

***Senecio jacobaea* L. (*Jacobaea vulgaris* Gaertn.)**

Artinformation und vorläufige Ergebnisse zur genetischen Variabilität in Schleswig-Holstein

– Stefanie Jung, Marie Henniges, Sabine Mutz, Gözde Kibar,
Birgit Gemeinholzer und Volker Wissemann –

Zusammenfassung

In diesen Artikel sind Einzelheiten über die Biologie und die Ökologie des Jakobskreuzkrautes *Senecio jacobaea* L. (*Jacobaea vulgaris* Gaertn.) zusammengefasst. Ausgehend von der systematischen Einordnung, über die Morphologie, Inhaltsstoffe, Samenproduktion, Verbreitung, Keimung und dem ökologischen Erfolg ist der aktuelle Wissensstand umrissen. Zusätzlich wurden populationsgenetische Untersuchungen mit verschiedenen *S. jacobaea* Populationen in Schleswig-Holstein durchgeführt. Mittels ISSR-Markern wurden die genetische Variabilität und Differenzierung ermittelt. Es zeigt sich, dass eine große genetische Vielfalt vorhanden ist und sich die einzelnen Populationen nicht genetisch unterscheiden lassen. Dies deutet auf einen flächendeckenden Genfluss und eine geringe Differenzierung bzw. Isolation der Populationen innerhalb dieser Art in Schleswig-Holstein hin.

Abstract

In this study we summarize facts currently known about the biology and ecology of *Senecio jacobaea* L. (*Jacobaea vulgaris* Gaertn.). Starting with systematic, continuing with morphology, ingredients, seed production, dispersal, germination and ecological success the current knowledge about *S. jacobaea* is summarized. In addition population genetic studies with different populations in Schleswig-Holstein are performed. Via ISSR-marker genetic variability and differentiation are investigated. The results show an overarching genetic diversity with no populational differentiation. This indicates a high rate of gene flow between populations in Schleswig-Holstein and a low rate of differentiation and isolation within populations of this species in Schleswig-Holstein.

1 Zur Biologie

Das Jakobs-Kreuzkraut, oder Jakobs-Greiskraut *Senecio jacobaea* L. (= *Jacobaea vulgaris* Gaertn.), gehört in die Familie der Asteraceae und ist eine heimische Pflanze, deren Verbreitungsgebiet unter anderem ganz Schleswig-Holstein umfasst. In den letzten 25 Jahren erhöhte sich die Individuenzahl jedoch so deutlich, sodass die Pflanze inzwischen als »heimische Problemart« angesehen wird (Neumann 2009).

Die Bezeichnung Greiskraut, die sich im lateinischen Gattungsnamen (*Senecio*) wiederfindet, ist durch die Gestalt der verblühten Blütenköpfchen entstanden, da die Pappus der Röhrenblüten an die schneeweißen (Bart-)Haare und später die leeren Blütenböden an den kahlen Kopf eines Greises erinnern (Jacobs 2009). Die Artbezeichnung *jacobaea* wird durch den Höhepunkt der Blühzeit um Jacobi (25. Juli) begründet. Zudem wird *S. jacobaea* im deutschen Sprachraum häufig als Jakobs-Kreuzkraut bezeichnet. Der Grund hierfür sind die Blätter, welche durch ihren fiederteiligen Aufbau an kleine Kreuze erinnern.

Lange Zeit wurde die Art zur Gattung *Senecio* gezählt (Pelser et al. 2002), innerhalb derer die Spezies mit nahe verwandten Arten in die Sektion *Jacobaea* eingeordnet wurden. Pelser et al. (2007, 2003) konnten jedoch auf der Basis molekularer Daten die Abspaltung und Neuplatzierung der Spezies dieser Section in die Gattung *Jacobaea* Mill. begründen, da dies die Evolution innerhalb der Tribus *Senecioneae* besser widerspiegelt. *Senecio jacobaea* ist daher eher mit dem Namen *Jacobaea vulgaris* zu bezeichnen, der sich im deutschen Sprachraum allerdings noch nicht durchgesetzt hat und hier auch keine Anwendung findet, da derzeit verschiedene Programme in Schleswig-Holstein laufen, die den Namen *Senecio* verwenden. Neben *J. vulgaris* umfasst die Gattung (<http://www.theplantlist.org/> Zugriff am 25.08.2015) 42 weitere Spezies. Da die Gattung über keine bisher bekannten morphologischen Synapomorphien verfügt, kann nicht ausgeschlossen werden, dass es zahlreiche weitere Taxa gibt, die bisher unbekannt oder anders zugeordnet sind, aber eigentlich der Gattung *Jacobaea* angehören (Pelser et al. 2002).

Innerhalb der Art *Senecio jacobaea* werden zwei Unterarten unterschieden:

subsp. *dunensis* (Dumort.)

subsp. *jacobaea*

Die Unterart *dunensis* zeichnet sich durch eine viel geringere Wuchshöhe und das Fehlen von Zungenblüten aus, welche bei der subsp. *jacobaea* prominent sind. Wenn die Zungen der Zungenblüten sowie die Internodien eher kurz sind, kann innerhalb von subsp. *jacobaea* die var. *condensatus* (Druce) von var. *jacobaea* abgegrenzt. Namensgebend für die Subspezies *dunensis* ist ihr Hauptverbreitungsgebiet in Dünenlandschaften (Kadereit und Sell 1986).

S. jacobaea ist in Europa, West-Asien und Teilen Sibiriens heimisch (Macdonald 1989), (Harper und Wood 1957). In Deutschland ist sie sehr weit verbreitet und wird in manchen Regionen (z.B. Schleswig-Holstein) als problematisch bezeichnet (Lüscher et al. 2005; Neumann 2009). Die Pflanze konnte sich in Norwegen bis circa Trondheim (62°7' Nord) und im Süden bis nach Rumänien, Ungarn und Bulgarien ausbreiten (Harper und Wood 1957). Zusätzlich zu ihrem ursprünglichen Verbreitungsgebiet ist *S. jacobaea* inzwischen in mehrere Teile der Erde eingewandert und breitet sich dort als Neophyt aus. Beispiele hierfür sind Süd- und Nordamerika Südafrika, Australien sowie Neuseeland (Bain 1991; Schmidl 1972; Poole

und Cairns 1940). Innerhalb dieser Länder ist auffällig, dass die Verbreitung der Pflanze sich häufig auf Küstenregionen beschränkt (Schmidl 1972) und sie nur seltener im Binnenland (z. B. in den USA) zu finden ist (Bain 1991).

Die großflächige Verbreitung von *S. jacobaea* impliziert eher unspezifische Anforderungen an mögliche Standorte. Die Pflanze bevorzugt mäßig feuchte Habitate. Sie wächst zwar oft in kühleren Gebieten mit Tendenz zu starker Bewölkung und regelmäßigem Niederschlag (Wardle und Rahman 1987), benötigt jedoch besonders zur Blütezeit viel Licht und Trockenheit (Harper und Wood 1957). Auch die Verbreitung wird durch trockenes, windiges Klima erleichtert, da Regen die Pappushaare der Achänen unfunktional macht (McEvoy und Cox 1987). Im Gegensatz zu nah verwandten Arten wie *S. aquaticus*, toleriert *S. jacobaea* Überflutung nicht gut (Albrecht et al. 1997) und bevorzugt daher eher Substrate, die überschüssiges Wasser rasch aufnehmen. Die Art siedelt sich verstärkt auf frischen, mäßig nährstoffreichen Böden an, besonders ein mäßiger Stickstoffgehalt im Substrat ist von größerer Bedeutung (Lüscher et al. 2005), während ein hoher Kalkgehalt sich ebenfalls positiv auf die Pflanze auswirkt. Auf sauren Böden kann sich *S. jacobaea* eher selten etablieren. Grau-Erde, leichte, lehmige Tonerde, sandige Böden und Schwemmland (Harper und Wood 1957; Bain 1991; Lüscher et al. 2005) sind daher bevorzugte Substrate dieser Art. Innerhalb des Substrats sind (zumindest für europäische Populationen) Vergesellschaftungen mit vesikulär-arbuskulärer Mykorrhiza bekannt (Hawker et al. 1957; Harley und Reynolds 1987, beide nach Bain 1991). Autochthon kommt *S. jacobaea* in Europa meistens in Wiesen- und Waldgemeinschaften, in lichten Birkenwäldern und am Waldrand, sowie in Sanddünenlandschaften vor (Harper und Wood 1957; Jacobs 2009). Als Pionierart besiedelt *S. jacobaea* sowohl in Europa als auch in Nordamerika besonders häufig Brachflächen, gerodete Waldgebiete, Geröllflächen, Lehmgruben, Böschungen von Straßen und Autobahnen, aber auch extensiv bewirtschaftete Weideflächen (Jacobs 2009; Lüscher et al. 2005). Dabei tritt *S. jacobaea* häufig in Gemeinschaft mit Rainfarn (*Tanacetum vulgare*), echtem Johanniskraut (*Hypericum perforatum*) und dem gewöhnlichen Natternkopf (*Echium vulgare*) auf.

2 Morphologie

Ausgehend von einer Pfahlwurzel, die jedoch nach etwa zwei Monaten zurückgebildet wird, besteht das Wurzelsystem aus weißen, fleischigen Faserwurzeln, die in der Regel nicht tiefer als 30 cm ins Substrat eindringen und eher horizontal als vertikal wachsen (Neitzke und Berendonk 2011). Die ersten erscheinenden Rosettenblätter sind oval und ganzrandig, während folgende Blätter immer stärker eierförmig, fiederspaltig sind und bis zu sechs Paar Seitenlappen aufweisen. Die in aller Regel gestielten Einzelblätter können eine Länge von bis zu 30 cm erreichen (Neitzke und Berendonk 2011).

Meistens entwickelt sich im Jahr der Blütenbildung nur ein aufrechter Stängel, der sich in der oberen Hälfte zu einer dichten, flachen Schirmrispe – teilweise mit zymösen Eigenschaften – verzweigt. Die Schirmrispen enthalten ca. 20 bis 60 Köpfchen von jeweils 12 bis 25 mm Durchmesser, die sich aus durchschnittlich 50 bis 60 zentralen Röhrenblüten und 12 bis 15 randständigen Zungenblüten zusammensetzen, dessen Zungen bis zu 10 mm lang und 2 mm breit werden können (Söchtling 2010). Die Röhrenblüten sind zwittrig, während Zungenblüten lediglich weiblich sind. Beide Blütentypen sind von leuchtend goldgelber Farbe. Die einzelnen Köpfchen sind von einem Involucrum aus 13 Blütenhüllblättern von 3 bis 4 mm Länge mit auffälligen schwarzen Spitzen umgeben. Vor dem Aufblühen liegen diese schwarzen Spitzen in der Mitte der abgeflachten Knospenoberseite und bilden einen markanten Fleck. Häufig kommen auch ein oder zwei schmale, anliegende Außenhüllblätter vor (Neitzke und Berendonk 2011).

3 Inhaltsstoffe

Neben der ökologischen Konkurrenz zu anderen heimischen Arten, ist vor allem die potentiell giftige Wirkung auf Säugetiere, insbesondere auf Rinder und Pferde, nach derzeitiger Sichtweise risikobehaftet.

Das Vorkommen von Pyrrolizidinalkaloiden (PAs) als Sekundärmetabolite ist typisch für Angehörige der Gattung *Senecio* sowie für zahlreiche Genera innerhalb der Boraginaceae und Fabaceae (Mortimer und White 1975; Johnson et al. 1985; WHO, 1989; Lüscher et al. 2005). Allerdings hat gerade das Jakobskreuzkraut viel Aufmerksamkeit durch seine Giftigkeit erlangt. Dies ist nicht nur auf eine auffällig hohe Mengen solcher Giftstoffe zurückzuführen (wesentlich giftiger ist zum Beispiel *S. alpinus*), sondern insbesondere auf die rasche Ausbreitung von *S. jacobaea* auf Weiden zurückzuführen.

PAs werden vom Syntheseort in den Wurzeln (Harper und Wood 1957) in die übrigen Pflanzenteile transportiert. Besonders hohe Konzentrationen sind in Blüten zu finden, doch auch die Blätter enthalten signifikante Mengen (Hartley et al. 2012).

Es werden verschiedene Chemotypen von *S. jacobaea* unterschieden, die jeweils über eine andere Zusammensetzung ihrer Pyrrolizidinalkaloide-Muster verfügen (Witte et al. 1992). Zudem sind die Chemotypen regional unterschiedlich verteilt, was aber laut Witte et al. (1992) weiter untersucht werden sollte.

In *S. jacobaea* kommen zahlreiche verschiedene PAs vor (Macel und Klinkhamer 2010; Carvalho et al. 2014). Die wichtigsten sind dabei Seneciphyllin, Senecionin, Jacozin, Jacobin, Jacolin, Jaconin (Crews et al. 2009).

Die Metabolite der PAs bewirken bei Aufnahme – zum Beispiel bei Fraß durch Vieh – eine irreversible Leberschädigung. Neben dem Verlust der Leberfunktion

sind Karzinogenese, Mutagenese und Teratogenese mit PAs mögliche Folgen einer Vergiftung (Green und Christie 1961; White et al. 1983) alle zitiert von (Bain 1991).

Eine Humangefährdung durch mit PAs kontaminierte Nahrungsmittel kam besonders im Jahre 2006 ins Gespräch, als Bestandteile von *Senecio vulgaris* – einer weniger giftigen Art der Gattung *Senecio* – in Salatmischungen nachgewiesen wurde (Lahrssen-Wiederholt 2007). Weitere Lebensmittel, bei denen gesundheitsschädliche Kontaminationen befürchtet werden, sind Milch, Honig (auch Pollenprodukte), Eier, Fleisch und Tee (Edgar et al. 2011). Verunreinigte Kräutertees sind laut dem Bundesinstitut für Risikobewertung (Bundesinstitut für Risikobewertung 2013) bedenkliche Quellen für PAs. Zusätzlich kann es durch Kontakt mit Sekreten bei empfindlichen Menschen zu Allergien kommen, welche sich beispielsweise als Hautekzeme äußern können (Roth et al. 2006).

Am gefährdetsten sind Pferde, gefolgt von Rindern, Schafen, Ziegen, Schweinen und Geflügel (Roth et al. 2006). In der Regel wird *S. jacobaea* durch die Tiere gemieden, weswegen die meisten Vergiftungen durch Fütterung mit Heu auftreten (Roth et al. 2006). Ziegen und Schafe sind wesentlich weniger anfällig für die Vergiftung mit PAs als Rinder. Mortimer und White (1975) sprechen von einer bis zu zehnmals geringeren Anfälligkeit als bei Kälbern. Lüscher et al. (2005) sprechen sogar von einer 100-fach höheren Toleranz von Schafen gegenüber Pferden. Mortimer und White (1975) konnten jedoch auch bei Schafen eine deutliche Veränderung des Lebergewebes feststellen und gehen aufgrund des versteckten Ablaufes der Vergiftung bei Schafen davon aus, dass besonders bei ihnen die Dunkelziffer für Todesfälle durch PAs aus *S. jacobaea* wesentlich höher liegen könnte als vermutet, da diese oft erst lange nach dem Fraß der Pflanzen auftreten und daher anderen Ursachen zugeschrieben werden. Neben den oben genannten Tieren sind auch bei Schweinen und Geflügel Vergiftungen durch *S. jacobaea* bekannt, die jedoch aufgrund anderer Nahrungsgrundlagen weniger ins Gewicht fallen (Lüscher et al. 2005). Auch Wildtiere wie beispielsweise Rehe sind gefährdet (Giles 1983) nach (Bain 1991; Wardle und Rahman 1987). Treten Vergiftungserscheinungen auf, spricht man von »Seneziose« oder der »Schweinsberger Krankheit« (Roth et al. 2006).

Die Toxine von *S. jacobaea* haben jedoch neben dem Fraßschutz noch andere Auswirkungen auf die Ökologie der Pflanze. Ahmed und Wardle (1994) konnten zeigen, dass *S. jacobaea* in der Lage ist, das Wachstum anderer Pflanzen in der Nähe zu hemmen. Sie geben an, dass diese allopathische Hemmung vermutlich durch Abgabe von Toxinen ausgelöst wird, die aus verrottenden Pflanzenanteilen an das Substrat abgegeben werden und dort akkumulieren, dies könnte eine Erklärung sein für das zunehmende Auftreten von Massenbeständen in Schleswig-Holstein, bei der es zu einer durch Allelopathie vermittelten Verdrängung anderer Weidearten kommt. Daraus folgt unter anderem ein weiteres Problem für die Landwirtschaft:

Neben den toxischen Effekten des Jakobskreuzkrauts auf Vieh kann eine Ansiedlung auch zur Verminderung des Weideertrags führen, zumal dieser wegen der enthaltenen Toxine für zahlreiche Anwendungen (z.B. Silage, Heu) nicht mehr verwendet werden kann. Harris *et al.* (1971; nach Bain 1991) schätzt einen Ertragsverlust von bis zu 50%. Eines der Ergebnisse von Ahmed und Wardle (1994) war jedoch auch eine unterschiedliche Empfindlichkeit verschiedener typischer Taxa in Weideflächen: *Lolium perenne* war ihren Untersuchungen nach wesentlich weniger anfällig als *Trifolium pratense*, d. h. durch das Auftreten von *S. jacobaea* in Flächen kann es zu einer Verschiebung der Artenzusammensetzung auf diesen Flächen kommen. Wardle *et al.* (1995) interpretierten ihre Untersuchungen dahingehend, dass sie eine Stimulation der *L. perenne* Population durch Anwesenheit von *S. jacobaea* feststellen. Eine verstärkte Ansiedlung von *L. perenne* könnte ihrer Meinung nach also die Möglichkeit bieten, der Verringerung des Ertrags durch den Einfluss des Jakobskreuzkrauts sowie dessen Ausbreitung Einhalt zu gebieten. Andererseits kann das verstärkte Auftreten von *L. perenne* in Beständen mit *S. jacobaea* auch ein Sekundäreffekt sein, bei dem Taxa absterben und Raum geben für die Ausbreitung von *L. perenne*.

4 Samenproduktion

Nicht alle Pflanzen von *S. jacobaea* leben lange genug, um tatsächlich Blüten und Samen produzieren zu können. Ein Großteil stirbt als Keimling ab (Forbes 1977). Schafft die Pflanze es, das Keimlingstadium zu überleben, bildet sie zunächst eine grundständige Rosette und im folgenden Jahr eine Sprossachse mit Blüten. Ob eine Pflanze in der Lage ist, Blüten auszubilden, hängt von der Rosettengröße zu zwei Kontrollzeitpunkten ab: dem Zeitpunkt der Vernalisation und dem der Lichtinduktion im folgenden Frühjahr (Wesselingh und Klinkhamer 1996). Nach dieser Blühzeit stirbt die Pflanze in der Regel ab. Dennoch gibt es zahlreiche Pflanzen, welche nicht nach zwei Jahren absterben, sondern ausdauernd sind (Forbes 1977, Van der Meijden und Van der Waals-Kooi 1979). Stimuliert wird dieses Ausdauern durch Störungen wie beispielsweise Fraßschäden durch Raupen (Van der Meijden und Van der Waals-Kooi 1979).

Die Blühzeit von *S. jacobaea* kann lange andauern. In der Literatur ist der genaue Zeitraum umstritten, meist wird jedoch von einer Blütezeit von Mitte Juni bis Oktober bzw. bis in den frühen November hinein ausgegangen (Harper und Wood 1957). Störung und Stress können eine Verlängerung oder auch eine zweite Blütezeit später im Jahr begünstigen. So konstatierten Vanparys *et al.* (2008), dass ein erheblicher Druck durch Herbivorie der *Tyria jacobaea*-Larven zu Beginn der Blütezeit bei einigen Pflanzen zur Bildung sekundärer Sprosse und einer verlängerten Blüte im Jahr der Störung und einer zweiten Blüte im Oktober des Folgejahres führte.

Die Öffnung der Blütenköpfchen wird mechanisch durch steigenden inneren Druck ausgelöst. Die Röhrenblüten wachsen und drücken dabei das Involucrum auseinander. Erst kurz darauf folgen die Zungenblüten, die sich aus jeweils einer der von den Hüllblättern geformten Halbröhren schieben und sich so entfalten. Die vollständige Entfaltung aller Antheren in einem einzelnen Blütenköpfchen kann zwischen vier und neun Tage dauern. Die Stigmata (Narben) der Blüten entfalten sich in zwei Hälften, die sich leicht nach außen krümmen. In den zwittrigen Röhrenblüten geht der Entfaltung der Stigmata die Verlängerung der Antheren voraus, die bis zu 1,5 mm über die Blüte hinausragen können. Aus ihrem Zentrum erscheinen kurz darauf die Stigmata (Harper und Wood 1957; Bain 1991).

Die beiden unterschiedlichen Blütentypen von *S. jacobaea* produzieren dimorphe Achänen, die sich zudem im Zeitpunkt der Reife unterscheiden. Röhrenblüten bilden ihre Achänen zuerst aus. Sie zeichnen sich durch einen ausgeprägten, leicht federigen ca. 6 mm langen Pappus aus (Jacobs 2009).> Dieser besteht aus etwa 60 einzelnen Härchen, die leicht gestachelt und an der Basis stark gewellt sind. Diese Achänen sind aufgrund einer dünneren Perikarpschicht leichter als die der Zungenblüten und verfügen über Trichome auf ihrer gerillten Oberfläche. Die Achänen der Zungenblüten hingegen sind deutlich schwerer und weisen keinerlei Strukturen zur besseren Verbreitung auf, da sich der angelegte Pappus sehr leicht von den Samen trennt (Green 1937; McEvoy 1984). Ein erhebliches Problem bei der Bekämpfung des Jakobskreuzkrautes ist unter anderem die Tatsache, dass auch zum Zeitpunkt der Blüte abgeschnittene Pflanzen noch in der Lage sind, ihre Samen ausreifen zu lassen, die anschließend möglicherweise unbewusst vom Menschen verbreitet werden (Gill 1938), und die auch eine späte Mahd als Bekämpfungsmethode verbieten.

Lange ging man bei *S. jacobaea* von einer starken Selbstinkompatibilität aus, da sich nach reiner Selbstbestäubung in den meisten Fällen keine Samen bildeten (Anderson 1996). Vanparys *et al.* (2008) konnten jedoch feststellen, dass per Hand selbstbestäubte Pflanzen in der Lage waren, ähnlich viele Samen zu produzieren wie die Pflanzen der verwandten Art *Senecio inaequidens* (12±4%) unter der gleichen Behandlung (Mahaux 2008 zitiert durch Vanparys *et al.* 2008). Geläufige Schätzungen der Samenmengen liegen bei Werten zwischen 1.000 und 250.000 Samen pro Pflanze pro Jahr und hängen dabei besonders von geographischen Gegebenheiten ab (Cameron 1935; Harper und Wood 1957; Schmidl 1972; van der Meijden und van der Waals-Kooi 1979).

5 Ausbreitung

Die Ausbreitung der Samen wird durch die Freisetzung der zentralen Röhrenblüten-Achänen eingeleitet. Anschließend verlieren die Achänen der Zungenblüten ihre Pappus und liegen in den durch die Hüllblätter gebildeten Vertiefungen. Nach vollständiger Entfernung der zentralen Achänen durch den Wind richten sich die Hüll-

blätter wieder auf und umschließen die peripheren Achänen in einem Kelch. Dort können sie über Monate verbleiben und werden erst durch Bewegung der Sprossachse herausgeschüttelt, wodurch sie nah bei der Mutterpflanze bleiben (Green 1937; McEvoy 1984).

Ausbreitungsmöglichkeiten für die Samen von *S. jacobaea* sind zahlreich. Harper und Wood (1957) nennen Wind, Wasser, Vögel und auch den Menschen als hauptsächliche Ausbreitungsvektoren. Häufig wird vor der Ausbreitung von *S. jacobaea* durch andere Tiere – zum Beispiel Weidegänger – gewarnt; Schmidl konnte 1972 zeigen, dass sich Samen in den Hufen und Klauen von Weidegängern festsetzen und so in ein neues Habitat gelangen können. *S. jacobaea* ist zudem manchmal in der Lage, die Darmpassage unbeschadet zu überstehen (Schmidl 1972). Besonders vorteilhaft scheint sich der Fraß der Samen durch Schafe auf *S. jacobaea* auszuwirken: Die aufgenommenen Samen passieren das Verdauungssystem meist völlig unbeschädigt und der Dung der Schafe scheint der Keimung zuträglich zu sein (Eadie und Robinson 1953 nach Harper und Wood 1957). Auch von der Anhaftung im Fell von Weidegängern und dem Gefieder von Vögeln wird berichtet (Harper und Wood 1957).

Eine von Natur aus wichtigere Rollen in der Ausbreitung spielen jedoch Wind und Wasser. Besondere Relevanz hat die Ausbreitung gerade im Wasser von Flüssen möglicherweise in Neuseeland (Harper und Wood 1957), was oft zur Ansiedlung der Keimlinge an Bachbetten führt (Poole und Cairns 1940). Ausgehend von der unterschiedlichen Achänenmorphologie postulierte McEvoy (1984), dass die beiden Samentypen unterschiedlichen Ausbreitungsstrategien folgen. Die schneller heranreifenden Achänen der Röhrenblüten werden aufgrund ihres großen, stabil anhaftenden Pappus leicht mit dem Wind oder am Fell von Tieren ausgebreitet und eignen sich daher gut zur Besiedlung von nahen und fernen Bereichen mit gestörter Grasnarbe, während die schweren Achänen der Zungenblüten meist sehr nah bei der Elternpflanze zu liegen kommen. Sie besitzen außerdem ein dickeres Perikarp, welches eine längere Dormanzphase induziert (McEvoy 1984), und sind deswegen besser in der Lage geschlossene Grasnarben zu überwinden.

Obwohl der Samenausbreitung von *S. jacobaea* durch Wind lange Zeit eine wichtige Rolle zugeschrieben wurde, haben neuere Studien gezeigt, dass die Samen meist nur kurze Strecken mittels Wind ausgebreitet werden, höchstens jedoch 15 m. Feuchtigkeit macht den Pappus der Samen zudem schnell unbrauchbar, wodurch eine Ausbreitung durch Wind erschwert wird (McEvoy und Cox 1987).

Der Mensch selbst wird in zahlreichen Fällen zum Verbreiter: Die Achänen setzen sich nicht nur an der Bereifung landwirtschaftlicher Fahrzeuge fest (King County 2016), sondern können auch durch Nachreifung an abgeschnittenen Pflanzen und anschließender falscher Entsorgung ausgebreitet werden. Die auffällige flächendeckende Ansiedlung von *S. jacobaea* an Bahntrassen und Autobahnen (Harper und Wood 1957; Neitzke und Berendonk 2011) könnte auf eine geförderte Ausbreitung

der Samen durch den Fahrtwind hinweisen. Indirekt bewirkt der Mensch auch durch die vermehrte Schaffung von Brachflächen die Ausbreitung von *S. jacobaea*, da die Pflanze sich bevorzugt auf freien Flächen ansiedelt und dort durch rasche Rosettenbildung und Abschirmung anderer Pflanzen vom Licht sehr konkurrenzstark ist (Jacobs 2009). In Neuseeland konnten darüber hinaus Samen der Pflanze in Saatgutmischungen nachgewiesen werden (Harper und Wood 1957). Die vermehrten Schwierigkeiten in der Landwirtschaft mit der Pflanze sind oft auf Fehler in der Bewirtschaftung zurückzuführen. *S. jacobaea* ist nur in sehr geringem Maße in der Lage, in Weiden mit einer intakten Grasnarbe einzudringen. Wird diese jedoch beschädigt, durch zu rigorose Mahd, zu intensive Weidenutzung oder Beweidung durch große Tiere oder Befahrung durch schwere Fahrzeuge bei weichem Boden, wird die Ansiedlung von *S. jacobaea* gefördert (Söchting 2010). Die Tendenz zu extensiver Weidenutzung und ein oft geringes Ausmaß an Planung und Wissen, vor allem im Bereich des Weidemanagements durch Privatpersonen könnten also auch starke Gründe für die Ausbreitung von *S. jacobaea* sein.

6 Keimung

Obwohl die Samen von *S. jacobaea* prinzipiell das ganze Jahr über keimen können, geschieht dies bevorzugt direkt nach Ausstreuen der Samen im Spätsommer und Herbst oder aber im Frühjahr des darauffolgenden Jahres (Harper und Wood 1957). Cameron (1935) beobachtete eine Keimung der Samen bei 15 °C und stellte fest, dass diese in etwa vier bis acht Tagen erfolgte (Harper und Wood 1957). Der Erfolg der Keimlinge ist hauptsächlich vom Bewuchs der Umgebung abhängig. Besonders erfolgreich ist *S. jacobaea* in, von anderer Vegetation, freien Bereichen (z. B. frisch gepflügte oder eingesäte Felder), aber auch in der Nähe von Wäldern. Auf Wiesen mit fester Grasnarbe und/oder Bewuchs mit hohen Gräsern ist die Überlebenswahrscheinlichkeit der Keimlinge sehr gering (Young et al. 1996; van der Meijden und van der Waals-Kooi 1979; Crawley und Nachapong 1985). Gefährdet durch eine Ansiedlung von *S. jacobaea* sind neben Gebieten mit hoher Belastung der Grasnarbe durch Mensch (landwirtschaftliche Fahrzeuge) und Vieh, dementsprechend auch Flächen, auf denen Maulwürfe, Ameisen und Kaninchen für unbewachsene Stellen auf Wiesen und Weiden sorgen (Harper und Wood 1957). Positiv wirken sich Temperaturen von 5 bis 30 °C (van der Meijden und van der Waals-Kooi 1979) und eine leichte Feuchtigkeit des Substrats (Sheldon 1974, zitiert nach Bain 1991) auf die Keimung aus, wobei eine Erhöhung der Feuchtigkeit bei gleichbleibender Temperatur zu einer verstärkten Keimung führt (Jacobs 2009). Eine schwache Bedeckung der Samen mit Erde – 1 bis 2 cm – führt zu einer erhöhten Keimungsrate (van der Meijden und van der Waals-Kooi 1979). Jacobs (2009) führt dies auf einen verbesserten Schutz vor Austrocknung zurück. Die höchsten Keimungsraten konnten von Baker-Kratz und Maguire (1984) für die Achänen der Zungenblüten 18 Tage nach der Blüte und für die Achänen der Röhrenblüten 21 Tage nach der Blüte festgestellt

werden. Poole und Cairns (1940) stellten bei den Achänen der Röhrenblüten kürzere Keimungsperioden bei höherer Keimungsrate fest. Zu Beginn sorgt eine Pfahlwurzel für die Versorgung des Keimlings mit Wasser und Nährstoffen, diese wird jedoch schon bald vom adulten Wurzelsystem ersetzt. Bis zum Winter können Rosetten in Großbritannien einen Durchmesser von 12,5 bis 15 cm, in Neuseeland sogar bis zu 30 cm (Poole und Cairns 1940) erreichen. Dabei hängt die Rosettengröße hauptsächlich von der Beschaffenheit und Fruchtbarkeit des Substrats, aber auch wesentlich von der Konkurrenzsituation am jeweiligen Standort ab. In seltenen Fällen kommt es auch hier schon zur Ausbildung von Blüten. Wesentlich häufiger ist jedoch die Überwinterung im Rosettenstadium (Harper und Wood 1957). Hat die Rosette eine gewisse Größe erreicht, ist *S. jacobaea* sehr konkurrenzstark, da die Rosette den Boden und mögliche darauf liegende Samen bedeckt und somit deren Keimung und Wachstum verhindert (Wardle und Rahman 1987). Erfolgt die Ausbreitung beispielsweise über Wasserläufe, kann es auch zur Keimung im Wasser kommen. Nachdem die Achänen eine Weile an der Oberfläche des Wassers getrieben sind, sinken sie ab und tauchen erst bei der Bildung der Kotyledonen wieder auf (Poole 1938, zitiert nach Harper und Wood 1957).

7 Ökologischer Erfolg

Der Erfolg von *S. jacobaea* ist auf mehrere Aspekte zurückzuführen. Eine lange Blütezeit, die Produktion vieler Samen oder eine gute Regenerationsfähigkeit, wirken sich positiv auf den ökologischen Erfolg dieser Art aus.

Die lange Blütezeit erhöht die Chancen auf Befruchtung erheblich. Auch die auffällige, meist sehr große Schirmrispe trägt dazu bei, dass zumindest eine Selbstbestäubung stattfindet. Die Selbstfertilität von *S. jacobaea* ist dabei allerdings gering, wenn auch grundsätzlich gegeben (Anderson 1996; Vanparys et al. 2008; Vanparys 2011). Obwohl Samen bei der Besiedlung neuer Habitats die größte Rolle spielen, ist gerade auch die erstaunliche vegetative Vermehrung aufgrund guter Regenerationsfähigkeit von großer Relevanz (Wardle und Rahman 1987). Diese macht besonders die mechanische Bekämpfung der Pflanze so schwierig, da es beinahe unmöglich ist, die gesamte Wurzel zu entfernen und somit die Regeneration der Pflanze zu verhindern. Auch Aspekte des Aufbaus einer Samenbank und die hohe Lebensfähigkeit der Samen erschweren die langfristige Bekämpfung und tragen zum Erfolg von *S. jacobaea* bei: Ein offenbar *Senecio*-freier Bereich kann sehr schnell wieder befallen werden, wenn Samen in tieferen Erdschichten durch Bewirtschaftung an die Oberfläche gelangen und keimen. Die Anwesenheit von Pyrrolizidinalkaloiden und Bitterstoffen begünstigen ebenfalls die Ausbreitung von *S. jacobaea*. Sie treten in besonders hohem Maße in den Blüten auf, die als Reproduktionsorgane für die Pflanze besonders schützenswert sind (Hartley et al. 2012, nach Carvalho et al. 2014). Diese schützen nicht nur vor Fraß, sondern sollen auch allopathische Wir-

kungen haben. Welche Auswirkungen dieser Umstand mit sich bringt, ist Gegenstand derzeitiger Forschung. Ein wichtiger Aspekt ist die Förderung der Keimung von Achänen der Zungenblüten, die unmittelbar dort zur Keimung kommen, wo sich die Rosette der Mutterpflanze befand (Wardle und Rahman 1987). Freigesetzte Pyrrolizidinalkaloide aus den verrottenden Blättern verhindern das Überwachsen der freien Stelle durch andere Pflanzen und ermöglichen so die ungestörte Keimung der Tochterpflanze (Jacobs 2009). Es wird jedoch untersucht, ob die Pyrrolizidinalkaloide nicht auch negative Auswirkungen auf die eigene Art und somit den Nachwuchs haben könnten (van de Voorde et al. 2012).

8 Die Unterart in Dünen

Neben der weit verbreiteten Form *S. jacobaea* subsp. *jacobaea* gibt es in Schleswig-Holstein auch die Unterart *S. jacobaea* subsp. *dunensis*. Diese zeichnet sich durch eine wesentlich kleinere Wuchsform aus und ist häufig zudem wesentlich haariger als Pflanzen aus Populationen im Binnenland. Die Blüten grenzen sich deutlicher ab, da die Zungenblüten am Rand entweder fehlen oder nur sehr kurze Zungen haben. Auch die Achänen sind hier oft einheitlich mit Pappus versehen; es bestehen keine Unterschiede zwischen zentralen und peripheren Achänen (van der Meijden 1979; Kadereit 1986). Besonders das Fehlen der Zungenblüten ist von Interesse für die Forschung: Andersson (2001) führte Experimente zur Attraktivität der Blüten durch und konnte zeigen, dass sich neben einer Entfernung von einzelnen Blütenköpfchen und damit einer Verminderung der Schirmrispen-Dichte auch das Fehlen von Zungenblüten negativ auf die Anzahl der Besuche durch Insekten auswirkte. Da die Anwesenheit von Zungenblüten zu einer verstärkten UV Reflektion pro Köpfchen führt, könnten die Zungenblüten ein wichtiger Faktor zum Anlocken von Insekten sein (Vanparys et al. 2008). Das häufig feuchte und windige Klima hat ambivalente Bedeutung für die Ausbreitungschancen der Achänen. Der im Vergleich zum Binnenland stärkere Wind bietet prinzipiell die Möglichkeit, die Achänen weiter auszubreiten; da die hohe Luftfeuchtigkeit und häufiger Regen jedoch die Pappus feucht und daher unfunktional machen, wirkt sich der Wind meist weniger stark aus. Auch die zuweilen dichte und hohe Vegetation in den Altdünen erschwert die weite Ausbreitung der Achänen (McEvoy und Cox 1987).

S. jacobaea siedelt sich oft schon in der frühen Entstehungsphase einer Düne an. Dies birgt für die Keimlinge und jungen Rosetten jedoch das Risiko, von sich neu anlagerndem Sand bedeckt zu werden. Die Ansiedlung ist daher nur auf langsam wachsenden Dünen erfolgreich. Die rasche Bildung eines Wurzelsystems hilft der Pflanze aber, schnell genügend Feuchtigkeit aufzunehmen, um auch trockenere Perioden auf der Düne überleben zu können (nach Bain 1991).

In diesem Habitat tritt *S. jacobaea* gemeinsam mit anderen spezifischen Organismen auf. Typisch ist hier eine Vergesellschaftung mit Kaninchen. Diese meiden die Pflanze für gewöhnlich (Gillham 1955; Harper und Wood 1957), fressen jedoch Wurzelkronen gelegentlich ab, was zu einer Neubildung von Rosetten aus den einzelnen Wurzelfragmenten führen kann (van der Meijden und van der Waals-Kooi 1979). Zudem konnten Prins und Nell (1990) feststellen, dass Kaninchen durch den bevorzugten Fraß anderer Pflanzen mögliche Konkurrenten für *S. jacobaea* ausschalten. In Küstenpopulationen kommen die Pflanzen sogar oft nur dann zur Blüte, wenn durch Kaninchen Gräser in der Umgebung am Wachstum gehindert werden (Elton 1966). Auch die anschließende Etablierung der Pflanze wird begünstigt, wenn Kaninchen zuvor Lücken in der Grasnarbe verursacht haben (Harper und Wood 1957).

In Sanddünen tritt *S. jacobaea* häufig insbesondere mit den dort etablierten Grasarten in Konkurrenz. Oft treten in unmittelbarer Nähe Pflanzen wie der gewöhnliche Strandhafer (*Ammophila arenaria*), Sanddorn (*Hippophae rhamnoides*), Stranddistel (*Eryngium maritimum*), echtes Labkraut (*Galium verum*), Bibernelle-Rose (*Rosa spinosissima*) sowie *Rubus*- und *Viola*-Arten auf (Harper und Wood 1957).



Abb. 1: Blüten von *S. jacobaea* subsp. *dunensis* mit den typischerweise fehlenden Zungenblüten (Foto: Marie Hennings, 2015)

9 Populationsgenetik von *S. jacobaea* in Schleswig-Holstein

Die genetische Variabilität von bedrohten Arten ist Gegenstand aktueller Forschung an vielen Standorten. Man geht davon aus, dass sinkende Populationsgrößen auch die genetische Variabilität dieser Art verringern, indem sie genetische Flaschenhälse generieren oder häufig Inzucht auftritt (Young et al. 1996). Im Fall von *S. jacobaea* stellt sich jedoch eine andere Situation dar: die Art ist nicht bedroht und ihre Individuenzahl ist in den letzten 25 Jahren insbesondere in Schleswig-Holstein

stark angestiegen. Über die Populationsgenetik stark verbreiteter Arten, insbesondere nachdem sich ihre Anzahl sprunghaft vermehrt hat, ist wenig bekannt. Genetische Untersuchungen von *S. jacobaea* Populationen sind insbesondere in Gebieten in denen die Art invasiv ist, beispielsweise Nordamerika, Australien oder Neuseeland, durchgeführt worden (Doorduyn et al. 2010). Über die genetische Vielfalt in ihrem Ursprungsgebiet ist jedoch weniger bekannt, daher wurde 2015 begonnen, in Schleswig-Holstein flächendeckend Populationen zu besammeln, um zu zeigen, ob und wie stark *S. jacobaea* in Schleswig-Holstein genetisch variabel ist. Wir zeigen hier ein erstes Ergebnis aus einem ausgewählten Datensatz, die Gesamtanalyse aller Populationen wird derzeit erstellt und im Zusammenhang mit der Analytik der Alkaloidchemie publiziert werden.

10 Methoden

Zu dieser ersten Publikation zur Situation in Schleswig-Holstein wurden von insgesamt neun Standorten in Schleswig-Holstein und einem in Hessen, welcher als Außengruppe dient, je 10 Individuen gesammelt und analysiert (Abbildung 2).

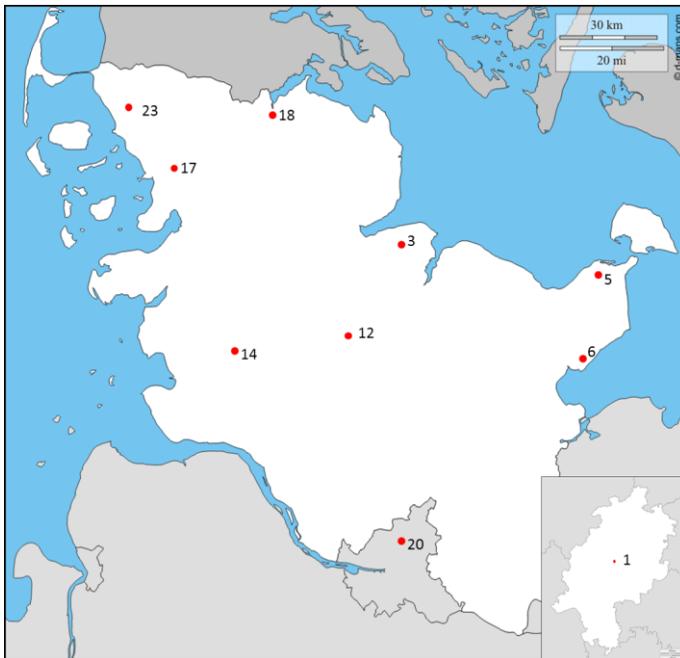


Abb. 2: Karte der Sammelorte von *S. jacobaea* in Schleswig-Holstein und Hessen (klein).

Anschließend wurde das Pflanzenmaterial in Silicagel getrocknet und DNA aus Blättern isoliert. Bei der DNA-Isolation wurde nach dem Protokoll von DNeasy Plant Mini Kit von Qiagen (April 2012) vorgegangen.

Inter-Simple Sequence Repeat (ISSR) Marker eignen sich besonders gut, um genetische Variabilität von Organismen zu untersuchen (Wang et al. 2012; Shafiei-Astani et al. 2015) und wurden in dieser Studie verwendet. Dabei werden Regionen der DNA, welche von kurzen, sich wiederholenden Sequenzen flankiert sind, amplifiziert (Ng und Tan 2015). Durch die Nutzung mehrerer Primer, welche verschiedene Regionen amplifizieren, ergeben sich individuelle genetische Muster. Diese können dann miteinander verglichen und damit Ähnlichkeiten oder Unähnlichkeiten von Individuen oder Populationen detektiert werden.

In diesem Fall wurden mit allen DNA-Proben ISSR-PCRs mit vier Primern (ISSR4, ISSR5, M12 und F2, Firma metabion international AG, Planegg/Steinkirchen) mit dem Standardprotokoll durchgeführt.

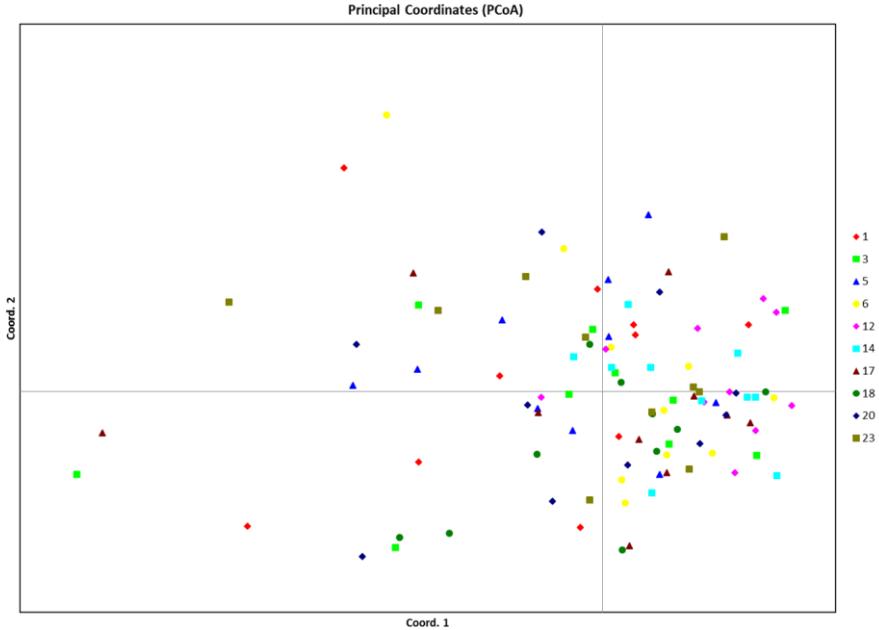
Die PCR-Produkte wurden anschließend auf 3% Agarose-Gele aufgetragen und bei 80 V nach etwa 2 Stunden ausgewertet. Die Auswertung der Gele und die Erstellung einer 0/1-Matrix (0=Merkmal abwesend, 1=Merkmal anwesend) erfolgten mit Microsoft Office Excel 2010. Mit der Software GenAlex 6.5 (Vanparys et al. 2008) wurde anschließend eine AMOVA (Analyses of molecular Variance) und eine Hauptkoordinatenanalyse (PCoA = Principal coordinates analysis) durchgeführt.

11 Ergebnisse

Insgesamt konnten mittels der vier ISSR Primer 33 Merkmale gefunden und miteinander verglichen werden. Die Hauptkoordinatenanalyse, deren Achsen zusammen 16,3 % der gesamten Variation erklären (Abbildung 3), zeigt eine große Vermischung sowohl der Individuen, als auch der Standorte.

Abb. 3 (nächste Seite): PCoA aller 10 Standorte:

1=Rauischholzhausen (Hessen), 3=Stodthagen, 5=Dazendorf, 6=Neustadt,
12=Langwedel, 14=Dithmarscher Geest, 17=Breklum, 18=Flensburg, 20=Hamburg,
23=Niebull Süd



Fünf Individuen entfernen sich weit von den restlichen (6.1; 1.7; 23.3; 17.4 und 3.5), welche sich enger zusammen finden. Voneinander abgrenzbare Gruppen, beispielsweise der unterschiedlichen Standorte, sind nicht zu erkennen. Auch die Population aus Hessen (ausgefüllte Rauten), welche als Außengruppe dienen sollte, mischt sich mit den anderen Populationen.

Die AMOVA ergibt eine molekulare Varianz von 99% innerhalb der Populationen und 0 % zwischen den Populationen (Tabelle 1). Betrachtet man Hessen und Schleswig Holstein als zwei getrennte Regionen, beträgt die Variance zwischen den Regionen 1%. Der Fst-Wert liegt bei 0,01, ist allerdings nicht signifikant.

Tab. 1: Ergebnisse der AMOVA. Df=Freiheitsgrade, SS= Quadratsumme, MS= mittlerer quadratischer Fehler, Est.Var.= geschätzte Varianz, %= prozentueller Anteil der genetischen Variabilität, PhiPt= Wrights fixation index (F_{ST}), P= Wahrscheinlichkeit

	PhiPt	P	%	df	SS	MS	Est Var.
Zwischen den Populationen	0,01	0,218	0%	8	56,4	7,0	0,004
Innerhalb der Populationen			99%	90	630,0	7,0	7,000
Zwischen Regionen			1%	1	8,3	8,3	0,068
Total			100%	99	694,6		7,072

Zusätzlich wurde eine AFLP-Analyse mit dem Programm AFLPsurv 1.0 (Xavier Vekemans, Laboratoire de Génétique et d'Ecologie Végétales, Université Libre de Bruxelles) durchgeführt (Tabelle 2). Die errechnete genetische Diversität liegt zwischen 0,45787 (Rauschholzhausen) und 0,33841 (Breklum). Der Mittelwert liegt bei 0,40784.

Tab. 2: Ergebnisse der AFLP-Analyse:

PN= Populationsnummer n=Stichprobe, #loc.= Anzahl Loci, #loc. P.=Anzahl polymorpher Loci, PLP=polymorphe Loci in %, He= genetische Diversität, S.E.(Hj)= Standardfehler der genetischen Diversität.

PN	Ort	n	#loc.	#loc.P	PLP	He	S.E. (HJ)
1	Rauschholzhausen	7	33	33	100,0	0,45787	0,01267
3	Stodthagen	8	33	33	100,0	0,40278	0,01753
5	Dazendorf	8	33	32	97,0	0,40136	0,02184
6	Neustadt	8	33	31	93,9	0,40940	0,02141
12	Langwedel	9	33	32	97,0	0,41591	0,01873
14	Dithmarscher Geest	9	33	32	100,0	0,43516	0,02026
17	Breklum	8	33	30	90,9	0,33841	0,02684
18	Flensburg	8	33	32	97,0	0,39190	0,02165
20	Hamburg	8	33	33	100,0	0,37947	0,02017
23	Nieüll Süd	8	33	33	100,0	0,44610	0,01785

Abschließend wurde ein Manteltest durchgeführt. Dieser setzt die genetische Distanz in Korrelation zur geographischen Distanz. In diesem Fall zeigt sich ein signifikanter ($P= 0,01$), positiver Zusammenhang ($R_{xy}= 0,187$) zwischen den Distanzen, was bedeutet, dass die Genotypen umso unähnlicher sind, je weiter geographisch sie voneinander entfernt sind. Signifikant ist dieser Zusammenhang wegen der Population in Hessen, schließt man diese von der Berechnung aus und berücksichtigt nur die Populationen in Schleswig-Holstein, ergibt sich weiterhin ein leicht positiver Zusammenhang ($R_{xy}= 0,068$), welcher aber nicht mehr signifikant ist ($P= 0,07$).

12 Diskussion

Die Ergebnisse der genetischen Untersuchung zeigen insgesamt eine hohe genetische Diversität der *S. jacobaea* Populationen in Schleswig-Holstein. Hinweise auf Inzucht oder eine Anpassung an lokale Umweltbedingungen gibt es keine. Diese Ergebnisse unterstützen die Hypothese, dass es einen großen Genfluss zwischen Individuen dieser Art im Untersuchungsgebiet gibt und es sich um eine große Metapopulation handelt.

Die in diesem Fall geringe genetische Differenzierung (Fst-Wert), zeigt ebenfalls eine vernachlässigbare genetische Auseinanderentwicklung der Populationen an (Sethuraman 2013). Zwischen den Regionen Hessen und Schleswig-Holstein ist eine geringe, nicht signifikante genetische Differenz zu erkennen. Möglicherweise verstärkt sich diese Tendenz, wenn man mehr Individuen aus Hessen auswählt und vergleicht.

Doorduyn et al. (2010) untersuchten die genetische Variation in *S. jacobaea* in Bezug auf dessen Invasivität in Nordamerika mittels AFLP Marker. Sie fanden heraus, dass sich die europäischen Populationen genetisch signifikant voneinander unterscheiden, allerdings beträgt die Variation zwischen den Populationen lediglich 5%. Das in dieser Studie im Gegensatz zu unserer Studie dennoch eine signifikante Unterscheidung der Populationen gefunden wurde, könnte daran liegen, dass Populationen aus ganz Europa mit eingeschlossen waren. Die geografische Distanz zwischen den Populationen war demnach viel größer als in unserer Studie, in welche die maximale Distanz bei etwa 450 km (Niebüll bis Rauschholzhausen) liegt.

Andere krautige Arten zeigen ein ähnliches genetisches Muster. Durka et al. (2016) fanden durch Nutzung von AFLP-Marker ebenfalls eine große Diversität für den windverbreiteten gewöhnlichen Glatthafer (*Arrhenatherum elatius*) und die Wiesenflockenblumen (*Centaurea jacea*). Letztere wird, ähnlich wie *S. jacobaea*, durch zahlreiche Insekten besucht, welche auch als potenzielle Bestäuber infrage kommen (Hirsch et al. 2003). Dazu gehören Hymenopteren, Dipteren, insbesondere Syrphiden, Coleopteren und Lepidopteren (Harper und Wood 1957; Vanparys et al. 2008). Die Art *Eristalis tenax* wird für die Bestäubung von *S. jacobaea* durch Vanparys et al. (2008) hervorgehoben, da sich Schwebfliegen sehr rasch über die großen Schirmrispen bewegen und dabei einen großen Anteil der geöffneten Einzelblüten besuchen. Da die Bestäuberarten zahlreich sind, sind die Distanzen, welche bei der Nahrungssuche überwunden werden, ebenso unterschiedlich. In menschlich beeinflusster Landschaft verteilen Insekten Blütenpollen beispielsweise bis zu 400 m weit (Rader et al. 2011). Für die Wiesenflockenblume konnte gezeigt werden, dass Insekten den Pollen bis zu 200 m weit verbreiten können (Albrecht et al. 2009). Liegen zwei Populationen von *S. jacobaea* innerhalb dieser Distanz, ist es wahrscheinlich, dass durch sexuelle Reproduktion Genotypen aus diesen Populationen entstehen.

Die zahlreichen Verbreitungsmöglichkeiten der *S. jacobaea*-Samen wurden im Abschnitt »Verbreitung« erläutert. Dazu gehören Wind, Wasser oder auch Tiere. Jedoch werden die Samen wahrscheinlich durch anthropogenes Mitwirken am weitesten verbreitet. Das auffällig häufige Vorkommen von *S. jacobaea* entlang von Landstraßen, Autobahnen und Schienen lässt vermuten, dass eine Verbreitung mittels Fahrtwind oder dem Anhaften an Fahrzeuge eine Rolle bei der Langstreckenverbreitung spielen kann. Für die ähnliche, invasive Art *Senecio inaequidens* konnte Griese genau dies für Deutschland zeigen (Griese 1996). Andere Untersuchungen weisen in Frankreich auf Bahngleise als wichtigen Verbreitungsvektor für *S. inaequidens* hin (Blanchet et al. 2015).

Abschließend ist zu beachten, dass die genetischen Analysen in dieser Studie mit vergleichsweise wenigen Merkmalen durchgeführt wurde, weshalb deren Aussagekraft eingeschränkt ist. Aufgrund dessen soll in künftigen Studien die Anzahl der Individuen sowie, falls möglich, der betrachteten Merkmale erweitert werden. Zusätzlich soll die chemische Zusammensetzung der PAs von *S. jacobaea* an verschiedenen Standorten in Schleswig-Holstein untersucht werden.

Danksagung

Wir bedanken uns herzlich bei Dr. Katrin Romahn und Dr. Hans-Ulrich Piontkowski von der AG Geobotanik in Schleswig-Holstein und Hamburg e.V., Frau Regina Haase-Ziesemer von der Unteren Naturschutzbehörde des Kreises Ostholstein, Dr. Irene Timmermann-Trosiener von der BUND Ortsgruppe Grömitz-Cismar, Frau Cordelia Triebstein und Herrn Heinz-Ulrich Schimkat von der AG für Botanik im Heimatverband für den Kreis Steinburg e.V., Frau Inke Rabe vom Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein, Herrn Hauke Drews von der Stiftung Naturschutz Schleswig-Holstein, Herrn Fritz Heydemann von der Marius-Böger-Stiftung für Naturschutz und Landeskunde Schleswig-Holstein, PD Dr. Tobias Donath vom Institut für Natur und Ressourcenschutz der Christian-Albrecht Universität zu Kiel und Dr. Ulrich Mierwald vom Kieler Institut für Landschaftsökologie für das Sammeln und Verschicken des Pflanzenmaterials.

Literaturverzeichnis

- Ahmed, M. & Wardle, D. A. (1994): Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobaea* L.) plants against associated pasture species. *Plant Soil* 164 (1): S. 61–68.
- Albrecht, G.; Biemelt, S.; Wiedenroth, E.-M. & Praznik, W. (1997): Changes in Carbohydrate Content Following Oxygen Deficiency Stress in Related *Senecio* Species with Different Flooding Tolerances. *Phyton* 37: S. 7–12.
- Albrecht, M.; Duelli, P.; Obrist, M. K.; Kleijn, D. & Schmid, B. (2009): Effective long-distance pollen dispersal in *Centaurea jacea*. *PLoS one* 4 (8): e6751.
- Anderson, S. (1996): Floral display and pollination success in *Senecio jacobaea* (Asteraceae): interactive effects of head and corymb size. *American journal of botany* S. 71–75.
- Andersson, S. (2001): Fitness consequences of floral variation in *Senecio jacobaea* (Asteraceae). Evidence from a segregating hybrid population and a resource manipulation experiment. *Biological Journal of the Linnean Society* 74 (1): S. 17–24.
- Bain, J. F. (1991): The biology of Canadian weeds. 96. *Senecio jacobaea* L. *Canadian Journal of Plant Science* 71 (1): S. 127–140.
- Baker-Kratz, A. L. & Maguire, J. D. (1984): Germination and Dry-Matter Accumulation in Dimorphic Achenes of Tansy Ragwort (*Senecio jacobaea*). *Weed Science* (32): S. 539–545.

- Blanchet, É.; Penone, C.; Maurel, N.; Billot, C.; Rivallan, R. & Risterucci, A.-M. (2015): Multivariate analysis of polyploid data reveals the role of railways in the spread of the invasive South African Ragwort (*Senecio inaequidens*). *Conserv Genet* 16 (3): S. 523–533
- Bundesinstitut für Risikobewertung (2013): Pyrrolizidinalkaloide in Kräutertees und Tees. Stellungnahme 018/2013 des BfR vom 5. Juli 2013.
- Carvalho, S.; Macel, M.; Mulder, P.; Skidmore, A. & van der Putten, W. (2014): Chemical variation in *Jacobaea vulgaris* is influenced by the interaction of season and vegetation successional stage. *Phytochemistry* 99: S. 86–94.
- Crawley, M. J. & Nachapong, M. (1985): The Establishment of Seedlings from Primary and Regrowth Seeds of Ragwort (*Senecio jacobaea*). *The Journal of Ecology* 73 (1): S. 255
- Crews, C. & Anderson, W. A. C. (2009): Detection of ragwort alkaloids in toxic hay by liquid chromatography/time-of-flight mass spectrometry. *The Veterinary Record* (7): S. 568–569.
- Crews, C.; Driffield, M.; Berthiller, F. & Krska, R. (2009): Loss of pyrrolizidine alkaloids on decomposition of ragwort (*Senecio jacobaea*) as measured by LC-TOF-MS. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 57 (9): S. 3669–3673.
- Doorduyn, L. J.; van den Hof, K.; Vrieling, K. & Joshi, J. (2010): The lack of genetic bottleneck in invasive Tansy ragwort populations suggests multiple source populations. *Basic and Applied Ecology* 11 (3): S. 244–250.
- Durka, W.; Michalski, S. G.; Berendzen, K. W.; Bossdorf, O.; Bucharova, A. & Hermann, J.-M. (2016): Genetic differentiation within multiple common grassland plants supports seed transfer zones for ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*
- Eadie, I. M. & Robinson, B. D. (1953): Control of ragwort by hormone-type weedicides. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science* (19): S. 192–196.
- Edgar, J. A.; Colegate, S. M.; Boppre, M. & Molyneux, R. J. (2011): Pyrrolizidine alkaloids in food: a spectrum of potential health consequences. *Food additives & contaminants. Part A, Chemistry, analysis, control, exposure & risk assessment* 28 (3): S. 308–324.
- Edgar, J. A.; Roeder, E. & Molyneux, R. J. (2002): Honey from Plants Containing Pyrrolizidine Alkaloids. A Potential Threat to Health. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50 (10): S. 2719–2730.
- Elton, C. S. (1979): *The Pattern of Animal Communities*. Chapman Hall, London: 432 S
- Forbes, J. C. (1977): Population flux and mortality in a ragwort (*Senecio jacobaea* L.) infestation. *Weed Res* 17 (6): S. 387–391.
- Giles, C. J. (1983): Outbreak of ragwort (*Senecio jacobaea*) poisoning in horses. *Equine Veterinary Journal* 15 (3): S. 248–250.
- Gill, N. T. (1938): The variability of weed seeds at various stages of maturity. *Ann Applied Biology* 25 (3): S. 447–456.
- Gillham, M. E. (1955): Ecology of the Pembrokeshire Islands. III. The Effect of Grazing on the Vegetation. *The Journal of Ecology* 43 (1): S. 172.

- Green, C. R. & Christie, G. S. (1961): Malformations in foetal rats induced by the pyrrolizidine alkaloid, Heliotrine. *The British Journal of Experimental Pathology* 42(4): S. 369–378.
- Green, H. E. (1937): Dispersal of *Senecio jacobaea*. *Journal of Ecology* 25(2): S. 569.
- Griese, D. (1996): Zur Ausbreitung von *Senecio inaequidens* DC. an Autobahnen in Norddeutschland. *Braunschweiger Naturkundliche Schriften* 5(1): S. 193–204.
- Harley, C. B. & Reynolds, R. P. (1987): Analysis of E.Coli Pormoter sequences. *Nucleic Acids Research* 15 (5): S. 2343–2361.
- Harper, J. L. & Wood, W. A. (1957): *Senecio jacobaea* L. *The Journal of Ecology*: S. 617–637.
- Hartley, S. E.; Eschen, R.; Horwood, J. M.; Robinson, L. & Hill, E. (2012): Plant secondary metabolites and the interactions between plants and other organisms: the potential of a metabolomic approach. In: Iason, G. R.; Dicke, M. & Harley S. E. (Hg.): *The Ecology of Plant Secondary Metabolites. From Genes to Global Processes*. Cambridge: Cambridge University Press, S. 204–225.
- Hawker, L. E.; Harrison, R. W.; Nicholls, V. O. & Ham, A. M. (1957): Studies on vesicular-arbuscular endophytes. *Transactions of the British Mycological Society* 40 (3): 375-IN4.
- Hirsch, M.; Pfaff, S. & Wolters, V. (2003): The influence of matrix type on flower visitors of *Centaurea jacea* L. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 98 (1-3): S. 331–337.
- Jacobs, J. (2009): *Plant Guide for tansy ragwort (Senecio jacobaea L.)*. Bozeman, Montana.
- Johnson, A. E.; Molyneux, R. J. & Merrill G.B. (1985): Chemistry of Toxic Range Plants. Variation in Pyrrolizidine Alkaloid Content of *Senecio*, *Amsinchia*, and *Crotalaria* Species. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 33(1): S. 50–55.
- Kadereit, J. W. & Sell, P. D. (1986): Variation in *Senecio jacobaea* L. (Asteraceae) in the British Isles. *Watsonia* 16 (1): S. 21–23.
- King County (Hg.) (2016): Tansy ragwort. *Senecio jacobaea*. Online verfügbar unter <http://www.kingcounty.gov/environment/animals-and-plants/noxious-weeds/weed-identification/tansy-ragwort.aspx> [Letzter Zugriff: 2016-12-20]
- Lahrssen-Wiederholt, M. (2007): Pyrrolizidinalkaloide als unerwünschte Stoffe in der Nahrungskette. Beispiel Jakobskreuzkraut. Bundesamt für Risikobewertung.
- Lüscher, A.; Siegrist, S.; Suter, M.; Stutz, C.; Gago, R. & Bucheli, T. (2005): Giftige Kreuzkräuter in Wiesen und Weiden – Eine Bestimmungshilfe. 2. Aufl.
- Macel, M. & Klinkhamer, P. G. L. (2010): Chemotype of *Senecio jacobaea* affects damage by pathogens and insect herbivores in the field. *Evolutionary Ecology* 24 (1): S. 237–250.
- McEvoy, P. B. (1984): Dormancy and dispersal in dimorphic achenes of tansy ragwort, *Senecio jacobaea* L. (Compositae). *Oecologia* 61: S.160-168
- McEvoy, P. B. & Cox, C. S. (1987): Wind Dispersal Distances in Dimorphic Achenes of Ragwort, *Senecio jacobaea*. *Ecology* 68 (6): S. 2006–2015.
- Mortimer, P. H. & White, E. P. (1975): Toxicity of some composite (senecio) weeds. *Proceedings of the 28th New Zealand weed and pest control conference*: S. 89-91

- Neitzke, P. B. & Berendonk, C. (2011): Jakobskreuzkraut (*Senecio jacobaea*). Eine Giftpflanze auf dem Vormarsch. Hrsg: Landwirtschaftskammer Nordrhein-Westfalen, Landesamt für Natur, Umwelt und Verbraucherschutz Nordrhein-Westfalen.
- Neumann, H. (2009): Umgang mit dem Jakobs-Kreuzkraut. Meiden – Dulden – Bekämpfen. Hrsg: Landesamt für Landwirtschaft, Umwelt und ländliche Räume des Landes Schleswig-Holstein, Flintbek
- Ng, W. L. & Tan, S. G. (2015): Inter-Simple Sequence Repeat (ISSR) Markers: Are We Doing It Right? *ASM Science Journal* 9(1): S. 30–39.
- Pelser, P. (2003): Phylogeny reconstruction in the gap between too little and too much divergence. The closest relatives of *Senecio jacobaea* (Asteraceae) according to DNA sequences and AFLPs. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 29 (3): S. 613–628.
- Pelser, P. B.; 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. *American journal of botany* 89 (6): S. 929–939.
- Poole, A. L. (1938): Germination of ragwort in water. *New Zealand Journal of Agricultural Research* (57): S. 95–96.
- Poole, A. L.; Cairns, D. (1940): Botanical aspects of ragwort (*Senecio jacobaea* L.) control. *Bulletin of the New Zealand Department of Scientific and Industrial Research* (82): S. 2–61.
- Prins, A. H. & Nell, H. W. (1990): The impact of herbivory on plant numbers in all life stages of *Cynoglossum officinale* L. and *Senecio jacobaea* L. *Acta Botanica Neerlandica* 39 (3): S. 275–284.
- Rader, R.; Edwards, W.; Westcott, D. A.; Cunningham, S. A. & Howlett, B. G. (2011): Pollen transport differs among bees and flies in a human-modified landscape. *Diversity and Distributions* 17 (3): S. 519–529.
- Roth, L.; Daunderer, M. & Kormann, K. (2006): Giftpflanzen, Pflanzengifte. Vorkommen, Wirkung, Therapie, allergische und phototoxische Reaktionen; das Standardwerk. 4. Aufl., Sonderausg. Hamburg.
- Schmidl, L. (1972): Biology and Control of Ragwort, *Senecio jacobaea* L., in Victoria, Australia. *Weed Research* 12 (1): S. 37–45.
- Sethuraman, A. (2013): On inferring and interpreting genetic population structure – applications to conservation, and the estimation of pairwise genetic relatedness. Dissertation. Iowa State University, Ames. Iowa.
- Shafiei-Astani, B.; Ong, A. H. K.; Valdiani, A.; Tan, S. G.; Yien, C. Y. S. & Ahmady, F. (2015): Molecular genetic variation and structure of Southeast Asian crocodile (*Tomistoma schlegelii*): Comparative potentials of SSRs versus ISSRs. *Gene* 571 (1): S. 107–116.
- Sheldon, J. C. (1974): The Behaviour of Seeds in Soil. III. The Influence of Seed Morphology and the Behaviour of Seedlings on the Establishment of Plants from Surface-Lying Seeds. *The Journal of Ecology* 62 (1): S. 47.

- Söchting, H. P. (2010): Jakobs-Kreuzkraut (*Senecio jacobaea*)- Erkennung und Bekämpfungsmöglichkeiten im Grünland. Julius Kühn-Institut, Bundesforschungsanstalt für Kulturpflanzen (Hrsg), Braunschweig.
- van de Voorde, T. F.J.; Ruijten, M.; van der Putten, W. H. & Bezemer, T. M. (2012): Can the negative plant–soil feedback of *Jacobaea vulgaris* be explained by autotoxicity? *Basic and Applied Ecology* 13 (6): S. 533–541.
- van der Meijden, E. & van der Waals-Kooi, R. E. (1979): The Population Ecology of *Senecio jacobaea* in a Sand Dune System. I. Reproductive Strategy and the Biennial Habit. *The Journal of Ecology* 67 (1): S. 131.
- Vanparys, V. (2011): Comparative study of the reproductive ecology of two co-occurring related plant species. The invasive *Senecio inaequidens* and the native *Jacobaea vulgaris*. *Plecevo* 144 (1): S. 3–11.
- Vanparys, V.; Meerts, P. & Jacquemart, A.-L. (2008): Plant-pollinator interactions. Comparison between an invasive and a native congeneric species. *Acta Oecologica* 34 (3): S. 361–369.
- Wang, X.; Yang, R.; Feng, S.; Hou, X.; Zhang, Y.; Li, Y. & Ren, Y. (2012): Genetic variation in *Rheum palmatum* and *Rheum tanguticum* (Polygonaceae), two medicinally and endemic species in China using ISSR markers. *PLoS one* 7 (12): e51667.
- Wardle, D. A.; Nicholson, K. S. & Rahman, A. (1995): Ecological effects of the invasive weed species *Senecio jacobaea* L. (ragwort) in a New Zealand pasture. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 56 (1): S. 19–28.
- Wardle, D. A. & Rahman, A. (1987): Influence of capitulum maturity on achene germination of *Senecio jacobaea* and *Carduus nutans*. *New Zealand Journal of Agricultural Research* (30(1)): S. 117–120.
- Wesselingh, R. A. & Klinkhamer, P. G. L. (1996): Threshold Size for Vernalization in *Senecio jacobaea*. *Genetic Variation and Response to Artificial Selection. Functional Ecology* 10 (2): S. 281.
- White, R. D.; Krumperman, P. H.; Cheeke, P. R. & Buhler, D. R. (1983): An evaluation of acetone extracts from six plants in the AMES mutagenicity test. *Toxicology Letters* 15 (1): S. 25–31.
- Witte, L.; Ernst, L.; Adam, H.; Hartmann, T. (1992): Chemotypes of two pyrrolizidine alkaloid-containing *Senecio* species. *Phytochemistry* 31 (2), S. 559–565.
- Young, A.; Boyle, T. & Brown, T. (1996): The population genetic consequences of habitat fragmentation for plants. *Trends in Ecology & Evolution* 11 (10): S. 413–418.

Anschrift der Verfasser:

Stefanie Jung (Stefanie.j.jung@bot1.bio.uni-giessen.de)
Marie Henniges (Marie.Henniges@bio.uni-giessen.de)
Birgit Gemeinholzer (Birgit.Gemeinholzer@bot1.bio.uni-giessen.de)
Volker Wissemann (Volker.Wissemann@bot1.bio.uni-giessen.de)
Institut für Botanik, AG Spezielle Botanik
Heinrich-Buff-Ring 38
D-35392 Gießen