

Streszczenie

Skuteczne i zrównoważone zarządzanie wprowadzonymi do środowiska obcymi gatunkami drzewiastymi, wymaga zrozumienia mechanizmów, które wpływają na ich pomyślną reprodukcję i kolonizację różnych siedlisk leśnych. W niniejszej pracy, jako obiekt badań wybrano jeden z najczęściej występujących gatunków drzew inwazyjnych w lasach strefy umiarkowanej Europy – dąb czerwony *Quercus rubra* L. Gatunek ten negatywnie oddziałuje na fitocenozy głównie poprzez ograniczanie dostępności światła, wytwarzanie dużych ilości trudnej do rozkładu ściółki oraz dostarczanie garbników do gleby. Obecność dębu czerwonego w ekosystemie powoduje zubożenie bogactwa gatunkowego i homogenizację zbiorowisk leśnych.

Dąb czerwony został sprowadzony do Europy jako drzewo ozdobne w XVII w. Do polskich lasów został on wprowadzony do wszystkich typów siedlisk leśnych, ale najliczniej występuje na preferowanych przez niego siedliskach świeżych. W związku z powyższym, powierzchnie badawcze zlokalizowane zostały na siedliskach boru świeżego, boru mieszanego świeżego i lasu świeżego. Do badań wybrano trzy generacje dębu czerwonego: młode drzewostany, wchodzące w okres reprodukcyjny (II klasa wieku, 20-40 lat), dojrzałe drzewostany (III klasa wieku, 40-60 lat) oraz drzewostany osiągające wiek rębny (VI klasa wieku, 100-120 lat). Celem podjętych badań było zbadanie i opisanie możliwości reprodukcyjnych dębu czerwonego, zarówno w zakresie ilości i jakości produkcji nasion, jak i spontanicznego rozprzestrzeniania się propagul w nowym areale zasięgowym.

Pierwszym etapem pracy było rozpoznanie dynamiki i obfitości produkcji nasion *Q. rubra* na trzech typach siedlisk leśnych. Czteroletnie (2017-2020) badania przeprowadzone w dojrzałych drzewostanach *Q. rubra* (III klasa wieku), wykazały duże zróżnicowanie ilości opadających niedojrzałych i dojrzałych żołądzi, zarówno między drzewostanami w tym samym roku, jak i pomiędzy latami dla tego samego drzewostanu. Na przestrzeni badanego okresu podaż dojrzałych propagul była stabilniejsza niż w rodzimym zasięgu *Q. rubra*. Całkowity plon żołądzi był istotnie pozytywnie skorelowany z żyznością siedliska, przy czym siedlisko miało słabszy wpływ na urodzaj dębu czerwonego niż pogoda. Niższe plony dojrzałych żołądzi były skorelowane z obfitym przedwczesnym opadnięciem żołądzi niedojrzałych, co było poprzedzone zdarzeniami pogodowymi hamującymi reprodukcję. W reakcji na pogodę fenologia zrzućcia żołądzi niedojrzałych i dojrzałych była w kolejnych latach bardzo zmienna, ale zsynchronizowana w czasie we wszystkich badanych siedliskach leśnych.

Drugim etapem podjętych badań było scharakteryzowanie morfologii żołądzi w zależności od siedliska i wieku drzewostanu. Badania wykazały duże zróżnicowanie wielkości, masy i żywotności żołądzi, na które wpływał zarówno wiek drzewostanu, jak i typ siedliskowy lasu, przy czym czynnik wieku na powyższe cechy żołądzi był silniejszy (tzn. im starszy drzewostan, tym większe były żołądzie). W początkowej fazie rozmnażania, większe żołądzie były produkowane na siedlisku boru świeżego, niż na pozostałych, ale wraz z wiekiem drzewostanu przewaga ta malała na korzyść bardziej żyznych siedlisk borów mieszanych i lasów liściastych. Wymiary i żywotność żołądzi różniły się także w kolejnych latach: większe i bardziej żywotne żołądzie były produkowane w 2018 r., natomiast w 2019 r. udział żołądzi zdrowych był istotnie niższy. Duże zróżnicowanie wewnątrzgatunkowe w wielkości i masie czyni żołądzie dębu czerwonego atrakcyjnym pokarmem dla różnych gatunków rodzimych zwierząt nasionożernych. Warunkuje to efektywne rozprzestrzenianie się żołądzi, dlatego pozostawianie pojedynczych dębów w wieku powyżej 90 lat - dających najlepszej jakości nasiona - na powierzchniach zrębowych może sprzyjać regeneracji *Q. rubra*.

Trzecim etapem badań była ocena wpływu składu i grubości ściółki na sukces reprodukcyjny dębu czerwonego w eksperymencie ogrodowym. Przetestowana została hipoteza, że trudno rozkładająca się gruba ściółka dębu czerwonego opóźnia wschody siewek oraz wpływa na ich jakość (mierzoną biomasa i wymiarami) i strategię życiowe (mierzone alokacją biomasy i cechami morfologicznymi) siewek. Zaprojektowane doświadczenie pozwoliło wykazać, że rodzaj ściółki nie wpływa na sukces kiełkowania żołądki, ale decyduje o tempie wschodów siewek. Najlepiej rosły siewki na powierzchni bez ściółki oraz pod ściółką sosnową. Na tych powierzchniach wschodziły najszybciej, a na końcu sezonu wegetacyjnego miały największą biomasa ogólną, biomasa, frakcję masową, powierzchnię liści, zawartość wody, a także dłuższe korzenie i biomasa korzeni. Ściółka liściowa dębu czerwonego nie sprzyjała wzrostowi siewek *Q. rubra*. Siewki zarówno ze ściółki dębowej, jak i mieszanej dębowo-sosnowej musiały więcej inwestować w łodygę ze względu na trudności w przebicciu zbitej warstwy liści dębu czerwonego w stosunku do luźniejszej struktury igieł.

Kolejnym etapem pracy było przeanalizowanie wpływu wybranych czynników środowiskowych (tj. odległości źródła nasion, obecności i odległości od struktur liniowych w krajobrazie - dróg publicznych i leśnych, miejsca odkładania żołądki - pod krzewami/ w kępach borówki czarnej *Vaccinium myrtillus*/ w otwartej przestrzeni, oraz sposobu zakopywania nasion przez zwierzęta - w mchu/ w korytarzach gryzoni), na kiełkowanie żołądki i wzrost siewek. Wykazano, że *Q. rubra* skutecznie kolonizuje monokultury sosny zwyczajnej. Stwierdzono, że najważniejszymi czynnikami wpływającymi na skuteczne rozprzestrzenianie się *Q. rubra* jest odległość kolonizowanej powierzchni od źródła nasion i obecność podszytu. Wszystkie siewki wykształciły się z nasion zakopanych w zwartych płatach mchu lub w korytarzach tworzonych przez gryzonia w warstwie mchu, co wskazywało na pozytywny efekt zakopywania nasion.

Wyniki niniejszej rozprawy dostarczają nowych informacji o fenologii dębu czerwonego oraz zdolności do wytwarzania dobrych jakościowo nasion i ich rozprzestrzeniania się w środowisku naturalnym i preferencjach siedliskowych. Ze względu na szerokie rozmieszczenie licznych drzewostanów dębu czerwonego w Polsce i innych europejskich lasach strefy umiarkowanej oraz na obecność licznych źródeł nasion dębu należy spodziewać się postępującej kolonizacji rozległych borów sosnowych, borów mieszanych oraz lasów liściastych przez dąb czerwony.

Summary

Effective and sustainable management of introduced alien woody species requires an understanding of the mechanisms that influence successful colonization in different forest habitats. The present study focuses on one of the most common invasive tree species in the forests of the temperate zone of Europe - red oak *Quercus rubra* L. Its introduction results in biotic homogenization and the loss of forest uniqueness of European forest communities.

Red oak was first brought to Europe as an ornamental tree in the 17th century. It has been introduced into Polish forests in all types of forest habitats, but is most common in its preferred fresh habitats. Consequently, the plots were located in fresh habitats preferred by the red oak: coniferous, mixed, and deciduous forests. Three generations of red oak were selected for the study: a) young stands entering the reproductive period (II age class, 20-40 years), b) mature stands beginning abundant seed production (III age class, 40-60 years), and c) the oldest stands occurring in central Poland (VI age class, 100-120 years). The aim of the research undertaken was to investigate and describe the reproductive potential of red oak, both in terms of seed production and spontaneous spread of propagules in a new range area.

The first stage of the work was to identify the dynamics and abundance of *Q. rubra* seed production on three forest habitat types. A four-year (2017-2020) study conducted in even-aged *Q. rubra* stands (III age class), showed a large variation in the size of immature and mature acorns, both between stands in the same year and between years for the same stand. Over the study period, the supply of mature propagules was more stable than in the *Q. rubra* native range. Total acorn crop significantly correlated with the forest site, however, the forest site had a weaker effect on *Q. rubra* masting than the weather. Increases in abortion of acorns and decreases in mature acorn crops were preceded by reproduction-inhibiting weather events, and lower crops of mature acorns were correlated with abundant premature acorn abscission. In reaction to the weather, the phenology of premature and mature acorn shedding was considerably varied in subsequent years, but was synchronized in time among all forest sites studied.

The second stage of the research undertaken was to characterize acorn morphology in relation to habitat and stand age. The study demonstrated a large morphological variation in acorns. Acorn size, weight and viability were affected both by stand age and forest site type, but more strongly so by the first factor, i.e. the older the stand, the larger the acorns. At the initial stage of reproduction, larger acorns were produced in coniferous than in the other forest sites, but this advantage decreased with the age of stand in favor of more fertile mixed and deciduous forest sites. Acorn dimensions and viability also differed in subsequent years: larger acorns with a high proportion of viability were produced in 2018, while in 2019 the proportion of viable acorns was significantly lower. The large intra-species variation in size and weight makes the acorns of *Q. rubra* attractive to a variety of native seed-eating species. This conditions the effective dispersal of acorns and, hence, leaving individual oaks over 90 years old - which give the best quality seed - in felled plots may favor the regeneration of *Q. rubra*.

The third step was to evaluate the influence of litter type and thickness on germination success and timing, and on the characteristics of red oak seedlings in a garden experiment. The hypothesis was tested that the difficult to decompose and thick litter of red oak delays germination and reduces germination success, and that seedlings growing from acorns sown under red oak litter will affect the success rate (measured by biomass and dimensions) and life-history strategies (measured by biomass allocation and morphological traits). The designed experiment allowed us to demonstrate that the type of litter does not affect acorn germination success, but determines the rate of seedling emergence. The seedlings grew best on the surface without litter and under pine litter. At the end of the growing season, they had the

highest total biomass, biomass, mass fraction, size, leaf area and water content, as well as longer roots and root biomass. Red oak leaf litter did not promote seedling growth. Seedlings from both oak and mixed oak-pine leaf litter had to invest more in the stem due to the difficulty in penetrating the dense leaf layer of red oak relative to the looser needle structure.

The next stage of the work was to analyze a) the influence of the distance of the seed source, (b) the presence of and distance from linear structures in the landscape (public and forest roads), (c) the effect of where acorns are deposited (under shrubs, in clumps of *Vaccinium myrtillus*, in open space) and (d) how the seeds are buried (in moss or in rodent corridors) by seed-eaters, on acorn germination and seedling growth. The results confirm that *Q. rubra* effectively colonizes the Scots pine monocultures. Field data showed that the most important factors influencing the successional establishment of *Q. rubra* juveniles were distance from the acorn source and the presence of shrubs. All seedlings developed from seeds buried in dense patches of moss or in corridors created by rodents in the moss layer, which indicated a positive effect of seed burial.

The results of this dissertation provide new information on the phenology of red oak and the ability to produce good quality seeds and their dispersal in the wild as well as habitat preferences. Due to the widespread distribution of numerous red oak stands in European temperate zone forests and the presence of numerous sources of oak seeds, the continuous colonization of extensive pine forests, mixed forests and deciduous forests by red oak is to be expected.