

## ВИДОВЫЕ ЭКОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКТАРА МЕДОНОСНЫХ РАСТЕНИЙ

Кайгородов Р.В.<sup>1,2</sup>, Кулешова Т.С.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Естественно-научный институт Пермского государственного национального исследовательского университета, Россия (614990, г. Пермь, ул. Генкеля, 4), e-mail: r.kaigorodov@yandex.ru

<sup>2</sup>Тобольская комплексная научная станция УрО РАН, Россия (626152, Тюменская область, г. Тобольск, ул. имени Академика Юрия Осипова, 15)

---

Методом высокоэффективной жидкостной хроматографии исследован состав нектара основных медоносных и лекарственных растений умеренного пояса: клевера ползучего (*Trifolium repens* L.), ивы белой (*Salix alba* L.), липы мелколистной (*Tilia cordata* L.) и донника белого (*Melilotus albus* L.). Статистически обоснованы видовые биохимические показатели нектара по содержанию водорастворимых витаминов, свободных аминокислот, алифатических карбоновых кислот и фенольных соединений. Нектар травянистых растений клевера ползучего и донника белого отличался от нектара древесных растений липы мелколистной и ивы белой более высоким содержанием аминокислот, витаминов и фенольных соединений. Приведены данные по основным группам насекомых, опыляющих исследованные виды растений. Установлена взаимосвязь состава нектара с систематическим положением растений, а также продемонстрирован коэволюционный аспект между биохимическим составом нектара и пищевыми предпочтениями насекомых-опылителей.

---

Ключевые слова: нектар, состав, эколого-биохимические функции, медоносные растения, насекомые-опылители.

## SPECIFIC ECOLOGICAL-BIOCHEMICAL PROPERTIES OF NECTAR OF MELLIFEROUS PLANTS

Kaigorodv R.V.<sup>1,2</sup>, Kuleshova T.S.<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Institute of natural science of Perm state university, Russia (614990, Perm, Genkel str., 4), e-mail: r.kaigorodov@yandex.ru

<sup>2</sup>Federal State Institution of Science Tobolsk Complex Scientific Station UD RAS, Russia (626152, Tobolsk, st. Academician Osipov d.15), e-mail: r.kaigorodov@yandex.ru

---

Nectar samples of the main melliferous plants: white clover (*Trifolium repens* L.), white willow (*Salix alba* L.), small-leaved lime (*Tilia cordata* L.) and white melilot (*Melilotus albus* L.) was studied. Contents of water-soluble vitamins, free amino acids, aliphatic carbonic acids and phenolic compounds was determined using high-performance liquid chromatography (HPLC) methods. Specific biochemical content of melliferous plants nectar was statistically supported. Studied plant species differed in the nectar composition and visited by different insects groups. Nectar of herbal plants differed from nectar of woody plants in higher content of amino acids, vitamins and phenolic compounds. The interrelation of composition of nectar with the systematic provision of plants is established and also showed coevolutionary aspect between biochemical composition of nectar and food preferences of insects pollinators.

---

Keywords: nectar, content, ecological-biochemical functions, melliferous plants, insects pollinators.

Для рационального использования природных ресурсов важнейшее значение имеют фундаментальные исследования сложных механизмов взаимодействия всех компонентов экосистем. Взаимоотношения между насекомыми-опылителями и цветками растений, необходимые для питания первых и размножения вторых, во многом связаны с биохимическими факторами. Запах, окраска и пищевая ценность нектара и пыльцы зависят от состава соответствующих компонентов цветка [2]. Состав нектара и других частей цветка, например пыльцы и лепестков, являясь результатом длительной и сложной коэволюции

растений и насекомых-опылителей, может меняться в процессе адаптации растений к локальным условиям опыления [4; 9].

Хотя экология опыления хорошо изучена, главным образом в морфологическом и анатомическом плане, биохимической стороне этого процесса уделялось до последнего времени недостаточно внимания. Применение современных инструментальных методов химического анализа позволяет идентифицировать микроколичества органических веществ и способствует углублению представлений о биохимическом составе нектара и его экологических функциях.

Медоносные растения, точнее их нектар и пыльца, служат важными компонентами природных и сельскохозяйственных экосистем, поскольку являются источниками питания для медоносных пчёл и большого числа других опылителей.

Знания о составе нектара растений и его экологическом значении для других групп организмов, в частности насекомых, птиц, микроорганизмов, по-прежнему весьма ограничены, что делает необходимым продолжение эколого-биохимических исследований нектара. Исследование состава нектара медоносных растений важно для понимания эколого-биохимических процессов в ландшафтах и их планирования, для углубления представлений о процессах адаптации растений к опылению определенными группами или даже определенным видом насекомых.

Прикладное значение исследований видится нам в оценке пищевой ценности медоносных растений для пчёл, в установлении биохимической взаимосвязи состава нектара и монофлорных сортов мёда, что необходимо для подтверждения ботанико-географического происхождения мёда и выявления его фальсификаций. Данные, полученные нами, представляют определенный интерес для сравнительного анализа состава нектара других видов растений.

### **Материалы и методы исследований**

Объектами исследований являлись цветки основных медоносных растений умеренного пояса (Kirk, Howes, 2012): клевер ползучий (*Trifolium repens* L.) (n=44); донник белый (*Melilotus albus* Medik.) (n=44); липа мелколистная (*Tilia cordata* L.) (n=44); ива белая (*Salix alba* L.) (n=44). Растения собраны в разных ландшафтно-географических зонах умеренного пояса весной и летом 2012–2014 гг. В Пермском крае (Россия) материал собирали в южно-таёжной подзоне тайги и подтаёжной зоне. В федеральной земле Нижняя Саксония (Германия) материал собран в зонах смешанных и широколиственных лесов. Сбор материала проводился в экосистемах с разной степенью антропогенной нагрузки: урбанизированные участки, сельскохозяйственные угодья и особо охраняемые природные территории. Растительный материал, отобранный в экосистемах разных типов, в том числе в

антропогенных участках, обладал однотипными морфолого-анатомическими признаками без патологических изменений (некрозы, мелколиственность и т.д.). Растения с явными признаками морфологических отклонений в исследованиях не использовались. Сбор материала проводили одинаковый период суток: в утреннее время (с 9.00 до 10.00 часов), в ясную погоду, за сутки до сбора погода была ясная, сухая.

Для выделения нектара из цветков медоносных растений использовали метод смывания, традиционно применяемый для определения сахаров в нектаре [1]. Навеску свежих цветков 0,5 г заливали 10 см<sup>3</sup> дистиллированной воды с температурой 25 °С, интенсивно встряхивали в течение 30 минут и фильтровали экстракт через бумажный фильтр. Перед хроматографированием экстракты фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 45 мкм. Всего проанализировано 176 проб нектара медоносных растений в 3-кратной аналитической повторности.

Химический состав нектара: содержание свободных аминокислот, водорастворимых витаминов, алифатических карбоновых кислот и фенольных соединений определяли методом высокоэффективной жидкостной хроматографии с ультрафиолетовым детектором (ВЭЖХ-УФ) на приборе Ultimate 3000 (Dionex, Германия). Тип хроматографической колонки - Acclaim<sup>®</sup> C<sub>18</sub>; 3 мкм; 120 Å; 2,1×210 мм. В качестве подвижной фазы использовались элюенты: ацетонитрил (сорт 0 «ОСЧ» для ВЭЖХ) и фосфатный буфер в концентрациях от 25 до 40 мМ и с уровнем кислотности рН от 2,9 до 5,5 в зависимости от физико-химических свойств исследуемых веществ. Для оптимальной идентификации соединений были определены ультрафиолетовые спектры водных растворов исследуемых веществ на спектрофотометре СФ-2000 с диодной матрицей. Результаты химического анализа выражали в миллиграммах (мг) соответствующего вещества в нектаре в пересчете на 100 г цветков, далее мг/100 г цветков.

Статистическую обработку данных проводили в программе SigmaPlot 11.0 с использованием методов вариационной статистики и дисперсионного анализа. Оценивали характер распределения данных, достоверность средних значений, стандартное отклонение. Варианты сравнивали между собой с применением критерия Фишера и показателя наименьшей существенной разности на 5%-ном уровне значимости (НСР<sub>05</sub>).

### **Результаты и их обсуждения**

Исследованные виды относятся к основным медоносным растениям умеренной природной зоны, обеспечивая опылителей нектаром и пыльцой в разные периоды вегетационного сезона [7].

Полученные средние величины по содержанию свободных аминокислот, водорастворимых витаминов, алифатических карбоновых кислот и фенольных соединений

подчинялись закону нормального распределения. Большое количество проб нектара, отобранных у цветков из разных природных зон и в разных экологических условиях, позволяет считать полученные данные характерными видовыми показателями биохимического состава на 5%-ном уровне значимости.

В нектаре растений обнаруживают 12 аминокислот: аргинин, гистидин, лизин, триптофан, фенилаланин, метионин, треонин, лейцин, изолейцин, валин, глутаминовая и аспарагиновая кислоты. Нами изучен аминокислотный состав медоносных растений на примере четырех наиболее часто присутствующих в нектаре и мёде аминокислот.

Как показали результаты, нектар клевера ползучего отличался повышенным содержанием аминокислот: фенилаланина, гистидина, аргинина. В нектаре липы мелколистной отмечено максимальное содержание лейцина. Нектар донника белого характеризовался низким содержанием аргинина и лейцина. В минимальных количествах в нектаре липы мелколистной содержался гистидин, в нектаре ивы белой – фенилаланин (табл. 1).

Аминокислоты в нектаре растений служат важным источником азота для насекомых-опылителей. По некоторым данным, в 0,4 мл нектара содержится около 840 мМ аминокислот, что обеспечивает суточную потребность организма насекомых азотом. Имеется некоторая взаимосвязь между эволюционным развитием растений и их аминокислотным составом.

**Таблица 1**

Содержание аминокислот в нектаре медоносных растений, мг/100 г цветков

Аминокислота	Вид растения				НСР <sub>05</sub>
	Ива белая n=44	Клевер ползучий n=44	Липа мелколистная n=44	Донник белый n=44	
Фенилаланин	4,76±0,54	8,93±1,25	5,78±0,76	7,89±1,31	0,98
Гистидин	1,23±0,11	3,45±0,23	1,09±0,10	2,76±0,76	0,59
Аргинин	8,77±1,05	9,34±0,76	6,76±0,54	3,48±0,45	0,51
Лейцин	2,45±0,65	1,24±0,18	3,45±0,34	0,98±0,26	0,75
Примечания. 1. НСР <sub>05</sub> – наименьшая существенная разница; 2. ± - стандартное отклонение; 3. n – количество проб.					

В нектаре цветков древесных растений содержание аминокислот существенно ниже, чем в цветках травянистых растений. По мнению некоторых исследователей, развитие растений происходило по пути повышения содержания аминокислот в нектаре, что связано, возможно,

с коэволюцией питательной потребности насекомых [8]. Сумма 4 аминокислот в нектаре исследованных нами древесных растений (липа мелколистная, ива белая) была ниже, чем у травянистых растений (клевер ползучий, донник белый). Таким образом, полученные нами данные подтверждают установленную ранее филогенетическую закономерность формирования состава нектара.

Недавно было показано, что аминокислоты по сравнению с сахарами имеют меньшее значение в качестве пищевых аттрактантов для некоторых насекомых, главным образом для пчёл [6]. Однако авторами приведенной работы отмечается тот факт, что аминокислота фенилаланин в сочетании с сахарами все же играет определенную роль в привлечении пчёл к цветку. Как отмечалось выше, для других опылителей, например бабочек, не получающих азотистые соединения из пыльцы, аминокислоты нектара имеют большее значение в питании и пищевом поведении, чем для других опылителей, например пчёл и птиц.

Подробных данных по содержанию витаминов в нектаре отдельных видов растений в литературе последнего времени относительно немного. Известно, что в нектаре растений содержится аскорбиновая кислота (витамин С), которая выполняет функцию естественного антиоксиданта и предотвращает окисление многих важных органических веществ. Имеются данные о содержании в нектаре других витаминов: В<sub>3</sub>, В<sub>5</sub>, В<sub>6</sub>, А, Е [7].

В результате наших исследований были выявлены видовые особенности содержания трех витаминов в нектаре медоносных растений (табл. 2).

**Таблица 2**

Содержание водорастворимых витаминов в нектаре медоносных растений, мг/100 г цветков

Витамин	Вид растения				НСР <sub>05</sub>
	Ива белая n=44	Клевер ползучий n=44	Липа мелколистная n=44	Донник белый n=44	
С	0,45±0,09	1,15±0,23	0,98±0,21	1,55±0,71	0,38
В <sub>3</sub>	0,23±0,07	1,23±0,75	0,65±0,12	0,98±0,32	0,12
В <sub>6</sub>	0,15±0,06	0,28±0,11	0,20±0,10	0,59±0,14	0,25
Примечания. 1. НСР <sub>05</sub> – наименьшая существенная разница; 2. ± - стандартное отклонение; 3. n – количество проб.					

Как видно из таблицы 2, нектар донника белого обладал повышенным содержанием витаминов С и В<sub>6</sub>. Максимальное содержание витамина В<sub>3</sub> отмечено в нектаре клевера ползучего. Минимальным содержанием трех витаминов характеризовался нектар ивы белой.

Результаты свидетельствуют, что нектар цветковых растений, вероятно, отличается более высоким содержанием витаминов, в отличие от древесных растений, как и в случае с аминокислотами. Таким образом, прослеживается некоторая корреляция витаминного состава нектара с филогенетическим положением растений, что требует отдельного более глубокого исследования.

Витамины играют важную роль в питании и функционировании организма насекомых. Установлено, что добавка витаминов С и Е в подкормку медоносных пчёл (*Apis mellifera*) повышает их устойчивость в зимний период и увеличивает силу пчелиных семей [3]. Видовой состав растительных сообществ будет сказываться на обеспеченности насекомых витаминами и влиять, таким образом, на их устойчивость к неблагоприятным факторам внешней среды.

Было изучено содержание карбоновых кислот в нектаре медоносных растений. Результаты показали, что содержание карбоновых алифатических кислот имеет достоверные межвидовые отличия в нектаре медоносных растений. Повышенное содержание яблочной, лимонной и фумаровой кислот установлено в нектаре ивы белой, минимальное – у клевера ползучего и донника белого. Повышенное содержание щавелевой кислоты отмечено в нектаре клевера ползучего, а минимальное содержание – в нектаре липы мелколистной. Кроме того, нектар липы мелколистной отличался пониженным содержанием яблочной и лимонной кислот, а также отсутствием фумаровой кислоты (табл. 3).

**Таблица 3**

Содержание карбоновых алифатических кислот в нектаре растений, мг/100 г цветков

Карбоновая кислота	Вид растения				НСР <sub>05</sub>
	Ива белая n=44	Клевер ползучий n=44	Липа мелколистная n=44	Донник белый n=44	
Щавелевая	0,65±0,08	1,22±0,41	0,37±0,25	0,87±0,12	0,31
Яблочная	10,73±2,25	4,05±0,73	1,04±0,23	4,98±0,23	2,45
Лимонная	34,76±7,34	4,18±0,62	0,31±0,09	2,15±0,31	2,15
Фумаровая	1,24±0,04	0,09±0,02	н.о.	0,07±0,03	0,75
Примечания. 1. НСР <sub>05</sub> – наименьшая существенная разница; 2. ± - стандартное отклонение; 3. n – количество проб; 4. н.о. – не обнаружено, ниже предела обнаружения метода, т.е. менее 1,0 мг/100 г.					

Карбоновые алифатические кислоты в нектаре растений выполняют важные функции в роли феромонов, придающих аромат и привлекающих насекомых к цветку. За счёт

поддержания кислой среды кислоты нектара предотвращают его бактериальное поражение [5].

Фенольные соединения представляют собой многочисленный и интересный в эколого-биохимическом плане класс вторичных метаболитов растений. Вторичные метаболиты выполняют ряд важных экологических функций, необходимых для нормального развития растений, ведущих прикрепленный образ жизни. Пищевые аттрактанты и детергенты насекомых изучались очень интенсивно в 60-70-е годы XX столетия [10]. Известно, что вторичные метаболиты растений почти всех классов относятся к пищевым аттрактантам и детергентам для разных групп насекомых: тлей, жуков, бабочек, молей и др. Заслуживает внимания тот факт, что химическая природа аттрактантов существенным образом влияет на пищевое поведение насекомых. Видовые, сезонные и прочие особенности в составе нектара необратимо должны влиять на его пищевые достоинства и очень четко определять круг насекомых-опылителей, посещающих цветок того или иного вида растений.

В разных частях цветка фенольные соединения выполняют специфические функции. Фенольные соединения образуют большую группу соединений, обуславливающих окраску лепестков цветка и интенсивно пигментированных структур цветка, так называемых указателей нектара [2]. В составе нектара фенольные соединения нектара играют роль в создании запахов цветка, привлекающих опылителей или, напротив, отпугивающих насекомых-расхитителей нектара. Антимикробные, фунгицидные, антиоксидантные свойства фенольных соединений предотвращают поражение нектара и цветка патогенными организмами [5].

Медоносные пчелы, как, очевидно, и другие опылители, используют биологически активные свойства фенольных соединений для нормальной жизнедеятельности, борьбы с возбудителями болезней и повышения устойчивости к неблагоприятным абиотическим условиям.

В таблице 4 представлены данные по содержанию некоторых наиболее распространенных представителей фенольных соединений в нектаре растений.

**Таблица 4**

Содержание фенольных соединений в нектаре медоносных растений, мг/100 г цветков

Фенольные соединения	Вид растения				НСР <sub>05</sub>
	Ива белая n=44	Клевер ползучий n=44	Липа мелколистная n=44	Донник белый n=44	
Галловая кислота	16,78±1,03	19,15±2,15	14,54±1,65	17,91±2,13	1,54
Кофейная кислота	12,45±1,48	5,67±0,56	1,23±0,45	8,53±1,04	2,92

Салициловая кислота	3,45±1,05	7,98±1,35	0,89±0,11	6,34±1,98	2,04
Кверцетин	0,15±0,06	2,12±0,54	4,34±1,11	1,98±0,34	1,22
Примечания. 1. НСР <sub>05</sub> – наименьшая существенная разница; 2. ± - стандартное отклонение; 3. n – количество проб.					

Данных по видовым особенностям состава фенольных соединений в нектаре растений относительно немного. Наши исследования показали, что нектар медоносных растений проявляет достоверные видовые отличия по содержанию фенольных кислот (галловой, кофейной, салициловой) и флавоноида (кверцетина).

Ряд исследований состава натуральных монофлорных мёдов, проведенных разными авторами в последние годы, свидетельствует о тесной связи между содержанием фенольных соединений и ботаническим происхождением монофлорного мёда, т.е. и с видовыми особенностями состава нектара. Исследование состава нектара представляет интерес для дальнейших эколого-биохимических исследований медоносных растений и для установления закономерностей формирования состава мёда как источника пищи пчёл и других животных.

Анализ данных многолетних исследований британских авторов [7] позволил оценить значение изученных нами видов медоносных растений для разных групп насекомых. В таблице 5 обобщены сведения о пищевом значении медоносных растений для медоносных пчёл, одиночных пчёл, короткохоботных (средняя длина хоботка 7,5 мм) и длиннохоботных видов шмелей (средняя длина хоботка более 7,5 мм, иногда до 13 мм у *Bombus hortorum*).

**Таблица 5**

Значение медоносных растений для разных групп насекомых-опылителей

Вид растения	Пищевой ресурс	Значение для групп насекомых
Ива белая	Источник пыльцы, частично нектара	Медоносные пчёлы – высокое, одиночные пчёлы – высокое, короткохоботные шмели – высокое, длиннохоботные шмели - высокое
Липа мелколистная	Источник нектара	Медоносные пчёлы – высокое, одиночные пчёлы – низкое, короткохоботные шмели – высокое, длиннохоботные шмели - среднее
Клевер ползучий	Источник нектара, частично пыльцы	Медоносные пчёлы – высокое, одиночные пчёлы – среднее, короткохоботные шмели – высокое, длиннохоботные шмели – высокое
Донник белый	Источник нектара, частично пыльцы	Медоносные пчёлы – высокое, одиночные пчёлы – среднее, короткохоботные шмели – высокое, длиннохоботные шмели - высокое

Исследованные нами медоносные растения отличаются своим значением для разных групп насекомых. Цветки ивы посещаются активно многими группами насекомых, поскольку этот вид растений является одним из самых ранних весенних источников пыльцы и нектара для многих насекомых. Липа мелколистная, в качестве источника нектара, посещается главным образом медоносными пчёлами и шмелями с коротким хоботком, в то время как для шмелей с длинным хоботком этот вид имеет среднее значение, а для одиночных пчёл – низкое. Клевер ползучий и донник белый, относясь к одному семейству бобовых (*Fabaceae*), имеют равное значение для рассматриваемых 4 групп насекомых.

Клевер ползучий и донник белый активно посещаются медоносными пчёлами и шмелями и в меньшей степени опыляются одиночными пчёлами. Последняя группа насекомых посещает цветки клевера, донника и некоторых других видов бобовых для сбора пыльцы [7].

Посещаемость цветков зависит не только от состава нектара, но и от многих других факторов, таких как количество нектара, окраска и анатомические особенности цветка и насекомого и т.д.

Целенаправленные исследования взаимосвязи растений с определенными видами насекомых-опылителей с эколого-биохимических позиций представлены незначительным числом работ и посвящены, главным образом, роли окраски и запаха. Пищевые вещества, как пищевые аттрактанты и детерrentы, изучены в основном в вегетативных частях растений с оценкой их роли для растительноядных насекомых [2].

Исследование пищевых предпочтений отдельных видов насекомых в комплексе с изучением состава нектара растений является перспективным в плане разработки биологических методов регуляции видового состава ландшафтов, в частности агроландшафтов.

### **Выводы**

В результате исследований определены характерные видовые показатели содержания представителей четырех классов органических веществ: витаминов, аминокислот, карбоновых кислот и фенольных соединений, входящих в состав нектара важнейших медоносных растений умеренной природной зоны. Анализ источников литературы и собственных данных показал взаимосвязь состава нектара с систематическим положением растений, а также продемонстрировал коэволюционный аспект между биохимическим составом нектара и пищевыми предпочтениями насекомых. Исследованные соединения выполняют важные экологические функции в нектаре растений, привлекая насекомых-опылителей и обеспечивая их питанием, предотвращая окисление и микробное поражение нектара.

Продолжение исследований видится нам в расширении числа идентифицируемых органических веществ в составе нектара, увеличении числа видов растений, а также в исследованиях пищевых предпочтений насекомых и эколого-биохимической адаптации растений и опылителей друг к другу при разных экологических условиях. Решение эколого-биохимических вопросов антропоэкологии параллельно с морфолого-анатомическими исследованиями видится нам весьма перспективным для понимания сложных взаимоотношений между насекомыми и растениями в экосистемах, что необходимо для рационального планирования ландшафтов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке задания 2014/153 государственных работ в сфере научной деятельности в рамках базовой части государственного задания Минобрнауки России (проект 144, № гос. рег. 01201461915).*

### Список литературы

1. Ливенцева Е.К. О методике определения нектаропродуктивности растений // Пчеловодство. – 1954. - № 11. – С. 33–39.
2. Харборн Д. Введение в экологическую биохимию. - М. : Мир, 1985. – 311 с.
3. Farjan M., Łopieńska-Biernat E., Lipiński Z., Dmitryjuk M., Żółotowska K. Supplementing with vitamin C the diet of honeybees (*Apis mellifera carnica*) parasitized with *Varroa destructor*: effects on antioxidative status // Parasitology. – 2012. - Vol. 141 (6). – P. 770–776.
4. Harborn J.B., Smith D.M. Correlations between anthocyanin chemistry and pollination ecology of *Polemoniaceae* // Biochemical Systematic and Ecology. – 1978. - Vol. 6. – P. 127–130.
5. Heil M. Nectar: generation, regulation and ecological functions // Trends in plant science. – 2011. - Vol. 16 (4). – P. 191-200.
6. Kim Y.S., Smith B.H. Effect of an amino acid on feeding preferences and learning behavior in the honey bee *Apis mellifera* // Journal of Insect Physiology. – 2000. - Vol. 46. – P. 793–801.
7. Kirk W.D.J., Howes F.N. Plant for Bees. IBRA. – 2012. – 311 p.
8. Shimizu A., Dohzono I., Nakaji M., Roff D.A., Miller III D. G., Osato S., Yajima T., Niitsu S., Utsugi N., Sugawara T., Yoshimura J. Fine-tuned Bee-Flower Coevolutionary State Hidden within Multiple Pollination Interactions // Scientific Reports. – 2014. - Vol. 4. – P. 1–9.
9. Sun M., Gross K., Schiestl F.P. Floral adaptation to local pollinator guilds in a terrestrial orchid // Annals of botany. – 2014. - Vol. 13 (2). - P. 289–300.
10. Zielske A.G., Simons J.N., Silverstein R.M. A flavone feeding stimulant in alligatorweed // Phytochemistry. – 1972. - Vol. 11. – P. 393–396.

**Рецензенты:**

Боронникова С.В., д.б.н., профессор, заведующая кафедрой ботаники и генетики растений, ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», г. Пермь;

Ерёмченко О.З., д.б.н., профессор, заведующая кафедрой физиологии растений и микроорганизмов, ФГБОУ ВПО «Пермский государственный национальный исследовательский университет», г. Пермь.