

Wie sich die Chemie ändert, wenn Pflanzen die Welt erobern

Caroline Müller

Zusammenfassung

Durch Reise- und Handelsaktivitäten des Menschen wurden viele Pflanzenarten in Länder verbreitet, in denen sie ursprünglich nicht vorkamen. Manche dieser Arten haben sich in den fremden Ländern sehr erfolgreich ansiedeln können und sind nicht mehr auf den Menschen angewiesen, sondern können sich selbständig vermehren, große Populationen bilden und heimische Arten verdrängen. Verursachen sie dadurch ökonomischen und/oder ökologischen Schaden, spricht man von »invasiven Pflanzen«. Da sich die Umwelt für die betreffenden Pflanzen im Allgemeinen im neuen Gebiet von der heimischen Umgebung unterscheidet, verändern sich pflanzliche Eigenschaften wie beispielsweise ihr Wuchs oder ihre chemische Abwehr. Letzteres könnte darauf zurückzuführen sein, dass die Pflanzen im neuen Gebiet vermutlich weniger natürliche Feinde haben als im Herkunftsgebiet. Anhand von drei Beispielen wird erläutert, welche chemischen Veränderungen pflanzlicher Inhaltsstoffe in invasiven Populationen verglichen zu heimischen Populationen stattfinden können, welchen Einfluss diese auf pflanzenfressende Gegenspieler haben und mit welchen Methoden solche Wechselwirkungen untersucht werden.

Summary

How chemistry changes when plants conquer the world

Human traveling and trading activities have caused the spread of many plant species in countries, in which these plants did not occur originally. Some of these species established successfully in foreign countries, can reproduce autonomously without human help and can build large populations and thereby replace native species. When these species cause economic and/or ecological damage, they are called invasive organisms. In general, the environment differs in the invaded area from that of the native origin. Therefore, plant traits such as growth and chemical defense often change. These changes can be related to the fact that plants usually face less natural enemies in the new environment compared to the native origin. By means of three examples it will be discussed, which chemical changes of plant metabolites in invasive populations take place compared to the plant chemistry in the native distribution range, which influences such changes have on herbivores and which methods are used to explore such interactions.

✉ Prof. Dr. Caroline Müller, Universität Bielefeld, Lehrstuhl für Chemische Ökologie, Universitätsstraße 25, 33615 Bielefeld; caroline.mueller@uni-bielefeld.de

Einführung

Man kennt es möglicherweise vom Urlaub auf fernen Inseln, dass dort manche Pflanzen massiv die Landschaft prägen – sei es beispielsweise auf den Azoren das Ingwergewächs *Hedychium gardnerianum*, das bis 2 Meter hohe Büsche bilden kann, wunderschön blüht, aber teils flächendeckend sein kann, oder die bis 5 Meter hohe Garten-Hortensie (*Hydrangea macrophylla*). Diese Pflanzen sind im 19. Jahrhundert aufgrund ihres schönen Aussehens als Zierpflanzen eingeführt worden, haben sich aber mittlerweile extrem verselbständigt. Als Botaniker kann es entsprechend frustrierend sein, wenn man versucht, auf den Azoren noch heimische Pflanzenarten zu finden.

Ähnliches passiert beim Wandern auf den Kanarischen Inseln, wenn man plötzlich vor einem undurchdringbaren Gestrüpp von Feigenkaktus (*Opuntia*) oder Agaven (*Agave americana*) steht. Beide wurden aus Amerika eingeführt, die Agave als Viehfutter und die Opuntie, um darauf Cochenille-Läuse anzuziehen, die einen roten Farbstoff produzieren, den man als Farbstoff für Lippenstift und als Lebensmittelfarbstoff (Karmin, E120) z. B. bei der Herstellung von Campari verwendet hat. Wirtschaftlich lohnt sich diese Anzucht schon lange nicht mehr, aber die Opuntien sind auf den Kanarischen Inseln geblieben und verdrängen auch dort sehr stark die heimische Flora.

Definitionen

Solche »Eroberer« nennt man auch invasive Organismen. Die Bedeutung von lat. *invadere* – (gewaltsam) einbrechen, eindringen – deutet schon darauf hin, dass die Organismen in dem Gebiet, in das sie eindringen, nicht unbedingt erwünscht sind. Eine »invasive Art« ist also definiert als eine vom Menschen eingeführte Art,

- die im betrachteten Ökosystem nicht heimisch ist,
- die sich über mehrere Generationen ohne Zutun des Menschen vermehren kann und
- deren Einschleppung mit hoher Wahrscheinlichkeit ökonomischen, ökologischen oder gesundheitlichen Schaden verursacht.

Der wirtschaftliche Schaden bemisst sich in Deutschland für die 20 wichtigsten invasiven Arten auf rund 167 Mio. Euro im Jahr (Schätzung

des BUND aus dem Jahr 2002). Im Vergleich zu dem Schaden in anderen Ländern ist dies sicher ein eher geringer Betrag. Zu den invasiven Pflanzen, die bei uns gesundheitliche Schäden verursachen, gehört z. B. *Ambrosia artemisiifolia* (Beifußblättriges Traubenkraut), die Pollen produziert, der v. a. Allergikern sehr zu schaffen macht.

Nach einer neutraleren Definition, die weniger auf den Schaden abzielt, sprechen wir

- von Archäophyten (Pflanzen) und von Archäozoen (Tiere) als gebietsfremden Organismen, die vor 1492 eingeführt wurden, und
- von Neophyten (Pflanzen) und Neozoen (Tiere) als gebietsfremden Organismen, die seit 1492 eingebracht werden.

1492, das Jahr der Entdeckung Amerikas durch Kolumbus, gilt dabei als das Stichjahr, ab dem ein verstärkter Warenaustausch stattgefunden hat und Siedler immer neue Gebiete und Inseln besiedelt haben. Sie wollten u. a. ihre heimischen Pflanzen und Singvögel um sich haben, um sich heimisch zu fühlen, und haben damit teils einen massiven und langwirkenden Schaden auf anderen Kontinenten verursacht. Nicht jeder Neophyt ist jedoch invasiv und automatisch schädlich für das Gebiet, in das er eingeschleppt worden ist.

Strategien invasiver Arten

Viele invasive Pflanzen zeichnen sich durch bestimmte Wuchseigenschaften aus, wie beispielsweise schnelles Wachstum, hohe Samenproduktion und/oder starke Ausbreitungsfähigkeit, und sind deshalb so erfolgreich oder sie etablieren sich bevorzugt an gestörten Standorten. Warum aber werden Pflanzen im exotischen Gebiet invasiv, obwohl sie kein Problem im heimischen Gebiet darstellen? Und was hat das alles mit der Chemie der Pflanzen zu tun?

Die Invasionsbiologie als Wissenschaft ist etwa 50 Jahre alt und es wurden hierzu verschiedenste Hypothesen aufgestellt, aber Hypothesen zu (chemischen) Interaktionen von Organismen, die eine sehr wichtige Rolle spielen könnten, werden erst seit etwa 20 Jahren formuliert. Im Folgenden möchte ich zunächst drei wichtige Hypothesen vorstellen, die im Zusammenhang von Invasionsbiologie und chemischer Ökologie stehen, und anschließend drei Beispiele dazu, die aus unserer Forschung stammen.

Hypothese 1: »Novel weapons«

Die Novel-weapons-Hypothese wurde zunächst aufgrund von Beobachtungen an der Gefleckten Flockenblume (*Centaurea maculosa*) formuliert, die in Europa heimisch ist, sich in Nordamerika aber teilweise flächendeckend ausbreitet. Auffällig ist, dass benachbarte Grasarten in Nordamerika im Wuchs stark unterdrückt werden, wenn sie in Nachbarschaft zur Flockenblume stehen. Verantwortlich dafür ist ein Flavonoid, (–)-Catechin (Abb. 1), das von den Wurzeln der Flockenblume abgegeben wird und das phytotoxisch auf die amerikanischen Grasarten wirkt (Bais et al. 2003). Europäische Grasarten scheinen mit dieser Substanz keine Probleme zu haben, sie sind schon seit Jahrtausenden co-evoliert mit der Pflanze. So wurde (–)-Catechin als ein »Novel weapon« bezeichnet, mit dem umzugehen die benachbarten Pflanzen im neuen Gebiet erst lernen müssen (Bais et al. 2003).

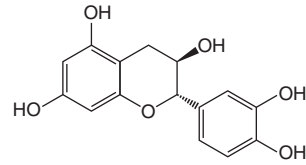


Abb. 1. Strukturformel von (–)-Catechin (Flavan-3-ol).

von dieser Art auf die neue Art übergehen. Auch für die Generalisten ist es wahrscheinlicher, dass sie bevorzugt weiterhin an der ihnen bekannten, heimischen Art C fressen. Invasive Arten haben daher weniger Feinddruck und profitieren gegenüber ihren heimischen Konkurrenten (Keane & Crawley 2002).

Hypothese 3: »Evolution of increased competitive ability« (EICA)

Eng mit der Enemy-release-Hypothese verknüpft, wurde 1995 eine weitere Hypothese formuliert, die »Evolution of increased competitive ability«-Hypothese. Diese geht davon aus, dass für eine invasive Pflanze gemäß der Enemy-release-Hypothese im neuen (»invasiven«) Gebiet ein nahezu feindfreier Raum besteht, d.h., es gibt dort nur wenige Herbivoren, die an der Pflanze fressen. Das bedeutet, dass die Pflanze weniger Ressourcen für ihre Verteidigung verwenden muss und dafür mehr Ressourcen in ihr Wachstum investieren und dadurch konkurrenzstärker sein kann. Es sollten also letztendlich Genotypen mit einer Umverteilung von Ressourcen von Verteidigung in Wuchs selektiert werden (Blossey & Nötzold 1995).

Hypothese 2: »Enemy release«

Obwohl die Bezeichnungen »Novel weapons«, Invasionsbiologie und »Enemy release« eine recht feindliche Konnotation haben, sind die entsprechenden Hypothesen durchaus relevant und anschaulich. Die Enemy-release-Hypothese geht davon aus, dass es im heimischen Gebiet für jede Pflanze Spezialisten gibt, die nur an dieser Pflanze fressen können, und Generalisten, die sowohl an Pflanze A als auch an Pflanze B fressen können (Abb. 2). In einem fremden Gebiet fehlen die Spezialisten, die an der neu eingedrungenen Art fressen können, und es ist relativ unwahrscheinlich, dass Spezialisten, die nur an einer im fremden Gebiet heimischen Pflanze C fressen,

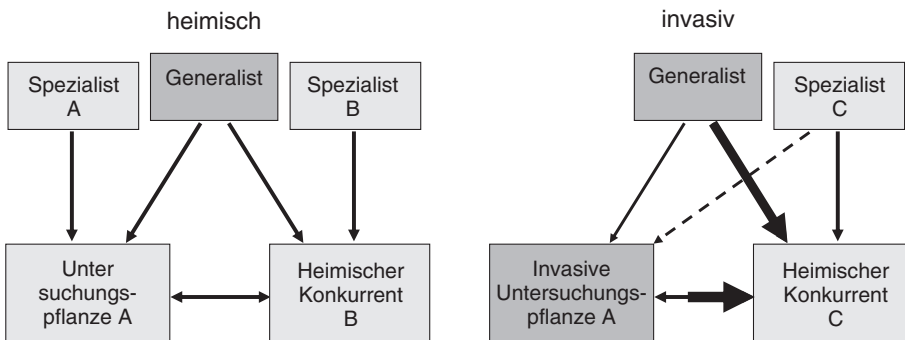


Abb. 2. Schematische Darstellung zur Enemy-release-Hypothese; Erläuterungen s. Text.



Abb. 3. Invasive Pflanzenarten: **a**, Pfeilkresse (*Lepidium draba*, Brassicaceae), **b**, Rainfarn (*Tanacetum vulgare*, Asteraceae), **c**, Schmetterlingsflieder (*Buddleja davidii*, Scrophulariaceae). – Fotos: a, Karelj, CC0; b, Georg Slickers, CC-BY-SA 3.0; c, IKAI, CC-BY-SA 2.5.

Diese drei Hypothesen sowie eine vierte, die Shifting-defence-Hypothese, sollen im Folgenden anhand von drei Beispielen diskutiert werden.

Beispiel 1: Variabilität zwischen Populationen der Pfeilkresse

Die Pfeilkresse (*Lepidium draba*, Brassicaceae, Abb. 3a) ist in Asien und Europa heimisch und wurde nach Nordamerika eingeführt, wo sie teilweise flächendeckende Rasen bildet. Die Brassicaceen sind sehr gut charakterisiert bezüglich ihrer chemischen Inhaltsstoffe, insbesondere der sog. Glucosinolate (Senfölglykoside), die sonst nur in sehr wenigen anderen Pflanzenfamilien vorkommen. Es lässt sich außerdem beobachten, dass die Pflanzen in Nordamerika sehr viel weniger Herbivoren ausgesetzt sind, während man im heimischen Gebiet durchaus viele Herbivoren an den Pflanzen findet (Cripps et al. 2006). Die Enemy-release-Hypothese scheint damit bei diesem System zuzutreffen.

Gemäß der EICA-Hypothese sollten wir erwarten, dass im neuen (»invasiven«) Gebiet die Pflanzen weniger Glucosinolate produzieren müssen als im heimischen, da es weniger natürliche Feinde gibt. Wir haben daher Saatgut aus zehn nordamerikanischen und zehn europäischen Populationen unter standardisierten Bedingungen angezogen. Entgegen der Erwartung war die Konzentration des Hauptglucosinolats, Sinalbin (Abb. 4a), in Blättern von Keimlingen der invasiven Populationen im Mittel deutlich höher als in den Populationen heimischer Her-

kunft (Abb. 5; Müller & Martens 2005). Um dies zu erklären, muss man sich genauer ansehen, welche chemischen pflanzlichen Inhaltsstoffe gegen Spezialisten und welche gegen Generalisten unter den Herbivoren wirken und wie »teuer« diese Abwehr für die Pflanze ist.

Für Glucosinolate oder deren toxische Abbauprodukte geht man davon aus, dass sie als relativ kleine Moleküle eher »billig« in ihrer Produktion sind. Gegen Generalisten stellen sie eine sehr effektive Abschreckung dar, dagegen nutzen Spezialisten häufig genau diese Substanzen zur Auffindung und Erkennung ihrer Wirtspflanze. Dadurch müsste man erwarten, dass im heimischen Gebiet gegensätzliche Selektionsdrücke wirken, was auch als »Spezialisten-Generalisten-Dilemma« bezeichnet wurde (van der Meijden 1996): Gegen Generalisten sollte die Pflanze die Abwehr hochfahren, gegen Spezialisten sollte sie sie reduzieren, d. h., wir sollten eine mittlere Konzentration von Glucosinolaten in Pflanzen im heimischen Gebiet finden. Im »invasiven« Gebiet fehlen dagegen die Spezialisten, aber Generalisten sind vorhanden. In diesem Gebiet kann die Pflanze also ihre (billige) Abwehr hochfahren, um Generalisten abzuschrecken, ohne in Gefahr zu laufen, damit Spezialisten anzulocken. Das würde gut mit den Ergebnissen zusammenpassen, die wir für die Pfeilkresse gefunden haben, passt aber nicht mit den Erwartungen der EICA-Hypothese zusammen.

Neben kleinen, toxischen Molekülen gibt es aber auch eine Verteidigung, die sehr »teuer« in ihrer Produktion ist, nämlich die Synthese

großer Moleküle wie Verdauungshemmern (komplexe phenolische Verbindungen, Lignine o. Ä., Abb. 4b), die sowohl gegen Generalisten als auch gegen Spezialisten wirken. Im heimischen Gebiet sollten Pflanzen relativ viel an diesen Substanzen produzieren, auch wenn das »teuer« ist, weil sie sich letztlich gegen die Feinde verteidigen müssen, während sie im »invasiven« Gebiet diese Produktion deutlich reduzieren können. Zu diesem Muster würde die EICA-Hypothese passen (Müller-Schärer et al. 2004).

Aus diesen Befunden hat sich eine weitere Hypothese ergeben, die Shifting-defence-Hypothese (Doorduyn & Vrieling 2011), die besagt, dass im neuen, invasiven Gebiet Verschiebungen in der Verteidigung auftreten sollten: Toxine sollten stärker konzentriert sein, Verdauungshemmer dagegen geringer im Vergleich zu Pflanzen im heimischen Verbreitungsgebiet. Es ist jedoch schwierig, die tatsächlichen Kosten für die Produktion bestimmter Inhaltsstoffe zu bemessen.

Zusammenfassend lässt sich für das erste Beispiel (System Pfeilkresse) festhalten:

- Entgegen der Erwartung der EICA-Hypothese ist die chemische Abwehr höher in Pflanzen invasiver Populationen, d. h., die Chemie ändert sich zumindest in der Konzentration bei den Eroberern.

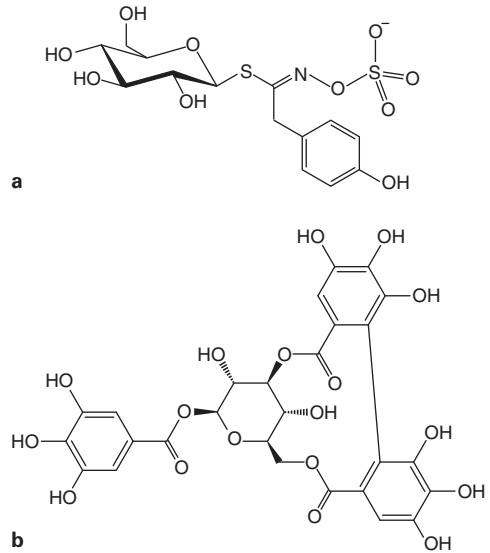


Abb. 4. Strukturformel von Sinalbin (a) und eines typischen Verdauungshemmers (Gallotannin [Corilagin]) (b).

- Die Abwehr gegen Generalisten ist nach wie vor nötig. Glucosinolate sind vermutlich nicht allzu »teuer« in ihrer Produktion, sonst könnte es sich die Pflanze nicht leisten, ihre Produktion hochzufahren.

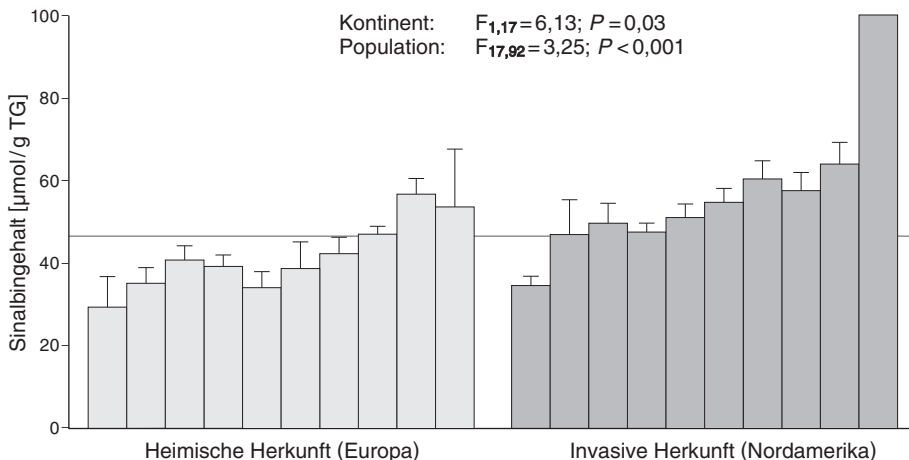


Abb. 5. Gehalte (Mittelwerte + Standardabweichung, $n = 5$ pro Population) von Sinalbin [$\mu\text{mol/g TG}$] in Blättern von Keimlingen von *Lepidium draba* aus Europa (heimische Vorkommen) und Nordamerika (invasive Vorkommen) nach Anzucht unter standardisierten Bedingungen. Die waagerechte Linie zeigt den Mittelwert der Sinalbinkonzentration über alle Populationen. Statistische Auswertung: Varianzanalyse. – Verändert nach Müller & Martens (2005), mit Erlaubnis von Springer.

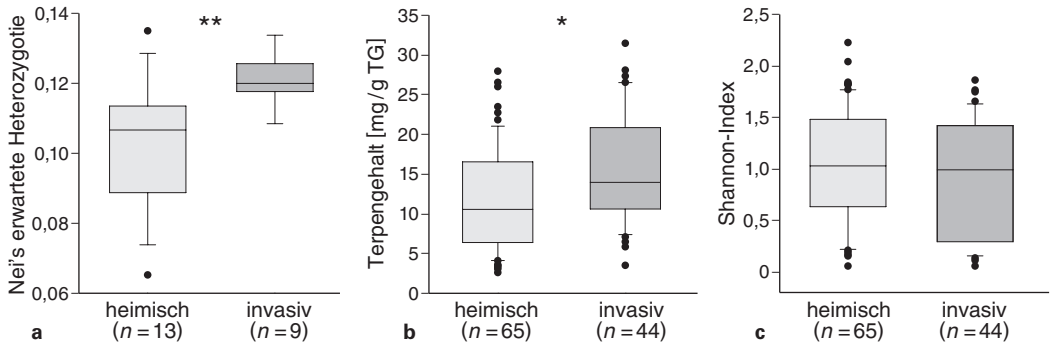


Abb. 6. *Tanacetum vulgare* (Rainfarn): **a**, Genetische Diversität [angegeben als Index »Nei's erwartete Heterozygotie«], basierend auf 95 genetischen Markern, **b**, Gesamtgehalt an Terpenen [in mg/g TG], basierend auf 84 Komponenten und **c**, chemische Diversität [Shannon-Index] in Blättern von Populationen aus Europa (heimische Vorkommen, 13 Populationen, 65 Individuen) und Nordamerika (invasive Vorkommen, 9 Populationen, 44 Individuen), nach Anzucht unter standardisierten Bedingungen. Die Boxplots zeigen die Mediane, 10-, 25-, 75- und 90-Perzentile und die Punkte die Ausreißer; *: $P < 0,05$; **: $P < 0,01$ nach Mann-Whitney U-Test. – a, c, nach Wolf et al. (2012), mit Erlaubnis von Elsevier; b, nach Wolf et al. (2011), mit Erlaubnis von Springer.

Beispiel 2: Variabilität zwischen Populationen des Rainfarns

Tanacetum vulgare (Rainfarn, Asteraceae, Abb. 3b) ist eine sehr interessante Pflanze. Verschiedene Individuen im Freiland riechen unterschiedlich, da ihre ätherischen Öle eine unterschiedliche Terpenzusammensetzung aufweisen. Die Pflanze ist bei uns heimisch und in Nordamerika, wo sie sich teilweise stark verbreitet, eingeschleppt worden. Wir haben uns hier die Fragen gestellt, ob die hohe chemische Diversität auch in Nordamerika vorhanden ist und ob sie mit der genetischen Diversität korreliert.

Auch in diesem Experiment haben wir aus Saatgut von 13 Population aus Europa und 9 aus Nordamerika Pflanzen unter standardisierten Bedingungen zunächst im Gewächshaus, dann im Freiland angezogen (Wolf et al. 2012). Bezüglich der genetischen Diversität könnte man annehmen, dass diese bei einer Pflanzenart, die in ein neues Gebiet eingeschleppt wird, geringer ist, weil sie genetische Engpässe (bottlenecks) durchläuft (es kommt vermutlich zu Inzucht, da die neuen Populationen zunächst nur aus wenigen Individuen bestehen). Bei den von uns untersuchten Populationen des Rainfarns zeigte sich jedoch eine signifikant höhere genetische Diversität in den nordamerikanischen, invasiven Populationen (Abb. 6a; Wolf et al. 2012). Das mag daran liegen, dass der Rainfarn aus verschied-

densten Populationen eingeschleppt worden ist, die bei uns nicht miteinander in Berührung kommen, die sich aber im neuen Gebiet haben kreuzen können. Durch mehrfaches Einführen dieser Pflanze könnte so eine höhere genetische Vielfalt entstanden sein, die gute Anpassungsmöglichkeiten an das neue Gebiet bietet (Wolf et al. 2012).

Auch die Gesamtkonzentration an Terpenen war in den nordamerikanischen, invasiven Populationen signifikant höher als in den europäischen, heimischen (Abb. 6b; Wolf et al. 2011). Das wiederum würde gut mit der Shifting-defence-Hypothese zusammenpassen, wobei auch hier noch umstritten ist, ob Terpene für die Pflanzen nun »teuer« oder »billig« in der Produktion sind.

Für die Berechnung der Diversität der Terpene in den verschiedenen Populationen wurde der sog. Shannon-Index verwendet. In diesen fließt normalerweise sowohl die Anzahl der Arten als auch ihre Abundanz ein, bzw. hier in Bezug auf die Terpene die Anzahl der Terpene und ihre jeweilige Konzentration pro Individuum. Die Terpendiversität der nordamerikanischen Populationen von Rainfarn war durchaus mit der europäischen Populationen vergleichbar (Abb. 6c; Wolf et al. 2012). Eine ähnliche hohe chemische Diversität bedeutet, dass ein positiver Selektionsdruck dafür vorhanden sein muss, diese hohe chemische Diversität zu erhalten.

Zwischen der genetischen und der chemischen Diversität bestand jedoch keine signifikante Korrelation (Wolf et al. 2012).

In der Nähe von Bielefeld haben wir in einem Umkreis von weniger als 3 km² 140 Rainfarn-Pflanzen gesammelt und deren Chemotypen bestimmt. Hier haben wir 14 verschiedene Chemotypen gefunden (Kleine & Müller 2011). Welchen Vorteil haben die Pflanzen von dieser hohen chemischen Variabilität? Um dies zu beantworten, haben wir Rainfarn-Pflanzen verschiedener Chemotypen (Campher, β -Thujon und Artemisiaketone) sowie die nah verwandte Art *Chrysanthemum parthenium* (Mutterkraut), die relativ viel β -Thujon produziert, in einem Versuchsgarten aufgestellt und ermittelt, welche und wie viele Herbivoren auf den verschiedenen Pflanzen zu finden sind. Der Rainfarn wurde insbesondere von Blattläusen aufgesucht. *Macrosiphoniella tanacetaria* war besonders auf dem β -Thujon-Typ zu finden, aber auch auf *C. parthenium*, jedoch seltener auf dem Campher-Typ. Eine andere Blattlausart, *Uroleucon tanacetii*, war dagegen v. a. auf dem Artemisiaketone-Typ häufig und fehlte auf *C. parthenium* (Kleine & Müller 2011). Dies bedeutet, dass Herbivore artspezifische Präferenzen für bestimmte Chemotypen zeigen. Umgekehrt kann man sich vorstellen, dass verschiedene Chemotypen gegen unterschiedliche Herbivoren oder auch Pathogene unterschiedlich gut verteidigt sind und dies sicherlich ein Vorteil invasiver Pflanzen ist, weil es schwierig für den Herbivoren wird, sich anzupassen, wenn benachbarte Pflanzen anders schmecken.

Zusammenfassend lässt sich für das zweite Beispiel (System Rainfarn) festhalten:

- Die Terpenegehalte sind höher in invasiven Populationen, was gut zu der Shifting-defence-Hypothese passt. Auch in invasiven Populationen ist es wichtig, Generalisten abzuschrecken. Die Pflanzen laufen jedoch keine Gefahr, hier durch erhöhte Gehalte Spezialisten anzulocken.
- Eine hohe genetische sowie chemische Diversität in Pflanzen invasiver Populationen stellt ein mögliches Erfolgsrezept für Eroberer dar.
- Herbivore zeigen chemotypspezifische Präferenzen, d. h., Reaktionen auf Moleküle der Pflanzen sind stark individuell.

Beispiel 3: Rolle chemischer Abwehr beim Schmetterlingsflieder

Der Schmetterlingsflieder (*Buddleja davidii*, Scrophulariaceae, Abb. 3c) ist ursprünglich in Asien beheimatet. Als Neophyt hat er inzwischen mehr oder weniger die ganze Welt erobert. Auch bei uns ist er invasiv und verdrängt teilweise die heimische Flora, wie z. B. entlang der Bahnstrecke zwischen Essen und Köln zu beobachten ist. Während im asiatischen Gebiet alle möglichen Herbivoren an seinen Blättern fressen, sind bei uns die Blätter wenig befallen (Ebeling et al. 2008). Auch hier passt offenbar die Enemy-release-Hypothese recht gut.

Warum wird der Schmetterlingsflieder bei uns kaum von Herbivoren befallen? In einem Common-garden-Experiment am Umweltforschungszentrum Halle, in Kollaboration mit Harald Auge und Isabell Hensen, haben wir 10 asiatische, native Populationen (aus dem Nordosten Yunnans, aus Sichuan und aus Ningxia im Norden Chinas) und 10 europäische, invasive Populationen aus Saatgut angezogen. In einem Metabolomik-Ansatz haben wir zunächst das gesamte polare chemische Bouquet der Blätter mittels Flüssigchromatografie gekoppelt mit Flugzeitmassenspektrometrie untersucht und dabei etwa 1900 polare, zum größten Teil nicht identifizierte Metaboliten gefunden. Bei der Darstellung der metabolischen Muster in einer Principal-component-Analyse zeigte sich als überraschendes und faszinierendes Ergebnis, dass sich die europäischen Populationen bezüglich ihres Metabolitenmusters (chemischen Fingerabdrucks) von den asiatischen sehr gut trennen lassen, mit Ausnahme einer asiatischen Population, die den europäischen Populationen extrem ähnelt (Pankoke et al., in Vorbereitung). Aus diesen Daten haben wir die Schlussfolgerung gezogen, dass diese asiatische Population möglicherweise die Ursprungspopulation ist, aus der die europäischen Populationen hervorgegangen sind. In der Literatur findet man tatsächlich Hinweise, dass Pflanzen dieser asiatischen Provinz 1869 erstmals nach Europa eingeführt worden sind (Tallent-Halsell & Watt 2009). So kann ein chemischer Fingerabdruck unter Umständen Auskünfte über den Ursprung invasiver Pflanzen geben.

Um unter den etwa 1900 gefundenen Substanzen diejenigen einzugrenzen, die für die Abwehr gegen die Herbivoren verantwortlich sind, haben wir die Methode der Biotest-gesteuerten Fraktionierung gewählt (Pankoke et al., in Vorbereitung). Mit verschiedenen Lösungsmitteln unterschiedlicher Polarität wurden aus Blättern des Schmetterlingsfleders Extrakte hergestellt, um zunächst herauszufinden, welche Polarität die abschreckend wirkenden Substanzen hatten. In einem Biotest wurden diese Extrakte (Test) bzw. das entsprechende reine Lösungsmittel (Kontrolle) auf Brombeerblätter aufgetragen und in Zweiwahltests Raupen von zwei verschiedenen Generalisten angeboten, *Lymantria dispar* (Schwammspinner), der eher an Baumarten frisst, und *Amata mogadorensis*, ein Bärenspinner, der eher an krautigen Arten frisst.

Es zeigte sich, dass Hexanextrakte und Dichlormethanextrakte der Blätter, die apolare Substanzen enthielten, auf beide Herbivorenarten keine abschreckende Wirkung hatten. An mit Methanolextrakt behandelten Testblättern dagegen fraßen beide Tiere sehr viel weniger als an den Kontrollblättern (Pankoke et al., in Vorbereitung). Offenbar handelt es sich bei den abschreckend wirkenden Substanzen also um polare Komponenten. Den polaren Extrakt aus Schmetterlingsflederblättern haben wir anschließend weiter aufgetrennt und verschiedene polare Fraktionen gesammelt. Einen Teil der darin enthaltenen Substanzen konnten wir identifizieren. Im Biotest konnte eine Fraß-abschreckende Aktivität einzelner Fraktionen nachgewiesen werden (Pankoke et al., in Vorbereitung). Des Weiteren haben wir die Aktivität einzelner Extrakte bzw. Fraktionen auf einen Pilz getestet, den Grauschimmel (*Botrytis cinerea*), auch Edelfäulepilz genannt. Dieser Pilz ist ein Generalist, der als Pflanzenschädling sehr viele Wirtspflanzen befällt. Seine Keimung war wiederum vor allem durch polare Fraktionen gehemmt, allerdings teils durch andere Fraktionen als die, die gegen die Herbivoren aktiv waren (Pankoke et al., in Vorbereitung). Die darin befindlichen Substanzen könnten in der praktischen Schädlingsbekämpfung Verwendung finden.

Betrachtet man die zwei Hauptkomponenten in den beiden Fraktionen mit der stärksten Wirksamkeit auf die Herbivoren, so ist die eine in europäischen Kräutern häufig, während die andere häufiger in asiatischen, aber selten in europäischen Kräutern enthalten ist. Beide sind

extrem selten in europäischen Bäumen und Sträuchern vertreten (Pankoke et al., in Vorbereitung). So versuchen wir etwas gewagt zu postulieren, dass diese beiden Komponenten zwar keine echten »Novel weapons« sind, aber möglicherweise der Schmetterlingsflieder als Strauch diese typische Krautabwehr als eine Art von chemischer Tarnung verwendet.

Für das dritte Beispiel (System Schmetterlingsflieder) lässt sich zusammenfassend festhalten:

- Metabolische Fingerabdrücke differenzieren invasive europäische und native asiatische Populationen; ähnliche Fingerabdrücke könnten den Ursprung einer invasiven Art anzeigen.
- Unterschiedliche polare Moleküle vermitteln die Resistenz gegenüber generalistischen Herbivoren und einem Pathogen.
- Die identifizierten Abwehrmoleküle sind nicht verbreitet in europäischen Bäumen; sie könnten möglicherweise eine chemische Tarnung darstellen.

Fazit

Warum ist die Forschung an invasiven Organismen so wichtig? Zum einen ist sie wichtig für die Biodiversitätsforschung. Die Biodiversität kann drastisch reduziert werden durch invasive Arten, kann aber durchaus auch erhöht werden; der Schmetterlingsflieder beispielsweise bietet vielen Bestäubern Nahrung. Zum anderen können wir tatsächlich bei evolutiven Prozessen zusehen, denn solche Invasionen sind teilweise erst vor relativ kurzer Zeit geschehen. Wir können dann nachvollziehen, wie sich die chemische Kommunikation in Antwort auf solche Invasionen ändert. Und schließlich helfen uns die Erkenntnisse aus der Invasionsbiologie möglicherweise bei der Gefahrenabwägung für die Freisetzung von genetisch modifizierten Organismen. Auch dabei werden ja Organismen, die vorher in einem Gebiet nicht vorkamen, eingebracht. In jedem Fall spielt die Sprache von Molekülen bei der Eroberung eine wesentliche Rolle.

Literatur

- Bais, H. P., R. Vepachedu, S. Gilroy, R. M. Callaway & J. M. Vivanco. 2003. Allelopathy and exotic plant invasion: From molecules and genes to species interactions. – *Science*, 301 (5638): 1377–1380.

- Blossey, B. & R. Nötzold. 1995. Evolution of increased competitive ability in invasive nonindigenous plants: a hypothesis. – *Journal of Ecology*, 83(5): 887–889.
- Cripps, M. G., M. Schwarzländer, J. L. McKenney, H. L. Hinz & W. J. Price. 2006. Biogeographical comparison of the arthropod herbivore communities associated with *Lepidium draba* in its native, expanded and introduced ranges. – *Journal of Biogeography*, 33(12): 2107–2119.
- Doorduyn, L. J. & K. Vrieling. 2011. A review of the phytochemical support for the shifting defence hypothesis. – *Phytochemistry Reviews*, 10(1): 99–106.
- Ebeling, S. K., I. Hensen & H. Auge. 2008. The invasive shrub *Buddleja davidii* performs better in its introduced range. – *Diversity and Distributions*, 14(2): 225–233.
- Keane, R. M. & M. J. Crawley. 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. – *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4): 164–170.
- Kleine, S. & C. Müller. 2011. Intraspecific plant chemical diversity and its relation to herbivory. – *Oecologia*, 166(1): 175–186.
- Müller, C. & N. Martens. 2005. Testing predictions of the 'evolution of increased competitive ability' hypothesis for an invasive crucifer. – *Evolutionary Ecology*, 19(6): 533–550.
- Müller-Schärer, H., U. Schaffner & T. Steinger. 2004. Evolution in invasive plants: implications for biological control. – *Trends in Ecology & Evolution*, 19(8): 417–422.
- Pankoke, H., L. J. Tewes, S. Matthies, I. Hensen, M. Schädler, S. Ebeling, H. Auge & C. Müller. Chemical camouflage and preadaptation provide invasive *Buddleja davidii* populations with high resistance against natural enemies in the invasive range. – In Vorbereitung.
- Tallent-Halsell, N. G. & M. Watt. 2009. The invasive *Buddleja davidii* (Butterfly Bush). – *The Botanical Review*, 75(3): 292–325.
- van der Meijden, E. 1996. Plant defence, an evolutionary dilemma: contrasting effects of (specialist and generalist) herbivores and natural enemies. – *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 80(1): 307–310.
- Wolf, V. C., U. Berger, A. Gassmann & C. Müller. 2011. High chemical diversity of a plant species is accompanied by increased chemical defence in invasive populations. – *Biological Invasions*, 13(9): 2091–2102.
- Wolf, V. C., A. Gassmann, B. M. Clasen, A. G. Smith & C. Müller. 2012. Genetic and chemical variation of *Tanacetum vulgare* in plants of native and invasive origin. – *Biological Control*, 61(3): 240–245.

Diskussion

T. Wichard: Sie haben den Begriff der »chemischen Diversität« verwendet. Was meinen Sie genau damit? Hängt die »chemische Diversität« nicht auch von der analytischen Methode ab, die bei der Reihenuntersuchung angewendet wird?

C. Müller: Wir haben den Diversitätsindex verwendet, wie man ihn auch in der Biodiversitätsforschung anwendet, haben ihn aber nicht für die Arten, sondern für die Terpenkomponenten benutzt. In den Index fließen sowohl die Zahl der Terpene als auch ihre Häufigkeit in den Populationen ein. Die Terpene haben wir mittels GC-MS analysiert.

J. Ruther: Wenn eine Pflanze auf einen neuen Kontinent kommt, findet sie dort auch andere abiotische Faktoren vor. Wie kann sich das in dem chemischen Profil widerspiegeln?

C. Müller: Die abiotischen Faktoren gehen sicher sehr stark ein. Momentan ziehen wir die Pflanzen nur unter standardisierten Bedingungen an, um eben diese Aspekte auszublenden. Wir führen jetzt aber auch Versuche durch, bei denen wir zum Beispiel den Stickstoffverfügbarkeit unterschiedlich gewähren. Wir sehen dabei, dass die Verfügbarkeit von Stickstoff oder von Wasser die chemische Abwehr deutlich modifizieren kann.

A. Mithöfer: Wie kommt man auf die Zahl von 167 Millionen Euro für den jährlichen Schaden durch invasive Arten? Den ökologischen Schaden kann ich ja noch nachvollziehen – aber worin besteht der ökonomische?

C. Müller: Das sind Zahlen, die das Umweltbundesamt 2002 für die 20 »problematischsten Arten« für Deutschland ermittelt hat. Dort waren

vor allem Schäden erfasst, die zum Beispiel durch den Asiatischen Laubholzbock (*Anoplophora glabripennis*) hervorgerufen werden, der sich auch in Bayern immer mehr ausbreitet und Schäden vor allem an Bäumen verursacht. In Holzplantagen lässt sich der Schaden zum Beispiel sehr genau berechnen. Es handelt sich insgesamt eher um invasive Organismen, die einen wirtschaftlichen Schaden in der Land- und Forstwirtschaft verursachen. Der ökologische Schaden ist dabei noch gar nicht eingerechnet.

B. Hoppe: Sie haben vermutlich invasive Populationen untersucht, die zu diesem Zeitpunkt schon längere Zeit in dem neuen Gebiet wachsen und sich dort ausbreiten konnten. Können Sie da im Hinblick auf abiotische Faktoren die Zeitdimension mit berücksichtigen? Wenn sich die Pflanzen in einem neuen Gebiet erfolgreich angesiedelt haben, muss man dann nicht davon ausgehen, dass Bodenbeschaffenheit, Klima usw. zumindest damals für diese Population günstig waren?

C. Müller: Das ist eine sehr spannende Frage. Es ist gar nicht so einfach, zu den einzelnen Populationen immer genaue Daten zu finden, seit wann die Pflanzen in einem Gebiet vorkommen. Man kann natürlich Herbarbelege zu Rate ziehen, um zu sehen, wie weit zurück die Population dokumentiert ist. Aber auch diese Daten sind oft nicht sehr vollständig. Bei den ersten beiden Beispielen, die ich Ihnen vorgestellt habe, ist

die Invasion sicherlich schon vor weit über 100 Jahren erfolgt, bei *Buddleja* erst relativ spät. Aber exakte Daten dazu zu bekommen, ist relativ schwierig. Dazu müsste man sich vielleicht auch genetische Verwandtschaften ansehen, um zu sehen, wie nah verwandt invasive und native Populationen sind.

M. Matern: Warum haben Sie bei den Extrakten Methanol verwendet?

C. Müller: Weil es ein polares Lösungsmittel ist. Wir haben zunächst verschiedene unpolare und polare Lösungsmittel getestet. Wir hätten natürlich Wasser als noch polareres Lösungsmittel verwenden können, aber mit Methanol lässt es sich auch besser in Biotests arbeiten.

A. Fleischmann: Sie haben am Ende die Überlegung angestellt, dass sich ein Strauch, in diesem Fall *Buddleja*, möglicherweise chemisch als Kraut »tarnt«. Haben Sie eine Theorie, wie das funktionieren kann? Polyphagen Arten, die an Kräutern fressen, wäre es vermutlich egal, ob die Pflanze strauwig wächst oder krautig.

C. Müller: Ja, aber es gibt doch wenig Arten, die sowohl an Bäumen als auch an krautigen Arten fressen. Darum haben wir die Biotests ja auch mit einem »Baum-Generalisten« und einem »Kraut-Generalisten« als Herbivor durchgeführt. Aber so ein Switch ist eigentlich relativ selten.