

## СКУЛЬПТУРА ПОВЕРХНОСТИ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *TULIPA* (LILIACEAE) ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЦСБС СО РАН

© 2022 г. Л. В. Герасимович

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090, Россия  
e-mail: [gerasimovitch77@mail.ru](mailto:gerasimovitch77@mail.ru)

Поступила в редакцию 19.01.2022 г.

После доработки 11.05.2022 г.

Принята к публикации 12.05.2022 г.

В статье представлены результаты исследований скульптуры поверхности спородермы пыльцы 12 видов из 4-х секций рода *Tulipa* L. Скульптура экзины сложная, трех типов: бугорчатая и ленты (*Leiostemones*, *Spiranthera*); струйчатая с отверстиями (*Eriostemones*); сетчатая (*Orithyia*). Апертура без оперкулума (*Leiostemones*) или с ним (*Spiranthera*, *Eriostemones*, *Orithyia*). Палиноморфологические особенности соответствуют секциям рода, и исключение секции *Spiranthera* мы считаем нецелесообразным. А близкородственные *Tulipa urumiensis* и *T. tarda* следует рассматривать как самостоятельные виды.

**Ключевые слова:** *Tulipa*, спородерма, скульптура экзины, классификация

**DOI:** 10.31857/S0006813622070043

Исследования рода *Tulipa*, наравне с другими родами, вносят вклад и в познание морфологического разнообразия пыльцы и в палинологию как науку.

И.М. Данелия и В.Н. Косенко (Danelia, Kosenko, 1990; Kosenko, 1999) показали, что пыльцевые зерна тюльпанов имеют большое морфологическое разнообразие. В своих статьях авторы приводят морфологические описания различных типов пыльцевых зерен. Палиноморфология тюльпанов изучается наравне с другими родами (Kumiko et al., 2001; Blackmore, 2007; Furness et al., 2015; Luo et al., 2015). Уделяется внимание фертильности и прорастанию пыльцы (Okazaki et al., 2005; Cordea et al., 2018; Remizowa, 2019).

Для филогенетического внутриродового анализа немаловажную роль играют палиноморфологические исследования. Для решения данного вопроса была поставлена цель — исследовать скульптуру поверхности пыльцевых зерен видов рода *Tulipa*.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами исследован пыльцевой материал образцов 12 видов рода *Tulipa* из 4 секций по классификации, предложенной А.И. Введенским во “Флоре СССР” (Vvedensky, 1935) и З.П. Бочанцевой (Botschantzeva, 1962): *T. kaufmanniana* Regel и *T. tschim-*

*ganica* Botschantz. (Узбекистан, 2009: 70°04' с.ш. 41°30' в.д.); *T. kolpakowskiana* Regel, *T. alberti* Regel, *T. behmiana* Regel, *T. buhseana* Boiss. (Казахстан, 2014: 76°45' с.ш. 43°55' в.д.; 74°51' с.ш. 44°27' в.д.; 75°38' с.ш. 44°15' в.д.; 80°33' с.ш. 47°49' в.д.); *T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil. (Казахстан, 2014: 82°03' с.ш. 50°16' в.д.; Алтайский край, 2017: 85°55' с.ш. 52°13' в.д.); *T. lanata* Regel (Таджикистана, 2009); *T. uniflora* (L.) Bess. ex Baker (Алтайский край, 2017: 85°55' с.ш. 52°13' в.д.). Растения собраны в дикой природе и привезены лично автором. *T. urumiensis* Stapf, *T. tarda* Stapf, *T. sylvestris* L. в коллекции с 1980 г. (УНУ № USU 440534).

Строго сухие зерна, расположенные на черном скотче, напыляли золотом с палладием, исследовали с помощью СЭМ Carl Zeiss EVO MA 10 с программой SmartSEM, на базе Центра коллективного пользования микроскопического анализа биологических объектов ЦСБС СО РАН.

Описания скульптуры экзины пыльцевых зерен сделаны с использованием работ Л.А. Куприяновой, Л.А. Алешиной (Kupriyanova, Alyoshina, 1972), А.Е. Боброва и др. (Bobrov et al., 1983), П.И. Токарева (Tokarev, 2002) и В.В. Головки (Golovko, 2004). Материал собран с 2–5 экземпляров одного вида (кроме *Tulipa lanata*). Все фотографии, представленные в статье, авторские.

**Таблица 1.** Число и размеры отверстий в спородерме пыльцевых зёрен видов *Tulipa* секции *Eriostemones*  
**Table 1.** Number and size of holes in the sporoderm of pollen grains of the *Tulipa* section *Eriostemones* species

Вид Species	Число в 100 мкм <sup>2</sup> Number per 100 μm <sup>2</sup>	Размер/Size, μm	
		длина/length	ширина/width
<i>T. urumiensis</i>	23–45	0.1–1.7	0.1–1.1
<i>T. tarda</i>	23–40	0.1–1.0	0.1–0.6
<i>T. patens</i>	12–70	0.1–1.4	0.1–1.0
<i>T. sylvestris</i>	33–46	0.1–2.2	0.1–1.2
<i>T. buhseana</i>	28–45	0.1–0.2	0.1–0.2

Для описания скульптуры экзины мы используем дополнительный термин. **Ленты** (tape) представляют собой своеобразные участки на поверхности спородермы, проходящие от одного экваториального полюса к противоположному. На проксимальной стороне ленту по Л.А. Куприяновой (1948) мы будем называть киль. Между видами существуют отличия в орнаменте лент.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Скульптура поверхности пыльцевого зерна тюльпанов очень разнообразна и может включать несколько орнаментов. По результатам наших исследований скульптура экзины спородермы пыльцевых зерен сложная, делится на три типа: 1) бугорчатая, представлена бугорками разного размера и лентами с различным орнаментом; 2) сетчатая; 3) струйчатая с отверстиями, размеры и число которых являются видовыми признаками (табл. 1). Так, можно заметить, что самые крупные отверстия у *Tulipa sylvestris* до 2.2 μm, и их число на 100 μm<sup>2</sup> практически одинаково с *T. urumiensis*, при этом размеры у последнего вида не превышают 1.7 μm.

Ниже приводятся описания отличительных особенностей скульптуры экзины пыльцы у видов по секциям.

### I Секция *Spiranthera* Vved.

Апертура с оперкулумом. Основная часть поверхности спородермы представлена разноразмерной бугорчатой экзиной. Ленты различной ширины. Края лент со стороны апертуры слабо бахромчатые, с латеральных сторон бахромы имеет различные размеры и формы.

***T. kaufmanniana*** Regel (рис. 1a–1c). Оперкулум четко выражен, разной длины и ширины. Редко встречаются зерна, где оперкулум сливается с лентами на экваторе. Сами ленты четкие, непрерывные. Бугорчатая экзина апертуры отличается от проксимальной экзины. У первой она мелкобугорчатая, на второй бугорки частично сливаются между собой, образуя узор. Скульптура оперкулума идентична лентам, очень мелкобугорчатая, мелко и редко перфорированная.

***T. tschimganica*** Botschantz. (рис. 1d–1f). Зерна с нечетко выраженным оперкулумом, имеющим своеобразный орнамент из очень крупных бугорков. Проксимальная экзина разнобугорчатая, крупные бугорки с узором. Ленты имеют коротко-мелко-морщинистую скульптуру и могут прерываться, редко наблюдается мелкая и редкая перфорация.

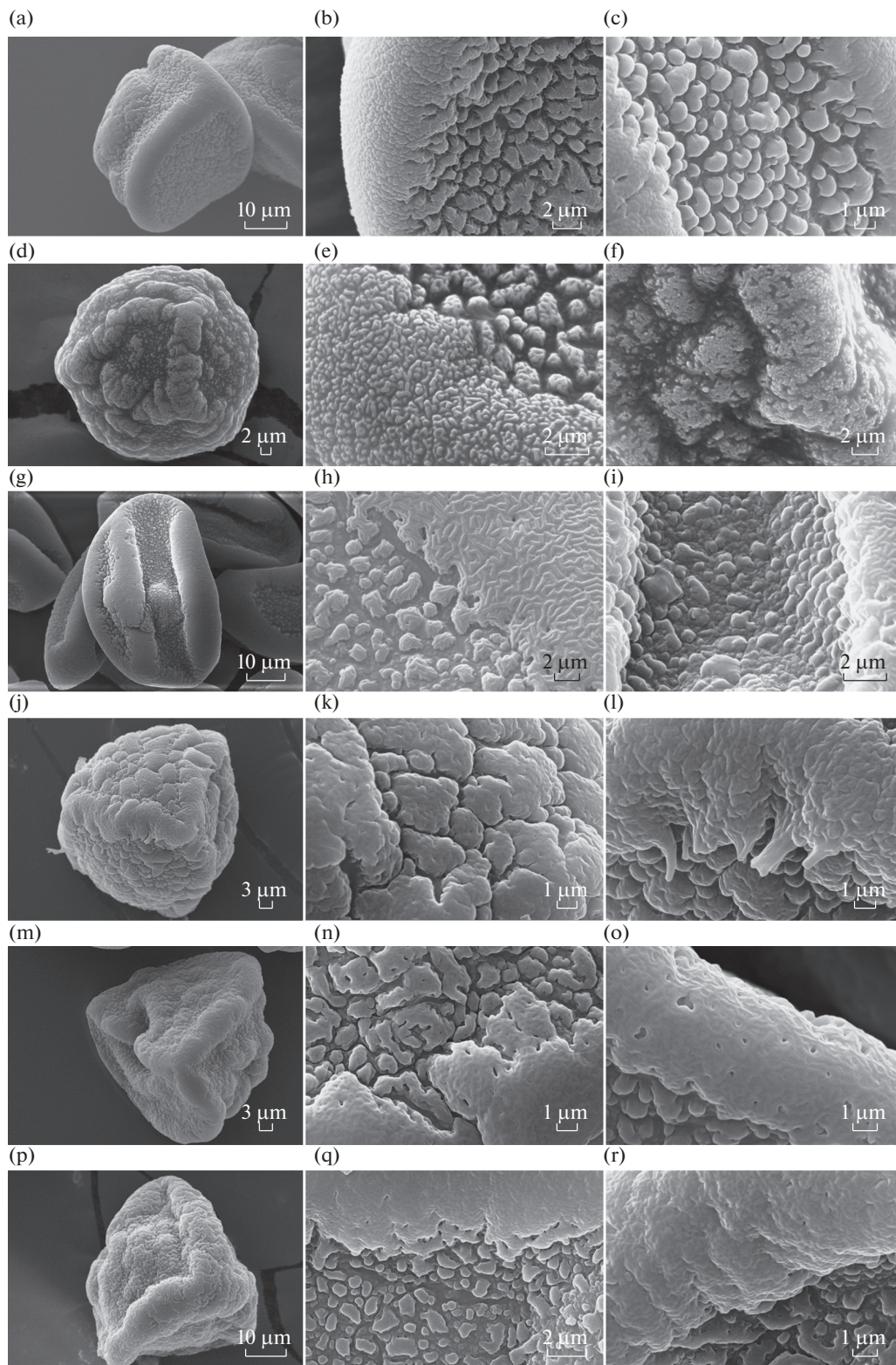
### II Секция *Leiostemones* Boiss.

У апертуры отсутствует оперкулум. Основная часть поверхности спородермы представлена разно-размерной бугорчатой экзиной. Секция отличается наличием разно выраженных лент, даже в пределах одного растения. Проксимальная экзина чаще имеет менее крупные бугорки.

***T. kolpakowskiana*** Regel (рис. 1g–1i). Зерна отличаются четко выраженными лентами. Ленты имеют типичный рифленый орнамент, мелко и редко перфорированные. Экзина разнобугорчатая, бугорки располагаются не плотно, хорошо просматривается подстилающий слой, на бугорках наблюдаются узоры. Также у зерен данного вида можно наблюдать своеобразную особенность — появление около апертуры места, где экзина изменяет свою скульптуру.

***T. alberti*** Regel (рис. 1m–1o). Пыльца данного вида имеет большое морфологическое разнообразие. Зерна отличаются узкими лентами. Встречаются зерна с одинаковой экзиной как на дистальной, так и на проксимальной стороне. На экваторе апертура имеет вытянутые угловатые образования. Экзина разнобугорчатая, дистальная чаще образует крупные бугорки с узором. В узоре между бугорками можно увидеть подстилающий слой. Ленты слабоморщинистые, перфорированные.

***T. behmiana*** Regel (рис. 1j–1l). Ленты четко выраженные с морщинистой скульптурой, редко перфорированные. Экзина разнобугорчатая, с дистальной стороны более крупные бугорки. Узоры на бугорках встречаются везде. На лентах есть своеобразные образования в виде длинных выростов.

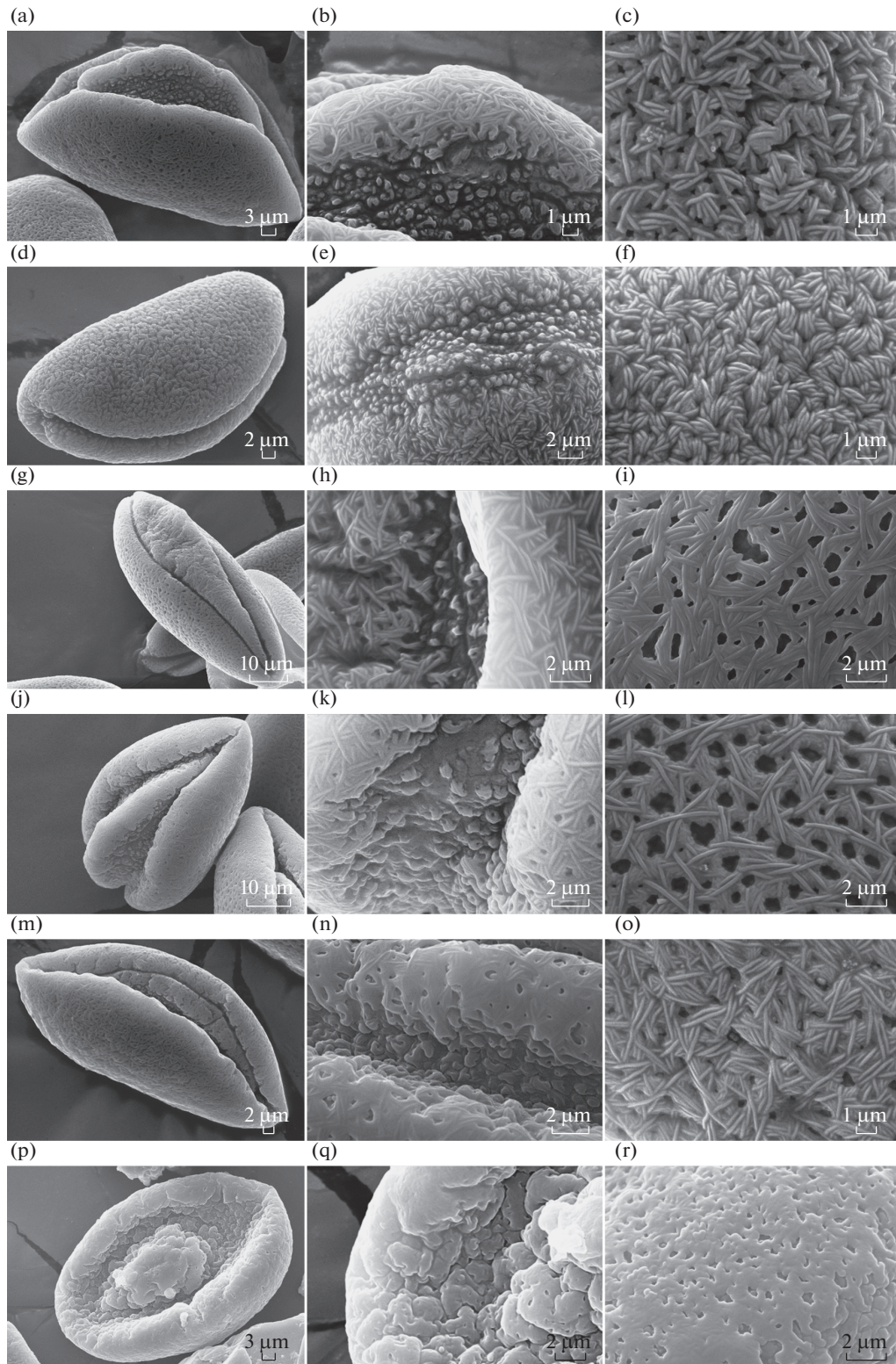


**Рис. 1.** Пыльцевые зерна тюльпанов и их скульптура, секции *Spiranthera* и *Leiostemon*: a, b, c – *T. kaufmanniana*; d, e, f – *T. tschimganica*; g, h, i – *T. kolpakowskiana*; j, k, l – *T. behmiana*; m, n, o – *T. alberti*; p, q, r – *T. lanata*.

a, d, g, j, m, p – общий вид; b, e, h, l, n, q – проксимальная сторона; c, f, i, k, o, r – дистальная сторона.

**Fig. 1.** Pollen grains of tulips and their sculpture, sections *Spiranthera* and *Leiostemon*: a, b, c – *T. kaufmanniana*; d, e, f – *T. tschimganica*; g, h, i – *T. kolpakowskiana*; j, k, l – *T. behmiana*; m, n, o – *T. alberti*; p, q, r – *T. lanata*.

a, d, g, j, m, p – general view; b, e, h, l, n, q – proximal side; c, f, i, k, o, r – distal side.



**Рис. 2.** Пыльцевые зерна тюльпанов и их скульптура, секции *Eriostemnes* и *Orithyia*. а, в, с – *T. patens*; д, е, ф – *T. buhseana*; г, h, i – *T. sylvestris*; j, k, l – *T. urumiensis*, m, n, o – *T. tarda*; p, q, r – *T. uniflora*.

а, d, g, j, m, p – общий вид; б, е, h, k, n, q – дистальная сторона; с, ф, i, l, o, r – проксимальная сторона.

**Fig. 2.** Pollen grains of tulips and their sculpture, sections *Eriostemnes* and *Orithyia*. а, в, с – *T. patens*; д, е, ф – *T. buhseana*; г, h, i – *T. sylvestris*; j, k, l – *T. urumiensis*, m, n, o – *T. tarda*; p, q, r – *T. uniflora*.

а, d, g, j, m, p – general view; б, е, h, k, n, q – distal side; с, ф, i, l, o, r – proximal side.

*T. lanata* Regel (рис. 1p–1r). Ленты рыхлые, края не четкие, морщинисто-разно-перфорированные. Дистальная и проксимальная экзины идентичны. Иногда на поверхности апертуры встречаются крупные бугорки разных форм и размеров.

### III Секции *Eriostemones* Boiss.

Апертура с оперкулумом разной ширины. Мембрана апертуры с бугорчатой экзиной, разной плотности. Экзина струйчатая, струны у всех одинаковой ширины (0.2  $\mu\text{m}$ ), но имеют различную длину и разнонаправленные, частично параллельны. Виды между собой отличаются размерами отверстий и их числом на 100  $\mu\text{m}^2$  (табл. 1), края отверстий неровные, различного очертания.

*T. patens* Agardh ex Schult. et Schult. fil. (рис. 2a–2c). Струны 0.4–3.5  $\mu\text{m}$  длиной, перфорации крупные, их плотность может резко меняться. Оперкулум, относительно апертуры, короткий и узкий.

*T. buhseana* Boiss. (рис. 2d–2f). Экзина образована плотным сплетением струн 0.3–1.5  $\mu\text{m}$  длиной. Перфорации очень мелкие, практически незаметные и частые. Экзина мембраны мелкобугорчатая, редкая. Оперкулум имеет экзину идентичную основной.

*T. sylvestris* L. (рис. 2h–2o). Струны 0.5–5.0  $\mu\text{m}$  длиной, разнонаправленные. Перфорации крупные и частые. Оперкулум длинный, чаще узкий. Экзина мембраны разно-мелкобугорчатая, редкая.

*T. urumiensis* Stapf (рис. 2j–2l). Струны редкие и разнонаправленные, 0.4–4.5  $\mu\text{m}$  длиной, перфорации крупные, плотность значительно колеблется. Оперкулум длинный и узкий. Экзина мембраны разно-мелкобугорчатая, редкая настолько, что просматривается подстилающий слой.

*T. tarda* Stapf (рис. 2m–2o). Струны частые и плотные, редко параллельные, 0.4–5.0  $\mu\text{m}$  длиной, перфорации мелкие. Оперкулум длинный и узкий. Экзина мембраны разно-мелкобугорчатая, достаточно плотная.

### IV Секция *Orithyia* Baker

*T. uniflora* Bess. ex Baker (рис. 2p–2r). Скульптура экзины почти гладкая, сетчатая. Перфорации неровные, местами по площади больше чем ткань или наоборот очень мелкие и редкие. Оперкулум округлой формы.

### Вопросы классификации

Мы придерживаемся внутриродовой классификации предложенной А.И. Введенским (Vvedensky, 1935) и дополненной З.П. Бочанцевой (Botschantzeva, 1962), где исследуемые нами виды

тюльпанов распределены по четырем секциям. Вид *T. urumiensis*, как близкородственный *T. tarda*, включен нами в ту же секцию.

Особое внимание следует уделить отличительным особенностям видов *T. urumiensis* и *T. tarda*, которые некоторые авторы объединяют в один (Christenhusz et al., 2013). Существующие отличия в скульптуре спородермы пыльцевых зерен этих видов описаны выше, но следует уточнить: во-первых, это плотность и направленность струн; во-вторых, это характер перфораций, в-третьих, это плотность бугорков на апертуре. На основании полученных данных виды не следует объединять в один вид.

В современной классификации (Christenhusz et al., 2013) секция *Spiranthera* упразднена, и ее представители вошли в секцию *Leiostemones*. Как показывают результаты исследования скульптуры экзины двух видов из секции *Spiranthera*, *Tulipa kaufmanniana* и *T. tschimganica*, у них есть важный общий признак (наличие у апертуры оперкулума), который может служить обоснованием для выделения этих видов в отдельную секцию, также скульптура лент этих видов отличается от скульптуры видов секции *Leiostemones*.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По результатам палинологического изучения скульптуру спородермы пыльцевых зерен у исследованных нами видов можно разделить на три типа: бугорчатая и ленты (*Leiostemones*, *Spiranthera*), струйчатая (*Eriostemones*) и сетчатая (*Orithyia*). Апертура с оперкулумом (*Spiranthera*, *Eriostemones*, *Orithyia*) или без него (*Leiostemones*).

Палиноморфологическое изучение тюльпанов из 4 секций подтверждает классификацию рода, предложенную А.И. Введенским, и объединение секций *Spiranthera* и *Leiostemones* (Christenhusz et al., 2013) мы считаем нецелесообразным. Близкородственные виды *Tulipa urumiensis* и *T. tarda* следует рассматривать как самостоятельные виды.

### БЛАГОДАРНОСТИ

Исследования выполнены в рамках проекта “Анализ биоразнообразия, сохранение и восстановление редких и ресурсных видов растений с использованием экспериментальных методов” (AAAA-A21-121011290025-2).

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Blackmore S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. — *Plant Syst. Evol.* 263: 3–12.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0464-3>  
 [Bobrov et al.] Бобров А.Е., Куприянова Л.А., Литвинцева М.В., Тарасевич В.Ф. 1983. Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и одно-

- дольных растений флоры европейской части СССР. Л. 208 с.
- [Botschantzeva] Бочанцева З.П. 1962. Тюльпаны. Ташкент. 408 с.
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. 2013. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 172(3): 280–328.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12061>
- Cordea M.I., Pop I.D., Bors-Oprişa S., Mihalescu L. 2018. Pollen analysis in some tulip cultivars. – Scientific Papers. Series B, Horticulture, Vol. LXII.  
[https://www.researchgate.net/publication/329714318\\_POLLEN\\_ANALYSIS\\_IN\\_SOME\\_TULIP\\_CULTIVARS](https://www.researchgate.net/publication/329714318_POLLEN_ANALYSIS_IN_SOME_TULIP_CULTIVARS) (доступ: 25.05.2021)
- [Danelia, Kosenko] Дanelия И.М., Косенко В.Н. 1990. Морфология пыльцы кавказских видов *Tulipa* (Liliaceae). – Бот. журн. 75(3): 293–298.
- [Golovko] Головки В.В. 2004. Экологические аспекты аэропалинологии. Новосибирск. 107 с.
- Handa Kumiko, Seiichiro Tsuji, Minoru N. Tamura. 2001. Pollen morphology of Japanese Asparagales and Liliales (Lilianaes) – Jpn. J. Histor. Bot. 9(2): 85–125.
- Kosenko V.N. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae. – Grana. 38(1): 20–30.  
<https://doi.org/10.1080/001731300750044672>
- [Kupriuanova] Куприянова Л.А. 1948. Морфология пыльцы однодольных растений (материалы к филологии класса). – В кн.: Флора и систематика высших растений. Вып. 7. М. Л. С. 163–262.
- [Kupriuanova, Alyoshina] Куприянова Л.А., Алешина Л.А. 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л. 171 с.
- Okazaki K., Kurimoto K., Miyajima I., Enami A., Mizuochi H., Matsumoto Y., Ohia H. 2005. Induction of 2n pollen in tulips by arresting the meiotic process with nitrous oxide gas. – Euphytica. 143: 101–114.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-005-2910-7>
- [Remizova] Ремизова М.В. 2019. Траектории роста пыльцевых трубок в гинееце однодольных. – В кн.: Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 18(1): 174–175.  
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2019034>
- Furness C.A., Gregory T., Rudall P.J. 2015. Pollen Structure and Diversity in Liliales. – Int. J. Plant Sci. 176(8): 697–723.  
<https://doi.org/10.1086/682211>
- [Tokarev] Токарев П.И. 2002. Морфология и ультраструктура пыльцевых зерен. М. 51 с.
- [Vvedensky] Введенский А.И. 1935. Род *Tulipa* L. – Флора СССР. Л. 4: 246–280.
- Yang Luo, Lu Lu, Alexandra H. Wortley, De Zhu Li, Hong Wang, Stephen Blackmore. 2015. Evolution of Angiosperm Pollen. 3. Monocots. – Ann. Missouri Bot. Gard. 101: 406–455.

## SCULPTURE OF POLLEN GRAIN SURFACE IN SOME *TULIPA* SPECIES (LILIACEAE) IN THE COLLECTION OF THE CENTRAL SIBERIAN BOTANICAL GARDEN SB RAS

L. V. Gerasimovich

Central Siberian Botanical Garden SB RAS  
Zolotodolinskaya Str., 101, Novosibirsk, 630090, Russia  
e-mail: gerasimovitch77@mail.ru

The article presents the results of studies of the surface sculpture of pollen sporoderm of 12 species from 4 sections of the genus *Tulipa* L. according to the classification by A.I. Vvedensky in “Flora URSS”. The pollen was examined under a scanning electron microscope. The sporoderm sculpture in the pollen grains is simple, three types being distinguished: tuberculate with tapes (*Leiostemones*, *Spiranthera*), striated (*Eriostemones*) and reticulate (*Orithyia*). The aperture is without (*Leiostemones*) or with operculum (*Spiranthera*, *Eriostemones*, *Orithyia*). Our study of pollen morphology from 4 sections confirms the classification of the genus by Vvedensky, and we do not consider it appropriate to abolish the section *Spiranthera* as it was done by modern scientists. *Tulipa urumiensis* and *T. tarda*, should be considered as closely related but separate species on the base of our results.

**Keywords:** *Tulipa*, sporoderm, exine sculpture, classification

### ACKNOWLEDGEMENTS

The research was carried out within the project “Analysis of biodiversity, conservation and restoration of rare and resource plant species using experimental methods” (number of state registration AAAA-A21-121011290025-2).

### REFERENCES

- Blackmore S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth’s biodiversity. – Plant Syst. Evol. 263: 3–12.  
<https://doi.org/10.1007/s00606-006-0464-3>
- Bobrov A.E., Kupriyanova L.A., Litvintseva M.V., Tarasovich V.F. 1983. Spory paprotnikoobraznykh i pyl'tsa

- golosemennykh i odnodol'nykh rasteniy flory yevropeyskoy chasti SSSR [Spores of ferns and pollen of gymnosperms and monocotyledons of flora of the European part of the USSR]. Leningrad. 208 p. (In Russ.).
- Botschantzeva Z.P., Verekamp H.Q. 1982. Tulips: taxonomy, morphology, cytology, phytogeography and physiology. Bakelma, Rotterdam. 230 p.
- Christenhusz M.J.M., Govaerts R., David J.C., Hall T., Borland K., Roberts P.S., Tuomisto A., Buerki S., Chase M.W., Fay M.F. 2013. Tiptoe through the tulips – cultural history, molecular phylogenetics and classification of *Tulipa* (Liliaceae). – Bot. J. Linn. Soc. 172(3): 280–328.  
<https://doi.org/10.1111/boj.12061>
- Cordea M.I., Pop I.D., Bors-Oprişa S., Mihalescu L. 2018. Pollen analysis in some tulip cultivars. – Scientific Papers. Series B, Horticulture. Vol. LXII.  
[https://www.researchgate.net/publication/329714318\\_POLLEN\\_ANALYSIS\\_IN\\_SOME\\_TULIP\\_CULTIVARS](https://www.researchgate.net/publication/329714318_POLLEN_ANALYSIS_IN_SOME_TULIP_CULTIVARS) (accessed: 25 May 2021)
- Danelia I.M., Kosenko V.N. 1990. Pollen morphology in Caucasian species of the genus *Tulipa* (Liliaceae). – Bot. Zhurn. 75(3): 293–298 (In Russ.).
- Golovko V.V. 2004. Ekologicheskiye aspekty aeropalnologii [Environmental aspects of aeropalnology]. Novosibirsk. 107 p. (In Russ.).
- Handa Kumiko, Seiichiro Tsuji, Minoru N. Tamura. 2001. Pollen morphology of Japanese Asparagales and Liliales (Lilianaes) – Jpn. J. Histor. Bot. 9(2): 85–125.
- Kosenko V.N. 1999. Contributions to the pollen morphology and taxonomy of the Liliaceae – Grana. 38(1): 20–30.  
<https://doi.org/10.1080/001731300750044672>
- Kupriuanova L.A. 1948. Morfologiya pyl'tsy odnodol'nykh rasteniy (materialy k filogenii klassa) [Pollen morphology of monocotyledonous plants (materials for the phylogeny class)]. – In: Flora and taxonomy of higher plants. Ed. 7. Moscow, Leningrad. P. 163–262 (In Russ.).
- Kupriuanova L.A., Alyoshina L.A. 1972. Pollen and spores of plants from the flora of European part of the USSR. Vol. 1. Leningrad. 171 p.
- Okazaki K., Kurimoto K., Miyajima I., Enami A., Mizuochi H., Matsumoto Y., Ohia H. 2005. Induction of 2n pollen in tulips by arresting the meiotic process with nitrous oxide gas. – Euphytica. 143: 101–114.  
<https://doi.org/10.1007/s10681-005-2910-7>
- Remizova M.V. 2019. Pollen tube growth in monocot gynoecia. – In: Problemy botaniki Yuzhnoy Sibiri i Mongolii [Problems of Botany of Southern Siberia and Mongolia]. 18(1): 174–175.  
<https://doi.org/10.14258/pbssm.2019034>
- Rudall P.J. 2015. Pollen Structure and Diversity in Liliales. – Int. J. Plant Sci.  
<https://doi.org/10.1086/682211>
- Tokarev P.I. 2002. Morfologiya i ul'trastruktura pyl'tsevykh zoren [Morphology and ultrastructure of pollen grains]. Moscow. 51 p. (In Russ.).
- Vvedensky A.I. 1935. Genus *Tulipa* L. – Flora of the U.S.S.R. Leningrad, Translated by Dr. N. Landau, 1968. Vol. 4. P. 246–280. <https://www.biodiversitylibrary.org/item/95464#page/288/mode/1up>
- Yang Luo, Lu Lu, Alexandra H. Wortley, De Zhu Li, Hong Wang, Stephen Blackmore. 2015. Evolution of Angiosperm Pollen. 3. Monocots. – Ann. Missouri Bot. Gard. 101: 406–455.