

Untersuchungen zum Lebenszyklus der hochalpinen Polsterpflanze *Eritrichium nanum* (L.) Schrad. ex Gaudin Teil I: Blütenbiologie

Heinrich Zoller, Heiner Lenzin & Andreas Erhardt

This paper represents the first of seven parts dealing with the ecology of *Eritrichium nanum* and reports findings on the pollination biology of this attractive and well-known alpine plant species. In contrast to statements in the literature that flowers are protogynous we show that they are distinctly protandrous. Various insects from 12 families frequently visit *E. nanum* flowers. Flies from the families Anthomyiidae and Muscidae were the most frequent visitors. Under optimal weather conditions (maximum solar radiation, minimum wind speed) visitation rates of 200 simultaneously observed flowers reached 32.5–46.7 insects per hour, i. e. 0.16–0.24 insects per flower and hour. However, Anthomyiidae and Muscidae clearly preferred the white-yellowish flowers of *Saxifraga exarata* and *Saxifraga bryoides* which offered plenty of nectar when they were in bloom at the study sites. These two species, certainly also pollinated by Anthomyiidae and Muscidae, may compete for pollinators with *E. nanum*. Thus, fly pollination in *E. nanum* may rather be caused by the unfavorable ecological conditions of its habitats than by its particular floral characteristics. In contrast, various other insects such as *Eristalis tenax* and closely related hoverflies showed a higher degree of flower constancy to *E. nanum*, often flying from one *Eritrichium* cushion to the next and hence causing outcrossing. Bagging experiments showed that outcrossing and geitonogamy are the prevailing pollination modes, and that autogamy, although possible, plays only a minor role. The extended flowering period from the beginning of June to the end of August seems to prevent pollinator limitation in spite of potential competition by other, white flowering plant species. We also recorded that most of the nutlets are spread before mid-September. This contradicts again old statements in the literature that they remain in the calyx until spring.

Das Gesamtprojekt

Es ist erstaunlich, wie wenig über den Lebenszyklus des Himmelsherolds (*Eritrichium nanum* [L.] Schrad. ex Gaudin) bekannt ist, obwohl dessen blaublütige Polster zu den attraktivsten Gewächsen der Hochalpen gehören. Das Gleiche gilt auch für die meisten Arten, mit denen der Himmelsherold vergesellschaftet ist. Der Anlass, dass wir uns mit der Ökologie des Himmelsherolds zu beschäftigen begannen, bildeten die wenig systematischen, oft ungenauen und teilweise auch widersprüchlichen Angaben über seine Habitate und Vergesellschaftung. Deshalb machten wir seit 1987 in zahlreichen Populationen floristische Aufnahmen. Bei dieser Tätigkeit wurde uns bald bewusst, dass demographische Untersuchungen über sämtliche Entwicklungsphasen absolute Priorität zukommt. So entschlossen wir uns zu dem nachfolgenden Untersuchungsprogramm (Tab. 1).

Um dieses mit einer möglichst vielseitigen Methodik angehen zu können, kombinierten wir Felduntersuchungen auf Dauerflächen und deren Umgebung in *Eritrichium*-Habitaten mit Labor- und Kulturversuchen am Botanischen Institut der

Keywords:

Flower phenology, pollinators, flies, visitation rates, breeding system

Adresse der Autoren:

Prof. Dr. Heinrich Zoller
Botanisches Institut Universität Basel
Schönbeinstrasse 6
4056 Basel / Schweiz

Dr. Heiner Lenzin
Rheinfelderstrasse 28
4127 Birsfelden / Schweiz
lenzinh@bluewin.ch

PD Dr. Andreas Erhardt
Institut für Natur-, Landschafts-
und Umweltschutz
Universität Basel
St. Johannis-Vorstadt 10
4056 Basel / Schweiz
andreas.erhardt@unibas.ch

Angenommen: 6. 12. 2000

Tabelle 1: Das Forschungsprogramm

I	Blütenbiologie
II	Samenproduktion und Keimungsrate
III	Etablierung und Aufbau der Polster
IV	Populationsstruktur
V	Interaktionen mit Nachbarpflanzen
VI	Spezifisches Muster des Lebenszyklus
VII	Pflanzengesellschaften

Tabelle 2: Liste der permanenten Dauerflächen

Anzahl Dauerflächen	Lokalität	Beobachtungsperiode	Meereshöhe
5	Claudio e Bruno (Formazza I)	1994, 1996–1999	2735–2750
4	Passo Scuro (Leventina CH)	1992–1996 (1998)	2550–2600
1	Grevasalvas (Engadin CH)	1992–1996	2690
2	Piz Nair (St. Moritz CH)	1992–1996	2825–2835
2	Piz Lagalb (Bernina CH)	1992–1996	2950–2960

Universität Basel. Für die speziellen blütenbiologischen Untersuchungen sei auf den methodischen Teil der vorliegenden Publikation verwiesen.

Felduntersuchungen

Als Voruntersuchungen führten wir auf dem Piz Nair ob St. Moritz in den Jahren 1990 und 1991 systematische Zählungen von Infloreszenzen, Blüten und Samen an sechs ausgewählten Populationen von 1 bis 2 m² Grösse durch. Um sämtliche Punkte des Forschungsprogrammes auf einer breiten Basis untersuchen zu können, legten wir in den Jahren 1992 und 1993 insgesamt 14 markierte Dauerflächen von 1 m² an, die alle noch heute existieren (Tab. 2). Diese 14 Flächen umfassen einen Höhenbereich von ca. 2500–3000 m, in dem der Himmelsherd optimal gedeiht, ferner wechselnde Hangneigung und Exposition sowie verschiedene Bodenarten (Fels, stabiler und instabiler Schutt), sodass sie einem repräsentativen Querschnitt durch die zentralalpinen *E. nanum*-Habitate entsprechen. In den Dauerflächen wurden während je 5 Jahren mit Hilfe eines 1 dm²-Rasters (über einen 1 m²-Metallrahmen gespannte Nylonschnur, Abb. 1) die folgenden Parameter untersucht:

1. Anzahl Infloreszenzen, Blüten, Blüten mit Teilfrüchten und Diasporen (Klausen)
2. Anzahl der Keimlinge, Jungpflanzen und Polster und deren genaue Lokalisierung im 1 dm²-Raster. Von sämtlichen Polstern wurde zusätzlich der Umfang vermessen
3. Anzahl der vegetativen und generativen Triebe (Rosetten) pro Polster und die nekrotischen Anteile pro Polster
4. Vermessung aller Kontakte von *E. nanum* mit anorganischem oder humosem totem Substrat und mit lebenden oder



Abb. 1: Metallrahmen mit 1 dm²-Raster

nekrotischen Nachbarpflanzen, wobei die Anteile der verschiedenen Nachbarpflanzen und von anorganischem und humosem Substrat quantitativ festgehalten wurden.

Ferner wurden in insgesamt 38 1m²-Flächen mit Hilfe des 1dm²-Rasters nur in einem Jahre alle Kontakte von *E. nanum* registriert und vermessen. Auch wenn diese einmaligen Messungen keine Aussagen über die zeitliche Dynamik ermöglichen, so ergänzen sie die in den Dauerflächen gewonnenen Ergebnisse bestens, da sie sich über den grössten Teil des Verbreitungsgebietes verteilen und auch *E. nanum*-Populationen über Karbonatgestein in den Südostalpen umfassen. Im Jahre 1998 ergänzten wir die Untersuchungen über die *E. nanum*-Kontakte in zehn 25 m²-Flächen auf dem Piz Nair durch eine systematische Registrierung, wie oft *E. nanum* epistratisch auf Nachbarpflanzen gedeiht und wieviele Male *E. nanum* benachbarten Arten als Substrat dient.

Um den stark wechselnden Aufbau der grösseren *E. nanum*-Exemplare und namentlich deren Bewurzelung zu studieren, wurden in der Umgebung der Versuchsflächen an mehreren Orten (Claudio e Bruno, Piz Nair und Faschaunereck) ganze Polster ausgegraben und ihr Wurzelwerk freigelegt, photographiert und möglichst unversehrt im Eisschrank konserviert.

Die floristisch pflanzensoziologische Dokumentation im gesamten Verbreitungsgebiet von *E. nanum* umfasst 336 Aufnahmen, inbegriffen 32 publizierte von J. L. Richard (aus den Waliser Alpen) und 48, die uns von H. Brisse (Marseille) überlassen wurden und zum grössten Teil aus den Meeralpen stammen.

Laboruntersuchungen

Am Botanischen Institut der Universität Basel wurden von Samen aus acht Dauerflächen die Samengewichte und von Samen aus vier Dauerflächen die Keimungsraten bestimmt. Ferner führten wir im Botanischen Garten der Universität Basel mehrere Keimversuche mit je 100 Samen aus verschiedenen Dauerflächen durch, deren Topfkulturen über mindestens fünf Jahre protokolliert wurden. Parallel dazu machten wir auch künstliche Aussaaten in natürlichen *E. nanum*-Habitaten (Passo Scuro).

Einführung zu Teil I: Blütenbiologie

Seit WARMING (1887), LOEW (1894), KNUTH (1898–1905), GÜNTHART in SCHRÖTER (1926) und SCHIMPER (1935) herrscht die Meinung vor, dass im Hochgebirge (obere alpine und nivale Stufe) und in der Arktis Fliegen die wichtigsten Bestäuber sind und der Anteil an Selbstbestäubung mit steigender Meereshöhe bzw. Breitengraden rasch zunimmt. Doch sind systematische Beobachtungen und insbesondere experimentelle Untersuchungen selten (z. B. HAGERUP 1951). Fliegen als Besucher von *Eritrichium villosum* wurden von EKSTAM (1895) in Novaja Semlja beobachtet und LECHNER-POCK (1956) berichtet über einen einzigen Fliegenbesuch in den Alpen. Neuerdings analysierte ERHARDT (1993)

die «Edelweiss»-Blütenstände (*Leontopodium alpinum* [L.] Cass.) und fand, dass sie von Fliegen bestäubt werden. Ferner beschrieben ERHARDT & JÄGGI (1995) einen Übergang von Bestäubung durch Schmetterlinge zu Autogamie bei *Dianthus glacialis* Haenke. KREISCH (1996) verglich die blütenbiologischen Verhältnisse in drei verschiedenen, vorwiegend durch Fliegen bestäubten Pflanzengesellschaften Mittel- und Nordeuropas, in denen Polsterpflanzen eine grosse Rolle spielen. Leider blieben die quantitativen Aspekte der Bestäuber-Häufigkeiten unberücksichtigt und *E. nanum* kommt in der betreffenden Vegetation nirgends vor. GUGERLI (1998, 2000) berichtet, dass *Saxifraga oppositifolia* L. als vorwiegend fremdbestäubte Art häufig von Hummeln besucht wird, *Saxifraga biflora* All. dagegen vorwiegend von Fliegen. Weil die Fortpflanzung von *E. nanum* noch immer völlig unbekannt ist, beschlossen die Autoren, die Besucher seiner Blüten systematisch zu beobachten und die Bedeutung der Selbstbestäubung zu überprüfen.

Eritrichium nanum s.l. (Boraginaceae) ist ein weitverbreiteter, polymorpher Komplex von nah verwandten Sippen (*E. nanum* s. str., *E. villosum* [Ledeb.] Bunge, *E. aretioides* [Cham.] DC. inbegriffen *E. elongatum* [Rydb.] Wight und *E. chamissonis* DC. usw.). Die arktisch-alpine Gesamtart gedeiht in den Hochgebirgen Zentraleuropas, im Kaukasus, in Innerasien, Nordsibirien und im Felsengebirge von Alaska bis nach Colorado. Die Verbreitung der europäischen Kleinart *Eritrichium nanum* (L.) Schrad. ex Gaud. s. str. reicht von den Alpen (Meeralpen bis Karawanken) zu den Karpathen und zum Kaukasus (LECHNER-POCK 1956). Schon LECHNER-POCK hat festgestellt, dass die als *Eritrichium nanum* var. *tergloviensis* (Hacq.) DC. bezeichnete Kalkrasse der Südostalpen morphologisch nicht unterscheidbar ist. Obwohl *E. nanum* zu den auffälligsten alpinen Polsterpflanzen gehört, wissen wir nichts über die Bestäubung ihrer Blüten und überdies gibt es über wichtige Einzelheiten der Blütenentwicklung und Samenverbreitung falsche Angaben in der älteren Literatur, die bis heute nicht berichtigt worden sind.

Material und Methoden

Um zu untersuchen, ob die Blüten von *E. nanum* besondere Einrichtungen aufweisen, die Fremdbestäubung fördern, beobachteten wir ihre Entwicklung in drei verschiedenen Populationen (Zwischbergen, Piz Nair und Piz Lagalb). In den wickeligen Blütenständen von *E. nanum* können die Veränderungen von einem zum nächsten Stadium sehr leicht verfolgt werden. Ferner ernteten wir in 13 Populationen während fünf Jahren die Blütenstände und Klausen (vgl. oben), sodass wir über den Zeitpunkt der Propagation gut unterrichtet sind.

Die Bestäuber von *E. nanum* wurden in acht Populationen systematisch beobachtet. Eine dieser Populationen lag in den italienischen, vier in den schweizerischen und drei in den österreichischen Alpen. Die Beobachtungen wurden in den Jahren

1995–1997 während der Blütezeit von *E. nanum* (12. 7.–7. 8.) durchgeführt, bei möglichst optimalen Wetterbedingungen (bei mindestens 75% der maximalen Insolation und bei minimaler Windstärke (Beaufort-Skala nur ausnahmsweise 3–5). An jedem Beobachtungsort wurden kleine Ausschnitte von 4 dm² ausgewählt, um die Blütenbesucher möglichst vollständig zu erfassen. Um vergleichbare Resultate zu erhalten, wurden stets ungefähr 200 Blüten beobachtet und die Dauer der Beobachtungsperioden auf 30 Minuten festgelegt. Während der einzelnen Perioden durften die Zählungen niemals unterbrochen werden, da nur bei absoluter Kontinuität für jedes Intervall eine gleichbleibende Länge der Beobachtungsdauer garantiert werden kann. Somit konnten die Belegexemplare nicht während der Zählungen gesammelt werden und überdies entkamen beim Einfangen auch manche Insekten. Sie sind deshalb nicht völlig repräsentativ (ERHARDT 1993). Da Voruntersuchungen ergaben, dass zwischen *Saxifraga exarata* Vill. und *E. nanum* eine starke Bestäuber Konkurrenz besteht, beobachteten wir vom 15. 7. bis 18. 7. 1998 gleichzeitig die Besucher von ca. 120 eng benachbarten Blüten beider Arten (Abb. siehe Umschlag). Einige Bestäuber schienen ausgesprochen auf die Blüten von *E. nanum* getrimmt zu sein. Um ihre hintereinander erfolgenden Besuche auf den blauen Polstern und Blüten zu zählen, mussten wir zeitweise die oben angegebene Grösse der Beobachtungsflächen überschreiten.

Um die Samenproduktion durch spontane Autogamie zu erfassen, wurden würfelförmige Stahlrahmen von 1dm³ über die Polster von *E. nanum* gebracht. Um Besuche von Insekten zu verhindern, wurden die Rahmen mit einem feinmaschigen Nylontuch überzogen, das auf allen vier Seiten mit 8–10 Nägeln auf dem Boden befestigt war (Abb. 2). Vier dieser Rahmen wurden am 10. 6. 1995 auf dem Passo Scuro fixiert, gerade als die *E. nanum*-Polster zu blühen begannen. Gleichzeitig wurden vier 1dm²-Kontrollflächen eingerichtet. Die durchschnittliche Blütenzahl der Versuchsflächen betrug ungefähr 80. Bereits offene Blüten wurden abgeschnitten. Da die Habitate von *E. nanum* im Winter höchstens von einer dünnen Schneeschicht bedeckt sind, beginnt die Blütezeit bereits in der ersten Hälfte Juni, wenn grosse Teile der Umgebung noch unter tiefem Schnee liegen. Deswegen konnte der Autogamieversuch am Passo Scuro erst nach einer langen Skitour installiert werden.

Das Einsammeln der Blütenstände fand am 1. 9. 1995 kurz vor dem Ausfallen der Klausen statt. Zurück im Labor zählten wir sämtliche Diasporen und stellten für jede Blüte deren Anzahl fest. Alle Diasporen wurden gewogen und ferner bestimmten wir deren Keimungsrate. Da eine Frucht von *E. nanum* nur vier Klausen produzieren kann – meist sind es infolge von Aborten weniger – beläuft sich die Zahl der potenziellen Diasporen immer auf das Vierfache der Blütenzahl.

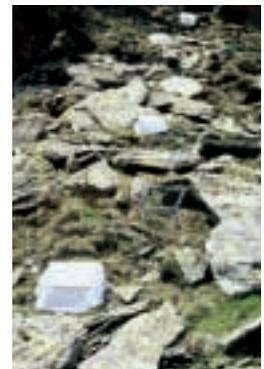
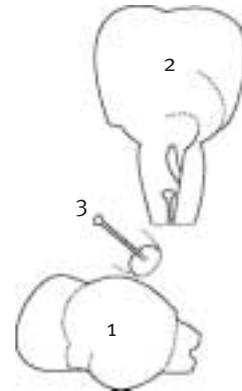


Abb. 2: Autogamieversuch auf dem Passo Scuro



Abb. 3: Drei Blüten von *Eritrichium nanum* in verschiedenen Entwicklungsstadien



- 1 Krone kurz vor der Entfaltung
- 2 Krone sich öffnend (Längsschnitt), rechts ausgewachsener Staubbeutel, Fruchtknoten noch kaum entwickelt, Griffel weniger als 0,5 mm lang
- 3 Krone abgefallen, Fruchtknoten, Griffel und Narbe ausgewachsen. Griffellänge ca. 1,5 mm

Ergebnisse

Blütenentwicklung

Erste Blüten von *E. nanum* öffnen sich bereits vor dem 10. Juni. Die Hauptblütezeit fällt in den Juli, klingt aber erst gegen Mitte August aus. Letzte Blüten beobachteten wir noch in der ersten Hälfte September. Die Entwicklung der Blüten wurde an sechs Blütenständen untersucht. Kurz bevor die Blüten sich öffnen, sind die Antheren bereits reif und beginnen zu stäuben, sobald sich die Krone entfaltet. Dagegen scheint der Fruchtknoten zurückgeblieben und der Griffel erreicht weniger als einen Fünftel seiner definitiven Länge (Abb. 3). In diesem männlichen Stadium sind die Schlundschuppen gelb gefärbt und der Schlund enthält reichlich Nektar. Bald beginnt der Fruchtknoten heranzuwachsen und der Griffel verlängert sich, während sich im Schlund noch immer Nektar befindet. Wenn der Griffel seine definitive Länge von ca. 1,5 mm erreicht hat, kommt die Narbe direkt an die Basis der Staubgefäße zu liegen. Deshalb scheint trotz deutlicher Proterandrie Selbstbestäubung mehr oder weniger vorprogrammiert. Wenn die meisten Pollenkörner ausgestreut und die bestäubten Blüten befruchtet sind, verlieren die Schlundschuppen ihre gelbe Farbe und werden weisslich (Abb. 4). Die blauen Kronen mit den ausgebleichten Schlundschuppen bleiben noch tagelang im Kelch unversehrt erhalten, bevor sie welken und abfallen. Es ist allgemein bekannt, dass



Abb. 4: Farbänderung der Schlundschuppen von *Eritrichium nanum*-Blüten

sich bei den Boraginaceae und Lamiaceae aus einem Fruchtknoten oft nicht alle der vier möglichen Klausen entwickeln. In den befruchteten Blüten von *E. nanum* entwickeln sich im Durchschnitt weniger als ein Drittel der vier möglichen Klausen. Die übrigen verkümmern, und oft reift pro Blüte nur eine einzige Klausen.

Mitte September 1992 waren beim Einsammeln in den markierten Dauerflächen auf dem Passo Scuro, Piz Nair und Piz Lagalb bereits mehr als 85% der Klausen abgefallen. Ferner beobachteten wir, dass die meisten Infloreszenzen bereits im Oktober niederliegen, nekrotisch und ohne Klausen sind.

Bestäuber

Die Blüten des Himmelsherolds werden von sehr verschiedenartigen Insekten, auch Hautflüglern und Schmetterlingen besucht (Tab. 3). Bei 88% der gesammelten Besucher handelt es sich um Fliegen. Von diesen gehören ungefähr 60% zu den Fam. Anthomyiidae oder Muscidae, die zusammen als «Stubenfliegen-Typ» gezählt wurden, da ihre Familienzugehörigkeit in Feldbeobachtungen nicht festgestellt werden kann (Abb. 5). Die übrigen Exemplare zählen nahezu alle zur Fam. Syrphidae (8 Arten aus 6 verschiedenen Gattungen). In Tab. 4 unterscheiden wir Syrphidae 1 («Eristalis-Typ») und Syrphidae 2 (übrige Syrphiden). Vom Typ 1 fingen wir zwei Belegexemplare, die beide als *Eristalis tenax* L. (Schlammfliege) bestimmt wurden (Abb. 6). Durch ihre Grösse und ihr Verhalten weichen die Bestäuber des «Eristalis-Typ» von allen übrigen Syrphiden, die *E. nanum*-Blüten besuchen, stark ab (vgl. unten).

1997 zählten wir auf dem Piz Nair und Piz Lagalb während 18 Stunden 589 Besuche. Die Besucherdichte bezogen auf 200



Abb. 5: «Stubenfliege», in eine *Eritrichium nanum*-Blüte eindringend



Abb. 6: *Eristalis tenax*, den Rüssel in eine *Eritrichium nanum*-Blüte einführend

Tabelle 3: Auf *Eritrichium nanum* gefangene Blütenbesucher (Belegexemplare)

Ordnungen	Familien	Anzahl der Individuen	Individuen in %
Diptera (Fliegen)	Fam. Anthomyiidae	20	30.5
	Fam. Muscidae	20	30.5
	Fam. Syrphidae	16	25.5
	Fam. Calliphoridae	1	1.5
	Fam. Bombyliidae*		
Diptera total		57	88.0
Hymenoptera (Hautflügler)	Fam. Apidae	3	
	Fam. Formicidae	1	
	Fam. Ichneumonidae	1	
Hymenoptera total		5	7.5
Lepidoptera (Schmetterlinge)	Fam. Pieridae*		
	Fam. Nymphalidae*		
	Fam. Zygaenidae	1	
	Fam. Geometridae	2	
Lepidoptera total		3	4.5
Summe der Individuen		65	100.0

(* Nicht gesammelte Taxa)

Tabelle 4: Die verschiedenen Besuchergruppen von *Eritrichium nanum*-Blüten (Mittlere prozentuale Anteile in acht Populationen)

Beobach- tungszeit (Std.)	Zahl der Besuche	Anthomyiidae Muscidae «Stubenfliegen- Typ»	Syrphidae 1 « <i>Eristalis</i> <i>tenax</i> -Typ» Schlammfliegen	Syrphidae 2 übrige Syrphiden Schwebfliegen	Übrige: Hautflügler, Schmetter- linge	
Total	24	887				
Mittel			86.2%	6.6%	3.4%	3.8%

Blüten beträgt 32.5 oder 0.16 pro einzelne Blüte. Unter den 589 Besuchern von *E. nanum*-Blüten gehören knapp 80% zum «Stubenfliegen-Typ». Dagegen registrierten wir nur 89 Besuche von Syrphiden, d. h. mehr als fünfmal weniger. Die starke Dominanz der Anthomyiidae/Muscidae im Bestäuberspektrum gilt für alle acht untersuchten Populationen. Der Anteil des «Stubenfliegen-Typs» sank nirgends unter 74%, betrug aber öfters 90% und mehr. Ferner scheint es, dass der «Stubenfliegen-Typ» die weissgelben Blüten von *Saxifraga exarata* bevorzugt. In Abb. 7 sind die Ergebnisse der simultanen Zählungen dargestellt, die wir im Juli 1998 an Blüten von *E. nanum* und *Saxifraga exarata* durchführten (vgl. auch Abbildung auf dem Umschlag). 144 Besuche wurden während einer Zählperiode von 5.5 Stunden fest-

gestellt. Daraus folgt eine Besucherichte von 46.5 bezogen auf 200 Blüten (vgl. oben) und eine solche von 0.24 pro einzelne Blüte. Offensichtlich besuchte der «Stubenfliegen-Typ» mehr als zweimal häufiger die weisslichen Blüten von *Saxifraga exarata* als die blauen von *E. nanum*. Eine deutliche Bevorzugung der weissgelben Steinbrechblüten beobachteten wir auch am 6./7. 8. 1996 auf dem Pazolastock.

Die systematischen Beobachtungen über die Besucher der *E. nanum*-Blüten veranlassten uns bereits im Jahre 1996, Kategorien von Bestäubern zu unterscheiden, die sich verschieden verhalten. Über die Hälfte der Individuen des «Stubenfliegen-Typs» (64/123) waren nicht interessiert an den Blüten von *E. nanum* und sind deshalb als zufällige Besucher zu betrachten. Von den übrigen entnahm eine beträchtliche Zahl Nektar nur von einer oder mehreren Blüten des gleichen Polsters. Nur wenige suchten Nektar in mehreren Blüten von zwei oder mehreren Polstern. Auf Grund dessen kann angenommen werden, dass die vom «Stubenfliegen-Typ» verursachte Bestäubung häufig geitonogam ist. Aber der Anteil an Fremdbestäubung scheint durch Bestäuber erhöht zu werden, die regelmässig von Polster zu Polster fliegen, wie die Individuen des «Eristalis-Typs» (Abb. 8). Diese fliegen schnell und gezielt von *E. nanum*-Blüte zu *E. nanum*-Blüte. Dabei befinden sich die besuchten Blüten oft auf ziemlich weit voneinander entfernten Polstern. Überdies scheinen einige andere Besucher von den blauen *E. nanum*-Blüten angelockt zu werden: *Pontia callidice* Hubner, *Psodos* sp. (Lepidoptera) und *Andrena* sp. (Hymenoptera), von denen bis vier Besuche hintereinander auf *E. nanum* erfolgten.

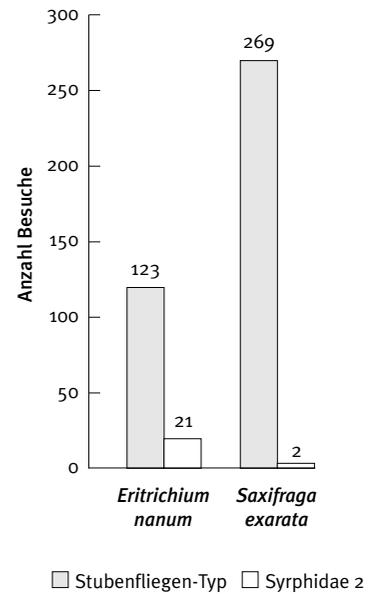


Abb. 7: Besucherzahlen auf den Blüten von *Eritrichium nanum* und *Saxifraga exarata* auf dem Piz Nair und Piz Lagalb, 1998 (Graubünden, Schweiz)

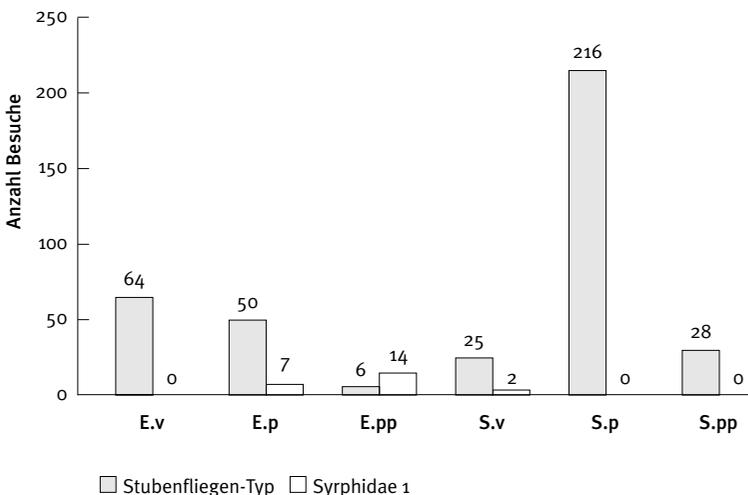


Abb. 8: Besucherverhalten auf *Eritrichium nanum* (E) und *Saxifraga exarata* (S) 1998 (Piz Nair und Piz Lagalb)

Anzahl beobachtete Blüten: je 120;
Syrphidae 2: keine Beobachtungen

- E. v Rüssel nicht in Blütenröhre gestossen
- E. p Rüssel auf einem Polster in Blütenröhre gestossen
- E. pp Rüssel auf zwei oder mehreren Polstern in Blütenröhre gestossen
- S. v Rüssel nicht auf Blütendiskus gestossen
- S. p Rüssel auf einem Polster auf Blütendiskus(en) gestossen
- S. pp Rüssel auf zwei bis mehreren Polstern auf Blütendiskus(en) gestossen

Tabelle 5: Verhältnis von Früchten zu Blüten und Klausen zu Samenanlagen (%) sowie durchschnittliche Zahl von Blüten pro Infloreszenz und Klausen pro Frucht (\pm SD)

Früchte pro Blüten		Klausen pro Samenanlage		Blüten pro Infloreszenz		Klausen pro Frucht	
Test	Kontrolle	Test	Kontrolle	Test	Kontrolle	Test	Kontrolle
13% \pm ± 3.308	62%	3.6% ± 1.3094	22% ± 3.345	3.99 ± 0.850	3.66 ± 0.702	1.18 ± 0.200	1.44 ± 0.033
Stud. <i>t</i> -test: <i>n</i> =4 <i>t</i> = 15.24 <i>P</i> < 0.001		Stud. <i>t</i> -test: <i>n</i> =4 <i>t</i> = 8.074 <i>P</i> < 0.01		Stud. <i>t</i> -test: <i>n</i> =4 <i>t</i> = -0.658 <i>n. s</i>		Stud. <i>t</i> -test: <i>n</i> =4 <i>t</i> = -1.662 <i>n. s</i>	

Autogamieversuch

Sowohl die Anzahl der Früchte pro Blüten als auch die Anzahl der Klausen pro Fruchtknoten ist in den abgeschirmten Blüten etwa 5 mal kleiner als in den Blüten der Kontrollflächen (Tab. 5). Es ist unwahrscheinlich, dass diese grosse Differenz durch die Auswirkungen des Versuchs auf die eingeschlossenen Blüten erklärt werden kann, da sowohl in den Versuchs- als auch in den Testflächen sich gleich viele normale Blüten entwickelten. Überdies sind die reifen, autogamen Diasporen der abgedeckten Blüten (mittleres Gewicht = 0.68 mg \pm 0.21 SD) signifikant leichter (*n*=25, $\chi^2=4.55$, *P*<0.05) als jene der Kontrollflächen (mittleres Gewicht = 0.84 mg \pm 0.21 SD). Schliesslich ist die Keimungsrate der autogamen Diasporen äusserst gering (1.7%, *n*=60), während von denjenigen der Kontrollflächen 11.7% (*n*=60) keimten.

Diskussion

Die deutliche Proterandrie der Blüten von *E. nanum* (Abb. 3) widerspricht den früheren Angaben, dass sie proterogyn seien (z. B. GÜNTHART in Schröter 1926, LECHNER-POCK 1956). Die Kronlappen sind flach ausgebreitet, während der Eingang zur Röhre, in der sich die Antheren befinden, durch fünf Schlundschuppen versperrt ist. Diese Gestalt der Krone findet sich bei mehreren Gewächsen der Hochgebirge, so bei *Myosotis alpestris* F. W. Schmidt und bei den meisten Arten der Gattung *Androsace*. KUGLER (1970) bezeichnete die Blüten von *Myosotis scorpioides* L. und *Androsace chamaejasme* Wulf. als «Stieltellerblumen». Diese haben jedoch eine sehr lange Kronröhre mit einer tellerförmigen Anflugfläche und werden meist von Schmetterlingen bestäubt (z. B. *Dianthus*, *Primula*, *Gentiana* pp.). Dagegen sind die Kronröhren von *E. nanum* und der vorher genannten Arten sehr kurz, höchstens 3 mm, bei *E. nanum* sogar unter 2.5 mm lang und können von Hummeln und Fliegen bestäubt werden. Noch bevor wir erkannten, dass die lebhaft gelben Schlundschuppen

später verblassen (Abb. 4), hat PEISL (1997) ein Farbphoto veröffentlicht, das einen ähnlichen Farbwechsel der Schlundschuppen bei *Eritrichium elongatum* (Rydb.) Wight (= *E. aretioides* [Cham.] DC.) zeigt. Wie bei dieser nahe verwandten, amerikanischen Sippe verbleiben die Kronen nach dem Ausbleichen der Schlundschuppen noch längere Zeit unverwelkt in den Kelchen (vgl. Blütenentwicklung), wodurch die blauen Flächen der Blütenstände beträchtlich vergrößert werden. Sie dürften damit für die Bestäuber als Fernsignal besser wirksam werden. Farbwechsel bei Blüten wurden für viele Arten festgestellt, und es gelang der Nachweis, dass solche Farbveränderungen die Bestäuber zu frischen, noch nicht bestäubten Blüten leiten (WEISS 1991, WEISS et al. 1997). NE'EMAN & NESHER (1995) beobachteten, dass die Bestäuber die Blüten von *Lupinus pilosus* L. vor dem Farbwechsel vorzogen und nach dem Farbwechsel mieden. Wir nehmen deshalb an, dass das Verblassen der anfangs lebhaft gelben Schlundschuppen von *Eritrichium* das Suchverhalten von Bestäubern wie *Eristalis tenax* beeinflussen kann. Doch reichen die bisherigen Untersuchungen noch nicht aus, um zu entscheiden, ob und wie das Verhalten der Bestäuber von *Eritrichium* vom Farbwechsel seiner Schlundschuppen gesteuert wird.

PROCTOR et al. (1996) stellen fest, dass nur langrüsslige Fliegen-gattungen der Brachycera und Cyclorhaphida purpurne und blaue Blüten besuchen. GILBERT (1981) hat die Rüssellängen von acht verschiedenen Syrphiden gemessen und herausgefunden, dass die Länge des Rüssels von *Eristalis tenax* 7.85 mm beträgt. So ist die Zunge von *Eristalis tenax* dreimal länger als die Röhre von *E. nanum*. Jedenfalls ist sie lang genug, um den im Schlund geborgenen Nektar zu erreichen. Verglichen mit dem «Stubenfliegen-Typ» ist ihr kräftiger Bau bestimmt von Vorteil beim Durchbrechen der Schlundschuppen. GUGERLI (2000) berichtet, dass Hummeln häufig die Blüten von *Saxifraga oppositifolia* aufsuchen. Deshalb ist es überraschend, dass wir während unserer Beobachtungsperioden nicht mehr als drei Hummeln auf *E. nanum* gesehen haben, obwohl Schlundschuppen und ähnliche Strukturen für das Blütensyndrom von Hummelblumen typisch sind.

Die Resultate zeigen klar, dass *E. nanum* wie *Leontopodium alpinum*, das Edelweiss, (ERHARDT 1993) fliegenblütig ist. Während unseren Zählungen waren 96.3% der beobachteten Besucher von *E. nanum*-Blüten Fliegen. Bei *L. alpinum* waren es 88.5%. Die Fliegenblütigkeit von Himmelsherold, Edelweiss und der weissgelb blühenden Steinbrecharten *Saxifraga exarata* und *bryoides* scheinen die allgemeine Regel zu bestätigen, dass Fliegen in besonders ungünstigen Habitaten leben können, in denen andere Insekten selten sind (FAEGRI & VAN DER PIJL 1979). Dies wurde später auch von KREISCH (1996) bestätigt. Bereits 1993 fand TOTLAND, dass bei seinen Untersuchungen in den Gebirgen Norwegens die meisten Bestäuber zu den Fam. Anthomyiidae und Muscidae gehörten, was völlig mit den Befunden in den Zentralalpen übereinstimmt, wo die Arten dieser beiden Familien im Bestäuberspektrum ebenfalls dominieren (Tab. 3, 4).

Jedoch scheinen die Bestäuber des «Stubenfliegen-Typs» eindeutig die weissgelben, allotropen Blüten von *Saxifraga exarata* und *S. bryoides* zu bevorzugen, von denen sie begierig den reichlich produzierten Nektar ablecken, der auf dem breiten Diskus ihrer Blüten bequem erreichbar ist. Diese Vorliebe der Anthomyiidae und Muscidae zeigt, dass die Fliegenblütigkeit von *E. nanum* nicht durch das Bestäubungssyndrom seiner hemitropen Blüten verursacht wird, sondern im Zusammenhang mit den ungünstigen Lebensbedingungen zu verstehen ist, unter denen als Bestäuber die Fliegen dominieren. Dementsprechend passen die fünf Schlundschuppen, die den Zugang zum Nektar erschweren, nicht in das optimale Syndrom, das die weissgelben Steinbrechblüten ihren stubenfliegenartigen Bestäubern anbieten.

Es ist sehr bemerkenswert, dass die Belegexemplare, die auf *E. nanum* auf *L. alpinum* (ERHARDT 1993) gefangen wurden, nahezu vollständig voneinander verschieden sind. Unter den gefangenen Fliegen (57 auf *E. nanum*, 207 auf *L. alpinum*) erscheint keine der bestimmten Arten in beiden Listen (ZOLLER et al. unpubl.). Ferner weichen die Exemplare des «Stubenfliegen-Typs», die auf dem Pazolastock, Piz Nair und Piz Lagalb gesammelt worden sind, von den durch KREISCH (1996) in den Hohen Tauern gefangenen Anthomyiidae und Muscidae ab. Verschieden sind auch die meisten der von TOTLAND (1993) in den norwegischen Gebirgen bestimmten Fliegen. Offensichtlich sind die stubenfliegenartigen Insekten, die oberhalb der alpinen Waldgrenze Blüten bestäuben, sehr divers. Beim Vergleich der Bestäuberlisten des Himmelsherolds und des Edelweiss fällt auf, dass die Anteile der Anthomyiidae und Muscidae grundsätzlich voneinander abweichen. Vertreter beider Familien besuchen zu gleichen Teilen *E. nanum*, während unter den Besuchern von *L. alpinum* die Anthomyiidae ganz zurücktreten (Tab. 3 und ERHARDT 1993). Da die beiden untersuchten Edelweiss-Populationen in nur 2060 m, bzw. 2200 m wuchsen, während die beobachteten Vorkommen von *E. nanum* sich zwischen 2700 und 3200 m befanden, könnte dieser Unterschied im Bestäuberspektrum dadurch verursacht sein, dass die Hauptverbreitung der Anthomyiidae in grösserer Meereshöhe liegt als diejenige der Muscidae. Doch könnten auch die sehr verschiedenen Blütensyndrome von Himmelsherold und Edelweiss einen Einfluss auf die verschiedenen Bestäuberanteile der beiden Fliegenfamilien ausüben.

PROCTOR et al. (1996) sind zum Schluss gekommen, dass viele Fliegen auf der Futtersuche Farben zu unterscheiden vermögen und dabei am liebsten weisse, rosa, gelbe und grüne Blüten besuchen. Diese Vorliebe für die genannten Farben stimmt sehr gut mit unseren Beobachtungen überein, dass der kurzrüsslige «Stubenfliegentyp» während sämtlichen Zählungen die grösste Häufigkeit auf den weissgelben *Saxifraga*-Blüten erreichte und oft auf *Minuartia recurva* (All.) Sch. et Th., *Minuartia sedoides* (L.) Hiern., *Silene exscapa* All. sowie besonders auf *Ranunculus*

glacialis L. gesehen wurde. Das Blau der *E. nanum*-Blüten scheint deshalb nicht zu den Farbpräferenzen der Anthomyiidae und Muscidae zu passen. Oft scheinen ihre Besuche auf den *E. nanum*-Blüten eher beiläufig, auch wenn sie für diese Art sehr wichtig sind.

Das Belegexemplar von *Eristalis tenax*, das auf dem Zwischbergenpass gefangen wurde, beweist, dass diese Art bis in eine Meereshöhe von über 3200 m emporfliegt. So haben wir zwischen 2700 und 3200 m oft beobachtet, wie der «Eristalis-Typ» von *E. nanum*-Blüte zu *E. nanum*-Blüte und von Polster zu Polster flog, z. B. am Pazolastock (Oberalp), am Piz Nair und Piz Lagalb (Oberengadin) aber auch auf der Faschauner- und Reiterneck (Niedere Tauern). Hochentwickeltes Farbsehen und Blütenkonstanz bei Syrphiden wurden bereits von KUGLER (1950) nachgewiesen. Die Farbreaktionen wurden von ILSE (1949) und KUGLER (1950) genau getestet. Beide Autoren fanden, dass *Eristalis tenax* im Allgemeinen gelbe Blüten bevorzugte, und KUGLER (1950) konnte zeigen, dass *Eristalis tenax* rotblind ist. Aus unseren Beobachtungen scheint zu folgen, dass die Vorliebe von *Eristalis tenax* für die gelbe Farbe nicht erblich fixiert ist, sondern veränderlich, so dass Individuen, die regelmässig in die obere alpine oder subnivale Stufe fliegen, lernten, mehr oder weniger konstant die blauen Blüten von *E. nanum* anzufliegen, die eine gute Nektarquelle sind (Zoller et al. unpubl.). Doch ist zu beachten, dass sie auch vom Duft der *E. nanum*-Blüten angezogen werden können, mindestens auf kurze Distanz. Andererseits hat KREISCH (1996) Besuche von *Eristalis tenax* auf sehr verschieden gefärbten Blüten beobachtet: *Cerastium uniflorum* Clairv., *Doronicum glaciale* (Wulf.) Nyman, *Geum reptans* L., *Salix serpyllifolia* Scop., *Saxifraga androsacea* L., *S. bryoides* L., *S. moschata* Wulf., *S. oppositifolia* L., *S. paniculata* Mill., *S. rudolphiana* Hornsch. ex Koch und sogar auf *Silene acaulis* (L.) Jacq. Leider fehlte jedoch *E. nanum* in der von KREISCH (1996) untersuchten Vegetation. Auch wir haben während unserer Beobachtungsperioden *Eristalis tenax* auf weissen und gelben Blüten gesehen, jedoch mehr als zehnmalseltener als auf *E. nanum* (Abb. 7).

E. nanum gehört zu den 25 Pflanzen, die in den Alpen auf über 3700 m ansteigen (vgl. BRAUN 1913, SCHRÖTER 1926, BRAUN-BLANQUET 1932–36, BECHERER 1956). In der Arktis erreicht *E. nanum* s.l. 75 Grad nördliche Breite (LECHNER-POCK 1956). Doch bestätigen die Resultate des Autogamieversuchs (Tab. 5) keineswegs die Vermutung von KIRCHNER (1902) und LECHNER-POCK (1956), dass seine Samenproduktion weitgehend von Selbstbestäubung abhängt; denn die durch Selbstbestäubung verursachte Samenproduktion ist gering. Dagegen stimmen unsere Resultate mit den Befunden von PUTERBAUGH et al. (1997) überein, nach denen bei der gynodiöcischen *Eritrichium aretioides* Autogamie eine deutlich geringere Samenproduktion bewirkt als natürliche Bestäubung. Trotz der vorherrschenden Meinung, dass Autogamie mit steigender Meereshöhe wegen der abnehmenden Bestäuberzahl immer wichtiger wird, scheint gerade

Fremdbestäubung *E. nanum* zu einer hohen genetischen Variation zu verhelfen und befähigt damit seine Populationen neue Habitate zu besiedeln, wie es vor kurzem GUGERLI (1998, 2000) für *Saxifraga oppositifolia* angenommen hat. Soeben haben STEHLIK et al. (2001) durch DNA-Analysen nachgewiesen, dass *E. nanum* auf Nunatakern der Zentralalpen die Eiszeiten überdauert hat. Bei spontaner Selbstbestäubung beträgt das Verhältnis von Früchten zu Blüten bei *E. nanum* weniger als 20%. Ob diese niedrige Produktion autogamer Diasporen für sein Überleben in den Zentralalpen während der Eiszeiten wesentlich war, erscheint fraglich, besonders wegen ihrer sehr geringen Keimungsrate.

Nach ihrer Blütenphänologie hat MOLAU (1993) bei Tundrapflanzen zwei grundsätzlich verschiedene Strategien unterschieden: Frühblühende Arten, die vorwiegend fremdbestäubt sind und einen geringen Fortpflanzungserfolg aufweisen (pollen riskers) und spätblühende, vorwiegend selbstbestäubte Arten mit einem grossen Fortpflanzungserfolg (seed riskers, vgl. dazu auch GUGERLI 1998, 2000; KÖRNER 1999). Die Blühphänologie von *E. nanum* passt offensichtlich zu keiner dieser beiden Strategien; denn die ersten Blüten öffnen sich gleich nach der Schneeschmelze, nur wenig später als diejenigen von *Saxifraga oppositifolia*, doch findet man reichlich offene Blüten nicht nur während des Optimums der Anthese im Juli sondern bis Mitte August. Demnach dauert die Blütezeit einer kräftigen *E. nanum*-Population mehr als einen Monat, vielfach sogar 1.5 bis 2 Monate. Abweichend von den Früh- und Spätblühern zeichnet sich *E. nanum* blütenphänologisch durch eine «Langzeitstrategie» aus, die für sein Fortkommen von grösster Bedeutung ist. Zwar fliegen auch in 3000 m noch genügend zahlreiche Bestäuber, insbesondere Fliegen (MÜLLER 1881). Schon CORBET (1990) hat aber daraufhingewiesen, wie sehr die plötzlichen Wetteränderungen in alpinen Hochlagen die Bestäuber behindern, was unsere diesbezüglichen Untersuchungen eindrücklich bestätigen (Abb. 9). EISIKOWITSCH & GALIL (1971) stellten fest, dass in Meeresstrandvegetation von *Pancratium maritimum* L. die Bestäuber nur flogen, wenn die Windstärke weniger als 4 m/s betrug. Ganz entsprechend stellten wir an unseren hochalpinen Beobachtungspunkten fest, dass mit jedem kleinen Luftzug die Insekten umgehend verschwanden und bei jeder Windstille sofort wieder erschienen. Deshalb hängen Besucherdichte und Bestäubungserfolg sehr stark von Witterungsfaktoren ab, wie Sonnenstrahlung, Windstärke und Temperatur. Zusätzlich wird die Besucherdichte auf *E. nanum*-Blüten durch die Bestäuber Konkurrenz der gelbweisslichen Blüten von Nachbararten erheblich erniedrigt. Doch vermag sich einerseits trotz zeitweiser Bestäuberlimitation, dank der ausgedehnten Blühphase von *E. nanum* ein genügend grosser Fortpflanzungserfolg einzustellen und andererseits verhilft der beträchtliche Anteil an Outcrossing im Reproduktionssystem zu einer höheren genetischen Variabilität. Beides macht verständlich, weshalb *E. nanum* in den Zentralalpen

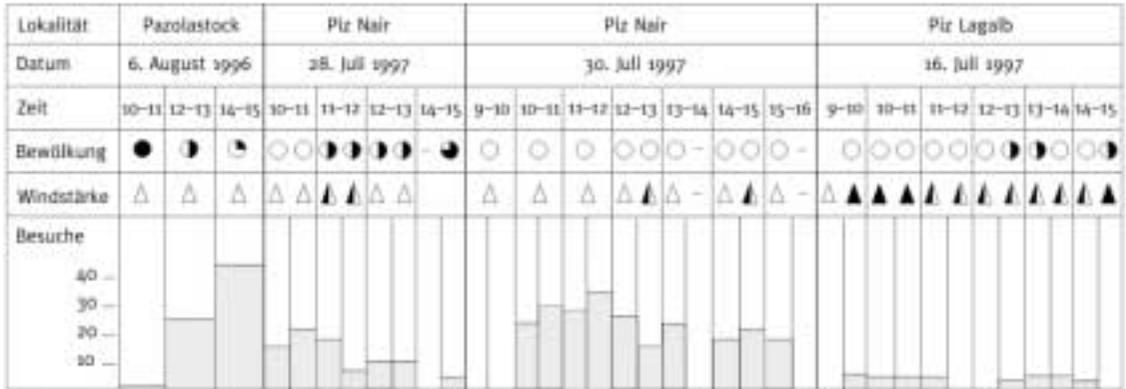


Abb. 9: Besucherfrequenzen auf den Blüten von *Eritrichium nanum* unter verschiedenen Witterungsbedingungen (1996/1997)

Bewölkung: ☉ = 0-5% ☉ = 5-25% ☉ = 25-50% ☉ = 50-75% ☉ = 75-100%

Windstärke (Beaufort-Skala): △ = 0-2 ▮ = 2-3 ▮ = 3-5

die Eiszeiten auf Nunatakern zu überdauern vermochte (STEHLIK et al. 2001). In den Alpen gibt es ausser *E. nanum* nur wenige Arten mit einer stark verlängerten Blütezeit (BAHN & KÖRNER 1987), doch stellten ARROYO et al. (1981) in den chilenischen Anden fest, dass die durchschnittliche Blühdauer mit zunehmender Meereshöhe stark ansteigt, von 3.2 Wochen in 2310 m auf 10.8 in 3350 m.

Wegen der starken Bestäuber Konkurrenz durch *Saxifraga exarata*, *S. bryoides* und andere weissgelben oder grünlichen Blüten liegt die Annahme nahe, dass die Samenproduktion von *E. nanum* durch eine reduzierte Zahl von Bestäubern begrenzt wird. Ob die niedrige Besucherichte von 0.16 bis 0.24 pro Blüte und Stunde genügt, um gesunde Populationen von *E. nanum* über längere Zeit zu erhalten, mag deshalb fraglich erscheinen, insbesondere da die Polster sich nicht vegetativ fortzupflanzen vermögen. Doch scheint die Strategie der langen Blütezeit von *E. nanum* die Bestäuberlimitation in seinen Habitaten durchaus auszugleichen und zudem vermag *E. nanum* seine Diasporen bis spätestens Mitte September auszureifen (vgl. Blütenentwicklung). Dies widerspricht den Angaben von BRAUN (1913), zitiert von SCHRÖTER (1926), dass die Mehrzahl der Klausen als «Wintersteher» (SERNANDER 1901) bis ins Frühjahr in den Fruchtkelchen verbleiben. Die mittlere Anzahl der jährlichen Diasporenproduktion beträgt immerhin 368 Klausen/m² (ZOLLER & LENZIN unpubl.). Zwar ist die Keimungsrate gering: 2.7-18.4% (Labor in Basel) resp. 0-25% in einem natürlichen Habitat (Passo Scuro), doch hat sich in keiner der 13 Dauerflächen die Populationsstruktur während der letzten fünf Jahre in negativem Sinne entwickelt.

Dank

Finanzielle Unterstützung erhielten wir von der «Stiftung zur Förderung der Pflanzenkenntnis». Ein ganz besonderer Dank gilt den Herren Dr. B. Merz für die Identifizierung der Belegexemplare und Dr. H.P. Rusterholz für die Bestimmung der Samengewichte und Keimungsrate. Ferner danken wir den Herren B. Erni, B. Gschwindemann und Ch. Rusterholz für die sorgfältige Pflege der Topfkulturen. Herzlichen Dank sagen wir auch allen, die uns auf den zahlreichen Exkursionen begleitet haben oder uns durch Mitteilung von *E. nanum*-Habitaten behilflich waren: Dr. Ö. Akeret (Oberhalbstein–Julierpass–Grevasalvas), Dr. St. Berli (Autogamieversuch am Passo Scuro), Dr. B. Erschbamer (Dolomiten), B. Gschwindemann (Graui Stöckli Gademmental, Simplon, Claudio e Bruno), D. Haas (Gr. Hafner, Niedere Tauern, Karawanken), Drs. A. und Ch. Heitz-Weniger (Simplon-Südseite, Binntal, Passo Cristallina), Dr. E. Lichtenegger (Gr. Hafner), Prof. Dr. L. Kutschera (Karawanken), Prof. Dr. W. Mullenders (Plattje ob Saas-Fee, Simplon), R. Reinalter (Oberengadin), Prof. Dr. J.L. Richard (Val d'Anniviers), Dr. M. Würth (Almagell).

Literatur

- ARROYO MTK, ARMESTO JJ & VILLAGRAN C (1981) Plantphenological patterns in the Andean cordillera in central Chile. *Journ Ecol* 69: 205–233
- BAHN M & KÖRNER CH (1987) Vegetation und Phänologie der hochalpinen Gipfflur des Glungezer in Tirol. *Ber Naturw Med Ver Innsbruck* 74: 61–80
- BECHERER A (1956) *Florae Vallesiacae Supplementum*. *Denkschr Schweiz Naturf Ges* 81: 1–556
- BRAUN J (1913) Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rhätisch-Lepontinischen Alpen. *Neue Denkschr Schweiz Naturf Ges* 48: 1–347
- BRAUN-BLANQUET J (1932–1936) *Flora von Graubünden*. *Veröff Geob Inst Rübel*
- CORBET S (1990) Pollination and weather. *Israel Journ Plant Sci* 39: 13–30
- EISIKOWITSCH D & GALIL J (1971) Effect of wind on the pollination of *Pancreatum maritimum* L. (Amaryllidaceae) by hawkmoths (Lepidoptera, Sphingidae). *Journ anim ecol* 40: 673–678
- EKSTAM O (1895) Einige blütenbiologische Beobachtungen auf Novaja Semlja. *Tromsø Mus Arsh* 18: 187
- ERHARDT A (1993) Pollination of the Edelweiss, *Leontopodium alpinum*. *Bot Journ Linnean Soc* 111: 129–140
- ERHARDT A & JÄGGI B (1995) From Pollination by Lepidoptera to selfing; the case of *Dianthus glacialis* (Caryophyllaceae). *Plant Syst Evol* 195: 67–76
- FAEGRI K & VAN DER PIJL O (1979) *Principles of pollination ecology*. Pergamon Press, Oxford
- GILBERT FS (1981) The foraging ecology of hoverflies (Diptera, Syrphidae): morphology of the mouthparts to feeding nectar and pollen in some urban species. *Ecol Entomol* 6: 245–262
- GUGERLI F (1998) Effect of elevation on sexual reproduction in alpine populations of *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae). *Oecologia* 114: 60–66
- GUGERLI F (2000) Fortpflanzung bei *Saxifraga oppositifolia* und *S. biflora* unter alpinen Bedingungen – Fremdbestäubung als genetische Versicherung? *Bauhinia* 14: 53–65

- GÜNTHART A (1926) Die Blütenbiologie der Alpenflora. In: Schröter C Das Pflanzenleben der Alpen. A. Raustein, Zürich. pp 1028–1109
- HAGERUP O (1951) Pollination in the Faröes – in spite of rain and poverty of insects. Biol Medd 18 (4): 3–18
- ILSE D (1949) Colour discrimination in the dronefly *Eristalis tenax*. Nature 1263: 255–256
- KIRCHNER O (1902) Mitteilungen über die Bestäubungseinrichtungen der Blüten. Jahrb Ver vaterl Naturk Württemberg 58
- KNUTH P (1898–1905) Handbuch der Blütenbiologie. W. Engelmann, Leipzig
- KÖRNER CH (1999) Alpine plant life. Springer-Verlag, Berlin
- KREISCH W (1996) Vergleich der Polstervegetation in den Hochgebirgen Mittel- und Nordeuropas aus blütenökologischer Sicht. Diss Bot 274: 192
- KUGLER H (1950) Der Blütenbesuch der Schlammliege (*Eristalomyia tenax*). Ztschr vergl Physiol 32: 328–347
- KUGLER H (1970) Blütenökologie. G. Fischer, Stuttgart
- LECHNER-POCK L (1956) *Eritrichium nanum* (Aman) Schrader und seine Verwandten. Phytion 6 (3–4): 28–206
- LOEW E (1894) Blütenbiologische Floristik des mittleren und nördlichen Europas sowie Groenlands. Enke, Stuttgart
- MOLAU U (1993) Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. Arctic Alpine Res 25: 391–402
- MÜLLER HERM (1881) Alpenblumen, ihre Befruchtung durch Insekten und ihre Anpassung an dieselben. W. Engelmann, Leipzig
- NE'EMAN G & NESHER R (1995) Pollination ecology and the significance of floral color change in *Lupinus pilosus* L. (Fabaceae). Israel Journ Plant Sci 43: 135–145
- PEISL P (1997) Die Signalfunktion von Blüten. Botanica Helvetica 107: 3–28
- PROCTOR M, YEO P & LACK A (1996) The pollination of flowers. Collins, London
- PUTTERBAUGH MN, WIED A & GALLEN C (1997) The functional ecology of Gynodioecy in *Eritrichium aretioides* (Boraginaceae), the alpine forget-me-not. Amer Journ Bot 84(3): 393–400
- SCHIMPER AFW (1935) Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage, vol. 1: 233–265
- SCHRÖTER C (1926) Das Pflanzenleben der Alpen. A. Raustein, Zürich
- SERNANDER (1901) Den skandinaviska vegetationes spridningsbiologie. Berlin und Uppsala
- STEHLIK I, SCHNELLER JJ & BACHMANN K (2001) Resistance or emigration: response of the high-alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin to the ice ages within the Central Alps Mol Ecol 10: 357–370
- TOTLAND O (1993) Pollination in alpine Norway: flowering phenology, insect visitation rates in two plant communities. Canad Journ Bot 71: 1072–1079
- WARMING E (1887) Om Groenlands Vegetation. Medd om Groenland 12
- WEISS MR (1991) Floral colour changes as cues for pollinators. Nature 354: 227–229
- WEISS MR & LAMONT, BYRON B (1997) Floral color change and insect pollination: A dynamic relationship. Israel Journ Plant Sci 45: 185–199