

Justus-Liebig-Universität Gießen
Fachbereich 08 Biologie und Chemie
Institut für Botanik
AG Spezielle Botanik



Expansionsstrategien der heimischen Pflanzenarten *Jacobaea vulgaris*
Gaertn. und *Lonicera periclymenum* L. in Norddeutschland

Expansion strategies of the native plant species Jacobaea vulgaris
Gaertn. and Lonicera periclymenum L. in Northern Germany

Dissertation

zur Erlangung des akademischen Grades des Doktors der Naturwissenschaften
Doctor rerum naturalium (Dr. rer. nat.)

Vorgelegt von
Stefanie Janine Jung
19.05.2022

- I. Gutachter: Prof. Dr. Volker Wissemann
- II. Gutachterin: Prof. Dr. Birgit Gemeinholzer

Dekan: Prof. Dr. Thomas Wilke

Inhaltsverzeichnis

1. Zusammenfassung	3
2. Einleitung.....	5
2.1 Biodiversität – Eine Ode an die Vielfalt	5
2.2 Expansion und Invasion	7
2.3 Landschaftliche Entstehungsgeschichte Schleswig-Holsteins	11
2.4 Das Jakobskreuzkraut und das Wald-Geißblatt - Zwei heimische Arten.....	12
2.5 Ziel dieser Arbeit	15
3. Material und Methoden.....	17
3.1 Standorte und Sammelmethode.....	17
3.1.1 <i>Jacobaea vulgaris</i>	17
3.1.2 <i>Lonicera periclymenum</i>	20
3.2 Genetische Analyse	22
3.2.1 DNA-Extraktion	22
3.2.2 ISSR-PCR.....	22
3.2.3 Gelelektrophorese.....	25
3.2.4 AFLP-PCR	26
3.2.5 Datenauswertung der genetischen Analysen.....	28
3.3 Chemische Analyse	29
3.3.1 Flüssigchromatographie mit Massenspektrometrie.....	29
3.3.2 Datenauswertung der chemischen Analysen.....	32
4. Ergebnisse	33
4.1 Genetisches Profil von <i>Jacobaea vulgaris</i>	33
4.1.1 genetische Differenzierung und Diversität nach ISSR-PCR.....	33
4.1.2 genetische Differenzierung und Diversität nach AFLP-PCR	35
4.2 Pyrrolizidinalkaloid-Profil von <i>Jacobaea vulgaris</i>	37
4.3 Genetisches Profil von <i>Lonicera periclymenum</i>	41

4.4 Phorophyten von <i>Lonicera periclymenum</i>	44
5. Diskussion	45
5.1 Eigenschaften von <i>Jacobaea vulgaris</i>	45
5.1.1 Genetisches Profil von <i>Jacobaea vulgaris</i>	45
5.1.2 chemisches Profil von <i>Jacobaea vulgaris</i>	47
5.2.1 genetisches Profil von <i>Lonicera periclymenum</i>	52
5.2.2 Phorophyten von <i>Lonicera periclymenum</i>	53
5.2 Einfluss der invasiven Art <i>Prunus serotina</i>	55
5.3 Anfällige Systeme.....	57
5.3.1 Amrum.....	57
5.3.2 Schleswig-Holstein	59
5.4 Positive Auswirkungen von expandierenden Pflanzenarten	60
5.6 Fazit und Ausblick	61
6. Abbildungsverzeichnis	65
7. Tabellenverzeichnis	67
8. Literaturverzeichnis.....	69
9. Anhang	88
10. Danksagung.....	93
11. Versicherung.....	94

1. Zusammenfassung

Die Diversität der Pflanzen ist essenziell für die Vielfalt von Tieren und den Erhalt von Ökosystemdienstleistungen. Gleichzeitig ist sie durch verschiedene, zumeist anthropogene Einflüsse bedroht. Dazu gehören eine intensive Landwirtschaft, die Fragmentierung von Habitaten sowie die Einführung invasiver Arten. Letztere sind Arten, welche durch menschliches Mitwirken Barrieren überwunden haben und massiv in neuen Gebieten expandieren. Da sie mit heimischen Arten um Ressourcen und Raum konkurrieren, gefährden invasive Arten die Diversität in ihrem neuen Gebiet. Eine sprunghafte Expansion können auch Populationen heimischer Arten zeigen, wodurch die Diversität in gleichem Maße wie durch invasive Arten gefährdet werden kann. In Norddeutschland, was aufgrund seiner vollständigen und partiellen Bedeckung mit Eis während der letzten Kaltzeiten eine besondere Entstehungs- und Besiedlungsgeschichte hat, expandieren insbesondere das Jakobskreuzkraut, *Jacobaea vulgaris* Gaertn.. Es produziert Inhaltstoffe, die Pyrrolizidinalkaloide (PA), welche die Pflanze vor Fressfeinden schützen aber toxisch für Nutztiere und Menschen sind. Anhand zweier genetischer Methoden konnte gezeigt werden, dass *J. vulgaris* in Norddeutschland eine geringe genetische Differenzierung und eine moderate Diversität aufweist. Außerdem wurden mittels Flüssigchromatographie und Massenspektrometrie 98 verschiedene Pyrrolizidinalkaloide in den Pflanzen detektiert. Die Schwankungen in Gehalt und Diversität der PA der einzelnen Pflanzen sind erheblich. Auf der nordfriesischen Insel Amrum expandiert zusätzlich die Liane *Lonicera periclymenum* L. Eine ISSR-Analyse zeigt, dass sie eine höhere genetische Differenzierung als *J. vulgaris* aufweist. Ihre genetische Diversität ist gering. *L. periclymenum* scheint von der invasiven und sich rasch ausbreitenden Art *Prunus serotina* Ehrh. zu profitieren, indem sie *P. serotina* als Phorophyt nutzt. Es ist anzunehmen, dass das menschlich gestörte Habitat maßgeblich zur Expansion der beiden Arten beiträgt. Die Vegetation auf Amrum ist massiv anthropogen beeinflusst und bietet durch zahlreiche Störungen und dadurch entstehenden Waldränder gute Bedingungen für *L. periclymenum* zu expandieren. Auch *J. vulgaris* profitiert von offenem Boden und gestörten Flächen in Schleswig-Holstein.

Abstract

Plant diversity is essential for animal diversity and the maintenance of ecosystem services. At the same time, it is threatened by several human-induced effects. These include intensive agriculture, habitat fragmentation and invasive species. The latter are species that have overcome barriers due to human intervention and are expanding massively into new areas. As they compete with native species for resources and space, invasive species threaten diversity in their new territory. Abrupt expansion can also be exhibited by populations of native species, putting diversity at risk to the same extent as invasive species. In northern Germany, which has a special history of formation and colonization due to its complete and partial coverage with ice during the last cold periods, the ragwort, *Jacobaea vulgaris* Gaertn. is expanding. It produces constituents, the pyrrolizidine alkaloids, which protect against predators and are toxic to livestock and humans. Using two genetic methods, *J. vulgaris* was shown to have low genetic differentiation and moderate diversity in northern Germany. In addition, by means of liquid chromatography and mass spectrometry, 98 different pyrrolizidine alkaloids were detected in the plants. Variations in PA content and PA diversity among individual plants are considerable. In addition, the liana *Lonicera periclymenum* L. expands on the North Frisian Island of Amrum. ISSR analysis shows that it has a higher genetic differentiation than *J. vulgaris*. Its genetic diversity is low. *L. periclymenum* seems to benefit from the invasive and rapidly spreading species *Prunus serotina* Ehrh. by using *P. serotina* as a phorophyte. It is likely that the human-disturbed habitat is a major contributor to the expansion of both species. The vegetation on Amrum is massively anthropogenically influenced and provides good conditions for *L. periclymenum* to expand due to numerous disturbances and resulting forest edges. *J. vulgaris* also benefits from open ground and disturbed areas in Schleswig-Holstein.

2. Einleitung

2.1 Biodiversität – Eine Ode an die Vielfalt

Der Reichtum unserer Erde stützt sich auf Vielfalt. Kulturelle Vielfalt gilt als treibende Kraft für eine nachhaltige Entwicklung von Gemeinschaften und Nationen, da sie Auswahlmöglichkeiten schafft und so die menschlichen Fähigkeiten fördert (UNESCO 2005). Biologische Vielfalt hat für den Menschen nicht nur einen ideellen Wert, da sie Raum zur Erholung bietet, sondern ist auch fundamental für das Überleben der Art *Homo sapiens*. Viele Arten dienen dem Menschen als Nahrung, zur Produktion von Kleidung oder als potenzielle Lieferanten für medizinisch wirksame Substanzen. Zusätzlich ist der Mensch von Leistungen, welche durch Ökosysteme erbracht werden, sogenannte Ökosystemdienstleistungen, abhängig (CBD 2006). Dazu zählen unter anderem die Reinigung von Luft und Wasser, Bestäubung von Pflanzen, Erhaltung fruchtbarer Böden und noch vieles mehr. Diese Dienstleistungen werden durch Wechselwirkungen verschiedener Arten, welche in einem Ökosystem leben erbracht und erst durch ein gewisses Maß an Vielfalt ermöglicht. Man unterscheidet mehrere Ebenen von biologischer Vielfalt, so zum Beispiel die genetische Vielfalt, die Artenvielfalt oder die Vielfalt der Ökosysteme. Die genetische Vielfalt ist gekennzeichnet durch verschiedene Allele innerhalb einer Population einer Art und stellt eine natürliche Ressource für Anpassungen an die Veränderung lokaler Umweltbedingung dar. Die Artenvielfalt ist die Basis für Wechselbeziehungen und die Vielfalt der Ökosysteme ist Grundvoraussetzung für und Resultat von Artenvielfalt (Wilson und Peter 1988).

Unser Zeitalter, das Anthropozän, ist vom menschlichen Einfluss auf den Planeten gekennzeichnet. Der Mensch greift massiv in die Beschaffenheit der Erdoberfläche, das Klima und die Ökosysteme auf unserem Planeten ein. Eine der größten, wahrscheinlich menschengemachte, Umwälzung ist der drohende Verlust zahlreicher Arten und die damit einhergehende Bedrohung der Biodiversität auf allen Ebenen. Wir verzeichnen das Aussterben von Arten in allen Taxa im Tier und Pflanzenreich. Laut der *International Union for Conservation of Nature* (IUCN) sind 27 % der weltweit bekannten Arten vom Aussterben bedroht (IUCN Stand 23.03.2020). Die Rote Liste des IUCN führt 130 Samenpflanzen als Ausgestorben oder Ausgestorben in freier Wildbahn (Humphrey et al. 2019). Die tatsächliche Zahl liegt jedoch deutlich höher,

wie Humphrey et al. 2019 feststellten. Seit dem Werk „Species Plantarum“ von Carl von Linné aus dem Jahr 1753 sind mindestens 571 Samenpflanzen ausgestorben (Humphreys et al. 2019). Bemerkenswert daran ist auch, dass über die Hälfte davon (315 Arten) in den letzten 118 Jahren von unserem Planeten verschwunden sind und die verbleibenden 256 Arten vor 1900 ausgestorben sind. Geographisch gibt es Unterschiede in Bezug auf die Anzahl der ausgestorbenen Arten. Inselökosysteme sowie Biodiversitäts-Hotspots sind die geographischen Standorte, welche den höchsten Artenverlust zu verzeichnen haben. Zudem sind mehrjährige und holzige Pflanzen besonders gefährdet. In Europa sind beispielsweise 42,3 % aller Baumarten vom Aussterben bedroht, die meisten von ihnen sind in Europa endemisch (Rivers et al. 2019). Krautige und einjährige Pflanzenarten dagegen sind weniger häufig vom Aussterben bedroht. Ein Grund hierfür könnte sein, dass krautige Pflanzenarten langlebigere Samenbanken im Boden aufbauen, als holzige Arten (Humphreys et al. 2019).

Die Diversität der Pflanzenarten ist allerdings maßgebend für den Erhalt der Artenvielfalt auf anderen trophischen Ebenen und somit auch für den Erhalt der Ökosystem-Dienstleistungen. Verschiedene Studien haben gezeigt, dass Arten und Struktureichtum von Primärproduzenten auch die Diversität von Arthropoden, Vögeln, Säugetieren, Amphibien und Reptilien fördert (Schuldt et al. 2019; Basset et al. 2012; Castagneyrol und Jactel 2012). Insbesondere für Wiesen-Ökosysteme konnte gezeigt werden, dass eine diversere Pflanzengesellschaft anorganische Ressourcen besser nutzen und in Biomasse umwandeln kann als eine weniger diverse Gesellschaft (Hector et al. 1999). Zudem gibt es Hinweise darauf, dass die Produktionsrate von Sauerstoff und die Fixierungsrate von Kohlendioxid sinken, wenn die Diversität der Pflanzen sinkt (Cardinale et al. 2011).

Gründe für den Verlust von pflanzlicher Biodiversität gibt es zahlreiche. An vorderster Stelle steht der Verlust von Habitaten. Der Ausbau menschlicher Infrastruktur, führt dazu, dass ganze Habitate für Pflanzen verschwinden oder fragmentiert werden. Diese Fragmentierung hat einen negativen Einfluss auf die Bestäubung, die Keimungsrate und das Wachstum von Pflanzen. Auch intensive Landwirtschaft ist aufgrund des Einsatzes von Herbiziden oder der Überdüngung des Bodens für den Verlust zahlreicher Habitats für Pflanzen und Tiere verantwortlich (Artenschutzreport 2015). Die zweite große Gefahr für die Diversität in Pflanzengemeinschaften sind invasive Arten (Paterson 2018; Dirzo und Raven 2003).

2.2 Expansion und Invasion

Im Zuge zunehmender Globalisierung ist es zu einer Reduzierung von Barrieren gekommen, welche die natürliche Ausbreitung sowohl pflanzlicher als auch tierischer Arten eingedämmt haben. Autos und Züge können beispielsweise Pflanzensamen über weite Strecken ausbreiten, Flugzeuge überqueren Gebirgsketten und Schiffe transportieren mit ihrem Ballastwasser zahlreiche marine Organismen durch ganze Ozeane. Damit haben sich die Möglichkeiten für Arten, ihre Ausbreitung zu erweitern, immens erhöht. Wird eine Art aus ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet durch menschliches Handeln, absichtlich oder versehentlich, in ein neues Gebiet transportiert, wird sie zu einer gebietsfremden Art (Richardson et al. 2000). Um invasiv zu werden, das heißt, um die Ökosysteme in ihrem neuen Verbreitungsgebiet negativ zu beeinflussen, muss die Art verschiedene weitere Barrieren überwinden beziehungsweise verschiedene Stadien durchleben. Nach dem Transport kann eine Art entweder unter menschlicher Obhut, also in Kultur (Pflanzen) oder Gefangenschaft (Tiere) existieren, oder in freier Wildbahn vereinzelt leben und sich sporadisch vermehren. Formt eine Art Populationen, die sich regelmäßig und über mehrere Lebenszyklen hinweg reproduzieren und die ohne menschliche Hilfe an einem Standort über längere Zeiträume existieren, kann sie als etabliert bezeichnet werden (Kolar und Lodge 2001; Sakai et al. 2001; Lodge 1993). Die Etablierung einer gebietsfremden Art hat nicht zwingend negative Einflüsse auf natürliche Habitats oder andere Arten. Sie kann entweder negative, neutrale oder positive Effekte haben und sich zusätzlich unterschiedlich auf verschiedene taxonomische Gruppen auswirken (Foster et al. 2021). Gebietsfremde Arten können beispielsweise die Invasionen anderer Pflanzen abmildern (D'Antonio und Mack 2001). Manchmal können nichtheimische Pflanzen gezielt in Restaurationsprozessen nach Störungen eingesetzt werden, um das ursprüngliche Habitat wiederherzustellen (D'Antonio und Meyerson 2002). Insbesondere neue Pflanzenarten können beispielsweise dazu beitragen, dass sich die Artenvielfalt eines Habitats erhöht (Guo et al. 2021).

Erst wenn die Population einer Art beginnt zu expandieren, sich massiv zu vermehren und eine Konkurrenz für einheimische Arten darstellt, kann sie zur Bedrohung werden und wird als invasiv charakterisiert (Blackburn et al. 2011; Colautti und MacIsaac 2004; Richardson et al. 2000; Williamson und Fitter 1996b; Williamson und Fitter 1996a). In jedem dieser Stadien kann es zu einem Fehlschlagen der Invasion kommen.

Schätzungsweise gelingt es jeweils 10 % der Arten das nächste Stadium zu erreichen (Williamson und Fitter 1996a; Williamson und Fitter 1996b).

Am stärksten von der Einwanderung gebietsfremder Pflanzenarten sind die Kontinente Nordamerika, Europa und Australien betroffen. Europa ist neben Asien aber auch das Hauptursprungsgebiet für gebietsfremde Arten in anderen Regionen (van Kleunen et al. 2015). Insgesamt zählen van Kleunen et al. (2015) 13.168 Gefäßpflanzen auf, welche in 843 Regionen der Welt eingewandert sind und dort Populationen ohne menschliche Hilfe etabliert haben. Ökosysteme auf Inseln sind, wahrscheinlich auf Grund von unbesetzten ökologischen Nischen, besonders anfällig für Einwanderungen (van Kleunen et al. 2015; Pyšek et al. 2012). Auffällig ist, dass sich auf Kontinenten, die viele, große tropische Regionen haben, wie Südamerika, Afrika oder das tropische Asien, weniger Pflanzenarten eingebürgert haben als auf Kontinenten mit hauptsächlich gemäßigten Gebieten. Dies lässt vermuten, dass tropische Ökosysteme den einwandernden Pflanzenarten weniger freie Nischen bieten als gemäßigte Ökosysteme. Ein weiterer Grund für diesen Umstand könnte die schnellere Regeneration nach Störungen von tropischen Ökosystemen sein (van Kleunen et al. 2015; Fridley et al. 2007; Lonsdale 1999). Zusätzlich zur Erfassung von Herkunfts- und Zielgebieten von invasiven Arten, wurde versucht, das invasive Potential von Pflanzenarten mittels deren Eigenschaften vorherzusagen. So gilt das Invasionspotential von windbestäubten Pflanzenarten als höher als das von tierbestäubten Pflanzenarten. Außerdem haben Arten mit großer Wuchshöhe eine höhere Wahrscheinlichkeit invasiv zu werden als Arten mit kleinerer Wuchshöhe (Pyšek et al. 2012).

Viele dieser Eigenschaften lassen sich letztlich auf eine genetische Basis zurückführen. Eine hohe genetische Diversität in einer Population schafft die Möglichkeit, sich an veränderte Umweltbedingungen anpassen zu können und erhöht die ökologische Fitness dieser Population (Leimu et al. 2006; Reed und Frankham 2003). Einige Populationen von invasiven Arten weisen eine hohe genetische Diversität auf (Ward et al. 2008; Leger und Rice 2007; Genton et al. 2005; Maron et al. 2004), was darauf hindeutet, dass diese Populationen besonders gut durch Adaptation auf veränderte Umweltbedingungen reagieren können. Viele Populationen invasiver Arten weisen aber keine besonders hohe genetische Diversität auf und sind trotzdem in ihrem neuen Verbreitungsgebiet sehr erfolgreich, wenn beispielsweise ihre phänotypischen Merkmale gut an die Umweltbedingungen der neuen Habitate

angepasst sind. Im Zuge ihrer Einwanderung können sie durch Gründereffekte ihre genetische Diversität aus ihrem Ursprungsgebiet verlieren, was wiederum andere negative Auswirkungen, wie beispielsweise Inzuchtdepression, mit sich bringen kann. In manchen Fällen wird die genetische Diversität im neuen Ausbreitungsgebiet durch mehrfache Einwanderung oder Hybridisierung wiederaufgebaut, in anderen Fällen bleibt die genetische Diversität auch in der Phase der Expansion gering. Insbesondere wenn sich diese Pflanzen klonal oder durch Ausläuferbildung vermehren, entsteht Diversität hauptsächlich durch natürliche Mutationsraten (Geng et al. 2007; Ren et al. 2005; Hollongworth und Bailey 2000). Besitzen diese Arten einen gewissen Grad an phänotypischer Plastizität, sind sie trotz geringer genetischer Diversität in der Lage, sich an verschiedene Habitate anzupassen. Phänotypische Plastizität beschreibt die Fähigkeit eines Genotyps als Reaktion auf Umweltbedingungen mehr als einen Phänotyp auszubilden (Ward et al. 2008).

Die Schäden, welche invasive Pflanzenarten in Ökosystemen anrichten können, sind zahlreich. Sie können die Diversität und die Verteilung der Pflanzenarten in den invadierten Gebieten um bis zu 90 % reduzieren (Prass et al. 2022; Pyšek et al. 2012; Hejda et al. 2009), sie beeinflussen Nährstoff- und Wasserkreisläufe (Kettunen et al. 2008) und reduzieren die Abundanz und Diversität von Tieren, vor allem von Insekten und Vögeln (Schirmel et al. 2016). Ein Beispiel für eine invasive Art ist *Prunus serotina* Ehrh., die Spätblühende Traubenkirsche. Die aus Nordamerika stammende Art besiedelt inzwischen mehrere Kontinente, darunter Europa, und gilt als sich schnell ausbreitend und invasiv (Closset-Kopp et al. 2007; Hahn 2006). Auch in Norddeutschland und auf Amrum bildet sie Massenbestände und Strauchschichten aus, und beeinflusst die Habitate, in die sie eingedrungen ist (Jung et al. 2019).

In den letzten Jahrzehnten wurden viele biologischen Invasionen gut erforscht und die Wissenschaft hat sich besonders auf invasive Arten nach der klassischen Definition, wonach diese immer gebietsfremde Arten sind (Richardson et al. 2000), konzentriert. Im europäischen Raum wird die zeitliche Grenze zwischen heimischen und gebietsfremden Arten meist mit der Entdeckung Amerikas im Jahre 1492 festgelegt. Alle Arten, welche bereits vor diesem Datum in einem Gebiet lebten, werden als Archäophyten beziehungsweise heimisch bezeichnet und alle Arten, welche erst danach in ein Gebiet gelangten, werden als Neophyten beziehungsweise gebietsfremd, bezeichnet (Sukopp und Scholz 1968). Weniger im Fokus steht die Expansion von Populationen heimischer Arten. Diese sind ebenso in der Lage ihre

Populationsgrößen zu erhöhen und in neue Habitate vorzudringen. Im Zuge dessen können heimische Pflanzen ihre ökologische Amplitude anpassen, was dazu führen kann, dass sich auch die Pflanzengemeinschaften, in denen diese Arten leben, verändern. Ob heimische Arten aufgrund dessen ebenfalls als invasiv bezeichnet werden können, ist umstritten. Dafür spricht, dass heimische Arten ebenfalls großen ökologischen Schaden anrichten andere Arten verdrängen können. Zudem werden viele nicht heimische Arten erst nach einer gewissen Verzögerung, in welcher sie keine Schäden im Ökosystem anrichten, invasiv (Valéry et al. 2009). Letztlich geht der Prozess einer Invasion immer von Populationen aus und kann deswegen auch auf heimische Arten, welche ihre Ausbreitung erweitern, angewendet werden (Valéry et al. 2009, 2008; Hooftman et al. 2006; Colautti und MacIsaac 2004). Im Gegensatz dazu argumentieren andere Wissenschaftler, dass zu dieser Definition von Invasivität beispielsweise auch zyklisches Auftreten großer Insektenpopulationen gezählt werden müssten (Blondel et al. 2014). Nichtsdestotrotz findet der Terminus „heimische Invasoren“ inzwischen Anwendung in der Literatur (Möhrle et al. 2021; Sladonja et al. 2021). Ein Beispiel für die Expansion einer heimischen Art ist das Jakobs-Kreuz-Kraut, *Jacobaea vulgaris* Gaertn. (*syn. Senecio jacobaea* L.). In Norddeutschland breitet die Art sich schnell aus und besiedelt zunehmend spät gemähte Grünflächen oder Ruderalstandorte (Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und Ländliche Räume Schleswig-Holstein 2015).

Ein weiteres Beispiel für eine Expansion ist die Liane *Lonicera periclymenum* L., die auf der Insel Amrum heimisch ist (Türk 1994). Nach eigenen Beobachtungen zeigt sich aber in den letzten Jahren auf Amrum eine Zunahme der Abundanz von *L. periclymenum*. Dies deckt sich mit anderen Studien, die zeigen, dass Lianen insbesondere in tropischen Wäldern an Größe, Anzahl und Dichte zunehmen (Phillips et al. 2002), was zahlreiche Folgen für diese Ökosysteme hat. Lianen haben unter anderem Einfluss auf die Transpiration, die Artenzusammensetzung, die Baumsterblichkeit und die Gesamt-CO₂ Fixierung des Waldes (Schnitzer und Bongor 2002). Und auch für andere heimische Lianen, beispielsweise *Hedera helix* L., konnte bereits eine Zunahme der Abundanz in Wäldern der gemäßigten Breiten gezeigt werden (Perring et al. 2020; Heinrichs und Schmidt 2015; Londré und Schnitzer 2006).

2.3 Landschaftliche Entstehungsgeschichte Schleswig-Holsteins

Das nördlichste Bundesland Deutschlands, Schleswig-Holstein, hat im Vergleich zu den restlichen Bundesländern eine besondere Entstehungsgeschichte. Die Gletscher der vergangenen Kaltzeiten ragten vom Nordpol bis zum heutigen Schleswig-Holstein und haben so die Landschaft geformt. Während der Saale-Kaltzeit war der komplette Norden Europas bis weit ins heutige Deutschland mit Eis bedeckt, die Gletscher der letzten großen Kaltzeit, der Weichsel-Kaltzeit, reichten von Osten her etwa bis in die Mitte des heutigen Schleswig-Holsteins. Dadurch entstanden die drei für Schleswig-Holstein typischen geomorphologischen Landformen, die Marsch, die Geest und das Hügelland (Schmidtke und Lammers 2004). Die Gletscher brachten Sedimente aus nördlicheren Regionen mit. Als die Gletscher der Weichsel-Kaltzeit zu tauen begannen, spülten sie viele fruchtbare Sedimente und Ablagerungen der vorherigen Gletscher weg und formten so die Geest, welche heute überwiegend in der Mitte von Schleswig-Holstein liegt (Schmidtke und Lammers 2004). Es formten sich zahlreiche Moore, welche heute zumeist abgebaut oder unter landwirtschaftlicher Nutzung sind. Die Böden im Gebiet der Geest sind eher nährstoffarm. Das Hügelland im Osten des Landes ist der Überrest des letzten Eisschildes, welches auch zahlreiche Seen und Förden formte. (Schmidtke und Lammers 2004; Ernst 1934). Nachdem das Eis geschmolzen war, besiedelten verschiedene Pflanzenarten die Region wieder von Süden her und besetzten die freien Räume. Die fruchtbare Marsch im Westen wurde später durch den steigenden Meeresspiegel und die Gezeiten der Nordsee angespült. Um sie zu schützen, begannen die Menschen Deiche zu bauen, welche noch heute das Landschaftsbild der Westküste von Schleswig-Holstein prägen. Dennoch formten mehrere schwere Sturmfluten die Westküste. Die letzte große Sturmflut, die „Zweite Große Mandränke“, kam 1634 und überspülte mehrere Halligen dauerhaft. Danach folgten noch viele weitere, weniger schwere Sturmfluten (Schmidtke und Lammers 2004; Gesellschaft für Schleswig-Holsteinische Geschichte). Heute ist Schleswig-Holstein ein Land, welches im Westen und vor allem auf den Inseln von sandigen Dünen und großen Grasflächen geprägt ist, welche dauerhaft den Gezeiten ausgesetzt sind.

2.4 Das Jakobskreuzkraut und das Wald-Geißblatt - Zwei heimische Arten

Das Jakobskreuzkraut, *Jacobaea vulgaris* Gaertn (Synonym: *Senecio jacobaea* L.), ist eine der beiden Arten, welche in dieser Arbeit untersucht wurden. Die Art gehört zur Familie der Asteraceae und wurde lange zu Gattung *Senecio* gezählt. Durch molekulare Untersuchungen wurde sie jedoch in die Gattung *Jacobaea* abgespalten (Pelser et al. 2007; Pelser et al. 2002). *J. vulgaris* ist in ganz Europa, West-Asien und in Teilen von Sibirien heimisch und hat inzwischen auch Nord- und Süd-Amerika, Nord- und Süd-Afrika, Australien und Neuseeland besiedelt und ist dort teilweise invasiv (Harper und Wood 1957). In Schleswig-Holstein ist die Art heimisch und wird in ihrer Ausbreitungsdynamik ständig beobachtet, da sie seit den 1990er Jahren stark expandiert und teilweise große Massenbestände aufbaut (Huckauf und Neumann 2017). Die Pflanze kann bis zu 180 cm hoch werden. Im ersten Jahr wird eine Blattrosette gebildet, welche überwintert. Die Grundblätter sind 10 – 20 cm lang, die Stängelblätter kürzer und stark fiederteilig (Huckauf und Neumann 2017). Im darauffolgenden Jahr werden die Sprossachse und die Blütenköpfchen gebildet. Die Blühperiode beginnt bereits Mitte Juni und kann sich bis in den November ziehen, wodurch die Pflanze auch zu einem Zeitraum im Jahr Nahrung für Insekten bereitstellt, in welchem das Angebot an Nahrung abnimmt (Harper und Wood 1957). *J. vulgaris* ist grundsätzlich zweijährig, kann aber bei Störungen, wie zum Beispiel Mahd oder starke Fraßschäden, ausdauernd werden. Zu der Familie der Asteraceae gehörend, bildet *J. vulgaris* zahlreiche, typische Köpfchen mit gelben Zungen- und Röhrenblüten aus. Diese bilden zahlreiche, je nach Standort mehrere zehntausend Samen aus, welche durch Wind, Tiere und über anthropogene Transportmittel (z.B. Autoverkehr, Eisenbahn) verbreitet werden können (Huckauf und Neumann 2017). Zum Keimen benötigt *J. vulgaris* offene, helle Böden, weshalb insbesondere gestörte Flächen leicht besiedelt werden können. Auch Früchte die nicht direkt keimen, bleiben im Boden lang, bis zu 25 Jahren, keimungsfähig (Huckauf und Neumann 2017; Harper und Wood 1957).

Ein hohes Maß an Aufmerksamkeit bekommt die Expansion von *J. vulgaris* vor allem, da es toxische Inhaltsstoffe, die Pyrrolizidinalkaloide (PA), produziert. Diese sind leberschädigend und können zu letalen Vergiftungen von Nutztieren, wie beispielsweise Pferden und Rindern führen (Huckauf und Neumann 2017; Jung et al. 2017; Harper und Wood 1957). Nach der Aufnahme über die Nahrung akkumulieren

PA in der Leber, wo sie zu reaktiven Pyrrolen umgewandelt werden (Ruan et al. 2014; Mattocks 1968). Diese können dann mit Proteinen oder anderen Molekülen interagieren und diese schädigen. PA können je nach aufgenommener Dosis zu akuten oder, bei einer Aufnahme über einen längeren Zeitraum, zu einer schleichenden Vergiftung führen. Sie können auch für Menschen problematisch werden, wenn sie durch Kräutertee, Honig oder Milchprodukte in die menschliche Nahrungskette gelangen (Kalač und Kaltner 2021; Gottschalk et al. 2020; Mulder et al. 2018; Mulder et al. 2015). Die höchsten PA-Konzentrationen finden sich in der Regel in jungen Blättern und den Reproduktionsorganen, da diese die besonders schützenswerten Teile der Pflanze sind (Boer 1999; Hartmann und Zimmer 1986).

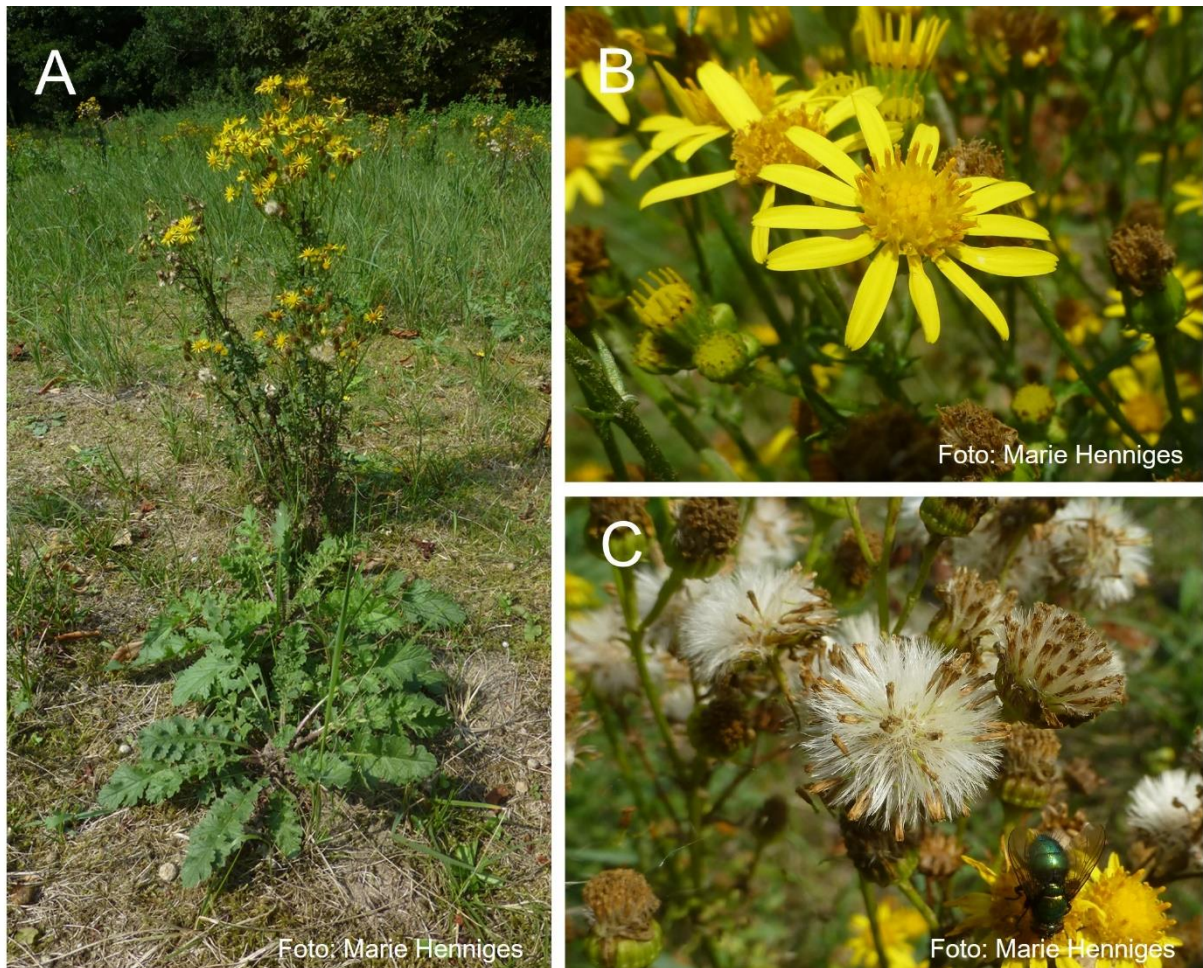


Abbildung 1: Habitus von *Jacobaea vulgaris* A) Übersicht einer Pflanze mit Sprossachse und Blütenköpfchen, B) Blütenköpfchen mit Zungen und Röhrenblüten, C) Köpfchen mit Pappussen der Früchte. Fotografien bereitgestellt von Marie Henniges.

Lonicera periclymenum L., das Wald-Geißblatt oder Deutsche Geißblatt, gehört zur Familie der Caprifoliaceae, der Geißblattgewächse (ForaWeb). Es handelt sich um eine windende Holzpflanze, die in großen Teilen von Europa und Nordafrika heimisch und in Deutschland weit verbreitet ist (Parolly und Rohwer 2019). *L. periclymenum* kann bis auf eine Höhe von 6 - 7 m wachsen und wird zu den Lianen gezählt. Diese sind mehrjährige, verholzende Pflanzen, welche an physischen Stützen emporwachsen (Perring et al. 2020). In tropischen Regionen nimmt die Abundanz und Biomasse von Lianen zu, sodass ihr Anteil an der Diversität der holzigen Pflanzen bis zu 25 % beträgt (Schnitzer und Bongers 2011; Schnitzer und Bongers 2002). Die Blätter von *L. periclymenum* sind breit-lanzettlich bis verkehrt-eiförmig, dunkelgrün und im Gegensatz den Blättern von *L. caprifolium* alle voneinander getrennt und nicht verwachsen (Parolly und Rohwer 2019). Die stark duftenden Blüten sind gelblich weiß, teilweise rot überlaufen, und stehen in einem kopfigen Blütenstand (Parolly und Rohwer 2019). Sie sind zweilippig, zwittrig und bilden eine lange Röhre (Herrera 1987). Die Blühperiode ist in der Regel von Juni bis September. Die Hauptbestäuber von *L. periclymenum* sind Hummeln (*Bombus hortorum*), Schwebfliegen (Syrphidae), Bockkäfer (Cerambycidae) und Falter (Noctuoidea) (Ottosen 1986). Als Früchte bildet die Art im Herbst kleine rote Beeren, welche als Nahrungsmittel für zahlreiche Vogelarten dienen, darunter Drosseln und Gimpel, für Menschen allerdings giftig sind. So wie auch andere Lianen ist *L. periclymenum* häufig in Wäldern und Waldrändern zu finden, aber auch Hecken und offenere Standorte mit vereinzelt Bäumen können besiedelt werden. Außerdem ist sie als Zierpflanze in Gärten sehr beliebt und wird als solche auch auf Amrum häufig genutzt.



Abbildung 2: Die Liane *Lonicera periclymenum*. A) Übersicht, B) Blütenstand mit aufgeblühten Röhren, C) Blätter und junger Fruchtstand, D) Fruchtstand mit roten Beeren. Fotografien bereitgestellt von Sabine Mutz.

2.5 Ziel dieser Arbeit

Die oben genannte Art, *J. vulgaris*, konkurriert im Untersuchungsgebiet Schleswig-Holstein mit anderen Arten um Ressourcen wie beispielsweise Licht, Raum und Nährstoffe. Da sie teilweise massenhaft auftritt, besteht die Möglichkeit, dass sie die Biodiversität an ihren Standorten verändern und damit auch potenziell gefährden, sie also zu einer invasiven Art im klassischen Sinne wird.

Vor dem Hintergrund, dass *J. vulgaris* aktuell in Schleswig-Holstein weiter expandiert, ist es das primäre Anliegen dieser Arbeit, herauszuarbeiten, aus welchen Gründen ihr dies gelingt. Es sollen sowohl Einblicke in die Populationsdynamik sowie in die Toxizität der Art gewonnen werden, welche möglicherweise zu ihrem Erfolg beitragen. Es ist davon auszugehen, dass die untersuchte Art eine hohe genetische Diversität im

Untersuchungsgebiet aufweisen, die es ihr ermöglicht, durch große Plastizität neue Räume zu besiedeln. Dazu wurde mittels anonymer genetischer Marker, Untersuchungen der Populationsgenetik der Arten in Schleswig-Holstein durchgeführt. Von *J. vulgaris* wurde zusätzlich das PA Profil genauer charakterisiert, um einen Einblick in die Vielfalt der Giftstoffe zu erlangen und eine mögliche ursprüngliche PA Zusammensetzung zu finden.

Die zweite, in dieser Arbeit betrachtete, Art *L. periclymenum* steigert nach eigenen Beobachtungen der letzten Jahre ihr Abundanz insbesondere auf der Insel Amrum. Da die Habitate auf Amrum geprägt sind von anthropogenen Störungen und dem Vorhandensein von invasiven Arten, wie beispielsweise *Prunus serotina* Ehrh., soll betrachtet werden, ob *L. periclymenum* davon profitiert. Dazu wurde mittels Inter-Simple-Sequene-Repeats PCR die Populationsgenetik von *L. periclymenum* auf Amrum untersucht. Da es sich um eine Liane handelt, welche eine physische Stütze benötigt soll zusätzlich beleuchtet werden, ob die invasive Art *P. serotina* als vornehmlicher Phorophyt dient, was eine erhöhte Abundanz von *L. periclymenum* erklären könnte. Dazu wurden möglichst viele Phorophyten von *L. periclymenum* auf Amrum bestimmt und aufgenommen.

Es wird die Annahme zugrunde gelegt, dass *J. vulgaris* in Schleswig-Holstein eine große Diversität in Bezug auf die giftigen Pyrrolizidinalkaloide und die Genetik aufweist und somit Potential für eine weitere Ausbreitung hat. Auch von *L. periclymenum* wird eine hohe genetische Diversität und eine geringe Differenzierung erwartet.

3. Material und Methoden

3.1 Standorte und Sammelmethode

3.1.1 *Jacobaea vulgaris*

Die Proben der *J. vulgaris* Pflanzen wurden während der Blühperiode im Jahr 2015 gesammelt. Insgesamt wurden 367 Individuen an 27 verschiedenen Standorten gesammelt, von denen sich 25 in Schleswig-Holstein befinden. Die Auswahl der beprobten Standorte erfolgte, um eine Vielzahl der von *J. vulgaris* besiedelten Habitate darzustellen (Abb.3, Tab. 1). Dazu gehören Standorte, die sich an Straßenrändern oder in der Nähe von Parkplätzen befinden (Populationen 4, 13, 14, 16,17, 20, 22 und 23) und somit menschlichen Einflüssen ausgesetzt sind. Andere Populationen besiedelten weniger beeinflusste Gebiete, wie beispielsweise Brachen (Populationen 26 und 27), Wiesen und Weiden (Populationen 3, 8, 9, 10, 11 und 15) oder Naturschutzgebiete (Populationen 19 und 25). Um eine geographisch weit entfernte Kontrollgruppe zu inkludieren, wurden zusätzlich zwei Standorte in Hessen beprobt. Wenn möglich wurde pro Population Material von 15 Individuen gesammelt. Die genaue Probengröße der einzelnen Populationen ist Tabelle 1 zu entnehmen. Die Individuen wurden für mehrere Tage gepresst und getrocknet und anschließend herbarisiert. Für die chemischen Analyseverfahren wurden Blüten von allen herbarisierten Pflanzen entnommen. Für die genetischen Verwandtschaftsanalysen wurden Blätter verwendet. Um diese optimal vorzubereiten, wurden sie zusätzlich zur Herbarisierung vor der DNA-Extraktion in Silicagel getrocknet.

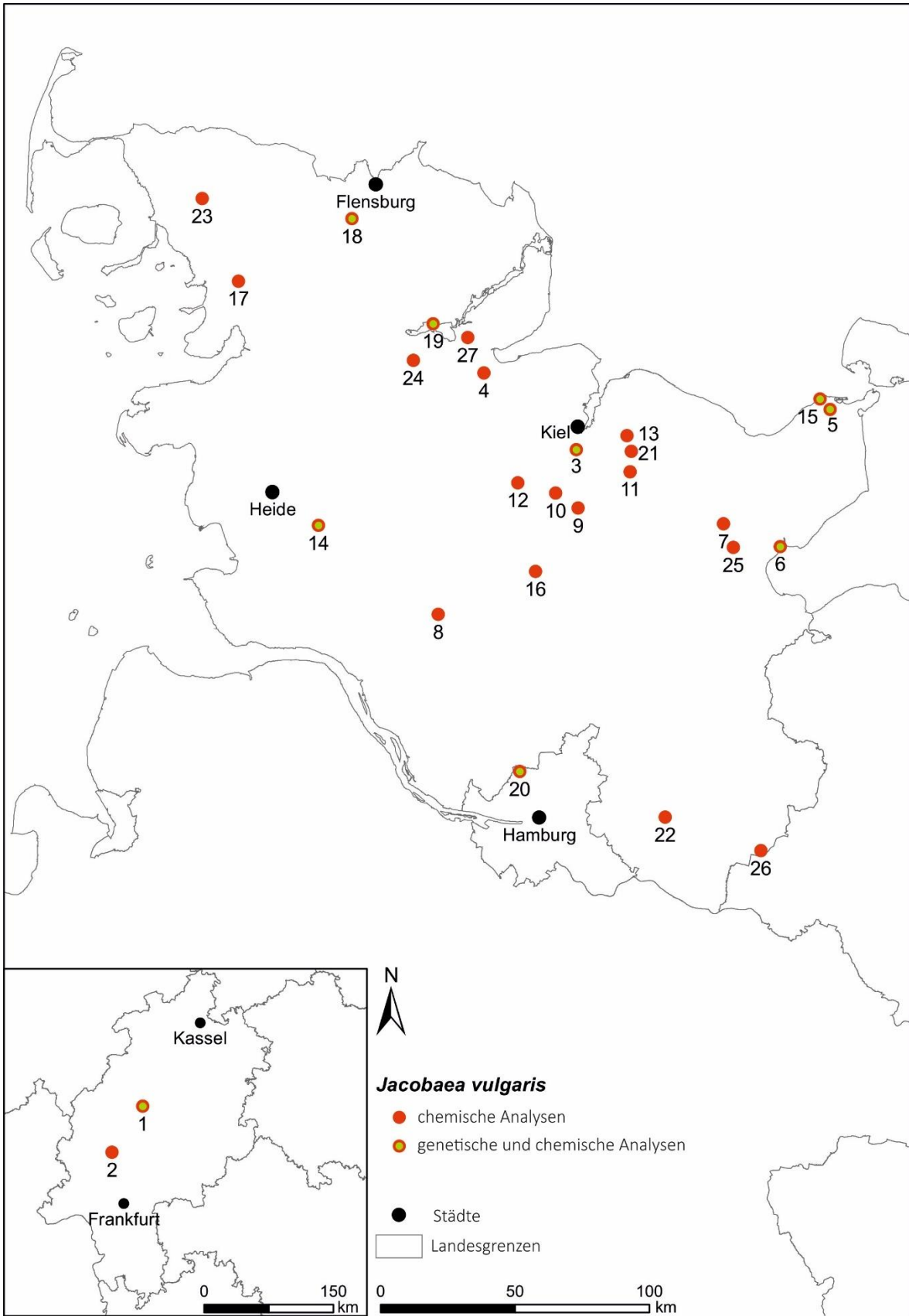


Abbildung 3: Sammelorte der *Jacobaea vulgaris* Proben. Verändert nach Jung et al. 2020.

Tabelle 1: Sammelorte, Anzahl der Proben gesamt, für ISSR-PCR und für AFLP-PCR genutzt, Koordinaten und Probengröße von *J. vulgaris*. N = Anzahl der Proben, ISSR = Inter-simple-sequence-repeats, AFLP = Amplified fragment-length polymorphism.

Nr.	Standort	n	ISSR	AFLP	Breitengrad	Längengrad	Sammler
1	Rauischholzhausen	11	7	9	50.762199	8.879012	V. Wissemann
2	Cleeberg	9	-	-	50.454095	8.556469	B. Gemeinholzer
3	Stodthagen	9	8	9	54.281263	10.115665	K. Romahn
4	Goosefeld	15	-	-	54.428561	9.808093	H. Piontkowski
5	Dazendorf	15	8	8	54.362362	10.944441	R. Haase-Ziesemer
6	Neustadt	15	8	7	54.088625	10.798694	I. Timmermann-Trosiener
7	Eutin	15	-	-	54.133031	10.6095	R. Haase-Ziesemer
8	Mühlenbarbek	15	-	-	53.954671	9.654996	C. Triebstein + H. Schimkat
9	Drögen Eider	15	-	-	54.164423	10.123386	I. Rabe
10	Bordesholm	15	-	-	54.193261	10.047096	I. Rabe
11	Preetz	15	-	-	54.235568	10.296812	I. Rabe
12	Langwedel	11	9	-	54.214269	9.921167	I. Rabe
13	Rastorf	8	-	-	54.275717	10.300127	H. Drews
14	Dithmarscher Geest	15	9	8	54.130057	9.254603	V. Wissemann
15	Heiligenhafen	15	-	9	54.377679	10.931665	H. Drews
16	Neumünster	15	-	-	54.039343	9.980943	V. Wissemann
17	Breklum	15	8	7	54.607393	8.987367	V. Wissemann
18	Flensburg	15	8	10	54.728386	9.367222	V. Wissemann
19	Füsing	15	-	8	54.524689	9.637699	H. Drews
20	Hamburg	15	8	-	53.643896	9.928421	V. Wissemann
21	Rehburg	16	-	-	54.284511	10.288206	F. Heydemann
22	Schwarzenbek	15	-	-	53.553038	10.414365	V. Wissemann
23	Niebüll	15	8	-	54.767187	8.866052	V. Wissemann
24	Lottorf	6	-	-	54.453106	9.571611	H. Drews
25	Barkauer See	14	-	-	54.086987	10.641261	I. Rabe
26	Forstkrug	15	-	-	53.486318	10.733531	I. Rabe
27	Bültsee	13	-	-	54.497838	9.753609	I. Rabe

3.1.2 *Lonicera periclymenum*

Für diese Arbeit wurde Blattmaterial von insgesamt 70 verschiedenen *L. periclymenum* Individuen verteilt auf sieben Populationen gesammelt (Abb. 4, Tab. 2). Das Blattmaterial wurde direkt mithilfe von Silicagel getrocknet und gelagert. Sechs der beprobten Populationen befinden sich auf der Insel Amrum, eine als Kontrollgruppe dienende Population befindet sich auf dem Festland in St. Peter-Ording. Die Populationen wurden so ausgewählt, dass sie die Standorte auf der Insel abdecken. Die Populationen 1 und 2 im Norden Amrums befinden sich in einem dichten Waldgebiet, weitestgehend abgeschottet von menschlichem Einfluss, da nur ein schmaler unwegsamer Pfad durch dieses Waldgebiet führt. In der Mitte der Insel wurden Proben der Populationen 3, 4 und 5 gesammelt. Diese befinden sich alle direkt an einem breiten, aber unbefestigten Weg, welcher häufig sowohl von Fußgängern, Fahrradfahrern und manchmal von Autos genutzt wird. Diese Populationen sind folglich deutlich mehr anthropogenem Einfluss ausgesetzt. Die südlichste beprobte Population liegt in einem kleinen Waldgebiet, welches aber durch Heidelandschaft von restlichem Waldgebiet, indem sich die anderen Populationen befinden, abgetrennt ist. Durch dieses kleine Waldgebiet führt kein Pfad, aber es ist lichter als die Umgebung, in welcher sich die Populationen 1 und 2 befinden.

Tabelle 2: Sammelorte, Koordinaten und Probengröße von *L. periclymenum*.

Nr.	Standort	Anzahl	Breitengrad	Längengrad
1	Amrum	10	54.660.751	8.319.740
2	Amrum	10	54.662.833	8.335.306
3	Amrum	10	54.650.333	8.340.194
4	Amrum	10	54.643.194	8.343.333
5	Amrum	10	54.463.325	8.354.361
6	Amrum	10	54.633.528	8.370.083
7	St. Peter Ording	10	54.308.361	8.624.722

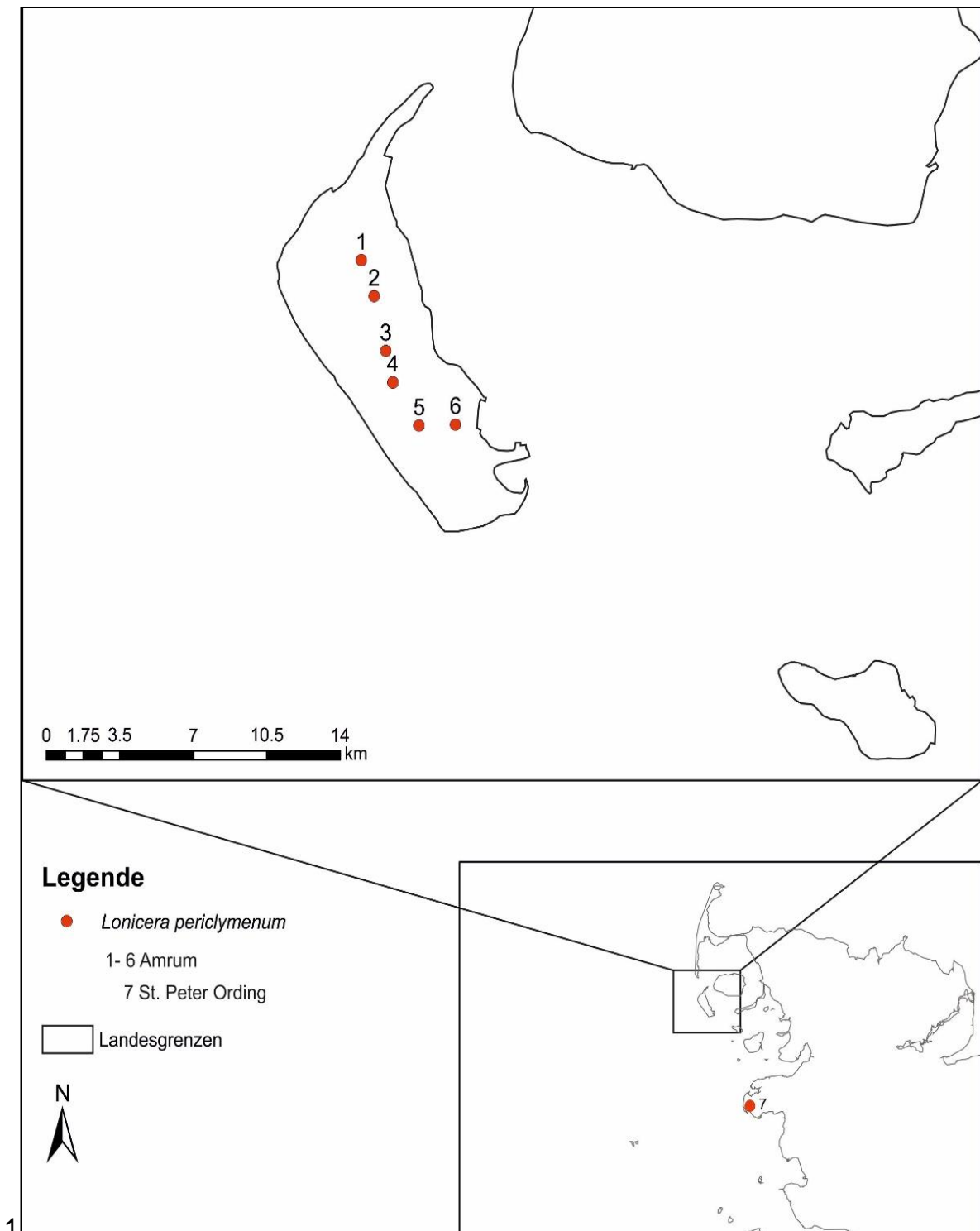


Abbildung 4: Standorte der beprobten Populationen *Lonicera periclymenum* auf Amrum und dem Festland.

Zur Analyse der Phorophyten wurden alle gesichteten *L. periclymenum* Individuen in unmittelbarer Umgebung und zwischen den Sammelpunkten 1- 6 betrachtet und die jeweiligen Phorophyten aufgenommen.

3.2 Genetische Analyse

3.2.1 DNA-Extraktion

Die DNA-Extraktion erfolgte aus getrocknetem Blattmaterial. Jeweils etwa 1 cm² der Blätter wurde zunächst in der Schwingmühle (Retsch GmbH, Haan, Deutschland) mithilfe kleiner Metallkugeln zerkleinert. Zur weiteren Bearbeitung wurde das DNeasy Mini Plant Kit mit den dazu gehörigen Reagenzien (Qiagen, Hilden, Deutschland) nach Herstellerangaben genutzt. Nach Zugabe eines Lysepuffers AP1 wurde mittels 4 µl/Probe RNase die RNA der Zellen sowie möglicherweise vorhandene Viren zerstört. Abweichend vom Herstellerprotokoll, betrug die Inkubationszeit für diesen Schritt 30 Minuten anstatt 10 min. Anschließend wurde durch Zugabe von 130 µl eines weiteren Puffers (P3) und einer Inkubationszeit von 5 min auf Eis, die restlichen Proteine und Polysaccharide ausgefällt. Nachfolgend wurden die Proben für 5 min. bei 14.000 rpm zentrifugiert und der daraus entstandene klare Überstand auf Mini Spin Säulen pipettiert. Das Pellet, bestehend aus Zellresten, wurde dagegen verworfen. Nach erneutem Zentrifugieren für 2 min. bei 14.000 rpm der Säulen, wurden diese verworfen und mit der gefilterten Flüssigkeit weitergearbeitet. Zu dieser klaren Flüssigkeit wurde ein weiterer Puffer gegeben und davon jeweils 650 µl auf neue DNeasy Mini Spin Säulen gegeben. Durch erneutes Zentrifugieren für eine Minute bei 8.000 rpm wurde die DNA an die Säulen gebunden. Anschließend folgten 3 Waschschriffe mit einem weiteren Puffer (AW2, 500 µl). Nach dem Umsetzen der Säulen auf ein frisches Eppendorfgefäß, wurden 2 x 50 µl vorgewärmter (65° C) AE Puffer auf die Membran pipettiert, welcher die DNA von der Säule loslöste. Nach 5 min. Inkubationszeit wurde die DNA durch eine abschließende Zentrifugation (8.000 rpm, 1 min) von den Säulen getrennt. Mittels eines Nano-Photometers (Implen GmbH, München, Deutschland) wurde die DNA-Konzentration sowie deren Reinheit ermittelt und die Proben schließlich zur weiteren Lagerung bei -20° C. eingefroren.

3.2.2 ISSR-PCR

Für beide Arten, *J. vulgaris* und *L. periclymenum*, wurde die Methode Inter-Simple-Sequence-Repeats-PCR (ISSR-PCR) verwendet. Es handelt sich dabei um eine anonyme Marker Technik, mit welcher genetische Unterschiede zwischen Individuen detektiert werden können. Mikrosatelliten sind kurze, sich wiederholende DNA-

Sequenzen, welche sich oft in nicht-codierenden Abschnitten befinden. Meist ist das sich wiederholende Motiv 2-5 Nukleotide lang. Passend für die Mikrosatelliten können PCR Primer designt werden, sodass durch eine PCR eine zufällige DNA Region zwischen den Mikrosatelliten amplifiziert wird (Ng, W.L., Tan, S.G. 2015). Dadurch werden in einer PCR Reaktion mehrere Loci amplifiziert. Im Anschluss werden die DNA-Fragmente mittels einer Gelelektrophorese nach Größe aufgetrennt und es entsteht ein für jedes Individuum ein individuelles Bandenmuster.

In Vorversuchen wurden insgesamt zehn verschiedenen ISSR-Primer getestet und deren Annealing-Temperatur optimiert. Für jede Art konnten jeweils vier Primer für die finale ISSR-PCR verwendet werden, da sie scharf voneinander abgrenzbare Banden während der anschließenden Gelelektrophorese produzierten (Tab. 3). Die Primer, welche keine oder nur undeutliche Banden zeigten, wurden für die finale Analyse verworfen.

Zunächst wurde für jeden Primer ein Mastermix erstellt. Die genaue Zusammensetzung ist in Tabelle 4 dargestellt. Primer ISSR F2 produzierte von *L. periclymenum* Proben schärfere Banden ohne die Zusätze Betain und BSA, woraufhin diese nicht zum Mastermix hinzugefügt wurden. Zu jeder DNA-Probe (1 µl) wurden stets 19 µl Mastermix hinzugegeben und anschließend das Cycler-Program gestartet (Tab. 5). Die PCRs wurden in Thermo-Cyclern der Firma Eppendorf (Hamburg, Deutschland) durchgeführt.

Tabelle 3: Getestete ISSR-PCR Primer. A.T. = Annealing Temperatur, B&B = Betain und BSA, X = für die finale Analyse verwendet.

Primer	Sequenz	A. T. [°C]	Zusätze	<i>J. vulgaris</i>	<i>L. periclymenum</i>	Quelle
ISSR F1	5` - GAG (CAA) ₅ - 3`	49.1	B. & B.		X	(Dogan et al. 2010)
ISSR F2	5` - CTC (GT) ₈ - 3`	58.9	B. & B.	X	X	(Dogan et al. 2010)
ISSR F5	5` - (AG) ₈ - 3`					(Dogan et al. 2010)
ISSR F6	5` - (CCA) ₅ - 3`					(Dogan et al. 2010)
ISSR 4	5` - (GACA) ₃ - 3`	38.5	B. & B.	X	X	(Dogan et al. 2010)
ISSR 5	5` - VHV(CT) ₈ - 3`			X		(Dogan et al. 2010)
ISSR 35	5` - (AGAGAG) ₂ AGAGTC - 3`					(Sharma et al. 2013)
ISSR N2	5` - (GTG) ₅ - 3`					(Dogan et al. 2010)
ISSR M8	5` - (AC) ₉ G - 3`	57	B. & B.		X	(Dogan et al. 2010)
ISSR M12	5` - (GACAC) ₄ - 3`			X		(Dogan et al. 2010)

Tabelle 4: PCR Protokoll für die ISSR-PCR.

Reagenz	Menge [μ l]	Hersteller
H ₂ O	11	Rotipuran Ultra, Roth
10x Dream Taq Puffer	2	Thermo Fisher Scientific
dNTP (2 mM)	2	Thermo Fisher Scientific
Primer (10 pmol/ μ l)	0,4	Metabion
Betain Monoh. (5M)	3	Sigma-Aldrich
BSA (100 ng/ μ l)	0,3	Thermo Fisher Scientific
Dream Taq Polymerase (5 M/ μ l)	0,3	Thermo Fisher Scientific
DNA-Template	1	

Tabelle 5: Cycler-Einstellung für die ISSR-PCR.

PCR-Programm	Temperatur [°C]	Zeit [min]
Schritt 1 1 x	94	3
Schritt 2 35 x	94	0,5
	Primer spezifisch	0,5
	72	1
Schritt 3 1 x	72	10
Schritt 4	10	hold

3.2.3 Gelelektrophorese

Um die entstandenen ISSR- PCR Produkte sichtbar zu machen und auswerten zu können wurde im Anschluss eine Gelelektrophorese durchgeführt. Diese trennt DNA-Fragmente nach ihrer Größe auf, indem die Fragmente mittels elektrischer Ladung durch eine Agarosematrix gezogen werden. Zur Herstellung eines 2,5 % Agarosegels wurden 7,5 g Agarose mit 300 ml TAE Puffer vermischt, aufgekocht und in eine Gelelektrophorese-Kammer gegossen. Jeweils 12 μ l PCR-Produkt wurde vor der Beladung des Gels mit 3 μ l Farbstoff SYBR Gold (Life Technologies, Darmstadt) gemischt, welcher an doppelsträngige DNA bindet und unter UV-Licht fluoresziert. Zur späteren Identifizierung der Bandengröße wurden jeweils zwei Taschen des Gels mit einem Marker (GeneRuler 100 bp, Thermo Fisher Scientific) als Referenz befüllt. Die

Auftrennung erfolgte für 150 min bei einer Spannung von 80 V. Das Agarosegel wurde anschließend in einer UV-Kammer fotografiert.

3.2.4 AFLP-PCR

Zur Analyse der genetischen Differenzierung und Vielfalt der *J. vulgaris* Individuen wurde zusätzlich die Methode AFLP-PCR (amplified fragment-length polymorphism) genutzt. Das AFLP-Protokoll wurde von Vos et al. (Vos et al. 1995) übernommen und adaptiert. Um die Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu gewährleisten, wurde die Konzentration von allen DNA-Proben auf 30 ng/µl eingestellt. Im ersten Schritt wurde die DNA mittels zweier Restriktionsenzymen (Tab. 6) an bekannten Stellen zerschnitten. Dafür wurden jeweils 9,8 µl H₂O, 5µl Tango Puffer, 0,1 µl EcoR1 und 0,1µl Tru1I zu 10 µl DNA-Probe gegeben. Dies wurde anschließend zunächst für 1 Stunde bei 37°C, was die Reaktionstemperatur für EcoR1 ist, inkubiert und für eine weitere Stunde bei 65° C, was die Reaktionstemperatur für Tru1I ist. Danach wurden Enzym-spezifische Adaptersequenzen an die Enden der DNA-Stränge ligiert, welche im nächsten Schritt als Primer-Ansatzstelle dienten. Zusammen mit 3 µl H₂O, 0,5 µl Ligase-Puffer und 0,5 µl T4-Ligase wurde jeweils 0,5 µl der Liganden Eco +/- (5 pmol, MWG Biotech) und Mse +/- (50 pmol, MWG Biotech) zu den Proben gegeben und für eine Stunde bei 22°C mit anschließenden 10 Minuten bei 75° C inkubiert. Darauf folgen zwei PCR-Reaktionen, in welchen jeweils ein weiteres Nukleotid in den Primersequenzen, die DNA-Fragmente mit den jeweils anderen 3 Nukleotiden an dieser Stelle aussortiert (Tab. 7). In Vorversuchen wurden 21 Primerkombinationen auf deren Bandenqualität getestet, von welchen drei Primerkombinationen, EcoR1-E35 / Tru1I-M48, EcoR1-E35 / Tru1I-M54, EcoR1-E32 / Tru1I-M47, für die endgültigen Analysen auf der Grundlage der Qualität der AFLP-Profile ausgewählt wurden. Um die Reproduzierbarkeit zu gewährleisten, wurde in jeder PCR-Reaktion sechs Individuen doppelt amplifiziert. Die genauen Mengen und Zykluseinstellung der PCRs sind Tabelle 8 und 9 zu entnehmen. Die Fragmentanalyse der PCR-Produkte wurde an die externe Firma LGC Forensics - IfB LGC GmbH (Köln, Deutschland) ausgelagert und erfolgte mittels Kapillargel-Elektrophorese.

Tabelle 6: Für die Restriktion genutzte Enzyme mit deren Erkennungssequenz und Schnittstelle.

Enzymname	Erkennungssequenz	Restriktionsschnitt	Hersteller
EcoR1	5`-GAATTC-3` 3`-CTTAAG-5`	5`-G AATTC-3` 3`-CTTAA G-5`	Thermo Fisher Scientific
Tru1I (Mse)	5`- TTAA- 3` 3`- AATT- 5`	5`- T TAA- 3` 3`- AAT T- 5`	Thermo Fisher Scientific

Tabelle 7: In der AFLP-Analyse verwendete Liganden und Primer mit der dazugehörigen Nukleotidsequenz.

	Name	Sequenz	Hersteller
Liganden	Eco +/-	(E+)5`-AATTGGTACGCAGTCTAC-3` (E-)5`-CTC GTAGACTGCGTACC-3`	MWG-Biotech
	MSE +/- (bzw. Tru1I +/-)	(M+)5`-TACTCAGGACTC-3` (M-)5`-GACGATGAGTCCTGA-3`	MWG-Biotech
PCR 1	EcoR1 E01	5`-GACTGCGTACCAATTCANN-3`	MWG-Biotech
	Mse1 M02	5`-GATGAGTCCTGAGTAACNN-3	MWG-Biotech
PCR 2	EcoR1-E35	5`-GACTGCGTACCAATTCACA-3`	MWG-Biotech
	EcoR1-E32	5`-GACTGCGTACCAATTCAAC-3`	MWG-Biotech
	Tru1I-M48	5`-GATGAGTCCTGAGTAACAC-3	MWG-Biotech
	Tru1I-M54	5`-GATGAGTCCTGAGTAACCT-3	MWG-Biotech
	Tru1I-M47	5`-GATGAGTCCTGAGTAACAA-3	MWG-Biotech

Tabelle 8: Verwendete Mengen an Reagenzien für die AFLP-PCR.

Reagenz	Menge [μ l]	Hersteller
H ₂ O	13,7	Rotipuran Ultra, Roth
10 x Puffer	2,5	Thermo Fisher Scientific
dNTP Mix (2 mM)	2,5	Thermo Fisher Scientific
Primer (10 pmol/ μ l)	0,5	MWG-Biotech
Betain Monohydrat (5M)	4	Sigma-Aldrich
BSA (100 ng/ μ l)	0,4	Thermo Fisher Scientific
Dream Taq (5 M/ μ l)	0,4	Thermo Fisher
DNA	1	

Tabelle 9: Verwendetes Cyclerprogramm für die AFLP- PCR.

PCR-Programm	Temperatur [°C]	Zeit [min]
Schritt 1 1x	94	2
Schritt 2 35x	94	0,5
	60	0,75
	72	1
Schritt 3 1x	72	10
Schritt 4	8	hold

3.2.5 Datenauswertung der genetischen Analysen

Die nach der Gelelektrophorese entstandenen Bilder der ISSR-PCRs wurden manuell bewertet. Das AFLP-PCR Bandenprofil der *J. vulgaris* Proben wurde mittels des Programmes Genographer 2.1.4 (Banks und Benham 2008) analysiert. Es wurden nur Fragmente mit einer Größe zwischen 50 und 400 Basenpaaren in die Analyse mit einbezogen.

Die Auswertung der Bandenmuster, die aus der gelelektrophoretischen Auftrennung infolge einer ISSR oder AFLP-PCR entstanden sind, erfolgte auf Basis einer binären Matrix, in welcher das Vorhandensein einer spezifischen Bande mit 1 und ihre Abwesenheit als 0 bewertet wurde. Aus diesen Daten wurden zunächst genetische Distanzmatrizes errechnet, indem der binäre Code der Bandenmuster aller Individuen

miteinander verglichen wurden. Mit diesen Matrizes erfolgten anschließend die nachfolgenden Berechnungen. Mittels des Excel Add-Ins GenAlEx (Peakall und Smouse 2006) wurde eine Hauptkoordinatenanalyse erstellt, um genetische Ähnlichkeiten zwischen Individuen und Population sichtbar zu machen. Zusätzlich wurde ein Manteltest berechnet, um zu prüfen, ob es einen Zusammenhang zwischen genetischer Ähnlichkeit der Populationen und deren geographischer Distanz gibt. Dazu wurde eine Distanzmatrix mit den entsprechenden Koordinaten der Populationen erstellt und diese dann mit der genetischen Distanzmatrix verrechnet. Die genetische Differenzierung zwischen den Populationen wurde mit einer AMOVA (analysis of molecular variance) ermittelt. Mit dem Programm AFLPsurv (Vekemans 2002) wurde die genetische Diversität der Populationen nach Lynch und Milligan (Lynch und Milligan 1994) ermittelt.

3.3 Chemische Analyse

3.3.1 Flüssigchromatographie mit Massenspektrometrie

Zur Analyse und Identifizierung der einzelnen PA in den *J. vulgaris* Pflanzen wurden diese mittels Flüssigchromatographie aufgetrennt und anschließend mit hochauflösender Massenspektrometrie nachgewiesen. Liquid chromatography – high resolution mass spectrometry (LC-HR-MS) ermöglicht eine exakte Identifizierung und Quantifizierung von mehreren hundert Verbindungen in einem chromatographischem Lauf. Da sich die höchsten Konzentrationen von PA in den Blüten von *J. vulgaris* befinden, wurden diese für die Generierung des chemischen Profils verwendet. Um PA aus den Pflanzen zu extrahieren, wurden zunächst 1 g \pm 0,1 g Blütenmaterial in ein Zentrifugenröhrchen eingewogen. Die Proben wurden mit 50 ml Extraktionslösung, welche aus Reinstwasser (1000 ml), Methanol (250 ml) und Ameisensäure (20 ml) bestand, versetzt. Diese Mischung wurde anschließend zur Extraktion für 10 Minuten in ein Ultraschallbad gegeben. Nachfolgend wurden die Proben durch einen Faltenfilter filtriert und die Extrakte mit einer 6,4 %igen Ammoniaklösung auf einen pH-Wert von 6-7 eingestellt. Dafür wurden 8,75 ml Ammoniaklösung pro 50 ml Extraktionslösung verwendet.

Danach wurde das neutralisierte Filtrat durch einen Zentrifugenfilter filtriert (20 °C, 15 000 rpm, 10 min), aliquotiert und bei 4 °C gelagert.

Die Proben wurden anschließend in das LC-HR-MS Gerät injiziert. Nach der chromatographischen Trennung erfolgte die massenspektrometrische Analyse mittels der Orbitrap Q-Exactive von Thermo-Fisher.

Die Analyse der Extrakte am HR-MS wurde im vDIA-Modus (variable Data-Independent Acquisition) durchgeführt. Die genauen Einstellungen dazu finden sich in Tabelle 10.

Tabelle 10: Einstellungen für die vDIA Messungen am Q Exactive Focus (Thermo Scientific).

Full MS	
Auflösung	70.000
Massenbereich [m/z]	250-650
AGC Target	1000000
Maximum IT	Auto
vDIA	
Auflösung	17.500
Anzahl vDIA Segmente	8
Massenbereich 1 [m/z]	250-300
Massenbereich 2 [m/z]	290-340
Massenbereich 3 [m/z]	330-380
Massenbereich 4 [m/z]	370-420
Massenbereich 5 [m/z]	410-470
Massenbereich 6 [m/z]	460-520
Massenbereich 7 [m/z]	510-585
Massenbereich 8 [m/z]	575-650
Kollisionsenergie [eV]	30
AGC Target	1.000.000
Maximum IT	Auto

Es wurden stets zwei Scan-Ereignisse parallel aufgezeichnet. Zunächst wurde der volle Scan-Massenbereich von m/z 100-650 mit einem Auflösungsvermögen von 70.000 aufgenommen. Zusätzlich wurden Fragmente mit einer Kollisionsenergie von 30 eV erzeugt und ein Massenbereich von m/z 100-1500 mit einem Auflösungsvermögen von 17.500 erfasst. Für jeden Analyten wurden zwei bestätigende Ionen extrahiert.

Die Umkehrphasentrennung erfolgte auf einer 150 × 2,1 mm; 1,9 µm C18 Hypersil Gold-Säule (Thermo Fisher Scientific) bei einer Flussrate von 0,3 mL/min auf einem UltiMate 3000 (Thermo Fisher Scientific) UHPLC-System. Es wurden 2 µl eingespritzt. Eluent A wurde mit 100% Wasser mit 0,1% Ameisensäure und 5 mM Ammoniumformiat und Eluent B mit 95% MeOH und 5% Wasser mit 0,1% Ameisensäure, 5 mM Ammoniumformiat. Der Elutionsgradient ist in Tabelle 11 dargestellt.

Tabelle 11: HPLC – Elutionsgradient der *J. vulgaris* Proben.

Zeit [min]	Eluent A [%]	Eluent B [%]
0,0 – 0,5	95	5
7,0	50	50
7,5	20	80
7,6 – 9,0	0	100
9,1 – 15,0	95	5

Es wurde ein matrixangepasster Multianlyt-PA-Standard mit Einzelkonzentrationen von 50, 300 und 450 ng/ml für die Kalibrierung verwendet. Um Matrixeffekte zu simulieren, wurden die Blätter von *Sisymbrium loeselii* L. auf die gleiche Weise extrahiert und für die Kalibrierung verwendet.

Für die Quantifizierung der Proben wurde die Software TraceFinder 4.1 (Thermo Fisher Scientific) verwendet. Die Identifizierung der PA erfolgte über die Retentionszeit, die genaue Masse des protonierten Moleküls und mindestens zwei charakteristischen Fragmenten mit einer Massengenauigkeit von mindestens 5 ppm. Die Peakfläche des protonierten Moleküls wurde für die Quantifizierung verwendet. Zunächst wurde der Gehalt an jedem einzelnen PA jeder einzelnen Probe bestimmt. Anschließend wurde der Durchschnitt der einzelnen PA sowie die Summe aller PA pro Population berechnet.

3.3.2 Datenauswertung der chemischen Analysen

Zur Analyse der Inhaltsstoffe der *J. vulgaris* Pflanzen wurde zunächst der durchschnittliche PA Gehalt der Populationen in mg/kg Trockengewicht ermittelt. Um herauszufinden, ob es Populationen gibt, die sich in Bezug auf den PA Gehalt signifikant von den anderen Populationen unterscheiden, wurde der durchschnittliche PA Gehalt jeder Population mit dem durchschnittlichen PA Gehalt aller Populationen mittels Kruskal-Wallis Test und Dunns Test als Post-Hoc Test verglichen. Die Anzahl der PA wurde in den Populationen gemittelt erfasst. Die PA Anzahl jeder Population wurde mit der durchschnittlichen PA Anzahl aller Population verglichen und auf Signifikanz geprüft. Dazu wurde eine One-Way-ANOVA und ein Dunnets Post-Hoc Test verwendet. Des Weiteren wurde eine Klassifizierung der Populationen in Chemotypen (Macel et al. 2004; Witte et al. 1992) vorgenommen. Dazu wurde die relative Häufigkeit der PA Jacobin und Erucifolin innerhalb der Populationen ausgerechnet. Im Fall von normalverteilten Daten wurde ein gepaarter t-Test angewendet, um die Datensätze auf statistische Signifikanz zu überprüfen. Bei nicht normalverteilten Datensätzen wurde hierzu ein gepaarter Wilcoxon-Test verwendet. Wenn die relative Häufigkeit von Erucifolin signifikant höher war als die relative Häufigkeit von Jacobin, wurde die Population als Erucifolin-Typ eingestuft und umgekehrt. Wenn der Unterschied zwischen der relativen Häufigkeit von Jacobin und Erucifolin nicht signifikant war, wurde die Population als Mischtyp eingestuft. Die statistische Auswertung aller Daten fand über das Programm GraphPad Prism 7 (GraphPad Software Inc., La Jolla, USA) statt.

4. Ergebnisse

4.1 Genetisches Profil von *Jacobaea vulgaris*

4.1.1 genetische Differenzierung und Diversität nach ISSR-PCR

Die Ergebnisse der ISSR-PCR zeigen, dass *J. vulgaris* im Untersuchungsgebiet eine geringe genetische Differenzierung und eine hohe bis moderate genetische Diversität aufweist. Mittels vier in Vorversuchen ausgewählter ISSR-Primer konnten 33 Merkmale in die Analyse mit aufgenommen werden, von denen alle polymorph sind. Die ISSR-PCR Analyse ergibt, dass sich 100 % der Differenzierung innerhalb der Populationen befindet. Der PhiP-Wert liegt bei 0,003 und ist nicht signifikant (Tab. 12).

Tabelle 12: AMOVA (analysis of molecular variance) der genetischen Diversität nach ISSR-PCR Analyse von *J. vulgaris*. PhiP = Differenzierung, *p = 0,01.

Quelle der Variation	PhiP	Freiheitsgrad	Summe der Fehlerquadrate	Variation [%]
Zwischen den Populationen		9	64,620	0
Innerhalb der Populationen		90	630,000	100
Total	0,003	99	694,620	100

Die Hauptkoordinatenanalyse (Abb. 5) zeigt eine homogene Verteilung der genetischen Profile einzelner Individuen innerhalb der untersuchten Populationen. Es sind keine voneinander abgrenzbaren Gruppen zu erkennen. Auch Population 1, welche aus Hessen stammt und als Außengruppe dient, mischt sich mit anderen Populationen. Die erste Hauptachse erklärt 8,63 % der Variabilität und die zweite Hauptachse erklärt 7,63 %.

Die genetische Diversität beträgt im Durchschnitt 0,41 (Tab. 13). Die größte Diversität weist Population 1, Rauschholzhausen, mit $0,46 \pm 0,013$ auf. Die geringste Diversität von $0,34 \pm 0,03$ hat Population 17 aus Breklum.

Der Manteltest ergab keinen positiven Zusammenhang zwischen der genetischen und der geographischen Distanz ($r = 0,187$, $p = 0,01$).

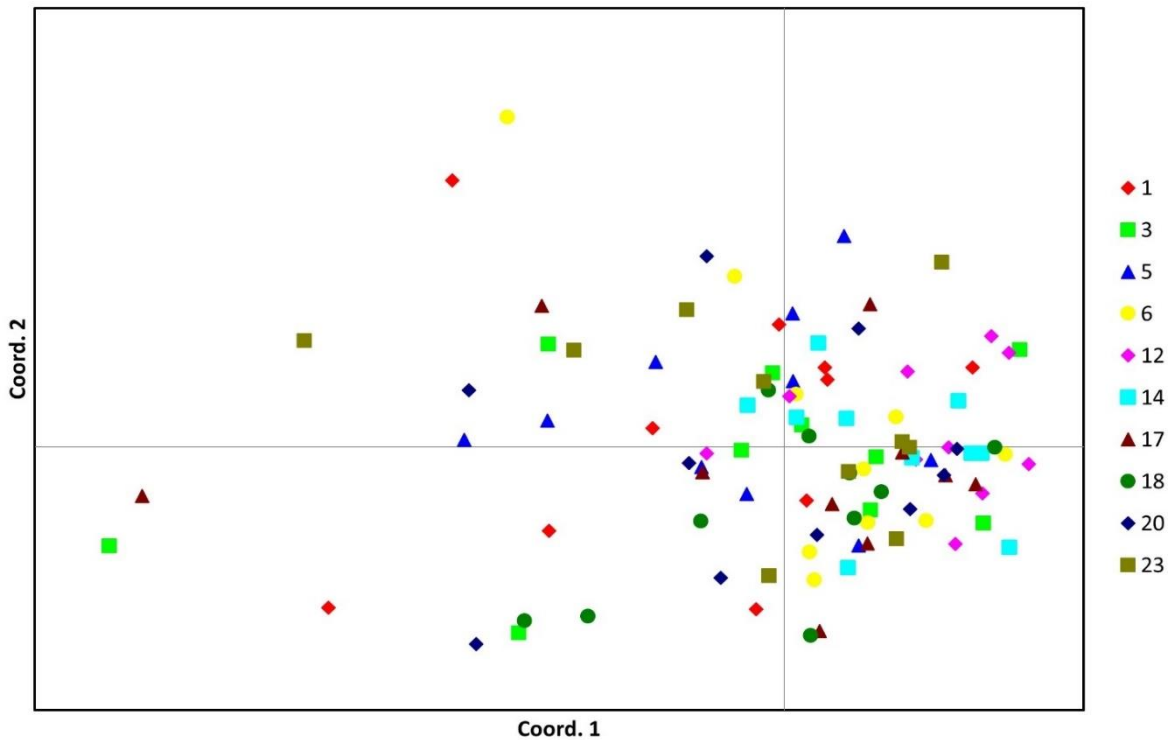


Abbildung 5: Hauptkoordinatenanalyse der ISSR-PCR Ergebnisse der genetischen Ähnlichkeit von *J. vulgaris* in Norddeutschland. Koordinate 1 erklärt 8,63 % der Variabilität und Koordinate 2 erklärt 7,63 % der Variabilität. Die farbigen Symbole kennzeichnen die Zugehörigkeit der untersuchten Individuen zu den beprobten Standorten/Populationen. Die Nummerierung der Standorte erfolgte gemäß Tab. 1. Verändert nach Jung et al. 2017.

Tabelle 13: Genetische Diversität nach ISSR-PCR der einzelnen *J. vulgaris* Populationen. N = Probenanzahl, Loc. = Anzahl Loci, Loc. P. = Anzahl polymorpher Loci, PLP (%) = Prozent der polymorphen Loci, He. = erwartete Heterozygotie, SE (Hj) = Standardfehler von He. Verändert nach Jung et al. 2017.

Population	n	Loc.	Loc. P	PLP	He.	S.E. (He)
1	7	33	33	100,0	0,45787	0,01267
3	8	33	33	100,0	0,40278	0,01753
5	8	33	32	97,0	0,40136	0,02184
6	8	33	31	93,9	0,40940	0,02141
12	9	33	32	97,0	0,41591	0,01873
14	9	33	32	100,0	0,43516	0,02026
17	8	33	30	90,9	0,33841	0,02684
18	8	33	32	97,0	0,39190	0,02165
20	8	33	33	100,0	0,37947	0,02017
23	8	33	33	100,0	0,44610	0,01785

4.1.2 genetische Differenzierung und Diversität nach AFLP-PCR

Insgesamt wurden durch drei Primerkombinationen 243 Banden produziert, von denen 241 polymorph sind, also Unterschiede zwischen Individuen zeigten. 96 % der Differenzierung befindet sich innerhalb der Populationen, die verbleibenden 4 % befinden sich zwischen den Populationen (AMOVA, Tab. 14).

Tabelle 14: AMOVA (analysis of molecular variance) der genetischen Diversität nach AFLP-PCR Analyse von *J. vulgaris*. Phip = Differenzierung, *p = 0,01. Verändert nach Jung et al. 2020.

Quelle der Variation	PhiP	Freiheitsgrad	Summe der Fehlerquadrate	Variation [%]
Zwischen den Populationen		8	447,588	4
Innerhalb der Populationen		66	2756,892	96
Total	0,039*	74	3204,480	100

Die Hauptkoordinatenanalyse (PCoA, Abb. 6) bestätigt dieses Bild und zeigt, dass sich die Individuen der Populationen nicht gruppieren, sondern sich mit den Individuen anderer Populationen mischen. Die erste Hauptachse erklärt 29 % der Variabilität und die zweite Hauptachse erklärt 10 %.

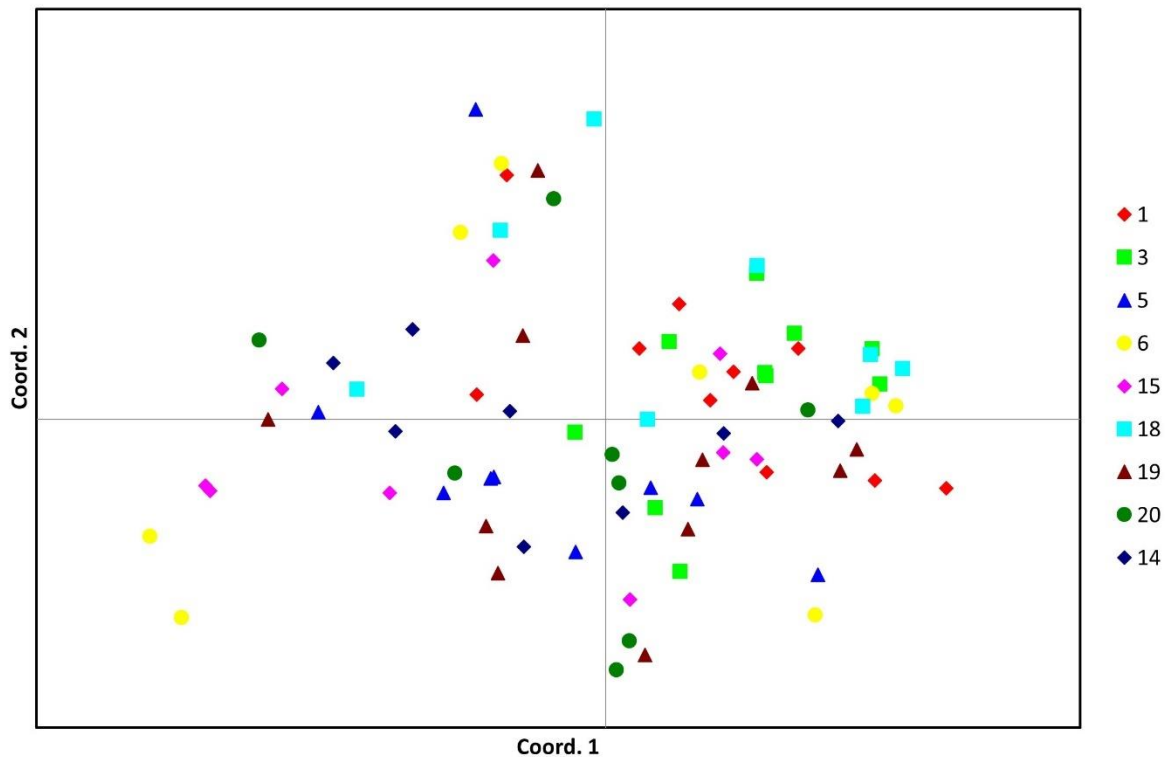


Abbildung 6: Hauptkoordinatenanalyse der AFLP-PCR Ergebnisse der genetischen Ähnlichkeit von *J. vulgaris* in Norddeutschland. Koordinate 1 erklärt 28,96 % der Variabilität und Koordinate 2 erklärt 9,52 % der Variabilität. Die farbigen Symbole kennzeichnen die Zugehörigkeit der untersuchten Individuen zu den beprobten Standorten/Populationen. Die Nummerierung der Standorte erfolgte gemäß Tab. 1. Verändert nach Jung et al. 2020.

Die genetische Diversität beträgt im Durchschnitt 0,35 (Tab. 15). Die größte Diversität weist Population 1, Rauschholzhausen, mit $0,39 \pm 0,007$ auf. Die geringste Diversität von $0,31 \pm 0,01$ hat Population 6 aus Neustadt.

Die Ergebnisse des Manteltests zeigten eine nicht signifikante Korrelation zwischen genetischer Distanz und geographischer Distanz ($r = 0,083$, $p = 0,08$). Damit konnte gezeigt werden, dass die genetische Ähnlichkeit nicht von der geographischen Distanz abhängig ist.

Tabelle 15: Genetische Diversität nach AFLP-PCR der einzelnen *J. vulgaris* Populationen. N = Probenanzahl, Loc. = Anzahl Loci, Loc. P. = Anzahl polymorpher Loci, PLP (%) = Prozent der polymorphen Loci, Hj. = erwartete Heterozygotie, SE (Hj) = Standardfehler von Hj. Verändert nach Jung et al. 2020.

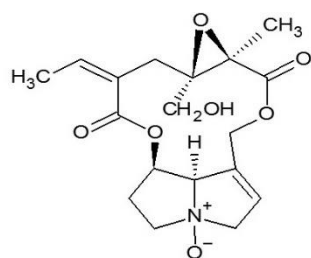
Population	n	Loc	Loc P	PLP (%)	Hj	SE (Hj)
1	9	243	238	97,9	0,39276	0,00738
3	9	243	222	91,4	0,34413	0,00930
5	8	243	213	87,7	0,33061	0,00989
6	7	243	202	83,1	0,31759	0,00992
14	8	243	206	84,8	0,35668	0,01022
15	9	243	243	100,0	0,36319	0,00796
18	7	243	207	85,2	0,34047	0,01002
19	10	243	219	90,1	0,35207	0,00972
20	8	243	213	87,7	0,36099	0,00990

4.2 Pyrrolizidinalkaloid-Profil von *Jacobaea vulgaris*

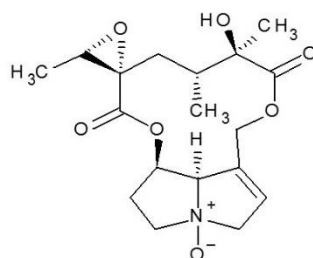
Mittels Chromatographie gekoppelt mit hochauflösender Massenspektrometrie (LC-HR-MS) konnten zahlreiche und auch in kleinen Mengen vorhandene PA detektiert werden. Insgesamt wurden aus 367 *J. vulgaris* Individuen, von denen 347 an Standorten in Schleswig-Holstein und 20 von Standorten in Hessen stammten (Tab. 1, Abb. 3), 98 verschiedene Pyrrolizidinalkaloide (Tab. 19) detektiert. Die größten Mengen wurden von den PA Erucifoline-*N*-Oxid (16,33 %), Senecionine-*N*-Oxid_senecivernine-*N*-Oxid (13,75 %) und Jacobine-*N*-Oxid (10,84 %) detektiert. In Tabelle 16 ist die Menge und in Abbildung 7 die Strukturformeln der häufigsten PA gezeigt.

Tabelle 16: Die zehn mengenmäßig meistvorhandenen Pyrrolizidinalkaloide aus *J. vulgaris* Individuen in Norddeutschland. Aufgrund einer Coelution wurden Senecionine und Senecivernine sowie deren *N*-Oxide jeweils als Summe quantifiziert. SEM = Standardfehler. Verändert nach Jung et al. 2020.

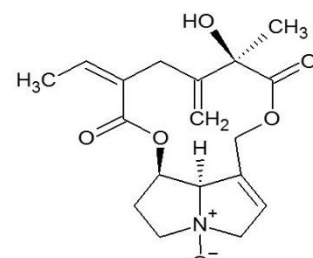
	Durchschnitt [mg/kg]	SEM	Minimum [mg/kg]	Maximum [mg/kg]
Erucifoline- <i>N</i> -Oxide	168,43	6,93	1,1	487,79
Senecionine- <i>N</i> -Oxide_Senecivernine- <i>N</i> -Oxide	141,87	5,77	8,23	671,95
Jacobine- <i>N</i> -Oxide	111,82	5,1	1,45	473,07
Jacobine	90,5	4,1	0	393,19
Erucifoline	83,03	3,9	0,94	431,43
Seneciphylline- <i>N</i> -Oxide	82,33	4,4	2,48	475,52
Seneciphylline	64,05	3,36	1,72	457,44
Retrorsine- <i>N</i> -Oxide	54,34	1,84	6,58	204,07
Senecionine_Senecivernine	48,91	2,45	2,53	344,73
Retrorsine	19,43	0,71	1,8	97,72



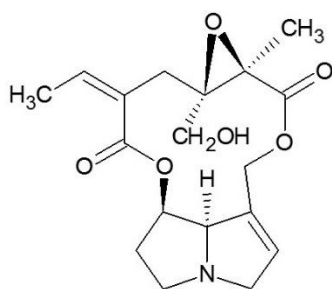
Erucifoline-*N*-Oxide



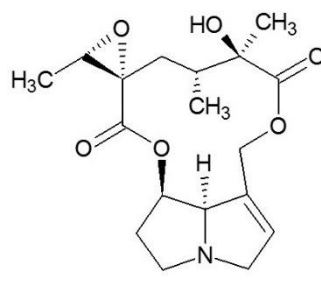
Jacobine-*N*-Oxide



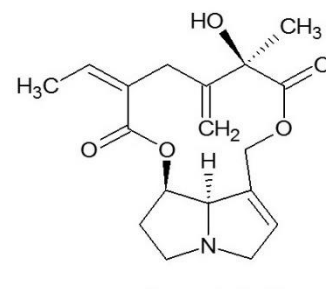
Seneciphylline-*N*-Oxide



Erucifoline



Jacobine



Seneciphylline

Abbildung 7: Strukturformel der sechs häufigsten PA in *J. vulgaris* Individuen in Norddeutschland. Verändert nach Jung et al. 2020.

Der durchschnittliche PA Gehalt der Individuen betrug 1032 ± 365 mg/kg Trockengewicht, was ca. 0,1 % entspricht. Mittelt man den PA Gehalt innerhalb der Populationen, hatte die Population in Heiligenhafen (Nr. 15) mit 777 ± 237 mg/kg den niedrigsten Wert. Population 17, Breklum, hat mit 1666 ± 476 mg/kg den höchsten durchschnittlichen PA Gehalt aller untersuchten Populationen. Die beiden Populationen in Hessen, welche als Außengruppe dienen sollten, wiesen mit 882 ± 319 mg/kg und 912 ± 448 mg/kg ähnliche PA Gehalten wie die Populationen in Schleswig-Holstein auf (Abb. 8A)

Die Diversität der PA wurde erfasst, indem die von den Individuen produzierten PA gezählt und anschließend in den Populationen gemittelt wurden (Abb. 8B). Individuen der Populationen 5 (70 ± 2), 6 (71 ± 3), 15 (73 ± 3), 16 (74 ± 3) und 19 (71 ± 3) produzierten signifikant mehr unterschiedliche PA als die restlichen Populationen. Weniger PA als der Durchschnitt wurde in den Individuen der Populationen 2 (49 ± 2), 3 (51 ± 2), 12 (57 ± 39), 23 (49 ± 3), 24 (50 ± 2), 25 (51 ± 5) und 27 (57 ± 2) gefunden (Abb. 8B).

In früheren Studien wurden *J. vulgaris* Populationen je nach dominantem PA in drei oder vier Chemotypen eingeteilt (Macel et al. 2004; Witte et al. 1992): einen Jacobin-Typ, einen Erucifolin-Typ, einen Senecionin-Typ und einen gemischten Typ. Daraufhin wurde auch in dieser Studie getestet, ob eine solche Einteilung möglich ist. Die meisten Individuen enthielten alle drei PA, gemittelt über Populationen wurde festgestellt, dass elf Populationen signifikant mehr Jacobin als Erucifolin enthielten (Abb. 8C). Im Gegensatz dazu enthielten fünf Populationen mehr Erucifolin als Jacobin. Des Weiteren enthielt Population 10 kein Erucifolin und die Populationen 2, 5, 7, 15 und 17 kein Jacobin oder weniger als 2 % (Abb. 9). Individuen der Population 3 (Stodhagen) produzierten weder Jacobin noch Erucifolin, dafür aber viel Seneciphylline und dessen N-Oxid. Es bleibt festzuhalten, dass die Daten der PA-Verteilung in den *J. vulgaris* Pflanzen weit streuen und deswegen zurückhaltend interpretiert werden sollten.

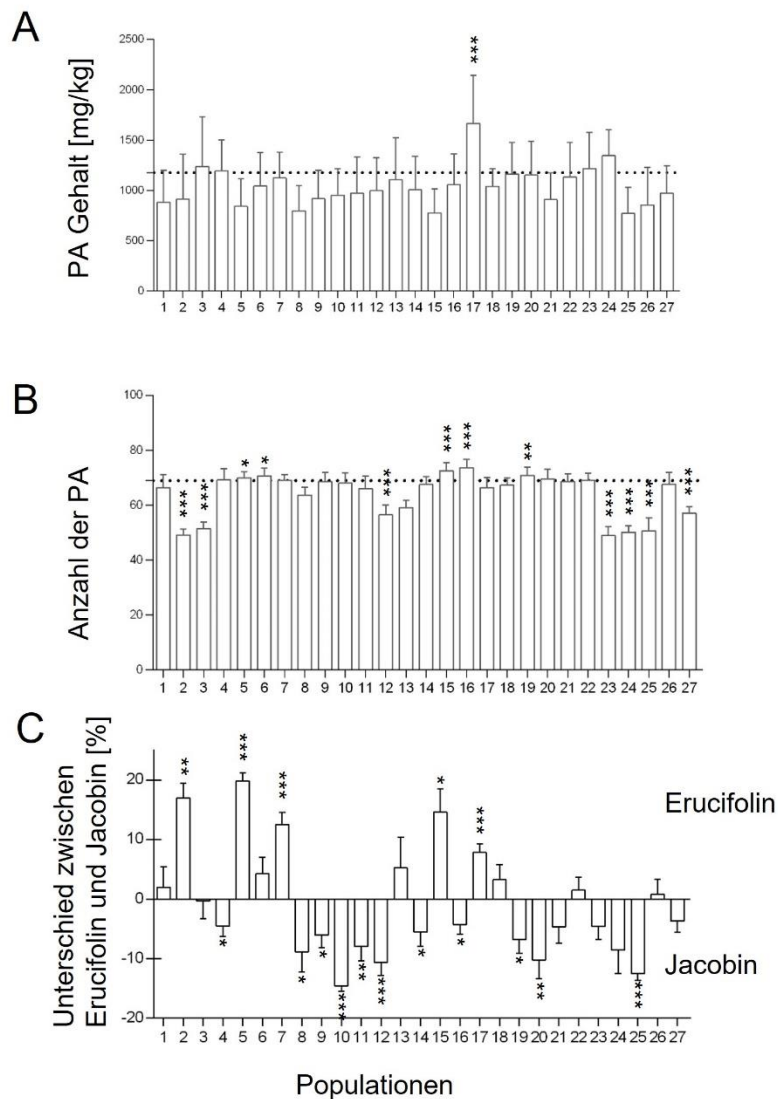


Abbildung 8: PA Gehalt, Zusammensetzung und Chemotypeneinteilung von *J. vulgaris*. A) Durchschnittlicher PA Gehalt in mg/kg Trockenmasse der Individuen pro Population (\pm SEM). Zunächst wurde der Gesamt-PA-Gehalt jedes Individuums berechnet und anschließend der mittlere Gehalt aller Individuen pro Population. Signifikante Unterschiede zum gemittelten PA-Gesamt-Gehalt (gestrichelte Linie) sind durch ein * gekennzeichnet. B) PA-Diversität der Populationen, dargestellt durch die mittlere Anzahl der verschiedenen PA, die in den Populationen nachgewiesen wurden (\pm SEM). Signifikante Unterschiede zur gemittelten Gesamtanzahl der PA (gepunktete Linie) sind durch * gekennzeichnet. C) Kategorisierung der Chemotypen von *J. vulgaris*: Unterschied in der relativen Abundanz von Erucifolin und Jacobin pro Population. Balken unter 0 zeigen Jacobine-Typ und Balken über 0 zeigen Populationen vom Erucifolin-Typ an. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Verändert nach Jung et al. 2020.

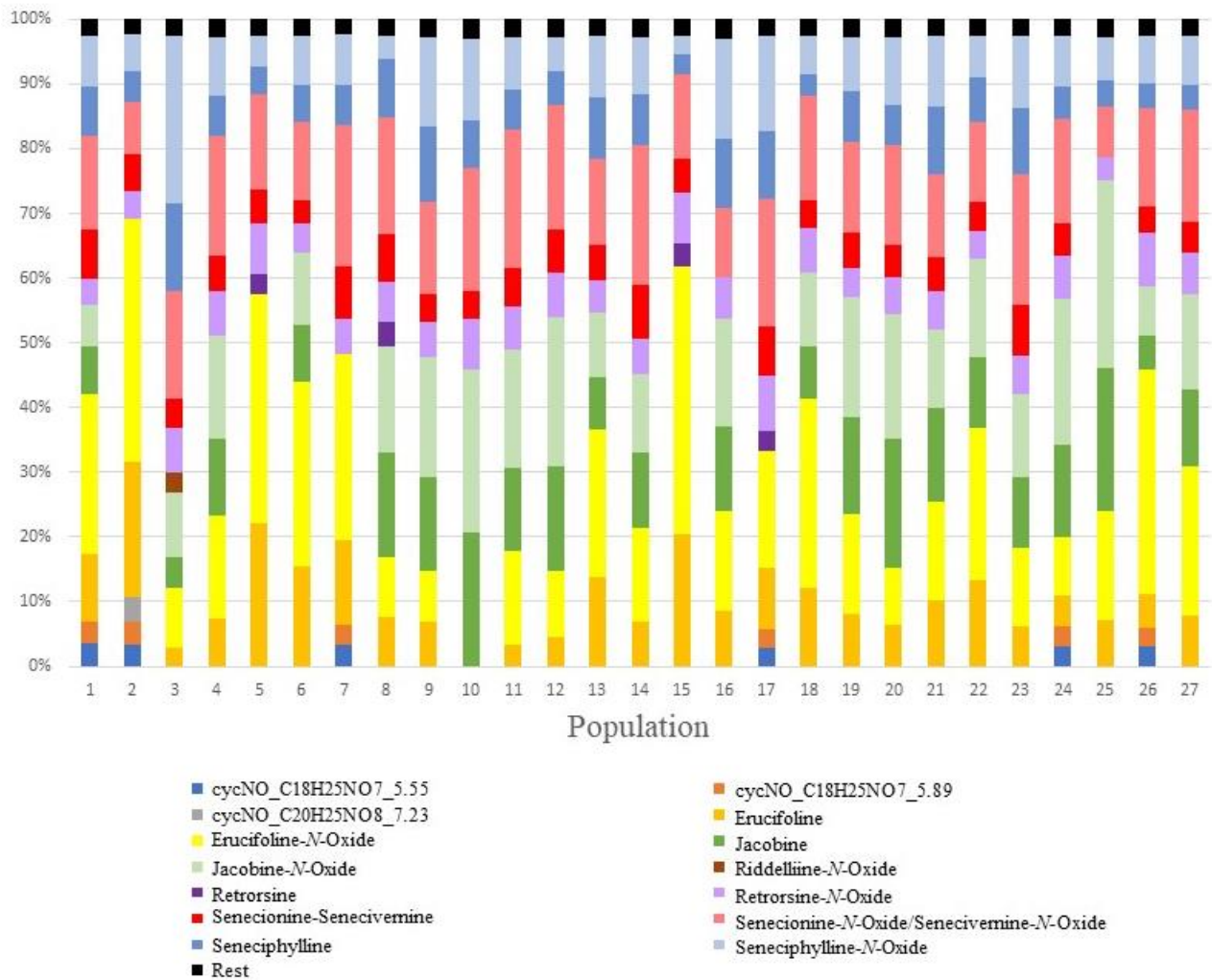


Abbildung 9: Durchschnittliche PA Zusammensetzung der *J. vulgaris* Populationen. Der prozentuale Anteil der einzelnen PA aller Individuen wurde gemittelt und in der Population zusammengefasst. Es wurden nur PA berücksichtigt, welche mehr als 2 % der Gesamtmenge ausmachen. Verändert nach Jung et al. 2020.

4.3 Genetisches Profil von *Lonicera periclymenum*

Insgesamt konnten 81 Loci, welche von vier Primern amplifiziert wurden, für die Auswertung verwendet werden. Von diesen waren 78 Loci (96,3 %) polymorph. Die AMOVA zeigt, dass 28 % ($\Phi_{iP} = 0,277$, $p < 0,001$, Tab. 17) der genetischen Differenzierung zwischen den *L. periclymenum* Populationen liegt und 72 % der Differenzierung innerhalb der Populationen zu finden ist.

Tabelle 17: AMOVA der genetischen Diversität von *L. periclymenum*. PhiP = Differenzierungsgrad, *p = 0,001.

Quelle der Variation	PhiP	Freiheitsgrad	Summe der Fehlerquadrate	Variation [%]
Zwischen den Populationen		6	286,157	28
Innerhalb der Populationen		63	622,50	72
Total	0,277*	69	908,657	100

In der Hauptkoordinatenanalyse (Abb. 10) ist zu erkennen, dass sich die genetischen Profile fast aller beprobten Individuen verschiedener Populationen gruppieren. Wie in Abbildung 10A dargestellt, liegen die genetischen Profile von sieben Individuen außerhalb dieses Clusters, weswegen die Struktur der restlichen Populationen nur schwer erkennbar ist. Aus diesem Grund wurden diese sieben Individuen für die Erstellung von Abbildung 10B entfernt. Insbesondere Population 1 und 6 bündeln sich zusammen. Zudem sind Überlappung der Populationen zu erkennen.

Die durchschnittliche Diversität der *L. periclymenum* Populationen in Norddeutschland liegt bei 0,192. Population Nr. 1 weist mit $0,146 \pm 0,02$ die niedrigste genetische Diversität und Population Nr. 4 mit $0,215 \pm 0,02$ die höchste (Tab. 18).

Der Manteltest ergab keine Korrelation zwischen der genetischen Differenzierung und der geographischen Distanz ($r = 0,227$, $p > 0,011$).

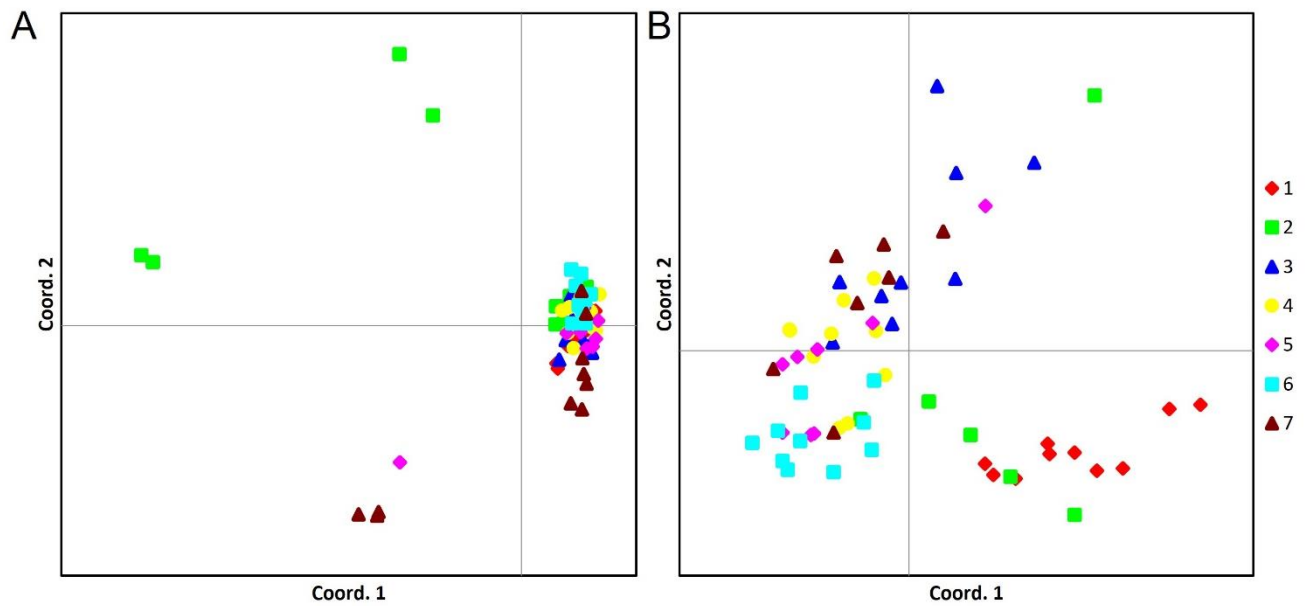


Abbildung 10: Hauptkoordinatenanalyse (PCoA) der genetischen Ähnlichkeit von *L. periclymenum* Individuen auf Amrum (Pop. 1-6) und in St. Peter Ording (Pop. 7). A) PCoA mit Ausreißer Individuen. Koordinate 1 erklärt 31,38 % der Variabilität und Koordinate 2 erklärt 13,29 % der Variabilität. B) PCoA ohne Ausreißer Individuen. Die farbigen Symbole kennzeichnen die Zugehörigkeit der untersuchten Individuen zu den beprobten Standorten/Populationen. Die Nummerierung der Standorte erfolgte gemäß Tab. 2.

Tabelle 18: Genetische Diversität der *L. periclymenum* Individuen basierend auf ISSR-PCR. N = Anzahl der Proben, Loc. = Anzahl der Loci, Loc P. = Anzahl polymorpher Loci, PLP [%] = Prozent polymorpher Loci, H_j = erwartete Heterozygotie, SE (H_j) = Standardfehler von H_j.

Population	n	Loc	Loc P	PLP [%]	H _j	S.E. (H _j)
1	10	81	37	45,7	0,14649	0,01991
2	7	81	48	59,3	0,19301	0,01941
3	10	81	49	45,5	0,20492	0,02028
4	10	81	53	65,4	0,21455	0,01968
5	9	81	50	61,7	0,20949	0,02203
6	10	81	47	58	0,17463	0,01943
7	9	81	47	58	0,20065	0,02153

4.4 Phorophyten von *Lonicera periclymenum*

Die Aufnahme der Phorophyten von *L. periclymenum* auf Amrum ergab, dass sich die insgesamt 401 Individuen auf 26 verschiedene Arten verteilen. Bei 20 % der betrachteten Phorophyten handelte es sich um *P. serotina*, welche damit den größten Anteil an Trägerpflanzen bereitstellt. Auch *Sorbus aucuparia* L. (16,71 %), *Betula pendula* Roth. (10,97 %) und *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (9,23 %), welche alle auf Amrum heimisch sind, stellen einen Großteil der Phorophyten (Abb. 11).

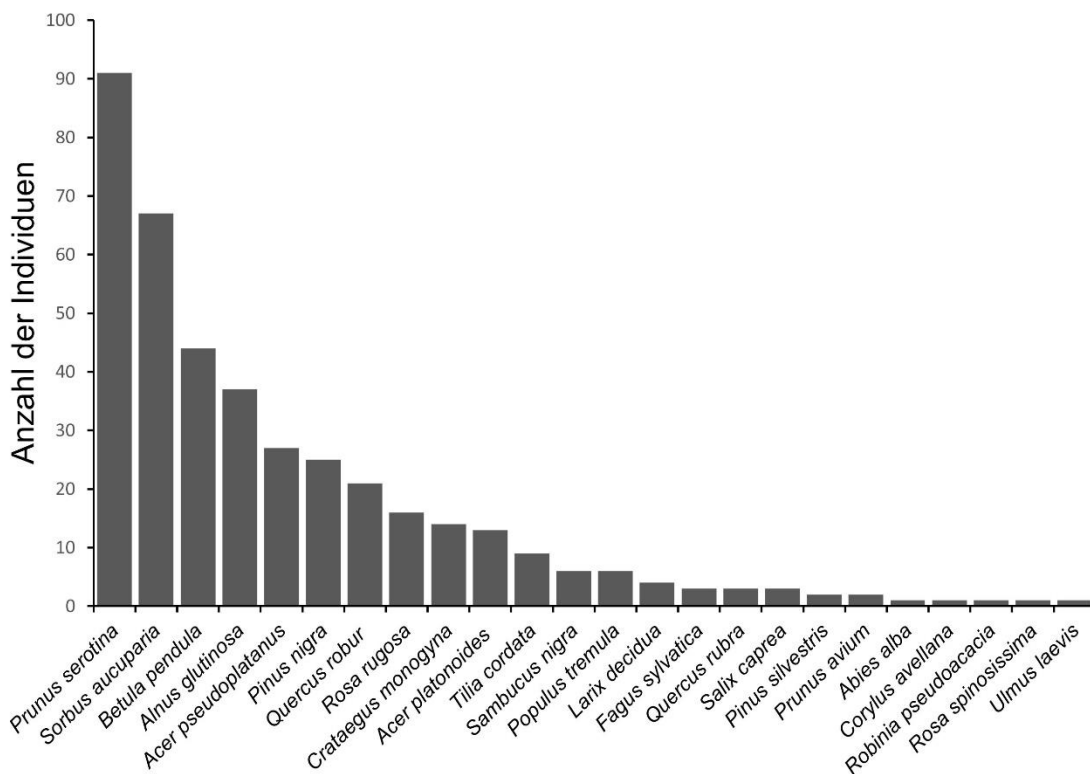


Abbildung 11: Anzahl und Arten Phorophyten von *Lonicera periclymenum* auf Amrum.

5. Diskussion

5.1 Eigenschaften von *Jacobaea vulgaris*

Die in Deutschland heimische Art *J. vulgaris*, das Jakobs-Kreuzkraut, kann einige Eigenschaften vorweisen, die auch erfolgreiche Invasoren, wie beispielsweise *P. serotina*, mitbringen. Sie ist eine gelbblütige Asteraceae, welche sich effektiv durch Regeneration und die Bildung zahlreicher Samen reproduzieren kann. Ihre Samen werden durch den Wind, Tiere und den Menschen verbreitet. Ihrer Fähigkeit, auch nach der Mahd im Blüt stadium noch Samen reifen zu lassen, begünstigt den Erfolg und erschwert zudem die Bekämpfung. Zudem gilt sie als Pionierart und besiedelt besonders schnell, offene und gestörte Flächen (Huckauf und Neumann 2017; Harper und Wood 1957).

5.1.1 Genetisches Profil von *Jacobaea vulgaris*

Die Untersuchungen dieser Arbeit zeigen, dass *J. vulgaris* in Norddeutschland genetisch divers ist und eine geringe Differenzierung zwischen einzelnen Populationen aufweist (Jung et al. 2020; Jung et al. 2019; Jung et al. 2017). Doorduyn et al. (2010) untersuchten ebenfalls die genetische Struktur von *J. vulgaris*, sowohl im heimischen Gebiet wie auch in nicht heimischen Gebieten in Australien, Neuseeland und Nordamerika. Im heimischen Gebiet fanden sie eine größere Differenzierung zwischen den Populationen (13,26 %) als in der vorliegenden Studie. Der Unterschied der Ergebnisse der beiden Studie lässt sich unter anderem auf die größeren geographischen Distanzen in der Studie von Doorduyn et al. (2010) zurückführen. Die geringe genetische Differenzierung, welche in den Proben dieser Studien gefunden wurde, lässt den Schluss zu, dass die *J. vulgaris* Populationen in Norddeutschland miteinander vernetzt sind und eine große Metapopulation bilden. Eine mögliche Erklärung dafür könnte eine Verbindung durch Bestäuber sein. Genau wie andere Asteraceae zieht auch *J. vulgaris* viele verschiedene Bestäuber an. Mindestens 36 verschiedene Arten sind als Bestäuber nachgewiesen, darunter hauptsächlich Dipteren wie Syrphidea (Schwebfliegen) und Hymenopterae (Hautflügler) (Vanparys et al. 2008). Angesichts der Vielzahl der Bestäuber sind auch die Distanzen, welche bei der Futtersuche zurückgelegt werden, vielfältig. Gerade in stark anthropogen beeinflussten Landschaften können Insekten die Pollen in einem Radius von 400 m

verbreiten (Rader et al. 2011). Weiterhin ist anzunehmen, dass auch eine weite Ausbreitung der Achänen erfolgt. Diese werden durch Wind, Wasser, Tiere und den Menschen ausgebreitet (Harper und Wood 1957). Insbesondere die Ausbreitungswege durch Autobahnen und Bahnstrecken könnten eine wichtige Rolle spielen. Dies wurde für die ähnliche Art *Senecio inaequidens* bereits gezeigt (Blanchet et al. 2015; Griese 1996).

In den *J. vulgaris* Populationen in Norddeutschland wurde eine moderate bis hohe durchschnittliche genetische Diversität gefunden. Dies deckt sich mit anderen häufigen Asteraceae wie beispielsweise *Cardus acanthoides* L.. In Populationen von *C. acanthoides* wurde ebenfalls ein hohes Level an genetischer Diversität und eine geringe Differenzierung festgestellt (Mandák et al. 2009). Diese Art ist vergleichbar mit *J. vulgaris*, da *C. acanthoides* ähnliche Ausbreitungsmechanismen besitzt und ebenfalls in fremden Gebieten invasiv ist (Doorduyn et al. 2010; Desrochers et al. 1988). Auch *Centaurea scabiosa* L. kann hier als Vergleich dienen. Für *C. scabiosa* konnte in Dänemark ein Zusammenhang zwischen genetischer Diversität und Reproduktionserfolg gezeigt werden (Ehlers 1999). Da auch *C. scabiosa* ähnliche Ausbreitungseigenschaften wie *J. vulgaris* hat, kann davon ausgegangen werden, dass dieser Zusammenhang auf *J. vulgaris* übertragen werden kann. Genetische Diversität ist die Grundlage für eine mögliche Adaptation an Veränderungen der Umwelt. Je mehr Diversität vorhanden ist, desto höher ist die Fitness einer Population und desto geringer ist das Risiko, dass eine Population ausstirbt, wenn sich Umweltfaktoren verändern (Reed und Frankham 2003). Deshalb erhöht sie die Kompetenz, fremde geographische Gebiete erfolgreich zu kolonisieren (Sakai et al. 2001). Genetische Diversität bringt jedoch Populationen noch weitere Vorteile über Adaptation hinaus. Negative genetische Effekte, wie Inzuchtdepression oder ein genetischer Drift, haben in Populationen mit geringer genetischer Diversität einen größeren Effekt als in Populationen mit höherer genetischer Diversität (Leimu et al. 2006; Reed und Frankham 2003). Daraus folgt, dass die Wahrscheinlichkeit für diese Population auszusterben, höher ist, als durch veränderte Umweltfaktoren allein (Newman und Pilson 1996). An *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Populationen wurde gezeigt, dass die Populationen mit hoher genetischer Diversität ein erhöhtes Keimlingsaufkommen, eine höhere Biomasse, eine längere Blühzeit und eine erhöhte Fruchtproduktion vorweisen und so auch durch solche Entwicklungseigenschaften den Kolonisierungserfolg einer Art beeinflussen können (Crawford und Whitney 2010).

Für *J. vulgaris* in Norddeutschland bedeutet dies, dass es sich um eine genetisch robuste Metapopulation handelt. Es scheint keine Barrieren für einen steten Genfluss zu geben und es gibt auch keine Anzeichen von negativen Effekten, wie beispielsweise Inzucht. *J. vulgaris* erfüllt genetisch also die Voraussetzungen, auch künftig weiter zu expandieren.

5.1.2 chemisches Profil von *Jacobaea vulgaris*

Das Jakobskreuzkraut, *J. vulgaris*, wird in erster Linie aufgrund seiner toxischen Inhaltsstoffe, den Pyrrolizidinalkaloiden (PA), als problematisch eingestuft. PA sind mit bisher 400 entdeckten Substanzen eine sehr große Gruppe von sekundären Pflanzenstoffen (Chou und Fu 2006). Die meisten von ihnen kommen in Pflanzen der Familien Asteraceae, Boraginaceae, Fabaceae und Orichdaceae vor (Langel et al. 2011; Hartmann und Witte 1995). Im Rahmen der vorliegenden Studie konnte erstmalig gezeigt werden, dass bis zu 98 verschiedene PA von der Art *J. vulgaris*, am Standort Norddeutschland, synthetisiert werden können und die Vielfalt der PA somit sehr groß ist (Jung et al. 2020). Diese sind insbesondere für Nutztiere und Pferde gefährlich, da sie zu Vergiftungen, bis hin zum Tode der Tiere führen können (Neumann et al. 2015; Edgar et al. 2011). Aber auch für Menschen können sie, mit Kräutertees, Milch oder Honig aufgenommen, gefährlich werden (Gottschalk et al. 2020; Mulder et al. 2018; Mulder et al. 2015). *J. vulgaris* produziert PA in den Wurzeln als Senecionin-*N*-Oxid und transportiert dieses im Phloem in die restlichen Pflanzenorgane (Hartmann und Witte 1995). Dort wird das PA weiter umgewandelt und in die verschiedenen PA Strukturen diversifiziert (Hartmann und Dierich 1998; Hartmann und Toppel 1987). PA-*N*-Oxide sind nicht per se toxisch, werden aber im Verdauungstrakt von Säugetieren und auch vielen Insekten zu instabilen und reaktiven Pyrrolen umgewandelt (Hartmann und Witte 1995).

In dieser Arbeit wurden sehr unterschiedliche Konzentrationen an toxischen PA in den Proben gefunden. Sowohl die einzelnen Individuen als auch die *J. vulgaris* Populationen unterscheiden sich in dieser Hinsicht stark voneinander. Dies deckt sich mit anderen Studien, welche in der gleichen Region durchgeführt wurde. Gottschalk et al. (2020) untersuchten Honigproben aus Schleswig-Holstein und fanden ebenfalls starke Schwankungen im PA-Gehalt. Abhängig vom Sammelzeitpunkt fanden sie PA Gehalte bis zu 3313 µg/kg in Honigproben (Gottschalk et al. 2020). Für die Pflanze dienen die PA als Schutz vor Fraßfeinden, vorwiegend gegen Insekten. Wie groß diese

Schutzwirkung ist, hängt sowohl von der Insektenart wie auch von der Art des PA ab (Macel et al. 2005). Eine mögliche Ursache für Unterschiede in der PA Konzentration ist die standortbedingte Beschaffenheit des Bodens und die Verfügbarkeit von Nährstoffen. Entscheidende Faktoren für die Menge an PA sind Temperatur, Tageslänge und auch das Alter der Pflanzen (Wei et al. 2021). Kirk et al. (2010) konnten zeigen, dass Pflanzen, welche in nährstoffarmen Böden wachsen, eine höhere PA Konzentration aufweisen, als solche die eine gute Nährstoffversorgung haben. Eine mögliche Erklärung für höhere PA Konzentrationen in Pflanzen auf nährstoffarmen Böden könnte sein, dass auf nährstoffreichen Böden mehr Biomasse gebildet wird und es deswegen zu einem „Verdünnungs“-Effekt kommt (Hol 2011; Hol et al. 2003). Andere Studien konnten im Gegensatz dazu nur einen geringen Einfluss von Bodenmikroorganismen oder Bodenart auf die Konzentration von PA feststellen (Joosten et al. 2009). Im Jahr 1994 versuchten die Autoren Vrieling und Van Wijk eine Kosten-Nutzen-Rechnung für die Produktion von PA für Pflanzen aufzustellen. Allerdings konnten sie keinen negativen Zusammenhang zwischen der Menge an PA und Fitness-Parametern, wie geringeres Wachstum oder verringerte Blütenproduktion, feststellen. Gleichzeitig war es schwierig die Produktion von PA mit direkten Vorteilen in Verbindung zu bringen. Zwar waren Fraßschäden an den Pflanzen geringer, wenn die PA Konzentration hoch war, dieser Effekt war allerdings so klein, dass er sich nicht auf die Fitness der Pflanzen auswirkte. Die Autoren schrieben dies der ausgeprägten Regenerationsfähigkeit von *J. vulgaris* zu und schlussfolgerten, dass der selektive Druck von Fraß auf die PA Konzentration in *J. vulgaris* gering ist (Vrieling und van Wijk 1994). Auch Untersuchungen mit Spezialisten lassen darauf schließen, dass die PA Konzentration keine Rolle in Bezug auf Fraßschäden spielt. Der Jakobskrautbär, *Tyria jacobaeae* (Lepidoptera), beispielsweise legt seine Eier bevorzugt auf Pflanzen ab, die unabhängig vom PA Gehalt, eine hohen Konzentration von Zuckern und Stickstoff aufweisen (van der Meijden et al. 1989). Vielmehr scheint ein Großteil der phänotypischen PA Konzentration genetisch vorbestimmt zu sein, da Vrieling et al. (1993) in Kreuzungsexperimenten 50 - 100 % der Konzentrationsschwankungen auf genetische Unterschiede zurückführen konnte. Dies konnte später von Joosten et al. (2009) bestätigt werden, die ebenfalls zeigten, dass der Genotyp den größten Einfluss auf die PA Konzentration in *J. vulgaris* Pflanzen hatte.

Unter natürlichen Bedingungen meiden die meisten Säugetiere *J. vulgaris* als Nahrungsquelle (Macel 2011). Die in dieser Studie gefundene Konzentration an PA (\emptyset 0,1%) sind vergleichbar mit den Konzentrationen, welche in den Niederlanden gefunden wurden (0,04 % - 1,43 % Trockengewicht) (Vrieling et al. 1993). Letalitätsversuche zeigten, dass die tägliche letale Dosis bei Pferden über einen Zeitraum von 159 Tagen bei 1,4 – 2,6 PA/kg Körpergewicht war (Petzinger 2011). Für ein Pferd mit einem Körpergewicht von 400 kg bedeutet dies, dass ein Verzehr von insgesamt 775 g (= 5g täglich) getrockneter *J. vulgaris* aus Norddeutschland tödlich ist. Da dieser Wert in verunreinigtem Heu leicht erreicht werden kann und *J. vulgaris* seine Toxizität in Heu und Silage behält (Bosshard und Joshi 2003), stellen die Pflanzen in Norddeutschland eine Gefahr für Pferde dar. Andere Tierarten sind der Aufnahme an PA gegenüber toleranter. Ziegen, Schafe, Kaninchen und auch Mäuse können demnach mehr *J. vulgaris* Pflanzen verzehren ohne Schädigungen zu erleiden (Petzinger 2011).

In dieser Arbeit konnte gezeigt werden, dass die PA Diversität in *J. vulgaris* Individuen in Norddeutschland groß ist. Da bislang deutlich weniger PA in *J. vulgaris* Pflanzen bekannt waren, wurden diese in früheren Studien in drei oder vier sogenannte Chemotypen unterteilt (Macel et al. 2004; Witte et al. 1992). Nach dem jeweils dominanten PA der Pflanzen wurden ein Jacobin-, ein Erucifolin-, ein Senecionin-, und ein gemischter Typ definiert. In den Pflanzen dieser Studien wurde in den allermeisten Individuen alle drei PA gefunden. Bei Betrachtung der Populationen konnte allerdings festgestellt werden, dass elf Populationen signifikant mehr Jacobin als Erucifolin enthielten und fünf Populationen mehr Erucifolin als Jacobin. Schon Macel et al. (Macel et al. 2004) vermuteten, dass die bis dahin vorherrschende Meinung, dass der Erucifolin-Chemotyp nur im Süd-Osten von Europass auftritt, falsch ist. Die Ergebnisse der vorliegenden Arbeit unterstreichen dies. Studien aus den Niederlanden konnten zeigen, dass die PA Diversität innerhalb einer klonalen Gruppe kleiner war als zwischen den Gruppen. Dies lässt die Schlussfolgerung zu, dass es eine genetische Basis für die PA Diversität in *J. vulgaris* gibt (Macel et al. 2004).

In vorherigen Untersuchungen konnte gezeigt werden, dass verschiedene PA unterschiedliche Effekte auf Generalisten und Spezialisten haben (Macel und Klinkhamer 2010; Macel et al. 2005). In heimischen Gebieten steht *J. vulgaris* unter starkem Fraßdruck, von bis zu 60 unterschiedlichen Herbivoren (Harper und Wood

1957). Darunter befinden sich auch spezialisierte Insekten, wie der Schmetterling Jacobskrautbär (*Tyria jacobaea*, Lepidoptera) oder der Flohkäfer *Longitarsus jacobaeae* (Coleoptera), welche durch Entlaubung massiven Schaden an *J. vulgaris* Pflanzen anrichten können, und in der Lage sind von den toxischen Sekundärstoffen der Pflanze zu profitieren (Lin et al. 2019; van der Meijden et al. 2000; Crawley und Gillmann). So legt beispielsweise *T. jacobaeae* seine Eier bevorzugt an Pflanzen, welche viele Jacobine und Otosenine beinhalten. Außerdem kann der Schmetterling PA, welche er mit der Nahrung aufnimmt, in seinem Körper akkumulieren und wird so selbst für die eigenen Fressfeinde giftig (Cheng et al. 2013; Zoelen und Meijden 1991). Dies ist ihm möglich, da er in der Lage ist, mit Hilfe des Enzyms Senecionin-N-Oxygenase, die PA zu oxidieren und sie somit in eine ungiftigere Variante umzuwandeln (Naumann et al. 2002; Lindigkeit et al. 1997). Auch der Spezialist *Longitarsus jacobaeae* (Coleoptera) ist dazu in der Lage (Narberhaus et al. 2003). *T. jacobaeae* und *L. jacobaeae* können zur biologischen Bekämpfung von *J. vulgaris* eingesetzt (Schwarz et al. 2021) werden.

Im Gegenteil dazu, sind Generalisten wie beispielsweise *Drosophila melanogaster* (Diptera) und *Frankliniella occidentalis* (Thysanoptera) nicht in der Lage die PA zu entfernen oder unschädlich zu machen und werden daher durch die PA Aufnahme geschädigt (Liu et al. 2017; Naumann et al. 2002; Lindigkeit et al. 1997; Frei et al. 1992). Andere wiederum, wie beispielsweise die Motte *Spodoptera littoralis* (Lepidoptera), werden kaum geschädigt, da sie in der Lage sind aufgenommene PA effektiv auszuscheiden (Lindigkeit et al. 1997). Das PA Senekrin hat eine stark schädigende Wirkung auf Thripse (Thysanoptera), zeigt aber keine negativen Effekte auf Blattläuse (Aphidoidea) (Macel et al. 2005). Auch ist zu beobachten, dass verschiedene PA unterschiedliche Abschreckungswirkungen auf unterschiedliche generalistische Insekten haben. In Fütterungsversuchen zeigte sich, dass Seneciphyllin sowohl auf die Heuschrecke *Locusta migratoria* (Orthoptera) wie auch auf die Blattlaus *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera) abschreckender als Senecionin wirkt (Macel et al. 2005; Dreyer et al. 1985). Die Larven des Schmetterlings *Spodoptera exigua* (Lepitoptera) wurden hingegen von keinem einzelnen PA abgeschreckt sondern stets nur von einer Mischung aus mehreren PA (Macel et al. 2005).

Diese stark variierenden Auswirkungen auf Insekten könnten zu einem selektiven Druck auf die Vielfalt und Menge der gebildeten PA in *J. vulgaris* geführt und somit zur

Entstehung der Diversität der PA-Profile in *J. vulgaris* beigetragen haben. Durch die Entwicklung immer neuer PA könnte sich die Pflanze immer wieder einen Vorteil gegenüber Herbivoren verschafft haben. Die Insekten ihrerseits haben Resistenzen gegen diese Stoffe entwickelt und so in Koevolution mit der Pflanze einen evolutionären Prozess in Gang gesetzt, der zu immer wieder neu synthetisierten Stoffen führt („evolutionary arms race hypothesis“) (Liu et al. 2017; Ehrlich und Raven 1964). Da diese Studie jedoch zeigt, dass die PA Profile von Individuen auch innerhalb der Populationen sehr unterschiedlich sind (Jung et al. 2020) und es somit in dem hier untersuchten geographischen Gebiet keinen Hinweis gibt, dass die PA in *J. vulgaris* unter Selektionsdruck durch Herbivore stehen, bleibt dies spekulativ. Ein Grund dafür könnte sein, dass sich die beprobten Habitate in Norddeutschland zu ähnlich waren, wodurch sich auch die Herbivorengemeinschaft an allen Standorten zu stark ähnelte.

Inzwischen ist *J. vulgaris* in zahlreichen Regionen der Welt, wie Australien, Neuseeland, Südafrika und Nord- und Südamerika, eingeführt, etabliert und verhält sich dort teils invasiv (Doorduyn et al. 2010; Bain 1991; Harper und Wood 1957). In invadierten Gebieten sind in der Regel keine spezialisierten Insekten vorhanden, sodass *J. vulgaris* Pflanzen eine andere Zusammensetzung und Konzentration der PA produzieren. Zusätzlich weisen *J. vulgaris* Pflanzen in invadierten Gebieten eine größere Blattoberfläche, eine höhere Photosyntheseaktivität und eine effizientere Stickstoffverwertung auf als in heimischen Gebieten. Dies führt zu schnellerem Wachstum und somit zu einem Vorteil gegenüber anderen Pflanzen (Lin et al. 2019; Joshi und Vrieling 2005).

J. vulgaris kann die Keimung von anderen Arten in seiner direkten Umgebung sowohl in ihrem heimischen als auch in ihrem nicht-heimischen Gebiet, durch Allelopathie verzögern und dezimieren. Diese Wirkung hat die Art aber auch auf ihre eigenen Keimlinge, sodass ein Konkurrenzvorteil eher nur schwach vorhanden ist (Möhler et al. 2018; Ahmed und Wardle 1994). Aufgrund ihres invasiven Potentials werden verschiedene Bekämpfungsmöglichkeiten erprobt. Neben mechanischer Entfernung, welche aufgrund der langen Blühperiode und der Produktion großer Samenmengen sehr mühselig ist, können Fraßfeinde wie *L. jacobaeae* oder *T. jacobaeae* eingesetzt werden (Schwarz et al. 2021). Außerdem können angelegte Wildblumenfelder in der Nähe von großen *J. vulgaris* Beständen die Besucherrate von Bestäubern verringern und so zur Abmilderung der Dominanz von *J. vulgaris* beitragen (Peter et al. 2021).

Es ist zu beobachten, dass *J. vulgaris* in Norddeutschland weiter expandiert und teilweise große Bestände mit sehr vielen Individuen etabliert (Gottschalk et al. 2020; Lin et al. 2019; Huckauf und Neumann 2017). Da die in dieser Studie erhobenen Daten bezüglich des PA Gehaltes und der PA Diversität weit streuen, kann allerdings nicht von einer gezielten Evolution ausgegangen werden. Vielmehr kann die große Diversität der PA in *J. vulgaris* in Norddeutschland als Ergebnis einer großen Metapopulation interpretiert werden. Dies deckt sich mit dem genetischen Profil von *J. vulgaris*, welches ebenfalls den Schluss zulässt, dass es sich in Norddeutschland um eine große und miteinander vernetzte Metapopulation von dieser Pflanzenart handelt.

5.2 Eigenschaft von *Lonicera periclymenum*

5.2.1 genetisches Profil von *Lonicera periclymenum*

Betrachtet man die Populationsgenetik weist *L. periclymenum* ein anderes Bild als *J. vulgaris* auf. Auf Amrum befinden sich offensichtlich genetisch abgegrenzte Populationen, zwischen denen wenig Austausch stattfindet. Dies zeigt die hohe genetische Differenzierung zwischen den Populationen. Auch in den Niederlanden wurde ein ähnliches Muster mit begrenztem Austausch der Populationen in verschiedenen Waldstücken gefunden (Grashof-Bokdam et al. 1998). Für dieses Muster kann es verschiedene Gründe geben. Die Ausbreitung von Pollen und Früchten spielt dafür eine große Rolle. Die Hauptbestäuber von *L. periclymenum* sind Hummeln, beispielsweise *Bombus hortorum*, welche meist ein Einzugsgebiet von etwa 200 m haben (Ottosen 1987). Die Früchte von *L. periclymenum* sind eine beliebte Nahrungsquelle zahlreicher Vogelarten, wodurch auch das Potential zu einer Ausbreitung auf längeren Strecken gegeben ist. Ottosen (1987) experimentierte auch mit isolierten Blüten von *L. periclymenum* in Dänemark und konnte zeigen, dass Autogamie bei der Bestäubung der Blüten eine bedeutende Rolle spielt und in 65 % der untersuchten Blüten zur Bildung von Samen führte. Er konnte Xenogamie lediglich in 20 % der Fälle beobachten, sah aber auch, dass fremdbestäubte Blüten signifikant mehr Samen produzierten. Früchte, welche aus Xenogamie hervorgegangen und dann nicht ausgebreitet wurden, sondern zu Boden fielen, tragen mit hoher Wahrscheinlichkeit zu dem in dieser Studie gefundenem genetischem Muster bei.

Ebenso spielt der anthropogene Einfluss eine Rolle. Fragmentierung von Habitaten kann, je nach Ökologie einer Pflanzenart, zum Verlust von genetischer Diversität führen (Young et al. 1996). Zwar sind die Populationen durch Straßen, Wege oder Heidelandschaften voneinander getrennt, jedoch kann man im Fall von Amrum nicht von einer klassischen Fragmentierung sprechen, da sich die Populationen wahrscheinlich nie alle in einem großen zusammenhängenden Waldstück befanden. Vielmehr ist davon auszugehen, dass durch jahrelange Anpflanzung zusammen mit immer wiederkehrenden Störungen durch beispielsweise Stürme, die Waldstücke nach und nach entstanden und von *L. periclymenum* besiedelt wurden. Die Daten zeigen, dass sich die Populationen 1 und 6 am deutlichsten von den restlichen Populationen abgrenzen. Population 1 befindet sich in einem sehr dicht bewachsenen Waldstück, was lediglich durch schmale Pfade durchschnitten wird. Daher ist anzunehmen, dass der Mensch als Verbreiter hier eine untergeordnete Rolle spielt. Ähnliches trifft auf Population 6 zu, welche sich in einem durch Heidelandschaft abgegrenztem Waldstück befindet, durch welches keine üblichen Wege führen. Die restlichen Populationen sind sehr leicht für Menschen erreichbar und liegen an Wegen, welche durch Fußgänger, Fahrradfahrer und teilweise kleinere motorisierte Fahrzeuge passiert werden können. Andererseits befindet sich Population 2 in einem ähnlichen Umfeld wie Population 1, hat aber mehr genetische Ausreißer und ist auch weniger deutlich gruppiert. Dies spricht gegen einen direkten Zusammenhang zwischen der Erreichbarkeit für Menschen und des genetischen Musters.

Es bleibt offen, wodurch genau der genetische Austausch der *L. periclymenum* Populationen behindert wird, nichtsdestotrotz zeigen die genetischen Daten der vorliegenden Studie, dass, im Gegensatz zu *J. vulgaris* in Schleswig-Holstein, Barrieren für den genetischen Austausch der *L. periclymenum* Populationen auf Amrum vorhanden sind.

5.2.2 Phorophyten von *Lonicera periclymenum*

Die Aufnahme der Phorophyten auf Amrum zeigt, dass *L. periclymenum* viele verschiedene Baumart als physische Stütze nutzt. Darunter viele Arten, die heimisch auf der Insel sind, wie *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula* und *Alnus glutinosa*. Am häufigsten wurde *L. periclymenum* emporwachsend an der invasiven *Prunus serotina* vorgefunden. Es ist bekannt, dass Lianen in den letzten Jahrzehnten in tropischen Wäldern an Abundanz und Biomasse dazugewonnen haben (Phillips et al. 2002). Aber

auch die Relevanz von Lianen für Wälder in den gemäßigten Zonen rückt weiter in den Fokus und es gibt vermehrte Hinweise, dass die Lianenabundanz auch dort zunimmt (Perring et al. 2020; Matthews et al. 2016; Laurance et al. 2014; Phillips et al. 2002; Schnitzer und Bongor 2002). Die Autoren Perring et al. (2020) zeigten beispielsweise, dass Lianen in temperierten Wäldern in Zentraleuropa zunehmen. Sie werteten Daten von 40 Standorten über einen Zeitraum von 38 Jahren aus. Insbesondere *Hedera helix* L. gewann an Raum und Individuenanzahl. Obwohl die Abundanz von *L. periclymenum* bei Betrachtung aller Standorte etwas rückläufig war, wurde an vielen Standorten auch eine Zunahme beobachtet, darunter auch einer im Nord-Westen Deutschlands. Da Lianen unter anderem Bäume als eine externe Stütze nutzen, um hochzuwachsen und ausreichend Licht zu erreichen, können sie zahlreiche Auswirkungen auf ihr Umfeld haben. Sie konkurrieren mit anderen Pflanzen um Nährstoffe, Wasser und Licht und können das Wachstum von Bäumen, deren Mortalität und Fertilität beeinträchtigen (Ingwell et al. 2010; Campanello et al. 2007; Phillips et al. 2002). Dadurch besteht die Möglichkeit, dass Lianen einen Einfluss auf die Artenzusammensetzung und die Struktur des Waldes haben (Ladwig und Meiners 2009). Zahlreiche Studien zeigen außerdem, dass Lianen besonders häufig an Waldrändern vorkommen und von Störungen wie beispielsweise Rodungen oder Stürmen, welche Waldränder erschaffen, profitieren (Schnitzer und Bongor 2002; Laurance et al. 2001). Diese könnten auch *L. periclymeum* auf Amrum zugutegekommen sein. Auf der Insel kam und kommt es häufig zu Störungen. Die Stürme „Anatol“ im Jahr 1999 und „Kyrill“ im Jahr 2007 richteten massiven Schaden im Amrumer Wald an und schufen Lichtungen und Ränder (Bergwaldprojekt e.V. 2010). Außerdem sind die Waldstücke durch zahlreiche Verbindungswege für Anwohner und Gäste fragmentiert, wodurch viele Waldränder mit höherem Lichteintrag entstanden sind. Einige Studien aus tropischen Regionen zeigen, dass Lianen Baumbeständen schaden, indem sie beispielsweise die Regeneration nach Störungen verzögern (Schnitzer und Bongor 2002). In gemäßigten Breiten scheint dieser Zusammenhang geringer zu sein. So stellen Ladwig und Meiners (Ladwig und Meiners 2009) fest, dass Lianen in einem Waldgebiet in New Jersey (USA) nur einen geringen Einfluss auf das Wachstum von nur einigen Baumarten hatten. Die gleichen Autoren schlussfolgerten auch, dass Lianen häufiger in Vergesellschaftung mit Sukzessionsbaumarten zu finden sind (Ladwig und Meiners 2010). In ihrem Ursprungsgebiet gilt *P. serotina* als eine solche Sukzessionsbaumart, da sie zwar im Schatten keimt, später aber viel Licht braucht und mit fortschreitender

Sukzession meist an Dominanz verliert (Marquis 1990; McVaugh 1951). Auf Amrum findet man die Liane *L. periclymenum* besonders oft an *P. serotina* ranken, was darauf hindeutet, dass steigende Abundanz des invasiven Phorophyts einen wichtigen Beitrag zur Expansion der heimischen Liane *L. periclymenum* auf Amrum leistet.

5.2 Einfluss der invasiven Art *Prunus serotina*

Die Daten dieser Studie zeigen, dass *L. periclymenum* vor allem die invasive Art *Prunus serotina* als Phorophyt nutzt. Dabei bleibt jedoch unklar, ob der bevorzugte Bewuchs von *P. serotina* in irgendeiner Weise vorteilhaft für die Liane ist, oder ob die Beobachtung der vergleichsweise hohen Abundanz des Phorophyts geschuldet ist. *P. serotina* ist eine aus Nordamerika stammende, nach Europa eingeschleppte invasive Art, welche sich unter anderem an den deutschen Küsten und insbesondere auf den Nordfriesischen Inseln stark vermehrt (Hahn 2006).

Die Pflanze ist in ganz Schleswig-Holstein zu finden und insbesondere auf der Insel Amrum sehr zahlreich und in unterschiedlichen Alterszuständen vorhanden (eigene Beobachtung). In lichten Wäldern zieht sie eine Strauchschicht in den Wald ein und beeinflusst somit sowohl Pflanzen als auch Tiere, welche dort leben. Intrinsic Eigenschaften von gebietsfremden Arten, können zu einer erfolgreichen Invasion beitragen. Zu diesen erfolgversprechenden Eigenschaften gehören beispielsweise ein großes ursprüngliches Verbreitungsgebiet, eine effektive Ausbreitung der Samen über größere Distanzen, ein hoher Reproduktionserfolg, eine schnelle Adaptation und eine hohe genetische Diversität (Richardson und Pyšek 2016; Bucharova und van Kleunen 2009; Hanspach et al. 2008; Williamson und Fitter 1996b). Einige dieser Eigenschaften treffen auch auf die in Europa invasive Art *P. serotina* zu. Die zahlreichen, sukzessive reifenden dunkelroten Früchte werden häufig von Vögeln und Säugetieren verbreitet und können somit auch längere Strecken überwinden und leicht vom Festland auf Inseln gelangen und umgekehrt (Konrade et al. 2019; Marquis 1990; Starfinger 1990). Genetische Untersuchungen von *P. serotina* in Norddeutschland deuten darauf hin, dass dies für die Insel Amrum und das Festland der Fall ist und es einen Austausch von Samen gibt (Jung et al. 2019). Zudem besitzt *P. serotina* eine breite ökologische Amplitude und kann auf verschiedenen Böden keimen (Vanhellemont 2009; Marquis 1990; Starfinger 1990). Weiterhin sind Stockausschläge, Ausläuferbildung und eine langanhaltende Blühperiode Faktoren, welche die Etablierung von *P. serotina* auf Amrum begünstigen.

P. serotina wurde mehrfach aus verschiedenen heimischen Gebieten nach Europa eingeführt (Starfinger et al. 2003; Starfinger 1991). Somit wurden wahrscheinlich auch viele verschiedenen Genotypen importiert, wodurch sich die genetische Diversität automatisch vergrößerte. Hinzu kommt, dass Bäume generell weniger unter Gründereffekten leiden als einjährige Pflanzen. Durch eine lange juvenile Phase ohne Reproduktion, entsteht bei Kolonisierungsprozessen ein Zeitfenster, indem neue Genotypen eingebracht werden können. Findet Reproduktion erst statt, wenn zahlreiche verschiedene Genotypen Vorort sind, werden Gründereffekte abgemildert (Austerlitz et al. 2000; Hamrick und Godt 1996). Ein- oder zweijährige Pflanzen reproduzieren sich viel schneller, sodass es oft die Nachkommen weniger Individuen beziehungsweise Genotypen sind, die eine neue Population gründen. Für die *P. serotina* nah verwandte Art, *Prunus avium*, konnte gezeigt werden, dass jüngere, kürzlich etablierte Populationen eine ähnlich hohe genetische Diversität haben, als ältere, schon lange etablierte Populationen (Mariette et al. 1997).

Zunächst als Zierpflanze in Gärten und Parks geschätzt, wurde *P. serotina* später im 19. Jahrhundert auch zum Schutz von Nadelbaumbeständen vor Feuer und zur Holzgewinnung angepflanzt (Nyssen et al. 2018). Mitte des 20. Jahrhunderts änderte sich der Umgang mit der Spätblühenden Traubenkirsche und sie wurde nicht mehr gezielt angepflanzt, sondern regional als Bedrohung wahrgenommen. Auch heute herrscht keine Einigkeit darüber, wieviel Schaden durch *P. serotina* in europäischen Wäldern verursacht wird (Nyssen et al. 2018; Aerts et al. 2017; Starfinger et al. 2003). In ihrer Heimat, dem Nord-Osten Amerikas, ist *P. serotina* eine Sukzessionsart, welche im Schatten, oft ihrer Mutterpflanzen, keimen kann (Marquis 1990; McVaugh 1951). Langfristig überleben diese Sämlinge aber nur, wenn ausreichend Licht vorhanden ist und sie zu einer bestimmten Größe heranwachsen können. Auch später in ihrer Entwicklung sind *P. serotina* Pflanzen schattenintolerant und daher wenig konkurrenzstark (Marquis 1990). Die Entstehungsgeschichte und auch das heutige Habitat Amrum bieten *P. serotina* gute Bedingungen für eine Invasion und Expansion.

5.3 Anfällige Systeme

5.3.1 Amrum

Der geographische Schwerpunkt dieser Arbeit ist das in Norddeutschland liegende Schleswig-Holstein und die dazu gehörige Insel Amrum. Amrum ist zusammen mit Sylt und Föhr Teil der Nordfriesischen Inseln. Deren erste Vorläufer entstanden vor etwa 125.000 Jahren, indem sich Ablagerungen während der vorletzten Kaltzeit, der Saalekaltzeit, bildeten (Schmidtke und Lammers 2004). Auch danach spülten Fluten immer wieder Sedimente an oder schwemmen diese weg, sodass Amrum heute in fünf Naturlandschaften unterteilt werden kann. Im Westen, zur Nordsee hin gelegen befindet sich der Kniepsand. Dieser wird ostwärts von den Dünen gefolgt, welche sich nochmals in junge Dünen auf dem Kniepsand, und alte Dünen unterteilen lassen (Türk 1994). Danach erstreckt sich die Geest, an welche sich nach Osten hin die Marsch anschließt. Schließlich geht die Insel mit dem Watt langsam wieder ins Meer über (Türk 1995, 1994). Diese Naturlandschaften sind der Grundstein für die auf ihnen entstandene Vegetation. Die Gehölze und Waldstücke auf der Insel Amrum befinden sich heute hauptsächlich auf der Geest. Auf der Insel Amrum gibt es heute keine rein ursprüngliche Vegetation mehr, da alle Habitate stark durch menschlichen Einfluss geprägt sind (Türk 1994). Die frühen Siedler nutzen beispielsweise die Dünen als Weidefläche für ihr Vieh oder zur Gewinnung von Reed, um Häuser damit zu decken. Wald wurde abgeholzt, um die Fläche als Ackerland zu schaffen oder um ebenfalls als Weidefläche genutzt zu werden, sodass es bis ins 19. Jahrhundert keinen Wald mehr auf Amrum gab (Türk 1994; Firbas 1952; Ernst 1934). Pollenanalysen zeigen aber, dass es im Neolithikum Gehölze auf Amrum gab. Man fand beispielsweise Pollen von Erlen (*Alnus sp.*), Birken (*Betula sp.*), Haseln (*Corylus sp.*), Eichen (*Quercus sp.*) und Buchen (*Fagus sp.*) (Ernst 1934). Im 19. und 20. Jahrhundert wurden schließlich vermehrt Gehölze auf Amrum, als Schutz vor Wind, zur Gewinnung von Holz und zur Lenkung der Feriengäste, angesiedelt. Viele dieser angesiedelten Arten gedeihen unter den gegebenen Bedingungen, wie einem hohen Salzeintrag aus dem Meer oder Sandflug, nur schlecht oder wurden durch die Kaninchenplage wieder dezimiert (Bergwaldprojekt e.V. 2010; Türk 1995). Zusätzlich kam es immer wieder auch zu Schäden durch Stürme im Baumbestand. So sorgten Orkane wie „Anatol“ im Jahr 1999 und „Kyrill“ in 2007 sowie Schädlinge immer wieder für den Verlust von Baumbeständen und den damit einhergehenden lichten Flächen (Bergwaldprojekt e.V.

2010). Diese gestörten Flächen kann *P. serotina* besonders gut für sich nutzen. Sie ist ein in Europa weit verbreiteter Neophyt, welcher ab dem 17. Jahrhundert gezielt in Europa, in Schleswig-Holstein und auf Amrum angepflanzt wurde (Nyssen et al. 2018; Petersen 2016; Vanhellemont 2009; Starfinger 1997; Türk 1995; Starfinger 1990). Im naturfernen Habitat von Amrum findet *P. serotina* gute Bedingungen zum Keimen und zur weiteren Entwicklung. Die Vegetation auf Amrum ist heute reich an Nadelbäumen, vor allem Schwarzkiefern (*Pinus nigra*) und Sitka-Fichten (*Pinus sitchensis*) (Bergwaldprojekt e.V. 2010), unter denen sich *P. serotina* leicht verjüngen kann (Vanhellemont 2009). Vielerorts auf Amrum sieht man eine Strauchschicht, welche fast ausschließlich aus *P. serotina* besteht (eigene Beobachtung). Unter dieser Schicht ist die Diversität der Arten in der Krautschicht geringer als an Standorten ohne *P. serotina* in der Strauchschicht, daher können auch die neu angepflanzten, heimischen Baumarten mangels Lichtverfügbarkeit nicht wachsen (Godefroid et al. 2005; Starfinger 1990). Die Ergebnisse der Phorophytenzählung zeigt, dass die Liane *L. periclymenum* gerade von dieser von *P. serotina* dominierten Strauchschicht zu profitieren scheint, indem sie besonders viele potenzielle Klettermöglichkeiten vorfindet.

Studien, welche in ähnlichen Habitaten durchgeführt wurden, zeigen, dass *P. serotina* in älteren Stadien keine dichte Laubdecke mehr bildet, sodass andere Baumarten wie beispielsweise Rotbuchen und Traubeneichen unter ihr keimen und wachsen können (Nyssen et al. 2018; Hamm et al. 2017; Starfinger 1991). Daher besteht die Möglichkeit, dass *P. serotina* auch ohne menschliches Eingreifen mit der Zeit, wie es in ihrer Heimatregion zu beobachten ist, an Dominanz verliert. Ob dies auch auf Amrum der Fall sein könnte, ist zweifelhaft. Sowohl gestörte Habitate, als auch Inseln sind besonders anfällig für ökologische Schäden durch invasive Arten (Richardson und Pyšek 2016; van Kleunen et al. 2015; Waldner 2008; Richardson und Pyšek 2006). Beides trifft auf Amrum zu. Aufgrund des auch aktuell noch starken anthropogenen Einflusses, auf der bei Feriengästen beliebten Insel, kann auch nicht davon ausgegangen werden, dass *P. serotina* durch einen natürlichen Verlauf der Sukzession zurückgedrängt wird. Zudem fehlen auf Amrum, sowie im restlichen Europa, jegliche natürlichen Feinde. In ihrer amerikanischen Heimat wird die Art von Pilzen befallen, welche für eine Dezimierung sorgen (Reinhart et al. 2003). Es ist anzunehmen, dass das massiv gestörte Habitat Amrum ideale Bedingungen für die Invasion von *P. serotina* bietet und somit auch für *L. periclymenum* vorteilhaft ist, indem

sie *P. serotina* als Phorophyt nutzt. Um den ökologischen Vorsprung von *P. serotina* gegenüber heimischen Arten auf Amrum auszugleichen, ist ein menschlicher Eingriff wahrscheinlich nötig, um aus dem Forst auf Amrum mittel- und langfristig einen naturnäheren Wald zu entwickeln.

5.3.2 Schleswig-Holstein

Auf Grund seiner Entstehungsgeschichte, ist auch Schleswig-Holstein ein für die Besiedlung durch Pflanzen, verglichen mit dem restlichen Deutschland, besonderes Gebiet. Da Schleswig-Holstein zunächst komplett und später in der Erdgeschichte teilweise von einem Eisschild bedeckt war (Schmidtke und Lammers 2004; Gesellschaft für Schleswig-Holsteinische Geschichte), ist davon auszugehen, dass sämtliche Pflanzen, welche sich präglazial dort angesiedelt hatten, komplett verdrängt wurden (Knuth 1891). Funde in Bernstein zeigen, dass die Norddeutsche Tiefebene vor der Saale-Kaltzeit durch Nadelbäume, wahrscheinlich Kiefern (*Pinus sp.*), besiedelt war. Nachdem Schleswig-Holstein während des Miozäns (von vor 23 Mio. Jahren bis vor 5 Mio. Jahren) großflächig von Wasser bedeckt war, entsprach die Flora im darauffolgenden Pleistozän wahrscheinlich eher der des jetzigen Zeitalters mit Erlen (*Alnus sp.*), Weiden (*Salix sp.*), Waldkiefern (*Pinus. silvestris*), Stieleichen (*Quercus robur*), Rotbuchen (*Fagus silvatica*) und vielen mehr (Knuth 1891). Die Gletscher der darauffolgenden Saale-Kaltzeit ließen den Pflanzen in Schleswig-Holstein keinen Raum, so dass das Land nach dem Rückgang der Gletscher erst wieder neu besiedelt werden musste. Von Süden kommend, wanderten zunächst Arten mit kurzer Vegetations- und Blühdauer ein (Knuth 1891). Die zweite Kaltzeit bedeckte nur etwa die Hälfte des heutigen Schleswig-Holsteins mit Eis, sodass an ihrem Ende, die Pflanzen von Westen her, die Ostseeküste besiedelten (Knuth 1891). Die ersten Menschen kamen wahrscheinlich im 13. Jahrtausend v. Chr. nach Schleswig-Holstein und fingen spätestens im 3. Jahrtausend vor Christus an sesshaft zu werden und Ackerbau zu betreiben, womit auch ihr Einfluss auf die Flora von Schleswig-Holstein begann (Knuth 1891; Gesellschaft für Schleswig-Holsteinische Geschichte).

Wann genau das Jakobskreuzkraut, *Jacobaea vulgaris* Gaertn., Schleswig-Holstein nach den Kaltzeiten besiedelt hat, bleibt Spekulation. Auch die populationsgenetischen Untersuchungen dieser Arbeit lassen nicht auf eine Ursprungspopulation, welche als Quelle für die Besiedlung diene, schließen. Wie in vorangegangenen Studien

beschrieben, zeigt sich vielmehr, dass *J. vulgaris* in Norddeutschland eine enorme Vielfalt entwickelt hat, sowohl genetisch als auch in Bezug auf die Inhaltsstoffe (Jung et al. 2020; Jung et al. 2017). Seit den 1990er expandiert die Art in Schleswig-Holstein stark, bildet teilweise Massenbestände und wird als heimische Problemart angesehen (Lin et al. 2019; Huckauf und Neumann 2017). Der Erfolg von *J. vulgaris* in dieser Region ist, wie auch für *L. periclymenum* auf Amrum, wahrscheinlich zu einem großen Teil auch auf menschlichen Einfluss zurückzuführen. Da die Samen von *J. vulgaris* in dicht besiedelten Habitaten, wie artenreiches Feuchtgrünland oder Trockenrasen, schlecht keimen können, kann sich die Art besonders erfolgsversprechend in kürzlich gestörten und ungesättigten Habitaten etablieren. Dazu gehören unter anderem extensiv bewirtschaftete Wiesen, Brachflächen, Straßenränder und stark genutzte Pferdeweiden (Huckauf und Neumann 2017). Zudem zeigen Beobachtungen, dass sich große Bestände auch ohne menschliches Eingreifen mit der Zeit wieder verringern (Huckauf und Neumann 2017; van de Voorde et al. 2012; Bezemer et al. 2006). Dieses Beispiel zeigt, dass nicht nur gebietsfremde Arten, welche durch den Menschen in neue Gebiete transportiert werden, invasiv werden können, sondern auch heimische Arten, durch menschlichen Einfluss stark expandieren können.

5.4 Positive Auswirkungen von expandierenden Pflanzenarten

Ob eine Invasion oder Expansion erfolgreich ist, hängt von zahlreichen Faktoren ab. Intrinsische Attribute der Pflanzenart, wie Länge der Blühperiode, Pflanzengröße, Anzahl der produzierten Samen oder generative Reproduktion (Burton et al. 2010; Bucharova und van Kleunen 2009; Richards et al. 2006; Richardson und Pyšek 2006), sowie Attribute der invadierten Habitate, wie Wasser- und Nährstoffverfügbarkeit, Störungshäufigkeit oder Klima (Naeem et al. 2012) spielen eine große Rolle in diesem Prozess. Handelt es sich um eine nicht-heimische Art, kommt noch ihre Einführungsgeschichte hinzu. Wie viele Propagule in welchem Zeitraum in ein neues Gebiet gelangen, trägt entscheidend dazu bei, ob sich die neue Art etablieren kann oder nicht (Simberloff 2009; Richardson und Pyšek 2006; Pyšek et al. 2005). Nur wenn alle diese Faktoren positiv zusammenspielen, kann sich eine Pflanzenart in einem neuen Gebiet etablieren. In der Regel ist dies für etwa 0,1 % der in andere Gebiete transportierten Arten der Fall (Vanhellemont 2009; Williamson und Fitter 1996b). Die Forschung konzentriert sich meist auf die negativen Folgen solcher Invasionen, dabei

gibt es auch Fälle, in welchen die Auswirkungen auf die invadierten Habitate neutral oder positiv sind (Powell et al. 2013; Eviner et al. 2012; Bjerknes et al. 2007; Davis et al. 201). Auch *P. serotina* hat vorteilhafte Auswirkungen, insbesondere auf Tiere. So fand man beispielsweise 60 verschiedene heimische Insekten, darunter Coleoptera, Hemiptera, Hymenoptera, Lepidoptera und Thysanoptera im nicht-heimischen Verbreitungsgebiet von *P. serotina*, die mit und von der Pflanze lebten (Meijer et al. 2012; Nowakowska und Halarewicz 2006). Vögel und Säugetiere, insbesondere Füchse profitieren von den zahlreichen Früchten als Nahrungsquelle und tragen so zu einer weiten Verbreitung der Samen bei (Deckers et al. 2008; Sebert-Cuvillier et al. 2008). Schließlich hat *P. serotina* auch einen positiven Effekt auf heimische Pflanzen, wie zum Beispiel der Liane *Lonicera periclymenum*, indem sie durch Aufbau einer Strauchschicht eine Rankhilfe bietet und so das Klettern ermöglicht.

Im Gegensatz zu *P. serotina* ist *J. vulgaris* eine einheimische Art, welche schon seit Langem Teil der Flora Mitteleuropas und Schleswig-Holsteins ist. Daher nimmt sie eine wichtige Position im Ökosystem ein und ist Nahrungsquelle für zahlreiche Insekten verschiedenster Ordnungen (zum Beispiel Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera, Coleoptera) (Voigt und Brockmüller 2016; Kassebeer 2015; Harper und Wood 1957). Manche Spezialisten sind direkt von *J. vulgaris* abhängig. Diese Insekten sind wiederum Nahrung für Vögel oder Säugetiere, sodass *J. vulgaris* als Nahrung eine Grundlage für viele heimische Tiere ist. Zudem blüht *J. vulgaris* über einen langen Zeitraum hinweg, bis in den November hinein, zu einer Zeit im Jahr, in der das Nahrungsangebot für Insekten vergleichsweise gering ist (Gottschalk et al. 2020; Huckauf und Neumann 2017; Harper und Wood 1957). Somit ist *J. vulgaris* ein wichtiger Baustein, um die Diversität der Fauna in Schleswig-Holstein zu gewährleisten. Problematisch wird *J. vulgaris* in erster Linie für andere Pflanzen aufgrund der Konkurrenz um Raum und für den Menschen und dessen Nutztiere durch seinen Gehalt an toxischen Pyrrolizidinalkaloiden.

5.6 Fazit und Ausblick

Diese Arbeit zeigt, dass sowohl heimische Pflanzenarten als auch gebietsfremde Pflanzenarten in anthropogen beeinflussten Habitaten stark expandierende und so die Diversität in diesen Habitaten verändern können. Die konkreten Beispiele dieser Arbeit, das Jakobskreuzkraut und das Wald-Geißblatt, aber auch die invasive Spätblühende Traubenkirsche (Jung et al. 2019) bilden lokale Massenbestände und

beeinflussen so die Diversität ihrer Habitate. Ihre intrinsischen Eigenschaften, wie beispielsweise genetische Diversität, Toxizität oder die Fähigkeit von Störungen zu profitieren, tragen zu ihrem Expansionserfolg bei. *J. vulgaris* weist in Norddeutschland sowohl eine hohe genetische Differenzierung und Diversität auf als auch eine hohe Diversität an PA auf, was eine hilfreiche Grundlage für die Expansion in neue Gebiete ist. In künftigen Studien wäre es interessant zusätzliche Informationen zu den Sammelorten, wie etwa Bodenproben oder die Insektengemeinschaft, zu erfassen. Dies würde möglicherweise mehr Erklärungen für die Vielzahl an detektierten PA bringen. Im Gegensatz zu *J. vulgaris*, weist *L. periclymenum* keine große genetische Differenzierung auf. Die Erwartung, dass *L. periclymenum* die invasive Art *P. serotina* häufig als Trägerpflanze nutzt, konnte bestätigt werden. Um eine noch präzisere Aussage zu treffen, wäre es nützlich gewesen, die gesamte Vegetation an möglichst vielen Standorten von *L. periclymenum* aufzunehmen. Aufgrund dessen würde sich zeigen, ob sich *L. periclymenum* auf Amrum vermehrt an Lichtungen und Waldrändern ansiedelt, oder, aufgrund der Strauchschicht welche *P. serotina* bildet, sich auch in dichter Vegetation vermehren kann. Dies sollte bei künftigen Arbeiten berücksichtigt werden.

Es gibt Hinweise darauf, dass es hauptsächlich stark menschlich beeinflusste Habitate sind, welche die Invasionen und Expansionen fördern, vermutlich deutlich stärker als intrinsische Eigenschaften der Pflanzenarten. Dies spricht grundsätzlich dafür, dass es in Bezug auf invasive und expansive Arten sinnvoll ist mehr naturnahe Lebensräume und mehr Schutzgebiete auszuweisen, da diese weniger anfällig sind als stark beeinflusste Gebiete (Bundesamt für Naturschutz 2005).

Seit über 15 Jahren hat die Thematik invasiver Arten grundsätzlich Einzug in den gesetzlichen Naturschutz gefunden. Im Jahr 2004 hat der Europarat im Rahmen der Berner Konvention die Strategie zum Umgang mit invasiven gebietsfremden Arten veröffentlicht (Genovesi und Shine 2004). Darauf aufbauend hat die EU eine Liste relevanter invasiver Arten erarbeitet und in einer weiteren Verordnung Präventions-, und Kontrollmaßnahmen für diese Arten festgelegt (Europäische Parlament 2014). Zusätzlich setzt das Bundesnaturschutzgesetz die europäischen Vorgaben in nationales Recht um (Bundesamt für Naturschutz 2009). *P. serotina* ist eine der 38 Arten der Naturschutzfachlichen Invasivitätsbewertung gebietsfremder Gefäßpflanzenarten (Kategorie Managementliste) und ist dort als invasiv eingestuft (Nehring et al. 2013). Daraus resultiert, dass konkrete Maßnahmen zur Dezimierung

vorgesehen sind. *J. vulgaris* findet sich als heimische Art definitionsgemäß nicht auf einer dieser Listen wieder, dennoch wird in Schleswig-Holstein empfohlen, es mit verschiedenen Maßnahmen zu bekämpfen, wenn es droht eine Gefahr für den Menschen oder Nutztiere zu werden (Huckauf und Neumann 2017). Für *L. periclymenum* gibt es in Deutschland keine Handlungsempfehlungen.

Aus diesen Handlungsanweisungen resultiert die Frage, was durch diese Maßnahmen geschützt wird beziehungsweise geschützt werden soll. Im Falle des Jakobskreuzkrautes ist die Antwort vergleichsweise einfach. Durch eine gezielte Bekämpfung sollen Mensch und Tier vor gesundheitlichen Gefahren geschützt werden. Dennoch weist das Ministerium für Energiewende, Landwirtschaft, Umwelt, Natur und Digitalisierung in Schleswig-Holstein ausdrücklich darauf hin, dass eine Bekämpfung in der Regel nicht notwendig ist und nur in Ausnahmefällen erfolgen sollte (Huckauf und Neumann 2017). Für die Spätblühende Traubenkirsche stellt sich die Sachlage differenzierter dar. Traditionell hat der Naturschutz in Deutschland einen bewahrenden Charakter. Bewahrt werden soll, was dem Menschen nutzt, unabhängig von der Entstehung eines Lebensraums. Eine weitere Strömung des Naturschutzes vertritt den Standpunkt jegliches menschliche Eingreifen zu unterlassen und der Natur sozusagen „freien Lauf“ zu lassen. Dabei wird jedoch oft außer Acht gelassen, dass auch Artenreiche Biotop oder Landschaften, welche auf menschliche Pflege angewiesen sind, verloren gehen würden (Kowarik 2008). Auch ist der Begriff Einwanderung teilweise per se negativ behaftet, was zu einer grundsätzlichen Skepsis gegenüber gebietsfremden Arten führt (Eser 2004). Diese Haltung sollte aber gerade im Angesicht des Klimawandels überdacht werden. Dieser wird in Zukunft die Artenzusammensetzung vieler Habitate weiter verändert und es gebietsfremden Arten noch leichter machen, sich zu etablieren (Nehring et al. 2013; Kleinbauer et al. 2010; Kettunen et al. 2008). Daraus ergibt sich die Frage, inwieweit die Veränderung unserer Habitate und Ökosysteme überhaupt aufgehalten werden kann und sollte. Anstatt gebietsfremde Arten pauschal negativ zu betrachten, sollte man den Einzelfall genau prüfen (Klingstein und Otto 2008) und nur dann Maßnahmen ergreifen, wenn die Diversität der Arten oder die genetische Diversität in einem Habitat gefährdet werden. Zudem sollte man auch die Chancen in Betracht ziehen, welche gebietsfremde Arten mitbringen können. So könnten künftig Arten aus wärmeren und trockeneren Gebieten den Verlust von Arten ausgleichen, welche im Zuge des Klimawandels abwandern und so die Diversität der Pflanzenarten in Deutschland aufrecht zu erhalten, anstatt sie zu

gefährden. So bleibt es auch in Zukunft nach wie vor eine Herausforderung für den Naturschutz, jeden Einzelfall von expandierenden Pflanzenarten genau zu prüfen, um Maßnahmen empfehlen zu können und dabei stets die bevorstehenden Herausforderungen bezüglich des Klimawandels und der Globalisierung mit zu berücksichtigen. Für Schleswig-Holstein und Amrum im Speziellen bleibt es interessant zu beobachten und in künftigen Arbeiten zu prüfen, ob *J. vulgaris* und *L. periclymenum* weiter expandieren oder ob sich das Blatt, aufgrund von klimatischen Veränderungen oder menschlichen Eingreifens, wendet.

6. Abbildungsverzeichnis

- Abbildung 1: Habitus von *Jacobaea vulgaris* A) Übersicht einer Pflanze mit Sprossachse und Blütenköpfchen, B) Blütenköpfchen mit Zungen und Röhrenblüten, C) Köpfchen mit Pappussen der Früchte. 13
- Abbildung 2: Die Liane *Lonicera periclymenum*. A) Übersicht, B) Blütenstand mit aufgeblühten Röhren, C) Blätter und junger Fruchtstand, D) Fruchtstand mit roten Beeren. 15
- Abbildung 3: Sammelorte der *Jacobaea vulgaris* Proben. Verändert nach Jung et al. 2020. 18
- Abbildung 4: Standorte der beprobten Populationen *Lonicera periclymenum* auf Amrum und dem Festland. 21
- Abbildung 5: Hauptkoordinatenanalyse der ISSR-PCR Ergebnisse der genetischen Ähnlichkeit von *J. vulgaris* in Norddeutschland. Koordinate 1 erklärt 8,63 % der Variabilität und Koordinate 2 erklärt 7,63 % der Variabilität. Die farbigen Symbole kennzeichnen die Zugehörigkeit der untersuchten Individuen zu den beprobten Standorten/Populationen. Die Nummerierung der Standorte erfolgte gemäß Tab. 1. Verändert nach Jung et al. 2017. 34
- Abbildung 6: Hauptkoordinatenanalyse der AFLP-PCR Ergebnisse der genetischen Ähnlichkeit von *J. vulgaris* in Norddeutschland. Koordinate 1 erklärt 28,96 % der Variabilität und Koordinate 2 erklärt 9,52 % der Variabilität. Die farbigen Symbole kennzeichnen die Zugehörigkeit der untersuchten Individuen zu den beprobten Standorten/Populationen. Die Nummerierung der Standorte erfolgte gemäß Tab. 1. Verändert nach Jung et al. 2020. 36
- Abbildung 7: Strukturformel der sechs häufigsten PA in *J. vulgaris* Individuen in Norddeutschland. Verändert nach Jung et al. 2020. 38
- Abbildung 8: PA Gehalt, Zusammensetzung und Chemotypeneinteilung von *J. vulgaris*. A) Durchschnittlicher PA Gehalt in mg/kg Trockenmasse der Individuen pro Population (\pm SEM). Zunächst wurde der Gesamt-PA-Gehalt jedes Individuums berechnet und anschließend der mittlere Gehalt aller Individuen pro Population. Signifikante Unterschiede zum gemittelten PA-Gesamt-Gehalt (gestrichelte Linie) sind durch ein * gekennzeichnet. B) PA-Diversität der Populationen, dargestellt durch die mittlere Anzahl der verschiedenen PA, die in den Populationen nachgewiesen wurden (\pm SEM). Signifikante Unterschiede zur gemittelten Gesamtanzahl der PA (gepunktete Linie) sind durch * gekennzeichnet. C) Kategorisierung der Chemotypen von *J. vulgaris*: Unterschied in der relativen Abundanz von Erucifolin und Jacobin pro Population. Balken unter 0 zeigen Jacobine-Typ und Balken über 0 zeigen Populationen vom Erucifolin-Typ an. * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$. Verändert nach Jung et al. 2020. 40

Abbildung 9: Durchschnittliche PA Zusammensetzung der *J. vulgaris* Populationen. Der prozentuale Anteil der einzelnen PA aller Individuen wurde gemittelt und in der Population zusammengefasst. Es wurden nur PA berücksichtigt, welche mehr als 2 % der Gesamtmenge ausmachen. Verändert nach Jung et al. 2020..... 41

Abbildung 10: Hauptkoordinatenanalyse (PCoA) der genetischen Ähnlichkeit von *L. periclymenum* Individuen auf Amrum (Pop. 1-6) und in St. Peter Ording (Pop. 7). A) PCoA mit Ausreißer Individuen. Koordinate 1 erklärt 31,38 % der Variabilität und Koordinate 2 erklärt 13,29 % der Variabilität. B) PCoA ohne Ausreißer Individuen. Die farbigen Symbole kennzeichnen die Zugehörigkeit der untersuchten Individuen zu den beprobten Standorten/Populationen. Die Nummerierung der Standorte erfolgte gemäß Tab. 2..... 43

Abbildung 11: Anzahl und Arten Phorophyten von *Lonicera periclymenum* auf Amrum. 44

7. Tabellenverzeichnis

Tabelle 1: Sammelorte, Koordinaten und Probengröße von <i>J. vulgaris</i> . ISSR = Inter-simple-sequence-repeats, AFLP = Amplified fragment-length polymorphism.....	19
Tabelle 2: Sammelorte, Koordinaten und Probengröße von <i>L. periclymenum</i>	20
Tabelle 3: Getestete ISSR-PCR Primer. A.T. = Annealing Temperatur, B&B = Betain und BSA, X = für die finale Analyse verwendet.....	24
Tabelle 4: PCR Protokoll für die ISSR-PCR.	25
Tabelle 5: Cycler-Einstellung für die ISSR-PCR.....	25
Tabelle 6: Für die Restriktion genutzte Enzyme mit deren Erkennungssequenz und Schnittstelle.	27
Tabelle 7: In der AFLP-Analyse verwendete Liganden und Primer mit der dazugehörigen Nukleotidsequenz.....	27
Tabelle 8: Verwendete Mengen an Reagenzien für die AFLP-PCR.....	28
Tabelle 9: Verwendetes Cyclerprogramm für die AFLP- PCR.....	28
Tabelle 10: Einstellungen für die vDIA Messungen am Q Exactive Focus (Thermo Scientific).	30
Tabelle 11: HPLC – Elutionsgradient der <i>J. vulgaris</i> Proben.....	31
Tabelle 12: AMOVA (analysis of molecular variance) der genetischen Diversität nach ISSR-PCR Analyse von <i>J. vulgaris</i> . Phip = Differenzierung, *p = 0,01.	33
Tabelle 13: Genetische Diversität nach ISSR-PCR der einzelnen <i>J. vulgaris</i> Populationen. N = Probenanzahl, Loc. = Anzahl Loci, Loc. P. = Anzahl polymorpher Loci, PLP (%) = Prozent der polymorphen Loci, He. = erwartete Heterozygotie, SE (Hj) = Standardfehler von He. Verändert nach Jung et al. 2017.	34
Tabelle 14: AMOVA (analysis of molecular variance) der genetischen Diversität nach AFLP-PCR Analyse von <i>J. vulgaris</i> . Phip = Differenzierung, *p = 0,01. Verändert nach Jung et al. 2020.....	35
Tabelle 15: Genetische Diversität nach AFLP-PCR der einzelnen <i>J. vulgaris</i> Populationen. N = Probenanzahl, Loc. = Anzahl Loci, Loc. P. = Anzahl polymorpher Loci, PLP (%) = Prozent der polymorphen Loci, Hj. = erwartete Heterozygotie, SE (Hj) = Standardfehler von Hj. Verändert nach Jung et al. 2020.	37

Tabelle 16: Die zehn mengenmäßig meistvorhandenen Pyrrolizidinalkaloide aus <i>J. vulgaris</i> Individuen in Norddeutschland. Aufgrund einer Coelution wurden Senecionine und Senecivernine sowie deren N-Oxide jeweils als Summe quantifiziert. SEM = Standardfehler. Verändert nach Jung et al. 2020.....	38
Tabelle 17: AMOVA der genetischen Diversität von <i>L. periclymenum</i> . Phip = Differenzierungsgrad, *p = 0,001.....	42
Tabelle 18: Genetische Diversität der <i>L. periclymenum</i> Individuen basierend auf ISSR-PCR. N = Anzahl der Proben, Loc. = Anzahl der Loci, Loc P. = Anzahl polymorpher Loci, PLP [%] = Prozent polymorpher Loci, Hj = erwartete Heterozygotie, SE (Hj) = Standardfehler von HJ.....	43
Tabelle 19: Gehalt aller in <i>J. vulgaris</i> Proben gefundenen PA. [M+H] ⁺ = exakte Masse des Addukts, Ret. = Retentionszeit, SEM = Standardfehler, CycNO = zyklische Diester- N-Oxid, cyc = zyklische Diester, oto = Otonecin, cyc_gl = PA Glykosid, pla = Platynecin.....	88

8. Literaturverzeichnis

- Aerts, R.; Ewald, M.; Nicolas, M.; Piat, J.; Skowronek, S.; Lenoir, J. et al. (2017): Invasion by the Alien Tree *Prunus serotina* Alters Ecosystem Functions in a Temperate Deciduous Forest. In: *Frontiers in plant science* 8, S. 179.
- Ahmed, M.; Wardle, D. (1994): Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobaea* L.) plants against associated pasture species. In: *Plant and Soil*, S. 61–68.
- Austerlitz, F.; Mariette, S.; Machon, N.; Gouyon Pierre-Henri; Godelle, B. (2000): Effects of Colonization Processes on Genetic Diversity: Differences Between Annual Plants and Tree Species. In: *Genetics*, S. 1309–1321.
- Bain, J. (1991): The biology of Canadian weeds.: 96. *Senecio jacobaea* L. In: *Canadian Journal of Plant Science*, S. 127–140.
- Banks, T.; Benham, J. (2008): *Genographer*, version 2.1. 4.
- Basset, Y.; Cizek, L.; Cuénoud, P.; Didham, R.; Guilhaumon, F.; Missa, O. et al. (2012): Arthropod diversity in a tropical forest. In: *Science (New York, N.Y.)* 338 (6113), S. 1481–1484.
- Bergwaldprojekt e.V. (Hg.) (2010): *Bergwaldprojektjournal*. Unter Mitarbeit von Eberhard Stett. Würzburg (4).
- Bezemer, T.; Harvey, J.; Kowalchuk, G.; Kopershoek, H.; Van der Putten, W. (2006): Interplay between *Senecio jacobaea* and Plant, Soil, and Aboveground Insect Community Composition. In: *Ecology*, S. 2002–2013.
- Bjerknes, A.-L.; Totland, Ø.; Hegland, S.; Nielsen, A. (2007): Do alien plant invasions really affect pollination success in native plant species? In: *Biological Conservation* 138 (1-2), S. 1–12.
- Blackburn, T.; Pyšek, P.; Bacher, S.; Carlton, J.; Duncan, R.; Jarošík, V. et al. (2011): A proposed unified framework for biological invasions. In: *Trends in ecology & evolution* 26 (7), S. 333–339.
- Blanchet, É.; Penone, C.; Maurel, N.; Billot, C.; Rivallan, R.; Risterucci, A. et al. (2015): Multivariate analysis of polyploid data reveals the role of railways in the spread of the invasive South African Ragwort (*Senecio inaequidens*). In: *Conserv Genet* 16 (3), S. 523–533.

- Blondel, J.; Hoffmann, B.; Courchamp, F. (2014): The end of Invasion Biology: intellectual debate does not equate to nonsensical science. In: *Biological Invasions* 16 (5), S. 977–979.
- Boer, N. de (1999): Pyrrolizidine alkaloid distribution in rosettes minimises losses to generalist feeding. In: *Entomologia Experimentalis et Applicata* (91), S. 169–173.
- Bosshard, A.; Joshi, J. (2003): Jacobs- und andere Kreuzkrautarten: eine Standortbestimmung. In: *AgrarForschung*, S. 231–235.
- Bucharova, A.; van Kleunen, M. (2009): Introduction history and species characteristics partly explain naturalization success of North American woody species in Europe. In: *Journal of Ecology* 97 (2), S. 230–238.
- Bundesamt für Naturschutz (Hg.) (2005): Gebietsfremde Arten. Positionspapier des Bundesamtes für Naturschutz. Bonn.
- Bundesamt für Naturschutz (2009): Gesetz über Naturschutz und Landschaftspflege. BNatSchG.
- Burton, O.; Phillips, B.; Travis, J. (2010): Trade-offs and the evolution of life-histories during range expansion. In: *Ecology letters* 13 (10), S. 1210–1220.
- Campanello, P.; Garibaldi, J.; Gatti, M.; Goldstein, G. (2007): Lianas in a subtropical Atlantic Forest: Host preference and tree growth. In: *Forest Ecology and Management* 242 (2-3), S. 250–259.
- Cardinale, B.; Matulich, K.; Hooper, D.; Byrnes, J.; Duffy, E.; Gamfeldt, L. et al. (2011): The functional role of producer diversity in ecosystems. In: *American journal of botany* 98 (3), S. 572–592.
- Castagneyrol, B.; Jactel, H. (2012): Unraveling plant-animal diversity relationships: a meta-regression analysis. In: *Ecology* 93 (9), S. 2115–2124.
- CBD (2006): Global biodiversity outlook 2. Montreal: Secretariat of the Convention on Biological Diversity.
- Cheng, D.; van der Meijden, E.; Mulder, P.; Vrieling, K.; Klinkhamer, P. (2013): Pyrrolizidine alkaloid composition influences cinnabar moth oviposition preferences in *Jacobaea* hybrids. In: *J Chem Ecol* 39 (3), S. 430–437.

- Chou, M.; Fu, P. (2006): Formation of DHP-derived DNA adducts in vivo from dietary supplements and chinese herbal plant extracts containing carcinogenic pyrrolizidine alkaloids. In: *Toxicology and Industrial Health* 22 (8), S. 321–327.
- Closset-Kopp, D.; Chabrierie, O.; Valentin, B.; Delachapelle, H.; Decocq, G. (2007): When Oskar meets Alice: Does a lack of trade-off in r/K-strategies make *Prunus serotina* a successful invader of European forests? In: *Forest Ecology and Management* 247 (1-3), S. 120–130.
- Colautti, R.; MacIsaac, H. (2004): A neutral terminology to define 'invasive' species. In: *Diversity and Distribution*, S. 135–141.
- Crawford, K.; Whitney, K. (2010): Population genetic diversity influences colonization success. In: *Molecular ecology* 19 (6), S. 1253–1263.
- Crawley, M.; Gillmann, M.: Population Dynamics of Cinnabar Moth and Ragwort in Grassland. In: *Journal of Animal Ecology* (1989), S. 1035–1050.
- D'Antonio, C.; Mack, M. (2001): Exotic Grasses Potentially Slow Invasion of an N-fixing Tree into a Hawaiian Woodland. In: *Biol Invasions* 3 (1), S. 69–73.
- D'Antonio, C.; Meyerson, L. (2002): Exotic Plant Species as Problems and Solutions in Ecological Restoration: A Synthesis. In: *Restor Ecology* 10 (4), S. 703–713.
- Davis, M.; Chew, M.; Hobbs, R. (201): Don't judge species on their origins. In: *Nature* (474), S. 153–154.
- Deckers, B.; Verheyen, K.; Vanhellemont, M.; Maddens, E.; Muys, B.; Hermy, M. (2008): Impact of avian frugivores on dispersal and recruitment of the invasive *Prunus serotina* in an agricultural landscape. In: *Biol Invasions* 10 (5), S. 717–727.
- Desrochers, A.; Bain, J.; Warwick, S. (1988): The Biology of Canadian Weeds: 89. *Carduus nutans* L. and *Carduus acanthoides* L. In: *Can. J. Plant Sci.* 68 (4), S. 1053–1068.
- Dirzo, R.; Raven, P. (2003): Global State of Biodiversity and Loss. In: *Annu. Rev. Environ. Resour.* 28 (1), S. 137–167.
- Dogan, B.; Duran, A.; Bagci, Y.; Dinc, M.; Martin, E.; Cetin, O.; Ozturk, M. (2010): Phylogenetic relationships among the taxa of the genus *Johrenia* DC.

- (Apiaceae) from Turkey based on molecular method. In: Bangladesh J. Plant Taxon 17 (2), S. 113–120.
- Doorduyn, L.; van den Hof, K.; Vrieling, K.; Joshi, J. (2010): The lack of genetic bottleneck in invasive Tansy ragwort populations suggests multiple source populations. In: Basic and Applied Ecology 11 (3), S. 244–250.
- Dreyer, D.; Jones, K.; Molyneux, R. (1985): Feeding deterrence of some pyrrolizidine, indolizidine, and quinolizidine alkaloids towards pea aphid (*Acyrtosiphon pisum*) and evidence for phloem transport of indolizidine alkaloid swainsonine. In: Journal of chemical ecology 11 (8), S. 1045–1051.
- Edgar, J.; Colegate, S.; Boppré, M.; Molyneux, R. (2011): Pyrrolizidine alkaloids in food: a spectrum of potential health consequences. In: Food additives & contaminants. Part A, Chemistry, analysis, control, exposure & risk assessment 28 (3), S. 308–324.
- Ehlers, B. (1999): Variation in fruit set within and among natural populations of the self-incompatible herb *Centaurea scabiosa* (Asteraceae). In: Nordic Journal of Botany 19 (6), S. 653–663.
- Ehrlich, P.; Raven, P. (1964): Butterflies and Plants; a Study in Coevolution. In: Evolution, S. 586–608.
- Ernst, Otto (1934): Zur Geschichte der Moore, Marschen und Wälder Nordwestdeutschlands IV. Untersuchungen in Nordfriesland. Kiel.
- Eser, U. (2004): Projektionsfeld fremde Arten. Soziale Konstruktionen des Fremden in ökologischen Theorien. In: Ludwig Fischer (Hg.): Projektionsfläche Natur. Zum Zusammenhang von Naturbildern und gesellschaftlichen Verhältnissen. Hamburg: Hamburg University Press.
- Europäische Parlament (2014): Verordnung (EU) Nr. 1143/2014 des Europäischen Parlaments und des Rates vom 22. Oktober 2014 über die Prävention und das Management der Einbringung und Ausbreitung invasiver gebietsfremder Arten. Online verfügbar unter <https://eur-lex.europa.eu/legal-content/DE/TXT/HTML/?uri=CELEX:32014R1143&from=EN#d1e39-35-1>.
- Eviner, V.; Garbach, K.; Baty, J.; Hoskinson, S. (2012): Measuring the Effects of Invasive Plants on Ecosystem Services: Challenges and Prospects. In: Invasive plant sci. manag. 5 (1), S. 125–136.

- Firbas, F. (1952): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen, S. 61–62.
- Foster, J.; Gervan, C.; Coghill, M.; Fraser, L. (2021): Are arthropod communities in grassland ecosystems affected by the abundance of an invasive plant? In: *Oecologia* 196 (1), S. 1–12.
- Frei, H.; Lüthy, J.; Brauchli, J.; Zweifel, U.; Würigler, F.; Schlatter, C. (1992): Structure/activity relationships of the genotoxic potencies of sixteen pyrrolizidine alkaloids assayed for the induction of somatic mutation and recombination in wing cells of *Drosophila melanogaster*. In: *Chemico-Biological Interactions* (83), S. 1–22.
- Fridley, J.; Stachowicz, J.; Naeem, S.; Sax, D.; Seabloom, E.; Smith, M. et al. (2007): The Invasion Paradox. Reconciling Pattern and Process in Species Invasions. In: *Ecology* 88 (1), S. 3–17.
- Geng, Y.; Pan, X.; Xu, C.; Zhang, W.; Li, B.; Chen, J. et al. (2007): Phenotypic plasticity rather than locally adapted ecotypes allows the invasive alligator weed to colonize a wide range of habitats. In: *Biol Invasions* 9 (3), S. 245–256.
- Genovesi, P.; Shine, C. (2004): European strategy on invasive alien species. June 2004. Strasbourg: Council of Europe Publishing (Nature and environment, No. 137).
- Genton, B.; Shykoff, J.; Giraud, T. (2005): High genetic diversity in French invasive populations of common ragweed, *Ambrosia artemisiifolia*, as a result of multiple sources of introduction. In: *Molecular ecology* 14 (14), S. 4275–4285.
- Gesellschaft für Schleswig-Holsteinische Geschichte: Eiszeitland. Eiszeitland im Norden. Online verfügbar unter <http://www.geschichte-s-h.de/eiszeitland/>.
- Godefroid, S.; Phartyal, S.; Weyembergh, G.; Koedam, N. (2005): Ecological factors controlling the abundance of non-native invasive black cherry (*Prunus serotina*) in deciduous forest understory in Belgium. In: *Forest Ecology and Management* 210 (1-3), S. 91–105.
- Gottschalk, C.; Kaltner, F.; Zimmermann, M.; Korten, R.; Morris, O.; Schwaiger, K.; Gareis, M. (2020): Spread of *Jacobaea vulgaris* and Occurrence of Pyrrolizidine Alkaloids in Regionally Produced Honeys from Northern Germany: Inter- and

- Intra-Site Variations and Risk Assessment for Special Consumer Groups. In: *Toxins* 12 (7).
- Grashof-Bokdam, C.; Jansen, J.; Smulders, M. (1998): Dispersal patterns of *Lonicera periclymenum* determined by genetic analysis. In: *Molecular ecology* 7 (2), S. 165–174.
- Griese, D. (1996): Zur Ausbreitung von *Senecio inaequidens* DC. an Autobahnen in Nordostdeutschland. In: *Braunschweiger naturkundliche Schriften* 1996 (5), S. 193–204.
- Guo, Q.; Cen, X.; Song, R.; McKinney, M.; Wang, D. (2021): Worldwide effects of non-native species on species-area relationships. In: *Conservation biology : the journal of the Society for Conservation Biology* 35 (2), S. 711–721.
- Hahn, D. (2006): Neophyten der Ostfriesischen Inseln. - Verbreitung, Ökologie und Vergesellschaftung -. Dissertation. Universität Hannover, Hannover.
- Hamm, T.; Huth, F.; Wagner, S. (2017): Einfluss der Spätblühenden Traubenkirsche (*Prunus serotina* EHRH.) auf die Verjüngung heimischer Laubbaumarten in Kiefernforsten. In: Schaefer, Matthias, Schlegel-Starmann, Hedda (Hg.): *Ergebnisse aus dem Stipendienschwerpunkt*. Osnabrück, S. 40–46.
- Hamrick, J.; Godt, J. (1996): Effects of life history traits on genetic diversity in plant species. In: *Philosophical Transaction of the Royal Society*, S. 1291–1298.
- Hanspach, J.; Kühn, I.; Pyšek, P.; Boos, E.; Klotz, S. (2008): Correlates of naturalization and occupancy of introduced ornamentals in Germany. In: *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 10 (4), S. 241–250.
- Harper, J.; Wood, W. (1957): *Senecio Jacobaea* L. In: *Journal of Ecology* (617-637).
- Hartmann, T.; Dierich, B. (1998): Chemical diversity and variation of pyrrolizidine alkaloids of the senecionine type: biological need or coincidence? In: *Planta* 206 (3), S. 443–451.
- Hartmann, T.; Toppel, G. (1987): Senecionine n-oxide, the primary product of pyrrolizidine alkaloid biosynthesis in root cultures of *Senecio vulgaris*. In: *Phytochemistry* 26 (6), S. 1639–1643.

- Hartmann, T.; Witte, L. (1995): Chemistry, Biology and Chemoecology of the Pyrrolizidine Alkaloids. In: Alkaloids: Chemical and Biological Perspectives: Elsevier, S. 155–233.
- Hartmann, T.; Zimmer, M. (1986): Organ-specific Distribution and Accumulation of Pyrrolizidine Alkaloids during the Life History of two Annual Senecio Species. In: Journal of Plant Physiology 122 (1), S. 67–80.
- Hector, A.; Schmid, B.; Beierkuhnlein, C.; Caldeira, M.; Diemer, M.; Dimitrakopoulos, P. et al. (1999): Plant diversity and productivity experiments in european grasslands. In: Science (New York, N.Y.) 286 (5442), S. 1123–1127.
- Heinrichs, S.; Schmidt, W. (2015): Dynamics of *Hedera helix* L. in Central European beech forests on limestone: results from long-term monitoring and experimental studies. In: Plant Ecol 216 (1), S. 1–15.
- Hejda, M.; Pyšek, P.; Jarošík, V. (2009): Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. In: Journal of Ecology 97 (3), S. 393–403.
- Herrera, J. (1987): Flower and Fruit Biology in Southern Spanish Mediterranean Shrublands. In: Annals of the Missouri Botanical Garden 74 (1), S. 69.
- Hol, W. (2011): The effect of nutrients on pyrrolizidine alkaloids in *Senecio* plants and their interactions with herbivores and pathogens. In: Phytochemistry reviews : proceedings of the Phytochemical Society of Europe 10 (1), S. 119–126.
- Hol, W.; Vrieling, K.; van Veen, J. (2003): Nutrients decrease pyrrolizidine alkaloid concentrations in *Senecio jacobaea*. In: New Phytologist 158 (1), S. 175–181.
- Hollingsworth, M.; Bailey, J. (2000): Evidence for massive clonal growth in the invasive weed *Fallopia japonica* (Japanese Knotweed). In: Botanical Journal of the Linnean Society (133), S. 463–472.
- Hooftman, D.; Oostermeijer, J.; den Nijs, J. (2006): Invasive behaviour of *Lactuca serriola* (Asteraceae) in the Netherlands. Spatial distribution and ecological amplitude. In: Basic and Applied Ecology 7 (6), S. 507–519.
- Huckauf, A.; Neumann, H. (2017): Umgang mit dem Jakobs-Kreuzkraut. Meiden - dulden - bekämpfen. 4. Aufl. Flintbek, Molfsee: Landesamt für Landwirtschaft

Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein (LLUR); Stiftung Naturschutz Schleswig-Holstein (Schriftenreihe LLUR SH Natur, 25).

Humphreys, A.; Govaerts, R.; Ficinski, S.; Nic Lughadha, E.; Vorontsova, M. (2019): Global dataset shows geography and life form predict modern plant extinction and rediscovery. In: *Nature ecology & evolution* 3 (7), S. 1043–1047.

Ingwell, L.; Joseph Wright, S.; Becklund, K.; Hubbell, S.; Schnitzer, S. (2010): The impact of lianas on 10 years of tree growth and mortality on Barro Colorado Island, Panama. In: *J Ecol* 98 (4), S. 879–887.

Joosten, L.; Mulder, P.; Klinkhamer, P.; van Veen, J. (2009): Soil-borne microorganisms and soil-type affect pyrrolizidine alkaloids in *Jacobaea vulgaris*. In: *Plant Soil* 325 (1-2), S. 133–143.

Joshi, J.; Vrieling, K. (2005): The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores. In: *Ecology letters* 8 (7), S. 704–714.

Jung, S.; Föller, J.; Wissemann, V. (2019): *Prunus serotina* EHRH. in Schleswig-Holstein: Toleranz gegenüber salzhaltigen Aerosolen und genetische Variabilität. In: *Kieler Notizen zur Pflanzenkunde*, S. 56–74.

Jung, S.; Henniges, M.; Mutz, S.; Kibar, G.; Gemeinholzer, B.; Wissemann, V. (2017): *Senecio jacobaea* L. (*Jacobaea vulgaris* Gaertn.) Artinformation und vorläufige Ergebnisse zur genetischen Variabilität in Schleswig-Holstein. In: *Kieler Notizen zur Pflanzenkunde*, S. 37–58.

Jung, S.; Lauter, J.; Hartung, N.; These, A.; Hamscher, G.; Wissemann, V. (2020): Genetic and chemical diversity of the toxic herb *Jacobaea vulgaris* Gaertn. (syn. *Senecio jacobaea* L.) in Northern Germany. In: *Phytochemistry* 172.

Kalač, P.; Kaltner, F. (2021): Pyrrolizidine alkaloids of European *Senecio/Jacobaea* species in forage and their carry-over to milk: A review. In: *Animal Feed Science and Technology* 280, S. 115062.

Kassebeer, Christian (2015): Erfassung phytophager Insekten an Jakobs-Kreuzkraut in Schleswig-Holstein.

Kettunen, M.; Genovesi, P.; Gollasch, S.; Pagad, Shyama; Starfinger, Uwe; Brink, P. ten; Shine, C. (2008): Technical support to EU strategy on invasive species

(IAS) - Assessment of the impacts of IAS in Europe and the EU (final module report for the European Commission). Brüssel, Belgien.

- Kleinbauer, I.; Dullinger, S.; Klingstein, F.; May, R.; Nehring, S.; Essl, F. (2010): Ausbreitungspotenzial ausgewählter neophytischer Gefäßpflanzen unter Klimawandel in Deutschland und Österreich. Ergebnisse aus dem F+E-Vorhaben FKZ 806 82 330. Bonn: BfN (BfN-Skripten, 275).
- Klingstein, F.; Otto, C. (2008): Zwischen Aktionismus und Laisser-faire: Stand und Perspektiven eines differenzierten Umgangs mit invasiven Arten in Deutschland. In: Natur und Landschaft, S. 407–411.
- Knuth, P. (1891): Grundzüge einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt in Schleswig-Holstein. In: Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins Schleswig-Holstein (8), S. 55–107.
- Kolar, C.; Lodge, D. (2001): Progress in invasion biology: predicting invaders. In: Trends in Ecology & Evolution 16 (4), S. 199–204.
- Konrade, L.; Shaw, J.; Beck, J. (2019): A rangewide herbarium-derived dataset indicates high levels of gene flow in black cherry (*Prunus serotina*). In: Ecology and evolution 9 (3), S. 975–985.
- Kowarik, I. (2008): Bewertung gebietsfremder Arten vor dem Hintergrund unterschiedlicher Naturschutzkonzepte. In: Natur und Landschaft, S. 402–406.
- Ladwig, L.; Meiners, S. (2009): Impacts of temperate lianas on Tree growth in young deciduous forests. In: Forest Ecology and Management (259), S. 195–200.
- Ladwig, L.; Meiners, S. (2010): Liana host preference and implications for deciduous forest regeneration 1. In: tbot 137 (1), S. 103–112.
- Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und Ländliche Räume Schleswig-Holstein (Hg.) (2015): Umgang mit dem Jakobs-Kreuzkraut. Meiden - dulden - bekämpfen. Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und Ländliche Räume Schleswig-Holstein; Deutscher Verband für Landschaftspflege. 4. unveränderte Aufl. Flintbek, Ansbach: Landesamt für Landwirtschaft Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein (LLUR); DVL (Schriftenreihe LLUR SH Natur, 22).

- Langel, D.; Ober, D.; Pelsler, P. (2011): The evolution of pyrrolizidine alkaloid biosynthesis and diversity in the Senecioneae. In: *Phytochem Rev* 10 (1), S. 3–74.
- Laurance, W.; Andrade, A.; Magrach, A.; Camargo, J.; Valsko, J.; Campbell, M. et al. (2014): Long-term changes in liana abundance and forest dynamics in undisturbed Amazonian forests. In: *Ecology* 95 (6), S. 1604–1611.
- Laurance, W.; Perez-Salicrup, D.; Delamônica, P.; D'Angelo, S.; Jerozolinski, A.; Pohl, L.; Lovejoy, T. (2001): Rain Forest Fragmentation and the Structure of Amazonian Liana Communities. In: *Ecology* (82 (1)), S. 105–119.
- Leger, E.; Rice, K. (2007): Assessing the speed and predictability of local adaptation in invasive California poppies (*Eschscholzia californica*). In: *Journal of evolutionary biology* 20 (3), S. 1090–1103.
- Leimu, R.; Mutikainen, P.; Koricheva, J.; Fischer, M. (2006): How general are positive relationships between plant population size, fitness and genetic variation? In: *Journal of Ecology* 94 (5), S. 942–952.
- Lin, T.; Klinkhamer, P.; Pons, T.; Mulder, P.; Vrieling, K. (2019): Evolution of Increased Photosynthetic Capacity and Its Underlying Traits in Invasive *Jacobaea vulgaris*. In: *Frontiers in plant science* 10, S. 1016.
- Lindigkeit, R.; Biller, A.; Buch, M.; Schiebel, H.; Boppré, M.; Hartmann, T. (1997): The two facies of pyrrolizidine alkaloids: the role of the tertiary amine and its N-oxide in chemical defense of insects with acquired plant alkaloids. In: *European Journal of Biochemistry* 245 (3), S. 626–636.
- Liu, X.; Klinkhamer, P.; Vrieling, K. (2017): The effect of structurally related metabolites on insect herbivores: A case study on pyrrolizidine alkaloids and western flower thrips. In: *Phytochemistry* 138, S. 93–103.
- Lodge, D. M. (1993): *Species invasions and deletions: Community effects and responses to climate and habitat change*. Sunderland, Massachusetts, USA.
- Londré, R.; Schnitzer, S. (2006): The Distribution of Lianas and their Change in Abundance in Temperate Forests over the Past 45 Years. In: *Ecology* 87 (12), S. 2973–2978.

- Lonsdale, W. (1999): Global Patterns of Plant Invasions and the Concept of Invasibility. In: *Ecology* 80 (5), S. 1522–1536.
- Lynch, M.; Milligan, B. (1994): Analysis of population genetic structure with RAPD markers. In: *Molecular ecology* 3 (2), S. 91–99.
- Macel, M. (2011): Attract and deter: a dual role for pyrrolizidine alkaloids in plant-insect interactions. In: *Phytochemistry reviews : proceedings of the Phytochemical Society of Europe* 10 (1), S. 75–82.
- Macel, M.; Bruinsma, M.; Dijkstra, S.; Ooijendijk, T.; Niemeyer, H.; Klinkhamer, P. (2005): Differences in effects of pyrrolizidine alkaloids on five generalist insect herbivore species. In: *Journal of chemical ecology* 31 (7), S. 1493–1508.
- Macel, M.; Klinkhamer, P. (2010): Chemotype of *Senecio jacobaea* affects damage by pathogens and insect herbivores in the field. In: *Evol Ecol* 24 (1), S. 237–250.
- Macel, M.; Vrieling, K.; Klinkhamer, P. (2004): Variation in pyrrolizidine alkaloid patterns of *Senecio jacobaea*. In: *Phytochemistry* 65 (7), S. 865–873.
- Mandák, B.; Zarakavsky, P.; Korinkova, D.; Dostal, P.; Placková, I. (2009): Low population differentiation and high genetic diversity in the invasive species *Carduus acanthoides* L. (Asteraceae) within its native range in the Czech Republic. In: *Biol J Linn Soc* 98 (3), S. 596–607.
- Mariette, S.; Legrand, P.; Taneyhill, D.; Frascaria-Lacoste, N.; Machon, N. (1997): Genetic variability in wild cherry populations in France. Effects of colonizing processes. In: *Theoretical and Applied Genetics*, S. 904–908.
- Maron, J.; Vilà, M.; Bommarco, R.; Elmendorf, S.; Beardsley, P. (2004): Rapid Evolution of an Invasive Plant. In: *Ecological Monographs* 74 (2), S. 261–280.
- Marquis, D. (1990): *Prunus serotina* Ehrh. Black Chery. Rosaceae Rose family. In: U.S. Department of Agriculture, Forest Service (Hg.): *Silvics of North America. Volume 2, Hardwoods*. Washington DC., S. 594–604.
- Matthews, E.; Schmit, J.; Campbell, J. (2016): Climbing vines and forest edges affect tree growth and mortality in temperate forests of the U.S. Mid-Atlantic States. In: *Forest Ecology and Management* 374, S. 166–173.
- Mattocks, A. (1968): Toxicity of pyrrolizidine alkaloids. In: *Nature* 217 (5130), S. 723–728.

- McVaugh, R. (1951): A revision of the North American black cherries (*Prunus serotina* Ehrh., and relatives). In: *Brittonia* (10), S. 279–315.
- Meijer, K.; Smit, C.; Beukeboom, L.; Schilthuizen, M. (2012): Native insects on non-native plants in The Netherlands: curiosities or common practice? (72), S. 288–293.
- Möhler, H.; Diekötter, T.; Herrmann, J.; Donath, T. (2018): Allelopathic vs. autotoxic potential of a grassland weed—evidence from a seed germination experiment. In: *Plant Ecology & Diversity* 11 (4), S. 539–549.
- Möhrle, K.; Reyes-Aldana, H.; Kollmann, J.; Teixeira, L. (2021): Suppression of an Invasive Native Plant Species by Designed Grassland Communities. In: *Plants* (Basel, Switzerland) 10 (4).
- Mulder, P.; López, P.; Castellari, M.; Bodi, D.; Ronczka, S.; Preiss-Weigert, A.; These, A. (2018): Occurrence of pyrrolizidine alkaloids in animal- and plant-derived food: results of a survey across Europe. In: *Food additives & contaminants. Part A, Chemistry, analysis, control, exposure & risk assessment* 35 (1), S. 118–133.
- Mulder, Patrick P. J.; Lopez Sanchez, Patricia; Preiss-Weigert, Angelika, Castellari, Massimo (2015): Occurrence of Pyrrolizidine Alkaloids in food.
- Naeem, S.; Duffy, J.; Zavaleta, E. (2012): The functions of biological diversity in an age of extinction. In: *Science* (New York, N.Y.) 336 (6087), S. 1401–1406.
- Narberhaus, I.; Theuring, C.; Hartmann, T.; Dobler, S. (2003): Uptake and metabolism of pyrrolizidine alkaloids in *Longitarsus* flea beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) adapted and non-adapted to alkaloid-containing host plants. In: *J Comp Physiol B* 173 (6), S. 483–491.
- Naumann, C.; Hartmann, T.; Ober, D. (2002): Evolutionary recruitment of a flavin-dependent monooxygenase for the detoxification of host plant-acquired pyrrolizidine alkaloids in the alkaloid-defended arctiid moth *Tyria jacobaeae*. In: *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 99 (9), S. 6085–6090.
- Nehring, S.; Kowarik, I.; Rabitsch, W.; Essl, F. (Hg.) (2013): Naturschutzfachliche Invasivitätsbewertungen für in Deutschland wild lebende gebietsfremde Gefäßpflanzen. Unter Verwendung von Ergebnissen aus den F+E-Vorhaben

FKZ 806 82 330, FKZ 3510 86 0500 und FKZ 3511 86 0300. Deutschland. Bonn: BfN Bundesamt für Naturschutz (BfN-Skripten, 352).

- Neumann, M.; Cohen, L.; Opris, M.; Nanau, R.; Hyunjin, J. (2015): Hepatotoxicity of pyrrolizidine Alkaloids. In: Journal of Pharmacy & Pharmaceutical Sciences, S. 825–843.
- Newman, D.; Pilson, D. (1996): Increased Probability of Extinction due to Decreased Genetic Effective Population Size: Experimental Populations of *Clarkia Pulchella*. In: Evolution, S. 354–362.
- Ng, W.L., Tan, S.G. (2015): Inter-Simple Sequence Repeat (ISSR) markers: Are we doing it right? In: ASM Science Journal 9 (1), S. 30–39.
- Nowakowska, K.; Halarewicz, A. (2006): Coleoptera Found on Neophyte *Prunus Serotina* (EHRH) within Forest Community and open Habitat. In: Electronic Journal of Polish Agricultural Universities.
- Nyssen, B.; Muys, B.; Starfinger, U.; Conedera, M. (2018): Spätblühende Traubenkirsche: Waldpest oder Waldbaum, je nach Waldbaukontext. In: Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen 169 (2), S. 93–101.
- Ottosen, C. (1986): Pollination Ecology of *Lonicera periclymenum* L. in NE.-Zealand, Denmark: Floral Development, Nectar Production and Insect Visits. In: Flora 178 (4), S. 271–279.
- Ottosen, C. (1987): Male Bumblebees (*Bombus hortorum* L.) as Pollinators of *Lonicera periclymenum* L. in N.E.-Zealand, Denmark. In: Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 179 (2), S. 155–161.
- Parolly, G.; Rohwer, J. (Hg.) (2019): SCHMEIL-FITSCHEN Die Flora Deutschlands und angrenzender Länder. Ein Buch zum Bestimmen aller wildwachsenden und häufig kultivierten Gefäßpflanzen. Unter Mitarbeit von Michael Koltzenburg, Birgit Nordt, G. Parolly, J. Rohwer und Peter A. Schmidt. 97., überarbeitete und erweiterte Auflage 2019. Wiebelsheim, Hunsrück: Quelle & Meyer.
- Paterson, E. (2018): Issue Brief. Invasive Alien Species and Sustainable Development. Hg. v. International Union for Conservation of Nature.

- Peakall, R.; Smouse, P. (2006): genalex 6: genetic analysis in Excel. Population genetic software for teaching and research. In: *Mol Ecol Notes* 6 (1), S. 288–295.
- Pelser, P.; Gravendeel, B.; van der Meijden, R. (2002): Tackling speciose genera: species composition and phylogenetic position of *Senecio* sect. *Jacobaea* (Asteraceae) based on plastid and nrDNA sequences. In: *American journal of botany* 89 (6), S. 929–939.
- Pelser, P.; Nordenstam, B.; Kadereit, J.; Watson, L. (2007): An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. In: *Taxon* 56 (4), S. 1077–1104.
- Perring, M.; Frenne, P. de; Hertzog, L.; Blondeel, H.; Depauw, L.; Maes, S. et al. (2020): Increasing liana frequency in temperate European forest understories is driven by ivy. In: *Frontiers in Ecology and the Environment* 18 (10), S. 550–557.
- Peter, F.; Hoffmann, U.; Donath, T.; Diekötter, T. (2021): Sown wildflower fields are an efficient measure to reduce visitation rates of honeybees and other pollinating insects on *Jacobaea vulgaris*. In: *Agriculture, Ecosystems & Environment* 307, S. 107231.
- Petersen, R. (2016): Die Spätblühende Traubenkirsche (*Prunus serotina*) in Schleswig-Holstein. In: *Jahresbericht 2016. Zur biologischen Vielfalt Jagd und Artenschutz*. Kiel, S. 110–111.
- Petzinger, E. (2011): Pyrrolizidinalkaloide und die Seneciose bei Tieren. In: *Tierarztl Prax Ausg G* 39 (06), S. 363–372.
- Phillips, O.; Vásquez Martínez, R.; Arroyo, L.; Baker, T.; Killeen, T.; Lewis, S. et al. (2002): Increasing dominance of large lianas in Amazonian forests. In: *Nature* 418 (6899), S. 770–774.
- Powell, K.; Chase, J.; Knight, T. (2013): Invasive plants have scale-dependent effects on diversity by altering species-area relationships. In: *Science (New York, N.Y.)* 339 (6117), S. 316–318.
- Prass, M.; Ramula, S.; Jauni, M.; Setälä, H.; Kotze, D. (2022): The invasive herb *Lupinus polyphyllus* can reduce plant species richness independently of local invasion age. In: *Biol Invasions* 24 (2), S. 425–436.

- Pyšek, P.; Jarošík, V.; Chytrý, M.; Kropáč, T.; Wild, J. (2005): Alien Plants in Temperate Weed Communities: Prehistoric and Recent Invaders Occupy Different Habitats. In: *Ecology* 86), S. 772–785.
- Pyšek, P.; Jarošík, V.; Hulme, P.; Pergl, J.; Hejda, M.; Schaffner, U.; Vilà, M. (2012): A global assessment of invasive plant impacts on resident species, communities and ecosystems. The interaction of impact measures, invading species' traits and environment. In: *Glob Change Biol* 18 (5), S. 1725–1737.
- Rader, R.; Edwards, W.; Westcott, D.; Cunningham, S.; Howlett, B. (2011): Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. In: *Divers Distrib* 17 (3), S. 519–529.
- Reed, D.; Frankham, R. (2003): Correlation between Fitness and Genetic Diversity. In: *Conservation Biology* 17 (1), S. 230–237.
- Reinhart, K.; Packer, A.; Van der Putten, W.; Clay, K. (2003): Plant-soil biota interactions and spatial distribution of black cherry in its native and invasive ranges. In: *Ecology letters* 6 (12), S. 1046–1050.
- Ren, M.; Zhang, Q.; Zhang, D. (2005): Random amplified polymorphic DNA markers reveal low genetic variation and a single dominant genotype in *Eichhornia crassipes* populations throughout China. In: *Weed Res* 45 (3), S. 236–244.
- Richards, C.; Bossdorf, O.; Muth, N.; Gurevitch, J.; Pigliucci, M. (2006): Jack of all trades, master of some? On the role of phenotypic plasticity in plant invasions. In: *Ecology letters* 9 (8), S. 981–993.
- Richardson, D.; Pyšek, P.; Rejmanek, M.; Barbour, M.; Panetta, F.; West, C. (2000): Naturalization and invasion of alien plants. Concepts and definitions. In: *Divers Distrib* 6 (2), S. 93–107.
- Richardson, D.; Pyšek, P. (2006): Plant invasions: merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. In: *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 30 (3), S. 409–431.
- Richardson, D.; Pyšek, P. (2016): Plant invasions. Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. In: *Progress in Physical Geography: Earth and Environment* 30 (3), S. 409–431.

- Rivers, M.; Beech, E.; Bazos, I.; Bogunić, F.; Buira, A.; Caković, D. et al. (2019): European Red List of Trees. Brussels: IUCN.
- Ruan, J.; Yang, M.; Fu, P.; Ye, Y.; Lin, G. (2014): Metabolic activation of pyrrolizidine alkaloids: insights into the structural and enzymatic basis. In: Chemical research in toxicology 27 (6), S. 1030–1039.
- Sakai, A.; Allendorf, F.; Holt, J.; Lodge, D.; Molofsky, J.; With, K. et al. (2001): The Population Biology of Invasive Species. In: Annu. Rev. Ecol. Syst. 32 (1), S. 305–332.
- Schirmel, J.; Bundschuh, M.; Entling, M.; Kowarik, I.; Buchholz, S. (2016): Impacts of invasive plants on resident animals across ecosystems, taxa, and feeding types: a global assessment. In: Global change biology 22 (2), S. 594–603.
- Schmidtke, K.; Lammers, W. (2004): Die Entstehung Schleswig-Holsteins. 4. Aufl. Neumünster: Wachholtz.
- Schnitzer, S.; Bongers, F. (2002): The ecology of lianas and their role in forests. In: Trends in Ecology & Evolution 17 (5), S. 223–230.
- Schnitzer, S.; Bongers, F. (2011): Increasing liana abundance and biomass in tropical forests: emerging patterns and putative mechanisms. In: Ecology letters 14 (4), S. 397–406.
- Schuldt, A.; Ebeling, A.; Kunz, M.; Staab, M.; Guimarães-Steinicke, C.; Bachmann, D. et al. (2019): Multiple plant diversity components drive consumer communities across ecosystems. In: Nature communications 10 (1), S. 1460.
- Schwarz, K.; Donath, T.; Kaltenecker, E.; Diekötter, T. (2021): Environmental preferences of *Longitarsus jacobaeae*, a biocontrol agent of *Jacobaea vulgaris*, in northern Germany. In: Biological Control 164, S. 104740.
- Sebert-Cuvillier, E.; Simon-Goyheneche, V.; Paccaut, F.; Chabrierie, O.; Goubet, O.; Decocq, G. (2008): Spatial spread of an alien tree species in a heterogeneous forest landscape: a spatially realistic simulation model. In: Landscape Ecol 23 (7), S. 787–801.
- Sharma, S.; Kumaria, S.; Tandon, P.; Rao, S. (2013): Assessment of genetic variation and identification of species-specific ISSR markers in five species of *Cymbidium* (Orchidaceae). In: J. Plant Biochem. Biotechnol. 22 (2), S. 250–255.

- Simberloff, D. (2009): The Role of Propagule Pressure in Biological Invasions. In: *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40 (1), S. 81–102.
- Sladonja, B.; Poljuha, D.; Krapac, M.; Uzelac, M.; Mikulic-Petkovsek, M. (2021): *Dittrichia viscosa*: Native-Non Native Invader. In: *Diversity* 13 (8), S. 380.
- Starfinger, U. (1990): Über Agriophyten: Das Beispiel *Prunus serotina*. In: *Verhandlungen des Berliner Botanischen Verreins* (8), S. 179–188.
- Starfinger, U. (1991): Population Biology of an invading Tree Species - *Prunus serotina*. In: *Species Conservation*, S. 171–184.
- Starfinger, U. (1997): Introduction and Naturalization of *Prunus serotina* in Central Europe. In: J.H Brock, M. Wade, Petr Pyšek und D. Green (Hg.): *Plant Invasions: Studies from North America and Europe*. Leiden: Backhuys Publishers.
- Starfinger, U.; Kowarik, I.; Rode, M.; Schepker, H. (2003): From Desirable Ornamental Plant to Pest to Accepted Addition to the Flora? – the Perception of an Alien Tree Species Through the Centuries. In: *Biological Invasions* 5 (4), S. 323–335.
- Sukopp, H.; Scholz, H. (1968): *Poa bulbosa* L., ein Archäophyt der Flora Mitteleuropas. In: *Flora oder Allgemeine botanische Zeitung. Abt. B, Morphologie und Geobotanik* 157 (4), S. 494–526.
- Türk, W. (1994): Flora ud Vegetation der Insel Amrum - Bestand, Wandel und Gefährdung -. In: *Schriften des Naturwissenschaftlichen Vereins Schleswig-Holstein* (64), S. 17–89.
- Türk, W. (1995): Flora ud Vegetation der Insel Amrum - Bestand, Wandel und Gefährdung -. In: *Tuexenia* (15), S. 245–294.
- Valéry, L.; Fritz, H.; Lefeuvre, J.-C.; Simberloff, D. (2008): In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. In: *Biol Invasions* 10 (8), S. 1345–1351.
- Valéry, L.; Fritz, H.; Lefeuvre, J.-C.; Simberloff, D. (2009): Invasive species can also be native... In: *Trends in ecology & evolution*, S. 585.
- van de Voorde, T.; Ruijten, M.; Van der Putten, W.; Bezemer, T. (2012): Can the negative plant–soil feedback of *Jacobaea vulgaris* be explained by autotoxicity? In: *Basic and Applied Ecology* 13 (6), S. 533–541.

- van der Meijden, E.; De Boer, Nico, J.; Van der Veen-Van Wijk (2000): Pattern of storage and regrowth in ragwort. In: *Evolutionary Ecology*, S. 439–455.
- van der Meijden, E.; van Zoelen, A.; Soldaat, L. (1989): Oviposition by the Cinnabar Moth, *Tyria Jacobaeae*, in Relation to Nitrogen, Sugars and Alkaloids of Ragwort, *Senecio Jacobaea*. In: *Oikos* 54 (3), S. 337.
- van Kleunen, M.; Dawson, W.; Essl, F.; Pergl, J.; Winter, M.; Weber, E. et al. (2015): Global exchange and accumulation of non-native plants. In: *Nature* 525 (7567), S. 100–103.
- Vanhellemont, M. (2009): Present and future population dynamics of *Prunus serotina* in forests in its introduced range. Dissertation. Ghent University, Gent.
- Vanparys, V.; Meerts, P.; Jacquemart, A.-L. (2008): Plant–pollinator interactions: comparison between an invasive and a native congeneric species. In: *Acta Oecologica* 34 (3), S. 361–369.
- Vekemans, X. (2002): Aflp-Surv Version 1.0. Brüssel, Belgien: Laboratoire De Génétique Et Ecologie Végétale, Université Libre De Bruxelles. Online verfügbar unter <http://www.ulb.ac.be/sciences/lagev>.
- Voigt, T.; Brockmüller, N. (2016): Stiftung Naturschutz Schleswig-Holstein. die Bilanz 2015. In: *Jahresbericht 2016. Zur biologischen Vielfalt Jagd und Artenschutz*. Kiel, S. 8–12.
- Vos, P.; Hogers, R.; Bleeker, M.; Reijans, M.; van de Lee, T.; Hornes, M. et al. (1995): AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. In: *Nucleic Acids Res* 23 (21), S. 4407–4414.
- Vrieling, K.; van Wijk, C. (1994): Estimating Costs and Benefits of the Pyrrolizidine Alkaloids of *Senecio jacobaea* under Natural Conditions. In: *Oikos* 70 (3), S. 449.
- Vrieling, K.; Vos, H. de; van Wijk, C. (1993): Genetic analysis of the concentrations of pyrrolizidine alkaloids in *Senecio jacobaea*. In: *Phytochemistry* 32 (5), S. 1141–1144.
- Waldner, L. (2008): The kudzu connection: Exploring the link between land use and invasive species. In: *Land Use Policy* 25 (3), S. 399–409.

- Ward, S.; Gaskin, J.; Wilson, L. (2008): Ecological Genetics of Plant Invasion. What Do We Know? In: *Invasive plant sci. manag.* 1 (1), S. 98–109.
- Wei, X.; Klinkhamer, P.; Mulder, P.; van der Veen-van Wijk, K.; Vrieling, K. (2021): Seasonal variation in defence compounds: A case study on pyrrolizidine alkaloids of clones of *Jacobaea vulgaris*, *Jacobaea aquatica* and their hybrids. In: *Plant science : an international journal of experimental plant biology* 313, S. 111067.
- Williamson, M.; Fitter, A. (1996a): The characters of successful invaders. In: *Biological Conservation* 78 (1-2), S. 163–170.
- Williamson, M.; Fitter, A. (1996b): The Varying Success of Invaders. In: *Ecology* 77 (6), S. 1661–1666.
- Wilson, E.; Peter, F. M. (1988): *Biodiversity*. Washington: National Academy Press.
- Witte, L.; Ernst, L.; Adam, H.; Hartmann, T. (1992): Chemotypes of two pyrrolizidine alkaloid-containing *Senecio* species. In: *Phytochemistry* 31 (2), S. 559–565.
- Young, A.; Boyle, T.; Brown, T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. In: *Trends in Ecology & Evolution* 11 (10), S. 413–418.
- Zoelen, A.; Meijden, E. (1991): Alkaloid concentration of different developmental stages of the cinnabar moth (*Tyria jacobaeae*). In: *Entomologia Experimentalis et Applicata* 61 (3), S. 291–294.

9. Anhang

Tabelle 19: Gehalt aller in *J. vulgaris* Proben gefundenen PA. [M+H]⁺ = exakte Masse des Addukts, Ret. = Retentionszeit, SEM = Standardfehler, CycNO = zyklische Diester- N-Oxid, cyc = zyklische Diester, oto = Otonecin, cyc_gl = PA Glykosid, pla = Platynecin.

Nr.	PA	Estertyp	Molekularformel	[M+H] ⁺ [m/z]	Ret. [min]	Durchschnitt [mg/kg]	SEM
1	Erucifolin- <i>N</i> -Oxid Senecionin- <i>N</i> -	cycNO	C18H23NO7	366,15473	4,88	168,43	6,93
2	Oxid_Senecivernin- <i>N</i> -Oxid	cycNO	C18H25NO6	352,17546	7,47	141,87	5,77
3	Jacobin- <i>N</i> -Oxid	cycNO	C18H25NO7	368,17038	5,17	111,82	5,10
4	Jacobin	cyc	C18H25NO6	352,17546	5	90,50	4,10
5	Erucifolin	cyc	C18H23NO6	350,15981	4,42	83,03	3,90
6	Seneciophyllin- <i>N</i> -Oxid	cycNO	C18H23NO6	350,15981	6,79	82,33	4,44
7	Seneciophyllin	cyc	C18H23NO5	334,1649	6,55	64,05	3,36
8	Retrorsin- <i>N</i> -Oxid	cycNO	C18H25NO7	368,17038	6,44	54,34	1,84
9	Senecionin_Senecivernin	cyc	C18H25NO5	336,18055	7,26	48,91	2,45
10	Retrorsin	cyc	C18H25NO6	352,17546	6,29	19,43	0,71
11	cycNO_C18H25NO7_5.55	cycNO	C18H25NO7	368,17038	5,55	19,39	0,90
12	cycNO_C18H25NO7_5.89	cycNO	C18H25NO7	368,17038	5,89	19,31	0,90
13	oto_C19H27NO6_7.17	oto	C19H27NO6	366,19111	7,17	6,26	0,33
14	Riddelliin- <i>N</i> -Oxid	cycNO	C18H23NO7	366,15473	5,74	5,99	0,53
15	oto_C19H27NO7_7.28	oto	C19H27NO7	382,18603	7,28	5,98	0,34
16	oto_C19H27NO7_6.33	oto	C19H27NO7	382,18603	6,33	5,91	0,76
17	oto_C19H27NO7_6.52	oto	C19H27NO7	382,18603	6,52	5,83	0,76

18	cyc_glc_C24H33NO11_4.25	cyc_glc	C24H33NO11	512,21264	4,25	5,64	0,39
19	cycNO_C18H25NO8_4.03	cycNO	C18H25NO8	384,16529	4,03	5,49	0,27
20	cyc_C18H25NO7_4.14	cyc	C18H25NO7	368,17038	4,14	5,15	0,18
21	cyc_glc_C24H35NO10_6.89	cyc_glc	C24H35NO10	498,23337	6,89	5,10	0,37
22	oto_C19H27NO7_6.97	oto	C19H27NO7	382,18603	6,97	4,73	0,30
23	Riddelliin	cyc	C18H23NO6	350,15981	5,58	4,48	0,22
24	cycNO_C18H25NO8_4.62	cycNO	C18H25NO8	384,16529	4,62	3,52	0,16
25	cycNO_C18H27NO9_2.7	cycNO	C18H27NO9	402,17586	2,7	2,49	0,10
26	cyc_C18H27NO8_2.34	cyc	C18H27NO8	386,18094	2,34	2,30	0,07
27	cyc_C18H27NO8_2.36	cyc	C18H27NO8	386,18094	2,36	2,30	0,07
28	pla_C18H27NO6_7.55	pla	C18H27NO6	354,19111	7,55	1,67	0,04
29	cycNO_C20H25NO8_7.23	cycNO	C20H25NO8	408,16529	7,23	1,62	0,41
30	Senkirkin	oto	C19H27NO6	366,19111	7,96	1,60	0,29
31	Platyphyllin	pla	C18H27NO5	338,1962	7,16	1,36	0,02
32	oto_C19H25NO8_6.6	oto	C19H25NO8	396,16529	6,6	1,32	0,01
33	oto_C19H27NO7_5.51	oto	C19H27NO7	382,18603	5,51	1,32	0,02
34	oto_C19H29NO7_5.76	oto	C19H29NO7	384,20168	5,76	1,31	0,01
35	oto_C19H27NO9_6.09	oto	C19H27NO9	414,17586	6,09	1,31	0,04
36	oto_C19H25NO7_5.72	oto	C19H25NO7	380,17038	5,72	1,31	0,02
37	oto_C19H29NO9_3.95	oto	C19H29NO9	416,19151	3,95	1,29	0,01
38	oto_C19H29NO8_5.53	oto	C19H29NO8	400,19659	5,53	1,28	0,08
39	oto_C17H25NO6_3.9	oto	C17H25NO6	340,17546	3,9	1,26	0,02

40	cyc_glc_C24H33NO11_5.64	cyc_glc	C24H33NO11	512,21264	5,64	1,26	0,01
41	oto_C21H29NO7_9.05	oto	C21H29NO7	408,20168	9,05	1,24	0,02
42	pla_C18H27NO6_5.18	pla	C18H27NO6	354,19111	5,18	1,21	0,01
43	oto_C19H25NO6_7.42	oto	C19H25NO6	364,17546	7,42	1,20	0,15
44	pla_C18H27NO6_8.53	pla	C18H27NO6	354,19111	8,53	1,16	0,01
45	cycNO_C20H25NO7_8.59	cycNO	C20H25NO7	392,17038	8,59	1,15	0,03
46	cyc_C18H23NO7_3.69	cyc	C18H23NO7	366,15473	3,69	1,14	0,01
47	cyc_C20H25NO6_8.43	cyc	C20H25NO6	376,17546	8,43	1,14	0,02
48	cyc_C20H25NO7_6.98	cyc	C18H27NO8	386,18094	2,36	1,13	0,13
49	oto_C21H27NO7_8.73	oto	C21H27NO7	406,18603	8,73	1,13	0,02
50	cyc_C18H25NO6_5.55	cyc	C18H25NO6	352,17546	5,55	1,12	0,03
51	pla_C18H27NO5_9.09	pla	C18H27NO5	338,1962	9,09	1,11	0,01
52	oto_C19H25NO7_5.01	oto	C19H25NO7	380,17038	5,01	1,11	0,03
53	oto_C23H33NO11_6.59	oto	C23H33NO11	500,21264	6,59	1,10	0,03
54	pla_C18H29NO5_8.48	pla	C18H29NO5	340,21185	8,48	1,09	0,02
55	pla_C18H27NO5_7.56	pla	C18H27NO5	338,1962	7,56	1,09	0,02
56	pla_C18H29NO5_8.05	pla	C18H29NO5	340,21185	8,05	1,09	0,03
57	oto_C19H27NO8_5.19	oto	C19H27NO8	398,18094	5,19	1,09	0,02
58	cyc_C17H25NO6_4.19	cyc	C17H25NO6	340,17546	4,19	1,06	0,02
59	cyc_C18H27NO5_7.75	cyc	C18H27NO5	338,1962	7,75	1,05	0,02
60	cycNO_C23H33NO11_6.77	cycNO	C23H33NO11	500,21264	6,77	1,02	0,03
61	cyc_C20H27NO7_7.36	cyc	C18H27NO8	386,18094	2,36	1,01	0,02

62	oto_C19H27NO7_5.23	oto	C19H27NO7	382,18603	5,23	1,01	0,03
63	cyc_glc_C24H35NO12_4.48	cyc_glc	C24H35NO12	530,2232	4,48	0,98	0,02
64	cyc_C18H27NO7_4.28	cyc	C18H27NO7	370,18603	4,28	0,91	0,03
65	cycNO_C18H27NO6_7.95	cycNO	C18H27NO6	354,19111	7,95	0,85	0,04
66	cyc_C20H27NO6_8.82	cyc	C20H27NO6	378,19111	8,82	0,85	0,03
67	pla_C18H29NO7_7.39	pla	C18H29NO7	372,20168	7,39	0,84	0,03
68	pla_C18H29NO7_5.82	pla	C18H29NO7	372,20168	5,82	0,83	0,03
69	oto_C19H25NO6_6.7	oto	C19H25NO6	364,17546	6,7	0,82	0,03
70	CycNO_C20H27NO8_5.51	cycNO	C20H27NO8	410,18094	5,51	0,82	0,03
71	cyc_C23H33NO10_6.67	cyc	C23H33NO10	484,21772	6,67	0,78	0,03
72	pla_C19H31NO8_5.51	pla	C19H31NO8	402,21224	5,51	0,69	0,03
73	pla_C18H29NO6_6.09	pla	C18H29NO6	356,20676	6,09	0,68	0,03
74	oto_C22H27NO12_3.5	oto	C22H27NO12	498,1606	3,5	0,63	0,04
75	cyc_C18H24NO6Cl_4.67	cyc	C18H24NO6Cl	386,13649	4,67	0,51	0,21
76	oto_C21H29NO8_7.78	oto	C21H29NO8	424,19659	7,78	0,50	0,03
77	cyc_C20H27NO7_5.23	cyc	C20H27NO7	394,18603	5,23	0,47	0,03
78	cyc_glc_C24H35NO13_4.75	cyc_glc	C24H35NO13	546,21812	4,75	0,46	0,03
79	cyc_C18H26NO7Cl_4.82	cyc	C18H24NO7Cl	402,13141	4,34	0,45	0,06
80	oto_C21H31NO9_6.37	oto	C21H31NO9	442,20716	6,37	0,44	0,03
81	oto_C21H29NO8_8.16	oto	C21H29NO8	424,19659	8,16	0,42	0,03
82	cyc_C18H25NO5_7.54	cyc	C18H25NO5	336,18055	7,54	0,35	0,03
83	oto_C21H31NO9_7.66	oto	C21H31NO9	442,20716	7,66	0,30	0,03

84	cyc_C18H26NO6Cl_5.72	cyc	C18H27NO8	386,18094	2,36	0,20	0,02
85	oto_C21H29NO8_7.28	oto	C21H29NO8	424,19659	7,28	0,19	0,02
86	cycNO_C21H31NO9_7.24	cycNO	C21H31NO9	442,20716	7,24	0,17	0,03
87	oto_C23H33NO11_6.94	oto	C23H33NO11	500,21264	6,94	0,17	0,02
88	oto_C21H29NO8_7.4	oto	C21H29NO8	424,19659	7,4	0,10	0,02
89	oto_C19H28NO8Cl_5.66	oto	C19H28NO8Cl	434,15762	5,66	0,06	0,01
90	cycNO_C20H27NO7_8.9	cycNO	C20H27NO7	394,18603	8,9	0,06	0,01
91	oto_C19H28NO7Cl_6.76	oto	C19H28NO7Cl	418,16271	6,76	0,05	0,02
92	cycNO_C18H26NO7Cl_5.15	cycNO	C18H26NO7Cl	404,14706	5,15	0,05	0,01
93	cycNO_C20H27NO8_7.49	cycNO	C20H27NO8	410,18094	7,49	0,05	0,01
94	cyc_C18H26NO6Cl_4.91	cyc	C18H26NO6Cl	388,15214	4,91	0,04	0,01
95	cyc_C18H24NO7Cl_4.34	cyc	C18H24NO7Cl	402,13141	4,34	0,04	0,01
96	oto_C21H30NO8Cl_8.33	oto	C21H30NO8Cl	460,17327	8,33	0,02	0,01
97	oto_C19H28NO8Cl_4.57	oto	C19H28NO8Cl	434,15762	4,57	0,01	0,01
98	cycNO_C18H26NO7Cl_5.95	cycNO	C18H26NO7Cl	404,14706	5,95	0,01	0,01

10. Danksagung

Zuallererst möchte ich Dir danken, lieber Volker! Du hast mich stets unterstützt, gefördert und an mich geglaubt, wahrscheinlich mehr als ich es getan habe. Mit keinem anderen Doktorvater hätte ich diese Reise je angetreten. Du hast mir viel Freiraum gelassen und gleichzeitig stand deine Tür immer offen für meine Fragen. Vielen Dank für Alles!

Mein Dank gilt auch Dir, liebe Birgit, für deine Hilfe was alle methodischen Angelegenheiten betrifft und auch die zahlreichen anderen Male in denen du mich in allen möglichen Fragen unterstützt hast.

Wenn meine Masterarbeit nicht so großartig von Dir, lieber Jens, betreut worden wäre, hätte ich vielleicht auch einen anderen Weg eingeschlagen. Vielen Dank, dass du mir ein Vorbild warst und mich so in diese Richtung geschubst hast.

Ohne euch geht nichts; deswegen geht auch ein dickes Dankeschön an unsere großartigen TAs: Sabine, Katrin und Elke! Ihr wart immer zur Stelle, wenn ich helfende Hände im Labor, im Gewächshaus oder zum Stickstoff holen brauchte. Und natürlich auch an alle anderen Kollegen, die immer ein offenes Ohr hatten und mit deren Hilfe ich stets rechnen konnte. Liebe/ Lieber Annalena, Christina, André, Mohammad, Sebastian, Almut, Stephanie und Andreas: vielen Dank für die schöne Zeit.

Des Weiteren möchte ich allen Chemikern, Frau Dr. These, Jan Lauter und Prof. Dr. Hamscher, herzlich für ihr Mitwirken an der Arbeit über die Pyrrolizidinalkaloide danken.

Das private Umfeld trägt maßgeblich zum Gelingen einer Arbeit bei, deswegen bedanke ich mich auch bei meinen lieben Freunden, aus Gießen und aus Anderswo, ganz herzlich: Lisa, Fiona, Fritzi, Jenny, Clemens, Karin, Kai (und alle anderen, die ich jetzt vergessen haben sollte); ich bin sehr froh euch in meinem Leben zu haben.

Natürlich auch an euch beide, Mum und Pa, geht ein riesiges Dankeschön für eure unendliche Unterstützung, für eure Hilfe in jeder Lebenslage und auch für die Geduld dir ihr manchmal mit mir haben musstet.

Zu guter Letzt bleibst du, Lukas. Meinen Dank an dich kann ich kaum in Worte fassen. Danke für deine konstruktive Kritik und deinen Rat in sachlichen Fragen, aber noch viel mehr für dein Verständnis und deine Ermutigung, an den guten Tagen und besonders auch an den nicht so guten Tagen.

11. Versicherung

Ich erkläre: Ich habe die vorgelegte Dissertation selbstständig und ohne unerlaubte fremde Hilfe und nur mit den Hilfen angefertigt, die ich in der Dissertation angegeben habe. Alle Textstellen, die wörtlich oder sinngemäß aus veröffentlichten Schriften entnommen sind, und alle Angaben, die auf mündlichen Auskünften beruhen, sind als solche kenntlich gemacht. Ich stimme einer evtl. Überprüfung meiner Dissertation durch eine Antiplagiat-Software zu. Bei den von mir durchgeführten und in der Dissertation erwähnten Untersuchungen habe ich die Grundsätze guter wissenschaftlicher Praxis, wie sie in der „Satzung der Justus-Liebig-Universität Gießen zur Sicherung guter wissenschaftlicher Praxis“ niedergelegt sind, eingehalten.

Ort, Datum

Unterschrift