**Zeitschrift:** Candollea: journal international de botanique systématique =

international journal of systematic botany

**Herausgeber:** Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève

**Band:** 12 (1949)

**Artikel:** La vascularisation du tube floral chez les Onagracées

Autor: Baehni, C. / Bonner, C. E. B.

**DOI:** https://doi.org/10.5169/seals-880448

### Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

#### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

### Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

**Download PDF:** 19.11.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

# La vascularisation du tube floral chez les Onagracées

par

### Ch. Baehni et C. E. B. Bonner

Matériel étudié. — Megapterium missouriense Spach. Plantes vivantes cultivées au Jardin botanique, Genève. — Kneiffia velutina Pennell. Pl. viv. cult. Jard. bot. Genève. — Lavauxia mutica Spach. Pl. viv. cult. Jard. bot. Genève. — Taraxia ovata (Nutt.) Small. Etats-Unis, Californie, près de Windsor, 20.III.1902. Heller et Brown 5103. — Eucharidium Breweri Gray. Etats-Unis, Californie, La Puerta Creek, Stanislaus, III.1903. G.D.E. Elmer 4343. — Fuchsia triphylla L. Pl. viv. cult. Jard. bot. Genève. — Fuchsia coccinea Soland. Madeira, Funchal, 4.VIII.1900. Bornmüller 605. — Fuchsia procumbens Cunn. Nouvelle-Zélande, ex horto Crest, 1877. Herb. Marc Micheli. — Gaura sinuata Nutt. Pl. viv. cult. Jard. bot. Genève. — Clarkia elegans Dougl. Etats-Unis, Californie, Sepulveda Canyon, Santa-Monica Mts. 25.V.1932, ex herb. L. C. Wheeler 759. — Jussiaea myrtifolia Camb. Paraguay, in stagnis, in regione cursus superioris fluminis Apa, XII.1901. Hassler 8075.

\* \* \*

Des travaux antérieurs (Bonner 1948, Baehni et Bonner 1948) nous ont conduits à nous demander quelle était la signification exacte de ces petits faisceaux qui, partant des faisceaux d ou L, vont innerver la portion basilaire du tube floral chez certains Oenothera, Circaea, et Fuchsia, mais qui manquent complètement chez les Lopezieae. Plusieurs explications se présentaient à l'esprit : faisceaux placentaires devenus inutiles par la stérilité partielle des carpelles, faisceaux staminaux superflus après la diminution générale (mais purement hypothétique) du nombre d'étamines chez les Onagracées, faisceaux spécifiquement glandulaires desservant les bourrelets (quand ceux-ci existent) et persistant comme reliques dans les parois du tube quand les bourrelets ont disparu. Au fur et à mesure de l'étude de ces faisceaux, l'impression se précisait qu'on était en présence non pas d'un ensemble de

faisceaux à fonction définie, mais plutôt de faisceaux « disponibles » pour diverses tâches. Or ce fait était d'autant plus frappant qu'une assez grande économie préside en général, et particulièrement chez les Onagracées, à la distribution des faisceaux dans la fleur.

Le terme de tube floral qui est employé ici n'est peut-être pas très bien choisi car ce « tube » est plein chez les Circaea et les Taraxia (c'est donc une colonne) mais creux et court chez les Epilobium et

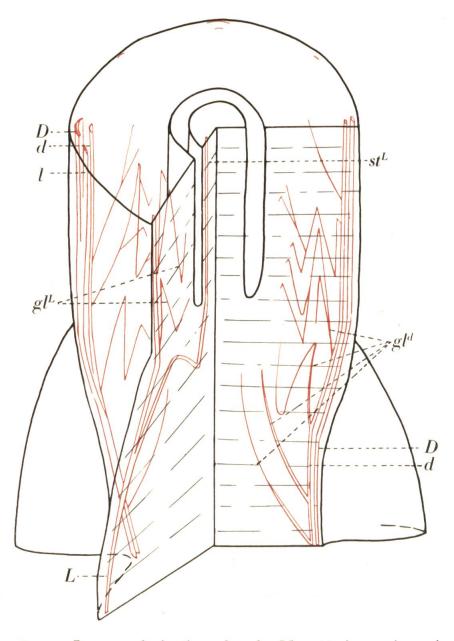


Fig. 64. — La vascularisation chez le Megapterium missouriense Spach ( $\times$  20).

les Lopezieae, creux et long ou même très long chez les Oenothera, les Megapterium et les Lavauxia; mais ce terme est préférable à celui de tube calycinal dont on use si souvent et qui est fallacieux car il laisse croire qu'il est formé par la concrescence des pièces du calice alors que le sommet de l'ovaire, le style, le calice et même la corolle sont intéressés dans sa formation (cf. Duchartre 1842, Johansen 1931, Brandegee 1914). Il est aussi meilleur que celui d'hypanthium qui n'aurait jamais dû être utilisé dans les descriptions des fleurs d'Onagracées.

Les faisceaux  $^1$  principaux qui parcourent cette partie de la fleur sont les faisceaux L et D, ces derniers dédoublés, comme on sait (cf. Bonner 1948) en  $^2$  faisceaux parallèles D et d. Les uns comme les autres émettent des latérales, mais les faisceaux secondaires qui se multiplient dans la paroi du tube (et qui portent le signe gl) sont émis surtout par les faisceaux d, les faisceaux L en produisant aussi, mais dans une moindre mesure.

Chez les Megapterium missouriense, ils s'échappent à des hauteurs différentes, pénètrent dans l'épaisseur de la paroi, montent, descendent, remontent et redescendent, suivant une ligne brisée en plusieurs endroits. De la base de ces panneaux de lignes zigzagantes, des faisceaux arqués se dirigent, en suivant une courbe régulière, vers la base du style (fig. 64); le Kneiffia velutina Pennell présente, en plus simple, une disposition analogue.

On a appris, par les travaux de Weiland (1941), que le tube floral dans cette espèce — et d'autres voisines — s'accroît essentiellement par l'allongement des cellules et non par des divisions cellulaires; une telle disposition des faisceaux en zig-zag peut probablement faciliter cet allongement ou pourrait s'expliquer aussi par l'allongement à des rythmes différents des divers feuillets qui constituent le tube.

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup> Les abréviations qui désignent les faisceaux sont les suivantes :

D Faisceau dans la paroi de l'ovaire fournissant les éléments allant innerver les tépales.

d Faisceau dans la paroi de l'ovaire fournissant les éléments allant innerver le verticille extérieur d'étamines et les faisceaux placentaires.

gl Faisceau innervant la région glandulaire.

L Faisceau dans la paroi de l'ovaire fournissant les éléments allant innerver les pétales, le verticille intérieur d'étamines et le style.

l Branches latérales d'un faisceau.

o Faisceau placentaire.

st Faisceau innervant le style.

De semblables faisceaux brusquement coudés se retrouvent chez les *Lavauxia mutica* (fig. 65) où certaines latérales de *d* émettent des sortes de fouets retombant subitement.

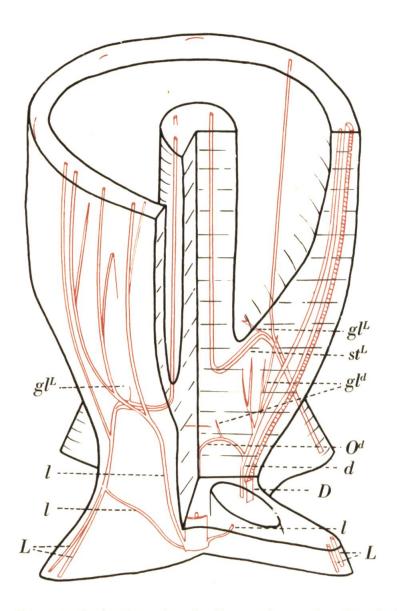


Fig. 65. — La vascularisation chez le Lavauxia mutica Spach (X 20).

Les faisceaux glandulaires sont relativement peu nombreux; ils naissent à partir du dernier faisceau placentaire  $o^d$  et, plus haut, du faisceau d lui-même; dans l'aile, ils prennent naissance isolément sur la branche st du faisceau L, à l'endroit où cette branche s'infléchit subitement pour pénétrer en profondeur.

Chez les *Taraxia ovata* enfin, des arcs irrégulièrement brisés, rappelant ceux des *Megapterium*, représentent des faisceaux placentaires mais qui se trouvent dans la région stérile de l'ovaire; ces faisceaux restent simples et ils sont peu nombreux (fig. 66).

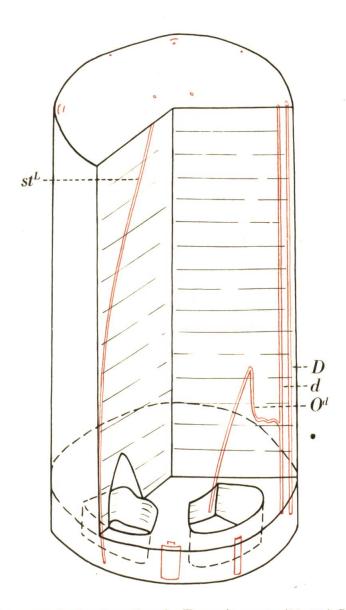


Fig. 66. — La vascularisation chez le *Taraxia ovata* (Nutt.) Small ( $\times$  25).

L'Eucharidium Breweri possède un autre type de développement des faisceaux gl; ici, brusquement, les faisceaux d produisent chacun une paire de véritables queues de cheval (plus touffues en réalité

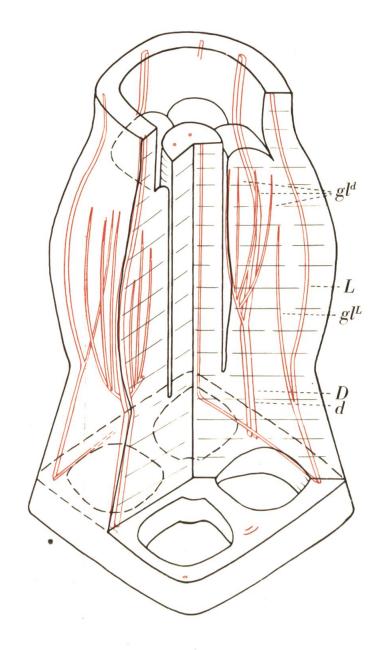


Fig. 67. — La vascularisation chez l'Eucharidium Breweri Gray (× 30).

qu'elles ne sont dessinées sur la fig. 67) dont les brins partent à peu près tous au même niveau, se dirigent tout droit vers les bourrelets glanduleux accolés à la paroi du tube floral et dans lesquels ils pénètrent profondément (fig. 67) comme deux échevaux de commissurales. Les dépendances analogues des faisceaux L sont en revanche peu ramifiées ; elles pénètrent aussi dans les bourrelets mais fonctionnent

comme médianes par rapport aux queues de cheval commissurales (fig. 66).

Chez le Fuchsia triphylla, des queues semblables se trouvent produites aussi bien par les faisceaux L que par les faisceaux d; elles vont innerver les bourrelets qui sont, ici, nettement distincts du tube et s'y ramifient abondamment (fig. 68). C'est probablement quelque chose de semblable que Schoenichen (1924) a très sommairement représenté (fig. 173) et rapidement décrit chez une espèce de Fuchsia dont il ne donne pas le nom spécifique.

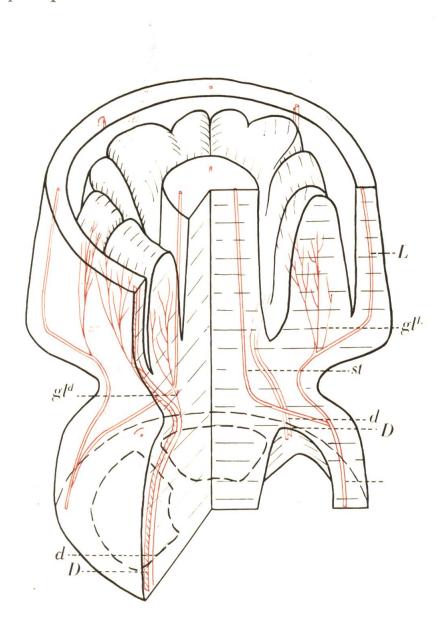


Fig. 68. — La vascularisation chez le Fuchsia triphylla L. ( $\times$  20).

Les Gaura sinuata, eux qui n'ont pas de bourrelets à innerver, présentent un véritable manchon de mailles dans l'épaisseur du tube floral, mailles qui sont formées par l'anastomose entre elles des latérales produites par D+d (les deux sont soudés sur la moitié de la hauteur du renflement du tube floral) et L (fig. 69).

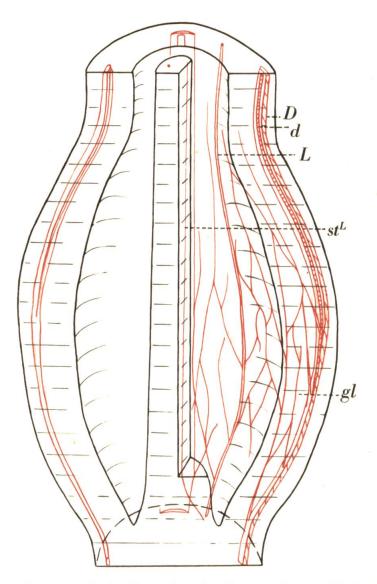


Fig. 69. — La vascularisation chez le Gaura sinuata Nutt. (× 25).

Les *Fuchsia coccinea* montrent quelque chose de semblable, mais en plus simple; les mailles sont rarement fermées et les veinules font penser à ce qu'on observe chez les *Fuchsia triphylla*, avec cette différence que chez ces derniers tout se passe dans les bourrelets tandis que chez les *Fuchsia coccinea*, tout est dans la paroi du tube (fig. 70).

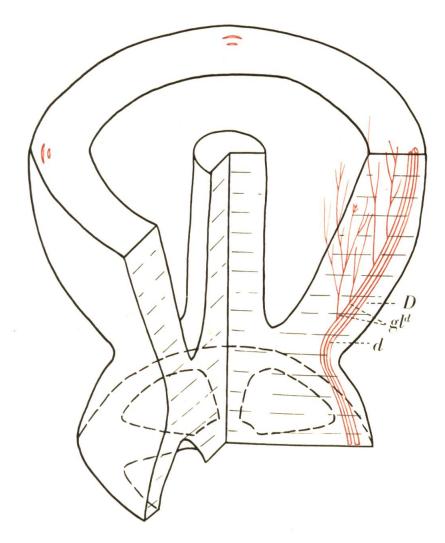


Fig. 70. — La vascularisation chez le Fuchsia coccinea Soland. ( $\times$  25).

Enfin, le développement de ces queues est le moins apparent chez les Fuchsia procumbens où les latérales émises par L ou d sont peu nombreuses ou même uniques, se divisent rarement et s'arrêtent très bas dans la paroi du tube (fig. 71).

En présence d'un pareil développement des faisceaux qui se dirigent vers les bourrelets glanduleux chez les *Eucharidium* (fig. 67), certains *Clarkia* (observation inédite) et *Fuchsia* (fig. 68 et Bonner 1948: fig. 23), chez les *Circaea* (id., fig. 24), la question se pose inévitablement: les bourrelets représentent-ils un stade de dégradation d'étamines autrefois présentes? On peut penser, en face d'un nombre faible et constant des étamines chez les Onagracées (1, 2, 4, 8), que l'on a affaire à une famille naturelle fortement spécialisée et où l'androcée s'est simplifié. Remarquons que si les bourrelets ne se présentent

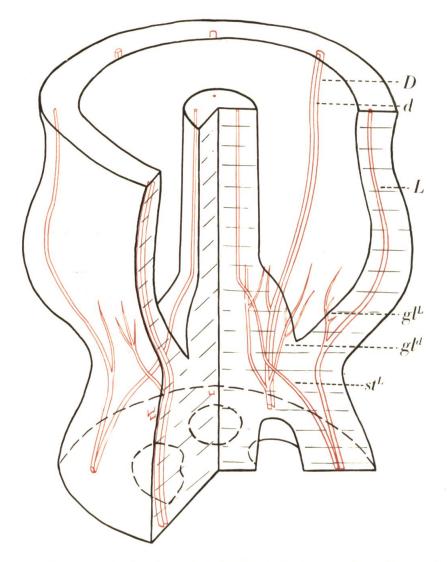


Fig. 71. — La vascularisation chez le Fuchsia procumbens Cunn. ( $\times$  25).

pas sous la forme de calottes plus ou moins soudées à la paroi du tube floral, ils ont parfois une forme trilobée (Fuchsia triphylla par ex., fig. 68) qu'on pourrait prendre pour des étamines sessiles, réduites à un connectif très large flanqué de deux anthères plus étroites, évidemment stériles.

Il n'est pas sans intérêt de relever ici que la vascularisation n'apporte aucune preuve du bien-fondé de cette interprétation. Hors le fait que les vaisseaux, comme il a été dit plus haut, sont le plus souvent fort nombreux, beaucoup plus nombreux que ceux qu'on observerait s'il s'agissait d'étamines, il faut encore signaler ceci : les lobes latéraux (les plus petits) reçoivent des faisceaux directs, tandis que les lobes médians (les plus gros) ne reçoivent que des faisceaux dérivés des

premiers. On a par conséquent peine à reconnaître dans ces structures des étamines qui auraient conservé une partie importante de leur morphologie externe alors que se modifiait profondément — et jusqu'à devenir méconnaissable — la vascularisation généralement si simple des étamines. D'ailleurs la forme de la vascularisation s'opposerait à cette interprétation, bien que van der Hammen (1947-48) ait cité des cas de bifurcation des filets et que Ozenda (1949: 80) ait montré que chez les *Schizandra Henryi* « le faisceau se divise plusieurs fois suivant un mode provisoirement dichotomique, dans la masse parenchymateuse que forme le connectif très élargi en écusson. »

On ne peut qu'être frappé en outre par la constatation que le nombre des bourrelets ne va pas de pair avec le développement ou l'avortement des pétales. S'il est vrai que ces formations existent très généralement dans le genre Fuchsia et que les Fuchsia procumbens (qui sont apétales) n'en ont point, il est vrai aussi que des Fuchsia à corolle parfaitement développée (F. coccinea par ex.) n'en possèdent pas non plus. Il n'y a donc pas de liaison évidente entre les pétales et les bourrelets. Il n'y en a d'ailleurs pas non plus entre ces derniers et les étamines : les Eucharidium ont 4 étamines et les Clarkia en ont 8; or dans les deux genres, les bourrelets existent. On en arrive donc à la conclusion qu'ils ne représentent ni des organes annexes des pétales, ni des substituts d'étamines récemment avortées.

Une courte revue de la bibliographie permettra de comparer les faisceaux des nectaires d'Onagracées avec ceux observés dans d'autres familles. Hallier (1921: 5) a considéré les nectaires des Oenotheracées comme appendiculaires, c'est-à-dire appartenant au tube floral et non à l'axe, contrairement à ce qu'affirmait Porsch (1913). Bonnier (1879: 123) observe tout d'abord que « c'est dans un tissu dépendant du parenchyme carpellaire que se localisent les sucres dans le plus grand nombre des fleurs. » Et plus loin (p. 133) il dépeint chez les Ombellifères un épanouissement des vaisceaux carpellaires « en forme de fuseau » lorsqu'ils passent à côté du tissu nectarifère. « Parfois même, surtout vers la base, on peut trouver quelques courts vaisseaux qui se détachent isolément pour se perdre dans le tissu nectarifère. » Mais c'est dans les Ombellifères à l'ovaire soudé avec le calice que les ressemblances avec les Onagracées sont les plus accusées. Chez l'Astrantia major, les nectaires forment « deux masses semi-cylindriques, dont l'ensemble présente dix saillies extérieures et dix saillies intérieures alternes avec les premières. On trouve un faisceau vasculaire peu différencié au milieu de chacune de ces saillies... Ces faisceaux prennent naissance dans la bifurcation de ceux qui vont au style et de ceux qui vont aux pétales et aux étamines. »

Il est évident qu'on peut rapprocher de cet état de choses les faits décrits par Behrens et publiés la même année que Bonnier (1879). Behrens décrit (p. 113) la colonnette nectarifère des *Diervilla* 

floribunda Sieb. et Zucc. qui est parcourue dans toute sa hauteur par des vaisseaux formant plusieurs cordons composés et qui se divisent plusieurs fois avant de s'éteindre près de l'épiderme (cf. t. 3, fig. 2 et 3). En revanche, Radke (1926), qui a travaillé sur les Fuchsia gracilis (p. 380 et pl. 3, fig. 1), n'a pas vu les faisceaux proprement dits arriver jusqu'au sommet des bourrelets, mais seulement les éléments allongés du parenchyme conducteur. Plus loin (p. 393) il remarque encore et d'une façon générale, qu'il n'a pas vu dans les divers matériaux qu'il a utilisés les faisceaux pénétrer dans le tissu des glandes mais seulement s'en approcher, ce qui est conforme seulement à une partie des figures décrites ici.

Grâce à ces observations, auxquelles on pourrait ajouter celles d'Arber, de Daumann, Fischer, Bravais, Barcianu, Duchartre, Aufrecht, Bechtel, Stadler, et à celles qui sont présentées ici on peut mettre définitivement de côté, pour la famille des Onagracées, les hypothèses selon lesquelles les bourrelets seraient des dépendances du périanthe (à cause de leur situation par rapport aux étamines) ou seraient des étamines transformées (à cause de l'importance de leur vascularisation, de l'indépendance numérique des bourrelets par rapport aux étamines et aux pétales et de leur situation). Il reste en présence deux ou même trois autres solutions possibles :

- a) ce sont des organes sui-generis
- b) ce sont des carpelles additionnels transformés
- c) ce sont des sommets de carpelles transformés.

Contre la première hypothèse, les faits suivants doivent être avancés : dans des genres aussi voisins que ceux qui sont considérés ici (Fuchsia triphylla, Diplandra lopezioides), il y a chez l'un des nectaires fortement vascularisés, chez l'autre des nectaires sans aucun vaisseau. En outre, dans un même genre (Fuchsia triphylla, F. coccinea et F. procumbens), on a, dans la première espèce des glandes vascularisées et dans les deux autres, des vaisseaux dans la paroi, mais pas de glandes. Si l'on avait des organes sui-generis, ils pourraient évidemment apparaître ou disparaître selon les espèces, mais il est peu probable (ou même peu vraisemblable) que la vascularisation se montrerait aussi indépendante.

Pour ou contre l'hypothèse de carpelles additionnels et transformés, il y a peu de chose à dire, si ce n'est que si on l'admettait, il faudrait expliquer pourquoi ces carpelles stériles n'alternent pas avec les fertiles et pourquoi, ici encore, les vaisseaux persistent ou s'évanouissent alors que les « carpelles » persistent ou s'évanouissent aussi mais pas en même temps.

En faveur de la dernière hypothèse, celle des sommets de carpelles transformés, on peut avancer au contraire plusieurs constatations. Tout d'abord, justement, la non-alternance des bourrelets avec les

carpelles ; si ce sont des prolongements des carpelles fertiles, la superposition va de soi.

Ensuite, l'indépendance des faisceaux se conçoit beaucoup mieux ; la vascularisation peut se développer énormément, ou au contraire s'effacer complètement, tout comme dans le tube floral des *Megapterium* elle peut être bien marquée mais être extrêmement faible dans le tube des *Taraxia*.

Enfin il est indéniable que les faisceaux placentaires du Megapterium missouriense changent de destination au fur et à mesure qu'on s'élève dans l'ovaire puis dans le tube : les plus inférieurs vont aux placentas fertiles, ceux qui sont plus haut vont dans le sommet stérile de l'ovaire, ceux qui sont au-dessus, apparemment brisés, vont dans la partie nectarifère du tube (il n'y a pas de bourrelets ici), les plus élevés enfin vont dans la partie non nectarifère du tube et jusqu'au sommet de celui-ci.

\* \*

Le Jussiaea myrtifolia qui, comme tous ses congénères n'a point de tube floral, a aussi été examiné; malheureusement le matériel sec, empoisonné au sublimé et fortement écrasé, s'est révélé si peu favorable qu'aucun dessin de la vascularisation ne peut accompagner cette note. Cependant, des observations minutieuses ont permis de savoir qu'il y a au sommet de l'ovaire, c'est-à-dire dans la partie de celui-ci qui porte de gros nectaires poilus, un très important réseau de faisceaux. Sans doute, ce réseau est comparable à celui des Gaura sinuata ou des Fuchsia triphylla.

On ne saurait trouver une illustration plus frappante de la thèse à laquelle on s'arrêtera: celle que les faisceaux si abondants et si développés du tube floral des Onagracées sont en réalité des faisceaux placentaires. Parfois ils vont innerver les bourrelets glanduleux, parfois ils n'y vont pas. Et lorsque les bourrelets manquent, ils peuvent subsister dans la paroi du tube. Parfois enfin, ils manquent tout à fait. Ce sont des vaisseaux résiduels d'organes non pas complètement disparus, mais de portions disparues d'organes (sommet des carpelles) et qui ont trouvé des emplois nouveaux et différents.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- Arber, A. 1936. Studies in flower structure II. On the vascular supply to the nectary in Ranunculus. *Annals Bot.* 50: 305.
- Aufrecht, S. 1891. Beitrag zur Kenntnis extrafloraler Nektarien. Dissert. Zürich.
- Baehni, C. et Bonner, C. E. B. 1948. La vascularisation des fleurs chez les Lopezieae (Onagracées). Candollea 11: 305.
- Barcianu, D. P. 1875. Untersuchungen über die Blüthenentwicklung der Onagraceen. Mitt. Gesammtgb. Bot. 2: 81.
- Bechtel, A. R. 1921. The floral anatomy of the Urticales. *Amer. Journ. Bot.* 8: 386.
- Behrens, W. J. 1879. Die Nectarien der Blüthen. Flora 62: 2.
- Bonner, C. E. B. 1948. The floral vascular supply in Epilobium and related genera. *Candollea* 11: 277.
- Bonnier, G. 1879. Les nectaires. Ann. Sc. nat., Bot., sér. 6, 8:1.
- Brandegee, K. L. 1914. Variation in Oenothera ovata. Univ. Calif. Publ. Bot. 6: 41.
- Bravais, M. L. 1842. Examen organographique des nectaires. Ann. Sc. nat., Bot., sér. 2, 18: 152.
- Daumann, E. 1930 a. Das Blütennektarium von Magnolia und die Futterkörper in der Blüte von Calycanthus. *Planta* 11: 108.
  - 1930 b. Nektarabscheidung in der Blütenregion einiger Araceen. *l.c.* 12:38.
  - 1931. Zur Phylogenie der Diskusbildungen. Beiträge zur Kenntnis der Nektarien II. Beih. bot. Centralbl. 48: 183.
- Duchartre, P. 1842. Observations sur la fleur et plus particulièrement sur l'ovaire de l'Oenothera suaveolens H. P. Ann. Sc. nat., Bot., sér. 2, 18: 339.
- FISCHER, M. J. 1928. The morphology and anatomy of the flowers of the Salicaceae. *Amer. Journ. Bot.* 15: 307 et 372.
- Hallier, H. 1921. Zur morphologischen Deutung der Diskusgebilde in der Dikotylenblüthe. Meded. Rijks Herb. Leiden nº 41.
- Johansen, D. A. 1931. Studies on the morphology of the Onagraceae III. Taraxia ovata (Nutt.) Small. *Annals Bot.* 45: 111.
- Moore, J. S. 1936. The vascular anatomy of the flower in the papilionaceous Leguminosae II. Amer. Journ. Bot. 23: 349.

- Munz, P. A. 1929. Studies in Onagraceae III. A revision of the subgenera Taraxia and Eulobus of the genus Oenothera. *Amer. Journ. Bot.* 16: 246.
  - 1930. Studies in Onagraceae V. The North American species of the subgenera Lavauxia and Megapterium of the genus Oenothera. l.c. 17: 358.
  - 1938. Studies in Onagraceae XI. A revision of the genus Gaura. Bull. Torr. bot. Club 65: 105 et 211.
- Munz, P. A. 1942. Studies in Onagraceae XII. A revision of the New World species of Jussiaea. *Darwiniana* 4: 179.
  - and Нітснсоск, С. L. 1929. A study of the genus Clarkia, with special reference to its relationships to Godetia. *Bull. Torr. bot. Club* **56**: 181.
- Ozenda, P. 1949. Recherches sur les Dicotylédones apocarpiques. Contribution à l'étude des Angiospermes dites primitives. Ecole Normale Sup. Publ. Lab. Biol. 2.
- Pennell, F. W. 1919. A brief conspectus of the species of Kneiffia, with the characterization of a new allied genus. *Bull. Torr. bot. Club* 46: 363.
- Porsch, O. 1913. Die Abstammung der Monokotylen und die Blütennektarien. Ber. D. bot. Ges. 31: 580.
- RADTKE, F. 1926. Anatomisch-physiologische Untersuchungen an Blütennectarien. *Planta* 1: 379.
- RAIMANN, R. 1893. Onagraceae in Engl. u. Pr. Nat. Pflanzenfam. 3, Abt. 7: 199. Engelmann, Leipzig.
- Schoenichen, W. 1924. Biologie der Blütenpflanzen. Fischer, Freiburg i. Br.
- STADLER, S. 1886. Beiträge zur Kenntnis der Nectarien und Biologie der Blüthen. Dissert. Zürich.
- Van der Hammen, L. 1947-48. Traces of ancient dichotomies in Angiosperms (A contribution to our knowledge of phyllospory and stachyspory). *Blumea* 6: 290.
- Weinland, H. 1941. Das Wachstum der Hypanthien bei den Oenotheren. Zeitschr. f. Bot. 36: 401.
- Werth, E. 1922. Ueber einige bemerkenswerte Formen von Blütennektarien. Verhandl. bot. Ver. Brandenb. 64: 222.
- Wolff, G. Ph. von 1924. Zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte und biologischen Bedeutung der Blütennektarien. Bot. Arch. 8:305.