007. Т. 92, № 2. С. 228–239.
- Петелин Д.А. Род *Galium* L. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. СПб., 1991. Т. 5. С. 212–234.
- Победимова Е.Г. Род *Galium* L. // Флора СССР. М.; Л., 1958. Т. 23. С. 287–381.
- Победимова Е.Г. Новые таксоны флоры СССР // Новости сист. высш. раст. 1970. Т. 7. С. 275–280.
- Шмальгаузен И.И. Род *Galium* L. // Флора Средней и Южной России. 1886. С. 11–17.
- Abdel Khalik A., Abd El-Ghani M., El Kordy A. Fruit and seed morphology in *Galium* L. (*Rubiaceae*) and its importance for taxonomic identification // Acta Bot. Croat. 2008. V. 67, N 1. P. 1–20.
- Barthlott W. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and evolutionary aspects // Nord. J. Bot. 1981. V. 1, N 3. P. 345–355.
- De Candolle A.P. Prodrromus systematis naturalis regni vegetabilis. Parisiis, 1830. V. 4. P. 593–614.
- Dumortier B.C.J. Flora Belgica. Staminacia. Tornaci Nerviorum, 1827. 172 p.
- Ehrendorfer F. *Galium* L. // Flora Europea. Cambridge, 1976. V. 4. P. 14–36.
- Linnaeus C. Gen. *Galium* // Species plantarum. Holmiae, 1753. P. 105–108.
- Shehata A.A., Loutfy M.H.A. On the taxonomy of *Plantaginaceae* Juss. sensu lato evidence from SEM of the seed coat // Turk. J. Bot. 2006. V. 30. P. 71–84.