

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 64 (1954)

Artikel: Sur une fonction curieuse de l'albumen pendant la germination
Autor: Favarger, C.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-45146>

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: 05.07.2025

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

Sur une fonction curieuse de l'albumen pendant la germination

Par C. Favarger

Institut de Botanique, Université de Neuchâtel

Manuscrit reçu le 24 septembre 1953

Au cours de l'hiver 1952/53, nous avons essayé d'obtenir la germination de plusieurs espèces alpines de *Saxifraga*, afin d'en étudier la cytologie. Il s'agissait avant tout des *Saxifraga biflora*, *androsacea* et *Seguieri*¹. Ces espèces germent difficilement et nous avons utilisé, pour réussir, des techniques de postmaturation à basse température et à la lumière. Nous ne pouvons pas encore préciser les conditions de germination de ces saxifrages, et il n'y a pas lieu d'insister ici sur ce point. — Quoi qu'il en soit, nous obtenions en février de cette année une germination abondante de *Saxifraga Seguieri*, et un certain nombre de plantules des *Saxifraga androsacea* et *biflora*. Les graines de ces deux dernières espèces dataient respectivement de 1950 et de 1947 et avaient sans doute perdu une partie de leur pouvoir germinatif.

Or, en observant les jeunes plantules à la loupe binoculaire, nous eûmes la surprise de constater la présence, près de l'ouverture de la testa (région micropylaire) et tout autour de la radicule, de poils comparables à des poils absorbants et relativement longs. Leur longueur en effet dépassait celle de la radicule (figure 1). Il ne pouvait être question de poils absorbants radicaux, car à ce stade, la radicule en était encore dépourvue.

Disons, en passant, que chez les *Saxifraga*, le début de la croissance de la radicule est facile à saisir, car celle-ci possède dans les cellules de la coiffe un pigment anthocyannique rouge. Il s'agit d'une pigmentation très comparable à celle que nous avons étudiée chez les Mélastomacées (Favarger, 1952), mais nous devons ajouter que cette particularité que nous avons cru être le premier à observer a été en réalité découverte par Molisch (1928) chez les Saxifragacées, Crassulacées, Mélasto-

¹ L'identité de ces deux dernières espèces n'a pu être établie avec une certitude absolue, car les matériaux à notre disposition étaient des plantes fructifiées que notre collecteur de graines nous avait remises. Or, dans cet état, les *Saxifraga androsacea* et *Seguieri* sont difficiles à distinguer l'un de l'autre. Nous nous croyons cependant autorisé à dire qu'un des lots de graines appartenait à la première de ces deux espèces et l'autre à la deuxième.

macées, Balsaminacées et quelques Composées. Le travail de M o l i s c h semble avoir eu peu de retentissement et c'est grâce à la bibliographie très complète de B l a n k (1947) que nous l'avons découvert.

Sur des germinations très jeunes dont la radicule n'était pas encore sortie et dont la testa venait de s'entrouvrir, les poils en question étaient déjà visibles, atteignant parfois la demi-longueur de la graine qui chez *Saxifraga Seguieri* et *androsacea* mesure environ 0,5 mm de long. C'est

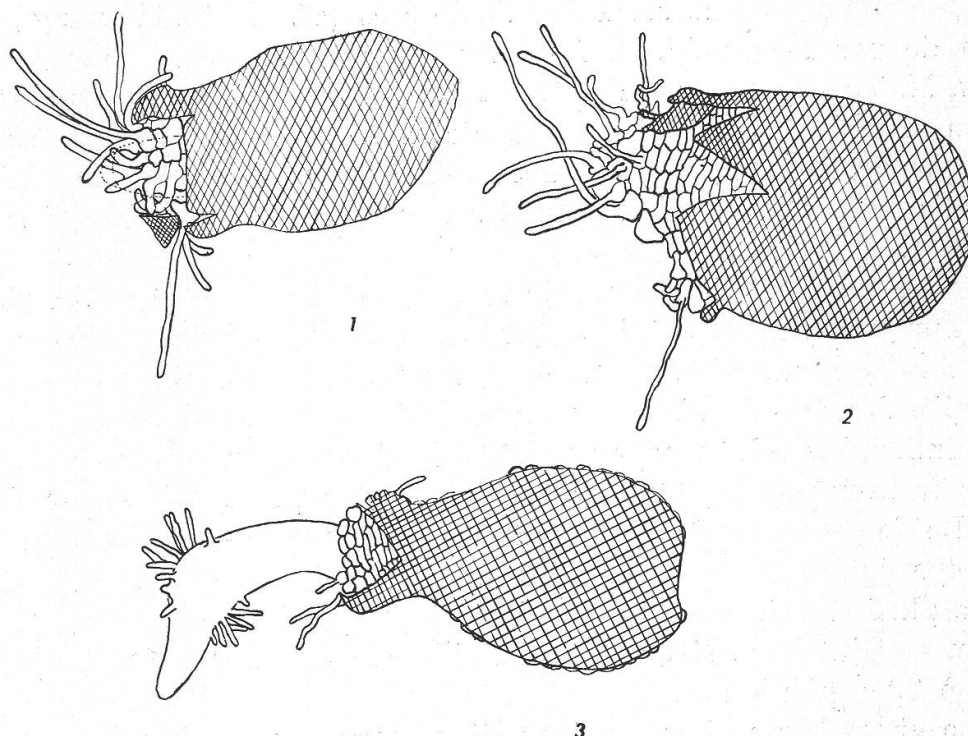


Figure 1

Début de germination chez *Saxifraga Seguieri*. En pointillé: radicule. En hachures: testa. La radicule est vue par transparence sous l'albumen dont les cellules ont produit des poils

Figure 2

Testa et albumen de *Saxifraga Seguieri* après extraction d'une plantule de 3 mm de long.

Figure 3

Jeune germination de *Saxifraga biflora*

Figures 1 et 2 grossies environ 50 fois, figure 3 environ 30 fois

chez ces deux espèces qu'on observe le plus grand nombre de poils: il y en a en général dix à vingt. Chez *Saxifraga biflora* (figure 3) ils sont moins nombreux: quatre à cinq seulement, et peuvent même manquer complètement.

On pouvait se demander si ces poils n'appartenaient pas à quelque autre région de l'embryon, par exemple à l'hypocotyle. Pour élucider ce point, nous avons délicatement fait sortir la plantule de la testa. L'em-

bryon est absolument normal et ne présente pas d'autres poils que les poils absorbants dont la longueur décroît normalement du collet vers la pointe. Les poils dont il a été question ci-dessus restent adhérents à la coque vide, près de l'ouverture de la testa (figure 2). *Ils sont donc extérieurs à l'embryon.* On pouvait croire aussi qu'il s'agissait d'émergences de la testa, préexistant à la surface sous une forme flétrie dans les graines sèches et susceptibles de se gonfler dans les graines humides. De telles émergences à paroi probablement mucilagineuse existent à la surface des graines de certaines Crucifères (cf. Netolitzky, 1926) et un de nos élèves, M. J. Aubert, les a observées chez *Erophila verna*. Mais les poils particuliers des graines de *Saxifraga* n'ont rien de comparable. Ils ne dépendent pas de la testa et sur des graines gonflées par l'eau on n'aperçoit aucune émergence. La testa est d'ailleurs assez lisse dans les espèces étudiées par nous (surtout chez *Saxifraga Sequieri*).

Il n'est pas difficile de voir que les cellules qui se prolongent en poils appartiennent à un tissu situé *sous la testa*. Avant de discuter la nature de ce tissu, relatons les observations que nous avons pu faire sur ces poils. Pour les étudier, nous avons placé des graines prêtes à germer en chambre humide et en avons suivi le développement. Le 3 mars, au soir, par exemple, une graine entrouverte ne présentait encore aucun poil. La jeune radicule se voyait par transparence, grâce à sa tache anthocyanique, sous une couche de cellules hyalines. Le 4 mars, au matin, plusieurs de ces cellules s'étaient prolongées en poils dont le plus long mesurait 240 μ . Nous avons suivi la croissance de ce poil. Elle était de 15 à 20 μ par heure.

La vitesse de croissance des poils absorbants de la racine que nous avons mesurée également est à peu près la même, soit 16 μ par heure. La démonstration de la croissance de ces poils suffisait à prouver qu'il s'agissait de cellules vivantes, comparables à des poils absorbants ordinaires, dont ils avaient aussi le diamètre. Mais la comparaison s'étend au comportement cytologique. C'est ainsi que le rouge neutre colore vitalemment la vacuole des poils absorbants radicaux et y détermine de nombreux précipités vacuolaires. Les poils de l'entrée de la testa offrent exactement les mêmes particularités. Enfin, la caféine à 1 % entraîne la formation de nombreux précipités de tanoïdes dans la radicule de nos *Saxifraga* et dans les poils absorbants. Les mêmes précipités s'observent aussi dans les poils de l'entrée de la testa et dans les cellules qu'ils prolongent. Chacun des poils paraît avoir un seul noyau situé dans la région subapicale (coloration par le réactif iodo-ioduré).

Il convient maintenant de se demander à quel tissu appartiennent ces fameux poils. Comme nous l'avons dit, ils ne se rencontrent que dans la région micropylaire. Les cellules qu'ils prolongent, sans qu'il y ait de membrane entre le poil et la cellule de pied, pas plus que dans les

poils absorbants, forment près de l'ouverture de la testa, sous la coque et tout autour de la pointe de la radicule une sorte de membrane pavimenteuse. Les cellules formant le bord libre de cette membrane sont lâchement unies entre elles et «pseudothalliformes», les autres étant allongées et sans méat.

Le tissu entourant la radicule et qui possède la curieuse propriété d'émettre des poils pourrait appartenir au nucelle et constituer un périsperme. Cependant, dans son étude précise sur l'embryologie et la graine du *Saxifraga granulata*, J u e l (1907) arrive à la conclusion que dans la graine mûre, le nucelle est quasi inexistant. Il est vrai qu'il est toujours dangereux d'étendre une observation faite sur une espèce à d'autres espèces du même genre. On pourrait encore penser à des suçoirs ou haustoria, persistant dans la graine mûre et se répandant au dehors au moment de l'ouverture de la testa. Mais ni l'étude de la bibliographie, ni l'examen des graines mûres ne permettent de défendre ce point de vue. D'une part, en effet, si plusieurs auteurs ont décrit des haustoria de diverse provenance soit chez les Saxifragacées, soit chez la famille voisine des Crassulacées, aucun d'entre eux ne rapporte que ces formations, de nature transitoire, ne persistent dans la graine mûre. Par exemple, G ä u m a n n (1919) a décrit un haustorium du suspenseur chez *Chrysosplenium*, à propos duquel il s'exprime ainsi: «In spätern Stadien, wo die Ernährung des jungen Embryo nicht mehr von den Integumenten her, sondern aus dem Endosperm erfolgt, wird natürlich dieses Suspensorhaustorium zwecklos. Man sieht dann auch, wie es seinen Inhalt verliert und collabiert.» S o u è g e s (1936 a) signale chez *Saxifraga granulata* que la cellule basale du proembryon bicellulaire «produit assez tard un massif globuleux composé d'un petit nombre de macromères. Cette portion inférieure renflée du suspenseur est résorbée par l'albumen au terme de la vie proembryonnaire». L e b è g u e (1948), chez *Saxifraga caespitosa*, rapporte également que la cellule basale du proembryon «se renfle rapidement et, dès le stade des octants, donne quelques macromères, quatre le plus souvent, à noyau énorme... complètement enfouis dans l'albumen dont ils se distinguent très longtemps...». Plus loin, l'auteur affirme que l'embryologie de cette espèce ne diffère de celle du *Saxifraga granulata* «que par le petit nombre de macromères issus de la cellule cb.», d'où l'on peut conclure que ces macromères, comparables sans doute à un haustorium du suspenseur, sont ici encore résorbés dans la graine mûre.

M a u r i t z o n (1933) a décrit en détail chez diverses Crassulacées un haustorium du suspenseur qui envoie des ramifications dans les téguments. Celles-ci peuvent même sortir par le micropyle et ramper le long du funicule en direction du placenta (*Sedum acre*) ou former un lacis autour de la région apicale de l'ovule (*Pistorinia hispanica*). Cependant, tout porte à croire, bien que M a u r i t z o n ne le dise pas expli-

citement, que ces formations ne se conservent pas dans la graine mûre. On ne voit pas bien, en effet, ce que ces filaments délicats deviendraient à la surface d'une graine sèche, soumise aux intempéries.

Enfin, chez une Saxifragacée: *Corokia cotoneaster*, le même auteur décrit un haustorium de l'albumen qui pénètre dans le tégument, mais ceci se passe au stade d'un proembryon à trois cellules.

De cet examen de la bibliographie, nous pouvons conclure que les poils dont nous avons suivi la croissance depuis l'ouverture de la graine n'ont rien à voir avec des haustoria micropylaires de l'albumen ou du suspenseur, qui persisteraient à la maturité de la graine, pour se répandre au dehors à la germination.

Il s'agit au contraire d'organes *prenant naissance à la germination*, à partir de cellules qui ne peuvent appartenir qu'à l'albumen.

Sur des coupes transversales de graines mûres des espèces de *Saxifraga* étudiées, nous avons vérifié que l'embryon, assez petit, était entouré d'environ six assises cellulaires d'albumen, dont les plus rapprochées de l'embryon (au moins chez *Saxifraga Seguieri*) contenaient de très gros globules graisseux, les cellules paraissant avoir subi un début de dégénérescence graisseuse ou de digestion.

Nous avons également pratiqué des coupes longitudinales de graines mûres et gonflées par l'eau (fixation au liquide de Nawaschin). Après coloration au violet de gentiane, on distingue sur celles de ces coupes qui sont axiales, l'embryon, l'albumen et la testa. Or, dans la région micropylaire, nous n'avons pu mettre en évidence entre la pointe de la radicule et la testa, d'autres éléments que deux à trois assises de cellules vivantes, en tous points semblables à celles qui recouvrent les flancs de la plantule, c'est-à-dire des cellules d'albumen.

La conclusion qui s'impose est que nous sommes en présence ici d'une propriété curieuse de l'albumen que nous caractériserons ainsi: *L'albumen de quelques espèces de Saxifraga a la faculté d'émettre des poils dès le début de la germination, plus exactement dès l'ouverture de la testa, poils qui ont l'aspect morphologique, la vitesse de croissance et le comportement cytologique des poils absorbants de la racine.* Il va sans dire qu'il ne s'agit que de la portion d'albumen qui est voisine du micropyle et se trouve en contact avec l'extérieur, dès l'ouverture de la graine. *Une telle propriété, à notre connaissance, n'a jamais été signalée nulle part.*

Il nous reste à voir comment l'on peut interpréter cette particularité nouvelle et quelle contribution nos observations apportent à la connaissance de l'albumen et de la graine.

On pourrait penser que la propriété d'émettre des poils, comparables à des poils absorbants, confère à l'albumen un peu de la dignité d'un embryon et constitue un argument en faveur de la vieille théorie de Nawaschin selon laquelle la double fécondation chez les Angio-

spermes est un cas de polyembryonie. L'embryon accessoire aurait retrouvé ici en quelque sorte la faculté de se nourrir par absorption, au moins pendant quelque temps. Cependant, la nature triploïde de l'albumen, le fait qu'il ne possède aucun autre trait de l'organisation d'une plantule diminuent fortement la vraisemblance de cette hypothèse.

Nous estimons plutôt que nos observations révèlent un nouvel aspect des corrélations fonctionnelles pouvant exister entre l'embryon et l'albumen. Les poils émis par l'albumen des *Saxifraga* paraissent du même ordre physiologique que les suçoirs ou haustoria micropylaires que l'albumen de certaines plantes¹ a la faculté de produire.

En effet, s'il est vrai que les haustoria puisent dans les divers tissus environnants (téguments, funicule, placenta) des aliments destinés à la plantule, il est permis de penser que les poils de l'albumen absorbent dans le milieu extérieur de l'eau et des sels minéraux dont une partie au moins profite à la jeune plantule.

L'organe découvert chez les Saxifragacées aurait pour fonction de faciliter l'hydratation et peut-être la nutrition de la plantule, surtout pendant les premières phases de la germination, alors que la racicule ne possède pas encore ses propres poils absorbants.

Il est fort probable que les poils de l'albumen ont aussi un rôle dans la fixation de la graine au sol. Nous reviendrons tout à l'heure sur ce point.

Mais si les poils de l'albumen auxquels il nous paraît difficile de refuser le qualificatif «d'absorbants», exercent une fonction analogue à celles des haustoria, il y a entre les deux catégories d'organes des différences importantes qui les séparent à la fois dans l'espace et dans le temps.

1. Les haustoria sont, dans la plupart des cas, *intra-ovulaires*, les poils de l'albumen sont *extérieurs à la graine*. Il est vrai qu'on a décrit des haustoria extra-ovulaires, susceptibles de franchir le micropyle et d'envoyer des ramifications dans le funicule (*Impatiens*, d'après Longo in Schürhoff, 1926) ou même dans le placenta (*Tropaeolum* d'après Leidicke in Schürhoff, 1926); haustoria extra-ovulaires des *Sedum acre* et *Pistorinia hispanica* (Crassulacées), dont nous avons décrit ci-dessus la position d'après Mauritzon. Mais même dans ces cas le parcours des filaments est pour la plus grande partie endotrope, et s'ils sortent de l'ovule, ce n'est que pour ramper à sa surface ou au contact du funicule et du placenta. De toute façon, il ne s'agit pas d'une croissance dans le milieu extérieur, mais dans l'intérieur de la cavité ovarienne.

¹ Une liste des familles où l'on rencontre cette particularité se trouve dans Schürhoff (1926).

Les poils de l'albumen des *Saxifraga* se développent au contraire dans le milieu extérieur.

2. Les haustoria prennent naissance à un moment variable de la vie proembryonnaire et se résorbent plus ou moins complètement à la maturité de la graine. Les poils de l'albumen n'apparaissent qu'au moment de la germination.

3. Au point de vue physiologique, les haustoria absorbent et transmettent à l'embryon des aliments organiques nécessaires à son développement hétérotrophe. M a u r i t z o n (op. cit. p. 56 et 57) insiste sur la grande richesse en amidon du tégument et du funicule chez les Crassulacées possédant des haustoria du suspenseur (intra- ou extra-ovulaires).

Les poils de l'albumen par contre absorbent de l'eau et peut-être des sels minéraux. Ces aliments peuvent-ils passer dans la plantule? Cela nous paraît probable dans les premiers stades de la germination, alors qu'il y a encore un étroit contact entre la plantule en voie de croissance et sa gaine d'albumen dont les cellules se prolongent en poils. Plus tard, c'est-à-dire lorsque la plantule pourvue de nombreux poils absorbants radicaux quitte l'enveloppe de la graine, le contact est rompu, les poils de l'albumen tout comme les restes de ce tissu qui peuvent encore se trouver sous la testa se désorganisent.

Les poils de l'albumen pourraient très bien servir aussi à fixer la graine à l'endroit où elle commence à germer, lui évitant ainsi d'être emportée par le vent ou l'eau qui, à l'étage alpin, exercent violemment leur action. Comme le dit très bien H a b e r l a n d t (1918): «Eines der wichtigsten biologischen Bedürfnisse des jungen Keimlings ist seine Befestigung im Erdboden.» Cet auteur rapporte, d'après S c h w a r z, que chez diverses Graminées (*Panicum*, *Setaria*) les premiers poils absorbants sont formés par le coléorhize, et quand la plantule est ainsi fixée, la radicule sort. Il y a entre ce phénomène et celui des *Saxifraga* une certaine analogie, toutefois le coléorhize appartient à l'embryon et non à l'albumen.

Enfin, l'organe d'absorption que nous avons découvert pourrait être comparé au tissu absorbant du scutellum de *Briza minor* décrit par H a b e r l a n d t (op. cit.). Mais de nouveau ici, il y a une différence importante: chez *Briza*, il s'agit de poils absorbant les *matières organiques en réserve dans l'albumen*, donc d'un organe interne. De plus, il est développé non par l'albumen, mais par l'embryon.

Qu'ils aient une fonction de fixation ou absorbante, ou toutes les deux à la fois, il nous paraît difficile de dénier aux poils de l'albumen le rôle qu'on attribue à ceux de la radicule. Dès lors, nous sommes en présence d'une *vicariance fonctionnelle* assez remarquable, les poils de l'albumen fonctionnant dès l'ouverture de la testa, à un moment où la radicule à peine sortie ne possède encore aucun organe d'absorption. On ne peut manquer d'être frappé par les corrélations qui existent entre

embryon et albumen. Celles-ci s'expriment pendant la vie embryonnaire chez de nombreux végétaux par la présence d'haustoria et chez nos *Saxifraga*, au moment de la germination, par les poils de l'albumen. Si nous nous plaçons à ce point de vue, la graine ne nous apparaîtra pas comme un embryon plus un albumen plus une testa, mais bien comme un tout dont les parties sont en harmonie de fonctionnement.

Vues sous un angle rigoureusement déterministe, nos observations ouvrent aussi d'intéressantes perspectives. On peut se demander pour quelles raisons l'albumen de quelques *Saxifraga* se met à produire des poils lorsque ses cellules entrent en contact avec le milieu extérieur. A une action directe du milieu extérieur on ne peut guère songer. Il y a sans doute des milliers d'espèces végétales dans lesquelles l'albumen vient au contact de l'air ou de l'eau sans produire de poils absorbants. *L'aptitude à la survie et à la croissance des cellules d'albumen que nous avons observée est sans aucun doute fort remarquable.* L'idée classique est qu'à la germination l'albumen achève sa tâche, c'est-à-dire qu'il n'a rien d'autre à faire que de se laisser dévorer par la plantule. Or, l'exemple des *Saxifraga* montre que cette conception doit être quelque peu amendée. Il existe des albumens, ou plutôt des cellules d'albumen, capables d'entretenir un phénomène de croissance qui, en deux jours, fait d'une simple émergence un poil d'environ 850 μ !

Cette découverte autorise peut-être l'espoir de cultiver in vitro l'albumen de certaines graines. Remarquons toutefois que si les cellules d'albumen des *Saxifraga* présentent une croissance non négligeable, elles ne paraissent pas capables de se multiplier par division, et les cellules « pseudothalliformes » signalées plus haut semblent se former par simple arrondissement des cellules du bord libre de l'albumen. Une étude cytologique sera prochainement entreprise pour approfondir ces observations.

Note additionnelle

Pendant la rédaction de ce travail nous avons eu l'occasion d'étudier la germination de quelques autres espèces de *Saxifraga*. Les *Saxifraga stellaris* et *granulata* ne présentent pas de poils absorbants à l'albumen. Par contre *Saxifraga aizoides* se comporte comme les espèces étudiées plus haut. Jusqu'ici donc, l'organe absorbant a été décelé chez quatre espèces. La signification écologique de ces poils ne pourra être comprise qu'après examen de nombreuses espèces.

Résumé

1. Au moment de la germination des graines de plusieurs *Saxifraga* des Alpes (*S. androsacea*, *Sequieri*, *biflora* et *aizoides*), les cellules de l'albumen de la région micropylaire émettent des poils dont la longueur peut atteindre 800 à 900 μ .

2. Le diamètre, la vitesse de croissance et le comportement cytologique des poils de l'albumen sont très semblables à ceux des poils absorbants de la radicule des mêmes espèces.
3. La signification de cette propriété nouvelle de l'albumen est discutée, et les poils absorbants de l'albumen sont comparés à d'autres organes absorbants de la graine (haustoria, poils du scutellum du *Briza minor*, poils du coléorhize de certaines Graminées). D'importantes différences avec ces organes font des poils de l'albumen des *Saxifraga* un dispositif tout à fait original.
4. Les poils absorbants de l'albumen paraissent jouer un rôle dans la fixation précoce de la graine en instance de germination, en même temps qu'un rôle absorbant qui doit faciliter l'hydratation de la jeune plantule. Nous admettons qu'il y a vicariance fonctionnelle entre les poils de l'albumen et ceux de la radicule, ceux-là commençant à fonctionner avant ceux-ci.
5. L'aptitude à la survie et à la croissance des cellules de l'albumen des *Saxifraga* est très remarquable et autorise l'espoir de cultiver in vitro de tels albumens.
6. Les *Saxifraga stellaris* et *granulata* ne présentent pas de poils absorbants de l'albumen.
7. La radicule de toutes les espèces étudiées dans le présent travail offre dans les cellules de la coiffe un pigment anthocyannique rouge.
8. L'existence de tanoïdes a été démontrée non seulement dans la radicule, mais aussi dans les cellules de l'albumen et dans leurs poils absorbants chez *Saxifraga Seguierei* et *androsacea*.

Summary

The cells of the endosperm in the micropylar region, of the seeds of different species of *Saxifraga*, have the particularity of growing into hairs at the time of germination. Those hairs, the length of which may reach 850 μ , are very much like the root-hairs and they seem to have the same functions. The function of fixation of the seed at the beginning of the germination seem particularly important.

The meaning of this new function of the endosperm is discussed.

The capacity for growing of the cells of the endosperm of *Saxifraga* species allows us to hope we shall be able to cultivate albumen in vitro.

Bibliographie

- Blank, F., 1947. Botanic. Review, **13**, 241—317.
- Dahlgren, K. V. O., 1930. Svensk Bot. Tidskr., **24**, 429—448.
- Engler, A., und Irmscher, E., 1919. Saxifragaceae-Saxifraga, in Engler, A.: Das Pflanzenreich, Heft **67—69**, 1—709.
- Engler, A., 1930. Saxifragaceae, in Engler, A., und Prantl, K.: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 2. Aufl., Bd. **18 a**, 74—226, Leipzig.
- Favarger C., 1952. Bull. Soc. Bot. Suisse, **62**, 5—65.
- Gäumann, E., 1919. Rec. Trav. Bot. Néerl., **16**, 285—322.
- Haberlandt, G., 1918. Physiologische Pflanzenanatomie, 1—670, Leipzig.
- Hamet, R., 1911. Mém. Soc. Bot. France, **21**, 1—13.
- Juel, H. O., 1907. Nova Acta Reg. Soc. scient. Upsal., Sér. 4, vol. **1**, n° 9, 1—38.
- Kinzel, W., 1913. Frost und Licht als beeinflussende Kräfte bei der Samenkeimung, 1—170, Stuttgart.
- 1926. Neue Tabellen zu Frost und Licht, 1—80, Stuttgart.
- Lebègue, A., 1948. Bull. Soc. Bot. France, **95**, 327—329.
- Lotsy, J. P., 1911. Vorträge über botanische Stammesgeschichte, III. Bd., Teil 1, 433—434, Jena.
- Lubbock, Sir J., 1892. On seedlings. Vol. **1**, 502—512, London.
- Mauritzon, J., 1933. Studien über die Embryologie der Familien Crassulaceae und Saxifragaceae, 1—152, Lund.
- Molisch, H., 1928. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **46**, 311—317.
- Netolitzky, F., 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen in Linsbauer Handbuch der Pflanzenanatomie, 1—364, Berlin.
- Ritter, G., 1909. BBC 26, Abt. 2, Heft **1**, 132—156.
- Schnarf, K., 1931. Vergleichende Embryologie der Angiospermen, 1—354, Berlin.
- Schürhoff, P. N., 1926. Die Zytologie der Blütenpflanzen, 1—792, Stuttgart.
- Souèges, R., 1927. Bull. Soc. Bot. France, **74**, 234—251.
- 1936 a. C. R. Acad. Sci., **202**, 240—242.
- 1936 b. Bull. Soc. Bot. France, **83**, 317—329.
-