
Die großen wissenschaftlichen Leistungen von STEFAN VOGEL (1925–2015)

I. Die Wiederentdeckung der Bestäubungssyndrome

ANTON WEBER & HILKE STEINECKE

Abstract

STEFAN VOGEL (1925–2015) was one of the leading floral ecologists of our time. The importance of his scientific life's work, particularly the exploration of the relations between flowers and their pollinators (floral ecology), is worked out. The first part of this series deals with the 'floral styles' (pollination syndromes) that were rediscovered by VOGEL in the course of his early studies in South Africa (1954) and exemplified in numerous cases in his later work.

Zusammenfassung

STEFAN VOGEL (1925–2015) war einer der führenden Blütenökologen unserer Zeit. Die Bedeutung seines wissenschaftlichen Lebenswerkes, insbesondere die Erforschung der Beziehungen zwischen Blüten und Bestäubern (Blütenökologie), wird herausgestellt. Dieser erste Beitrag handelt von den „Stiltypen“ der Blüten (Bestäubungssyndrome), die VOGEL im Zuge seiner frühen Studien in Südafrika (1954) wiederentdeckt und später an zahlreichen Beispielen exemplifiziert hat.

1. STEFAN VOGEL, einer der bedeutendsten Blütenökologen

Vor etwas mehr als einem halben Jahr wurde STEFAN VOGEL, einer der weltweit führenden Blütenökologen, zu Grabe getragen. Er starb am 5. November 2015 in Maria Enzersdorf bei Wien im 91. Lebensjahr, nach einem erfüllten Leben, das ganz im Zeichen der Wissenschaft stand. VOGEL kann in einem Atemzug genannt werden mit Persönlichkeiten wie CHRISTIAN KONRAD SPRENGEL. Dieser begründete nach der grundsätzlichen Entdeckung der Sexualität und Bestäubung der Pflanzen durch RUDOLF JAKOB CAMERARIUS und JOSEPH GOTTLIEB KÖLREUTER mit seinem Buch „Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ (1793) fast aus dem Nichts die Disziplin der Blütenökologie. CHARLES DARWIN formulierte nicht nur die Deszendenztheorie, sondern etablierte mit den Büchern „The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects“ (1862), „The effect of cross- and self-pollination in the vegetable kingdom“ (1876) und „The different forms of flowers on plants of the same species“ (1877) die Blütenökologie als eine Basisdisziplin der Evolutionsbiologie. Auf gleicher Ebene kann VOGEL auch genannt werden mit HERMANN MÜLLER, der mit seinem Buch „Die Befruchtung der Blumen durch Insekten

und die gegenseitigen Anpassungen beider“ (1873) für DARWIN eintrat und die Blütenökologie in Deutschland maßgeblich prägte. Zu nennen wären noch OSKAR V. KIRCHNER und sein auf MÜLLER aufbauendes Buch „Blumen und Insekten“ (1911). In der Folge verlor die Blütenökologie leider rasch an Bedeutung. Alle großen Entdeckungen schienen bereits gemacht worden zu sein, so dass SCHMUCKER in den „Fortschritten der Botanik“ (1939) schrieb, dass im Berichtszeitraum kaum wesentliche Beiträge zur Blütenökologie geliefert worden seien und solche auch kaum mehr zu erwarten wären. Was für ein gewaltiger Irrtum! Wahrlich große Entdeckungen standen erst bevor, fast alle gemacht von einem der scharfsichtigsten und auf seinem Gebiet vielseitigsten Wissenschaftlern in der Geschichte der Biologie: STEFAN VOGEL.

In der vorangegangenen Ausgabe dieser Zeitschrift wurde in einem Nachruf die Bedeutung VOGELS gewürdigt. Allerdings konnten darin infolge der gebotenen Kürze nur schlagwortartig einige seiner großen wissenschaftlichen Leistungen aufgezählt werden. In diesem und in folgenden Beiträgen sollen VOGELS wichtigste Arbeiten und Erkenntnisse näher vorgestellt werden. Sie gehören zum Standardwissen der heutigen Biologen-Generation, und viele haben bereits vergessen, wer hinter den jetzt allgemein bekannten Fakten steht. Soweit mög-



lich, soll der Frage nachgegangen werden, wie es zu diesen Entdeckungen gekommen ist, und wie der heutige Stand des Wissens ist.

2. Wissenschaftlicher Werdegang

STEFAN VOGEL, am 4. April 1925 in Dresden geboren, begann das Studium der Botanik in Halle/Saale bei HERMANN MEUSEL (1946) und setzte es 1947 an der neu gegründeten Johannes-Gutenberg-Universität in Mainz fort. Nach der Promotion bei WILHELM TROLL konnte er mit seinem Freund und Studienkollegen KLAUS STOPP ein Jahr lang Südafrika bereisen. Diese Reise war wissenschaftlich so ertragreich und prägend, dass er sein weiteres Leben der Forschung in den Tropen widmete. Er bereiste, teilweise mehrmals, die meisten Länder Süd- und Mittelamerikas, widmete aber auch kürzere Aufenthalte den Palaeotropen (West-Afrika, Malaysia, Borneo, Madagaskar). Seine akademische Karriere schloss Professuren an den Universitäten Mainz (1972; 1983–1991), Berlin (1973–1977) und Wien (1977–1983) sowie Gastprofessuren in Buenos Aires (1969/70) und Marburg/Lahn (1970) ein. Selbst im Ruhestand, den VOGEL ab 1994 in Wien verbrachte, arbeitete er zielstrebig und unermüdlich an seinen Forschungsprojekten. Seine letzte Arbeit (VOGEL 2015), deren Erscheinen er leider nicht mehr erlebte, widmete er der Bestäubung tropischer und subtropischer Korbblütler durch Wirbeltiere (Vögel, Fledermäuse, nicht fliegende Säugetiere). Sie umfasst Beobachtungen aus einem Zeitraum von mehr als 50 Jahren und schließt an das von ihm entscheidend geprägte Konzept an, das er bereits am Anfang seiner wissenschaftlichen Tätigkeit, nämlich auf der Basis seiner Forschungen in Südafrika, entwickelte: das Konzept der „Blumenstile“ oder „Stiltypen“.

Abb. 1: Tafel III aus VOGEL (1954): typische Vertreter des nachtfalterblütigen (1–4) und mottenblütigen (5–7) Bestäubungssyndroms. 1 *Sansevieria longiflora* (Liliaceae), 2 *Clerodendron hastatum* (Verbenaceae), 3 *Cynium adonense* (Scrophulariaceae), 4 *Nicotiana acuminata* (Solanaceae), 5 *Geissorhiza juncea* (Iridaceae), 6 *Mystacidium* sp. (Orchidaceae), 7 *Oldenlandia brachyloba* (Rubiaceae).

3. Die „Stiltypen“ (Bestäubungssyndrome) der Blüten

Die ungeheure Mannigfaltigkeit der Blüten in Form, Größe, Färbung und spezifischen Merkmalen hat seit jeher die Menschen fasziniert. Naheliegenderweise hat man sich in der Frühzeit der Botanik zuerst mit diesen „morphologischen“ Merkmalen eingehender befasst. Man versuchte, die Vielfalt der Blüten nach äußerlichen Merkmalen zu beschreiben und zu ordnen. Die Klassifikation diente im Wesentlichen dazu, die verschiedenen Arten und Gruppen von Arten zu charakterisieren und zu identifizieren. Nach einer etwaigen funktionellen Bedeutung fragte man kaum. Es war dem hypochondrischen Spandauer Schuldirektor und Altphilologen CHRISTIAN KONRAD SPRENGEL vorbehalten, „das Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen“ zu lüften. Ihm wurde als Erstem klar, dass die Strukturen und Farben der Blüten einen funktionellen Sinn oder Zweck haben, nämlich die Befruchtung der Blüten zu gewährleisten. Er ging davon aus, dass der „weise Urheber der Natur“ die Blüten so sinnreich geschaffen und „nicht ein einziges Härchen ohne gewisse Absicht hervorgebracht“ hätte (SPRENGEL 1793: 1). CHARLES DARWIN hat mit dieser naiven Natursicht aufgeräumt und den „weisen Urheber“ durch die stetige Veränderung der Lebewesen und das Wirken der Selektion ersetzt. Der wichtigste Vordenker für die Arbeit VOGELS war der italienische Botaniker FEDERICO DELPINO, der die Blüten nicht nur nach ihrer Form, sondern parallel dazu auch „andersrum“ zu klassifizieren versuchte, nämlich nach ihren Bestäubern. In seinem Werk „Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale“ (1868) unterschied er die „Klassen“ der bienen-, käfer-, tagfalter-, nachtfalter-, motten- und vogelbestäubten Blüten. Letztere waren reine Vermutung, denn zu diesem Zeitpunkt hatte noch niemand den Besuch von Blüten durch Vögel beobachtet. Zumal er seine Beobachtungen in italienischer Sprache publizierte, fanden seine Ideen nur beschränkte Verbreitung.



4. Inspirierende Beobachtungen in Südafrika

In Südafrika machte VOGEL in den Jahren 1950 und 1951 ganz ähnliche Beobachtungen wie DELPINO, nur in einem geografisch und floristisch ganz neuem Raum (VOGEL 1954). Er fand in diesem neuen Umfeld fast alles bestätigt, was DELPINO aufgrund seiner Beobachtungen in Europa beschrieben hatte, und zeigte an zahlreichen Arten, dass zwischen den morphologischen Blütenmerkmalen und den bestäubenden Tiergruppen ein enger funktioneller Zusammenhang besteht. Die Gedanken DELPINOS, MÜLLERS und anderer aufgreifend, versuchte er, diese komplexen Zusammenhänge präzise zu erfassen. Die in den verschiedensten Verwandtschaftskreisen und trotz des Vorliegens unterschiedlichster Blüten-Baupläne konvergent wiederkehrenden Typen (nicht scharf begrenzte „Klassen“!) nannte er „Stiltypen“. Dieser Begriff wird heute kaum mehr gebraucht, stattdessen haben sich die Bezeichnungen „Bestäubungssyndrome“ oder „Florale Syndrome“ eingebürgert.

5. Kriterien der Einteilung

Für die Charakterisierung der floralen Syndrome können verschiedene Kriterien herangezogen und miteinander kombiniert werden:

- Äußere Form (z. B. Schalen-, Trichter-, Glocken-, Stielteller-, Röhren-, Lippen-, Bürsten- und Fallenblumen)
- Färbung (Farben, Muster, Zeichnung, Kontraste)
- Substanzen, welche die Blüten den Bestäubern als „Lock-“ oder „Beköstigungsmittel“ darbieten (Pollen, Nektar, Harz, Parfum, fettes Öl, oder im Falle der Täuschblumen auch gar nichts)

Abb. 2: Tafel V aus VOGEL (1954): typische Vertreter des vogelblütigen Bestäubungssyndroms. 1 *Aeschynanthus pulcher* (als *Trichosporum pulchrum*) (Gesneriaceae), 2 *Mutisia clematis* (Asteraceae), 3 *Gurania mackoyana* (Cucurbitaceae), 4 *Mimetes hirta* (Proteaceae), 5 *Erica cerinthoides* (Ericaceae), 6 *Anapalina triticea* (Iridaceae), 7 *Leonotis leonurus* (Lamiaceae), 8 *Melianthus minor* (Melianthaceae). Mit Ausnahme von 1 und 3 konnte VOGEL alle in Südafrika studieren.

- Bestäubende Tiere (Bienen, Fliegen, Käfer, Tag- und Nachtfalter, sonstige Insekten, Vögel, Fledermäuse und nicht-fliegende Säugetiere).

Vielfach kann man noch genauer differenzieren, z. B. bei den Bienenblumen die Großbienen-, Kleinbienen-, Hummel- und Wespenblumen, wobei hier allerdings die Probleme der Charakterisierung und Abgrenzung wegen der zahlreichen Übergänge und Unschärfen noch stärker in Erscheinung treten. Andererseits gibt es Fälle, bei denen eine Bestäubergruppe nicht mit dem entsprechenden Bestäubungssyndrom zusammenfällt. So gehören die Wollschweber (Bombylidae) zu den Fliegen (Dipteren). Sie haben aber einen langen Saugrüssel und die Blüten, die sie besuchen (um Nektar aufzunehmen), sind dem Bienen-Bestäubungssyndrom (als eigenes Subsyndrom? Diskussion in KASTINGER & WEBER 2001) zuzuordnen. Nicht zu vergessen sind die Generalisten. Ihre Blüten sind nicht an eine bestimmte Bestäubergruppe angepasst, sondern können z. B. von ganz verschiedenen Insektengruppen bestäubt werden. Selbst bei von Wirbeltieren bestäubten Pflanzen gibt es Fälle, bei denen sich nicht eindeutig sagen lässt, ob sie von Vögeln oder Fledermäusen bestäubt sind, obwohl die beiden Syndrome an sich gut charakterisiert sind. Nicht besprochen werden hier Blüten, deren Pollen durch abiotische Agentien wie Wind und Wasser ausgebreitet wird. Auch diese weisen natürlich typische Merkmalsausprägungen auf. All dies zeigt, dass es sich bei den Bestäubungssyndromen um eine relativ komplexe Materie handelt und Zuordnungen nach einem simplen Schema nicht möglich sind.

6. Wichtigste Tier-Bestäubungssyndrome

Nachfolgend werden Nachtfalter- und Vogelbestäubung vorgestellt. Die wissenschaftlichen Bezeichnungen für die Bestäubungssyndrome setzen sich jeweils aus zwei griechischen (z. T. latinisierten) Teilen zusammen, wobei der erste Teil auf die Tiergruppe Bezug nimmt und der zweite Teil („-philie“) „-liebend“ oder „Freund von ...“ bedeutet (gemeint ist: Anpassung an ...). Was die Hierarchie und die Unterteilung der



Syndrome betrifft, gibt es viele Auffassungsunterschiede zwischen den zeitgenössischen Autoren.

Die Syndrome der Nachtfalterbestäubung (Sphingophilie) und der Vogelbestäubung (Ornithophilie) sollen beispielhaft herausgegriffen werden. Tropische und heimische Blüten, die an die Bestäubung durch Nachtfalter (gemeint ist im Speziellen die Familie der Schwärmer = Sphingidae) angepasst sind, zeichnen sich durch Nachtblütigkeit (Öffnung der Blüten in den Abendstunden und in der Nacht), nächtliche (schwer-süßliche) Duftabsonderung, helle (weiße oder weißliche) Farben (starker Kontrast zu einem nächtlich-schwarzen Hintergrund) und häufig durch den Besitz von sogenannten Stieltellerblüten aus (Abb. 1, 3, 5). Letztere haben eine lange, enge Kron- oder Kelchröhre, in deren Basis dünnflüssiger Nektar produziert und gespeichert wird. Zudem weisen die Blüten einen ausgebreiteten Saum auf, der nicht als Landefläche für das Insekt fungiert, sondern nur der Auffälligkeit der Blüte in der Nacht



dient. Im Einzelnen gibt es zahlreiche Modifikationen und Varianten, wie z.B. Blüten des Bürstentyps, bei dem zahlreiche und mit langen Filamenten ausgestattete Staubblätter die Schaufunktion erfüllen (Abb. 4).

Komplementär zu diesen Merkmalen sind jene der Nachtfalter. Sie sind nachtaktiv, nehmen Düfte aus weiter Entfernung wahr und reagieren visuell hauptsächlich auf Hell-Dunkel-Kontraste (olfaktorische Fern- und visuelle Nahlockung), ernähren sich von Nektar, stehen bei der Nektaraufnahme im Schwirrflug vor den Blüten und fädeln ihren Rüssel in die enge nektarführende Röhre ein. Dieser Rüssel muss lang genug sein, um den Nektar im Röhrengrund zu erreichen.

Ganz anders der ornithophile Blütentypus (Abb. 2, 6–10). Die Blüten sind tagsüber offen, grell-bunt gefärbt, wobei Rottöne besonders häufig und charakteristisch sind. Sie gehören meist dem Rachen- sowie Lippenblüten- oder Bürstentyp an und sind nektarführend (Nektar dünnflüssig, i. d. R. ebenfalls am Blütengrund produziert und gespeichert, aber Röhrenabschnitt der Blüte kürzer und weiter als bei den Nachtfalterblumen). Als Blütenbesucher fungieren in den Neotropen hauptsächlich (aber nicht ausschließlich) die Kolibris, die im Schwirrflug den Nektar entnehmen, und in den Palaeotropen (u. a.) Nektar-, Honig- und Kleidervögel, die im Sitzen die Blüte ausbeuten. Die bedeutendere Körpergröße der altweltlichen Blumenvögel zieht spezifische Anpassungen



Abb. 3 (Seite 56 oben): *Hippobroma longiflora* (Campanulaceae). Der vermutlich von den Westindischen Inseln stammende und in den Tropen weitverbreitete „Stern von Bethlehem“ weist die typische Form einer nachtfalterbestäubten Stieltellerblüte auf.

Abb. 4 (Seite 56 unten): *Inga spectabilis* (Fabaceae-Mimosoideae). Bei diesem nachtfalterbestäubten Baum der Neotropis sind die Blüten bzw. kugeligen Blütenstände dem Pinseltyp zuzuordnen.

Abb. 5 (oben): *Hymenocallis littoralis* (Amaryllidaceae). Die Blüten dieser stattlichen neotropischen Strandpflanze gehören dem Stieltellertyp an. Wie bei den Narzissen ist neben den langen Kronzipfeln noch eine weit-trichterförmige Nebenkrone (Parakorolle) im Blütenzentrum vorhanden.

nach sich. Die Blüten müssen größer und robuster sein, und es muss den Vögeln in unmittelbarer Nähe der Blüte ein Lande- und Sitzplatz dargeboten werden. Allein diese sehr grobe Charakterisierung zeigt wieder, dass sich die Bestäubungssyndrome weiter aufspalten und auf spezifische Untergruppen einer Tierklasse abgestimmt sein können.

Die Bestäubungssyndrome erlauben nicht nur eine neue Sicht auf den funktionellen Zusammenhang zwischen Blüten und ihren Bestäubern, sondern erlauben auch Voraussagen: bei Vorliegen eines bestimmten Syndroms kann vorausgesagt werden, dass diese oder jene Tiergruppe als Bestäuber fungiert, ohne dass man den Bestäuber je gesehen hat.

Das Konzept der „Stiltypen“ oder Bestäubungssyndrome, das VOGEL in den 1950er-Jahren weiterentwickelt und maßgeblich geprägt hat, zieht sich nicht nur wie ein roter Faden durch seine eigene Forschungsarbeit, sondern hat seinen Niederschlag in vielen Hand- und Lehrbüchern (z. B. FAEGRI & V. D. PIJL 1979, ENDRESS 1994, PROCTOR et al. 1996, LEINS & ERBAR 2008) sowie in unzählige Einzelarbeiten gefunden. Es wurde durch zahlreiche Beispiele aus der ganzen Welt bestätigt und vielfach im Detail verfeinert.

7. Kritik der Bestäubungssyndrom-Klassifizierung

Es soll nicht verschwiegen werden, dass es in der letzten Zeit auch Kritik gegeben hat (z. B. OLLERTON et al. 2009). Die Wissenschaftlerin bezieht sich hauptsächlich auf die Tatsache,



Abb. 6 (oben): Blütenbesuch von *Stiffia graciellae* (Asteraceae) durch den Kolibri *Thalurania glaucopis* (Trochilidae). Aus VOGEL (2015).

Abb. 7 (unten): *Castilleja irazuensis* (Orobanchaceae). Die leuchtend roten, kolibribestäubten Blüten repräsentieren den Formtyp der Röhrenblüte.

Abb. 8 (Seite 59 links): *Scutellaria costaricensis* (Lamiaceae). Durch die auffällige Rotfärbung ziehen die Blüten Kolibris als Bestäuber an.

Abb. 9 (Seite 59 rechts): *Calliandra grandiflora* (Fabaceae-Mimosoideae), das vogelblütige Gegenstück zur nachtfalterbestäubten *Inga spectabilis* (Formtyp der Pinsel- oder Bürstenblume).

Abb. 10 (Seite 59 unten): *Passiflora vitifolia* (Passifloraceae). Im Gegensatz zu den meisten anderen (bienenblütigen) *Passiflora*-Arten wird diese spektakuläre Art von Kolibris bestäubt.



dass erstens die große Vielfalt der Blüten nicht auf eine verhältnismäßig kleine Zahl von Typen reduziert werden kann, die durch die bekannten Bestäubungssyndrome charakterisiert sind. Zweitens geht sie davon aus, dass die Voraussagen auf die Bestäuber nicht immer zutreffend sind.

Beides ist im Prinzip richtig, allerdings wurden die kritisierten Punkte von den Befürwortern des Syndrom-Konzeptes nie behauptet. Weder DELPINO noch VOGEL noch spätere Forscher haben behauptet, dass sich die gesamte Blütenvielfalt restlos und fein säuberlich in eine beschränkte Anzahl von „Typen“ mit klar definierten Bestäubungssyndromen aufgliedern lasse. Im Gegenteil, nur höchstens ein Drittel der Arten lässt sich eindeutigen Bestäubungssyndromen zuordnen, der große Rest nicht. Bei diesem Rest handelt es sich um Blüten, die nicht auf bestimmte Bestäubergruppen spezialisiert sind (sog. Generalisten), oder um solche, bei denen das Bestäubungssyndrom nicht klar genug ausgeprägt ist, um eine Voraussage zu ermöglichen, oder schlichtweg um solche, bei denen das Bestäubungssyndrom nicht gut genug bekannt ist. Dies ist Grund genug, gerade in dieser Richtung weiterzuforschen. Niemand hat behauptet, dass Bestäuber-Voraussagen aufgrund eines Bestäubungssyndroms unfehlbar sind. Jede Voraussage ist eine Wahrscheinlichkeitsaussage und birgt das Risiko, dass sie teilweise oder ganz unzutreffend ist. Den Grad der Wahrscheinlichkeit kann man in den meisten Fällen gut abschätzen. Ein redlicher Forscher wird diesen Grad auch angeben. Nicht zu vergessen ist, dass die falschen Voraussagen mitunter die interessantesten und wertvollsten sind. Der Irrtum und seine Aufklärung sind der wichtigste Motor eines wissenschaftlichen Fortschritts.

Mag auch die eine oder andere Voraussage, auch von VOGEL selbst, revisionsbedürftig oder falsch sein, das Syndromkonzept wird dadurch nicht erschüttert. Dieses ist die einzige biologi-

sche Theorie, die das Auftreten multidimensionaler floraler Ähnlichkeiten in nicht näher miteinander verwandten Pflanzengruppen erklären kann, nämlich durch gleichgerichtete evolutive Anpassung bzw. durch das Wirken ähnlicher Selektionskräfte. An einer speziellen Gruppe hat VOGEL schon früh und sehr eingehend das Konzept der „Blütenstile“ exemplifiziert, nämlich den Fledermausblumen. Mehr darüber im nächsten Palmengartenheft.

Literatur

- DARWIN, C. 1862: The various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects. – London.
- DARWIN, C. 1876: The effect of cross- and self-pollination in the vegetable kingdom. – London.
- DARWIN, C. 1877: The different forms of flowers on plants of the same species. – London.
- DELPINO, F. 1868: Ulteriori osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. – Milano.
- ENDRESS, P. K. 1994: Diversity and evolutionary biology of tropical flowers. – Cambridge.
- FÆGRI, K. & V. D. PIJL, L. 1979: The principles of pollination ecology. 3. edition. – Oxford, New York.
- KASTINGER, C. & WEBER, A. 2001: Bee-flies (*Bombylius* spp., Bombyliidae, Diptera) and the pollination of flowers. – *Flora* **196**: 1-23.
- KIRCHNER, O. v. 1911: Blumen und Insekten. Ihre Anpassungen aneinander und ihre gegenseitige Abhängigkeit. – Leipzig.
- LEINS, P. & ERBAR, C. 2008: Blüte und Frucht: Morphologie, Entwicklungsgeschichte, Phylogenie, Funktion und Ökologie. – Stuttgart.
- MÜLLER, H. 1873: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. – Leipzig.
- OLLERTON, J., ALARCÓN, R., WASER, N. M., PRICE, M. V., WATTS, S., CRANMER, L., HINGSTON, A. PETER, S. & ROTENBERRY, J. 2009: A global test of the pollination syndrome hypothesis. – *Ann. Bot.* **103**: 1471–1480.
- PROCTOR, M., YEO, P. & LACK, A. 1996: The natural history of pollination. – Portland.
- SPRENGEL, C. K. 1793: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. – Berlin.
- VOGEL, S. 1954. Blütenbiologische Typen als Elemente der Sippengliederung, dargestellt anhand der Flora Südafrikas. – *Bot. Studien H.* **1**: 1-338.
- VOGEL, S. 2015: Vertebrate pollination in Compositae: floral syndromes and field observations. – *Stapfia: reports* **103**: 5-26.