

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
BIOLOGICKÁ FAKULTA



Magisterská práce
2002

**Srovnávací studie invazního druhu
Bidens frondosa L. a domácích zástupců
r. *Bidens***



Bc. HELENA GRUBEROVÁ

Vedoucí práce: Prof. RNDr. Karel Prach, CSc.

Gruberová, H. (2002): Srovnávací studie invazního druhu *Bidens frondosa* L. a domácích zástupců r. *Bidens*, [A comparative study of invasive *Bidens frondosa* L. and native species of the genus, M.Sc. Thesis, University of South Bohemia, Faculty of Biological Sciences, České Budějovice, The Czech Republic, in Czech].

ANOTACE

Differences in relative growth rate (RGR) and other growth characteristics, competition and maternal effect were experimentally investigated in invasive *B. frondosa* and its native congeners *B. tripartita*, *B. radiata* and *B. cernua* (maternal effect in *B. tripartita* and *B. frondosa* only). The experimental results are in accordance with field observations when native congeners are competitively excluded by *B. frondosa* in the central European landscape.

PODĚKOVÁNÍ

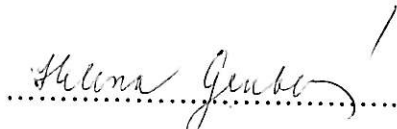
Chtěla bych poděkovat svému školiteli Karlu Prachovi za poskytnutí cenných rad a připomínek, poskytnutí literatury, Stanislavu Mihulkovi za cenné rady a připomínky.

Děkuji všem, kteří mi pomohli, rodičům za přípravu plochy na experimenty, mé sestře za pomoc při zpracování pokusů, Roklince hlavně za pomoc při měření relativní růstové rychlosti.

Děkuji své rodině za zázemí, všestrannou podporu a hlavně trpělivost.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracovala samostatně, jen s použitím uvedené literatury

V Českých Budějovicích dne 25. dubna 2002


.....

Helena Gruberová

ABSTRACT

B. frondosa is an annual species of the *Asteraceae* family which original occurrence is the North America. The genus *Bidens* has three native representatives in the Czech Republic, namely *B. radiata*, *B. tripartita*, *B. cernua*. The aims of this work were:

1. To verify competitive ability of *B. frondosa* in comparison with the native representatives of the genus *by* their cultivation in mixtures and monocultures
2. To find out, if the relative growth rate and other growth characteristics of *B. frondosa* differ from the other studied species.
3. To compare intensity of intra- and interspecific competition of *B. frondosa* and *B. tripartita*
4. To find out, if a maternal effect appears in *B. frondosa* and *B. tripartita* and if, can it influence their competitive ability?

The following results were obtained:

1. *B. frondosa* shows a high competitive superiority over native representatives – it suppress *B. cernua*, and mainly *B. tripartita* with which it occurs the most frequently in nature
2. Relative growth rate of *B. frondosa* was not the highest among the studied species, but absolute values of growth parameters were the highest. The absolute values seem to be better criterion in assessment of species success.
3. Intraspecific competition was either more intensive than interspecific or comparable in *B. frondosa*, and less intensive or comparable in *B. tripartita*.
4. Competitive superiority in *B. frondosa* appeared also in the study of the maternal effect: a) The seeds of subsequent populations of *B. frondosa* better germinated from mixture with *B. tripartita* than from monoculture and *vice versa* in the case of *B. tripartita*. b) The values of measured characteristics of *B. frondosa* offsprings were higher from mixture of lower densities than in monoculture and *vice versa* in the case of higher densities. With increasing density in monoculture, the height, the maximum order of heads of *B. frondosa* increased, and the number of heads decreased. Offsprings of *B. tripartita* were smaller from mixture with *B. frondosa* than from monoculture. In higher densities, also the values of other measured characteristics decreased. With increasing density in monoculture the number of heads and the height decreased.

The experimental results are in accordance with field observations when native congeners are competitively excluded by *B. frondosa* in the central European landscape.

OBSAH

1 ÚVOD	1
1.1 INVAZNÍ ROSTLINY A JEJICH ŠÍŘENÍ	1
1.2 KONKURENCE.....	2
1.3 MATERNÁLNÍ EFEKT.....	3
1.4 ROD <i>BIDENS</i>	4
1.5 STUDOVANÉ DRUHY	4
1.5.1 Rozšíření <i>B. frondosa</i> , <i>B. cernua</i> , <i>B. tripartita</i> a <i>B. radiata</i> v Evropě a České republice.....	5
1.5.2 Ekologie studovaných druhů	6
1.6 CÍLE PRÁCE:	7
2 METODIKA	8
2.1 SBĚR SEMEN A JEJICH PŘEDKLÍČENÍ	8
2.2 EXPERIMENTY	8
2.2.1 Experiment I - konkurence.....	8
2.2.2 Experiment II – relativní růstová rychlost.....	9
2.2.3 Experiment III (první rok - konkurence)	10
2.2.4 Experiment IV (druhý rok – maternální efekt)	10
2.2.4.1 Klíčivost (IVa).....	10
2.2.4.2 Růst (IVb).....	10
2.3 STATISTICKÉ ZPRACOVÁNÍ	11
3 VÝSLEDKY	12
3.1 EXPERIMENT I - KONKURENCE	12
3.1.1 Vliv hnojení.....	12
3.1.2 Vliv konkurence	12
3.2 EXPERIMENT II – RELATIVNÍ RŮSTOVÁ RYCHLOST	17
3.3 EXPERIMENT III (PRVNÍ ROK) - KONKURENCE.....	19
3.3.1 Vliv hustoty.....	19
3.3.2 Vliv konkurence	19
3.4 EXPERIMENT IV (DRUHÝ ROK) – MATERNÁLNÍ EFEKT.....	20
3.4.1 Experiment IVa - klíčení.....	20
3.4.2 Experiment IVb – růst.....	26

4	DISKUSE.....	29
5	ZÁVĚR.....	35
6	LITERATURA	37
7	PŘÍLOHY	43

1 ÚVOD

1.1 Invazní rostliny a jejich šíření

Studium blízkce příbuzných druhů s různou úspěšností invaze je významné pro určení budoucího chování a dopadu současných i potenciálních invazních druhů (Weber 1998). Úspěšnost invaze nepůvodního druhu je dána především jeho populačně biologickými vlastnostmi a vlastnostmi invadovaných společenstev (Baker 1965, Roy 1990, Pyšek et al. 1995). Invazní rostliny jsou chápány jako naturalizované (zdomácnělé) rostliny, které produkují reprodukce schopné potomky, a to často ve velkém počtu a velké vzdálenosti od rodičovské rostliny, čímž mají schopnost rozšířit se na rozsáhlé území (Richardson et al. 2000).

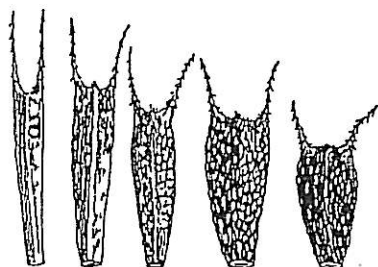
Úspěšné jsou často druhy s velkým množstvím malých semen, druhy šířené živočichy, druhy s velkou počáteční růstovou rychlostí, které jsou schopné klíčit v širokém spektru podmínek, brzo kvetou, jsou samosprašné a ještě s dalšími znaky, které umožňují jejich rychlé šíření. Na základě těchto vlastností lze snad do určité míry předvídat úspěch invaze na základě znalosti biologie příslušného druhu (Baker 1965, Bazzaz 1986, Roy 1990, Rejmánek 1995, Pyšek et al. 1995), objevují se však i skeptické názory, že invazi předpovědět nelze (Williamson 1996, Williamson 1998).

Jedním z cílů studia invazních rostlin je určit, jakým způsobem prostředí ovlivňuje jejich růst a vitalitu (Ashton et Mitchell 1989).

Studiem invazních druhů rostlin se zabývá celá řada autorů. Avšak najdeme jen několik prací, které se zabývají blízkce příbuznými druhy invazních rostlin. Jsou to rody jako např. *Echium* (Forcella et al 1986), *Epilobium* (Stöcklin 1999), *Conyza* (Thébaud et Abbot 1995), *Oenothera* (Frean et al. 1997, Míhulka et Pyšek 2001, Míhulka 2001), *Solidago* (Weber 1998), *Impatiens* (Perrins 1993). Též bychom našli několik málo prací porovnávajících stejný druh v primární a sekundární (kde je druhem invazním) oblasti jeho výskytu. Jsou to druhy např. *Reynoutria sachalinensis* (Sukopp et Starfinger 1995), *Prunus serotina* (Starfinger 1997), *Lythrum salicaria* (Edwards 1999, Hanzelyová-Bastlová 2001). Nicméně práce zabývajícími se porovnáváním dvou nebo několika druhů stejného rodu, z nichž je alespoň jeden v dané oblasti druhem invazním, najdeme velice málo. Jednou z prací je klasická studie karpologie a karpobiologie zástupců rodu *Bidens* v ČSSR (Lhotská 1968b). Další prací je studie zabývající se klíčivostí a konkurencí *B. frondosa* a *B. tripartita* (Köck 1988).

Důležitým ukazatelem rychlosti šíření rostlin je efektivita šíření semen (Cronk et Fuller 1995). Úspěšná invazní rostlina je často dobře adaptována na šíření semen na krátkou i dlouhou vzdálenost. Šíření semen na krátkou vzdálenost zajišťuje existenci populace na dané lokalitě, šíření na dlouhou vzdálenost zajišťuje možnost založení nových populací (Cronk et Fuller 1995).

Mezi důležité cesty šíření rostlin patří říční oblasti (Johansson et al. 1996). Říční systémy hrají důležitou roli v procesu invaze a naturalizace¹⁾ (přizpůsobení se lokálním podmínkám)



Obr. 1. Nažky *B. frondosa*.
(Lhotská 1968b)

cizích rostlin (Pyšek et Prach 1993). Říční koridory a řeky samy napomáhají k rychlému šíření a zakládání dílčích populací po celém toku (Beerling 1991). Velký počet invazních rostlin byl v Evropě nalezen právě podél řek (Lohmeyer et Soukopp 1992). Mezi nimi byl i druh *Bidens frondosa*.

Studovaný druh *Bidens frondosa* L. se velice snadno šíří jak zoochorně (epizoochorně, ale i endozoochorně), tak i hydrochorně (Lhotská 1968b). Jeho plody jsou vybaveny dvěma nazpět štětinatými osinami (viz Obr. 1), díky nimž je velice dobře přizpůsoben k šíření na velkou vzdálenost pomocí epizoochorie.

1.2 Konkurence

Mezi důležité vlastnosti invazního druhu patří i vysoká schopnost konkurence (Baker 1965, Roy 1990). Konkurence je snaha sousedních rostlin využívat stejné množství světla, minerálních látek, vody nebo prostoru (Grime 1979).

Schopnost konkurence může být porovnávána mezi druhy ze dvou pohledů: a) jejich přímým konkurenčním tlakem, či-li schopností přímo potlačovat jiné jedince a b) v jejich konkurenční odpovědi, tj. schopnosti vyhnout se potlačení (Jacquard 1968, Goldberg et Werner 1983, Goldberg et Fleetwood 1987).

Studiem konkurence obecně se zabývá mnoho autorů. Najdeme i několik prací zabývajících se konkurencí druhů r. *Bidens*: Suehiro et Mori (1986) studovali mezidruhovou konkurenci druhů *B. frondosa*, *B. pilosa* a *B. biternata*. Köck (1988) se zabýval konkurencí druhů *B. frondosa* a *B. tripartita*.

¹⁾ Proces naturalizace nastává po procesech *introdukce* semen a následné *kolonizaci* invazním druhem nejprve silně narušených společenstev a postupně až společenstev méně narušených (Kornás 1990).

V této práci byla studována konkurence nejen mezi *B. frondosa* a nejčastějším domácím druhem *B. tripartita*, ale i mezi ostatními domácími zástupci rodu *Bidens* (*B. cernua*, *B. radiata*).

1.3 Maternální efekt

Maternální efekt (vliv rodičů) nebyl u invazních druhů rostlin zřejmě ještě nikým studován. Pokusila jsem se zjistit, zda se vlivem hustoty a konkurence u druhů *B. frondosa* a *B. tripartita* sníží *fitness* (zdatnost) jedinců a zda se projeví v následující generaci.

Vliv rodičů (dále maternální efekt) na potomky je znám už od roku 1909 (Roach et Wulff 1987). Maternální efekt je příspěvek od mateřského rodiče k fenotypu potomstva, přesahující rámec rovnocenného chromosomálního příspěvku, který bychom od každého z rodičů očekávali. Takový příspěvek: a) může být cytoplasmatického původu (přenos chloroplastů či mitochondrií do potomků bez účasti jaderných genů), b) může pramenit z vyššího příspěvku mateřských genů ($2n$) oproti otcovským (n) při vývoji endospermu ($3n$) a c) může být důsledkem skutečnosti, že samičí pletiva přispívají k vývoji plodů a semen.

Fenotypická dědičnost může být asi do jisté míry ovlivněna jak vnějším prostředím, tak i rodičovským genotypem. Mateřské tkáně (obaly vajíček a stěna vaječnicků), které obklopují vyvíjející se embryo a endosperm, vytváří obal semene, plodu a druhotné struktury semen jako jsou štětiny, osiny a ostny. Tyto struktury pak mají vliv na vlastnosti semen, ke kterým patří dormance, rozšiřování a klíčení. Změny v těchto vlastnostech pak mohou být přeneseny do fenotypu dospělého jedince (Roach et Wulf 1987, Wulf et al. 1999).

Rozdíly v semenech (velikost semen, velikost perikarpu), semenáčcích a dospělých jedincích vyvolané maternálním efektem mohou hrát důležitou roli v ekologii jedinců (Roach et Wulf 1987), proto je velice často studována velikost semen. Práce ukazují vliv velikosti semen na klíčení (Cidecyian et Malloch 1982, Dolan 1984), na velikost semenáčků (Wulff 1986a), na velikost dospělců a na schopnost jejich konkurence (Dolan 1984, Stanton 1984, Wulf 1986b).

Jednotlivé rostliny mohou produkovat semena s rozdílnou velikostí a klíčovostí. Ať už je to produkce čistě dimorfních semen nebo nažek jako u mnoha rostlin z čeledi *Asteraceae*, tak je to i rozdílná velikost semen v závislosti na pozici na mateřské rostlině (viz Gutterman 1980-1981, Silvertown 1984). Toto může mít nejen vliv na klíčení rostlin, ale i na přežívání a jiné vlastnosti (viz review Mandák 1997).

Maternální efekty jsou jedním z aspektů fenotypické plasticity, které mohou zvyšovat fenotypickou diverzitu a mohou být důležitými faktory v heterogenním prostředí (Sultan et Bazzaz 1993).

1.4 Rod *Bidens*

Rod *Bidens* patří do čeledi *Asteraceae*. Tato čeleď je pravděpodobně největší z kvetoucích rostlin a má mezi 21 000 (Mabberley 1987) a 25 000 (Heywood 1978) druhů. *Asteraceae* patří mezi čeledi se zvýšeným zastoupením v invazních flórách a tudíž je nutno je považovat za úspěšné ve vztahu k invaznímu potenciálu (Pyšek 1997).

Rod *Bidens* má podle Sherffa (1937) 270 druhů s velmi rozdílnou ekologií. Tento rod zahrnuje jak druhy xerofilní, tak druhy hydrofilní. Tyto druhy rostou jak na stepních a písčitých stanovištích, tak je najdeme na rumišťích, polích, vinicích, v lesích, na březích vodních toků, ale i v bažinách a mangrovech. Většina z nich roste v tropech a subtropích v Americe. V mírném pásmu Evropy můžeme najít pouze 3 původní zástupce rodu *Bidens*, a to *B. radiata*, *B. cernua* a *B. tripartita* (Sherff 1937).

Tento rod zahrnuje jak druhy jednoleté, tak dvouleté a vytrvalé. Mnoho zástupců je polokeřovitého a někdy až keřovitého vzrůstu; některé dosahují výšky až 7m (Sherff 1937).

Na našem území roste v současné době 5 druhů, z toho 3 druhy jsou původní (*Bidens radiata*, *Bidens cernua* a *Bidens tripartita*) a zbylé dva invazní (*Bidens frondosa*, vzácně *Bidens connata*), a také jeden kříženec druhů *Bidens tripartita* a *Bidens radiata* - *Bidens x polakii* (Lhotská 1968a).

1.5 Studované druhy

Tato práce se zabývá invazním druhem *B. frondosa* a třemi původními zástupci rodu (*B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata*). Všechny studované druhy rodu *Bidens* jsou jednoleté terofyty z čeledi *Asteraceae*. Rod *Bidens* u nás zahrnuje jednoleté rostliny, které kvetou od poloviny srpna do října.

Bidens frondosa L. je domácí v Severní Americe. Areál výskytu zahrnuje sever Kanady až jih USA (Hejný et Jehlík 1973). Tam roste zejména na pobřeží řek a vodních nádrží, ale též na pastvinách, u cest, na zahradách, na polích a pustých místech, a to zvláště na vlhkých půdách (Hejný et Jehlík 1973).

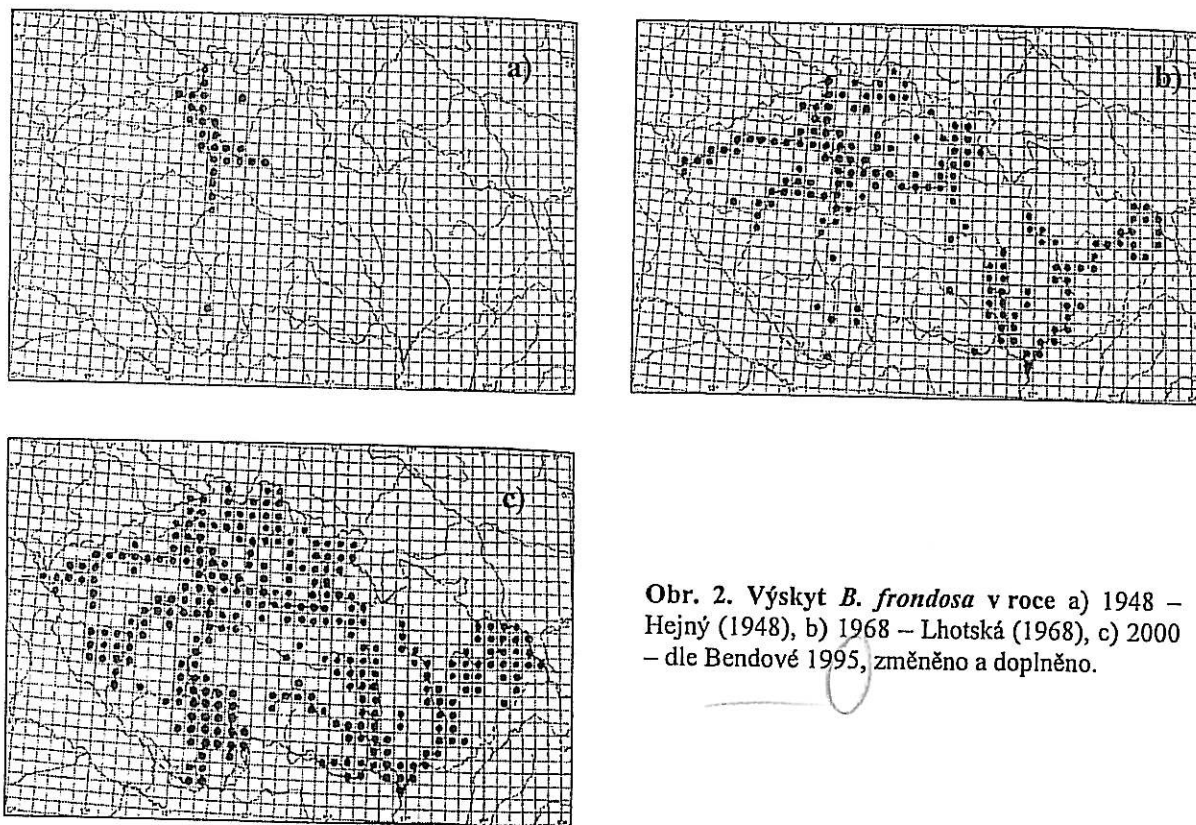
Do České republiky byl *Bidens frondosa* zřejmě zavlečen lodní dopravou a to dvěma cestami. Do Čech se dostal cestou labskou, na Moravu a do Slezska cestou oderskou. Poté se

rozšířil kolem řek, na břehy vodních nádrží a na vlhká ruderalní místa v celé České republice (Hejný et Jehlík 1973).

Všechny čtyři druhy (*B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata*) mají charakteristickou strukturu nažek (příloha 1), které se od sebe liší nejen tvarem, velikostí a poměry ve velikostech, ale také v počtu osin, ve tvaru plodové jizvy, prohnutí a barvě perikarpu (Lhotská 1968b).

1.5.1 Rozšíření *B. frondosa*, *B. cernua*, *B. tripartita* a *B. radiata* v Evropě a České republice

B. frondosa byl v Evropě poprvé zjištěn v roce 1777 na březích mrtvého ramene Odry ve Szytnikách u Wroclavi v Polsku (Lhotská 1966). V Čechách byl druh poprvé zaznamenán



Obr. 2. Výskyt *B. frondosa* v roce a) 1948 – Hejný (1948), b) 1968 – Lhotská (1968), c) 2000 – dle Bendové 1995, změněno a doplněno.

v roce 1931 na Labi v Děčíně (Prinz 1932), na Moravě a ve Slezsku v roce 1943 na řece Moravě u Kojetína (Lhotská 1968a). Tento druh se od své naturalizace na našem území úspěšně šíří (Obr. 2 - mapy výskytu v roce 1948, 1968 a v současnosti).

Bidens radiata (dvozubec paprščitý) je druh euroasijský. V Anglii a ve Švýcarsku je považován za druh invazní (Sherff 1937). Na území ČR roste hlavně mezi 350-550 m.n.m.

Většinou ho najdeme na oligotrofních až mezotrofních substrátech hercynika s centrem výskytu hlavně kolem rybníků u Třeboně a Českých Budějovic (Lhotská 1968b).

Bidens cernua (dvozubec nící) je amfiboreální druh. Roste v téměř celé Evropě až k 65°s.š. Neroste v Portugalsku, J Španělsku, na Korsice, Sardinii a ve střední Itálii. V Americe roste v J Kanadě a v USA až na jih ke Kalifornii (Sherff 1973). V ČR ho můžeme najít od nížin do submontánního stupně (Lhotská 1968b).

Bidens tripartita (dvozubec trojdílný) je euroasijský druh, ve Skandinávii jej můžeme najít až k 65°s.š., ale v mediteránu je vzácný (Sherff 1937). V ČR je hojný od nížin do submontánního stupně (Lhotská 1968b).

1.5.2 Ekologie studovaných druhů

B. frondosa a *B. tripartita* rostou na stanovištích subripálních, sublitorálních a ripálních nebo litorálních. Tyto druhy mají relativně širokou amplitudu, proto je můžeme najít i v ruderalních a poloruderalních společenstvech (zvláště *B. frondosa*). Nicméně oba vyžadují vyšší obsah vody v půdě v době klíčení a v počátečních stádiích vývoje, kdy jsou velmi citlivé na vyschnutí (zvláště *B. tripartita*). Tyto druhy jsou schopné vyklíčit ve vodě s pozdějším zakořeněním v půdě a relativně dobře snáší zaplavení mělkou vrstvou stagnující nebo mírně tekoucí vody. V létě, zejména při poklesu vodní hladiny, relativně dobře snáší sušší období (Lhotská 1968c).

B. radiata, ale hlavně *B. cernua* se liší od ostatních studovaných druhů tím, že snáší terestrickou fázi pouze na kratší dobu. *B. radiata* roste zejména u stojatých vod, na březích řek se vyskytuje pouze dočasně (Lhotská 1968b).

B. frondosa je rozšířen hlavně ve společenstvech třídy *Bidentetea*, dále ve třídě *Galio-Urticetea* (Keil 1999, Dostál 1989) a *Phragmitetea* (Keil 1999). Z druhé uvedené třídy jsou to hlavně svazy *Senecion fluviatilis* a *Aegopodion* (Keil 1999, Dostál 1989).

Z domácích druhů nejhojnější *B. tripartita* obývá bahnitě břehy vod a obnažená rybníční dna hlavně ve společenstvech sv. *Nanocyperion flavescens* a *Bidention tripartitae* (Dostál 1989).

Bidens cernua najdeme na březích vod, zvláště rybníků a příkopů, a to ve společenstvech sv. *Bidention tripartitae* a *Cicution virosae* (Dostál 1989).

Bidens radiata obývá mokré a bažinaté břehy vod, rumišť, příkopy, lužní lesy, převážně společenstva svazů *Nanocyperion flavescens* a *Bidention tripartitae* (Dostál 1989).

V některých případech mohou všechny druhy růst spolu (např. obnažená dna rybníků nebo mírně svažité bahnitě břehy rybníků).

1.6 Cíle práce:

Tato práce se má pokusit nalézt podrobnější odpověď na otázku, proč je *Bidens frondosa* úspěšnější než domácí zástupci rodu *Bidens* a navázat tak na předcházející práce (Gruberová 1999, Gruberová et al. 2001).

K tomu byly formulovány následující cíle:

- 1) Ověřit konkurenční schopnost *B. frondosa* a domácích zástupců r. *Bidens* jejich pěstováním ve směsích a monospecifických porostech.
- 2) Zjistit, jak se liší relativní růstová rychlost a ostatní růstové charakteristiky *B. frondosa* od ostatních studovaných druhů.
- 3) Porovnat intenzitu vnitro- a mezidruhové konkurence *B. frondosa* a *B. tripartita*
- 4) Zjistit, zda se u druhů *B. frondosa* a *B. tripartita* projevuje maternální efekt a zda případně může způsobit konkurenční výhodu či nevýhodu.

2 METODIKA

2.1 Sběr semen a jejich předklíčení

Semena druhů *B. frondosa*, *B. cernua*, *B. tripartita* a *B. radiata* byla sbírána na lokalitě Puclický rybník v západních Čechách v letech 1999 a 2000. Sebraná semena byla vyčištěna od plevek a byla odstraněna semena napadená vrtulí rodu *Tephritis*. Poté byla semena uložena do papírových sáčků a uskladněna přibližně 6 měsíců v lednici při teplotě 5°C.

Před všemi následujícími pokusy byla semena druhů *B. frondosa*, *B. cernua*, *B. tripartita* a *B. radiata* navlhčena a uložena na 1 týden do mrazicího boxu při teplotě -18°C. Poté byla semena vyseta na Petriho misky na jednu vrstvu filtračního papíru a ponechána k vyklíčení blízko zdroje tepla (teplota dosahovala cca 28°C).

2.2 Experimenty

2.2.1 Experiment I - konkurence

Tento experiment měl ověřit konkurenční schopnost invazního druhu *B. frondosa* a domácích zástupců r. *Bidens*.

Pokus byl proveden na experimentální ploše ve Staňkově, v západních Čechách (nadm. výška 370 m.n.m., průměrná roční teplota 7,9 °C, roční úhrn srážek 570 mm. (Pátý, úst. sděl.). Vyklíčená semena byla vyseta 20. dubna 2001 do květináčů o průměru 18 cm se substrátem, který byl složen z komerčně prodávaného zahradního substrátu a písku v poměru 2:1. *B. frondosa*, *B. cernua*, *B. tripartita* a *B. radiata* rostly ve dvojicích ve všech možných kombinacích, včetně kombinace, kdy rostla v jedné polovině květináče pouze jedna rostlina, která byla oddělena od druhé poloviny květináče deskou. Pokus byl proveden v 10 opakováních, ze kterého byla jedna polovina počtu hnojena tyčinkovým hnojivem NPK 10-5-7 každých 6 týdnů (dvakrát během pokusu) a druhá hnojena nebyla, celkem tedy 140 květináčů. Květináče byly rozmístěny náhodně.

V době dozrávání úborů prvního řádu byly u rostlin měřeny následující charakteristiky: výška, průměr lodyhy ve 2 cm od kořenů (posuvným měřítkem), počet úborů a maximální dosažený řád úborů.

2.2.2 Experiment II – relativní růstová rychlost

Cílem tohoto experimentu bylo zjistit, jak se liší relativní růstová rychlost *B. frondosa* od ostatních studovaných druhů.

Vyklíčená semena *B. frondosa*, *B. cernua*, *B. tripartita* a *B. radiata* byla vyseta do květináčů s pískem o průměru 90 mm. Květináče byly umístěny do klimaboxu se standardním ISP (integrated screening programme) prostředím (světelná intenzita - $250\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$, délka dne: 14h den/10h noc, teplota: 22°C den/15°C noc). Každý týden byly květináče hnojeny Rorisonovým roztokem (Hunt et al. 1993), který byl též použit jako iniciální zdroj živin. Květináče byly rozmístěny náhodně v 12 replikacích (2krát odběr rostlin, 4 druhy – celkem tedy 96 květináčů).

7 a 21 dní od založení pokusu byly rostliny odebrány podle standardní metodiky pro měření relativní růstové rychlosti (RGR) (Hunt et al. 1993). Plocha listů byla měřena pomocí programu Adobe PhotoshopTM 6.0 software, s použitím obrázků semenáčků, které byly naskenovány ihned po odběru. Z naměřených dat byly spočítány následující charakteristiky: relativní růstová rychlost (RGR) pro kořeny a listy zvlášť a následně jejich poměr, čistý výkon asimilace (ULR), poměrná olistěnost (LAR), váhový podíl sušiny listů v sušině celé rostliny (LWR), specifická listová plocha (SLA), váhový podíl sušiny kořenů v sušině celé rostliny (RWR).

$$RGR = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1}$$

$$RGR \text{ ratio} = \frac{RGR \text{ kořenů}}{RGR \text{ listů}}$$

$$ULR = \frac{W_2 - W_1}{t_2 - t_1} \cdot \frac{\ln LA_2 - \ln LA_1}{LA_2 - LA_1}$$

$$LAR = \frac{LA_1/W_1 + LA_2/W_2}{2}$$

$$LWR = \frac{W_{1listy}/W_1 + W_{2listy}/W_2}{2}$$

$$SLA = \frac{LA_1/W_{1listy} + LA_2/W_{2listy}}{2}$$

$$RWR = \frac{RW_1/W_1 + RW_2/W_2}{2}$$

W_2 - hmotnost biomasy (kořenů a listů) ve 21 dnech

W_1 - hmotnost biomasy (kořenů a listů) v 7 dnech

t_2, t_1 - doba odběru (21 dní a 7 dní)

RW - hmotnost kořenů

LA_2, LA_1 - listová plocha v 21 a 7 dnech

2.2.3 Experiment III (první rok - konkurence)

Experiment, který měl ověřit konkurenční schopnosti invazního druhu *B. frondosa* s *B. tripartita* v závislosti na rostoucí hustotě porostu, byl založen 22. dubna 2000 na stejném místě jako experiment I. Vyklíčená semena byla vyseta do boxů o rozměrech 40×30×30 cm, které obsahovaly stejný substrát, který je uveden v experimentu č.1. *B. frondosa* a *B. tripartita* byly pěstovány v monokulturách a ve směsi ve třech hustotách: 14, 60, 300 jedinců na box. Během dozrávání úborů byla odebírána semena prvních dvou řádů zvlášť a ta pak byla použita následující rok v Experimentu IV – druhý rok. Po odebrání zralých semen z druhých řádů bylo náhodně změřeno 10 jedinců z každého boxu (u hustoty se 14 jedinci to bylo pouze 7) – celkem tedy 30 (21) od každé varianty.

Rostliny byly měřeny po dozrání úborů druhého řádu. Byla měřena výška, počet úborů, průměr lodyhy ve 2 cm od povrchu a byl zjištěn maximální dosažený řád úborů.

2.2.4 Experiment IV (druhý rok – maternální efekt)

Následující pokusy IVa a IVb měly ověřit, zda se u druhů *B. frondosa* a domácího zástupce *B. tripartita* projevuje maternální efekt.

2.2.4.1 Klíčivost (IVa)

Před vysetím byla semena z předchozího sběru navlhčena a umístěna na 1 týden do mrazicího boxu (teplota -18°C).

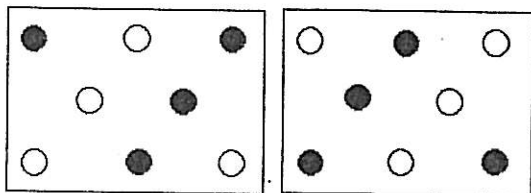
V květnu 2001 byla testována klíčivost sledovaných druhů (*B. frondosa* a *B. tripartita*) v klimaboxu. Semena byla osvětlena zářivkami a výbojkami ($250 \mu\text{Es}^{-1}\text{m}^{-2}$). Celkem byly testovány 3 teplotní režimy: 30/20°C, 25/15°C a 27/15°C (16h den/ 8h noc). 50 semen od každé varianty a prvních dvou řádů úborů bylo vyseto na navlhčený dvojitý filtrační papír do Petriho misek (s průměrem 90 mm) ve třech replikacích (3 hustoty, 2 řády úborů, směs×monokultura – 2, 2 druhy - celkem tedy 72 Petriho misek). Během pokusu byl udržován filtrační papír vlhký, a to destilovanou vodou.

2.2.4.2 Růst (IVb)

Tento pokus probíhal na stejné experimentální ploše jako předchozí pokusy (ve Staňkově). Pokus byl založen v dubnu 2001. Předklíčená semena z každé varianty a řádu zvlášť byla vyseta do boxů (40×30×30 cm), náhodně rozmístěných, se substrátem

(substrát:písek – 2:1) dle designu na Obr. 3. Každá kombinace byla ve dvou opakováních s 8 jedinci na box. V červnu byly boxy jednorázově pohnojeny tekutým hnojivem.

Rostliny byly měřeny v době dozrávání úborů prvního řádu. Byly měřeny následující charakteristiky: výška (měřena k nejvýše rostoucímu úboru), průměr lodyhy ve 2 cm od kořenů, počet úborů a maximální dosažený řád úborů. Během tohoto pokusu byla 2krát změřena výška (měřena u vzrostlého vrcholu) každé rostliny (12.6. a 26.6. 2001).



Obr. 3. Design experimentu IV – druhý rok (růst). Černé tečky – jedinci z prvních řádů úborů, bílé tečky – jedinci z druhých řádů úborů.

2.3 Statistické zpracování

Výsledky experimentů I-IV byly zpracovány programem Statistika 5.5 (StatSoft 1998) a to pomocí ANOVY/MANOVY. Pro porovnání rozdílů mezi jednotlivými variantami byl použit Tukey's test pro mnohonásobná porovnání. Pro grafické výstupy byl použit MS Excel a Statistika 5.5 (StatSoft 1998). U dat z experimentu IVa (klíčivost semen) byla použita arcsinová transformace a bylo použito opakované měření (*repeated measurements*) u proměnné den pro zjištění rozdílů v klíčivosti v průběhu pokusu.

3 VÝSLEDKY

3.1 Experiment I - konkurence

Tento experiment měl ověřit konkurenční schopnost invazního druhu *B. frondosa* a domácích zástupců r. *Bidens* při různé hladině živin.

3.1.1 Vliv hnojení

Všichni zástupci rodu *Bidens* dosahovali ve všech kombinacích (v párech i jednotlivě) vyšších hodnot ve všech měřených charakteristikách (výška, průměr stonku, počet úborů, maximální dosažený řád úborů), jestliže byli hnojeni. Rozdíl mezi hnojenou a nehnojenou variantou byl ve všech měřených charakteristikách průkazný (ANOVA, $p < 0,001$).

3.1.2 Vliv konkurence

Výška (Obr. 4 a-b)

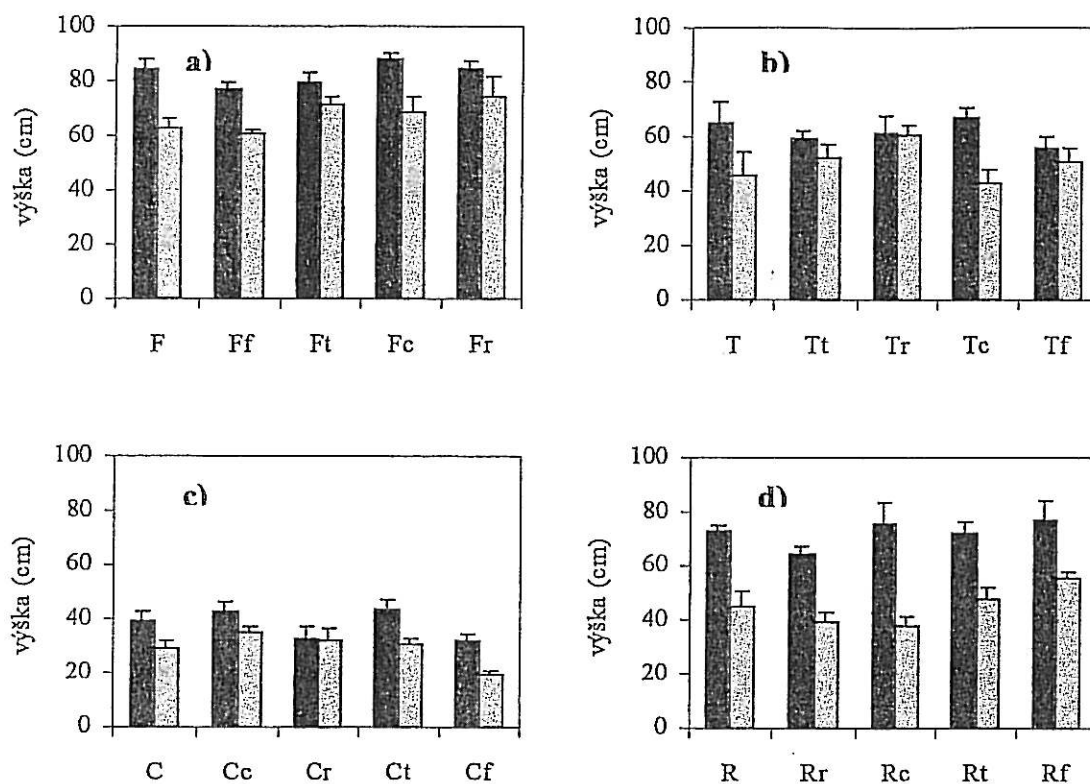
Největší výšky dosahoval *B. frondosa* v porovnání s ostatními druhy (*B. cernua*, *B. tripartita*, *B. radiata*), a to jak u hnojené, tak i nehnojené varianty. Nejmenšího vzrůstu dosáhl *B. cernua*.

B. frondosa byl nejvyšší, jestliže rostl ve dvojici s *B. cernua*, nejnižší v kombinaci s *B. frondosa*, pokud byl hnojen. V nehnojené variantě byl nejvyšší ve dvojici s *B. radiata* a nejnižšího vzrůstu dosahoval ve dvojici s *B. frondosa*. Celkově byla mezidruhovú konkurence *B. frondosa* nižší než vnitrodruhovú (Obr. 4a).

B. tripartita dosahuje přibližně stejné výšky, jestliže roste sám a ve dvojici s *B. cernua*, nejnižší je naopak ve dvojici s *B. frondosa*, pokud byl hnojen. V nehnojené variantě byl nejnižší ve dvojici s *B. cernua*, naopak nejvyšší ve dvojici s *B. radiata*. Mezidruhovú konkurence s *B. frondosa* byla vyšší než vnitrodruhovú, a to jak u hnojené, tak i nehnojené varianty (Obr. 4b).

B. cernua byl nejvyšší ve dvojici s *B. cernua* a s *B. tripartita* u hnojené varianty. V nehnojené variantě byl nejvyšší v páru s *B. cernua*. Nejnižší byl s *B. frondosa*, jak u hnojené, tak i nehnojené varianty. Rozdíly ve výšce u nehnojené varianty mezi páry Cc²⁾ a Cf se průkazně lišily ($p < 0,01$). Stejně jako u druhu *B. cernua* byla vnitrodruhovú konkurence nižší než mezidruhovú s invazním druhem *B. frondosa* (Obr. 4c).

²⁾ Použité zkratky viz popis Obr. 4-7



Obr. 4. Konkurence druhů *B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata*. Výška daných druhů v jednotlivých párech a S.E. a) *B. frondosa* - F, b) *B. tripartita* - T, c) *B. cernua* - C, d) *B. radiata* - R. Velké písmeno značí měřený druh, malé písmeno druhý druh v páru. ■ hnojená varianta, □ nehnojená varianta

B. radiata pokud byl hnojen, dosáhl nejvyššího vzrůstu ve dvojicích s *B. cernua* a *B. frondosa* a nejnižší s *B. radiata*. U nehnojené varianty byl nejnižší v páru s *B. cernua* a nejvyšší ve dvojici s *B. frondosa*. Tento druh vykazoval stejně jako *B. frondosa* vyšší vnitrodruhovou konkurenci než mezidruhovou (s *B. frondosa*) (Obr. 4d).

Průměr lodyhy (Obr. 5 a-d)

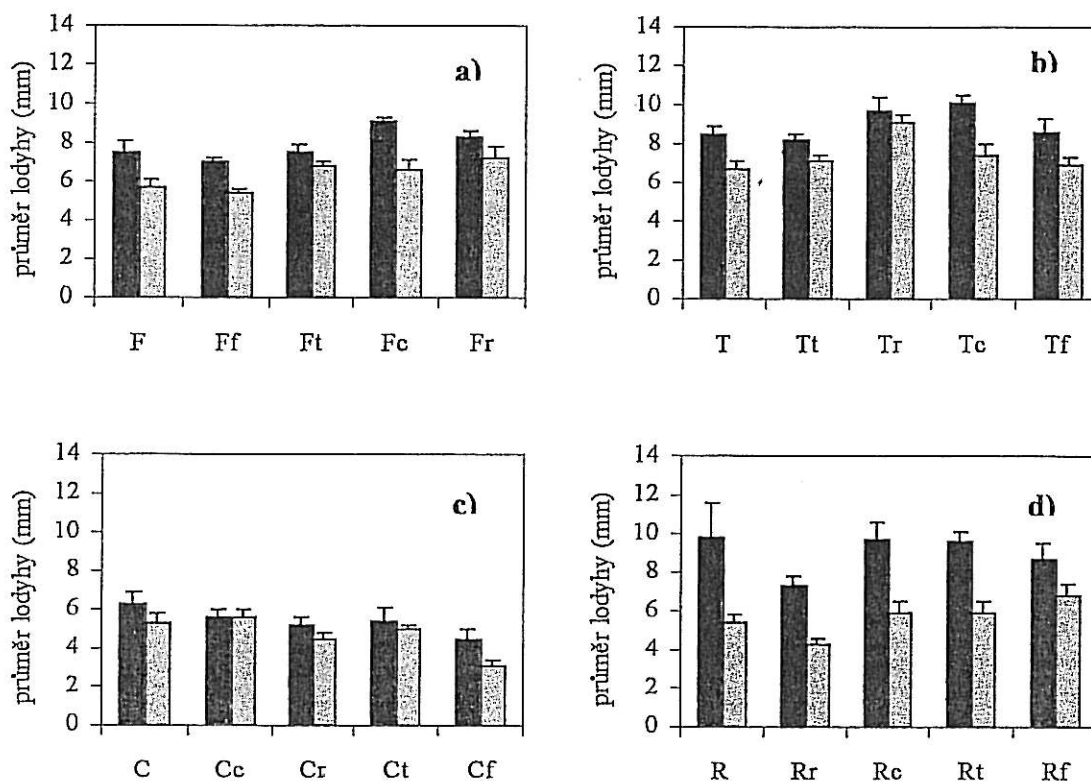
Nejnižších hodnot průměru lodyhy dosahoval *B. cernua* a nejvyšších hodnot *B. tripartita*.

B. frondosa dosahoval nejvyššího průměru lodyhy, pokud rostl s domácími zástupci, a to především s *B. cernua*. Naopak nejnižšího průměru, pokud rostl v páru s *B. frondosa*, a to jak u hnojené, tak i nehnojené varianty. Rozdíly v průměru stonku byly průkazné pouze u dvojice Ff²⁾ a Fc (p<0,05) u hnojené varianty (Obr. 5a).

Průměr lodyhy u *B. tripartita* byl nejvyšší, pokud rostl s domácími druhy (*B. cernua*, *B. radiata*) a nejnižší, pokud rostl s *B. frondosa* v nehnojené variantě, a s *B. tripartita* u hnojené

²⁾ Použité zkratky viz popis Obr. 4-7

varianty. Rozdíly mezi hodnotami průměru stonku byly průkazné pouze mezi páry T²⁾ a Tr u nehnojené varianty ($p < 0,01$) (Obr. 5b).



Obr. 5. Konkurence druhů *B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata*. Průměr lodyhy u daných druhů v jednotlivých párech a S.E. a) *B. frondosa* - F, b) *B. tripartita* - T, c) *B. cernua* - C, d) *B. radiata* - R. Velké písmeno značí měřený druh, malé písmeno druhý druh v páru. ■ hnojená varianta, □ nehnojená varianta

B. cernua měl nejmenší průměr lodyhy, pokud rostl v páru s *B. frondosa*, jak u hnojené, tak i nehnojené varianty. Rozdíly mezi páry Cc²⁾ a Cf byly u nehnojené varianty průkazné ($p < 0,01$) (Obr. 5c).

Průměr lodyhy u *B. radiata* byl přibližně stejný, pokud rostl sám a v páru s *B. cernua* ve hnojené variantě a v páru s *B. frondosa* v nehnojené variantě. Nejmenší průměr lodyhy měl, pokud rostl v páru s *B. radiata*, a to jak u hnojené, tak i nehnojené varianty

Počet úborů (Obr. 6 a-d)

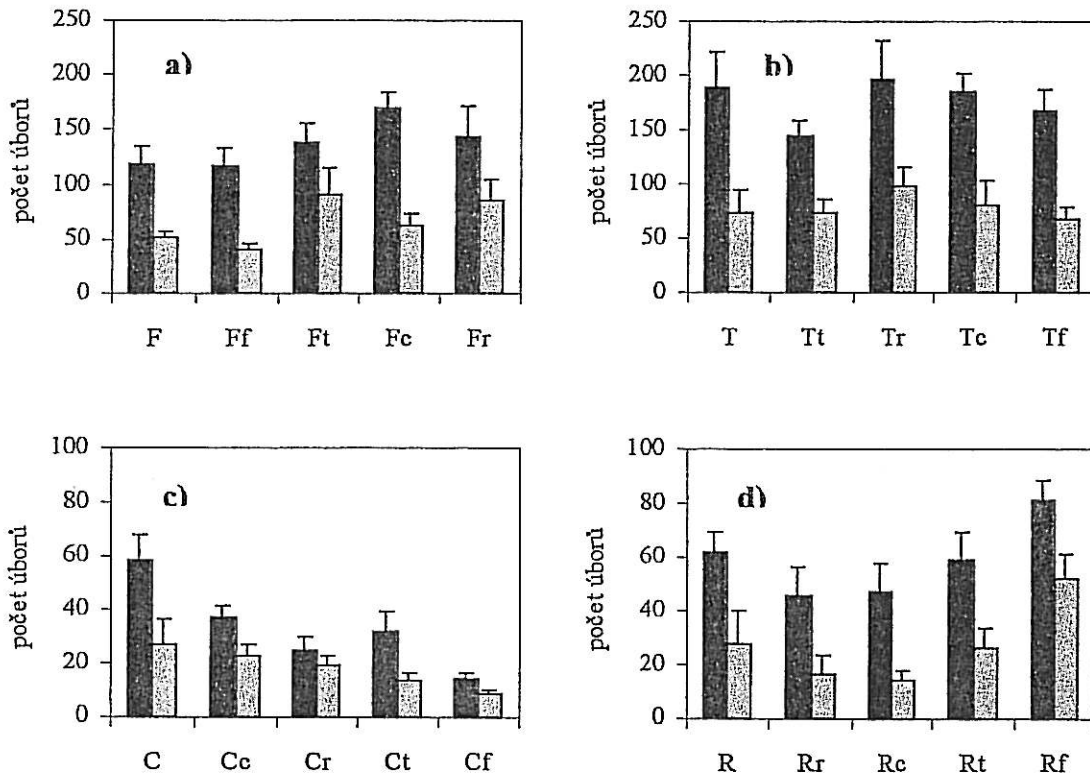
Nejvyšší produkce úborů dosáhl *B. tripartita*, naopak nejnižší *B. cernua*.

U druhu *B. frondosa* opět převládala vnitrodruhová konkurence nad mezidruhovou. Nejvyšší počet úborů měl, pokud rostl s *B. cernua* ve hnojené variantě a s *B. tripartita*

²⁾ Použité zkratky viz popis Obr. 4-7

v nehnojené variantě. Nejnižší, pokud rostl ve dvojici s *B. frondosa*, a to jak ve hnojené, tak nehnojené variantě (Obr 6a).

B. tripartita dosahoval nejvyššího počtu úborů, pokud rostl v páru s domácími druhy (*B. cernua* a *B. radiata*) jak ve hnojené, tak i nehnojené variantě. Nejnižšího počtu úborů dosáhl tento druh ve hnojené variantě s *B. tripartita*, v nehnojené variantě s invazním druhem *B. frondosa* (Obr 6b).



Obr. 6. Konkurence druhů *B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata*. Počet úborů u daných druhů v jednotlivých párech a S.E. a) *B. frondosa* - F, b) *B. tripartita* - T, c) *B. cernua* - C, d) *B. radiata* - R. Velké písmeno značí měřený druh, malé písmeno druhý druh v páru. ■ hnojená varianta, ▨ nehnojená varianta

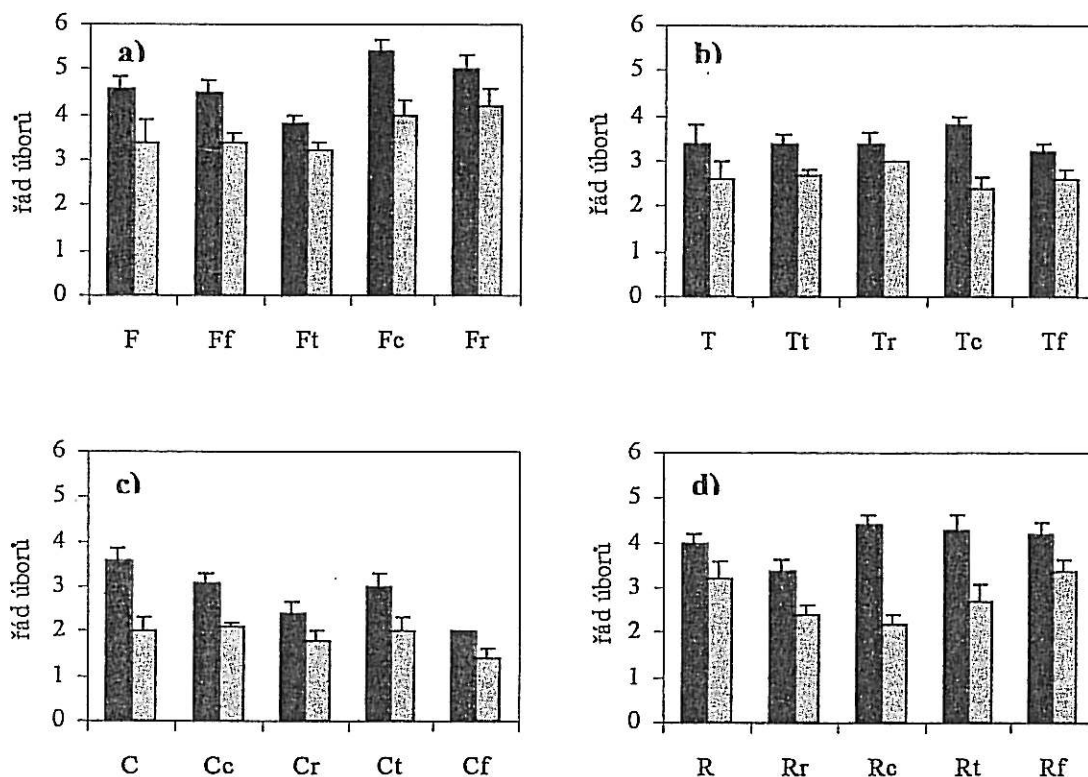
B. cernua dosahoval nejvyššího počtu úborů, pokud rostl sám, bez ohledu na to, zda byl hnojen či ne. Nejnižší počet úborů měl, pokud rostl s invazním druhem *B. frondosa* ve hnojené i nehnojené variantě. Ve hnojené variantě se průkazně lišil počet úborů párů C²⁾ od párů Cr ($p < 0,01$) a Cf ($p < 0,001$). Ostatní dvojice se v počtu úborů od sebe průkazně nelišily (Obr 6c).

B. radiata dosahoval nejvyššího počtu úborů, pokud rostl v páru s *B. frondosa*, jak u hnojené, tak i nehnojené varianty. Nejnižšího počtu úborů dosáhl, pokud rostl s *B. cernua* v nehnojené variantě a s *B. radiata* ve variantě hnojené (Obr 6d).

Maximální řád úborů (Obr. 7 a-d)

Nejvyššího maximálního řádu úborů dosahoval *B. frondosa* jak u hnojené, tak i nehnojené varianty, a nejnižšího *B. cernua*.

B. frondosa dosahoval nejvyšších řádů úborů, pokud rostl ve dvojici s *B. cernua* a *B. radiata* a byl hnojen. Nejnižších řádů úborů dosahoval, pokud rostl s *B. tripartita* jak v nehnojené, tak i hnojené variantě (Obr. 7a).



Obr. 7. Konkurence druhů *B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata*. Maximální dosažený řád úborů u daných druhů v jednotlivých párech a S.E. a) *B. frondosa* - F, b) *B. tripartita* - T, c) *B. cernua* - C, d) *B. radiata* - R. Velké písmeno značí měřený druh, malé písmeno druhý druh v páru. ■ hnojená varianta, ▨ nehnojená varianta

B. tripartita dosahoval vyšších řádů úborů pokud rostl v páru s *B. cernua* ve hnojené variantě. Nicméně u ostatních kombinací měl maximální řád úborů přibližně stejný. Stejně tak i u nehnojené varianty byl dosažený řád úborů přibližně stejný, nicméně nejnižší byl, pokud rostl s *B. cernua* (Obr. 7b).

B. cernua dosahoval nejnižších řádů úborů, pokud rostl s *B. frondosa*, jak ve hnojené, tak i nehnojené variantě. Nejvyšších řádů úborů dosahoval *B. cernua*, pokud rostl sám ve hnojené variantě. Maximálními dosaženými řády úborů se průkazně lišil pár Cf od párů Cc ($p < 0,05$) a

²⁾ Použité zkratky viz popis Obr. 4-7

C ($p < 0,001$) a také mezi páry Cr a C byl průkazný rozdíl ($p < 0,05$) (Obr. 7c). Mezi ostatními dvojicemi nebyly průkazné rozdíly v řádech úborů.

B. radiata měl nejnižší řád úborů, pokud rostl ve dvojici s *B. radiata* a nejvyšších s *B. cernua* ve hnojené variantě. V nehnojené variantě dosahoval nejnižších řádů úborů ve dvojici s *B. cernua* (Obr. 7d).

3.2 Experiment II – relativní růstová rychlost

V tomto experimentu jsem zjišťovala, jak se liší relativní růstová rychlost a ostatní růstové charakteristiky *B. frondosa* od ostatních studovaných druhů.

Relativní růstová rychlost (RGR), vyjádřená jako přírůstek celkové váhy sušiny v procentech za den, byla naměřena nejvyšší u druhu *B. cernua* (Tab. 1). *B. cernua* dosahoval též nejvyšších hodnot ve váhovém podílu sušiny listů v sušině celé rostliny (LWR), v čistém výkonu asimilace (ULR) (Tab. 1) a v relativním přírůstku biomasy listů (Tab. 2).

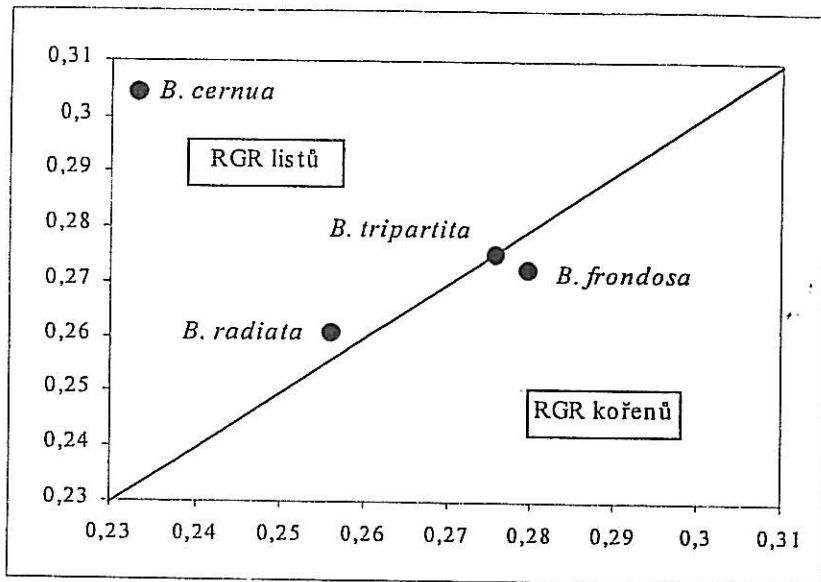
Druh	RGR [%·d ⁻¹]	LAR [cm ² ·g ⁻¹]	LWR	SLA [cm ² ·g ⁻¹]	ULR [g·cm ⁻² ·d ⁻¹]	RWR
<i>B. frondosa</i>	27,404	384,635	0,735	521,568	0,00083	0,266
<i>B. cernua</i>	28,714	312,703	0,752	438,493	0,00115	0,248
<i>B. radiata</i>	25,948	378,172	0,725	521,986	0,00070	0,275
<i>B. tripartita</i>	27,548	392,893	0,734	535,152	0,00076	0,266

Tab. 1. Relativní růstová rychlost přírůstku sušiny (RGR), poměrná olistěnost (LAR), váhový podíl sušiny listů v sušině celé rostliny (LWR), specifická listová plocha (SLA), čistý výkon asimilace (ULR) a váhový podíl sušiny kořenů v sušině celé rostliny (RWR). Šedě jsou označeny nejvyšší hodnoty dané charakteristiky.

Nejvyšší hodnoty poměrné olistěnosti (LAR) vyjádřené v cm²·g⁻¹ měl *B. tripartita*. Tento druh dosahoval i největších hodnot specifické listové plochy (SLA) v cm²·g⁻¹. Nejvyšší váhový podíl sušiny kořenů v sušině celé rostliny (RWR) byl zaznamenán u druhu *B. radiata*.

Druh	RGR kořenů [%·d ⁻¹]	RGR listů [%·d ⁻¹]	root/shoot ratio
<i>B. frondosa</i>	27,963	27,226	1,027
<i>B. cernua</i>	23,307	30,427	0,766
<i>B. radiata</i>	25,602	26,079	0,982
<i>B. tripartita</i>	27,574	27,538	1,001

Tab. 2. Relativní růstová rychlost kořenů a listů vyjádřená v procentuálním přírůstku váhy sušiny za den a root/shoot ratio. Šedě jsou označeny nejvyšší hodnoty.



Obr 8. Relativní růstová rychlost kořenů vynesena proti relativní růstové rychlosti listů. Úhlopříčka znázorňuje shodné relativní rychlosti těchto charakteristik.

Z Obr. 8 je patrné, že u *B. cernua* je vyšší rychlost růstu listů než kořenů. U invazního druhu *B. frondosa* převládala relativní růstová rychlost (RGR) kořenů nad relativní růstovou rychlostí listů. Shodných hodnot RGR kořenů a listů dosahoval *B. tripartita*. Nejnižší hodnoty ve vypočítávaných charakteristikách RGR kořenů a RGR listů měl *B. radiata*, ale i u tohoto druhu převládala RGR listů nad RGR kořenů (Obr. 8 a Tab.2).

B. frondosa měl nejvyšší hodnoty pouze v relativním přírůstku biomasy kořenů (RGR kořenů) a též v poměru root/shoot ratio (Tab. 2), nicméně absolutní hodnoty biomasy kořenů, listů a plochy listů byly nejvyšší. Druhé nejvyšší hodnoty měl *B. tripartita* a nejmenších hodnot dosahoval *B. radiata* (Tab. 3).

	1. týden	3. týden	1. týden	3. týden	1. týden	3. týden	1. týden	3. týden
	biomasa kořenů [mg]		biomasa listů [mg]		biomasa celkem [mg]		plocha listů [cm ²]	
<i>B. frondosa</i>	1,47	73,62	4,28	193,53	5,75	266,48	2,74	78,01
<i>B. cernua</i>	0,79	20,71	1,55	109,86	2,34	130,56	0,97	27,48
<i>B. radiata</i>	0,38	13,81	0,98	37,62	1,36	51,43	0,53	18,70
<i>B. tripartita</i>	1,03	48,91	2,85	134,69	3,88	183,59	1,74	61,89

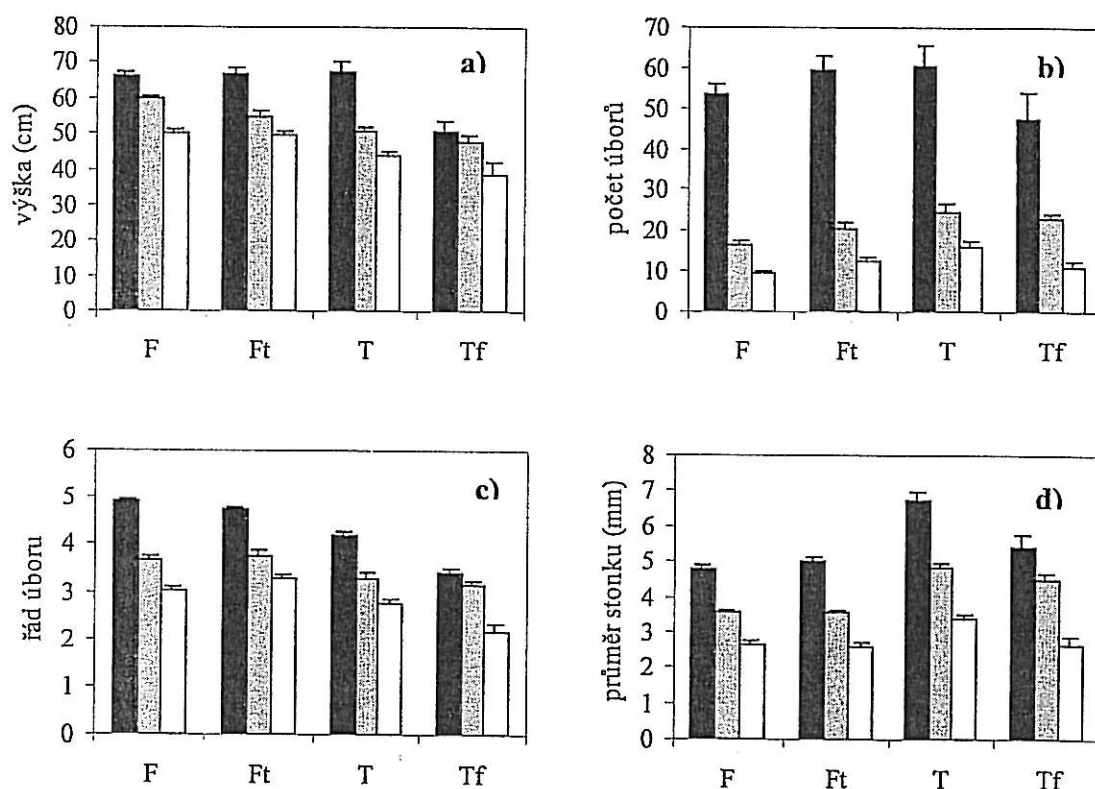
Tab. 3. Absolutní hodnoty biomasy kořenů, listů a biomasy celkové a plocha listů při prvním a druhém odběru druhů *B. frondosa*, *B. cernua*, *B. radiata*, *B. tripartita*. Šedě jsou označeny nejvyšší hodnoty.

3.3 Experiment III (první rok) - konkurence

Pomocí tohoto experimentu jsem ověřovala konkurenční schopnost *B. frondosa* a *B. tripartita* s rostoucí hustotou.

3.3.1 Vliv hustoty

Jak *B. frondosa*, tak i *B. tripartita* dosahují vyšších hodnot ve všech měřených charakteristikách při nižších hustotách jak ve směsi, tak v monokultuře. Rozdíly mezi jednotlivými hustotami ve všech měřených charakteristikách byly průkazné (ANOVA, $p < 0,001$), stejně tak jako mezi směsnými kombinacemi a monokulturou (ANOVA, $p < 0,001$).



Obr 9. Konkurence a vliv hustoty mezi druhy *B. frondosa* a *B. tripartita*. a) rozdíly v konečné výšce, b) počtu úborů na rostlinu, c) maximálním dosaženým řádem úborů a d) průměru lodyhy ve 2 cm a S.E. ■ 14, ▨ 60, □ 300 jedinců v boxu. $n=30$ (hustoty 60, 300) a $n=21$ (hustota 14).

3.3.2 Vliv konkurence

B. tripartita byl menší, když rostl ve směsi s *B. frondosa*, než v monokultuře (Obr. 9a). Rozdíly mezi výškou ve směsi a v monokultuře u *B. tripartita* byly průkazné (ANOVA, $F=15,66$, $p < 0,001$). Průkazných rozdílů mezi výškou ve směsi, která byla menší, a v monokultuře u *B. tripartita* bylo dosaženo i mezi jednotlivými hustotami (ANOVA, $F=4,62$, $p < 0,01$), vždy byla výška ze směsi menší než z monokultury. Stejný vliv byl zřejmý i u

ostatních měřených charakteristik. Počet úborů se průkazně lišil ve směsi a v monokultuře (ANOVA, $F=5,28$, $p<0,05$), nicméně mezi jednotlivými hustotami byl počet úborů neprůkazný (Obr. 9b). Průměr lodyhy i maximální dosažený řád úborů se také průkazně lišily mezi monokulturou a směsí (ANOVA, $p<0,001$) (Obr. 9c-d).

Naopak *B. frondosa* v hustotě 14 jedinců dosahoval vyšších či víceméně shodných hodnot v měřených charakteristikách, pokud rostl ve směsi s *B. tripartita*, než pokud rostl sám. Ve větších hustotách byl vyšší, jestliže rostl sám (Obr. 9a). Nicméně rozdíly ve výšce mezi monokulturou a směsí byly neprůkazné. Počet úborů měl ve všech studovaných hustotách vyšší ve směsi než v monokultuře (Obr. 9b). Rozdíly mezi počtem úborů ve směsi a v monokultuře byly průkazné (ANOVA, $F=6,44$, $p<0,05$). V ostatních měřených charakteristikách (průměr lodyhy a maximální dosažený řád) byly rozdíly mezi směsí a monokulturou neprůkazné.

3.4 Experiment IV (druhý rok) – maternální efekt

Pomocí následujících dvou experimentů IVa a IVb (klíčivost a růst) jsem měla především zjistit, zda se u druhu *B. frondosa* a domácího zástupce *B. tripartita* projevuje maternální efekt.

3.4.1 Experiment IVa - klíčení

Klíčivost vzrůstá obecně s teplotou od 25°C do 30°C ve všech testovaných kombinacích u druhů *B. frondosa* a *B. tripartita* (viz Tab. 6, Obr. 10,11,12). S rostoucí teplotou se též zvyšovala rychlost vyklíčení.

Teplota 30/20 °C

Při teplotě 30/20 °C (Obr. 12) začala semena obou druhů klíčit již 3. den od založení pokusu. Druh *B. frondosa* v obou kombinacích (jak z monokultury, tak ze směsi) dosahoval 50% klíčivosti již 3. den a maxima dosáhl již 5. den od začátku pokusu. I semena *B. tripartita* začala klíčit velice časně, ale oproti *B. frondosa* byla celková dosažená klíčivost poloviční. U *B. tripartita* byla klíčivost semen z monokultury u všech kombinací hustot vyšší než klíčivost semen pocházejících ze směsi.

Teplota 27/15 °C

Při teplotě 27/15°C (Obr. 11) začala semena všech kombinací klíčit později než při vyšší teplotě. U druhu *B. frondosa* ze směsi klíčila semena rychleji oproti variantě z monokultury. *B. tripartita* klíčil v různých kombinacích různě.

Teplota 25/15 °C

Při teplotě 25/15°C (Obr. 10) semena opět vykazovala menší klíčivost ve všech kombinacích než v předchozích teplotách a též začala klíčit později. Jak *B. frondosa*, tak i *B. tripartita* měl rychlost klíčení vyšší u variant ze směsi.

	Df	F	p
druhy v čase	14	1043,00	< 0,0001
řád×druhy v čase	14	1,41	n.s.
směs×druhy v čase	14	15,03	< 0,0001
hustota×druhy v čase	14	4,61	< 0,0001
teplota×druhy v čase	28	225,37	< 0,0001
řád×hustota×druhy v čase	28	1,40	n.s.
řád×směs×druhy v čase	14	0,96	n.s.
směs×hustota×druhy v čase	28	1,34	n.s.
řád×teplota×druhy v čase	28	1,02	n.s.
směs×teplota×druhy v čase	28	2,54	< 0,0001
hustota×teplota×druhy v čase	56	1,83	0,0002
řád×hustota×směs×druhy v čase	28	1,82	0,0054
řád×hustota×teplota×druhy v čase	56	1,20	n.s.
řád×směs×teplota×druhy v čase	28	3,04	< 0,0001
směs×hustota×teplota×druhy v čase	28	2,83	< 0,0001
řád×směs×hustota×teplota×druhy v čase	56	1,40	0,0291

Tab. 5. Výsledky ANOVY v experimentu ověřujícím rozdíly v klíčivosti, který probíhal 15dní. Den byl použit jako proměnná s opakovaným měřením (repeated measurement) k ověření rozdílů v průběhu pokusu. Vysvětlující proměnné byly použity řád úborů, směs, hustota, teplota, druh a čas. Zobrazeny jsou všechny interakce s vysvětlující proměnnou druh a čas k ověření rozdílů v průběhu pokusu.

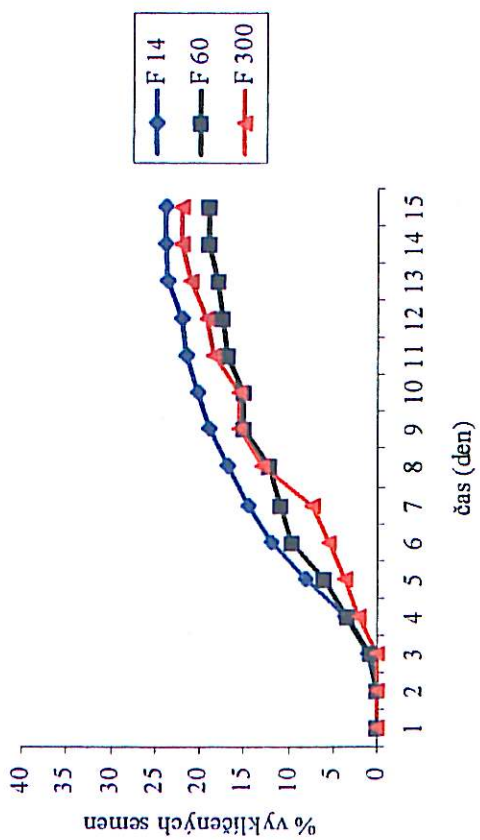
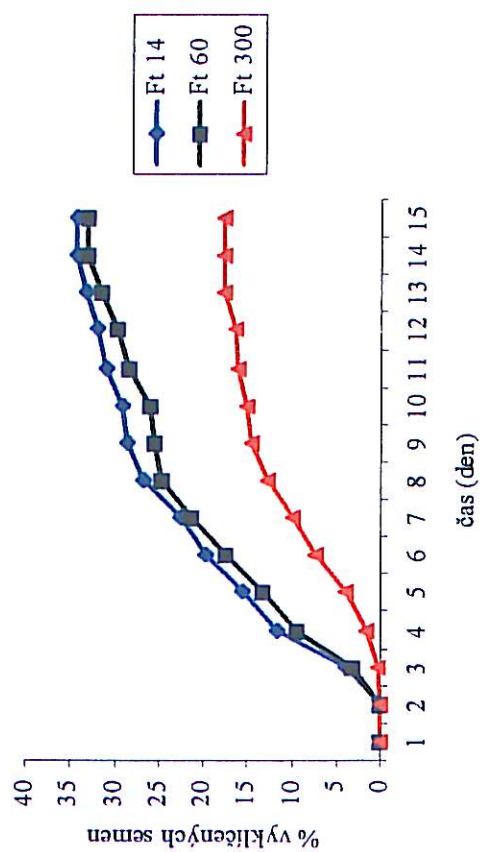
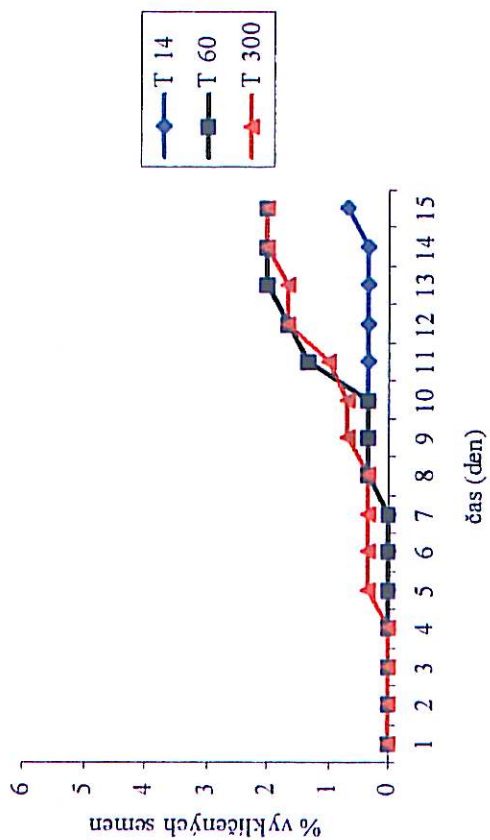
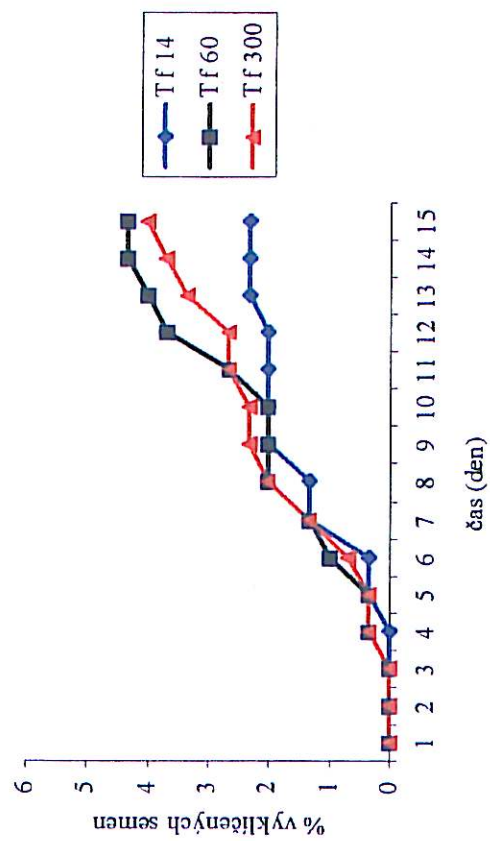
Během pokusu byly průkazné rozdíly v klíčivosti mezi studovanými druhy a interakcí řád×směs×hustota×teplota (MANOVA, $F=1,40$, $p=0,0291$) (viz Tab. 5).

U druhu *B. tripartita*, pokud rostl v předcházející generaci v monokultuře, vzrůstala klíčivost se vzrůstající hustotou. V konkurenčním prostředí byla klíčivost nižší než v monokultuře během pokusu (MANOVA, $F=3,14$, $p < 0,001$). U druhu *B. frondosa* byla klíčivost vyšší ve směsi než v monokultuře, nicméně bez průkazných rozdílů. Ve směsných populacích druhu *B. tripartita* měla semena nejvyšší klíčivost při hustotě 60 jedinců a nejnižší v hustotě 14 jedinců (kromě teploty 30/20°C). U *B. frondosa*, pokud rostl ve směsi, byla klíčivost v testovaných kombinacích různá (Tab. 6). V monokultuře s rostoucí hustotou rostla klíčivost, nicméně rozdíly v klíčivosti v průběhu 15-ti dní nebyly průkazné.

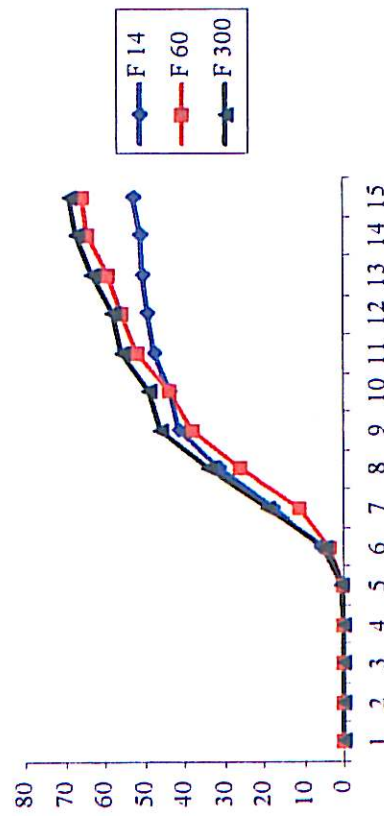
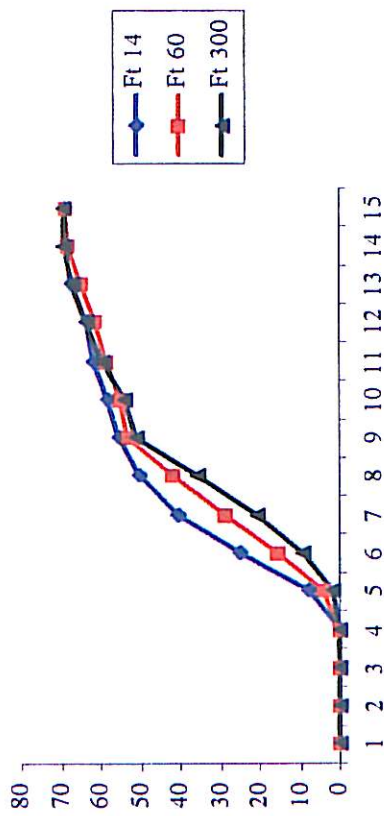
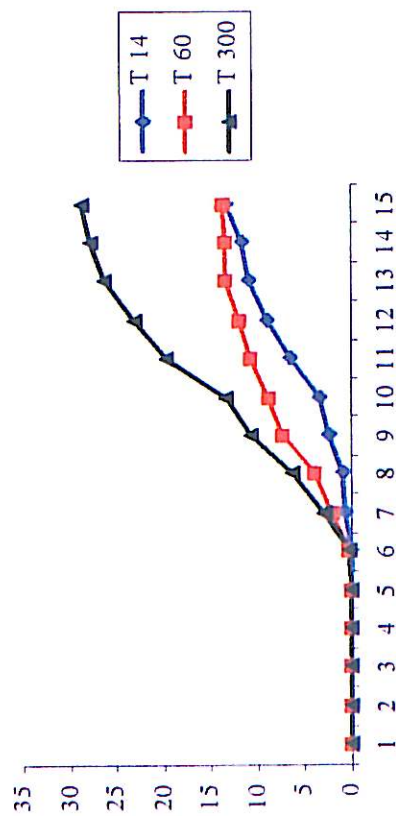
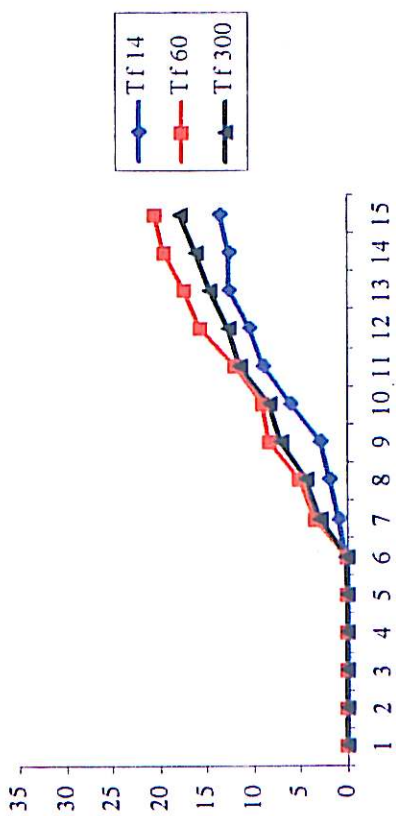
Mezi jednotlivými řády ve studovaných teplotách nebyly zjištěny průkazné rozdíly v klíčivosti. Nicméně průkazné rozdíly v klíčivosti mezi studovanými druhy v řádech úborů byly zjištěny v rámci jednotlivých teplot a variant (směs×monokultura) (MANOVA, $F=3,04$, $p < 0,0001$) (Tab. 6). U *B. tripartita* byla vyšší klíčivost u 1. řádu úboru, u *B. frondosa* to byl 2. řád úboru ve směsi, a 1. řád v monokultuře.

	teplota [°C]	25/15	27/15	30/20
T 14	1. řád	0,7	12	25,3
	2. řád	0,7	14,7	16,7
	průměr	0,7	13,4	21
T 60	1. řád	2	16	25,3
	2. řád	2	11,3	24
	průměr	2	13,7	24,7
T 300	1. řád	0,7	19,3	46
	2. řád	3,3	38	31,3
	průměr	2	28,7	38,7
F 14	1. řád	20,7	50,7	90
	2. řád	27,3	54,7	82,7
	průměr	24	52,7	86,4
F 60	1. řád	11,3	72,7	92
	2. řád	26,7	58	88,7
	průměr	19	65,4	90,4
F 300	1. řád	24	64	88
	2. řád	20	73,3	94,7
	průměr	22	68,7	91,4
Tf 14	1. řád	4	10	17,3
	2. řád	0,7	17,3	14,7
	průměr	2,4	13,7	16
Tf 60	1. řád	2	26,7	10
	2. řád	6,7	14	22,7
	průměr	4,4	20,4	16,4
Tf 300	1. řád	4,7	23,3	18
	2. řád	3,3	12	12,7
	průměr	4	17,7	15,4
Ft 14	1. řád	38,7	66,7	86
	2. řád	30	71,3	89,3
	průměr	34,4	69	87,7
Ft 60	1. řád	40	72	94,7
	2. řád	26	65,3	90
	průměr	33	68,7	92,7
Ft 300	1. řád	24	73,3	90
	2. řád	11,3	72,7	92,7
	průměr	17,7	69,3	91,7

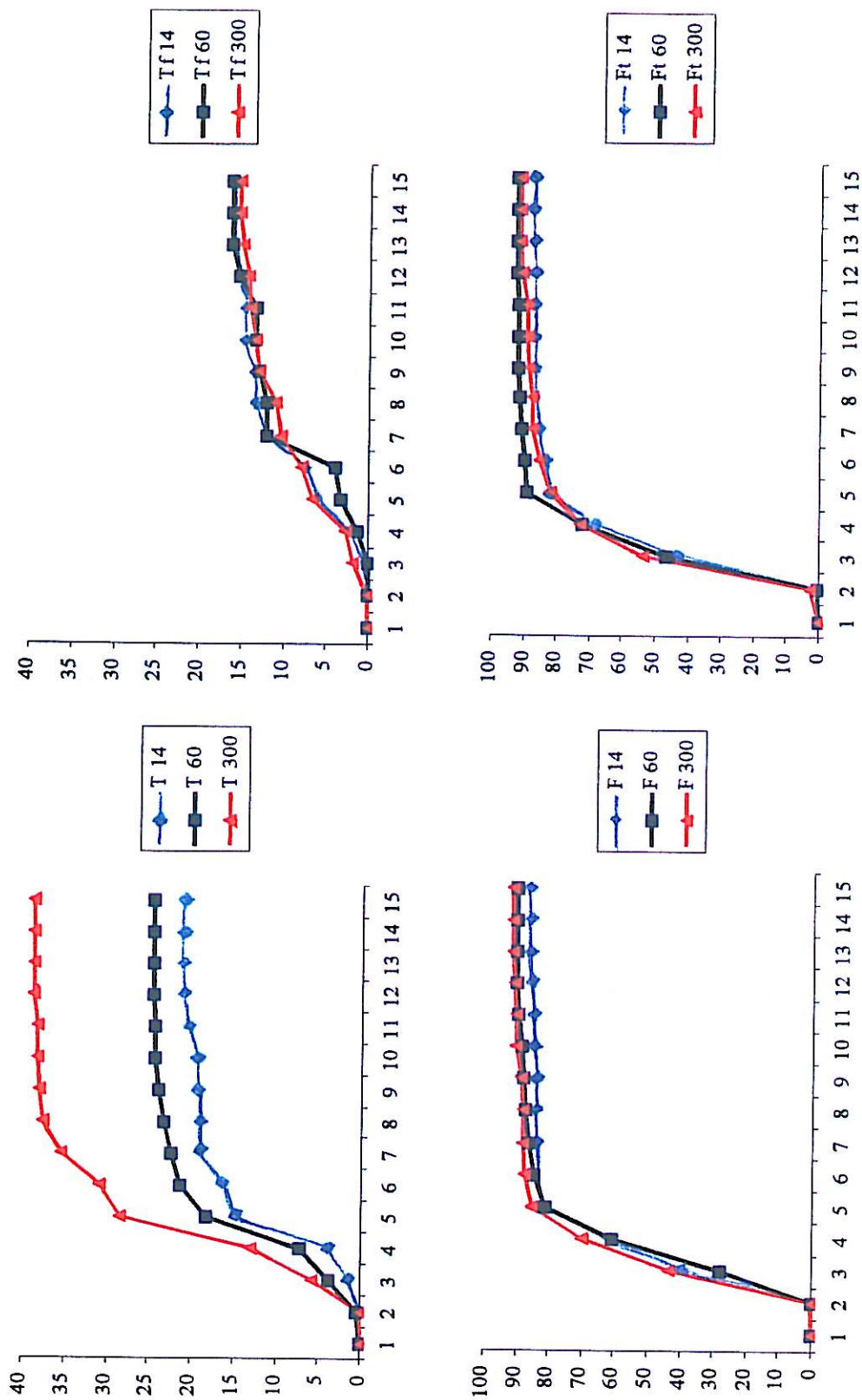
Tab. 6. Procentuální klíčivost druhů *B. frondosa* (F,f) a *B. tripartita* (T,t), které rostly v předcházející generaci v monokultuře (F,T) a ve směsi (Ft a Tf) ve třech hustotách 14, 60 a 300. Velké písmeno značí měřený druh.



Obr. 10. Klíčivost *B. frondosa* a *B. tripartita* při teplotě 25/15°C 16/8h den/noc z populací rostoucích v minulém roce ve stresujících podmínkách, kterými byla hustota 14, 60 a 300 jedinců v boxu, a konkurence těchto druhů. T- *B. tripartita* v monokultuře, F- *B. frondosa* v monokultuře, Ft/Tf - druhy rostoucí ve směsi, velké písmeno značí měřený druh.



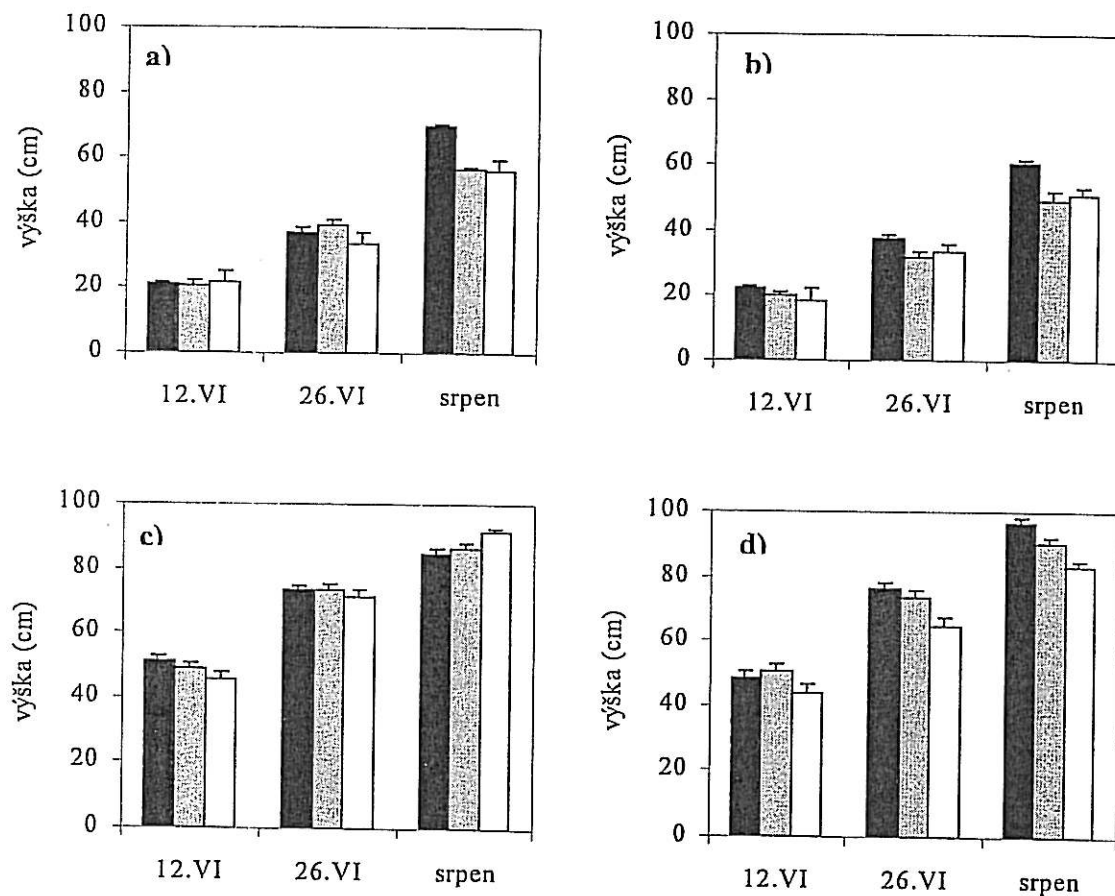
Obr. 11. Klíčivost *B. frondosa* a *B. triparitia* při teplotě 27/15°C 16/8h den/noc z populací rostoucích v minulém roce ve stresujících podmínkách, kterými byla hustota 14, 60 a 300 jedinců v boxu, a konkurence těchto druhů. T - *B. triparitia* v monokultuře, F - *B. frondosa* v monokultuře, Ft/Tf - druhy rostoucí ve směsi, velké písmeno značí měřený druh.



Graf 7. Kličivost *B. frondosa* a *B. tripartita* při teplotě 30/20°C 16/8h den/noc z populací rostoucích v minulém roce ve stresujících podmínkách, kterými byla hustota 14, 60 a 300 jedineců v boxu, a konkurence těchto druhů. T - *B. frondosa* v monokultuře, Ft/Ft - druhy rostoucí ve směsi, velké písmeno značí měřený druh.

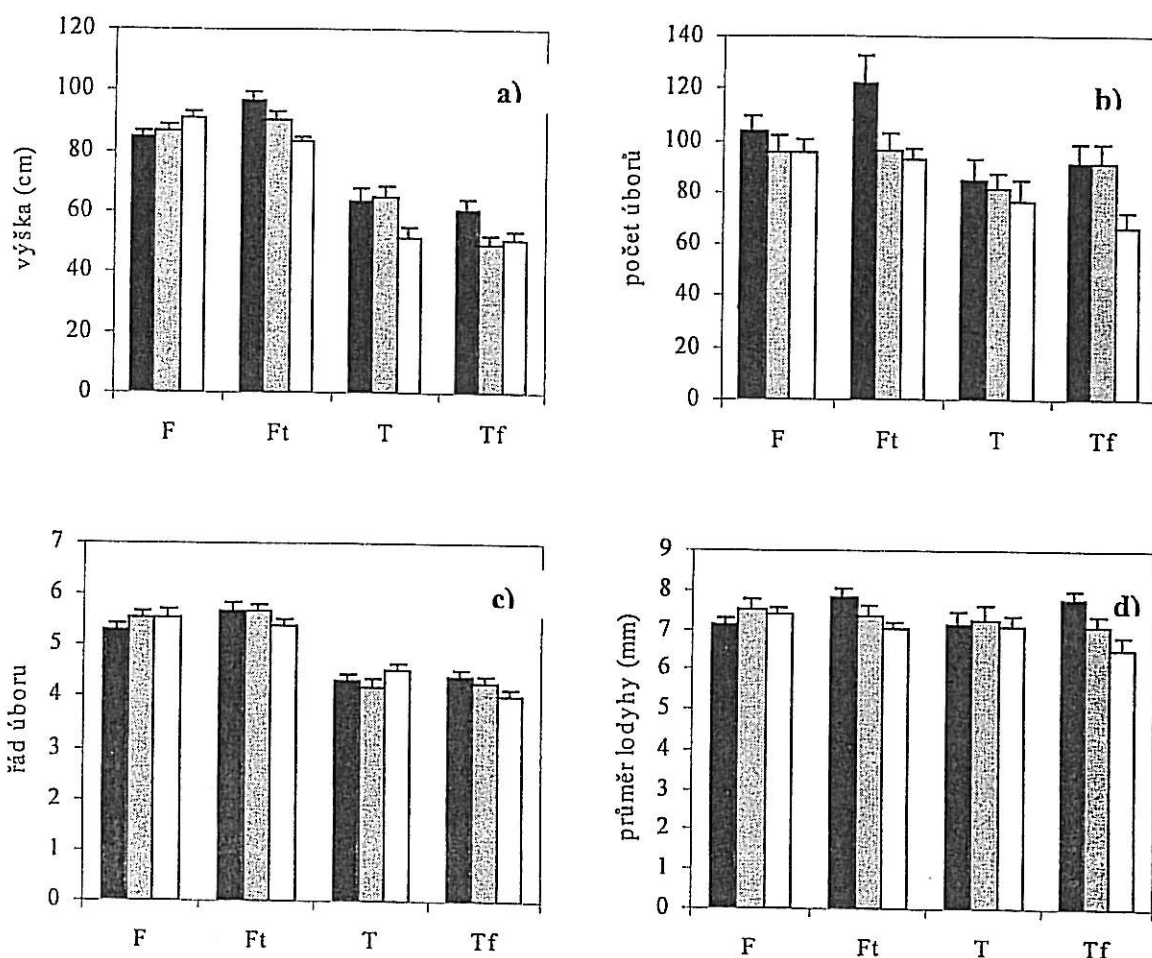
3.4.2 Experiment IVb – růst

Během růstu (12.6. a 26.6) nebyly průkazné rozdíly ve výšce mezi jednotlivými hustotami u studovaných druhů (Obr. 13 a-b). Ale rozdíly byly ve výšce během růstu (12.6. a 26.6) mezi *B. frondosa* a *B. tripartita* (ANOVA, $F=28,66$, $p<0,001$). Rozdíly mezi prvními dvěma řády během růstu nebyly průkazné.



Obr. 13. Výška *B. frondosa* a *B. tripartita* 12.6., 26.6. a konečná výška měřená mezi 3.-12.8. a S.E. a) *B. tripartita* pocházející z monokultury, b) *B. tripartita* pocházející ze směsi, c) *B. frondosa* pocházející z monokultury a d) *B. frondosa* pocházející ze směsi. Rostliny pocházející z hustot ■ 14, ▨ 60, □ 300 jedinců na box.

Rozdíly mezi jednotlivými řády úborů byly v konečných hodnotách měřených charakteristik neprůkazné, proto nebyl v dalších analýzách řád úborů zahrnut. Mezi hodnotami všech měřených charakteristik byly průkazné rozdíly mezi jednotlivými hustotami ($p<0,001$). Průkazných rozdílů v hodnotách měřených charakteristik bylo dosaženo v jednotlivých hustotách a variantách (směs \times monokultura) ($p<0,01$). *B. frondosa* dosahoval v odpovídajících kombinacích s *B. tripartita* ve všech měřených charakteristikách vyšších hodnot.



Obr. 14. Vliv konkurence a vliv hustoty mezi druhy *B. frondosa* a *B. tripartita* druhý rok (vliv maternálního efektu). a) konečná výška, b) počet úborů na rostlinu, c) maximální dosažený řád úborů a d) průměr lodyhy ve 2 cm a S.E. Rostliny pocházející z hustot ■ 14, ▨ 60, □ 300 jedinců na box.

Výška (Obr. 14a)

Výška klesala s rostoucí hustotou u *B. frondosa* ze směsi a víceméně i u *B. tripartita* (směs i monokultura) a rostla u *B. frondosa* z monokultury. Rozdíly ve výšce byly průkazné v jednotlivých hustotách (ANOVA, $F=6,58$, $p<0,01$).

U *B. frondosa* se výška u rostlin z monokultury průkazně nelišila od rostlin pocházejících ze směsi. *B. tripartita* byl menší než *B. frondosa* ve všech kombinacích. Tento druh byl ze směsi menší než z monokultury a tyto rozdíly byly průkazné (ANOVA, $F=6,41$, $p<0,05$). V rámci jednotlivých hustot byly průkazné rozdíly ve výšce pouze u hustot 60 (ANOVA, $p<0,01$).

Průměr lodyhy (Obr. 14b)

Průměr lodyhy u rostlin ze směsných variant klesal s hustotou, u druhu *B. tripartita* z monokultury byl přibližně stejný a u druhu *B. frondosa* z monokultury částečně rostl s hustotou. Průměr lodyhy se průkazně lišil pouze mezi jednotlivými hustotami (ANOVA, $F=3,29$, $p<0,05$) a též ve směsi či monokultuře v jednotlivých hustotách (ANOVA, $F=5,65$, $p<0,01$).

Počet úborů (Obr. 14c)

Počet úborů byl nižší u *B. tripartita* než u *B. frondosa* a tento rozdíl byl průkazný (ANOVA, $F=22,26$, $p<0,001$). Počet úborů víceméně klesá s rostoucí hustotou rodičů. Rozdíl mezi jednotlivými hustotami byl průkazný (ANOVA, $F=6,59$, $p<0,01$).

Maximální řád úborů (Obr. 14d)

Maximální dosažený řád úborů byl vždy vyšší u *B. frondosa* než u *B. tripartita* tento rozdíl byl průkazný (ANOVA, $F=271,46$, $p<0,001$). Též rozdíly v maximálním dosaženém řádu úborů mezi směsnou variantou a monokulturou v rámci jednotlivých hustot byly průkazné (ANOVA, $F=4,97$, $p<0,01$). Maximální řád úborů klesal u potomků (*B. frondosa* a *B. tripartita*) s rostoucí hustotou směsné populace rodičů.

4 DISKUSE

B. frondosa je ideálním modelem pro studium invazního chování a to díky tomu, že má podobné ekologické nároky i růstovou formu jako domácí druhy r. *Bidens*, často tvoří směsné porosty s domácími zástupci, díky dobré manipulaci s nažkami a díky jeho jednoletosti. Tento druh je rozšířen v centrální části Evropy a často roste s domácími zástupci tohoto druhu. *B. frondosa* se od své naturalizace úspěšně rozšířil hlavně kolem řek a na vlhká ruderalní místa v celé České republice (Hejný et Jeník 1973, Lhotská 1968a, b, c).

V předchozí bakalářské práci a navazujících publikacích (Gruberová et. al 2001, Gruberová et Prach, submitted) byla sledována produkce semen, růst ve směsných porostech v přírodě, klíčivost druhů *B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua* a *B. radiata* v a dále růst *B. tripartita* a *B. frondosa* ve směsném porostu při dvou živinových a dvou vlhkostních režimech. Ve všech sledovaných charakteristikách a experimentech byla zaznamenána výhoda invazního druhu nad domácími zástupci od vyššího vzrůstu přes produkci semen až k vyšší klíčivosti v širokém spektru podmínek. Další studie, které se zabývaly a) karpobiologií všech 4 druhů (Lhotská 1968b), druhu *B. radiata* (Rollin 1959, Poulhe et Arnaud 1979), *B. cernua* (Hogue 1976) a *B. tripartita* (Rollin 1956, Benvenuti et Macchia 1997), b) konkurencí, a to *B. frondosa* s *B. pilosa* a *B. biternata* (Suehiro et Mori 1986), konkurencí *B. frondosa* a *B. tripartita* (Köck 1988), c) ekologií *B. frondosa* (Keil 1999, Lhotská 1968a) a d) růstem v různých živinových či vlhkostních režimech (Suehiro et al. 1984) - druhy *B. frondosa*, *B. pilosa*, *B. biternata*, (Köck 1988) – *B. frondosa*, *B. tripartita*, přímo či nepřímo poukazovali na určitou převahu invazního druhu *B. frondosa* nad domácími zástupci.

Úloha konkurence, relativní růstová rychlost a další vlastnosti blízce příbuzných druhů v procesu invaze jsou stále diskutovány (Crawley 1989). Malé, ale možná klíčové rozdíly mezi blízce příbuznými druhy rostlin mohou určit jejich výhody. Např. Míhulka et Pyšek (2001) zjistili, že úspěch invaze dvouletých druhů r. *Oenothera* by mohl být ovlivněn tím, že tyto druhy dokáží „rozpoznat“ vhodný okamžik k vyklíčení semen a tím, že semena klíčí spíše s ohledem na světelné poměry než na teplotu prostředí. Též ve srovnávací studii invazních druhů *Impatiens* byl zjištěno, že výhody *Impatiens glandulifera* nad *I. capensis* a *I. parviflora* jsou dány díky časnému vyklíčení a vysoké rychlosti růstu vedoucí k vyššímu vzrůstu (Perrins et al. 1993).

Vliv konkurence

Zdá se, že invazní druh *B. frondosa* vykazuje vyšší vnitrodruhovou konkurenci než mezidruhovou, neboť téměř všechny hodnoty měřených charakteristik se zvyšovaly pokud rostl spolu s domácími druhy oproti monokultuře o stejné hustotě. Při detailnějším pokusu s druhem *B. tripartita* ve třech různých hustotách toto bylo více méně potvrzeno. *B. frondosa* měl v konkurenčním prostředí s *B. tripartita* vyšší produkci úborů (Köck 1988), což bylo potvrzeno i v této práci (Obr. 5). Vyšší počet úborů byl zaznamenán, jak ve hnojené a nehnojené kombinaci, tak i ve všech třech testovaných hustotách (Obr. 8). Výrazný vliv mezidruhové konkurence, zvyšující měřené hodnoty, byl zaznamenán u nehnojené kombinace. Zdá se, že *B. frondosa* dokáže více než domácí druhy využít dostupných živin ke svému růstu (Köck 1988), což jsem potvrdila i v této práci (Obr. 5).

B. tripartita měl vlivem konkurence s *B. frondosa* nižší produkci úborů, dosahoval nižšího vzrůstu a dosahoval nižšího maximálního naměřeného řádu úboru (Köck 1988), což jsem dokázala i já (Obr. 4 a 8). Vlivem konkurence se též snižoval počet větví oproti kontrole v monokultuře (Köck 1988). Při detailnějším zkoumání se ze vzrůstající hustotou rozdílů v vnitrodruhové a mezidruhové konkurenci u obou druhů snižovaly. Největších rozdílů ve vnitrodruhové a mezidruhové konkurenci bylo u obou druhů dosaženo v testované hustotě 14 jedinců.

Výrazný vliv konkurence *B. frondosa* byl zaznamenán v případě druhu *B. cernua*, kdy docházelo k výraznému poklesu měřených charakteristik, zvláště při nižší hladině živin. Zdá se, že *B. frondosa* dokáže více využít dostupných živin než tento druh. Pouze u studovaného druhu *B. radiata* nebyl zaznamenán vliv *B. frondosa* ve hnojené a ani v nehnojené variantě. Nicméně se domnívám, že ve směsném porostu s *B. frondosa* by u tohoto druhu byla velká mortalita semenáčků způsobená přerůstáním a zastiňováním silnějším druhem *B. frondosa*, neboť si *B. frondosa* během růstu zachovává větší výšku (Gruberová 1999) a listovou plochu (Tab. 5) než domácí druhy.

Zdá se, že díky vyšší relativní růstové rychlosti kořenů *B. frondosa* dokáže více využít množství dostupných živin a prostoru než domácí zástupci a tím si zajistit konkurenční výhodu během vegetační sezóny.

Vliv maternálního efektu

Životaschopnost semenáčků a semen může záviset na prostředí, ve kterém rostou a na vlastnostech získaných od rodičů. Vliv prostředí, který může ovlivnit mateřské rostliny a tím

fenotyp potomků, může být vyvolán jak obsahem živin v půdě, kvalitou světla, tak i mnou studovaným vlivem zvýšené hustoty a konkurence (Roach et Wulf 1987, Wulff 1993).

Nejen obsahy živin či teplota, kterým jsou vystaveny mateřské rostliny mohou ovlivňovat klíčivost v následující generaci (Alexander et Wulff 1985, Miao et al 1991), ale i mnou studovaná konkurence může mít pozitivní či negativní vliv na klíčivost. Vliv konkurence druhu *B. frondosa* na *B. tripartita*, který snižoval hodnoty měřených charakteristik v prvním roce, se následující rok u *B. tripartita* projevil sníženou klíčivostí semen oproti monokultuře. U *B. frondosa* se maternální efekt projevoval zvýšenou klíčivostí v konkurenčním prostředí oproti monokultuře a rychlejším vyklíčením (Obr. 11,12,13).

Zdá se, že mezidruhovú konkurence druhu *B. frondosa* vede u druhu *B. tripartita* k větší investici do úborů 1. řádu, kterých je sice málo, ale jsou jisté. Další řády u tohoto druhu jsou oslabené, což se projevilo v nižší klíčivosti. *B. frondosa* je naopak konkurenčně silnější, a proto se mu asi vyplatí více energie investovat do úborů 2. řádu, kterých je daleko víc, což se projevilo vyšší klíčivostí úborů 2. řádu. Tím si asi tento druh zachovává jistou konkurenční výhodu nad domácím druhem *B. tripartita* i v dalších generacích..

Vliv živin se projevuje u dceřinné generace nejen vyšší klíčivostí u kombinace s vyšším obsahem živin, ale i vyšším vzrůstem semenáčků (Wulff et al. 1999). Dceřinná generace *B. tripartita* měla téměř ve všech měřených charakteristikách v jednotlivých hustotách v konkurenčním prostředí nižší hodnoty měřených charakteristik než v monokultuře, hlavně v nejvyšších hustotách. Dceřinná generace *B. frondosa* reagovala na konkurenci s *B. tripartita* odlišně. V nižších hustotách rodičovské populace se zvyšovaly veškeré hodnoty měřených charakteristik, naopak se zvyšující se hustotou byl trend opačný.

Vliv prostředí, kterému byly mateřské rostliny vystaveny, však neovlivňuje pouze první generaci, ale může se projevit i v generacích následujících. To bylo zaznamenáno např. u *Plantago lanceolata*, kdy byly mateřské rostliny vystaveny různým teplotním režimům. Vliv teploty na mateřské rostliny se projevilo v klíčivosti semen nejen v první generaci, ale byl zaznamenán i v generaci následující (viz Alexander et Wulff 1985). Stejná situace nastala i u *Plantago major*, kdy se vliv živin projevilo i ve třetí generaci (Miao et al 1991). Proto je možné, že i u těchto druhů se vliv konkurence může projevit i v následujících generacích. Tím by si *B. frondosa* zachovával jistou konkurenční výhodu nad domácími druhy.

Růstová rychlost

B. tripartita měl nejvyšší hodnoty poměrné olistěnosti a specifické listové plochy ze všech studovaných druhů. Další hodnoty měřených charakteristik měl nejvyšší *B. cernua*, a to

relativní růstovou rychlost přírůstku sušiny (RGR), vyšší váhový podíl sušiny listů v sušině celé rostliny (LWR) i čistý výkon asimilace (ULR) (Tab.2).

B. frondosa spolu s *B. tripartita* dosahovaly oproti *B. cernua* a *B. radiata* vyšších poměrů biomasy (root/shoot ratio) (Tab.3). Toto možná způsobeno tím, že semenáčky pocházející z větších semen mají sklon mít vyšší poměry RGR kořenů a stonků (root/shoot ratio) (doplnit). Právě mezi těmito dvojicemi druhů je velký rozdíl ve velikosti nažek (Lhotská 1968b).

B. frondosa nedosahoval nejvyšších hodnot v měřené relativní růstové rychlosti (RGR) podle Hunt et al. (1973) a ve většině vypočítávaných charakteristikách v porovnání s domácími zástupci rodu. Nicméně tento druh měl vždy měřené absolutní hodnoty nejvyšší ze všech sledovaných druhů (viz Tab. 3). Domnívám se, že právě absolutní hodnoty růstových charakteristik nám více řeknou o konkurenčních schopnostech druhů než jejich relativní hodnoty. *B. frondosa* měl větší listovou plochu, díky které může docházet k zastiňování, a tím si zajišťuje jistou konkurenční výhodu nad ostatními studovanými zástupci. Zdá se, že 1 týden růstu *B. frondosa* je nejdůležitější fází vývoje ve směsných populacích. Právě v prvním týdnu zřejmě tento druh získává výhodu nad všemi studovanými zástupci rodu (*B. cernua*, *B. tripartita*, *B. radiata*), což nebylo možné zachytit při měření relativní růstové rychlosti (RGR) dle Hunta et Grima (1973). Bylo by proto zajímavější zaměřit se právě na tuto kritickou fázi vývoje, na její detailnější analýzu (např. měřením výšky každých 24h).

Porovnání úspěšnosti domácích druhů r. Bidens s invazním druhem B. frondosa

B. tripartita

Nejrozšířenější a invaznímu druhu *B. frondosa* ekologicky i morfologicky nejpodobnější *B. tripartita* má nižší klíčivost (Lhotská 1968, Gruberová et al. 2001) a i pomaleji klíčí (Gruberová 1999, Lhotská 1968b) než *B. frondosa*. Epizoochorní šíření je srovnatelné s druhem *B. frondosa* a *B. cernua* (Gruberová et al. 2001) i schopnost hydrochorie je přibližně stejná jako u *B. frondosa* (Lhotská 1968b).

Relativní rychlost růstu kořenů a listů (měřená jako přírůstek váhy sušiny) byla rovněž srovnatelná. Poměrná olistěnost a specifická listová plocha byla naměřena nejvyšší ze všech testovaných druhů. Nicméně tento druh klíčí asi o 2 dny později než *B. frondosa* (Gruberová et al. 2001, Lhotská 1968b). *B. tripartita* je méně tolerantní k vyschnutí substrátu než *B. frondosa* (Lhotská 1968c) a pokud roste ve směsném porostu s invazním druhem *B. frondosa*

je velmi silně potlačen (Köck 1995, Gruberová 2002, submitted). Díky těmto vlastnostem je invazní druh *B. frondosa* ve výhodě.

B. cernua

Další domácí druh, který je evidentně postupně zatlačován druhem *B. frondosa*, je *B. cernua*. Tento druh má celkově nižší vzrůst v porovnání s ostatními druhy (Gruberová 1999, Lhotská 1968b).

B. cernua roste pouze tam, kde je vysoká vlhkost substrátu (Lhotská 1968a, Dostál 1989) a nesnáší i jeho sebemenší vyschnutí (Lhotská 1968a). *B. cernua* měl vyšší relativní růstovou rychlost přírůstků sušiny (RGR), vyšší váhový podíl sušiny listů v sušině celé rostliny (LWR) i čistý výkon asimilace (ULR) než *B. frondosa*. Ale tento druh měl nízkou klíčivost (Gruberová et al. 2001, Lhotská 1968b), která je způsobena vysokým obsahem blastokolinů (látek brzdících klíčení) a nepropustností perikarpu (Lhotská 1968b). Pomalé vyklíčení (Lhotská 1968b, Gruberová 1999) je další nevýhodou tohoto druhu v porovnání s *B. frondosa* v kultivačních experimentech. Tento druh vykazoval též malou schopnost konkurence s invazním druhem *B. frondosa*, která byla evidentní jak u konečné výšky a průměru stonku, tak hlavně v počtu úborů a tím v celkové produkci semen v konkurenčním prostředí. Celková produkce semen je opět nižší než u invazního druhu. Naopak je velice dobře přizpůsoben na šíření na velkou vzdálenost díky skulptuře povrchu semen a 4 nazpět štětinatými osinami (Lhotská 1968b). Je tedy velice úspěšný v epizoochorním (Gruberová et al. 2001) a hydrochorním šíření, díky vysoké plovatelnosti nažek (Lhotská 1968). Nicméně ani tento druh není invaznímu druhu *B. frondosa* velkým konkurentem.

B. radiata

B. radiata má opět v porovnání s *B. tripartita* a *B. frondosa* nižší vzrůst. *B. radiata* dosahoval nejvyšší klíčivosti v porovnání s ostatními druhy (*B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. cernua*) (Gruberová et al. 2001, Lhotská 1968b). Avšak dle výsledků zjišťování relativní růstové rychlosti by mohla být tato výhoda potlačena výhodou rychlejšího a časnějšího růstu invazního druhu *B. frondosa*. Ten pak může *B. radiata* přerůst a zastíňovat, což může vést k úmrtnosti semenáčků. Při růstu ve dvojici s *B. frondosa* se zdá, že tento druh není příliš potlačován v porovnání s vlastní vnitrodruhovou konkurencí. Nicméně tento druh byl menší než *B. frondosa*. Proto je otázkou, jak by se tento druh choval ve směsném porostu s *B. frondosa*, který byl detailněji testován pouze s druhem *B. tripartita*.

Tento druh měl nejvyšší počet nažek v úboru, ale celková produkce semen byla nižší než *B. frondosa* (Gruberová et al. 2001). Další nevýhodou tohoto druhu oproti *B. frondosa* je nízká plovatelnost nažek (Lhotská 1968b) a nižší schopnost epizoochorie (Gruberová et al. 2001).

Souhrn úspěšnosti B. frondosa

Předpokládá se, že množství produkovaných semen, relativní růstová rychlost, vyšší vzrůst, vysoká klíčivost v širokém spektru podmínek a mnoho dalších charakteristik podmiňují úspěšnost invaze daného druhu (Noble 1989, Bazzaz 1986, Roy 1990, aj.).

B. frondosa dosahoval druhé nejvyšší klíčivosti po *B. radiata* (Gruberová et al. 2001, Lhotská 1968b) a rychle vyklíčil (Gruberová et al. 2001). Tento druh si zachovával relativně vysokou klíčivost ve všech studovaných teplotních režimech (Gruberová et al. 2001) a je schopen vyklíčit i při relativně velmi nízkých teplotách (Köck 1988). *B. frondosa* klíčí v přírodě přibližně o 1 týden, někdy až o 10 dní dříve než *B. tripartita* a tím může dojít k potlačení *B. tripartita* postupným přerůstáním a zastíňováním (Lhotská 1968).

Schopnost epizoochorního šíření je vysoká (Gruberová et al. 2001), ale schopnost hydrochorního šíření je horší než u *B. cernua*, ale srovnatelná s *B. tripartita* (Lhotská 1968b).

B. frondosa nedosahoval nejvyšších hodnot v měřené relativní růstové rychlosti (RGR) podle Hunta et al. (1973) a téměř ve všech vypočítávaných charakteristikách v porovnání s domácími zástupci rodu. Nicméně tento druh měl vždy měřené absolutní hodnoty nejvyšší ze všech sledovaných druhů (viz Obr. 14).

Úspěch invazního druhu může být dán tím, že je dotyčný druh nadprůměrný ve více významných charakteristikách (strategie „všeuměl“), což i Mihulka et Pyšek (2001) doložili i u *Oenothera biennis*. Stejně je tomu zřejmě i u druhu *B. frondosa*, což bylo potvrzeno výše uvedeným výčtem výhod tohoto druhu nad domácími druhy.

5 ZÁVĚR

Na závěr bych se chtěla pokusit shrnout výsledky této práce:

1. *B. frondosa* vykazuje velkou schopnost konkurence vůči domácím zástupcům (*B. cernua*, *B. tripartita*, *B. radiata*) – výrazně potlačuje druh *B. cernua*, ale hlavně *B. tripartita*, se kterým přichází v přírodě nejčastěji do kontaktu
2. Relativní růstová rychlost *B. frondosa* nebyla nejvyšší ze všech sledovaných druhů, ale nejvyšší byly absolutní hodnoty příslušných růstových parametrů, které se zdají být lepším kritériem při hodnocení úspěšnosti druhů.
3. U invazního druhu *B. frondosa* byla vnitrodruhová konkurence buď intenzivnější než mezidruhová, nebo srovnatelná, kdežto u druhu *B. tripartita* byla mezidruhová konkurence ve všech studovaných hustotách vždy intenzivnější než vnitrodruhová.
4. Určitá konkurenční výhoda *B. frondosa* se projevila i při studiu maternálního efektu v následující generaci:
 - a) U *B. frondosa* se maternální efekt projevoval zvýšenou klíčivostí semen pocházejících z konkurenčního prostředí s *B. tripartita* oproti semenům z monokultury. U domácího druhu *B. tripartita* byla klíčivost v konkurenčním prostředí s *B. frondosa* naopak snížena oproti monokultuře.
 - b) U invazního druhu *B. frondosa* se maternální efekt projevil v nižších hustotách v konkurenci s *B. tripartita* vyššími hodnotami měřených charakteristik než v monokultuře, ale ve vyšší hustotě tomu bylo naopak. S rostoucí hustotou v monokultuře rostla výška, maximální dosažený řád úborů a klesal počet úborů.
U druhu *B. tripartita* se maternální efekt projevil menším vzrůstem rostlin z konkurenčního prostředí oproti monokultuře. Ve vyšších hustotách se v konkurenčním prostředí projevil i výrazným poklesem ostatních měřených

charakteristik. Vliv zvyšující se hustoty v monokultuře se u *B. tripartita* projevil v dceřinné populaci nižším vzrůstem a klesajícím počtem úborů.

Na základě mých výsledků z experimentů a výsledků ostatních autorů lze shrnout odpověď na otázku: „Proč je *B. frondosa* tak úspěšným invazním druhem?“

Tento druh má ve srovnání s domácími druhy rodu:

1. Vyšší produkci semen, která se velmi úspěšně šíří jak na krátkou, tak na velkou vzdálenost (epizoochorně, ale i hydrochorně).
2. Vyšší klíčivost za různých teplotních i světelných režimů a hlavně rychlé vyklíčení semen a to i při nižších teplotách.
3. V počátečních fázích vzrůstu má na začátku sice nároky na vyšší půdní vlhkost celkem stejné jako ostatní druhy, ale během růstu a při postupném dozrávání úborů jsou tyto nároky výrazně nižší – díky tomu roste v širší škále různých prostředí.
4. Velkou schopností konkurence s ostatními domácími zástupci druhu, projevující se vyšším počtem úborů, větším větvením či vyšším vzrůstem ve směsných porostech s domácími zástupci než v monokultuře
5. Fenotypickou plasticitu, která je mimo jiné patrná tím, že v dceřinné generaci není snížena klíčivost semen pocházejících ze směsných populací s domácím zástupcem *B. tripartita* a není tím ani oslabena vitalita semenáčků.

Je nanejvýš pravděpodobné, že se *B. frondosa* bude nadále díky svým vlastnostem šířit a potlačovat domácí druhy rodu.

6 LITERATURA

- Alexander, H. M. et Wulff, R. 1985. Experimental ecological genetics in *Plantago*. X. The effects of maternal temperature on seed and seedling characters in *P. lanceolata*. J. Ecol. 73:271-282
- Ashton, P. J. et Mitchell, D. S. 1989. Aquatic plants: Patterns and modes of invasion, attributes of invading species, and assessment of control programs. In: Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M. et Williamson, M. (eds.), Biological invasions, pp. 111-154. John and Wiley Sons, Chichester
- Baker, H. G. 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H. G. and Stebbins, C. L. (eds.), The genetics of colonizing species, pp. 147-169, Academic Press, New York.
- Bastlová – Hanzélyová, D. 2001. Comparative study of native and invasive populations of *Lythrum salicaria*: population characteristics, site and community relationships. In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. et Wade, M., Species ecology and ecosystem management, pp. 33-40. Backhuys Publisher, Leiden
- Bazzaz, F. A. 1986. Life history of colonizing plants: some demographic, genetic, and physiological features. In: Mooney, H.A., Drake, J.A. (eds.), Ecology of biological invasions of North America and Hawaii, pp. 96-110. Sprenger – Verlag, New York
- Beerling, D. J. 1991. The effect of riparian land use on the occurrence and abundance of Japanese knotweed *Reynoutria japonica* on selected rivers in South Wales. Biol. Conserv. 55: 329-337.
- Benvenuti, S. and Macchia, M. 1997. Germination ecophysiology of bur beggarticks (*Bidens tripartita*) as affected by light and oxygen. Weed Science. 45:696-700
- Crawley, M. J. 1987. What makes a community invasible? In: Graz, A. J., Crawley, M. J., Edwards, P. J. (eds.), Colonization, succession and stability, pp. 429-453. Blackwell Scientific publications, London
- Cronk, C. B. Q. et Fuller, L. J. 1995. Plant Invaders. The threat to natural ecosystems. Chapman and Hall, London.
- Cideciyan, M. A. et Malloch, A. J. C. 1982. Effect of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. Journal of Ecology. 70:227-232
- Dolan, R. W. 1982. The effect of seed size and maternal source on individual size in a population of *Ludwigia leptocarpa* (*Onagraceae*). American Journal of Botany. 71:1302-1307
- Dostál, J. 1989. Nová květena ČSSR 1,2. 1548 str. Academia. Praha.

- Edwards, K. R. 1999. Comparison of *Lythrum salicaria* L. study sites in the Midwest and central Europe. *Ekológia (Bratislava)*, 18: 113-124
- Forcella, F., Wood, J. T. et Dillon, S. P. 1986. Characteristics distinguishing invasive weeds within *Echium* (Bugloss). *Weed Research* 26:351-364.
- Frean, M., Balkwill, K., Gold, C. et Burt, S. P. 1997. The expanding distribution and invasiveness of *Oenothera* in southern Africa. *South African Journal of Botany*. 63: 449-458
- Goldberg, D. E. et Werner, P. A. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: null hypothesis and a field experimental approach. *American Journal of Botany*. 70: 1098-1104
- Goldberg, D.E. et Fleetwood, L. 1987. Competitive effect and response in four annual plants. *Journal of Ecology*. 75: 1131-1143
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester
- Gruberová, H. 1999. Populačně-ekologická studie invazního druhu *Bidens frondosa*. Bakalářská práce. Jihočeská univerzita, České Budějovice
- Gruberová, H., Bendová, K. et Prach, K. 2001. Seed ecology of alien *Bidens frondosa* in comparison with native species of the genus. In: Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. et Wade, M., *Species ecology and ecosystem management*, pp. 99-104. Backhuys Publisher, Leiden
- Gruberová, H. et Prach, K. 2002. Competition between the alien *Bidens frondosa* and its native congener *Bidens tripartita*. In: *Plant invasions*. Backhuys Publisher, Leiden (submitted)
- Gutterman, Y. 1980-1981. Influences on seed germinability: Phenotypic maternal effects during seed maturation. *Isr. J. Bot.* 29:105-117
- Harper, J. H. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London
- Hejný, S. et Jehlík, V. 1973. Karanténní plevelé Československa. *Studie ČSAV* 1973/8. 156 str. Academia. Praha.
- Heywood, V. H. 1978. *Flowering plants of the world*. Oxford Univ. Press. Oxford
- Hogue, E. J. 1976. Seed Dormancy of Nodding Beggarticks (*Bidens cernua* L.). *Weed Science*. 24:375-378
- Hunt, R., Neal, A. M., Laffarga, J. Montserrat-Marti, G., Stoskey, A. et Whitehouse, J. 1993. Mean relative growth rate. In: Hendry, G. A. F. et Grime, J. P. (eds.), *Methods in comparative plant ecology*. Chapman and Hall, London
- Jacquard, P. 1968. Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Oecologia Plantarum*. 111: 137-168

- Johansson, M. E., Nilsson, C. et Nilsson, E. 1996. Do rivers function as corridors for plant dispersal? *Journal of Vegetation Science* 7: 593-598
- Keil, P. 1999. Ökologie der gewisswebegleitenden Agriophyten *Angelica archangelica*, ssp. *litoralis*, *Bidens frondosa* und *Roripa austriaca* im Ruhrgebiet. *Dissertationes Botanicae*. 321:1-186
- Köck, U. V. 1988. Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L.? *Flora* 180:177-190.
- Lhotská, M. 1966. Der älteste Fund der Art *Bidens frondosa* L. in Europa. *Folia and Geobot. Phytotax.*, 1: 186-189
- Lhotská, M. 1968a. Die Gattung *Bidens* L. in der Tschechoslowakei. *Folia Geobot. and Phytotax.*, 3: 65-98.
- Lhotská, M. 1968b. Karpologie und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens*. *Rozpr. Čs. Akad. Věd, Sec. Mathem.-Natur., Praha*, 78/10: 1-85
- Lhotská, M. 1968c. karpologie, karpobiologie a klíčení Československých zástupců rodu *Bidens* (s obecnými poznámkami z karpobiologie a karpologie). *Disertační práce*. Botanický ústav ČSAV v Průhonicích
- Lohmeyer, W. et Soukopp, H. 1992. Agriophyten in der Vegetation Mitteleuropas. *Schr. – R. Vegetationskde*. 25: 185p.
- Mabberley, D. J. 1987. *The plant book*. Cambridge Univ. Press. Cambridge
- Mandák, B. 1997. Seed heteromorphism and the life cycle of plants: a literature review. *Preslia*. 69:129-159
- Miao, S. L., Bazzaz, F. A. et Primack, R. B. 1991. Persistence of maternal nutrient effects in *Plantago major*. the third generation. *J. Theor. Biol.* 103: 21-28
- Mihulka, S. et Pyšek, P. 2001. Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years. *Journal of Biogeography*. 28:597-609
- Mihulka, S. 2001. Related alien species in their native and invaded ranges: A comparative study of the genus *Oenothera* in Arkansas (USA) and in the Czech Republic. *Proceedings* (in press)
- Noble, I. R. 1989. Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Drake, J. A., Mooney, H. A., di Castri, F., Groves, R. H., Kruger, F. J., Rejmánek, M., Williamson, M. (eds.), *Biological invasions: a global perspective*, pp. 301-2313. John Wiley and Sons, Chichester
- Perrins, J., Fitter, A., Williamson, M. 1993. Population biology and rates of invasion of introduced *Impatiens* species in the British Isles. *Journal of Biogeography* 20:33-44.

- Poulhe, R. and Arnaud, Y.** 1979. Evolution de la morphologie des pieces foliacees au cours de la mise a fleur precoce du *Bidens radiata* Thuill.; effets compares de deux temperatures: +22°C et + 12 °C. Bulletin de la Societe Botanique de France. 126:517-526
- Prach, K. et Wade, P. M.** 1992. Population characteristic of expansive perennial herbs. Preslia 64: 45-51.
- Prach, K. et Pyšek, P.** 1997. Invazibilita společenstev a ekosystémů. In: P. Pyšek, K. Prach (ed.), Zprávy České botanické společnosti 32:materiály 14, 1-6.
- Prinz K.** 1932. *Bidens melanocarpus* WIEGAND. – Natur u. Heimat, Aussig, 3:121.
- Pyšek et Prach.** 1993. Plant invasions and the role of riparian habitats: a comparison of four species alien to central Europe. Journal of Biogeography. 20:413-420
- Pyšek, P.** 1995. On the terminology used in plant invasion studies. In: P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek and M. Wade (eds.), Plant Invasions: General Aspects and Special Problems, pp. 223-236. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Pyšek, P.** 1997. *Compositae* as invaders: better than the others? Preslia, 69: 9-22.
- Pyšek, P., Prach, K., Šmilauer, P.** 1995. Relating invasion success to plant traits: an analysis of the czech alien flora. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds.), Plant Invasions: General Aspects and Special Problems, pp. 39-60. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Rejmánek, M.** 1995. What makes species invasive? In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds.), Plant Invasions: General Aspects and Special Problems, pp. 3-13. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Richardson, D.M., Pyšek P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta F.D. et West, C.J.** 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity and distribution. 6:93-107
- Roach, D. et Wulff, R.** 1987. Maternal effects in plants. Annual Revue of Ecology and Systematics. 18:209-235
- Rollin, P.** 1956. Action de la température et de la lumière sur la germination de akènes *Bidens tripartitus* L. (*Composès*). Rev. Gen. Bot. 46:416-476.
- Rollin, P.** 1959. Mise en évidence de deux dormances chez les akènes de *Bidens radiatus* (*Composès*). Rev. Gen. Bot. 66: 636-644.
- Roy, J.** 1990. In search of the characteristics of plant invaders. In: di Castri, F. , Hansen, A. J. Debussche, M. (eds.), Biological Invasion in Europe and the Mediterranean Basin, pp. 335-352. Kluwer Academic Publisher. Dordrecht.
- Sherff, E. E.** 1937. The Genus *Bidens*. Field Museum Press, Chicago.

- Silvertown, J. W. 1984. Phenotypic variety in seed germination behavior: The ontogeny and evolution of somatic polymorphism in seeds. *Am. Natur.* 124:1-16
- Stanton, M. L. 1984. Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology.* 65:1105-1112
- Stöcklin, J. 1999. Differences in life history traits of related *Epilobium* species: clonality, seed size and seed number. *Folia Geobotanica* 34:7-18.
- Starfinger, U. 1997. Introduction and naturalization of *Prunus serotina* in Central Europe. In Brock, J.H., Wade, M., Pyšek, P. et Green, D. (eds.), *Plant invasions: Studies from North America and Europe*, pp. 161-172. Backhuys Publisher, Leiden
- Suehiro, K. et Mori, A. 1986. Intraspecific Competition among Three Species of *Bidens* for seed production. *Mem Fac Educ Kagawa Univ II.* 36:61-72
- Suehiro, K. et Mori, A. 1984. Growth of three species of *Bidens* under different levels of soil moisture content. *The Botanical Magazine, Tokyo.* 97:163-170
- Sultan, S.E. et Bazzaz, F.A. 1993. Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria* L. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution.* 47:1009-1031
- Sukopp, H. et Starfinger, U. 1995. *Reynoutria sachalinensis* in Europe and the Far East. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds.), *Plant Invasions: General Aspects and Special Problems*, pp. 151-160. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Thébaud, C. et Abbott, R. J. 1995. Characterization of invasive *Coryza* species (Asteraceae) in Europe: Quantitative trait and isozyme analysis. *American Journal of Botany.* 82:360-368
- Weber, E. 1998. The dynamics of plant invasions: a case study of three exotic goldenrod species (*Solidago* L.) in Europe. *Journal of Biogeography* 25: 147-154.
- Williamson, M. 1998. Measuring the impact of plant invaders in Britain. In: Starfinger, U., Edwards, K., Kowarik, I. Et Williamson, M. (eds.), *Plant Invasions: Ecological mechanism and human responses*, pp. 57-68, Backhuys Publisher, Leiden
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions.* Chapman and Hall, London
- Wulff, R. D. 1986a. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. II. Effects on seedling growth and physiological performance. *Journal of ecology.* 74:99-114
- Wulff, R. D. 1986b. Seed size variation in *Desmodium paniculatum*. III. Effects on reproductive yield and competitive ability. *Journal of ecology.* 74:115-121
- Wulff, R. D. 1993. Environmental maternal effects on seed quality and germination. In: Negbi, M., Galili, G. et Kigel, J. (eds.), *Seed development and germination.* Marcel Dekker Publication, New York

Wulff, R. D., Causin, H. F., Benitez, O. et Bacalini, P. A. 1999. Intraspecific variability and maternal effects in the response to nutrient addition in *Chenopodium album*. Canadian Journal of Botany. 77:1150-1158

7 PŘÍLOHY

Fotografie – studování zástupci r. *Bidens* – RGR – 21.den

studování zástupci r. *Bidens* – úbory při kvetení, nažky

B. cernua a *B. radiata* – dno rybníka (vypuštěn červen 2001)

B. tripartita a *B. frondosa* - dno rybníka (vypuštěn červen 2001)

B. frondosa

B. cernua, *B. tripartita*, *B. frondosa* – úbory při dozrávání

Článek 1 - Seed ecology of alien *Bidens frondosa* in comparison with native species of the genus. ✓

Článek 2 - Competition between the alien *Bidens frondosa* and its native congener *Bidens tripartita*. ✓ předloženo do tisku



B. cernua 21. den



B. radiata 21. den



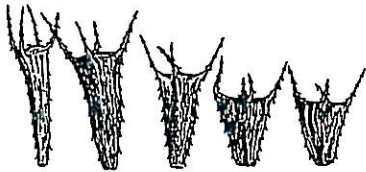
B. frondosa 21. den



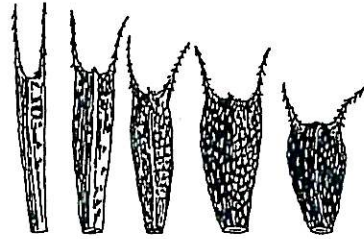
B. tripartita 21. den



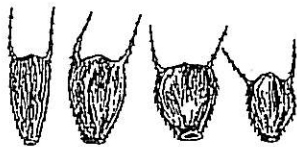
B. cernua



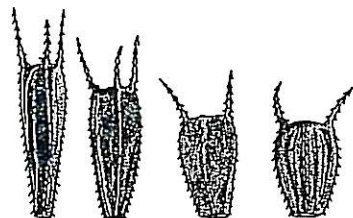
B. frondosa



B. radiata



B. tripartita





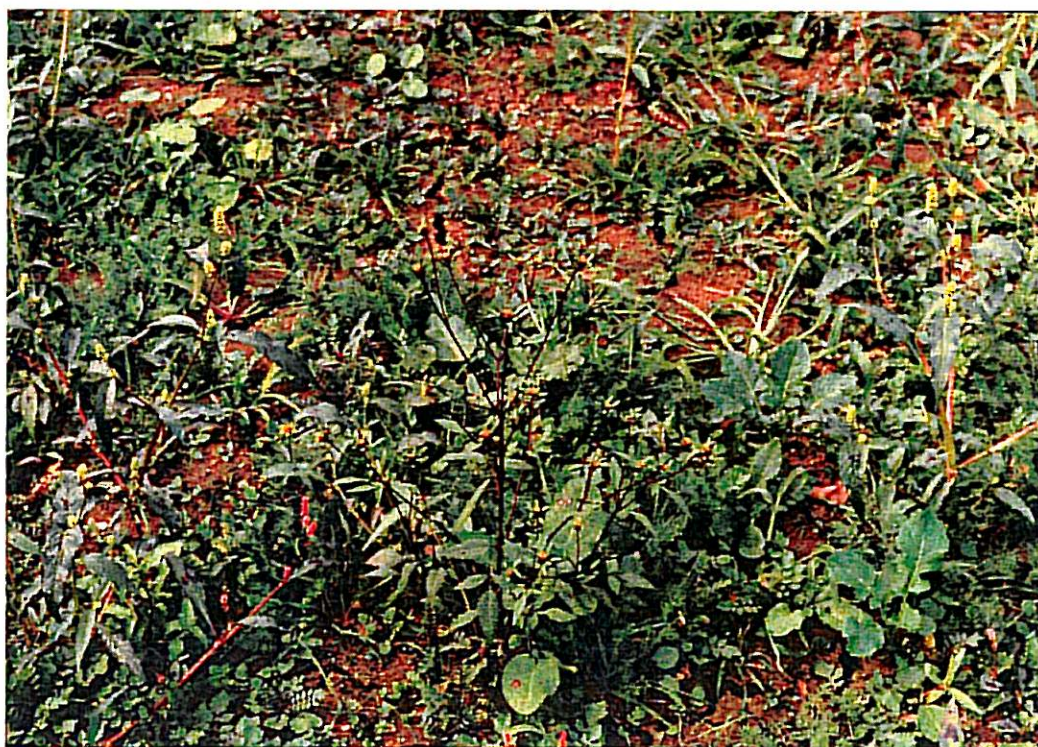
B. cernua – obnažené dno Puclického rybníka (červenec 2001)



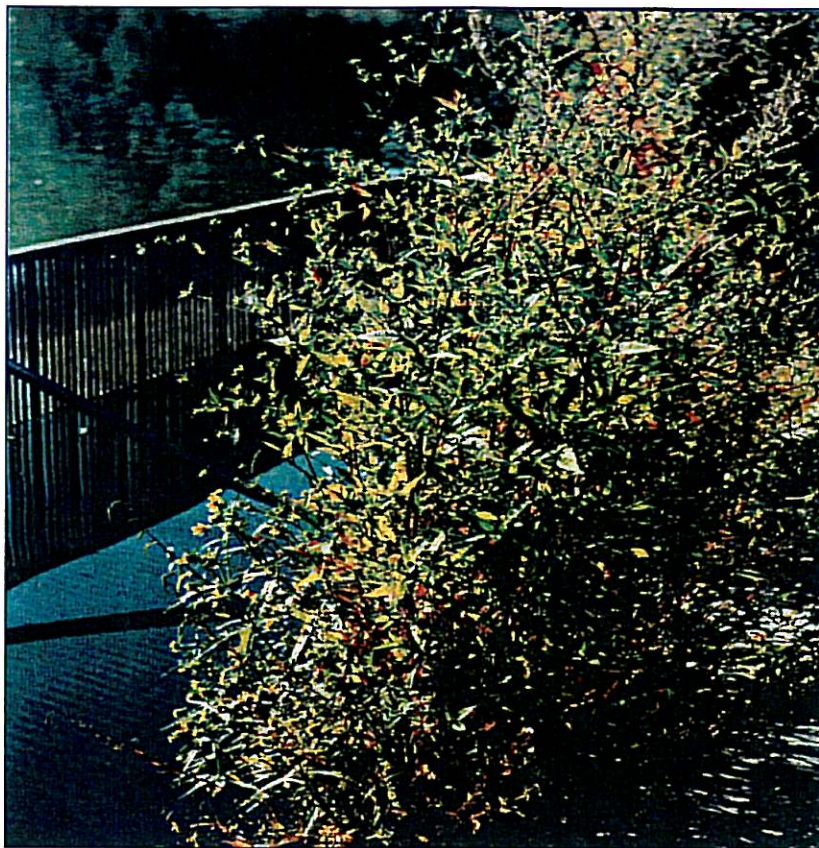
B. radiata – obnažené dno Puclického rybníka (červenec 2001)



B. tripartita – obnažené dno Puclického rybníka (červenec 2001)



B. frondosa – obnažené dno Puclického rybníka (červenec 2001)



B. frondosa – hráz Puclického rybníka (srpen 2000)



B. frondosa



B. cernua



B. tripartita



B. frondosa

SEED ECOLOGY OF ALIEN *BIDENS FRONDOSA* IN COMPARISON WITH NATIVE SPECIES OF THE GENUS

Helena Gruberová¹, Karolina Bendová¹ and Karel Prach^{1,2}

¹Department of Botany, Faculty of Biological Sciences, University of České Budějovice, Branišovská 31, České Budějovice, CZ-370 05, Czech Republic, e-mail: helena.gruberova@tix.bf.jcu.cz

²Institute of Botany, Czech Academy of Sciences, Třeboň, CZ-379 82, Czech Republic, e-mail: prach@butbn.cas.cz

Abstract

Seed production, germination, and dispersal were investigated to compare the invasive alien species *Bidens frondosa* with three *Bidens* species native to central Europe. *Bidens frondosa* exhibited the highest seed production among the species; its germination ability was high and it started vigorously germinate under lower temperature: its seeds were the easiest attached to smooth surfaces in comparison with the native species (on hairy surfaces no difference was found), indicating easier dispersal by epizoochory. All the characteristics apparently support the invasive success of *Bidens frondosa*.

Introduction

Seed ecology is often crucial in a process of invasion of alien plants into new habitats. In the case of annuals, seeds are the only possible mode of introduction into a new geographical area, and they remain the main propagules also for the most of perennial aliens (FENNER 1985; ROY 1990; WILLIAMSON 1996; REJMÁNEK 1995). Thus, studies on seed production, germination, and dispersal can contribute substantially to understanding invasions.

A very promising way to study invasions is a comparison of alien and native species of the same genus (FORCELLA *et al.* 1986), the same growth form, and similar ecological demands, which often makes interpretation of results easier, for example by disregarding phylogenetical constraints. An "ideal" situation exists if an alien species grows together with natives and competes with them, which is just the case of the North American *Bidens frondosa* L. in Europe. The native congeners in central Europe are *B. tripartita* L., *B. radiata* Thuill., and *B. cernua* L. *Bidens frondosa* often occurs with them, occasionally forming mixed populations (especially with *B. tripartita*) and often outcompetes them (LHOTSKÁ 1968a; KÖCK 1988). Because of the apparently similar growth form and close ecological demands of the species we expected differences in life history characteristics, especially in seed ecology to be related to the invasion success of *B. frondosa*. The following particular questions were addressed:

- (a) Is seed production higher in *B. frondosa* than in the other species?
- (b) Does *B. frondosa* germinate better and under wider range of conditions?
- (c) Are seeds of *B. frondosa* easily dispersed?

Material and methods

Species studied

Bidens frondosa (Asteraceae) is native to the North America from the north of Canada to southern U.S.A. It especially occurs along the riverbanks and margins of water bodies, in wet arable land and pastures, and in various wet ruderal sites both in the primary and secondary ranges of its occurrence. In Europe, it was recorded for the first time in 1777 at the Odra River, now in Poland. It has been known since 1931 in the Czech

Republic (LHOTSKÁ 1966) where it has spread especially along water bodies and in wet ruderal sites over the most of the country, except at higher elevations (over 800 m a.s.l.) where it is rare and its occurrence often ephemeral (LHOTSKÁ 1968a; PYŠEK and PRACH, unpublished).

Among the native species, *B. tripartita* is the most common, occurring in sites very similar to *B. frondosa*. *Bidens radiata* is less common and typically occurs on emergent bottoms of various water bodies. *Bidens cernua* usually grows on muddy sites along small watercourses. The later two species are confined more to wetter sites than the former ones, but in occasional situations all species grow together.

All species possess seeds with distinct spikes (Fig.1) differing in number, partly in length and sculpture. The species also differ in number of seeds in heads of different orders (LHOTSKÁ 1968b). The respective orders of heads were determined by subsequent branching.

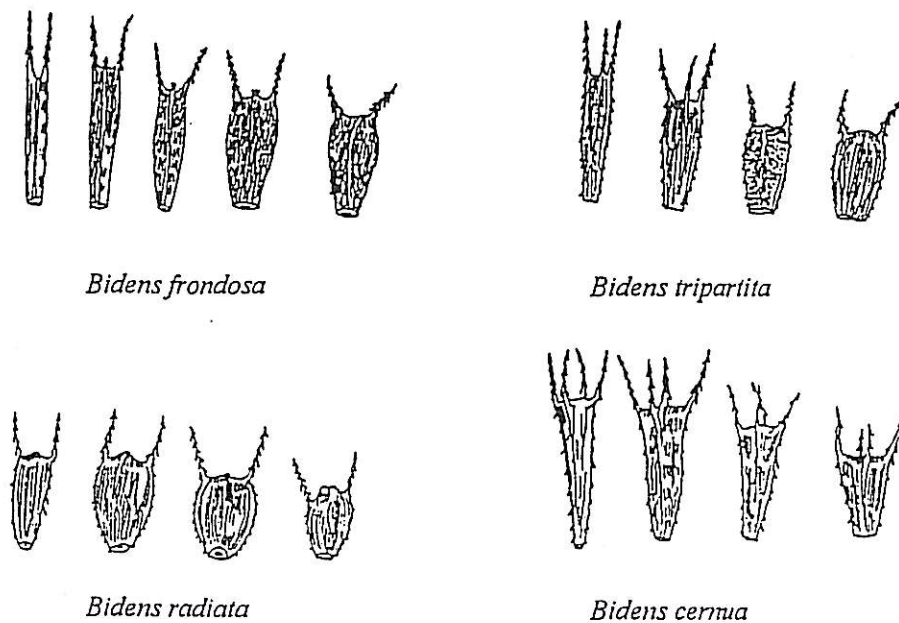


Fig. 1 Shape and sculpture of seeds of the studied *Bidens* species.

Seed production

In the locality where all four species occurred together, 30 individuals of each species were randomly selected at the time of seed ripening of the particular species (August-September). Height of plant, number of heads in the particular order (up to 6), and number of seeds in one randomly selected head of each order were measured and counted for each of the 30 individuals. Average seed production was calculated for each species. ANOVA was used for testing the differences among species, and among the numbers of heads in different orders.

Seed germination

Seeds from heads of the particular orders of all specimens were collected and then stored for approximately 90 days at 5 °C. Before the germination experiment, the seeds were moistened and stored for one week at -18°C. The seeds were then germinated in *Petri* dishes in a climabox. One hundred seeds in three replications for each variant were tested. Constant and variable temperatures were used under light (16 hours) and dark (8 hours) conditions and under continuous dark. The experimental combinations

are evident from Table 3. For technical reasons, the germination experiments lasted only 11 days, however, after the ninth day the proportion of germinating seeds did not significantly change.

Seed dispersal

A potential ability for epizoochorous dispersal of seeds of all *Bidens* species was examined with the following experiment: Seeds (50) were dropped on two pieces of cloth of different surface, *i.e.* hairy (fleece, 100% polyester), and flat (100% polyamid) from the height of 65 cm. Then the cloths were turned upsidedown and the number of seeds attached to the cloth surface was counted. The procedure was repeated 20 times for each species and average percentage of attached seeds was calculated. ANOVA was used to test the differences.

Results

Seed production

Bidens frondosa attained the highest stature and the greatest number of heads produced per plant among all the species studied (Table 1).

Table 1. Seed production, the average height of plant, average number of heads per plant (n=30), and average number of seeds per head (n=120). Average number of seeds per plant = average number of seeds per head × average number of heads (rounded values). S.D. = standard deviation. The significant differences (p<0.001) are indicated; the differences between number of seeds per head were all significant (p<0.001).

Species	Average height and S.D.(cm)	Average number of heads per plant and S.D.	Average number of seeds per head and S.D.	seeds per plant
<i>B. frondosa</i>	147 ± 27.1 ^{bcd}	454 ± 360.9 ^{bcd}	39 ± 9.3	17700
<i>B. tripartita</i>	115 ± 17.7 ^{acd}	110 ± 39.8 ^{acd}	70 ± 19.4	7700
<i>B. radiata</i>	88 ± 14.8 ^b	68 ± 9.6 ^{ab}	236 ± 14	16000
<i>B. cernua</i>	89 ± 17.4 ^b	66 ± 24.4 ^{ab}	135 ± 28.4	8900

Most differences among the species were significant (p<0.001) in these two characteristics. Despite the fact that the average number of seeds per head was the lowest in the case of *B. frondosa*, total seed production per plant was the greatest among the species. Within the species, there were significant differences in the number of seeds per head among the particular orders of heads. *Bidens frondosa* and *B. tripartita* attained the greatest number of seeds in the heads of the 1st order, whilst for *B. cernua* and *B. radiata* of the 2nd and 3rd order, respectively (Table 2).

Table 2. The number of seeds in heads of the particular order in *B. frondosa*, *B. tripartita*, *B. radiata*, *B. cernua*

Species	1st order	2nd order	Number in the 3rd order and S.D.	4th order
<i>B. frondosa</i>	49 ± 6.2	42 ± 5.9	37 ± 6.9	30 ± 5.2
<i>B. tripartita</i>	82 ± 21.2	77 ± 19.1	62 ± 14.8	57 ± 9.7
<i>B. radiata</i>	235 ± 67.3	250 ± 48.8	277 ± 57.11	81 ± 52.5
<i>B. cernua</i>	139 ± 19.7	155 ± 24.1	132 ± 14.7	114 ± 21.6

Seed germination

Germination generally increased with the temperature increase from 25 to 30 °C in all species, and fluctuating temperature (day-night) had mostly a positive effect on germination. *Bidens radiata* germinated in average the best of all the species at lower temperatures, however *B. frondosa* attained the highest germination in seeds of the first order. *B. frondosa* attained the highest germination among the species at a constant temperature of 30 °C (Table 3).

Table 3. Percentage germination of seeds from heads of particular orders of the studied *Bidens* species. Different temperature and light conditions were used under the regime day (16 hours), night (8 hours).

Temperature (°C)	25/15	25/25	30/20	30/30	30/20
Light/dark	L/D	L/D	L/D	L/D	D/D
<i>B. frondosa</i>					
1. order	29.7	9.3	98.7	99	72
2. order	1.7	3.3	48	92.3	20
3. order	5.7	3.3	44	92	6.7
4. order	12.3	2.3	60	85.7	34.7
Mean	12.4	4.6	62.7	92.3	33.4
<i>B. tripartita</i>					
1. order	0	0	20	63.3	0
2. order	1	1	64.7	66	10.7
3. order	0	0.2	79.3	76.3	3.3
4. order	1.3	0	70	59.3	18.7
Mean	0.6	0.3	58.5	66.2	8.2
<i>B. radiata</i>					
1. order	3.3	2.3	52.7	50	40.7
2. order	0	0	98	93	34.7
3. order	42	41.7	84.7	96	36
4. order	29.3	3.7	98	82.3	39.3
Mean	18.7	11.9	83.4	80.3	37.7
<i>B. cernua</i>					
1. order	1.7	0.3	20.7	24.3	10.7
2. order	2.3	0.3	71.7	49.7	2.7
3. order	1.3	1	98.7	57	29.3
4. order	18.3	15	62.7	58.7	12
Mean	5.9	4.2	63.5	47.4	13.7

Seeds dispersal

The experiment with potential epizoochory revealed that on the hairy cloth seeds of all species were easily attached. *B. cernua* was the most successful, being followed by *B. tripartita*, *B. frondosa*, and *B. radiata*, however the differences

Table 4. The average numbers of seeds of the *Bidens* species attached to fleece and flat, n=20, fleece – significant differences between species ($p < 0.05$) are indicated; flat – no significant differences.

Species	Fleece Number of seeds	Flat and S.D.
<i>B. frondosa</i>	78 ± 12.1	6.3 ± 9.8
<i>B. tripartita</i>	79 ± 7	3.4 ± 4
<i>B. radiata</i>	73 ± 11.6D	1.6 ± 1.6
<i>B. cernua</i>	82 ± 8.7C	2.8 ± 1.8

were rarely significant (Table 4). On the smooth cloth, *B. frondosa* was the most successful, however the differences were not significant and the numbers of attached seeds were generally low. Despite this, seeds of *B. frondosa* seem to be rather easier dispersed on smooth surfaces.

Discussion

Apparently, some aspects of seed ecology of the invasive *Bidens frondosa* favour it in competition with the native *Bidens* species. However, probably some other biological characteristics of the species contribute to its success such as a broader ecological amplitude (KEIL 1999; KÖCK 1988), faster growth especially early in the season (GRUBEROVÁ, unpublished), shoot architecture (KÖCK 1988), and the taller stature as shown in this study.

Despite the lowest number of seeds per head, *B. frondosa* exhibited the greatest seed production per plot due to the highest number of heads per plant. The high number of heads is enabled by the height of *B. frondosa* and by its intensive branching which also contribute to the superiority of the species in competition with the others (KÖCK 1988).

Seed germination of the *Bidens* species has been already studied by several authors with varying results (ROLLIN 1956 and 1959; LHOTSKÁ 1968b; KÖCK 1988). Generally, the germination values obtained in this study were rather lower than were found in the literature, with some different responses of the particular species to temperature and light regimes. In most studies, temperature of about 30 °C appeared to be an optimum for the *Bidens* species (ROLLIN 1956 and 1959; LHOTSKÁ 1968b). *B. frondosa* seems to have an advantage by starting rapid germination at lower temperatures than the other species (KÖCK 1988) and the rate of germination was also high under other temperature regimes. This clearly holds for seeds from heads of the first order. This may enable early growth of *B. frondosa* in the spring (HEJNY *et al.* 1973) thus providing the species with an advantage over the other species. Differences in germination among the seeds from the different orders are not easily interpreted ecologically. The best germination of seeds from heads of the 1st order in the case of *B. frondosa* probably provides the species a further advantage under strong competition when the production of heads of the higher orders is suppressed. It seems to be an interesting field for future research. Fluctuating temperature and the light/dark regimes mostly had a positive effect on germination, probably better simulating natural field situations.

Beside *B. frondosa*, the high seed production and germination were also attained by the rarest species *B. radiata*. Its limited occurrence is probably determined by some other factors.

No major differences were found among the species in their ability to be dispersed by epizoochory. However, *B. frondosa* seems to be more easily dispersed on smooth flat surfaces than the other species. Beside epizoochory, hydrochory certainly plays an important role in seed dispersal of all the species (LHOTSKÁ 1968b; KEIL 1999) which was not tested here.

The tentative conclusions on the importance of seed ecology of the alien *B. frondosa* presented here should be confirmed by future detailed studies. Experimental cultivation of mixtures of the species, followed by similar investigations on seed production and germination, would certainly bring interesting results clarifying the invasive success of *B. frondosa* in the central European landscape.

Conclusions

Finally, we can attempt to answer the questions asked in the introduction:

- (a) According to the presented results, the invasive *Bidens frondosa* produces a greater amount of seeds per plant than the native species.
- (b) *B. frondosa* germinates better under some temperature and light/dark regimes than the native species. It germinates vigorously under lower temperatures than the other species, which is true especially for seeds from heads of the first order.
- (c) Seeds of *B. frondosa* seem to be more easily dispersed on smooth surfaces than the other species, no differences were found among species on hairy surfaces.

Certain advantages in the seed ecology of *B. frondosa* in comparison to the native *Bidens* species can at least partly explain the invasive success of this alien species.

Acknowledgements

The study was partly supported by the grants no. 0130/99 and MSM 1231-00004 of the Ministry of Education of the Czech Republic. We thank our colleague Jitka Klimešová and two anonymous reviewers for their comments on the manuscript.

References

- Fenner, M. 1985. Seed ecology. Chapman & Hall, London.
- Forcella, F., Wood, J.T. and Dillon, S.P. 1986. Characteristics distinguishing invasive weeds within *Echium* (Bugloss). Weed Research 26:351-364.
- Keil, P. 1999. Ökologie der gewässerbegleitenden Agriophyten *Angelica archangelica* ssp. *litoralis*, *Bidens frondosa* und *Rorippa austriaca* im Ruhrgebiet. Dissertationes Botanicae 321: 1-186. Cramer, Berlin, Stuttgart.
- Köck, U.V. 1988. Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L.? Flora 180:177-190.
- Lhotská, M. 1966. Der älteste Fund der Art *Bidens frondosa* L. in Europa. Folia Geobot. Phytotax. 1: 186-189.
- Lhotská, M. 1968a. Die Gattung *Bidens* L. in der Tschechoslowakei. Folia Geobot. Phytotax. 3: 65-98.
- Lhotská, M. 1968b. Karpologie und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens*. Rozpr. Čs. Akad. Věd, Sec. Mathem.-Natur., Praha, 78/10: 1-85.
- Rejmánek, M. 1995. What makes species invasive? In: P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek and M. Wade (eds.), Plant invasions: General Aspects and Special Problems, pp. 3-13. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Rollin, P. 1956. Action de la température et de la lumière sur la germination de akènes *Bidens tripartitus* L. (Composés). Rev. Gen. Bot. 46: 416-476.
- Rollin, P. 1959. Mise en évidence de deux dormances chez les akènes de *Bidens radiatus* (Composés). Rev. Gen. Bot. 66: 636-644.
- Roy, J. 1990. In search of the characteristics of plant invaders. In: F. di Castri, A. J. Hansen and M. Debussche (eds.), Biological Invasion in Europe and the Mediterranean Basin, pp. 335-352. Kluwer Academic Publisher, Dordrecht.
- Williamson, M. 1996. Biological invasions. Chapman & Hall, London.

Competition between the alien *Bidens frondosa* and its native congener *Bidens tripartita*

Helena Gruberová¹ and Karel Prach^{1,2}

¹*Department of Botany, Faculty of Biological Sciences, University of České Budějovice, Branišovská 31, České Budějovice, CZ-370 05, Czech Republic*

²*Institute of Botany, Czech Academy of Sciences, Třeboň, CZ-379 82, Czech Republic*

Abstract

Competition between the invasive species *Bidens frondosa* and the native *Bidens tripartita* was experimentally investigated, regarding different densities of individuals, moisture and nutrient conditions. Three garden or greenhouse experiments were conducted. The following results were obtained: *B. frondosa* exhibited an evident competitive superiority over *B. tripartita* and the superiority was more pronounced under less fertile and dry conditions. Intraspecific competition was more intensive than interspecific in *B. frondosa* and *vice versa* in *B. tripartita*. The experimental results are in accordance with field observations when *B. tripartita* is competitively excluded by *B. frondosa* in the central European landscape.

Introduction

Bidens frondosa L. from the family Asteraceae is an invasive species in central Europe. The primary range of its occurrence stretches from the south of the United States to Canada. It occurs there especially along the riverbanks and shores of water bodies, in wet arable land and pastures, and in various ruderal sites, all sufficiently wet (Hejný et al. 1973). The similar sites it occupies in the secondary range of its occurrence. *B. frondosa* often occurs in central Europe together with its native congeners *B. tripartita* L., *B. radiata* Thuill. and *B. cernua* L. It was observed it especially forms mixed populations with *B. tripartita* and often outcompetes it (Lhotská 1968a, Köck 1988, own experience).

In the present study, we examined competitive interactions between *B. frondosa* and *B. tripartita* under different population densities and different water and nutrient regimes. The intraspecific competition was compared with interspecific one in both species.

Competitive ability between individuals can be considered in two distinct but complementary ways: (a) to suppress other individuals, and (b) to avoid being suppressed (Goldberg & Werner 1983, Goldberg & Fleetwood 1987, Jacquard 1988). Interactions between two species may be asymmetrical, i.e. affecting apparently only one species, or symmetrical, i.e. affecting apparently more or less both species (Silvertown 1982).

In our study we tried to answer especially the following questions:

- (a) How do the species respond to increasing population density and what are consequences for intra- and interspecific competition?
- (b) Are there competitive advantages of *B. frondosa* over the native congener?
- (c) Does *B. frondosa* exhibit broader ecological amplitude than *B. tripartita* regarding moisture and nutrients gradients and is it reflected in competition?

Material and methods

Seed collection

The seeds of *B. frondosa* and *B. tripartita* were collected in autumn 1999 for the first two experiments and in 1997 for the third one, around a pond in the western part of the Czech Republic, central Europe, where the species formed mixed populations. For each collection, the seeds were cleaned from paleas and the seeds infested by insect *Tephritis* sp. were removed. All seeds were stored in paper bags for 6 months in the dark in a fridge at 5 °C.

Before starting all the following experiments, the seeds of *B. frondosa* and *B. tripartita* were moistened and stored for one week at -18°C (see Lhotská 1968b). Then they were placed into Petri dishes on a single layer of filter paper and incubated at room temperature (approximately at 21°C).

Experiments

Experiment I

The experiment was carried out in an experimental garden in Staňkov, West Bohemia, Czech Republic (altitude 370 m a.s.l.; mean annual temperature 7.9 °C; mean annual precipitation 570 mm) in April 20th, 2001. The germinated seeds were placed into the 18 cm

diameter pots filled with substrate consisted of commercial garden substrate and sand in ratio 2:1. One variant was fertilized with staminate fertilizer NPK 10-5-7 twice during the experiment, the other one was left without fertilising with resulting chemical composition: (a) pH 5.99, NH_4^+ =1.674 mg/l, NO_2^- =0.157 mg/l, NO_3^- =1.663 mg/l, PO_4^{3-} =1662.8 mg/l with fertilisation; b) pH 6.33, NH_4^+ =1.401 mg/l, NO_2^- =0.059 mg/l, NO_3^- =0.0579 mg/l, PO_4^{3-} =1604.9 mg/l without fertilisation, respectively. *B. frondosa* and *B. tripartita* were experimentally grown either in pairs or each species alone in the half of a pot divided with an impermeable desk, in 10 replicates each. The pots were located in random design.

All plants were measured at the time of seed ripening in the first order of heads. The plant height, the diameter of stem 2cm above roots, the number of heads, the number of branches of the 1st order, and the maximum order of heads were measured or counted.

Experiment II

The experiment was carried out in the same experimental garden starting at the beginning of April 22nd, 2000. The germinated seeds were used and placed to the box of the size of 40×30×30 cm containing the same substrate as in the previous experiment. *B. frondosa* and *B. tripartita* were experimentally grown in mixture and in monoculture in three different densities: 14, 60, 300 individuals per a box. The same characteristics as in the Experiment I were measured.

Experiment III

The experiment was carried out in the greenhouse in České Budějovice, southern part of the Czech Republic, starting at the beginning of May 1998. The temperature was approximately 20°C at night and 35°C in day. The seeds were placed to the boxes as in Experiment II. One half of the boxes was filled up with garden substrate: pH 4.2, NH_4^+ =34 mg/l, NO_2^- =0.106 mg/l, NO_3^- =57 mg/l, PO_4^{3-} =0.625 mg/l; and the other one with peat: pH 4.41, NH_4^+ =9.570 mg/l, NO_2^- =0.048 mg/l, NO_3^- =48.4 mg/l, PO_4^{3-} =0.472 mg/l. *B. frondosa* and *B. tripartita* were experimentally grown in mixture and in monoculture of the same density of 200 individuals per a box in two moisture regimes: (1) water level kept permanently at the soil surface and (2) boxes moistened 3 times per week with 0.5 l of water. Only the height of plants was measured in this experiment.

Statistica 5.0 program for the classical statistical analysis was used (Anonymous 1996). Data was processed using ANOVA and Turkey's multiple range significant test was used for pairwise comparisons between individual treatments.

Results

Experiment I (Fig. 1 a-d)

Influence of fertilisation:

B. frondosa and *B. tripartita* reached in all combinations (in pairs and separately) higher values in all measured characteristics (the height, the stem diameter, the number of heads, and the maximum order of heads) if fertilised. The all characteristics significantly differed (ANOVA, $p < 0.001$) from unfertilised variants.

Influence of competition:

B. tripartita reached approximately the same height if it grew separately and in pair of the same species. *B. tripartita* had in all measured characteristics lower values in pair with *B. frondosa* except the values of diameter of stem and the number of heads in fertilized variant. However, no difference was significant.

B. frondosa was highest if it grew separately in fertilised treatment, but in non-fertilised variant it was highest in couple with *B. tripartita*. The same situation was in stem diameter. The highest number of heads *B. frondosa* reached in pair with *B. tripartita* either fertilized or not. The highest maximum order of heads *B. frondosa* reached if it grew separately in unfertilised variant and in pair with *B. tripartita* under fertilisation .

Experiment II (Fig. 2 a-d)

Influence of density:

Both *B. frondosa* and *B. tripartita* reached higher values in all measured characteristics in lower densities both in mixtures and in monocultures. All differences between densities were significant (ANOVA, $p < 0.001$) as well as between combinations, i.e. mixtures vs. monocultures (ANOVA, $p < 0.001$).

Influence of competition:

B. tripartita was smaller under all densities if it grew in mixture with *B. frondosa* than alone and all differences were significant (ANOVA, $p < 0.001$). The same effect, i.e. that *B. tripartita* reached lower values growing in mixture with *B. frondosa* than alone, was apparent in all other measured characteristics, and all the differences were significant (for number of heads $p < 0.05$, for other characteristics $p < 0.001$).

On the other hand, *B. frondosa* reached more or less the same values in the measured characteristics if growing in mixture with *B. tripartita* or growing alone. The number of heads of this species was even higher in all densities in mixture with *B. tripartita* than in monocultures (ANOVA, $p < 0.05$).

Experiment III (Fig. 3 a-b)

B. frondosa reached in all combination significantly higher stature than *B. tripartita* (ANOVA, $p < 0.0001$).

Influence of soil fertility:

B. tripartita was smaller growing in peat than in garden substrate in all variants (ANOVA, $p < 0.001$). *B. frondosa* did not significantly differed in its height between the substrates except it was higher in wet garden substrate than in wet peat if growing in monoculture (ANOVA, $p < 0.001$).

Influence of moisture regimes:

Both species were significantly (ANOVA, $p < 0.001$) lower in dry conditions in all variants. *B. tripartita* was more suppressed by drought in less fertile peat than in rather fertile garden substrate.

Influence of competition:

B. tripartita in mixture with *B. frondosa* was always smaller than in monoculture but these differences were significant only in peat (ANOVA, wet variant: $p < 0.05$, dry variant: $p < 0.001$). *B. frondosa* had approximately the same height, disregarding if grew alone or in mixture with *B. tripartita*, in wet peat it was even higher in mixture than in monoculture (ANOVA, $p < 0.05$).

Discussion

The situation with *Bidens* species in central Europe is rather unique. There are widespread there one alien species (*B. frondosa*) and three native congeners (*B. tripartita*, *B. radiata*, and *B. cernua*) all exhibiting similar ecological demands (Lhotská 1966, Köck 1988) and often forming mixed populations in the field, competing each other. Moreover, the species are annuals, producing sufficient amount of rather large, well developed and germinable seeds (Lhotská 1968b) which are easy for manipulation. Thus, the species are eminently sufficient for various kinds of experiments including those on competition as presented in this paper.

The species, including the alien one, have been studied especially concerning their carpobiology (Rollin 1956, Lhotská 1968b) and their field behaviour (Lhotská 1968a, Keil 1999). Only Köck (1988) experimentally investigated the competitive relations between the species and she demonstrated the increase of fitness (number of heads) of *B. frondosa* and the decrease in *B. tripartita* if competing each other. The most previous studies indirectly supposed competitive superiority of *B. frondosa* over the native congeners. Seed ecology of the species we dealt with in our previous study (Gruberová *et al.* 2001) indicated several competitive advantages of *B. frondosa* over the other species such as higher seed production, better germination under lower temperatures, and partly easier dispersibility of seeds. We also showed the significantly higher stature of *B. frondosa* in comparison with the native species. The importance of the high stature, as one of the characters favouring a species in competition (Keddy 1989) was clearly evident in the present study.

One of the 'competition rules' says that the closer the competing specimens in their ecological demands, the severe competition among them (Keddy 1989) implicating the infraspecific competition should be severer than interspecific. But this cannot be applied mechanistically. In this study, it seems true for *B. frondosa* in certain situations but because of its distinct competitive superiority over *B. tripartita* the latter was generally more suppressed by the alien specimens than by its own ones. Results of our three experiments regarding infra- and interspecific competition among the tested species can be summarized as presented in the following table.

Main trends in infra- and interspecific competition in *Bidens frondosa* (*B.f.*) and *B. tripartita* (*B.t.*)

Experiment I: *B.f.* tended to competitively suppress *B.t.* in both fertilised and unfertilised conditions while *B.t.* did not affect *B.f.*

Intraspecific competition was more intensive than interspecific in *B.f.* and vice versa in *B.t.*

Experiment II: With increasing density *B.f.* was either more affected by own species than *B.t.* or the effect of infra- and interspecific competition was comparable.

B.t. was more suppressed by *B.f.* than by own species in all densities and measured characteristics.

Experiment III: Under fertile conditions infra- and interspecific competition exhibited comparable effects in both species.

Under infertile conditions intraspecific competition was more intensive than interspecific in the case of *B.f.*, and vice versa in *B.t.*

Competitive superiority of *B.f.* over *B.t.* was more pronounced under less fertile and dry conditions.

Our results on more pronounced interspecific competitive effects under less favourable conditions support the idea of Tilman (1988) over the idea of Grime (1979). The latter expected more intensive competition under favourable, i.e. sufficiently fertile and wet site conditions.

The comparably high competitive ability apparently supports the recent fast invasion of *B.frondosa* in central Europe (Lhotská 1966, 1968a, Hejny *et al.* 1973, Keil 1999) beside some other species characters such as high seed production, good germinability, and dispersibility (Gruberová *et al.* 2001). We expect gradual retreat of *B.tripartita* due to competition with *B.frondosa*. The other two native *Bidens* species will be probably less affected as they do not exhibit so similar ecological demands to *B.frondosa* as *B.tripartita*

does (Lhotská 1968a, our own observations). But *B.tripartita* is still rather common species, more than two other natives, thus we expect its competitive exclusion by *B.froncosa* is not so alarming in a short time perspective. However, any long-term prognoses on changing proportions among the species are uncertain.

Conclusions

We can try to answer the questions addressed in the introduction: (a) Increasing population densities caused the decrease in all measured characteristics of both species. The decrease of fitness was the most evident in the case of *B.tripartita* if cultivated in mixture with *B.froncosa*. (b) Results of all the experiments indicate the competitive superiority of alien *B.froncosa* over native *B.tripartita*. (c) *B.froncosa* was usually less suppressed under less fertile and drier experimental situations than *B.tripartita*. Thus it seems *B.froncosa* exhibits broader ecological amplitude than *B.tripartita*. *B.tripartita* was usually more suppressed by *B.froncosa* under less favourable conditions.

We are aware of the fact that we covered by our experimental design only a small part of environmental conditions under which the species can potentially co-occur. Thus the conclusions must be considered as only tentative. Nevertheless, the higher competitive ability of *B.froncosa* in comparison with *B.tripartita* was clearly evident and we suppose the experimental results can be well implied to the field situations.

Acknowledgement

The study was partly supported by the grant no. AVOZ6005908 from the Grant Agency of Academy of Sciences of the Czech Republic. We are indebted to reviewers for their valuable comments and Karolina Bendová for her help in the field.

References

- Anonymus 1996. STATISTICA for Windows. Computer program manual. Stat Soft, Tulsa, OK
- Goldberg, D. E. & Fleetwood, L. 1987. Competitive effect in four annual plants. *Journal of Ecology*. 75: 1131-1143
- Goldberg, D. E. & Werner, P. A. 1983. Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experiment approach. *American Journal of Botany*, 70: 1098-1104
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. John Wiley & Sons, Chichester
- Hejný, S. *et al.* 1973. *Karanténní plevelé Československa*. Academia, Praha
- Jacquard, P. 1968. Manifestation et nature des relations sociales chez les végétaux supérieurs. *Oecologia Plantarum*. 111: 137-168
- Keddy, P. 1989. *Competition*. Chapman & Hall, London
- Köck, U.V. 1988. Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L.? *Flora*. 180:177-190.
- Lhotská, M. 1966. Der älteste Fund der Art *Bidens frondosa* L. in Europa. *Folia and Geobot. Phytotax.* 1: 186-189
- Lhotská, M. 1968a. Die Gattung *Bidens* L. in der Tschechoslowakei. *Folia Geobot. and Phytotax.* 3: 65-98.
- Lhotská, M. 1968b. Karpologie und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens*. *Rozpr. Čs. Akad. Věd, Sec. Mathem.-Natur.* 78: 1-85
- Rejmánek, M. 1995. What makes species invasive? In: P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek and M. Wade (eds.), *Plant invasions: General Aspects and Special Problems*, pp. 3-13. SPB Academic Publishing. Amsterdam.
- Rollin, P. 1956. Action de la température et de la lumière sur la germination de akènes *Bidens tripartitus* L. (Composés). *Rev. Gen. Bot.* 46:416-476.
- Silvertown, J. W. 1982. *Introduction to plant population ecology*. Longman. London and New York.
- Tilman, D. 1988. *Plant strategies and the structure and dynamics of plant communities*. Princeton University Press, Princeton, NJ

Figure captions

Fig. 1 – Results of *Experiment I* demonstrating the species performance under two nutrient regimes. The following symbols are used: **F** or **f** for *Bidens frondosa*, **T** or **t** for *B. tripartita*. Capital letters indicate the species displayed, lower case letters inform about the other species in a pair if used. Averages and standard errors are displayed.

Fig. 2 – Results of *Experiment II* showing the species performance under three experimental densities: 14, 60, and 300 individuals per a box of 40x30 cm in its area. The following symbols are used: **F** or **f** for *Bidens frondosa*, **T** or **t** for *B. tripartita*. Capital letters indicate the species displayed, lower case letters inform about the other species if a mixture was used. Averages and standard errors are displayed.

Fig. 3 – Results of *Experiment III*. The height of plants is displayed, two substrates and two moisture regimes were used. The following symbols are used: **F** or **f** for *Bidens frondosa*, **T** or **t** for *B. tripartita*. Capital letters indicate the species displayed, lower case letters inform about the other species if a mixture was used. Averages and standard errors are displayed.

