



Szkoła Główna Gospodarstwa Wiejskiego

w Warszawie

Instytut Nauk Leśnych

Alicja Dołkin-Lewko

**Mechanizmy wzrostu i rozsiewania nasion
kolczurki klapowanej (*Echinocystis lobata*
(Michx.) Torr. & A. Gray) w kontekście jej
inwazyjności**

Mechanisms of growth and seed dispersal of wild cucumber
(*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray) in the context of
its invasiveness

Rozprawa doktorska

Doctoral thesis

Rozprawa doktorska wykonana pod kierunkiem

Dr hab. Urszuli Zajączkowskiej

Samodzielny Zakład Botaniki Leśnej,

Instytut Nauk Leśnych

Warszawa 2026

Podziękowania

Pragnę złożyć serdeczne podziękowania wszystkim osobom, które przyczyniły się do powstania niniejszej pracy doktorskiej i wspierały mnie na różnych etapach jej realizacji.

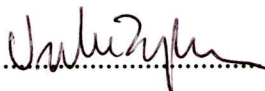
Na szczególności pragnę złożyć serdeczne podziękowania Promotorce niniejszej pracy, prof. Urszuli Zajączkowskiej, za opiekę naukową, życzliwość oraz nieustanne wsparcie na wszystkich etapach realizacji doktoratu. Dziękuję za inspirujące rozmowy, cenne wskazówki merytoryczne oraz za atmosferę zaufania i otwartości, która sprzyjała rozwojowi naukowemu i doprowadzeniu tej pracy do końca.

Gorąco dziękuję mojemu mężowi Krzysztofowi Lewko za nieocenione wsparcie psychiczne, pomoc w pracach terenowych oraz za gotowość do pomocy we wszystkich wyzwaniach, które pojawiały się w trakcie realizacji doktoratu. Przede wszystkim jednak dziękuję za wiarę we mnie, zwłaszcza w momentach, gdy sama wątpiłam w ukończenie tej pracy. Za motywację, cierpliwość, konsekwentne wsparcie i bycie zawsze po mojej stronie, nawet wtedy, gdy sama mówiłam, że nigdy tego doktoratu nie skończę.

Na koniec dziękuję wszystkim życzliwym osobom, których nie wymieniam z nazwiska, a które były obecne w moim życiu i wspierały mnie w czasie powstawania tej pracy.

**Oświadczenie promotora rozprawy doktorskiej
przygotowanej przez doktoranta Szkoły Doktorskiej SGGW**

Oświadczam, że **rozprawa doktorska Alicji Dołkin-Lewko została przygotowana pod moim kierunkiem na podstawie badań realizowanych w ramach kształcenia w Szkole Doktorskiej SGGW** i stwierdzam, że spełnia warunki do przedstawienia jej w postępowaniu o nadanie stopnia naukowego doktora.

Data 20.01.2026..... Czytelny podpis promotora .....


**Oświadczenie autora rozprawy doktorskiej
będącego doktorantem Szkoły Doktorskiej SGGW**

Świadom/a odpowiedzialności prawnej, w tym odpowiedzialności karnej za złożenie fałszywego oświadczenia, oświadczam, że **niniejsza rozprawa doktorska została przygotowana przeze mnie samodzielnie na podstawie badań realizowanych w ramach kształcenia w Szkole Doktorskiej SGGW** i nie zawiera treści uzyskanych w sposób niezgodny z obowiązującymi przepisami prawa, w szczególności z ustawą z dnia 4 lutego 1994 r. o prawie autorskim i prawach pokrewnych (tj. z dnia 28 października 2022 r., Dz.U. z 2022 r. poz. 2509 ze zm.)

Oświadczam, że przedstawiona rozprawa nie była wcześniej podstawą żadnej procedury związanej z uzyskaniem stopnia naukowego doktora.

Oświadczam ponadto, że niniejsza wersja rozprawy jest identyczna z załączoną wersją elektroniczną.

Przyjmuję do wiadomości, że rozprawa doktorska poddana zostanie procedurze antyplagiatowej.

Data 19.01.2026..... Czytelny podpis autora rozprawy .....

Spis treści

Podziękowania	3
Oświadczenie promotora rozprawy doktorskiej	5
Streszczenie w języku angielskim	9
Wstęp	11
Cel i hipotezy	14
Materiał i metody	16
1. <i>Materiał badawczy</i>	16
2. <i>Przegląd literatury i ocena metod kontroli pnączy inwazyjnych</i>	16
3. <i>Anatomia pędu i analiza wzrostu</i>	17
3.1. <i>Rejestracja ruchów roślin metodą filmów poklatkowych</i>	17
3.2. <i>Geometria pędów</i>	17
3.3. <i>Obserwacje mikroskopowe</i>	18
3.4. <i>Ilościowe analizy wzrostu i analiza statystyczna</i>	18
4. <i>Właściwości nasion i mechanizmy ich rozsiewania</i>	19
4.1. <i>Charakterystyka biometryczna i pływalność nasion</i>	19
4.2. <i>Zmiany struktury nasion podczas pęcznienia</i>	20
4.3. <i>Analiza struktury wewnętrznej nasion</i>	21
4.4. <i>Siły hydrodynamiczne nasion</i>	21
Wyniki i Dyskusja	23
1. <i>Przegląd literatury i ocena metod kontroli pnączy inwazyjnych (Artykuł 1)</i>	23
2. <i>Anatomia pędu i analiza wzrostu (Artykuł 2)</i>	24
2.1. <i>Rejestracja ruchów roślin metodą filmów poklatkowych</i>	24
2.2. <i>Geometria pędów</i>	26
2.3. <i>Obserwacje mikroskopowe</i>	27
3. <i>Właściwości nasion i mechanizmy ich rozsiewania</i>	28
3.1. <i>Charakterystyka biometryczna i pływalność nasion</i>	28
3.2. <i>Zmiany struktury nasion podczas pęcznienia</i>	30
3.3. <i>Analiza struktury wewnętrznej nasion</i>	30
3.4. <i>Siły hydrodynamiczne nasion</i>	31
4. <i>Trudności badawcze, ograniczenia metodyczne oraz perspektywy dalszych badań</i>	33
Wnioski	36
Wykaz dołączonych artykułów	37

Spis literatury	38
Oświadczenia współautorów.....	45

Streszczenie w języku angielskim

Wild cucumber (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray) is an annual vine native to North America, reported as invasive in Europe, particularly in riparian habitats. This study aimed to comprehensively investigate selected aspects of the species' biology and ecology, from shoot growth dynamics to the biomechanical and hydrodynamic mechanisms of seed dispersal, providing a better understanding of its invasive strategies. The research included a set of published results covering shoot morphology and growth, as well as the biomechanical and hydrodynamic analyses of seeds. The analysis of shoot growth dynamics under different support spacing variants revealed a significant effect on growth rate, nutation amplitude, and shoot apex deviation. These differences may reflect the species' adaptive ability to climb efficiently on various structures in its environment. Anatomical studies of shoots showed well-developed strengthening tissues and a hollow pith, which may contribute to their mechanical adaptation to variable wind and load conditions. In the seed-focused part of the study, detailed biometric analyses, buoyancy tests, micro-CT imaging, and hydrodynamic measurements under laboratory conditions were conducted. Seasonal differences in seed morphology were recorded (spring seeds were larger and heavier than autumn seeds), along with varied buoyancy, approximately 20–30% of all tested seeds being buoyant. Micro-CT imaging revealed that buoyant seeds had larger internal air cavities and a thicker seed coat compared to non-buoyant seeds. Hydrodynamic experiments confirmed that buoyant seeds exhibited lower drag and longer waterborne transport times. A phenomenon of passive drift at oscillations of ~1 Hz, more pronounced in buoyant seeds, was also observed, and may represent an additional mechanism enhancing hydrochory efficiency. The results confirm that wild cucumber employs a complex invasive strategy, combining rapid shoot growth and the ability to adapt to different supports with diversified seed dispersal mechanisms, from local recruitment to long-distance water transport. By integrating biomechanical and hydrodynamic analyses, it was possible to identify functional traits essential to the species' invasive success, which may be relevant for developing effective strategies for its control and limitation in riparian ecosystems.

Wstęp

W obliczu gwałtownych zmian środowiskowych, coraz bardziej odczuwalnych również w strefie umiarkowanej, zagadnienia związane z inwazyjnością roślin nabierają znaczenia nie tylko w kontekście badań podstawowych, lecz także praktyki ochrony przyrody, gospodarki leśnej i planowania przestrzennego (Funk i in., 2020; Pyšek i Richardson, 2010; Simberloff i in., 2013). Rosnąca liczba obcych gatunków roślin zadomawiających się na siedliskach o wysokiej wartości przyrodniczej prowadzi do istotnych przekształceń strukturalnych i funkcjonalnych ekosystemów, wpływa na przebieg procesów sukcesyjnych, a niekiedy całkowicie wypiera rodzimą roślinność, szczególnie na obrzeżach lasów łęgowych i w strefach nadrzecznych (Hejda i in., 2009; Vilà i in., 2011). Siedliska te charakteryzują się wysoką dynamiką warunków środowiskowych, wynikającą ze zmienności hydrologicznej, lokalnych prześwietleń oraz częstych zaburzeń, co sprzyja ekspansji gatunków obcych (Catford i in., 2011; Zedler i Kercher, 2004). W tej sytuacji kluczowego znaczenia nabiera głębsze zrozumienie mechanizmów umożliwiających skuteczne rozprzestrzenianie się takich roślin. Potrzebne są badania, które wykraczają poza klasyczne opisy florystyczne, oparte na analizie cech funkcjonalnych, strategii rozwojowych oraz procesów propagacji. Podejście integrujące dane morfologiczne, ekologiczne i funkcjonalne pozwala lepiej oceniać ryzyko inwazji oraz opracowywać bardziej precyzyjne i skuteczne metody zarządzania siedliskami cennymi przyrodniczo. W kontekście pogłębiających się zmian środowiskowych, tego rodzaju dane stają się nie tylko cennym zasobem naukowym, ale i praktycznym narzędziem wspierającym ochronę różnorodności biologicznej.

Jednym z kluczowych czynników intensyfikujących procesy inwazji biologicznych są postępujące zmiany klimatyczne, obejmujące wzrost średnich temperatur oraz zwiększoną częstość ekstremalnych zjawisk pogodowych (Clarke i in., 2022). Scenariusze klimatyczne dla Europy przewidują, że do 2100 roku temperatura wzrośnie o około 1,5–2 °C globalnie, choć regionalnie wartości te mogą być wyższe, szczególnie w północnej Europie zimą oraz w południowej Europie i częściach basenu Morza Śródziemnego latem (Kjellström i in., 2018). Zmiany te modyfikują relacje między gatunkami, sprzyjając ekspansji roślin obcego pochodzenia (Walther i in., 2009). Szybkie rozprzestrzenianie się tych gatunków, wynikające z ich wysokiej zdolności adaptacyjnej i tempa kolonizacji, sprzyja wykładniczemu wzrostowi liczebności, rozszerzaniu zasięgu oraz wypieraniu gatunków rodzimych (Clements i Ditommaso,

2011; Ziska, 2022), co w konsekwencji prowadzi do zaburzeń sieci troficznych i szerokich przekształceń ekosystemów (Faliński, 2004; Hejda i in., 2009; Richardson i in., 2000). Wiele z tych gatunków wykazuje wysoką plastyczność fenotypową, co pozwala im skutecznie dostosowywać się do zmiennych warunków i zyskiwać przewagę nad gatunkami rodzimymi (Bradley i in., 2010; Davidson i in., 2011). Problem ten jest szczególnie widoczny w ekosystemach leśnych, które w ostatnich dekadach ulegają dynamicznym przemianom, zarówno gospodarczym, jak i klimatycznym (Dukes i in., 2009). Przebudowa drzewostanów, związana z intensywnymi zabiegami hodowlanymi, takimi jak trzebieże, prześwietlanie drzewostanów czy zmiana składu gatunkowego, często prowadzona z myślą o zwiększeniu odporności na zmiany klimatu, może jednak sprzyjać ekspansji gatunków inwazyjnych (Ciccarese i in., 2012; Kellomäki i in., 2005). Szczególnie niepokojący jest wzrost liczebności gatunków introdukowanych lub spontanicznie rozprzestrzeniających się z terenów zurbanizowanych, co dokumentują m.in. Dyderski i Jagodziński (2018), Sikorska i in. (2019) oraz Motti i in. (2021).

Różnorodne typy siedlisk na obszarach podmokłych i w dolinach rzecznych są w znacznym stopniu narażone na obecność obcych gatunków (DeFerrari i Naiman, 1994; Zedler i Kercher, 2004). Dotyczy to między innymi lasów łęgowych, które są szczególnie podatne na kolonizację przez gatunki obce (Richardson i in., 2007). Lasy te stanowią ważne siedliska dla wielu roślin i zwierząt, w tym licznych ptaków wędrownych, płazów i organizmów wodnych (Naiman i Décamps, 1997). Strefy nadrzeczne odgrywają również kluczową rolę w regulowaniu jakości wody, przeciwdziałaniu erozji i stanowią ważne korytarze dla przemieszczania się fauny (Fischer i Fischenich, 2000; Khan i in., 2022). Gatunki inwazyjne wkraczające do lasów łęgowych mogą powodować istotne zmiany w różnorodności biologicznej i funkcjonowaniu ekosystemów (Ehrenfeld, 2010; Richardson i in., 2007). Rośliny inwazyjne zwykle wykazują szybki wzrost oraz dużą zdolność do rozprzestrzeniania się, co pozwala im skutecznie dominować w siedliskach nadrzecznych. W rezultacie struktura i skład gatunkowy tych lasów ulega znacznym zmianom, prowadząc do spadku różnorodności (Kominoski i in., 2013), co dodatkowo przekłada się na zmniejszenie jakości dostępnych siedlisk i zasobów oraz wpływa na rozmieszczenie i liczebność gatunków zwierząt zależnych od tych ekosystemów (Catling, 2005; Pyšek i in., 2013). Gatunki inwazyjne mogą także zaburzać procesy i funkcje ekosystemów, wpływając m.in. na właściwości gleby, obieg pierwiastków i procesy hydrologiczne (Charles i Dukes, 2007; Houlahan i Findlay, 2004; Poland i in., 2021).

Wiele gatunków allochtonicznych na terenach podmokłych tworzy monokultury, zmieniając strukturę siedlisk i obniżając ich bioróżnorodność (Gebauer i in., 2016). Szczególną rolę w tym procesie odgrywają obszary zurbanizowane, stanowiące stałe źródło diaspor gatunków obcych, w tym inwazyjnych pnączy, które z łatwością wkraczają do przyległych zbiorowisk leśnych i siedlisk wilgotnych (Dylewski i in., 2018; Tarabon i in., 2018).

Do takich gatunków o wysokiej inwazyjności możemy zaliczyć kolczurkę klapowaną (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray). Do Europy została introdukowana z Ameryki Północnej najprawdopodobniej jako roślina ozdobna na przełomie XIX i XX wieku (Bagi i Böszörményi, 2008). Ze względu na swoje walory dekoracyjne, atrakcyjne liście, pnący pokrój, a także kolczaste owoce, była często sadzona w ogrodach i parkach (Jocienė i in., 2023; Sierakowski i Hebda, 2024). Jednak już w drugiej połowie XX wieku zaczęto obserwować jej dziczenie oraz pojawianie się w siedliskach naturalnych (Dylewski i in., 2018; Zając i in., 2011). Szczególnie dynamiczny wzrost jej populacji notuje się od lat 90. XX wieku, co pokrywa się z obserwowanym ociepleniem klimatu i intensyfikacją antropopresji (Bagi i Böszörményi, 2008). Aktualnie gatunek ten został stwierdzony w wielu krajach Europy Środkowej i Wschodniej: w Polsce, na Słowacji, Węgrzech, Litwie, Ukrainie, Rumunii oraz w Rosji (Kostrakiewicz-Gierałt i in., 2022; Zając i in., 2011). W Polsce pojawił się najprawdopodobniej w latach 50. XX wieku (Dylewski i in., 2018). Kolczurka często tworzy zwarte wielopowierzchniowe pokrywy, dominując nad całą warstwą zielną i krzewiastą (Stanković i in., 2022). Obserwuje się także przypadki jej występowania w rezerwach przyrody oraz na obszarach Natura 2000, co stanowi istotne zagrożenie dla zachowania siedlisk przyrodniczych o wysokiej wartości ekologicznej (Kopeć i in., 2023; Stanković i in., 2022).

Źródłem tej przewagi są liczne przystosowania morfologiczne i ekologiczne, które ułatwiają szybki wzrost i kolonizację nowych siedlisk. Gatunek ten, będąc jednorocznym pnączem z rodziny dyniowatych (Cucurbitaceae), osiąga długość kilku lub nawet kilkunastu metrów (Bagi i Böszörményi, 2008; Dylewski i in., 2018; Kostrakiewicz-Gierałt i in., 2022). Łodyga jest owłosiona, wyposażona w liczne rozgałęzione wąsy czepne, sięgające długość około 20 cm (Gerrath i in., 2008). Dzięki nim roślina wspina się na inne rośliny zielne, krzewy i drzewa, tworząc gęste pokrywy (Jocienė i in., 2023). Roślina intensywnie rozwija się w warunkach silnego

nasłonecznienia i wysokiej wilgotności, co czyni doliny rzeczne oraz obrzeża lasów łągowych idealnym siedliskiem dla jej rozwoju (Kostrakiewicz-Gierałt i in., 2022). Szybkość wzrostu oraz zdolność do całkowitego pokrywania roślinności sprawiają, że kolczurka klapowana skutecznie wypiera gatunki rodzime poprzez ograniczanie dostępu do światła, przestrzeni i zasobów (Silvertown, 1985). Cechuje się bardzo szybkim wzrostem w okresie wegetacyjnym i rozmnaża się wyłącznie za pomocą nasion, które charakteryzują się długą żywotnością (Jocienė i in., 2023). Nasiona uwalniane są z kulistych, kolczystych torebek, które pękają jesienią po dojrzeniu i wysypywane są w okolicach rośliny matecznej (Bagi i Böszörményi, 2008; Jocienė i in., 2023). Część nasion pozostaje w torebkach aż do wiosny, gdzie uwięzione w suchym owocu mogą być transportowane prądami wodnymi (Bagi i Böszörményi, 2008).

Mimo udokumentowanego negatywnego wpływu kolczurki klapowanej na ekosystemy, dotychczasowe badania koncentrowały się głównie na rejestrowaniu zasięgu występowania, natomiast brakuje wciąż pogłębionej wiedzy o jej biologii funkcjonalnej, strategiach wzrostu i przede wszystkim, mechanizmach rozprzestrzeniania. Rozprawa doktorska ma na celu wypełnienie tej luki. Oparta została na cyklu trzech publikacji naukowych obejmujących najważniejsze aspekty biologii i ekologii gatunku, które w sposób komplementarny analizują problem inwazyjności kolczurki z trzech perspektyw: (1) oceny zagrożeń dla ekosystemów i przeglądu metod kontroli pnączy inwazyjnych, (2) biologii wzrostu i strategii wspinania się kolczurki, oraz (3) strategii rozsiewania nasion z uwzględnieniem ich struktury, pływalności i zachowania w warunkach hydrodynamicznych. Zestawienie wyników tych badań pokazuje, że architektura i mechanika pędu oraz strategie rozsiewania nasion, nie funkcjonują w oderwaniu, lecz stanowią dwa wzajemnie uzupełniające się elementy jednej strategii inwazji. Taki wielowymiarowy, interdyscyplinarny model badań, łączący ekologię, morfologię, fizjologię oraz fizykę roślin, proponuje kompleksowe ujęcie funkcjonowania jednego z najbardziej problematycznych gatunków inwazyjnych pnączy w Europie, jakim jest kolczurka klapowana.

Cel i hipotezy

Celem niniejszej pracy było zidentyfikowanie i scharakteryzowanie kluczowych cech morfologicznych, biomechanicznych i hydrodynamicznych kolczurki klapowanej,

warunkujących jej inwazyjność w ekosystemach nadrzecznych strefy umiarkowanej. Realizacja tego celu obejmowała trzy wzajemnie uzupełniające się etapy badawcze.

Pierwszy z nich miał charakter przeglądkowy, a jego celem była analiza literatury dotyczącej zagrożeń, jakie stwarzają inwazyjne pnącza strefy umiarkowanej dla różnorodności biologicznej i stabilności ekosystemów, ze szczególnym uwzględnieniem środowisk nadrzecznych a także ocena skuteczności dostępnych metod kontroli takich gatunków. Kolejny etap miał charakter badawczy, a jego celem było poznanie biologii wzrostu kolczurki klapowanej, w tym jej strategii wspinania się oraz ocena zdolności do zajmowania przestrzeni środowiskach nadrzecznych. Ostatni etap badań dotyczył mechanizmów rozsiewania nasion. Celem tego etapu było określenie cech sprzyjających pływalności oraz zrozumienie roli czynnika hydrologicznego w kolonizacji nowych terenów przez ten gatunek.

W związku z powyższymi celami założono, że kolczurka klapowana osiąga sukces inwazyjny w ekosystemach nadrzecznych dzięki połączeniu różnych strategii ekologicznych. Obejmują one jej mechanizmy wzrostu zależne od dostępności podpór do wspinaczki oraz mechanizmy rozsiewania nasion.

W oparciu o tę hipotezę główną sformułowano trzy hipotezy szczegółowe:

1. W literaturze dotyczącej kontroli kolczurki klapowanej i innych inwazyjnych pnączy przeważają działania zarządcze, które w niewystarczającym stopniu uwzględniają ich cechy ekologiczne i strategię wzrostu, przez co mogą być mniej skuteczne w siedliskach nadrzecznych i wilgotnych lasach.
2. Kolczurka charakteryzuje się wysokim tempem wzrostu pędów, które zwiększa się wraz z gęstością dostępnych podpór, co wynika z obecności adaptacji anatomicznych i funkcjonalnych umożliwiających efektywne wspinanie się.
3. Kolczurka klapowana wykazuje zarówno zróżnicowanie czasowe, jak i przestrzenne w uwalnianiu i transporcie nasion. Jest to zależne od cech biometrycznych i morfologicznych, które wpływają na ich pływalność, a tym samym mogą zwiększać szanse na kolonizację nowych siedlisk oraz zachowanie już istniejącej populacji.

Material i metody

1. Materiał badawczy

Nasiona kolczurki klapowanej wykorzystane w eksperymencie zostały zebrane z naturalnych stanowisk w pobliżu wsi Gassy, położonej niedaleko Warszawy, w dwóch okresach: jesienią (wrzesień i październik 2020) oraz wczesną wiosną (marzec 2021). Drugie miejsce zbioru nasion stanowiły obrzeża ciek w Konstancinie-Jeziornie, również niedaleko Warszawy, jesienią (wrzesień 2024). Oba stanowiska położone są w tej samej dolinie zalewowej Wisły, w odległości około 6–7 km od siebie, i charakteryzują się porównywalną roślinnością nadrzeczną oraz warunkami hydrologicznymi.

2. Przegląd literatury i ocena metod kontroli pnączy inwazyjnych

Na pierwszym etapie pracy przeprowadziłam systematyczny przegląd literatury dotyczącej pnączy inwazyjnych występujących w strefie umiarkowanej, ze szczególnym uwzględnieniem siedlisk nadrzecznych. Analizie poddałam publikacje naukowe w języku polskim i angielskim, a także raporty organizacji zajmujących się ochroną przyrody oraz opracowania dotyczące gatunków inwazyjnych. Wyszukiwanie przeprowadziłam w bazach Web of Science, Scopus, Google Scholar i zasobach krajowych, wykorzystując zestaw słów kluczowych związanych z inwazjami biologicznymi, ekologią pnączy, metodami zwalczania gatunków obcych oraz zarządzaniem siedliskami nadrzeczными, a proces selekcji literatury obejmował analizę tytułów i słów kluczowych, następnie abstraktów, a w końcowym etapie pełnych tekstów publikacji spełniających założone kryteria tematyczne. Na podstawie zebranej literatury przeprowadzono jakościową analizę zakresu opisywanych w literaturze oddziaływań pnączy inwazyjnych na bioróżnorodność i funkcjonowanie ekosystemów nadrzecznych. Zidentyfikowano także opisywane w literaturze metody zwalczania tych gatunków (mechaniczne, chemiczne i biologiczne), uwzględniając ich charakter, zakres stosowania oraz kontekst siedliskowy opisywany przez autorów. Szczególnie istotne okazały się obszary niedostatecznie rozpoznane w dotychczasowych badaniach, które wskazują na potrzebę dalszych analiz. Wskazano wciąż słabo poznane aspekty biologii kolczurki klapowanej, które stały się podstawą do zaplanowania kolejnych etapów badań.

3. Anatomia pędu i analiza wzrostu

3.1. Rejestracja ruchów roślin metodą filmów poklatkowych

Do przeprowadzenia eksperymentów dotyczących ruchu i wzrostu kolczurki klapowanej, rośliny uprawiano w okrągłych doniczkach o średnicy 12 cm. W doświadczeniu zastosowano trzy warianty rozmieszczenia podpór: co 5 cm, co 20 cm i co 50 cm (Artykuł 2, rycina 3). Drewniane podpory umieszczono poziomo względem kierunku wzrostu roślin. Najniższą podporę poziomą zamocowano na wysokości 30 cm ponad powierzchnią ziemi we wszystkich wariantach doświadczenia. Dane zbierano w latach 2020–2023. Wszystkie rośliny uprawiano w warunkach kontrolowanego oświetlenia oraz stałej temperatury (21 °C). Nawadnianie odbywało się automatycznie za pomocą systemu kroplującego. Po wykształceniu pierwszej pary dojrzałych liści i osiągnięciu długości 20–35 cm rośliny fotografowano aparatami Ricoh GX100 i Ricoh GX200, wyposażonymi we wbudowany interwałometr. Zdjęcia wykonywano z jednego kierunku, ustawiając obiektyw prostopadle do osi rośliny. Migawkę uruchamiano co 15 minut. Uzyskane zdjęcia łączono następnie w film o prędkości 10 klatek/s. Do analizy wykorzystano: 13 nagrań wariantu 5 cm oraz po 12 nagrań wariantów 20 i 50 cm. Następnie przeprowadzono analizę uzyskanych materiałów wideo w programie Tracker, aplikacji przeznaczonej do analizy ruchu na nagraniach. Na podstawie nagrań mierzono parametry wzrostu roślin oraz określano długość pędów i zmiany położenia wierzchołka w czasie względem osi X i Y na zarejestrowanych obrazach. Punktem odniesienia układu współrzędnych była podstawa rośliny.

3.2. Geometria pędów

W celu uzupełnienia badań wykonano skany przekrojów poprzecznych pędów dziesięciu roślin. Próbkę pobierano co 5 cm, zaczynając od podstawy pędu, odpowiadającemu poziomowi gleby w doniczce, a kończąc bezpośrednio pod wierzchołkiem pędu. Za pomocą programu ImageJ, mierzono następujące parametry: pole przekroju poprzecznego pędu, pole tkanek (z wyłączeniem pustego obszaru pędu), obwód oraz stopień kolistości. Ze względu na zróżnicowaną wysokość roślin, pomiary wykonywano na pięciu określonych odcinkach pędu: przy nasadzie, na wysokości 1/4, 1/2 i 3/4 jego długości oraz w części wierzchołkowej.

3.3. *Obserwacje mikroskopowe*

W celu zbadania anatomicznych przystosowań pobrano przekroje z trzech różnych wariantów pędów w ramach badań wstępnych. Ponieważ nie stwierdzono istotnych różnic anatomicznych między wariantami, właściwą analizę ograniczono do odcinka pędu w miejscu przyczepiania się wąsów czepnych do podpory (najczęściej między 50–80 cm, w zależności od wysokości punktu zaczepienia). Rośliny uprawiano w warunkach kontrolowanych z podporami rozmieszczonymi co 5 cm, aby zapewnić prawidłowe przyczepianie się wąsów. Do badań anatomicznych pobierano świeże fragmenty, które następnie natychmiast cięto. Fragmenty mocowano do uchwytu mikrotomu przy użyciu komercyjnego kleju i cięto seryjnie na skrawki o grubości 60 μm za pomocą wibratomu VT1000 S. Niebarwione skrawki obserwowano pod mikroskopem świetlnym w świetle przechodzącym (BF). Następnie umieszczano je w kropli błękitu anilinowego na 5 minut, po czym obserwowano w świetle UV, wykorzystując autofluorescencję (NU). Kolejny skrawek tego samego materiału traktowano odczynnikiem Herzberga, aby odróżnić ściany komórkowe zdrewniałe od niezmodyfikowanych oraz roztworem barwników mucykarminu Mayera z dodatkiem roztworu Lugola, co umożliwiło potwierdzenie ogólnych wniosków anatomicznych i zlokalizowanie ziaren skrobi. Obserwacje prowadzono przy użyciu mikroskopu świetlnego Provis AX70 wyposażonego w kamerę cyfrową UC90.

3.4. *Ilościowe analizy wzrostu i analiza statystyczna*

Wszystkie analizy statystyczne przeprowadzono przy poziomie istotności $\alpha = 0,05$. Do oceny dynamiki wzrostu zastosowano liniowe modele mieszane (LMM), estymowane metodą REML. Przed modelowaniem sprawdzono współliniowość predyktorów (VIF) oraz normalność rozkładów (test Shapiro–Wilka). Dane dotyczące wzrostu analizowano w środowisku R. Tempo wzrostu pędów obliczano na podstawie różnic długości pomiędzy kolejnymi pomiarami wykonywanymi co 15 minut, po wcześniejszej korekcji długości względem nachylenia i ustawienia rośliny względem kamery. Zależności między tempem wzrostu a wariantami rozmieszczenia podpór określano na podstawie oszacowanych średnich marginalnych (EMMs) oraz analiz kontrastów. Zmiany położenia wierzchołka analizowano jako sumę odchyłeń względem osi X i Y pomiędzy kolejnymi pomiarami. Częstotliwość ruchów nutacyjnych określano na podstawie całodobowych rejestracji, analizując zakres zmian odchylenia wierzchołka dla każdej rośliny. Dane z przekrojów poprzecznych pędów analizowano w programie PAST. Z uwagi na

zróznicowaną długość pędów, porównywano przekroje pochodzące z tych samych odcinków pędu. Różnice pomiędzy przekrojami oceniano za pomocą jednoczynnikowej analizy wariancji (ANOVA) oraz testu post-hoc Tukeya.

4. Właściwości nasion i mechanizmy ich rozsiewania

4.1. Charakterystyka biometryczna i pływalność nasion

Aby zbadać cechy biometryczne nasion, analizowano trzy grupy: 50 suchych nasion zebranych jesienią 2020, 50 suchych nasion, które przez zimę pozostawały w torebkach zebranych wiosną 2021 oraz 50 świeżo zebranych nasion z jesieni 2024. Jesienią nasiona kolczurki kłapowanej uwalniane są z owoców, gdy znajdują się jeszcze w wilgotnym środowisku wewnątrz torebki. Część nasion może jednak pozostawać w torebkach aż do wiosny, gdzie z czasem dochodzi do ich stopniowego wysychania wraz z całym owocem. Uwzględnienie suchych nasion jesiennych pozwoliło na bezpośrednie porównanie z naturalnie wysuszonymi nasionami wiosennymi. Każde nasiono było ważone na wadze Kern ADB 200-4 z dokładnością do czterech miejsc po przecinku oraz skanowane za pomocą skanera o wysokiej rozdzielczości Epson Perfection V700. Zdjęcia zeskanowanych nasion były podstawą do pomiaru cech biometrycznych (długość, szerokość, kolistość, powierzchnia, obwód). Parametry te mierzone były za pomocą programu ImageJ. Dodatkowo sprawdzano pływalność każdego nasiona. W tym celu każde nasiono umieszczano w naczyniu z wodą. Nasiona unoszące się na powierzchni były usuwane i umieszczane w probówce z wodą, gdzie mierzono ich czas opadania przez 24 godziny, z dokładnością co 1 minutę. Aby wykluczyć możliwość, że pływające nasiona były uszkodzone lub puste i niezdolne do kiełkowania, przeprowadzono eksperyment oceniający zdolność kiełkowania nasion pływających i niepływających zebranych w latach 2020/21. Wybrano 10 nasion pływających i 10 niepływających z obu okresów. Nasiona umieszczono na wilgotnej ligninie, a następnie przez 14 dni przechowywano je w lodówce, w celu przełamania usypienia. Po tym czasie umieszczono je ponownie na wilgotnym ligninie, w kontrolowanych warunkach oświetleniowych i temperaturowych. Aby zweryfikować żywotność nasion z obu grup, przeprowadzono test TTC na większej próbie, korzystając z metody opisanej przez Ciacka i in. (2022), z drobnymi modyfikacjami. Łącznie wykorzystano 50 świeżo zebranych jesienią nasion pływających i 50 niepływających. Jako kontrolę negatywną zastosowano po jednym nasionie z każdej grupy, które wcześniej gotowano przez 10 minut, aby potwierdzić brak barwienia martwych tkanek. Barwienie prowadzono przez 90 minut w temperaturze

pokojujowej, w ciemności. Po inkubacji zarodki płukano wodą destylowaną i fotografowano za pomocą mikroskopu cyfrowego TAGARNO FHD TREND. Czerwone zabarwienie osi zarodka interpretowano jako oznakę aktywności dehydrogenaz, a tym samym żywotności. Nasiona stanowiące kontrolę negatywną pozostały niezabarwione, co potwierdziło poprawność testu.

Następnie za pomocą oprogramowania STATISTICA 13.1 porównano zmierzone parametry nasion z różnych okresów zbioru i warunków (suche/świeże). Te same nasiona zostały także skategoryzowane pod względem zdolności do pływania. W tym celu przeprowadzono testy statystyczne na poziomie istotności 5%. Zależności między cechami biometrycznymi nasion a okresem zbioru i warunkami badano za pomocą nieparametrycznej analizy wariancji Kruskala-Wallis'a, a jednorodne grupy identyfikowano testem porównań wielokrotnych. Zależności między pływalnością nasion a cechami biometrycznymi analizowano testem nieparametrycznym U Manna-Whitney'a.

4.2. Zmiany struktury nasion podczas pęcznienia

Do zbadania deformacji tkanek podczas pęcznienia wykorzystano metodę cyfrowej korelacji obrazów (DIC), która pozwala śledzić mikroskopijne odkształcenia powierzchni w sposób nieinwazyjny i precyzyjny. Dzięki tej technice możliwe było odtworzenie trójwymiarowego obrazu i określenie, jak różne typy nasion reagują podczas kontaktu z wodą i jakie wzory deformacji temu towarzyszą. Każda z dwóch kamer dostarczała obraz 2D, a oprogramowanie za pomocą algorytmu korelacji tworzyło obraz 3D, łącząc obrazy pod różnymi kątami. Pomiar deformacji okrywy nasiennej kolczurki klapowanej przeprowadzony został za pomocą systemu Dantec Q-400. W celu przygotowania próbek i stworzenia wzoru na powierzchni nasiona, zostały naniesione białe kropki farbą akrylową i małym pędzelkiem. Nasiono umieszczono na szkiełku zegarkowym pokrym wilgotną ligniną, której końce pozostawały w kontakcie z wodą przez cały czas obserwacji, by zapobiec wysychaniu materiału. Zmiany wzoru na okrywie nasiennej spowodowane deformacją i pęcznieniem były rejestrowane przez kamery i automatycznie analizowane. W efekcie wygenerowano zestaw danych zawierający początkowy kontur obiektu na początku pomiaru oraz całkowity wektor przemieszczenia każdego punktu obiektu wynikający z odkształcenia. W eksperymencie analizowano wzory deformacji u 10 losowo wybranych suchych nasion. Dla wizualizacji reprezentatywnych wzorców

pęcznienia wybrano i przedstawiono po jednym przykładzie dla każdego rozpoznanego typu reakcji.

4.3. Analiza struktury wewnętrznej nasion

Analizę wewnętrznej budowy nasion kolczurki klapowanej wykonano metodą mikrotomografii komputerowej (Micro-CT), umożliwiającą zobrazowanie i rekonstrukcję ich trójwymiarowej struktury. Dzięki temu możliwe było wskazanie, które cechy strukturalne odpowiadają za różnice w pływalności nasion. Analiza koncentrowała się na różnicach w rozmieszczeniu przestrzeni powietrznych oraz grubości okrywy nasiennej między nasionami pływającymi a niepływającymi. Wybrano po trzy nasiona z każdej grupy, a ich cechy biometryczne, takie jak długość, szerokość i masa, zmierzono przed skanowaniem. Skany Micro-CT wykonano systemem MICRO XCT-400. Dla każdej próbki pozyskano 1200 obrazów projekcyjnych z czasem ekspozycji 4 sekund na obraz, używając kamery LFOV. Uzyskano izotropowy rozmiar wokseli 19,8 μm , umożliwiający szczegółową analizę struktury. Rekonstrukcję skanowanej objętości przeprowadzono za pomocą oprogramowania systemowego. Odtworzone dane eksportowano do Avizo Fire do zaawansowanej analizy 3D, co umożliwiło szczegółową wizualizację i ilościową ocenę mikrostruktury próbek. Analiza skupiła się na segmentacji i pomiarze kluczowych komponentów nasion, w tym okrywy nasiennej w celu określenia jej grubości i integralności strukturalnej, wewnętrznych przestrzeni powietrznych oceniających ich rolę w pływalności oraz tkanek wewnętrznych nasion, obejmujących liścienie i zarodek.

4.4. Siły hydrodynamiczne nasion

Siły hydrodynamiczne działające na nasiona oszacowano pośrednio, analizując ich trajektorie podczas przemieszczania się w wodzie, co pozwoliło odtworzyć działanie tych sił w warunkach kontrolowanych, zbliżonych do naturalnych. Takie podejście umożliwiło powiązanie cech morfologicznych nasion z ich rzeczywistym zachowaniem w wodzie. Zgodnie z drugą zasadą dynamiki Newtona, efektywna siła była wywnioskowana z przyspieszenia nasion, obliczanego jako druga pochodna zarejestrowanej trajektorii. Rozważono dwa różne scenariusze przepływu, aby ocenić ruch nasion w różnych warunkach hydrodynamicznych (dalej zwane odpowiednio eksperymentem tunelowym i eksperymentem oscylacyjnym).

W pierwszym scenariuszu (eksperyment tunelowy) nasiona zostały wprowadzone do tunelu o stałym przepływie wody. W każdym eksperymencie użyto 20 suchych nasion pływających oraz 20 suchych nasion niepływających. Każde nasiono było przywiązane za pomocą nylonowej żyłki wędkarskiej (o średnicy 0,06 mm), przymocowanej z jednej strony do nasiona, a z drugiej do stałego punktu, który następnie nagle zwalniano. Ruch nasiona był śladowany aż do osiągnięcia prędkości strumienia $U_{\infty} = 0,24$ m/s. Dla nasion pływających punkt przywiązania wybrano tak, aby żyłka pozostawała pozioma, minimalizując siły pionowe. Żyłka była wystarczająco elastyczna i założono, że przenosi tylko siły rozciągające. Punkt mocowania dobrano tak, by zachować naturalną orientację nasiona. Pomiar prowadzono w tunelu wodnym o obiegu zamkniętym, o przekroju poprzecznym 260 mm × 35 mm. Trajektorie rejestrowano kamerą o częstotliwości 70 Hz wyposażoną w obiektyw 70 mm. Kalibrację przeprowadzono w celu przeliczenia pikseli na jednostki fizyczne.

W drugim scenariuszu (eksperyment oscylacyjny) nasiona umieszczono na środku płytkiego naczynia (165 mm × 80 mm, głębokość 15 mm), zamontowanego na stole wykonującym ruch sinusoidalny wzdłuż krótkiej osi (osi x). Częstotliwości oscylacji wynosiły od 0,5 Hz do 3 Hz, z krokiem co 0,5 Hz. Przepływ powierzchniowy wizualizowano za pomocą cząstek korkowego pyłu (średnica 0,2 mm), przyjmując, że wiernie odwzorowują ruch wody. Trajektorie rejestrowano przez co najmniej 25 okresów oscylacji, z minimum 20 klatkami na okres. Nagrania, na których nasiona przyklejały się do ścian naczynia, były odrzucane i powtarzane.

W analizie eksperymentów wyznaczano współczynnik oporu, biorąc pod uwagę przyspieszenie i prędkość nasiona, jego masę oraz charakterystyczną długość obliczoną na podstawie jego powierzchni, a także gęstość wody. Obliczano również liczbę Reynoldsa, zależną od różnicy między prędkością przepływu a prędkością nasiona oraz uwzględniającą lepkość kinematyczną wody. W przypadku eksperymentów prowadzonych w naczyniu analizowano trajektorie ruchu nasion, uśredniając je względem fazy oscylacji stołu. Na tej podstawie wyznaczano średni przebieg prędkości w czasie, który następnie rozkładano na składowe harmoniczne przy użyciu analizy Fouriera. Pozwalało to opisać ruch w postaci amplitud i odpowiadających im przesunięć fazowych, osobno dla każdej składowej prędkości.

Wyniki i Dyskusja

1. Przegląd literatury i ocena metod kontroli pnączy inwazyjnych (Artykuł 1)

W ramach przeglądu literatury dotyczącego inwazyjnych pnączy, w tym kolczurki klapowanej (*Echinocystis lobata*), zidentyfikowano główne mechanizmy, które pozwalają tym roślinom na skuteczną kolonizację nowych siedlisk i dalszy rozwój w ekosystemach nadrzecznych. Kolczurka charakteryzuje się wysoką plastycznością ekologiczną, co umożliwia jej szybkie zaadaptowanie się do różnych warunków. Gatunek ten skutecznie konkuruje z rodzimą roślinnością o przestrzeń i zasoby (Grašič i in., 2019; Klotz, 2009). Mechanizm wspinania się po roślinach jest możliwy dzięki wąsom czepnym i stanowi ważny element sukcesu inwazyjnego tego gatunku (Gerrath i in., 2008). Dodatkowo, nasiona kolczurki klapowanej są skutecznie transportowane przez wodę, co sprzyja jej szerokiemu rozprzestrzenianiu się wzdłuż brzegów rzek i innych zbiorników wodnych (Klotz, 2009). Zrozumienie tych mechanizmów, w tym sposobów wspinania się po innych roślinach i rozprzestrzeniania nasion, jest kluczowe dla opracowania efektywnych metod kontroli pnączy inwazyjnych. Jak wskazano w badaniach, wiedza o tym, jak pnącza radzą sobie w nowych środowiskach, stanowi istotną wskazówkę do tworzenia działań ochronnych, które będą lepiej dopasowane do specyficznych cech ekologicznych tych gatunków (Davis i Shaw, 2001; Thuiller i in., 2005).

Inwazyjne pnącza, takie jak omawiana kolczurka, ale także dławisz okrągłolistny (*Celastrus orbiculatus*), powojnik pnący (*Clematis vitalba*) czy winobluszcz zaroślowy (*Parthenocissus inserta*), wykazują podobne strategie w nowych środowiskach, które umożliwiają im szybkie rozprzestrzenianie się i dominację w ekosystemach. Wspólne cechy tych roślin to m.in. wysoka plastyczność ekologiczna, zdolność do wspinania się po innych roślinach, co pozwala im uzyskać dostęp do światła w trudnych warunkach oraz efektywne mechanizmy rozsiewania nasion – często za pomocą wody, zwierząt czy wiatru. Strategie te sprzyjają ich szybkiemu rozprzestrzenianiu się, co czyni je szczególnie konkurencyjnymi w ekosystemach nadrzecznych, gdzie mogą zdominować przestrzeń i zasoby, wypierając rodzimą roślinność (Kozlovskiy i in., 2020; Redmond i Stout, 2018).

W związku z tym, w artykule zebrano informacje na temat tych czterech inwazyjnych gatunków pnączy pochodzących ze strefy umiarkowanej. Zebrane dane

obejmują informacje dotyczące ich pochodzenia, obszarów występowania i preferowanych siedlisk, wpływu na ekosystemy oraz stosowanych metod kontroli tych (Artykuł 1, Tabela 1 i 2). Przedstawione zestawienie pozwala na syntetyczne porównanie analizowanych gatunków oraz identyfikację kluczowych obszarów wymagających dalszych badań.

Zrozumienie tych mechanizmów jest kluczowe nie tylko dla skutecznego zarządzania jednym gatunkiem, ale także dla ochrony różnorodności biologicznej w szerszym kontekście. Pnącza stanowią grupę roślin, które w wyniku swoich specyficznych strategii kolonizacyjnych mają duży potencjał do przekształcania środowisk naturalnych, dlatego poznanie i opracowanie odpowiednich metod kontroli powinno być priorytetem w zarządzaniu ekosystemami, zwłaszcza w obszarach o szczególnych wartościach przyrodniczych (Gerrath i in., 2008; Tokarska-Guzik i in., 2015).

Wyniki przeglądu literatury wskazują, że trudności w skutecznej kontroli kolczurki klapowanej mogą wynikać z niedostosowania obecnych metod do specyficznych cech ekologicznych tego gatunku. Choć istnieją różne metody, takie jak mechaniczne usuwanie roślin, stosowanie herbicydów czy próby biologicznego zwalczania, ich zastosowanie jest czasochłonne i trudne do realizacji na dużych obszarach. Z tego powodu wciąż napotykamy trudności w skutecznym zarządzaniu populacjami tego gatunku. Niemniej jednak, poznanie bardziej szczegółowych aspektów biologii tych roślin, zwłaszcza ich biofizycznych mechanizmów wzrostu i rozprzestrzeniania nasion, może stanowić klucz do opracowania bardziej efektywnych metod zarządzania i kontroli w przyszłości (Faliński, 2004; Hejda i in., 2009).

2. *Anatomia pędu i analiza wzrostu (Artykuł 2)*

2.1. *Rejestracja ruchów roślin metodą filmów poklatkowych*

Analiza zdjęć poklatkowych wykazała wyraźny wpływ gęstości podpór na tempo wzrostu i sposób poruszania się pędów kolczurki klapowanej (Artykuł 2, Ryc.1). Najszybszy wzrost odnotowano w wariancie 5 cm (0,78 mm/15 min), nieco wolniejszy przy 20 cm (0,75 mm/15 min), natomiast najniższy przy 50 cm (0,57 mm/15 min). Estymowane średnie marginalne potwierdziły, że rośliny rosną istotnie wolniej, gdy

dostęp do podpór jest ograniczony. Co istotne, przyrosty w wariancie 20 cm były podobne do wariantu 5 cm, sugerując, że roślina efektywnie wykorzystuje dostępne podpory nawet przy umiarkowanej ich gęstości. Spadek tempa wzrostu między wariantami 5 i 50 cm był statystycznie istotny, co wskazuje, że zmniejszenie dostępności podpór wpływa na mechanikę wzrostu rośliny w sposób nieliniowy. Wyniki te korespondują z obserwacjami den Dubbelden i Oosterbeek (den Dubbelden i Oosterbeek, 1995), którzy wykazali, że pnącza rosną szybciej, gdy mają dostęp do podpór. Wykonane eksperymenty dodatkowo pokazały, że kolczurka klapowana utrzymuje stosunkowo wysokie tempo wzrostu także w warunkach braku podpór, co nie było dotychczas ilościowo dobrze udokumentowane i może częściowo tłumaczyć jej wysoką ekspansywność. Podobne wzorce zachowań opisano także u innych pnączy (Paul i Yavitt, 2011).

Odchylenie wierzchołków pędów od osi układu współrzędnych również zależało od gęstości podpór (Artykuł 2, Ryc.2). W wariancie 5 cm wartości te były najbardziej zróżnicowane, co wynikało z częstych zmian kierunku wzrostu podczas poszukiwania kolejnych punktów zaczepienia. W wariancie 50 cm zakres odchyłeń był najmniejszy, co sugeruje ograniczoną możliwość eksploracji przestrzeni, gdy podpora znajduje się zbyt daleko. Jednocześnie czynnik czasu istotnie zwiększał odchylenie wierzchołka we wszystkich wariantach, co wskazuje, że roślina wraz z upływem czasu intensyfikuje ruchy poszukujące. Zjawisko te jest typowe dla pnączy, u których intensywność ruchów nutacyjnych wzrasta przy utrudnionym dostępie do podpór (Kiss, 2009).

Częstotliwość nutacji w ciągu doby nie różniła się istotnie między wariantami, mimo że średnie wartości były nieco wyższe w wariancie 50 cm (Artykuł 2, Ryc. 2). Sugeruje to, że sama częstotliwość ruchów nutacyjnych pozostaje względnie stała, natomiast zmienia się ich amplituda oraz zasięg, co potwierdzają rosnące wartości odchyłeń wierzchołka. Mechanizm ten jest spójny z wcześniejszymi obserwacjami innych pnączy (French, 1977), u których pędy o mniejszej masie, pozbawione rozwiniętych liści, mogą wykonywać ruchy o szerszym zasięgu, zwiększając szansę odnalezienia podpory.

Dokumentacja fotograficzna (Artykuł 2, Ryc. 3) pokazała, że gęste (5 cm) i średnio gęste (20 cm) rozmieszczenie podpór umożliwiało utrzymanie wzrostu wertykalnego dzięki szybkiemu zaczepieniu się wąsów czepnych. Po znalezieniu podpory ruchy nutacyjne zwalniały, a pęd stabilizował swoje położenie. W wariancie 50

cm rośliny początkowo rosły wertykalnie, lecz po utracie możliwości zaczepienia przechodziły do wzrostu horyzontalnego, często poprzez gwałtowne przemieszczenie wierzchołka spowodowane przeciążeniem słabszej części pędu. Strategia ta umożliwia dalsze wykorzystanie jednej dostępnej podpory, co jest istotnym mechanizmem adaptacyjnym pnączy.

Zdolność do szybkiego wzrostu, efektywnego wspinania i adaptacji do braku podpór czyni kolczurkę klapowaną gatunkiem wyjątkowo konkurencyjnym. Nasze wyniki są spójne z doniesieniami wskazującymi, że gatunek ten wypiera rodzime pnącza, m.in. *Humulus lupulus* i *Calystegia sepium* (Stanković i in., 2022), szczególnie w ekosystemach nadrzecznych. Kostrakiewicz-Gierałt i in. (2022) podkreślają, że preferuje ona siedliska żyzne, co w połączeniu z wysokim tempem wzrostu ułatwia szybkie zajmowanie przestrzeni. Ekspansywność kolczurki może przyczyniać się do długoterminowych zmian w strukturze i funkcjonowaniu zbiorowisk roślinnych, podobnie jak obserwuje się to w przypadku innych inwazyjnych pnączy (Harris i in., 2007).

2.2. Geometria pędów

Analiza geometrii pędu ujawniła istotne różnice pomiędzy poszczególnymi jego odcinkami (Artykuł 2, Ryc. 4). W przekroju poprzecznym kolczurki klapowanej wyróżniono dwie główne grupy jednorodne dla pola przekroju, powierzchni tkanek oraz kolistości. Pierwszą tworzyła podstawa pędu, a drugą wszystkie wyższe odcinki. U podstawy zanotowano najwyższe wartości pola przekroju poprzecznego (średnio 12,72 mm²), podczas gdy wartości na wyższych częściach pędu stopniowo malały, osiągając średnio od 3,29 do 1,28 mm². Podobny wzorec wystąpił dla powierzchni tkanek. U podstawy była ona istotnie większa (średnio 9,07 mm²) niż w pozostałych odcinkach (1,11–2,16 mm²). Wskaźnik kolistości również wyróżnił podstawę pędu od pozostałych części. Najniższy odcinek charakteryzował się wartością 0,94, wskazującą na przekrój zbliżony do koła, natomiast wyższe odcinki miały kształt coraz bardziej odbiegający od idealnego okręgu (0,81–0,74). Oznacza to, że geometria pędu stopniowo zmienia się wraz z jego wysokością. W przypadku obwodu wyodrębniono trzy grupy jednorodne. Największe wartości dotyczyły podstawy pędu, odcinka 1/4 oraz 1/2 jego długości. Środkowe odcinki (1/4, 1/2 i 3/4) tworzyły kolejną grupę o wartościach pośrednich, natomiast wierzchołek charakteryzował się wyraźnie najmniejszym obwodem (4,48 mm) w porównaniu z podstawą (12,96 mm).

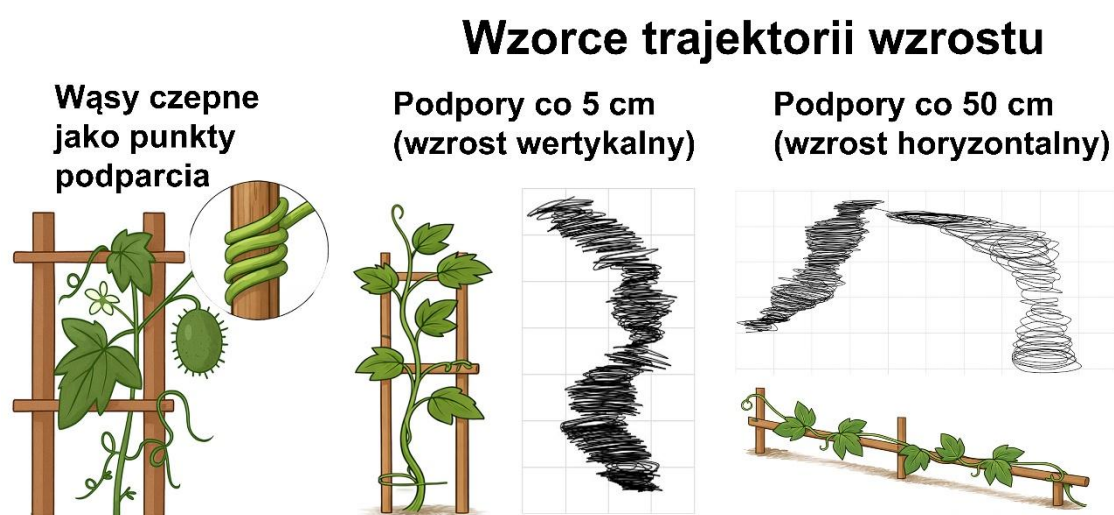
Geometria pędu kolczurki klapowanej odzwierciedla jej strategię wspinania i sposób funkcjonowania w środowisku. Pogrubiona podstawa zapewnia stabilność w początkowej fazie rozwoju, natomiast cienka część wierzchołkowa umożliwia wykonywanie szerokiego zakresu ruchów nutacyjnych. Opóźniony rozwój liści, charakterystyczny dla Cucurbitaceae (Liu i in., 2021) dodatkowo zmniejsza masę pędu, co sprzyja intensywnej nutacji. Istotnym elementem budowy pędu kolczurki klapowanej jest brak rdzenia. Lekka, „pusta” konstrukcja wewnętrzna zmniejsza koszty materiałowe i ułatwia wspinanie, co czyni gatunek wysoce konkurencyjnym. Brak rdzenia jest cechą znaną również z innych przedstawicieli Cucurbitaceae (Aguoru i Okoli, 2012; Corredor i in., 2009). Podobne przystosowania opisano u *Ranunculus repens*, gdzie stabilność mechaniczną zapewnia jedynie wzmocniony obwód łodygi, natomiast pusty rdzeń umożliwia ograniczenie wagi bez utraty funkcjonalności (Shtein i in., 2018). U *Galium aparine*, zielnego pnącza o prostokątnym przekroju pędu, analogiczna redukcja rdzenia również wspiera wspinanie się po otaczających podporach.

2.3. Obserwacje mikroskopowe

Struktura pędu kolczurki klapowanej jest typowa dla roślin jednorocznych z rodziny dyniowatych (Cucurbitaceae) (Artykuł 2, Ryc. 5). Łodyga tej rośliny jest pięciokątna, z wyraźnymi bruzdami, w których znajdują się wiązki przewodzące. Wiązki te składają się z dobrze rozwiniętego ksylemu oraz floemu. Zgodnie z wynikami badań, silnie rozwinięty ksylem wspomaga szybki transport wody, co jest kluczowe dla jej intensywnego wzrostu (Putz i Mooney, 1991). Pędy rośliny zawierają również tkankę miękiszową, która wypełnia wewnętrzną część łodygi i zapewnia jej elastyczność. W parenchymie znajdują się liczne ziarna skrobi, które stanowią źródło energii niezbędnej do szybkiego wzrostu (Hebeler i in., 2000). Obecność skrobi w parenchymie pozwala na magazynowanie energii, co przyspiesza procesy wzrostu, zwłaszcza w początkowych fazach życia rośliny. Jak zauważyli Chen i in. (2025), ziarna skrobi w parenchymie pomagają roślinie rozwijać się w dynamicznych warunkach, umożliwiając szybki wzrost. Badania anatomiczne pędów kolczurki klapowanej ujawniły obecność dobrze rozwiniętych tkanek wzmacniających, w tym sklerenchymy i kolenchymy, które odgrywają kluczową rolę w mechanicznym wsparciu pędów. Ich obecność zwiększa odporność łodyg na zginanie i uszkodzenia mechaniczne, co sprzyja utrzymaniu stabilności podczas wspinania się po roślinach lub innych strukturach w środowisku (Fisher i Ewers, 1995). Dodatkowo pusty rdzeń w pędzie rośliny przyczynia się do

stworzenia lekkiej konstrukcji. Taka struktura pędu sprzyja adaptacji kolczurki do zmieniających się warunków środowiskowych ułatwiając jej wspinaczkę (Aguoru i Okoli, 2012; Corredor i in., 2009).

Zestawienie wyników morfometrycznych oraz obserwacji eksperymentalnych wskazuje, że pęd kolczurki klapowanej stanowi konstrukcję wysoce wyspecjalizowaną: stabilną u podstawy, elastyczną i lekką w odcinkach wierzchołkowych, zdolną do wykonywania ruchów poszukujących oraz szybkiego zajmowania przestrzeni. To właśnie połączenie właściwości geometrycznych i biomechanicznych pędu umożliwia efektywne wspinanie i przyczynia się do inwazyjnego charakteru gatunku. Model ten został schematycznie przedstawiony na rycinie 1.



Ryc. 1. Model wzrostu i wzorców trajektorii wzrostu pędu kolczurki klapowanej (*Echinocystis lobata*).

3. Właściwości nasion i mechanizmy ich rozsiewania

3.1. Charakterystyka biometryczna i pływalność nasion

Analiza biometryczna nasion kolczurki klapowanej zebranych w różnych porach roku (jesienią i wiosną) oraz w różnych stanach uwodnienia (suche i świeże) ujawniła istotne zróżnicowanie morfologii nasion i ich wyporności (Artykuł 3, Tabela 2 i 3). Nasiona zebrane jesienią były na ogół mniejsze w porównaniu z nasionami wiosennymi (w obu przypadkach suchymi). Podobnie nasiona jesienne charakteryzowały się mniejszą szerokością i masą, podczas gdy nasiona wiosenne były szersze i cięższe. Świeże nasiona jesienne nie różniły się istotnie statystycznie od nasion wiosennych. Jedynymi

odmiennościami były wskaźnik kolistości. Świeże nasiona jesienne przypominały pod tym względem nasiona suche, oraz szerokość, w której odnotowano istotne różnice względem pozostałych grup. Nasiona jesienne były bardziej okrągłe, natomiast nasiona wiosenne bardziej wydłużone. Zmiany te wynikają prawdopodobnie z dłuższego dojrzewania nasion pozostających w torebkach aż do wiosny i/lub zróżnicowanych warunków rozwoju (Baskin i Baskin, 2000; Fenner, 2012). Świeżo zebrane nasiona jesienne wykazywały cechy zbliżone do suchych nasion wiosennych, co potwierdza hipotezę, że zawartość wody i stan uwodnienia wpływają na postrzegany kształt nasion (Erb i in., 2013; Harper i in., 1970; Meyer i in., 2007). Rozbieżności pomiędzy naszymi wynikami a obserwacjami Dylewskiego i in. (2018), którzy stwierdzili, że nasiona uwolnione były większe od pozostających w torebce, mogą wynikać z różnic środowiskowych, zmienności międzyrocznej lub procesów dojrzewania nasion specyficznych dla danej lokalizacji. Takie różnice w wielkości i masie nasion często są kształtowane przez czynniki takie jak alokacja zasobów czy pozycja nasion w owocu (Dylewski i in., 2018; Jakobsson i Eriksson, 2000; D. Khan i in., 2011). Zdolność unoszenia się na wodzie oceniono na podstawie analizy 150 nasion kolczurki klapowanej, obejmujących nasiona jesienne i wiosenne w stanie suchym i świeżym. Były to te same nasiona, które poddano analizie biometrycznej. Spośród wszystkich badanych nasion 34 (ok. 23%) utrzymywały się na powierzchni wody, a 116 tonęło. Zdolność unoszenia się na wodzie różniła się pomiędzy grupami nasion, przy czym najwyższy odsetek stwierdzono wśród świeżych nasion jesiennych (32% nasion było wypornych). Sugeruje to, że wyporność nie jest cechą zależną wyłącznie do momentu uwalniania i prawdopodobnie w większym stopniu zależy od budowy wewnętrznej.

Nasiona wyporne różniły się istotnie od niewypornych pod względem niemal wszystkich parametrów morfologicznych, takich jak długość, szerokość czy powierzchnia, z wyjątkiem masy, która nie wykazała istotnych różnic. Skutkowało to wyższym stosunkiem powierzchni do masy, cechą znaną jako sprzyjającą wyporności u wielu gatunków nadrzecznych (Nilsson i in., 2010). Podobnie Carthey i in. (2016) wykazali, że nasiona o niskim stosunku objętości do powierzchni utrzymują się na wodzie dłużej, zwiększając potencjał do długodystansowego rozsiewania hydrochorycznego. Wyniki te są spójne z koncepcją cech funkcjonalnych sprzyjających hydrochorii u inwazyjnych gatunków roślin stref nadrzecznych (Stromberg i in., 2008).

3.2. *Zmiany struktury nasion podczas pęcznienia*

Analiza deformacji łupiny nasiennej podczas pęcznienia, wykonana metodą cyfrowej korelacji obrazu (DIC), wykazała postępujące zmiany strukturalne w odpowiedzi na absorpcję wody (Artykuł 3 Ryc. 1). Początkowa faza pęcznienia charakteryzowała się stopniowym powiększaniem się okrywy nasiennej, szczególnie w obszarach o cieńszych warstwach zewnętrznych. Z czasem lokalne deformacje wskazywały na zróżnicowane tempo pobierania wody w obrębie tkanek (niektóre obszary absorbowwały wilgoć szybciej niż inne). Zaobserwowane wzorce pęcznienia nasion kolczurki klapowanej można było podzielić na dwa główne typy strukturalne. W pierwszym typie (Artykuł 3 Ryc. 1A) pęcznienie koncentrowało się głównie w centralnym rejonie nasiona, gdzie zlokalizowane są liścienie, co prowadziło do wyraźnej deformacji ku górze. W drugim typie (Artykuł 3 Ryc. 1B) pęcznienie było najbardziej widoczne na zewnętrznych końcach nasiona. Zaobserwowane różnice we wzorcach pęcznienia mogą być związane z ilością wolnej przestrzeni w obrębie okrywy nasiennej. Nasiona o większych wewnętrznych przestrzeniach powietrznych pęcznią głównie w strefach przylegających do tych przestrzeni lub w obszarach o cieńszej okrywie, natomiast nasiona o jednorodnej budowie wewnętrznej rozszerzają się równomiernie. Osłabienie okrywy nasiennej jest dobrze udokumentowane u roślin strączkowych (Smýkal i in., 2014; Souza i Marcos-Filho, 2001). Metoda DIC okazuje się zatem cennym, nieinwazyjnym narzędziem do wizualizacji zachowania mechanicznego nasion podczas imbibicji, szczególnie u taksonów, w których mechanizmy przełamania spoczynku nasion nie są jeszcze w pełni poznane.

3.3. *Analiza struktury wewnętrznej nasion*

Obrazowanie metodą mikro-CT dostarczyło szczegółowych informacji o wewnętrznej budowie nasion wypornych i niewypornych, ujawniając różnice w strukturze tkanek oraz rozmieszczeniu przestrzeni powietrznych (Artykuł 3 Ryc. 2). Nasiona wyporne wykazywały większe wewnętrzne przestrzenie powietrzne i grubszą okrywę nasienną w porównaniu z nasionami niewypornymi, które charakteryzowały się większą wartością objętości tkanek. Objętość pustych przestrzeni powietrznych w nasionach niewypornych była mniejsza niż w nasionach wypornych. Objętość tkanek wewnętrznych była wyraźnie większa w nasionach niewypornych i mieściła się w zakresie od 163,2 mm³ do 230,8 mm³, podczas gdy nasiona wyporne miały wartości podobne lub niższe. Objętość okrywy nasiennej była większa w nasionach wypornych

niż niewypornych (Artykuł 3, Tabela 4). Analiza pojedynczych nasion potwierdziła te różnice strukturalne. Zarówno w nasionach kolczurki klapowanej, jak i u innych gatunków hydrochorycznych, np. *Impatiens glandulifera*, stwierdzono, że większe wewnętrzne komory powietrzne oraz grubsza okrywa nasienna sprzyjają dłuższemu unoszeniu się na powierzchni wody, m.in. poprzez ograniczenie ucieczki powietrza i spowolnienie absorpcji wody (Najberek i in., 2020). Catford i Jansson (2014) podkreślają rolę takich cech jak gęstość nasion, kształt czy obecność wewnętrznych przestrzeni powietrznych w determinowaniu zdolności do hydrochorii, co znajduje potwierdzenie w naszych wynikach i sugeruje, że obserwowane cechy morfologiczne kolczurki klapowanej stanowią istotny element jej strategii przystosowawczej do środowisk nadrzecznych.

3.4. Siły hydrodynamiczne nasion

Wyniki eksperymentu w tunelu wodnym, wyrażone w postaci bezwymiarowej przy użyciu U_∞ i ℓ jako charakterystycznych prędkości i długości (Artykuł 3 Ryc. 3). Składową prędkości w kierunku przepływu oraz przyspieszenie wyznaczono na podstawie danych trajektorii. Współczynniki oporu zestawiono z liczbą Reynoldsa (Re), ujawniając wyraźne różnice między nasionami wypornymi a niewypornymi. Czas osiągnięcia 95% U_∞ wynosił $9,9\ell/U_\infty$ (0,48 s) dla nasion wypornych i $3,9\ell/U_\infty$ (0,18 s) dla nasion niewypornych. Maksymalne przyspieszenie było około dwukrotnie większe w przypadku nasion niewypornych. Współczynniki oporu opisano zależnościami:

$$C_D \approx 110 Re^{-0.866} \text{ (wyporne)}, C_D \approx 5820 Re^{-1.258} \text{ (niewyporne)}$$

przy stosunku oporów mieszczącym się w zakresie od 2 do 5 w zależności od wartości Re . Dla porównania, kula przy $Re = 1000$ ma $C_D \approx 0,44$. Oznacza to, że nasiona wyporne doświadczają wartości około połowę mniejszej, a niewyporne – niemal dwukrotnie większej. Nasiona wyporne charakteryzują się niższym oporem hydrodynamicznym, co czyni je mniej podatnymi na oddziaływanie ruchów wody o wysokiej częstotliwości, a tym samym sprzyja długodystansowemu transportowi (Murray, 2012) Dzięki utrzymywaniu stabilnej, horyzontalnej pozycji na powierzchni wody nasiona wyporne minimalizują powierzchnię czołową względem kierunku przepływu, zmniejszając opór i umożliwiając dłuższy dryf w dół rzeki (Carthey i in., 2016; Murray, 2012). Natomiast nasiona niewyporne szybko przyspieszają i często ustawiają się prostopadle do przepływu, co zwiększa opór i przyspiesza ich sedymentację oraz lokalne osadzenie. Zjawisko to zaobserwowano również u *Hymenocallis coronaria* (Markwith i Leigh,

2008). Takie zróżnicowanie wskazuje, że nasiona wyporne prawdopodobnie korzystają z prądów powierzchniowych podczas wezbrań, aby osiągnąć długodystansowy transport, natomiast nasiona niewyporne sprzyjają lokalnemu zasiedlaniu.

Przy częstotliwości 1 Hz nasiona wyporne wykazywały liniową translację netto prostopadłą do ruchu stołu (tj. wzdłuż osi y), co wskazuje na pasywne przemieszczanie (Artykuł 3 Ryc. 4). Towarzyszyła temu rotacja o zerowej wartości średniej w czasie oraz oscylacje w obu kierunkach. Podobne efekty występowały przy częstotliwościach 0,5 i 1,5 Hz u niektórych z badanych przez nas nasion. Nasiona niewyporne wykazywały słabsze i mniej powtarzalne zachowania. Składowa prędkości translacji netto $u_{y,0}$ wykazywała wyraźne maksimum przy 1 Hz zarówno dla nasion wypornych, jak i niewypornych, przy czym nasiona wyporne osiągały około dwukrotnie większe przemieszczenie niż niewyporne (Artykuł 3 Ryc. 5). Maksymalna wartość $u_{y,0}$ wynosiła około 2,2% maksymalnej prędkości stołu $2\pi fA$. Z kolei pierwsza harmoniczna składowej $u_{y,1}$, odpowiadająca oscylacyjnemu ruchowi o zerowej wartości średniej, wykazywała znacznie słabszą zależność od częstotliwości wymuszania f . Oznacza to, że choć ruch oscylacyjny utrzymuje się przy wszystkich częstotliwościach, to translacja netto jest selektywnie wzmacniana w pobliżu 1 Hz. Opóźnienie fazowe $\theta_{y,1}$ pozostawało bliskie 90° w większości analizowanego zakresu częstotliwości wskazuje, że przyspieszenie nasion jest niemal synchroniczne z prędkością stołu. Przy 1 Hz, zwłaszcza dla nasion wypornych, obserwowano odstępstwo od tej tendencji, wskazujące na silniejszą korelację prędkości nasiona i stołu. Prawdopodobnie dopasowanie o charakterze rezonansowym odpowiada za translację netto przy tej częstotliwości. Zjawisko to jest zbliżone do mechanizmów opisanych w systemach biomimetycznych, które wykorzystują fale powierzchniowe do uzyskania ruchu kierunkowego bez aktywnego napędu (Rhee i in., 2022), oraz do efektów przewidzianych teoretycznie w hydrodynamice, gdzie ciała pasywne mogą osiągać ruch netto w oscylujących polach przepływu (Beal i in., 2006; Benham i in., 2024).

Wyniki wskazują, że kolczurka klapowana realizuje podwójną strategię rozsiewania w czasie i przestrzeni, opartą na zróżnicowaniu właściwości diaspor. Nasiona niewyporne, opadające głównie jesienią, sprzyjają lokalnej rekrutacji i stabilności populacji w pobliżu rośliny macierzystej, natomiast nasiona wyporne, uwalniane zarówno jesienią, jak i wiosną, mogą być transportowane przez wodę na znaczne odległości, umożliwiając kolonizację nowych siedlisk. Taki rozdział strategii zmniejsza ryzyko reprodukcyjne w warunkach zmiennych zaburzeń hydrologicznych i sprzyja

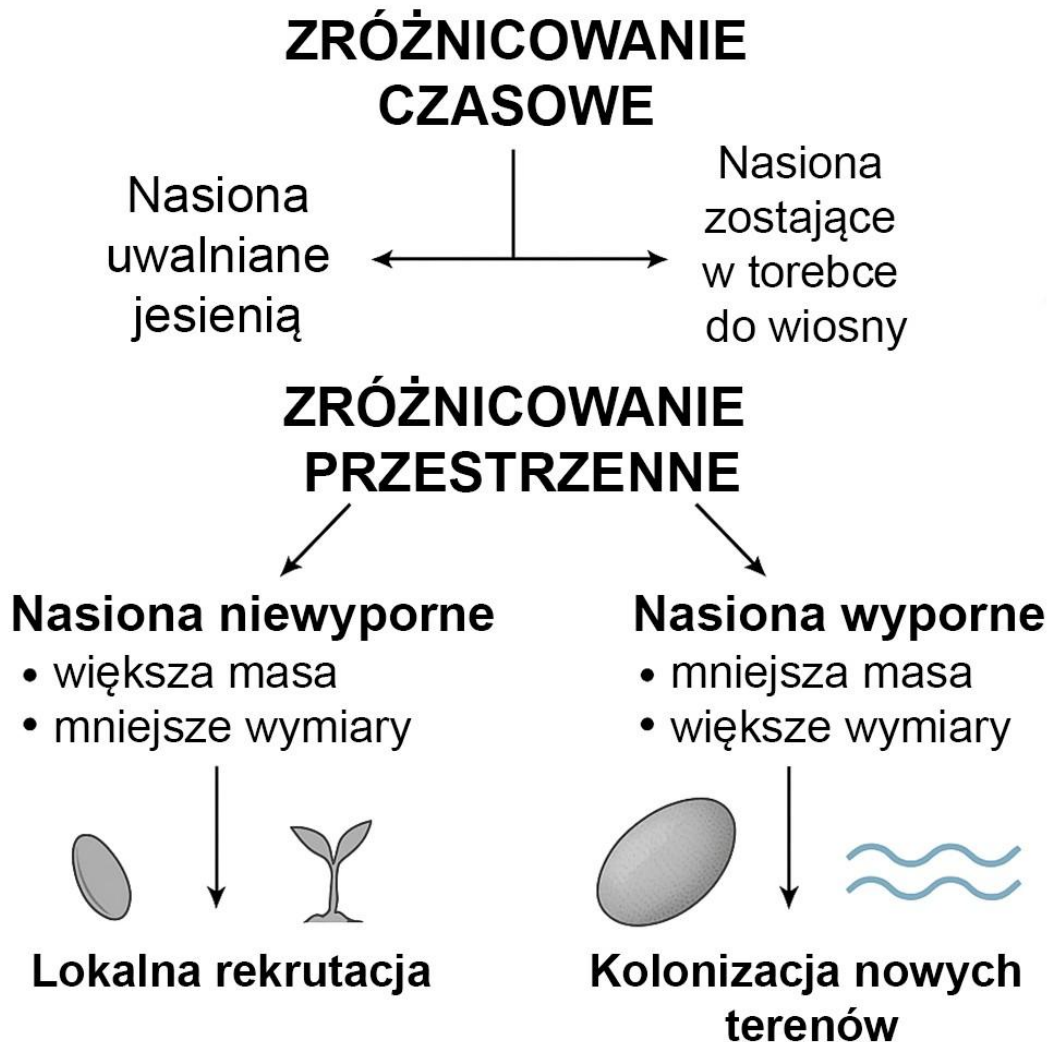
ekspansji gatunku. Zależności te zostały syntetycznie przedstawione na rycinie 2 jako model czasowo-przestrzennej strategii rozsiewania kolczurki klapowanej (wersja polskojęzyczna opracowana na podstawie Ryc. 6 w Artykule 3). Wyniki te podkreślają znaczenie interakcji między morfologią nasion a reżimem przepływu w kształtowaniu efektywności rozsiewania, wskazując hydrochorię jako kluczowy czynnik dynamiki roślinności nadrzecznej i rozprzestrzeniania się gatunków inwazyjnych (Catford i Jansson, 2014; Säumel i Kowarik, 2013). Uwzględnienie szczegółowych parametrów hydrodynamicznych w modelach rozsiewania może zwiększyć trafność prognoz transportu i depozycji nasion, wspierając planowanie działań ochronnych i renaturyzacyjnych w ekosystemach przybrzeżnych.

Uzyskane wyniki potwierdzają, że sukces inwazyjny kolczurki klapowanej nie wynika z jednej cechy, lecz z komplementarnego działania mechanizmów wzrostu pędów oraz cech diaspor. Intensywne tempo elongacji i efektywne wspinanie się pędów umożliwiają szybkie zajmowanie przestrzeni, natomiast właściwości biometryczne i hydrodynamiczne nasion sprzyjają kolonizacji nowych siedlisk oraz rozszerzaniu zasięgu populacji. Połączenie tych dwóch procesów może wyjaśniać wyjątkowy potencjał ekspansywny wielu gatunków pnączy inwazyjnych. Takie ujęcie pozwala wyjść poza opis jednego gatunku i lepiej zrozumieć ogólne mechanizmy inwazyjności tej grupy roślin. Kolczurka, ze względu na charakterystyczne przystosowania, może być traktowana jako cenny punkt odniesienia i gatunek modelowy w badaniach nad inwazyjnością pnączy.

4. *Trudności badawcze, ograniczenia metodyczne oraz perspektywy dalszych badań*

Jednym z głównych wyzwań napotkanych podczas realizacji badań nad dynamiką wzrostu roślin były trudności związane z rejestracją materiału wideo w postaci nagrań poklatkowych. Pomimo zachowania stałych warunków eksperymentalnych, znaczna część zarejestrowanych sekwencji musiała zostać odrzucona z powodu problemów technicznych i biologicznych, takich jak wzrost rośliny poza pole widzenia kamery. W takich przypadkach dalsza analiza wzrostu była niemożliwa, co prowadziło do zmniejszenia liczby prób uwzględnionych w analizach ilościowych. Dodatkowym ograniczeniem była rejestracja wzrostu jedynie w dwóch płaszczyznach, co w przypadku występowania ruchów nutacyjnych skutkowało pozornym skracaniem się pędu w trakcie pomiarów. Efekt ten nie wynikał z rzeczywistych zmian długości organu, lecz z jego wychylania się w kierunku kamery, co wymusiło zastosowanie procedur wyrównywania danych przed dalszą analizą. Choć takie podejście pozwoliło na zachowanie ogólnych

trendów wzrostowych, należy podkreślić, że mogło ono prowadzić do częściowej utraty dokładności pomiarów.



Ryc. 2 Model czasowo-przestrzennej strategii rozsiewania kolczurki klapowanej – opracowanie własne na podstawie ryc. 6 w artykule 3.

Z perspektywy metodologicznej, potencjalnym rozwiązaniem opisanych ograniczeń byłoby zastosowanie trójwymiarowej analizy wzrostu, opartej na jednoczesnej rejestracji obrazu z co najmniej dwóch kamer (np. z przodu oraz z góry), co umożliwiłoby rekonstrukcję przestrzennego modelu wzrostu rośliny. Tego typu podejście pozwoliłoby na precyzyjne uwzględnienie ruchów nutacyjnych oraz eliminację błędów wynikających z projekcji dwuwymiarowej. Jednakże na etapie realizacji badań rozwiązanie to nie było możliwe do wdrożenia ze względu na ograniczenia techniczne,

czasowe oraz zakres dostępnych umiejętności analitycznych. Niemniej jednak, w przyszłych badaniach zastosowanie metod trójwymiarowych mogłoby znacząco zwiększyć dokładność analiz i stanowić istotne rozwinięcie zaprezentowanego podejścia.

Kolejnym ograniczeniem badań był zakres analiz anatomicznych, które zostały skoncentrowane wyłącznie na pędzie rośliny. Decyzja ta była bezpośrednio związana z tematyką drugiego artykułu, skupiającego się na szybkości wzrostu oraz zmianach strukturalnych pędu w tym procesie. Jednocześnie w pracy podkreślono, że istotnym, choć nie w pełni zbadanym elementem wzrostu i stabilizacji rośliny są wąsy czepne. Struktury te odgrywają kluczową rolę w utrzymaniu pozycji rośliny, a ich mechanika oraz dynamika skręcania stanowią interesujący, lecz złożony obiekt badań. W trakcie realizacji doktoratu wykonano pilotażowe nagrania koncentrujące się na zaczepianiu wąsów czepnych oraz procesie ich skręcania (Ryc. 3), jednak temat ten nie został rozwinięty w ramach rozprawy ze względu na wysoką pracochłonność oraz ograniczenia czasowe.

Zarówno obserwacje własne, jak i doniesienia literaturowe wskazują, że wąsy czepne mogą stanowić wyjątkowy model badawczy, szczególnie w kontekście zmian anatomicznych zachodzących po ich skręceniu. W literaturze pojawiają się informacje sugerujące, że tkanki wzmacniające rozwijają się dopiero po zakończeniu procesu skręcania, co czyni wąsy czepne interesującym przykładem struktur adaptacyjnych reagujących na bodźce mechaniczne (Gerbode i in., 2012). Przyszłe badania mogłyby obejmować szczegółowe analizy anatomiczne wąsów przed i po skręceniu, a także testy wytrzymałościowe pozwalające ocenić ich właściwości mechaniczne. Uzyskane w ten sposób dane mogłyby stanowić podstawę do badań biomimetycznych, w których wąsy czepne mogłyby posłużyć jako inspiracja do projektowania nowych materiałów konstrukcyjnych lub systemów stabilizujących.

Istotnym kierunkiem dalszych badań jest również pogłębienie wiedzy dotyczącej biologii nasion. W przeprowadzonych badaniach skupiono się na samych nasionach oraz ich zdolności do rozsiewania drogą wodną, co stanowi nowe ujęcie tego zagadnienia, odmienne od dominującego w literaturze poglądu, zgodnie z którym transportowi podlegają głównie torebki nasienne (Bagi i Böszörményi, 2008). Wyniki te wskazują na konieczność dalszych analiz, obejmujących zarówno porównanie transportu nasion luzem, jak i w obrębie torebek, a także ocenę efektywności obu strategii rozsiewania. Pojawiają się również pytania dotyczące potencjalnych różnic genetycznych pomiędzy nasionami pływającymi, które mogą kiełkować w pobliżu brzegów rzek, a nasionami opadającymi bezpośrednio na podłoże. Nie można wykluczyć, że pojedyncze osobniki

produkują dwa typy nasion, różniące się zdolnością unoszenia się na wodzie, przy czym ich proporcje mogą być zmienne. Zagadnienia te wymagają dalszych, pogłębionych badań z zakresu genetyki i ekologii populacyjnej.

W kontekście perspektyw aplikacyjnych, szczególnie interesującym kierunkiem dalszych badań wydaje się poszukiwanie metod ograniczania transportu nasion drogą wodną. Opracowanie selektywnych pułapek, które zatrzymywałyby duże nasiona gatunków inwazyjnych, takich jak kolczurka, przy jednoczesnym przepuszczaniu mniejszych nasion gatunków rodzimych, mogłoby stanowić innowacyjne rozwiązanie w zakresie ochrony przyrody. Tego typu podejście, łączące wiedzę z zakresu biologii roślin, hydrologii i inżynierii środowiska, mogłoby przyczynić się do ograniczenia rozprzestrzeniania się gatunków inwazyjnych w ekosystemach rzecznych.



Ryc. 3 Kadr z pilotażowych badań nad zaczepianiem i skręcaniem się wąsów czepnych kolczurki kłapowanej.

Wnioski

1. Zróznicowanie wielkości, masy i wyporności nasion pomiędzy sezonami oraz w obrębie jednej populacji minimalizuje ryzyko niepowodzenia rozsiewania w warunkach

nieprzewidywalnych wahań hydrologicznych. To strategia rozłożenia ryzyka znana z gatunków dobrze przystosowanych do dynamicznie zmieniających się środowisk nadrzecznych.

2. Wyporne nasiona mogą być transportowane na znaczne odległości dzięki niskim oporom hydrodynamicznym i stabilnej pozycji na powierzchni wody. W warunkach wezbrań rzecznych zwiększa to szansę na zasiedlenie nowych siedlisk, w tym odizolowanych fragmentów dolin rzecznych.

3. Szybka sedymentacja i większy opór w nurcie ułatwiają osadzanie się nasion w pobliżu rośliny macierzystej, co w połączeniu z intensywnym wzrostem pędów pozwala na szybkie zagęszczanie populacji i monopolizację zasobów na zajętych terenach.

4. Zaobserwowany pasywny dryf przy oscylacjach ~ 1 Hz sugeruje, że nasiona mogą korzystać z naturalnych pulsacji prądu wodnego do zwiększania zasięgu transportu. Jest to cecha rzadko dokumentowana w badaniach nad diasporami roślinnymi, a mogąca mieć istotne znaczenie w aktywnych hydrologicznie rzekach.

5. Połączenie szybkiego tempa wzrostu pędów z elastycznymi mechanizmami rozsiewania nasion daje kolczurce klapowanej przewagę nad gatunkami rodzimymi. Takie zestawienie pozwala zarówno na szybkie zajmowanie przestrzeni w jednym sezonie, jak i zapewnianie odnowy populacji w kolejnych latach.

6. Zlokalizowanie luk w wiedzy na temat inwazyjnych pnączy (artykuł 1) oraz analiza dynamiki wzrostu pędów kolczurki klapowanej, (artykuł 2), dostarcza kluczowych informacji o zdolności gatunku do szybkiego zajmowania dostępnych nisz. W połączeniu z badaniami nad mechanizmami rozsiewania nasion (artykuł 3), pozwala to ocenić pełen cykl strategii inwazyjnych tej rośliny, oraz może stanowić podstawę do stworzenia modelu dla innych pnączy inwazyjnych.

7. Skuteczna kontrola kolczurki klapowanej wymaga podejścia łączącego ograniczanie wzrostu pędów oraz przeciwdziałanie transportowi nasion wodą. Modele prognozujące rozprzestrzenianie się gatunku powinny uwzględniać nie tylko parametry biologiczne, ale też lokalne reżimy hydrologiczne.

Wykaz dołączonych artykułów

Artykuł 1: **Dolkin-Lewko A.**, Zajączkowska U. 2022, Threats to ecosystems and methods for controlling invasive vines in temperate forests. *Sylwan*, 166 (4): 267-282. <https://doi.org/10.26202/sylwan.2022012>

Artykuł 2: **Dolkin-Lewko A.**, Zajączkowska U. 2025, Growth strategies and climbing behavior of the invasive vine wild cucumber (*Echinocystis lobata*). *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 66/2. <https://doi.org/10.24425/abcsb.2024.150384>

Artykuł 3: **Dolkin-Lewko, A.**, Baj, P., Giedrowicz, A., Jaroszewicz, J., Zajączkowska, U. 2025. Wild cucumber invasiveness: Impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy. *Journal of Experimental Botany*, <https://doi.org/10.1093/jxb/eraf526>

Spis literatury

1. Aguoru, C. U., Okoli, B. E. (2012). Comparative stem and petiole anatomy of West African species of *Momordica* L (Cucurbitaceae). *African Journal of Plant Science*, 6(15), 403–409.
2. Bagi, I., Böszörményi, A. (2008). *The most important invasive plants in Hungary. Wild cucumber*. Institute of Ecology and Botany Hungarian Academy of Sciences.
3. Baskin, C. C., Baskin, J. M. (2000). *Seeds: Ecology, Biogeography, and, Evolution of Dormancy and Germination*. Academic Press.
4. Beal, D. N., Hover, F. S., Triantafyllou, M. S., Liao, J. C., Lauder, G. V. (2006). Passive propulsion in vortex wakes. *Journal of Fluid Mechanics*, 549, 385–402. <https://doi.org/10.1017/S0022112005007925>
5. Benham, G. P., Devauchelle, O., Thomson, S. J. (2024). On wave-driven propulsion. *Journal of Fluid Mechanics*, 987, A44. <https://doi.org/10.1017/jfm.2024.352>
6. Bradley, B. A., Blumenthal, D. M., Wilcove, D. S., Ziska, L. H. (2010). Predicting plant invasions in an era of global change. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(5), 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.12.003>
7. Carthey, A. J. R., Fryirs, K. A., Ralph, T. J., Bu, H., & Leishman, M. R. (2016). How seed traits predict floating times: A biophysical process model for hydrochorous seed transport behaviour in fluvial systems. *Freshwater Biology*, 61(1), 19–31. <https://doi.org/10.1111/fwb.12672>
8. Catford, J. A., Downes, B. J., Gippel, C. J., Vesk, P. A. (2011). Flow regulation reduces native plant cover and facilitates exotic invasion in riparian wetlands. *Journal of Applied Ecology*, 48(2), 432–442. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01945.x>
9. Catford, J. A., Jansson, R. (2014). Drowned, buried and carried away: Effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist*, 204(1), 19–36. <https://doi.org/10.1111/nph.12951>
10. Catling, P. M. (2005). Effects of invasive alien plants on birds: Some examples from North America. *Biodiversity*, 6(3), 30–39. <https://doi.org/10.1080/14888386.2005.9712772>
11. Charles, H., Dukes, J. S. (2007). Impacts of Invasive Species on Ecosystem Services. W W. Nentwig (Red.), *Biological Invasions* (s. 217–237). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-540-36920-2_13
12. Chen, Y., Tang, M., Song, Y.-C., Zargar, M., Chen, M.-X., Lin, S.-Y., Zhu, F.-Y., Song, T. (2025). Unlocking bamboo's fast growth: Exploring the vital role of non-structural carbohydrates (NSCs). *The Plant Journal*, 122(1), e70147. <https://doi.org/10.1111/tpj.70147>

13. Ciacka, K., Tyminski, M., Gniazdowska, A., Krasuska, U. (2022). Nitric Oxide as a Remedy against Oxidative Damages in Apple Seeds Undergoing Accelerated Ageing. *Antioxidants*, 11(1), 70. <https://doi.org/10.3390/antiox11010070>
14. Ciccarese, L., Mattsson, A., Pettenella, D. (2012). Ecosystem services from forest restoration: Thinking ahead. *New Forests*, 43(5), 543–560. <https://doi.org/10.1007/s11056-012-9350-8>
15. Clarke, B., Otto, F., Stuart-Smith, R., Harrington, L. (2022). Extreme weather impacts of climate change: An attribution perspective. *Environmental Research: Climate*, 1(1), 012001. <https://doi.org/10.1088/2752-5295/ac6e7d>
16. Clements, D. R., Ditommaso, A. (2011). Climate change and weed adaptation: Can evolution of invasive plants lead to greater range expansion than forecasted? *Weed Research*, 51(3), 227–240. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00850.x>
17. Corredor, E., Testillano, P. S., Coronado, M.-J., González-Melendi, P., Fernández-Pacheco, R., Marquina, C., Ibarra, M. R., de la Fuente, J. M., Rubiales, D., Pérez-de-Luque, A., Risueño, M.-C. (2009). Nanoparticle penetration and transport in living pumpkin plants: In situsubcellular identification. *BMC Plant Biology*, 9(1), 45. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-9-45>
18. Davidson, A. M., Jennions, M., Nicotra, A. B. (2011). Do invasive species show higher phenotypic plasticity than native species and, if so, is it adaptive? A meta-analysis. *Ecology Letters*, 14(4), 419–431. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01596.x>
19. Davis, M. B., Shaw, R. G. (2001). Range Shifts and Adaptive Responses to Quaternary Climate Change. *Science*, 292(5517), 673–679. <https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673>
20. DeFerrari, C. M., Naiman, R. J. (1994). A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science*, 5(2), 247–258. <https://doi.org/10.2307/3236157>
21. den Dubbelden, K. C., Oosterbeek, B. (1995). The Availability of External Support Affects Allocation Patterns and Morphology of Herbaceous Climbing Plants. *Functional Ecology*, 9(4), 628–634. <https://doi.org/10.2307/2390154>
22. Dukes, J. S., Pontius, J., Orwig, D., Garnas, J. R., Rodgers, V. L., Brazee, N., Cooke, B., Theoharides, K. A., Stange, E. E., Harrington, R., Ehrenfeld, J., Gurevitch, J., Lerdau, M., Stinson, K., Wick, R., Ayres, M. (2009). Responses of insect pests, pathogens, and invasive plant species to climate change in the forests of northeastern North America: What can we predict? This article is one of a selection of papers from NE Forests 2100: A Synthesis of Climate Change Impacts on Forests of the Northeastern US and Eastern Canada. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(2), 231–248. <https://doi.org/10.1139/X08-171>
23. Dyderski, M. K., Jagodziński, A. M. (2018). Drivers of invasive tree and shrub natural regeneration in temperate forests. *Biological Invasions*, 20(9), 2363–2379. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1706-3>
24. Dylewski, Ł., Maćkowiak, Ł., Myczko, Ł. (2018). Physical defence of the wild cucumber *Echinocystis lobata* in an invasive range changing seed removal by rodents. *Plant Ecology*, 219(7), 863–873. <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0842-2>
25. Ehrenfeld, J. G. (2010). Ecosystem Consequences of Biological Invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 41(Volume 41, 2010), 59–80. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144650>
26. Erb, R. M., Sander, J. S., Grisch, R., Studart, A. R. (2013). Self-shaping composites with programmable bioinspired microstructures. *Nature Communications*, 4(1), 1712. <https://doi.org/10.1038/ncomms2666>

27. Faliński, J. B. (2004). *Inwazje w świecie roślin: Mechanizmy, zagrożenia, projekt badań*. Białowieska Stacja Geobotaniczna. Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego.
28. Fenner, M. W. (2012). *Seed Ecology*. Springer Science & Business Media.
29. Fischer, R. A., Fischenich, J. C. (2000). *Design Recommendations for Riparian Corridors and Vegetated Buffer Strips* (Nr ERDCTNEMRRPSR24). Artykuł ERDCTNEMRRPSR24. <https://apps.dtic.mil/sti/html/tr/ADA378426/>
30. Fisher, J. B., Ewers, F. W. (1995). Vessel dimensions in liana and tree species of *Gnetum* (Gnetales). *American Journal of Botany*, 82(11), 1350–1357. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1995.tb12671.x>
31. French, J. C. (1977). Growth Relationships of Leaves and Internodes in Viny Angiosperms with Different Modes of Attachment. *American Journal of Botany*, 64(3), 292–304. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1977.tb15730.x>
32. Funk, J. L., Parker, I. M., Matzek, V., Flory, S. L., Aschehoug, E. T., D'Antonio, C. M., Dawson, W., Thomson, D. M., Valliere, J. (2020). Keys to enhancing the value of invasion ecology research for management. *Biological Invasions*, 22(8), 2431–2445. <https://doi.org/10.1007/s10530-020-02267-9>
33. Gebauer, A. D., Brown, R., Schwab, S., Nezat, C., McNeely, C. (2016). Effects of an Invasive Grass (Phalaris Arundinacea) on Water Availability in Semi-Arid Riparian Zones. *Wetlands*, 36(1), 59–72. <https://doi.org/10.1007/s13157-015-0716-5>
34. Gerbode, S. J., Puzey, J. R., McCormick, A. G., Mahadevan, L. (2012). How the Cucumber Tendril Coils and Overwinds. *Science*, 337(6098), 1087–1091. <https://doi.org/10.1126/science.1223304>
35. Gerrath, J. M., Guthrie, T. B., Zitnak, T. A., Posluszny, U. (2008). Development of the axillary bud complex in *Echinocystis lobata* (Cucurbitaceae): Interpreting the cucurbitaceous tendril. *American Journal of Botany*, 95(7), 773–781. <https://doi.org/10.3732/ajb.2007362>
36. Grašič, M., Piberčnik, M., Zelnik, I., Abram, D., Gabersčik, A. (2019). Invasive Alien Vines Affect Leaf Traits of Riparian Woody Vegetation. *Water*, 11(11), 2395. <https://doi.org/10.3390/w11112395>
37. Harper, J. L., Lovell, P. H., Moore, K. G. (1970). The Shapes and Sizes of Seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 1, 327–356.
38. Harris, C. J., Murray, B. R., Hose, G. C., Hamilton, M. A. (2007). Introduction history and invasion success in exotic vines introduced to Australia. *Diversity and Distributions*, 13(4), 467–475. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2007.00375.x>
39. Hebel, F., van Bel, A., Botha, C. (2000). Structural and ecophysiological shoot features of the leafless cucurbit *Acanthosicyos horridus*, a keystone endemic of the Namib desert. *PhD thesis*, Justus-Liebig-Universität Giessen, Germany.
40. Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V. (2009). Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97(3), 393–403. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>
41. Houlahan, J. E., Findlay, C. S. (2004). Effect of Invasive Plant Species on Temperate Wetland Plant Diversity. *Conservation Biology*, 18(4), 1132–1138. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2004.00391.x>
42. Jakobsson, A., Eriksson, O. (2000). A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, 88(3), 494–502. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880304.x>
43. Jocienė, L., Krokaitė, E., Rekašius, T., Juškaitytė, E., Ielciu, I., Galanina, O., Kupčinskienė, E. (2023). The Molecular Evidence for Invasive Climber *Echinocystis*

- lobata (Michx.) Torr. & A. Gray in Eastern and Central Europe. *Diversity*, 15(10), Artykuł 10. <https://doi.org/10.3390/d15101084>
44. Kellomäki, S., Strandman, H., Nuutinen, T., Peltola, H., Korhonen, K. T., Väisänen, H. (2005). *Adaptation of forest ecosystems, forests and forestry to climate change. FINADAPT Working Paper 4*. Finnish Environment Institute. <http://hdl.handle.net/10138/41042>
 45. Khan, D., Anis, M., Zaki, M. J. (2011). Seed mass variation in seed lots of nine cultivars of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *International Journal of Biology and Biotechnology*, 8(2), 263–273.
 46. Khan, K., Shah, G. M., Saqib, Z., Rahman, I. U., Haq, S. M., Khan, M. A., Ali, N., Sakhi, S., Aziz-ud-Din, Nawaz, G., Rahim, F., Rasheed, R. A., Al Farraj, D. A., Elshikh, M. S. (2022). Species Diversity and Distribution of Macrophytes in Different Wetland Ecosystems. *Applied Sciences*, 12(9), Artykuł 9. <https://doi.org/10.3390/app12094467>
 47. Kiss, J. Z. (2009). Plants Circling in Outer Space. *The New Phytologist*, 182(3), 555–557.
 48. Kjellström, E., Nikulin, G., Strandberg, G., Christensen, O. B., Jacob, D., Keuler, K., Lenderink, G., van Meijgaard, E., Schär, C., Somot, S., Sørland, S. L., Teichmann, C., Vautard, R. (2018). European climate change at global mean temperature increases of 1.5 and 2 °C above pre-industrial conditions as simulated by the EURO-CORDEX regional climate models. *Earth System Dynamics*, 9(2), 459–478. <https://doi.org/10.5194/esd-9-459-2018>
 49. Klotz, S. (2009). *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray, wild cucumber (Cucurbitaceae, Magnoliophyta). W *Handbook of Alien Species in Europe* (s. 347). Springer.
 50. Kominoski, J. S., Shah, J. J. F., Canhoto, C., Fischer, D. G., Giling, D. P., González, E., Griffiths, N. A., Larrañaga, A., LeRoy, C. J., Mineau, M. M., McElarney, Y. R., Shirley, S. M., Swan, C. M., Tieg, S. D. (2013). Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 11(8), 423–432. <https://doi.org/10.1890/120056>
 51. Kopeć, D., Zakrzewska, A., Halladin-Dąbrowska, A., Wylazłowska, J., Sławik, Ł. (2023). The essence of acquisition time of airborne hyperspectral and on-ground reference data for classification of highly invasive annual vine *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray. *GIScience & Remote Sensing*, 60(1), 2204682. <https://doi.org/10.1080/15481603.2023.2204682>
 52. Kostrakiewicz-Gierałt, K., Pliszko, A., Barabasz-Krasny, B., Bomanowska, A., Dajdok, Z., Gudžinskas, Z., Kucharczyk, M., Maćkowiak, Ł., Majk, J., Możdżeń, K., Podgórska, M., Rasimavičius, M., Rewicz, A., Szczeńśniak, E., Wójcik, T., Stachurska-Swakoń, A. (2022). The Relationships of Habitat Conditions, Height Level, and Geographical Position with Fruit and Seed Traits in Populations of Invasive Vine *Echinocystis lobata* (Cucurbitaceae) in Central and Eastern Europe. *Forests*, 13(2), Artykuł 2. <https://doi.org/10.3390/f13020256>
 53. Kozlovskiy, B. L., Fedorinova, O. I., Kuropyatnikov, M. V. (2020). Invasion of the *Parthenocissus inserta* (Kern.) K. Fritsch. In Floodplain Forests of Rostov Oblast. *Russian Journal of Biological Invasions*, 11(1), 41–46. <https://doi.org/10.1134/S2075111720010075>
 54. Liu, X., Chen, J., Zhang, X. (2021). Genetic regulation of shoot architecture in cucumber. *Horticulture Research*, 8. <https://doi.org/10.1038/s41438-021-00577-0>

55. Markwith, S. H., Leigh, D. S. (2008). Subaqueous hydrochory: Open-channel hydraulic modelling of non-buoyant seed movement. *Freshwater Biology*, 53(11), 2274–2286. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02054.x>
56. Meyer, C. J., Steudle, E., Peterson, C. A. (2007). Patterns and kinetics of water uptake by soybean seeds. *Journal of Experimental Botany*, 58(3), 717–732. <https://doi.org/10.1093/jxb/erl244>
57. Motti, R., Zotti, M., Bonanomi, G., Cozzolino, A., Stinca, A., Migliozzi, A. (2021). Climatic and anthropogenic factors affect *Ailanthus altissima* invasion in a Mediterranean region. *Plant Ecology*, 222(12), 1347–1359. <https://doi.org/10.1007/s11258-021-01183-9>
58. Murray, D. R. (2012). *Seed Dispersal*. Academic Press.
59. Naiman, R. J., Décamps, H. (1997). The Ecology of Interfaces: Riparian Zones. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 28(Volume 28, 1997), 621–658. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.28.1.621>
60. Najberek, K., Olejniczak, P., Berent, K., Gąsienica-Staszczek, M., Solarz, W. (2020). The ability of seeds to float with water currents contributes to the invasion success of *Impatiens balfourii* and *I. glandulifera*. *Journal of Plant Research*, 133(5), 649–664. <https://doi.org/10.1007/s10265-020-01212-0>
61. Nilsson, C., Brown, R. L., Jansson, R., Merritt, D. M. (2010). The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews*, 85(4), 837–858. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2010.00129.x>
62. Paul, G. S., Yavitt, J. B. (2011). Tropical Vine Growth and the Effects on Forest Succession: A Review of the Ecology and Management of Tropical Climbing Plants. *The Botanical Review*, 77(1), 11–30. <https://doi.org/10.1007/s12229-010-9059-3>
63. Poland, T. M., Patel-Weynand, T., Finch, D. M., Miniati, C. F., Hayes, D. C., Lopez, V. M. (2021). *Invasive Species in Forests and Rangelands of the United States: A Comprehensive Science Synthesis for the United States Forest Sector*. Springer Nature.
64. Putz, F. E., Mooney, H. A. (1991). *The Biology of Vines*. Cambridge University Press.
65. Pyšek, P., Genovesi, P., Pergl, J., Monaco, A., Wild, J. (2013). Plant Invasions of Protected Areas in Europe: An Old Continent Facing New Problems. W L. C. Foxcroft, P. Pyšek, D. M. Richardson, P. Genovesi (Red.), *Plant Invasions in Protected Areas: Patterns, Problems and Challenges* (s. 209–240). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-007-7750-7_11
66. Pyšek, P., Richardson, D. M. (2010). Invasive Species, Environmental Change and Management, and Health. *Annual Review of Environment and Resources*, 35(Volume 35, 2010), 25–55. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-033009-095548>
67. Redmond, C. M., Stout, J. C. (2018). Breeding system and pollination ecology of a potentially invasive alien *Clematis vitalba* L. in Ireland. *Journal of Plant Ecology*, 11(1), 56–63. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw137>
68. Rhee, E., Hunt, R., Thomson, S. J., Harris, D. M. (2022). SurferBot: A wave-propelled aquatic vibrobot. *Bioinspiration & Biomimetics*, 17(5), 055001. <https://doi.org/10.1088/1748-3190/ac78b6>
69. Richardson, D. M., Holmes, P. M., Esler, K. J., Galatowitsch, S. M., Stromberg, J. C., Kirkman, S. P., Pyšek, P., Hobbs, R. J. (2007). Riparian vegetation: Degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions*, 13(1), 126–139. <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00314.x>
70. Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. (2000). Naturalization and invasion of alien plants: Concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6(2), 93–107. <https://doi.org/10.1046/j.1472-4642.2000.00083.x>

71. Säumel, I., Kowarik, I. (2013). Propagule morphology and river characteristics shape secondary water dispersal in tree species. *Plant Ecology*, 214(10), 1257–1272. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0249-z>
72. Shtein, I., Bar-On, B., Popper, Z. A. (2018). Plant and algal structure: From cell walls to biomechanical function. *Physiologia Plantarum*, 164(1), 56–66. <https://doi.org/10.1111/ppl.12727>
73. Sierakowski, M., Hebda, G. (2024). *Stobrowski Park Krajobrazowy. Monografia przyrodnicza*. Uniwersytet Opolski. <https://repo.uni.opole.pl/info/book/UO7099deaf47c744c5a8042677aa06b036/>
74. Sikorska, D., Sikorski, P., Archiciński, P., Chormański, J., Hopkins, R. J. (2019). You Can't See the Woods for the Trees: Invasive *Acer negundo* L. in Urban Riparian Forests Harms Biodiversity and Limits Recreation Activity. *Sustainability*, 11(20), Artykuł 20. <https://doi.org/10.3390/su11205838>
75. Silvertown, J. (1985). Survival, Fecundity and Growth of Wild Cucumber, *Echinocystis lobata*. *Journal of Ecology*, 73(3), 841–849. <https://doi.org/10.2307/2260151>
76. Simberloff, D., Martin, J.-L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., Curchamp, F., Galil, B., García-Berthou, E., Pascal, M., Pyšek, P., Sousa, R., Tabacchi, E., Vilà, M. (2013). Impacts of biological invasions: What's what and the way forward. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(1), 58–66. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.07.013>
77. Smýkal, P., Vernoud, V., Blair, M. W., Soukup, A., Thompson, R. D. (2014). The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00351>
78. Souza, F. H. D. D., Marcos-Filho, J. (2001). The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. *Brazilian Journal of Botany*, 24, 365–375. <https://doi.org/10.1590/S0100-84042001000400002>
79. Stanković, V., Kuzmanović, N., Kabaš, E., Vukojičić, S., Lakušić, D., Jovanović, S. (2022). Established stands of the highly invasive *Echinocystis lobata* on the Ramsar sites of the southern part of the Pannonian Plain. *Botanica Serbica*, 46(2), Artykuł 2. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB2202197S>
80. Stromberg, J. C., Boudell, J. A., Hazelton, A. F. (2008). Differences in seed mass between hydric and xeric plants influence seed bank dynamics in a dryland riparian ecosystem. *Functional Ecology*, 22(2), 205–212. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2007.01375.x>
81. Tarabon, S., Bertrand, R., Lavoie, C., Vigouroux, T., Isselin-Nondedeu, F. (2018). The effects of climate warming and urbanised areas on the future distribution of *Cortaderia selloana*, pampas grass, in France. *Weed Research*, 58(6), 413–423. <https://doi.org/10.1111/wre.12330>
82. Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M. B., Sykes, M. T., Prentice, I. C. (2005). Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102(23), 8245–8250. <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>
83. Tokarska-Guzik, B., Bzdęga, K., Nowak, T., Urbisz, A., Węgrzynek, B., Dajdok, Z. (2015). *Propozycja listy roślin gatunków obcych, które mogą stanowić zagrożenie dla przyrody Polski i Unii Europejskiej*.
84. Vilà, M., Espinar, J. L., Hejda, M., Hulme, P. E., Jarošík, V., Maron, J. L., Pergl, J., Schaffner, U., Sun, Y., Pyšek, P. (2011). Ecological impacts of invasive alien plants: A meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecology Letters*, 14(7), 702–708. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01628.x>
85. Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Jarošík,

- V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., ... Settele, J. (2009). Alien species in a warmer world: Risks and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 24(12), 686–693. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.06.008>
86. Zając, A., Tokarska-Guzik, B., Zając, M. (2011). The role of rivers and streams in the migration of alien plants into the Polish Carpathians. *Biodiversity Research and Conservation*, 23, 43–56. <https://doi.org/10.2478/v10119-011-0012-z>
87. Zedler, J. B., Kercher, S. (2004). Causes and Consequences of Invasive Plants in Wetlands: Opportunities, Opportunists, and Outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23(5), 431–452. <https://doi.org/10.1080/07352680490514673>
88. Ziska, L. H. (2022). Plant Invasions, Rising CO₂, and Global Climate Change. W D. R. Clements, M. K. Upadhyaya, S. Joshi, A. Shrestha (Red.), *Global Plant Invasions* (s. 71–87). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-030-89684-3_4

Oświadczenia współautorów

Warszawa, 19.02.2026

Alicja Dołkin-Lewko

alicia_dolkin@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dołkin-Lewko A., Zajączkowska U. 2022, Threats to ecosystems and methods for controlling invasive vines in temperate forests. Sylwan, 166 (4): 267-282** indywidualny udział w jej powstaniu polegał na napisaniu samodzielnym przeprowadzeniu kompleksowego przeglądu literatury, opracowaniu koncepcji artykułu, przygotowaniu i napisaniu całości manuskryptu, pełnieniu funkcji autora korespondencyjnego, wprowadzeniu poprawek na podstawie uwag współautora i recenzentów.

Podpis

Alicja Dołkin-Lewko

Warszawa, 20.01.2026

Urszula Zajązkowska

urszula_zajazkowska@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dolkin-Lewko A., Zajązkowska U. 2022, Threats to ecosystems and methods for controlling invasive vines in temperate forests. Sylwan, 166 (4): 267-282** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na konsultacjach merytorycznych w zakresie tematyki pracy, zgłoszeniu uwag i sugestii dotyczących treści manuskryptu, akceptacji ostatecznej wersji artykułu przed złożeniem do druku.


Podpis

REVIEW PAPER

Threats to ecosystems and methods for controlling invasive vines in temperate forests

Alicja Dołkin-Lewko[✉], Urszula Zajączkowska

Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Faculty of Forestry, Department of Forest Botany,
ul. Nowoursynowska 159, 02-776 Warszawa, Poland

ABSTRACT

Climate change, attributable to anthropogenic greenhouse gas emissions, is widely believed to be one of Earth's greatest environmental threats. Forecasts from the literature indicate that the growing greenhouse effect will have a serious impact on the migrations of organisms, causing especial danger to forest ecosystems. Thus, better understanding of the biology of invasive plants, which pose the risk of significantly reduced biodiversity in forest ecosystems, becomes of special importance. Wetlands and river valleys, a significant part of which belong to Natura 2000 habitats, are particularly vulnerable to such invasions. In the case of forests, this situation occurs in riparian and alder carrs, where vines play an important role. This paper presents a review of the research on invasive species of vines that pose a threat to ecosystems in the temperate zone. *Celastrus orbiculatus*, *Clematis vitalba*, *Echinocystis lobata* and *Parthenocissus inserta* are climbers of importance for forestry and forest ecosystems. This paper also discusses current methods of controlling these species when they occur in forest communities. Some strategies these species use to spread and the threats they cause to forest communities are also described; the role of seeds and how they spread have been given special attention. An outline of a research strategy for the invasive species of wild climbing plants, the genomes of which, unlike the *Arabidopsis* model plant, are poorly known, is also presented. In such a situation the most effective approach seems to be to focus on kinetics and biomechanics of shoots and tendrils, the movements of which determine the potential for competition with autochthonic species.

KEY WORDS

Celastrus orbiculatus, *Clematis vitalba*, *Echinocystis lobata*, measures to limit spread, *Parthenocissus inserta*, threats of native forest communities

Introduction

Climate change is one of the greatest environmental threats on Earth in the 21st century, which results primarily from greenhouse gas emissions. Forecasts from the world literature predict that the intensifying greenhouse effect will lead to serious migrations of organisms, causing particular danger to forest ecosystems (Thuiller *et al.*, 2005). Thus, the problem of understanding the biology of growth and development of allochthonous invasive plants, which compete with native species and cause the risk of a significant reduction in biodiversity in forest ecosystems, acquires special importance (Huntley, 1991).

[✉]e-mail: alicja_dolkin@sggw.edu.pl

Received: 23 May 2022; Revised: 30 June 2022; Accepted: 1 July 2022; Available online: 11 August 2022

 Open access

©2022 The Author(s). <http://creativecommons.org/licenses/by/4.0>

For thousands of years man has contributed to changes in the natural environment. However, the beginning of these changes is usually considered to be the turn of the 15th to the 16th century, when intense geographical discoveries took place, and the period of great human migrations began. Plants migrated together with humans, settling new continents. Initially, foreign species were considered harmless and were widely introduced to crops. Currently, most woody invasive plants in the United States are believed to have been introduced for horticultural purposes (Reichard and White, 2001). Favourable growing conditions and lack of natural enemies caused these plants to spontaneously occupy new areas and limit the growth of native species (Kończowska, 2008). Nowadays, invasive alien species are one of the main threats to biodiversity (Genovesi, 2005; Tokarska-Guzik *et al.*, 2015).

Kowarik (1995) distinguished two phases of land occupation by alien species. The first consists of the slow colonization of new areas and the subsequent phase of rapid invasion. The length of these phases depends on the life cycle of a given plant. In recent decades, significant environmental changes have been observed around the world. Not only are parameters such as temperature and increasing carbon dioxide emissions being monitored, but increasing attention is also being paid to changes in native flora and fauna (Araujo and Rahbek, 2006). The most important factor in the establishment of alien species in a new site is the prevailing climate. Some of the plants brought to a new area are killed by drought or frost (Bradley *et al.*, 2009). Others, that originate from areas with similar conditions, become established and begin to colonize new areas. It is now thought that plant species may be harbingers of coming climate change due to their high potential to colonize new areas and damage native species (Clements and Ditommaso, 2011). Non-native plants often respond positively to disturbances associated with climate change, and some are more competitive due to increased carbon dioxide (Smith *et al.*, 2000; Ziska *et al.*, 2005; Thuiller *et al.*, 2006). Therefore, in the face of climate change, many invasive plant species will be in the process of developing appropriate adaptations (Davis and Shaw, 2001, Christmas *et al.*, 2016). This could lead to exponential population growth of alien species in the near future. Consequently, when assessing the threat of invasive species, their evolutionary potential must be considered (Clements and Ditommaso, 2011). For this assessment, species distribution models are used which suggest that the proportion of alien species, including invasive species, will increase with climate change. Appropriate management and protection planning are often crucial in conserving areas of special natural value (Vicente *et al.*, 2013). It is believed that alien species can lead to a complete disruption of the network of ecological relationships in an existing ecosystem (Faliński, 2004). The decrease in the number of native species, due to the appearance of alien newcomers, has its consequences in terms of ecology, but also poses a threat to the existing landscape (Hejda *et al.*, 2009).

Different types of wetlands, such as marshes, swamps, floodplain communities, and river valleys are particularly vulnerable to similar invasions. These provide favourable conditions for colonization due to the availability of water, light, and nutrients (DeFerrari and Naiman, 1994). A number of non-native wetland species form monotypes that alter plant community structure, reducing diversity and modifying nutrient cycles (Zedler and Kerche, 2004). This process is amplified near urban areas, where access to alien diaspores is virtually unlimited (Knapp *et al.*, 2010; Dyderski and Jagodziński, 2016). In the case of forest areas, a similar situation also arises in riparian communities, where plants from the vine group are common. This is related to disturbances in coastal zones, where coastal vegetation has been removed as a result of periodic flooding or anthropogenic disturbances. Invasive plants affect ecosystems through changes in the flow of energy and the cycling of matter, changes in habitat characteristics, and the use of available resources (Grašič *et al.*, 2019).

In Europe, the problem of invasive vine species is becoming increasingly important (Drake, 2009). Forecasts from the literature predict that the migration of organisms may pose a threat to forest ecosystems. Therefore, the problem of understanding the biology of growth and development of allochthonous invasive plants, which are competition for native species, is of special importance, causing the risk of a significant reduction in biodiversity in forest ecosystems. Currently, alien vines are found in many countries of Central and South-Eastern Europe, where they pose a threat and where effective methods of their control are sought (Sundarapandian *et al.*, 2015).

Invasive vines in temperate forests

One of the most important roles among invasive vines in forest ecosystems is assigned to the oriental bittersweet *Celastrus orbiculatus* Thunb., which is a naturally occurring vine in East Asia. It was brought to the U.S. in the 18th century as a decorative plant, but after some time it became a weed. Currently, it is an invasive species in the U.S. (Pande *et al.*, 2007) and New Zealand (Williams and Timmins, 2003). So far, this species has not posed a serious threat to European forests, but similar environmental conditions for plant growth in the temperate zone indicate that the risk of its appearance in Central Europe may occur relatively soon. Oriental bittersweet can damage trees by girdling or interfere with forest regeneration by shading smaller native seedlings and young trees. This plant remains in a dim place under the canopy for a very long time, and responds to canopy disturbance with rapid growth, often overtopping trees (Greenberg *et al.*, 2001; Leicht-Young *et al.*, 2009). It grows up to 12 m in height. The diameter of the trunk of this plant is about 5 cm, although specimens with DBH of 14 cm have been found. The flowers are set on short stalks in one or more inflorescences. Fruits are round, 6-8 mm in diameter. The seeds and fruits provide food for birds and mammals which could be the seed dispersal vector (Lafleur *et al.*, 2007). This vine is a threat to native flora and can often be found along roadsides and forest gaps (Dreyer *et al.*, 1987). This species has the ability to modify habitats. The presence of *C. orbiculatus* leads to higher soil pH and potassium, calcium and magnesium levels. It also exhibits a high range of tolerance to habitat fertility levels and light availability (Leicht-Young *et al.*, 2009). The rapid growth of this vine leads to problems in silviculture by arresting natural regeneration and seedling growth (McNab and Meeker, 1987). In addition, oriental bittersweet damages young hardwood stands by stem girdling, increasing the risk of damage, and eventually causing death (Putz, 1991).

In Central Europe, *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray, also known as wild cucumber, is considered one of the most dangerous invasive vines in forest ecosystems. It is a North American species, shown to be invasive in many countries (Tokarska-Guzik *et al.*, 2015; Ielciu *et al.*, 2017). It appeared in Europe at the turn of the 20th century. It was imported intentionally as a decorative plant and, at the same time, brought in with cotton shipments (Bagi and Böszörményi, 2008). The spontaneous appearance of this plant in Europe was found in the early 20th century. Currently, it is found in many central and southeastern European countries such as Lithuania (Gudzhinskas, 1989), Latvia (Rutkovska *et al.*, 2011), Ukraine (Konishchuk *et al.*, 2020), Russia (Vinogradova *et al.*, 2018), Romania (Ielciu *et al.*, 2017), Hungary (Bagi and Böszörményi, 2008), and Slovenia (Grašič *et al.*, 2019). It came to Poland around 1950, probably from Germany and Ukraine. The first records of this vine in the wild came from areas near Kraków and Lublin (Tokarska-Guzik, 2005). Currently, it is also on the list of Europe's 100 most invasive alien species (Drake, 2009; Vilà *et al.*, 2009). Over the past few decades, this species has significantly increased its area of distribution. Wild cucumber is an annual vine in the *Cucurbitaceae* family (Barber, 1909; Silvertown, 1985). It is a very light-demanding species. It severely limits the availability of light to native

species, preventing them from further growth. As it grows it climbs the surrounding herbaceous plants, shrubs, and trees. It is characterized by very rapid growth during the growing season (Klotz, 2009; Adamowski *et al.*, 2014). The stem grows to about 6-8 meters in length. The shoot is sparsely hairy with numerous branching tendrils. The tendrils, located at the angles of the leaves, grow to about 20 cm in length (Gerrath *et al.*, 2008) and 4 of them are gathered at a node. They constitute the primary climbing mechanism of this plant. When in contact with a support or another plant, it hooks onto it with its tendrils, which then take the form of a spring (Bagi and Böszörményi, 2008). Wild cucumber is a monoecious plant. It usually blooms from mid-June to August (Gerrath *et al.*, 2008). The plant reproduces solely by seeds, which mature in the fall and are released irregularly (Klotz, 2009). Most of them fall out of the fruit immediately after opening, the rest only after it dries (Dylewski *et al.*, 2018). Fresh, mature seeds are dormant and must undergo stratification for successful germination (Choate, 1940; Bagi and Böszörményi, 2008; Grašič *et al.*, 2019). The weight of one thousand seeds is between 256.8-293.0 g, the specific gravity is 1.0847-1.0979 g/cm³ (Bagi and Böszörményi, 2008). Seeds usually germinate near the mother plant (Dylewski *et al.*, 2018). They can also be carried by water currents, which allows for rapid colonization of successive shoreline sections (Dajdok and Kaçki, 2009; Klotz, 2009; Adamowski *et al.*, 2014; Grašič *et al.*, 2019). The seed lifespan is more than one year (Klotz, 2009). *E. lobata* prefers riverine woodland and anthropogenic habitats. Despite its wide range of occurrence, the greatest threat to native biodiversity occurs in riverside herbaceous areas and riparian edges (Priede, 2008; Kołaczowska, 2010, 2012), of which a significant portion is included in Natura 2000 habitats (Kołaczowska, 2016).

The old man's beard *Clematis vitalba* L. is a vine in the *Ranunculaceae* family, native to Britain, Central and Southern Europe, and the Caucasus (Hill *et al.*, 2001). It is a woody, perennial, deciduous vine and has been introduced as an ornamental plant in gardens worldwide (Redmond and Stout, 2018). This plant produces bright flowers that bloom between July and September (Hill *et al.*, 2001). Stems can grow an average of 2.3 m in 1 year, producing 20 new nodes. The plant spreads by seed and adventitious roots. The average seed-fall is 65 seeds/m² in 1 year and the estimated life of seed in the soil is 8-10 years (Gourlay *et al.*, 2000). Its seeds are dispersed by the wind; thus it is possible to spread diaspores from gardens and establish new populations in the wild. It is considered an invasive species in many countries (Hill *et al.*, 2001). It has become a well-known invasive plant threatening the existence of many New Zealand native forest remnants. The old man's beard is responsible for causing structural changes to forest canopies and facilitates the establishment of other invasive plants (Ogle *et al.*, 2000). The vine climbs forest trees, forming a dense canopy, which can reduce healthy forest to a low thicket of vines (Gourlay *et al.*, 2000). The seeds of this species show a high degree of embryo dormancy, which is a common feature of many invasive species occupying new areas. The main factors regulating the awakening of the embryos are light and temperature. Requiring coolness for germination has obvious potential ecological benefits for species growing in seasonal climates, delaying germination until after winter when temperatures are more suitable for seedling growth and survival (Bungard *et al.*, 1997). It seems that the ecological importance of the light requirement for germination is primarily related to the avoidance of too deep germination in the soil, which could be an important mechanism for detecting crown gaps, allowing seeds to grow in a more favourable environment for plants (Grime *et al.*, 1981; Bungard *et al.*, 1997). The plant colonizes forest edges where there is plenty of light, and moves towards the center of the forest as the outer trees fall over. It accesses forests along roads, waterways, and other gaps. It can also be found along riverbanks and in gardens and shelterbelts. The development of seedlings under the canopy of the stand is also observed, which may suggest the dispersal of seeds by animals (Bungard *et al.*, 1997).

The old man's beard prefers the habitats of natural and plantation forests, riverbanks, agricultural areas, coastland, grasslands, riparian zones, disturbed sites, shrublands, and urban areas (Gourlay *et al.*, 2000; Sundarapandian *et al.*, 2015).

Parthenocissus inserta (A.Kern.) Fritsch, also known as thicket creeper, false Virginia creeper, woodbine, or grape woodbine, is a woody vine native to North America. It was introduced to Europe as an ornamental climber, where it then spread to neighboring areas and is now seen in many European countries (Vegh *et al.*, 2015). It occurs mainly in deciduous forests, where it climbs adjacent trees or covers the vegetation of the forest floor. It is also found as a shrub plant in urban areas in less intensively developed places (Zieliński *et al.*, 2012). *P. inserta* penetrates natural, semi-natural, and disturbed communities (Kozlovskiy *et al.*, 2020). It is a sprawling woody vine, which usually climbs to the height of 15-20 m (Zieliński *et al.*, 2012; Kozlovskiy *et al.*, 2020). It is characterized by rapid growth of 1-2 m per year (Sołtys-Lelek and Barabasz-Krasny, 2010). In riparian forests the vine creates a vast patch where it dominates, displacing other species from the native plant layer. On the riverbanks, it forms dense thickets to occupy a vacant niche. In the riparian forest, being the only representative of understory vegetation, it climbs along the tree trunks of the first and second stratum. In the lower part, the shoots branch little and lack leaves. In the crowns at illuminated places, they intensely branch, forming a dense leaf mosaic. This vine is a competitor for light with the tallest trees (Kozlovskiy *et al.*, 2020). It employs small, branched tendrils with twining tips to latch on to existing supports and other plants. The leaves are compound, with five leaflets. The flowers are small and greenish, produced in clusters in late spring, and mature in late summer or early fall into small blue-black berries (Zieliński *et al.*, 2012). *P. inserta* is closely related and often confused with *P. quinquefolia* (L.) Planch (Virginia creeper). They differ in the way of climbing and the construction of the tendrils. *P. inserta*, unlike *P. quinquefolia*, lacks tendrils, terminating in an adhesive disc. Consequently, it only climbs bushes and trees, avoiding smooth surfaces (Gerrath and Posluszny, 1989; Kozlovskiy *et al.*, 2020). *P. inserta* is a very temperature-resistant species – it tolerates temperatures to -30°C . It is also drought tolerant. It grows well and develops without watering, tolerates drought without damaging the aboveground organs. Reversible wilting of some leaves is observed. Buds and seeds develop normally the following year after the drought. Self-seeding is recorded only in damp, shaded places (floodplains, ravines, and gullies, ditches, shrubbery). *P. inserta* seeds collected in the oak forest have the following characteristics: the weight of 1000 seeds was 28.1 ± 1.1 g, laboratory germination 62%. Studies have shown that the duration of cold stratification (temperature $0-5^{\circ}\text{C}$) for seed germination should be at least 75 days, although seeds stored for 100 days are most effective. (Kozlovskiy *et al.*, 2020). The species reproduces by seeds and rooting shoots. The dispersion of seeds occurs with the participation of wind (anemochory), with water (hydrochory), spontaneously (autochory), or with the participation of animals (zoochory) (Sołtys-Lelek and Barabasz-Krasny, 2010; Kozlovskiy *et al.* 2020). However, in the presence of other fruits, *P. inserta* berries are not readily eaten by birds. Most of the berries fall off the crowns of trees during the winter, forming temporary seed banks from which new plants germinate in the spring (Tomson and Grime, 1979; Kozlovskiy *et al.*, 2020).

Measures to limit spread in forests

Oriental bitter-sweet is highly competitive with native vegetation and potentially difficult to manage in forests; therefore, various control methods are being examined (McNab and Loftis, 2002). Biological enemies of this plant include sac fungi: *Microsphaera celastri* Y.N. Yu & Y.Q. Lai, *Uncinula sengokui* Salm., *Amazonia celastri* Y.X.Hu & B.Song) and insects: *Hypothenemus eruditus*

Table 1.

List of invasive vine species with details on their nativity, continents invaded, habitat ecology, impacts on ecosystems, and control measures, in various studies

Species	Family	Native continent	Continent(s)/ area invaded	Habitat	Impacts on ecosystem	Control measures	Sources
<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb.	Celastraceae	Asia	North America, Oceania	Agricultural areas, coastland, northern hardwood forest, grasslands, riparian zones, disturbed sites, shrublands, urban areas	Seeds have a high ability to germinate under a variety of light conditions, affects higher soil pH and potassium, calcium, and magnesium levels, exhibits a high range of tolerance to habitat fertility levels and light availability	Mechanical, chemical, and biological	Sundarapandian <i>et al.</i> , 2015; Dreyer <i>et al.</i> , 1987 Leicht-Young <i>et al.</i> , 2009
<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & Gray	Cucurbitaceae	North America	Europe	Rush, scrub, riverine woodland habitats, anthropogenic habitats, riverside herbaceous areas, mountain herb fringes, riparian herb fringes, looded silty river banks and riparian forests	Limits the availability of light to native species preventing them from further growth	Mechanical, chemical, and biological methods to a very limited extent	Priede, 2008; Kolačzkowska, 2010, 2012, 2016; Silvertown, 1985; Protopopova <i>et al.</i> , 2015
<i>Clematis vitalba</i> L.	Ranunculaceae	Asia, Europe	Oceania, North America	Agricultural areas, coastland, forests, grasslands, riparian sites, disturbed sites, shrublands, urban areas	Limits the availability of light for the tallest trees, forming a dense, light absorbing canopy that suppresses all vegetation beneath it and causes breakage of branches	Mechanical, chemical, and biological	Gourlay <i>et al.</i> , 2000; Sundarapandian <i>et al.</i> , 2015; Redmond and Stout, 2018
<i>Parthenocissus inserta</i> (A.Kern.) Fritsch	Vitaceae	North America	Europe	Anthropogenic habitats, urban areas, ruderal habitats, riverside areas, forest edge, riparian forests, peat bogs, urban forests, parks, gardens, public squares, in the courtyards of high-rise and private residential developments, country cottage partnerships, cemeteries	Causes deformation of trees and shrubs, limits the availability of light for seedlings and undergrowth species, has allelopathic properties, deforms plant communities	Wika and Gorczyca, 2006; Kozlovskiy <i>et al.</i> , 2020	

Westw., *Plinactus bicoloripes* Scott, *Unaspis euonymi* (Comstock), *Trioza celastrae* Li, *Yponomeuta sociatus* Moriuti (Lynch, 2009). Methods of controlling this vine include mechanical and chemical treatments. Young populations are controlled treated by cutting and applying triclopyr herbicide to the regrowth about a month later. Larger vines can be pruned, and the stump treated with the herbicide triclopyr (Dreyer, 1994; Mervosh and Gumbart, 2015).

Due to the high risk of *E. lobata* in Poland, there are treatments aimed at limiting its occurrence, primarily in forest areas, especially those under protection. Control treatments include mechanical and chemical methods. Mechanical methods involve pulling and mowing plants before they produce seeds. The best results are obtained by pulling out young seedlings in the spring. During this period they are easy to locate and remove. These treatments should be repeated annually, and the removed plants burned outside protected areas to reduce the risk of further spread. Chemical methods involve applying substances containing glyphosate to the plant, preferably in early spring (Kołaczkowska, 2016). However, the use of chemical methods, especially in forested areas and near water, is highly controversial and prohibited in many European countries (Starfinger *et al.*, 2003). In the U.S., natural enemies of the plant such as the beetle *Acalymma vittata* (F.) (Coleoptera: *Chrysomelidae*) have been reported to limit its spread (Silvertown, 1985). In Europe, no insect species have yet been known to be effective as a biological method for the control and reduction of *E. lobata* (Buszko, 2015). However, it has been noted that rodents and birds may be involved in the reduction of seeds that are their potential food, but on the other hand, contributing to their dispersal by carrying and collecting them (Dylewski *et al.*, 2019).

Old man's beard *C. vitalba* has an adverse effect in lowland forests that can be attributed to the high biomass accumulation of the vine in the treetops. Controlling the impact of such an expansive plant using classical biological control is difficult because of the plant's ability to produce so many wind-born seeds. Known effective biological control agents include *Phytomyza vitalbae* Kaltenbach. Studies have shown that development of a *P. vitalbae* population can effectively limit the growth of old man's beard. Flies are abundant in early spring when plant growth is fastest and can therefore have a greater effect on plant growth (Gourlay *et al.*, 2000; Hill *et al.*, 2001; Paynter *et al.*, 2008). Other potential species, such as *Xylocleptes bispinus* (Duftschm.) and *Colletotrichum gloeosporioides* (Penz.) Penz. & Sacc., have been effective in reducing the occurrence of old man's beard, but since it is not the sole host, they may have negative effects on other *Clematis* spp. (Gourlay *et al.*, 2000). Mechanical methods consist of cutting the vine shoot at a height from the ground of 1 m and then painting the stumps with a combination of 2,4,5-T and Multi-film penetrant (Smith, 1984). Old man's beard regrowth should be controlled by hand and/or by spot-spraying by substances containing 1% glyphosate (Ogle *et al.*, 2001).

Parthenocissus inserta is a competitor for native vegetation and hinders its development by entangling with meandering shoots and shading the forest floor. Elimination of *P. inserta* should be done mechanically by mowing and uprooting, especially of young specimens. Due to frequent coexistence with other species, chemical methods are not recommended. The cultivation of *P. inserta* should be avoided in the vicinity of commercial and natural forests, protected areas and their surroundings, and watercourses. It is recommended that acoustic screens, openwork structures, and buildings should not be planted with this vine (Stalmachová *et al.*, 2019). The mechanical method involves cutting the shoots just above the ground surface (e.g., with a brush cutter), and then removing the drying mass from the supports (e.g., trees and shrubs) and the ground surface. Then all rooted parts of the species should be pulled out along with any new individuals that appear in order to prevent the seed bank from remaining in the soil. This

species should be controlled for at least 3-4 seasons. Another measure to limit the spread of the plant is the removal of seedlings and weeding of the regrown plants by hand (Krzysztofiak *et al.*, 2018).

Discussion

Over the past few decades, ecologists have been interested in how invasive plants affect ecosystems. Negative interactions between non-native and native species in forests are an important topic in ecosystem research (Mack *et al.*, 2000). It is believed that mature and old forests do not contain numerous invasive vines, because their development is limited by the low level of light reaching the forest floor (Brothers and Spingarn, 1992). In studies by Pavlovic and Leicht-Young

Table 2.

List of invasive vines species with a description of the different methods of controlling them in various studies

Species	Mechanical method	Chemical method	Biological method
<i>Celastrus orbiculatus</i> Thunb.	cutting down plants (Dreyer, 1994)	applying triclopyr herbicide (Dreyer, 1994; Mervosh and Gumbart, 2015)	sac fungi (Lynch, 2009): – <i>Microsphaera celastris</i> , – <i>Uncinula sengokui</i> – <i>Amazonia celastris</i> insects (Lynch, 2009): – <i>Hypothenemus eruditus</i> , – <i>Plinactus bicoloripes</i> – <i>Unaspis euonymi</i> – <i>Trioza celastrae</i> – <i>Yponomeuta sociatus</i> birds (Lafleur <i>et al.</i> , 2007): – <i>Sturnus vulgaris</i> – <i>Turdus migratorius</i>
<i>Echinocystis lobata</i> (Michx.) Torr. & Gray	pulling and mowing plants before they produce seeds pulling out young seedlings (Kołaczkowska, 2016)	applying glyphosate herbicide (Kołaczkowska, 2016)	insects (Silvertown, 1985): – <i>Acalymma vittata</i> mammals (Dylewski <i>et al.</i> , 2019): – rodents virus (Rist and Lorbeer, 1989) – <i>Cucumber Mosaic Virus</i>
<i>Clematis vitalba</i> L.	cutting the vine shoot at a height between the ground level and 1 m (Smith, 1984) pulling out young seedlings by hands (Ogle <i>et al.</i> , 2001)	spraying or painting the stumps with a combination of 2,4,5-T and Multi-film penetrant (Smith, 1984) spot-spraying by substances containing 1% glyphosate (Ogle <i>et al.</i> , 2001)	insects (Gourlay <i>et al.</i> , 2000): – <i>Phytomyza vitalbae</i> – <i>Monophadnus spinolae</i> – <i>Xylocleptes bispinus</i> – <i>Thyris fenestrella</i> – <i>Horisme vitalbata</i> – <i>Melanthia procellata</i> fungi (Gourlay <i>et al.</i> , 2000): – <i>Phoma clematidina</i> – <i>Colletotrichum gloeosporioides</i>
<i>Parthenocissus inserta</i> (A.Kern.) Fritsch	mowing and uprooting, especially of young specimens (Stalmachová <i>et al.</i> , 2019) cutting the shoots just above the ground surface (Krzysztofiak <i>et al.</i> , 2018)	not recommended (Stalmachová <i>et al.</i> , 2019)	no data

(2011) on the vines of the southern region of Lake Michigan in mature and old forests, *Celastrus orbiculatus* was present in 30% of the research areas. This species was observed on tree trunks and in a few cases reached the canopy. It was mainly a component of the ground layer. *C. orbiculatus* is considered a serious threat to mature forests as it will persist in the ground layer until a canopy gap or other disturbance provides light. It will then rise to the canopy level and damage mature trees in the stand. As a result, forests in which this vine is present should be monitored by land managers so that the vine can be effectively controlled in times of low density and limited range.

The old man's beard *C. vitalba* is one of the most problematic invasive species in New Zealand's forests. Many ecological and governmental communities are looking for effective ways to control this vine using mainly mechanical and chemical methods (Ogle *et al.*, 2001). In the studies of Bungard *et al.* (2012), no old man's beard was observed in the preserved fragments of the natural forest. On the other hand, this creeper appeared in disturbed parts, most often in gaps in the stand, where the light level exceeded 5%. Many species of invasive vines use the gaps in the stand to grow and, consequently, expand their range and drown out the existing vegetation.

Riparian zones of forest vegetation play an important role in the structure and functions of aquatic ecosystems as the most fertile and productive parts of the landscape (Naiman *et al.*, 1993). Disturbances to riparian zones increase their vulnerability to invasion by alien plant species, through transport of propagules by water currents (Richardson *et al.*, 2007). The wild cucumber *E. lobata* has significantly increased its range in recent years, as a result of the transmission of seeds by water currents. In studies by Dyderski and Jagodziński (2016), over a period of 30 years wild cucumber appeared on more than 80% of the studied areas, in places where it had not been recorded before. In studies by Kopeć *et al.* (2014) on the response of floodplain vegetation to hydroengineering and climatic pressure, an increase in wild cucumber in the alder carrs *Ribeso nigri-Alnetum* was demonstrated; the species was maintained in the disturbed vegetation of riparian forest *Poo trivialis-Alnetum*. In research by Borisova (2011) on invasive species of the Upper Volga River, it was found that wild cucumber is one of the most aggressive plants and plays the role of a transformer. It has established itself in various natural ecotypes and is abundant in damaged habitats. This species shows a wide spectrum of adaptive responses, high ecological plasticity, high seed productivity, and stability to adverse environmental factors. Research by Protopopova *et al.* (2015) has shown that wild cucumber belongs to the group of transformer plants and changes plant phytocoenoses, floristic composition, and structure of such communities as river-bank willow thickets, alder forests, and floodplain meadows, suppressing the aboriginal species and preventing initial plant communities from recovery.

Parthenocissus inserta is present in natural and semi-natural habitats, especially the outskirts of populated areas, abandoned parks, and old plantings (Panasenko and Anishchenko, 2018). Research by Kozlovskiy *et al.* (2020) showed that this species of vines is a sub-edificator in riparian forests in the herbaceous layer. It is the dominant element and creates a stable plant community. It is often the only component of the undergrowth layer from where it grows into other trees with which it competes for light. This species changes the nature of forest biocoenoses over large areas. According to research by Panasenko and Anishchenko (2018), an indicator of a successful invasion by this vine in forest communities is the formation of syn-taxonomically valid plant variants of *Corylo avellanae-Pinetum sylvestris*.

The seeds of many invasive species require periodic cooling. For example, seeds of old man's beard germinate best with periodic cooling and more than 5% light availability (Bungard

et al., 2012), and the seeds of wild cucumber need at least 3-6 weeks to germinate effectively (Bagi and Böszörményi, 2008). Likewise, *P. inserta* only sprouts after 75 days of coolness (Kozlovskiy *et al.*, 2020). The dormancy of the embryos is of great evolutionary importance, especially if it concerns species from a temperate climate, where there is seasonality. This allows these seeds to overwinter through an unfavorable period, then germinate in optimal conditions, ahead of native species. Another feature of the seeds of invasive species is the long viability of the seeds, 8-10 years for old man's beard (Gourlay *et al.*, 2000), and more than one year for wild cucumber (Klotz, 2009). A high level of wild cucumber seed production, where one plant is able to produce 40-160 seeds, and a high germination capacity of about 70% favours the spread of the species and its rapid growth, which, together with the simple provision of conditions necessary for growth, leads to the displacement of other species (Protopopova *et al.*, 2015). This allows it to survive unfavourable periods of drought or cold and to germinate in the next growing season.

There is a lot of research into methods of controlling invasive vine species. Most of the research has been focused on mechanical methods, which are mainly limited to cutting whole plants or uprooting young seedlings (Smith, 1984; Dreyer, 1994; Ogle *et al.*, 2001; Kołaczowska, 2016; Krzysztofiak *et al.*, 2018; Stalmachová *et al.*, 2019). However, these methods are not very effective and to a large extent limited, seeing that these invasive climbing plants persist in forest ecosystems. Many of these vines are associated with aquatic and naturally valuable habitats, where the possibility of using chemical methods is significantly limited (Starfinger *et al.*, 2003). The current known biological methods are not always applicable, and it is necessary to conduct a detailed examination of the organisms intended to fight a given species in terms of potential damage to the natural environment (Lynch, 2009). Uncontrolled expansion of invasive species, especially in areas with strong anthropogenic pressure, may result in unfavourable natural succession and, consequently, destabilization of the ecological system in a given area (Fortuna-Antoszkiewicz *et al.*, 2008). Many invasive vines pose a threat to native plant species. Therefore, it is essential to develop effective control methods to limit the expansion of these species. In recent decades, in the literature on plant biology, attention has been directed mainly to molecular and biochemical studies, conducted primarily on taxa with a fairly well-studied genome, *i.e.*, numerous mutants of the model plant *Arabidopsis*, as well as various varieties of cultivated plant species of fundamental importance for agriculture. In the case of work on wild climbing species, with the character of invasive plants, whose genome is usually very poorly understood, it seems more expedient to apply a different strategy. In this situation, it seems most effective to focus on problems related to kinetics and biomechanics, shoots and tendrils, whose movements determine the possibility of competition with indigenous species (unpublished data of the Department of Forest Botany of the Warsaw University of Life Science – SGGW). They provide an opportunity for a detailed study of the mechanisms of growth of these vines and analysis of the geometry of its movements, which in the future may be used to develop effective methods of control, especially when vines invade areas of particular natural value.

Authors' contributions

A.D.-L. – the research concept, manuscript preparation, manuscript corrections; U.Z. – manuscript corrections, supervision. All authors have read and agreed to the published version of the manuscript.

Conflicts of interest

The authors declare no conflict of interest.

Funding

This research received no external funding.

Reference

- Adamowski, W., Bomanowska, A., Kołaczowska, E., Michalska-Hejduk, D., Kopeć, D., Bednarek, A., 2014. Charakterystyka wybranych inwazyjnych gatunków roślin. Gatunki jednoroczne. In: D. Michalska-Hejduk, A. Otręba, eds. *Inwazyjne gatunki roślin w Kampinoskim Parku Narodowym i w jego sąsiedztwie*. Warszawa: KPN, pp. 37-41.
- Araujo, M.B., Rahbek, C., 2006. How does climate change affect biodiversity? *Science*, 313: 1396-1397. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.1131758>.
- Bagi, I., Böszörményi, A., 2008. Wild Cucumber. In: Z. Botta-Dukát, L. Balogh, eds. *The most important invasive plants in Hungary*. Vácrtót: HAS Institute of Ecology and Botany, pp. 103-114.
- Barber, K.G., 1909. Comparative histology of fruits and seeds of certain species of Cucurbitaceae. *Botanical Gazette*, 47 (4): 263-310. Available from <https://www.jstor.org/stable/pdf/2467282.pdf> [accessed: 15.09.2021].
- Borisova, E.A., 2011. Patterns of invasive plant species distribution in the Upper Volga Basin. *Russian Journal of Biological Invasions*, 2 (1): 1-5. DOI: <https://doi.org/10.1134/s2075111711010024>.
- Bradley, B.A., Oppenheimer, M., Wilcove, D.S., 2009. Climate change and plant invasion: restoration opportunities ahead? *Global Change Biology*, 15: 1511-1521. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01824.x>.
- Brothers, T.S., Spingarn, A., 1992. Forest fragmentation and alien plant invasion of central Indiana old-growth forests. *Conservation Biology*, 6 (1): 91-100. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.610091.x>.
- Bungard, R.A., Daly, G.T., McNeil, D.L., Jones, A.V., Morton, J.D., 1997. Clematis vitalba in a New Zealand native forest remnant: does seed germination explain distribution? *New Zealand Journal of Botany*, 35 (4): 525-534. DOI: <https://doi.org/10.1080/0028825X.1987.10410176>.
- Buszko, J., 2015. Możliwość zwalczania roślin inwazyjnych przez owady. In: L. Krzysztofiak, A. Krzysztofiak, eds. *Inwazyjne gatunki obcego pochodzenia zagrożeniem dla rodzimej przyrody*. Krzywe: Stowarzyszenie „Człowiek i Przyroda”, pp. 143-151.
- Choate, H.A., 1940. Dormancy and germination in seeds of *Echinocystis lobata*. *American Journal of Botany*, 27 (3): 156-160. DOI: <https://doi.org/10.2307/2436478>.
- Christmas, M.J., Breed, M.F., Lowe, A.J., 2016. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conservation Genetics*, 17 (2): 305-320. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10592-015-0782-5>.
- Clements, D.R., Ditommaso, A., 2011. Climate change and weed adaptation: can evolution of invasive plants lead to greater range expansion than forecasted? *Weed Research*, 51 (3): 227-240. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-3180.2011.00850.x>.
- Dajdok, Z., Kącki, Z., 2009. Koleczurka klapowana *Echinocystis lobata*. In: Z. Dajdok, P. Pawlaczek, eds. *Inwazyjne gatunki roślin ekosystemów mokradłowych Polski*. Świebodzin: Wyd. Klubu Przyrodników, pp. 38-41.
- Davis, M.B., Shaw, R.G., 2001. Range shifts and adaptive responses to Quaternary climate change. *Science*, 292 (5517): 673-679. DOI: <https://doi.org/10.1126/science.292.5517.673>.
- DeFerrari, C.M., Naiman, R.J., 1994. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science*, 5 (2): 247-258. DOI: <https://doi.org/10.2307/3236157>.
- Drake, J.A., 2009. Handbook of Alien Species in Europe. Berlin: Springer, 399 pp.
- Dreyer, G.D., 1994. Element Stewardship Abstract for *Celastrus orbiculata*. In: J.M. Randall, ed. *The Nature Conservancy*, Davis, CA, pp. 1-11.
- Dreyer, G.D., Baird, L.M., Fickler, C., 1987. *Celastrus scandens* and *Celastrus orbiculatus*: comparisons of reproductive potential between a native and an introduced woody vine. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 114 (3): 260-264. DOI: <https://doi.org/10.2307/2996463>.
- Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2016. Patterns of plant invasions at small spatial scale correspond with that at the whole country scale. *Urban Ecosystems*, 19 (2): 983-998. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11252-015-0524-y>.
- Dylewski, Ł., Mackowiak, Ł., Myczko, Ł., 2018. Physical defence of the wild cucumber *Echinocystis lobata* in an invasive range changing seed removal by rodents. *Plant Ecology*, 219 (7): 863-873. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11258-018-0842-2>.
- Dylewski, Ł., Myczko, Ł., Pearson, D.E., 2019. Native generalist consumers interact strongly with seeds of the invasive wild cucumber (*Echinocystis lobata*). *NeoBiota*, 53: 25-39. DOI: <https://doi.org/10.3897/neobiota.53.37431>.
- Faliński, J.B., 2004. Inwazje w świecie roślin: mechanizmy, zagrożenia, projekt badań. Białowieża: Stacja Geobotaniczna. Warszawa: Wyd. Uniwersytetu Warszawskiego, 31 pp.
- Fortuna-Antoszkiewicz, B., Łukaszewicz, J., Rosłon-Szeryńska, E., Wysocki, C., Wiśniewski, P., 2018. Invasive species and maintaining biodiversity in the natural areas-rural and urban-subject to strong anthropogenic pressure. *Journal of Ecological Engineering*, 19 (6): 14-23. DOI: <https://doi.org/10.12911/22998993/92888>.
- Genovesi, P., 2005. Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions*, 7 (1): 127-133. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-004-9642-9>.

- Gerrath, J.M., Guthrie, T.B., Zitnak, T.A., Posluszny, U., 2008. Development of the axillary bud complex in *Echinocystis lobata* (Cucurbitaceae): interpreting the cucurbitaceous tendrils. *American Journal of Botany*, 95 (7): 773-781. DOI: <https://doi.org/10.3732/ajb.2007362>.
- Gerrath, J.M., Posluszny, U., 1989. Morphological and anatomical development in the Vitaceae. III. Vegetative development in *Parthenocissus inserta*. *Canadian journal of botany*, 67 (3): 803-816.
- Gourlay, A.H., Wittenberg, R., Hill, R.L., Spiers, A.G., Fowler, S.V., 2000. The biological control programme against *Clematis vitalba* in New Zealand. In: N. R. Spencer ed. Proceedings of the X international symposium on biological control of weeds. Montana State University Bozeman, Montana, USA. pp. 709-718.
- Grašič, M., Piberčnik, M., Zelnik, I., Abram, D., Gaberščik, A., 2019. Invasive Alien Vines Affect Leaf Traits of Riparian Woody Vegetation. *Water*, 11 (11): 2395. DOI: <https://doi.org/10.3390/w11112395>.
- Greenberg, C.H., Smith, L.M., Levey, D.J., 2001. Fruit Fate, Seed Germination and Growth of an Invasive Vine – an Experimental Test of 'sit and Wait' Strategy. *Biological Invasions* 3: 363-372. DOI: <https://doi.org/10.1023/A:1015857721486>.
- Grime, J.P., Mason, G., Curtis, A.V., Rodman, J., Band, S.R., 1981. A comparative study of germination characteristics in a local flora. *The Journal of Ecology*, 69: 1017-1059. DOI: <https://doi.org/10.2307/323615710.2307/2259651>.
- Gudzinski, Z.A., 1989. New adventitious plant species for the Lithuanian flora. *Botanicheskii Zhurnal*, 74 (10): 1499-1504.
- Hejda, M., Pyšek, P., Jarošík, V., 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *Journal of Ecology*, 97 (3): 393-403. DOI: <https://doi.org/10.2307/323615710.1111/j.1365-2745.2009.01480.x>.
- Hill, R.L., Wittenberg, R., Gourlay, A.H., 2001. Biology and host range of *Phytomyza vitalbae* and its establishment for the biological control of *Clematis vitalba* in New Zealand. *Biocontrol Science and Technology*, 11 (4): 459-473. DOI: <https://doi.org/10.2307/323615710.1080/09583150120067490>.
- Huntley, B., 1991. How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. *Annals of Botany* [online], 67 (1): 15-22. Available from <https://www.jstor.org/stable/42758387> [accessed: 10.01.2022].
- Ielciu, I.L., Vlase, L., Frederich, M., Hanganu, D., Păltinean, R., Ciekiewicz, E., Olah, N.K., Gheldiu, A.M., Crișan, G., 2017. Polyphenolic profile and biological activities of the leaves and aerial parts of *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray (Cucurbitaceae). *Farmacia*, 65 (2): 179-183. Available from <http://hdl.handle.net/2268/211459> [accessed: 16.09.2021].
- Kopec, D., Ratajczyk, N., Wolańska-Kamińska, A., Walisch, M., Kruk, A., 2014. Floodplain forest vegetation response to hydroengineering and climatic pressure – A five decade comparative analysis in the Bzura River valley (Central Poland). *Forest Ecology and Management*, 314: 120-130. DOI: <https://doi.org/10.2307/323615710.1016/j.foreco.2013.11.033>.
- Klotz, S., 2009. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray, wild cucumber (Cucurbitaceae, Magnoliophyta). In: P.E., Hulme, W. Nentwig, P. Pyšek, M. Vilà, eds. *Handbook of alien species in Europe. DAISIE Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology 3*. Dordrecht: Springer, p. 347.
- Knapp, S., Kühn, I., Stolle, J., Klotz, S., 2010. Changes in the functional composition of a Central European urban flora over three centuries. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 12 (3): 235-244. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2009.11.001>.
- Kończakowska, E., 2008. Inwazje obcych gatunków roślin-problem naukowy i praktyczny. *Polish Geographical Review*, 80 (1): 55-73. Available from https://rcin.org.pl/igipz/Content/88/2008_tom_80_zeszyt_1.pdf#page=54 [accessed: 16.09.2021].
- Kończakowska, E., 2010. Obce inwazyjne gatunki roślin w krajobrazie dolin Świdra i Rządzy. *Prace Komisji Krajobrazu Kulturowego*, 13: 152-163. Available from <https://yadda.icm.edu.pl/baztech/element/bwmeta1.element/baztech-61229a28-23e0-4e68-a661-7aaba581e4a7> [accessed: 20.09.2021].
- Kończakowska, E., 2012. Siedliskowo-ekologiczne wzorce występowania obcych inwazyjnych gatunków roślin w dolinach małych rzek wschodniego Mazowsza. Wybrane aspekty. *Studia i Materiały Centrum Edukacji Przyrodniczo Leśnej*, 14 (33): 270-278.
- Kończakowska, E., 2016. Kolczurka klapowana *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray. In: A. Obidziński, E. Kończakowska, A. Otręba, eds. *Metody zwalczania obcych gatunków roślin występujących na terenie Puszczy Kampinoskiej*. Izabelin-Kraków: Wydawnictwo BioDar, pp. 9-13.
- Konishchuk, V.V., Solomakha, I.V., Mudrak, O.V., Mudrak, H.V., Khodyn, O.B., 2020. Ecological impact of phytovasions in Ukraine. *Ukrainian Journal of Ecology*, 10 (3): 69-75. DOI: https://doi.org/10.15421/2020_135.
- Kowarik, I., 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: P. Pyšek, K. Prach, M. Rejmánek, M. Wade eds. *Plant invasions: general aspects and special problems*. Amsterdam: SPB Academic Publishing, pp. 15-38.
- Kozlovskiy, B.L., Fedorinova, O.I., Kuropyatnikov, M.V., 2020. Invasion of the *Parthenocissus inserta* (Kern.) K. Fritsch. in Floodplain Forests of Rostov Oblast. *Russian Journal of Biological Invasions*, 11: 41-46. DOI: <https://doi.org/10.1134/S2075111720010075>.

- Krzysztofciak, A., Śliwiński, M., Danielewicz, W., 2018. Karta informacyjna gatunku: winobluszcz zaroślowy (*Parthenocissus inserta* (A.Kern.) Fritsch). In: B. Tokarska-Guzik, W. Solarz, K. Mazurska, Z. Dajdok, A. Urbisz, H. Okarma, eds. *Analiza stopnia inwazyjności gatunków obcych w Polsce wraz ze wskazaniem gatunków istotnie zagrażających rodzimej florze i faunie oraz propozycją działań strategicznych w zakresie możliwości ich zwalczania*. Katowice-Kraków. Available from http://projekty.gdos.gov.pl/files/artykuly/127080/Parthenocissus-inserta_winobluszcz-zaroslowy_KG_WWW_icon.pdf [accessed: 15.01.2022].
- Lafleur, N.E., Rubega, M.A., Elphick, C.S., 2007. Invasive fruits, novel foods, and choice: an investigation of European starling and American robin frugivory. *The Wilson Journal of Ornithology*, 119 (3): 429-438. DOI: <https://doi.org/10.1676/05-115.1>.
- Leicht-Young, S.A., O'Donnell, H., Latimer, A.M., Silander, J.A., 2009. Effects of an invasive plant species, *Celastrus orbiculatus*, on soil composition and processes. *The American Midland Naturalist*, 161 (2): 219-231. DOI: <https://doi.org/10.1674/0003-0031-161.2.219>.
- Lynch, A.L., 2009. Investigating distribution and treatments for effective mechanical and herbicide application for controlling oriental bittersweet (*Celastrus orbiculatus* Thunb.) vines in an Appalachian hardwood forest. *Graduate Theses, Dissertations, and Problem Reports*. 4494. DOI: <https://doi.org/10.33915/etd.4494>.
- Mack, R.N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological applications*, 10 (3): 689-710. DOI: [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\(0689:BICEGC\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010(0689:BICEGC)2.0.CO;2).
- McNab, W.H., Loftis, D.L., 2002. Probability of occurrence and habitat features for oriental bittersweet in an oak forest in the southern Appalachian mountains, USA. *Forest Ecology and Management*, 155 (1-3): 45-54. DOI: [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00546-1](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00546-1).
- McNab, W.H., Meeker, M., 1987. Oriental bittersweet: a growing threat to hardwood silviculture in the Appalachians. *Northern Journal of Applied Forestry*, 4 (4): 174-177. DOI: <https://doi.org/10.1093/njaf/4.4.174>.
- Mervosh, T.L., Gumbart, D., 2015. Cutting and herbicide treatments for control of Oriental bittersweet, pale swallow-wort and Morrow's honeysuckle. *Natural Areas Journal*, 35 (2): 256-265. DOI: <https://doi.org/10.3375/043.035.0206>.
- Naiman, R.J., Decamps, H., Pollock, M., 1993. The role of riparian corridors in maintaining regional biodiversity. *Ecological applications*, 3 (2): 209-212. DOI: <https://doi.org/10.2307/1941822>.
- Ogle, C.C., Cock, G.L., Arnold, G., Mickleson, N., 2000. Impact of an exotic vine *Clematis vitalba* (F. Ranunculaceae) and of control measures on plant biodiversity in indigenous forest, Taihape, New Zealand. *Austral Ecology*, 25 (5): 539-551. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1442-9993.2000.01076.x>.
- Pande, A., Williams, C.L., Lant, C.L., Gibson, D.J., 2007. Using map algebra to determine the mesoscale distribution of invasive plants: the case of *Celastrus orbiculatus* in Southern Illinois, USA. *Biological Invasions*, 9 (4): 419-431. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10530-006-9049-x>.
- Panasenko, N.N., Anishchenko, L.N., 2018. Influence of invasive plants *Parthenocissus vitacea* and *Vinca minor* on biodiversity indices of forest communities. *Contemporary Problems of Ecology*, 11 (6): 614-623. DOI: <https://doi.org/10.1134/S1995425518060070>.
- Paynter, Q., Martin, N., Berry, J., Hona, S., Peterson, P., Gourlay, A.H., Wilson-Davey, J., Smith, L., Winks, C., Fowler, S.V., 2008. Non-target impacts of *Phytomyza vitalbae* a biological control agent of the European weed *Clematis vitalba* in New Zealand. *Biological Control*, 44 (2): 248-258. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.003>.
- Pavlovic, N.B., Leicht-Young, S.A., 2011. Are temperate mature forests buffered from invasive lianas?. *The Journal of the Torrey Botanical Society*, 38 (1): 85-92. DOI: <https://doi.org/10.3159/10-RA-055.1>.
- Priede, A., 2008. Distribution of some invasive alien plant species in riparian habitats in Latvia. *Botanica Lithuanica*, 14 (3): 137-150.
- Protopopova, V.V., Shevera, M.V., Orlov, O.O., Panchenko, S.M., 2015. The transformer species of the Ukrainian Polissya. *Biodiversity Research and Conservation*, 39 (1), 7-18. DOI: <https://doi.org/10.1515/biorc-2015-0020>.
- Putz, F.E., 1991. Silvicultural effects of lianas. In: F.E. Putz, H.A. Mooney, eds. *The biology of vines*. Cambridge: Cambridge University Press, pp. 493-501.
- Reichard, S.H., White, P., 2001. Horticulture as a pathway of invasive plant introductions in the United States: most invasive plants have been introduced for horticultural use by nurseries, botanical gardens, and individuals. *BioScience*, 51 (2): 103-113. DOI: [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\(0103:HAPOI\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051(0103:HAPOI)2.0.CO;2).
- Redmond, C.M., Stout, J.C., 2018. Breeding system and pollination ecology of a potentially invasive alien *Clematis vitalba* L. in Ireland. *Journal of Plant Ecology*, 11 (1): 56-63. DOI: <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw137>.
- Richardson, D.M., Holmes, P.M., Esler, K.J., Galatowitsch, S.M., Stromberg, J.C., Kirkman, S.P., Pyšek, P., Hobb, R.J., 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and distributions*, 13 (1): 126-139. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1366-9516.2006.00314.x>.
- Rist, D.L., Lorbeer, J.W., 1989. Occurrence and overwintering of cucumber mosaic virus and broad bean wilt virus in weeds growing near commercial lettuce fields in New York. *Phytopathology*, 79 (1): 65-69.

- Rutkowska, S., Pucka, I., Novicka, I., Evarts-Bunders, P., 2011. Relationship of geographic distribution of the most characteristic invasive plant species in habitats adjacent to the river Daugava within the territory of Daugavpils city. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 11 (2): 163-175. Available from http://sciences.lv/wp-content/uploads/ACTA/2011/11-2/8_Rutkowska.pdf [accessed: 19.09.2021].
- Silvertown, J., 1985. Survival, fecundity and growth of wild cucumber, *Echinocystis lobata*. *The Journal of Ecology*, 73: 841-849. DOI: <https://doi.org/10.2307/2260151>.
- Smith, D., 1984. *Clematis vitalba* – a paper on past control. In: The Clematis Vitalba Threat. Information series 11. New Zealand Department of Lands and Survey, Wellington, pp. 9-47.
- Smith, S.D., Huxman, T.E., Zitzer, S.F., Charlet, T.N., Housman, D.C., Coleman, J.S., Fenstermaker, L.K., Seemann, J.R., Nowak, R.S., 2000. Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. *Nature*, 408: 79-82. DOI: <https://doi.org/10.1038/35040544>.
- Sołtys-Lelek, A., Barabasz-Krasny, B., 2010. Ekspansja wybranych gatunków obcego pochodzenia we florze i szańce roślinnej Ojcowskiego Parku Narodowego (południowa Polska). *Prądnik. Prace i Materiały Museum im. Prof. Wł. Szafera*, 20: 333-376.
- Starfinger, U., Kowarik, I., Rode, M., Schepker, H., 2003. From desirable ornamental plant to pest to accepted additional to the flora? – the perception of alien tree species through the centuries. *Biological Invasions*, 5: 323-335. DOI: <https://doi.org/10.1023/B:BINV.000005573.14800.07>.
- Stalmachová, B., Švehláková, H., Olszewski, P., Nováková, J., Grabowski, J., Neustupa, Z., Bialecka, B., 2019. Strategia działań wobec roślinnych gatunków inwazyjnych dla gmin pogranicza polsko-czeskiego. IMAGE STUDIO, S.R.O., SLEZSKÁ OSTRAVA [online]. Available from <http://invaro.vsb.cz/files/results/Strategia%20dzia%C5%82a%C5%84%20wobec%20ro%C5%9Blinnych%20gatunk%C3%B3w%20inwazyjnych.pdf> [accessed: 15.01.2022].
- Sundarapandian, S., Muthumperumal, C., Subashree, K., 2015. Biological Invasion of Vines, Their Impacts and Management. In: N. Parthasarathy, eds. *Biodiversity of Lianas. Sustainable Development and Biodiversity, vol 5*. Cham: Springer, pp. 211-253. DOI: https://doi.org/10.1007/978-3-319-14592-1_12.
- Thuiller, W., Lavorel, S., Araújo, M.B., Sykes, M.T., Prentice, I.C., 2005. Climate change threats to plant diversity in Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 102 (23): 8245-8250. DOI: <https://doi.org/10.1073/pnas.0409902102>.
- Thuiller, W., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S., Wilson, J.R.U., 2006. Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, 87: 1755-1769. DOI: [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2006\)87\(1755:IBESTA\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2006)87(1755:IBESTA)2.0.CO;2).
- Tokarska-Guzik, B., 2005. Establishment and Spread of Alien Plant Species (Kenophytes) in the Flora of Poland. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, 216 pp.
- Tokarska-Guzik, B., Bzdęga, K., Nowak, T., Urbisz, A., Węgrzynek, B., Dajdok, Z., 2015. Propozycja listy roślin gatunków obcych, które mogą stanowić zagrożenie dla przyrody Polski i Unii Europejskiej. Katowice: Wydawnictwo Uniwersytetu Śląskiego, 178 pp.
- Tomson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, 67 (3): 893-921. DOI: <https://doi.org/10.2307/2259220>.
- Vegh, B., Schmidt, G., Dioszegi, M., 2015. Characteristics of invasive taxa of *Parthenocissus* in the Buda Arboretum, Hungary. *Scientific Papers. Series B, Horticulture*, LIX: 427-434 [online]. Available from <http://horticulturejournal.usamv.ro/pdf/2015/art66.pdf> [accessed: 11.01.2022].
- Vicente, J.R., Fernandes, R.F., Randin, C.F., Broennimann, O., Gonçalves, J., Marcos, B., Pôças, I. Alves, P., Guisan, A., Honrado, J.P., 2013. Will climate change drive alien invasive plants into areas of high protection value? An improved model-based regional assessment to prioritise the management of invasions. *Journal of Environmental Management*, 131: 185-195. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2013.09.032>.
- Vilá, M., Basnou, C., Gollasch, S., Josefsson, M., Pergl, J., Scalera, R., 2009. One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe. In: P. E. Hulme, W. Nentwig, P. Pyšek, M. Vilá, eds. *DAISIE. Handbook of alien species in Europe. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology* 3. Dordrecht: Springer, pp. 265-268.
- Vinogradova, Y., Pergl, J., Essl, F., Hejda, M., van Kleunen, M., Pyšek, P., 2018. Invasive alien plants of Russia: insights from regional inventories. *Biological Invasions*, 20 (8): 1931-1943. DOI: [10.1007/s10530-018-1686-3](https://doi.org/10.1007/s10530-018-1686-3).
- Wika, S., Gorezycza, M., 2006. Local clusters of anthropophytes and their migration in the 'Murcki Forest' nature reserve (The Silesian Upland). *Biodiversity: Research and Conservation* [online], 3-4: 373-376. Available from <http://brc.amu.edu.pl/Local-clusters-of-anthropophytes-and-their-migration-in-the-Murcki-Forest-nature,121579,0,2.html> [accessed: 11.01.2022].
- Williams, P.A., Timmins, S.M., 2003. Climbing spindle berry (*Celastrus orbiculatus* Thunb.) biology, ecology, and impacts in New Zealand. Wellington: Department of Conservation, 28 pp.
- Zedler, J.B., Kerche, S., 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 23 (5): 431-452. DOI: [10.1080/07352680490514673](https://doi.org/10.1080/07352680490514673).
- Zieliński, J., Petrova, A., Natcheva, R., 2012. New species for the Bulgarian flora. *Phytologia Balcanica*, 18 (2): 197-204.
- Ziska, L.H., Reeves, J.B., Blank, B., 2005. The impact of recent increases in atmospheric CO₂ on biomass production and vegetative retention of cheatgrass (*Bromus tectorum*): implications for fire disturbance. *Global Change Biology*, 11: 1325-1332. DOI: [10.1111/j.1365-2486.2005.00992.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2005.00992.x).

STRESZCZENIE

Zagrożenia dla ekosystemów i metody zwalczania inwazyjnych pnączy w lasach klimatu umiarkowanego

Od wielu setek lat człowiek przyczynia się do zmian w środowisku przyrodniczym. Uznaje się jednak, że to ostatnie dziesięciolecie jego działalności najbardziej wpłynęły na obecny kształt flory na Ziemi. Przełom XV i XVI wieku to czas intensywnych odkryć geograficznych oraz migracji ludności. Wraz z człowiekiem migrowały również rośliny, zasiedlając nowe kontynenty. Dobre warunki wzrostu i brak naturalnych wrogów sprawiły, że rośliny te spontanicznie zajmowały nowe tereny, ograniczając przy tym rozwój rodzimych gatunków. Znane z literatury światowej prognozy przewidują, że nasilający się efekt cieplarniany skutkować będzie poważnymi migracjami organizmów, powodując szczególne niebezpieczeństwo dla ekosystemów leśnych. Uważa się, że najważniejszym czynnikiem dla zadomowienia się obcych gatunków w nowym miejscu jest panujący tam klimat. Część przywleczonych na nowy teren roślin ginie na skutek panujących w tym miejscu susz lub mrozów. Inne, pochodzące z terenów o podobnych warunkach, zadomowią się i zaczną zajmować nowe terytoria. Uważa się, że obce gatunki roślin mogą być zwiastunami nadchodzących zmian klimatycznych, ze względu na ich duży potencjał zasiedlania nowych terenów oraz powodowania szkód wśród gatunków rodzimych. Rośliny obcego pochodzenia pozytywnie reagują na zaburzenia związane ze zmianą klimatu, a niektóre są bardziej konkurencyjne z powodu zwiększonej ilości dwutlenku węgla. W związku z tym, w obliczu zmian klimatycznych, wiele inwazyjnych gatunków roślin będzie w trakcie tworzenia odpowiednich adaptacji. Może to prowadzić do wykładniczego wzrostu populacji obcych gatunków w najbliższej przyszłości. Ocena zagrożenia inwazyjnych gatunków musi więc uwzględniać ich potencjał ewolucyjny. W tym aspekcie specjalnego znaczenia nabiera problematyka poznania biologii wzrostu i rozwoju allochtonicznych roślin inwazyjnych, stanowiących konkurencję dla gatunków rodzimych i stwarzających ryzyko istotnego obniżenia różnorodności biologicznej w ekosystemach leśnych. Szczególnie narażone na tego typu inwazje są szuwary, tereny podmokłe i doliny rzeczne, których znaczna część należy do siedlisk Natura 2000. W przypadku obszarów leśnych taka sytuacja występuje w zbiorowiskach łągowych i olszowych, gdzie istotną rolę odgrywają rośliny z grupy pnączy. Do tej pory biologia inwazyjnych gatunków pnączy nie była przedmiotem zbyt intensywnych badań w Europie, a literatura w tej dziedzinie zwykle odnosi się do badań prowadzonych na innych kontynentach. W artykule przedstawiono przegląd badań nad inwazyjnymi gatunkami pnączy, które stanowią zagrożenie dla ekosystemów na innych kontynentach (Ameryka Północna, Oceania i Europa). *Celastrus orbiculatus*, *Clematis vitalba*, *Echinocystis lobata* i *Parthenocissus inserta* są pnączami ważnymi dla leśnictwa i ekosystemów leśnych (tab. 1). W ciągu kilku ostatnich dekad ekolodzy interesowali się tym, jak obce inwazje wpływają na ekosystemy. Negatywne interakcje między gatunkami nierodzimiymi i rodzimiymi w lasach są ważnym tematem w badaniach ekosystemów. Uważa się, że w dojrzałych i starych lasach nie ma licznych inwazyjnych pnączy, gdyż ich rozwój jest ograniczony przez niski poziom natężenia światła docierającego do dna lasu. Badania nad pnączami wykazują ich przewagę nad rodzimiymi gatunkami ze względu na wiele adaptacji, takich jak długa żywotność nasion oraz wysoki zakres tolerancji na wiele czynników, co pozwala im wygrywać konkurencję o zasoby. W pracy omówiono również stosowane obecnie metody zwalczania tych gatunków w przypadkach, gdy występują one na siedliskach szczególnie cennych przyrodniczo oraz w zbiorowiskach leśnych (tab. 2).

Istnieje wiele badań dotyczących metod zwalczania inwazyjnych gatunków z grupy pnączy. Większość z nich skupia się na metodach mechanicznych, które ograniczają się głównie do cięcia całych roślin lub wrywania młodych. Metody te są jednak mało skuteczne i w dużym stopniu ograniczone, ze względu na szybką kolonizację nowych przylegających terenów oraz wykorzystywanie prądów wodnych do kolonizacji linii brzegowej. Wiele z tych roślin jest związanych z siedliskami wodnymi i cennymi przyrodniczo, gdzie możliwości stosowania metod chemicznych są znacznie ograniczone. Dotychczas znane metody biologiczne nie zawsze mają zastosowanie i konieczne jest przeprowadzenie szczegółowych badań organizmów przeznaczonych do walki z danym gatunkiem pod kątem potencjalnych szkód w środowisku naturalnym. Opisano również niektóre strategie rozprzestrzeniania się tych gatunków oraz zagrożenia, jakie stanowią dla drzewostanów. Zwrócono szczególną uwagę na rolę nasion i sposoby ich rozprzestrzeniania. Przedstawiono również zarys strategii badawczej nad inwazyjnymi gatunkami dzikich roślin pnących, których genom, w przeciwieństwie do rośliny modelowej *Arabidopsis*, jest bardzo mało poznany. Zwrócono uwagę, że w takiej sytuacji najskuteczniejsze wydaje się skoncentrowanie się na zagadnieniach związanych z kinetyką i biomechaniką pędów i wąsów, których ruchy decydują o potencjale konkurowania z gatunkami autochtonicznymi.

Warszawa, 19.01.2026

Alicja Dołkin-Lewko

alicia_dolkin@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dołkin-Lewko A., Zajączkowska U. 2025, Growth strategies and climbing behavior of the invasive vine wild cucumber (*Echinocystis lobata*). Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 66/2** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zebraniu materiału badawczego, przeprowadzeniu wszystkich badań laboratoryjnych, przeprowadzeniu analizy i opracowaniu danych, przygotowaniu i napisaniu całości manuskryptu, pełnieniu funkcji autora korespondencyjnego, wprowadzeniu poprawek na podstawie uwag współautora i recenzentów.

Podpis

Alicja Dołkin-Lewko

Warszawa, 20.01.2026

Urszula Zajązkowska

urszula_zajczkowska@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dolkin-Lewko A., Zajązkowska U. 2025, Growth strategies and climbing behavior of the invasive vine wild cucumber (*Echinocystis lobata*). Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica, 66/2** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na zaproponowaniu koncepcji badań, konsultacjach merytorycznych w trakcie przygotowywania pracy, zgłoszeniu uwag do treści manuskryptu przed jego wysłaniem do czasopisma, akceptacji ostatecznej wersji artykułu przed złożeniem do druku.


Podpis

GROWTH STRATEGIES AND CLIMBING BEHAVIOR OF THE INVASIVE VINE WILD CUCUMBER (*ECHINO CYSTIS LOBATA*)

ALICJA DOŁKIN-LEWKO*  AND URSZULA ZAJĄCZKOWSKA 

*Department of Forest Botany, Institute of Forest Sciences,
Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Warsaw, Poland*

Received December 3, 2024; revision accepted March 3, 2025

One of the significant challenges related to climate change is the migration of invasive plant species, particularly in vulnerable habitats like wetlands and river valleys. Wild cucumber (*Echinocystis lobata*), an invasive vine, has rapidly expanded across Europe, disrupting native vegetation and altering ecosystems. This study investigated the growth dynamics, climbing behavior, and plant anatomy of wild cucumber in relation to support density (5 cm, 20 cm, and 50 cm spacing). Using time-lapse imaging and biometric analysis, we observed the highest growth rates in the densest support variant (5 cm), where the mean growth rate reached 0.78 mm/min, compared to 0.57 mm/min in the 50 cm variant. Nutation movements were more intense during early growth stages and stabilized upon attachment to supports. Anatomical studies revealed a lightweight structure with a hollow pith, reinforced sclerenchyma and collenchyma, facilitating efficient climbing and mechanical stability. These findings highlight the adaptive mechanisms of wild cucumber and provide insights into its competitive advantage as an invasive species. Future research should explore its growth on natural supports to inform management strategies in ecologically vulnerable areas.

Keywords: alien species, climbing mechanism, growth rate, invasive plant, shoot anatomy

INTRODUCTION

Rapid changes in the natural environment due to climate change are reflected in the migration of organisms. Various habitat types in wetlands and river valleys are particularly vulnerable to alien species. Riparian forests, found along the banks of rivers and streams, are susceptible ecosystems, greatly impacted by invasive alien species (Richardson et al., 2007).

In these environments, invasive species significantly disrupt biodiversity and ecosystem functions by outcompeting native vegetation and altering habitat structure (Richardson et al., 2007; Kominoski et al., 2013). These species often have aggressive growth habits, leading to reduced species diversity, altered community dynamics, and degraded habitats for wildlife (Pyšek et al., 2013; Catling, 2005). Additionally, invasive plants can

modify ecosystem processes, including soil properties, nutrient cycling, and hydrology, further threatening ecological integrity (Charles and Dukes, 2007; Miniati et al., 2021). This issue is particularly pronounced near urban areas, where seed availability from parks and home gardens facilitates the introduction of invasive species (Tarabon et al., 2018). Invasive vines from urban areas, such as wild cucumber further exacerbate biodiversity loss by forming dense monocultures that displace native plants (Dylewski et al., 2018; Dołkin-Lewko and Zajączkowska, 2022). Invasive species in wetlands also tend to form monotypes, which intensifies biodiversity loss (Gebauer et al., 2016).

In Europe, this problem is becoming increasingly critical, as one of the invasive species of vines, wild cucumber (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray), has recently been included in the list of 100 of the most invasive alien species on the

* Corresponding author, e-mail: alicja_dolkin@sggw.edu.pl

continent (Vilà et al., 2009). Wild cucumber is a North American species that became invasive in Europe at the turn of the 20th century (Bagi and Böszörményi, 2008) and is found in many Central and Southeastern European countries such as Latvia, Lithuania, Poland, Slovakia (Kostrakiewicz-Gierałt et al., 2022), Croatia (Hulina, 1998), Ukraine, Hungary (Bagi and Böszörményi, 2008), Russia (Borisova, 2011), Romania (Curtean-Bănăduc et al., 2011), and Slovenia (Zelnik, 2012). Over the last few decades, the distribution area of this species has significantly increased (Hulina, 1998).

Wild cucumber is recognized for its rapid growth and its ability to colonize new habitats by climbing onto surrounding vegetation using tendrils (Bagi and Böszörményi, 2008; Kostrakiewicz-Gierałt et al., 2022). The plant's tendrils form spring-like structures upon contact with supports, enabling attachment to the surrounding vegetation. This mechanism allows the plant to grow rapidly, reaching lengths of 6–8 meters (Silvertown, 1985; Bagi and Böszörményi, 2008). While research has focused on its ecological impacts, such as forming dense monocultures and outcompeting native species (Kostrakiewicz-Gierałt et al., 2022), there is a notable lack of detailed anatomical and biomechanical studies on the wild cucumber growth, which are crucial for understanding of the process of colonizing new areas. The anatomical structure of wild cucumber shoots is largely unexplored, and the cross-sectional images presented in this study address this gap, contributing new knowledge to the literature on Cucurbitaceae species. While the anatomy of more well-known Cucurbitaceae species has been studied (Mohammed and Guma, 2015; Luchian and Teodosiu, 2019), wild cucumber remains under-researched in this context. Although plant growth kinetics is increasingly used to study various species (Kerckhoffs et al., 1997; Yazdanbakhsh and Fisahn, 2010; Michaletz, 2018), its application to invasive plants is still limited. Studying the growth kinetics of invasive plants, such as wild cucumber, provides valuable insights into their population dynamics, spread patterns, and ecological impacts.

In this context, it seems most effective to start research by focusing on the kinetics and biomechanics of the shoots and tendrils, whose movements determine their ability to compete with native species. Research on the kinetics of wild cucumber growth will facilitate a deeper understanding of this vine's growth mechanisms, which can, in turn, aid development of effective control

methods, especially in ecologically sensitive areas. This research is especially important given that managing the spread and abundance of this vine is a growing challenge across many European countries, a problem likely to intensify with climate change (Sundarapandian et al., 2015).

The purpose of this research is to investigate the growth dynamics, climbing behavior, and anatomical adaptations of wild cucumber (*Echinocystis lobata*) in relation to varying support densities. By analyzing the plant's growth rates, nutation movements, and shoot structure, the study aims to uncover how these factors contribute to its invasive success in riparian habitats.

Such knowledge is essential for devising effective management strategies to mitigate the negative impacts of invasive species on biodiversity and ecosystem function.

Therefore, we put forward the following hypotheses:

1. The growth rate and climbing efficiency of wild cucumber are enhanced by denser supports (5 cm), promoting faster vertical growth compared to sparser supports (50 cm).
2. The anatomical structure of the wild cucumber shoot is adapted to form a lightweight yet durable construction, supporting its rapid growth and climbing ability.

MATERIALS AND METHODS

RESEARCH MATERIAL

The seeds of plants used in the experiment were collected from a natural site near the village of Gassy, located near Warsaw, Masovian Voivodeship, Poland (52.07887291095115, 21.207374837430606). The site is located in the floodplain areas of the Vistula River and is similar to the habitat of *Populetum albae* Br.-Bl. 1931. The seeds were obtained at the end of the growing season (end of September and beginning of October) in 2020 and 2021.

TIME-LAPSE IMAGING

Observations were carried out at the Department of Forest Botany, Warsaw University of Life Sciences, Poland. Wild cucumber plants (*Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray) were planted in pots with a diameter of 12 cm for the movement and growth experiments. The experiment involved

three variants of support distribution: every 5 cm, every 20 cm, and every 50 cm (Fig. 3). The wooden supports were placed horizontally in relation to the plant growth direction. The lowest horizontal support was placed 30 cm above the soil surface in all experimental variants. The data was collected in the years 2020-2023. All plants were grown under controlled lighting (HPS Phytolite 600 W lamp, photon flux $1045 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, luminous flux 100 klm) and temperature (21°C). The plants were watered automatically using a drip irrigation system (Gardena, Ulm, Germany). After developing their first pair of mature leaves, when they were about 20-35 cm in length, the plants were photographed with the Ricoh GR and Ricoh GX200 cameras (Ricoh, Tokyo, Japan) with a built-in intervalometer. The images were captured from one direction, with the camera lenses set perpendicular to the plant's axis. The shutter was released every 15 minutes. The resulting images were combined into a 10 fps video. The following were used for the analysis: 13 recordings of the 5 cm variant and 12 recordings of the 20 and 50 cm variants.

Next, an analysis was performed based on the resulting video using Tracker (<https://www.cabrillo.edu/~dbrown/tracker/>), an application based on the Open Source Physics (OSP) Java framework and designed for kinetic analysis of video objects. The recordings were used to measure the plant growth parameters. The tape measure and point mass tools were used to determine the length of the shoots and to change the position of the apex relative to the areas of the X- and Y-axis photographed over time. The center of the coordinate system is the base of the plant. The plant length after alignment refers to the length measured from the base of the plant to the apex, accounting for any distortions or deviations due to the plant's lean or position relative to the camera. To address these artifacts, a trend line was drawn (polynomial of the 2nd degree, due to the very good fit, $R^2 = 0.975\text{--}0.995$) to correct for the plant's tilt, and the corrected plant length parameters were calculated. Quantitative measurements of the increase in shoot length were complemented by observations regarding the movement of tendrils.

SHOOT GEOMETRY

To complement the research, cross-sections of the shoots of ten plants were scanned. Samples were collected at 5 cm intervals, starting from the

base of the plant, in the place where the shoot emerges from the soil, which corresponds to the soil level in the pot, and finishing the last measurement directly under the top of the shoot. Using ImageJ (<https://imagej.nih.gov/ij/>), a program based on the OSP Java framework, the following parameters were measured: shoot cross-sectional area, tissue area (the area constituting the hollow pith was not included in the measurements), perimeter, and circularity. The circularity of the shoot cross-sections was quantified using the formula:

$$\text{Circularity} = \frac{4\pi \cdot \text{Area}}{\text{Perimeter}^2}$$

Due to variations in plant height, measurements were taken from the scanned cross-sections at five specific points along the shoot: the base, 1/4, 1/2, 3/4 shoot height, and the top.

MICROSCOPIC OBSERVATIONS

To investigate the anatomical adaptations of climbing stems, cross-sections were taken from three different stem variants during the preliminary study. However, no significant anatomical differences were observed between these variants. Based on this finding, the anatomical analysis was focused exclusively on the shoot region where tendrils attach to the support (mostly between 50–80 cm, depending on the attachment point of the tendrils). The plants were grown under controlled conditions with supports spaced every 5 cm to ensure tendril attachment. For anatomical studies, fresh fragments of shoots were sampled from the places where the tendrils were attached to the support and cut immediately after collection. Shoot fragments were attached to the microtome holder with commercial glue and serial-sectioned at $60 \mu\text{m}$ using a VT1000 S vibratome (Leica). Unstained sections were examined under a light microscope in a bright field (BF). The sections were then immersed in a drop of aniline blue and incubated for 5 min. They were then viewed using UV-excited autofluorescence (NU). Another section of the same sample was treated with commercial Herzberg reagent to distinguish the lignified cell walls from non-modified ones, and with Mayer's Mucicarmine stain solution with Lugol solution (Łotocka, 2023) to confirm general anatomical conclusions and detect starch grains. Observations were carried out using a Provis AX70

light microscope (Olympus Corporation) equipped with a UC90 digital camera (Olympus Corporation). Images were saved at 3384×2708 pixel resolution as tiff files using the OLYMPUS cellSens Standard 1.18 software (Olympus Corporation). For publication purposes, selected representative images were adjusted using nondestructive tools of Photoshop CS6 Extended (Adobe Systems Inc.). Images of uneven sections were prepared using focus-stitching of several optical "sections"; (Auto-Blend Layers tool), and images of large areas were obtained by combining several images using the Automate-Photomerge tool.

GROWTH QUANTIFICATION AND STATISTICAL ANALYSIS

The analysis adopted a significance level (α) of 0.05 for all statistical tests. A linear mixed model (LMM) was used for all analyses of plant growth, estimated using Restricted Maximum Likelihood (REML) with the nloptwrap optimizer. Multicollinearity among predictors was assessed using the Variance Inflation Factor (VIF), with a VIF below 3.0 indicating a low correlation (Zuur et al., 2010). The Shapiro-Wilk test was used to assess the normality of the variable distributions. Plant growth data were analyzed using the R Statistical language (version 4.1.1; R Core Team, 2021). The plant growth rate was quantified as the aggregate of differences in plant length after alignment between two successive measurements (at times $t+1$ and t), separated by 15-minute intervals. This was calculated using the formula:

$$\text{plantgrowthrate}_{t+1} = \frac{\text{lengthafteralignment}_{t+1} - \text{lengthafteralignment}_t}{\Delta t}$$

The term "length after alignment" refers to the adjusted length of the plant, accounting for any deviations from the camera's perspective. This adjustment is necessary to correct for any artifacts or distortions caused by the plant's lean or tilt relative to the camera during image capture.

Reporting of the regression coefficients for interaction effects was based on evaluation of estimated marginal means (EMMs) and contrast analyses to decipher the relationship between plant growth rate and different levels of support, while maintaining the normalized plant length after alignment constant at 0 mm (corresponding to a non-normalized value of 508 mm). The deviation

of a plant's apex from the X- and Y-axes was quantified as the aggregate of absolute differences in position deviations between two successive measurements (at times $t+1$ and t), separated by 15-minute intervals. This was calculated using the formula:

$$\Delta x_{t+1} + \Delta y_{t+1} = |x_{t+1} - x_t| + |y_{t+1} - y_t|$$

The frequency of the nutation movement was estimated for each plant based on full-day observations. Due to the varying number of measurement points for individual plants, this approach was adopted to maintain consistency. Nutation movement was characterized as the range between the two minimum deviation values along the x-axis, as defined by the following equation:

$$\text{Nutation movement} = \min \Delta x_{i+1} - \min \Delta x_i, \text{ where } i = 1, \dots, k$$

Here, Δx_i represents the difference between two successive measurements, defined as $\Delta x_i = x_{t+1} - x_t$, where $t = 1, \dots, T$. In these equations, k represents the daily frequency of nutation movements for the plant under observation and T denotes the number of measurement points per day, which is a fixed value specific to each plant. Analyses of shoot cross-section data were conducted using the PAST (<https://past.en.lo4d.com/>), a program based on the OSP Java framework. Due to the different lengths of plant shoots, and thus the variable number of cross-sections, fragments from shoots of different heights were selected for the statistical analysis. The data were subjected to statistical analysis to determine the differences between particular cross-sections. One-way ANOVA tests were performed, and Tukey's post-hoc test was used to determine the differences between the groups.

RESULTS

TIME-LAPSE IMAGING

Each measurement provided a detailed account of the plant's length and the deviation values of the shoot tips along both the X- and Y-axes, categorized by support conditions (Supp. table 1).

The study of plant movements showed significant differences in growth rates depending on the density of supports. Plants with 5 cm sup-

ports exhibited the highest mean growth rate (0.78 mm/15 min), followed by those with 20 cm supports (0.75 mm/15 min), and lastly, those with 50 cm supports (0.57 mm/15 min) (Fig. 1a). The variability in growth rates was the highest for the 20 cm support (0.30 mm/15 min), followed by the 5 cm support (0.25 mm/15 min), and the 50 cm support (0.16 mm/15 min). Over time, the changes in growth rates of individual shoots were slightly skewed in the 20 cm support group, as suggested by the median (0.77 mm/15 min) being higher than the mean. Shapiro-Wilk tests confirmed normality for most distributions, except for slight skewness in the 20 cm support group. Plants with unlimited access to supports (5 cm) grew faster than those that could not attach themselves to a support and had to explore the space horizontally (50 cm) (Fig. 1a). The EMMs confirmed these growth trends (Fig. 1b). For 5 cm supports, the estimated growth rate was 0.78 mm/15 min (95% CI: [0.664, 0.891]). Increasing support spacing to 20 cm resulted in a slight and statistically insignificant increase to 0.80 mm/15 min (95% CI: [0.685, 0.921]), due to overlapping confidence intervals. For 50 cm supports, the growth rate significantly decreased to 0.55 mm/15 min (95% CI: [0.432, 0.668]), confirmed by non-overlapping confidence intervals. A significant decrease in the growth rate was observed as the support height increased from 5 cm to 50 cm ($p = 0.019$). These results indicate a non-linear relationship between the plant growth rate and the support height. Similarly, in the case of supports with a 20 cm step size, the growth rate was significantly higher than that of plants grown on supports with a 50 cm step size.

The analyses also showed that support density significantly influenced the deviation of the plant's apex from the X- and Y-axes (Fig. 2a). The 5 cm support variant exhibited the highest variability in nutation movements, which is reflected in the larger difference between the mean and median of X-axis deviations. This suggests that shoots in this variant changed their growth direction more frequently while searching for a stable support. For plants grown with 5 cm supports, the mean deviation was 24.93 mm (SD = 33.73 mm), with a median of 20.07 mm. The range (0–1,775.06 mm) and skewness (24.27) indicated frequent extreme values. For 20 cm supports, the mean deviation was 28.78 mm (SD = 32.87 mm), with a range of 0–1,116.36 mm. The distribution was more uni-

form, with skewness (15.29) and kurtosis (410.69) lower than in the 5 cm group. For 50 cm supports, the mean deviation was 25.77 mm (SD = 27.29 mm), with the narrowest range (0–677.66 mm) and the lowest skewness (7.96) and kurtosis (127.47), indicating the least variability. The time covariate had a significant positive effect on apex deviation ($B1 = 0.16$, 95% CI: 0.15 to 0.17, $p < 0.001$), suggesting that the plant apex deviation from the X- and Y-axes tended to increase with time (Fig. 2b).

Nutation frequency per day tended to increase with support density, peaking in the 50 cm support group (Fig. 2c). The mean nutation frequencies were 24.25 (SD = 4.32) for the 5 cm support, 24.72 (SD = 3.58) for the 20 cm support, and 26.01 (SD = 4.49) for the 50 cm support (Suppl. Table 2). Despite this trend, statistical tests revealed no significant differences in nutation frequency across the different support densities ($p > 0.05$). The EMMs for the nutation movement frequency per day on day 5.44 were 23.1, 24.2, and 22.9 for the 5 cm, 20 cm, and 50 cm support groups, respectively, with small standard errors (SE = 0.78, 0.81, and 0.88). This suggests no significant variability in nutation frequency across the support heights. Figure 2c illustrates the predicted nutation frequency as a function of observation day and support variant, emphasizing that while support density influenced the trend, it did not have a statistically significant impact on nutation frequency per day.

As shown in the photos of individual plants (Fig. 3), supports placed at high (5 cm) and medium (20 cm) densities promoted vertical growth of the plant. Tendrils can attach to a support, fix, and stabilize plants. First, the plant is attached to the support and then can continue to grow and search for the next support. As the plant grew, the nutation movements became more intense and they stopped after attaching another tendril or in the presence of a support. While searching for a place to get attached to, the plant increases its range of nutation movements. Plants growing with limited access to supports (50 cm) at the beginning also grow in a vertical plane but when they have no chance to attach themselves to another support, they begin to explore the space horizontally. This is usually accompanied by a rapid displacement of the apex, caused by the plant tipping over, due to excessive weight. Under these conditions, the plants continue to grow by catching hold of the current support.

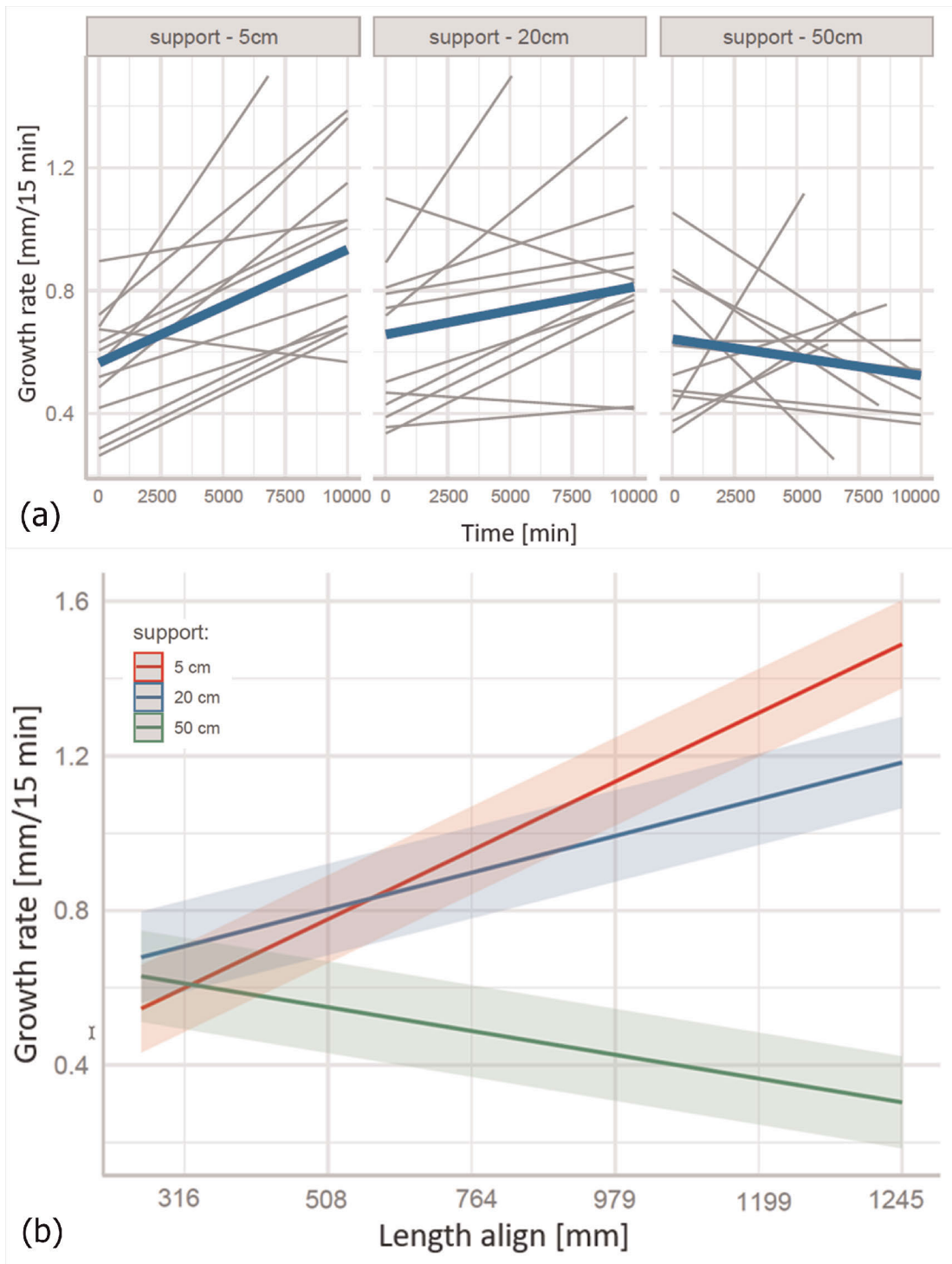


Fig. 1. (a) Temporal heterogeneity of the growth rate parameter for individual plants, categorized by support group (5 cm, 20 cm, and 50 cm), over 0–10,000 min. Each plant is represented by a distinct gray line, that illustrates a unique growth trajectory. The blue lines depict the linear fit for each support group, providing a generalized representation of the growth trends in each group. (b) Predicted growth rate as a function of plant length after alignment and support variant, based on the fitted regression model (the opaque line indicates the midpoint of the interval, providing a central estimate of the growth rate. The 95% CI offered a range of plausible values for the growth rate, indicating the uncertainty associated with the estimate).

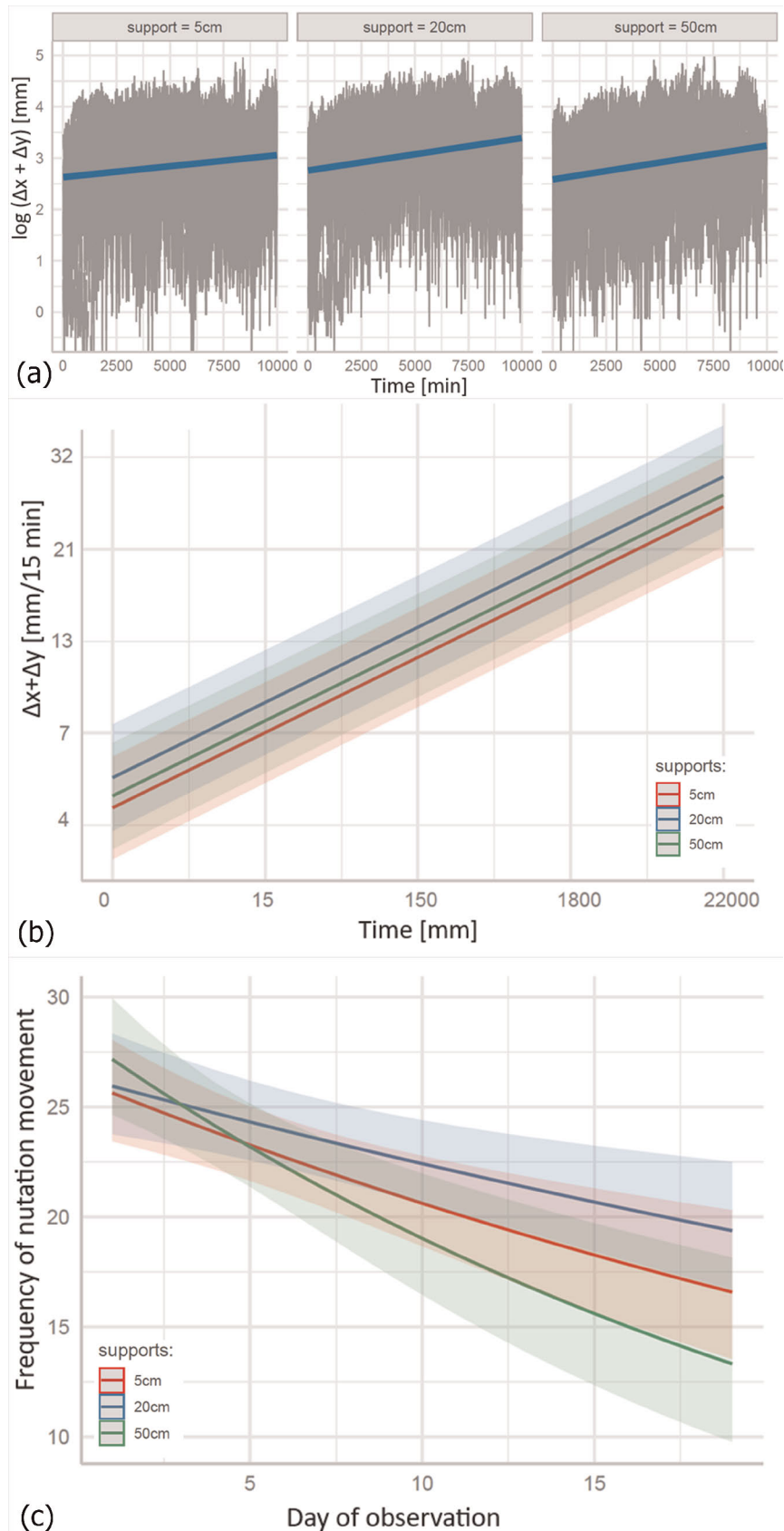


Fig. 2. (a) Illustration of temporal heterogeneity in plant apex deviation from the X- and Y axes, by support group (5 cm, 20 cm, 50 cm) over a 0-10,000-minute time interval. The plant deviation trajectories are shown with the grey lines, emphasizing their unique growth patterns. The overarching growth deviation trends in each support group are captured by the blue lines, which represent the linear fit for each group, offering a simplified yet comprehensive view of the overall deviation tendencies. (b) Predicted plant apex deviation from the x and y axes as a function of time and supports variant, based on the fitted regression model (c) Predicted frequency of nutation movements as a function of the day of observation and support variants, based on the fitted regression model. (b) and (c) the opaque line indicates the midpoint of the interval, providing a central estimate of the growth rate. The 95% CI offered a range of plausible values for the frequency of nutation movements, indicating the uncertainty associated with the estimate.

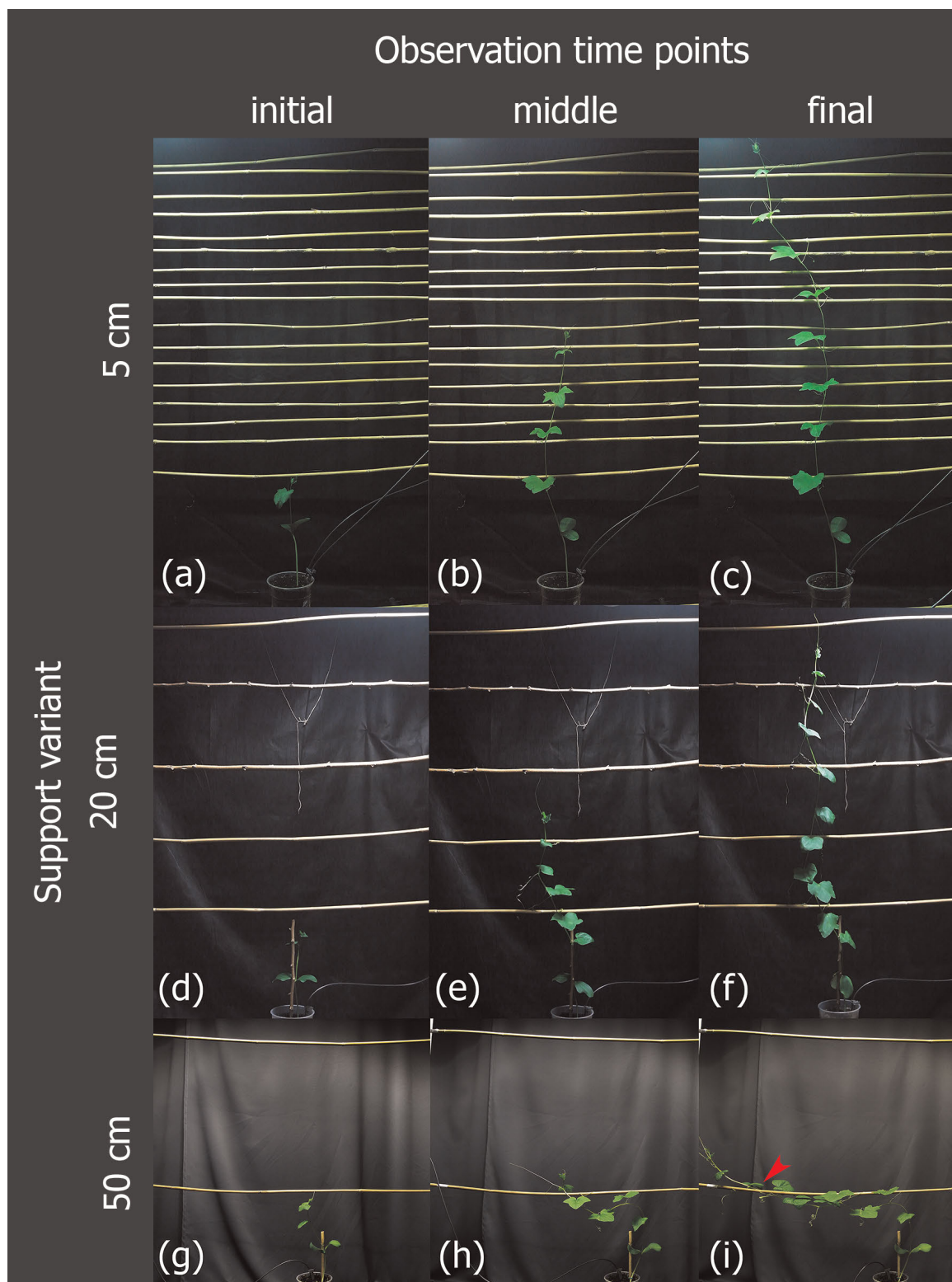


Fig. 3. Photos of the growth of wild cucumber in three observation time points: initial, middle, and final, in three variants of supports: 5 cm, 20 cm, 50 cm. The red arrowhead shows the horizontal growth of the plant. Photos taken in 2023.

SHOOT GEOMETRY

Significant differences between individual plant parts were found in the shoot geometry of wild cucumber (Fig. 4). In the case of shoot cross-sectional area, tissue area, and circularity, two homogeneous groups were distinguished (Fig. 4 a, b, d). The first included the base of the shoot and the second included values from the other

heights. The shoot base had a higher cross-sectional area value, on average 12.72 mm^2 . As for the other values, they decreased with height and ranged from 3.29 mm^2 to 1.28 mm^2 on average. The tissue area at the shoot base averaged 9.07 mm^2 and differed significantly from the values for the other heights, which on average ranged from 2.16 mm^2 to 1.11 mm^2 . In terms of circularity, the shoot base had the highest value

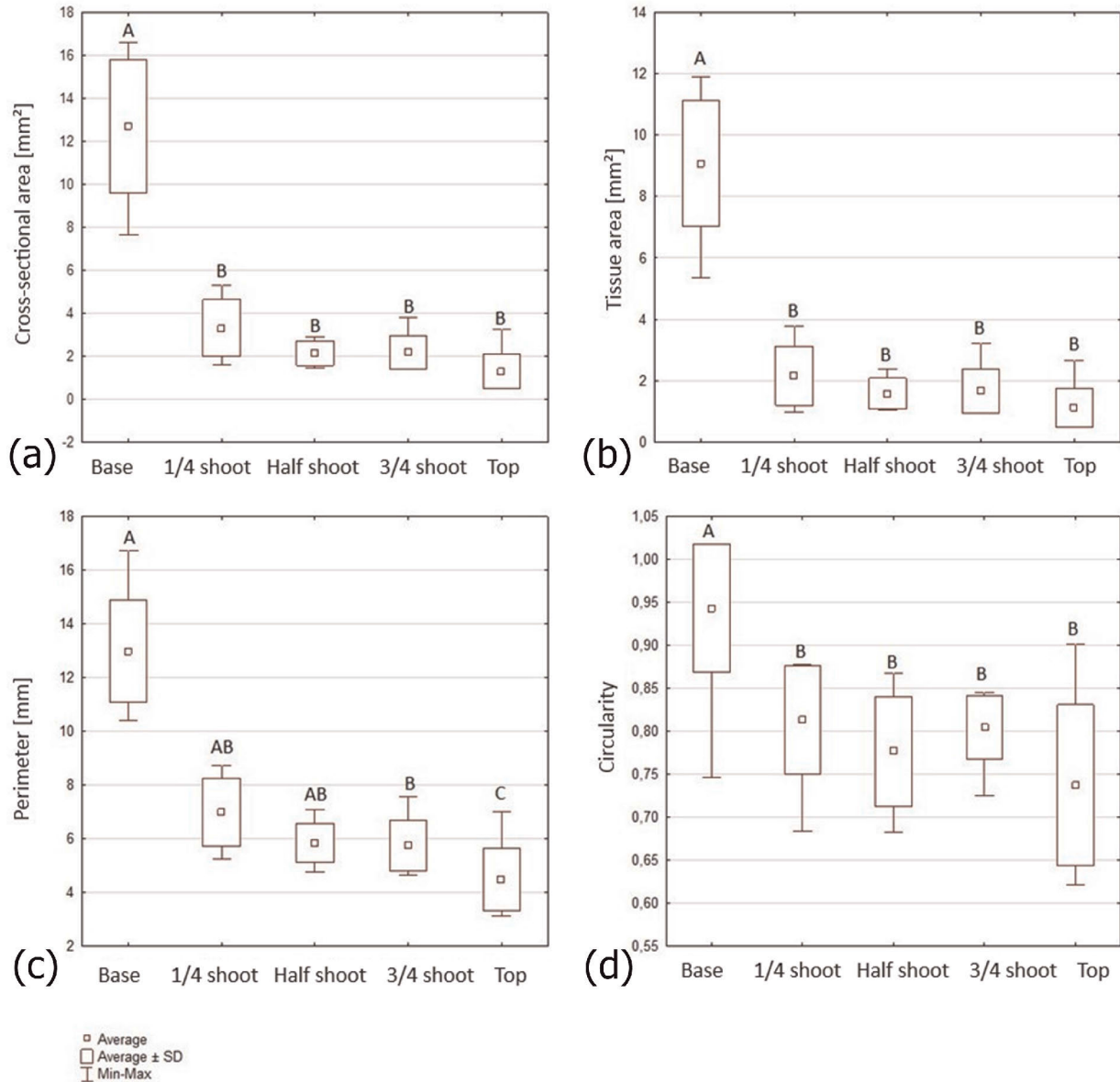


Fig. 4. Changes in biometric features of wild cucumber shoot cross-sections at different heights: (a) cross-sectional area, (b) tissue area, (c) perimeter, and (d) circularity. The uppercase letters A and B in charts (a), (b), and (d) represent two homogeneous groups, while A, B, and C in chart (c) represent three homogeneous groups.

(0.94), so it was largely similar in shape to a circle and significantly different from the other cross-sections from other heights. As the height increased, this shape changed, and the circularity values decreased. They ranged from 0.81 to 0.74. The most significant differences were observed in the perimeter, where three homogeneous groups were identified (Fig. 4c). The base, 1/4, and 1/2 of the shoot formed one group, 1/4, 1/2, and 3/4 formed another, while the top section had the smallest perimeter (average 4.48 mm), compared to the base (12.96 mm). All results are available in Table 3 in Supplementary Material.

MICROSCOPIC OBSERVATIONS

Wild cucumber is an annual species and has the typical structure of a dicotyledonous plant and, as a member of Cucurbitaceae, exhibits a stem structure with bicollateral vascular bundles, a common trait in this family. While dicots typically undergo secondary growth, wild cucumber exhibits only limited secondary thickening, due to its annual life cycle (Fig. 5). The stem was five-ridged and characterized by distinct ridges and furrows with vascular bundles at two locations. Five or six smaller vascular bundles were located at the ridges, and three or four larger bundles were located at the furrows (Fig. 5a). The usually uniseriate and cutinized epidermis contained occasional stomata. The cortex consisted of two or three layers and was widened at the ridges and narrowed at the furrows (Fig. 5 b-e). The outermost hypodermis varied in thickness, consisting of a few layers of collenchyma at the stem ridges that tapered into photosynthetic chlorenchyma at the furrows (Fig. 5d-e). The middle cortical layer consisted of several layers of loosely arranged parenchyma cells. Numerous starch grains were present in the parenchyma cells (Fig. 5f-g). A ring of sclerenchyma overlaid parenchyma that followed the outer contour of the vascular bundles (Fig. 5a). The vascular bundles were bi-collateral (Fig. 5d-f). The central xylem is bound by an inner and outer cambium and topped by a larger outer and smaller inner phloem. Sieve tubes, companion cells, and phloem parenchyma were evident in the phloem. The xylem was well-developed, with numerous protoxylem visible toward the inside and a very large metaxylem to the outside of the bundles. The xylem consisted primarily of large vessels and xylem parenchyma. The vascular bundles were separated by zones of internal parenchyma.

Probably, the variability in the vascular bundle structure reflects the plant's rapid growth (Fig. 5d,e). The central pith disintegrated early, forming a pith cavity (Fig. 5a).

DISCUSSION

In this study, the growth of wild cucumbers was strongly influenced by the density of support spacing. Initially, the plant grew vertically, but in the absence of support, it bent under its weight and explored the space horizontally (Fig. 3). The unlimited availability of supports stimulated faster plant growth than in their absence. Den Dubbelden and Oosterbeek (1995) found that herbaceous vines held by supports grew better than those unsupported. However, these studies lacked specific growth speed data for comparison, unlike our study, where the growth rate ranged around 0.21 mm/15 min between extreme variants of the support step size. Our research results indicate that wild cucumber exhibits a very fast growth rate not only when supports are available (0.78 mm/15 min), but also when growing horizontally (0.57 mm/15 min), especially in conditions where there is a lack of support for vertical growth. This ability to grow in any plane favors the spread of this species. Similar growth behaviors were observed in other vines (Paul and Yavitt, 2011). Typically, vines use external structures as support for vertical growth. Since such plants are unable to maintain an upright position, their functioning in natural vegetation is limited by the availability of appropriate support structures and the climbing efficiency of the plants (den Dubbelden and Oosterbeek, 1995; Paul and Yavitt, 2011).

Rapid growth and appropriate climbing mechanisms allow vines to compete for resources and cause mechanical damage to plants (Schnitzer and Bongers, 2002). Lambers and Poorter (1992) reported that plant species from fertile and productive habitats tend to have higher relative growth rates and nutrient uptake than species from less favorable environments. This is of particular importance in the context of the spread of wild cucumber, which has a rapid growth rate and prefers nutrient-rich habitats (Kostrakiewicz-Gierałt et al., 2022). Harris et al. (2007) also indicate that invasive vine species can become a threat to native species, disturbing the balance of ecosystems, including forests. Wild cucumber's growth allows it to dominate natural plant com-

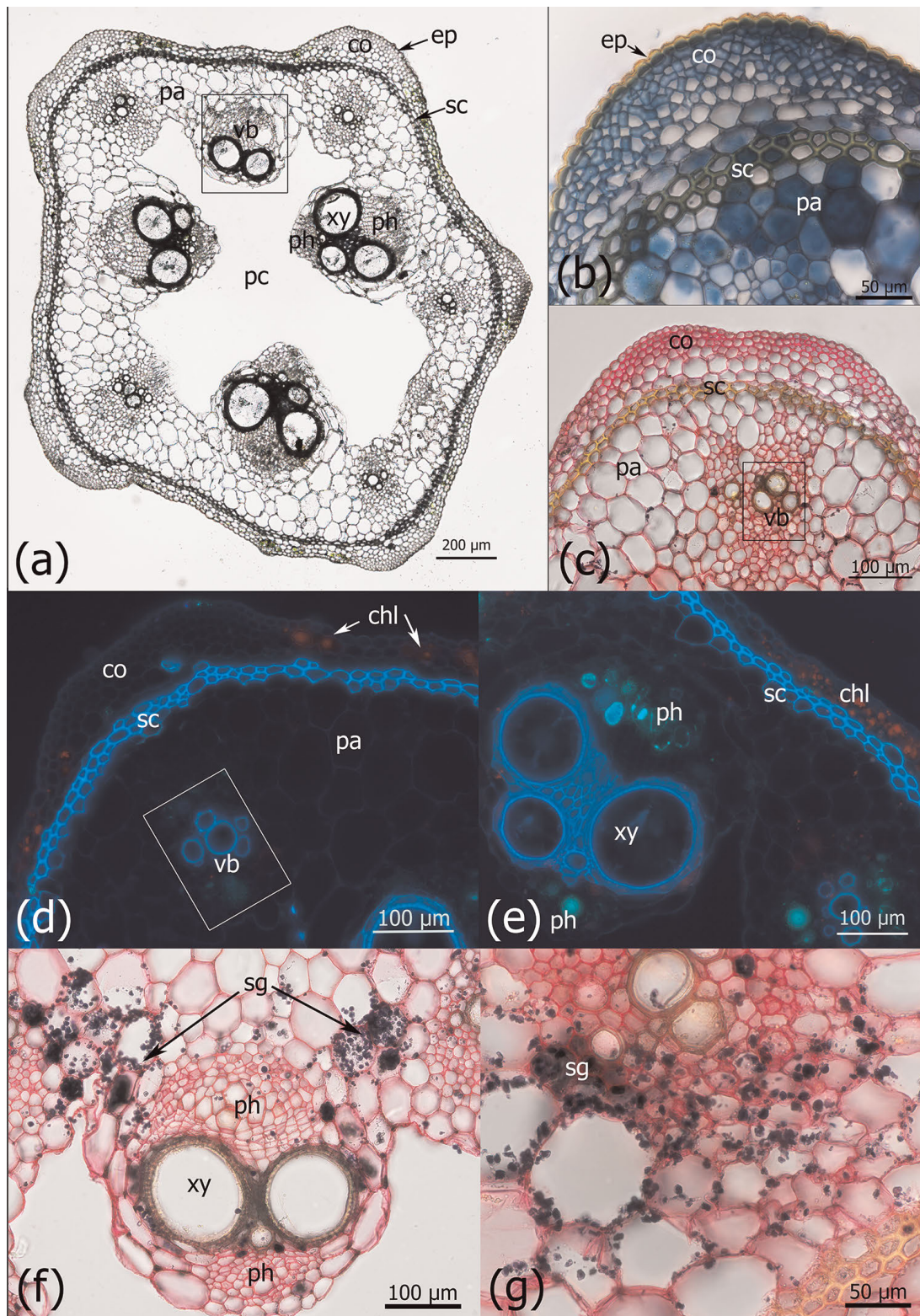


Fig. 5. Cross-sections of wild cucumber shoots. Anatomical structures are labeled as follows: ep – epidermis, pc – pith cavity, vb – vascular bundle, pa – parenchyma, xy – xylem, ph – phloem, sc – sclerenchyma, co – collenchyma, sg – starch grains, chl – chlorophyll. **(a)** Unstained, BF; **(b)** Herzberg reagent, BF; **(c, f, g)** Mayer's mucicarmin solution with Lugol solution, BF; **(d, e)** Aniline blue, NU.

munities, particularly in riparian zones, where it has been observed to displace native vine species such as *Humulus lupulus* and *Calystegia sepium* (Celka et al., 2022; Stanković et al., 2022). Its ability to colonize habitats rapidly and outcompete local flora may contribute to long-term shifts in plant community composition, particularly in areas where support structures are abundant (Celka et al., 2022). The presence of wild cucumber in riparian zones, alongside other invasive species such as *Amorpha fruticosa* and *Bidens frondosa* (Stanković et al., 2022), suggests that its spread could contribute to habitat degradation. This invasion may lead to reduced structural diversity in vegetation, affecting native species and altering ecosystem services, particularly in protected habitats such as alluvial forests and oxbow lakes (Celka et al., 2022).

Many vines are often observed to have delayed leaf development (French, 1977). French's (1977) research on 37 species of vines showed that the lateness of leaf development allows shoots to seek support to remain light, and nutation movements can be more intense and deviate over longer distances than in the case of shoots that additionally have to bear the weight of developed leaves and all plant structures. Similar behaviors were observed in wild cucumber, which first developed a searching shoot, and only during elongation did it develop leaves, which is characteristic of the Cucurbitaceae family (Liu et al. 2021). Additionally, it exhibits circular movements during shoot elongation, a phenomenon previously observed in other plants (Kiss, 2009). Nutation movements did not significantly differ between the variants with 5, 20, and 50 cm step supports. However, the deviation of the apex of the plant from the axis increased significantly over the observation period. The key to plant stabilization and continued growth was the attachment of tendrils to the supports, aiding the plants in maintaining an upright position. This was evident in the 5 and 20 cm variants. In the 50 cm variant, the plant could grow vertically only up to a certain point; when it was unable to hook onto anything, it fell and utilized the current support for further climbing. Adaptation to climbing was also evident in the shoot structure of wild cucumbers. The base is significantly larger and rounder than the climbing stem part. This makes the plant stable and allows it to grow vertically so it can attach itself to a potential support. The upper parts of the stem were much smaller and less able to withstand loads during climbing.

As observed in the anatomical structure, the stem is mostly filled with parenchyma, making it more flexible. In the study of Hebel et al. (2000) on the species *Acanthosicyos horridus* (Cucurbitaceae), the parenchyma also constituted most of the interior of the stem. Fisher and Ewers (1995) highlighted the potential role of the parenchyma in dicotyledonous vines in initiating regeneration after injury. Starch grains were visible near the vascular bundles in the parenchymal cells of wild cucumbers. The presence of starch in the parenchyma can be an energy source for plants with fast growth dynamics. Carlquist (1985) drew attention to the presence of starch grains in the parenchyma adhering to vessels in many dicotyledonous plants. Wild cucumber exhibits a typical Cucurbitaceae family vascular bundle arrangement, characterized by well-developed metaxylem cells supporting rapid water transport, which is also typical of other species of climbers (Putz and Mooney, 1991; Carlquist, 1996; Tamaio et al., 2010). The lack of a pith contributes to a lightweight structure that allows the plant to climb up the surrounding supports and makes it extremely competitive. The lack of a pith has also been observed in other species of the Cucurbitaceae family (Corredor et al., 2009; Aguoru and Okoli, 2012; Mohammed and Guma, 2015). Shtein et al. (2018) indicate modifications of shoots, e.g., in buttercup (*Ranunculus repens*), where the mechanical stability of this plant requires only a reinforced stem circumference, while the empty pith allows to save matter and does not cause mechanical destabilization, and in *Galium aparine*, a climbing herbaceous plant characterized by a rectangular stem structure with collenchyma at the corners and an empty pith. In anatomical studies on the structure of wild cucumbers, both sclerenchyma and collenchyma, have been observed to strengthen the stem, which is of great importance in the case of invasive vines, characterized by rapid growth (Crang et al., 2018). Hebel et al. (2000) also identified the presence of sclerenchyma cells that formed a continuous ring along the entire diameter of the stem. In adult plants, the band of sclerenchyma consisted of up to 10 cells. In the vines of the *Lardizabalaceae* family, a ring of sclerenchyma lies between the phloem and periderm (Putz and Mooney, 1991).

Wild cucumber is very invasive, and keeping it under control poses a problem. Understanding of the climbing and growth mechanisms of this

plant may contribute to finding ways to limit its expansion. Mechanical removal is the primary control strategy for wild cucumber, with early uprooting being most effective (Kołaczkowska, 2016). However, its rapid growth necessitates repeated efforts. Chemical control is rarely used due to environmental risks (Starfinger et al., 2003), and no effective biological regulators have been identified in Europe. While some animals consume its seeds, they may also contribute to its spread (Dylewski et al., 2019). It is therefore advisable to deepen our understanding of the climbing mechanisms of this plant and extend the research to include studies that would assume the growth of this plant on natural supports, such as herbaceous plants and trees, which may help develop strategies to limit this species.

CONCLUSIONS

The results of our research have shown that wild cucumbers have a very fast growth rate, not only when support is available, but also when growing horizontally, especially in conditions where there is no support for vertical growth. This suggests that its growth strategy is highly adaptable, allowing it to persist in various conditions. During the initial growth phase of wild cucumbers, both the intensity of nutation movements and elongation were lower than those of mature plants. We also observed that nutation movements and elongation were less intense during the initial growth phase but increased as the plant matured and engaged with support structures. These findings highlight the importance of tendril attachment in maintaining vertical growth and enhancing climbing efficiency. A better understanding of the climbing and growth mechanisms of this plant may contribute to identifying ways to limit its expansion. Continued research should be conducted to better understand the climbing mechanism of this plant and to expand the research to include studies that would assume the growth of this plant on natural supports such as herbaceous plants and trees.

AUTHORS' CONTRIBUTIONS

ADL: a collection of plant material, conducting plant movement experiments, data analyses, microscopic work and observation, preparation of

graphics, literature review, writing the article draft, UZ: research conception, supervising the research, manuscript comments and editing.

ACKNOWLEDGMENTS

The authors would like to thank Dr. Mirosław Sobczyk for providing laboratories and equipment and to express heartfelt gratitude to Prof. Mirela Tulik for her feedback, support, and guidance throughout the development of this article.

Funding: This research was funded by the National Science Centre, Poland (project no. 2022/45/N/NZ9/02690, "Kinetics and biomechanics of the invasive vine (*Echinocystis lobata*) as the basis for the development of effective methods of control"). For Open Access, the author has applied a CC BY-NC-ND public copyright license to any Author Accepted Manuscript (AAM) version arising from this submission.

REFERENCES

- AGUORU CU, and OKOLI BE. 2012. Comparative stem and petiole anatomy of West African species of *Momordica* L. (Cucurbitaceae). *African Journal of Plant Science* 6(15): 403–409.
- BAGI I, and BŐSZÖRMÉNYI A. 2008. Wild Cucumber. In: Z. Botta–Dukát, L. Balogh [eds.], *The most important invasive plants in Hungary*, 103–114. Vácrátót: HAS Institute of Ecology and Botany.
- BORISOVA EA. 2011. Patterns of invasive plant species distribution in the Upper Volga basin. *Russian Journal of Biological Invasions* 2: 1–5.
- CARLQUIST S. 1985. Observations on functional wood histology of vines and lianas. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany* 11(2): 139–157.
- CARLQUIST S. 1996. Wood and stem anatomy of Menispermaceae. *Aliso: A Journal of Systematic and Floristic Botany* 14: 155–170.
- CATLING PM. 2005. Effects of invasive alien plants on birds: some examples from North America. *Biodiversity* 6(3): 30–39.
- CELKA Z, CHMIEL J, BRZEZIŃSKA K, PAWEŁ K, OŚWIECIMSKA-PIASKO Z, STANISZEWSKA N, MAZURSKA K, DAJDOK Z, KRZYSZTOPIAK L, MEDRZYCKI P, GRZEZIŃSKA D, MUSIATOWICZ K, KRAJEWSKA M, SACHAJDAKIEWICZ I, SIERKA EM, KOMPALA-BABA AN, and TOKARSKA-GUZIŁ BE. 2022 In: Zbigniew Celka, Julian Chmiel, Barbara Tokarska-Guzik [ed]. *Metody zwalczania kolczurki klapowanej. Kompendium*. Generalna Dyrekcja Ochrony Środowiska, Warszawa.
- CHARLES H, and DUKES JS. 2007. Impacts of invasive species on ecosystem services. In: Wolfgang Nantwig

- [ed.] *Biological invasions*, 217–237. Springer Berlin, Heidelberg.
- CORREDOR E, TESTILLANO PS, CORONADO MJ, GONZÁLEZ-MELENDI P, FERNÁNDEZ-PACHECO R, MARQUINA C, IBARRA MR, DE LA FUENTE JM, RUBIALES D, PÉREZ-DE-LUQUE A, and RISUEÑO MC. 2009. Nanoparticle penetration and transport in living pumpkin plants: in situ subcellular identification. *BMC Plant Biology* 9: 1–11.
- CRANG R, LYONS-SOBASKI S, and WISE R. 2018. Parenchyma, collenchyma, and sclerenchyma. In: *Plant Anatomy*, 181–213. Springer, Cham.
- CURTEAN-BĂNĂDUC A, OPREAN L, SCHNEIDER-BINDER E, and BĂNĂDUC D. 2011. Aquatic habitats in proposed integrated urban water management elements in Sibiu (Transylvania, Romania). *Management of Sustainable Development* 3(1): 35–44.
- DEN DUBBELDEN KC, and OOSTERBEEK B. 1995. The availability of external support affects allocation patterns and morphology of herbaceous climbing plants. *Functional Ecology* 9(4): 628–634.
- DOŁKIN-LEWKO A, and ZAJACZKOWSKA U. 2022. Threats to ecosystems and methods for controlling invasive vines in temperate forests. *Sylvan* 166(4): 267–282.
- DYLEWSKI Ł, MAĆKOWIAK Ł, and MYCZKO Ł. 2018. Physical defence of the wild cucumber *Echinocystis lobata* in an invasive range changing seed removal by rodents. *Plant Ecology* 219: 863–873.
- DYLEWSKI Ł, MYCZKO Ł, and PEARSON DE. 2019. Native generalist consumers interact strongly with seeds of the invasive wild cucumber (*Echinocystis lobata*). *NeoBiota* 53: 25–39.
- FISHER JB, and EWERS FW. 1995. Vessel dimensions in liana and tree species of *Gnetum* (Gnetales). *American Journal of Botany* 82(11), 1350–1357.
- FRENCH JC. 1977. Growth relationships of leaves and internodes in viny angiosperms with different modes of attachment. *American Journal of Botany* 64(3): 292–304.
- GEBAUER AD, BROWN R, SCHWAB S, NEZAT C, and MCNEELY C. 2016. Effects of an invasive grass (*Phalaris Arundinacea*) on water availability in semi-arid riparian zones. *Wetlands* 36: 59–72.
- HARRIS CJ, MURRAY BR, HOSE GC, and HAMILTON MA. 2007. Introduction history and invasion success in exotic vines introduced to Australia. *Diversity and Distributions* 13(4): 467–475.
- HEBELER F, VAN BEL AJE, and BOTHA CEJ. 2000. Structural and ecophysiological shoot features of the leafless cucurbit *Acanthosicyos horridus*, a keystone endemic of the Namib desert. PhD thesis, Justus-Liebig-Universität Giessen, Giessen, Germany.
- HULINA N. 1998. Rare, endangered or vulnerable plants and neophytes in a drainage system in Croatia. *Natura Croatica* 7(4): 279–289.
- KERCKHOFFS LHJ, ADAMSE P, TONK WJM, VAN GINKEL R, VAN KREEL J, VEENENDAAL A, RUYTER TPL, BUURMEIJER WF, BOUMA RM, and KENDRICK RE. 1997. A high-resolution plant growth-measuring apparatus to study stem growth kinetics. *Scientia Horticulturae* 69(3-4): 275–286.
- KISS JZ. 2009. Plants circling in outer space. *New Phytologist* 182(3): 555–557.
- KOŁACZKOWSKA E. 2016. Kolczurka klapowana *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray. In: A. Obidziński, E. Kołaczowska, A. Otręba, [eds.], *Metody zwalczania obcych gatunków roślin występujących na terenie Puszczy Kampinoskiej*, 9–13. Izabelin-Kraków: Wydawnictwo BioDar.
- KOMINOSKI JS, SHAH JF, CANHOTO C, FISCHER DG, GILING DP, GONZÁLEZ E, GRIFFITHS NA, LARRAÑAGA A, LEROY CJ, MINEAU MM, McELARNEY YR, SHIRLEY SM, SWAN CM, and TIEGS SD. 2013. Forecasting functional implications of global changes in riparian plant communities. *Frontiers in Ecology and the Environment* 11(8): 423–432.
- KOSTRAKIEWICZ-GIERAŁT K, PLISZKO A, BARABASZ-KRASNY B, BOMANOWSKA A, DAJDOK Z, GUDZINSKAS Z, KUCHARCZYK M, MAĆKOWIAK Ł, MAJK J, MOŹDŹEN K, PODGÓRSKA M, RASIMAVIČIUS M, REWICZ A, SZCZEŚNIAK E, WÓJCIK T, and STACHURSKA-SWAKOŃ A. 2022. The relationships of habitat conditions, height level, and geographical position with fruit and seed traits in invasive vine *Echinocystis lobata* (Cucurbitaceae) populations in Central and Eastern Europe. *Forests* 13(2): 256.
- LAMBERS H, and POORTER H. 1992. Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. *Advances in Ecological Research* 23: 187–261.
- LIU X, CHEN J, and ZHANG X. 2021. Genetic regulation of shoot architecture in cucumber. *Horticulture Research* 8: 143.
- LUCHIAN V, and TEODOSIU G. 2019. Research results regarding the anatomy of some medicinal plants of Cucurbitaceae. *Scientific Papers. Series B, Horticulture* 63(1): 635–641.
- ŁOTOCKA B. 2023. Easy, fast, cheap, informative, and pretty-staining of plant sections with Mayer's mucicarmine and Lugol's reagent. *Acta Agrobotanica* 76: 767.
- MICHALETZ ST. 2018. Evaluating the kinetic basis of plant growth from organs to ecosystems. *New Phytologist* 219(1): 37–44.
- MINIAT CF, FRATERRIGO JM, BRANTLEY ST, CALLAHAM MA, CORDELL S, DUKES JS, GIARDINA CP, JOSE S, and LOVETT G. 2021. Impacts of invasive species on forest and grassland ecosystem processes in the United States. In: Poland TM, Patel-Weynand T, Finch DM, Miniati CF, Hayes DC, Lopez VM [eds.] *Invasive species in forests and rangelands of the United States: A comprehensive science synthesis for the United States forest sector*, 41–55. Springer, Heidelberg.
- MOHAMMED IA, and GUMA AG. 2015. Anatomical diversity among certain genera of family Cucurbitaceae. *International Journal of Research Studies in Biosciences* 3(6): 85–91.

- PAUL GS, and YAVITT JB. 2011. Tropical vine growth and the effects on forest succession: a review of the ecology and management of tropical climbing plants. *The Botanical Review* 77: 11–30.
- PUTZ FE, and MOONEY HA. 1991. *The biology of vines*. Cambridge University Press, Cambridge UK.
- PYŠEK P, GENOVESI P, PERGL J, MONACO A, and WILD J. 2013. Plant invasions of protected areas in Europe: an old continent facing new problems. In: Llewellyn C. Foxcroft, Petr Pyšek, David M. Richardson, Piero Genovesi [eds.] *Plant invasions in protected areas: patterns, problems and challenges*, 209–240. Springer, Dordrecht.
- RICHARDSON DM, HOLMES PM, ESLER KJ, GALATOWITSCH SM, STROMBERG JC, KIRKMAN SP, PYSEK P, and HOBBS RJ. 2007. Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions, and restoration prospects. *Diversity and Distributions* 13(1): 126–139.
- SCHNITZER SA, and BONGERS F. 2002. The ecology of lianas and their role in forests. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 223–230.
- SHTAIN I, BAR-ON B, and POPPER ZA. 2018. Plant and algal structure: from cell walls to biomechanical function. *Physiologia Plantarum* 164(1): 56–66.
- SILVERTOWN J. 1985. Survival, fecundity, and growth of wild cucumber, *Echinocystis lobata*. *The Journal of Ecology* 73: 841–849.
- STANKOVIĆ V, KUZMANOVIĆ N, KABAŠ E, VUKOJIČIĆ S, LAKUŠIĆ D, and JOVANOVIĆ S. 2022. Established stands of the highly invasive *Echinocystis lobata* on the Ramsar sites of the southern part of the Pannonian Plain. *Botanica Serbica* 46(2): 197–207.
- STARFINGER U, KOWARIK I, RODE M, and SCHEPKER H. 2003. From desirable ornamental plant to pest to accepted addition to the flora? – the perception of an alien tree species through the centuries. *Biological Invasions* 5: 323–335.
- SUNDARAPANDIAN, SM, MUTHUMPERUMAL C, and SUBASHREE K. 2015. Biological invasion of vines, their impacts and management. In: N. Sarthaparathy [ed.], *Biodiversity of lianas*, 211–253. Springer, Cham.
- TAMAIO N, JOFFILY A, BRAGA JMA, and RAJPUT KS. 2010. Stem anatomy and pattern of secondary growth in some herbaceous vine species of Menispermaceae. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 137(2): 157–165.
- TARABON S, BERTRAND R, LAVOIE C, VIGOUROUX T, and ISSELIN-NONDEDEU F. 2018. The effects of climate warming and urbanized areas on the future distribution of *Cortaderia selloana*, pampas grass, in France. *Weed Research* 58(6): 413–423.
- VILA M, BASNOU C, GOLLASCH S, JOSEFSSON M, PERGL J, and SCALERA R. 2009. One Hundred of the Most Invasive Alien Species in Europe. In: P. E. Hulme, W. Nentwig, P. Pyšek, M. Vilà [eds.], *DAISIE. Handbook of alien species in Europe. Invading Nature – Springer Series in Invasion Ecology 3 ed.*, 265–268, Springer, Dordrecht.
- YAZDANBAKHSH N, and FISAHN J. 2010. Analysis of *Arabidopsis thaliana* root growth kinetics with high temporal and spatial resolution. *Annals of Botany* 105(5): 783–791.
- ZELNIK I. 2012. The presence of invasive alien plant species in different habitats: case study from Slovenia. *Acta Biologica Slovenica* 55(2): 25–38.
- ZUUR AF, IENO EN, and ELPHICK CS. 2010. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems: Data exploration. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 3–14.

SUPPLEMENTARY MATERIAL

The supplementary material provides detailed descriptive statistics that support the investigation of wild cucumber (*Echinocystis lobata*) growth dynamics in relation to different support densities, and biometric features from different parts of the plant shoot. Table 1 summarizes the sample variables across three support densities (5 cm, 20 cm, and 50 cm), offering insights into how these densities influence growth rates and other plant characteristics. Table 2 presents data on the observation duration and frequency of nutation movements, highlighting how the proximity of supports affects the intensity and timing of these movements. Table 3 includes the mean biometric measurements of wild cucumber shoot cross-sections at different heights (base, 1/4 shoot, half shoot, 3/4 shoot, and top). It provides valuable information about the plant's structure and how it adapts to varying environmental conditions.

The data presented in these tables contribute to understanding of the plant's adaptive mechanisms, particularly its ability to climb efficiently and establish itself in different habitats, which is critical in assessing its competitive advantage as an invasive species in vulnerable ecosystems like wetlands and river valleys.

SYMBOLS

N – sample size;
M – mean;
SD – standard deviation;
Mdn – median;
Min – minimum value;
Max – maximum value;
Skew. – skewness;
Kurt. – kurtosis;

Table 1 Descriptive statistics of sample variables for support groups.

Variable	Support	N	M	SD	Mdn	Min	Max	Skew.	Kurt.
Length after alignment, mm	5 cm	10931	565.28	199.50	550.63	162.16	1045.83	0.17	-0.97
	20 cm	12021	565.40	235.84	543.68	114.52	1245.02	0.38	-0.66
	50 cm	7592	445.46	141.94	443.56	120.68	767.73	0.08	-0.66
Deviation of shoot tips from x axis, mm	5 cm	10931	-5.88	175.22	-40.86	-240.76	981.54	3.23	11.76
	20 cm	12021	74.90	121.78	51.28	-273.66	417.37	0.36	0.19
	50 cm	7592	5.31	156.88	5.71	-445.65	415.37	0.17	-0.03
Deviation of shoot tips from y axis, mm	5 cm	10931	538.35	190.09	521.72	160.30	998.07	0.21	-0.90
	20 cm	12021	488.21	198.43	459.58	153.20	1090.63	0.63	-0.24
	50 cm	7592	340.78	113.39	350.61	-66.52	572.30	-0.75	0.82

Table 2 Descriptive statistics for the duration of observation (in full days) along with the frequency of nutation movements in relation to support density.

Variable	Support	N	M	SD	Mdn	Min	Max	Skew.	Kurt.
Rate of nutation movement per day	5 cm	106	24.25	4.32	24.00	14.00	33.00	-0.58	0.42
	20 cm	119	24.72	3.58	24.00	17.00	31.00	-0.10	-1.04
	50 cm	73	26.01	4.49	27.00	14.00	35.00	-0.38	-0.86
Duration of observation, days	5 cm	13	9.15	1.77	9.00	6.00	13.00	0.37	-0.35
	20 cm	12	10.92	3.34	10.00	7.00	19.00	1.02	0.30
	50 cm	12	7.00	1.71	7.00	4.00	9.00	-0.20	-1.50

Table 3 Mean values of biometric features of wild cucumber shoot cross-sections at different heights.

Height localization	Cross-sectional area [mm²]	Tissue area [mm²]	Perimeter [mm]	Circularity
Base	12.72	9.07	12.96	0.94
1/4 shoot	3.29	2.16	6.97	0.81
half shoot	2.14	1.66	5.83	0.80
3/4 shoot	2.18	1.58	5.75	0.78
Top	1.28	1.11	4.48	0.74

Warszawa, 19.01.2016

Alicja Dołkin-Lewko

alicia_dolkin@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dołkin-Lewko, A., Baj, P., Giedrowicz, A., Jaroszewicz, J., Zajączkowska, U. 2025. Wild cucumber invasiveness: Impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy. *Journal of Experimental Botany*, eraf526.** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu koncepcji badań, zaplanowaniu metodyki, zebraniu materiału badawczego, przeprowadzeniu badań laboratoryjnych oraz eksperymentów, opracowaniu i analizie danych, wykonaniu analiz statystycznych we współpracy z współautorami, przygotowaniu wizualizacji wyników, napisaniu całości manuskryptu, pełnieniu funkcji autora korespondencyjnego, a także wprowadzeniu poprawek wynikających z uwag współautorów i recenzentów.

Podpis

Alicja Dołkin-Lewko

Warszawa, 13.01.2026

Paweł Baj

pawel.baj@pw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dolkin-Lewko, A., Baj, P., Giedrowicz, A., Jaroszewicz, J., Zajączkowska, U. 2025. Wild cucumber invasiveness: Impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy. *Journal of Experimental Botany*, eraf526.** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na opracowaniu metodyki badań w zakresie eksperymentów hydrodynamicznych, wykonaniu analizy i interpretacji uzyskanych danych oraz przeglądzie i redakcji manuskryptu.

Podpis



Warszawa, 19.01.2026

Aleksandra Giedrowicz

aleksandra_giedrowicz1@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoly Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dolkin-Lewko, A., Baj, P., Giedrowicz, A., Jaroszewicz, J., Zajączkowska, U. 2025. Wild cucumber invasiveness: Impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy. *Journal of Experimental Botany*, eraf526.** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na przeprowadzeniu analiz statystycznych dotyczących biometrii nasion.


Podpis

Warszawa, 13.01.26

Jakub Jaroszewicz

jakub.jaroszewicz@pw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dolkin-Lewko, A., Baj, P., Giedrowicz, A., Jaroszewicz, J., Zajączkowska, U. 2025. Wild cucumber invasiveness: Impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy. *Journal of Experimental Botany*, eraf526.** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na wykonaniu analiz z wykorzystaniem mikrotomografii komputerowej (micro-CT), opracowaniu i interpretacji uzyskanych wyników oraz wsparciu merytorycznym w zakresie analiz strukturalnych.

Podpis



Warszawa, 20.01.26

Urszula Zajązkowska

urszula_zajaczkowska@sggw.edu.pl

Rada Dyscypliny Nauk Leśnych
Szkoły Głównej Gospodarstwa Wiejskiego
w Warszawie

Oświadczenie o współautorstwie

Niniejszym oświadczam, że w pracy **Dolkin-Lewko, A., Baj, P., Giedrowicz, A., Jaroszewicz, J., Zajązkowska, U. 2025. Wild cucumber invasiveness: Impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy. *Journal of Experimental Botany*, eraf526.** mój indywidualny udział w jej powstaniu polegał na sprawowaniu nadzoru naukowego nad realizacją badań, wsparciu koncepcyjnym, udziale w interpretacji wyników oraz popr manuskryptu.


Podpis

RESEARCH PAPER

Wild cucumber invasiveness: impact of seasonal changes on biometric seed traits and dispersal strategy

Alicja Dołkin-Lewko^{1,*}, Paweł Baj², Aleksandra Giedrowicz³, Jakub Jaroszewicz⁴,
and Urszula Zajączkowska¹

¹ Department of Forest Botany, Institute of Forest Sciences, Warsaw University of Life Sciences—SGGW, Warsaw 02-776, Poland

² Faculty of Power and Aeronautical Engineering, Warsaw University of Technology, Warsaw 00-661, Poland

³ Warsaw University of Life Sciences – SGGW, Warsaw 02-776, Poland

⁴ Faculty of Materials Science and Engineering, Warsaw University of Technology, Warsaw 00-661, Poland

* Correspondence: alicja_dolkin@sggw.edu.pl or dolkin.alicja@gmail.com

Received 29 July 2025; Accepted 21 November 2025

Editor: Ulrike Bauer, University of Cambridge, UK

Abstract

Wild cucumber (*Echinocystis lobata*) is an invasive annual vine rapidly spreading across Central European riparian zones. Its success is linked to seed dispersal, with hydrochory expected to play a major role, but the specific mechanisms are not fully understood. This study examines whether *E. lobata* uses a dual dispersal strategy by seed morphological differences and hydrodynamic behavior, supporting both short-distance and long-distance dispersal. Seeds were collected in autumn and early spring, and analysed for morphology, buoyancy, and hydrodynamic properties. Over 150 seeds underwent biometric measurements: digital image correlation for swelling deformation, micro-computed tomography for internal structure, and hydrodynamic properties. Approximately 23% of seeds were buoyant, with buoyant ones present in both autumn and spring seed groups. Buoyant seeds had larger surface areas and internal air cavities, contributing to lower drag and enhanced passive transport in water. Using digital image correlation and micro-computed tomography imaging, we visualized seed coat swelling patterns and quantified internal structures. Hydrodynamic experiments revealed that buoyant seeds experienced lower drag and slower acceleration. Under oscillatory flow, buoyant seeds exhibited passive propulsion at 1 Hz, indicating a resonance effect facilitating dispersal during fluctuating water flow. These findings support a dual dispersal strategy: temporal seed release and buoyancy enable both local recruitment and long-distance dispersal, likely contributing to invasive success in riparian habitats.

Keywords: Bet-hedging, digital image correlation, hydrochory, invasion, seed buoyancy, seed transport, temporal dispersal.

Introduction

Rush habitats, wetlands, and river valleys are particularly vulnerable to invasion by alien species because they create favorable conditions for their colonization (DeFerrari and Naiman, 1994). Anthropogenic effects, such as habitat modification and proximity

to urban areas, further enhance invasion risk (Knapp *et al.*, 2010; Dyderski and Jagodziński, 2016). Climate change may additionally influence the spread of invasive alien species by altering habitat conditions and disturbance dynamics (Hellmann *et al.*, 2008).

Uncontrolled expansion of invasive species, especially in areas with strong anthropogenic pressure, may result in unfavorable natural succession and, consequently, destabilization of the ecological system in a given area (Fortuna-Antoszkiewicz *et al.*, 2018). Alien species can completely disrupt the network of ecological connections in current ecosystems (Faliński, 2004) or create monotypes, which leads to a change in the structure of habitats and a decrease in biodiversity (Zedler and Kercher, 2004). The reduction in the number of native species due to the arrival of alien species has ecological consequences, but also poses a threat to the dominant landscape (Hejda *et al.*, 2009).

Similar phenomena are observed in forest areas, especially in riparian and alder communities, where plants from the vine group play an important role. An example is the wild cucumber (*Echinocystis lobata* (F. Michx.) Torr. & A. Gray), which has significantly increased its area of occurrence over the last few decades (Zajac *et al.*, 2011). Native to North America, this species was introduced to Europe in the 19th century as an ornamental plant and has since become invasive in Central and Eastern Europe, including Poland, Lithuania, Latvia, and the Czech Republic, and is now spreading to other parts of Europe such as Germany, Austria, and Hungary (Bagi and Böszörményi, 2008; Tokarska-Guzik *et al.*, 2015; Jocienė *et al.*, 2023). It thrives in temperate climates and tolerates periodic flooding, benefiting from warm growing seasons and nutrient-rich alluvial soils (Kostrakiewicz-Gierałt *et al.*, 2022). For this reason, it has been included by the Polish Ministry of the Environment on the list of species threatening native flora or natural habitats, as well as on the list of 100 most invasive species of plants, animals, and fungi in Europe (Vilà *et al.*, 2009); therefore, appropriate management and planning of conservation measures are often crucial in preserving particularly valuable natural areas (Vicente *et al.*, 2013).

Wild cucumber prefers rushes, scrubs, and river forest habitats, and is also present in anthropogenic habitats such as homesteads and roadsides. Despite its wide range, it poses the greatest threat to native biodiversity in riverside herbaceous areas and the edges of riparian forests, a significant part of which belong to Natura 2000 habitats. Such habitats include hydrophilous tall herb fringe communities, rivers with muddy banks, and riparian forests (Priede, 2008; Kołaczowska, 2010). The range of wild cucumber increases along river banks, due to seed transfer by running water, facilitating rapid colonization of subsequent sections of the shoreline (Bagi and Böszörményi, 2008). In the context of dispersal ecology, these processes can be classified both as short-distance dispersal, supporting local population persistence, and long-distance dispersal, enabling colonization of new areas (Nathan *et al.*, 2008; Marco *et al.*, 2011). Wild cucumber is a very light-demanding species that reduces light availability for native plants, inhibiting their growth and contributing to a decline in biodiversity. As it grows, it climbs onto surrounding herbaceous plants, shrubs, and trees using

tendrils. It is characterized by very rapid growth during the vegetative period and reproduces exclusively by seeds with a long lifespan (Jocienė *et al.*, 2023).

Despite the growing threat that wild cucumber poses to native ecosystems, there is still a lack of research on the mechanisms of its spread, especially in the context of seed transfer by running water. An important goal of research on this species is to determine the temporal and spatial patterns in the dispersal of its seeds. This research focused on seeds collected during two distinct periods—autumn and early spring—to analyse differences in their biometric features. Their buoyancy and ability to move in water were also examined. Furthermore, we analysed internal structural changes during swelling, including seed coat deformation. Such a comprehensive approach will allow for a better understanding of the biology of wild cucumber spread and may contribute to the development of effective control strategies.

In this study, we aim to answer the question of whether wild cucumber seeds exhibit both temporal and spatial variation in dispersal, allowing them to establish stable populations while colonizing new areas.

We hypothesize that (i) seeds collected in autumn and after winter (spring) differ in morphology and buoyancy, reflecting different fates during the dispersal season, and (ii) variation in seed traits affects their floating ability and hydrodynamic behavior, which may determine the potential distance of water-mediated dispersal.

Materials and methods

Study species

Wild cucumber (*Echinocystis lobata* (F. Michx.) Torr. & A. Gray) is an annual, fast-growing climbing vine from the *Cucurbitaceae* family. It reproduces exclusively by seeds, which mature in autumn and are released gradually: most fall soon after the fruit opens, while some are shed later as the capsule dries (Klotz, 2009). Fruits are spiny, 2.5–5 cm long capsules usually containing four flattened seeds (Silvertown, 1985; Dylewski *et al.*, 2018). Seeds are brown, about 1.5–2.0 cm long and 0.5–1 cm wide, with a hard, water-impermeable coat and long viability (Klotz, 2009). Fresh seeds are dormant and require cold stratification to germinate (Choate, 1940; Bagi and Böszörményi, 2008; Grašič *et al.*, 2019). Reported thousand-seed weight is 256.8–293.0 g, with specific gravity around 1.08–1.10 g cm⁻³ (Bagi and Böszörményi, 2008).

Research material

The seeds of wild cucumber used in the experiment were collected from a natural site near the village of Gassy, located near Warsaw, Masovian Voivodeship, Poland (52.078872, 21.207374) in two periods, autumn (September and October 2020) and early spring (March in 2021), and from a second location on the river bank in Konstancin-Jeziorna near Warsaw, Masovian Voivodeship, Poland (52.101174, 21.127691) in autumn (September 2024). The sites were located in the floodplain areas of the Vistula River and were similar to the *Populetum albae* Br.-Bl. 1931 habitat. Both sites are located within the same river valley and are ~6–7 km apart, with comparable riparian vegetation and hydrological conditions. Seeds collected in 2020/2021 were measured directly after natural

drying, and seeds collected in 2024 were analysed fresh to avoid any potential effects of long-term storage.

Biometric characteristic and buoyancy of seeds

To examine the biometric characteristics of seeds, three groups were analysed: 50 dry seeds collected in autumn 2020, 50 dry seeds collected in spring 2021 (which had remained inside fruit capsules over the winter), and 50 freshly collected (hydrated) seeds from autumn 2024. In natural conditions, wild cucumber seeds are released from the fruit in autumn while still moist, whereas those that remain enclosed in the capsules until spring gradually dry out over winter. Including dry autumn seeds enabled a direct comparison with naturally dried spring seeds. Each seed was weighed on a Kern ADB 200-4 scale (Kern & Sohn, Balingen, Germany) to four decimal places and scanned using a high-resolution scanner (Epson Perfection V700, Epson, Suwa, Japan). The scans were used to measure biometric characteristics (length, width, circularity, area, perimeter). The parameters were measured using the ImageJ program (Schneider *et al.*, 2012). Circularity was calculated as:

$$\text{Circularity} = \frac{4\pi\text{Area}}{\text{Perimeter}^2}$$

Additionally, the buoyancy of each seed was checked. For this purpose, each seed was placed in a container with water. The seeds that were floating were removed and placed back in a vial with water, where their fall time was measured for 24 h. To exclude the possibility that the buoyant seeds were damaged or empty and unable to germinate, an experiment was carried out to study the germination ability of both buoyant (floating) and non-buoyant (sinking) seeds collected in 2020/21. For this purpose, 10 buoyant seeds and 10 non-buoyant seeds were selected from both periods. These seeds were placed on a plate with moist lignin and then placed in a refrigerator for 14 d. After this time, the seeds were placed on wet lignin, under controlled lighting (HPS Phytolite 600 W lamp, photon flux 1045 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, luminous flux 100 klm) and temperature (21 °C). To verify the viability of seeds from both groups, we performed a 2,3,5-triphenyltetrazolium chloride (TTC) test on a larger sample, following the method of Ciacka *et al.* (2022) with minor modifications. A total of 50 buoyant and 50 non-buoyant seeds, freshly collected in autumn, were used. As a control, one seed from each group was boiled in water for 10 min before staining to confirm that dead tissue would not become colored. The isolated embryos were briefly rinsed twice in distilled water and then placed in a solution of 2% (w/v) TTC (Sigma-Aldrich, St Louis, MO, USA) prepared in 0.9% (w/v) sodium chloride (Sigma-Aldrich) with the addition of 2 mM dimethyl sulfoxide (Sigma-Aldrich). Staining was performed for 90 min at room temperature in darkness. After incubation, embryos were washed with distilled water and photographed using a digital microscope (Tagarno FHD Trend). Red coloration of the embryo axis was interpreted as dehydrogenase activity and therefore viability. The boiled negative controls remained unstained, confirming the validity of the test. The photographic documentation of both the germination and TTC tests is provided in Supplementary Figs S1–S3.

Then, using STATISTICA 13.1 software (TIBCO Software Inc., 2017), the measured parameters were compared for seeds from different harvest periods and conditions (dry/fresh). The same seeds were also categorized based on their ability to float. For this purpose, statistical tests were performed at a significance level of 5%. The relationships between seed biometric traits and the harvest period and conditions were assessed using the non-parametric Kruskal–Wallis analysis of variance, and homogeneous groupings were identified with a multiple comparison test. The relationships between seed buoyancy and biometric traits were analysed using the non-parametric Mann–Whitney *U*-test.

Changes in seed structure during swelling

Tissue deformations during seed swelling were studied using the digital image correlation (DIC) method based on two cameras in a stereoscopic system connected to a stereoscopic microscope. This technique allowed for 3D deformation and strain measurements of specimens. Each camera provided a 2D view, and the software, using a correlation algorithm, created a 3D image by combining both camera views from different angles (Rusin and Kopernik, 2016). Deformation measurements of the seed coat of wild cucumber were performed using the Dantec Q-400 system, based on the Istra 4D software module with 5 MPix optics, connected to a Leica M125 stereoscopic microscope (Leica, Wetzlar, Germany). To prepare the sample for research and create a pattern on the surface, white dots were applied to the seed coat using acrylic paint and a small brush. The seed was placed on a watch glass covered with moist lignin, the ends of which remained in contact with water throughout the observation period to prevent the material from drying out. The changes in the pattern formed on the seed coat due to deformation and swelling were recorded by cameras. These images were automatically analysed. As a result, a dataset was generated, containing the initial contour of the object at the beginning of the measurement and the three-dimensional displacement vector of each point of the object due to its deformation. In this experiment, deformation patterns were analysed in 10 randomly selected dry seeds. For the purpose of visualizing representative swelling patterns, one example was selected and presented for each identified type of response.

Analysis of the internal structure of seeds

Micro-computed tomography (micro-CT) analysis was conducted to examine the internal structure of wild cucumber seeds, focusing on differences in tissue organization, air cavity distribution, and seed coat thickness between buoyant and non-buoyant seeds. Three seeds from each group, freshly collected in autumn 2024, were selected, and their biometric characteristics, including length, width, and mass, were measured prior to scanning. Micro-CT scanning was performed using a MICRO XCT-400 system (Xradia, Zeiss, Oberkochen, Germany) at a voltage of 40 kV and a current of 250 μA . For each sample, 1200 projection images were acquired with an exposure time of 4 s per image using an LFOV camera. The scans achieved an isotropic voxel size of 19.8 μm , enabling detailed structural analysis. The reconstruction of the scanned volume was carried out using the instrument's proprietary software. The reconstructed datasets were then exported to Avizo Fire (FEI Visualization Sciences Group) for advanced 3D image analysis, allowing for detailed visualization and quantitative evaluation of the sample's microstructure. The analysis focused on segmenting and measuring key seed components, including the seed coat to determine its thickness and structural integrity, internal air spaces to assess their role in buoyancy, and the internal seed tissues comprising the cotyledons and embryo. Data from three independent measurements per seed type were compiled into a summary table.

Hydrodynamic forces of seeds

Hydrodynamic forces acting on the seeds were estimated indirectly by analysing their trajectories while being advected by water. According to Newton's second law of motion, the effective force was inferred from the seed's acceleration, computed as the second derivative of its recorded trajectory. Two distinct flow scenarios were considered to assess seed motion under different hydrodynamic conditions (referred to as channel and vessel experiments hereafter). In the first scenario (channel experiment), seeds initially at rest were introduced into a steady water stream. In each experiment, 20 buoyant and 20 non-buoyant dry seeds were used. Each seed was tethered using a nylon fishing line (0.06 mm in diameter), glued

Table 1. Parameters of motion of the linear translation table

	Frequency (Hz)					
	0.5	1.0	1.5	2.0	2.5	3.0
max $x_{\text{table}}=A$ (mm)	49.2	37.1	11.3	3.1	1.9	6.8
max $u_{\text{table}}=2\pi fA$ (mm s ⁻¹)	155	233	107	39	30	128
max $a_{\text{table}}=4\pi^2 f^2 A$ (mm s ⁻²)	485	1464	1005	488	473	2404

A, oscillation amplitude; f , frequency.

to the seed at one end and fixed at the other, which was then suddenly released. The seed's motion was tracked until it reached the free-stream velocity $U_\infty=0.24 \text{ m s}^{-1}$. For floating seeds, the tethering point was selected to keep the fishing line horizontal, minimizing vertical forces. The line was sufficiently flexible and assumed to transmit only tensile forces. The attachment point was chosen to preserve the natural orientation of the seed. Measurements were carried out in a closed-loop water tunnel with a cross-sectional area of 260 mm×35 mm. Trajectories were recorded with a 70 Hz camera (Imager E-Lite, LaVision) fitted with a 70 mm lens (Sigma 24–70/2.8 Ex Dg Macro), with calibration performed to convert pixels to physical units. In the second scenario (vessel experiment), seeds were placed at the center of a shallow vessel (165 mm×80 mm, 15 mm depth), mounted on a linear translation table oscillating sinusoidally along its short axis (i.e. x -axis). The table's motion followed:

$$x_{\text{table}}(t) = A \sin(2\pi ft), \quad u_{\text{table}}(t) = 2\pi f \times A \cos(2\pi ft), \quad a_{\text{table}}(t) = -4\pi^2 f^2 \times A \sin(2\pi ft),$$

where A is the oscillation amplitude and f the frequency. Frequencies ranged from 0.5 to 3 Hz in 0.5 Hz steps. Table 1 summarizes the parameters of table motion. The surface flow was visualized using cork dust particles (diameter of 0.2 mm), assumed to follow the surface flow with negligible slip. Trajectories were recorded over at least 25 oscillation periods with a minimum of 20 frames per period. Recordings affected by wall-seed adhesion were discarded and repeated.

The drag coefficient C_D was calculated using:

$$C_D = \frac{2a\ell}{u^2} \frac{m}{\rho_w \ell^3}$$

where a and u are the seed's acceleration and velocity, m is the seed mass, ℓ is the seed characteristic length (evaluated as square root of the platform area), and ρ_w is the water density. The Reynolds number (Re) was defined as:

$$\text{Re} = (U_\infty - u)\ell/\nu$$

where ν is the kinematic viscosity of water.

To analyse vessel experiments, trajectories were phase-averaged with respect to the table oscillation phase $\phi = 2\pi ft$. The phase-averaged velocity $\hat{\mathbf{u}} = [\hat{u}_x, \hat{u}_y]$ was obtained via differentiation of the averaged trajectories and expanded as a Fourier series:

$$\hat{\mathbf{u}} = \sum_{k=0}^{\infty} \hat{\mathbf{u}}_k \cos(k\phi + \boldsymbol{\theta}_k)$$

where $\hat{\mathbf{u}}_k = [\hat{u}_{x,k}, \hat{u}_{y,k}]$ are amplitudes of Fourier coefficients and $\boldsymbol{\theta}_k = [\theta_{x,k}, \theta_{y,k}]$ their corresponding phase lags.

Results

Biometric characteristic and buoyancy of seeds

The biometric analysis of wild cucumber seeds collected in different seasons (autumn and spring) and at different moisture states (dry and fresh) revealed significant variations in seed morphology and buoyancy (Tables 2, 3). Seeds collected in autumn were generally smaller compared with seeds collected in spring (both dry). Similarly, autumn seeds exhibited a smaller width and mass, while spring seeds were wider and heavier. Fresh autumn seeds did not differ statistically from spring seeds. The only differences were visible in circularity, where fresh autumn seeds resembled those in a dry state, and width, where they differed significantly from the other groups. Autumn seeds were rounder, and spring seeds were elongated. Seed viability and germination potential of both buoyant and non-buoyant seeds were verified by a preliminary germination test and a TTC test, providing the basis to also analyse their biometric traits separately (Supplementary Figs S1–S3). A total of 150 wild cucumber seeds were tested for buoyancy, including seeds collected in both autumn and spring, in both dry and fresh states. These were the same seeds used in the biometric analyses. Of all the seeds tested, 34 (approximately 23%) remained afloat, while 116 sank. The ability to float varied between seed groups, with the highest proportion observed among freshly collected autumn seeds (32%, where only 10% of dry autumn seeds and 26% of dry spring seeds were buoyant). Buoyant seeds differed significantly from non-buoyant ones in nearly all morphological parameters, such as length, width, and surface area, except for mass, which showed no significant difference.

Changes in seed structure during swelling

DIC analysis of seed coat deformation during swelling revealed progressive structural changes in response to moisture absorption (Fig. 1; Videos 1, 2). The initial phase of swelling was characterized by a gradual increase in seed coat expansion, particularly in regions with thinner outer layers. Over time, local deformations indicated differential water uptake across seed tissues, with some areas absorbing moisture faster than others. Swelling patterns of wild cucumber seeds followed two predominant structural responses. In the first pattern (Fig. 1A; Video 1), swelling was primarily concentrated in the central region of the seed, where the cotyledons are located, leading to a noticeable upward deformation. In the second pattern (Fig. 1B; Video 2), swelling was most evident at the outer ends of the seed.

Analysis of the internal structure of seeds

Micro-CT imaging provided detailed insights into the internal structure of buoyant and non-buoyant seeds, revealing key

Table 2. Comparison of seed traits across harvest seasons and moisture states ($n=50$ per group)

Seed group	Homogenous groups	Mean	Median	Minimum	Maximum	Standard deviation	Coefficient of variation
Mass (g)							
Autumn (dry)	A	0.27	0.26	0.21	0.33	0.03	11.17
Spring (dry)	B	0.35	0.36	0.27	0.43	0.04	9.88
Autumn (fresh)	B	0.34	0.34	0.21	0.49	0.06	16.80
Length (mm)							
Autumn (dry)	A	15.83	15.89	13.77	18.46	1.14	7.21
Spring (dry)	B	18.65	18.64	16.66	20.99	0.84	4.52
Autumn (fresh)	B	18.92	18.61	16.20	22.20	1.56	8.25
Width (mm)							
Autumn (dry)	A	8.43	8.54	6.89	9.30	0.57	6.78
Spring (dry)	B	9.18	9.18	7.81	10.32	0.65	7.09
Autumn (fresh)	C	9.73	9.85	8.14	10.85	0.72	7.39
Surface area (mm ²)							
Autumn (dry)	A	98.93	98.67	75.49	122.34	10.25	10.36
Spring (dry)	B	127.41	125.51	106.29	157.69	11.44	8.98
Autumn (fresh)	B	137.06	134.00	102.90	170.97	18.67	13.62
Perimeter (mm)							
Autumn (dry)	A	39.40	39.34	35.13	44.23	2.18	5.54
Spring (dry)	B	45.28	44.94	41.56	50.15	1.90	4.20
Autumn (fresh)	B	46.23	45.70	41.07	53.24	3.42	7.40
Circularity							
Autumn (dry)	A	0.80	0.80	0.73	0.88	0.03	4.30
Spring (dry)	B	0.78	0.78	0.73	0.84	0.03	3.62
Autumn (fresh)	A	0.80	0.81	0.74	0.86	0.03	3.95

Statistical differences were evaluated using the Kruskal–Wallis test; $P<0.05$.

Table 3. Comparison of seed traits between buoyant and non-buoyant seeds ($n=34$ for buoyant seeds, $n=116$ for non-buoyant seeds)

Seed group	Homogenous groups	Mean	Median	Minimum	Maximum	Standard deviation	Coefficient of variation
Mass (g)							
Non-buoyant	A	0.32	0.32	0.21	0.49	0.06	17.71
Buoyant	A	0.32	0.33	0.21	0.41	0.06	18.19
Length (mm)							
Non-buoyant	A	17.41	17.71	13.77	21.87	1.68	9.63
Buoyant	B	19.11	19.03	15.54	22.20	1.84	9.63
Width (mm)							
Non-buoyant	A	9.01	9.01	6.89	10.85	0.79	8.74
Buoyant	B	9.49	9.75	7.28	10.82	0.90	9.53
Surface area (mm ²)							
Non-buoyant	A	117.19	117.01	75.49	169.98	19.18	16.36
Buoyant	B	134.59	136.36	87.73	170.97	23.16	17.21
Perimeter (mm)							
Non-buoyant	A	42.84	43.38	35.13	51.80	3.56	8.31
Buoyant	B	46.34	46.82	38.47	53.24	4.17	9.00
Circularity							
Non-buoyant	A	0.80	0.80	0.73	0.88	0.03	4.14
Buoyant	B	0.78	0.78	0.73	0.85	0.03	3.93

Statistical differences were evaluated using the Mann–Whitney U -test; $P<0.05$.

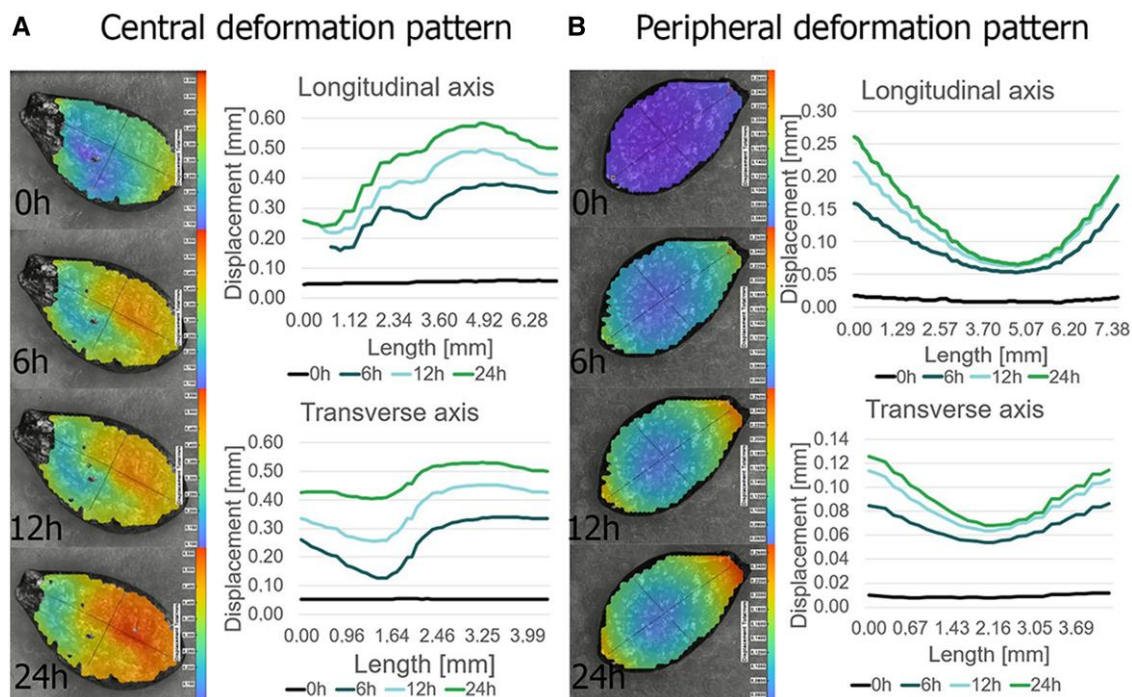
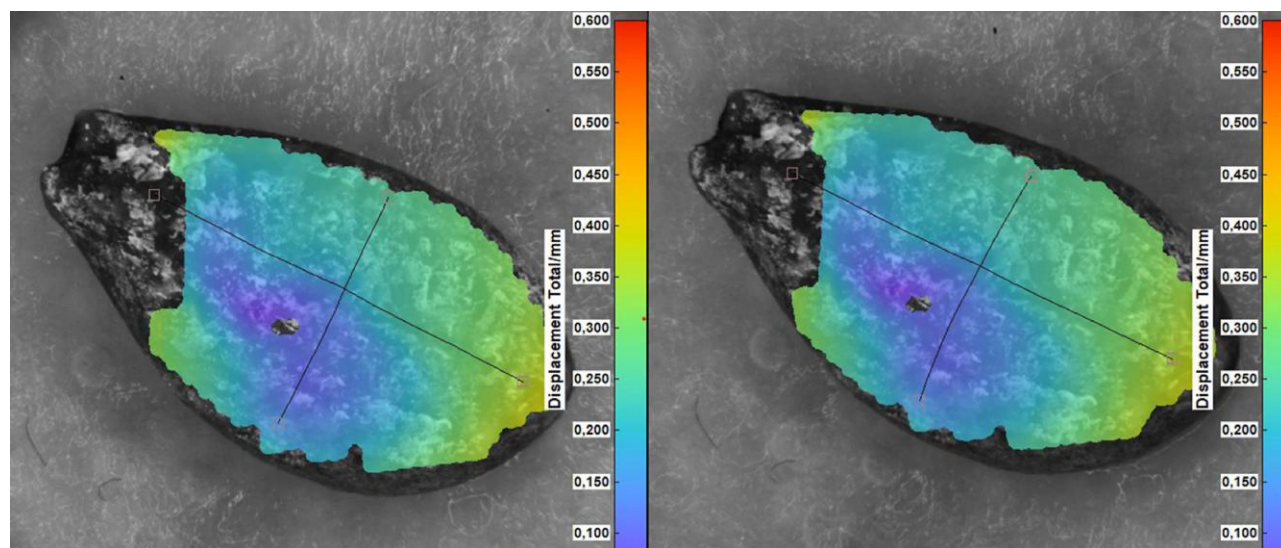


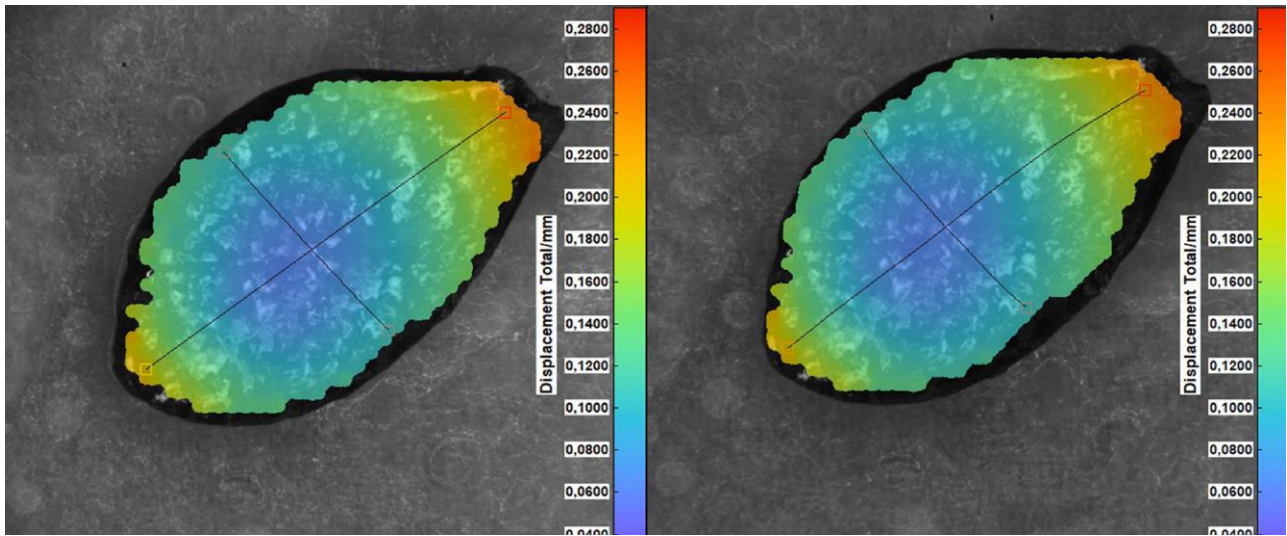
Fig. 1. Deformation patterns in wild cucumber seeds during swelling, visualized using digital image correlation (DIC). (A) Central deformation pattern: deformation concentrated in the middle part of the seed. (B) Peripheral deformation pattern: deformation observed at the outer ends of the seed. For each case, four DIC images illustrate deformation distribution at 0 h (start), 6, 12, and 24 h of swelling. Color-coded deformation maps are accompanied by line plots showing deformation profiles along the longitudinal (seed length) and transverse (seed width) axes, derived from intersecting line sections marked on the seed surface.



Video 1. Central deformation patterns in wild cucumber seeds during swelling, visualized using Digital Image Correlation (DIC). A playable video of this content is available in the HTML version.

differences in tissue organization and air cavity distribution (Fig. 2). Buoyant seeds contained visibly larger and more continuous internal air spaces and had a thicker seed coat than non-buoyant seeds. In contrast, non-buoyant seeds showed denser

internal tissue with only small, fragmented cavities and a generally higher total tissue volume. Quantitative measurements confirmed these trends: buoyant seeds had greater seed coat volume, whereas non-buoyant seeds had higher values of



Video 2. Peripheral deformation patterns in wild cucumber seeds during swelling, visualized using Digital Image Correlation (DIC). A playable video of this content is available in the HTML version.

internal tissue volume and tissue surface area. Detailed values for individual seeds are provided in Table 4.

Hydrodynamic forces of seeds

The results of the channel experiment, expressed in non-dimensional form using U_∞ and ℓ as characteristic velocity and length scales, are presented in Fig. 3. The streamwise velocity and acceleration were computed from trajectory data. Drag coefficients were plotted against Reynolds number (Re), showing distinct differences between buoyant and non-buoyant seeds.

The time to reach 95% of U_∞ was $9.9\ell/U_\infty$ (0.48 s) for buoyant seeds and $3.9\ell/U_\infty$ (0.18 s) for non-buoyant ones. Peak acceleration was roughly twice as high for non-buoyant seeds. Drag coefficients followed:

$$C_D \approx 110 \times \text{Re}^{-0.866} \text{ (buoyant)}, \quad C_D \approx 5820 \times \text{Re}^{-1.258} \text{ (non-buoyant)}$$

with drag ratios between 2 and 5 depending on Re. For reference, a sphere at $\text{Re}=1000$ has $C_D \approx 0.44$. Hence, buoyant seeds experience about half this value, and non-buoyant seeds nearly double.

At 1 Hz, buoyant seeds showed net linear translation perpendicular to table motion (i.e. along the y -axis), indicative of passive propulsion (Fig. 4; Video 3). This was combined with zero-mean rotations and bidirectional oscillations. Similar effects occurred at 0.5 or 1.5 Hz for some seeds. Non-buoyant seeds showed weaker and less consistent behavior.

The net translational velocity component $u_{y,0}$ exhibited a clear peak at 1 Hz for both buoyant and non-buoyant seeds, with the former achieving approximately twice the displacement of the latter (Fig. 5). The peak magnitude of $u_{y,0}$ reached roughly 2.2% of the table's maximum velocity, $2\pi fA$. In

contrast, the first harmonic component $u_{y,1}$, which represents the zero-mean oscillatory motion, showed a much weaker dependence on the forcing frequency f . This indicates that while oscillatory motion persists across all frequencies, net translation is selectively amplified near 1 Hz. The phase lag $\theta_{y,1}$ remained close to 90° across most frequencies, implying that the seed acceleration is approximately in phase with the table's velocity. Notably, a deviation from this trend occurred at 1 Hz, especially for buoyant seeds, suggesting enhanced correlation between seed and table velocities. This resonance-like alignment likely underlies the emergence of net translation at this specific frequency.

Discussion

Our findings demonstrate that functional divergence in seed anatomy and hydrodynamic behavior underpins a dual dispersal strategy in *Echinocystis lobata*, providing a clear mechanistic basis for adaptive bet-hedging in dynamic riparian environments. Biometric analysis (Tables 2, 3) revealed significant seasonal variation in morphology, with spring-collected seeds generally larger and heavier—likely a result of prolonged maturation within fruit capsules and/or variable developmental environments (Baskin and Baskin, 2000; Fenner, 2012). Freshly collected autumn seeds showed similar features to dry spring seeds. This supports the hypothesis that moisture content and hydration state influence perceived seed shape (Harper *et al.*, 1970; Meyer *et al.*, 2007; Erb *et al.*, 2013). Contradictory findings between our results and those of Dylewski *et al.* (2018), who observed that released seeds were larger than those remaining in the capsule, may stem from environmental variability, interannual differences, or even site-specific seed maturation processes. Such differences in

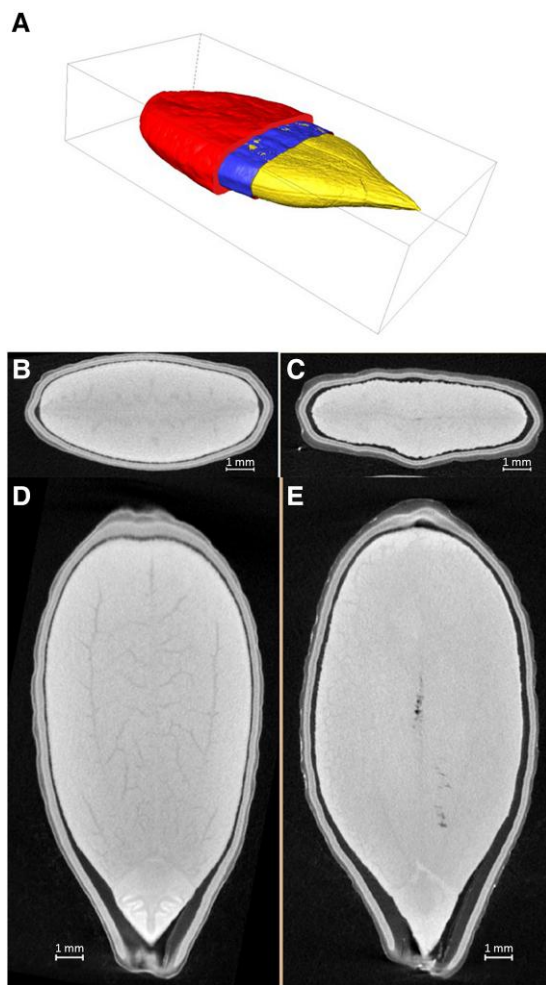


Fig. 2. Micro-computed tomography (CT) of internal seed structure in wild cucumber. (A) Schematic representation of seed organization showing the three main components: internal tissues (yellow), air cavities (blue), and seed coat (red). (B, C) Longitudinal micro-CT sections of non-buoyant (B) and buoyant (C) seeds. (D, E) Transverse micro-CT sections of non-buoyant (D) and buoyant (E) seeds.

seed size and mass are frequently influenced by factors such as resource allocation or the position of seeds within the fruit (Jakobsson and Eriksson, 2000; Khan *et al.*, 2011; Dylewski *et al.*, 2018). In our study, retained seeds were on average larger, but both retained and released seeds contained individuals capable of floating as well as sinking, indicating that buoyancy is not exclusive to either group and is likely influenced more by internal structure than by release timing. Approximately 20–30% of the seeds used in the experiment were buoyant, indicating that dispersal by water may play a role as a support mechanism in the invasion of this species. Additionally, observations suggested that freshly collected seeds exhibited a higher floating ability compared with dry seeds, implying that the potential for buoyancy may be greater than indicated by these results. However, this aspect was not deeply examined in the current study and warrants further investigation. The buoyant

Table 4. Micro-computed tomography analysis of wild cucumber seeds

	Volume (mm ³)		
	Coat	Internal seed tissues	Air cavities
Buoyant seeds	113.8	165.4	25.6
	89.0	172.1	24.9
	78.6	167.0	18.6
Non-buoyant seeds	98.4	230.8	15.1
	77.8	163.2	11.2
	62.3	187.5	13.6

The table presents the volumes (mm³) of three structures—internal tissues, air cavities, and seed coat—in three buoyant and three non-buoyant seeds.

seeds did not differ significantly in mass from non-buoyant ones, but they exhibited a significantly larger surface area, resulting in a higher surface-to-mass ratio—a trait known to enhance buoyancy in many riparian species (Nilsson *et al.*, 2010). Similarly, Carthey *et al.* (2016) found that seeds with a low volume-to-surface area ratio remained buoyant for longer, enhancing their potential for long-distance hydrochorous dispersal. These results resonate with the concept of functional traits facilitating hydrochory in riparian invasive plant species (Stromberg *et al.*, 2008). In addition to single-seed transport, previous studies have documented that the entire dry fruit of wild cucumber can act as a dispersal unit and can be readily transported by running water (Bagi and Böszörményi, 2008). Fruits are lightweight, spiny capsules with substantially higher buoyancy than individual seeds, which may facilitate long-distance hydrochory, especially during high-flow events (Nilsson *et al.*, 2010; Hyslop and Trowsdale, 2012). At the same time, buoyancy alone may not fully predict dispersal success in riparian habitats. Several studies have shown that many species without clear floating adaptations are present in water-borne seed banks and can be transported over considerable distances (Boedeltje *et al.*, 2004; Nilsson *et al.*, 2010). Other functional traits, such as fruit or seed shape, surface roughness, and the ability to trap air or adhere to drifting material, can contribute to buoyancy and affect the potential for water-mediated dispersal (Catford and Jansson, 2014; Carthey *et al.*, 2016). Wild cucumber lacks specialized morphological adaptations for hydrochory (e.g. wings, persistent pappus) and appears to rely instead on the partial buoyancy of its diaspores and the action of hydrological events.

The DIC results (Fig. 1) indicate that moisture absorption induces structural changes in the seed coat, leading to localized deformations. The observed differences in swelling patterns may be related to the amount of available space within the seed coat, as well as the distribution of air cavities, as also observed in micro-CT imaging. Seeds with larger internal air cavities may experience more localized swelling in specific regions, whereas seeds with a more uniform internal structure might expand in a more even manner. The seed coat weakening and its control over water entry and dormancy release have been well documented in

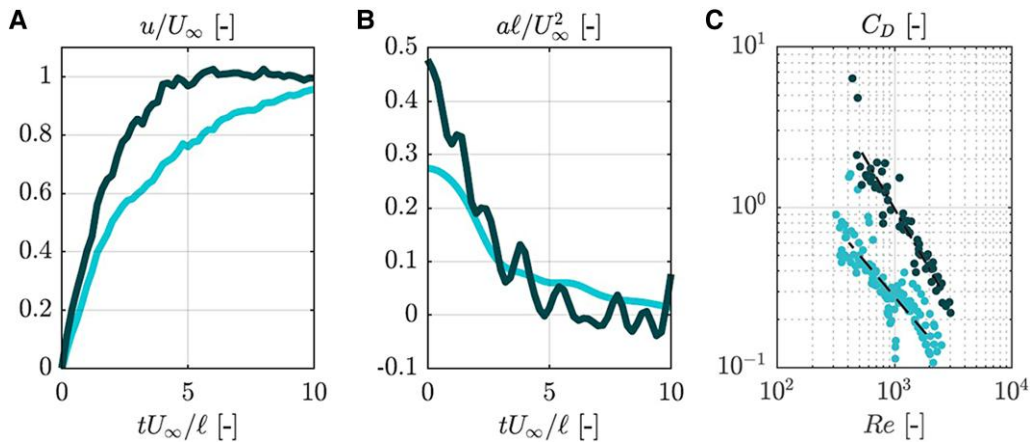


Fig. 3. Velocity (A), acceleration (B), and drag evolution (C) in the channel experiment for buoyant (bright blue) and non-buoyant (dark blue) seeds. $tU_\infty/\ell=0$ marks the seed release time. Dashed lines in the drag evolution plot designate power-law fits to the datapoints.

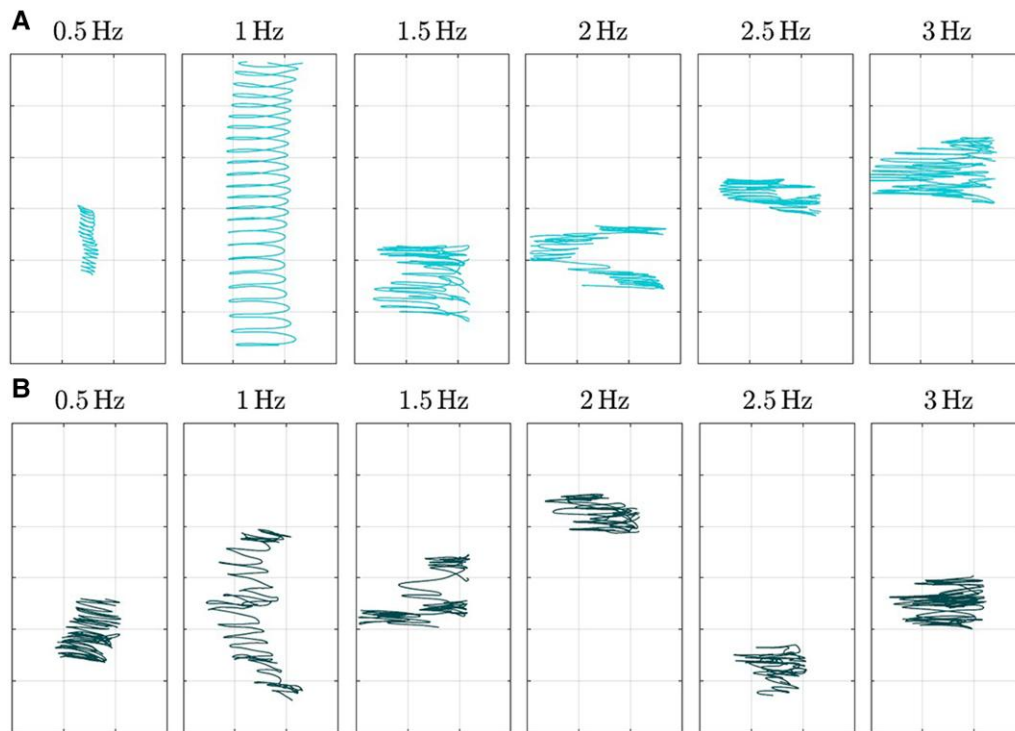
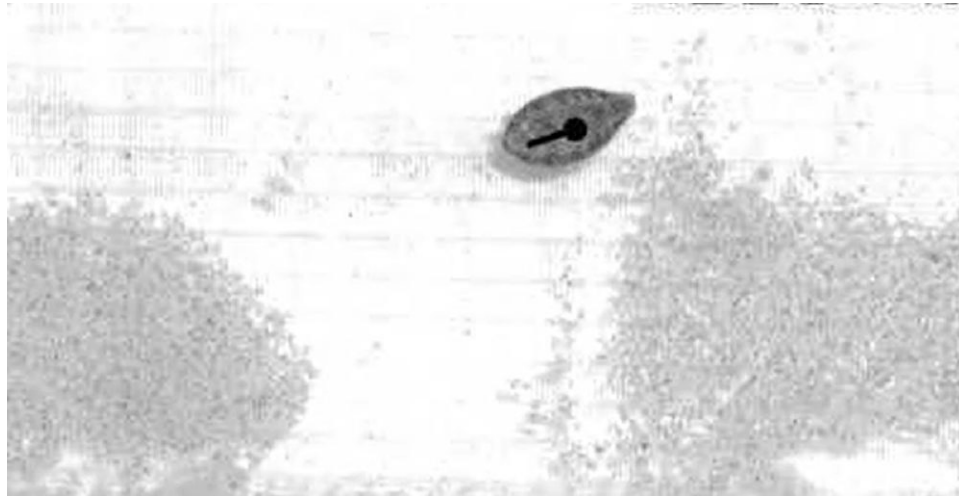


Fig. 4. Sample trajectories of buoyant (A) and non-buoyant (B) seeds from the vessel experiment at different forcing frequencies f . Plot area is 120x60 mm.

physically dormant species, including legumes (Collis-George and Melville, 1975; Souza and Marcos-Filho, 2001; Smýkal *et al.*, 2014). Such structural traits may also interact with germination ecology. Non-buoyant seeds that sink and become incorporated into sediments are likely to persist in the soil seed bank, where burial can protect them from predation and desiccation and provide stable moisture for later germination (Leck and Brock, 2000). Autumn-released seeds require cold stratification to break dormancy and avoid premature germination before winter, a

common adaptation among riparian annuals in temperate-continental climates (Baskin and Baskin, 2000). The observed variability in seed coat thickness and internal air cavities may therefore influence not only buoyancy but also water uptake and the timing of dormancy release, shaping both persistence and recruitment dynamics. DIC thus proves to be a valuable non-invasive method for visualizing the mechanical behavior of seeds during imbibition, especially in taxa where dormancy-breaking mechanisms are not yet fully understood.



Video 3. Movement of a buoyant seed at a frequency of 1 Hz. A playable video of this content is available in the HTML version.

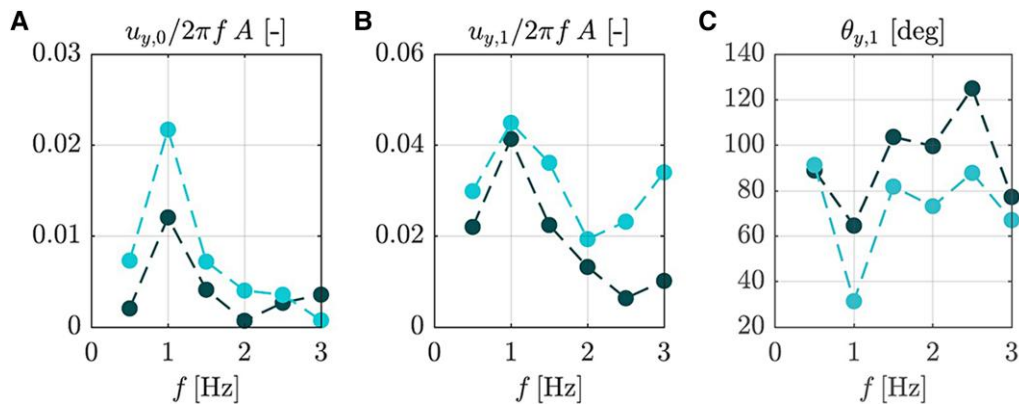


Fig. 5. Parameters of the Fourier expansion of phase-averaged velocity along y -axis for buoyant (bright blue) and non-buoyant (dark blue) seeds at different frequencies in the vessel experiment. (A) Net translation velocity $u_{y,0}$. (B) Oscillatory velocity component $u_{y,1}$. (C) Phase lag $\theta_{y,1}$.

The micro-CT imaging results (Fig. 2) show that the presence of internal air cavities in buoyant seeds likely contributes to their buoyancy, enhancing their ability to remain suspended in water for extended periods. Additionally, a thicker coat may restrict air escape and slow down the seed's water absorption. Similar traits have been noted in other species dispersed by water currents. For example, *Impatiens glandulifera* produces both buoyant and non-buoyant seeds, with the buoyant ones having larger air cavities and a thicker seed coat than the non-buoyant ones (Najberek *et al.*, 2020). Catford and Jansson (2014) emphasized the role of traits like seed density, shape, and internal air space in determining water-mediated dispersal ability. This suggests that wild cucumber may employ a dual dispersal strategy, where both autumn-released and spring-released seeds contribute to population persistence and expansion. Viability tests confirmed that both buoyant and non-buoyant seeds are viable and capable of germination, supporting their potential to establish after dispersal. Seeds that fall immediately upon fruit dehiscence may remain close to the maternal plant, facilitating close-range generational

turnover, which is particularly advantageous for short-lived annual species. In addition, seed release in *E. lobata* appears to be temporally staggered not only through variation in dispersal mode but also through physical retention. Approximately 34% of fruits retain viable seeds that are not immediately released at dehiscence (Dylewski *et al.*, 2018). Such dual timing of dispersal potentially ensures both local regeneration and broader colonization during hydrological events. This type of within-species variation in buoyancy is not unique to wild cucumber. Similar variation in seed buoyancy has been observed in other species. For instance, *Sparganium emersum* produces both long-floating and short-floating seeds, and certain Amazonian riparian plants generate a mix of buoyant and sinking seeds, supporting diversified hydrochorous dispersal strategies (Williamson *et al.*, 1999; Pollux *et al.*, 2009).

Our results reveal two different hydrodynamic strategies (Fig. 3) between buoyant and non-buoyant seeds, reflecting distinct ecological adaptations. Buoyant seeds are characterized by lower drag, making them less responsive to high-frequency

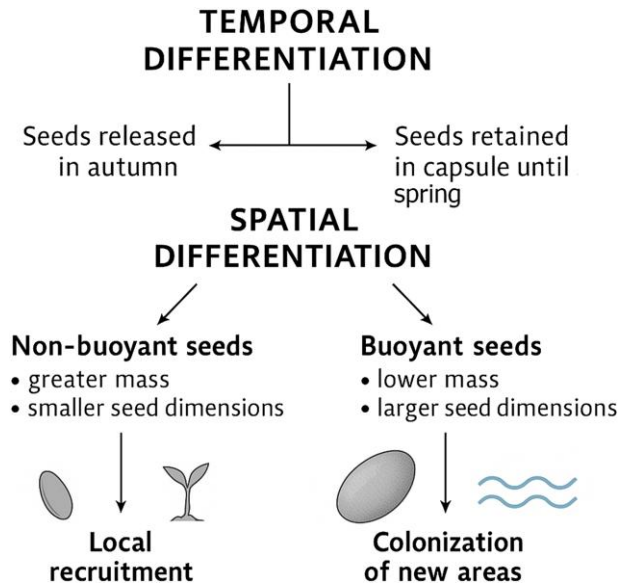


Fig. 6. Conceptual model of seed dispersal strategies in wild cucumber. The diagram illustrates two interacting strategies of dispersal: temporal differentiation (autumn and spring released seeds) and spatial differentiation based on buoyancy (buoyant and non-buoyant seeds).

water motions and thus supporting long-distance dispersal (Murray, 2012). By floating in a stable, horizontal posture, they present minimal surface area to the current, minimizing drag and facilitating extended downstream movement (Murray, 2012; Carthey *et al.*, 2016). In contrast, non-buoyant seeds accelerate rapidly and often orient perpendicularly to flow, increasing drag and promoting quicker sedimentation and localized deposition, consistent with observations in species such as *Hymenocallis coronaria* (Markwith and Leigh, 2008). Such dynamics suggest that buoyant seeds are more likely to exploit surface currents during high-flow events for long-distance dispersal, while non-buoyant seeds favor local recruitment. This dispersal duality has been documented in other species like *Impatiens glandulifera* or *Mimulus guttatus*, where this strategy directly influences colonization patterns (Truscott *et al.*, 2006; Najberek *et al.*, 2020). Importantly, the observed passive propulsion at ~ 1 Hz oscillations (Figs 4, 5), more pronounced in buoyant seeds, points to a mechanism by which seeds may harness ambient flow oscillations to enhance transport. This phenomenon resembles mechanisms described in biomimetic systems that use surface waves to achieve directional motion without active propulsion (Rhee *et al.*, 2022). Similarly, theoretical work in fluid dynamics has shown that passive bodies can achieve net movement in oscillating flow fields (Beal *et al.*, 2006; Benham *et al.*, 2024). These findings underscore the importance of seed morphology and flow regime interactions in shaping dispersal efficiency, highlighting hydrochory as a key driver of riparian plant community dynamics and invasive species spread (Säumel and Kowarik, 2013; Catford and Jansson, 2014). Incorporating such detailed hydrodynamic parameters into dispersal models can improve predictions of

seed transport and deposition, thus informing conservation and restoration efforts in coastal ecosystems.

Dual strategy in buoyancy suggests a functional adaptation to varying dispersal environments and hydrological conditions (Beerling and Perrins, 1993; Brändel, 2004). Moreover, retaining part of the seed within the fruit may act as a passive defense mechanism against seed predation, as trapped seeds are less likely to be removed by rodents (Dylewski *et al.*, 2018). However, seeds that remain buoyant for long periods and are deposited in the drift line can also be more vulnerable to predation and fungal or microbial attack, as this exposed zone is frequently colonized by rodents and pathogens (Fenner and Thompson, 2005). In such cases, floating dispersal may represent an ecological sink rather than a successful colonization pathway (Danvind and Nilsson, 1997; Boedeltje *et al.*, 2004). Conversely, seeds with low or transient buoyancy that sink earlier and become incorporated into sediments may escape these risks and find more favorable conditions for germination (Leck and Brock, 2000). This temporal and functional variability supports the concept of dispersal bet-hedging, where seeds are split across time and ecological opportunities to maximize reproductive success in unpredictable environments (Childs *et al.*, 2010; Tielbörger *et al.*, 2012; Pausas *et al.*, 2022). This may be particularly beneficial in riparian habitats subject to episodic flooding and disturbance. The presence of multiple dispersal vectors, including hydrochory and zoochory, further illustrates the ecological flexibility of wild cucumber, potentially enhancing its colonization capacity (Bagi and Böszörményi, 2008; Dylewski *et al.*, 2019). Moreover, such a strategy aligns with broader patterns observed in riparian and invasive plants, where mixed dispersal modes (i.e. local retention and long-distance transport) enhance both colonization of new habitats and resilience of existing populations (Beerling and Perrins, 1993; Gallego-Fernández *et al.*, 2021; Brändel, 2004). Ecological models have shown that splitting seed between early and delayed germination, or between high and low dispersibility, can maximize success under fluctuating conditions—this has been demonstrated in species such as *Blepharis indica* and desert annuals (Venable and Lawlor, 1980; Narita, 1998).

Synthesizing these findings, we propose a conceptual model of seed dispersal in *Echinocystis lobata*, structured along two main axes: temporal release (early and delayed) and buoyancy-mediated spatial mobility (buoyant and non-buoyant). Wild cucumber staggers seed release over time, with some seeds dispersed in autumn and others remaining within the fruit capsules until spring. This temporal variation may enhance survival under fluctuating environmental conditions and reduce predation risk, particularly for seeds retained over winter. In temperate-continental regions where wild cucumber occurs, both in its native North American range and in much of Central and Eastern Europe, winter snow cover followed by spring snowmelt often generates major flooding events that act as key dispersal pulses for riparian plants (Nilsson *et al.*, 2013). Releasing part of the seed in spring appears particularly

adaptive to this hydrological regime, as it allows buoyant diaspores to enter high-flow waters during peak flood events, maximizing downstream transport and colonization potential (Merritt and Wohl, 2002). Importantly, seeds dispersed in both autumn and spring show potential for buoyancy, enabling a spatial diversification of dispersal strategies. Non-buoyant seeds are more likely to remain near the maternal plant, promoting local recruitment and population persistence, whereas buoyant seeds can undergo hydrochorous transport, facilitating the colonization of new habitats (Fig. 6). This model aligns with broader concepts of evolutionarily stable strategies in annual species, where combining different timings and spatial dispersal modes reduces reproductive risk under unpredictable disturbance regimes (Venable and Lawlor, 1980; Childs *et al.*, 2010). It highlights the significance of intraspecific variability in dispersal-related traits as a key factor contributing to invasiveness. The proposed framework offers a mechanistic explanation for how wild cucumber balances local persistence with range expansion and may provide a useful reference point for exploring dispersal strategies in other invasive species.

From a management perspective, these insights into the dual temporal-spatial dispersal strategy of wild cucumber can inform more effective control actions along invaded river ecosystems. Existing management recommendations for wild cucumber primarily focus on pulling or mowing entire plants before they produce seeds and on removing young seedlings in the spring (Koniakin *et al.*, 2024). Our findings suggest that removing whole fruits in late summer or early autumn, before capsule dehiscence, could markedly reduce autumn seed rain and the seeds retained until spring. Because seeds require cold stratification, follow-up removal of spring seedlings remains essential to deplete the seed bank. For buoyant propagules, floating barriers or seed traps could help intercept diaspores during high-flow events. Although these devices have mainly been used for studying hydrochorous dispersal (Stevenson and Vargas, 2008; Londe *et al.*, 2017), their demonstrated ability to capture drifting seeds suggests potential for reducing downstream spread in management applications. Prioritizing upstream populations and highly connected river sections would further reduce colonization pressure downstream.

Supplementary data

The following supplementary data are available at *JXB* online.

Fig. S1. Photographic documentation of buoyant and non-buoyant seeds before cold treatment and after 14 d of stratification followed by germination under controlled conditions.

Fig. S2. TTC viability test of buoyant seeds

Fig. S3. TTC viability test of non-buoyant seeds

Acknowledgements

The authors would like to thank Prof. Urszula Krasuska and Marcin Tymiński from the Department of Plant Physiology, Institute of Agriculture, Warsaw University of Life Sciences (SGGW), for providing access to the laboratory and for their support during the TTC test, as well

as Przemysław Szablowski, Jerzy Kielak, and Bożena Kielak for their help in collecting the material.

Author contributions

ADL: conceptualization; ADL, PB, JJ: methodology; ADL, PB, JJ: investigation; ADL, PB, JJ, AG: formal analysis; ADL: resources; ADL: writing—original draft; PB, UZ: writing—review and editing; ADL, PB, JJ: visualization; UZ: scientific oversight. All authors reviewed and approved the final version of the manuscript.

Conflict of interest

The authors declare they have no conflicts of interest.

Funding

This research was funded by the National Science Centre, Poland (project no. 2022/45/N/NZ9/02690, ‘Kinetics and biomechanics of the invasive vine (*Echinocystis lobata*) as the basis for the development of effective methods of control’). For Open Access, the author has applied a CC-BY public copyright license to any Author Accepted Manuscript (AAM) version arising from this submission.

Data availability

Data supporting this study have been deposited in the Zenodo repository (Dołkin-Lewko and Baj, 2025; <https://doi.org/10.5281/zenodo.17313254>).

References

- Bagi I, Böszörményi A. 2008. The most important invasive plants in Hungary. Wild cucumber. Vácrátót: Institute of Ecology and Botany Hungarian Academy of Sciences.
- Baskin CC, Baskin JM. 2000. Seeds: ecology, biogeography, and, evolution of dormancy and germination. Academic Press.
- Beal DN, Hover FS, Triantafyllou MS, Liao JC, Lauder GV. 2006. Passive propulsion in vortex wakes. *Journal of Fluid Mechanics* **549**, 385–402.
- Beerling DJ, Perrins JM. 1993. *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens Roylei* Walp.). *The Journal of Ecology* **81**, 367–382.
- Benham GP, Devauchelle O, Thomson SJ. 2024. On wave-driven propulsion. *Journal of Fluid Mechanics* **987**, A44.
- Boedeltje G, Bakker JP, Ten Brinke A, Van Groenendael JM, Soesbergen M. 2004. Dispersal phenology of hydrochorous plants in relation to discharge, seed release time and buoyancy of seeds: the flood pulse concept supported. *The Journal of Ecology* **92**, 786–796.
- Brändel M. 2004. Dormancy and germination of heteromorphic achenes of *Bidens frondosa*. *Flora—Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* **199**, 228–233.
- Carthey AJR, Fryirs KA, Ralph TJ, Bu H, Leishman MR. 2016. How seed traits predict floating times: a biophysical process model for hydrochorous seed transport behaviour in fluvial systems. *Freshwater Biology* **61**, 19–31.
- Catford JA, Jansson R. 2014. Drowned, buried and carried away: effects of plant traits on the distribution of native and alien species in riparian ecosystems. *New Phytologist* **204**, 19–36.
- Childs DZ, Metcalf CJE, Rees M. 2010. Evolutionary bet-hedging in the real world: empirical evidence and challenges revealed by plants. *Proceedings of the Royal Society of London: Series B, Biological Sciences* **277**, 3055–3064.
- Choate HA. 1940. Dormancy and germination in seeds of *Echinocystis lobata*. *American Journal of Botany* **27**, 156–160.

- Ciacka K, Tyminski M, Gniazdowska A, Krasuska U.** 2022. Nitric oxide as a remedy against oxidative damages in apple seeds undergoing accelerated ageing. *Antioxidants* **11**, 70.
- Collis-George N, Melville MD.** 1975. Water absorption by swelling seeds. I. Constant surface boundary condition. *Soil Research* **13**, 141–158.
- Danvind M, Nilsson C.** 1997. Seed floating ability and distribution of alpine plants along a northern Swedish river. *Journal of Vegetation Science* **8**, 271–276.
- DeFerrari CM, Naiman RJ.** 1994. A multi-scale assessment of the occurrence of exotic plants on the Olympic Peninsula, Washington. *Journal of Vegetation Science* **5**, 247–258.
- Dołkin-Lewko A, Baj P.** 2025. Morphology, viability, swelling, and hydrodynamic behavior of seeds of an invasive climbing plant—wild cucumber (*Echinocystis lobata*). (Version 1). Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.17313254>
- Dyderski MK, Jagodziński AM.** 2016. Patterns of plant invasions at small spatial scale correspond with that at the whole country scale. *Urban Ecosystems* **19**, 983–998.
- Dylewski Ł, Maćkowiak Ł, Myczko Ł.** 2018. Physical defence of the wild cucumber *Echinocystis lobata* in an invasive range changing seed removal by rodents. *Plant Ecology* **219**, 863–873.
- Dylewski Ł, Myczko Ł, Pearson DE.** 2019. Native generalist consumers interact strongly with seeds of the invasive wild cucumber (*Echinocystis lobata*). *NeoBiota* **53**, 25–39.
- Erb RM, Sander JS, Grisch R, Studart AR.** 2013. Self-shaping composites with programmable bioinspired microstructures. *Nature Communications* **4**, 1712.
- Faliński JB.** 2004. Inwazje w świecie roślin: mechanizmy, zagrożenia, projekt badań. Białowiecka Stacja Geobotaniczna. Warszawa: Wydawnictwo Uniwersytetu Warszawskiego.
- Fenner M, Thompson K.** 2005. The ecology of seeds. Cambridge: Cambridge University Press.
- Fenner MW.** 2012. Seed ecology. Dordrecht: Springer Netherlands.
- Fortuna-Antoszkiewicz B, Łukaszkiewicz J, Roslon-Szeryńska E, Wysocki C, Wiśniewski P.** 2018. Invasive species and maintaining biodiversity in the natural areas—rural and urban—subject to strong anthropogenic pressure. *Journal of Ecological Engineering* **19**, 14–23.
- Gallego-Fernández JB, Martínez ML, García-Franco JG, Zunzunegui M.** 2021. Multiple seed dispersal modes of an invasive plant species on coastal dunes. *Biological Invasions* **23**, 111–127.
- Grašić M, Piberčnik M, Zelnik I, Abram D, Gaberščik A.** 2019. Invasive alien vines affect leaf traits of riparian woody vegetation. *Water* **11**, 2395.
- Harper JL, Lovell PH, Moore KG.** 1970. The shapes and sizes of seeds. *Annual Review of Ecology and Systematics* **1**, 327–356.
- Hejda M, Pyšek P, Jarošík V.** 2009. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities. *The Journal of Ecology* **97**, 393–403.
- Hellmann JJ, Byers JE, Bierwagen BG, Dukes JS.** 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology* **22**, 534–543.
- Hyslop J, Trowsdale S.** 2012. A review of hydrochory (seed dispersal by water) with implications for riparian rehabilitation. *Journal of Hydrology* **51**, 137–152.
- Jakobsson A, Eriksson O.** 2000. A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos* **88**, 494–502.
- Jocienė L, Krokaitė E, Rekašius T, Juškaitytė E, Ielciu I, Galanina O, Kupcinskienė E.** 2023. The molecular evidence for invasive climber *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & A. Gray in eastern and central Europe. *Diversity* **15**, 1084.
- Khan D, Anis M, Zaki MJ.** 2011. Seed mass variation in seed lots of nine cultivars of sunflower (*Helianthus annuus* L.). *International Journal of Biology and Biotechnology* **8**, 263–273.
- Klotz S.** 2009. *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. & Gray, wild cucumber (Cucurbitaceae, Magnoliophyta). In: *Handbook of alien species in Europe*. Dordrecht: Springer, 347.
- Knapp S, Kühn I, Stolle J, Klotz S.** 2010. Changes in the functional composition of a central European urban flora over three centuries. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* **12**, 235–244.
- Kołaczkowska E.** 2010. Obce inwazyjne gatunki roślin w krajobrazie dolin Świdra i Rządzy. *Prace Komisji Krajobrazu Kulturowego* **13**, 152–163.
- Koniakin S, Budzhak V, Leshcheniuk O, Gubar L.** 2024. Ecological-coenotic features and current distribution *Echinocystis lobata* (Michx.) Torr. et A. Gray (Cucurbitaceae) in Ukraine. *Ekologia* **43**, 54–65.
- Kostrakiewicz-Gieralt K, Pliszko A, Barabasz-Krasny B, et al.** 2022. The relationships of habitat conditions, height level, and geographical position with fruit and seed traits in populations of invasive vine *Echinocystis lobata* (Cucurbitaceae) in central and Eastern Europe. *Forests* **13**, 256.
- Leck MA, Brock MA.** 2000. Ecological and evolutionary trends in wetlands: evidence from seeds and seed banks in New South Wales, Australia and New Jersey, USA. *Plant Species Biology* **15**, 97–112.
- Londe V, de Sousa HC, Kozovits AR.** 2017. Exotic and invasive species compromise the seed bank and seed rain dynamics in forests undergoing restoration at urban regions. *Journal of Forestry Research* **28**, 1019–1026.
- Marco DE, Montemurro MA, Cannas SA.** 2011. Comparing short and long-distance dispersal: modelling and field case studies. *Ecography* **34**, 671–682.
- Markwith SH, Leigh DS.** 2008. Subaqueous hydrochory: open-channel hydraulic modelling of non-buoyant seed movement. *Freshwater Biology* **53**, 2274–2286.
- Merritt DM, Wohl EE.** 2002. Processes governing hydrochory along rivers: hydraulics, hydrology, and dispersal phenology. *Ecological Applications* **12**, 1071–1087.
- Meyer CJ, Steudle E, Peterson CA.** 2007. Patterns and kinetics of water uptake by soybean seeds. *Journal of Experimental Botany* **58**, 717–732.
- Murray DR.** 2012. Seed dispersal. Academic Press.
- Najberek K, Olejniczak P, Berent K, Gašienica-Staszeczek M, Solarz W.** 2020. The ability of seeds to float with water currents contributes to the invasion success of *Impatiens balfourii* and *I. glandulifera*. *Journal of Plant Research* **133**, 649–664.
- Narita K.** 1998. Effects of seed release timing on plant life-history and seed production in a population of a desert annual, shape *Blepharis sindica* (Acanthaceae). *Plant Ecology* **136**, 195.
- Nathan R, Schurr FM, Spiegel O, Steinitz O, Trakhtenbrot A, Tsoar A.** 2008. Mechanisms of long-distance seed dispersal. *Trends in Ecology & Evolution* **23**, 638–647.
- Nilsson C, Brown RL, Jansson R, Merritt DM.** 2010. The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* **85**, 837–858.
- Nilsson C, Jansson R, Kuglerová L, Lind L, Ström L.** 2013. Boreal riparian vegetation under climate change. *Ecosystems* **16**, 401–410.
- Pausas JG, Lamont BB, Keeley JE, Bond WJ.** 2022. Bet-hedging and best-bet strategies shape seed dormancy. *New Phytologist* **236**, 1232–1236.
- Pollux BJA, Verbruggen E, Van Groenendael JM, Ouborg NJ.** 2009. Intraspecific variation of seed floating ability in *Sparganium emersum* suggests a bimodal dispersal strategy. *Aquatic Botany* **90**, 199–203.
- Priede A.** 2008. Distribution of some invasive alien plant species in riparian habitats in Latvia. *Botanica Lithuanica* **14**, 137–150.
- Rhee E, Hunt R, Thomson SJ, Harris DM.** 2022. SurferBot: a wave-propelled aquatic vibrobot. *Bioinspiration & Biomimetics* **17**, 055001.
- Rusin T, Kopernik M.** 2016. Characterization of biocompatible materials using stereo microscope 3D digital image correlation. *Advanced Engineering Materials* **18**, 1651–1660.
- Säumel I, Kowarik I.** 2013. Propagule morphology and river characteristics shape secondary water dispersal in tree species. *Plant Ecology* **214**, 1257–1272.
- Schneider CA, Rasband WS, Eliceiri KW.** 2012. NIH image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods* **9**, 671–675.

- Silvertown J.** 1985. Survival, fecundity and growth of wild cucumber, *Echinocystis lobata*. *The Journal of Ecology* **73**, 841–849.
- Smykal P, Vernoud V, Blair MW, Soukup A, Thompson RD.** 2014. The role of the testa during development and in establishment of dormancy of the legume seed. *Frontiers in Plant Science* **5**, 351.
- Souza FHDD, Marcos-Filho J.** 2001. The seed coat as a modulator of seed-environment relationships in Fabaceae. *Brazilian Journal of Botany* **24**, 365–375.
- Stevenson PR, Vargas IN.** 2008. Sample size and appropriate design of fruit and seed traps in tropical forests. *Journal of Tropical Ecology* **24**, 95–105.
- Stromberg JC, Boudell JA, Hazelton AF.** 2008. Differences in seed mass between hydric and xeric plants influence seed bank dynamics in a dryland riparian ecosystem. *Functional Ecology* **22**, 205–212.
- Tielbörger K, Petruú M, Lampei C.** 2012. Bet-hedging germination in annual plants: a sound empirical test of the theoretical foundations. *Oikos* **121**, 1860–1868.
- Tokarska-Guzik B, Bzdega K, Nowak T, Urbisz A, Węgrzynek B, Dajdok Z.** 2015. Propozycja listy roślin gatunków obcych, które mogą stanowić zagrożenie dla przyrody Polski i Unii Europejskiej. Katowice: Uniwersytet Śląski w Katowicach. <https://www.gov.pl/web/rdos-krakow/inwazyjne-gatunki-obce>
- Truscott AM, Soulsby C, Palmer SCF, Newell L, Hulme PE.** 2006. The dispersal characteristics of the invasive plant *Mimulus guttatus* and the ecological significance of increased occurrence of high-flow events. *The Journal of Ecology* **94**, 1080–1091.
- Venable DL, Lawlor L.** 1980. Delayed germination and dispersal in desert annuals: escape in space and time. *Oecologia* **46**, 272–282.
- Vicente JR, Fernandes RF, Randin CF, Broennimann O, Gonçalves J, Marcos B, Pôças I, Alves P, Guisan A, Honrado JP.** 2013. Will climate change drive alien invasive plants into areas of high protection value? An improved model-based regional assessment to prioritise the management of invasions. *Journal of Environmental Management* **131**, 185–195.
- Vilà M, Basnou C, Gollasch S, Josefsson M, Pergl J, Scalera R.** 2009. One hundred of the most invasive Alien Species in Europe. In: *Handbook of Alien Species in Europe. Invading Nature—Springer Series in Invasion Ecology*, vol 3. Dordrecht: Springer, 265–268.
- Williamson GB, Costa F, Vera CVM.** 1999. Dispersal of Amazonian trees: hydrochory in *Swartzia polyphylla*. *Biotropica* **31**, 460–465.
- Zajac A, Tokarska-Guzik B, Zajac M.** 2011. The role of rivers and streams in the migration of alien plants into the Polish Carpathians. *Biodiversity: Research and Conservation* **23**, 43–56.
- Zedler JB, Kercher S.** 2004. Causes and consequences of invasive plants in wetlands: opportunities, opportunists, and outcomes. *Critical Reviews in Plant Sciences* **23**, 431–452.

Supplementary Material 1— Seed viability and germination tests

This supplementary file provides additional data supporting the ecological interpretation of the dual seed dispersal strategy in wild cucumber (*Echinocystis lobata*). It includes photographic documentation of seed viability and germination tests that complement the main text. These additional materials allow readers to verify and better understand the viability and germination potential of both buoyant and non-buoyant seeds discussed in the article.

The preliminary germination test showed that both buoyant and non-buoyant seeds were able to germinate after cold stratification. Out of the 10 seeds tested in each group, eight floating and seven sinking seeds germinated (Fig. S1). To verify seed viability on a larger sample, a tetrazolium chloride (TTC) viability test was performed on 50 seeds from each group. In all cases the embryo axis stained red, indicating 100 % viability for both buoyant and non-buoyant seeds (Fig. S2, S3).

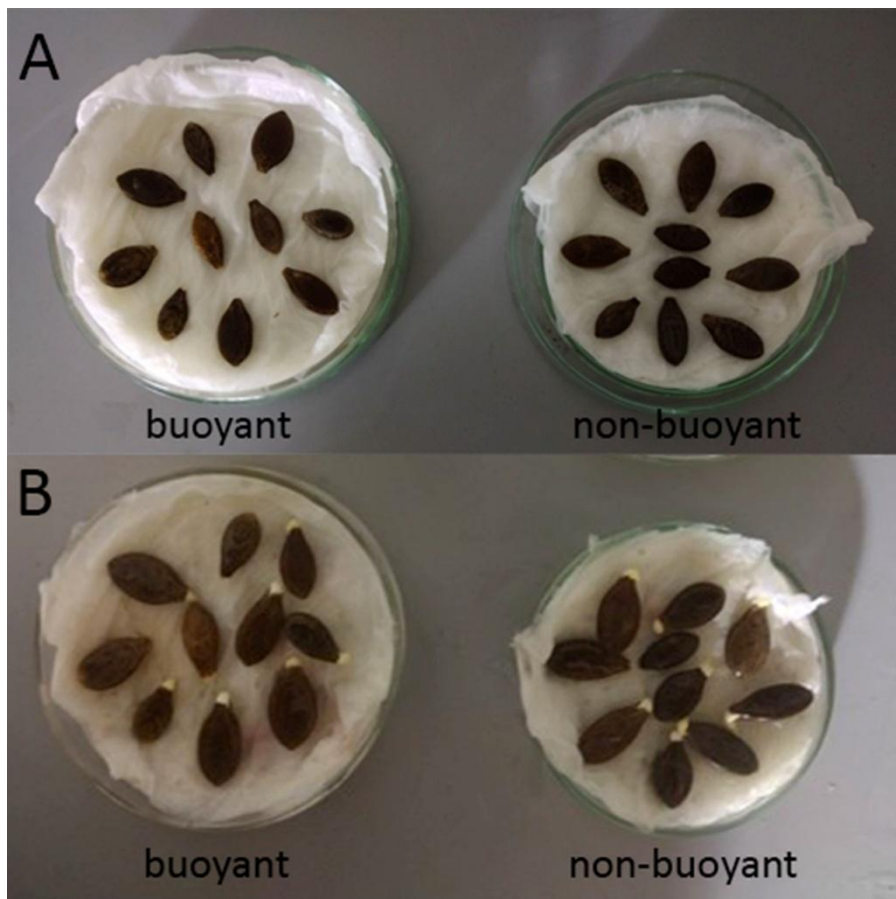


Fig. S1. (A) Buoyant and non-buoyant seeds at the beginning of the preliminary germination experiment, before cold treatment. (B) The same seeds after 14 days of cold stratification and subsequent germination under controlled conditions.

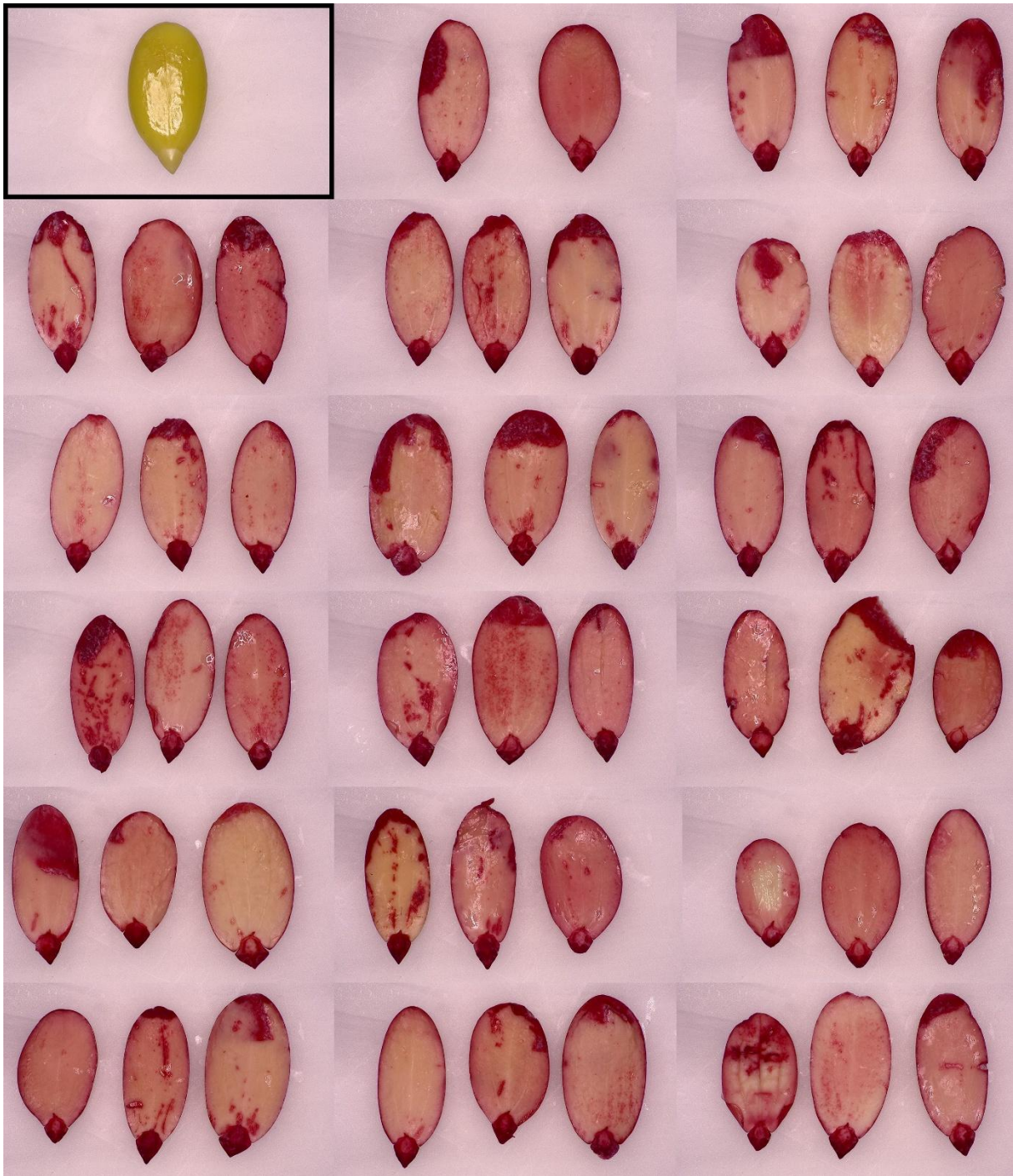


Fig. S2. Tetrazolium chloride (TTC) viability test of buoyant seeds. The seed shown in the black frame represents the negative control (boiled seed), which remained unstained, confirming that dead tissue does not take up the TTC dye. All other images show embryos from the tested sample (50 seeds) with a clearly red-stained embryo axis, indicating metabolic activity and viability.

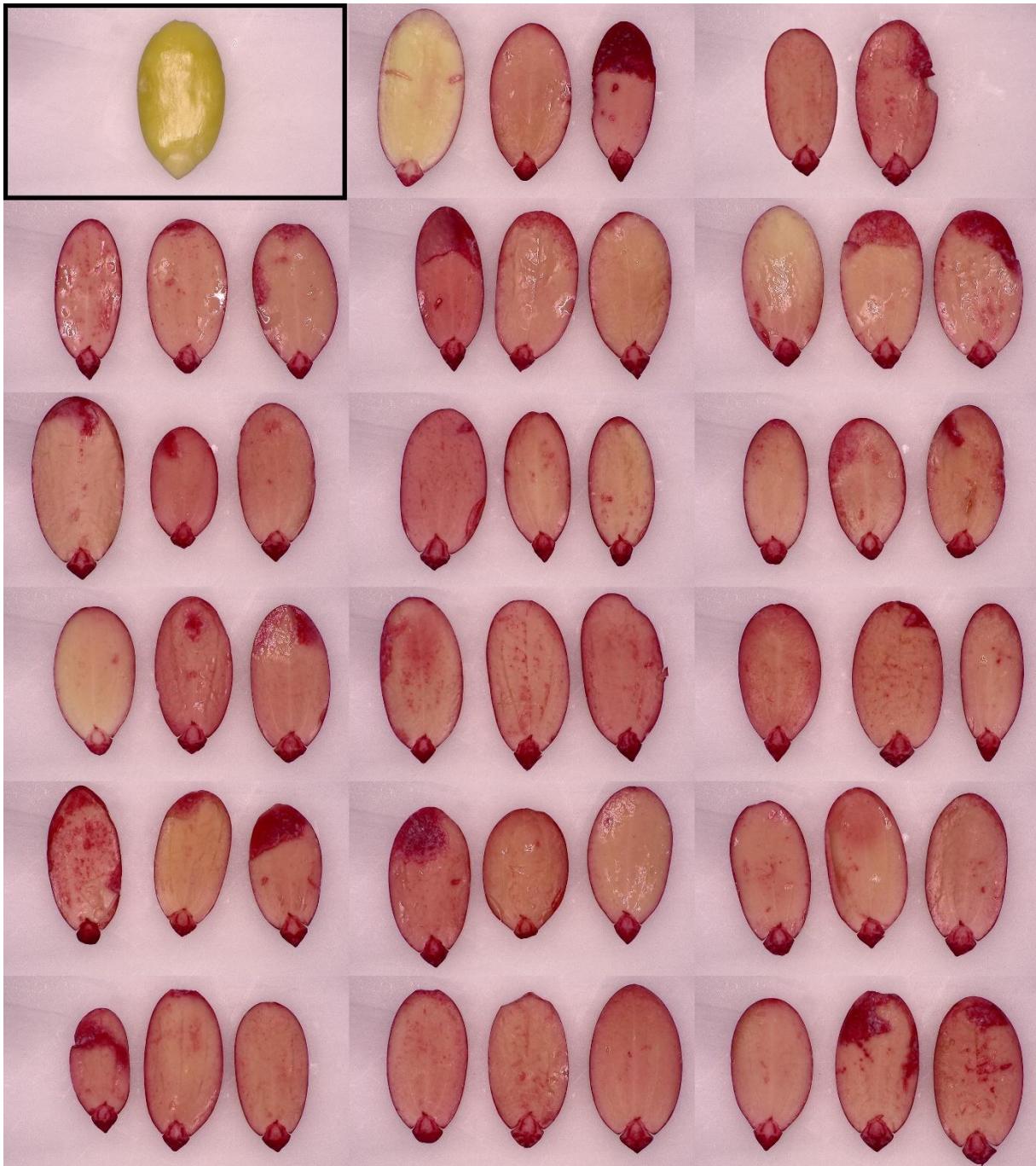


Fig. S3. Tetrazolium chloride (TTC) viability test of non-buoyant seeds. The seed shown in the black frame represents the negative control (boiled seed), which remained unstained, confirming that dead tissue does not take up the TTC dye. All other images show embryos from the tested sample (50 seeds) with a clearly red-stained embryo axis, indicating metabolic activity and viability.