Zeitschrift: Regio Basiliensis: Basler Zeitschrift für Geographie

Herausgeber: Geographisch-Ethnologische Gesellschaft Basel ; Geographisches

Institut der Universität Basel

Band: 53 (2012)

Heft: 3

Artikel: Bestäubung und sexuelle Reproduktion von wilden Nelken im

Nordwestschweizer Jura: ein gefährdeter Prozess

Autor: Erhardt, Andreas / Bonetti, Christophe

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-1088213

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: 30.11.2025

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

Bestäubung und sexuelle Reproduktion von wilden Nelken im Nordwestschweizer Jura – ein gefährdeter Prozess

Andreas Erhardt und Christophe Bonetti

Zusammenfassung

Wilde Nelken können als Modellorganismen für rasche Artbildung bei Pflanzen unter dem Einfluss von verschiedenen Bestäubern dienen. Im Nordwestschweizer Jura sind wilde Nelken allerdings zunehmend gefährdet. Habitatzerstörung, aber auch reduzierte sexuelle Reproduktion in den verbleibenden Populationen sind die wichtigsten Gefährdungsfaktoren. Der vorliegende Artikel gibt einen Überblick über bisherige Befunde der sexuellen Reproduktion der Grenobler Nelke (Dianthus gratianopolitanus), der Rauhen Nelke (D. armeria) und der Karthäusernelke (D. carthusianorum). Die vierte wilde Nelkenart des Nordwestschweizer Juras, die Prachtnelke (D. superbus), ist in dieser Region vom Aussterben bedroht. Ihre Populationen sind in der Zwischenzeit derart klein, dass sie einer sinnvollen wissenschaftlichen Felduntersuchung nicht mehr zugänglich sind.

1 Einleitung

Nelken und ihre Bestäuber bilden neben generellen Blüten-Bestäuber-Interaktionen einen essentiellen Schwerpunkt unserer Forschungsarbeit. In der weiteren Umgebung von Basel sind wilde Nelken in den letzten Jahrzehnten allerdings stark zurückgegangen. Dies betrifft alle vier Arten, die in der Region von Basel und im Nordwestschweizer Jura natürlicherweise vorkommen.

Adresse der Autoren: Prof. Dr. Andreas Erhardt, MSc Christophe Bonetti, Institut für Natur-, Landschaftsund Umweltschutz der Universität Basel, St. Johanns-Vorstadt 10, CH-4056 Basel; E-Mail: andreas.er hardt@unibas.ch, christophe.bonetti@unibas.ch

1.1 Rückgang wilder Nelken im Nordwestschweizer Jura

Am stärksten ist die Prachtnelke (*Dianthus superbus*, Abb. 1) vom Rückgang betroffen. Während Binz (1905) sie vor gut hundert Jahren in feuchten Wiesen (D. superbus ssp. superbus) und lichten Waldstellen (D. superbus ssp. sylvestris) noch als verbreitet angab, ist diese Art bis auf einige wenige Standorte mit kleinen Restpopulationen fast gänzlich aus unserer Region verschwunden und in beiden Unterarten vom Aussterben bedroht. Nicht wesentlich besser ist die Lage der Rauhen Nelke (D. armeria, Abb. 2). Nach Binz (1905) war sie in unserer Region zwar schon vor hundert Jahren nur zerstreut, aber auch von dieser Art sind nicht nur viele Populationen verschwunden, sondern die verbleibenden bis auf wenige Ausnahmen auch in ihrer Grösse geschrumpft. Brache Äcker waren früher offenbar ein zusätzlicher, sekundärer Lebensraum der Rauhen Nelke. Auch die dritte Art, die Grenobler Nelke (D. gratianopolitanus, Abb. 3), ist stark zurückgegangen. Die in der Region auf Juraflühe beschränkte, schon immer seltene Art kam beispielsweise am Dornacher Schloss, bei Liesberg oder Langenbruck vor. Die heutigen Vorkommen in der Region beschränken sich weitgehend auf die Felsflühe in der Umgebung von Olten, Balstahl und dem Weissensteingebiet. Etwas besser steht es um die Karthäusernelke (D. carthusianorum, Abb. 4). Sie kommt noch immer da und dort in mageren Wiesen vor. Binz (1905) charakterisierte ihr Vorkommen vor hundert Jahren als "Trockene Wiesen, Raine, überall [Hervorhebung von den Autoren] in der Ebene und Hügelregion"!



Abb. 1 Die Prachtnelke (*Dianthus superbus*) ist in der Region Basel vom Aussterben bedroht. Auffällig sind die zerschlitzten Kronblätter und das Fehlen einer Landeplattform für Blütenbesucher. Diese Art wird von Nachtschwärmern bestäubt.

Foto: Andreas Erhardt

Abb. 2 Die Rauhe Nelke (*Dianthus armeria*) ist in der Region Basel stark gefährdet. Sie wird – mit ihren eher kleinen Blüten – von Tagfaltern bestäubt, kann aber auch Samen durch Selbstbestäubung erzeugen.

Foto: Andreas Erhardt



Abb. 3 Die Grenobler Nelke (*Dianthus gratianopolitanus*) ist in der Region ebenfalls stark zurückgegangen und gefährdet. Diese Art wird von Tag- und Nachtfaltern bestäubt.

Foto: Andreas Erhardt





Abb. 4 Eine Karthäusernelke (*Dianthus carthusianorum*) mit bestäubendem Dickkopffalter (*Thymelicus sylvestris*). Man beachte, dass die Palpen des Falters die Staubbeutel berühren.

Foto: Andreas Erhardt

1.2 Evolution und Reproduktion wilder Nelken

Nun sind Nelken aber nicht nur aus der Sicht des Naturschutzes von Interesse. Die verschiedenen Arten dieser Gattung sind ausserordentlich nahe verwandt (*Valente* et al. 2010) und zeigen eine zunehmende Spezialisierung ihrer Bestäuber. Die Karthäuser Nelke wird mit ihren tiefroten, nur schwach duftenden Blüten von Tagfaltern bestäubt (*Knuth* 1898, *Kirchner* 1911, *Bloch* et al. 2006). Die Kelchröhre, welche die fünf unverwachsenen Kronblätter, Staubblätter und Fruchtknoten einschliesst, ist zu lang und zu eng, als dass kurzrüsslige Blütenbesucher wie Bienen oder Hummeln den Nektar erreichen könnten, der an der inneren Basis der Staubblätter sezerniert wird und so nur Besuchern mit einem langen, dünnen Saugrüssel zugänglich ist. Die Blüten der Karthäusernelke sind zudem proterandrisch, das heisst, die Staubblätter, welche eines nach dem andern entsprechend ihrer Anlage reifen, werden im Zentrum der Blüte präsentiert (Abb. 5a), lange bevor die beiden Narbenschenkel sich strecken und spreizen und die Blüte in ihre weibliche Phase tritt (Abb. 5b). Dieser Grundplan ist allen Nelken gemeinsam, wird im Einzelnen aber je nach Bestäubern und Bestäubungsart modifiziert.

Die Rauhe Nelke hat im Vergleich zur Karthäusernelke kleinere Blüten, die aber ebenfalls auffällig dunkelrot gefärbt sind. Neben der Bestäubung durch Tagfalter wurde bei dieser Art schon früh (Knuth 1898) auch ein gewisser Grad an Selbstbestäubung vermutet. Im Gegensatz zu Karthäusernelke und Rauher Nelke stehen die Blüten der Grenobler Nelke einzeln und sind deutlich grösser, in ihrer Färbung aber blasser. Auch haben sie eine längere Kelchröhre und werden von

Tag- und Nachtfaltern bestäubt (*Erhardt* 1990). Die nah verwandte Steinnelke (*D. sylvestris*), die in der näheren Umgebung von Basel allerdings fehlt und erst in den Felsgebieten am südexponierten Nordufer des Bielersees auftritt, hat noch eine etwas längere Kelchröhre. Der Nektar ihrer Blüten kann dementsprechend nur von langrüssligen Nachtfaltern und Schwärmern erreicht werden (*Erhardt* 1988). Diese Art duftet am Abend etwas stärker als tagsüber. Das letzte Glied in dieser Reihe stellt die Prachtnelke dar. Die Kronblätter der Blüten dieser Art sind mit einer leichten Lilatönung fast weiss, stark zerschlitzt und bilden eine stark aufgelöste Kontur der Blüten. Im Gegensatz zu den vorhergehenden Arten duftet sie nachts ausgesprochen stark. Auch ist ihre Kelchlänge im Vergleich zur Grenobler Nelke und zur Steinnelke noch einmal verlängert. Bestäubt wird die Prachtnelke vor allem von Nachtschwärmern, welche sich beim Blütenbesuch wie Kolibris nicht auf die Blüten setzen, sondern im Schwirrflug vor den Blüten 'stehend' den Nektar saugen. Grössere Nachtfalter aus der Gruppe der Eulenfalter können die Blüten ebenfalls bestäuben. Ihr Blütenbesuch ist allerdings umständlich, weil die Blüten der Prachtnelke – nicht wie bei den anderen Nelkenarten – den Faltern keine Landeplattform bieten und die Eulenfalter sich an den Kronblättern deshalb nicht recht festhalten können (*Erhardt* 1991).



Abb. 5a Die Blüte der Karthäusernelke in der männlichen Phase (links) und zu Beginn der weiblichen Phase mit beginnender Streckung der Narbenschenkel (rechts). Foto: Andreas Erhardt



Abb. 5b Die Blüte der Karthäusernelke in der weiblichen Phase mit empfängnisfähigen Narbenschenkeln.

Foto: Andreas Erhardt

2 Fragestellung

Entsprechend dieser Ausgangssituation verfolgen unsere Untersuchungen zwei grundsätzliche Ziele: Einerseits soll die Rolle von Bestäubern – im konkreten Fall von Tagfaltern, Nachtfaltern und Nachtschwärmern mit ihrem unterschiedlichen Blütenbesuchsverhalten und zunehmend langen Saugrüsseln – auf die Bildung neuer Pflanzenarten untersucht werden. Der Prozess der Bildung neuer Arten ist trotz langer und intensiver Forschung keinesfalls geklärt und wurde von Biologen gar schon als 'der heilige Gral' der Biologie bezeichnet!

Das zweite Ziel betrifft die Gefährdungssituation wilder Nelkenarten, speziell auch in der Region von Basel. Während die Hauptursache für den eingetretenen Rückgang unserer Nelken zweifellos in der grossflächigen Zerstörung ihrer Lebensräume besteht, stellt sich zunehmend die Frage nach einer zusätzlichen Gefährdung der sexuellen Reproduktion in den verbleibenden Restpopulationen durch einen Mangel an geeigneten Bestäubern. Mit gezielten Untersuchungen wollen wir zur Klärung dieser Fragestellung beitragen.

3 Bisherige Befunde

Zu drei der vier vorgestellten Nelkenarten sollen hier erste Resultate in einer knappen Übersicht dargestellt werden. Die Populationen der Prachtnelke sind in der Zwischenzeit in der Region von Basel derart selten geworden und auf minimale Bestände von wenigen Individuen geschrumpft, dass sie einer sinnvollen Felduntersuchung nicht mehr zugänglich sind. Neuerdings wird im Kanton Baselland versucht, die verbliebenen Restpopulationen der Prachtnelke durch Auspflanzen von aus autochthonen Samen gezogenen Jungpflanzen zu fördern. Leider führte diese Massnahme bisher längst nicht immer zum gewünschten Erfolg (*Erny*, mdl. Mitteilung).

3.1 Grenobler Nelke (Dianthus gratianopolitanus)

Die Grenobler Nelke (Abb. 3) ist von besonderem Interesse, weil es sich dabei um ein Glazialrelikt handelt (*Triki Teurtroy* 2006). Die heutige Verbreitung entspricht nicht vergletscherten Randgebieten, auf welche diese Art vermutlich zurückgedrängt wurde und aus welchen sie sich nicht wieder verbreiten konnte, während die nah verwandte Steinnelke (*D. sylvestris*) heute weite Teile der Alpen wiederbesiedelt hat und auch im Jura vorkommt, interessanterweise aber in anderen Gebieten als die Grenobler Nelke, sich also allopatrisch zur Grenobler Nelke verhält. Entsprechend ihrer Gefährdung fungiert die Grenobler Nelke auf der Roten Liste und wird in der Schweiz als 'verletzlich' (vulnerable) eingestuft (*Moser* et al. 2002). Dies ist umso bedeutsamer, als die Schweiz ein Hauptverbreitungsgebiet der Grenobler Nelke darstellt (*Meusel* et al. 1965).

Unsere Felduntersuchungen an fünf Populationen in der Umgebung von Balsthal und am Weissenstein haben bisher gezeigt, dass zunehmende Beschattung der Pflanzen den Fruchtansatz reduziert. Dieser Befund erstaunt eigentlich nicht. Unter Beschattung durch andere Pflanzen, vor allem Büsche und Bäume, sind die Blüten der Grenobler Nelke weniger exponiert und dürften daher schon einmal unter einem reduzierten Blütenbesuch durch Bestäuber leiden. Zudem bewirkt stärkere Beschattung natürlich auch eine Reduktion von Sonnenlicht und damit nicht nur eine reduzierte Assimilation dieser lichtliebenden Art, sondern auch eine Verlagerung der Ressourcen in vegetatives Wachstum. Auch gedeihen unter schattigen Bedingungen vermehrt Konkurrenten wie vor allem Gräser, welche die Rosetten der Nelken bedrängen und einschränken. Eine zunehmende Verwaldung von Rasen an Felsflühen ist allerdings weit verbreitet. Zum einen hat die Nutzung von Holz aus Wäldern mit dem verminderten Holzbedarf zum Heizen in den letzten Jahrzehnten generell stark abgenommen, zum anderen bewirkt der erhöhte Eintrag von Stickstoff aus der Luft durch Stickoxide eine grossflächige Düngung, welche nicht zuletzt auch den Wuchs der Gehölze in Wäldern fördert und damit den Raum von lichtliebenden Arten an Felsflühen einschränkt.

Ein weiterer Befund betrifft die Produktion von reifen Früchten. Ein Vergleich zwischen neun Populationen im Nordwestschweizer Jura zeigt klar, dass mit steigender Anzahl Blüten pro Pflanze auch der Anteil an reifen Früchten zunimmt. Schwächere Populationen mit kleineren Pflanzen, die weniger Blüten bilden, weisen also eine erhöhte Einbusse reifer Früchte auf. Dafür können zwei Ursachen verantwortlich sein: Kleinere Pflanzen mit weniger Blüten können weniger attraktiv für Blütenbesucher sein und deshalb weniger effizient bestäubt werden oder kleinere Pflanzen sind in ihren Ressourcen limitiert und können weniger Früchte zur Reife bringen. Selbstverständlich können auch beide Faktoren zusammen wirken.

Interessanterweise zeigt ein Vergleich zwischen den untersuchten Populationen auch Unterschiede im Bestäuberspektrum. Mit zunehmender Kelchlänge der Population erhöht sich der Anteil von Schwärmern als Blütenbesucher. Es sind vor allem der Taubenschwanz (*Macroglossum stellatarum*) und der Hummelschwärmer (*Hemaris fuciformis*), beide tagaktiv, welche mit ihren längeren Saugrüsseln die Blüten mit tieferen Kelchen vermehrt besuchen, während Tagfalter die

häufigeren Blütenbesucher in Populationen sind, deren Blüten eher kürzere Kelche haben. Dieses Beispiel zeigt, wie die Variation eines kritischen Blütenmerkmals, im vorliegenden Fall der Kelchröhrenlänge, zu einer Verschiebung des Bestäuberspektrums zwischen verschiedenen Populationen innerhab einer Art und damit längerfristig zu einer Aufspaltung zu zwei Arten führen kann.

Um die Regeneration bestehender Populationen der Grenobler Nelke aus Samen zu verfolgen, haben wir Keimlinge in den verschiedenen Populationen ausgepflanzt. Die Überlebenswahrscheinlichkeit der Keimlinge unterschied sich signifikant zwischen den untersuchten Populationen und nahm mit steigender Höhe über Meer zu. Offensichtlich ist zu grosse Trockenheit vor allem in den Sommermonaten ein kritischer Faktor für die keimenden Jungpflanzen. Keimraten und die Etablierung von Keimlingen sind in bestehenden Pflanzenpopulationen generell tief, wobei seltene, für die Samenkeimung günstige Jahre eine entscheidende Rolle für die Rekrutierung von Populationen aus Samen spielen können, auf welche dann lange Zeiten folgen können, welche die einmal etablierten Pflanzen durch vegetatives Wachstum überbrücken können. So können Pflanzen der nah verwandten Steinnelke über 25 Jahre alt werden, wie eine Untersuchung einer Population im Kanton Graubünden ergeben hat.

3.2 Karthäusernelke (*Dianthus carthusianorum*)

Auch die Karthäusernelke (Abb. 4) figuriert bereits auf der Roten Liste und wird im Jura als verletzlich (vulnerable) eingeschätzt (*Moser* et al. 2002). Die Karthäusernelke wird zwar neuerdings häufig in Strasseninseln und Strassenkreiseln angesät, doch handelt es sich dabei nicht um die ursprünglich in unserem Gebiet vorkommende Unterart *Dianthus carthusianorum* ssp. *carthusianorum*, sondern um die aus den östlichen Südalpen stammende Unterart *Dianthus carthusianorum* ssp. *latifolius* (*Brodtbeck* et al. 1997). Diese Situation veranschaulicht sehr gut ein Dilemma aus naturschützerischer Sicht. Einerseits ist die erneute Zunahme der Karthäusernelke grundsätzlich sicher erfreulich, andererseits ersetzt sie Massnahmen für die zunehmend gefährdete, einheimische Unterart nicht. Zudem besteht die Möglichkeit, dass beide Unterarten bastardieren, was aus der Sicht der Erhaltung der ursprünglich hier heimischen Unterart nicht wünschenswert wäre.

Unsere Untersuchungen von verschiedenen Populationen der einheimischen Unterart in der Region von Basel haben gezeigt, dass die Belegung der Narben mit Pollen nicht nur mit zunehmender Anzahl von Blütenbesuchen von Schmetterlingen zunimmt, sondern dass sie darüber hinaus auch positiv mit der Anzahl bestäubender Schmetterlingsarten korreliert ist. Dies bedeutet, dass unabhängig von der Anzahl Blütenbesuche eine diversere Schmetterlingsfauna einen besseren Bestäubungserfolg garantiert als eine verarmte. Dementsprechend war auch die Anzahl Blütenbesuche in einer naturnahen Population in einer Magerwiese bei Liesberg signifikant höher als in ruderalen Populationen. Dass die Karthäusernelke mittelbar gefährdet ist, zeigt auch eine Untersuchung, die wir im Wallis durchgeführt haben (*Bloch* et al. 2006). Dabei haben wir festgestellt, dass trotz der im Wallis wesentlich günstigeren Ausgangslage als in der Basler Region nur gerade zwei Schmetterlingsarten, der Augenfalter (*Satyrus ferula*) und der Schachbrettfalter (*Melanargia galathea*), für den grössten Teil der Bestäubung der Karthäusernelke verantwortlich sind. Beide Schmetterlingsarten sind im Wallis lokal noch häufig, beide sind aber in den letzten Jahren deutlich seltener geworden.

3.3 Rauhe Nelke (Dianthus armeria)

Auch die Rauhe Nelke (Abb. 2) wird auf der Roten Liste der gefährdeten Blütenpflanzen der Schweiz aufgeführt (*Moser* et al. 2002). Gesamtschweizerisch wird sie als potenziell gefährdet (near threatened) und im Jura als verletzlich (vulnerable) eingestuft. In der näheren Umgebung von Basel ist sie vom Aussterben bedroht (*Brodtbeck* et al. 1997). Vor einigen Jahren wurde in einer Projektarbeit die Reproduktion einer naturnahen Population in der Elsässer Hardt mit einer urbanen Population in der Stadt Basel verglichen (*Spinnler* 2004). Im Gegensatz zur Population in der Elsässer Hard konnten in der urbanen Population praktisch keine Bestäuber (Tagfalter) beobachtet werden. Entsprechend war der Anteil selbstbestäubter Früchte in der urbanen Population erhöht. Erhöhte Selbstbestäubung bedeutet allerdings erhöhte Inzucht und damit einen Verlust an genetischer Variabilität. Seit dieser Untersuchung ist die urbane Population erloschen, obschon der Standort noch intakt erscheint und sich in der Zwischenzeit dort sogar die Bienenorchis angesiedelt hat – allerdings eine Art, bei der sich Selbstbestäubung als Weg der Samenproduktion etabliert hat. Inwiefern der Verlust dieser urbanen Population der Rauhen Nelke durch Inzuchteffekte oder doch durch ungünstige Umweltbedingungen verursacht wurde, muss leider offen bleiben. Möglicherweise haben auch beide Faktoren zusammengewirkt.

4 Fazit

Die angeführten Beispiele einheimischer Nelkenarten zeigen Grundlegendes. Zunächst handelt es sich bei diesen Arten um Pflanzen mit spezifischen Bestäubern. Tatsächlich können Nelken als Modellorganismen für Artbildungprozesse bei Pflanzen unter dem Einfluss von unterschiedlichen Bestäubern gelten, auch wenn dieser Prozess im Einzelnen erst lückenhaft dokumentiert ist. Dieser Prozess ist allerdings zunehmend gefährdet. Gefährdungsfaktoren sind in erster Linie die Zerstörung von Lebensräumen und in der Folge ein Rückgang der spezifischen Bestäuberfauna, der Tag- und Nachtfalter. In isolierten und zunehmend kleinen Populationen kann reduzierte Bestäubung zu einer Verstärkung der Gefährdung führen, weil die Reproduktion, auf die diese Populationen so dringend angewiesen wären, zusätzlich eingeschränkt ist (sogenannter Allee-Effekt, *Groom* et al. 2006). Damit werden die Nelkenarten um Basel zu einem Beispiel für die Gefährdung eines elementaren biologischen Prozesses – der Interaktionen zwischen Blüten und Bestäubern. Dieser Prozess droht vor unseren Augen verloren zu gehen, bevor wir ihn adäquat untersucht und dokumentiert haben. Dabei geht es allerdings nicht nur um das vorgestellte Beispiel von Nelken und ihren Bestäubern in der Region von Basel, sondern um einen Prozess, der durch die Aktivitäten des Menschen global gefährdet ist.

Literatur

- Binz A. 1905. Flora von Basel und Umgebung. Basel, 1–366.
- Bloch D., Werdenberg N. & Erhardt A. 2006. Pollination crisis in the butterfly-pollinated wild carnation *Dianthus carthusianorum? New Phytologist* 169: 699–706.
- Brodtbeck T., Zemp M., Frei M., Kienzle U. & Knecht D. 1997. Flora von Basel und Umgebung 1980–1996
 Teil I. Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft beider Basel 2: 1–543.
- Erhardt A. 1988. Pollination and reproduction in *Dianthus silvester* Wulf. In: Cresti M., Gori P. & Pacini E. (Hrsg.): *Sexual Reproduction in Higher Plants*. Berlin, 351–356.
- Erhardt A. 1990. Pollination of *Dianthus gratianopolitanus* Vill. *Plant Systematics and Evolution* 170: 125–132.
- Erhardt A. 1991. Pollination of *Dianthus superbus* L. *Flora* 185: 99–106
- Groom M.J., Meffe G.K. & Carroll C.R. 2006. Principles of Conservation Biology. Massachusetts, 1–793.

- Kirchner O. 1911. Blumen und Insekten. Leipzig, 1-436.
- Knuth P. 1898. *Handbuch der Blütenbiologie, II. Band.* Leipzig, 1–697.
- Meusel H., Jäger E. & Weinert E. 1965. Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora, Karten. Jena, 1–258.
- Moser D.M., Gygax A., Bäumler B., Wyler N. & Palese R. 2002. *Rote Liste der gefährdeten Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz*. BUWAL, Bern 1–118.
- Spinnler F. 2004. *Pollination by Lepidoptera and selfing in two populations of* Dianthus armeria. Projektarbeit Universität Basel, 1–5.
- Triki Teurtroy S. 2006. Repartition & Biologie de la Reproduction d'un Oeillet en Voie de Disparition, Dianthus gratianopolitanus Vill. Thèse, Université Paris XI-Orsay, 1–185.
- Valente L.M., Savolainen V. & Vargas P. 2010. Unparalleled rates of species diversification in Europe. Proceedings of the Royal Society B 277: 1489–1496.