

<b>Zeitschrift:</b>	Candollea : journal international de botanique systématique = international journal of systematic botany
<b>Herausgeber:</b>	Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève
<b>Band:</b>	43 (1988)
<b>Heft:</b>	2
<b>Artikel:</b>	La présence des "nectaria persistentia" chez les Magnoliophytina (Angiospermes)
<b>Autor:</b>	Smets, Erik
<b>DOI:</b>	<a href="https://doi.org/10.5169/seals-879763">https://doi.org/10.5169/seals-879763</a>

### **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:** 08.01.2026

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

# La présence des “nectaria persistentia“ chez les Magnoliophytina (Angiospermes)

ERIK SMETS

## RÉSUMÉ

SMETS, E. (1988). La présence des “nectaria persistentia“ chez les Magnoliophytina (Angiospermes). *Candollea* 43: 709-716. En français, résumés français et anglais.

La présence des différents types de *nectaria persistentia* (c.a.d. *nectaria axialia*, *nectaria gynoecialia*, *nectaria gynopleurica* et *nectaria gynostegialia*) est indiquée sur les Dahlgrenogrammes des *Magnoliatae* (DAHLGREN, 1980) et des *Liliatae* (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982). La répartition des différents types atteste leur signification systématique vu l'apport qu'ils livrent à la délimitation des taxons supérieurs dans les *Magnoliophytina*.

## ABSTRACT

SMETS, E. (1988). The occurrence of the “nectaria persistentia“ in the Magnoliophytina (Angiospermae). *Candollea* 43: 709-716. In French, French and English abstracts.

The occurrence of the different types of *nectaria persistentia* (viz. *nectaria axialia*, *nectaria gynoecialia*, *nectaria gynopleurica* and *nectaria gynostegialia*) is indicated on the Dahlgrenograms of the *Magnoliatae* (DAHLGREN, 1980) and the *Liliatae* (DAHLGREN & CLIFFORD, 1982). The distribution of the different types of persistent nectaries demonstrates their systematic relevance since they contribute to the improvement of the delineation of the higher taxa of the *Magnoliophytina*.

## Introduction: une synthèse de nos travaux

Suite à de nombreuses observations au microscope optique et au microscope électronique à balayage (ces dernières effectuées au Jardin botanique national de Belgique, BR), nous avons subdivisé le caractère “nectaires floraux” à l'aide du critère de la localisation des zones nectarifères en “*nectaria caduca*” (nectaires caducs) et “*nectaria persistentia*” (nectaires persistants) (le terme “localisation” étant considéré ici comme un équivalent à “association” ou “homologie”; cf. SMETS, 1986). Les *nectaria septalia* et *nectaria trichomalia* sont, à la suite de ces travaux, reconnus comme des types (caractères) supplémentaires.

La signification systématique des nectaires caducs et des nectaires persistants a déjà été illustrée par la répartition de ces types dans les diagrammes de DAHLGREN de 1975 et de 1980 (cf. SMETS, 1986: fig. 32 et 33). Sur ces diagrammes, les *Loasales* ont cependant été erronément indiqués comme présentant des nectaires caducs (HUFFORD, comm. pers.). Nos travaux sur quelques *Loasales* (*Blumenbachia hieronymi* Urb., *Loasa vulcanica* André, *Cajophora contorta* (Lam.) K. B. Prest) ont montré que ce ne sont pas les staminodes pétaloïdes qui sont nectarifères (EMBERGER, 1960; CRONQUIST, 1981) mais qu'il existe des zones nectarifères gynoéciales. Les staminodes pétaloïdes se comportent comme des nectarothèques (cf. BROWN & KAUL, 1981).

Nous donnons dès lors pour les termes “*nectaria caduca*” et “*nectaria persistentia*” les définitions légèrement modifiées que voici (cf. SMETS & CRESENS, 1988): “les zones nectarifères sont associées à ou homologues avec les morphomes floraux caducs” et “les zones nectarifères sont associées à ou homologues avec les morphomes floraux persistants”. Le terme “morphome” est défini

par MEEUSE (1986: p. 246) de façon suivante: "neutral term [...] to denote every category of morphologically distinguishable, discrete parts of organisms such as stems, leaves, roots, gonocladls, monogona, heads, extremities, eyes, and antennae, but also all kinds of cells, organelles, and ultrastructural features; the term does not refer to arrangements and patterns of elements". Nous préférons pour le terme "morphome" la définition abrégée suivante: "tout ensemble de parties morphologiquement équivalentes (cellules, tissus, organes, complexes d'organes, etc.) de différents organismes."

Les nectaires caducs et les nectaires persistants peuvent être subdivisés en plusieurs types correspondants à des zones nectarifères non homologues. Les nectaires persistants peuvent être subdivisés en "*nectaria axialia*" (nectaires axiaux), "*nectaria gynoecialia*" (nectaires gynoéciaux) et "*nectaria gynopleurica*" (nectaires gynopleuraux, communément dits "septaux") (SMETS & CRESENS, 1988). A ces types s'ajoute un quatrième, "*nectaria gynostegialia*" (nectaires gynostégiaux), qui est caractéristique des *Asclepiadaceae* (*Asclepioidae*). Le nectar y est sécrété par les zones nectarifères des chambres stigmatiques (STADLER, 1886; GALIL & ZERONI, 1965; BOOKMAN, 1981; CHRIST & SCHNEPF, 1985; observations personnelles sur *Asclepias curassavica* L. et *Vincetoxicum arundinacea* Med.). Les nectaires caducs peuvent également être divisés en plusieurs types comme, par exemple, les nectaires androéciaux et les nectaires périgoniaux (DAUMANN, 1970; DAHLGREN & CLIFFORD, 1982; SMETS, 1987). Nous donnerons plus tard de plus amples détails sur la caractérisation des nectaires caducs et sur l'impact de cette nouvelle caractérisation des nectaires floraux sur l'hypothèse de l'évolution acrocentripétale des nectaires telle qu'elle a été présentée par FAHN (1953, 1979; voir également BROWN, 1938; NORRIS, 1941; voir par contre ZANDONELLA, 1977).

#### Diagrammes montrant la présence des différents types de "nectaria persistentia"

De nouvelles observations, ainsi qu'une analyse approfondie des données récoltées précédemment et une étude bibliographique de la topographie des nectaires, me permettent d'établir maintenant de nouveaux diagrammes présentant une répartition améliorée des nectaires persistants. Pour une interprétation correcte de ces diagrammes il est important de se remémorer que les zones nectarifères trichomatiques sont également considérées, sur la base de leur localisation, comme faisant partie soit des nectaires persistants, soit des nectaires caducs (voir pour un aperçu détaillé SMETS & CRESENS, 1988).

La figure 1 montre la répartition, sur le diagramme des *Magnoliatae* de DAHLGREN (1980), des nectaires axiaux (pointillé léger), nectaires gynoéciaux (pointillé gras,) nectaires gynopleuraux (traits horizontaux) et nectaires gynostégiaux (traits verticaux).

DAHLGREN & CLIFFORD (1982) ont indiqué la répartition des types de nectaires selon DAUMANN sur leur diagramme des *Liliatae* (diagramme 35, p. 115). Bien que notre diagramme (fig. 2) n'y apporte que peu de corrections, nous estimons qu'il est intéressant de placer à côté du diagramme des *Magnoliatae* le diagramme des *Liliatae* sur lequel sont indiqués exclusivement les types de nectaires appartenant aux nectaires persistants. Indiquer la répartition des nectaires caducs sur le même diagramme (comme le font DAHLGREN & CLIFFORD, 1982) me semble peu intéressant, puisque ceux-ci ne sont pas comparables aux nectaires persistants.

Les zones noircies indiquent, sur les deux diagrammes, l'absence de nectaires floraux. Nous n'avons pas trouvé, dans les familles marquées d'un point, de preuves de la présence de nectaires floraux, sans toutefois pouvoir pour autant exclure leur présence.

Il convient de souligner que la présence de nectaires persistants dans un taxon donné n'exclut nullement la possibilité d'y rencontrer également des nectaires caducs. Dans les *Ranunculaceae*, les nectarophylles de type nectaires caducs sont caractéristiques, quoique *Caltha* L. présente des nectaires gynopleuraux. Les *Gentianaceae* et un grand nombre d'*Asteridae* possèdent des zones nectarifères (souvent trichomatiques) sur la corolle, quoique les nectaires gynoéciaux soient caractéristiques des *Asteridae*.

Pour qu'une famille soit indiquée comme possédant un certain type de nectaires, il suffit que quelques espèces de cette famille présentent le type considéré, même si ce type est fortement minori-

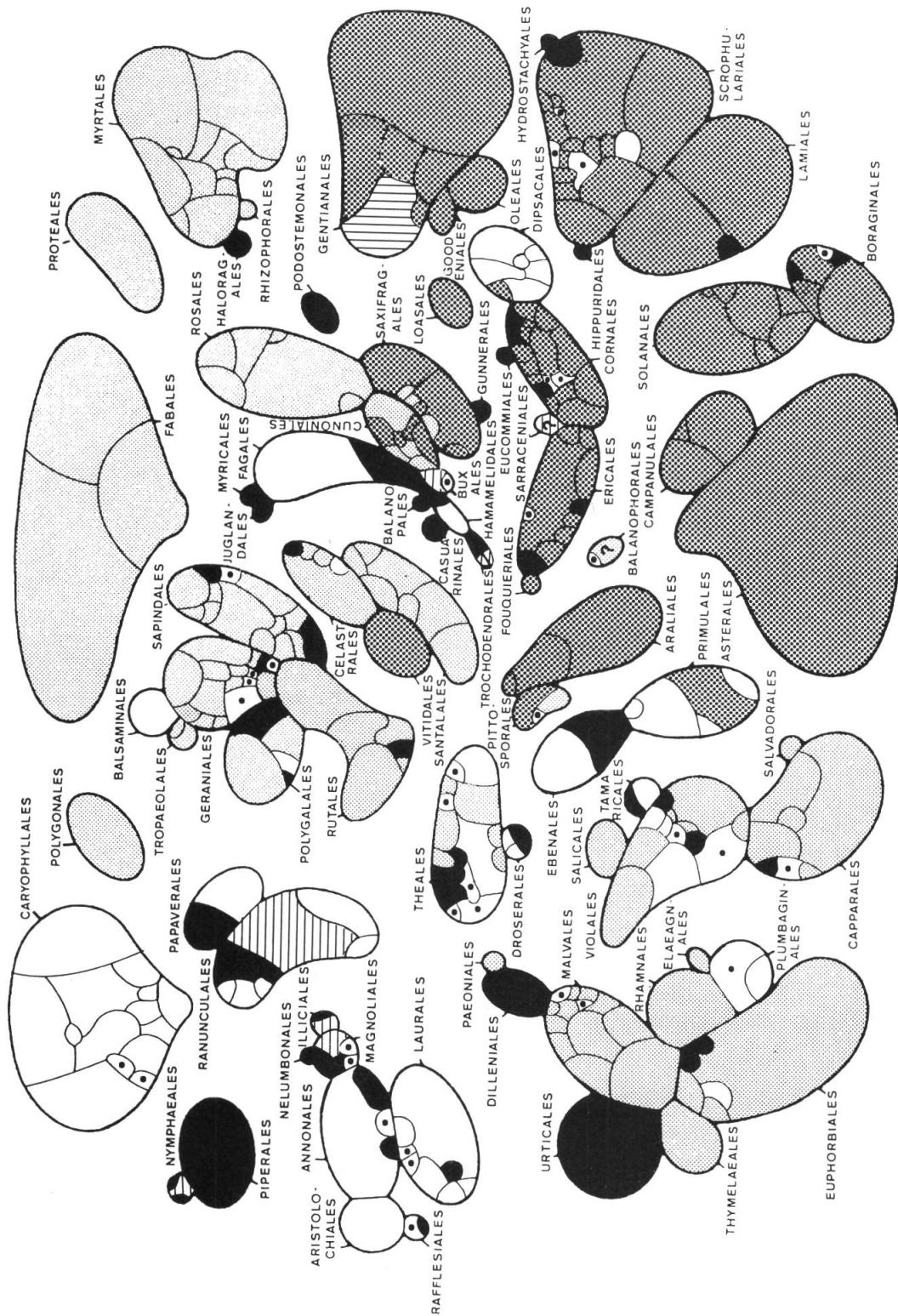


Fig. 1. — La distribution des nectaires persistants chez les *Magnoliatae*. Pointillé léger: nectaires axiaux; pointillé gras: nectaires gynopleuraux (les *Brexioideae* possèdent des nectaires axiaux); traits horizontaux: nectaires gynopleuraux; traits verticaux: nectaires gynostégiaux.

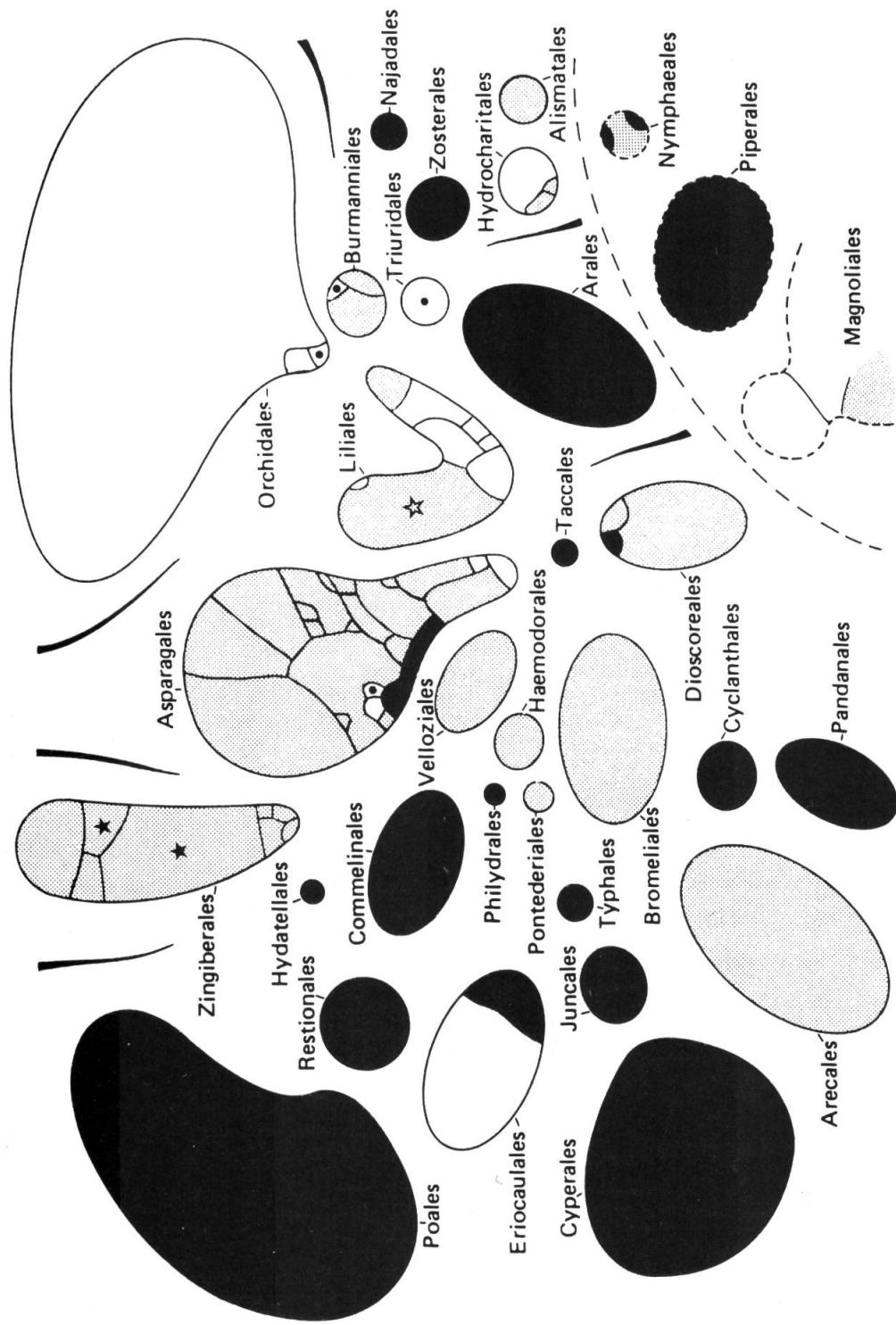


Fig. 2. — La distribution des nectaires persistants (uniquement le type gynopleural) chez les Liliatae. Une étoile vide signifie que dans les Iridoïdeae seuls les Iridaceae présentent des nectaires gynopleuraux; une étoile pleine signifie que les Zingiberaeae et Costus L. (Costaceae) présentent des nectaires supragynopleuraux.

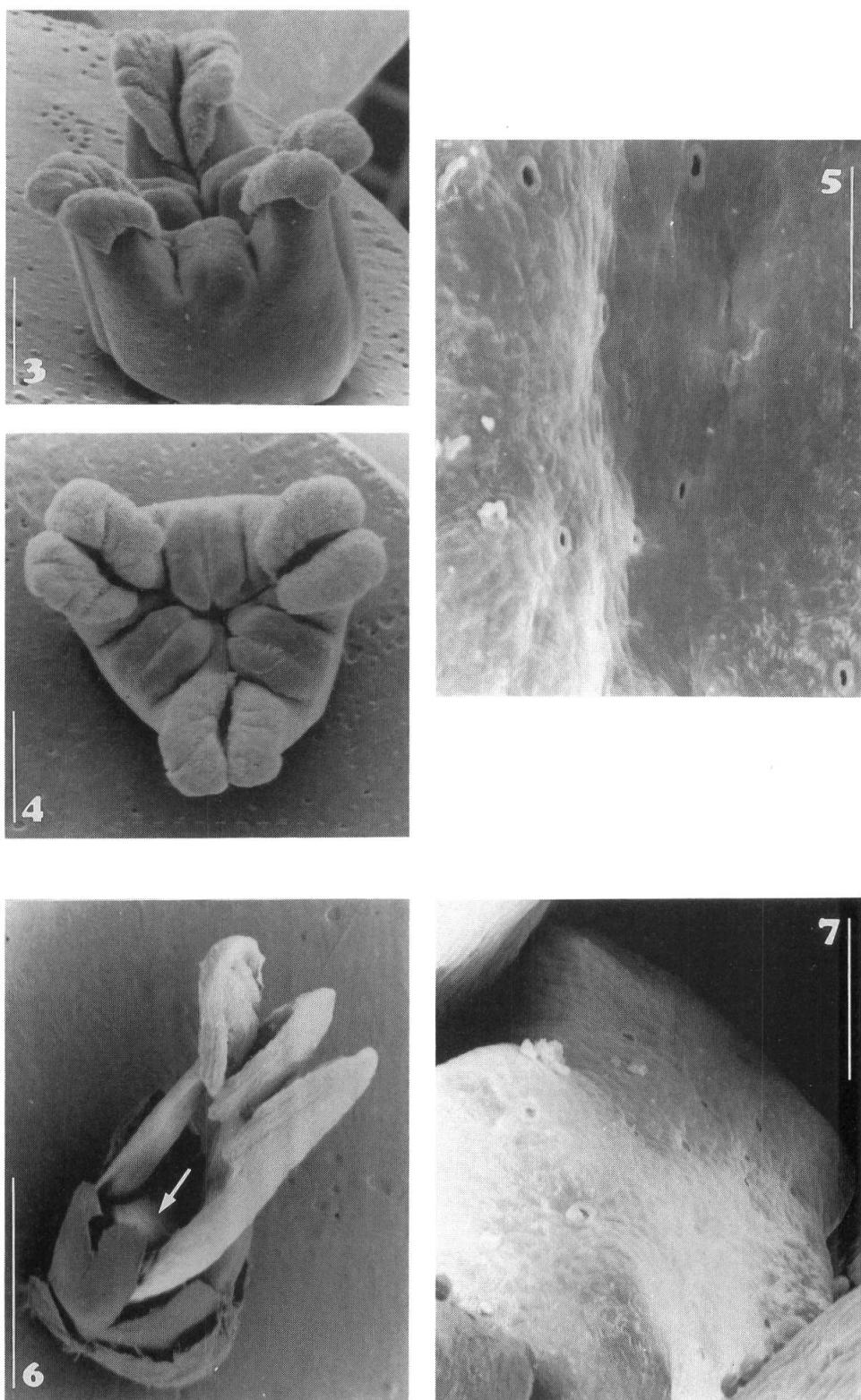


Fig. 3-7. — Nectaires floraux persistants chez *Buxus sempervirens* L.: 3: gynécée d'une fleur femelle présentant trois zones nectarifères alternant avec les styles; 4: idem, vue apicale; 5: détail d'une des zones nectarifères montrant les nombreux pores secrétant le nectar; 6: une fleur mâle (une étamine enlevée) avec au centre un gynécée nectarifère modifié indiqué par une flèche; 7: détail de la zone nectarifère montrant les nombreux pores (le trait représente 1 mm dans les figures 3, 4, & 6, et 0.1 mm dans les figures 5 & 7).

taire au niveau de cette famille. Notons en guise d'exemples les *Ranunculaceae* (nectaires gynopleuraux uniquement chez *Caltha* L.) et les *Iridaceae* (nectaires gynopleuraux uniquement dans la sous-famille des *Ixioidae*).

Les nectaires des *Saxifragaceae* (sensu DAHLGREN, 1980) sont considérés des nectaires gynoeciaux; les *Brexioidae* (*Brexiaceae* sensu DAHLGREN, 1983) possèdent cependant des nectaires axiaux.

### Discussion

Nous ne prendrons pas en considération les taxons ne présentant pas de nectaires. Sauf mention contraire, nous utiliserons ici les taxons tels qu'ils ont été délimités par DAHLGREN (1980, 1983) et DAHLGREN & CLIFFORD (1982).

Les nectaires axiaux sont caractéristiques des *Polygoniflorae*, *Malviflorae* (à l'exception des *Plumbaginales*), *Violiflorae* (à l'exception des *Tamaricales*, *Violaceae*, *Turneraceae* et *Dipentodontaceae*), *Theiflorae* (à l'exception des *Theaceae* et *Hypericaceae*), *Rosales*, *Proteiflorae*, *Myrtiflorae*, *Rutiflorae* (à l'exception des *Balsaminaceae* et des *Trigoniaceae*), *Santaliflorae* (à l'exception des *Vitales* et des *Corynocarpaceae*), et (?) des *Balanophorales*. Hormis les *Polygoniflorae*, ce groupe correspond à peu près au *Dilleniidae* et *Rosidae* sensu CRONQUIST (1981).

Les *Cunoniales*, les *Saxifragales* tels qu'ils sont définis par DAHLGREN (1980) et les *Pittosporales* sont à tendance hétérogènes.

Les nectaires gynoeciaux sont caractéristiques des *Araliales*, *Asteriflorae*, *Solaniflorae* et de la majorité des taxons iridoïdes (DAHLGREN & al., 1976, 1981; DAHLGREN, 1977) c'est-à-dire les *Corniflorae* (à l'exception des (?) *Sarraceniaceae* (voir ci-après) et de la majorité des *Dipsacales*), *Loasiflorae*, *Gentianiflorae* (à l'exception des *Asclepiadaceae*) et des *Lamiiflorae* (à l'exception des *Lentibulariaceae*).

Parmi les *Primuliflorae*, seuls les *Primulaceae* possèdent, outre des nectaires caducs (voir SMETS & CRESENS, 1988), également des nectaires gynoeciaux appartenant au type des nectaires persistants.

La présence des nectaires gynostégiaux est limitée au seuls *Asclepiadaceae* (*Asclepioideae*).

Parmi les 14 ordres des *Liliatae* (sensu DAHLGREN & CLIFFORD, 1982) qui présentent des nectaires, 12 sont caractérisés par les nectaires gynopleuraux (cf. SCHMID, 1985). La présence d'un disque chez *Dioscorea chiquiacensis* Knuth, telle qu'elle a été décrite par EMBERGER (1960) me semble improbable et demande confirmation. DAUMANN (1941, 1970) mentionne un disque nectarifère chez *Galanthus* L. et *Leucojum* L.; ceci demande également confirmation, vu que nos observations personnelles sur *Galanthus nivalis* L. et *Leucojum vernum* L. n'ont pu confirmer les observations de DAUMANN (1941, 1970). La sécrétion de nectar par les tépales (DAUMANN, 1941, 1970; DAHLGREN & al., 1985) n'a également pas pu être observée. CECCHI FIORDI & PALANDRI (1982) mentionnent des sécrétions nectarifères du réceptacle chez *Tillandsia* L., ce qui demande également confirmation (cf. BUDNOWSKI, 1922; DAUMANN, 1970). Ces quelques cas douteux dans les *Dioscoreaceae*, les *Amaryllidaceae* et les *Bromeliaceae* n'ont pas été mentionnés dans le diagramme. Nous soulignons également que MEEUSE (1978, 1987) reste sceptique quant à l'homologie, largement acceptée, des nectaires gynopleuraux.

Dans les *Magnoliatae* les nectaires gynopleuraux se trouvent principalement dans les *Magnoliaceae*, *Nymphaeaceae*, *Illiciaceae*, et chez *Caltha* L. (voir VOGEL, 1981) (SMETS & CRESENS, 1988). L'appartenance des nectaires des *Sarraceniaceae* aux nectaires gynopleuraux (PORSCH, 1913) demande confirmation. Les zones nectarifères des *Buxaceae* (VAN TIEGHEN, 1897) et des *Trochodendraceae* et *Tetracentraceae* (ENDRESS, 1986) sont, à notre avis, bien du type gynopleural. DAUMANN (1974) rejette cependant l'idée selon laquelle les zones nectarifères de *Buxus sempervirens* L. (voir fig. 3-7) seraient dérivés des nectaires "septaux". Nous pensons par contre que la situation chez *Buxus sempervirens* L. est comparable à celle que l'on trouve chez les *Zingiberaceae* et *Costus* L. (*Costaceae*), où les nectaires sont du type épigyne septal (nectaires supragyno-

pleuraux) (voir RAO, 1963; CRONQUIST, 1978, 1981; observations personnelles chez *Globba schomburgkii* Hoof. f.). Ceci serait alors un exemple d'évolution homologue convergente (HAGEMANN, 1977).

La présence de cavités septales nectarifères chez *Cneorum tricoccum* L. (Cneoraceae) (VAN TIEGHEM, 1898) est réfutée par DAUMANN (1974). D'après BAUM (1950a, b), il n'y aurait pas non plus de sécrétions nectarifères dans les cavités septales de *Koelreuteria paniculata* Laxm. (Sapindaceae) (voir également SCHMID (1985), qui a trouvé des cavités septales non nectarifères chez *Ruta bracteosa*). Ces espèces possèdent par ailleurs des nectaires axiaux.

### Conclusion

Nous pensons, en accord avec les résultats de PORSCH (1913) et BROWN (1938) que les types de nectaires floraux, particulier tels que nouvellement décrits (SMETS, 1986; SMETS & CRESENS, 1988), sont importants pour la délimitation des taxons supérieurs des *Magnoliophytina*. Nous avons montré que les types de nectaires persistants, c'est-à-dire les nectaires axiaux, nectaires gynoéciaux, nectaires gynopleraux et nectaires gynostégiaux aident à clarifier les relations naturelles entre les différents taxons des *Magnoliophytina* (fig. 1, 2). Les nectaires axiaux et nectaires gynoéciaux sont probablement apparus après la séparation des *Liliatae* ancestraux des *Pro-Magnoliophytina* (précurseurs hypothétique communs des *Liliatae* et des *Magnoliatae*, ressemblant probablement aux actuels *Magnoliiflorae* et *Nymphaeiflorae*). Les nectaires gynopleraux, par contre, existaient probablement dès avant la scission des *Pro-Magnoliophytina* en *Magnoliatae* et *Liliatae*, mais ils sont exceptionnels dans les *Magnoliatae* alors qu'ils sont caractéristiques des *Liliatae*. Les nectaires gynostégiaux sont un caractère exclusif des *Asclepiadaceae*.

Nous pensons que la valeur prédictive des types de nectaires persistants est telle qu'il faut réexaminer la position systématique des taxons présentants un type de nectar aberrant dans un groupe reconnu comme naturel.

### REMERCIEMENTS

Je remercie le Prof. Dr E. Petit, Directeur du Jardin botanique national de Belgique à Meise (BR) pour ses nombreuses suggestions. La traduction du texte original a été effectuée par M. Johan Buelens. Je remercie le N.F.W.O. pour l'aide financière qui a rendu cette publication possible.

### RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BAUM, H. (1950a). Septalspalten im Gynözeum von *Koelreuteria paniculata*. *Österr. Bot. Z.* 97: 207-215.  
 BAUM, H. (1950b). Das Narbensekret von *Koelreuteria paniculata*. *Österr. Bot. Z.* 97: 517-519.  
 BOOKMAN, S. S. (1981). The floral morphology of *Asclepias speciosa* (Asclepiadaceae) in relation to pollination and a clarification in terminology for the genus. *Amer. J. Bot.* 68: 675-679.  
 BROWN, D. K. & R. B. KAUL (1981). Floral structure and mechanism in *Loasaceae*. *Amer. J. Bot.* 68: 361-372.  
 BROWN, W. (1938). The bearing of nectaries on the phylogeny of flowering plants. *Proc. Amer. Philos. Soc.* 79: 549-595.  
 BUDNOWSKI, A. (1922). Die Septaldrüsen der Bromeliaceen. *Bot. Arch.* 1: 47-80.  
 CECCHI FIORDI, A. & M. R. PALANDRI (1982). Anatomic and ultrastructural study of the septal nectary in some *Tillandsia* species (Bromeliaceae). *Caryologia* 35: 477-489.  
 CHRIST, P. & E. SCHNEPF (1985). The nectaries of *Cynanchum vincetoxicum* (Asclepiadaceae). *Israel J. Bot.* 34: 79-90.  
 CRONQUIST, A. (1978). The Zingiberidae, a new subclass of Liliopsida (Monocotyledons). *Brittonia* 30: 505.  
 CRONQUIST, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia Univ. Press, New York.  
 DAHlgren, R. (1975). A system of classification of the angiosperms to be used to demonstrate the distribution of characters. *Bot. Not.* 128: 119-147.  
 DAHlgren, R. (1977). A note on the taxonomy of the "Sympetalae" and related groups. *Publ. Cairo Univ. Herb.* 7-8: 83-102.  
 DAHlgren, R. (1980). A revised system of classification of the angiosperms. *Bot. J. Linn. Soc.* 80: 91-124.  
 DAHlgren, R. (1983). General aspects of angiosperm evolution and macrosystematics. *Nord. J. Bot.* 3: 119-149.  
 DAHlgren, R. & T. CLIFFORD (1982). *The monocotyledons — A comparative study*. Acad. Press, London.  
 DAHlgren, R., T. CLIFFORD & P. YEO (1985). *The families of the monocotyledons — Structure, evolution and taxonomy*. Springer Verlag, Berlin.

- DAHLGREN, R., S. R. JENSEN & B. J. NIELSEN (1976). Iridoid compounds in Fouquieriaceae and notes on its possible affinities. *Bot. Not.* 129: 207-212.
- DAHLGREN, R., S. R. JENSEN & B. J. NIELSEN (1981). A revised classification of the angiosperms with comments on correlation between chemical and other characters. In: YOUNG, D. A. & S. SEIGLER (éds.), *Phytochemistry and angiosperm phylogeny*: 149-204. Praeger, New York.
- DAUMANN, E. (1941). Die anbohrbaren Gewebe und rudimentären Nektarien in der Blütenregion. *Beih. Bot. Centralbl.* 61: 11-82.
- DAUMANŃ, E. (1970). Das Blütennectarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repert.* 80: 463-590.
- DAUMANN, E. (1974) Zur Frage nach dem Vorkommen eines Septalnectariums bei Dicotyledonen. Zugleich ein Beitrag zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie von *Buxus* L. und *Cneorum* L. *Preslia* 46: 97-109.
- EMBERGER, L. (1960). Les végétaux vasculaires. In: CHADEFAUD, M. & L. EMBERGER (éds.), *Traité de botanique*. Masson, Paris.
- ENDRESS, P. K. (1986). Floral structure, systematics, and phylogeny in Trochodendrales. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 73: 297-324.
- FAHN, A. (1953). The topography of the nectary in the flower and its phylogenetic trends. *Phytomorphology* 3: 424-426.
- FAHN, A. (1979). *Secretory tissues in plants*. Acad. Press, London.
- GALIL, J. & M. ZERONI (1965). Nectar system of *Asclepias curassavica*. *Bot. Gaz.* 126: 144-148.
- HAGEMANN, W. (1977). Über den Konvergenzbegriff in der vergleichenden Morphologie und Verwandtschaftsforschung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90: 303-308.
- MEEUSE, A. D. J. (1978). Nectarial secretion, floral evolution and the pollination syndrome in early angiosperms. *Proc. Kon. Ned. Akad. Wet.* 81: 300-326.
- MEEUSE, A. D. J. (1986). *Anatomy of morphology*. E. J. Brill, Leiden.
- MEEUSE, A. D. J. (1987). *All about angiosperms*. Eburon, Delft.
- NORRIS, T. (1941). Torus anatomy and nectary characteristics as phylogenetic criteria in the Rhoeadales. *Amer. J. Bot.* 28: 101-113.
- PORSCH, O. (1913). Die abstammung der Monokotylen und die Blütennectarien. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 31: 580-590.
- RAO, V. S. (1963). The epigynous glands of Zingiberaceae. *New Phytol.* 62: 342-349.
- SCHMID, R. (1985). Functional interpretation of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Acta Bot. Neerl.* 34: 125-128.
- SMETS, E. (1986). Localization and systematic importance of the floral nectaries in the Magnoliatae (Dicotyledons). *Bull. Jard. Bot. Natl. Belgique* 56: 51-76.
- SMETS, E. (1987). Characters and character-states of floral nectaries: a contribution towards a better understanding of the relationships among the higher taxa of the Magnoliophytina (Angiospermae). *XIVth Intern. Bot. Congress*: 236.
- SMETS, E. F. & E. M. CRESENS (1988). Types of floral nectaries and the concepts "character" and "character-state" — A reconsideration. *Acta Bot. Neerl.*, 37: 121-128.
- STADLER, S. (1886). *Beiträge zur Kenntnis der Nektarien und Biologie der Blüten*. Friedl., Berlin.
- VOGEL, S. (1981). Bestäubungskonzepte der Monokotylen und ihr Ausdruck im System. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 94: 663-675.
- VAN TIEGHEM, P. (1897). Sur les Buxacées. *Ann. Sci. Nat. Bot. (Paris)* 5: 289-338.
- VAN TIEGHEM, P. (1898). Sur les Cnémoracées. *Bull. Mus. Hist. Nat. Paris* 4: 241-244.
- ZANDONELLA, P. (1977). Apports de l'étude comparée des nectaires floraux à la conception phylogénétique de l'ordre des Centrospermales. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 90: 105-125.