

Ökologische Aspekte der Ausbreitung von *Bidens frondosa* L. in Mitteleuropa. Verdrängt er *Bidens tripartita* L.?

UWE-VOLKMAR KÖCK

Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle — Wittenberg, Wissenschaftsbe-
reich Geobotanik und Botanischer Garten, DDR

Ecological Aspects of Spreading of *Bidens frondosa* L. in Central Europe. Does he Remove *Bidens tripartita* L.?

Summary

Sometimes it was supposed, that the invading species of North American origin *Bidens frondosa* removes the indigenous *B. tripartita*. The aim of this study was to look for some evidence.

Comparing germination pattern, growth, dry matter production, reproductive features, and architecture of both species it is obvious that *B. frondosa* is able to outcompete *B. tripartita*. In DE WIT-replacement series it can be shown that *B. tripartita* is suppressed under high, medium and low nutritional conditions.

1. Einführung

Die Einschleppung, Einbürgerung und Ausbreitung von Neophyten haben seit jeher das Interesse zahlreicher Floristen, Pflanzengeographen und Geobotaniker hervorgerufen. Besondere Aufmerksamkeit fanden dabei solche nah verwandte Artenpaare, bei denen der Neubürger die indigene Sippe allmählich zu verdrängen schien. Als Beispiele sollen nur *Impatiens parviflora*/*I. noli-tangere* in Mitteleuropa (WEISE 1966/67) und *Cakile maritima*/*C. edentula* in Australien (RODMAN 1986) genannt sein. Solche Fälle wurden besonders zur Untersuchung von Fragen der Einnischung, Koexistenz und Populationsökologie genutzt (z. B. WERNER 1979). Mit der vorliegenden Studie über die beiden *Bidens*-Arten soll versucht werden, an einem Beispiel einen Einblick in die Kompliziertheit und Vielschichtigkeit der jedem Vegetations- und Florenwandel letztendlich zu Grunde liegenden populationsökologischen Prozesse zu gewinnen, die bisher nur ungenügend bekannt sind.

Der in Nordamerika heimische *Bidens frondosa* L. gehört heute in Mitteleuropa an vielen Stromsystemen zu einer allgemein verbreiteten Erscheinung in den annuellen Uferfluren der Bidentetea tripartitae. Noch in den 30er Jahren waren seine Vorkommen weitgehend auf einige europäische Flüsse beschränkt (vgl. SCHUMACHER 1941). Die weitere Ausbreitungstendenz ist gegenwärtig vor allem nach Osten gerichtet, wo er bereits in Moskau und bei Kiev gefunden worden ist (HORBYK & HUSAK 1983; MAKAROV & IGNATOV 1983; SKVORCOV 1982). Auf dem asiatischen Kontinent dringt er, wahrscheinlich aus Japan kommend, in Richtung Westen vor (z. B. MELNIKOVA 1985).

¹⁾ Vortrag beim Internationalen Symposium über „Erfassung und Bewertung anthropogener Vegetationsveränderungen“ der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde und der Sektion Biowissenschaften der Martin-Luther-Universität Halle — Wittenberg vom 23.—28. März 1986 in Halle (Saale).

Schon während der frühen Phase seiner Ausbreitung wird verschiedentlich auf eine offensichtlich durch *B. frondosa* erfolgende Verdrängung der indigenen *B. tripartita* L. und *B. cernua* L. hingewiesen (vgl. SCHUMACHER 1941; neuerdings SKVORCOV 1982). Auch ein Vergleich der floristischen Zusammensetzung der annuellen Uferfluren der Saale in Halle läßt vermuten, daß der ehemals verbreitete und häufige *B. tripartita* in nicht einmal 40 Jahren weitgehend durch *B. frondosa* ersetzt worden ist (Tabelle 1). Alle Autoren, die sich mit diesem Phänomen beschäftigt haben, diskutieren als wahrscheinliche Ursache die größere ökologische Amplitude von *B. frondosa* bezüglich Bodenfeuchte- und Nährstoffregime der Standorte (vgl. SCHUMACHER 1941). Experimentelle Untersuchungen von SUEHIRO et al. (1984) unterstützten diese Annahme. Nach 50tägigem Wachstum erreichte *B. frondosa* in einem breiten Optimumbereich von 62,5 bis 87,5% Bodenwassergehalt seine höchste Produktivität. Der Abfall der Trockensubstanzproduktion gegenüber dem Maximum ist im trockeneren Bereich weniger gravierend als bei völliger Wassersättigung des Substrates. Die Existenz des Schwarzfrüchtigen Zweizahn auf höher gelegenen Uferpartien und auf frisch-feuchten Ruderalstellen (z. B. Bahnanlagen, Mauerfüße) wird dadurch ökologisch interpretierbar.

Auf eine der wirklichen Ursachen der vermuteten Verdrängung machen allein CASPER & KRAUSCH (1981) mit dem Hinweis auf den aus geringeren Temperatur-

Tabelle 1. Vergleich der floristischen Zusammensetzung der annuellen Uferfluren des *Chenopodium fluviatile* der Saale in Halle in den 40er und 80er Jahren

Aufnahmezahl	KNAPP (1945) 5	80er Jahre 8
<i>Bidens tripartita</i>	V , +—4	
<i>Bidens frondosa</i>		V , r—4
<i>Polygonum hydropiper</i>	V , 1—2	III, 1—3
<i>Rumex maritimus</i>	II , r	I , +
<i>Ranunculus sceleratus</i>	II , r—+	II , r
<i>Chenopodium rubrum</i>	I , +	IV, 1—5
<i>Atriplex triangularis</i>	V , r—2	IV, +—2
<i>Polygonum lapathifolium</i>	V , 3—4	V , 1—5
<i>Chenopodium polyspermum</i>	II , r—+	II , +—1
<i>Rorippa sylvestris</i>	I , +	I , r
<i>Lycopersicum exculentum</i>	III, r—+	I , +
<i>Atriplex nitens</i>	II , r	II , r
<i>Brassica nigra</i>		II , +
<i>Sinapis arvensis</i>	IV, r—2	
<i>Chenopodium album et ficifolium</i>	III, +—2	II , 1—2
<i>Matricaria maritima</i>	III, +	III, +—1
<i>Erysimum cheiranthoides</i>	II , +	I , r
<i>Amaranthus retroflexus</i>	II , r—+	I , +

Tabelle 2. Produktivität von *Bidens frondosa* in Abhängigkeit vom Bodenwassergehalt (nach SUEHIRO et al. 1984)

Bodenwasser- gehalt (in %)	12,5	25,0	37,5	50,0	62,5	75,0	87,5	100,0
relative TS- Produktion	34,7	47,7	62,7	70,6	98,6	100	98,1	59,0

ansprüchen bei der Keimung erwachsenden Entwicklungsvorsprung von *B. frondosa* direkt aufmerksam.

Im folgenden soll durch eine vergleichende Betrachtung der Keimungs- und Entwicklungsbiologie und an Hand klassischer Konkurrenzversuche geprüft werden, ob *B. frondosa* die Schwesternart aus Mischbeständen zu verdrängen vermag.

Material und Methoden

Die Versuche zur Bestimmung der Keimgeschwindigkeit wurden in einem Klimaschrank bei konstanter Temperatur und Dauerlicht durchgeführt. Jeweils 100 Achänen wurden in Petrischalen auf mit aqua dest. angefeuchtetem Filterpapier zur Keimung ausgelegt. Weitere Keimversuche wurden analog in einem vollklimatisierten Gewächshaus mit folgendem Regime durchgeführt:

12 h Helligkeit, 25,0°C
12 h Dunkelheit, 18,0°C

Die Bestimmung der unteren Schwellentemperatur für den Beginn der Keimung erfolgte mit Hilfe eines kontinuierlichen Temperaturgradienten.¹⁾ Jeweils 50 Achänen wurden, in feuchtem Filterpapier eingerollt, in kleinen Kammern unter Lichtausschluß verschiedenen Temperaturen ausgesetzt. Alle Keimversuche erfolgten in 4facher Wiederholung.

Die Wachstums- und Konkurrenzversuche wurden in den Jahren 1983—1985 im Botanischen Garten der Martin-Luther-Universität Halle in modifizierten Mitscherlichgefäßen im Freiland durchgeführt. In allen Gefäßen wurde nach dem Prinzip der verbundenen Gefäße über ein Vorratsgefäß mit Schwimmer konstant die Wassersättigung des Substrates über die gesamte Versuchsdauer hinweg realisiert. Die Mitscherlichgefäße wurden mit 6kg lufttrockener Komposterde, im qualitativen Nährstoffversuch mit 6 kg Erde (Variante NH), einer Mischung mit Sand im Verhältnis 1:1 (NM) und 6 kg Sand (NO) gefüllt. In regelmäßigen Abständen erfolgte eine Düngung mit KNO₃-Lösung proportional zum Grundansatz. In den Konkurrenzversuchen betrug die Grundzahl 8 Individuen je Gefäß, ansonsten wurden die Pflanzen einzeln kultiviert.

Das Saatgut wurde jeweils im Herbst des Vorjahres am natürlichen Standort (*B. frondosa*: Saaleufer in Halle; *B. tripartita*: Mötzlicher Teiche am nördlichen Stadtrand von Halle) gesammelt und zur Brechung der Dormanz mindestens 3 Monate feucht im Kühlschrank gelagert.

2. Ergebnisse

2.1. Keimung

Die Ergebnisse der Keimversuche (Tabelle 3; Abb. 1) tragen auf Grund der unterschiedlichen Versuchsbedingungen vorerst noch orientierenden Charakter. Die in der Literatur (GRIME et al. 1981; LHOTSKA 1968; ROLLIN 1956; SALISBURY 1970) mitgeteilten Befunde sind z. T. widersprüchlich, betreffen zumeist nur den optimalen Temperaturbereich oder haben andere Zielstellungen, so daß sie nur bedingt zur Lösung unserer Problematik beitragen können. LHOTSKA (1968) bestätigt die höhere Keimgeschwindigkeit von *Bidens frondosa* im Bereich von 22—30°C, während andererseits ROLLIN (1956) ein Keimen von *B. tripartita* bereits bei einer Wechseltemperatur von 10/13°C feststellte. Die vorliegenden Daten lassen trotz aller Relativität deutlich erkennen, daß der Vorteil des Schwarzfrüchtigen gegenüber dem Dreiteiligen Zweizahn in der Keimphase ein 2facher ist:

1. durch geringere Temperaturansprüche (Abb. 1)
2. durch eine höhere Keimgeschwindigkeit (Tabelle 3)

¹⁾ Herrn Doz. Dr. SCHÖBERLEIN, Leiter des WB Saatgutproduktion der Sektion Pflanzenproduktion der Martin-Luther-Universität sei an dieser Stelle für die gebotene Möglichkeit der Nutzung des Temperaturgradienten gedankt.

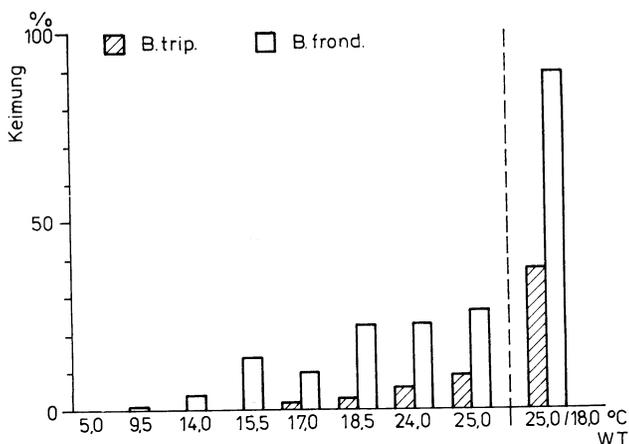


Abb. 1. Temperaturabhängigkeit der Keimung von *Bidens frondosa* und *B. tripartita*

Daraus erwächst ein, je nach Witterungsverlauf im Frühjahr jährlich unterschiedlicher, mehrtägiger Entwicklungsvorsprung, der den zeitiger aufgelaufenen Keimlingen von *B. frondosa* bei sich dann erhöhenden Temperaturen eine günstigere Ausgangsposition im Kampf um die jährliche Neuverteilung des freien Raumes sichert.

2.2. Wachstum und Ontogenese

Wesentlichen Einfluß auf die Konkurrenzfähigkeit um den Standortfaktor Licht besitzt die zeitliche und räumliche Entwicklung der Sproßsystemstrukturen. Ein Vergleich des mittleren absoluten Höhenwachstums pro Woche beider Arten läßt erkennen, daß *B. frondosa* gerade in der kritischen Jugendphase entscheidende Vorteile erlangt. Während ab Mitte Juli die Zuwachsraten beider Arten nur noch geringfügig voneinander verschieden sind, erreichen sie im Juni bei *B. frondosa* 3—5mal so hohe Beträge wie bei *B. tripartita* (Abb. 2a). In der entsprechenden Höhenwachstumskurve manifestiert sich dieses in einem wesentlich steileren Anstieg des \pm linearen mittleren Teils der Kurve (Abb. 3, 4). Letztendlich erreichte *B. frondosa* eine bis doppelt so große Endhöhe wie die Schwesternart. Analog dazu zeigt sich im Jahresgang der Relativen Wachstumsrate (RGR), daß bei relativ ähnlichem Kurvenverlauf *B. frondosa* seine maximale RGR etwa 10 d vor *B. tripartita* erreicht, der Kurvenanstieg in der besonders wichtigen Frühjahrsperiode zeitiger und steiler erfolgt, so daß über einen längeren Zeitraum hohe RGR-Werte gehalten werden können (z. B. $RGR \geq 0,25$: *B. frondosa* 27 d, *B. tripartita* 20 d). *Bidens frondosa* erwächst daraus gegenüber dem potentiellen Mitkonkurrenten um den Standortfaktor Licht der entscheidende Vorteil (Abb. 5). Wie die Höhenwachstumskurven für die verschiedenen Nährstoffstufen deutlich nachweisen, ist *B. frondosa* in der

Tabelle 2. Mittlere Keimgeschwindigkeit (in Tagen [d]) der Achänen von *B. frondosa* und *B. tripartita* ($n = 4 \times 100$; t_{50} — Mittel der ersten 50 % aller am Versuchsende gekeimten Achänen)

Temperatur	<i>B. frondosa</i>	<i>B. tripartita</i>	Differenz
25 °C	1,88 d	3,11 d	1,23 d
25 °C (t_{50})	1,76 d	2,61 d	0,85 d
20 °C (t_{50})	1,25 d	3,22 d	1,97 d

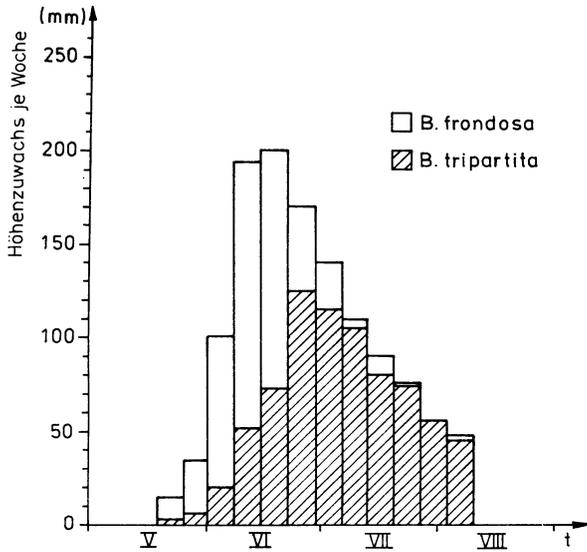


Abb. 2a. Wöchentliche Höhenwachstumsraten von *B. frondosa* und *B. tripartita* in der Monokultur (8 Indiv. je Gefäß; n = 3)

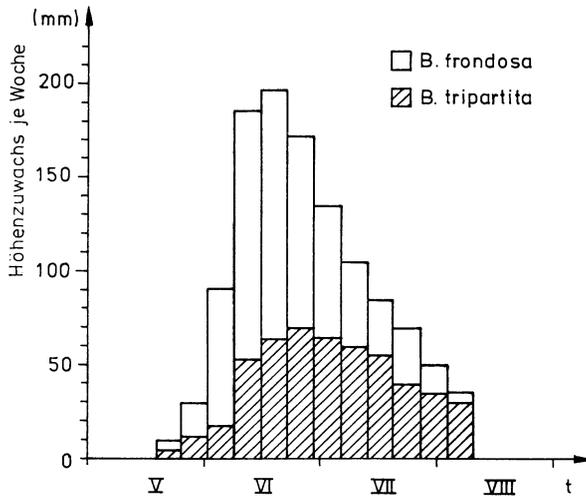


Abb. 2b. Wöchentliche Höhenwachstumsraten von *B. frondosa* und *B. tripartita* unter Konkurrenzbedingungen (je 4 Indiv. pro Art und Gefäß; n = 6)

Lage, das höhere Nährstoffangebot in ein größeres Höhenwachstum als *B. tripartita* umzusetzen. Bei der Trockensubstanzproduktion erreicht erstere Art bei der Nährstoffverdopplung einen Ertragszuwachs um 88 %, während dieser bei *B. tripartita* nur 57 % beträgt. In der NO-Variante beträgt die TS-Produktion von *B. frondosa* das 1,34fache, in der NM-Variante das 1,47fache und in der NH-Variante schließlich sogar das 1,60fache der Produktion von *B. tripartita*. Diese offensichtlich größere physiologische Amplitude bezüglich der Ausnutzung höherer Nährstoffangebote

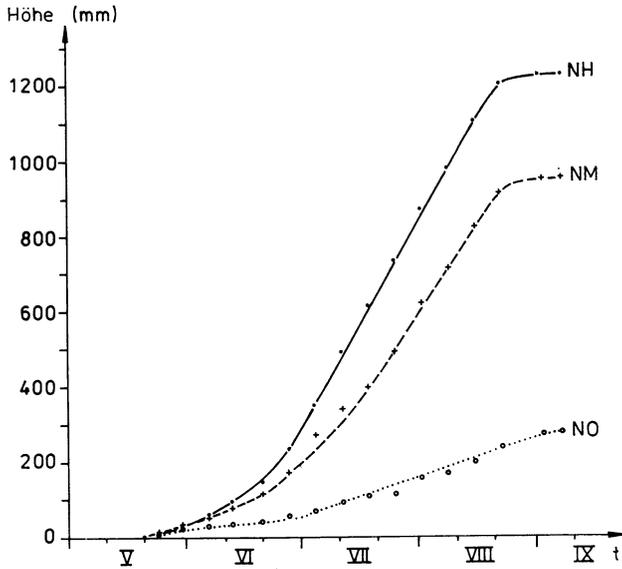


Abb. 3. Höhenwachstum von *Bidens frondosa* in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung (8 Indiv. je Gefäß; n = 4)

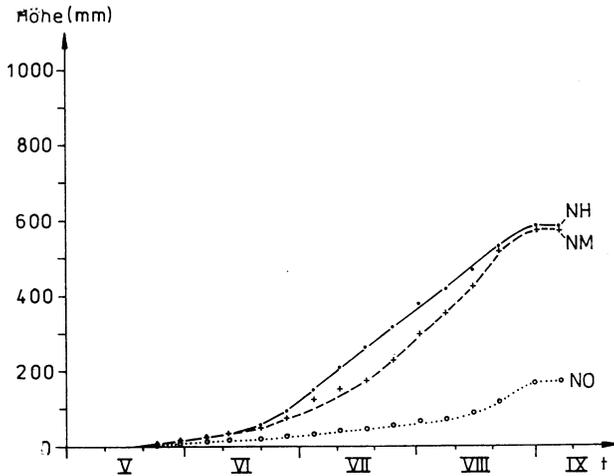


Abb. 4. Höhenwachstum von *Bidens tripartita* in Abhängigkeit von der Nährstoffversorgung (8 Indiv. je Gefäß; n = 4)

weisen sehr deutlich darauf hin, daß die allgemeine Gewässereutrophierung zu einer relativ stärkeren Förderung von *B. frondosa* geführt haben muß.

Bei der vergleichenden Wuchsformanalyse wird deutlich, daß die bei *B. frondosa* stärker ausgeprägte Apikaldominanz das frühzeitige Austreiben der Blattachselknospen unterdrückt. Während *B. tripartita* sofort in den Achseln der Keim- und voll entfaltenen Laubblätter Seitenprossen ausbildet, werden bei *B. frondosa* die Assimilate in den Keim- und Jungpflanzen besonders konzentriert in das Sproß-

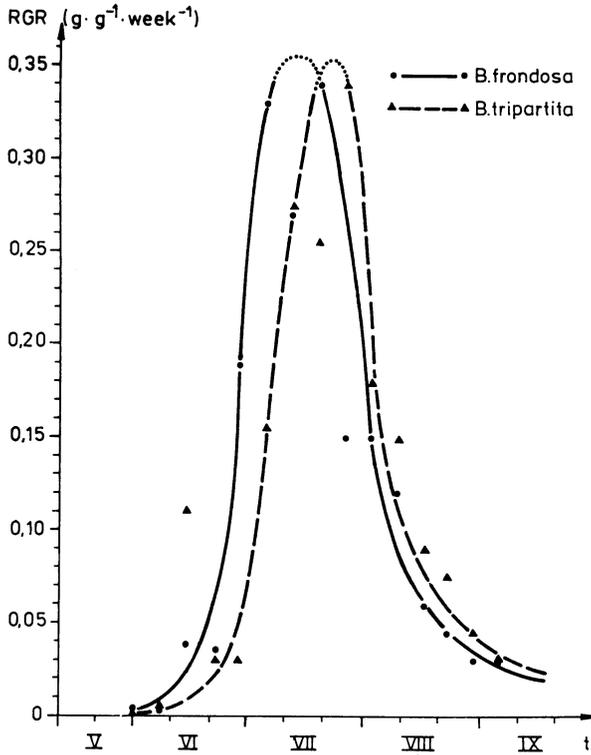


Abb. 5. Jahresgang der Relativen Wachstumsraten von *Bidens frondosa* und *B. tripartita* (1 Indiv. je Gefäß; n = 4)

Tabelle 4. Mittlere Länge der Seitensprosse und Winkel zwischen Seiten- und Hauptsproß (n = 2)

Nodium	<i>Bidens frondosa</i>		<i>Bidens tripartita</i>	
	Seitensproß (in mm)	Winkel (in Grad)	Seitensproß (in mm)	Winkel (in Grad)
Cotyl.	1038,5	36,5	558,5	69,0
1	1086,5	24,0	588,5	74,5
2	1093,0	28,0	567,5	77,5
3	1027,0	24,0	532,0	71,0
4	914,5	15,0	480,0	59,0
5	727,5	25,0	457,5	41,0
6	599,0	27,5	413,5	37,0
7	559,0	21,5	359,0	42,5
8	477,5	22,5	305,0	43,5
9	364,5	21,5	254,5	39,5
10	284,0	35,0	172,0	40,0
11	160,0	49,0	101,0	38,5
Gesamtlänge	16662,0		9578,0	
Hauptsproßlänge	1521,0		945,0	

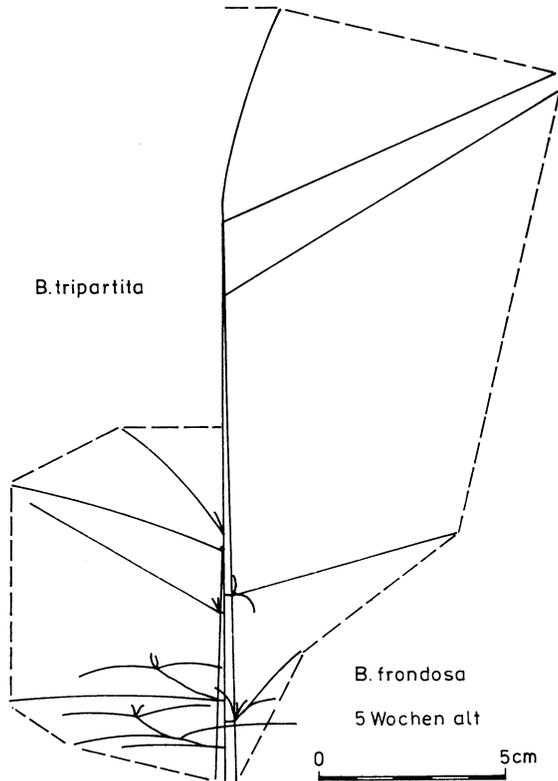


Abb. 6. Vergleichende Darstellung des Habitus von Jungpflanzen im Alter von 5 Wochen

Tabelle 5. Vergleich reproduktiver Parameter von *B. frondosa* und *B. tripartita* ($n = 3$; mittlere Nodienzahl der untersuchten Individuen 13,3 bzw. 13,0; nach HAHN 1986)

Ordnung	<i>Bidens frondosa</i>			
	Achänen- masse (\bar{x} in g)	Achänen/ Köpfchen (\bar{N})	Köpfchen/ Indiv. (\bar{N})	Achänen (gesamt)
1.	$2,8 \cdot 10^{-3}$	53,5	1,0	53,5
2.	$2,7 \cdot 10^{-3}$	45,0	26,3	1183,5
3.	$2,1 \cdot 10^{-3}$	27,2	264,3	7189,0
4.	$2,1 \cdot 10^{-3}$	18,2	333,0	6060,6
Summe				14486,6
Ordnung	<i>Bidens tripartita</i>			
	Achänen- masse (\bar{x} in g)	Achänen/ Köpfchen (\bar{N})	Köpfchen/ Indiv. (\bar{N})	Achänen (gesamt)
1.	$2,7 \cdot 10^{-3}$	74,3	1,0	74,3
2.	$2,3 \cdot 10^{-3}$	61,8	26,0	1606,8
3.	$2,1 \cdot 10^{-3}$	45,2	231,3	10454,8
4.	$1,7 \cdot 10^{-3}$	19,8	28,3	560,3
Summe				12696,2

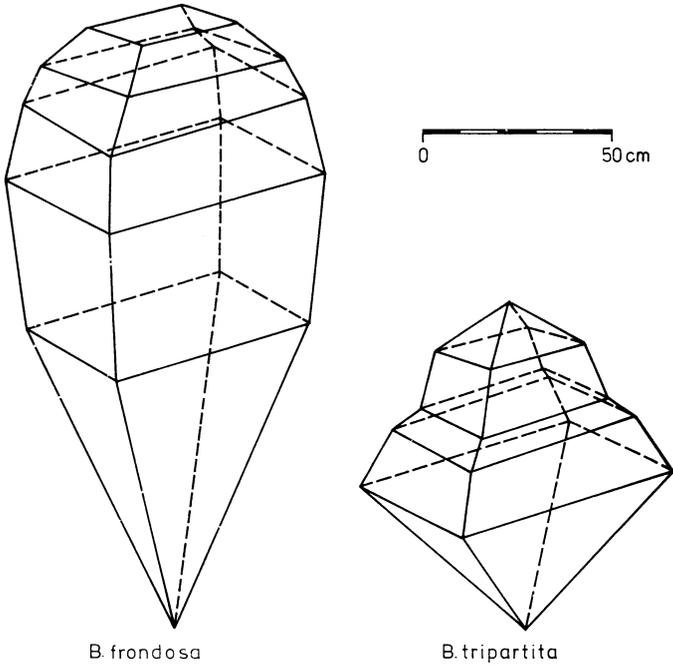


Abb. 7. Vergleichende Darstellung der räumlichen Entwicklung voll ausgebildeter Individuen

längenwachstum investiert (Abb. 6). Aufgrund dessen gewinnt diese Art einen Wachstumsvorsprung, der bei annähernd gleicher Internodienzahl zu längeren Internodien und damit einer größeren Endhöhe führt. Der Habitus beider Arten wird wesentlich durch den von Haupt- und Nebensprossen eingeschlossenen Winkel sowie deren Längenverhältnisse geprägt. Das schnellere Höhenwachstum und die sich zwar später entwickelnden, aber längeren und steiler aufragenden Seitensprosse führen zur Übergipfelung und Beschattung von *B. tripartita* (Tabelle 4; Abb. 6, 7).

Von großer populationsökologischer Relevanz sind die reproduktiven Parameter. Einzelindividuen von *B. frondosa* bilden eine größere Zahl Köpfchen aus als *B. tripartita*. Obwohl die Köpfchen des Dreiteiligen Zweizahns jeweils mehr Achänen enthalten, liegt die Diasporenproduktion je Individuum bei *B. frondosa* letztendlich höher (Tabelle 5). Die im Mittel geringere Masse der Achänen von *B. tripartita* läßt relativ schwächere Keimlinge erwarten.

2.3. Interspezifische Konkurrenz

In klassischen DE WIT-replacement-Konkurrenzversuchen erwies sich *B. frondosa* auf Grund der dargelegten Entwicklungs- und Wachstumsvorteile unabhängig vom Nährstoffregime des Standortes *B. tripartita* überlegen (Abb. 8, 9, 10). Unter den gewählten Versuchsbedingungen trat mit dem Bestandesschluß im Alter von ca. 5 Wochen eine starke Depression des Höhenwachstums des Mitkonkurrenten ein. In den entsprechenden Diagrammen wird der Konkurrenzvorteil des Schwarzfrüchtigen Zweizahn deutlich (Abb. 2b). Selbst in der NO-Variante, bei der keine gegenseitige Beschattung der Individuen eintrat, erreichte *B. tripartita* die theoretisch zu erwartende Trockensubstanzproduktion nicht (Abb. 10). Es liegt die Vermutung nahe, daß neben dem Lichtausschluß zumindest bei geringer Trophie des Standortes

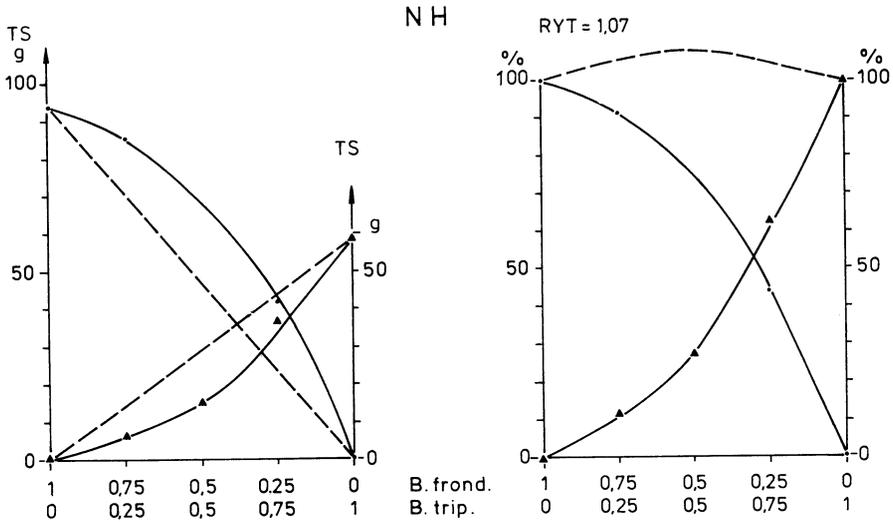


Abb. 8. Konkurrenzverhalten im de Wit-Konkurrenzversuch bei guter Nährstoffversorgung (n = 3)

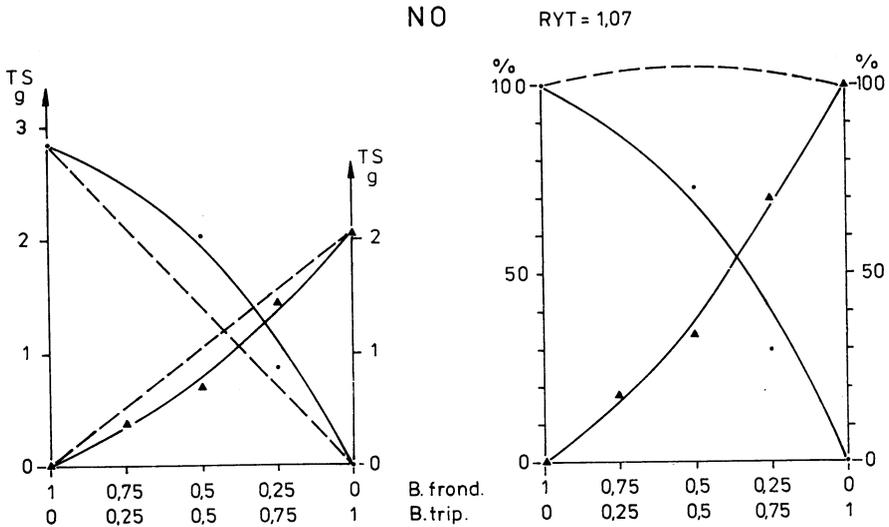


Abb. 9. Konkurrenzverhalten im de Wit-Konkurrenzversuch bei mittlerer Nährstoffversorgung (n = 3)

eine Nährstoffkonkurrenz stattfindet bzw. *B. frondosa* sich infolge seines schnelleren Wachstums einen größeren Anteil der limitierten Ressourcen aneignen kann. Diese Überlegenheit dürfte bei mehrtätigem Entwicklungsvorsprung — bei unseren Versuchen identischer Starttermin — noch wesentlich prononcierter hervortreten.

Die Reproduktionsstrategie der Annuellen ist auf die Weitergabe eines möglichst großen Teils der jährlichen Nettoassimilation in Form von Samen oder Früchten an die nächste Generation ausgerichtet. In der Literatur werden maximal bis nahe

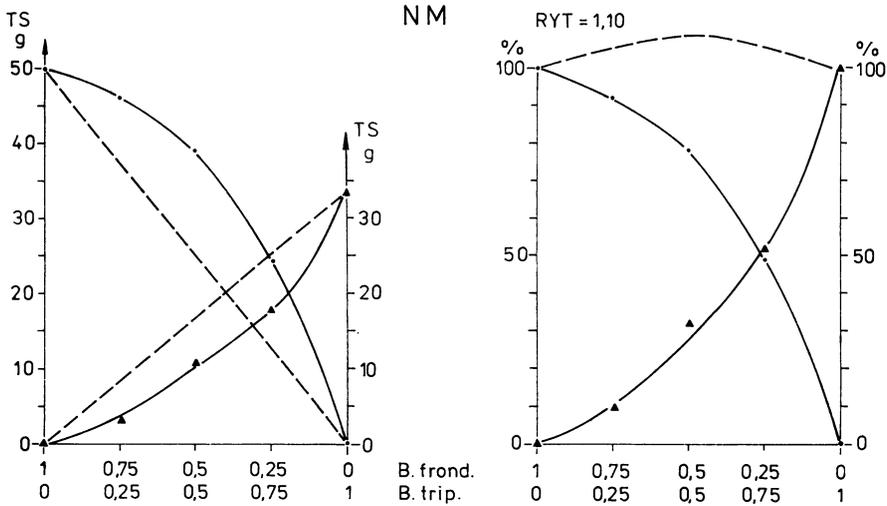
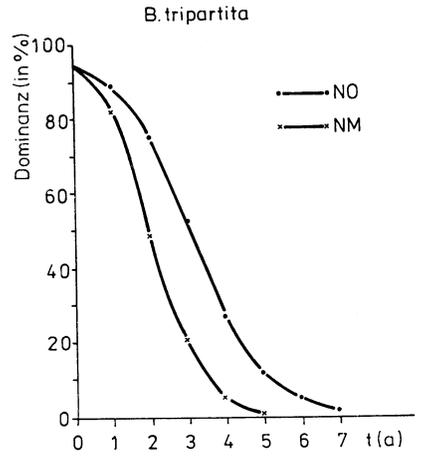
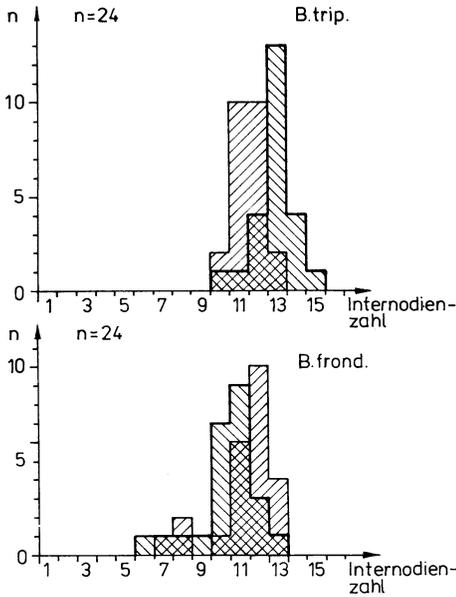


Abb. 10. Konkurrenzverhalten im de Wit-Konkurrenzversuch bei geringster Nährstoffversorgung ($n = 3$)

50 %, für *B. frondosa* 25,8 % genannt (vgl. LUFTENSTEINER 1980). Über die konkurrenzbedingte Reduktion der Nettoproduktion reduziert sich damit auch der reproduktive Output des unterlegenen Konkurrenzpartners. Die individuelle Achänenproduktion wird bei beiden *Bidens*-Arten sowohl durch die Nodien- und Köpfchenals auch deren Achänenzahl bestimmt (vgl. 2.2.). Während unter interspezifischen Konkurrenzbedingungen bei *B. tripartita* gegenüber der Kontrolle weniger Nodien ausgebildet werden, erhöht sich ihre Zahl bei *B. frondosa* (Abb. 11). Besonders deutlich spiegelt sich der Konkurrenzeffekt bei der Köpfchenzahl wider. Bei *B. tripartita* unterbleibt die Ausbildung von Köpfchen 3. Ordnung beinahe völlig und die Zahl derer 2. Ordnung sinkt auf etwa $\frac{1}{3}$. Werden in der Monokultur je Individuum im Mittel 36,84 Köpfchen ausgebildet, so sinkt ihre Zahl im Konkurrenzversuch auf 22,9 % der Kontrolle. Im Falle von *B. frondosa* erhöht sich die Gesamtköpfchenzahl im Konkurrenzansatz dagegen auf 154,1 %. Die Zunahme um 2 Köpfchen 2. Ordnung (Endköpfchen der Seitensprosse) je Individuum ist dabei direkte Folge der Erhöhung der Nodienzahl. Den Hauptanteil der Zunahme erbringen die Köpfchen 3. und 4. Ordnung, die unter vermindertem Dichtestreib bis zur Fruchtreife gelangen können (Tabellen 6, 7). Wie am Beispiel der Endköpfchen 1. und 2. Ordnung in Tabelle 7 deutlich gemacht wird, ist bei *B. tripartita* auch die Achänenzahl

Tabelle 6. Einfluß der interspezifischen Konkurrenz auf die Köpfchenproduktion (— C: Reinkultur, 8 Indiv. je Gefäß, $n = 3$; + C: Konkurrenzansatz, je 4 Indiv. pro Art und Gefäß, $n = 6$)

Ordnung	<i>Bidens tripartita</i>		<i>Bidens frondosa</i>	
	—C	+C	—C	—C
1.	1,00	1,00	0,92	1,00
2.	20,46	6,63	18,09	20,08
3.	14,88	0,79	39,71	66,46
4.	0,50	0,00	13,00	22,25
5.	0,00	0,00	0,08	0,83
Summe	36,84	8,42	71,80	110,62



11

12

Abb. 11. Verteilung der individuellen Internodienzahlen in der Monokultur und unter Konkurrenz- einfluß (8 Indiv. je Gefäß; n = 3; ▨▨▨ Monokultur; ▧▧▧ Konkurrenz je 4 Indiv. pro Art)

Abb. 12. Hypothetischer zeitlicher Verlauf der Verdrängung von *Bidens tripartita* durch *B. frondosa* aus Mischbeständen in Abhängigkeit vom Nährstoffregime des Standortes.

Tabelle 7. Einfluß der interpezisifischen Konkurrenz auf die Ausbildung der Köpfchen 1. und 2. Ordnung und deren Achänenzahl (—C: Reinkultur, 8 Indiv. je Gefäß, n = 3; +C: Konkurrenzansatz, je 4 Indiv. pro Art und Gefäß, n = 6; T-Terminalköpfchen)

Nodium	<i>Bidens tripartita</i>				<i>Bidens frondosa</i>			
	— C		+ C		— C		+ C	
	Köpf- chen (\bar{N})	Achä- nen (\bar{N})						
T	1,00	61,7	1,00	46,8	0,92	47,2	1,00	46,5
T—1	1,50	41,9	1,29	29,4	1,50	39,4	1,38	38,2
T—2	1,92	39,5	1,21	26,5	1,96	37,2	2,00	37,5
T—3	1,75	36,0	0,75	21,1	1,92	34,2	1,96	35,3
T—4	1,63	31,1	0,13	13,0	2,00	34,5	1,83	35,4
3 bis T—5	1,34	27,0	0,23	11,1	1,83	31,4	1,84	32,3
2	1,29	25,7	0,58	12,6	1,46	26,1	1,63	28,0
1	1,63	30,4	0,75	20,3	1,16	24,6	1,42	25,0
Cotyl.	1,54	29,8	0,63	19,0	0,33	12,1	0,58	18,2
Summe	21,51	692,4	7,56	182,9	19,12	631,6	21,18	687,2

je Köpfchen reduziert, während bei *B. frondosa* gegenüber der Reinkultur nur eine geringfügige Zunahme bei diesem Parameter zu verzeichnen ist.

Diskussion

Auf der Grundlage der experimentellen Daten der Konkurrenzversuche ist in Abb. 12 der hypothetische, vorerst notwendigerweise auf starken Vereinfachungen (z. B. gleicher Starttermin; Reproduktionsaufwand beider Arten identisch und unter allen Bedingungen konstant; Vernachlässigungen von Samenbankeffekten; Artfrequenz im Mischbestand stets auf 8 Individuen bezogen) beruhender Verlauf der Frequenzverschiebung bis hin zum Aussterben von *Bidens tripartita* dargestellt. Dieser Prozeß kann offensichtlich in relativ kurzen Zeiträumen ablaufen. Seine Geschwindigkeit erhöht sich im untersuchten Falle mit steigender Standorttrophie.

Die Ergebnisse der von uns durchgeführten experimentellen Untersuchungen stützen die in der Literatur geäußerte Vermutung einer Verdrängung von *B. tripartita* durch *B. frondosa* an Standorten gemeinsamen Vorkommens. Diese stellt einen allmählichen Prozeß dar und wird über die Reduktion des reproduktiven Output des unterlegenen Konkurrenzpartners vermittelt. Geringere Ansprüche an die minimale Keimtemperatur, schnelleres Höhenwachstum sowie die zeitliche und räumliche Entwicklung der Sproßsystemstrukturen lassen den Schwarzfrüchtigen Zweizahn im Vergleich mit anderen Bidentetea-Arten zu einem erfolgreiche Konkurrenten um den Standortfaktor Licht werden. Hierauf beruht letztendlich das erfolgreiche Eindringen und Behaupten selbst in den üppigsten Beständen der annuellen Uferfluren.

Zusammenfassung

Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, durch experimentelle Untersuchungen der Keimungsbiologie, Ontogenese und des Konkurrenzverhaltens Beweise für die in der Literatur mehrfach geäußerte Vermutung der Verdrängung des einheimischen *Bidens tripartita* durch den nordamerikanischen Neophyten *Bidens frondosa* zu erbringen.

Durch geringere Temperaturansprüche für den Keimungsbeginn und eine höhere Keimgeschwindigkeit erwächst *B. frondosa* je nach Witterungsverlauf ein mehrtägiger Entwicklungsvorsprung.

In der besonders kritischen frühen Phase der ontogenetischen Entwicklung zeichnet sich *B. frondosa* durch höhere Zuwachsraten im Höhenwachstum sowie früher erreichte und über eine längere Periode auf hohem Niveau gehaltene relative Wachstumsrate aus. Die bei *B. frondosa* stärker ausgeprägte Apikaldominanz unterdrückt das frühzeitige Austreiben der Blattachselknospen und erlaubt es, die Assimilate konzentriert in das Längenwachstum des Hauptsprosses zu investieren. Die unter identischen Bedingungen erreichte größere Höhe sowie die längeren und steiler aufragenden Seitensprosse führen zur Übergipfelung und Beschattung von *B. tripartita*.

Die individuelle Achänenproduktion von *B. frondosa* erreicht höhere Werte als die von *B. tripartita*. Unter interspezifischen Konkurrenzbedingungen verschiebt sich diese Relation weiter zuungunsten des Dreiteiligen Zweizahns.

Über die konkurrenzbedingte Reduktion der Nettoproduktion vermindert sich sowohl bei hohem und mittlerem als auch geringstem Nährstoffangebot der reproduktive Output von *B. tripartita*. In einem je nach Standorttrophie unterschiedlich lange andauernden mehrjährigen Prozeß erfolgt dadurch eine Verminderung der Populationsgröße, die letztendlich bis zum (lokalen) Aussterben führen kann.

Literatur

- CASPER, S. J., & KRAUSCH, K.-J. (1984): *Pteridophyta* und *Anthophyta*, 2. Teil. In: Ettl, H., Gerloff, J., & Heynig, H. (Hrsg.): Süßwasserflora von Mitteleuropa 24. Jena.

- GRIME, J. P., MASON, G., CURTIS, A. V., RODMAN, J., BAND, S. R., MOWEFORT, M. A. G., NEAL, A. M., & SHAW, S. (1981): A comparative study of germination characteristics in a local flora. *J. Ecol.* **69**: 1017—1059.
- HAHN, S. (1986): Vergleichende ontogenetische und keimungsbiologische Untersuchungen zum Konkurrenzverhalten von *Bidens frondosa* L. und *Bidens tripartita* L. Dipl.arb. (Mskr.), Halle.
- HORBYK, V. P., & HUSAK, S. (1983): Flora in the Kiev Reservoir headwaters. Ukrainian SSR (USSR). *Ukr. Bot. Ž.* **40**: 25—27.
- KNAPP, R. (1945): Die Ruderal-Gesellschaften in Halle an der Saale und seiner Umgebung. Ver-vielf. Mskr., Halle.
- LHOTSKA, M. (1968): Karpologie und Karpobiologie der tschechoslowakischen Vertreter der Gattung *Bidens*. *Rozpr. Českoslov. Akad. Věd, Řada Matem. a Přírodn. Věd.* **78**, 10.
- LUFTENSTEINER, H. W. (1980): Der Reproduktionsaufwand in vier mitteleuropäischen Pflanzen-gesellschaften. *Plant Syst. Evol.* **135**: 235—251.
- MAKAROV, V. V., & IGNATOV, M. S. (1983): K adventivnoj flore Moskvj. *Bull. Glav. Bot. Sada* **127**: 38—42.
- MELNIKOVA, A. B. (1985): New and rare for the Amur region species from Bolshekhetsky state reserve. *Bot. Ž.* **70**: 541—544.
- RODMAN, J. E. (1986): Introduction, establishment and replacement of sea-rockets (*Cakile*, *Crucifera*) in Australia. *J. Biogeography* **13**: 159—171.
- ROLLIN, P. (1956): Action de la temperature et de la lumière sur la germination des akènes de *Bidens tripartitus* L. *Rev. Gen. Bot.* **46**: 416—476.
- SALISBURY, E. (1970): The pioneer vegetation of exposed muds and its biological features. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B*, **259**: 207—255.
- SCHUMACHER, A. (1941): Die fremden *Bidens*-Arten in Mitteleuropa. *Feddes Rep.*, Beiheft **131**: 42—93.
- SKVORCOV, A. K. (1982): Novye dannye ob adventivnoj flore Moskovskoj oblasti. III. *Bull. Glav. Bot. Sada* **124**: 43—48.
- SUEHIRO, K., HOZUMI, K., & SHINOZAKI, K. (1984): Growth of three species of *Bidens* under different levels of soil moisture content. *Bot. Mag.* **97**: 163—170.
- WEISE, B. (1966/67): Untersuchungen über die Konkurrenzbeziehungen von *Impatiens parvi-flora* und *Impatiens noli-tangere*. *Ber. Arb. gem. Sächs. Botaniker, N. F.* **8**: 101—122.
- WERNER, P. (1979): Competition and coexistence of similar species. In: SOLBRIG, O. T., JAIN, S., JOHNSON, G. B., & RAVEN, P. H. (eds.): *Topics in Plant Population Biology*. Columbia Univ. Press. New York: 287—315.

Eingegangen am 6. Juni 1986

Anschrift des Verfassers: Dr. U.-V. KÖCK, Sektion Biowissenschaften, WB Geobotanik und Botanischer Garten, Martin-Luther-Universität Halle—Wittenberg, Neuwerk 21, Halle (Saale). DDR - 4020.