Zeitschrift: Bulletin of the Geobotanical Institute ETH

Herausgeber: Geobotanisches Institut, ETH Zürich, Stiftung Rübel

Band: 64 (1998)

Artikel: Research Note : Untersuchungen zur Trollius - Chiastocheta-Interaktion in kleinen, isolierten Pflanzenpopulationen

Autor: Bratteler, Martin / Widmer, Alex

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-377818

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: 16.07.2025

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

RESEARCH NOTE

Untersuchungen zur *Trollius-Chiastocheta*-Interaktion in kleinen, isolierten Pflanzenpopulationen

MARTIN BRATTELER & ALEX WIDMER

Geobotanisches Institut ETH, Zollikerstrasse 107, 8008 Zürich, Switzerland; alex.widmer@geobot.umnw.ethz.ch

Summary

Investigations on the *Trollius-Chiastocheta* interaction in small and isolated plant populations

1 *Trollius europaeus* L. (Ranunculaceae) is pollinated by flies of the genus *Chiastocheta* Pokorny (Diptera: Anthomyiidae) whose larvae feed on the seeds of *T. europaeus*. *Trollius europaeus* is considered an obligate outcrosser and thus self-incompatible. Several *Chiastocheta* species may occur sympatrically in large *T. europaeus* populations. However, *Chiastocheta* may be absent from small and isolated populations, with unclear consequences for the survival of the plant populations. The aim of the presence study was to investigate which *Chiastocheta* species are present in Switzerland, whether they can also be found in small and isolated plant populations, and whether self-pollination in small populations, as a consequence of the absence of the main pollinator, is possible.
2 The identification of 56 Chiastocheta males revealed that at least six species occur in Switzerland: *C. dentifera, C. lophota, C. macropyga, C. rotundiventris, C. setifera* and *C. trollii*. So far, only three species were known from Switzerland. Small and isolated populations of *T. europaeus* without *Chiastocheta* were found.
3 Field experiments showed that *T. europaeus* is not completely self-incompatible. One fertile seed was produced per carpel on average. Large differences among individuals, however, suggest that the degree of self-incompatibility varies strongly. An increased rate of self-compatibility in small or lowland populations was not found.
4 Long-term survival of small and isolated *T. europaeus* populations depends on the availability of suitable pollinators. Selfing does not seem to replace outcrossing. Otherwise, increased self-compatibility should be found in small populations. Further studies are necessary to investigate whether the survival of such populations is possible without the presence of *Chiastocheta*, or whether local extinction of the fly leads to co-extinction of *Trollius*.

Zusammenfassung

1 *Trollius europaeus* L. (Ranunculaceae) wird von Fliegen der Gattung *Chiastocheta* Pokorny (Diptera: Anthomyiidae) bestäubt, deren Larven sich von den Samen von *T. europaeus* ernähren. *Trollius europaeus* gilt als selbstinkompatibel und somit obligat

fremdbestäubt. In grossen *T. europaeus*-Populationen kommen oft mehrere *Chiastocheta*-Arten sympatrisch vor. In kleinen und isolierten Populationen hingegen kann *Chiastocheta* fehlen. Welche Konsequenzen dies für das Überleben der Pflanzenpopulation hat, ist unbekannt. Ziel dieser Arbeit war es, festzustellen, welche *Chiastocheta*-Arten in der Schweiz vorkommen, ob diese Fliegen auch in kleinen Populationen zu finden sind und ob Selbstbestäubung in kleinen Populationen, als Reaktion auf das Fehlen der wichtigsten Bestäuber, möglich ist.

2 Die Untersuchung von 56 männlichen Tieren ergab, dass in der Schweiz mindestens sechs *Chiastocheta*-Arten vorkommen: *C. dentifera, C. lophota, C. macropyga, C. rotundiventris, C. setifera* und *C. trollii.* Für die Schweiz waren bisher nur drei Arten bekannt. Kleine, isolierte *T. europaeus*-Populationen ohne *Chiastocheta* wurden entdeckt.

3 Felduntersuchungen zur Selbstinkompatibilität ergaben, dass *T. europaeus* nicht vollständig selbstinkompatibel ist. Im Mittel entsteht ein fertiler Samen pro Karpell durch Autogamie. Grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Individuen weisen auf Variabilität in Bezug auf die Selbstinkompatibilität hin. Eine erhöhte Selbstkompatibilität in kleinen oder Tieflandpopulationen wurde jedoch nicht gefunden.

4 Das langfristige Überleben kleiner und isolierter Populationen von *T. europaeus* hängt von der Bestäuberverfügbarkeit ab. Selbstbestäubung scheint die Fremdbestäubung nicht ersetzen zu können. Ansonsten wäre in kleinen Populationen eine erhöhte Selbstkompatibilität zu beobachten. Weitere Untersuchungen müssen zeigen, ob das Überleben solcher Populationen auch ohne *Chiastocheta* möglich ist oder ob das lokale Aussterben der Fliege auch das Verschwinden von *Trollius* bedingt.

Keywords: coevolution, extinction, pollination, self-compatibility

Bulletin of the Geobotanical Institute ETH (1998), **64**, 69–76

Einleitung

Interaktionen zwischen Bestäubern und Pflanzen bilden ein interessantes Kapitel der Evolutionsbiologie. Die Beziehung ist oft einseitig, indem die Pflanze auf ihre Bestäuber angewiesen ist, letztere jedoch selten auf die betreffende Pflanzenart. Spezialfälle bilden Systeme mit beiderseitiger Abhängigkeit. Beispiele für solche Systeme sind Yuccas und Yucca-Motten (Addicott 1986), Feigen und Feigenwespen (Janzen 1979) sowie Trollblumen (*Trollius europaeus* L.) und Fliegen der Gattung *Chiastocheta* (Mik 1895).

Die genannten Beispiele haben folgende Gemeinsamkeiten: Die weiblichen Insekten legen ihre Eier nur auf eine bestimmte Pflanzenart. Die Insekten sind die wichtigsten Bestäuber der Pflanze, und ihre Larven ernähren sich von deren Samen. Die Pflanzen wiederum profitieren von einer Fremdbestäubung durch die Insekten. Solche sogenannten «seeds-for-seeds» Mutualismen sind im Pflanzenreich relativ selten und werden als Musterbeispiel einer koevolutiven Entwicklung angesehen (Janzen 1979; Wiebes 1979; Addicott 1986; Pellmyr 1989).

Tab. 1. Übersicht über die verschiedenen Fundorte der Populationen mit Namen, Kanton, Koordinaten, Meereshöhe und Populationsgrösse

Populationsname	Kt.	Koordinaten	m ü. M.	Populationsgrösse
Bergseeli	ZH	687.900 / 232 750	650	500
Chälen	SG	683.600 / 290 750	640	2000
Chämtnerbach/Zeltplatz	ZH	702.500 / 244 500	540	2500
Friedgraben	AG	671.400 / 240 100	380	20
Galliwies	SG	685.600 / 293.300	700	2200
Gibswil	ZH	712.550 / 242.650	750	>5000
Davos	GR	783.250 / 185.750	1500	300
Luegeten	ZH	710.450 / 242.600	910	1000
Melchsee-Frutt	OW	622.800 / 182.000	1600	>5000
Riet Wappenswil	ZH	708.450 / 242.500	800	>5000
Rigi	SZ	678.850 / 211.400	1480	>5000
Scheiterhaufen	ZH	710.400 / 243.900	900	1500
Schnabellücke	ZH	683.000 / 234.950	790	80
Schwändi	ZH	703.675 / 240.950	560	30
Seelisberg	ZH	710.700 / 241.500	865	>5000
Steig	ZH	712.250 / 236.600	665	1200
Summerhalden	ZH	683.250 / 235.775	680	250
Waldmatt	ZH	683.375 / 234.375	670	90

Die Anzahl der *Chiastocheta*-Arten in einer *T. europaeus*-Population korreliert positiv mit der Anzahl der Pflanzenindividuen (Johannesen & Loeschcke 1996a). In kleinen und isolierten *T. europaeus*-Populationen können die *Chiastocheta*-Arten jedoch auch fehlen. Es ist nicht bekannt, ob und wie *T. europaeus* auf eine Abwesenheit der *Chiastocheta* reagiert. Theoretisch hat die Pflanze kurzfristig nur zwei Möglichkeiten, auf sexuellem Wege Samen zu produzieren: Entweder wird sie von anderen Insekten als den *Chiastocheta* bestäubt oder sie bestäubt sich selbst. Beide Strategien sind bei *T. europaeus* bisher nicht nachgewiesen worden (Pellmyr 1989).

Ziel dieser Arbeit war es, festzustellen, welche *Chiastocheta*-Arten in der Schweiz vorkommen, ob diese Fliegen auch in kleinen Populationen zu finden sind und ob Selbstbestäubung in kleinen Populationen, als Reaktion auf das Fehlen der wichtigsten Bestäuber, möglich ist. *Trollius europaeus* ist im Kanton Zürich relativ selten und vollständig geschützt. Viele kleine *Trollius*-Populationen haben nur in Naturschutzgebieten überlebt und sind entsprechend isoliert. In zwei Populationen sind keine Fliegen mehr gefunden worden (pers. Beob.). Ein Wechsel der Fortpflanzungsstrategie wäre daher unter solchen Umständen am ehesten zu erwarten (Hagerup 1951; Stebbins 1980). Aus diesem Grunde wurden vor allem Populationen im Kanton Zürich untersucht, wo *T. europaeus* nur noch in wenigen Populationen vorkommt. Einzelne grosse Populationen aus höher gelegenen Regionen sollten einen Vergleich ermöglichen.

Untersuchungsgebiete und Methoden

UNTERSUCHUNGSGEBIETE UND POPULATIONSGRÖSSE

Im Mai und Juni 1997 wurden achtzehn *T. europaeus*-Populationen untersucht. In Anlehnung an die Arbeit von Johannesen & Loeschcke (1996a) wurden Populationen mit

weniger als 1000 Blüten zu den kleinen gezählt. Populationen mit mehr als 5000 Blüten sind grosse Populationen. Um einen Einfluss der Höhe prüfen zu können, wurden drei Populationen (Davos, Melchsee-Frutt und Rigi) über 1400 m ü.M. mit in die Untersuchung einbezogen (Tab. 1). Da Abstände von mehr als zwei Kilometern zwischen einzelnen *T. europaeus*-Populationen – wie in der vorliegenden Studie – als Isolationsbarrieren für *Chiastocheta* gelten (Johannesen & Loeschcke 1996b), sind die untersuchten Populationen unabhängig voneinander.

UNTERSUCHUNG ZUR SELBSTKOMPATIBILITÄT UND SAMENZAHL

Um die Selbstkompatibilität resp. den Samenansatz aus Selbstbestäubung zu ermitteln, wurde jeweils eine junge Blüte von 15 zufällig ausgewählten Individuen in allen Populationen eingepackt, um Bestäuber fernzuhalten. Nach ca. vier Wochen wurden die entwickelten Fruchtstände eingesammelt und bis zur Weiterbearbeitung tiefgefroren.

In vier grossen Populationen (Davos, Chämtnerbach/Zeltplatz, Melchsee-Frutt und Seelisberg) wurden je 20 Blüten emaskuliert und eingepackt. In den anderen Populationen musste aus Naturschutzgründen auf diese Versuche verzichtet werden. Eine Woche nach der Emaskulierung wurden die Blüten von Hand fremdbestäubt. Als Pollendonor dienten dabei Individuen der gleichen Population. Um einen Vergleich zum normalen Samenansatz zu haben, wurden jeweils 20 natürlich bestäubte, zufällig ausgewählte Fruchtstände mit voll entwickelten Karpellen aus einer Population mitgenommen.

Für die Auszählung der Samen wurden die Karpelle einzeln vom Blütenboden gelöst, geöffnet und die fertilen und sterilen Samen ausgezählt. Ein Same wurde als fertil betrachtet, wenn folgende Kriterien erfüllt waren: Samenlänge 1–2 mm, rundliche Form, nicht eingefallen, braune Kutikula. Wenn der Same zerdrückt wurde, musste weisses Endosperm herausfliessen. Im Zweifelsfalle wurde der betreffende Same als steril betrachtet.

FLIEGENFANG

Pro Population wurden mindestens zehn *Chiastocheta*-Männchen auf oder in einer *T. europaeus*-Blüte gefangen. Aus einer der grössten Populationen (Melchsee-Frutt) wurden 40 Männchen mitgenommen. Die in dieser Arbeit verwendeten Namen der Gattung *Chiastocheta* beziehen sich auf Michelsen (1985 und in lit. 1997), die Bestimmung erfolgte nach Hennig (1966). Alle bestimmten Individuen wurden in der Entomologischen Sammlung der ETHZ deponiert.

DATENAUSWERTUNG

Unterschiede zwischen den Populationen und den einzelnen Versuchen wurden mit einem Kruskal-Wallis-Test ermittelt. Für einen direkten Vergleich der einzelnen Behandlungen wurde der Wilcoxon-Test verwendet (*P*-Werte: Interpretation nach Bonferroni-Korrektur). Der Effekt der Höhe und der Populationsgrösse auf die Resultate ist mit einer Spearman-Rangkorrelation getestet worden (Sokal & Rohlf 1981; Sachs 1997).

Resultate

Die untersuchten Blüten enthielten im Durchschnitt 28,8 ± 9,1 Karpelle (n = 198; Mittelwerte ± SD), welche im Mittel 11,2 ± 1,6 Samenanlagen (n = 5687) einschlossen. Die drei Versuchsreihen «fremdbestäubt», «Kontrolle» und «selbstbestäubt» wurden einzeln ausgewertet (Fig. 1). Die selbstbestäubten Pflanzen entwickelten im Mittel 1,0 ± 1,1 fertile Samen pro Karpell (n = 3589). Bei den ex-

perimentell fremdbestäubten sowie bei den natürlich bestäubten Pflanzen wurden 4,8 ± 2,8 resp. 4,2 ± 2,8 fertile Samen pro Karpell gefunden.

Ein Vergleich der Behandlungstypen ergab hochsignifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Versuchen (Kruskal-Wallis-Test: $H = 80{,}5$, $P \leq 0{,}001$). Eine Gegenüberstellung von «selbstbestäubt» und «Kontrolle» zeigte, dass sich die selbstbestäubten Pflanzen bezüglich der Anzahl fertiler Samen erheblich von den normalbestäubten Pflanzen (Kontrolle) unterscheiden (Wilcoxon-Test: $Z = 4{,}96$, $P \leq 0{,}001$). Im Gegensatz dazu unterscheidet sich der Samenansatz der experimentell fremdbestäubten Pflanzen kaum von dem der nicht behandelten Pflanzen (Wilcoxon-Test: $Z = 0{,}79$, $P > 0{,}05$).

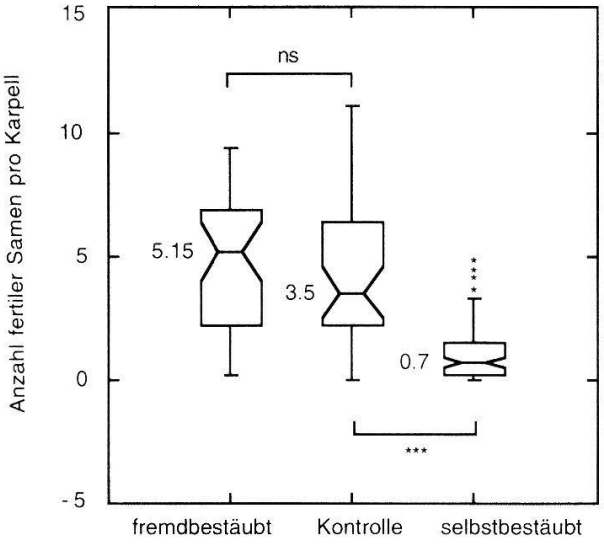

Abb. 1. *Effekt von Fremdbestäubung und Selbstbestäubung auf die Anzahl der fertilen Samen pro Karpell. Die Klammern geben die Resultate des Wilcoxon-Tests an (***,* P ≤ *0,001;* ns, P > *0,05).*

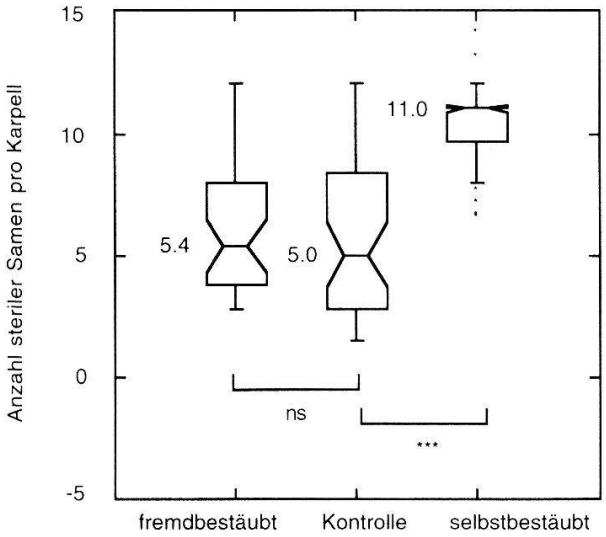

Abb. 2. *Effekt von Fremdbestäubung und Selbstbestäubung auf die Anzahl der sterilen Samen pro Karpell. Die Klammern geben die Resultate des Wilcoxon-Tests an (***,* P ≤ *0,001;* ns, P > *0,05).*

Die Anzahl der sterilen Samen pro Karpell war in den selbstbestäubten Pflanzen signifikant grösser als in den natürlich bestäubten Pflanzen (Wilcoxon-Test: $Z = -4{,}79$, $P \leq 0{,}001$), was den signifikanten Unterschied zwischen den Behandlungsarten erklärt (Kruskal-Wallis-Test: $H = 85{,}0$, $P \leq 0{,}001$; Fig. 2).

Ein Vergleich der Populationen, welche selbstbestäubt wurden, ergab signifikante Unterschiede zwischen den einzelnen Populationen in Bezug auf die durch Selbstbestäubung gebildeten Samen pro Karpell (Kruskal-Wallis-Test: $H = 27{,}5$, $P \leq 0{,}01$).

Ein signifikanter Effekt der Meereshöhe oder der Populationsgrösse gegenüber der Anzahl fertiler Samen der selbstbestäubten Pflanzen konnte nicht gefunden werden (Spearman-Rangkorrelation: Effekt der Höhe = 0,095, Effekt der Grösse = –0,099, $P > 0.05$, $n = 122$).

Die Selbstbestäubungsrate (S) konnte nur für die Populationen Davos, Chämtnerbach/

Tab. 2. *Selbstbestäubungsraten für verschiedene Populationen von* T. europaeus

Population	Selbstbestäubungsrate (S)
Chämtnerbach/Zeltplatz	0,4356
Davos	0,4421
Seelisberg	0,1908
Bereich für *T. europaeus*	0,2–0,4

Tab. 3. *Insekten, die zusätzlich zu* Chiastocheta *in den* T. europaeus*-Blüten gefunden wurden*

Ordnung, Familie, Gattung oder Art		Bemerkungen
Staphylinidae		hauptsächlich im Zürcher Oberland, dort aber in grossen Mengen
Coleoptera:	Cantharidae	
	Plateumaris spp.	
	Galeruca laticollis	verursachte enorme Frassschäden
Diptera:	*Cheilosia impudens*	
	Thricops nigritellus	nur montane und subalpine Höhenstufe
Bombus spp.		vereinzelt

Zeltplatz und Seelisberg berechnet werden (Tab. 2). Zu der Anzahl fertiler Samen, die aus den natürlich bestäubten Pflanzen bestimmt wurden, sind die Frassverluste hinzugezählt worden. Als Frassverlust galten jene voll entwickelten Samen, die aufgrund der Schädigung durch die *Chiastocheta*-Larven nicht mehr lebensfähig waren.

Die 56 untersuchten *Chiastocheta*-Individuen konnten sechs verschiedenen Arten zugeordnet werden: *C. dentifera* Hennig, *C. lophota* Karl, *C. macropyga* Hennig, *C. rotundiventris* Hennig, *C. setifera* Hennig und *C. trollii* Zetterstedt.

Ausser den *Chiastocheta* sind verschiedene andere Insekten auf oder in den Blüten von *T. europaeus* gefunden worden. Die am häufigsten gesammelten Tiere sind in Tab. 3 zusammengefasst.

Diskussion

SELBSTKOMPATIBILITÄT

Bisher ist man davon ausgegangen, dass *T. europaeus* selbstinkompatibel ist (Doroszewska 1974; Pellmyr 1989). Eine Selbstinkompatibilität ist aber selten vollständig. Gerade wenn die Konkurrenz des Fremdpollens fehlt, ist Autogamie auch bei an sich inkompatiblen Arten möglich (Hess 1990). Eine Absenz von Fremdpollen wurde in den Versuchen dieser Arbeit experimentell erreicht. Die geschlossene Blüte von *T. europaeus* ist sehr geeignet, um eine vollständige Abschirmung von Fremdpollen zu realisieren. Insekten können relativ einfach von den Blüten ferngehalten werden, und eine Windbestäubung ist wegen des geschlossenen Perigons unmöglich. Es wurden nur sehr junge Blüten eingepackt, die vorher sicher von keinem Insekt besucht worden waren. Dieser Umstand erklärt auch die lange Zeit (vier Wochen), während der die Blüten eingepackt blieben. Pellmyr (1989) wertete seine eingepackten Blüten dagegen bereits nach zwei Wochen aus.

Die Resultate zeigen, dass *T. europaeus* eine Autogamie zulässt und auf diesem Wege selbstbefruchtete Samen bilden kann. Pro Karpell wird im Mittel ein fertiler Same durch Selbstbefruchtung gebildet. Die grossen Unterschiede zwischen den Individuen weisen jedoch darauf hin, dass der Grad der Selbstinkompatibilität stark variiert. *Trollius europaeus* kann daher als teilweise selbstkompatibel bezeichnet werden. Dieser Befund wird durch die ausgerechnete Selbstbestäubungsrate (S) gestützt. Eine Selbstbestäubungsrate (S) von 0,2–0,4 bei einer Pflanze, die als selbstinkompatibel gilt, ist hoch. Ein Vergleich mit Selbstbestäubungsraten von anderen Pflanzenarten macht dies deutlich

(Kahler *et al.* 1984; Damgaard *et al.* 1992; Damgaard & Loeschcke 1994; Damgaard & Abbott 1995). Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass die Werte der Selbstbestäubungsraten auf unterschiedlichen Berechnungen beruhen. Ein Teil der Raten wurde von Damgaard *et al.* (1992) aufgrund des von ihnen entwickelten Modells berechnet. Da das Ausmass der Selbstbestäubung innerhalb einer Population grossen Schwankungen unterliegt (Molau *et al.* 1989), geben wir für *T. europaeus* einen Bereich von 0,2–0,4 an. Der Maximalwert aus der Literatur für hauptsächlich fremdbestäubende Arten beträgt mehr als 0,4 und ist gut mit dem gefundenen Wert für *T. europaeus* zu vereinbaren.

WECHSEL DES BESTÄUBERS

Wenn *Chiastocheta* fehlt, können möglicherweise andere Insekten die Bestäubung von *T. europaeus* gewährleisten. Es sind am ehesten jene Insekten, welche schon vorher, zusammen mit den *Chiastocheta*-Arten, die *T. europaeus*-Blüten besucht haben. Pellmyr (1989) untersuchte in diesem Zusammenhang die Rolle der Hummeln, fand aber nur einen unbedeutenden Effekt der Hummeln auf die Bestäubung und kam zum Schluss, dass *Chiastocheta* der einzige Bestäuber ist.

Versuche, welche gezielt die Bestäubung durch andere Insekten untersuchten, konnten im Rahmen dieser Arbeit nicht durchgeführt werden. Verschiedene andere Insekten wurden aber auf und in der Blüte gefunden. Zwei Arten sind besonders zu erwähnen: *Thricops nigritellus* (Muscidae) sowie kleine Käfer aus der Familie der Staphylinidae. Beide kommen als Bestäuber in Frage, da sie in den Blüten aktiv waren und von Blüte zu Blüte wechselten (pers. Beob.). Über eine Pollenübertragung bei *T. europaeus* ist aber von beiden Insekten nichts bekannt.

ÜBERLEBENSCHANCEN VON *TROLLIUS*-POPULATIONEN OHNE *CHIASTOCHETA*

Die Konsequenzen einer *Chiastocheta*-Absenz für eine *T. europaeus*-Population sind schwierig vorherzusagen. Langfristig kann einer solchen Population aber nur eine geringe Überlebenschance zugeschrieben werden. Eine Selbstbestäubung ist zwar in gewissem Umfang möglich, doch dürften bei den Nachkommen erhebliche Nachteile durch Inzuchteffekte auftreten (Wright 1977; Charlesworth & Charlesworth 1987; Hess 1990). In einer Population, in der sowohl Autogamie als auch Allogamie vorkommt, sind daher voraussichtlich jene Individuen, die eine Fremdbestäubung realisieren, konkurrenzstärker als solche, die sich auf Selbstbestäubung verlassen. Allfälligen Ersatzbestäubern für *Chiastocheta* kommt somit eine wichtige Rolle zu.

Wie die Auswertung der gefangenen Insekten zeigt, sind mögliche Bestäuber durchaus vorhanden (Staphylinidae, *Thricops nigritellus*). Es ist jedoch unwahrscheinlich, dass sie dieselbe Effizienz wie die seit langem an *T. europaeus*-Pflanzen angepassten *Chiastocheta*-Arten erreichen. Im Vergleich mit ausschliesslich selbstbestäubenden *T. europaeus*-Pflanzen könnten diese Bestäuber aber ausreichend effizient sein, um einen Fitness-Vorteil für die von ihnen besuchten *T. europaeus*-Individuen zu schaffen. Weitere Untersuchungen sind notwendig, um abzuklären, ob das lokale Aussterben von *Chiastocheta*-Populationen auch ein Verschwinden von *Trollius* nach sich zieht oder ob andere Bestäuber die Rolle von *Chiastocheta* übernehmen können.

Verdankungen

Wir danken der Naturforschenden Gesellschaft Luzern, welche einen finanziellen Beitrag für die Feldarbeit geleistet hat, und den

Naturschutzämtern der Kantone, die Sammel- und Begehungserlaubnisse ausgestellt haben. M. Baltisberger und B. Merz sei für die intensive Beratung und Mithilfe im Verlaufe der Arbeit gedankt.

Literatur

Addicott, J.F. (1986) Variation in the costs and benefits of mutualism: The interaction between yuccas and yucca moths. *Oecologia,* **70,** 486–494.

Charlesworth, D. & Charlesworth, B. (1987) Inbreeding depression and its evolutionary consequences. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **18,** 237–268.

Damgaard, C. & Abbott, R.J. (1995) Positive correlations between selfing rate and pollen-ovule ratio within plant populations. *Evolution,* **49,** 214–217.

Damgaard, C., Couvet, D. & Loeschcke, V. (1992) Partial selfing as an optimal mating strategy. *Heredity,* **69,** 289–295.

Damgaard, C. & Loeschcke, V. (1994) Genetic variation for selfing rate and the dependence of selfing rate on mating history in *Brassica napus* (rape seed). *Heredity,* **72,** 570–573.

Doroszewska, A. (1974) The genus *Trollius* – a taxonomical study. *Monographiae Botanicae,* **41,** 1–167.

Hagerup, O. (1951) Pollination in the Faroes – In spite of rain and poverty in insects. *Det Kongelige Danske Videnskabernes Selskab matematisk-fysiske meddelelser,* **17,** 1–10.

Hennig, W. (1966) Anthomyiidae. *Die Fliegen der Palaearktischen Region 63a* (ed. E. Lindner), pp. 32–39. Schweizerbart, Stuttgart.

Hess, D. (1990) *Die Blüte.* Ulmer, Stuttgart.

Janzen, D. H. (1979) How to be a fig. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **10,** 13–51.

Johannesen, J. & Loeschcke, V. (1996a) Distribution, abundance and oviposition patterns of four coexisting *Chiastocheta* species (Diptera: Anthomyiidae). *Journal of Animal Ecology,* **65,** 567–576.

Johannesen, J. & Loeschcke, V. (1996b) A hierarchical analysis of genetic structure and variability in patchily distributed coexisting *Chiastocheta* species (Diptera: Anthomyiidae). *Heredity,* **76,** 437–448.

Kahler, A.L., Gardner, C.O. & Allard, R.W. (1984) Non-random mating in experimental populations of maize. *Crop Science,* **24,** 350–354.

Michelsen, V. (1985) A revision of the Anthomyiidae (Diptera) described by J.W. Zetterstedt. *Steenstrupia,* **11,** 37–65.

Mik, J. (1895) Zur Biologie von *Chirosia trollii* Zett. *Wiener Entomologische Zeitung,* **14,** 296–300.

Molau, U., Carlsson, M., Dahlberg, A. & Hill, Ö. (1989) Mating system and pollen-mediated gene flow in *Bartsia alpina. Oikos,* **55,** 409–419.

Pellmyr, O. (1989) The cost of mutualism: interactions between *Trollius europaeus* and its pollinating parasites. *Oecologia,* **78,** 53–59.

Sachs, L. (1997) *Angewandte Statistik.* Springer Verlag, Berlin.

Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1981) *Biometry.* Freeman, New York.

Stebbins, G.L. (1980) *Evolutionsprozesse.* Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.

Wiebes, J.T. (1979) Co-evolution of figs and their insect pollinators. *Annual Review of Ecology and Systematics,* **10,** 1–12.

Wright, S. (1977) *Experimental Results and Evolutionary Deductions.* University of Chicago Press, Chicago.

Received 3 February 1998
revised version accepted 12 June 1998