https://doi.org/10.15388/vu.thesis.564
https://orcid.org/0000-0001-6297-0553

VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS TYRIMŲ CENTRAS

Lukas Petrulaitis

Svetimžemių sedulos (*Cornus*) genties augalų invazyvumą Lietuvoje lemiančių biologinių ir ekologinių savybių lyginamasis vertinimas

DAKTARO DISERTACIJA

Gamtos mokslai,
Ekologija ir aplinkotyra (N 012)

VILNIUS 2023

Disertacija rengta 2019–2023 m. Gamtos tyrimų centre

Mokslinis vadovas – dr. Zigmantas Gudžinskas (Gamtos tyrimų centras, gamtos mokslai, ekologija ir aplinkotyra, N 012) (2020 10 01 – 2022 12 31).

Mokslinis vadovas – dr. Valerijus Rašomavičius (Gamtos tyrimų centras, gamtos mokslai, botanika, N 013) (2019 01 02 – 2020 09 30).

Gynimo taryba:
Pirmininkas – dr. Juozas Labokas (Gamtos tyrimų centras, gamtos mokslai, ekologija ir aplinkotyra – N 012).
Nariai:
dr. Ilona Jukonienė (Gamtos tyrimų centras, gamtos mokslai, botanika, N 013),
dr. Sigita Jurkonienė (Gamtos tyrimų centras, gamtos mokslai, biologija, N 010),
prof. dr. Vitas Marozas (Vytauto Didžiojo universitetas, gamtos mokslai, ekologija ir aplinkotyra, N 012),
dr. Anna Mežaka (Daugpilio universitetas, gamtos mokslai, ekologija ir aplinkotyra, N 012).

Daktaro disertacija ginama viešame Gynimo tarybos posėdyje 2023 m. gruodžio 14 d. 10 val. Gamtos tyrimų centro konferencijų salėje (101). Adresas: Akademijos g. 2, LT-08412, Vilnius, Lietuva.
Tel. +370 5 272 9257, el. p. sekretoriatas@gamtc.lt

Daktaro disertaciją galima peržiūrėti Gamtos tyrimų centro ir Vilniaus universiteto (VU) bibliotekose ir VU interneto svetainėje adresu *https://www.vu.lt/naujienos/ivykiu-kalendorius*

https://doi.org/10.15388/vu.thesis.564
https://orcid.org/0000-0001-6297-0553

VILNIUS UNIVERSITY
NATURE RESEARCH CENTRE

Lukas Petrulaitis

Comparative Assessment of the Biological and Ecological Traits Determining the Invasiveness of Alien *Cornus* Taxa in Lithuania

DOCTORAL DISSERTATION

Natural Sciences,
Ecology and Environmental Sciences (N012)

VILNIUS 2023

The dissertation was prepared between 2019 and 2023 at the Nature Research Centre.

Academic supervisor – Dr. Zigmantas Gudžinskas (Nature Research Centre, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012) (2020 10 01 – 2022 12 31).
Academic supervisor – Dr. Valerijus Rašomavičius (Nature Research Centre, Natural Sciences, Botany, N013) (2019 01 02 – 2020 09 30).

This doctoral dissertation will be defended in a public meeting of the Dissertation Defence Panel:

Chairman – Dr. Juozas Labokas (Nature Research Centre, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012).
Members:
Dr. Ilona Jukonienė (Nature Research Centre, Natural Sciences, Botany, N 013),
Dr. Sigita Jurkonienė (Nature Research Centre, Natural Sciences, Biology, N 010),
Prof. Dr. Vitas Marozas (Vytautas Magnus University, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012),
Dr. Anna Mežaka (Daugavpils University, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012).

The dissertation shall be defended at a public meeting of the Dissertation Defence Panel at 10:00 on 14 December 2023 in meeting room 101 of the Nature Research Centre.
Address: Akademijos str. 2 LT-08412, Vilnius, Lithuania.
Tel. +37052729257; e-mail: sekretoriatas@gamtc.lt

The text of this dissertation can be accessed at the libraries of of the Nature Research Centre, as well as on the website of Vilnius University:
www.vu.lt/lt/naujienos/ivykiu-kalendorius

TURINYS

ĮVADAS 7
1. LITERATŪROS APŽVALGA 12
1.1. Svetimžemių augalų rūšių invazijos 12
1.2. Svetimžemių sumedėjusių augalų plitimą ir gausėjimą lemiantys veiksniai 15
1.3. Svetimžemių sumedėjusių augalų poveikis aplinkai 16
1.4. Svetimžemių sumedėjusių augalų invazyvumą lemiančios savybės 18
1.5. Cornaceae šeima ir *Cornus* genties apžvalga 19
1.5.1. *Cornus* genties įvairovė Europoje ir invazyvumą lemiantys veiksniai 22
1.5.2. Tirtų *Cornus* taksonų charakteristika 26
2. MEDŽIAGA IR METODAI 32
2.1. *Cornus* genties įvairovės ir paplitimo tyrimai 32
2.2. Reprodukcinių savybių tyrimai 32
2.3. Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo vertinimas 33
2.4. C*ornus sanguinea* brandos amžiaus palyginimas 36
2.5. *Cornus* metinių rievių augimo palyginimas 37
2.6. Poveikis vietiniams augalams 39
2.7. Statistinė duomenų analizė 39
3. REZULTATAI 42
3.1. Įvairovė, paplitimas ir ekologija 42
3.2. *Cornus* reprodukcinės savybės 48
3.3. Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo vertinimas 52
3.3.1. Vertikalusis sėklų pasiskirstymas 52
3.3.2. Sėklų banko tankumas 54
3.3.3. Sėklų gyvybingumas 60
3.3.4. Daigų tankumo vertinimas 62
3.4. *Cornus sanguinea* brandos amžiaus palyginimas 67

3.5. *Cornus* metinių rievių augimo palyginimas 68
3.6. Poveikis vietiniams augalams 74
4. DISKUSIJA 83
4.1. Įvairovė, paplitimas ir ekologija 83
4.2. *Cornus* reprodukcinės savybės 86
4.3. Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo vertinimas 88
4.3.1. Vertikalusis sėklų paskirstymas 88
4.3.2. Sėklų banko tankumas 89
4.3.3. Sėklų gyvybingumas 90
4.3.4. Daigų tankumo vertinimas 92
4.4. *Cornus sanguinea* brandos amžiaus palyginimas 94
4.5. *Cornus* metinių rievių augimo palyginimas 95
4.6. Poveikis vietinių augalų bendrijoms 97
IŠVADOS 99
MOKSLINĖ IR PRAKTINĖ REIKŠMĖ 100
LITERATŪROS SĄRAŠAS 101
SUMMARY 124
PADĖKA 152
MOKSLINIŲ PUBLIKACIJŲ DISERTACIJOS TEMA SĄRAŠAS 153
KONFERENCIJOS 154
GYVENIMO APRAŠYMAS 155

ĮVADAS

Biologinės invazijos yra tarp pagrindinių biologinės įvairovės kaitą ir nykimą lemiančių priežasčių. Sparčiai plintantys invaziniai organizmai kenkia aplinkai, daro žalą ekonomikai ir žmonių sveikatai (Courchamp et al., 2017; Turbelin et al., 2023). Svetimžemės rūšys ne tik tiesiogiai konkuruoja su vietiniais organizmais, bet ir sukelia fizinius invazijų paveiktų buveinių pokyčius (Simberloff, 2001; Peterson et al., 2008). Biologinių invazijų intensyvėjimas siejamas su industrializacijos ir globalizacijos procesais (Bonnamour et al., 2021). Žmonių veikla, ypač prekių ir žaliavų gabenimas kartu su įvairių rūšių organizmų tikslingu perkėlimu, sukūrė sąlygas svetimžemėms rūšims patekti į naujas teritorijas (Seebens et al., 2017). Svetimžemių rūšių migracija iš vieno regiono į kitą yra tiesiogiai priklausoma nuo žmonių veiklos (Hulme, 2009).

Biologinės invazijos yra pasiekusios milžinišką mastą: daugiau kaip 16 000 augalų ir gyvūnų rūšių bent viename pasaulio regione yra laikomos svetimžemėmis (Seebens et al., 2017). Svetimžemių rūšių skaičius ir toliau didėja, nes nuolat atsitiktinai arba tikslingai jos įvežamos į naujas teritorijas ir po tam tikro laiko ima plisti (Essl et al., 2020; Seebens et al., 2021). Daugiau kaip trečdalis svetimžemių rūšių naujuose regionuose įsikūrė per paskutiniuosius penkis dešimtmečius (Seebens et al., 2017). Didžiausią svetimžemių rūšių dalį sudaro induočiai augalai. Daugiau kaip 13 000 augalų rūšių tam tikrame pasaulio regione laikomos svetimžemėmis (van Kleunen et al., 2015).

Didžiausią grėsmę biologinei įvairovei ir ekosistemų stabilumui, greta klimato kaitos, kelia biologinės invazijos (Turbelin et al., 2023). Invazinių rūšių neigiamas poveikis ekosistemoms dažnai pastebimas ne iš karto invazinei rūšiai atsiradus, bet po tam tikro laiko, kai jau būna reikšmingai pakitę toje ekosistemoje vykstantys procesai (Simberloff et al., 2013). Greičiausiai pastebimas ir akivaizdžiausias invazinių rūšių sukeltų ekosistemų pokyčių padarinys yra vietinių rūšių nykimas ir jų gausumo mažėjimas (Vilà et al., 2011).

Invazinės rūšys pridaro daug žalos ekonomikai, o didėjant invazijų mastui, ši problema tampa vis aktualesnė. Nustatyta, kad invazinės rūšys kasmet pridaro maždaug tiek pat ekonominių nuostolių, kiek jų patiriama dėl gamtinių katastrofų (audrų, potvynių ar gaisrų). Nuostoliai dėl invazinių rūšių didėja greičiau negu dėl gamtinių katastrofų patiriami nuostoliai (Turbelin et al., 2023). Europoje per šešis dešimtmečius (1960–2020 m.) visa biologinių invazijų padaryta žala sudaro maždaug 116,6 milijardų eurų (Haubrock et al., 2021).

Invazinės rūšys taip pat daro neigiamą poveikį žmonių sveikatai. Kai kurie invaziniai augalai yra stiprūs alergenai arba sukelia odos nudegimus (Pyšek, Richardson, 2010). Invaziniai augalai žmonių sveikatai kenkia ir netiesiogiai. Nustatyta, kad invazinio *Berberis thunbergii* DC. krūmynuose erkių yra reikšmingai daugiau nei ten, kur šių krūmų nėra arba jų mažai (D'Antonio et al., 2023). Taigi, šių krūmų invazijos paveiktuose plotuose yra didesnė tikimybė užsikrėsti erkių platinamomis ligomis.

Kontroliuoti ir naikinti invazines rūšis sunku ir tiems darbams reikia skirti daug lėšų. Daug lengviau užkirsti kelią naujoms, potencialiai invazinėms rūšims patekti į naujas teritorijas (Ahmed et al., 2022). Jeigu, nepaisant pastangų, pavojinga invazinė rūšis patenka į naują teritoriją, svarbu kuo anksčiau imtis jos populiacijų kontrolės ir naikinimo priemonių. Kol rūšis mažai paplitusi ir nesudaro didelių populiacijų, ją išnaikinti lengviau, negu kontroliuoti ir naikinti jau plačiai paplitusias invazines rūšis. Labai paplitusių ir gausias populiacijas sudarančių invazinių rūšių naikinimas yra brangus, ilgai trunkantis ir ne visada sėkmingai įvykdomas darbas (Simberloff et al., 2013).

Svetimžemių sumedėjusių augalų plitimo ir skverbimosi į natūralias buveines tyrimai yra aktualūs pasaulio (Wang et al., 2021; de Beer et al., 2023) ir atskirų regionų (Adriaens et al., 2019; Jagodziński et al., 2019; Dyderski, Jagodziński, 2020; Wiatrowska et al., 2023) mastu. Nepaisant to, iki šiol ne visiškai aišku, kodėl kai kurios svetimžemės rūšys lengviau įsiskverbia į natūralias buveines ir geriau adaptuojasi negu vietinės rūšys. Taip pat nėra aiškaus atsakymo, kodėl kai kurių genčių augalai tampa invaziniai (Rejmánek, Richardson, 1996; McGregor et al., 2012; Gioria et al., 2023). Nustačius vietinių ir svetimžemių rūšių biologines savybes, galime gauti naujos informacijos apie svetimžemių sumedėjusių augalų invazijos mechanizmus.

Lietuvoje svetimžemiai sumedėję augalai tirti palyginti nedaug (Dobravolskaitė, 2010; Pratašienė et al., 2019; Gudžinskas et al., 2020; Taura, Gudžinskas, 2020; Gudžinskas, Taura, 2022), o sedulos (*Cornus*) genties augalai buvo visai netirti. Kai kuriose Europos šalyse kelios *Cornus* rūšys paskelbtos invazinėmis (Branquart, 2011; Danielewicz, Wiatrowska, 2014; Tyler et al., 2015; Bačič et al., 2015; Bomanowska et al., 2019), tačiau išsamių tyrimų apie jų invazyvumą lemiančius veiksnius ir daromą žalą labai nedaug. Spartaus svetimžemių *Cornus* plitimo priežastys nepakankamai aiškios, todėl šių tyrimų metu daugiausia dėmesio skirta jų plitimą lemiančioms biologinėms savybėms analizuoti.

Vykdant lyginamuosius tyrimus, labai svarbu tinkamai parinkti taksonus ir jų lyginimo būdus (Sanford et al., 2003). Palyginus kelių tos pačios genties augalų biologines savybes, galima nustatyti, kurios iš jų lemia spartų plitimą.

Dažnai tyrimams parenkamos augalų gentys, kurioms priklausančios rūšys keliuose regionuose yra invazinės, ir lyginamos jų invazyvumą lemiančios savybės (Fanal et al., 2022; Ferus, 2023). Kiekviena rūšis, priklausanti tai pačiai genčiai, turi specifinių savybių, dėl kurių jos gali konkuruoti su vietinėmis rūšimis, jas pranokti ir užimti jų ekologines nišas (Divíšek et al., 2018). Įprastai, ar tiriama svetimžemė rūšis yra konkurencingesnė nei vietinė, nustatoma tik tuo metu, kai rūšis yra pasiekusi paskutinį skverbimosi etapą ir tapusi invazinė. Augalų savybės, lemiančios jų plitimą, turi būti tiriamos ankstesnėse invazijos stadijose, ypač per įsitvirtinimą ir natūralizaciją (Vilá, Weiner, 2004; Sheppard, Burns, 2014).

Šiame darbe pristatomiems tyrimams modeliniais augalais buvo pasirinkta *Cornus* gentis. Vienas šios genties atstovas šalyje yra vietinis, o kiti – svetimžemiai. Tyrimais siekta atskleisti svetimžemių *Cornus* augalų savybes, kurios lemia jų pranašumą prieš vietinius genties atstovus.

DARBO TIKSLAS IR UŽDAVINIAI

Darbo tikslas – įvertinti *Cornus* genties taksonų biologines ir ekologines savybes Lietuvoje ir nustatyti svetimžemių taksonų invazyvumą lemiančius veiksnius.

Tikslui pasiekti buvo iškelti šie uždaviniai:

1. Įvertinti sedulos (*Cornus*) genties įvairovę ir paplitimą Lietuvoje.
2. Ištirti šalyje aptinkamų *Cornus* reprodukcines (žydėjimą ir derėjimą) savybes.
3. Įvertinti dirvožemio sėklų banko sudėtį ir daigų tankumą natūraliomis sąlygomis.
4. Nustatyti aplinkos sąlygų poveikį tiriamų *Cornus* medienos metiniam prieaugiui.
5. Įvertinti svetimžemių *Cornus* poveikį vietinių augalų rūšių įvairovei.

GINAMIEJI TEIGINIAI

1. Reprodukcinėmis savybėmis svetimžemiai *Cornus* genties augalai pranašesni už vietinę *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, nes susidaro didesnis diasporų spaudimas, kuris lemia greitesnį svetimžemių genties augalų plitimą.
2. Svetimžemiai *Cornus* genties augalai sudaro tankesnį dirvožemio sėklų banką, kuriame gyvybingų sėklų dalis didesnė nei vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Didesnis dirvožemio sėklų bankas užtikrina intensyvesnį dauginimąsi sėklomis ir skatina invaziją.
3. Tirtų *Cornus* daigų tankumas, išskyrus *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, laukeliuose su nepažeistu dirvožemiu reikšmingai nesiskiria nuo pažeisto nuo laukelių su praardytu dirvožemiu.
4. Svetimžemių *Cornus* medienos metinių rievių plotis skirtingais metais mažai skiriasi, nes jos silpnai reaguoja į meteorologinius veiksnius ir yra ekologiškai plastiškos.
5. Svetimžemių *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sericea* invazijos paveiktose bendrijose reikšmingai sumažėja žolinių augalų įvairovė.

DARBO NAUJUMAS

1. Pirmą kartą ištirta *Cornus* genties įvairovė Lietuvoje ir pirmą kartą šalyje aptiktos trys naujos rūšys ir vienas porūšis.

2. Lietuvoje aptikta sulaukėjusi *Cornus amomum* pirmą kartą užregistruota visoje Europoje.
3. Pirmą kartą nustatyta, kad svetimžemės *Cornus* turi reprodukcinių savybių, kuriomis yra pranašesnės už vietinę *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
4. Pirmą kartą Baltijos regione nustatyta *Cornus sanguinea* subsp. *australis* kriptinė invazija, kuri ilgą laiką buvo nepastebėta dėl to, kad svetimžemis porūšis buvo neskiriamas nuo vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
5. Išsamiai ištirtas keturių genties taksonų dirvožemio sėklų bankas, įvertintas dirvožemyje esančių sėklų gyvybingumas. Nustatyta, kad Lietuvoje svetimžemių *Cornus* genties augalų sudaromame dirvožemio sėklų banke gyvybingų sėklų dalis yra reikšmingai didesnė negu vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
6. Pirmą kartą nustatyta, kad dirvožemio pažaidos nedaro poveikio *Cornus* daigų tankumui.
7. Nustatyti medienos metinių rievių prieaugio skirtumai rodo, kad svetimžemės *Cornus* turi stipresnių konkurencinių savybių negu vietinė *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
8. Pirmą kartą atliktas svetimžemių *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sericea* poveikio bendrijoms vertinimas ir nustatyta neigiama jų įtaka žolinių augalų įvairovei.

1. LITERATŪROS APŽVALGA

1.1. Svetimžemių augalų rūšių invazijos

Svetimžemėmis laikomos augalų rūšys (ar už rūšį žemesnio rango taksonai), kurios tam tikroje teritorijoje atsirado dėl atsitiktinio ar tikslingo jų įvežimo arba į tą teritoriją pateko savaime iš teritorijų, kuriose jos yra svetimžemės (Pyšek et al., 2004). Iki XV a. pabaigos į įvairius Europos regionus patekusios rūšys priskiriamos prie archeofitų grupės, o nuo XVI a. pradžios patekusios augalų rūšys laikomos neofitais (Pyšek, 1995). Svetimžemius augalus atskirti nuo vietinių rūšių kartais gana sudėtinga. Norint nustatyti augalų rūšies statusą tam tikrame regione, reikia daug tikslių istorinių ir ekologinių žinių, labai svarbūs ir archeobotaninių bei paleobotaninių tyrimų duomenys (Pyšek et al., 2004).

Žmonių veikla buvo ir iki šiol yra svarbiausias veiksnys, lemiantis svetimžemių rūšių patekimą į naujas teritorijas (Crawley et al., 1996). Antropogeninės augalų migracijos prasidėjo kartu su žmonių migracijomis ir truko tūkstančius metų (van Kleunen et al., 2015; Daru et al., 2021). Nustatyta, kad nemaža dalis augalų senaisiais laikais į naujas teritorijas pateko kartu su maistui naudotais augalais ar jų sėklomis, prikibusiomis prie naminių gyvūnų kailio ar žmonių drabužių (Kowarik, von der Lippe, 2007). Čekijos archeofitų analizė parodė, kad didesnė dalis šios grupės augalų pateko atsitiktinai, bet dalis rūšių galėjo būti žmonių atgabentos tikslingai (Pyšek et al., 2002). Žmonės augalus naudojo ir kartu su savimi į naujas teritorijas gabeno tam tikroms reikmėms tenkinti, daugiausia maistui ir vaistams, todėl archeofitų plitimo keliai ir kryptys labai glaudžiai susiję su žmonių migracijos keliais.

Didžiausios įtakos svetimžemių augalų rūšių skverbimuisi į naujas teritorijas turėjo nuo XVI a. prasidėjusios tolimosios kelionės ir su jomis susijusi augalų introdukcija (Nunn, Qian, 2010). Esama nuomonių, kad svetimžemių organizmų plitimas yra dabartinėmis sąlygomis vykstantis natūralus procesas (Ewel et al., 1999; Hoffmann, Courchamp, 2016), tačiau dauguma tyrėjų laikosi nuomonės, kad svetimžemių rūšių plitimas yra ne natūralus, bet žmonių veiklos sukeltas ir palaikomas procesas (Richardson et al., 2000a; Yang et al., 2021).

Svetimžemių augalų rūšių skverbimasis per paskutiniuosius penkiasdešimt metų pasiekė didžiausią spartą ir per tą laiką net 37 % visų svetimžemių augalų rūšių buvo pirmą kartą užregistruotos atsiradusios naujose teritorijose (Seebens et al., 2015, 2017; van Kleunen et al., 2015). Dabar naujose teritorijose atsirandančių ir plisti pradedančių svetimžemių rūšių augalų daugumą sudaro tikslingai įvairioms žmonių reikmėms tenkinti

įvežti augalai. Be to, ūkiniu ir estetiniu požiūriais svarbios rūšys turi daugiau galimybių natūralizuotis negu rūšys, kurios į naujas teritorijas patenka atsitiktinai su įvairiomis prekėmis (van Kleunen et al., 2020).

Svetimžemių rūšių skverbimasis yra laikomas sudėtingu žmonių veiklos sukeltu procesu, kuriam vykstant rūšys susiduria su biotinėmis ir abiotinėmis kliūtimis. Jeigu į naujas teritorijas patekusios rūšys sėkmingai įveikia kelias kliūtis ir sudaro ilgalaikes, nuolat atsikuriančias populiacijas, gali prasidėti invazija (Mack et al., 2000; Richardson et al., 2000b; McNeely, 2001; Blackburn et al., 2011; Stohlgren et al., 2011; Gioria et al., 2023). Dauguma į naujas teritorijas patekusių svetimžemių augalų – įveikusių geografinį barjerą, kuris riboja rūšies savaiminį plitimą – nesudaro ilgai išliekančių populiacijų ir po tam tikro laiko išnyksta, nes neįveikia vietos aplinkos sąlygų barjerų (Richardson et al., 2000b). Išlieka tik tos svetimžemės rūšys, kurios įstengia prisitaikyti prie vietos aplinkos sąlygų. Jeigu rūšis nesudaro ilgalaikių populiacijų ir išnyksta arba kurį laiką išlieka tik dėl to, kad nuolat patenka naujų diasporų, ji laikoma atsitiktine rūšimi (angl. *casual species*). Jeigu svetimžemės rūšies augalai subrandina gyvybingų sėklų arba dauginasi vegetatyviniu būdu, laikoma, kad jie įveikia dauginimosi barjerą ir susidaro sąlygos stabilioms populiacijoms susikurti. Kai susidaro ilgalaikė ir nuolat atsinaujinanti rūšies populiacija, ji laikoma natūralizavusia rūšimi (angl. *naturalised species*). Jeigu natūralizavusi rūšis užima naujas teritorijas ir skverbiasi į pusiau natūralias arba natūralias buveines, tai yra įveikia vietinius plitimo barjerus, ji priskiriama prie invazinių rūšių (angl. *invasive species*) (Richardson et al., 2000b).

Svetimžemių rūšių augalai, patekę į naują aplinką, gamtoje ima plisti ne iš karto, bet po tam tikro laiko. Laikotarpis tarp pirmojo rūšies patekimo į naują regioną iki dauginimosi ir plitimo natūraliose ar pusiau natūraliose buveinėse vadinamas plitimo delsos laiku (angl. *lag phase*) (Sakai et al., 2001; Crooks, 2005). Kai kurie autoriai plitimo delsos laiku vadina laikotarpį nuo tam tikros rūšies augalų tikslingo įvežimo į naują teritoriją iki jų pirmojo patekimo į aplinką iš auginimo vietų (Kowarik, 1995). Plitimo delsos laikas priklauso nuo rūšies biologijos ir gali trukti nuo kelerių (žolinių augalų) iki daugiau kaip šimto metų (sumedėjusių augalų) (Larkin, 2012; van Klinken et al., 2015). Pavyzdžiui, Vokietijoje trumpiausias plitimo delsos laikas (29 metai) nustatytas *Prunus serotina* Ehrh., kuri laikoma viena žalingiausių invazinių rūšių tiek ekonominiu (Reinhardt et al., 2003), tiek ekologiniu požiūriais (Aerts et al., 2017). *Alnus rugosa* (Duroi) Sprengel plitimo delsos laikas Čekijoje truko tik 20 metų, o nustatytas vidutinis sumedėjusių augalų plitimo delsos laikas yra 110 metų (Křivánek, Pyšek, 2008). Sumedėjusių augalų plitimo delsos laikas trunka gana ilgai, todėl tam tikrų rūšių

invazyvumas gali atsiskleisti tik po kelių dešimtmečių. Atlikta 184 Vokietijos sumedėjusių invazinių augalų analizė parodė (Kowarik, 1995), kad 51 % iš jų daugiau kaip 200 metų nerodė jokių invazyvumo požymių. Iš to galima daryti prielaidą, kad kai kurie dabar auginami ir kol kas grėsmės nekeliantys augalai ateityje gali tapti invaziniai. Dėl to labai svarbu nuolat tirti introdukuotas sumedėjusių augalų rūšis ir vertinti jų invazyvumo potencialą, kad prireikus, būtų galima imtis kontroliuoti arba naikinti ypač invazyvių medžių ir krūmų populiacijas (Coutts et al., 2017).

Svetimžemių rūšių augalų natūralizacijai ir plitimui labai didelės ar net lemiamos įtakos turi diasporų spaudimas (angl. *propagule pressure*) (Colautti et al., 2006; Cassey et al., 2018; Gioria et al., 2023). Esama nuomonių, kad diasporų spaudimas yra vienas iš svarbiausių augalų invazijos spartą lemiančių veiksnių (Colautti et al., 2006). Diaspora (angl. *propagule*) vadinama bet kuri augalo dalis, kuria jis gali daugintis ir plisti (Allaby et al., 2012). Diasporomis laikomos augalų sėklos, sporos ir įvairios jų vegetatyvinės dalys (šakniastiebiai, gumbai, svogūnai, gemaliniai pumpurai ir kt.). Augalo gebėjimas daugintis ir plisti kelių rūšių diasporomis dažnai yra jo invazyvumo požymis (Richardson et al., 2000b; Křivánek, Pyšek, 2008; Pyšek et al., 2009). Įvairiuose pasaulio regionuose atlikti tyrimai parodė, kad tam tikros rūšies augalų introdukcijos vietų skaičius turi didelės įtakos diasporų spaudimui, kartu ir jos invazijos greičiui. Kuo daugiau rūšies introdukcijos vietų (sklaidos šaltinių ir rūšies individų), tuo susidaro didesnis diasporų spaudimas (Lockwood et al., 2009). Be to, kuo didesnis svetimžemių sumedėjusių augalų subrendusių ir diasporas brandinančių individų skaičius tam tikroje teritorijoje, tuo didesnis jų diasporų spaudimas (Pyšek et al., 2009). Lenkijoje, Vartos upės slėnyje, atliktais tyrimais (Dyderski et al., 2015) buvo nustatyta, kad nedidelėje teritorijoje per trisdešimt metų svetimžemių sumedėjusių augalų rūšių skaičius padidėjo nuo 76 iki 116. Spartų rūšių skaičiaus didėjimą lėmė didelis diasporų spaudimas iš aplinkinių gyvenviečių, kuriose auginami svetimžemiai sumedėję augalai.

Svarbus svetimžemių sumedėjusių augalų rūšių invazyvumo rodiklis yra jų dirvožemio sėklų banko (angl. *soil seed bank*) savybės (Herrera et al., 2011; Goets et al., 2018). Nustatyta, kad antropogeniniame areale susidaro tankesnis svetimžemių sumedėjusių augalų dirvožemio sėklų bankas negu savaiminiame tų rūšių areale (Gioria et al., 2019). Svetimžemiai augalai antropogeniniame areale subrandina daugiau sėklų (Hinz, Schwarzlaender, 2004; Stastny et al., 2005; Herrera et al., 2011) ir nėra jomis mintančių organizmų (Bakker et al., 2019), kurių veikla savaiminiame areale daro reikšmingą poveikį sėklų banko tankiui. Dirvožemio sėklų bankas labai svarbus populiacijų stabilumui, nes dirvožemyje esančios sėklos sudaro

sąlygas populiacijai greitai atsikurti, žuvus visiems subrendusiems individams ar sutrikus dauginimuisi dėl nepalankių aplinkos sąlygų įtakos (Venable, Brown, 1988; Gioria et al., 2019). Dirvožemio sėklų banko savybes svarbu žinoti, įgyvendinant invazinių rūšių naikinimo priemones, kad būtų galima numatyti naikinimo trukmę ir sąlygas. Dažnai išlieka didelis pavojus, kad tariamai išnaikinta populiacija vėl atsikurs iš dirvožemio sėklų banko (Richardson, Kluge, 2008).

1.2. Svetimžemių sumedėjusių augalų plitimą ir gausėjimą lemiantys veiksniai

Sumedėjusių svetimžemių augalų natūralizacija ir plitimas ilgą laiką buvo netyrinėjami arba jiems buvo skiriama mažai dėmesio, nes jų daroma žala tampa akivaizdi tik praėjus ilgam laikui nuo invazijos pradžios (Richardson, Rejmánek 2011; Delavaux et al., 2023). Dar viena iš priežasčių, dėl kurios sumedėjusių augalų keliama grėsmė aplinkai ilgą laiką buvo nepastebėta, yra palyginti nedidelė jų dalis tarp visų invazinių organizmų. Nustatyta, kad tik 0,5–0,7 % pasaulio medžių ir krūmų rūšių (iš viso 622 rūšys, tarp jų 357 medžių ir 265 krūmų rūšys) yra išplitusios už natūralaus arealo ribų ir bent viename regione laikomos invaziniais augalais (Richardson, Rejmánek 2011).

Sumedėję svetimžemiai augalai iš kitų žemynų į Europą pradėti gabenti daug vėliau negu kiti ūkiniu požiūriu svarbūs augalai (Kowarik, 1995). Iš Šiaurės Amerikos kilusius sumedėjusius augalus Europoje pradėta sodinti XVIII a. pabaigoje (Kowarik, 1995; Křivánek, Pyšek, 2008). Į Europą 1500–2000 m. laikotarpiu buvo įvežta 414 sumedėjusių augalų rūšių, o daugiausia rūšių buvo įvežta 1851–1900 m. laikotarpiu (Křivánek, Pyšek, 2008). Spartų svetimžemių medžių ir krūmų plitimą daugiausia lėmė tų rūšių platinimas ir sodinimas želdinimo ir miškininkystės tikslais (Richardson, 1998; Reichard, White, 2001; Januškevičius ir kt., 2006; Dehnen-Schmutz et al., 2007; Dawson et al., 2008). Nemaža dalis svetimžemių medžių ir krūmų rūšių buvo sodinama miškuose, norint padidinti medienos produkciją (Richardson, 1998). Anksčiau manyta, kad pažeistų ekosistemų ekologinę būklę galima pagerinti padidinus jose biologinę įvairovę, todėl buvo sodinami svetimžemiai sumedėję augalai (Daujotas, 1958; Richardson, 1998). Vis dėlto, nemažai svetimžemių sumedėjusių augalų naujose teritorijose buvo pradėti auginti XX a. ir neseniai pradėjo plisti. Todėl apie jų invazijų ekologiją žinoma nedaug (Richardson, Rejmánek, 2011).

Svetimžemių rūšių skaičiaus didėjimui Europoje didelės įtakos turėjo ir botanikos sodų siekis sukaupti kuo didesnes kolekcijas, todėl buvo įvežami ir sodinami augalai iš įvairių pasaulio regionų (Skridaila, 1996; Hulme, 2011).

Botanikos soduose auginami augalai neretai išplinta ir į natūralią aplinką (Hulme, 2011). Lenkijoje atliktos botanikos sodų auginamų augalų analizės duomenimis, per paskutiniuosius tris dešimtmečius aštuoniuose botanikos soduose ir jų aplinkoje paplito 39 rūšių kolekcijose auginti sumedėję augalai (Galera, Sudnik-Wójcikowska, 2010).

Į natūralią aplinką patekę svetimžemiai sumedėję augalai dažnai dera gausiau nei vietinės rūšys ir tai yra vienas svarbiausių veiksnių, lemiančių jų plitimą naujoje teritorijoje (Pyšek et al., 2013b). Didesnis svetimžemių sumedėjusių augalų derlumas sudaro didesnį kiekį prieinamų maisto šaltinių gyvūnams (Gosper et al., 2005). Gyvūnų pernešamos sėklos yra veiksmingiausias augalų plitimo būdas tiek tarp sumedėjusių, tiek tarp žolinių augalų. Paukščių lesami vaisiai ir platinamos sėklos yra pagrindinis daugelio invazinių sumedėjusių augalų plitimo vektorius, nes didelė dalis sumedėjusių svetimžemių augalų brandina sultinguosius vaisius (Gosper et al., 2005; Thabethe et al., 2015). Neseniai atliktų tyrimų duomenimis, dalis sumedėjusių svetimžemių augalų dera nepalankiomis klimato sąlygomis, o vietiniai augalai tokiomis sąlygomis nesubrandina vaisių (Ferreras et al., 2023). Dėl šios priežasties svetimžemiai sumedėję augalai plinta sudėtingomis klimato sąlygomis ir turi pranašumą prieš vietines rūšis. Be to, vietinės rūšys, nesubrandinančios vaisių, neatnaujina populiacijų ir dėl to nesusidaro prieinamų maisto šaltinių vietiniams gyvūnams. Kadangi svetimžemiai augalai tuo metu subrandina vaisius, jie tampa maisto šaltiniu ir kartu yra išplatinami. Plitimą paspartina dideliu atstumu paukščių išplatinami vaisiai (Rejmánek, 2000; Aslan et al., 2015). Labiausiai paplitę ir geriausiai įsitvirtinę yra tie invaziniai augalai, kurie subrandina daug sėklų ir kurių vaisiais minta daugiau nei vienos rūšies paukščiai. Įprastai, kai svetimžemė rūšis patenka į naują teritoriją, susidaro nauji mutualistiniai santykiai tarp augalo ir jų sėklas platinančių vietinių paukščių ar kitų gyvūnų. Susidarius tokiems santykiams, invazijos sparta gali smarkiai padidėti ir lemti staigų svetimžemės rūšies plitimą (Richardson et al., 2000a; Aslan et al., 2015).

1.3. Svetimžemių sumedėjusių augalų poveikis aplinkai

Svetimžemiai sumedėję augalai, kurie pripažinti invazinėmis rūšimis, darančiomis neigiamą įtaką vietinių rūšių įvairovei ir ekosistemų funkcionavimui, sudaro apie 20 % visų invazinių augalų rūšių (Pyšek et al., 2013b; Dyderski, Jagodziński, 2020). Nors sumedėjusių svetimžemių augalų rūšių skaičius yra santykinai nedidelis, palyginti su kitomis svetimžemių augalų grupėmis, jų poveikis aplinkai yra gerokai didesnis už žolinių augalų daromą poveikį (Pyšek et al., 2008). Svetimžemiai sumedėję augalai sukelia

ekonominių nuostolių ne tik paveikę vietines ekosistemas, bet ir dėl išaugusių sąnaudų jiems naikinti. Sumedėjusių augalų naikinimas yra daugiau lėšų reikalaujantis negu žolinių augalų naikinimas dėl didesnės biomasės šalinimo ir darbo laiko sąnaudų (Blaalid et al., 2021; Fernandez et al., 2023). Naujausiais tyrimais nustatyta, kad sumedėjusių invazinių augalų daroma ekonominė žala dėl apželdinimui naudojamų svetimžemių augalų rūšių ateityje tik didės (Fernandez et al., 2023).

Palyginti sunkiai pastebima svetimžemių augalų, tarp jų ir sumedėjusių, daroma žala yra hibridizacija su vietinėmis rūšimis, dėl kurios prarandama vietinė genetinė įvairovė (Bleeker et al., 2007; Pyšek et al., 2013a). Pavyzdžiui, dėl vaisių ir dekoratyviniais tikslais Europoje auginami kelių veislių *Corylus avellana* L. plinta į natūralias buveines, kryžminasi su laukiniais augalais ir paveikia vietines populiacijas (Petit, 2004). Hibridizacija ypač pavojinga retoms ar maža genetine įvairove pasižyminčioms vietinėms rūšims (Brundu, Richardson, 2016). Dėl svetimžemių ir vietinių rūšių hibridizacijos vyksta svetimžemių rūšių genų pernaša į vietinių rūšių genofondą (Essl et al., 2018). Nyderlanduose atlikti tyrimai parodė, kad vietinės *Populus nigra* L. jaunų individų genetinė įvairovė stipriai pakitusi dėl svetimžemės *Populus deltoides* W.Bartram ex Marshall introgresijos. Nustatyta, kad daugiau kaip pusę tirtos populiacijos individų sudaro grįžtamojo kryžminimosi hibridai tarp vietinės *Populus nigra* ir svetimžemės *Populus deltoides* (Smulders et al., 2008). Kai kuriais atvejais susidarę tarprūšiniai hibridai tampa invazyvesni už tėvines rūšis (Ellstrand, Schierenbeck, 2000).

Nustatyta, kad giminingos svetimžemės rūšys dažnai turi panašų poveikį vietinėms rūšims. Jei viena rūšis turi funkcinių savybių, lemiančių jos invazyvumą, galima daryti prielaidą, kad kita tos pačios genties rūšis turės panašų invazyvumą ir poveikį vietinėms rūšims (Vilá et al., 2011; Omer et al., 2022). Teigiama, kad rūšys, kurios yra negiminingos ar tolimai giminingos su Europoje paplitusiais vietinių rūšių sumedėjusiais augalais, biologinei įvairovei daro stipriausią poveikį (Wohlgemuth et al., 2022). Vis dėlto, ši teorija nėra nauja, nes Rejmánek (2000) teigė, kad svetimžemės rūšys, priklausančios gentims, kurios natūraliai paplitusios tolimuose regionuose, turi daugiau invazyvumo požymių, palyginti su tomis, kurios turi vietinių giminingų rūšių. Viena iš svarbiausių savybių, padedančių nustatyti, ar rūšis yra potencialiai invazinė, yra informacija, kad rūšis buvo introdukuota kitur ir ten tapo invazinė (Rejmánek et al., 2005).

Svetimžemių sumedėjusių augalų neigiamas poveikis aplinkai pasireiškia tada, kai jie paplinta ir įsiskverbia į gamtines buveines, tačiau esama atvejų, kai jų daroma žala pasireiškia, vos pradėjus juos auginti

želdynuose (Ricciardi, Cohen 2007). Pavyzdžiui, naujai pasodinti medžiai ar krūmai, kurių žiedadulkės sukelia alergijas, gali iš karto pradėti kenkti jautrių žmonių sveikatai (Engelmark et al., 2001; Brundu, Richardson, 2016). Vietinėms augalams arba gyvūnams daugiausia žalos svetimžemiai medžiai ir krūmai padaro tada, kai jie pakeičia dirvožemio savybes (Engelmark et al., 2001; Heneghan et al., 2006). Dėl to pakinta dirvožemio organizmų įvairovė (Finch, Szumelda, 2007). Kai kuriais atvejais invaziniai augalai padidina ekosistemos jautrumą ugniai, todėl gali padidėti gaisrų rizika (Mack, D'Antonio, 1998). Dažniausiai svetimžemiai sumedėję augalai nustelbia vietinius augalus, dėl ko sutrinka natūralūs procesai, vykstantys ekosistemose (Dyderski et al., 2015; Langmaier, Lapin, 2020). Nustatyta, kad Jungtinėse Amerikos Valstijose žolinių augalų rūšių įvairovė ir vietinių sumedėjusių augalų daigų tankumas reikšmingai sumažėja, kai buveinėje *Lonicera tatarica* projekcinis padengimas viršija 30 % (Woods, 1993; Hutchinson, Vankat, 1997).

1.4. Svetimžemių sumedėjusių augalų invazyvumą lemiančios savybės

Svetimžemių augalų savybėmis, lemiančiomis jų gebėjimą įsitvirtinti ir invazyvumą, pradėta intensyviai domėtis XX a. antrojoje pusėje (Baker, 1965). Iš pradžių daugiausia dėmesio buvo skiriama piktžolėms (Baker, 1965), kurios daro žalą pasėliams (van Kleunen, et al., 2015), bet vėliau buvo pradėta ieškoti savybių, kurios būdingos daugiausia žalos darantiems svetimžemiams augalams. Rūšies funkcinės savybės, geriau negu individų gausumas, paaiškina tos rūšies invazyvumą tam tikroje teritorijoje (Bruelheide et al., 2018). Jeigu tam tikra rūšis kituose regionuose yra invazinė ir sukelia reikšmingų aplinkos pokyčių, yra didelė tikimybė, kad ir kitose teritorijose su panašiomis aplinkos sąlygomis ji bus invazinė (Ewel et al., 1999; Rejmánek et al., 2005). Invazyvumą lemiančių savybių vertinimas vis dar aktualus tyrimų objektas, nes nuolat atsiranda naujų svetimžemių augalų rūšių, kurių savybės nežinomos arba menkai ištirtos (Sebeens et al., 2015).

Per paskutiniuosius dešimtmečius daug dėmesio buvo skirta sumedėjusių augalų savybių, kurios lemia jų invazyvumą, paieškai ir tyrimams (Křivánek, Pyšek 2008; Richardson, Rejmánek, 2011; Rejmánek, Richardson, 2013; Bakker et al., 2019). Viena pagrindinių priežasčių, dėl kurios yra ieškoma invazyvumą lemiančių savybių, yra invazijos prevencija. Žinant, kokiomis savybėmis pasižyminčios rūšys kelia invazijos grėsmę, galima prognozuoti introdukuoti ketinamų rūšių keliamą invazijos riziką ir neleisti jų įvežti (Crawley et al., 1996; Rejmánek, Richardson 1996; Williamson, Fitter 1996). Kai kurių autorių nuomone (Rejmánek, Richardson, 1996), sumedėjusių

augalų invazyvumą lemia trumpas individų juvenilinis periodas, trumpi laikotarpiai tarp gausaus sėklų derliaus ir smulkios sėklos (tokių sėklų augalai subrandina daugiau ir jos lengvai išplatinamos). Vis dėlto, sumedėjusių augalų invazyvumą lemiančių savybių esama gerokai daugiau. Nurodoma, kad sumedėjusių augalų invazyvumui didelės įtakos turi jų gebėjimas daugintis vegetatyviniu būdu ir prisitaikymas dideliu atstumu išplatinti sėklas, ypač jeigu jas platina vanduo, paukščiai ar žinduoliai (Nunez-Mir et al., 2019).

Vokietijos svetimžemės floros analizės rezultatai parodė, kad geriausiai įsitvirtina rūšys, kurioms būdingas ilgai trunkantis žydėjimas ir ilgas vaisių barstymo laikotarpis, taip pat galinčios augti įvairiomis ekologinėmis sąlygomis (Küster et al., 2008). Šio tyrimo rezultatai taip pat atskleidė, kad augalų natūralizaciją ir invazyvumą labiausiai lemia ne kokia nors viena savybė, bet įvairių rūšies savybių sąveika. Išnagrinėjus Šiaurės Amerikoje aptinkamus sumedėjusius svetimžemius augalus, nustatyta, kad invaziniais labiau linkę tapti greitai augantys ir didelį savaiminį arealą turintys augalai (Herron et al., 2007). Svetimžemės rūšies dinamiką ir poveikį ekosistemoms galima prognozuoti, įvertinus jos plitimo kelių, rūšies savybių ir priimančiosios ekosistemos ypatybių derinį. Tokį derinį siūloma vadinti invazijos sindromu (angl. *invasion syndrome*) (Novoa et al., 2020; Gioria et al., 2023).

1.5. Cornaceae šeima ir *Cornus* genties apžvalga

Sedulinių (Cornaceae Bercht. & J. Presl) šeima priklauso *Cornales* Dum. eilei, prie kurios priskiriamos dar devynios šeimos: Alangiaceae DC., Curtisiaceae Takht. (Harms), Davidiaceae Takht., Grubbiaceae Endl. ex Meisn., Hydrangeaceae Dumort., Hydrostachyaceae Engl., Loasaceae Jussieu, Mastixiaceae Van Tiegh., Nyssaceae Dumort. (APG, 2016; Thomas et al., 2021).

Laikantis tradicinės Cornaceae šeimos taksonomijos, ją sudaro septynios gentys ir apie 110 rūšių (Kubitzki, 2004). Cornaceae šeimos apimtis pasikeičia, jeigu *Cornus* L. ir *Nyssa* Gronov. ex L. sujungiamos į vieną gentį ir (arba) dar prijungiamos kelios kitos iš Azijos kilusios mažos gentys (APG, 2016; Murrell, Poindexter, 2016). Ilgą laiką Cornaceae šeimą sudarė dvi gentys (*Alangium* Lam. ir *Cornus*), tačiau molekulinių tyrimų rezultatai (Chase et al., 1993; Xiang et al., 1993, 2002; Fan, Xiang, 2001) patvirtino gana seną hipotezę (Wangerin, 1910), kad *Alangium* gentis priklauso atskirai Alangiaceae šeimai (Feng et al., 2009). Remiantis naujausių tyrimų rezultatais, Cornaceae šeimą sudaro tik viena *Cornus* gentis, apimanti 55–65 rūšis (Du et al., 2023).

Cornaceae šeimai priklauso medžiai, krūmai ir keli daugiamečiai žoliniai augalai (Lindelof et al., 2020; Poindexter et al., 2020). Lapai paprasti, retai sudėtiniai (plunksniški), dažniausiai priešiniai, kartais pražanginiai arba išsidėstę spirališkai, be prielapių. Žiedynas – skėtis arba šluotelė, kartais skėtiška kekė. Kai kurių pogenčių rūšims būdingos stambios, ryškios skraistės. Žiedai dvilyčiai (retai vienalyčiai, tada augalai vienanamiai arba dvinamiai), aktinomorfiniai, mezginė apatinė, su 1–4 lizdais (Lekavičius, 1976). Taurelę sudaro laisvi arba tarpusavyje iki pusės suaugę taurėlapiai. Vyriškųjų vienalyčių žiedų taurėlapiai 4 (retai 5–7), suaugę į vamzdišką taurelę, vienas kitą dengia kraštais arba jų kraštai suaugę. Vainikėlį sudaro 4–5 laisvi vainiklapiai (kai kurių genčių augalų vienalyčiuose moteriškuosiuose žieduose jų iki 10), kurie vienas kitą dengia arba tarpusavyje suaugę kraštais. Mezginėje lizdų tiek pat, kiek taurėlapių, retai mezginė vienalizdė. Kuokeliai 4–5 (retai jų 10), išsidėstę tarp vainiklapių ir sudaro vieną, retai du ratus. Kuokeliai su dviem dulkializdžiais. Piestelė viena. Nektarinė paprastai skridinio pavidalo, išsidėsčiusi aplink piestelę. Vaisius – kaulavaisis, sėkla (endokarpas) su briaunelėmis (Kubitzki, 2004; Simpson, 2006).

Cornus gentis ilgą laiką buvo taksonominių tyrimų objektas dėl neaiškios kai kurių rūšių sampratos, o kartais ir dėl tam tikrų rūšių grupių išskyrimo į atskiras gentis (Wangerin, 1910; Eyde, 1987; Eyde, 1988; Fan, Xiang 2001, Xiang et al., 2003, 2006; Thomas et al., 2021). Neseniai buvo pasiūlyta šią gentį suskirstyti į 5–6 gentis (Poindexter et al., 2020), kurios dabar priklauso *Cornus* s. l. genčiai, tačiau toks požiūris dar nesulaukė pripažinimo. Dabar plačiausiai pripažįstama Eyde (1987) ir kitų autorių (Xiang et al., 2006) genties sistema, kuria vadovautasi ir šiame darbe.

Molekuliniai ir morfologiniai duomenys visiškai patvirtina *Cornus* genties monofiletiškumą (Xiang et al., 2006), tačiau dėl vidinės genties taksonomijos vis dar plačiai diskutuojama (Lindelof et al., 2020; Poindexter et al., 2020; Thomas et al., 2021; Du et al., 2023). Įvairiais metodais pagrįstos genties klasifikacijos yra panašios, tačiau išskiriamų už gentį žemesnio rango taksonų apimtys ir rūšių grupės gana reikšmingai skiriasi (Xiang et al., 2006; Thomas et al., 2021; Du et al., 2023). Remiantis kladistiniais klasifikacijos metodais, dažniausiai išskiriamos keturios rūšių grupės.

Pirmajai grupei priklauso šešios rūšys, kurios priskiriamos prie *Cornus* subg. *Cornus* (*Cornus mas* L., *Cornus eydeana* Q. Y. Xiang & Y. M. Shui, *Cornus officinalis* Siebold & Zucc., *Cornus chinensis* Wangerin, *Cornus sessilis* Torr. ex Durand, *Cornus volkensii* Harms) (Xiang et al., 2006). Šios grupės augalams būdingi kaulavaisiai su ertmėmis endokarpyje (Xiang et al., 2006). Prie subg. *Cornus* priskiriamos rūšys nuo kitų *Cornus* rūšių grupių skiriasi skėtiškais žiedynais. Pumpure žiedyno užuomazgą dengia dvi poros

žvyniškų skraisčių. Anksčiau kelios šio pogenčio rūšys buvo priskirtos atskiriems pogenčiams *Sinocornus* Q. Y. Xiang ir *Afrocrania* (Harms) Hutch. (Xiang, 1987), nors vėliau molekuliniais metodais buvo nustatyta, kad abu pogenčiai priklauso subg. *Cornus* (Xiang et al., 2006). Tai nedideli medžiai ir krūmai. Penkios šio pogenčio rūšys paplitusios Šiaurės Amerikoje ir Eurazijoje, o viena rūšis – Afrikoje (Xiang et al., 2006).

Mėlynus arba baltus vaisius vedančių *Cornus* grupė yra didžiausia. Ją sudaro 32–40 rūšių, skirstomų į 3 pogenčius: *Yinquania* Z. Y. Zhu, *Mesomora* (Raf.) O.O.Rudbeck ex Lunell ir *Thelycrania* (Dumort.) Fourr. (Murell, Poindexter, 2016; Lindelof et al., 2020). Dauguma šių rūšių paplitusios Šiaurės Amerikoje ir Rytų Azijoje, tik kelios rūšys paplitusios Europoje (Xiang et al., 2006). Keli kiti Europoje aptinkami *Cornus sanguinea* grupei priskiriami taksonai kartais laikomi atskiromis rūšimis, būdingomis tam tikriems regionams: *Cornus iberica* Woronow, *Cornus hungarica* Kárpáti (= *Cornus sanguinea* subsp. *hungarica* (Kárpáti) Soó) ir *Cornus cilicica* Wangerin (= *Cornus sanguinea* subsp. *cilicica* (Wangerin) D. F. Chamb.) (Eyde, 1988; Schulz, 2012).

Cornus genties rūšys, kurių didelės, lapo formos skraistės dengia žiedyną, išskiriamos į atskirą grupę. Šiai grupei priskiriami subg. *Cynoxylon* Raf. ir subg. *Syncarpea* (Nakai) Q. Y. Xiang. Kartais prie jos priskiriamas ir subg. *Discocrania* (Harms) M.Král, nes viena šiam pogenčiui priklausanti rūšis (*Cornus disciflora* Moc. & Sessé ex DC) neturi didelių skraisčių. Nepaisant to, genetinių tyrimų rezultatai rodo, kad ji yra seserinė subg. *Cynoxylon* Raf. rūšis (Xiang et al., 2006; Du et al., 2023). Šiai grupei priklauso nedideli medžiai arba krūmai. *Cornus nuttallii* Audubon ex Torr. & A.Gray ir *Cornus florida* L. kilusios iš Šiaurės Amerikos, o *Cornus kousa* Bürger ex Hance paplitusi Rytų Azijoje (Murell, Poindexter, 2016).

Žolinių augalų grupę sudarančios sedulos priskiriamos subg. *Arctocrania* Nakai. Tai daugiamečiai, šakniastiebius išauginantys augalai. Šios grupės augalams būdingas sudėtinis žiedynas, kurį supa keturios lapo pavidalo skraistės. Vaisiai raudoni, mėsingi, su stambiu endokarpu (Murrel, 1990; Lindeloff et al., 2020; Wahlsteen et al., 2020). Šio pogenčio rūšys paplitusios Šiaurės pusrutulio borealinėje srityje, dažniausiai subokeaninio klimato srityje (Meen et al., 2012; Jonsell, 2010). Neseniai atrasta subg. *Arctocrania* priklausanti rūšis *Cornus wardiana* Rushforth & Wahlsteen. Remiantis molekulinių tyrimų duomenimis, buvo paaiškintas šios taksonų grupės disjunkcinio arealo susidarymas (Wahlsteen et al., 2021). Europoje savaime paplitusi tik viena šios grupės rūšis – *Cornus suecica* L.

1.5.1. *Cornus* genties įvairovė Europoje ir invazyvumą lemiantys veiksniai

Europoje penkios *Cornus* genties rūšys yra savaiminės, tačiau dalis jų tam tikruose žemyno regionuose yra svetimžemės. *Cornus mas* savaime paplitusi Vidurio Europoje, aptinkama gerai įšildomuose šlaituose, miškų pakraščiuose (Caudullo et al., 2017). *Cornus sanguinea* plačiai paplitusi beveik visoje Europoje, reta tik Skandinavijos pusiasalyje ir Suomijoje (Kollman, Grubb, 2001). *Cornus suecica*, kilusi iš šiaurinės žemyno dalies, o pavienių izoliuotų jos populiacijų aptinkama šiaurės vakarinėje Europos dalyje (Vokietijoje, Nyderlanduose, Jungtinėje Karalystėje) (Taylor, 1999; Meen et al., 2012). *Cornus alba* savaime paplitusi Europos šiaurrytinėje dalyje ir Sibire, o likusioje Europos dalyje ji yra svetimžemė (Sokolov, 1986; Semenishchenkov, 2017).

Sėkmingą svetimžemių *Cornus* rūšių plitimą lemia keli veiksniai: (1) jos gausiai žydi ir subrandina daug sėklų (Charles-Dominique et al., 2010); (2) vaisius lesa ir platina paukščiai ir kiti gyvūnai (Krefting, Roe, 1949; Zimmerman et al., 1993); (3) kai kurių rūšių augalai dauginasi ir plinta vegetatyviniu būdu (Charles-Dominique et al., 2010); (4) kelios *Cornus* rūšys augalai plačiai auginami dekoratyviniais tikslais želdynuose (Lindelof et al., 2020), todėl didėja tikimybė, kad sėklų ar kitų diasporų pateks į natūralias buveines; (5) *Cornus alba* ir *Cornus sericea* (Konarska, 2009; Murell, Poindexter, 2016) žydi ir vaisius veda du kartus per metus, todėl šių augalų derėjimo laikotarpis gana ilgas ir padidėja galimybė diasporoms pasklisti didelėje teritorijoje.

Cornus alba Lietuvoje auginama nuo XIX a. pradžios. Nurodoma, kad Vilniaus universiteto Botanikos sode pradėta auginti 1804 m. (Skridaila, 1996). Į Vokietiją buvo įvežta 1773 m., o pirmą kartą sulaukėjusių jų rasta 1857 m., taigi, plitimo delsos laikas nuo introdukcijos truko 84 metus (Kowarik, 1995). *Cornus alba* paplitusi keliose Europos šalyse: nuo Norvegijos iki Slovakijos, taip pat Jungtinėje Karalystėje (1 lentelė) (Moore, 1987). Estijoje *Cornus alba* laikoma grėsmingai plintančia rūšimi, nes dauginasi ne tik sėklomis, bet ir vegetatyviniu būdu (Sander, 2007). Lietuvoje nuo XX a. auginama nemažai šios rūšies veislių (Snarskis, Galinis, 1974; Lekavičius, 1976; Navasaitis, 2008).

Cornus sericea Lietuvoje auginama nuo 1817 m. Pirmiausia ji pradėta auginti Vilniaus universiteto Botanikos sode (Skridaila, 1996). Vokietijoje ši rūšis buvo introdukuota šiek tiek vėliau nei *Cornus alba*, 1785 m., tačiau sulaukėjusi ji buvo aptikta anksčiau – pirmą kartą užregistruota 1861 m. Taigi, plitimo delsos laikas truko 76 metus (Kowarik, 1995). Liuksemburge *Cornus sericea* plitimo delsos laikas truko 127 metus, nes ši rūšis želdynuose buvo

pradėta auginti 1823 m., o pirmą kartą sulaukėjusi aptikta 1950 m. (Ries, Krippel, 2021). Jau kelis dešimtmečius *Cornus sericea* laikoma invazine ir sparčiai plintančia rūšimi Airijoje (Kelly, 1990). Dabar ši rūšis gamtoje aptinkama beveik visoje Europoje: nuo Skandinavijos pusiasalio iki Balkanų pusiasalio (Slovėnijos) (1 lentelė).

Išsamių duomenų apie *Cornus sericea* poveikį vietinėms rūšims nėra, tačiau daugelio šalių svetimžemės floros sąrašuose ji priskirta prie invazinių grupės, nes įvairiose buveinėse, ypač drėgnuose miškuose, sudaro didelius monodominantinius sąžalynus (1 pav.). Švedijoje *Cornus sericea* dėl stiprių konkurencinių savybių ir nevaldomo plitimo laikoma vienu iš invazyviausių sumedėjusių augalų (Tyler et al., 2015). Net ir savaiminiame areale *Cornus sericea* laikoma turinčia invazinių savybių, nes plinta ir išgyvena ūksmingose buveinėse su nuolatiniu drėgmės pertekliumi, kurio kiti augalai nepakenčia (Charles-Dominique et al., 2010).

Šiaurės Amerikoje, savaiminiame *Cornus sericea* areale, buvo bandyta kai kuriose buveinėse nepageidaujamus krūmus išnaikinti (Middleton, 2002), tačiau net po kontroliuojamų gaisrų jie greitai atželia iš šaknų. Nurodoma, kad *Cornus sericea* sėklos atsparios karščiui ir gerai dygsta po gaisrų (Peterson, 1953).

1 lentelė. Svetimžemių *Cornus* genties augalų paplitimas Europoje. Žvaigždute (*) pažymėti taksonai, kurie dalyje Europos yra savaiminiai, o kitose dalyse yra svetimžemiai.

Table 1. Alien species of the genus *Cornus* in Europe. Asterisk (*) marks taxa that are native to certain parts of Europe, whereas in other regions are aliens.

Taksonas	Kilmė	Šalys ir literatūros šaltiniai
Cornus alba		
	Tolimųjų Rytų Azija (Kinija, Rusija, Korėja)	Estija (Sander, 2007) Jungtinė Karalystė (Moore, 1987) Lietuva (Gudžinskas et al., 2017) Norvegija (Gederaas et al., 2012) Slovakija (Medvecká et al., 2012) Suomija (Kurtto et al., 2019) Ukraina (Burda, Koniakin, 2019), Vokietija (Kowarik, 1995)
Cornus alternifolia		
	Šiaurės Amerika	Lietuva (Petrulaitis, Gudžinskas, 2020) Slovakija (Medvecká et al., 2012)

Taksonas	Kilmė	Šalys ir literatūros šaltiniai
Cornus amomum		
	Šiaurės Amerika	Lietuva (Petrulaitis, Gudžinskas, 2020)
Cornus capitata		
	Himalajai	Portugalija (De Almeida, 2002)
Cornus kousa		
	Tolimieji Rytai (Pietų Kinija)	Slovėnija (Azola, Bakan, 2021) Ukraina (Klymenko, 2018)
*Cornus mas**		
	Pietų ir Vidurio Europa	Jungtinė Karalystė (Caudullo et al., 2017) Lietuva (Gudžinskas, Petrulaitis, 2021) Norvegija (Caudullo et al., 2017) Švedija (Caudullo et al., 2017)
Cornus sanguinea subsp. *australis**		
	Pietryčių Europa	Belgija (Verloove, 2011) Latvija (Gudžinskas, Petrulaitis, 2021) Lietuva (Gudžinskas, Petrulaitis, 2021) Vokietija (Gregor, Kasperek, 2021)
Cornus sericea		
	Šiaurės Amerika	Airija (Kelly, 1990) Belgija (Verloove, 2011) Estija (Sander, 2007) Latvija (Evarte-Bundere et al., 2022) Lenkija (Bomanowska et al., 2019) Lietuva (Gudžinskas, Petrulaitis, 2021) Liuksemburgas (Ries, Krippel, 2021) Norvegija (Follak et al., 2018) Slovakija (Medvecká et al., 2012) Slovėnija (Bačič et al., 2015) Suomija (Kurtto et al., 2019) Švedija (Tyler et al., 2015) Šveicarija (Wittenberg, 2005) Vokietija (Brennenstuhl, 2016)

Cornus alternifolia Lietuvoje auginama nuo 1824 m. (Skridaila, 1996). Pirmą kartą Europoje *Cornus alternifolia* sulaukėjusi buvo aptikta 1911 m. Slovakijoje (Medvecká et al., 2012), o 2019 m. ji užregistruota Lietuvoje (Petrulaitis, Gudžinskas, 2020). Lenkijoje atliktų tyrimų rezultatai rodo, kad ji yra potencialiai invazinė rūšis, nes plinta ir įsitvirtina toli nuo pirminio sėklų

šaltinio (Dyderski et al., 2017). Nustatyta, kad naujai išdygę *Cornus alternifolia* individai nuo pirminio diasporų šaltinio buvo nutolę per 338 metrus.

Cornus sanguinea subsp. *australis* natūraliai auga Pietryčių Europoje ir Pietvakarių Azijoje (Schulz, 2012). Šio porūšio statusas Europoje ne visiškai aiškus. Kai kas teigia, kad jis natūraliai paplitęs Vidurio Europoje, o jo šiaurinis arealas eina per Pietų Lenkiją (Kaplan et al., 2019). Remiantis išsamiu, biogeografiniu *Cornus sanguinea* grupės tyrimu, nurodoma, kad šio taksono arealas susijęs su stepių zona, o į šiaurę nuo jos esančiose vietovėse pasitaiko labai retai (Grosset, 1958). Per pastaruosius penkerius metus paskelbti kelių tyrimų rezultatai, kuriuose pranešama apie naujas *Cornus sanguinea* subsp. *australis* radavietes už natūralaus arealo ribų (Riebl et al., 2017; Gregor, Kasperek, 2021; Gudžinskas, Petrulaitis, 2021; Shynder, Negrash, 2021; Orlov et al., 2022). Nustatyta, kad Vokietijoje, Frankfurto mieste, *Cornus sanguinea* subsp. *australis* yra labiausiai miesto miškuose paplitęs sumedėjęs svetimžemis augalas (Gregor, Kasperek, 2021). Dabar šio porūšio antropogeninis arealas apima Vokietiją (Riebl at al., 2017; Gregor, Kasperek, 2021), Belgiją (Verloove, 2011), Nyderlandus (Maes, van Loon, 2020), Austriją (Essl et al., 2018), Daniją (Jonsell, 2010), Lietuvą ir Latviją (Gudžinskas, Petrulaitis, 2021).



1 pav. *Cornus sericea* vyraujanti aliuvinio miško buveinės krūmų arde.

Fig. 1. *Cornus sericea* dominating in the scrub layer of alluvial forest habitat.

Cornus mas L. natūraliai aptinkama Vakarų Europoje iki Vokietijos ir Belgijos, o kitose toliau į šiaurę ir į vakarus esančios *Cornus mas* populiacijos laikomos antropogeninės kilmės.

Dalis jau įsitvirtinusių šios genties augalų naudojami želdinimo tikslais, pardavinėjami medelynuose, todėl dar labiau didėja jų diasporų spaudimas, kuris lemia spartesnį jų plitimą gamtoje (Krivánek et al., 2006). *Cornus alba* ir *Cornus sericea* Lietuvoje dažnai auginamos dekoratyviniuose želdynuose. *Cornus alternifolia* Europoje yra gana retai auginamas dekoratyvinis augalas. *Cornus mas* visoje Europoje plačiai auginamas dekoratyviniais tikslais ir dėl valgomų vaisių (Laiviņš et al., 2009; Caudullo et al., 2017). Apie *Cornus amomum* auginimą Europoje duomenų beveik nėra, tik minima, kad ji auginama Latvijoje ir Lietuvoje (Navasaitis, 2008; Laiviņš et al., 2009).

Sultinguosius *Cornus* vaisius lesa ir sėklas platina paukščiai, taip prisidėdami prie šių augalų skverbimosi į natūralias buveines. Nurodoma, kad *Cornus sericea* sėklos, perėjusios per paukščių virškinamąjį traktą, geriau dygsta (Traveset, 1998). *Cornus* genties augalai jau kelis šimtmečius dažnai, o kartais ir gausiai auginami želdynuose, susidaro didelis jų diasporų spaudimas. Dar didesnį diasporų spaudimą sukuria gamtoje susidarę dideli šių augalų sąžalynai. Dėl to dabar kelių rūšių *Cornus* yra plačiai paplitusios už natūralaus arealo ribų ir toliau sėkmingai plinta. Intensyviai plisti *Cornus* svetimžemės rūšys Europoje pradėjo palyginti neseniai dėl to, kad joms, kaip daugeliui kitų svetimžemių rūšių sumedėjusių augalų, būdingas ilgas plitimo delsos laikas (Kowarik, 1995; Křivánek, Pyšek, 2008).

1.5.2. Tirtų *Cornus* taksonų charakteristika

Cornus gentį sudaro krūmai ir medžiai, retai žoliniai augalai, daugiausia paplitę Šiaurės pusrutulyje. Kelios rūšys aptinkamos ir Pietų pusrutulyje, atogrąžų miškuose (Eyde, 1988). Dauguma *Cornus* genties rūšių ribos gerai apibrėžtos, augalai nesunkiai atpažįstami, tačiau kelių rūšių grupių taksonomija vis dar išlieka diskusijų objektas. Dėl *Cornus alba* ir *Cornus sericea* taksonomijos ilgą laiką buvo ginčijamasi, nes šios dvi rūšys morfologiškai labai panašios. Todėl *Cornus sericea* buvo sujungta su *Cornus alba* ir laikyta jos porūšiu – *Cornus alba* subsp. *stolonifera* (Wangerin, 1910; Zieliński et al., 2014). Naujausiais tyrimais nustatyta, kad abi šios rūšys yra filogenetiškai gerai atsiskyrusios (nuo vidurinio iki vėlyvojo mioceno) kaip seserinės grupės (angl. *sister clades*) (Lindelof et al., 2020). *Cornus alba* ir *Cornus sericea* yra vikarinės rūšys, kurių viena paplitusi subarktinėje Azijoje, o kita Šiaurės Amerikoje, todėl neturi sąlyčio zonų (Jonsell, 2010). Šiame

darbe laikėmės nuomonės, kad *Cornus alba* ir *Cornus sericea* yra savarankiškos rūšys.

Toliau pateikiami darbe tirtų *Cornus* genties pogenčių ir jas sudarančių rūšių aprašymai.

Cornus* L. subg. *Cornus. Nedideli medžiai arba krūmai, kurie neišaugina šakniastiebių. Šakos ir lapai priešiniai. Žiedynas – skėtiška kekė, pumpure jį gaubia skraistė, sudaryta iš 4 plėviškų lapelių. Žiedkočiai trumpi, vaisius – kaulavaisis (Xiang et al., 2006; Murell, Pointextder, 2016).

***Cornus mas* L – geltonoji sedula**. Nedidelis, iki 9 m aukščio medis arba krūmas išsilenkusiomis šakomis. Stiebą dengia plonos žiauberio sluoksnio plokštelės, kurios sendamos įgauna pilkai rudą spalvą ir tampa šiek tiek iškilios. Jaunos šakos stačios, tiesios, žalios, apaugusios tankiais prigludusiais plaukeliais. Lapai kiaušiniški, 4–9 cm ilgio, 2–4 cm pločio. Viršutinė lapo pusė tamsiai žalia, apaugusi prigludusiais plaukeliais, apatinė lapų pusė geltonai žalia, su stačių plaukelių kuokšteliais. Žiedai geltoni, smulkūs, susitelkę skėtiškomis kekėmis (Snarskis, Galinis, 1974). Vaisius – tamsiai raudonas kaulavaisis su didele pailga sėkla (Murrell, Poindexter, 2016).

Natūraliai ši rūšis paplitusi Vidurio ir Pietryčių Europoje, Pietvakarių Azijoje (Caudullo et al., 2017). Randama gerai įšildomuose šlaituose, miškuose, upių slėniuose. Mėgsta kalkingą ir sausą dirvožemį (Kaplan et al., 2019). Kaip atsitiktinai pasitaikanti rūšis aptinkama Jungtinėje Karalystėje, Norvegijoje, taip pat Jungtinėse Amerikos Valstijose, tačiau visur laikoma invazijos grėsmės nekeliančia rūšimi, kadangi sparčiai neplinta.

Cornus* L. subg. *Mesomora Raf. – krūmai arba medžiai, neišauginantys šakniastiebių. Lapai pražanginiai (priešingai nei daugelio kitų rūšių) (2 pav.). Žiedynas – skėtis, su daugybe smulkių pažiedžių. Žiedkočiai trumpi, todėl susidaro tanki skėtiška kekė. Vaisius – juosvai melsvas kaulavaisis. Pogentį sudaro dvi rūšys (*Cornus alternifolia* L.f. ir *Cornus controversa* Hemsl.). Nuo kitų *Cornus* pogenčių subg. *Mesomora* rūšys skiriasi pražanginiais lapais ir ertme sėklos viršūnėje (Murell, Poindexter, 2016; Morozowska et al., 2021).

***Cornus alternifolia* L.f. – pražangialapė sedula**. Nedidelis, iki 12 m aukščio užaugantis medis. Žydėti pradeda užaugęs iki 2 m aukščio. Žievė stora, su kamščio sluoksniu. Jaunos šakos šviesiai žalios su gelsvu atspalviu, kartais raudonos su rudu atspalviu, plikos. Žievlėšiukai lęšio formos. Augalui senstant, žievė skyla išilgai ir pasidaro ruožuota. Lapai ilgakočiai, siaurai arba plačiai kiaušiniški, 4–12 cm ilgio, 2,5–7 cm pločio (2 pav.). Lapo pamatas pleištiškas, kartais ovalus, viršūnė nusmailėjusi. Apatinė lapo pusė gelsvai žalia, su prigludusiais plaukeliais, o viršutinė tamsiai žalia, plika. Kiekvienoje lapalakščio pusėje yra po 5–6 lapo gyslas, kurios šakojasi nuo pagrindinės

gyslos pamato. Lapkočiai 2–5 cm ilgio (Murell, Poindexter, 2016). Savaime paplitusi Šiaurės Amerikoje rytinėje dalyje nuo pietų Kanados iki Floridos (Murell, Poindexter, 2016).



2 pav. Jaunas *Cornus alternifolia* individas, augantis aliuviniame miške, (A) ir *Cornus amomum* šaka su vaisiais (B).

Fig. 2. Young individual of *Cornus alternifolia* in alluvial forest habitat (A) and branch of *Cornus amomum* with fruits.

Cornus L. subg. ***Thelycrania*** (Dumort.) C.K. Schneid. Krūmai arba nedideli medžiai, kartais turintys šakniastiebius. Šakos ir lapai priešiniai, kartais menturiuose, pusiau priešiniai ar prie dalies bamblių priešiniai. Žiedynas – skėtiška kekė, kuri išauga ūglio viršūnėje. Pirminės ir antrinės žiedyno šakos su smulkiomis gausiomis pažiedėmis. Žiedkočiai trumpi. Vaisius – kaulavaisis. Sėklos viršūnė apvali arba smaili, kartais nedaug įdubusi (Murell, Poindexter, 2016; Morozowska et al., 2021).

Cornus amomum **Mill. – kvapioji sedula**. Nedidelis, iki 5 m aukščio krūmas nusvirusiomis, kartais įsišaknijančiomis šakomis. Stiebų daug, jie trapūs, žievė žalia, gelsvai rudo ar kaštoninio atspalvio, išilgai suskeldėjusi. Jaunos šakelės apaugusios stačiais plaukeliais. Žievlęšiukai atsiranda tik ant antramečių ūglių, aplink juos esanti žievė be violetinio atspalvio. Lapai šiek tiek kiaušiniški, 8–15 cm ilgio, 4–9 cm pločio, viršūnė staigiai nusmailėjusi. Apatinė lapo pusė apaugusi rudais ar baltais, prigludusiais arba stačiais plaukeliais. Ant lapo gali būti abiejų tipų plaukelių. Žiedynas – 2–8 cm skersmens skėtiška kekė, su 1,5–8 cm ilgio žiedynkočiu. Žiedkotis žalias ar gelsvai žalias, brėstant vaisiams, parunda. Taurėlapiai 1,3–2 mm ilgio, vainiklapiai balti, gelsvo atspalvio, 3–5 mm ilgio. Vaisiai mėlyni, dalis jų balti, rutuliški, 5–9 mm skersmens (2 pav.). Sėkla apvali, netaisyklingai išilgai briaunota, su šiek tiek nusmailėjusia viršūne (Murell, Poindexter, 2016).

Cornus amomum aptinkama Šiaurės Amerikos rytinėje dalyje, Kanados pietinėse provincijose ir Jungtinių Amerikos Valstijų rytiniuose regionuose iki

Floridos (Murell, Poindexter, 2016). Europoje kaip svetimžemė rūšis iki šiol aptikta tik Lietuvoje (Petrulaitis, Gudžinskas, 2020).

***Cornus alba* L. – baltoji sedula**. Krūmas, stačiomis, nuo pamato lanku išlinkusiomis šakomis. Užauga iki 3–4 m aukščio. Stiebai tamsiai raudoni, raudonai rudi, retai šviesiai žali, geltono atspalvio. Lapai kiaušiniški, nusmailėję, vidutiniškai 5–10 cm ilgio ir iki 7 cm pločio. Viršutinė lapų pusė lygi, plika, apatinė apaugusi plaukeliais, šviesi, kartais sidabriško atspalvio. Žiedai balti, kartais gelsvo atspalvio, susitelkę skėtiškomis kekėmis, kuriose jų būna iki 200. Vaisius – baltas ar melsvas kaulavaisis, kekėje jų būna 20–50. Sėklos dažniausiai tamsiai rudos (3 pav.), tačiau pasitaiko ir šviesiai rudų ar gelsvų (Jonsell, 2010). Rūšis savaime paplitusi Rusijos europinės dalies šiaurėje ir Sibire iki Ochotsko jūros (Jonsell, 2010).



3 pav. *Cornus alba* (A) ir *Cornus sericea* (B) sėklų forma.

Fig. 3. Seeds of *Cornus alba* (A) and *Cornus sericea* (B).

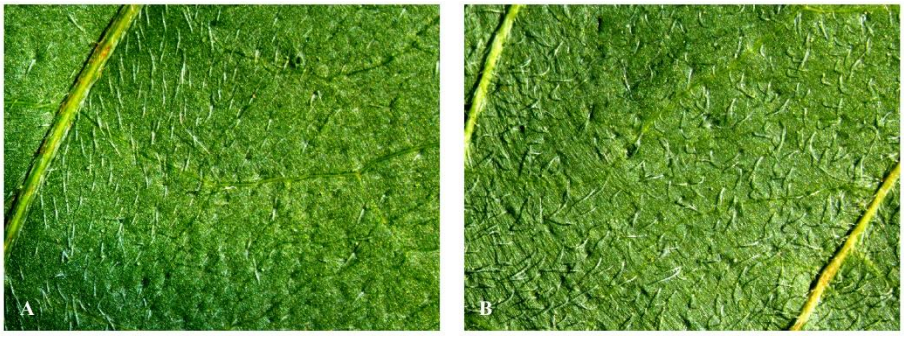
***Cornus sericea* L. – palaipinė sedula**. Krūmas, užaugantis iki 4 m aukščio. Stiebai auga tankiai, jie išlinkę, viršūnės dažnai nulinksta iki žemės paviršiaus ir įsišaknija. Žievė geltona arba raudona, su nedideliais gūbreliais. Šakelės šviesiai raudonos, rudai raudonos, kaštoninės arba žalios, kartais žalios žiemą, o vasarą kaštoninės. Jaunos šakelės apaugusios prigludusiais plaukeliais. Žievlėšiukai atsiranda ant antramečių ūglių, ant senesnių ūglių aplink juos esanti žievė neturi violetinio atspalvio (Murell, Poindexter, 2016). Lapai tamsiai žali, 3,5–20 cm ilgio ir 1,5–12 cm pločio, su pilkšvu apnašu apatinėje pusėje ir 5–7 lygiagrečiomis gyslomis (Poindexter et al., 2020). Abi lapo pusės apaugusios prigludusiais plaukeliais, apatinėje pusėje pasitaiko ir paprastųjų plaukelių, ypač prie antrinių gyslų viršūnių (Jonsell, 2010; Murell,

Poindexter, 2016). Lapo viršūnė nusmailėjusi, pamatas pleištiškas ar apskritas, retai širdiškas. Vaisius – baltas apvalus kaulavaisis. Sėklos tamsiai rudos, apvalios (3 pav.), jų ilgis yra beveik toks pat (ar mažesnis) kaip plotis (Jonsell, 2010).

Cornus sericea savaime paplitusi Šiaurės Amerikoje, nuo Aliaskos ir Kanados iki Meksikos šiaurės (Murell, Poindexter, 2016). Auga įvairiose drėgnose buveinėse (šlapynėse, vandens telkinių pakrantėse) miškuose, viksvynuose. Pakenčia trumpalaikį ir ilgalaikį užtvindymą, bet nepakenčia visiškai sausų augaviečių. Paukščiai lesa vaisius ir išplatina sėklas. Nurodoma, kad sėklų daigumas padidėja, kai jos praeina paukščių virškinimo traktą (Traveset, 1998).

Pagrindinis *Cornus alba* ir *Cornus sericea* skiriamasis taksonominis požymis yra sėklų forma (Bojňanský, Fargašová, 2007; Jonsell, 2010). *Cornus alba* sėklos elipsiškos, suplotos ir viršūnėje nusmailėjusios, o *Cornus sericea* būdingos apvalios sėklos, išsipūtusiais šonais ir beveik apvalia viršūne (3 pav.) (Woźnicka et al., 2015; Murell, Poindexter, 2016).

***Cornus sanguinea* L.** subsp. ***sanguinea* – raudonosios sedulos tipinis porūšis**. Nedidelis, 3–4 m, kartais iki 5 m aukščio krūmas ar nedidelis medis (Kollmann, Grubb, 2001). Stiebai raudonai rudi, senų stiebų žievė pilkai ruda, su atsilupusiu žiauberio sluoksniu. Šakos tiesios, stačios, šakojasi dvišakai. Lapai tamsiai žali, blyškesni apatinėje pusėje, plačiai kiaušiniški, iki 10 cm ilgio ir 7 cm pločio, su 3–4 (kartais 5) poromis gyslų (Woźnicka et al., 2015). Apatinė lapo pusė apaugusi stačiais paprastaisiais plaukeliais (4 pav.).



4 pav. *Cornus sanguinea* porūšių lapų apatinės pusės plaukeliai. A – *Cornus sanguinea* subsp. *australis* apatinė lapo pusė apaugusi prigludusiais dvišakais plaukeliais; B – *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* apatinė pusė apaugusi pasišiaušusiais paprastaisiais plaukeliais.

Fig. 4. Hair types of abaxial leaf side of *Cornus sanguinea* subspecies. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (A), with medifixed hairs; and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (B) with simple erect hairs.

Žiedynas – skėtiška kekė, pažiedės labai menkos, redukavusios. Žiedai nedideli, balti su gelsvu ar žalsvu atspalviu. Vainikėlis piltuviškas, 1,2–2 mm ilgio, apaugęs plaukeliais. Vainiklapiai trikampiški, apatinėje pusėje plaukuoti. Vaisius – violetiškai ar melsvai juodas kaulavaisis. Sėkla apvali, žaliai ruda, su 8 ar daugiau išilginių briaunelių (Jonsell, 2010).

Cornus sanguinea L. subsp. ***australis*** (C.A.Mey.) Jáv – **raudonosios sedulos pietinis porūšis**. *Cornus sanguinea* porūšiai atskiriami pagal apatinės lapo pusės plaukuotumo tipą: *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* apatinė lapo pusė apaugusi stačiais paprastaisiais plaukeliais, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* lapo apatinė pusė apaugusi prigludusiais dvišakais plaukeliais (Ball et al., 1968; Verloove, 2011; Riebl et al., 2017). Pagal kitus morfologinius požymius šie porūšiai mažai skiriasi (Woźnicka et al., 2015; Morozowska et al., 2021).

2. MEDŽIAGA IR METODAI

2.1. *Cornus* genties įvairovės ir paplitimo tyrimai

Tyrimai atlikti 2019–2022 m. visoje Lietuvos teritorijoje. Prieš tyrimų pradžią buvo peržiūrėti *Cornus* genties augalų herbariumo pavyzdžiai, saugomi Gamtos tyrimų centro herbariume (BILAS) ir Vilniaus universiteto herbariume (WI). Surinkta informacija buvo panaudota genties augalų įvairovei ir paplitimui šalyje įvertinti, taip pat populiacijų, tinkančių ekologijos ir biologijos tyrimams, paieškai. Tyrimų metu buvo renkami herbariumo pavyzdžiai, kurie perduoti saugoti Gamtos tyrimų centro herbariume (BILAS). 2019–2022 m. laikotarpiu surinkta daugiau kaip 200 herbariumo pavyzdžių.

Cornus taksonai identifikuoti, remiantis įvairiais moksliniais straipsniais, florose pateiktomis apibūdinimo lentelėmis ir taksonų morfologijos aprašymais (Ball et al., 1968; Jonsell, 2010; Schulz, 2012; Woźnicka et al., 2015; Murell, Poindexter, 2016; Morozowska et al., 2021). Augalai buvo apibūdinti pagal požymių visumą, o konkretūs taksonai atskirti pagal pagrindinius skiriamuosius požymius. Svarbiausi *Cornus alba* ir *Cornus sericea*, taip pat *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* skiriamieji požymiai išsamiai aptarti 1.2. poskyryje.

Cornus rūšių paplitimo Lietuvoje žemėlapiai sudaryti, taikant tinklelio langelių sistemą, kurie išdėstyti pagal geografines koordinates ir kurių kraštinės yra 6' platumos ir 10' ilgumos. Darbe panaudoti „Invazinių ir svetimžemių rūšių būklės tyrimai Lietuvoje“ projekto vykdymo metu surinkti duomenys apie *Cornus sericea* paplitimą (Gudžinskas ir kt., 2023).

2.2. Reprodukcinių savybių tyrimai

Cornus sanguinea subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* tyrimai buvo atlikti trijose kiekvieno porūšio populiacijose 2020 m. Šiam tyrimui atrinktos kelių tipų buveinėse įsikūrusios abiejų porūšių populiacijos. *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* reprodukcinės savybės tirtos krūmynų (Piepalių ir Veliuonos populiacijos) ir *Quercus robur* miškų (Šilinės populiacija) buveinėse, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijos atrinktos antropogenizuotų miškų (Kaišiadorių populiacija) ir apleistų pievų (Maišiagalos ir Ginkūnų populiacijos) buveinėse.

Tirtos dvi *Cornus alba*, *Cornus sericea*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* generatyvinio dauginimosi savybės – žiedų skaičius žiedyne ir vaisių skaičius vaisyne. *Cornus alba*

reprodukcinės savybės tirtos apleistų pievų (Darsūniškio, Maišiagalos ir Trakų populiacijos) buveinėse, o *Cornus sericea* tirtos aliuvinių miškų (Lapainios ir Žirmūnų populiacijos) ir eutrofinių žolynų buveinėse (Balžio populiacija). Tyrimai atlikti trijose kiekvienos *Cornus* populiacijose, išskyrus *Cornus sericea*, kurios reprodukcinės savybės tirtos dviejose populiacijose. Nustatyti *Cornus sericea* realiosios produkcijos Balžio populiacijoje negalėjome, nes visi vaisiai buvo nulesti paukščių. Tyrimams buvo surinkta po 30 žiedynų, o rudenį nuo tų pačių individų surinkta po 30 vaisynų. Suskaičiuotas žiedų skaičius viename žiedyne, o rudenį – vaisių skaičius kekėje.

2.3. Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo vertinimas

Dirvožemio sėklų banko tyrimai vykdyti iš anksto atrinktose ir tiksliai apibūdintų *Cornus* genties augalų populiacijose. *Cornus* populiacijos buvo pasirinktos visoje Lietuvoje, atsižvelgus į jų paplitimą (5 pav., 2 lentelė). Sėklų banko analizei ir dirvožemio praardymo įtakai daigų tankumui buvo atrinkta po penkias *Cornus alba*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sericea* populiacijas (iš viso 20 vietų). Iš viso buvo ištirta 800 dirvožemio mėginių (kiekvienas dirvožemio pavyzdys buvo padalytas į du mėginius). Dirvožemio paviršiaus praardymo įtakai daigų tankumui tirti kiekvienoje sėklų banko tyrimų vietoje buvo įrengta po 20 praardytų ir 20 kontrolinių laukelių (iš viso ištirta 400 praardytų ir 400 kontrolinių laukelių).

Dirvožemio sėklų banko tyrimu siekta palyginti vietinių ir svetimžemių *Cornus* dirvožemio sėklų banko struktūrą. Buvo vertinamas *Cornus* sėklų tankis ir jų vertikalusis pasiskirstymas dirvožemio sėklų banke ir kaip jis skiriasi tarp vietinių ir svetimžemių augalų. Įvertintas ir palygintas dirvožemio sėklų banke buvusių *Cornus* sėklų gyvybingumas.

Dirvožemio sėklų banko mėginiams imti ir daigų tankumo tyrimui buvo atrinkti *Cornus* sąžalynai, kuriuose krūmų arde buvo daug brandžių *Cornus* individų (projekcinis padengimas nuo 30 iki 60 %). Tyrimui parinktos populiacijos, kurios užėmė ne mažiau kaip 50 m^2. Kiekvienoje tyrimų vietoje buvo nustatytas buveinės tipas. Buveinės identifikuotos pagal EUNIS buveinių klasifikaciją, taikant trečiąjį klasifikacijos lygį (Chytrý et al., 2020). Dauguma tyrimo vietų buvo atrinktos iš plačialapių lapuočių miškų (T1) buveinių (10 vietų). Penkiose vietose mėginiai buvo rinkti antropogeninių medynų buveinėse (V6), trys – vidutinio klimato juostos krūmynuose (S3), du – upių pakrančių ir pelkių krūmynuose (S9). Dirvožemio sėklų banko analizei tarp buveinių tipų duomenys grupuoti pagal aukštesnio lygmens buveinių

tipus, tokius kaip krūmynai (S), miškai (T) ir antropogeninės buveinės (V) (2 lentelė).

Dirvožemio ėminių rinkimas. Dirvožemio ėminiai sėklų bankui tirti *Cornus* augavietėse buvo surinkti vėlyvą rudenį, 2019 m. spalio ir lapkričio mėnesiais. Ėminių rinkimo laikas pasirinktas, remiantis Csontos (2007) rekomendacija, nes tuo laikotarpiu visi vaisiai būna nukritę ir galima įvertinti visą sėklų banką. Laukeliai ėminiams rinkti buvo išdėstyti transektomis išilgai per *Cornus* sąžalyną (transektos ilgis 12 m). Ėminiai transektoje buvo surinkti kas 0,5 m. Kiekvienoje populiacijoje buvo surinkta po 20 dirvožemio ėminių, naudojant plieninį rėmą, kurio visos kraštinės po 10 cm. Prieš renkant ėminius, buvo kruopščiai nurinktos organinės liekanos (nukritę lapai, sudžiūvusi žolė). Dirvožemio ėminys paimtas, įspaudus metalinį rėmą į žemę po *Cornus* sąžalynu, o jį ištraukus, tyrimui imtas viduje likęs dirvožemis. Kiekvienas dirvožemio ėminys iš karto buvo padalytas į du mėginius: viršutinį (0–5 cm) ir apatinį (5–10 cm) sluoksnį. Surinkti mėginiai buvo sudėti į paženklintus maišelius (nurodytas augalo pavadinimas, vietovė ir sluoksnis). Laboratorijoje dirvožemio mėginiai buvo šiek tiek susmulkinti, kad dirvožemis nesuliptų ir geriau džiūtų. Mėginiai buvo palikti džiūti atviruose maišeliuose apie tris mėnesius aplinkos temperatūroje (apie 20 °C).

Dirvožemio paviršiaus praardymo poveikis *Cornus* daigų tankumui. Dirvožemio sėklų banko tyrimų vietose buvo vertintas vietinių ir svetimžemių *Cornus* daigų tankumas natūraliomis sąlygomis, imituojant dirvožemio pažaidas. 2019 m. rugsėjo–spalio mėnesiais buvo įrengti dviejų tipų nuolatiniai laukeliai. Eksperimentiniuose laukeliuose buvo suardyta velėna, o kontroliniuose laukeliuose nedaryta jokių manipuliacijų su augalų danga ir dirvožemio paviršiumi. Taip pat vertinta *Cornus* projekcinio padengimo įtaka *Cornus* daigų tankumui ir lygintas daigų tankumas skirtingose buveinėse. Dirvožemio paviršiaus pažeidimo poveikis buvo imituojamas, pašalinus žolę ir kitas augalų dalis (pavyzdžiui, augalų liekanas, sudžiūvusius lapus, samanas) ir supurenus viršutinį dirvožemio sluoksnį. Ploteliai buvo apriboti mediniais rėmais, kurių kraštinės buvo 10 × 10 cm (0,01 m^2). Daigais buvo laikyti pirmamečiai augalai su skilčialapiais arba be jų. Kontroliniuose laukeliuose vienerių metų ir senesni augalai, taip pat ir individai, išdygę iš šaknų atžalų, buvo neskaičiuojami.

Dirvožemio sėklų banko analizė. Išdžiovinti dirvožemio mėginiai buvo dar kartą susmulkinti rankomis, o sėklos nuo dirvožemio atskirtos, naudojant sietų rinkinį (sieto akučių skersmuo buvo 3, 2, 1 ir 0,25 mm). *Cornus* sėklos iš kiekvieno mėginio buvo surinktos pincetu ir sudėtos į atskirus paženklintus popierinius maišelius. Vėliau sėklos buvo analizuojamos, naudojant binokuliarinį mikroskopą ir suskirstytos į sveikas (be matomų endokarpio

pažeidimų) ir pažeistas (su matomais endokarpio pažeidimais). Buvo suskaičiuotos kiekviename dirvožemio mėginyje rastos nepažeistos ir pažeistos sėklos.

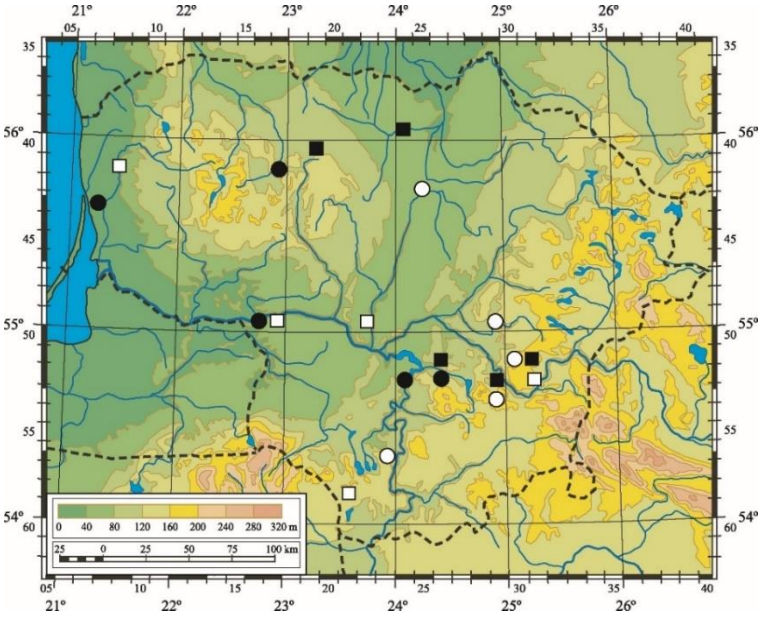
2 lentelė. *Cornus* dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo Lietuvoje tyrimų vietų sąrašas, jų administracinė padėtis, geografinės koordinatės ir EUNIS buveinės tipas (Chytrý et al., 2020).

Table 2. List of the study sites of the *Cornus* soil seed bank and seedling density in Lithuania, with their administrative position, geographical coordinates, and EUNIS habitat types (Chytrý et al., 2020).

Vietovė	Administracinė priklausomybė	Platuma (°N)	Ilguma (°E)	EUNIS buveinės tipas
Cornus alba				
Panevėžys	Panevėžio m.	55.75270	24.31168	S92
Surgėliai	Širvintų r.	55.01496	24.90851	S92
Kiemeliai	Vilniaus r.	54.85709	25.01377	T1J
Trakai	Trakų r.	54.65630	24.90519	V64
Alytus	Alytaus m.	54.38806	24.00010	T1J
Cornus sericea				
Juodlė	Kelmės r.	55.81489	22.92023	T1F
Klaipėda	Klaipėdos m.	55.65867	21.23459	T12
Jurbarkas	Jurbarko m.	55.08171	22.72513	V64
Žiežmariai	Kaišiadorių r.	54.81564	24.44084	T1J
Darsūniškis	Kaišiadorių r.	54.74778	24.13509	T12
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*				
Raguviškiai	Kretingos r.	55.85995	21.39046	T11
Šilinė	Jurbarko r.	55.08856	22.94780	T1B
Piepaliai	Kauno r.	55.07423	23.78337	S35
Vilnius	Vilniaus m.	54.75331	25.29198	T1E
Liūnelis	Lazdijų r.	54.12713	23.66146	S35
Cornus sanguinea subsp. *australis*				
Švobiškis	Pasvalio r.	56.05463	24.16271	V64
Šiauliai	Šiaulių m.	55.93154	23.28444	S35
Kaišiadorys	Kaišiadorių m.	54.87099	24.43677	V64
Maišiagala	Vilniaus r.	54.86959	25.05138	T1J
Vievis	Elektrėnų sav.	54.77094	24.83838	V64

Iš dirvožemio sėklų banko paimtų sveikų sėklų gyvybingumas tikrintas, taikant standartinį dažymo metodą (TTC testas), naudojant 1 % 2,3,5 trifenil-tetrazolio chlorido (TTC) tirpalą distiliuotame vandenyje (Baskin, Baskin, 1998). Sėklos buvo skarifikuojamos, medicininiu skalpeliu nupjaunant kiekvieno endokarpio galą, kad TTC tirpalas galėtų geriau ir greičiau

prasiskverbti iki sėklos gemalo. Tada skarifikuotos sėklos buvo dedamos į mėgintuvėlius su TTC tirpalu ir 24 val. laikomos tamsoje, 35 °C temperatūroje. Siekiant įvertinti gemalo spalvą, buvo padarytas sėklos skersinis pjūvis. Gemalas buvo laikomas gyvybingu, jei jis buvo nusidažęs karmino raudonumo spalva; vos rausvi arba balti gemalai buvo laikomi negyvybingais (Starfinger, Karrer, 2016).



5 pav. *Cornus* dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo tyrimų vietovės Lietuvoje. Balti taškai – *Cornus alba*; juodi taškai – *Cornus sericea*; juodi kvadratai – *Cornus sanguinea* subsp. *australis*; balti kvadratai – *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

Fig. 5. Location of the *Cornus* seed bank and seedling density sampling sites in Lithuania. White dots – *Cornus alba*; black dots – *Cornus sericea*; black squares – *Cornus sanguinea* subsp. *australis*; white squares – *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

2.4. Co*rnus sanguinea* brandos amžiaus palyginimas

Siekiant nustatyti, ar skiriasi *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individų reprodukcinės brandos amžius, buvo atlikti jaunų, bet jau vaisius vedančių individų, kurie, kaip spėjama, išaugo iš šaknų atžalų, dendrochronologiniai tyrimai. Keturiose vietose (dviejose *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir dviejose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose) 2020 m. rugsėjo mėn. buvo surinkta po 30

jauniausių derančių individų. Atrinkti tie ūgliai, kurie buvo ne daugiau kaip 1,0–1,1 m aukščio. Vievio (*Cornus sanguinea* subsp. *australis*; 54.77093 °N; 24.83455 °E) ir Piepalių (*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*; 55.07433 °N; 23.78359 °E) augavietėse stiebai buvo renkami sausose buveinėse, o Kaišiadorių (*Cornus sanguinea* subsp. *australis*; 54.87055 °N; 24.43644 °E) ir Veliuonos (*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*; 55.08996 °N; 23.18326 °E) individai buvo surinkti vidutinio drėgnumo buveinėse. Derėjimo amžiui vertinti individai buvo surinkti atvirose buveinėse, kuriose nebuvo kitų medžių ir krūmų ardo. Dirvožemio paviršiuje ūgliai buvo nukirpti žirklėmis ir paimta maždaug 15 cm ilgio jo pamatinė dalis. Ūgliai buvo sunumeruoti. Individo amžius nustatytas pagal metinių rievių skaičių stiebo apatinėje dalyje. Metinės rievės buvo suskaičiuotos, apžiūrint pjūvį pro binokuliarinį mikroskopą. Kiekvieno ūglio skersmuo ties pagrindu buvo išmatuotas slankmačiu (0,1 mm tikslumu).

2.5. *Cornus* metinių rievių augimo palyginimas

Šiam tyrimui buvo atrinktos penkios kiekvienos tirtos *Cornus* (*Cornus alba*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sericea*) populiacijos. Kiekvienoje populiacijoje buvo renkama po 30 medienos ėminių. Iš viso tirta 20 populiacijų, kuriose analizei surinkta 600 medienos ėminių (po 150 kiekvieno taksono ėminių). Tyrimui panaudoti 2013–2020 m. *Cornus* medienos metinių rievių duomenys. Iš viso išnagrinėtas 4783 metinių rievių plotis. *Cornus alba*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* išanalizuota po 1200 metinių rievių, o *Cornus sericea* išanalizuotas 1184 metinių rievių plotis.

Medienos ėminiai buvo rinkti vėlyvą rudenį (spalio pabaigoje ir lapkričio pradžioje), pasibaigus vegetacijos sezonui, kai mediena nustojusi augti. Medienos ėminiams rinkti pasirinkti brandūs *Cornus* sąžalynai, kuriuos sudarė įvairaus amžiaus individų grupės. Pasirinkti panašaus storio stiebai, kad būtų gauta ilgesnė kiekvienos populiacijos individų metų seka. Iš kiekvieno individo, iš kurio imti mėginiai, didžiausios apimties stiebas buvo nupjautas palei žemę. Surinkti medienos ėminiai buvo sunumeruoti ir parvežti į laboratoriją. Jie buvo džiovinami aplinkos temperatūroje vieną mėnesį, o po to supjaustyti į mažesnes, maždaug 3–4 cm ilgio, dalis. Taip paruošti mėginiai buvo nušlifuoti 180 grūdėtumo šlifavimo juosta. Paruošti medienos mėginiai buvo tiriami, naudojant binokuliarinį mikroskopą. Metinės rievės plotis buvo matuojamas 0,1 mm tikslumu.

3 lentelė. *Cornus* medienos metinių rievių pločio tyrimų vietų Lietuvoje sąrašas, jų administracinė padėtis ir geografinės koordinatės.

Table 3. List of the study sites of the *Cornus* annual ring growth in Lithuania, with their administrative position and geographical coordinates.

Vietovė	Administracinė priklausomybė	Platuma (°N)	Ilguma (°E)
Cornus alba			
Panevėžys	Panevėžio m.	55.75270	24.31168
Surgėliai	Širvintų r.	55.01496	24.90851
Maišiagala	Vilniaus r.	54.86961	25.04983
Darsūniškis	Trakų r.	54.74828	24.13782
Alytus	Alytaus m.	54.38791	24.0007
Cornus sericea			
Klaipėda	Klaipėdos m.	55.65867	21.23459
Lapainia	Kaišiadorių r.	54.74707	24.13399
Neveronys	Kauno r.	54.93695	24.09674
Trakai	Trakų r.	54.65606	24.90587
Žirmūnai	Vilniaus r.	54.72075	24.31047
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*			
Raguviškiai	Kretingos r.	55.85995	21.39046
Šilinė	Jurbarko r.	55.08856	22.94780
Piepaliai	Kauno r.	55.07423	23.78337
Nikronys	Trakų r.	54.55455	24.59461
Lentvaris	Vilniaus r.	54.64284	25.16947
Cornus sanguinea subsp. *australis*			
Berčiūnai	Panevėžio r.	55.74096	24.22558
Šiauliai	Šiaulių m.	55.93154	23.28444
Kaišiadorys	Kaišiadorių m.	54.87099	24.43677
Simnas	Alytaus r.	54.37089	23.62233
Vievis	Elektrėnų sav.	54.77094	24.83838

Kiekvienoje populiacijos tyrimų vietoje paimti dirvožemio ėminiai, siekiant nustatyti dirvožemio agrocheminės sudėties įtaką *Cornus* metiniam medienos prieaugiui. Dirvožemio mėginiai tirti Lietuvos agrarinių ir miškų mokslų centro Agrocheminių tyrimų laboratorijoje, Kaune. Siekiant įvertinti dirvožemio agrocheminių rodiklių įtaką metiniam rievių prieaugiui, naudoti šie parametrai: dirvožemio rūgštingumas (pH_{KCl} suspensijoje, ISO 10390:2021), P_2O_5 ir K_2O kiekis (mg/kg) (D-07:2021), mineralinio azoto, amoniakinio ir nitratinio ir nitritinio azoto koncentracijos (mg/kg) (Volungevičius et al., 2015).

Duomenys apie metinį kritulių kiekį (mm), vasaros kritulių kiekį (mm), vidutinę vasaros temperatūrą (t °C), vidutinę pavasario temperatūrą (t °C)

surinkti iš Lietuvos hidrometeorologijos tarnybos metraščių. Analizei imti duomenys iš arčiausiai tirtos *Cornus* populiacijos buvusios meteorologinės stotelės.

2.6. Poveikis vietiniams augalams

Skirtingiems *Cornus sanguinea* porūšiams priklausančių augalų poveikiui vietiniams augalams vertinti panaudota 60 fitosociologinių aprašymų (30 bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir 30 bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*). *Cornus sericea* poveikiui vietinių augalų įvairovei vertinti taip pat panaudota 30 fitosociologinių aprašymų. Abiejų *Cornus sanguinea* porūšių ir *Cornus sericea* augalų bendrijų tyrimai buvo atlikti visoje Lietuvoje. Parinktos tyrimų vietos, stengiantis aprėpti kuo didesnę buveinių įvairovę ir atsižvelgus į tirtų taksonų gausumą. Vertinant bendrijas, kuriose auga skirtingo gausumo *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, norėta įvertinti kiekvieno porūšio projekcinio padengimo įtaką rūšių įvairovei.

Bendrijų sudėtis ir rūšių padengimas buvo vertinama 100 m^2 tyrimo plotuose, parinktuose vientisoje buveinės dalyje (Braun-Blanquet, 1964). Kiekvienos augalų rūšies projekcinis padengimas buvo įvertintas vizualiai ir išreikštas procentais. Atskirų augalų rūšių padengimas skirtinguose arduose (medžiai, krūmai, žolės ir samanos) buvo vertinama individualiai. Taip pat buvo įvertintas bendras kiekvieno augalų ardo projekcinis padengimas. Bendrijos, kuriose augo skirtingų porūšių *Cornus sanguinea* augalai, buvo suskirstytos į dvi grupes. Bendrijos, kuriose medžių projekcinis padengimas buvo didesnis nei 40 %, laikytos miškų buveinėmis, o bendrijos, kuriose medžiai dengė mažiau negu 40 %, laikytos krūmynų buveinėmis.

2.7. Statistinė duomenų analizė

Aprašomosios statistikos rezultatai apima vidutines vertes ir standartinius nuokrypius (vidurkis ± SD). Duomenų pasiskirstymo normalumas ir kintamųjų homoskedastiškumas buvo įvertinti Šapiro ir Vilko (angl. *Shapiro-Wilk test*) testu. Skirtumai tarp populiacijų buvo vertinami, taikant Kruskalo ir Voliso (angl. *Kruskal-Wallis H-test*) testą, o poroms palyginti taikytas daugkartinio lyginimo (*post hoc*) Mano ir Vitnio testas (angl. *Mann-Whitney U-test*). Statistinių testų reikšmingumo lygmuo buvo ne mažesnis kaip 95 % ($p < 0,05$). Visi aprašomosios statistikos skaičiavimai atlikti, naudojant PAST 4.10 programinę įrangą (Hammer et al., 2001).

Reprodukcinių savybių tyrimas. Visi žiedų ir vaisių skaičiaus žiedyne ir vaisyne duomenų rinkiniai buvo pasiskirstę nenormaliai, todėl buvo taikomi neparametriniai testai. Skirtumų reikšmingumui tarp literatūroje pateiktų ir šio tyrimo duomenų nustatyti naudotas t testas (angl. *t-test*) pagal parametrus.

Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo tyrimas. Analizuojant sėklų ir daigų tankį, sėklų ir daigų skaičius viename dirvožemio mėginyje ar tiriamajame laukelyje (0,01 m^2) buvo perskaičiuotas, kad būtų gautas vidutinis sėklų arba daigų tankis kvadratiniame metre (sėklos 1 m^2, daigai 1 m^2). Siekiant nustatyti skirtumus tarp tirtų *Cornus* ir dirvožemio sluoksnių, kiekvienos tirtos *Cornus* sėklų banko duomenys iš penkių vietų buvo suvienyti į vieną duomenų rinkinį. Kadangi visi dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo duomenų rinkiniai buvo pasiskirstę nenormaliai, taikyti neparametriniai testai. Poroms palyginti taikytas daugkartinio lyginimo (*post hoc*) Duno testas (angl. *Dunn's z test*). Viršutiniame ir apatiniame dirvožemio sluoksniuose esančių nepažeistų sėklų proporcijų skirtumai tarp skirtingų *Cornus* buvo vertinami, taikant chi kvadrato (χ^2) testą.

Siekiant palyginti skirtingų *Cornus* taksonų sėklų banką ir daigų tankumą, buvo naudotas bendrasis tiesinis mišrusis modelis (angl. *generalized linear mixed model – GLMM*). Sėklų skaičius dirvožemio sėklų banke buvo įtrauktas kaip atsako kintamasis, taksonas laikytas fiksuotu faktoriumi, o vietovė, *Cornus* projekcinis padengimas ir buveinės tipas (pirmuoju klasifikavimo lygiu) modelyje buvo laikomi atsitiktiniais faktoriais. Analizuojant daigų tankumą ir dirvožemio pažaidų poveikį, į modelį kaip atsako kintamasis buvo įtrauktas daigų skaičius viename laukelyje, taksonas buvo įtrauktas kaip fiksuotas faktorius, o praardymas ir *Cornus* padengimas – kaip atsitiktinis kintamasis. Modelis sudarytas R projekto aplinkoje (4.1.1 versija) (R Core Team, 2021), naudojant glmmADMB paketo 0.8.0 versiją (Fournier et al., 2012).

Brandos amžiaus tyrimas. Siekiant įvertinti taksono (fiksuotas faktorius) ir buveinės (atsitiktinis faktorius) įtaką ūglių derėjimo pradžios amžiui, taikyta dvikryptė įdėtinė dispersinė ANOVA (angl. *nested two-way ANOVA*) analizė.

***Cornus* medienos prieaugio palyginimo tyrimas.** Agrocheminių ir meteorologinių sąlygų įtaka *Cornus* medienos prieaugiui nustatyta, taikant pagrindinių komponenčių analizę (angl. *principal component analysis*; PCA). Metinis medienos prieaugis skirtingais metais palygintas, pritaikius Stjudento t testą (Student's t-test). Dvikryptė dispersinė analizė (angl. *two-way ANOVA*) taikyta, siekiant įvertinti taksono (fiksuotas faktorius, f) ir metų (atsitiktinis faktorius, r) įtaką *Cornus* metinių rievių pločiui.

Augalų bendrijų tyrimas. Ryšiai tarp tirtų *Cornus* taksonų projekcinio padengimo ir augalų rūšių įvairovės bendrijose buvo vertinti, naudojant Spirmano (angl. *Spearman's rank correlation*; r_s) koreliaciją. Rūšių skaičiaus skirtumai buvo vertinami, naudojant Mano ir Vitnio testą (angl. *Mann-Whitney U-test*).

3. REZULTATAI

3.1. Įvairovė, paplitimas ir ekologija

Tyrimų metu Lietuvoje nustatytos šešios *Cornus* genties rūšys, priklausančios trims pogenčiams: *Cornus* subg. *Cornus* (viena rūšis); *Cornus* subg. *Mesomora* (viena rūšis) ir *Cornus* subg. *Thelycrania* (keturios rūšys; iš jų viena rūšis su dviem porūšiais). Trys svetimžemės rūšys kilusios iš Šiaurės Amerikos (*Cornus alternifolia*, *Cornus amomum*, *Cornus sericea*), viena rūšis – iš Eurazijos (*Cornus alba*), o dar viena svetimžemė rūšis ir vienas porūšis – iš Vidurio ir Pietryčių Europos (*Cornus mas*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*). Vienos rūšies vienas porūšis (*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*) Lietuvoje paplitęs savaime. Trys svetimžemės rūšys (*Cornus alternifolia*, *Cornus amomum*, *Cornus mas*) Lietuvoje aptiktos pirmą kartą. Toliau pateikiama informacija apie jų paplitimą ir ekologiją. Tekste rūšys išdėstytos pagal genties vidinės taksonomijos tvarką.

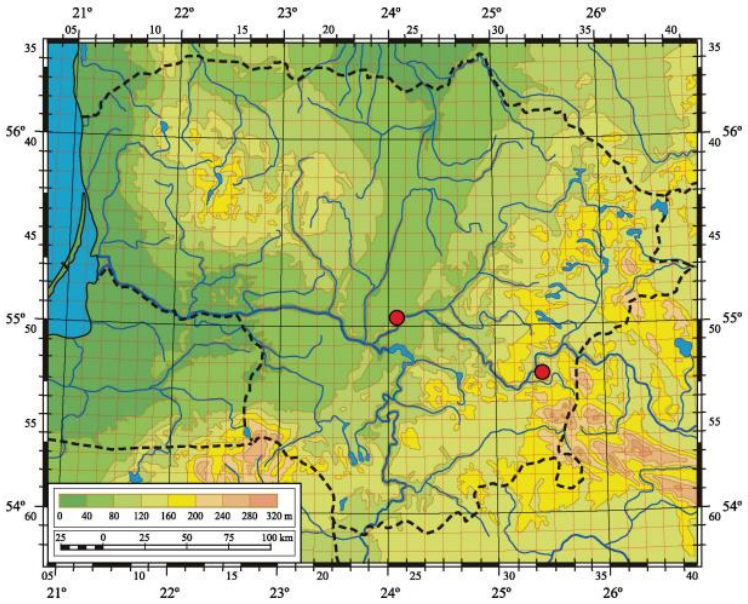
Cornus mas L., Sp. Pl.: 117. 1753. – *Cornus mascula* L., Syst. Nat. ed. 10, 2: 897. 1759; *Eukrania mascula* (L.) Merr., Index Raf.: 184. 1949.

Lietuvoje pirmą kartą rūšis aptikta 2021 m. dviejose vietose. Vilniuje, Rokantiškėse, ji rasta pusiau antropogeniniame mišriajame miške, kuriame vyrauja *Betula pendula*, *Populus tremula* ir *Picea abies*. Aptikta daugiau kaip 50 *Cornus mas* įvairaus amžiaus individų, kurie buvo nuo 1 iki 3 m aukščio. Jie augo 0,11 ha miško plote. Augalų aukštis ir būklė leido manyti, kad didžiausi individai yra dešimties ar daugiau metų amžiaus. Atsižvelgus į tai, kad individų amžius buvo gana įvairus, galima daryti prielaidą, kad jie išaugo per kelerius metus iš sėklų, kurios buvo atneštos ir medyne išmestos su medžių lapais ar kitomis sodo atliekomis. Kita radavietė 2021 m. aptikta seniai apleistoje pievoje, Andruškonių kaime (Kauno r.). Ten rasta penkių *Cornus mas* individų grupė (6 pav.). Visi individai buvo be vaisių, tačiau jau turėjo gerai susiformavusius žiedinius pumpurus kitiems metams. Todėl tikėtina, kad maždaug 7–10 metų amžiaus ir 2–2,5 m aukščio medeliai 2021 m. pasiekė brandą. *Cornus mas* yra atsitiktinė sulaukėjusi svetimžemė rūšis, bet ateityje gali natūralizuotis.

Cornus alternifolia L.f., Suppl. Pl.: 125. 1782. – *Swida alternifolia* (L.f.) Small in Fl. S.E. U.S.: 853, 1903; *Bothrocaryum alternifolium* (L.f.) Pojark. in Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 12: 170, 1950.

Pirmą kartą *Cornus alternifolia* gamtoje rasta pietryčių Lietuvoje (7 pav.) šiaurės rytiniame Vilniaus miesto pakraštyje, Kairėnų gyvenvietės apylinkėse, netoli Vilniaus universiteto Botanikos sodo, miško buveinėje, kurioje vyrauja *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. (2019 m. rugsėjo 5 d., leg. L. Petrulaitis ir

Z. Gudžinskas). *Cornus alternifolia* individai buvo pasklidę 0,49 ha miško plote. Daugiau kaip 100 šios rūšies individų buvo nuo 1 m iki 3,5 m aukščio, o nuo 0,5 m iki 1 m aukščio individų buvo aptikta daugiau kaip 300. Daigų ir mažų individų (žemesnių nei 0,5 m aukščio), remiantis apytiksliu vertinimu, galėjo būti apie 500. Kruopščiai apžiūrėjus aukščiausius individus, paaiškėjo, kad nė vienas iš jų nėra pasiekęs generatyvinės stadijos. Patikrinus populiaciją 2022 m., buvo aptikti keli vaisius vedantys individai.



6 pav. *Cornus mas* paplitimas Lietuvoje (raudoni taškai).

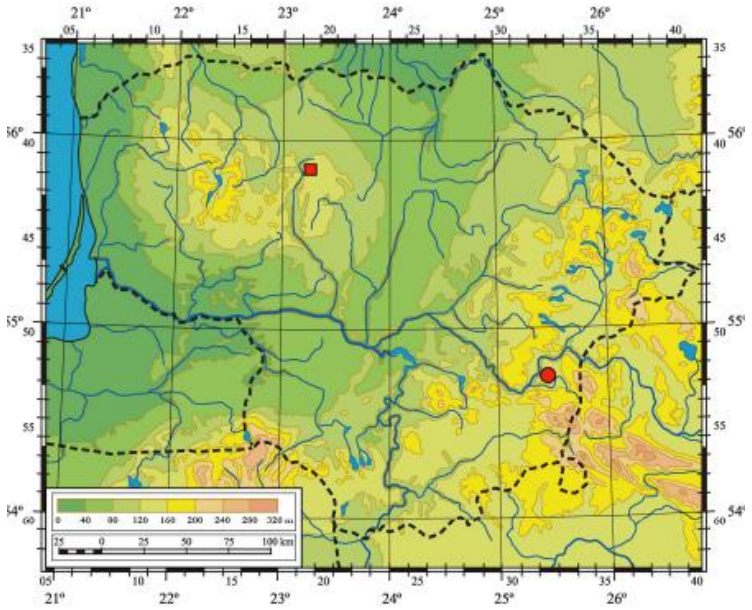
Fig. 6. Distribution of *Cornus mas* in Lithuania (red dots).

Šiai rūšiai būdingi invazyvumo požymiai. Augalai sparčiai auga, o vaisius lesa ir sėklas platina paukščiai. *Cornus alternifolia* dabar yra atsiktinė sulaukėjusi rūšis, kuri gali natūralizuotis.

Cornus amomum Mill., Gard. Dict. ed. 8.: n.° 5, 1768; *Swida amomum* (Mill.) Small in Fl. S.E. U.S.: 854, 1903; *Thelycrania amomum* (Mill.) Pojark. in Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 12: 165, 1950.

Pirmą kartą *Cornus amomum* sulaukėjusi rasta šiaurinėje Lietuvos dalyje (7 pav.), Šiaulių r., apie 10 km į pietvakarius nuo Šiaulių, Raizgių kaimo apylinkėse, Bubių vandens saugyklos pakrantėje (2019 m. rugpjūčio 16 d., leg. L. Petrulaitis). Rasti keturi subrendę individai su neprinokusiais vaisiais ir keli jauni individai, pasklidę apie 120 m^2 plote, vandens telkinio pakrantėje. 2019 m. rugsėjo pradžioje pakartotinai aplankyta vietovė, siekiant paimti vaisių mėginius, tačiau beveik visi prinokę vaisiai buvo nulesti paukščių. Šios rūšies ekologija šiek tiek panaši į *Cornus sericea*, kuri paplitusi drėgnose

buveinėse. *Cornus amomum* yra atsitiktinė sulaukėjusi rūšis, kurios galimybės natūralizuotis turėtų būti toliau tiriamos.

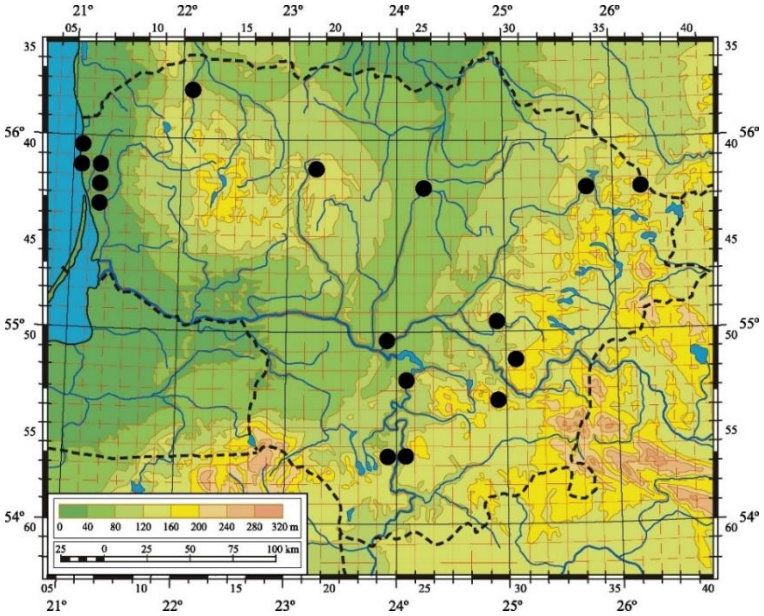


7 pav. *Cornus alternifolia* (raudonas taškas) ir *Cornus amomum* (raudonas stačiakampis) užfiksuotų radaviečių Lietuvoje žemėlapis.

Fig. 7. Map of *Cornus alternifolia* (red dot) and *Cornus amomum* (red rectangle) recorded localities in Lithuania.

Cornus alba L., Mant. Pl. 1: 40, 1767; *Swida alba* (L.) Opiz in Seznam. 94, 1852; *Thelycrania alba* (L.) Pojark. in Bot. Mater. Gerb. Bot. Inst. Komarova Akad. Nauk S.S.S.R. 12: 172, 1950.

Lietuvoje *Cornus alba* pirmą kartą sulaukėjusi rasta Klaipėdos r., Girulių gyvenvietės apylinkėse, prie miško keliuko (1974 m. birželio 27 d., leg. R. Jankevičienė). Vėliau, 1987 m., ši rūšis užregistruota keliose vietose Lentvario geležinkelio stoties (Trakų r.) apylinkėse, 1992 m. – Nemėžio kaimo (Vilniaus r.) apylinkėse. *Cornus alba* Lietuvoje pradėjo plisti daugiau kaip prieš kelis dešimtmečius, įvairiuose šalies regionuose aptikta nemažai naujų radaviečių. Ši rūšis įsikuria įvairiose buveinėse, tačiau dažniausiai randama drėgnose pievose, pasitaiko antropogenizuotose buveinėse. Anksčiau manyta, kad ši rūšis yra labiau paplitusi nei jai gimininga *Cornus sericea*. Atlikus tyrimus, paaiškėjo, kad *Cornus alba* yra apyretė visoje šalyje (8 pav.). *Cornus alba* Lietuvoje yra natūralizavusi rūšis.

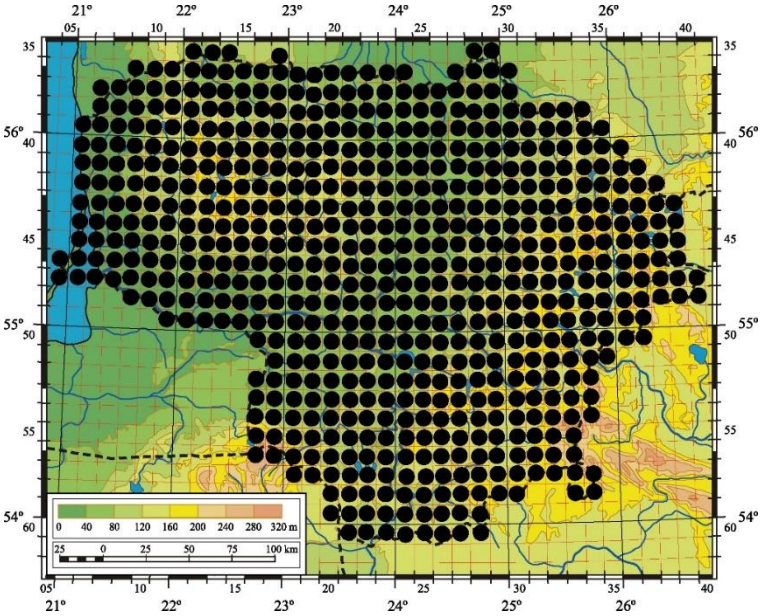


8 pav. *Cornus alba* paplitimas Lietuvoje (juodi taškai).

Fig. 8. Distribution of *Cornus alba* in Lithuania (black dots).

Cornus sericea L., Mant. Pl., 2: 199. 1771. – *Swida sericea* (L.) Holub, Folia Geobot. Phytotax., 2: 427. 1967; *Thelycrania sericea* (L.) Dandy, Watsonia, 4: 47. 1957; *Cornus stolonifera* Michx. in Fl. Bor.-Amer., 1: 92. 1803.

Informaciją, kad Lietuvoje kartais pasitaiko sulaukėjusių *Cornus sericea* individų netoli želdynų, pirmą kartą pateikė Lekavičius (1976), tačiau herbariumo rinkiniuose šį teiginį patvirtinančių herbariumo pavyzdžių nerasta. Ištyrus herbariumo rinkiniuose esančius pavyzdžius, nustatyta, kad *Cornus sericea* pirmą kartą sulaukėjusi Lietuvoje buvo rasta 1997 m. Augalai buvo surinkti nendryne, dabartiniame Žuvinto biosferos rezervate, Žuvinto ežero pakrantėje, Alytaus r. (1997 m. rugpjūčio 14 d. leg. A. Balsevičius). Lietuvoje stebėtose *Cornus sericea* populiacijose vyrauja individai su būdinga tamsiai raudona žieve, tačiau pasitaiko ir augalų, kurių žievė žalia ar gelsvai ruda. Populiacijos, kuriose vyrauja individai su žalia ar gelsvai ruda žieve, arba populiacijos, sudarytos tik iš tokių individų, yra retos. Naujausi tyrimai rodo, kad *Cornus sericea* Lietuvoje paplitusi visoje šalyje, o kai kuriuose regionuose labai dažna ir sudaro didelius sąžalynus (9 pav.).



9 pav. *Cornus sericea* paplitimas Lietuvoje (juodi taškai).

Fig 9. Distribution of *Cornus sericea* in Lithuania (black dots).

Cornus sericea dažnai įsiskverbia į įvairias drėgnas buveines, įskaitant pelkėtus lapuočių miškus, paupius, vandens telkinių pakrantes. Ši rūšis rasta beveik visuose šalies regionuose, labai gausiai auga rytinėje ir vidurinėje šalies dalyse. *Cornus sericea* sąžalynai paprastai užima nuo 10 iki 400 m^2, o gausumas šiuose sąžalynuose labai skiriasi. Įvertinus visus turimus duomenis, nustatyta, kad *Cornus sericea* Lietuvoje yra invazinė rūšis.

Cornus sanguinea L. Sp. Pl. (1753) 117.

Lietuvoje aptikti du *Cornus sanguinea* porūšiai: vietinis *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir svetimžemis *Cornus sanguinea* subsp. *australis*.

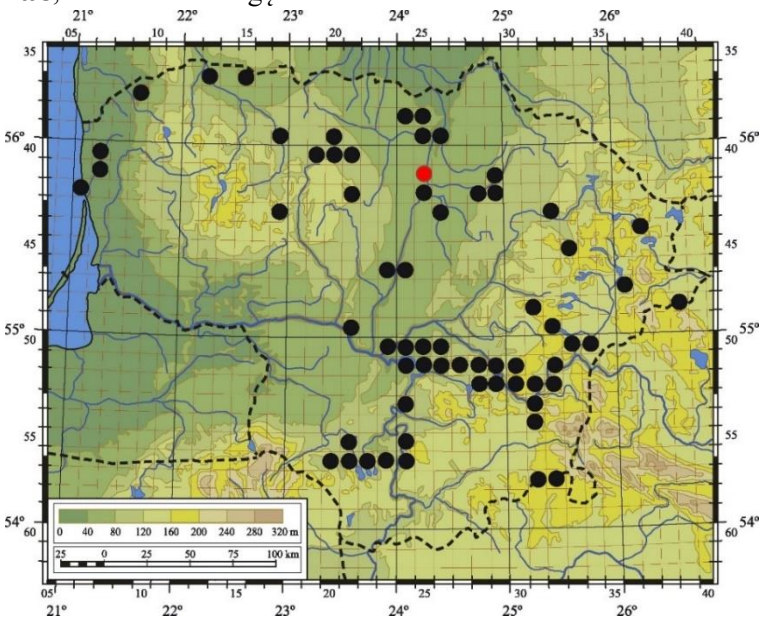
Cornus sanguinea L. subsp. ***sanguinea***.

Lietuvoje savaime paplitęs porūšis. Laikoma tipiška lapuotynų trako rūšimi. Lapuočių miškuose ir pušynuose ši rūšis didelių populiacijų nesudaro, auga nedideliais sąžalynais arba pavieniais individais. Įvertinus *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* paplitimą, galima teigti, kad Lietuvoje ji yra dažna. Vakarinėje, pietvakarinėje ir vidurinėje šalies dalyse *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sudaro didelius sąžalynus, o kitose vietovėse auga nedidelėmis grupėmis arba pavieniui.

Cornus sanguinea L. subsp. ***australis*** (C.A.Mey.) Jáv. in Sóo & Jávorka, Magyar Növ. Kéz., 1: 398. 1951. – *Cornus australis* C.A. Mey., Bull. Cl. Phys.–Math. Acad. Imp. Sci. Saint-Pétersbourg, 3: 372. 1845; *Swida australis*

(C.A. Mey.) Pojark. ex Grossh., Opred. Rast. Kavk.: 205. 1949; *Thelycrania australis* (C.A. Mey.) Sanadze, Trudy Tbilissk. Univ., 29a: 38. 1946.

Atliekant tyrimus Vievyje (Elektrėnų sav.), buvo aptikti neįprastai aukšti ir labai gausiai derantys, į medžius panašūs *Cornus sanguinea* individai (2018 m. rugpjūčio 2 d., leg. Z. Gudžinskas). Ištyrus šioje vietovėje surinktus herbariumo pavyzdžius, paaiškėjo, kad jie priklauso atskiram porūšiui – *Cornus sanguinea* subsp. *australis*. Išanalizavus Lietuvos *Cornus sanguinea* herbariumo pavyzdžius, nustatyta, kad seniausias *Cornus sanguinea* subsp. *australis* pavyzdys buvo surinktas vakarinėje siaurojo geležinkelio linijos Panevėžys–Joniškėlis pusėje (dabar Panevėžio r.), apie 4 km į šiaurę nuo Bernatonių geležinkelio stoties (1940 m. liepos 26 d., leg. P. Snarskis) (10 pav.). P. Snarskis herbariumo etiketėje nenurodė, ar šis augalas buvo pasodintas, ar savaime išaugęs individas.



10 pav. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* paplitimas Lietuvoje (juodi taškai). Raudonas taškas žymi pirmąją šio porūšio radavietę Lietuvoje.

Fig. 10. Distribution of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in Lithuania (black dots). Red dot marks the first record of this subspecies in Lithuania.

Tyrimo rezultatai parodė, kad iki 2022 m. Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *australis* buvo rastas 57 vietovėse, kurių bendras paplitimo plotas sudaro apie 40 400 km^2, t. y. apie 63 % šalies teritorijos. Porūšis labiausiai paplitęs pietinėje ir pietrytinėje šalies dalyse. Dabar jis dažnai aptinkamas pušynuose, pakelėse, melioracijos griovių šlaituose, apleistose pievose ir įvairiose antropogeninėse buveinėse.

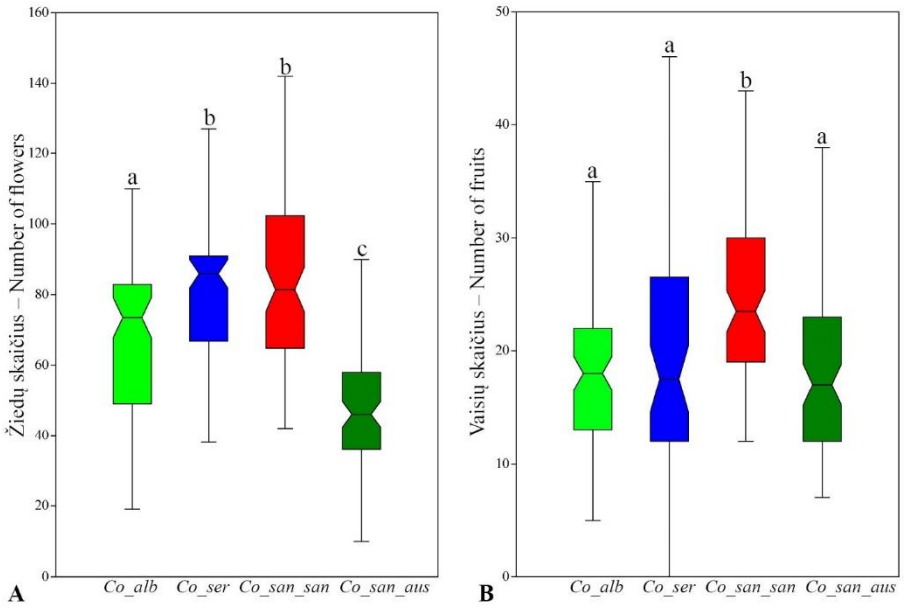
Daugiausia šio porūšio radaviečių rasta 2019–2022 m. laikotarpiu. Porūšio paplitimas Lietuvoje glaudžiai susijęs su geležinkelių infrastruktūra, nes šie augalai buvo sodinami geležinkelio linijų apsauginėse juostose. Miškuose, esančiuose aplink geležinkelio linijas, dažnai aptinkama naujai susidariusių *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sąžalynų, taip pat jų neretai randama įvairiose ekotoninėse buveinėse (tarp sodintų apsauginių juostų ir aplinkinių buveinių). Didelė dalis buveinių, kuriose aptikta *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, yra antropogeninės kilmės, bet keliose vietose šie augalai aptinkami ir natūraliose buveinėse. Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *australis* yra natūralizavęsis ir potencialiai invazinis porūšis.

3.2. *Cornus* reprodukcinės savybės

Išnagrinėjus tirtų *Cornus* vidutinį žiedų skaičių žiedyne, nustatyta, kad tarp jų yra reikšmingi skirtumai (taikytas Kruskalo ir Voliso testas; $H = 94,77$; $p < 0,001$). Paaiškėjo, kad vidutinis *Cornus sanguinea* subsp. *australis* žiedų skaičius žiedyne (84,0 ± 25,0 žiedai) buvo reikšmingai ($U = 1134$; $p < 0,001$) didesnis už vidutinį *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (49,7 ± 20,9 žiedai) žiedų skaičių žiedyne (11 pav.). Vidutinis žiedų skaičius *Cornus sericea* žiedyne (81,7 ± 21,4 žiedai) buvo reikšmingai ($U = 2778$; $p < 0,001$) didesnis už vidutinį *Cornus alba* (68,3 ± 23,4 žiedai) žiedų skaičių žiedyne.

Atskirose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose vienoje kekėje vidutiniškai buvo nuo 36,1 ± 14,5 iki 65,7 ± 21,0 žiedų, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose – nuo 78,2 ± 23,2 iki 87,2 ± 23,5 žiedų (12 pav.). Nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* pagal žiedų skaičių kekėje reikšmingai skyrėsi ($H = 91,88$; $p < 0,001$). *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* Piepalių ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* Ginkūnų populiacijos, kurios įsikūrusios atvirose augavietėse, pagal žiedų skaičių reikšmingai nesiskyrė ($U = 320$; $p = 0,05$).

Palyginus visas tris *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijas pagal žiedų skaičių kekėje, reikšmingų skirtumų nenustatyta ($H = 2,2$; $p = 0,33$). Tokius panašumus tarp *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijų galėjo lemti panašios augavietės sąlygos, kadangi visos populiacijos buvo įsikūrusios atvirose, vidutinio drėgnumo buveinėse. Išnagrinėjus visas *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijas, buvo nustatyti reikšmingi skirtumai ($H = 30,82$; $p < 0,001$) ir kitokie žiedų skaičiaus žiedyne dėsningumai. Reikšmingus skirtumus tarp žiedų skaičiaus žiedyne vietinio porūšio populiacijose galėjo lemti jų buveinių ekologinių sąlygų skirtumai. Tikėtina, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* augalai pagal žiedų skaičių žiedyne prilygsta svetimžemiui porūšiui tik augdami atvirose sausose buveinėse.

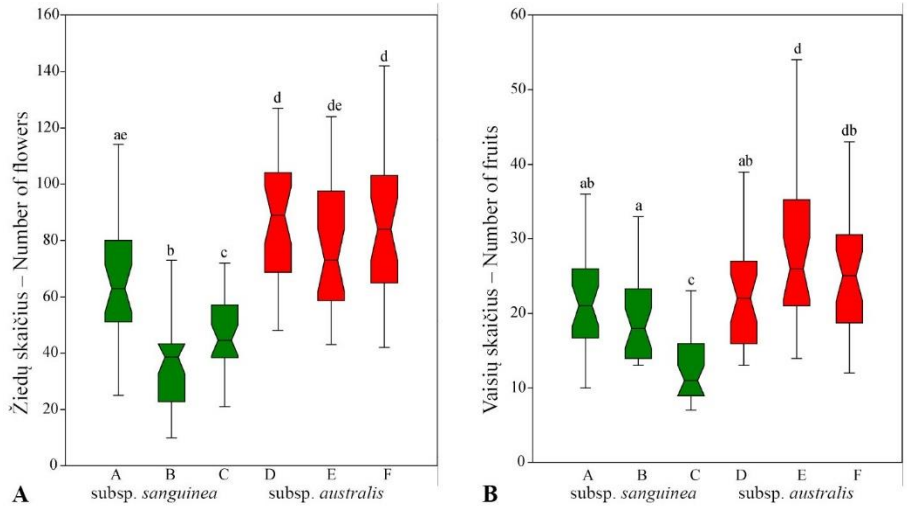


11 pav. Vidutinio tirtų *Cornus* žiedų skaičiaus (A) ir vidutinio subrandintų vaisių skaičiaus (B) palyginimas. Statistiškai reikšmingi skirtumai tarp vidurkių pagal Mano ir Vitnio U testą pažymėti skirtingomis mažosiomis raidėmis.

Fig. 11. Comparison of the number of flowers (A) and the number of fruits (B) of the studied *Cornus* taxa. Different lower-case letters denote statistically significant differences between the means among the sites, applying the Mann-Whitney U-test.

Atskirose tirtose *Cornus alba* populiacijose vidutiniškai buvo nuo 50,3 ± 20,0 iki 112,2 ± 53,0 žiedų žiedyne, o *Cornus sericea* populiacijose buvo nuo 74,6 ± 23,1 iki 108,9 ± 34,0 žiedų žiedyne (12 pav.). Tarp *Cornus alba* ir *Cornus sericea* nustatyti reikšmingi žiedų skaičiaus žiedyne skirtumai ($H = 51,39$; $p < 0,001$). Visos trys *Cornus alba* populiacijos pagal žiedų skaičių žiedyne tarpusavyje reikšmingi skyrėsi ($H = 31,07$; $p < 0,001$). Panašūs rezultatai gauti ir įvertinus *Cornus sericea* populiacijas ($H = 12,44$; $p < 0,001$). Tarp kelių *Cornus alba* ir *Cornus sericea* populiacijų, nepaisant to, kad jos buvo įsikūrusios labai skirtingose buveinėse (žr. 2.2 skyrių), reikšmingų skirtumų nenustatyta. Skirtumų nebuvo tarp Maišiagalos ir Žirmūnų ($U = 357,5$; $p = 0,17$), Maišiagalos ir Darsūniškio ($U = 407,5$; $p = 0,54$), Trakų ir Balžio ($U = 435,0$; $p = 0,83$) populiacijų. Tarp *Cornus alba* populiacijų iš Maišiagalos ir Trakų, kurios buvo tirtos atvirose buveinėse, reikšmingų skirtumų nenustatyta ($U = 342,0$; $p = 0,11$). *Cornus sericea* populiacijos iš Žirmūnų ir Darsūniškio pagal žiedų skaičių reikšmingai nesiskyrė ($U = 403,5$;

p = 0,50). Tokius panašumus tarp šių dviejų *Cornus sericea* populiacijų galėjo lemti panašios ekologinės sąlygos, nes populiacijos buvo įsikūrusios aliuvinių miškų buveinėse.



12 pav. Žiedų skaičiaus žiedyne (A) ir vaisių skaičiaus vaisyne (B) palyginimas *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (A – Piepaliai; B – Veliuona; C – Šilinė) ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (D – Maišiagala; E – Ginkūnai; F – Kaišiadorys) populiacijose.

Fig. 12. Comparison of the number of flowers (a) and the number of fruits (b) at the study sites of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (A – Piepaliai; B – Veliuona; C – Šilinė) and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (D – Maišiagala; E – Ginkūnai; F – Kaišiadorys).

Išnagrinėjus vaisių skaičių kekėje, nustatyta, kad tarp visų tirtų *Cornus* yra reikšmingų skirtumų ($H = 40,83$; $p < 0,001$). Vidutinis *Cornus alba* ir *Cornus sericea* subrandintų vaisių skaičius kekėje buvo panašus (atitinkamai 20,28 ± 12,56 ir 19,82 ± 10,61 vaisių) ir tarp jų reikšmingų skirtumų nebuvo ($U = 2584$; $p = 0,66$). Išnagrinėjus duomenis, nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* vidutinis vaisių skaičius kekėje (18,2 ± 7,6 vaisių) buvo reikšmingai ($U = 2095$; $p < 0,01$) mažesnis negu *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (25,6 ± 9,7 vaisių) kekėje.

Tirtose *Cornus alba* populiacijose kekėje vidutiniškai buvo nuo 16,0 ± 9,3 iki 22,2 ± 12,7 vaisių, o *Cornus sericea* populiacijose buvo nuo 17,1 ± 7,0 iki 20,3 ± 9,6 vaisių. Skirtumai tarp *Cornus alba* populiacijų buvo statistiškai nereikšmingi ($H = 5,4$; $p = 0,06$), tačiau Maišiagalos ir Trakų populiacijos tarpusavyje reikšmingai skyrėsi ($U = 306,0$; $p < 0,05$). Nepaisant to, kad abiejų populiacijų ekologinės sąlygos buvo panašios, Trakų populiacijoje individai

subrandino reikšmingai daugiau vaisių. Palyginus visas *Cornus alba* ir *Cornus sericea* populiacijas tarpusavyje pagal subrandintų vaisių skaičių kekėje, reikšmingų skirtumų tarp jų nenustatyta ($H = 7,2$; $p = 0,13$). Tarp atskirų *Cornus sericea* populiacijų reikšmingų skirtumų taip pat nenustatyta ($U = 378,5$; $p = 0,29$).

Tirtose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose vidutinis vaisių skaičius kekėje buvo nuo $12,8 \pm 4,7$ iki $21,9 \pm 8,3$, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose vienoje kekėje subrendo nuo $23,3 \pm 8,9$ iki $28,1 \pm 10,8$ vaisių (8 pav.). Nustatyta, kad tarp visų *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijų buvo reikšmingų skirtumų ($H = 57,48$; $p < 0,001$). Palyginus populiacijas pagal vaisių skaičių kekėje poromis, nustatyti šiek tiek kitokie dėsningumai negu pagal žiedų skaičių kekėje (12 pav.). Šilinės populiacijoje *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individai subrandino reikšmingai mažiau vaisių negu visose kitose tirtose populiacijose. Dviejose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir dviejose *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose vidutinis vaisių skaičius kekėje reikšmingai nesiskyrė (12 pav.). Visos trys *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijos pagal vaisių skaičių kekėje tarpusavyje reikšmingai nesiskyrė ($H = 4,4$; $p = 0,11$), o tarp visų *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijų nustatyti reikšmingi skirtumai ($H = 29,41$; $p < 0,001$).

Nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* realusis derlumas (36,6 % potencialiojo derlumo; $n = 90$; 4475 žiedai; 1638 vaisiai) buvo didesnis už *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (30,5 % potencialiojo derlumo; $n = 90$; 7558 žiedai; 2304 vaisiai) realųjį derlumą. Nepaisant to, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* žiedynuose buvo reikšmingai daugiau žiedų negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* žiedynuose (12 pav.), realusis derlumas atskirose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose buvo nuo 27,0 % iki 55,0 % potencialiojo derlumo, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* – nuo 26,7 % iki 35,9 % potencialiojo derlumo. Didesnis *Cornus alba* derlumas (26,6 % potencialiojo derlumo; $n = 90$; 6147 žiedai; 1635 vaisiai) už *Cornus sericea* derlumą (23,2 % potencialiojo derlumo; $n = 60$; 4912 žiedų; 1141 vaisius) rodo, kad didesnis žiedų skaičius nelemia didesnio subrandinamų vaisių skaičiaus. Tirtose *Cornus alba* populiacijose potencialusis derlumas buvo nuo 18,5 % iki 41,3 %, o *Cornus sericea* populiacijose jis buvo nuo 24,2 % iki 26,2 %. Vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* realusis derlumas yra didesnis, tačiau svetimžemių *Cornus* žiedynuose yra reikšmingai daugiau žiedų.

3.3. Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo vertinimas

3.3.1. Vertikalusis sėklų pasiskirstymas

Visuose tirtuose dirvožemio mėginiuose iš *Cornus alba* populiacijų buvo rastos 1183 (įskaitant sveikas ir pažeistas) sėklos, *Cornus sericea* mėginiuose – 433 sėklos, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* mėginiuose – 712 sėklų, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* jų mėginiuose – 1547 sėklos (4 lentelė). Visų tirtų *Cornus* populiacijų dirvožemio mėginiuose daugiausia sėklų buvo viršutiniame (0–5 cm) sluoksnyje. *Cornus alba* ir *Cornus sericea* augavietėse viršutiniame dirvožemio sluoksnyje rasta atitinkamai 93,3 % ir 92,8 % visų sėklų (4 lentelė), o reikšmingų skirtumų tarp jų dirvožemio sėklų banko vertikaliojo pasiskirstymo nenustatyta ($\chi^2 = 0,01$, $p = 0,93$). *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose sėklų dalis viršutiniame dirvožemio sluoksnyje sudarė atitinkamai 88,6 % ir 87,1 % ir tarp jų reikšmingų skirtumų nebuvo ($\chi^2 = 0,84$, $p = 0,36$).

Išnagrinėjus dirvožemio sėklų banko mėginius, didžiausia pažeistų sėklų dalis (41,8 %) viršutiniame dirvožemio sluoksnyje rasta *Cornus sericea* populiacijose. Mažiausiai pažeistų sėklų viršutiniame dirvožemio sluoksnyje buvo *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose. Jos sudarė 23,5 % visų šiame sluoksnyje rastų sėklų.

4 lentelė. Bendras sėklų skaičius viršutiniame ir apatiniame dirvožemio sluoksniuose, nepažeistų ir pažeistų, taip pat gyvybingų ir negyvybingų tirtų *Cornus* sėklų skaičius ir jų procentinė dalis viršutiniame ir apatiniame dirvožemio sluoksniuose.

Table 4. Total number of seeds in both upper and lower soil layers, number and percentage of intact and damaged as well as viable and non-viable seeds of the studied *Cornus* taxa in the upper and lower soil layers.

Tirtos *Cornus* rūšys ir porūšiai	*Cornus alba*	*Cornus sericea*	*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	*Cornus sanguinea* subsp. *australis*
Sėklų skaičius abiejuose sluoksniuose	1183	433	712	1547
Viršutinis dirvožemio sluoksnis (0–5 cm)				
Visas sėklų skaičius	1100	402	631	1347
Procentinė dalis nuo viso sėklų skaičiaus	93,3	92,8	88,6	87,1
Pažeistų sėklų skaičius	318	168	201	317

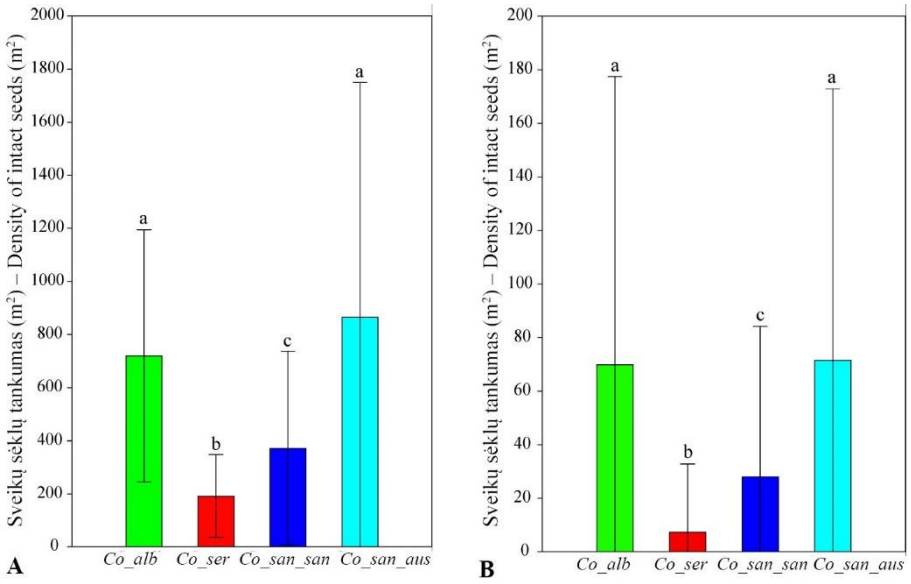
Tirtos *Cornus* rūšys ir porūšiai	*Cornus alba*	*Cornus sericea*	*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	*Cornus sanguinea* subsp. *australis*
Pažeistų sėklų procentinė dalis sluoksnyje	28,9	41,8	31,9	23,5
Sveikų sėklų skaičius	782	234	430	1030
Sveikų sėklų procentinė dalis sluoksnyje	71,1	58,2	68,1	76,5
Gyvybingų sėklų skaičius	318	96	80	466
Negyvybingų sėklų skaičius	464	138	350	564
Apatinis dirvožemio sluoksnis (5–10 cm)				
Visas sėklų skaičius	83	31	81	200
Procentinė dalis nuo viso sėklų skaičiaus	6,8	7,2	11,4	12,9
Sveikų sėklų skaičius	74	10	44	117
Sveikų sėklų procentinė dalis sluoksnyje	89,2	38,7	54,3	58,5
Pažeistų sėklų skaičius	9	19	37	83
Pažeistų sėklų procentinė dalis sluoksnyje	10,8	61,3	45,7	41,5
Gyvybingų sėklų skaičius	39	6	8	52
Negyvybingų sėklų skaičius	35	4	36	65

Daugiausia sveikų sėklų visose populiacijose buvo viršutiniame dirvožemio sluoksnyje (4 lentelė). Absoliutus sveikų sėklų skaičius tarp tirtų *Cornus* labai skyrėsi. Pavyzdžiui, *Cornus alba* populiacijose viršutiniame dirvožemio sluoksnyje rastos 782 sveikos sėklos, o *Cornus sericea* populiacijose – 234 sveikos sėklos. Vietinės *C. sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose viršutinio dirvožemio sluoksnio mėginiuose buvo rasta 430 sveikų sėklų, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose šiame sluoksnyje rasta 1030 sveikų sėklų (4 lentelė).

Apatiniame dirvožemio sluoksnyje bendras sėklų skaičius buvo gerokai mažesnis negu viršutiniame dirvožemio sluoksnyje, o pažeistų sėklų procentas buvo didesnis nei viršutiniame sluoksnyje. Visose tirtose *Cornus* populiacijose pažeistų sėklų dalis apatiniame dirvožemio sluoksnyje buvo didesnė negu viršutiniame sluoksnyje, išskyrus *Cornus alba* (10,8 %) populiacijas (4 lentelė). Daugiausia pažeistų sėklų apatiniame dirvožemio sluoksnyje (61,3 %) buvo *Cornus sericea* populiacijose.

3.3.2. Sėklų banko tankumas

Didžiausias sveikų sėklų tankumas tiek viršutiniame, tiek apatiniame dirvožemio sluoksniuose nustatytas *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, o mažiausias vidutinis sėklų tankumas nustatytas *Cornus sericea* populiacijose (13 pav.). Viršutiniame dirvožemio sluoksnyje (0–5 cm) esančių sveikų sėklų skaičius ir jų tankumas skirtingose populiacijose reikšmingai skyrėsi.



13 pav. Vidutinis sveikų *Cornus* sėklų tankumas (m^2): A – viršutiniame dirvožemio sluoksnyje (0–5 cm); B – apatiniame dirvožemio sluoksnyje (5–10 cm). Atkarpos rodo standartinį nuokrypį. Skirtingos raidės žymi statistiškai reikšmingus skirtumus ($p < 0,05$), taikant Duno z testą. Santrumpos: Co_alb – *Cornus alba*; Co_ser – *Cornus sericea*; Co_san_san – *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*; Co_san_aus – *Cornus sanguinea* subsp. *australis*.

Fig. 13. Mean number of the intact *Cornus* seeds (per m^2): A – in upper layer (0–5 cm); B – in lower layer (5–10 cm). Whiskers indicate standard deviation. Different letters above the whiskers indicate significant differences ($p < 0.05$) applying the Dunn's z-test. Abbreviations: Co_alb – *Cornus alba*; Co_ser – *Cornus sericea*; Co_san_san – *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*; Co_san_aus – *Cornus sanguinea* subsp. *australis*.

Didžiausias sveikų sėklų tankumas šiame sluoksnyje buvo *Cornus alba* populiacijose, o mažiausias – *Cornus sericea* populiacijose (5 lentelė). Išanalizavus jungtinius duomenis, nustatyta, kad sveikų *Cornus alba* sėklų tankumas buvo reikšmingai didesnis už *Cornus sericea* populiacijose nustatytą tankumą (Duno testas $z = 7,62$; $p < 0,001$). Viršutiniame dirvožemio

sluoksnyje didžiausias sveikų sėklų tankumas buvo *Cornus sanguinea* subsp. *australis* augavietėse ir jis buvo reikšmingai didesnis už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($z = 4{,}11$; $p < 0{,}001$) sveikų sėklų tankumą. Palyginus tirtas *Cornus* poromis, statistiškai reikšmingų skirtumų tarp *Cornus alba* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sveikų sėklų tankumo viršutiniame dirvožemio sluoksnyje reikšmingų skirtumų nebuvo ($z = 1{,}02$; $p = 0{,}306$).

5 lentelė. Vidutinis sveikų, gyvybingų ir negyvybingų sėklų tankumas (vidurkis ± SD) (m^2) ir gyvybingų bei negyvybingų sėklų procentinė dalis viršutiniame dirvožemio sluoksnyje (0–5 cm) atskirose populiacijose ir visose tirtų *Cornus* populiacijose. Skirtingos mažosios ir didžiosios raidės žymi statistiškai reikšmingus skirtumus tarp vidurkių atitinkamai tarp populiacijų ir tirtų *Cornus*, taikant Duno z testą.

Table 5. Mean density of intact, viable, and non-viable seeds (mean ± SD) (per m^2) and percentage of viable and non-viable seeds in the upper soil layer (0–5 cm) of individual sites and all sites pooled of the studied *Cornus* taxa. Different lower-case and capital letters denote statistically significant differences between the means among the sites and taxa, respectively, applying the Dunn's z-test.

Vietovė	Sveikos sėklos	Gyvybingos sėklos	Negyvybingos sėklos	Gyvybingos sėklos (%)	Negyvybingos sėklos (%)
Cornus alba					
Panevėžys	1095 ± 480^{a}	430 ± 267^{a}	665 ± 283^{a}	39,3	60,7
Surgėliai	555 ± 361^{b}	250 ± 191^{ab}	305 ± 199^{b}	45,0	55,0
Kiemeliai	590 ± 346^{b}	185 ± 224^{b}	405 ± 246^{b}	31,4	68,6
Trakai	415 ± 308^{b}	185 ± 182^{b}	230 ± 210^{b}	44,6	55,4
Alytus	1255 ± 857^{a}	540 ± 554^{a}	715 ± 434^{a}	43,0	57,0
Iš viso	782 ± 601^{A}	318 ± 348^{A}	464 ± 348^{A}	40,7	59,3
Cornus sericea					
Juodlė	240 ± 330^{a}	65 ± 79^{abc}	175 ± 268^{a}	27,1	72,9
Klaipėda	285 ± 323^{a}	180 ± 248^{ab}	105 ± 124^{a}	63,2	36,8
Jurbarkas	255 ± 161^{a}	30 ± 56^{ac}	225 ± 126^{b}	11,8	88,2
Žiežmariai	150 ± 105^{a}	80 ± 87^{abc}	70 ± 78^{a}	53,3	46,7
Darsūniškis	240 ± 266^{a}	125 ± 122^{b}	115 ± 174^{a}	52,1	47,9
Iš viso	234 ± 252^{B}	96 ± 147^{B}	138 ± 177^{B}	41,0	59,0
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*					
Raguviškiai	825 ± 795^{a}	215 ± 347^{a}	610 ± 500^{a}	26,1	73,9
Šilinė	120 ± 161^{b}	15 ± 36^{b}	105 ± 143^{b}	12,5	87,5
Piepaliai	615 ± 453^{a}	105 ± 156^{ac}	510 ± 356^{a}	17,1	82,9
Vilnius	70 ± 117^{b}	20 ± 51^{b}	50 ± 81^{b}	28,6	71,4
Liūnelis	525 ± 265^{a}	$45 \pm 59b^{c}$	480 ± 238^{a}	8,6	91,4
Iš viso	431 ± 517^{C}	80 ± 197^{B}	351 ± 386^{C}	18,6	81,4

Vietovė	Sveikos sėklos	Gyvybingos sėklos	Negyvybingos sėklos	Gyvybingos sėklos (%)	Negyvybingos sėklos (%)
Cornus sanguinea subsp. *australis*					
Švobiškis	2280 ± 1248^{a}	585 ± 408^{a}	1695 ± 998^{a}	25,7	74,3
Šiauliai	345 ± 268^{bd}	170 ± 149^{b}	175 ± 176^{bd}	49,3	50,7
Kaišiadorys	605 ± 309^{c}	1390 ± 1810^{a}	345 ± 269^{ac}	80,1	19,9
Maišiagala	185 ± 193^{b}	130 ± 152^{bc}	55 ± 74^{d}	70,3	29,7
Vievis	1735 ± 1912^{cd}	55 ± 112^{c}	550 ± 291^{e}	9,1	90,9
Iš viso	1030 ± 1315^{A}	466 ± 978^{A}	564 ± 769^{AC}	45,2	54,8

Dirvožemio sėklų banko tankumui, sprendžiant pagal bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatus, vietovė poveikio neturėjo, tačiau jam reikšmingą poveikį darė tirtas *Cornus* taksonas (6 lentelė). *Cornus alba* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sėklų banko tankumui apatiniame dirvožemio sluoksnyje įtakos turėjo geografinės padėties faktorius (vietovė).

6 lentelė. Bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatai, naudojant sveikų sėklų tankumą viršutiniame (0–5 cm) ir apatiniame (5–10 cm) dirvožemio sluoksniuose. Tirtos *Cornus* buvo laikomos fiksuotu faktoriumi (f), o vietovė – atsitiktiniu faktoriumi (r). SE – standartinė paklaida, SD – standartinis nuokrypis.

Table 6. Results of generalized linear mixed model for the intact seed density in the upper (0–5 cm) and lower (5–10 cm) soil layers. Taxa were considered as a fixed factor (f), whereas locality was considered as a random factor (r). SE – standard error, SD – standard deviation.

Faktorius	Įvertis	SE	*z* reikšmė	*p* vertė	Dispersija	SD
Viršutinis sluoksnis						
f *Cornus alba*	1,966	0,298	6,60	< **0,001**		
f *Cornus sericea*	0,820	0,303	2,71	< **0,01**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	1,079	0,304	3,55	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	1,839	0,299	6,15	< **0,001**		
r Vietovė					0,436	0,660
Apatinis sluoksnis						
f *Cornus alba*	–0,440	0,458	–0,96	0,336		
f *Cornus sericea*	–2,365	0,546	–4,33	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	–1,495	0,515	–2,90	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	–0,414	0,468	–0,89	0,376		
r Vietovė					0,961	0,980

Cornus projekcinis padengimas dirvožemio sėklų banko tankumui viršutiniame dirvožemio sluoksnyje reikšmingos įtakos neturėjo, tačiau priklausė nuo tirto taksono (7 lentelė). Apatiniame dirvožemio sluoksnyje *Cornus alba* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sėklų tankumui įtakos turėjo *Cornus* padengimas, o *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sericea* dirvožemio sėklų banko tankumas nuo individų projekcinio padengimo nepriklausė.

7 lentelė. Bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatai, naudojant sveikų sėklų tankumą viršutiniame (0–5 cm) ir apatiniame (5–10 cm) dirvožemio sluoksniuose. Tirtos *Cornus* buvo laikomos fiksuotu faktoriumi (f), o *Cornus* danga – atsitiktiniu faktoriumi (r). SE – standartinė paklaida, SD – standartinis nuokrypis.

Table 7. Results of generalized linear mixed model for the intact seed density in the upper (0–5 cm) and lower (5–10 cm) soil layers. Taxa were considered as a fixed factor (f) and the cover of *Cornus* was considered as a random factor (r). SE – standard error, SD – standard deviation.

Faktorius	Įvertis	SE	*z* reikšmė	*p* vertė	Dispersija	SD
Viršutinis sluoksnis						
f *Cornus alba*	1,939	0,241	8,04	< **0,001**		
f *Cornus sericea*	0,650	0,252	2,59	< **0,01**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	1,224	0,243	5,04	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	1,988	0,242	8,22	< **0,001**		
r *Cornus* % padengimas					0,279	0,528
Apatinis sluoksnis						
f *Cornus alba*	–0,399	0,498	–0,80	0,423		
f *Cornus sericea*	–1,167	0,573	–2,82	< **0,01**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	–1,313	0,519	–2,53	**0,011**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	0,661	0,504	1,31	0,190		
r *Cornus* % padengimas					1,127	1,062

Mažiausiai sveikų sėklų skaičius skyrėsi tarp *Cornus sericea* populiacijų (8 lentelė). Sveikų sėklų tankumas visose *Cornus alba* populiacijose buvo reikšmingai didesnis negu *Cornus sericea* populiacijose ($z = 4,69$, $p < 0,001$). Didžiausi sveikų sėklų tankumo skirtumai apatiniame dirvožemio sluoksnyje nustatyti *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose. *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose apatiniame dirvožemio sluoksnyje sveikų sėklų tankumas buvo reikšmingai mažesnis negu *Cornus sanguinea* subsp.

australis populiacijose (z = 3,08, p = 0,002). Skirtumų tarp *Cornus alba* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijų pagal sveikų sėklų skaičių nenustatyta (z = 0,86, p = 0,390).

8 lentelė. Vidutinis sveikų, gyvybingų ir negyvybingų sėklų tankumas (m^2) (vidurkis ± SD) ir gyvybingų bei negyvybingų sėklų procentinė dalis apatiniame dirvožemio sluoksnyje (5–10 cm) atskirose vietovėse ir visose jungtinėse tirtų *Cornus* vietovėse. Skirtingos mažosios ir didžiosios raidės žymi statistiškai reikšmingus skirtumus tarp vidurkių atitinkamai tarp populiacijų ir tirtų *Cornus*, taikant Duno z testą.

Table 8. Mean density of intact, viable, and non-viable seeds (per m^2) (mean ± SD) and percentage of viable and non-viable seeds in the lower soil layer (5–10 cm) of individual sites and all sites pooled of the studied *Cornus* taxa. Different lower-case and capital letters denote statistically significant differences between the means among the sites and taxa, respectively, applying the Dunn's z-test.

Vietovė	Sveikos sėklos	Gyvybingos sėklos	Negyvybingos sėklos	Gyvybingos sėklos (%)	Negyvybingos sėklos (%)
Cornus alba					
Panevėžys	25 ± 64^{a}	10 ± 31^{a}	15 ± 49^{a}	40,0	60,0
Surgėliai	50 ± 100^{ab}	25 ± 64^{a}	25 ± 44^{ab}	50,0	50,0
Kiemeliai	90 ± 129^{a}	40 ± 82^{a}	50 ± 76^{ab}	44,4	55,6
Trakai	110 ± 137^{b}	60 ± 109^{a}	50 ± 61^{b}	54,5	45,5
Alytus	95 ± 123^{b}	60 ± 109^{a}	35 ± 49^{ab}	63,2	36,8
Visos populiacijos	74 ± 116^{A}	39 ± 84^{A}	35 ± 56^{A}	52,7	47,3
Cornus sericea					
Juodlė	10 ± 31^{a}	10 ± 31^{a}	0^{a}	100	0
Klaipėda	0^{a}	0^{a}	0^{a}	0	0
Jurbarkas	15 ± 67^{a}	5 ± 22^{a}	10 ± 44^{a}	33,3	66,7
Žiežmariai	10 ± 30^{a}	10 ± 30^{a}	0^{a}	100	0
Darsūniškis	15 ± 37^{a}	5 ± 22^{a}	10 ± 31^{a}	33,3	66,7
Visos populiacijos	10 ± 43^{B}	6 ± 24^{B}	4 ± 24^{B}	60,0	40,0
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*					
Raguviškiai	125 ± 141^{a}	30 ± 57^{a}	95 ± 94^{a}	24,0	76,0
Šilinė	0^{b}	0^{b}	0^{b}	0	0
Piepaliai	15 ± 37^{b}	5 ± 22^{b}	10 ± 31^{b}	33,3	66,7
Vilnius	5 ± 22^{b}	0^{b}	5 ± 22^{b}	0	100
Liūnelis	75 ± 107^{a}	5 ± 22^{b}	70 ± 103^{a}	6.7	93.3
Visos populiacijos	44 ± 94^{C}	8 ± 31^{B}	36 ± 75^{A}	18,2	81,8

Vietovė	Sveikos sėklos	Gyvybingos sėklos	Negyvybingos sėklos	Gyvybingos sėklos (%)	Negyvybingos sėklos (%)
Cornus sanguinea subsp. *australis*					
Švobiškis	315 ± 287^{a}	95 ± 94^{a}	220 ± 238^{a}	30,2	69,8
Šiauliai	35 ± 59^{b}	35 ± 59^{bc}	0^{b}	100	0
Kaišiadorys	170 ± 210^{c}	110 ± 174^{ab}	60 ± 88^{c}	64,7	35,3
Maišiagala	5 ± 22^{bd}	5 ± 22^{c}	0^{b}	100	0
Vievis	60 ± 114^{a}	15 ± 37^{c}	45 ± 115^{bc}	25,0	75,0
Visos populiacijos	117 ± 201^{A}	52 ± 102^{A}	65 ± 147^{A}	44,4	55,6

Bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatai parodė, kad buveinės tipas *Cornus* dirvožemio sėklų banko tankumui reikšmingos įtakos neturėjo. Dirvožemio sėklų banko tankumas statistiškai patikimai priklausė nuo tirtos *Cornus* (9 lentelė). Įvertinus skirtingose buveinėse augančių *Cornus* sėklų skaičių dirvožemio sėklų banke nustatyta, kad daugiausia sveikų sėklų aptikta medžiais apaugusiose žmogaus sukurtose buveinėse (V), o miškų buveinėse (T) sveikų sėklų skaičius buvo mažiausias (10 lentelė).

9 lentelė. Bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatai, naudojant sveikų sėklų skaičių (m^2) viršutiniame (0–5 cm) dirvožemio sluoksnyje. Tirtos *Cornus* buvo laikomos fiksuotu faktoriumi (f), o buveinės tipas – atsitiktiniu faktoriumi (r). SE – standartinė paklaida, SD – standartinis nuokrypis.

Table 9. Results of generalized linear mixed model for intact seed density (per m^2) in the upper (0–5 cm) soil layer. Taxa were considered as a fixed factor (f) and the habitat type was considered as a random factor (r). SE – standard error, SD – standard deviation.

Faktorius	Įvertis	SE	*z* reikšmė	*p* vertė	Dispersija	SD
Viršutinis sluoksnis						
f *Cornus alba*	2,014	0,146	13,81	< **0,001**		
f *Cornus sericea*	0,990	0,155	6,38	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	1,545	0,150	10,33	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	1,971	0,146	13,53	< **0,001**		
r Buveinės tipas					0,0579	0.24

Išnagrinėjus buveinės tipo įtaką sveikų sėklų skaičiui tirtų *Cornus* dirvožemio sėklų banke, buvo nustatyti skirtingi dėsningumai. Paaiškėjo, kad krūmynų buveinėse *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose viršutiniame dirvožemio sluoksnyje buvo reikšmingai daugiau sėklų negu miškų buveinėse (Duno testas; $z = 4,30$, $p < 0,001$).

10 lentelė. Vidutinis sveikų sėklų tankumas (m^2) (vidurkis ± SD) tirtose *Cornus* populiacijose skirtingose buveinėse viršutiniame (0–5 cm) ir apatiniame (5–10 cm) dirvožemio sluoksniuose. Skirtingos raidės rodo statistiškai reikšmingus skirtumus ($p < 0,05$), taikant Duno z testą. S – krūmynų buveinės; T – miškų buveinės; V – antropogeninės buveinės.

Table 10. Mean density of intact seeds (per m^2) (mean ± SD) of *Cornus* taxa in different habitats in the upper (0–5 cm) and lower (5–10 cm) soil layer. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) applying the Dunn's z-test. S – Heathlands, scrub and tundra; T – Forests and other wooded land; V – Vegetated human-made habitats.

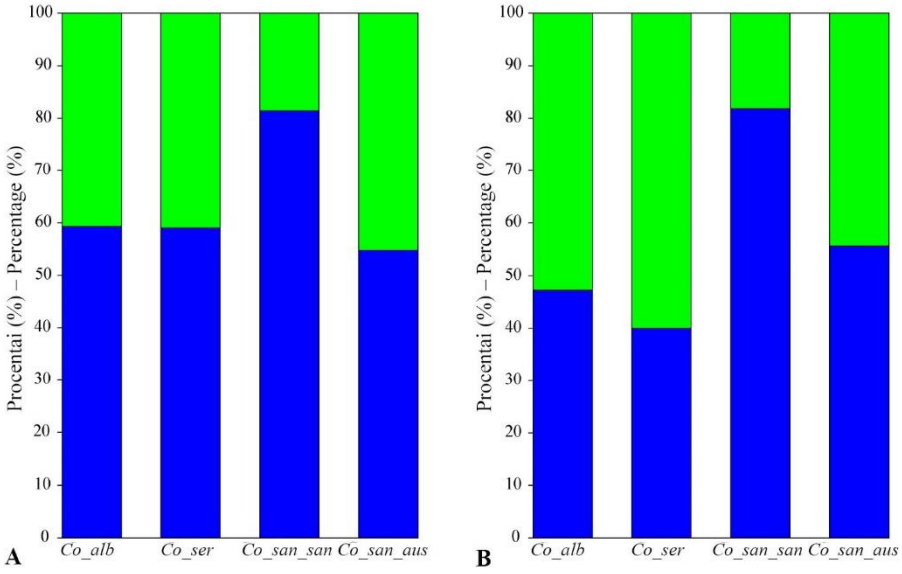
Dirvožemio sluoksniai ir taksonai	Buveinių grupės		
	S	T	V
Viršutinis sluoksnis			
Cornus alba	825 ± 500[a]	923 ± 728[a]	415 ± 308[b]
Cornus sericea	–	229 ± 271[a]	255 ± 161[a]
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*	570 ± 369[a]	337 ± 193[b]	–
Cornus sanguinea subsp. *australis*	345 ± 268[a]	185 ± 193[a]	1540 ± 1485[b]
Apatinis sluoksnis			
Cornus alba	38 ± 84[a]	93 ± 125[b]	110 ± 137[b]
Cornus sericea	–	10 ± 34[a]	20 ± 70[a]
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*	45 ± 85[a]	43 ± 100[a]	–
Cornus sanguinea subsp. *australis*	35 ± 59[a]	5 ± 22[a]	182 ± 237[b]

Skirtingi sėklų pasiskirstymo dėsningumai nustatyti *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose. Statistiškai reikšmingų skirtumų tarp sveikų sėklų skaičiaus miško ir krūmynų buveinių nenustatyta ($z = 1,10$, $p = 0,27$), bet reikšmingi skirtumai nustatyti tarp miškų ir antropogeninių buveinių ($z = 5,85$, $p < 0,001$) bei tarp krūmynų ir antropogeninių buveinių ($z = 4,50$, $p < 0,001$). Dirvožemio apatiniame sluoksnyje sveikų sėklų tankumas tirtose populiacijose buvo pasiskirstęs pagal tuos pačius dėsningumus kaip ir viršutiniame dirvožemio sluoksnyje (10 lentelė).

3.3.3. Sėklų gyvybingumas

Išanalizavus *Cornus* sėklas, nustatyta, kad viršutiniame dirvožemio sluoksnyje gyvybingos sėklos sudarė nuo 8,6 % iki 80,1 % visų sveikų sėklų, rastų tirtuose mėginiuose (4 lentelė). Gyvybingų sėklų dalis viršutiniame *Cornus alba* populiacijų dirvožemio sluoksnyje buvo mažesnė už

negyvybingų sėklų dalį (14 pav.). Gyvybingų sėklų tankumas *Cornus sericea* populiacijų dirvožemio sėklų banke buvo gerokai mažesnis už kitų tirtų *Cornus* gyvybingų sėklų tankumą. Tirtose *Cornus sericea* gyvybingų sėklų dalis tirtose populiacijose sudarė nuo 27,1 % iki 63,2 % visų sveikų sėklų.



14 pav. Gyvybingų (žalia spalva) ir negyvybingų (mėlyna spalva) sėklų santykis skirtinguose dirvožemio sluoksniuose: A – viršutiniame sluoksnyje; B – apatiniame sluoksnyje.

Fig. 14. Ratio of viable (green) and non-viable (blue) seeds in different soil layers: A – in the upper layer; B – in the lower layer.

Vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose gyvybingos sėklos sudarė nuo 8,6 % iki 28,6 % visų sveikų sėklų (4 lentelė). Priešingai, svetimžemio *Cornus sanguinea* subsp. *australis* porūšio populiacijose dirvožemio sėklų bankas buvo reikšmingai tankesnis ($z = 5{,}55$, $p < 0{,}001$) ir jame buvo didesnė gyvybingų sėklų dalis negu vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* porūšio populiacijose ($\chi^2 = 16{,}97$, $p < 0{,}001$). *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose gyvybingos sėklos viršutiniame dirvožemio sluoksnyje sudarė nuo 9,1 % iki 80,1 % visų sveikų sėklų. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus alba* populiacijos pagal gyvybingų sėklų tankumą viršutiniame dirvožemio sluoksnyje tarpusavyje reikšmingai nesiskyrė ($z = 1{,}08$, $p = 0{,}280$).

Sėklų skaičius apatiniame dirvožemio sluoksnyje (5–10 cm) buvo gerokai mažesnis nei viršutiniame sluoksnyje (0–5 cm). Nepaisant to,

daugelyje populiacijų apatiniame dirvožemio sluoksnyje buvo rasta gyvybingų sėklų (8 lentelė). *Cornus alba* populiacijose gyvybingos sėklos sudarė nuo 40,0 % iki 63,2 % visų apatiniame sluoksnyje rastų sveikų sėklų. *Cornus sericea* populiacijose gyvybingų sėklų tankumas apatiniame dirvožemio sluoksnyje buvo gerokai mažesnis negu *Cornus alba* populiacijose ($z = 3,47$, $p < 0,001$). Dviejose *Cornus sericea* populiacijose, Juodlės ir Žiežmarių, visos apatiniame dirvožemio sluoksnyje rastos sveikos sėklos buvo gyvybingos, tačiau reikia paminėti, kad jų buvo mažai.

Vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose gyvybingų sėklų dalis apatiniame dirvožemio sluoksnyje buvo palyginti nedidelė, jos sudarė nuo 0 % iki 33,3 % visų sveikų sėklų (8 lentelė). Priešingi rezultatai gauti, išanalizavus apatinio dirvožemio sluoksnio dirvožemio sėklų banką svetimžemio porūšio *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose. Jose gyvybingos sėklos sudarė nuo 25,0 % iki 100 % visų rastų sveikų sėklų. Gyvybingų sėklų tankumas apatiniame dirvožemio sluoksnyje reikšmingai skyrėsi tarp *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ($z = 4,62$, $p < 0,001$). Reikšmingų skirtumų tarp gyvybingų sėklų tankumo *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sericea* ($z = 0,20$, $p = 0,838$) populiacijose nenustatyta.

3.3.4. Daigų tankumo vertinimas

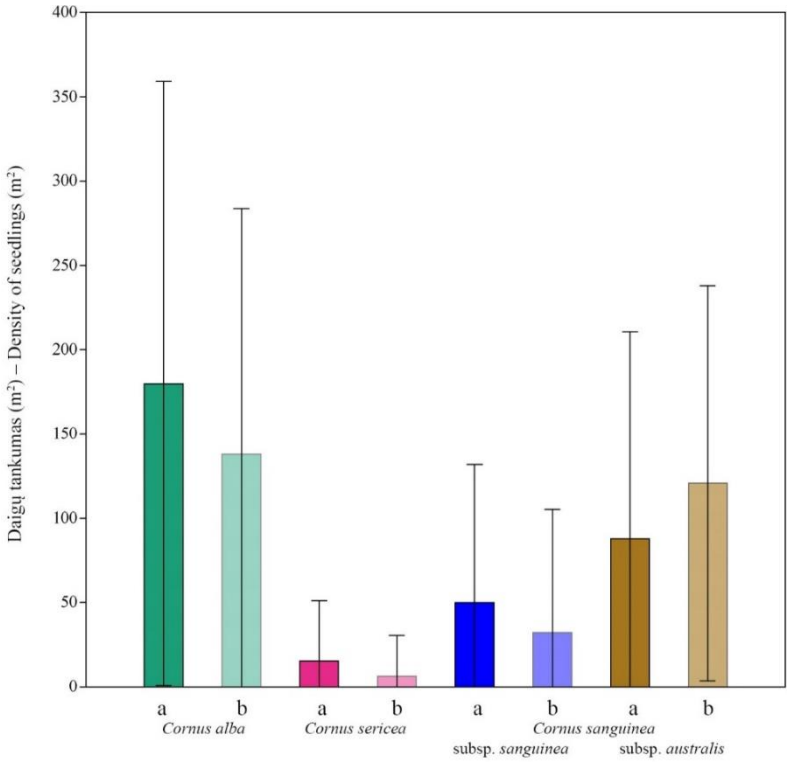
Visų tirtų *Cornus* daigų tankumas reikšmingai skyrėsi tarp visų tirtų *Cornus* rūšių ir porūšių laukeliuose, kurių dirvožemio paviršius buvo praardytas. Didžiausias vidutinis daigų tankumas buvo nuo 50 iki 295 daigų/m^2 *Cornus alba* populiacijose, praardytuose laukeliuose. Praardytuose laukeliuose mažiausias daigų tankumas buvo nuo 5 iki 20 daigų/m^2 *Cornus sericea* populiacijose (11 lentelė, 15 pav.). Vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* porūšio populiacijose daigų tankumas buvo reikšmingai mažesnis negu svetimžemio *Cornus sanguinea* subsp. *australis* porūšio populiacijose.

Išnagrinėjus daigų tankumą visose *Cornus alba* populiacijose, nustatyta, kad tarpusavyje reikšmingai skyrėsi tiek visi praardyti laukeliai ($H = 14,8$; $p < 0,05$), tiek ir kontroliniai laukeliai ($H = 42,44$; $p < 0,001$). Kontroliniuose laukeliuose daigų tankumas buvo nuo 60 ± 94 iki 390 ± 177 daigų/m^2 ir jis buvo reikšmingai didesnis negu praardytuose laukeliuose. Visose kitose atskirose *Cornus alba* populiacijose statistiškai reikšmingų skirtumų tarp praardytų ir kontrolinių laukelių nebuvo. Tik Alytaus populiacijoje aptikta reikšmingų skirtumų tarp daigų tankumo praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose ($z = 3,66$, $p < 0,001$).

11 lentelė. Vidutinis daigų tankumas praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose (daigai/m^2). Skirtingomis mažosiomis ir didžiosiomis raidėmis pažymėti statistiškai reikšmingi skirtumai ($p < 0,05$) tarp daigų tankumo (m^2) vidurkių praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose, atitinkamai tarp vietovių ir tirtų *Cornus*, taikant Duno z testą.

Table 11. Mean number of seedlings/m^2 in disturbed and undisturbed plots. Different lower-case and capital letters denote statistically significant differences ($p < 0.05$) between the means of the density of seedlings (per m^2) (mean ± SD) in disturbed and undisturbed plots among the sites and taxa, respectively, applying the Dunn's z-test.

Vietovė	Daigų skaičius praardytuose laukeliuose	Daigų skaičius kontroliniuose laukeliuose
Cornus alba		
Panevėžys	295 ± 278^{a}	230 ± 153^{a}
Surgėliai	140 ± 147^{b}	150 ± 140^{ac}
Kiemeliai	120 ± 123^{b}	60 ± 94^{b}
Trakai	50 ± 61^{b}	70 ± 80^{bc}
Alytus	165 ± 181^{a}	390 ± 177^{d}
Iš viso	154 ± 188^{A}	180 ± 179^{A}
Cornus sericea		
Juodlė	10 ± 45^{a}	0 ± 0^{a}
Klaipėda	20 ± 52^{a}	45 ± 60^{bc}
Jurbarkas	5 ± 22^{a}	5 ± 22^{ad}
Žiežmariai	20 ± 52^{a}	20 ± 41^{bd}
Darsūniškis	5 ± 22^{a}	15 ± 37^{ab}
Iš viso	12 ± 41^{B}	17 ± 40^{B}
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*		
Raguviškiai	155 ± 242^{a}	160 ± 230^{a}
Šilinė	0 ± 0^{b}	5 ± 22^{b}
Piepaliai	25 ± 72^{bc}	150 ± 579^{b}
Vilnius	5 ± 22^{b}	10 ± 30^{b}
Liūnelis	45 ± 83^{ac}	160 ± 127^{a}
Iš viso	46 ± 130^{C}	97 ± 289^{C}
Cornus sanguinea subsp. *australis*		
Švobiškis	95 ± 110^{a}	190 ± 180^{a}
Šiauliai	125 ± 137^{a}	160 ± 139^{a}
Kaišiadorys	95 ± 123^{a}	135 ± 93^{a}
Maišiagala	120 ± 147^{a}	165 ± 195^{a}
Vievis	5 ± 22^{b}	20 ± 41^{b}
Iš viso	88 ± 122^{D}	134 ± 151^{A}



15 pav. Vidutinis *Cornus* daigų tankumas (daigai/m^2) (± SD) kontroliniuose (a) ir praardytuose (b) laukeliuose.

Fig. 15. Mean density of seedlings/m^2 (± SD) of *Cornus* taxa in intact (a) and disturbed (b) plots.

Atskirose *Cornus sericea* populiacijose tarp daigų tankumo praardytuose laukeliuose reikšmingų skirtumų nebuvo (H = 0,71, p = 0,57). Kitokie daigų tankumo dėsningumai nustatyti kontroliniuose *Cornus sericea* laukeliuose. Tarp daigų tankumo juose buvo nustatyti reikšmingi skirtumai (H = 5,88, p = 0,006).

Praardytuose laukeliuose tarp tirtų *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijų daigų tankumas reikšmingai skyrėsi (H = 12,53, p < 0,001). Panašūs dėsningumai nustatyti, išnagrinėjus daigų tankumą kontroliniuose laukeliuose (H = 22,9, p < 0,001). Palyginus daigų tankumą praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose poromis, nustatyta, kad tik Liūnelio populiacijoje tarp jų nustatytas reikšmingas skirtumas (z = 3,44, p < 0,05). *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose daigų tankumas praardytuose laukeliuose buvo nuo 0 iki 155 ± 242 daigų/m^2, o kontroliniuose – nuo 5 ± 22 iki 160 ± 230 daigų/m^2.

Cornus sanguinea subsp. *australis* populiacijose tarp daigų tankumo praardytuose laukeliuose ($H = 12{,}96$, $p < 0{,}05$) ir kontroliniuose laukeliuose ($H = 20{,}22$, $p < 0{,}001$) buvo reikšmingų skirtumų. Praardytuose laukeliuose *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose buvo nuo 5 ± 22 iki 125 ± 137 daigų/m^2 , o kontroliniuose laukeliuose buvo nuo 2 ± 41 iki 190 ± 180 daigų/m^2. Bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatai patvirtino hipotezę, kad dirvožemio paviršiaus praardymas turi įtakos *Cornus sanguinea* subsp. *australis* daigų tankumui, bet dirvožemio pažaidos kitų tirtų *Cornus* daigų tankumui reikšmingos įtakos neturėjo (12 lentelė).

12 lentelė. Dirvožemio praardymo poveikis daigų tankumui pagal bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatus. Tirtos *Cornus* buvo laikomos fiksuotu faktoriumi (f), o dirvožemio paviršiaus praardymas – atsitiktiniu faktoriumi (r). SE – standartinė paklaida, SD – standartinis nuokrypis.

Table 12. The effect of disturbance on seedling density according to the results of the generalised linear mixed model. Taxa were considered as a fixed factor (f) and soil surface disturbance was considered as a random factor (r). SE – standard error, SD – standard deviation.

Faktorius	Įvertis	SE	*z* reikšmė	*p* vertė	Dispersija	SD
f *Cornus alba*	0,5023	0,1162	4,32	< **0,001**		
f *Cornus sericea*	–1,9415	0,2121	–9,15	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	–0,5763	0,1470	–3,92	< **0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	0,0939	0,1225	0,77	0,44		
r Praardymas					0,0209	0,1446

Tiriamų *Cornus* augalų projekcinis padengimas reikšmingos įtakos turėjo tik *Cornus sanguinea* subsp. *australis* daigų tankumui, o kitų rūšių ir porūšių daigų tankumui projekcinis padengimas įtakos neturėjo (13 lentelė).

Sprendžiant pagal bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatus, tik *Cornus sanguinea* subsp. *australis* reagavo į dirvožemio paviršiaus praardymą, o tirto porūšio augalų projekcinis padengimas turėjo reikšmingos įtakos daigų tankumui.

Visų tirtų *Cornus* daigų tankumas skirtingose buveinėse statistiškai reikšmingai skyrėsi ($H = 161{,}8$, $p < 0{,}001$). Didžiausias daigų tankumas nustatytas krūmynų ir miško buveinėse (14 lentelė). Miškų buveinėse tirtų *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (5 ± 22 daigai/m^2) ir *Cornus sericea* (14 ± 44 daigai/m^2) praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose nustatytas reikšmingai mažesnis daigų tankumas negu *Cornus alba* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose, įsikūrusiose tokio paties tipo buveinėse.

13 lentelė. *Cornus* projekcinio padengimo poveikis daigų tankumui pagal bendrojo tiesinio mišriojo modelio rezultatus. Tirtos *Cornus* buvo laikomos fiksuotu faktoriumi (f), o *Cornus* projekcinis padengimas – atsitiktiniu faktoriumi (r). SE – standartinė paklaida, SD – standartinis nuokrypis.

Table 13. The effect of *Cornus* cover on seedling density according to the results of generalised linear mixed model. Taxa were considered as a fixed factor (f) and cover of *Cornus* was considered as a random factor (r). SE – standard error, SD – standard deviation.

Faktorius	Įvertis	SE	*z* reikšmė	*p* vertė	DispersijaSD	
f *Cornus alba*	0,821	0,265	3,10	**< 0,01**		
f *Cornus sericea*	–1,871	0,323	–5,79	**< 0,001**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*	–0,783	0,281	–2,78	**< 0,01**		
f *Cornus sanguinea* subsp. *australis*	0,164	0,273	0,60	0,5482		
r *Cornus* % padengimas					0,3891	0,6237

14 lentelė. Vidutinis daigų tankumas (m^2) tirtų *Cornus* skirtingose buveinėse, praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose. Skirtingos raidės rodo statistiškai reikšmingus skirtumus ($p < 0,05$), taikant Duno z testą. S – krūmynų buveinės; T – miškų buveinės; V – antropogeninės buveinės.

Table 14. Mean density of seedlings (m^2) of *Cornus* taxa in different habitats in disturbed and intact plots. Different letters indicate significant differences ($p < 0.05$) applying the Dunn's z-test. S – Heathlands, scrub and tundra; T – Forests and other wooded land; V – Vegetated human-made habitats.

Laukelio tipas ir taksonai	S	T	V
Praardyti laukeliai			
Cornus alba	218 ± 233^a	143 ± 155^a	50 ± 61^b
Cornus sericea	–	14 ± 44^a	5 ± 22^a
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*	56 ± 143^a	5 ± 22^b	–
Cornus sanguinea subsp. australis	125 ± 137^a	120 ± 147^a	65 ± 104^a
Kontroliniai laukeliai			
Cornus alba	190 ± 150^a	225 ± 218^a	70 ± 80^b
Cornus sericea	–	20 ± 43^a	5 ± 22^a
Cornus sanguinea subsp. sanguinea	118 ± 319^a	10 ± 30^a	–
Cornus sanguinea subsp. australis	160 ± 139^a	165 ± 195^a	115 ± 138^a

Visų antropogeninėse buveinėse tirtų *Cornus* populiacijose, išskyrus *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, daigų tankumas buvo mažiausias. Antropogeninėse buveinėse tirtų *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose daigų tankumas (115 ± 138 daigų/m^2) buvo reikšmingai didesnis negu kitų tirtų *Cornus* populiacijose, įsikūrusiose to paties tipo buveinėse.

3.4. *Cornus sanguinea* brandos amžiaus palyginimas

Išnagrinėjus derėti pradėjusių individų amžiaus duomenis, nustatyta, kad tarp vietovių buvo nustatyti statistiškai reikšmingi ($H = 67{,}64$, $p < 0{,}001$) skirtumai. Tarpusavyje palyginus tirtas *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijas, pagal ūglių amžių jos reikšmingai nesiskyrė. Tarpusavyje pagal amžių nesiskyrė ir tirtos *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijos. Abi tirtos *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijos pagal individų amžių reikšmingai skyrėsi nuo *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijų. Nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai derėti pradeda gerokai anksčiau negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($H = 65{,}84$, $p < 0{,}001$). Išanalizavus duomenis pagal pradėjusių derėti individų stiebo skersmenį, tarp populiacijų nustatyti reikšmingi skirtumai ($H = 88{,}20$, $p < 0{,}001$). Palyginimas poromis taip pat parodė, kad visos populiacijos pagal stiebo skersmenį reikšmingai skiriasi (15 lentelė).

15 lentelė. Tirtos *Cornus* (fiksuotas faktorius: f) ir buveinės (atsitiktinis faktorius: r) įtaka vaisius pradėjusių brandinti ūglių amžiui ir skersmeniui pagal dvikryptės įdėtinės dispersinės analizės rezultatus.

Table 15. Results of a two-way nested ANOVA analysis showing the effect of the taxon (fixed factor: f) and habitat (random factor: r) on the age and diameter of the shoots that had started fruiting.

Faktorius	Kvadratų suma	df	Vidutinis kvadratas	F	p
Ūglio amžius					
Taksonas (f)	76,80	1	76,80	168,30	**< 0,001**
Buveinė (r)	2,26	2	1,13	2,48	0,088
Vidinė sąveika	52,93	116	0,46		
Iš viso	132,00	119			
Ūglio skersmuo					
Taksonas (f)	737,55	1	737,55	357,00	**< 0,001**
Buveinė (r)	43,84	2	21,92	10,61	**< 0,001**
Vidinė sąveika	239,67	116	2,07		
Iš viso	1021,06	119			

Nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai pradeda derėti būdami reikšmingai mažesnio skersmens negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($H = 81{,}59$, $p < 0{,}001$).

Dvikryptės įdėtinės dispersinės analizės rezultatai parodė, kad porūšis turi reikšmingos įtakos derėti pradėjusių individų amžiui, o buveinės tipas individų derėjimo amžiui reikšmingos įtakos neturi (16 lentelė).

16 lentelė. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* jauniausių derančių ūglių amžiaus ir skersmens palyginimas tyrimo vietose (min – minimumas; max – maksimumas).

Table 16. A comparison of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*: age and diameter of the youngest fruiting shoots at the study sites

Porūšiai ir vietovės	Amžius (metai)			Ūglio skersmuo (mm)		
	min–max	vidurkis	mediana	min–max	vidurkis	mediana
Cornus sanguinea subsp. *australis*						
Kaišiadorys	3–6	$3{,}9 \pm 0{,}7^{a}$	4	5,0–8,8	$7{,}18 \pm 1{,}28^{a}$	7,7
Vievis	3–5	$3{,}5 \pm 0{,}6^{a}$	3	4,9–8,8	$6{,}01 \pm 0{,}90^{b}$	5,7
Iš viso	3–6	$3{,}7 \pm 0{,}7^{A}$	4	4,9–8,8	$6{,}60 \pm 1{,}24^{A}$	6,5
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*						
Piepaliai	4–6	$5{,}4 \pm 0{,}7^{b}$	5	7,5–13,0	$10{,}90 \pm 1{,}62^{c}$	11,3
Veliuona	4–6	$5{,}2 \pm 0{,}6^{b}$	5	8,0–14,6	$12{,}18 \pm 1{,}79^{d}$	12,5
Iš viso	4–6	$5{,}3 \pm 0{,}1^{B}$	5	7,5–14,6	$11{,}55 \pm 1{,}80^{B}$	11,9

Ūglio skersmeniui statistiškai reikšmingą įtaką daro abu faktoriai – porūšis ir buveinė. Vidutinio drėgnumo buveinėse abiejų porūšių ūglių skersmuo buvo didesnis negu sausose buveinėse ir nepriklausė nuo amžiaus. Pagal gautus rezultatus galima daryti išvadą, kad iš šaknų atžalų išaugę *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai pasiekia derėjimo amžių anksčiau ir būdami mažesnio skersmens negu tokios pačios kilmės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individai.

3.5. *Cornus* metinių rievių augimo palyginimas

Tyrimui panaudoti *Cornus* stiebai, sprendžiant pagal metinių rievių skaičių, buvo nuo 8 iki 21 metų amžiaus (17 lentelė). Tirtų svetimžemių *Cornus sanguinea* subsp. *australis* stiebų vidutinis amžius buvo 11,8 ± 2,4 metų, o vietinių *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* stiebai buvo 12,1 ± 2,3 metų amžiaus. *Cornus alba* ir *Cornus sericea* tirti stiebai atitinkamai buvo 10,0 ± 1,5 metų ir 10,4 ± 1,9 metų amžiaus.

17 lentelė. Tirtų *Cornus* individų amžiaus charakteristikos (min – minimumas; max – maksimumas).

Table 17. Characteristics of studied *Cornus* individuals (min – minimum; max – maximum).

Taksonas	Amžius min–max	Amžius vidurkis±SD	Skersmuo vidurkis±SD	Skersmuo min–max
Cornus alba	8–15	10,0 ± 1,5	35,9 ± 7,1	22,8–68,8
Cornus sericea	8–21	10,4 ± 1,9	37,9 ± 8,4	24,5–64,4
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*	9–19	12,1 ± 2,3	32,2 ± 6,8	20,5–49,4
Cornus sanguinea subsp. *australis*	8–20	11,8 ± 2,4	37,6 ± 8,4	21,6–61,2

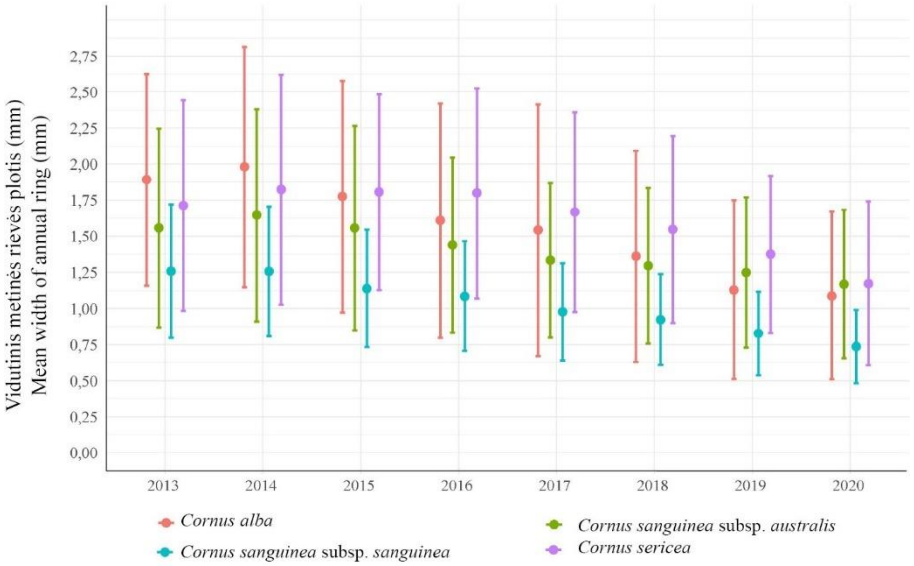
Įvertinus visų tirtų *Cornus* populiacijų metinių rievių plotį, tarp paeiliui einančių metų reikšmingų skirtumų nebuvo. *Cornus alba* individų metinių rievių plotis buvo nuo 1,09 ± 0,58 iki 1,98 ± 0,83 mm (16 pav.). Visose *Cornus alba* populiacijose tarp daugumos metų porų metinių rievių pločio skirtumų nebuvo, išskyrus tarp 2014 m. ir 2015 m. (Stjudento t testas, $t = 2,18$, $p = 0,05$) ir tarp 2018 m. ir 2019 m. ($t = 2,94$, $p = 0,05$).

Cornus sericea individų metinių rievių vidutinis plotis buvo nuo 1,17 ± 0,57 iki 2,09 ± 0,96 mm. Visose *Cornus sericea* populiacijose pagal metinių rievių plotį reikšmingi skirtumai nustatyti tarp 2018 m. ir 2019 m. ($t = 2,51$, $p = 0,05$) ir tarp 2019 m. ir 2020 m. ($t = 3,13$, $n = 150$, $p = 0,05$).

Įvertinus *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* metinį prieaugį, nustatyta, kad metinės rievės buvo siauriausios iš visų tirtų *Cornus* ir jų plotis buvo nuo 0,74 ± 0,25 iki 1,26 ± 0,46 mm. *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* vidutinis metinių rievių plotis skyrėsi tarp kelių metų porų: tarp 2014 m. ir 2015 m. ($t = 2,38$; $p < 0,05$), tarp 2016 m. ir 2017 m. ($t = 2,63$; $p < 0,05$), tarp 2018 m. ir 2019 m. ($t = 2,72$; $p < 0,05$) bei tarp 2019 m. ir 2020 m. ($t = 2,90$, $p < 0,05$).

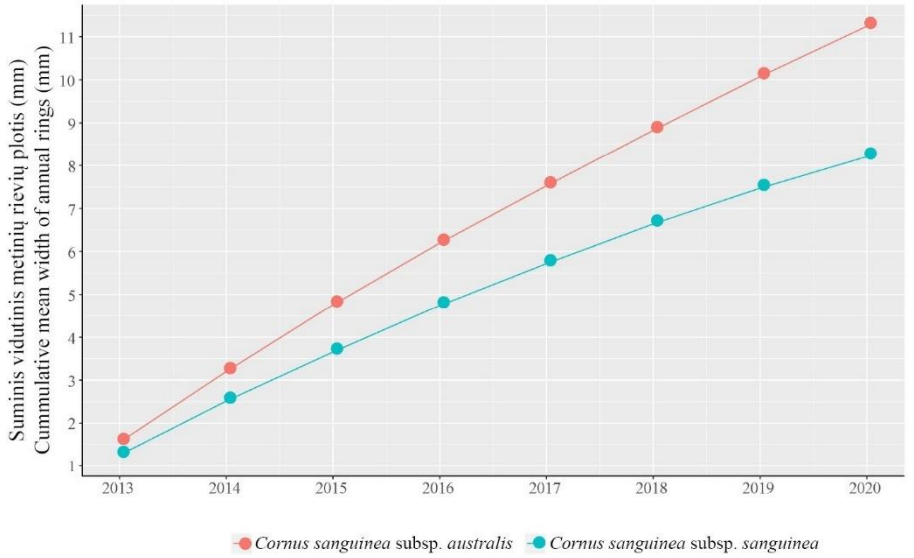
Cornus sanguinea subsp. *australis* populiacijose vidutinis metinis rievės plotis buvo nuo 1,17 ± 0,51 iki 1,64 ± 0,74 mm. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose nė tarp vienų metų porų reikšmingų skirtumų nebuvo. Panašus *Cornus sanguinea* subsp. *australis* metinių rievių plotis skirtingais metais rodo galimą šio taksono individų ekologinį plastiškumą ir silpną reakciją į meteorologinių sąlygų pokyčius skirtingais metais.

Suminio metinio rievių prieaugio palyginimo rezultatai parodė, kad svetimžemės *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai auga greičiau negu vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individai (17 pav.).



16 pav. Tirtų *Cornus* augimo vidurkiai 2013–2020 m. Vertikalios atkarpos rodo standartinį nuokrypį (SD).

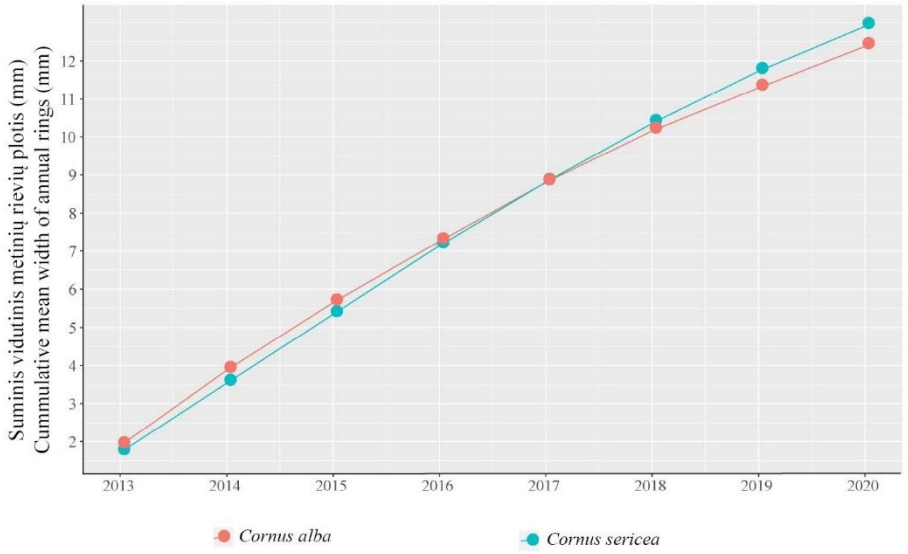
Fig. 16. Growth patterns of studied taxa in 2013–2020. Vertical bars indicate standard deviation (SD).



17 pav. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* suminis metinių rievių prieaugis 2013–2020 m.

Fig. 17. Cumulative radial growth of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* in 2013–2020.

Dviejų svetimžemių *Cornus alba* ir *Cornus sericea* individų metinių rievių prieaugio dėsningumai buvo panašūs. Šių rūšių metinio prieaugio vidurkiai ir bendra suminio prieaugio tendencija reikšmingai nesiskyrė (18 pav.).



18 pav. *Cornus sericea* ir *Cornus alba* suminis metinių rievių prieaugis 2013–2020 m.

Fig. 18. Cumulative radial growth of *Cornus sericea* and *Cornus alba* in 2013–2020.

Dvikryptės dispersinės analizės rezultatai atskleidė, kad tirtos *Cornus* (fiksuotas faktorius; f) turėjo reikšmingos įtakos visų tirtų *Cornus* metinių rievių pločiui (18 lentelė). Metai (atsitiktinis faktorius; r) taip pat turėjo reikšmingos įtakos visų tirtų *Cornus* metinių rievių pločiui. Taksono ir metų sąveika taip pat darė reikšmingą poveikį metinių rievių pločiui.

Remiantis dvikryptės dispersinės analizės duomenimis (19 lentelė), *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose vietovė (atsitiktinis faktorius; r) reikšmingos įtakos metinių rievių pločiui neturėjo. Metai darė reikšmingą poveikį *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* metinių rievių prieaugiui, tačiau šių faktorių sąveika nebuvo reikšminga. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose vietovės ir metų poveikis bei šių faktorių sąveika buvo reikšmingi (19 lentelė). *Cornus alba* populiacijose vietovė (atsitiktinis faktorius; r) ir metai (atsitiktinis faktorius; r) turėjo reikšmingos įtakos metinių rievių pločiui (20 lentelė).

18 lentelė. Tirtų *Cornus* (fiksuotas faktorius; f) ir metų (atsitiktinis faktorius; r) įtaka *Cornus* metinių rievių pločiui pagal dvikryptės įdėtinės dispersinės analizės rezultatus.

Table 18. Results of a two-way nested ANOVA analysis showing the effect of the taxon (fixed factor; f) and year (random factor; r) on the annual ring width of all *Cornus* taxa.

Faktorius	Kvadratų suma	df	Vidutinis kvadratas	F	p
Taksonas (f)	245,48	3	81,83	57,98	< **0,001**
Metai (r)	213,72	7	30,53	21,64	< **0,001**
Sąveika	29,63	21	1,41	3,68	< **0,001**
Vidinė sąveika	1820,45	4746	0,38		
Iš viso	2309,28	4777			

19 lentelė. Atsitiktinių faktorių (vietovės ir metų; r) įtaka *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* metinių rievių prieaugiui pagal dvikryptės įdėtinės dispersinės analizės rezultatus su atsitiktiniais efektais.

Table 19. Influence of random factors (site and year; r) on annual ring width of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* according to two-way ANOVA with random effects.

Faktorius	Kvadratų suma	df	Vidutinis kvadratas	F	p
Cornus	*sanguinea*	subsp.	*sanguinea*		
Vietovė (r)	0,12	4	0,028	0,243	0,914
Metai (r)	38,90	7	5,56	46,86	< **0,001**
Sąveika	3,32	28	0,12	0,87	0,658
Vidinė sąveika	157,78	1160	0,13		
Visa	200,11	1199			
Cornus	*sanguinea*	subsp.	*australis*		
Vietovė (r)	59,03	4	14,76	10,20	< **0,001**
Metai (r)	30,25	7	4,32	2,99	< **0,004**
Sąveika	40,51	28	1,45	4,86	< **0,001**
Vidinė sąveika	345,70	1160	0,30		
Visa	475,51	1199			

Šių faktorių sąveika irgi buvo reikšminga. Panašūs rezultatai gauti įvertinus *Cornus sericea* populiacijas pagal atsitiktinius faktorius. Sprendžiant pagal analizės rezultatus, abiejų rūšių metinių rievių prieaugiui įtakos turėjo vietos meteorologinės sąlygos.

20 lentelė. Atsitiktinių faktorių (vietovės ir metų; r) įtaka *Cornus alba* ir *Cornus sericea* metinių rievių prieaugiui pagal dvikryptės įdėtinės dispersinės analizės rezultatus.

Table 20. Influence of random factors (site and year; r) on annual ring width of *Cornus alba* and *Cornus sericea* according to two-way ANOVA.

Faktorius	Kvadratų suma	df	Vidutinis kvadratas	F	p
Cornus alba					
Vietovė (r)	96,08	4	24,02	14,67	< **0,001**
Metai (r)	117,38	7	16,77	10,24	< **0,001**
Sąveika	45,85	28	1,64	3,55	< **0,001**
Vidinė sąveika	535,11	1160	0,46		
Visa	794,43	1199			
Cornus sericea					
Vietovė (r)	30,36	4	7,59	11,76	< **0,001**
Metai (r)	56,82	7	8,11	12,57	< **0,001**
Sąveika	18,08	28	0,65	1,50	< **0,05**
Vidinė sąveika	488,50	1138	0,43		
Visa	593,76	1177			

Atlikus principinę komponenčių analizę nustatyta, kad pirmoji komponentė (PC1), apimanti nagrinėtus meteorologinius veiksnius ir dirvožemio agrocheminę sudėtį, paaiškina 65,67 % (tikrinė reikšmė: 4,60) metinių rievių pločio sklaidos, o antroji komponentė paaiškina 25,63 % (tikrinė reikšmė: 1,79) sklaidos (21 lentelė).

21 lentelė. Meteorologinių veiksnių ir dirvožemio agrocheminių savybių poveikio *Cornus* medienos rievių pločiui principinių komponenčių analizės rezultatai.

Table 21. Results of principal component analysis on impact of metorological and soil agrochemical properties on *Cornus* annual ring width.

Komponentės	PC1	PC2
Metinės rievės plotis	0,936	-0,040
Vidutinė vasaros temperatūra	0,942	0,001
Vidutinė pavasario temperatūra	0,981	0,030
Metinis kritulių kiekis	-0,394	-0,832
P_2O_5 mg/kg	-0,008	0,915
K_2O mg/kg	-0,860	0,499
Min. N. mg/kg	-0,987	-0,116

Nustatyta, kad aukštesnė pavasario ir vasaros temperatūra, turėjo teigiamos įtakos tirtų *Cornus* individų metinių rievių pločiui. Didesnis metinis kritulių kiekis turėjo silpnos neigiamos įtakos tirtų *Cornus* individų metinių rievių pločiui.

Įvertinus dirvožemio agrocheminės sudėties įtaką tirtų *Cornus* metinių rievių prieaugiui, nustatyta, kad didesnis kalio ir mineralinio azoto kiekis dirvožemyje daro neigiamą įtaką, o kiti tirti dirvožemio agrocheminiai parametrai reikšmingos įtakos neturi (21 lentelė). *Cornus* metinio rievių prieaugio atsakas į meteorologines ir agrochemines sąlygas rodo šių rūšių ir porūšių ekologinį plastiškumą ir prisitaikymą prie vietos sąlygų. Greitesnis svetimžemių *Cornus* genties augalų augimas už vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* augimą yra viena iš svetimžemių rūšių invazyvumą lemiančių savybių.

3.6. Poveikis vietiniams augalams

Iš viso išanalizuota po 30 bendrijų aprašymų su kiekvienu *Cornus sanguinea* porūšiu. Statistiškai reikšmingų skirtumų tarp medžių, žolių ir samanų projekcinio padengimo bendrijose su tirtais *Cornus sanguinea* porūšiais nebuvo (22 lentelė).

22 lentelė. Augalų bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* charakteristikų (vidurkis ± SD) palyginimas (* – $p < 0,05$; *** – $p < 0,001$; ns – nereikšmingas).

Table 22. Comparison of the characteristics (mean ± SD) of plant communities with *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (* – $p < 0.05$; *** – $p < 0.001$; ns – not significant).

Parametras	Visi aprašymai	
	Cornus sanguinea	
Projekcinis padengimas	subsp. *australis*	subsp. *sanguinea*
Cornus sanguinea (%)	$56,6 \pm 21,6^{ns}$	$63,5 \pm 23,5^{ns}$
Medžių padengimas (%)	$37,2 \pm 25,7^{ns}$	$31,6 \pm 30,7^{ns}$
Krūmų padengimas (%)	$64,7 \pm 24,9^{*}$	$78,1 \pm 17,1^{*}$
Žolių padengimas (%)	$38,5 \pm 31,8^{ns}$	$42,1 \pm 28,0^{ns}$
Samanų padengimas (%)	$13,7 \pm 20,3^{ns}$	$26,1 \pm 30,8^{ns}$
Bendras augalų rūšių skaičius	$22,6 \pm 8,2^{ns}$	$24,6 \pm 6,4^{ns}$
Vietinių induočių augalų rūšių skaičius	$15,4 \pm 8,8^{***}$	$22,7 \pm 6,2^{***}$

Parametras	Visi aprašymai	
	Cornus sanguinea	
Projekcinis padengimas	subsp. *australis*	subsp. *sanguinea*
Bendras sumedėjusių augalų rūšių skaičius	$8,2 \pm 4,3^{ns}$	$7,0 \pm 2,7^{ns}$
Bendras žolinių augalų rūšių skaičius	$12,9 \pm 6,8^{*}$	$15,8 \pm 5,8^{*}$
Svetimžemių augalų rūšių skaičius	$3,5 \pm 1,5^{***}$	$0,6 \pm 1,0^{***}$
Svetimžemių sumedėjusių augalų rūšių skaičius	$3,1 \pm 1,6^{***}$	$0,3 \pm 0,5^{***}$
Svetimžemių žolinių augalų rūšių skaičius	$0,4 \pm 0,7^{ns}$	$0,4 \pm 0,6^{ns}$
Samanų rūšių skaičius	$1,5 \pm 1,5^{ns}$	$1,2 \pm 1,6^{ns}$

Krūmų projekcinis padengimas buvo reikšmingai didesnis bendrijose su vietine *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* negu bendrijose su svetimžeme *Cornus sanguinea* subsp. *australis*.

23 lentelė. Tirtų augalų bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* charakteristikų (vidurkis ± SD) palyginimas (*– $p < 0,05$; ***– $p < 0,001$; ns – nereikšminga).

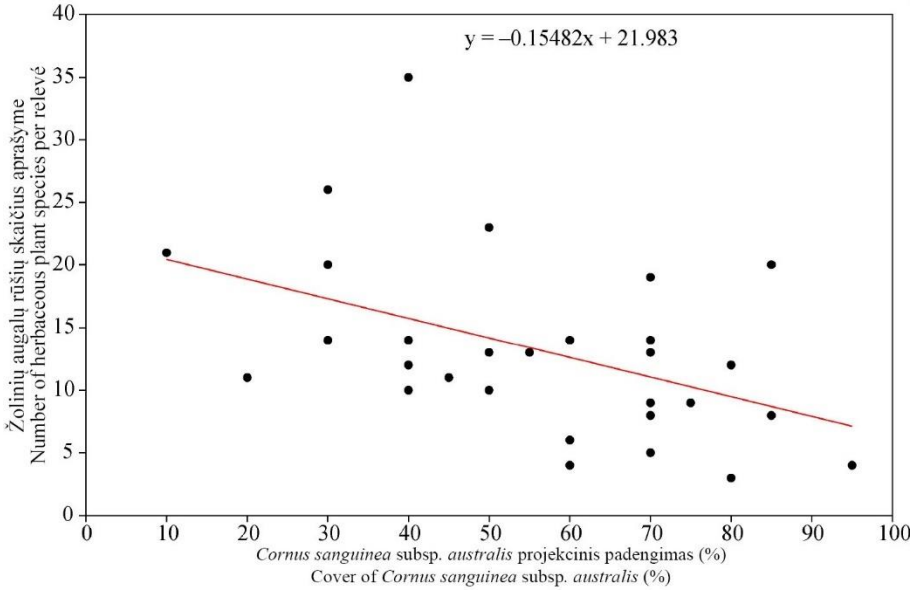
Table 23. Statistical comparison of the characteristics (mean ± SD) of plant communities with *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (* – $p < 0.05$; *** – $p < 0.001$; ns – not significant).

Bendrijos požymiai	Miško buveinės	Krūmynai	Miško buveinės	Krūmynai
	subsp. *australis*		subsp. *sanguinea*	
Cornus padengimas (%)	$59,2 \pm 21,2^{a}$	$52,3 \pm 22,6^{a}$	$65,9 \pm 24,2^{a}$	$60,7 \pm 23,0^{a}$
Medžių padengimas (%)	$53,7 \pm 14,9^{a}$	$8,6 \pm 10,0^{b}$	$57,3 \pm 14,5^{a}$	$0,4 \pm 1,3^{c}$
Krūmų padengimas (%)	$65,8 \pm 26,1^{a}$	$62,7 \pm 23,7^{a}$	$76,5 \pm 19,0^{a}$	$80,0 \pm 14,8^{a}$
Žolių padengimas (%)	$32,0 \pm 29,1^{a}$	$49,6 \pm 34,4^{ab}$	$31,7 \pm 22,9^{a}$	$54,6 \pm 29,2^{b}$
Samanų padengimas (%)	$13,2 \pm 17,9^{a}$	$14,6 \pm 24,9^{a}$	$22,2 \pm 27,9^{a}$	$30,8 \pm 34,4^{a}$
Bendras augalų rūšių skaičius	$22,9 \pm 7,6^{a}$	$22,2 \pm 9,5^{a}$	$23,4 \pm 7,1^{a}$	$26,1 \pm 5,3^{a}$

Bendrijos požymiai	Miško buveinės	Krūmynai	Miško buveinės	Krūmynai
	subsp. *australis*		subsp. *sanguinea*	
Vietinių induočių augalų rūšių skaičius	15,9 ± 6,4^{ns}	14,4 ±12,1^{ns}	21,5 ± 6,7 ^{ns}	24,1 ± 5,3 ^{ns}
Bendras sumedėjusių augalų rūšių skaičius	9,9 ± 4,1^{a}	5,3 ± 2,9^{b}	8,3 ± 2,5^{a}	5,4 ± 2,0^{b}
Bendras žolinių augalų rūšių skaičius	11,6 ± 5,0^{a}	15,3 ± 8,9^{ab}	13,0 ± 4,7^{a}	19,2 ± 5,3^{b}
Svetimžemių augalų rūšių skaičius	3,8 ± 1,6^{a}	2,9 ± 1,4^{a}	0,5 ± 0,9^{b}	0,8 ± 1,2^{b}
Svetimžemių sumedėjusių augalų rūšių skaičius	3,6 ± 1,6^{a}	2,3 ± 1,0^{b}	0,2 ± 0,4^{c}	0,4 ± 0,6^{c}
Svetimžemių žolinių augalų rūšių skaičius	0,3 ± 0,4^{a}	0,6 ± 1,0^{a}	0,3 ± 0,6^{a}	0,4 ± 0,8^{a}
Samanų rūšių skaičius	1,4 ± 1,5^{a}	1,6 ± 1,6^{a}	1,6 ± 1,6^{a}	0,7 ± 1,3^{a}

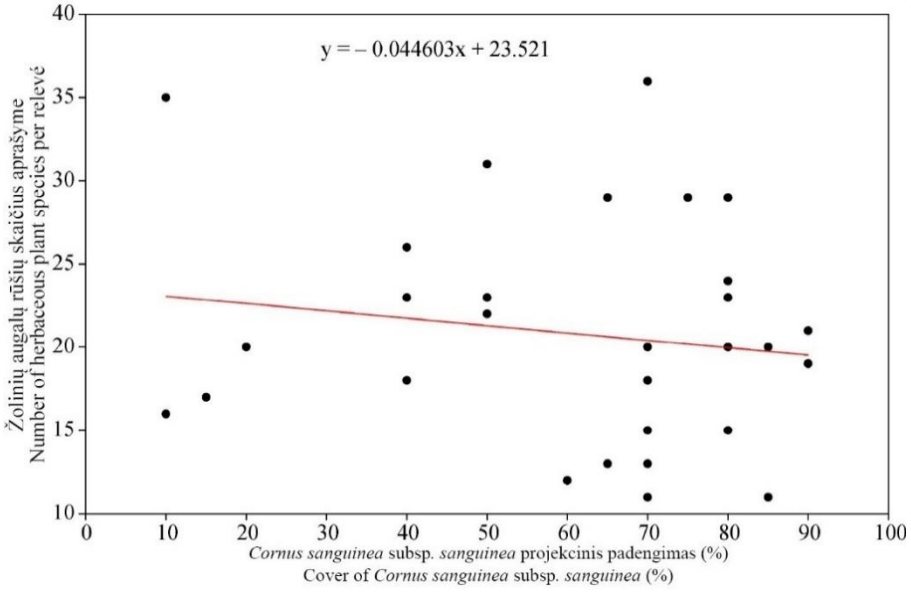
Bendrijose su svetimžeme *Cornus sanguinea* subsp. *australis* iš viso užregistruota 160 augalų rūšių, o bendrijose su vietine *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* – 170 augalų rūšių. Atskiruose bendrijų aprašymuose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* buvo nuo 8 iki 45 augalų rūšių, o su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* buvo nuo 11 iki 36 augalų rūšių. Bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* aprašyme vidutiniškai buvo 22,6 ± 8,2 (mediana 21) rūšys, o bendrijoje su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* vidutiniškai 24,6 ± 6,4 (mediana 24) rūšių. Reikšmingų rūšių skaičiaus skirtumų tarp bendrijų su tirtais porūšiais nenustatyta ($U = 359,0$; $p = 0,129$).

Nustatytas vidutinio stiprumo neigiamas, statistiškai reikšmingas ryšys tarp *Cornus sanguinea* subsp. *australis* projekcinio padengimo ir žolinių augalų rūšių skaičiaus tirtose bendrijose ($r = -0,47$; $p < 0,05$; $r^2 = 0,22$) (19 pav.). Ryšys tarp vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* projekcinio padengimo ir žolinių augalų rūšių skaičiaus bendrijose buvo labai silpnas ir statistiškai nereikšmingas ($r = -0,15$; $p = 0,42$; $r^2 = 0,02$) (20 pav.).



19 pav. Ryšys tarp *Cornus sanguinea* subsp. *australis* projekcinio padengimo ir žolinių augalų rūšių skaičiaus, užregistruotų viename aprašyme.

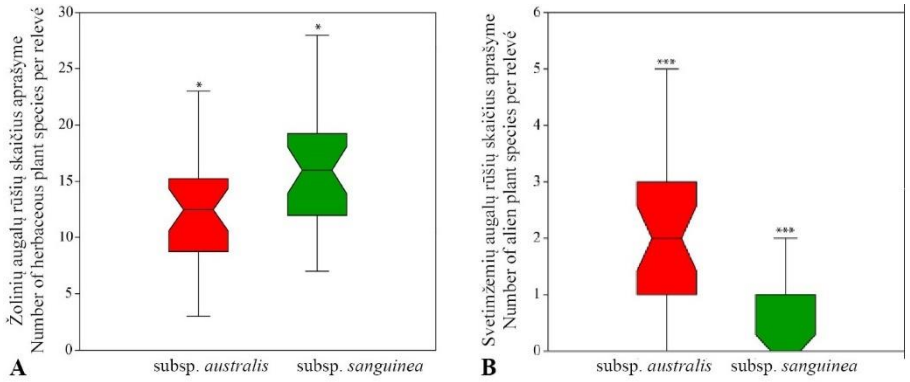
Fig. 19. Relationship between the coverage of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and herbaceous plant species per relevé.



20 pav. Ryšys tarp *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* projekcinio padengimo ir žolinių augalų rūšių skaičiaus, užregistruotų viename aprašyme.

Fig 20. Relationship between the coverage of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and herbaceous plant species per relevé.

Bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* buvo didesnė žolinių augalų rūšių įvairovė negu bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis*. Be to, bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* buvo daugiau svetimžemių augalų rūšių negu bendrijose su vietine *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (21 pav.).



21 pav. Diagramos, kuriose lyginamas (A) žolinių augalų rūšių skaičius (U = 315; p = 0,03) ir (B) svetimžemių augalų rūšių skaičius viename aprašyme (U = 151; p < 0,001) (vidurkis ± SD) *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* bendrijose (* – p < 0.05; *** – p < 0.001).

Fig. 21. Box plots comparing (A) number of herbaceous species (U = 315; p = 0.03) and (B) number of alien species (U = 151; p < 0.001) per relevé (mean ± SD) at sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (* – p < 0.05; *** – p < 0.001).

Bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* svetimžemių sumedėjusių ir žolinių augalų rūšys sudarė nuo 0 iki 30,0 % (nuo 0 iki 7 rūšių vienoje bendrijoje). Svetimžemių augalų rūšių buvo rasta 93,3% bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (24 lentelė). Dvylikos bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* aprašymuose, kurie sudarė 40 % visų bendrijų aprašymų, buvo svetimžemių rūšių. Bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* dažniausios svetimžemės rūšys buvo *Physocarpus opulifolius* (L.) Maxim. (aptikta 26,7 % tirtų bendrijų), *Acer negundo* L. (16,7 %), *Amelanchier spicata* (13,3 %), *Ligustrum vulgare* (13,3 %) ir *Impatiens parviflora* DC. (13,3 %.). Svetimžemių rūšių projekcinis padengimas bendrijose buvo gana įvairus: *Physocarpus opulifolius* dengė nuo 0,5 % iki 30 %, *Acer negundo* projekcinis padengimas buvo nuo 5 % iki 15 %, o *Impatiens parviflora* – nuo 10 % iki 25 %. Bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* dažniausios svetimžemės rūšys buvo *Impatiens parviflora* (užregistruota 16,7 % tirtų bendrijų) ir *Ligustrum vulgare* (10,0 %).

24 lentelė. Dažniausios rūšys bendrijų su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* aprašymuose.

Table 24. The most frequent species in relevés with *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

Rūšys	Miško buveinės		Krūmynai	
	subsp. *australis*	subsp. *sanguinea*	subsp. *australis*	subsp. *sanguinea*
Aprašymų skaičius	n = 19	n = 16	n = 11	n = 14
Medžių ardas				
Acer platanoides	47	18	0	0
Krūmų ardas				
Cornus sanguinea subsp. *australis*	100	0	100	0
Cornus sanguinea subsp. *sanguinea*	0	100	0	100
Prunus padus	47	59	18	43
Acer platanoides	42	47	27	21
Sorbus aucuparia	42	6	27	21
Corylus avellana	32	59	0	21
Euonymus europaeus	21	12	9	64
Lonicera xylosteum	16	41	9	14
Rhamnus cathartica	11	29	0	50
Žolinių augalų ardas				
Veronica chamaedrys	58	31	64	36
Geum urbanum	53	31	18	21
Rubus caesius	53	63	18	36
Galium aparine	42	19	18	7
Aegopodium podagraria	32	44	9	36
Carex hirta	26	19	45	7
Calamagrostis epigejos	21	13	55	29
Taraxacum officinale	21	6	55	14
Vicia cracca	21	0	45	36
Equisetum arvense	11	31	55	43
Dactylis glomerata	11	0	45	21
Poa pratensis	11	0	45	43
Agrimonia eupatoria	0	6	0	43
Briza media	0	0	0	43
Medicago falcata	0	0	9	43

Impatiens parviflora projekcinis padengimas šiose bendrijose buvo nuo 1 % iki 10 %, o *Ligustrum vulgare* – nuo 0,5 % iki 1 %. Bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* neretai augo svetimžemių sumedėjusių rūšių augalai (*Acer negundo* L., *Fraxinus americana* L. ir *Fraxinus pennsylvanica* Marshall.).

Cornus sanguinea subsp. *sanguinea* bendrijose aptiktos sausoms pievoms būdingos rūšys, tokios kaip *Agrimonia eupatoria* L., *Briza media* L. ir *Medicago falcata* L. Iš to galima spręsti, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* natūraliomis sąlygomis auga termofiliniuose šlaituose ir stepinėse pievose. *Cornus sanguinea* subsp. *australis* skverbimasis į įvairias bendrijas rodo šios didelį ekologinį plastiškumą ir spartų rūšies plitimą.

Išnagrinėjus bendrijų su *Cornus sericea* aprašymus, nustatyta, kad dažniausiai ji auga aliuviniuose miškuose, kuriuose vyrauja *Alnus glutinosa*. Tokiuose medynuose *Cornus sericea* vyrauja krūmų arde. *Cornus sericea* plinta upių pakrantėse arba miškuose, kuriuose nuolat drėgnas dirvožemis. Viename bendrijų su *Cornus sericea* aprašyme buvo nuo 7 iki 49 rūšių, o vienoje bendrijoje buvo aptikta vidutiniškai 19,8 ± 10,1 rūšių (25 lentelė).

25 lentelė. Tirtų bendrijų su *Cornus sericea* charakteristikos.

Table 25. Characteristics of communities with *Cornus sericea*.

Bendrijos požymiai	Vidurkis	Min-max
Bendras rūšių skaičius	19,8 ± 10,1	7–49
Bendras sumedėjusių augalų rūšių skaičius	7,4 ± 4,3	2–17
Bendras žolinių augalų rūšių skaičius	10,6 ± 6,4	2–27
Samanų rūšių skaičius	1,8 ± 2,0	0–7
Bendras svetimžemių augalų rūšių skaičius	1,3 ± 1,6	0–6
Svetimžemių žolinių augalų rūšių skaičius	0,4 ± 0,9	0–4
Svetimžemių sumedėjusių augalų rūšių skaičius	0,9 ± 1,2	0–4

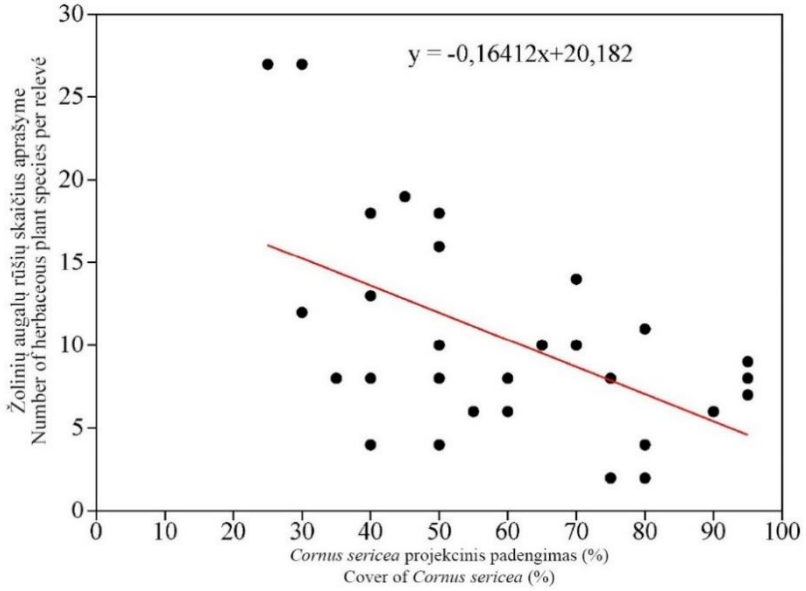
Bendrijose su *Cornus sericea* svetimžemės rūšys aptiktos dešimtyje aprašymų, kurie sudarė 30 % visų tirtų bendrijų aprašymų. Bendrijų aprašymuose buvo nuo 1 iki 6 svetimžemių rūšių. Neretai buvo aptinkami svetimžemiai krūmai (vienoje bendrijoje nuo 1 iki 4 rūšių). Bendrijų su *Cornus sericea* aprašymuose buvo nuo 1 iki 4 svetimžemių žolinių augalų rūšių. Dažniausiai pasitaikanti svetimžemė sumedėjusių augalų rūšis buvo *Salix fragilis* (užregistruota 16,7 % iš visų bendrijų aprašymų), o žolių arde dažniausia svetimžemė žolinių augalų rūšis buvo *Impatiens parviflora* DC. (užregistruota 20 % iš visų bendrijų aprašymų) (26 lentelė).

26 lentelė. Dažniausios rūšys bendrijų su *Cornus sericea* aprašymuose.

Table 26. The most frequent species in relevés with *Cornus sericea*.

Medžių ardas	Dažnumas	Žolinių augalų ardas	Dažnumas
Rūšys		Rūšys	
Alnus glutinosa	43	*Urtica dioica*	40
Krūmų ardas		*Aegopodium podagraria*	30
Cornus sericea	100	*Lysimachia vulgaris*	30
Prunus padus	57	*Glechoma hederacea*	27
Acer platanoides	33	*Geum urbanum*	27
Alnus glutinosa	33	*Rubus idaeus*	27
Sorbus aucuparia	30	*Filipendula ulmaria*	23
Frangula alnus	27	*Geum rivale*	23
Ribes nigrum	23	*Humulus lupulus*	23
Fraxinus excelsior	23	*Rubus caesius*	23
		Solanum dulcamara	23

Nustatytas neigiamas vidutinio stiprumo ryšys tarp *Cornus sericea* projekcinio padengimo ir žolinių augalų rūšių skaičiaus bendrijoje ($r = –0,52$, $p < 0,005$, $n = 30$) (22 pav.).



22 pav. Ryšys tarp *Cornus sericea* projekcinio padengimo ir bendrijos aprašyme užregistruotų žolinių augalų rūšių skaičiaus.

Fig. 22. Relationship between the coverage of *Cornus sericea* and number of species per relevé.

Nustatytas neigiamas ryšys ($r = –0,45$; $p = 0,014$) tarp *Cornus sericea* ir žolinių augalų rūšių projekcinio padengimo, todėl galima teigti, kad *Cornus sericea* turi įtakos žolių projekciniam padengimui.

4. DISKUSIJA

4.1. Įvairovė, paplitimas ir ekologija

Lietuvoje dabar aptinkamos šešios *Cornus* genties rūšys (*Cornus alba*, *Cornus alternifolia*, *Cornus amomum*, *Cornus mas*, *Cornus sanguinea*, *Cornus sericea*), iš kurių vienai atstovauja du porūšiai (*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*). Tik vienas vienos rūšies porūšis yra savaiminis, o kitų rūšių augalai šalyje yra svetimžemiai. Lietuvoje, palyginti su kitomis Europos šalimis, aptinkama daugiausia svetimžemių *Cornus* genties atstovų.

Cornus mas vidutinio klimato regionuose, įskaitant Lietuvą (Navasaitis, 2008), yra plačiai auginamas vaisinis ir dekoratyvinis augalas (Da Ronch et al., 2016; Caudullo et al., 2017). Nepaisant to, *Cornus mas* retai aptinkama sulaukėjusi. Natūralizavusių šios rūšies populiacijų aptikta Jungtinėje Karalystėje, Švedijoje, Norvegijoje (Caudullo et al., 2017) ir Šiaurės Amerikoje (Ebinger, McClain, 1997). Visose šalyse, kuriose *Cornus mas* buvo aptikta sulaukėjusi, ji nelaikoma invazyvumo požymių turinčia rūšimi (Ebinger, McClain, 1997; Gederaas et al., 2012; Caudullo et al., 2017). Lietuvos klimato sąlygos palankios *Cornus mas* plisti ir natūralizuotis, bet, nepaisant to, yra maža tikimybė, kad ji kada nors šalyje plačiai paplistų ir taptų invazinė. Todėl dekoratyvi *Cornus mas* galėtų būti dažniau naudojama miestų ir gyvenviečių želdynuose.

Cornus alternifolia yra retai auginamas dekoratyvinis krūmas arba nedidelis medis. Lietuvoje ji aptikta vienoje augavietėje. Manoma, kad *Cornus alternifolia* sėklų į buveinę, kurioje ji buvo aptikta, atnešė paukščiai nuo brandžių individų, augančių Vilniaus universiteto Botanikos sodo teritorijoje, atviroje vietoje tvenkinio pakraštyje. Atstumas nuo spėjamo *Cornus alternifolia* sėklų šaltinio iki jaunų individų alksnyne buvo nuo 10 m iki 100 m. Sodo teritorijoje auginamo brandaus *Cornus alternifolia* individo prinokusius vaisius 2019 m. rugsėjo pradžioje paukščiai jau buvo nulesę.

Cornus alternifolia natūraliame areale Šiaurės Amerikoje auga lapuočių, spygliuočių arba mišriuosiuose miškuose, dažnai vidutinio drėgnumo arba sauso priemolio dirvožemiuose (Murrell, Poindexter, 2016). Lietuvoje aptikta sulaukėjusi šios rūšies populiacija įsikūrusi aliuviniame miške, kuriame vyrauja plačialapiai medžiai. Lenkijoje *Cornus alternifolia* plinta spygliuočių ir lapuočių medžių želdynuose (Dyderski et al., 2017). Slovakijoje ji aptikta antropogenizuotoje buveinėje (Medvecká et al., 2012). Dabar *Cornus alternifolia* Europoje reta, bet tikėtina, kad ji toliau plis ir natūralizuosis. Manoma, kad Baltijos regione *Cornus alternifolia* lėtai plinta dėl to, kad ji

retai auginama dekoratyviniuose želdynuose (Navasaitis, 2008; Laiviņš et al., 2009). Tikėtina, kad ateityje Lietuvoje diasporų spaudimas didės, nes šios rūšies augalais prekiauja keli šalies medelynai.

Duomenų apie *Cornus amomum* paplitimą Europoje nėra, tačiau gali būti, kad ji likusi nepastebėta. Vaisių neturinčius arba su neprinokusiais vaisiais *Cornus amomum* krūmus gana sunku pastebėti, nes jie panašūs į *Cornus alba* arba *Cornus sericea*, ypač jeigu *Cornus amomum* įsimaišiusi į didelius ir tankius jų sąžalynus. *Cornus amomum* lengvai atpažįstama pagal tankiomis kekėmis susitelkusius ryškiai mėlynus vaisius ir blizgius lapus. *Cornus amomum* natūraliame areale auga aliuviniuose miškuose, drėgnose pievose, upių ir upelių pakrantėse, pelkėse ir kitose drėgnose buveinėse (Wilson, 1964; Murrell, Poindexter, 2016). Lietuvoje sulaukėjusi šios rūšies populiacija aptikta drėgnoje, periodiškai užliejamoje vandens telkinio pakrantės krūmynų bendrijoje. *Cornus amomum* Lietuvoje auga panašioje buveinėje kaip ir natūraliame areale, dėl to padidėja šių krūmų tolesnio plitimo į natūralias buveines rizika.

Lietuvoje *Cornus alba* pradėjo plisti XX a. aštuntajame dešimtmetyje. Ši rūšis Europoje galimai paplitusi gerokai plačiau, tačiau dėl panašumo į *Cornus sericea* gali likti nepastebėta (Jonsell, 2010). Čekijoje *Cornus alba* sulaukėjusi aptikta XXI a. pradžioje (Pyšek et al., 2022), nors dabar yra paplitusi plačiau negu *Cornus sericea*, kuri sulaukėjusi pirmą kartą aptikta 1900 m. *Cornus alba* įsikuria įvairiose buveinėse, tačiau dažniausiai aptinkama drėgnose pievose, upių pakrantėse, gana dažnai įsikuria įvairiose antropogeninėse buveinėse. Pavyzdžiui, Norvegijoje ir Švedijoje *Cornus alba* plinta pakelėse (Follak et al., 2018). Čekijos autorių nuomone, ši rūšis pradėjo plisti per pastaruosius du dešimtmečius, o dabar dideli *Cornus alba* sąžalynai aptinkami didžiųjų miestų apylinkėse (Pyšek et al., 2022). *Cornus alba* invazine rūšimi laikoma Latvijoje (Evarte-Bundere et al., 2022). Lietuvoje *Cornus alba* yra natūralizavusi, plintanti ir invazyvumo požymių turinti svetimžemė rūšis.

Cornus sericea Lietuvoje yra labiausiai paplitusi *Cornus* genties rūšis, aptinkama visoje šalies teritorijoje. *Cornus sericea* dažnai auginama želdynuose, todėl ji plačiai paplitusi ne tik Lietuvoje, bet ir visoje Europoje. Ji dažna ir paplitusi natūraliose buveinėse Šiaurės (Jonsell, 2010; Tyler et al., 2015; Kurtto et al., 2019), Vidurio (Medvecká et al., 2012; Pyšek et al., 2022) ir Pietų Europoje (Bačič et al., 2015). Apie *Cornus sericea* invazyvumą ir intensyvų plitimą Vakarų Europoje buvo pranešta jau prieš tris dešimtmečius (Kelly, 1990). Tiek natūraliame, tiek antropogeniniame areale *Cornus sericea* įsikuria įvairiose buveinėse, tačiau prieraiši drėgnam dirvožemiui, todėl yra aptinkama vandens telkinių pakrantėse, aliuvinuose miškuose, pelkėse (Kelly, 1990; Bačič et al., 2015; Bomanowska et al., 2019). Lietuvoje taip pat

aptinkama įvairiose buveinėse, bet gausiausius sąžalynus sudaro drėgnose buveinėse: aliuviniuose miškuose, upių ir ežerų pakrantėse, šaltiniuotuose vietose. *Cornus sericea* dauginasi sėklomis ir vegetatyviniu būdu (Charles-Dominque et al., 2010). Prie jos intensyvaus plitimo iš želdynų prisideda paukščiai, kurie lesa vaisius ir išplatina sėklas į gamtines buveines.

Lietuvoje pirmasis *Cornus sanguinea* subsp. *australis* herbariumo pavyzdys surinktas 1940 m., tačiau nebuvo nustatyta, kokiam porūšiui jis priklauso (Gudžinskas, Petrulaitis, 2021). Šio porūšio plitimas šalyje pastebėtas tik neseniai ir dabartinis paplitimas yra kelis dešimtmečius trukusios kriptinės invazijos rezultatas. Remiantis negausiais duomenimis, galima daryti prielaidą, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* Lietuvoje nuo XX a. ketvirtojo dešimtmečio buvo sodinamas palei geležinkelius ir kelius. Yra duomenų, kad kitose Europos šalyse *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ilgą laiką buvo sodinama palei geležinkelius ir kelius (pavyzdžiui, Belgijoje, Vokietijoje, Ukrainoje) ir vėliau pradėjo plisti antropogeninėse, pusiau natūraliose ir natūraliose buveinėse (Verloove, 2011; Riebl et al., 2017; Shynder, Negrash, 2021; Orlov et al., 2022). Daroma prielaida, kad Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *australis* turėjo 40–50 metų plitimo delsos fazę, o intensyviai plisti pradėjo XX a. devintajame dešimtmetyje. Tokios trukmės plitimo delsos fazė yra nustatyta didelei daliai Europoje sulaukėjusių svetimžemių sumedėjusių augalų rūšių (Kowarik, 1995; Crooks, 2005). Iš pradžių augalai plito netoli tų vietų, kuriose buvo sodinti, o intensyvus plitimas dideliais atstumais nuo pirminių medynų prasidėjo maždaug prieš du ar tris dešimtmečius.

Svarbiausias *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sklaidos vektorius yra uogas lesantys paukščiai, kurie, maitindamiesi sultingaisiais vaisiais, sėklas paskleidžia ne tik aplink maitinimosi vietas, bet ir daug didesniais atstumais (Krüsi, Debussche, 1988; Kollmann, Grubb, 2001). Augalų atliekos, kurias sudaro ne tik nukritę lapai, bet ir šių augalų sėklos bei vaisiai, kartais išmetamos miškų pakraščiuose, krūmynuose, palei kelius, miško kirtavietėse ar prie vandens telkinių. Augalų atliekoms supuvus, kai kurios sėklos sudygsta ir sudaro naujus tankius *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sąžalynus. Tyrimų metu aptikta keletas tokios kilmės medynų, esančių dideliais atstumais nuo žinomų augaviečių (pavyzdžiui, Kaišiadorių, Kauno ir Kupiškio rajonuose).

Lietuvoje mišrių abiejų *Cornus sanguinea* porūšių individų sąžalynų nerasta. Jeigu svetimžemis porūšis *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir toliau plis, tikėtina, kad susidarys mišrūs medynai, kuriuose augs abiejų porūšių augalai. Tikėtina, kad tarp vietinio ir svetimžemio porūšio gali susidaryti hibridai. Kai kurių autorių nuomone, hibridinės populiacijos gali skirtingai reaguoti į ekologines sąlygas (Pyšek et al., 2013). XX a. buvo laikomasi

nuomonės, kad tokių hibridų aptinkama Vidurio Europoje ir jie buvo laikomi atskiru porūšiu – *Cornus sanguinea* subsp. *hungarica* (Kárpáti) Soó (Eyde, 1988; Holub, 1997). Kol kas neįrodyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *hungarica* yra hibridinės kilmės, bet daroma prielaida, kad taip įvardijami augalai yra polimorfiški *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individai (Riebl et al., 2017). Vis dėlto, galimos vietinių ir svetimžemių porūšių hibridizacijos padarinius sunku prognozuoti.

Cornus alba aptinkama vidutinio drėgnumo ir drėgnose pievose, pamiškėse ir antropogeninėse buveinėse. *Cornus sericea* invazija ypač didelę grėsmę kelia aliuviniams miškams, kuriuose šie augalai sudaro didelius sąžalynus. Apie *Cornus alternifolia*, *Cornus amomum* ir *Cornus mas* prieraišumą tam tikroms buveinėms dar sunku spręsti, nes tyrimų metu aptiktos pavienės šių rūšių radavietės. *Cornus alternifolia* ir *Cornus amomum* savaiminiame areale auga įvairiose buveinėse (Wilson, 1964; Murrell, Poindexter, 2016), todėl išlieka tikimybė, kad šios rūšys plis tokiose pačiose buveinėse kaip ir *Cornus alba* ir *Cornus sericea*. Tikėtinas tolesnis *Cornus mas* plitimas Lietuvoje, bet ši rūšis nepasižymi invazyvumu, todėl manoma, kad ji nesudarys didelių sąžalynų ir bus aptinkami tik pavieniai augalai. Visa turima informacija atskleidė, kad svetimžemė *Cornus sanguinea* subsp. *australis* per kelis dešimtmečius nepastebimai išplito didelėje Lietuvos dalyje. Šio porūšio augalai aptinkami įvairiose pusiau natūraliose buveinėse ir pamažu skverbiasi į natūralias buveines. Kriptinę *Cornus sanguinea sanguinea* subsp. *australis* invaziją reikia toliau tirti. Išlieka tikimybė, kad svetimžemis porūšis neigiamai paveiks vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijų genetinę įvairovę.

4.2. *Cornus* reprodukcinės savybės

Atliktas *Cornus* reprodukcinių savybių tyrimas atskleidė, kad svetimžemiai šios genties augalai išaugina daugiau žiedų ir subrandina daugiau vaisių nei vietinė *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Tyrimo rezultatai parodė, kad svetimžemio *Cornus sanguinea* subsp. *australis* porūšio augalai Lietuvoje sukrauna gerokai daugiau žiedų nei vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* porūšio augalai. Palyginus šio tyrimo rezultatus su analogiškais duomenimis iš Ispanijos (Guitián et al., 1996), paaiškėjo, kad vidutinis žiedų skaičius *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* žiedyne tarp regionų reikšmingai nesiskiria ($t = 1,78$; $p = 0,08$). Žiedų skaičius viename žiedyne Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *australis* taip pat buvo reikšmingai didesnis negu Ispanijoje augančių *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($t = 31,87$; $p < 0,001$). Kadangi Lietuvoje ir Ispanijoje *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* vidutinis

žiedų skaičius buvo panašus ir reikšmingai mažesnis žiedų negu *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose, galima daryti prielaidą, kad skirtingas žiedų skaičius žiedyne yra porūšiui būdingas požymis. Tokią prielaidą būtų galima patvirtinti arba atmesti tik atlikus daug didesnės apimties tyrimą, į kurį būtų įtrauktos *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijos iš natūralaus arealo. *Cornus alba* ir *Cornus sericea* žiedų skaičius žiedyne tarpusavyje skyrėsi reikšmingai. Nustatyta, kad įvairių rūšių augalai antropogeniniame areale gausiau žydi negu savaiminiame areale (Hinz, Schwarzlaender, 2004; Stastny et al., 2005; Herrera et al., 2011).

Ypač svarbūs svetimžemių augalų rūšių invazyvumą lemiantys veiksniai yra diasporų spaudimas ir realusis individų produktyvumas (Pyšek et al., 2009; Simberloff, 2009). Daugelio rūšių svetimžemiai augalai antropogeniniame areale subrandina daugiau vaisių, negu augantys savaiminiame areale arba derlumas antropogeniniame ir savaiminiame areale išlieka nepakitęs (Hierro et al., 2005; Parker et al., 2013; Zhang et al., 2018). Visų tirtų svetimžemių *Cornus* augalai subrandino daugiau vaisių negu vietinė *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Duomenų apie *Cornus sanguinea* subsp. *australis* potencialųjį ir realųjį produktyvumą jos savaiminiame areale nėra, todėl šias savybes galima palyginti tik su vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* savybėmis.

Išnagrinėjus vaisių tyrimo duomenis, nustatyta, kad Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *australis* kekėje sunokina vidutiniškai daugiau vaisių negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Palyginus tyrimo rezultatus su Ispanijoje atlikto analogiško tyrimo rezultatais (Guitián et al., 1996), nustatyta, kad Ispanijoje tiek *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($t = 18{,}22$; $p < 0{,}001$), tiek *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ($t = 31{,}87$; $p < 0{,}001$) kekėje subrandino reikšmingai mažiau vaisių negu Lietuvoje. Tačiau Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* realusis derlumas buvo didesnis (36,6 % potencialiojo derlumo) už *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (30,5 %) realųjį derlumą. Be to, Lietuvoje *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* realusis derlumas buvo didesnis už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* Ispanijoje (21,8 % potencialiojo derlumo). Tokius realiojo derlumo skirtumus Lietuvoje ir Ispanijoje galėjo lemti įvairios priežastys. Žinoma, kad realusis derlumas priklauso nuo individualių augalo savybių, buveinės sąlygų, meteorologinių sąlygų žydėjimo laikotarpiu, vaisių nokimo laikotarpiu, apdulkintojų gausos vietovėje ir t. t. (Schurr et al., 2008; Gudžinskas, Taura, 2022). *Cornus alba* ir *Cornus sericea* subrandina daugiau vaisių už vietinę *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, tačiau skirtumai tarp vaisių skaičiaus nereikšmingas. *Cornus alba ir Cornus sericea* potencialusis derlumas buvo mažesnis už abiejų *Cornus sanguinea* porūšių, tačiau skirtumas buvo nereikšmingas.

Vienoje *Cornus sanguinea* subsp. *australis* kekėje subrendusių vaisių skaičius buvo gerokai didesnis už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* vaisių skaičių kekėje. Dėl to *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sudaro didesnį diasporų spaudimą už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, o jis tiesiogiai susijęs su plitimo greičiu (Pyšek et al., 2009). Didelį *Cornus sanguinea* subsp. *australis* diasporų spaudimą patvirtino ir Lietuvoje atlikti dirvožemio sėklų banko sudėties tyrimai (Petrulaitis et al., 2022). Žydėjimo ir vaisių brandinimo tyrimo rezultatai patvirtina, kad svetimžemis *Cornus sanguinea* subsp. *australis* reprodukcijos požiūriu yra pranašesnis už vietinį *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

4.3. Dirvožemio sėklų banko ir daigų tankumo vertinimas

4.3.1. Vertikalusis sėklų paskirstymas

Išnagrinėjus keturių tirtų *Cornus* sėklų vertikalųjį pasiskirstymą dirvožemyje, nustatyta, kad daugiausia jų buvo susitelkę viršutiniame dirvožemio sluoksnyje, o apatiniame dirvožemio sluoksnyje sėklų rasta gerokai mažiau. Didelė sėklų koncentracija viršutiniame dirvožemio sluoksnyje būdinga daugeliui augalų rūšių (Berge, Hestmark, 1997; Moravcová et al., 2007; Gioria et al., 2019). Sėklų vertikalųjį pasiskirstymą dirvožemyje lemia biologinės rūšies savybės, pirmiausia sėklų derlius, forma ir dydis (Bekker et al., 1998; Pérez-Fernández et al., 2002; Martínez-Ghersa, Ghersa, 2006). Be to, sėklų pasiskirstymui dirvožemyje didelę įtaką daro dirvožemio mechaninė sudėtis (Pérez-Fernández et al., 2002), augalų liekanų sluoksnio storis (Chambers, MacMahon, 1994), buveinės sąlygos (Thompson, Grime, 1979), smulkiųjų stuburinių gyvūnų, bestuburių ir mikroorganizmų veikla (Chambers, MacMahon, 1994; Vander Wall, 2003).

Šilinės ir Vilniaus populiacijose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* dirvožemio sėklų bankas buvo tiriamas plačialapių lapuočių miškų buveinėse. Šiose populiacijose viršutiniame dirvožemio sluoksnyje rasta ypač mažai sėklų, o apatiniame dirvožemio sluoksnyje sveikų sėklų išvis nebuvo. Tikėtina, kad plačialapių lapuočių miškuose susikaupęs storas negyvų lapų ir kitų augalų liekanų sluoksnis trukdo sėkloms prasiskverbti į gilesnius dirvožemio sluoksnius. Kai kurie autoriai taip pat nustatė, kad sėklų skverbimuisi į dirvožemį įtakos turi aplinkinės augalijos tipas (Chambers, MacMahon, 1994). Klaipėdoje, *Cornus sericea* populiacijoje apatiniame dirvožemio sluoksnyje sėklų nebuvo dėl savitų buveinės sąlygų. Nuolat drėgnas ir suspaustas medyno, kuriame vyravo *Alnus glutinosa*, dirvožemis, manoma, galėjo trukdyti smulkių dirvožemio stuburinių ir bestuburių veiklai,

kurie turi didelės įtakos sėklų migracijai dirvožemyje, ypač į gilesnius sluoksnius (Chambers, MacMahon, 1994; Vander Wall, 2003; Martínez-Ghersa, Ghersa, 2006). Kitose *Cornus alba* ir *Cornus sericea* tyrimų vietose, kuriose dirvožemis buvo vidutinio drėgnumo, buvo aiškių graužikų veiklos pėdsakų, nes aptikta apgraužtų sėklų.

Vertikalusis sėklų pasiskirstymas dirvožemio sluoksniuose ir sėklų banko tipas suteikia svarbios informacijos apie rūšies populiacijų atsparumą. Sėklų banke esančios sėklos, ypač jų sankaupos gilesniuose dirvožemio sluoksniuose, gali ilgai išlikti ramybės būsenos ir, dėl aplinkos veiksnių išnykus suaugusiems individams arba juos išnaikinus tikslingai, sudygti ir populiacija vėl gali atsikurti (Chambers, MacMahon, 1994; Masaki et al., 1998).

4.3.2. Sėklų banko tankumas

Tyrimo rezultatai parodė, kad tirtų keturių *Cornus* rūšių populiacijose buvo susidaręs tankus dirvožemio sėklų bankas. Palyginus tų pačių ir skirtingų augalų populiacijas, paaiškėjo, kad jose dirvožemio sėklų banko tankumas reikšmingai skyrėsi. Didžiausias sveikų sėklų tankumas abiejuose dirvožemio sluoksniuose rastas *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, o mažiausias – *Cornus sericea* populiacijose. Žinoma, kad didelis vieno individo produktyvumas teigiamai koreliuoja su sėklų tankumu dirvožemio sėklų banke (Thompson, Pellmyr, 1989). Per vegetacijos sezoną *Cornus alba* ir *Cornus sericea* paprastai žydi ir veda vaisius du kartus (Konarska, 2009; Murrell, Poindexter, 2016), todėl tikėtina, kad į dirvožemio sėklų banką patenka daugiau sėklų negu *Cornus sanguinea*, kuri paprastai žydi ir duoda derlių vieną kartą per metus (Kollmann, Grubb, 2001). *Cornus alba* ir *Cornus sericea* Lietuvoje tirtose populiacijose per vegetacijos sezoną taip pat žydėjo du kartus, nors daugelyje populiacijų po antrojo *Cornus sericea* žydėjimo vaisių derlius buvo menkas, todėl ir jos sėklų banko tankumas buvo gerokai mažesnis už *Cornus alba*. Literatūroje minima, kad uogas lesantys paukščiai turi įtakos sėklų banko tankumui, nes nulesa subrendusius vaisius (Warzecha, Parker, 2014). Šiaurės Amerikoje atlikti dviejų vietinių rūšių, *Cornus amomum* Mill. ir *Cornus racemosa* Lam., tyrimai parodė, kad jų vaisius nulesa greičiau negu svetimžemių rūšių, tokių kaip *Rhamnus cathartica* L. ir *Rosa multiflora* Thunb. vaisius (Smith et al., 2013). *Cornus amomum* ir *Cornus racemosa* vaisiai turi panašių morfologinių požymių (forma ir spalva) su *Cornus alba* ir *Cornus sericea* vaisiais. Daroma prielaida, kad šių augalų sėklų banko tankumui įtakos turi ir uogas lesančių paukščių aktyvumas.

Palyginus sveikų sėklų tankumą vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir svetimžemio *Cornus sanguinea* subsp. *australis* dirvožemio

sėklų banke, nustatyta, kad svetimžemio porūšio populiacijose abiejuose tirtuose dirvožemio sluoksniuose dirvožemio sėklų bankas buvo gerokai tankesnis negu vietinio porūšio populiacijose. Nepaisant to, Piepalių ir Liūnelio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose sveikų sėklų tankumas viršutiniame dirvožemio sluoksnyje buvo toks pat ar net didesnis negu Šiaulių ir Maišiagalos *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose. Tikėtina, kad tokie dirvožemio sėklų banko tankumo skirtumai susidarė dėl buveinių ypatumų. Piepalių ir Liūnelio populiacijos *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* užėmė pusiau atviras krūmynų buveines, todėl subrandino daugiau vaisių už tuos individus, kurie augo plačialapių lapuočių miško buveinėse, kuriose būdinga didesnė ūksmė. Šiaulių ir Maišiagalos populiacijose *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai buvo palyginti jauni, todėl galėjo subrandinti mažiau sėklų, nepaisant to, kad individų tankumas ir projekcinis padengimas buvo beveik tokie pat kaip ir *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sąžalynuose.

Duomenų apie *Cornus* dirvožemio sėklų banko tankumą literatūroje yra labai mažai, todėl šio tyrimo duomenis sunku palyginti su duomenimis iš kitų regionų. Pavyzdžiui, Vokietijoje atliktais tyrimais nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* jaunų krūmynų buveinėse sėklų tankumas dirvožemio sėklų banke buvo nuo 10 iki 12 sėklų/m^2, o brandžiuose krūmynuose ir pušynuose buvo nuo 64 iki 320 sėklų/m^2 (Kollmann, Grubb, 2001). Remiantis kito Vokietijoje atlikto tyrimo duomenimis (Beismann et al., 1996), nustatyta, kad sveikų sėklų tankumas buvo daug didesnis (1345 sėklos/m^2) ir jis buvo reikšmingai didesnis negu nustatytas Lietuvoje. Nepaisant to, daugeliu atvejų tyrimais nustatytas *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sėklų tankumas dirvožemio sėklų banke buvo gerokai didesnis už nustatytą Vokietijoje. Turima informacija rodo, kad dirvožemio sėklų banko tankumui didelės įtakos turi buveinės sąlygos. Deja, plačiau palyginti šio porūšio ir kitų tirtų *Cornus* dirvožemio sėklų banko tankumo negalima, nes tokių paskelbtų duomenų nerasta.

4.3.3. Sėklų gyvybingumas

Didžiausias sveikų, kaip ir gyvybingų, sėklų tankumas nustatytas *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populiacijose, tačiau reikšmingo skirtumo tarp gyvybingų sėklų tankumo šios rūšies populiacijose ir *Cornus alba* populiacijose nenustatyta. Abiejų minėtų augalų dirvožemio sėklų banke buvo gerokai daugiau gyvybingų sėklų už svetimžemės *Cornus sericea* ir vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populiacijose nustatytą gyvybingų sėklų gausumą. Mažiausias bendras sėklų banko tankumas ir mažiausias gyvybingų sėklų tankumas rastas *Cornus sericea* populiacijose. Be to, *Cornus sericea*

gyvybingų sėklų procentinė dalis atskirose tyrimo vietose buvo nuo 11,8 % iki 100 %. Be to, vidutinis *Cornus sericea* sėklų tankumas dirvožemyje apskritai buvo mažas.

Airijoje buvo nustatyta, kad *Cornus sericea* subrandina labai nedaug sėklų, o tirtose buveinėse jos daigų visai nebuvo rasta. Tyrimo autorius išreiškė nuomonę, kad vegetatyvinis *Cornus sericea* dauginimasis yra pagrindinė šios rūšies savybė, lėmusi lokalų plitimą (Kelly, 1990). Savaiminiame *Cornus sericea* areale vidutinis jos sėklų tankumas miško buveinių dirvožemio sėklų banko mėginiuose buvo nedidelis ir sudarė 26,1 sėklų/m^2, tačiau neaišku, ar dirvožemio sėklų banke rastos sėklos buvo gyvybingos, nes eksperimento sąlygomis jos nesudygo (Brown, 1992). Literatūroje nėra paskelbtų duomenų apie antropogeniniame areale augančių *Cornus sericea* dirvožemio sėklų banko tankumą ir sėklų gyvybingumą. Be to, kai kurie autoriai teigia, kad *Cornus sericea*, o galbūt kitų gimininių genties augalų, sėklų daigumas priklauso nuo kritulių kiekio sėklų mezgimo metu ir populiacijos savybių. Natūraliame *Cornus sericea* areale sėklų daigumas 1984 m. buvo nuo 0–2 % iki 29–31 %, o kitais metais – nuo 83–91 % iki 86–91 % (Acharya et al., 1992).

Cornus sanguinea subsp. *sanguinea* sėklų gyvybingumo tyrimų rezultatus taip pat gana sudėtinga vienareikšmiškai interpretuoti, nes sėklų gyvybingumas buvo vertinamas pagal jų daigumą. Vokietijoje atlikti iš sėklų banko paimtų *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sėklų gyvybingumo tyrimai atskleidė, kad sudygsta tik 0,89 % visų sveikų sėklų. Buvo nustatyta, kad daigių sėklų tankumas buvo 12 sėklų/m^2, nepaisant to, kad bendras sveikų sėklų tankumas buvo 1345 sėklos/m^2 (Beismann et al., 1996). Kitų tyrimų, kurių metu vertintas *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sėklų dygimo greitis, rezultatai gana prieštaringi. Eksperimentinėmis sąlygomis jos sėklų daigumas buvo 81,0 %, o kito Vokietijoje atlikto tyrimo rezultatai parodė, kad gyvybingų sėklų dalis buvo nuo 53,0 % iki 73,0 % (Kollmann, Grubb, 2001). Graikijoje atliktu eksperimentu nustatyta, kad daigumas laboratorijoje buvo 65,0 %, o pasėjus sėklas lauko sąlygomis – 79,0 % (Takos, Efthimiou, 2003). Eksperimento rezultatai atskleidė, kad *Cornus sanguinea* šviežių sėklų daigumas buvo 85,8 %, o pasėjus jas rudenį – 90,8 % (Pipinis et al., 2018). Iš dirvožemio sėklų banko paimtų sėklų daigumas ir gyvybingumas gali labai skirtis nuo šviežiai surinktų sėklų daigumo ir gyvybingumo, nes dalis dirvožemyje esančių sėklų gali būti ramybės būsenos arba dėl amžiaus gali būti praradusios daigumą (Chambers, MacMahon, 1994; Lennon et al., 2021).

Tyrimais nustatyta, kad tik 19,4 % *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sėklų, paimtų iš viršutinio dirvožemio sluoksnio, ir 18,2 % sėklų, paimtų iš apatinio dirvožemio sluoksnio, buvo gyvybingos. Taigi, sėklų gyvybingumo

rodiklis buvo gerokai mažesnis už kitų tirtų genties augalų ir gerokai mažesnis negu buvo nustatyta kitais tyrimais (Beismann et al., 1996; Kollmann, Grubb, 2001; Takos, Efthimiou, 2003).

Sultinguosius vaisius vedančių rūšių augalų, įskaitant daugumą *Cornus*, dirvožemio sėklų bankas paprastai laikomas trumpalaikiu (angl. *transient seed bank*) arba trumpaamžiu (angl. *short-lived persistent*) (Kollmann, Grubb, 2001; Walck et al., 2005). Kai kurių atvirose miško vietose ar jų tarpuose augančių rūšių augalai, tarp jų ir *Cornus* genties atstovai, sudaro tankų ir ilgaamžį (angl. *long-term*) dirvožemio sėklų banką (Kollmann, 1997; Masaki et al., 1998). Nustatyta, kad *Cornus controversa* sėklos išlieka gyvybingos daugiau kaip dešimt metų (Masaki et al., 1998). Taigi, negalima atmesti galimybės, kad tyrimais nustatytą skirtingą sėklų gyvybingumą lėmė ir skirtingas tirtų augalų sėklų ilgaamžiškumas. Nors manoma, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sėklos išlieka gyvybingos tik vienerius ar dvejus metus ir sudaro laikiną (angl. *transient*) dirvožemio sėklų banką (Kollmann, Grubb, 2001), naujausių tyrimų rezultatai rodo, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* gali sudaryti trumpaamžį (angl. *short-lived persistent*) dirvožemio sėklų banką (Wawrzyniak et al., 2020). Todėl manoma, kad *Cornus* sėklų ilgaamžiškumas, gyvybingumas ir daigumas turėtų būti tikrinamas, atliekant ilgalaikius eksperimentus su dirvožemyje užkastomis sėklomis.

Atlikti tyrimai parodė, kad tirtų *Cornus* sėklų banko tankumas įvairiose tyrimų vietose labai skyrėsi. Vis dėlto, nustatyta ir reikšmingų sėklų banko tankumo skirtumų tarp atskirų *Cornus*. Tyrimų rezultatai patvirtino hipotezę, kad dauguma svetimžemių *Cornus* sudaro tankesnį dirvožemio sėklų banką negu vietinė *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Nustatyta, kad svetimžemių *Cornus alba*, *Cornus sericea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* dirvožemio sėklų banke buvo daugiau gyvybingų sėklų, negu jų buvo vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* dirvožemio sėklų banke. Daroma prielaida, kad didelis sėklų banko, ypač gyvybingų sėklų, tankumas prisideda prie greito svetimžemių *Cornus* taksonų plitimo Europoje.

4.3.4. Daigų tankumo vertinimas

Nustatyta, kad viršutiniuose dirvožemio sluoksniuose esančios sėklos lengviau dygsta dėl to, kad gauna daugiau šviesos ir deguonies negu sėklos, esančios gilesniuose dirvožemio suoksniuose. Be to, dirvožemis geriau įšyla, jeigu jo paviršius praardytas (Corbineau, Côme, 1995). Todėl daryta prielaida, kad dirvožemio paviršiaus praardymas paskatins *Cornus*, ypač svetimžemių, sėklų dygimą ir praardytuose tiriamuosiuose laukeliuose bus didesnis daigų tankumas.

Svetimžemių sumedėjusių augalų sėklų dygimas ir didelis daigų tankumas parodo, kad augalas yra sėkmingai įveikęs reprodukcinį barjerą ir jau įveikęs arba artimiausiu metu gali įveikti plitimo barjerą (Richardson et al., 2000b; Sebert-Cuvillier et al. 2007). Svetimžemių augalų populiacijoms, kai jie įveikia reprodukcinį barjerą, susidaro sąlygos naujoje teritorijoje išlikti ir gausėti. Buveinėse, kuriose natūraliai yra atviro dirvožemio arba jo paviršius dažnai pažeidžiamas, susidaro palankios sąlygos svetimžemių augalų sėkloms dygti, o daigai patiria mažesnę vietinių augalų konkurenciją (Gioria et al., 2023).

Nustatyta, kad kai kurių svetimžemių augalų daigų tankumui natūraliomis sąlygomis dirvožemio paviršiaus pažaidos reikšmingos įtakos neturi (Dyderski, Jagodziński, 2018). Tyrimo rezultatai parodė, kad dirvožemio paviršiaus praardymas *Cornus* daigų tankumui įtakos neturėjo arba praardymo poveikis buvo nereikšmingas. Savaiminiame *Cornus sericea* areale atlikti daigų tankumo tyrimų rezultatai parodė, kad jų sėklos gerai dygsta po tankia kitų medžių laja ir daigai pakenčia ūksmę (Russel et al., 2003). Iš to galima daryti prielaidą, kad ši rūšis yra prisitaikiusi prie ūksminių sąlygų. Be to, buvo nustatyta, kad *Cornus sericea* sėklos sudygsta ir daigai išgyvena tose vietose, kuriose susikaupęs storas nuokritų sluoksnis (Russel et al., 2003). Nurodoma, kad savaiminiame *Cornus sericea* areale jų sėklų daigumas labai kinta ir priklauso nuo meteorologinių sąlygų (Acharya et al., 1992). Duomenų apie *Cornus alba* daigų ekologiją literatūroje nėra. Tyrimo rezultatai rodo, kad *Cornus alba* daigų tankumas buvo didžiausias iš visų tirtų augalų, todėl ją galima laikyti potencialiai invazine rūšimi. *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* pirmamečių daigų mirtingumas Vokietijoje siekė 84 % ir buvo didžiausias iš visų tirtų rūšių krūmų (Kollmann, Grubb, 1999). Bendras visų tirtų augalų daigų mirtingumas buvo nuo 30 % iki 68 %, todėl galima teigti, kad pirmamečiai daigai yra jautriausi aplinkos sąlygoms. Vykdant tyrimus, daigų tankumas vertintas rudenį, kai didelė dalis pirmamečių daigų jau buvo žuvusi. *Cornus* daigų tankumas tirtose populiacijose parodo, kad šios genties augalų daigai atsparūs konkurencijai ir daug jų išlieka gyvi iki pirmojo augimo sezono pabaigos.

Literatūroje nurodoma, kad dirvožemio paviršiaus pažaidos yra tik vienas iš daugelio veiksnių, sudarančių palankias sąlygas svetimžemiams augalams įsitvirtinti (Dyderski, Jagodziński, 2018; Gioria et al., 2023). Dirvožemio paviršiaus pažaidų poveikis *Cornus sanguinea* subsp. *australis* daigų tankumui buvo teigiamas, tačiau nedaug skyrėsi nuo daigų tankumo nepažeistuose tiriamuosiuose laukeliuose. Todėl galima daryti išvadą, kad šio porūšio augalai, kaip ir kitos tirtos *Cornus*, pasižymi konkurencine strategija (Grime, 1979). *Cornus sanguinea* subsp. *australis* Vidurio ir Vakarų Europoje

vis labiau plinta į šiaurę, skverbiasi į natūralias ir pusiau natūralias buveines (Riebl et al., 2017; Gudžinskas, Petrulaitis, 2021; Shynder, Negrash, 2021; Orlov et al., 2022). Atlikto tyrimo rezultatai rodo, kad svetimžemių *Cornus* daigų tankumas praardytuose ir kontroliniuose laukeliuose reikšmingai nesiskyrė. Dėl to galima teigti, kad svetimžemės *Cornus* gali įsitvirtinti tiek pažeistose, tiek natūraliose buveinėse, kuriose dirvožemio pažaidų nėra. Šios genties augalai pasižymi potencialiai invazinėmis savybėmis, nes gali skverbtis į natūralias buveines (Sanford et al., 2003).

Invazinių augalų populiacijas, sudarytas iš brandžių individų ir kurių buveinėse sudaręs dirvožemio sėklų bankas, išnaikinti yra sunkiau negu vos įsikūrusias populiacijas iš nesubrendusių individų (Galea, 2021). Todėl populiacijoje, kuriose vyrauja jauni, brandos amžiaus nepasiekę individai, gamtotvarkos priemonės gali būti įgyvendinamos daug lengviau negu populiacijose, kuriose vyrauja brandūs individai. Kontroliuoti ir naikinti svetimžemių *Cornus* daigus veiksmingiau negu mechaniškai šalinti tankius *Cornus* krūmynus. Pagal atliktų dirvožemio sėklų banko tyrimų rezultatus, *Cornus sericea* dirvožemio sėklų banke yra nedaug gyvybingų sėklų (Petrulaitis et al., 2022), todėl daigų šalinimas galėtų būti efektyvi naikinimo priemonė. Natūraliame *Cornus sericea* areale atlikti naikinimo tyrimai, naudojant deginimą, nepasiteisino (Middleton, 2002), nes augalai greitai atžėlė iš šaknų. Be to, naikinti *Cornus sericea* sąžalynus gali būti neveiksminga dar ir dėl to, kad sėklos atsparios karščiui ir po gaisro jos dar lengviau dygsta (Peterson, 1953).

4.4. *Cornus sanguinea* brandos amžiaus palyginimas

Trumpas svetimžemių, ypač sumedėjusių, augalų individų brandos amžius yra viena iš savybių, lemiančių jų invazyvumą (Rejmánek, Richardson, 1996). Kadangi *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai derėti pradeda jaunesni negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, ši savybė sudaro prielaidas jiems greitai plisti. Palyginus abiejų *Cornus sanguinea* porūšių derėjimo pradžios amžių, nustatyta, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individai pradeda žydėti ir vesti vaisius sulaukę trejų metų, o *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individai derėti pradeda sulaukę ketverių metų. Lietuvoje atlikti invazinio krūmo *Cytisus scoparius* populiacijų demografinės sudėties tyrimų rezultatai parodė, kad jauniausi individai generatyvinę brandą pasiekia sulaukę trejų metų amžiaus (Gudžinskas,Taura, 2022). Argentinoje, Pampų regione, invazinės *Prunus mahaleb* jauniausių individų brandos amžius taip pat buvo treji metai (Zalba, Amodeo, 2015). Sumedėjusių augalų, priklausomai nuo rūšies, brandos amžius prasideda individams sulaukus

kelerių metų ar kelių dešimtmečių. Trumpas juvenilinis periodas pailgina laikotarpį, per kurį individas gali daugintis generatyviniu būdu. Be to, anksti derėti pradėję individai greičiau prisideda prie diasporų spaudimo. Populiacijai sunykus arba ją išnaikinus, trumpas laikotarpis iki derėjimo pradžios gali lemti greitą reproduktyvios populiacijos atsikūrimą iš sėklų banko ir tolesnį rūšies plitimą (Serviss, Tumlison, 2021).

Daugelis autorių pažymi, kad naujoje aplinkoje įsitvirtinusiems svetimžemiams augalams būdingas spartus augimas ir ekologinis plastiškumas (Graebner et al., 2012; Gioria et al., 2023). Be to, už vietinius greičiau augantys svetimžemiai augalai geriau panaudoja išteklius, jiems būdingas didelis fenotipinis ir genetinis plastiškumas (Daehler, 2003; McNeish, McEvan, 2016). Gali būti, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* anksčiau subręsta ir greičiau auga negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* todėl, kad efektyviau išnaudoja vandens, maisto medžiagų ir kitus išteklius.

4.5. *Cornus* metinių rievių augimo palyginimas

Sumedėjusių augalų metinių rievių pločio skirtumai parodo individo atsaką į meteorologines arba edafines sąlygas (Schweingruber, 1996). Atlikto tyrimo rezultatai rodo, kad tirtų *Cornus* metinių rievių pločiui reikšmingos neigiamos įtakos turėjo didelis kritulių kiekis. Tarp metinių rievių pločio ir kitų meteorologinių veiksnių reikšmingos koreliacijos nenustatyta, todėl galima teigti, kad svetimžemės *Cornus* yra prisitaikiusios prie vietos aplinkos sąlygų. Gali būti, kad *Cornus alba* ir *Cornus sericea* į aplinkos veiksnius nereaguoja dėl to, kad jos abi savaime plačiai paplitusios vidutinio klimato juostoje ir netgi šiauriau esančiuose regionuose negu mūsų tirtos populiacijos (Zhengy, Raven, 2005; Murrel, Poindexter, 2016). Palyginus Centrinėje Argentinoje vietinio *Polylepis australis* Bitter ir svetimžemio *Cotoneaster franchetii* Bois krūmų produktyvumą, nustatyta, kad svetimžemė rūšis yra tolerantiškesnė aplinkos sąlygoms už vietinę. Taip yra todėl, kad svetimžemių augalų funkcinės savybės gali pritaikyti prie naujų aplinkos sąlygų ir nereaguoti į nepalankius aplinkos veiksnius, tokius kaip žema temperatūra ar pasikeitusios dirvožemio savybės (Ferrero et al., 2022). Tyrimais gautų medienos augimo rezultatų negalima palyginti su duomenimis iš natūralaus arealo, nes dendrochronologinių duomenų apie *Cornus alba* ir *Cornus sericea* metinį prieaugį nėra. Daroma prielaida, kad abi rūšys į meteorologinius veiksnius nereaguoja todėl, kad savaiminiame areale jos auga panašiomis ar netgi mažiau palankiomis sąlygomis.

Dažniausiai neigiamą įtaką svetimžemių sumedėjusių augalų augimui daro žema vidutinė žiemos temperatūra (Cedro et al., 2021). Toks augalų

atsakas į žemą žiemos temperatūrą rodo, kad jos prisitaikiusios arba, priešingai, neprisitaikiusios prie vietos aplinkos sąlygų. Pavyzdžiui, Lenkijoje atlikti *Robinia pseudoaccacia* L. dendrochronologinių tyrimų rezultatai parodė, kad žema žiemos temperatūra neigiamai veikia jų augimą (Klisz et al., 2021). Nustatyta, kad žema vidutinė ir ekstremaliai žema temperatūra žiemą neturi įtakos vidutinio klimato juostoje invazinio augalo *Celastrus orbiculatus* metinių rievių pločiui (Gudžinskas et al., 2020). Lietuvoje didelė dalis meteorologinių veiksnių *Cornus* genties augalų augimui įtakos neturėjo. Iš Europos pietrytinių regionų kilusios ir natūraliai šiltesnio klimato sąlygomis augančios *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (Novák et al., 2020) greitesnį augimą paaiškinti sunku. Gali būti, kad svetimžemė *Cornus sanguinea* subsp. *australis* greičiau auga už vietinę *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* todėl, kad pasižymi didesniu ekologinu plastiškumu, kuris padėjo lengvai prisitaikti prie vietos aplinkos sąlygų, natūralizuotis ir sparčiai plisti.

Sumedėjusių augalų augimui didžiausią įtaką daro jų tarpusavio konkurencija dėl erdvės (Tecco et al., 2010; Gioria, Osborne, 2014; Dyderski, Jagodziński, 2019), šviesos (Canham et al., 1996; Gorchov, Trisel, 2003; Fagan, Peart, 2004) arba konkurencija dėl šių abiejų išteklių (Arias et al., 2023). Gali būti, kad svetimžemė *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, paprastai auganti atvirose buveinėse, gauna daugiau šviesos ir patiria mažesnę kitų augalų konkurenciją, todėl auga greičiau už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Vietinio porūšio augalai dažniausiai augo stačiuose šlaituose, iš kurių dirvožemio krituliai lengviau išplauna dalį maisto medžiagų. Be to, vietinė *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* dažniausiai auga kalkingame dirvožemyje, kuriame paprastai yra mažai augalui prieinamų maisto medžiagų (Banuelos, Obeso, 2004), dėl to šio porūšio augalų metinės rievės galėjo būti reikšmingai siauresnės už *Cornus sanguinea* subsp. *australis*. Literatūroje taip pat nurodoma, kad *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* Jungtinėje Karalystėje yra vienintelis krūmas, kuris geba augti ir dažniausiai įsikuria skurdžiuose dirvožemiuose (Lee et al., 1991).

Literatūroje nurodoma, kad kuo krūmas senesnis, tuo medienos metinės rievės tampa siauresnės (Cedro, Nowak, 2015; Gamm et al., 2018). Tirtų *Cornus* metinių rievių plotis su amžiumi taip pat mažėjo. *Cornus* metinių rievių prieaugio mažėjimo tendenciją galima paaiškinti išteklių paskirstymu. Augimo lėtėjimas pastebėtas ūgliui sulaukus 3–4 metų, tai yra tada, kai augalai pradeda derėti. Galima daryti prielaidą, kad žiedų ir vaisių augimui augalai skiria daug išteklių, todėl mediena ima augti lėčiau. Kai kurie autoriai teigia, kad tam tikro amžiaus sulaukę augalai didesnę dalį išteklių ima skirti ne antžeminės dalies, bet šaknų sistemos augimui ar dauginimuisi (Gamm et al., 2018).

Nustatyta, kad *Cornus alba* ir *Cornus sericea* metinės rievės buvo reikšmingai platesnės už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* metines rieves. Gali būti, kad *Cornus alba* ir *Cornus sericea* greitesnį augimą už *Cornus sanguinea* lemia biologinių savybių skirtumai. *Cornus alba* ir *Cornus sericea* yra krūmai, o abiejų *Cornus sanguinea* porūšių augalai labiau panašūs į medžius negu į krūmus ir, esant palankioms sąlygoms, užauga neaukštais medžiais (Kollmann, Grubb, 2001). Literatūroje nurodoma, kad *Cornus sericea* stiebų gyvenimo trukmė palyginti trumpa, jie greičiau pasiekia brandą ir yra neaukšti, todėl sparčiau storėja (Charles-Dominique et al., 2010). Abiejų *Cornus sanguinea* porūšių augalai gali išgyventi iki 80 metų (Hegi, 1926), o vidutinė gyvenimo trukmė yra 30 metų (Pirl, 1990). Todėl galima daryti prielaidą, kad *Cornus* gyvenimo trukmė turi reikšmingos įtakos medienos metinių rievių augimo greičiui.

Visų *Cornus* medienos augimo tyrimų rezultatai rodo, kad svetimžemės *Cornus* auga greičiau už vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* augalus. Greitesnis svetimžemių *Cornus* augimas, kartu su kitomis savybėmis (didesniu derlumu, trumpesniu juveniliniu laikotarpiu), rodo, kad svetimžemės *Cornus* yra pranašesnės už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Svetimžemės *Cornus* prisitaikiusios prie vietos aplinkos sąlygų ir yra didelė tikimybė, kad jos Lietuvoje toliau plis.

4.6. Poveikis vietinių augalų bendrijoms

Nustatyta, kad ekspansyvios vietinės rūšys bendrijų rūšių įvairovei daro panašų neigiamą poveikį kaip vyraujančios svetimžemės rūšys (Hejda et al., 2009; Hejda et al., 2021). Kadangi tirti du tos pačios rūšies porūšiai, buvo galima tikėtis, kad jų poveikis rūšių įvairovei panašiomis ar identiškomis aplinkos sąlygomis bus panašus. Tirtos augalų bendrijos su svetimžeme *Cornus sanguinea* subsp. *australis* pagal daugumą požymių buvo panašios į vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* bendrijas. Žolinių augalų rūšių įvairovė bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* buvo gerokai mažesnė, o tarp šio porūšio augalų projekcinio padengimo ir rūšių įvairovės buvo nustatytas reikšmingas neigiamas koreliacinis ryšys. Įvertinus bendrijas su vietine *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, buvo nustatyti kitokie dėsningumai. Jose *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* projekcinis padengimas neturėjo reikšmingos įtakos rūšių įvairovei. Daroma prielaida, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* daro stipresnį neigiamą poveikį rūšių įvairovei dėl to, kad labiau sumažina dirvožemio drėgnumą ir jame esančių maisto medžiagų kiekį negu *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (He, 2014). Sumedėjusių augalų rūšių įvairovė buvo gerokai didesnė bendrijose su *Cornus*

sanguinea subsp. *australis* nei bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, o neigiamą poveikį žolinių augalų rūšių įvairovei gali lemti bendras visų sumedėjusių augalų poveikis (Kuebbing et al., 2014).

Tirtose bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* svetimžemių rūšių skaičius buvo gerokai didesnis negu bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, tačiau bendras svetimžemių rūšių dažnumas visose tirtose bendrijose buvo nedidelis. Didesnis svetimžemių rūšių skaičius bendrijose su *Cornus sanguinea* subsp. *australis* buvo dėl to, kad jos buvo tirtos arčiau urbanizuotų teritorijų, kuriose svetimžemių rūšių skaičius visada didesnis negu natūraliose buveinėse (De Barros Ruas et al., 2022). Bendrijų su vietinio porūšio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* augalais tyrimų metu antropogeninėse ar pusiau antropogeninėse buveinėse nebuvo aptikta. Gali būti, kad *Cornus sanguinea* subsp. *australis* laipsniškai skverbiasi į buveines, kuriose ekologinės sąlygos panašios į *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* buveinėse esančias sąlygas.

Cornus sericea paplitusi visoje šalyje ir invazija į miškus, ypač į drėgnus aliuvinius, rodo gana stiprų rūšies invazyvumą. Šlapynėse ir kitose drėgnose buveinėse *Cornus sericea* plinta Lenkijoje (Bomanowska et al., 2019), Vokietijoje (Brenennstuhl, 2016), Slovėnijoje (Bačič et al., 2015). Šios rūšies prieraišumas drėgnoms buveinėms yra viena iš galimų priežasčių, kodėl ši rūšis plinta tokio tipo buveinėse antropogeniniame areale. Be to, kaip rodo tyrimai, aliuviniai miškai yra vienos mažiausiai invazijoms atsparių buveinių (Kalusová et al., 2014). Natūraliame areale šie krūmai taip pat auga drėgnose buveinėse: pelkėse, viksvynuose, aliuviniuose ir pakrančių miškuose (Middleton, 2002). Dėl to svetimžemei rūšiai aliuviniuose miškuose nesunku užimti laisvas ekologines nišas.

Savaiminiame *Cornus sericea* areale atliktu tyrimu buvo nustatyta, kad, esant mažai šviesos, *Cornus sericea* išleidžia ilgas, palei dirvožemio paviršių šliaužiančias šakas, kol jos pasiekia atvirus plotus ir juose sudaro tankius sąžalynus. Susidarę sąžalynai išstumia visus anksčiau tame plote augusius augalus (Charles-Dominique et al., 2010). Nurodoma, kad *Cornus sericea* sudaromi sąžalynai stabdo miškų sukcesiją, nes trukdo įsikurti jauniems medžiams (Lutz et al., 2014). Buveinės, kuriose yra vietinių rūšių su tokiomis pačiomis savybėmis kaip svetimžemė rūšis, dažnai būna atsparesnės invazijai, nes tokiose buveinėse beveik visos ekologinės nišos būna jau užimtos (Levine, D'Antonio 1999). Tirtose bendrijose su *Cornus sericea* nebuvo vietinių krūmų, kurie turėtų tokių pačių savybių, tai yra galinčių sparčiai daugintis vegetatyviniu ir generatyviniu būdais.

IŠVADOS

1. Lietuvoje aptinkami septyni rūšies ir porūšio rango *Cornus* genties taksonai, iš kurių šeši yra svetimžemiai. *Cornus sericea* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* yra plačiai paplitusios Lietuvoje, *Cornus alba* yra apyretė, o *Cornus alternifolia, Cornus amomum* ir *Cornus mas* Lietuvoje yra retos atsitiktinės rūšys.

2. Reprodukcinėmis savybėmis svetimžemės *Cornus* yra pranašesnės už vietinę *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, nes gausiau žydi ir subrandina daugiau vaisių.

3. Svetimžemės *Cornus alba* ir *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sudaro tankesnį dirvožemio sėklų banką negu vietinė *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

4. Svetimžemių *Cornus* dirvožemio sėklų banke esančios sėklos gyvybingesnės negu vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. *Conus sericea* dirvožemio sėklų banko tankumas mažesnis už vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, bet jame gyvybingų sėklų dalis didesnė.

5. Dirvožemyje su pažeistu paviršiumi *Cornus* daigų tankumas reikšmingai nesiskiria nuo jų tankumo nepažeistame dirvožemyje ir rodo, kad šių augalų daigai turi stiprių konkurencinių savybių, kurios yra invazyvumo požymis.

6. *Cornus alba* ir *Cornus sericea* metinės rievės buvo reikšmingai platesnės už abiejų *Cornus sanguinea* porūšių metines rieves, o *Cornus sanguinea* subsp. *australis* metinės rievės platesnės už *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. Didesnis svetimžemių *Cornus* metinių rievių prieaugis už vietinio *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* rodo, kad jos silpnai reaguoja į meteorologinius veiksnius ir yra ekologiškai plastiškos.

7. Bendrijose didėjant svetimžemių *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ir *Cornus sericea* gausumui, žolinių augalų rūšių skaičius jose reikšmingai mažėja, o vietinės *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* gausumas reikšmingos įtakos rūšių įvairovei bendrijose neturi.

Apibendrinus tyrimų rezultatus, buvo patikslinta *Cornus* genties augalų įvairovė Lietuvoje. Gauta informacija apie *Cornus* genties savaiminius ir svetimžemius augalus bus panaudota, rengiant šalies augalų įvairovės sąvadus. Viena rūšimi papildytas Europos svetimžemių augalų sąrašas ir patikslintas kitų genties augalų paplitimas Baltijos regione.

Panaudojus dendrochronologinių tyrimų metodus, buvo nustatyta *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individų juvenilinio amžiaus trukmė ir įvertinti medienos prieaugio dėsningumai. Dendrochronologiniai tyrimai reikšmingi ne tik fundamentiniu, bet ir praktiniu požiūriais. Jie gali būti plačiai taikomi visų svetimžemių medžių ir krūmų biologinėms savybėms, plitimo spartai ir reakcijai į aplinkos veiksnius tirti.

Pagal kriptinės *Cornus sanguinea* subsp. *australis* invazijos tyrimų rezultatus nustatyta, kad būtina didelį dėmesį kreipti į sumedėjusių augalų, skirtų auginti miškuose, dauginamosios ir sodinamosios medžiagos kilmę ir tiksliai nustatyti jų taksonominę priklausomybę. Taip galima išvengti kriptinių invazijų, kurių poveikį aplinkai sunku prognozuoti.

Remiantis tyrimų rezultatais, siūloma į Lietuvos invazinių rūšių sąrašą įtraukti *Cornus sericea*. Nustatyta, kad dažnai želdinimui naudojami svetimžemiai augalai gali greitai paplisti, natūralizuotis ir tapti invaziniai. Visus naujai introdukuojamus arba auginti želdynuose rekomenduojamus svetimžemius augalus, ypač medžius ir krūmus, būtina kruopščiai ištirti ir įvertinti jų invazyvumo potencialą. Taip galima išvengti naujų invazinių rūšių, galinčių sukelti didelių ekologinių ir ekonominių nuostolių.

LITERATŪROS SĄRAŠAS

1. Acharya, S.N., Chu, C.B., Hermesh, R., Schaalje G.B., 1992. Factors affecting red-osier dogwood seed germination. Canadian Journal of Botany 70, 1012–1016.
2. Adriaens, T,, Verschelde, P., Cartuyvels, E., D'hondt, B., Vercruysse, E., van Gompel, W., et al., 2019. A preliminary field trial to compare control techniques for invasive *Berberis aquifolium* in Belgian coastal dunes. NeoBiota 53, 41–60.
3. Aerts, R., Ewald, M., Nicolas, M., Piat, J., Skowronek, S., Lenoir, J., et al., 2017. Invasion by the Alien Tree *Prunus serotina* Alters Ecosystem Functions in a Temperate Deciduous Forest. Frontiers in Plant Sciences 8, 179.
4. Ahmed, D.A., Hudgins, E.J., Cuthbert, R.N., Kourantidou, M., Diagne, C., Haubrock, P.J., Leung, B., Liu, C., Leroy, B., Petrovskii, S., Beidas, A., Courchamp, F., 2022. Managing biological invasions: the cost of inaction. Biological Invasions 24(7), 1927–1946.
5. Allaby, M. (ed.)., 2012. Dictionay of Plant Sciences. 3rd edtition Oxford University Press, Oxford.
6. Angiosperm Phylogeny Group, Chase M.W., Christenhusz M.J., Fay M.F., Byng J.W., Judd W.S., Soltis D.E., Mabberley D.J., Sennikov A.N., Soltis P.S., Stevens P.F., 2016. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG IV. Botanical Journal of the Linnean Society 181(1), 1–20.
7. Arias, G., Zeballos, S.R., Ferreras, A.E., 2023. Competition effect exerted by two non native invasive plant species on a native under contrasting conditions of resource availability. Biological Invasions 25, 2261–2276.
8. Aslan, C.E., Sikes, B.A., Gedan, K.B., 2015. Research on mutualisms between native and non-native partners can contribute critical ecological insights. NeoBiota 26, 39–54.
9. Azola, T., Bakan, B., 2021. Inventory of alien plant species in the Municipality of Maribor. Hladnikia 47, 3–16.
10. Bačič, T., Strgulc-Krajšek, S., Jogan, N., 2015. Red osier dogwood (*Cornus sericea* L.) – a new invasive species in Slovenian flora. Acta Biologica Slovenica 58(2), 13–21.
11. Baker, H.G., 1965. Characteristics and modes of origin of weeds. In: The Genetics of Colonizing Species (eds Baker H.G., Stebbins G.L), pp. 147 172. Academic Press, New York.

12. Bakker, M.R, Udo, N., Atlan, A., Gire, C., Gonzalez, M., Graham, D., Leckie, A., Milin, S., Niollet, S., Xue, J., Delerue, F. 2019. Explaining the larger seed bank of an invasive shrub in non-native versus native environments by differences in seed predation and plant size. Annals of Botany 123(5), 917–927.
13. Ball, P.W., 1968. *Cornus* L. In: Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.H., Moore D.M., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A. (Eds.) Flora Europaea Vol. 2: Rosaceae to Umbelliferae. Cambridge University Press, Cambridge, pp. 313–314.
14. Banuelos, M.J., Obeso, J.R., 2004. Resource allocation in the dioecious shrub *Rhamnus alpinus*: the hidden costs of reproduction. Evolution and Ecology Research 6, 1–17.
15. Baskin, C., Baskin, J.M., 1998. Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination. Academic Press: San Diego, CA, USA.
16. Beismann, H., Kollmann, J., Bogenrieder, A., Speck, T., 1996. Reconstruction of local vegetation patterns by seed bank analysis – results from three case studies in the Upper Rhine region, Germany. Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie 202, 169–181.
17. Bekker, R.M., Bakker, J.P., Grandin, U., Kalamees, R., Milberg, P., Poschlod, P., Thompson, K., Willems, J.H., 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: Indicators of seed longevity. Functional Ecology 12, 834–842.
18. Berge, G., Hestmark, G., 1997. Composition of seed banks of roadsides, stream verges and agricultural fields in southern Norway. Annales Botanici Fennici 34, 77–90.
19. Blaalid, R., Magnussen, K., Westberg, N.B., Navrud, S., 2021. A benefit-cost analysis framework for prioritization of control programs for well-established invasive alien species. NeoBiota 68, 31–52.
20. Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., et al., 2011. A proposed unified framework for biological invasions. Trends in Ecology & Evolution 26(7), 333–339.
21. Bleeker, W., Schmitz, U., Ristow, M., 2007. Interspecific hybridisation between alien and native plant species in Germany and its consequences for native biodiversity. Biological Conservation 137(2), 248–253.
22. Bojňanský, V., Fargašová, A., 2007. Atlas of Seeds and Fruits of Central and East-European Flora. Dordrecht, pp. 439–441.
23. Bomanowska, A., Adamowski, W., Kirpluk, I., Otręba, A., Rewicz, A., 2019. Invasive alien plants in Polish national parks—threats to species diversity. PeerJ 7, e8034.

24. Bonnamour, A., Gippet, J.M.W., Bertelsmeier, C., 2021. Insect and plant invasions follow two waves of globalisation. Ecology Letters 24(11), 2418–2426.
25. Branquart, E., S. Vanderhoeven, W. Van Landuyt, F. Van Rossum & F. Verloove, 2011. Harmonia database: *Cornus sericea* L. Harmonia version 1.2, Belgian Forum on Invasive Species. URL: http://ias.biodiversity.be [žiūrėta 2022-10-15]
26. Braun-Blanquet, J., 1964. Pflanzensoziologie: Grundzüge der Vegetationskunde. Dritte Auflage; Springer: New York, USA, pp. 865.
27. Brennenstuhl, G., 2016. Verwilderungen von *Cornus sericea* L. im Raum Salzwedel (Altmark). Mitteilungen zur floristischen Kartierung in Sachsen-Anhalt (Halle) 21, 31–38.
28. Brown, D., 1992. Estimating the composition of a forest seed bank: A comparison of the seed extraction and seedling emergence methods. Canadian Journal of Botany 70, 1603–1612.
29. Bruelheide, H., Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S. M., et al., 2018. Global trait–environment relationships of plant communities. Nature Ecology & Evolution 2(12), 1906–1917.
30. Brundu, G., Richardson, D.M., 2016. Planted forests and invasive alien trees in Europe: a code for managing existing and future plantings to mitigate the risk of negative impacts from invasions. In: Daehler, C.C., van Kleunen, M., Pyšek, P., Richardson, D.M., (eds) Proceedings of 13th International EMAPi conference, Waikoloa, Hawaii. NeoBiota 30, 5–47.
31. Burda, R.I., Koniakin, S.N., 2019. The non-native woody species of the flora of Ukraine: Introduction, naturalization and invasion. Biosystems diversity 27(3), 276–290.
32. Canham, C.D., Berkowitz, A.R., Kelly, V.R., Lovett, G.M., Ollinger, S.V., Schnurr, J., 1996. Biomass allocation and multiple resource limitation in tree seedlings. Canadian Journal of Forest Research, 26, 1521–1530.
33. Cassey, P., Delean, S., Lockwood, JL., Sadowski, JS., Blackburn, TM., 2018. Dissecting the null model for biological invasions: a meta-analysis of the propagule pressure effect. PLOS Biology. 16, e2005987.
34. Caudullo, G., Welk, E., San-Miguel-Ayanz, J., 2017. Chorological maps for the main European woody species. Data in Brief, 12, 662–666.
35. Cedro, A., Nowak, G., 2015. Dendroclimatic investigations on *Quercus rubra* and *Quercus robur* in north-western Poland. Dendrobiology, 74, 123–133.

36. Cedro, A., Nowak, G., Kowalewska-Kalkowska, H., 2021. Climate Response in Tree-Rings of Sawara Cypress [*Chamaecyparis pisifera* (Siebold & Zucc.) Endl.] in Poland. Forests 12(8), 967.
37. Chambers, J.C., MacMahon, J.A., 1994. A day in the life of a seed: Movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 25, 263–292.
38. Charles-Dominique, T., Edelin, C., Bouchard, A., 2010. Architectural strategies of *Cornus sericea*, a native but invasive shrub of Southern Quebec, Canada, under an open or a closed canopy. Annals of Botany 105, 205–220.
39. Chase, M.W., Soltis, D.E., Olmstead, R.G., Morgan, D., Les, D.H., Mishler, B.D., et al., 1993. Phylogenetics of seed plants: an analysis of nucleotide sequences from the plastid gene rbcL. Annals of the Missouri Botanical Garden 80(3), 528–580.
40. Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., Knollová, I., Janssen, J.A.M., et al., 2020. EUNIS habitat classification: Expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats. Applied Vegetation Science 23(4), 1–28.
41. Colautti, R.I., Grigorovich, I.A., MacIsaac, H.J., 2006. Propagule pressure: a null model for biological invasions. Biological Invasions 8, 1023–1037.
42. Corbineau, F., Côme, D., 1995. Control of seed germination and dormancy by the gaseous environment. In Kigel, J., Galili, G. (Eds.) Seed development and germination, Marcel Dekker, New York, USA, pp. 397–424.
43. Courchamp, F., Fournier, A., Bellard, C., Bertelsmeier, C., Bonnaud, E., Jeschke, J. M., Russell, J. C., 2017. Invasion biology: specific problems and possible solutions. Trends in Ecology & Evolution, 32(1), 13–22.
44. Coutts, S.R., Helmstedt, K.J., Bennett, J.R., 2017. Invasion lags: the stories we tell ourselves and our inability to infer process from pattern. Diversity and Distributions 24, 244–251.
45. Crawley, M.J., Harvey, P.H., Purvis, A., 1996. Comparative ecology of the native and alien floras of the British Isles. Philosophical Transactions of the Royal Society B 351, 1251–1259.
46. Crooks, J., 2005. Lag times and exotic species: The ecology and management of biological invasions in slow-motion. Ecoscience 12, 316–329.
47. Csontos, P., 2007. Seed banks: Ecological definitions and sampling considerations. Community Ecology 8, 75–85.

48. D'Antonio, B.E., Ehlert, K., Pitt, A.L., 2023. The effects of varying degrees of Japanese barberry invasion on the abundance of blacklegged ticks and white-footed mice. Bios 94, 12–19.
49. Danielewicz, W., Wiatrowska B., 2014. Inwazyjne gatunki drzew i krzewów w lasach Polski [Invasive species of trees and shrubs in Polish forests]. Peckiana 9, 59–67.
50. Da Ronch, F., Caudullo, G., Houston Durrant, T., de Rigo, D., 2016. *Cornus mas* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In: San-Miguel-Ayanz, J., de Rigo, D., Caudullo, G., Houston Durrant, T., Mauri, A. (Eds.), European Atlas of Forest Tree Species. Luxembourg, pp. e01
51. Daru, B.H., Davies, T.J., Willis, C.G., Meineke, E.K., Ronk, A., Zobel, M., et al., 2021. Widespread homogenization of plant communities in the Anthropocene. Nature Communications 12(1), 6983.
52. Daehler, C.C., 2003. Performance comparisons of co-occurring native and alien invasive plants: implications for conservation and restoration. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 34(1), 183–211.
53. Daujotas, M., 1958. Lietuvos pajūrio smėlynų apželdinimas. Vilnius.
54. Dawson W, Mndolwa A.S, Burslem D.F.R.P, Hulme P.E., 2008. Assessing the risks of plant invasions arising from collection in tropical botanical gardens. Biodiversity Conservation 17, 1979–1995
55. De Almeida J.D., 2002. Flora exótica subespontânea de Portugal continental (Plantas vasculares). 3rd ed. Catálogo das plantas vasculares exóticas que ocorrem subespontâneas em Portugal continental e compilação de informações sobre estas plantas. – Coimbra.
56. De Barros Ruas, R., Costa, L.M.S., Bered, F., 2022 Urbanization driving changes in plant species and communities – A global view. Global Ecology and Conservation 38, e02243.
57. de Beer, I.W., Hui, C., Botella, C., Richardson, D.M., 2023. Drivers of compositional turnover of narrow-ranged versus widespread naturalised woody plants in South Africa. Frontiers in Ecology and Evolution 11, 1106197.
58. Dehnen-Schmutz, K., Touza, J, Perrings, C., Williamson, M., 2007. The horticultural trade and ornamental plant invasions in Britain. Conservation Biology 21, 224–231.
59. Delavaux, C.S., Crowther, T.W., Zohner, C.M., Robmann, N.M., Lauber, T., van den Hoogen, J., .et al., 2023. Native diversity buffers against severity of non-native tree invasions. Nature, 1–9.
60. Divíšek, J., Chytrý, M., Beckage, B., Gotelli, N. J., Lososova, Z., Pyšek, P., Richardson, D.M., Molofsky, J., 2018. Similarity of introduced plant

species to native ones facilitates naturalization, but differences enhance invasion success. Nature Communications 9, 4631.
61. Dobravolskaitė, R., 2010. Development and Age of *Amelanchier spicata* shrubs. Acta Biologica Universitatis Daugavpilensis, Suppl. 2, 145–152.
62. Du, Z.Y., Xiang, Q.Y., Cheng, J., Zhou, W., Wang, Q.F., Soltis, D. E., Soltis, P S., 2023. An updated phylogeny, biogeography, and PhyloCode-based classification of Cornaceae based on three sets of genomic data. American Journal of Botany, 110(2), e16116.
63. Dyderski, M.K., Banaszczak, P., Rawlik, M., Jagodziński, A.M., 2017. Interaction between invasive and potentially invasive shrub species does not influence relationships between their ecological success and distance from propagule sources. Plant Ecology 218, 923–933.
64. Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2018. Low impact of disturbance on ecological success of invasive tree and shrub species in temperate forests. Plant Ecology 219, 1369–1380.
65. Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2020. Impact of Invasive Tree Species on Natural Regeneration Species Composition, Diversity, and Density. Forests 11(4), 456.
66. Dyderski, M.K., Gdula, A. K., Jagodziński, A. M.,2015. "The rich get richer" concept in riparian woody species–A case study of the Warta River Valley (Poznań, Poland). Urban Forestry & Urban Greening 14(1), 107–114.
67. Dyderski, M.K., Jagodziński, A.M., 2019. Seedling survival of *Prunus serotina* Ehrh., *Quercus rubra* L. and *Robinia pseudoacacia* L. in temperate forests of Western Poland. Forest Ecology and Management, 450, 117498.
68. Ebinger J.E., McClain W., 1997. Recent exotic woody plant introduction into the Illinois flora. In: Proceedings of the 15th North American Prairie Conference, Bend pp. 55–58.
69. Ellstrand, N.C., Schierenbeck, K.A., 2000. Hybridization as a stimulus for the evolution of invasiveness in plants? Proceedings of the National Academy of Sciences 97(13), 7043–7050.
70. Elton, C., 1958. The ecology of invasions by animals and plants. Chapman and Hall, London.
71. Engelmark, O., Sjöbergb, K., Andersson, B., Rosvall, O., Ågrend, G.O., Baker, W.L., et al., 2001. Ecological effects and management aspects of an exotic tree species: the case of lodgepole pine in Sweden. Forest Ecology and Management 141, 3–13.

72. Essl, F., Lenzner, B., Bacher, S., Bailey, S., Capinha, C., Daehler, C., et al., 2020. Drivers of future alien species impacts: An expert-based assessment. Global Change Biology, 26(9): 4880–4893.
73. Essl, F., Bacher, S., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M., Katsanevakis, S., et al. 2018. Which taxa are alien? Criteria, applications, and uncertainties. Bioscience 68, 496–509.
74. Evarte-Bundere, G., Evarts-Bunders, P., Mežaka, A., Bojāre, A., 2022. Alien trees and shrubs of Latvia – evaluation of current status and invasiveness. Forestry Studies 76(1) 1–20.
75. Eyde R.H., 1988. Comprehending *Cornus*: puzzles and progress in the systematics of the dogwoods. Botanical Review 54, 233–351
76. Eyde, R.H., 1987. The case for keeping *Cornus* in the broad Linnaean sense. Systematic Botany 12, 505–518.
77. Ewel, J.J., O'Dowd, D.J., Bergelson, J., Daehler, C.C., D'Antonio, C. M., Gómez, L. D., 1999. Deliberate introductions of species: research needs: benefits can be reaped, but risks are high. BioScience 49(8), 619–630.
78. Fagan, M.E., Peart, D.R. 2004. Impact of the invasive shrub glossy buckthorn (*Rhamnus frangula* L.) on juvenile recruitment by canopy trees. Forest Ecology and Management 194, 95–107.
79. Fan, C.Z., Xiang, Q.Y., 2001. Phylogenetic relationships within *Cornus* (Cornaceae) based on 26S rDNA sequences. American Journal of Botany 88, 1131–1138.
80. Fanal, A., Mahy, G., Monty, A., 2022. Can we foresee future maple invasions? A comparative study of performance-related traits and invasiveness of eight *Acer* species. Plant Ecology 223, 1181–1192.
81. Feng C.M., Manchester S.R., Xiang Q.Y.J., 2009. Phylogeny and biogeography of Alangiaceae (Cornales) inferred from DNA sequences, morphology, and fossils. Molecular Phylogenetics and Evolution 51(2), 201–214.
82. Fernandez, R.D., Haubrock, P.J., Cuthbert, R.N., Heringer, G., Kourantidou, M., Hudgins, et al., 2023. Underexplored and growing economic costs of invasive alien trees. Scientific Reports 13(1), 8945.
83. Ferreras, A.E., Ashworth, L. Giorgis, M.A., 2023. Uncoupled flowering and fruiting phenology as the strategy of non-native invasive woody species in seasonally dry ecosystems. Biological Invasions 25, 365–377.
84. Ferrero, M.C., Tecco, P.A., Gurvich, D.E., 2022. Is intraspecific variability an advantage in mountain invasions? Comparing functional trait variation in an invasive and a native woody species along multiple environmental gradients. Biological Invasions 24(5), 1393–1412.

85. Ferus, P., 2023. Mechanisms involved in alien maples (*Acer* sp.) invasion process in the Central Europe. Testing hypotheses associated with species fitness. Urban Ecosystems, 1–13.
86. Finch, O.D., Szumelda, A., 2007. Introduction of Douglas fir (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) into Western Europe: Epigaeic arthropods in intermediate-aged pure stands in northwestern Germany. Forest Ecology and Management 242, 260–272.
87. Follak, S., Eberius, M., Essl, F., Fürdös, A., Sedlacek, N., Trognitz, F., 2018. Invasive alien plants along roadsides in Europe. EPPO Bulletin 48(2), 256–265.
88. Fournier, D.A, Skaug, H.J., Ancheta, J., Ianelli, J., Magnusson, A., Maunder, M.N. et al., 2012. AD Model Builder: using automatic differentiation for statistical inference of highly parameterized complex nonlinear models. Optimization Methods and Software 27, 233–249.
89. Galea, V.J., 2021. Use of Stem Implanted Bioherbicide Capsules to Manage an Infestation of *Parkinsonia aculeata* in Northern Australia. Plants 10(9), 1909.
90. Galera, H., Sudnik-Wójcikowska, B., 2010. Central European botanic gardens as centres of dispersal of alien plants. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 79(2), 147–156.
91. Gamm, C.M., Sullivan, P.F., Buchwal, A., Dial, R.J., Young, A.B., Watts, D.A., et al., 2018. Declining growth of deciduous shrubs in the warming climate of continental western Greenland. Journal of Ecology 106(2), 640–654.
92. Gederaas, L., Moen, T.L., Skjelseth, S., Larsen, L.K. (eds)., 2012. Alien species in Norway – with the Norwegian Black List 2012. The Norwegian Biodiversity Information Centre. – Norway.
93. Gioria, M., Hulme, P. E., Richardson, D. M., Pyšek, P., 2023. Why Are Invasive Plants Successful? Annual Review of Plant Biology 74, 635–670.
94. Gioria, M., Le Roux, J.J., Hirsch, H., Moravcová, L., Pyšek, P., 2019. Characteristics of the soil seed bank of invasive and non-invasive plants in their native and alien distribution range. Biological Invasions 21, 2313–2332.
95. Gioria, M., Osborne, B.A., 2014. Resource competition in plant invasions: emerging patterns and research needs. Frontiers in Plant Science 5, 501.
96. Goets, S.A., Kraaij, T., Little, K.M., 2018. Seed bank and growth comparisons of native (*Virgilia divaricata*) and invasive alien (*Acacia*

mearnsii and *A. melanoxylon*) plants: implications for conservation. PeerJ 6, e5466.
97. Gorchov, D.L., Trisel, D.E., 2003. Competitive effects of the invasive shrub, *Lonicera maackii* (Rupr.) Herder (Caprifoliaceae), on the growth and survival of native tree seedlings. Plant Ecology 166, 13–24.
98. Gosper, C.R., Stansbury, C.D., Vivian-Smith, G., 2005. Seed dispersal of fleshy-fruited invasive plants by birds: contributing factors and management options. Diversity and Distributions 11(6), 549–558.
99. Graebner, R.C., Callaway, R.M., Montesinos, D., 2012. Invasive species grows faster, competes better, and shows greater evolution toward increased seed size and growth than exotic non-invasive congeners. Plant Ecology 213, 545–553.
100. Gregor, T., Kasperek G., 2021. Non-native woody plant species in urban forests of Frankfurt/Main (Germany). Tuexenia 41, 133–145.
101. Grime J.P., 1979. Plant strategies and vegetation processes, John Wiley & Sons, New York, 222 p.
102. Grosset, E.G., 1958. The geographical distribution of *Cornus sanguinea* s. l. and history of the broad-leaved forests of the European part of the U.S.S.R. Byulleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody. Otdel Biologicheskii 63, 77–85.
103. Gudžinskas, Z., Petrulaitis, L., 2021. New alien taxa of the genus *Cornus* (Cornaceae) recorded in Lithuania and Latvia. Botanica 27(2), 160–169.
104. Gudžinskas Z., Petrulaitis L., Uogintas D., Vaitonis G., Balčiauskas L. ir kt., 2023. Invazinės ir svetimžemės rūšys Lietuvoje. – Vilnius.
105. Gudžinskas, Z., Petrulaitis, L., Žalneravičius, E., 2017. New woody alien plant species recorded in Lithuania. Botanica Lithuanica 23, 153–168.
106. Gudžinskas, Z., Petrulaitis, L., Žalneravičius, E., 2020. Emerging invasion threat of the liana *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) in Europe. NeoBiota 56, 1–25.
107. Gudžinskas, Z., Taura, L., 2022. Do Reproductive Traits of Invasive Populations of Scotch Broom, *Cytisus scoparius* (Fabaceae), Outperform Native Populations? Plants 11(16), 2158.
108. Guitián, J., Guitián, P., Navarro, L., 1996. Fruit set, fruit reduction, and fruiting strategy in *Cornus sanguinea* (Cornaceae). American Journal of Botany 83, 744–748.
109. Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. Palaeontologica. Electronica 4, 1–9.

110. Haubrock, P. J., Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Novoa, A., Taylor, N. G., Angulo, E.. et al., 2021. Economic costs of invasive alien species across Europe. NeoBiota 67, 153–190.
111. He, Y., 2014. The Relationship between an Invasive Shrub and Soil Moisture: Seasonal Interactions and Spatially Covarying Relations. ISPRS International Journal of Geo-Information 3, 1139–1153.
112. Hegi, G., 1926. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. Hanser, München, 2nd ed., vol. 5.2,1540–1556.
113. 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, 393–403.
114. Hejda, M., Sádlo, J., Kutlvašr, J., Petřík, P., Vítková, M., Vojík, M., Pyšek, P., Pergl, J., 2021. Impact of invasive and native dominants on species richness and diversity of plant communities. Preslia 93, 181–201.
115. Heneghan, L., Fatemi, F., Umek, L., Grady, K., Fagen, K., Workman, M., 2006. The invasive shrub European buckthorn (*Rhamnus cathartica*, L.) alters soil properties in Midwestern US woodlands. Applied Soil Ecology 32(1), 142–148.
116. Herrera, A.M., Carruthers, R.I., Mills, N.J., 2011. Introduced populations of *Genista monspessulana* (French broom) are more dense and produce a greater seed rain in California, USA, than native populations in the Mediterranean Basin of Europe. Biological Invasions 13, 369–380.
117. Herron, P.M., Martine, C.T., Latimer, A.M., Leicht-Young, S.A., 2007. Invasive plants and their ecological strategies: prediction and explanation of woody plant invasion in New England. Diversity and Distributions 13(5), 633–644.
118. Hierro, J.L., Maron, J.L., Callaway, R.M., 2005. A biogeographical approach to plant invasions: The importance of studying exotics in their introduced and native range. Journal of Ecology 93, 5–15.
119. Hinz H. L., Schwarzlaender, M., 2004. Comparing invasive plants from their native and exotic range: what can we learn for biological control? Weed Technology 18, 1533–1541.
120. Hoffmann, B.D., Courchamp, F., 2016. Biological invasions and natural colonisations: are they that different? NeoBiota 29, 1–14.
121. Holub, J. 1997. Cornaceae Dumort.—Dřínovité. In Slavík, B., Chrtek, J., Tomšovic, P., (Eds.) Květena České republiky; Academia: Praha, Czech Republic, Vol. 5, pp. 252–264.
122. Hulme, P. E., 2009. Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. Journal of Applied Ecology 46(1), 10–18.

123. Hulme, P.E., 2011. Addressing the threat to biodiversity from botanic gardens. Trends in Ecology & Evolution 26(4), 168–174.
124. Hutchinson, T.F., Vankat, J.L., 1997. Invasibility and effects of Amur Honeysuckle in southwestern Ohio forests. Conservation Biology 11, 1117–1124.
125. Jagodziński, A.M., Dyderski, M.K., Horodecki, P., Knight, K.S., Rawlik, K., Szmyt. J., 2019. Light and propagule pressure affect invasion intensity of *Prunus serotina* in a 14-tree species forest common garden experiment. NeoBiota 46, 1–21.
126. Januškevičius L. Baronienė V., Liagienė D., 2006. Sumedėjusių augalų introdukcija ir aklimatizacija bei jų rezultatai ir perspektyvos Lietuvoje. Kaunas, Lututė, 388 p.
127. Jonsell, B., 2010. Cornaceae. In: Jonsell, B., Karlsson, T. (Eds) Flora Nordica Vol 6, Thymelaeaceae to Apiaceae. The Swedish Museum of Natural History, Stockholm, pp. 157–161.
128. Kalusová, V., Chytrý, M., Peet, R.K., Wentworth, T.R., 2014. Alien species pools and habitat invasions. Global Ecology and Biogeography 23, 1366–1375.
129. Kaplan, Z., Danihelka, J., Chrtek, J. Jr., Zázvorka, J., Koutecký, P., Ekrt, L., et al., 2019. Distributions of vascular plants in the Czech Republic. Part 8. Preslia 91, 257–368.
130. Kelly, D.L., 1990. *Cornus sericea* L. in Ireland: an incipient weed of wetlands. Watsonia 18, 33–36.
131. Klisz, M., Puchałka, R., Netsvetov, M., Prokopuk, Y., Vitkova, M., Sádlo, J. et al., 2021. Variability in climate-growth reaction of *Robinia pseudoacacia* in Eastern Europe indicates potential for acclimatisation to future climate. Forest Ecology and Management 492, 119194.
132. Klymenko V.S., 2018. Alien species of *Cornus* L. (Cornaceae Bercht. et J. Presl.) in Ukraine. In: XII International Conference "Synanthropization of Flora and Vegetation" 20–22 September 2018, Uzhhorod–Berehove, Ukraine. p. 36.
133. Kollmann, J., Grubb P.J., 1999. Recruitment of fleshy-fruited species under different shrub species: Control by under-canopy environment. Ecological Research 14, 9–21.
134. Kollmann, J., 1997. Hypotheses on the regeneration niche of fleshy-fruited species in natural forest gaps and edges in central Europe. Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie 27, 85–91.
135. Kollmann, J., Grubb P.J., 2001. Biological flora of Central Europe: *Cornus sanguinea* L. Flora 196, 161–179.

136. Konarska, A., 2009. The biology of flowering and structure of selected elements of *Cornus alba* L. flowers. Acta Agrobotanica 62, 9–15.
137. Kowarik, I., 1995. Time lags in biological invasions with regard to the success and failure of alien species. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (Eds.). Plant invasions: general aspects and special problems. SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 15–38.
138. Kowarik, I., von der Lippe M., 2007. Pathways in plant invasions. In: Biological Invasions (ed. W. Nentwig) pp.29–47. Springer
139. Krefting, L.W., Roe, E.I., 1949. The role of some birds and mammals in seed germination. Ecological Monographs 19(3), 269–286.
140. Křivánek, M., Pyšek, P., 2006. Predicting invasions by woody species in a temperate zone: a test of three risk assessment schemes in the Czech Republic (Central Europe). Diversity and Distributions 12(3), 319–327.
141. Křivánek, M., Pyšek, P., 2008. Forestry and horticulture as pathways of plant invasions: a database of alien woody plants in the Czech Republic. In: Tokarska-Guzik, B., Brock, J.H., Brundu, G., Child, L., Daehler, C.C., Pyšek, P. (Eds.), Plant invasions: Human perception, ecological impacts and management. Leiden: Backhuys Publisher, 21–38.
142. Krüsi, B.O., Debussche, M., 1988. The fate of flowers and fruits of *Cornus sanguinea* L. in three contrasting Mediterranean habitats. Oecologia 74, 592–599.
143. Kubitzki, K., 2004. Cornaceae. In: Kubitzki, K. (ed.) Flowering plants dicotyledons the families and genera of vascular plants (Vol. VI). Berlin (Heidelberg): Springer; p. 82–90.
144. Kuebbing, S.E., Classen, A.T., Simberloff, D., 2014. Two co-occurring invasive woody shrubs alter soil properties and promote subdominant invasive species. Journal of Applied Ecology 51, 124–133.
145. Kurtto, A., Lampinen, R., Piirainen, M., Uotila, P. 2019. Checklist of the vascular plants of Finland. Finnish Museum of Natural History 34: 1–206.
146. Küster, E.C., Kühn, I., Bruelheide, H., Klotz, S., 2008. Trait interactions help explain plant invasion success in the German flora. Journal of Ecology 96, 860–868.
147. Laiviņš, M., Krampis, I., Bice, M., Knape, D., Šulcs, V., 2009. Atlas of Latvian Woody Plants. Latvijas universitātes bioloģijas institūts, Rīga, pp. 606.
148. Langmaier, M., Lapin, K., 2020. A systematic review of the impact of invasive alien plants on forest regeneration in European temperate forests. Frontiers in Plant Science 11, 524969.

149. Larkin, D.J., 2012. Lengths and correlates of lag phases in upper-Midwest plant invasions. Biological Invasions 14, 827–838.
150. Lee, W.G., Grubb, P.J., Wilson, J.B., 1991. Patterns of resource allocation in fleshy fruits of nine European tall-shrub species. Oikos, 307–315.
151. Lekavičius, A., 1976. Cornaceae. In: Natkevičaitė-Ivanauskienė M. (ed.), Lietuvos TSR flora, 5: 15–21. Vilnius.
152. Lennon, J.T., den Hollander, F., Wilke-Berenguer, M., Blath, J., 2021. Principles of seed banks and the emergence of complexity from dormancy. Nature Communications 12, 4807.
153. Levine, J.M., D'Antonio, C.M., 1999. Elton revisited: A review of evidence linking diversity and invasibility. Oikos 87, 15–26.
154. Lindelof, K., Lindo, J.A., Zhou, W., Ji, X., Xiang., Q.Y., 2020. Phylogenomics, biogeography, and evolution of the blue-or white-fruited dogwoods (*Cornus*)–Insights into morphological and ecological niche divergence following intercontinental geographic isolation. Journal of Systematics and Evolution 58(5), 604–645.
155. Lockwood, J. L., Cassey, P., Blackburn, T. M., 2009. The more you introduce the more you get: the role of colonization pressure and propagule pressure in invasion ecology. Diversity and Distributions 15(5), 904–910.
156. Lutz, J.A., Schwindt, K.A., Furniss, T.J., Freund, J.A., Swanson, M. E., Hogan, K.I., et al., 2014. Community composition and allometry of *Leucothoe davisiae*, *Cornus sericea*, and *Chrysolepis sempervirens*. Canadian Journal of Forest Research 44(6), 677–683.
157. Mack M.C., D'Antonio C.M. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. Trends in Ecology and Evolution 13, 195–198.
158. Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. Ecological Applications 10, 689–710.
159. Maes, B., van Loon, R. 2020. Wilde en niet-wilde bomen en struiken in vegetatieopnamen. Een voorstel voor een methode van specifieke notering van bomen en struiken in vegetatieopnamen en overwegingen daarbij. Stratiotes 55, 19–31.
160. Martínez-Ghersa, MA., Ghersa C.M., 2006. The relationship of propagule pressure to invasion potential in plants. Euphytica 148, 87–96.
161. Masaki, T., Tanaka, H., Shibata, M., Nakashizuka, T., 1998. The seed bank dynamics of *Cornus controversa* and their role in regeneration. Seed Science Research 8, 53–63.

162. McGregor, K.F., Watt, M.S., Hulme, P.E., Duncan, R.P., 2012. What determines pine naturalization: species traits, climate suitability or forestry use? Diversity and Distributions 18(10), 1013–1023.
163. McNeely, J. A. (Ed.)., 2001. Global strategy on invasive alien species. IUCN.
164. McNeish, R.E., McEwan, R.W., 2016. A review on the invasion ecology of Amur honeysuckle (*Lonicera maackii*, Caprifoliaceae) a case study of ecological impacts at multiple scales1. The Journal of the Torrey Botanical Society, 143(4), 367–385.
165. Medvecká, J., Kliment, J., Májeková, J., Halada, Ľ., Zaliberová, M., Gojdičová, E., et al., 2012. Inventory of the alien flora of Slovakia. Preslia 84, 257–309.
166. Meen, E., Nielsen, A., Ohlson, M. 2012. Forest stand modelling as a tool to predict performance of the understory herb *Cornus suecica*. Silva Fennica 46(4), 479–499.
167. Middleton, B., 2002. Winter burning and the reduction of *Cornus sericea* in sedge meadows in southern Wisconsin. Restoration Ecology 10(4), 723–730.
168. Moore, D. M., 1987. Cornaceae In: Clapham, A.R., Tutin, T.G., Moore, D.M. (Eds.) Flora of the British Isles, 3rd ed. Cambridge.
169. Morais, P., Reichard, M., 2018. Cryptic invasions: A review. Science of the Total Environment 613, 1438–1448.
170. Moravcová, L., Gudžinskas, Z., Pyšek, P., Pergl, J., Perglová, I., 2007. Seed ecology of *Heracleum mantegazzianum* and *H. sosnowskyi*, two invasive species with different distributions in Europe. In Pyšek, P., Cock, M.J.W., Nentwig, W., Ravn, H.P. (Eds.) Ecology and Management of Giant Hogweed (*Heracleum mantegazzianum*) CAB International, Wallingford, pp. 157–169.
171. Morozowska, M., Woźnicka, A., Nowińska, R., 2021. The morphology and internal structure of dogwood (*Cornus* L.) endocarps in the taxonomy and phylogeny of the genus. PeerJ, 9, e12170.
172. Murell, ZE., Poindexter, D.B, 2016. Cornaceae Bechtold & J. Presl In: Flora of North America Editorial Committee (Eds.) Flora of North America north of Mexico, Magnoliophyta Vol 12: Vitaceae to Garryaceae. Oxford University Press, New York, pp. 443–457.
173. Murrell, Z.E., 1993. Phylogenetic relationships in *Cornus* (Cornaceae). Systematic Botany 18(3), 469–495.
174. Navasaitis, M., 2008. Dendrologija. Margi Raštai, Vilnius, pp. 856
175. Novák, P., Zukal, D.; Harásek, M., Vlčková, P., Abdaladze, O., Willner, W., 2020. Ecology and vegetation types of oak-hornbeam and ravine

forests of the Eastern Greater Caucasus, Georgia. Folia Geobotanica 55, 333–349.
176. Novoa, A., Richardson, D.M., Pyšek, P., Meyerson, L.A., Bacher, S., Canavan, S., Wilson, J. R., 2020. Invasion syndromes: a systematic approach for predicting biological invasions and facilitating effective management. Biological Invasions 22(5), 1801–1820.
177. Nunez-Mir, G.C., Guo, Q., Rejmánek, M., Iannone III, B.V., Fei, S., 2019. Predicting invasiveness of exotic woody species using a traits-based framework. Ecology 100(10), e02797.
178. Nunn, N., Qian, N., 2010. The Columbian exchange: A history of disease, food, and ideas. Journal of Economic Perspectives 24(2), 163–188.
179. Omer, A., Fristoe, T., Yang, Q., Razanajatovo, M., Weigelt, P., Kreft, H. et al., 2022. The role of phylogenetic relatedness on alien plant success depends on the stage of invasion. Nature Plants 8(8), 906–914.
180. Orlov, O.O., Shynder, O.I., Vorobjov, E.O., Gryb, O.V., 2022. New floristic finds in the Forest-Steppe part of Zhytomyr Region. Ukrainian Botanical Journal 79(1), 6–26.
181. Parker, J.D., Torchin, M.E., Hufbauer, R.A., Lemoine, N.P., Alba, C., Blumenthal, D.M. et al., 2013. Do invasive species perform better in their new ranges? Ecology 94, 985–994.
182. Pérez-Fernández, A.M., Gómez-Gutiérrez, J.M., Martín-Berrocoso, A., Reinier, M., 2002. Effect of seed shape and size on their distribution in the soil seed bank. Journal of Mediterranean Ecology 3, 11–17.
183. Peterson, A.T., Stewart, A., Mohamed, K.I., Araújo, M.B., 2008. Shifting global invasive potential of European plants with climate change. PLoS One 3(6), e2441.
184. Peterson, R.A., 1953. Comparative effect of seed treatments upon seedling emergence in seven browse species. Ecology 34(4), 778–785.
185. Petit, R.J., 2004. Biological invasions at the gene level. Diversity and Distributions 10, 159–165.
186. Petrulaitis, L., Gudžinskas, Z., 2020. The first records of two alien woody species, *Cornus alternifolia* and *Cornus amomum*, in Lithuania. BioInvasions Records 9(2), 384–392.
187. Petrulaitis, L., Rašomavičius, V., Uogintas, D., Gudžinskas, Z. 2022. Soil Seed Bank of Alien and Native *Cornus* (Cornaceae) Taxa in Lithuania: What Determines Seed Density and Vertical Distribution in Soil? Diversity. 14(6), 488.
188. Pipinis, E., Milios, E., Mavrokordopoulou, O., Smiris, P., 2018. Effect of sowing date on seedling emergence of species with seeds enclosed in a stony endocarp. Journal of Sustainable Forestry 37, 375–388.

189. Pirl, M., 1990. Der Aufwand des Bliihens und Fruchtens und die Ausbreitung der Pflanzen in heimischen Geholzfluren. Ein Beitrag zur Reproduktionsbiologie und Diasporologie ausgewahlter Arten. Diploma thesis, University of Giessen.
190. Poindexter, D.B., Murrell, Z.E., Weakley, A.S., 2020. Cornaceae Berchthold ex J. Presl 1825 (Dogwood family) In: Weakley, A.S. (Ed.). Flora of the southeastern United States. University of North Carolina Herbarium, North Carolina Botanical Garden.
191. Pratašienė, K., Kulbokas, G., Marozas V., 2019. Distribution, composition and structure of forest communities with non-native *Sambucus* species in Lithuania. Mediterranean Botany 40(1), 121–132.
192. Pyšek P., Vojtech J., Pergl J., Moravcova L., Chytry M., Kühn I., 2013b. Temperate trees and shrubs as global invaders: the relationship between invasiveness and native distribution depends on biological traits. Biological Invasions 16, 577–589.
193. Pyšek, P., 1995. On the terminology used in plant invasion studies. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (Eds.) Plant invasions: general aspects and special problems, PB Academic Publisher, Amsterdam, pp. 71–81.
194. Pyšek, P., Hulme, P.E., Meyerson, L.A., Smith G.F., Boatwright, J.S., Crouch, N.R. et al., 2013a. Hitting the right target: taxonomic challenges of, and for, biological invasions. AoB Plants 5, plt042.
195. Pyšek, P., Křivánek, M., Jarošík, V., 2009. Planting intensity, residence time, and species traits determine invasion success of alien woody species. Ecology 90(10), 2734–2744.
196. Pyšek, P., Sádlo, J., Mandák, B.2002. Catalogue of alien plants of the Czech Republic. Preslia 74, 97–186.
197. Pyšek, P., Richardson, D. M., Rejmánek, M., Webster, G. L., Williamson, M., Kirschner, J., 2004. Alien plants in checklists and floras: towards better communication between taxonomists and ecologists. Taxon 53(1), 131–143.
198. Pyšek, P., Sadlo, J., Chrtek Jr, J., Chytrý, M., Kaplan, Z., Pergl, J. et al., 2022. Catalogue of alien plants of the Czech Republic: species richness, status, distributions, habitats, regional invasion levels, introduction pathways and impacts. Preslia 94, 447–577.
199. Pyšek, P., Richardson, D.M., 2010. Invasive species, environmental change and management, and health. Annual Review of Environment and Resources, 35, 25–55.

200. Pyšek, P., Richardson, D.M., Pergl, J., Jarošık, V., Sixtova, Z., Weber, E., 2008. Geographical and taxonomical biases in invasion ecology. Trends in Ecology and Evolution 23, 237–244.
201. R Core Team, 2021. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. https://www.R-project.org/
202. 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.
203. Reinhardt, F., Herle, M., Bastiansen, F., Streit, B., 2003. Ökonomische Folgen der Ausbreitung von gebietsfremden Organismen in Deutschland. J.W. Goethe-Universität Frankfurt, im Auftrag des Umweltbundesamtes, Forschungsbericht, pp. 201–211.
204. Rejmánek, M., 2000. Invasive plants: approaches and predictions. Austral Ecology 25(5), 497–506.
205. Rejmánek, M., Richardson, D.M., 1996. What attributes make some plant species more invasive? Ecology 77(6), 1655–1661.
206. Rejmánek, M., Richardson, D.M., 2013. Trees and shrubs as invasive alien species–2013 update of the global database. Diversity and Distributions 19(8), 1093-1094.
207. Rejmánek, M., Richardson, D.M., Higgins, S.I., Pitcairn, M.J., Grotkopp, E., 2005. Ecology of Invasive Plants: State of the art. In: Mooney H.A., Mack, R.N., McNeely, J.A., Neville, L.E., Schei, P.J., Waage, J.K. (eds.) Invasive Alien Species – A New Synthesis., Island Press, Washington, pp. 104–141.
208. Ricciardi, A., Cohen, J., 2007. The invasiveness of an introduced species does not predict its impact. Biological Invasions 9, 309–315.
209. Richardson, D., Allsopp, N., D'antonio, C., Milton, S., Rejmánek, M., 2000a. Plant invasions – the role of mutualisms. Biological Reviews 75(1), 65–93.
210. Richardson, D.M., 1998. Forestry trees as invasive aliens. Conservation Biology 12(1), 18–26.
211. Richardson, D.M., Kluge, R.L., 2008. Seed banks of invasive Australian *Acacia* species in South Africa: role in invasiveness and options for management. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 10, 161–177.
212. Richardson, D.M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M.G., Panetta, F.D., West, C.J., 2000b. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. Diversity & Distributions 6, 93–107.

213. Richardson, D.M., Rejmánek, M., 2011. Trees and shrubs as invasive alien species a global review. Diversity and Distributions 17, 788–809.
214. Riebl, R., Meve, U., Aas, G., 2017. Morphologische Variabilität und taxonomische Differenzierung von *Cornus sanguinea*: Nordbayerische Naturstandorte und Strassenbegleitgrün im Vergleich. Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft zur Erforschung der Heimischen Flora 87, 39–54.
215. Ries, C., Krippel Y., 2021. First records of 56 invasive alien vascular plants in Luxembourg. Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois 123, 115–127.
216. Russell, W., Mcbride, J., Carnell, K., 2003. Influence of environmental factors on the regeneration of hardwood species on three streams in the Sierra Nevada. Madroño 50(1), 21–27.
217. Sakai, A.K., Allendorf, F.W., Holt, J.S., Lodge, D.M., Molofsky, J., With, K.A. et al., 2001. The population biology of invasive species. Annual Review of Ecology and Systematics 32(1), 305–332.
218. Sander, H., 2007. Eesti arboreetumid loodusgeograafi pilgu läbi. Eesti parkide almanahh. Tallinn: Muinsuskaitseamet, Keskkonnaministeerium; Kroonpress, lk 84–91.
219. Sanford, N.L., Harrington, R.A., Fownes, J.H., 2003. Survival and growth of native and alien woody seedlings in open and understory environments. Forest Ecology and Management 183(1–3), 377–385.
220. Schulz, B., 2012. Die Gattung *Cornus* (Cornaceae), Hartriegel und Kornelkirsche, Teil 3. Mitteilungen der Deutschen Dendrologischen Gesellschaft 97, 91–132.
221. Schurr, F.M., Steinitz, O., Nathan, R., 2008. Plant fecundity and seed dispersal in spatially heterogeneous environments: Models, mechanisms and estimation. Journal of Ecology 96, 628–641.
222. Schweingruber, F.H., 1996. Tree rings and environment: dendrochronology. Swiss Federal Institute for Forest, Snow, and Landscape Research, Vienna, AT.
223. Sebert-Cuvillier, E., Paccaut, F., Chabrerie, O., Endels, P., Goubet, O., Decocq, G., 2007. Local population dynamics of an invasive tree species with a complex life-history cycle: a stochastic matrix model. Ecological Modelling 201(2), 127–143.
224. Seebens, H., Essl, F., Dawson, W., Fuentes, N., Moser, D., Pergl, J. et al., 2015. Global trade will accelerate plant invasions in emerging economies under climate change. Global change biology 21(11), 4128–4140.

225. Seebens, H., Bacher, S., Blackburn, T.M., Capinha, C., Dawson, W., Dullinger, S. et. al., 2021. Projecting the continental accumulation of alien species through to 2050. Global Change Biology 27, 970–982.
226. Seebens, H., Blackburn, T.M., Dyer, E.E., Genovesi, P., Hulme, P.E., Jeschke, J.M. et al., 2017. No saturation in the accumulation of alien species worldwide. Nature Communications 8, 14435.
227. Semenishchenkov, Y.A., 2017. Distribution of invasive species *Swida alba* (L.) Opiz (Cornaceae) and communities with its participation in Bryansk oblast. Russian Journal of Biological Invasions 8, 282–289.
228. Serviss, B.E., Tumlison, R., 2021. Guide to the naturalized, escaped, and adventive woody flora of Arkansas. Phytoneuron 29, 1–193.
229. Sheppard, C.S., Burns, B.R., 2014. Effects of interspecific alien versus intraspecific native competition on growth of native woody plants. Plant Ecology 215, 1527–1538.
230. Shynder, O., Negrash, J., 2021. Checklist of the flora of the vicinity of Balakliya (Kharkiv region, Ukraine): native and alien taxa, distribution of rare plants, new findings. Plant Introduction (89/90), 13–71.
231. Simberloff, D., 2001. Eradication of island invasives: practical actions and results achieved. Trends in Ecology & Evolution 16(6), 273–274.
232. Simberloff, D., 2009. The role of propagule pressure in biological invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 40, 81–102.
233. Simberloff, D., Nuñez, M.A., Ledgard, N.J., Pauchard, A., Richardson, D.M., Sarasola, M. et al., 2010. Spread and impact of introduced conifers in South America: lessons from other southern hemisphere regions. Austral Ecology 35(5), 489–504.
234. Simberloff, D., Martin, J. L., Genovesi, P., Maris, V., Wardle, D. A., Aronson, J., et al., 2013. Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. Trends in Ecology & Evolution 28(1), 58–66.
235. Simpson, M.G., 2006. Cornaceae In: Plant Systematics. pp. 291–292.
236. Skridaila, A., 1996. Vilniaus universiteto botanikos sodas 1782-1842 metais ir pirmieji moksliniai šaltiniai apie augalų introdukciją Lietuvoje. Dendrologia Lituaniae 3, 50–74.
237. Smith, S.B., DeSando, S.A., Pagano, T., 2013. The value of native and invasive fruit-bearing shrubs for migrating songbirds. Northeastern Naturalist 20, 171–184.
238. Smulders, M.J.M., Beringen, R., Volosyanchuk, R., Vanden Broeck A., van der Schott, J., Arens, P., Vosman, B. 2008. Natural hybridisation between *Populus nigra* L. and *P.* ×*canadensis* Moench: Hybrid offspring

competes for niches along the Rhine river in the Netherlands. Tree Genetics and Genomes 4, 663–675.
239. Snarskis, P., Galinis, V., 1974. Vadovas Lietuvos dekoratyviniams medžiams ir krūmams pažinti. Mintis. – Vilnius.
240. Sokolov, S.Ya., Svyazeva, O.A., and Kubli, V.A., 1986. Arealy derev'ev i kustarnikov SSSR (Trees and Shrubs on the USSR Areas), Moscow.
241. Starfinger, U., Karrer, G., 2016. A standard protocol for testing viability with the Triphenyl Tetrazolium Chloride (TTC) Test. Julius Kuehn-Archiv 255, 65–66.
242. Stastny, M., Schaffner, U., Elle, E., 2005. Do vigour of introduced populations and escape from specialist herbivores contribute to invasiveness? Journal of Ecology 93, 27–37.
243. Stohlgren, T.J., Pyšek, P., Kartesz, J., Nishino, M., Pauchard, A., Winter, M., et al., 2011. Widespread plant species: natives versus aliens in our changing world. Biological Invasions 13, 1931–1944.
244. Takos, I., Efthimiou, G., 2003. Germination results on dormant seeds of fifteen tree species autumn sown in a northern Greek nursery. Silvae Genetica 52, 67–70.
245. Taura, L., Gudžinskas, Z., 2020. Life stages and demography of invasive shrub *Cytisus scoparius* (Fabaceae) in Lithuania. Botanica 26(1), 1–14.
246. Taylor, K., 1999. *Cornus suecica* L. (*Chamaepericlymenum suecicum* (L.) Ascherson and Graebner). Journal of Ecology 87(6), 1068–1077.
247. Tecco, P.A., Diaz, S., Cabido, M., Urcelay, C., 2010. Functional traits of alien plants cross contrasting climatic and land-use regimes: do aliens join the locals or try harder than them? Journal of Ecology 98, 17–27.
248. Thabethe, V., Wilson, A. L., Hart, L. A., Downs, C. T., 2015. Digestive efficiency of indigenous and invasive avian species fed fruit of invasive alien plants in South Africa. African Zoology 50(4), 293–297.
249. Thakur, S., Negi, V.S., Dhyani, R., Bhatt, I.D., Yadava, A.K., 2022. Influence of environmental factors on tree species diversity and composition in the Indian western Himalaya. Forest Ecology and Management 503, 119746.
250. Thomas, S.K., Liu, X., Du, Z.-Y., Dong, Y., Cummings, A., Pokorny, L., Xiang, Q.-Y., Leebens-Mack, J.H., 2021. Comprehending Cornales: phylogenetic reconstruction of the order using the Angiosperms353 probe set. American Journal of Botany 108(7), 1–10.
251. Thompson, J.N., Pellmyr, O., 1989. Origins of variance in seed number and mass: Interaction of sex expression and herbivory in *Lomatium salmoniflorum*. Oecologia 79, 395–402.

252. Thompson, K., Grime, J.P., 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology 67, 893–921.
253. Traveset, A. 1998. Effect of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 1(2), 151–190.
254. Turbelin, A. J., Cuthbert, R. N., Essl, F., Haubrock, P. J., Ricciardi, A., Courchamp, F., 2023. Biological invasions are as costly as natural hazards. Perspectives in Ecology and Conservation, 21(2), 143–150.
255. Tyler, T., Karlsson, T., Milberg, P., Sahlin, U., Sundberg, S., 2015. Invasive plant species in the Swedish flora: developing criteria and definitions, and assessing the invasiveness of individual taxa. Nordic Journal of Botany 33(3), 300–317.
256. van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E. et al., 2015b. Global exchange and accumulation of non-native plants. Nature 525, 100–103.
257. van Kleunen, M., Xu, X., Yang, Q., Maurel, N., Zhang, Z., Dawson, W. et al. 2020. Economic use of plants is key to their naturalization success. Nature Communications 11, 3201.
258. van Klinken, R.D., Panetta, F.D., Coutts, S., Simon, B.K., 2015. Learning from the past to predict the future: An historical analysis of grass invasions in northern Australia. Biological Invasions 17, 565–579.
259. Vander Wall, S.B., 2003. How rodents smell buried seeds: A model based on the behavior of pesticides in soil. Journal of Mammalogy 84, 1089–1099.
260. Venable, D.L., Brown, J.S., 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. American Naturalist 131, 360–384.
261. Verloove, F., 2011. *Fraxinus pennsylvanica*, *Pterocarya fraxinifolia* en andere opmerkelijke uitheemse rivierbegeleiders in België en NW Frankrijk. Dumortiera, 99, 1–10.
262. Vilà, M., Espinar, J.L., Hejda, M., Hulme, P.E., Jarošík, V., Maron, J.L., Pergl, J., et al., 2011. Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. Ecology Letters 14, 702–708.
263. Volungevičius, J., Amalevičiutė, K., Liaudanskienė, I., Šlepetienė, A., Šlepetys, J., 2015. Chemical properties of Pachiterric Histosol as influenced by different land use. Zemdirbyste-Agriculture, 102(2), 123–132.
264. Wahlsteen, E., Zhou, W., Xiang, Q., Rushforth, K., 2021. Rediscovery of the lost little dogwood *Cornus wardiana* (Cornaceae) – Its phylogenetic

and morphological distinction and implication in the origin of the Arctic-Sino-Himalayan disjunction. Journal of Systematics and Evolution 59(2), 405–416.
265. Walck, J.L., Baskin, J.M., Baskin, C.C., Hidayati, S.N., 2005. Defining transient and persistent seed banks in species with pronounced seasonal dormancy and germination patterns. Seed Science Research 15, 189–196.
266. Wang, Y., Fei, S., Tang, Z., Sun, Y., Chen, G., Wang, X., et al. 2021. Alien woody plant invasions in natural forests across China. Journal of Plant Ecology 14(5), 749–756.
267. Wangerin, W., 1910. *Cornus alba* L. In: Engler H.G.A. (Ed.) Das Pflanzenreich. Leipzig: W. Engelmann. 1900–1968.
268. Warzecha, B., Parker, V.T., 2014. Differential post-dispersal seed predation drives chaparral seed bank dynamics. Plant Ecology 215, 1313–1322.
269. Wawrzyniak, M., Michalak, M., Chmielarz, P., 2020. Effect of different conditions of storage on seed viability and seedling growth of six European wild fruit woody plants. Annals of Forest Science 77, 58.
270. Wiatrowska, B., Kurek, P., Moroń, D., Celary, W., Chrzanowski, A., Trzciński, P., Piechnik, Ł., 2023. Linear scaling – negative effects of invasive *Spiraea tomentosa* (Rosaceae) on wetland plants and pollinator communities. NeoBiota 81, 63–90.
271. Williamson, M.H., Fitter, A., 1996. The characters of successful invaders. Biological Conservation 78(1–2), 163–170.
272. Wilson, J.S., 1964. Variation of three taxonomic complexes of the genus *Cornus* in eastern United States. Transactions of the Kansas Academy of Science 67, 747–817.
273. Wittenberg, R., 2005. An inventory of alien species and their threat to biodiversity and economy in Switzerland. CABI Bioscience Switzerland Centre report to the Swiss Agency for Environment, Forests and Landscape.
274. Wohlgemuth, T., Gossner, M.M., Campagnaro, T., Marchante, H., van Loo, M. et al. 2022. Impact of non-native tree species in Europe on soil properties and biodiversity: a review. NeoBiota 78, 45–69.
275. Woods, K. D., 1993. Effects of invasion by *Lonicera tatarica* L. on herbs and tree seedlings in four New England forests. American Midland Naturalist, 62–74.
276. Woźnicka, A., Melosik, I., Morozowska, M., 2015. Quantitative and qualitative differences in morphological traits of endocarps revealed between *Cornus* species. Plant Systematics and Evolution 301, 291–308.

277. Xiang, Q.Y. 1987. A neglected character of *Cornus* L. s.l. with special reference to a new subgenus–*Sinocornus* Q. Y. Xiang. Acta Phytotaxonica Sinica 25, 125–131.
278. Xiang, Q.Y., Moody, M.L., Soltis, D.E., Fan, C.Z., Soltis, P.S., 2002. Relationships within Cornales and circumscription of Cornaceae: matK and rbcL sequence data and effects of outgroups and long branches. Molecular Phylogenetics and Evolution 24, 35–57.
279. Xiang, Q.Y., Soltis, D.E., Morgan, D.R., Soltis, P.S., 1993. Phylogenetic relationships of *Cornus* L. sensu lato and putative relatives inferred from rbcL sequence data. Annals of the Missouri Botanical Garden, 80(3), 723–734.
280. Xiang, Q.Y., Thomas, D.T., Zhang, W.H., Manchester, S.R., Murrell, Z., 2006. Species level phylogeny of the genus *Cornus* (Cornaceae) based on molecular and morphological evidence—implications for taxonomy and Tertiary intercontinental migration. Taxon 55, 9–30.
281. Xiang, Q.Y., Shui, Y.M., Murrell, Z., 2003. *Cornus eydeana* (Cornaceae), a new cornelian cherry from China—Notes on systematics and evolution. Systematic Botany 28(4), 757–764.
282. Yang, Q., Weigelt, P., Fristoe, T.S., Zhang, Z., Kreft, H., Stein, A. et al., 2021. The global loss of floristic uniqueness. Nature Communications 12, 7290.
283. Zalba, S.M., Amodeo, M.R., 2015. Site-specific reproductive performance of an invasive fleshy-fruited tree in remnant grasslands of the Argentinean Pampas. Weed Research 55, 546–554.
284. Zhang, S., Isermann, M., Gan, W., Breed, M., 2018. Invasive *Rosa rugosa* populations outperform native populations, but some populations have greater invasive potential than others. Scientific Reports 8, 5735.
285. Zhengy, W., Raven, P.H. (eds.), 2005. Flora of China 14: 1–581. Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
286. Zieliński, J., Tomaszewski, D., Gawlak, M., Orlova, L., 2014. Kłopotliwe derenie – *Cornus alba* L. i *C. sericea* L. (Cornaceae). Dwa gatunki czy jeden? Rocnik Polskiego Towarzystwa Dendrologicznego 62, 9–23.
287. Zimmerman, U.D., Ebinger, J.E., Diekroeger, K.C., 1993. Alien and native woody species invasion of abandoned crop land and reestablished tallgrass prairie in east-central Illinois. Transactions of the Illinois State Academy of Science 86(3), 111–118.

SUMMARY

INTRODUCTION

Biological invasions are among the main causes of biodiversity change and loss. Rapidly spreading invasive organisms cause environmental, economic, and human health damage (Courchamp et al., 2017; Turbelin et al., 2023). In addition to direct competition with native organisms, alien species cause physical changes to the habitats affected by invasions (Simberloff, 2001; Peterson et al., 2008). The increase in biological invasions has been linked to industrialisation and globalisation processes (Bonnamour et al., 2021). Human activities, particularly the transport of goods and raw materials, combined with the intentional translocation of different types of organisms, have created the conditions for the introduction of alien species into new areas (Seebens et al., 2017). The migration of alien species from one region to another is directly dependent on human activities (Hulme, 2009).

Nowadays, biological invasions have reached immense scale, as more than 16 000 species are considered alien in at least one region of the World. The number of alien species continues to increase as they are introduced to new areas, either by accident or by deliberate introduction, and after a certain period of time, begin to spread (Essl et al., 2020; Seebens et al., 2021). More than a third of these species have established in new regions recently – in the period of 1970–2014 (Seebens et al., 2017). Vascular plants represent the largest part of alien species, as more than 13 000 species are considered alien in some regions (van Kleunen et al., 2015).

In addition to climate change, biological invasions pose the greatest threat to biodiversity and ecosystem stability (Turbelin et al., 2023). The negative impacts of invasive species on ecosystems are often not immediately evident when the invasive species is introduced, but become evident only after a significant period of time when the processes in the ecosystem have already been altered considerably (Simberloff et al., 2013). The most visible and obvious consequence of ecosystem changes caused by invasive species is the loss of native species and their decline in abundance (Vilà et al., 2011).

Invasive species cause significant economic losses, and the problem is becoming more serious as the scale of invasions increases. Invasive species have been estimated to cause about the same economic losses each year as natural disasters (storms, floods, or fires). Losses due to invasive species are increasing faster than losses due to natural disasters (Turbelin et al., 2023). In Europe, the total damage caused by biological invasions is estimated at €116.6 billion over six decades (1960–2020) (Haubrock et al., 2021).

Invasive species also have negative impacts on human health. Some invasive plants are severe allergens or cause skin burns (Pyšek, Richardson, 2010). Invasive plants also affect human health indirectly. Invasive *Berberis thunbergii* DC. shrubs have been found to have significantly higher levels of ticks than areas with few or no shrubs (D'Antonio et al., 2023). Thus, areas affected by the invasion of these shrubs are more likely to be infested with ticks that transmit diseases.

Control and eradication of invasive species is difficult and expensive. It is much easier to prevent new, potentially invasive species from entering new areas (Ahmed et al., 2022). If, despite preventative measures, a dangerous invasive species is introduced into a new area, it is important to take early measures to control and eradicate its populations. As long as invasive species have a low abundance and do not form large populations, it is easier to eradicate them than to control and eradicate species that are already well-established. Eradication of invasive species that are abundant and have large populations is expensive, time-consuming, and not always successful (Simberloff et al., 2013).

Research on the spread and encroachment of alien woody plants into natural habitats is of global (Wang et al., 2021; de Beer et al., 2023) and regional (Adriaens et al., 2019; Jagodziński et al., 2019; Dyderski, Jagodziński, 2020; Wiatrowska et al., 2023) interest. Nevertheless, it is still not entirely clear why some alien species invade natural habitats more easily and adapt better than native species. There is also no clear answer as to why plants of a particular genus become invasive (Rejmanek, Richardson, 1996; McGregor et al., 2012; Gioria et al., 2023). Identifying the biological characteristics of native and alien species can provide new information on the invasion mechanisms of alien woody plants.

In Lithuania, relatively few studies have been carried out on alien woody plants (Dobravolskaitė, 2010; Pratašienė et al., 2019; Gudžinskas et al., 2020; Taura, Gudžinskas, 2020; Gudžinskas, Taura, 2022), and no studies have been carried out on plants of the genus *Cornus*. Several *Cornus* species have been declared invasive in some European countries (Branquart, 2011; Danielewicz, Wiatrowska, 2014; Tyler et al., 2015; Bačič et al., 2015; Bomanowska et al., 2019), but there is very little detailed research on the factors that cause the invasiveness of alien *Cornus* species. The reasons for the rapid spread of alien *Cornus* are not sufficiently clear, and we have therefore focused on analysing the biological traits that determine their spread and invasiveness in this study.

Appropriate selection of taxa and methods of comparison are essential in comparative studies (Sanford et al., 2003). By comparing the biological characteristics of several plant species, that belong to the same genus, we can

determine which characteristics are responsible for their rapid spread. A plant genus that includes several invasive species in different regions is selected for the study and the characteristics that determine each species invasiveness are compared (Fanal et al., 2022; Ferus, 2023). Each species belonging to the same genus has specific characteristics that allow them to compete with, and outcompete native species and occupy their ecological niches (Divíšek et al., 2018). Usually, the determination of whether an alien species under study is more competitive than a native species is only made once the species has reached the final stage of penetration and has become invasive. The plant characteristics that determine the spread of a species should be investigated at earlier stages of invasion, especially during establishment and naturalisation (Vilá, Weiner, 2004; Sheppard, Burns, 2014)

For the studies to be presented in this research, the genus *Cornus* was chosen as the model plant. One member of this genus is native to the country and the others are alien. The studies aimed to reveal the characteristics of the alien *Cornus* plants that give them an advantage over the native members of the genus.

OBJECTIVE AND MAIN TASKS OF THE STUDY

The objective of this study was to evaluate the biological and ecological traits of the genus *Cornus* in the Baltic region and characterize traits that define the invasiveness of alien taxa.

The following tasks were formulated to achieve the objective:

1. To assess diversity and distribution of the genus *Cornus* in Lithuania.
2. To investigate reproductive characteristics (flowering and fruiting) of *Cornus* occurring in the region.
3. To evaluate the structure of soil seed bank and seedling emergence under natural conditions.
4. To identify the effect of environmental conditions on the annual wood ring width affecting *Cornus* growth.
5. To assess the impact of alien *Cornus* on the diversity of native plant species.

STATEMENTS TO BE DEFENDED

1. Reproductive output of alien *Cornus* is higher than that of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, which increases propagule pressure, which facilitates faster spread of the alien taxa.
2. Alien taxa of the genus form denser soil seed bank and the proportion of viable seeds is higher than native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. An abundant soil seed bank ensures the population's survival and renewal.
3. The density of seedlings in plots with undisturbed soil surface was not significantly different from those in disturbed plots except for alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis*.
4. The response of alien *Cornus* is weak to meteorological factors and alien *Cornus* are ecologically plastic, with little variation in the width of the annual rings between years.
5. Invasion of alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sericea* in plant communities significantly reduces the diversity of herbaceous plant species.

NOVELTY OF THE STUDY

1. For the first time, the diversity of the genus *Cornus* in Lithuania was assessed, and three new species and one subspecies were registered in Lithuania.
2. In Lithuania found *Cornus amomum* was recorded for the first time in Europe.
3. It was revealed that alien taxa of genus *Cornus* have reproductive traits that allow them to outperform native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
4. Cryptic invasion of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in the Baltic region was revealed, which has gone unnoticed due to its similarity to the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
5. Detailed research on soil seed bank of four taxa was performed and viability of extracted seeds was assessed for the first time. It was found that the proportion of viable seeds in the soil seed bank of the alien *Cornus* taxa in Lithuania is significantly higher than that of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
6. For the first time, it was found that soil surface disturbance does not affect the density of *Cornus* seedlings.
7. The differences in annual ring width show the growth advantage of the alien *Cornus* in comparison with the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
8. For the first time, a study was carried out on the impact of alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sericea* on plant communities and their negative impact on the diversity of herbaceous plants was revealed.

1. LITERATURE OVERVIEW

In the chapter “Invasions of alien plants” (1.1.) the process (naturalisation, barriers, lag phase) of biological invasions is explained and factors (propagule pressure, soil seed bank) contributing the most to this process are shortly described.

The chapter “Factors determining spread and abundance of alien woody species” (1.2.) explains factors that lead to dispersal and abundance of alien woody species. The history of alien woody species introduction is described, as well as the influence of biotic and abiotic factors contributing to the spread of alien woody species.

In the chapter “The impact of alien woody species on the environment” (1.3.) the impacts of various magnitude of alien woody species is discussed. Impacts of alien woody species from genetic to ecosystem level are shortly described with specific examples.

The history of research on traits of alien woody species and the most common traits of invasiveness are discussed in the chapter “Traits of invasiveness that are characteristic to alien woody species” (1.4.).

The structure of the family and taxonomical history of the genus are explained in the chapter “The family of Cornaceae and the genus *Cornus"* (1.5.). In subsection 1.5.1. diversity of the genus *Cornus* in Europe is discussed, as well as traits of invasiveness of species of the genus *Cornus*. 1.5.2. subsection describes short characteristics of our studied taxa.

2. MATERIALS AND METHODS

2.1. Studies on the diversity and distribution of the genus *Cornus*

The studies were carried out between 2019 and 2022 across the whole territory of Lithuania. Herbarium specimens were collected during the surveys and transferred to the herbarium of the Nature Research Centre (BILAS) for deposit. More than 200 herbarium specimens were collected between 2019 and 2022.

Cornus taxa were identified according to scientific papers, identification keys, and morphological descriptions of taxa (Ball et al., 1968; Jonsell, 2010; Schulz, 2012; Woźnicka et al., 2015; Murell, Poindexter, 2016; Morozowska et al., 2021). The most significant characters of *Cornus alba* and *Cornus sericea*, as well as *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* are discussed in detail in Section 1.2.

Maps of the distribution of the *Cornus* species in Lithuania have been prepared using a grid cell system. The maps are arranged according to geographical coordinates, with sides at 6' latitude and 10' longitude (Gudžinskas, 1993). The data on the distribution of *Cornus sericea* collected during the project "Investigations on the status of invasive and alien species in Lithuania" (Gudžinskas et al., 2023) were used in this work.

2.2. Study on reproductive traits

Cornus sanguinea subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* were surveyed in three populations of each subspecies in 2020. The reproductive traits of *Cornus alba* were studied in abandoned grassland habitats (Darsūniškis, Maišiagala, and Trakai populations), while those of *Cornus sericea* were studied in alluvial forest (Lapainios and Žirmūnai populations) and eutrophic grassland habitats (Balžis population). Populations of *Cornus sanguinea* subspecies were selected in several habitat types for this study. *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* reproductive traits were studied in scrubland (Piepaliai and Veliuona populations) and *Quercus robur* forest (Šilinė population) habitats, while *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populations were selected in human-made (Kaišiadorys population) and abandoned grassland (Maišiagala and Ginkūnai populations) habitats.

The studies were carried out in three populations of each *Cornus* (*Cornus alba*, *Cornus sericea*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, and *Cornus sanguinea* subsp. *australis*) except for *Cornus sericea*, of which reproductive traits were studied in two populations. Thirty inflorescences were collected for the study and 30 infructescences were collected in autumn from the same

individuals. The number of flowers per inflorescence was counted, and the number of fruits per infructescence was counted in autumn.

2.3. Assessment of soil seed bank and seedling density

Soil seed bank studies were carried out on populations of pre-selected and precisely identified plants of the genus *Cornus*. *Cornus* populations were selected throughout Lithuania based on their distribution (Table 2, Fig. 5). Five populations of *Cornus alba* were selected: *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sericea* populations (20 sites in total). A total of 800 soil samples were analysed (each soil sample was split into two subsamples). To investigate the effect of soil surface disturbance on seedling density, 20 disturbed and 20 control plots were set up at each of the seed bank test sites (400 disturbed and 400 control plots in total).

Cornus stands with a high number of mature *Cornus* individuals in the shrub layer (coverage ranging from 30 % to 60 %) were selected for soil seed bank sampling and seedling density analysis. Populations covering at least 50 m^2 were selected for the study. The habitat type was determined at each study site. Habitats were identified according to the EUNIS habitat classification using the third level of classification (Chytrý et al., 2020).

Soil samples for the seed bank were collected in late autumn, in October and November 2019. The plots for sample collection were arranged in transects along the length of the *Cornus* stand (transect length 12 m). Samples were collected every 0.5 m along the transect. 20 soil samples were collected in each population using a steel frame with 10 cm sides. Each soil sample was immediately divided into two subsamples: an upper layer (0–5 cm) and a bottom layer (5–10 cm). The collected samples were placed in labelled bags (plant name, location, and layer). In the laboratory, the soil samples were lightly crushed to prevent crumbling and improve drying. The samples were left to dry in open bags for about three months at ambient temperature (about 20 °C).

Cornus seeds from each sample were collected with tweezers and placed in individual labelled paper bags. The seeds were then analysed using a binocular microscope and classified into intact (no visible endocarp damage) and damaged (with visible endocarp damage). The number of intact and damaged seeds found in each soil sample was counted.

The viability of intact seeds taken from the soil seed bank was checked by a standard staining method (TTC test) using a 1% solution of 2,3,5-triphenyl-tetrazolium chloride (TTC) in distilled water (Baskin, Baskin, 1998). Seeds were scarified by cutting off the tip of each endocarp with a medical scalpel to allow better and faster penetration of the TTC solution into

the seed embryo. The scarified seeds were then placed in tubes containing the TTC solution and stored in the dark at 35 °C for 24 hours. To assess the colour of the embryo, a cross-section of the seed was made. An embryo was considered viable if it had a carmine red colour; barely pink or white embryos were considered non-viable (Starfinger, Karrer, 2016).

Effect of soil surface disturbance on the density of *Cornus* seedlings. At the soil seed bank test sites, the density of native and alien *Cornus* seedlings was assessed under natural conditions, simulating soil disturbance. In September–October 2019, we established two types of permanent plots. In the experimental plots, the soil surface was disturbed and, in the control plots, no changes were made to the plant coverage and soil surface. The effect of *Cornus* coverage on the density of *Cornus* seedlings was also evaluated and the density of seedlings was compared in different habitats. The effect of soil surface disturbance was simulated by removing grass and other plant parts (e.g., plant debris, dead leaves, mosses) and loosening the topsoil. The plots were delimited by wooden frames with sides of 10 × 10 cm (0,01 m^2). First-year plants with or without cotyledons were considered as seedlings.

2.4. Age of maturity of *Cornus sanguinea*

To determine whether there were differences in the age of maturity of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, we carried out dendrochronological studies on young but already fruiting shoots, presumably grown from root suckers. At four sites (two *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sites and two *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sites), 30 of the youngest fruiting shoots were collected in September 2020. The fruit-bearing shoots were selected if they were 1.0–1.1 m tall or less. Individuals were collected in open habitats free from other tree and shrub coverage to assess fruiting age. The shoots were cut with secateurs at the soil surface, a section of the lower part of about 15 cm was taken, and each sample was numbered. In the laboratory, a section of the shoots was examined, and the age of the shoot was determined by the number of annual rings. The diameter of each shoot was measured with a calliper (accuracy 0.1 mm) at its base.

2.5. Comparison of annual ring width between *Cornus* taxa

Five populations of each taxon (*Cornus alba*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sericea*), distributed throughout Lithuania, were sampled for this study (Table 3). In each population, 30 samples of wood were collected. A total of 20 populations were surveyed, with 600 samples of wood collected for analysis (150 samples

per taxon). *Cornus* wood annual ring width data of 2013–2020 were used for the study.

Samples were collected in late autumn (late October and early November), after the end of the growing season, when the growth of the wood had stopped. We selected mature *Cornus* stands for wood sampling, consisting of groups of individuals of different ages. We chose stems of similar diameter to obtain a longer sequence of years for individuals in each population. For each individual sampled, the stem with the largest diameter was cut at the ground level. The collected samples of wood were numbered and taken to the laboratory. They were dried at ambient temperature for one month and then cut into smaller pieces, approximately 3–4 cm long. The samples thus prepared were sanded with a 180-grit sanding belt. The prepared wood samples were examined using a binocular microscope. The width of the annual ring width was measured at an accuracy of 0,1 mm.

Soil samples were taken at each study site to determine the influence of soil agrochemical composition on the annual ring width of the studied *Cornus*. Soil samples were analysed at the Agrochemical Research Laboratory of the Lithuanian Centre of Agrarian and Forest Sciences, Kaunas. The following parameters were used to assess the influence of soil agrochemical parameters on annual bark growth: soil acidity (pH_{KCl} in suspension, ISO 10390:2021), P_2O_5 and K_2O content (mg/kg) (D-07:2021), and concentrations of mineral nitrogen, ammoniacal nitrogen, and ammonium and nitrate nitrogen (mg/kg) (Volungevičius et al., 2015).

Data on annual precipitation (mm), summer precipitation (mm), average summer temperature (t°C), and average spring temperature (t°C) were collected from the annals of the Lithuanian Hydrometeorological Service. Data from the closest meteorological station to the *Cornus* population studied were used for the analysis.

2.6. Impact on native plants

To assess the impact of plants belonging to different subspecies of *Cornus sanguinea* on native plants, 60 phytosociological relevés (30 communities with *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and 30 communities with *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*) were analysed. 30 phytosociological relevés were also used to assess the impact of *Cornus sericea* on native plant diversity. Plant communities of both *Cornus sanguinea* subspecies and *Cornus sericea* were surveyed throughout Lithuania. The study sites were chosen to cover the widest possible range of habitats and to take into account the abundance of the taxa studied.

Community composition and species coverage were assessed in 100 m^2 study plots selected in a uniform part of the habitat (Braun-Blanquet, 1964). The coverage of each plant species was visually assessed and expressed in percent. The coverage of individual plant species in different layers (trees, shrubs, grasses, and mosses) was assessed individually. The overall coverage of each plant layer was also assessed. Communities with different subspecies of *Cornus sanguinea* were divided into two groups. Communities with a tree coverage of more than 40% were considered as forest habitats and communities with less than 40% tree coverage were considered as shrubland habitats.

2.7. Data analysis

Descriptive statistics results include mean values and standard deviations (mean ± SD). The normality of data distribution and homoskedasticity of variables were assessed by the Shapiro-Wilk test. Differences between populations were assessed using the Kruskal-Wallis H-test and the Mann-Whitney U-test for multiple comparisons (*post hoc*). The significance level of the statistical tests was at least 95% ($p < 0.05$). All descriptive statistics were calculated using PAST 4.10 software (Hammer et al., 2001).

Study on reproductive traits. All the datasets for the number of flowers and fruit per inflorescence and infructescence were non-normally distributed; therefore, non-parametric tests were applied. For a comparison of significant differences among samples from literature and our data, we used a t-test from parameters.

Soil seed bank and seedling density analysis. For the analysis of the seed density, seed and seedling counts per subsample (0.01 m^2) were re-calculated to obtain mean seed density and seedling density for a square metre of the study site (seeds or seedlings per 1 m^2).

In order to identify differences between the *Cornus* taxa and soil layers studied, seed bank data from five sites of each *Cornus* studied were pooled. Since all the soil seed bank and seedling density data sets were non-normally distributed, non-parametric tests were applied. The Dunn's z test for multiple comparisons (*post hoc*) was used to compare pairs. Differences in the proportions of intact seeds in the upper and lower soil layers between the different *Cornus* were assessed using the chi-squared (χ^2) test.

The soil seed bank and seedling emergence data from five sites of each studied taxon were pooled to determine differences between taxa, soil layers, also between disturbed and undisturbed plots. Comparing soil seed banks and seedling emergence of different *Cornus* species, the generalised linear mixed model (GLMM) was applied. The number of seeds in a seed bank was

included as a response variable, the taxon was considered as a fixed factor, while the site, the coverage of *Cornus*, and habitat type (at the first level of classification) were considered as random factors in the model. The number of seedlings per plot was included as a response variable, while taxon was included as a fixed factor, and disturbance and coverage of *Cornus* were included as a random factor in the model. Comparing seedling emergence of different *Cornus* taxa, the generalized linear mixed model (GLMM) on count seedling data was also applied. The model was built in R-project environment (version 4.1.1) (R Core Team, 2021) using the glmmADMB package, version 0.8.0 (Fournier et al., 2012).

Age of maturity. A nested two-way ANOVA was used to assess the effect of taxon (fixed effect) and habitat (random effect) on the age of the start of shoot fruiting.

Comparison of annual ring width between *Cornus* taxa. The influence of agrochemical and meteorological conditions on *Cornus* annual ring width was evaluated using principal component analysis (PCA). The annual ring width between years was compared using the Student's t-test. Two-way ANOVA was used to assess the effect of taxon (fixed factor, f) and year (random factor, r) on the ring width of the studied *Cornus* taxa.

Study of plant communities. The relationships between the coverage of the studied *Cornus* taxa and plant species diversity in the communities were assessed using Spearman's rank correlation (r_s). Differences in species numbers were assessed using the Mann-Whitney U-test for post-hoc pairwise comparison.

3. RESULTS

3.1. Diversity, distribution and ecology

Six species of the genus *Cornus* have been identified in Lithuania, belonging to three subgenera: *Cornus* subg. *Cornus* (one species); *Cornus* subg. *Cornus* subg. *Mesomora* (one species) and *Cornus* subg. *Thelycrania* (four species; one species with two subspecies). Three alien species originate from North America (*Cornus amomum*, *Cornus alternifolia*, *Cornus sericea*), one species from Eurasia (*Cornus alba*), and one alien species and one subspecies from central and south-eastern Europe (*Cornus mas*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*). One subspecies (*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*) is native to Lithuania. Information on their distribution and ecology is given below. In the text, the species are arranged according to the order of the infrageneric taxonomy.

Cornus mas L. In Lithuania, this species was found for the first time in 2021 at two sites (Fig 6.). In Vilnius, Rokantiškės, more than 50 individuals of *Cornus mas* of different ages were found, ranging from 1 to 3 m in height. They were present in a 0.11 ha forest area. The other site was found in a long-abandoned grassland in the village of Andruškoniai (Kaunas distr.). A group of five *Cornus mas* individuals was found there. Although it is likely that more occurrences of this species may appear in the future, *Cornus mas* is not likely to spread rapidly and must therefore be considered a casual alien species.

Cornus alternifolia L.f., was first found in the wild in south-eastern Lithuania (Fig. 7) on the north-eastern outskirts of Vilnius city. Individuals of *Cornus alternifolia* were dispersed over an area of 0.49 ha of the woodland. So far, the species has occasionally survived, but in the future, it may pose a threat of invasion. This species may establish self-sustaining populations, naturalise and spread.

Cornus amomum Mill. was first recorded in the wild in the northern part of Lithuania (Fig. 7), in the Šiauliai district, ca. 10 km southwest of Šiauliai, in the environs of Raizgiai village, on the banks of the Bubiai Water Reservoir. Four mature individuals with unripe fruits and several young individuals were recorded as dispersed over an area of ca. 120 m^2 along the banks of the water reservoir. Naturalisation, spread, and invasion of *Cornus amomum* to natural habitats in Lithuania is probable.

Cornus alba L. was found for the first time in Lithuania in Klaipėda distr., in the vicinity of Giruliai settlement, near a forest road. This species was previously thought to be more widespread than its relative *Cornus sericea*. Surveys have shown that *Cornus alba* is more common only in the

western part of the country, with isolated occurrences in other parts of the country (Fig. 8).

Cornus sericea L. The information that *Cornus sericea* sometimes occurs escaped from cultivation in Lithuania was first reported by Lekavičius (1976), but herbarium specimens confirming this statement were not found among the herbarium collections. Examination of the specimens in the herbarium collections revealed that *Cornus sericea* was first collected as an escaped species in Lithuania in 1997. The plants were collected in a reedbed in the present-day Žuvintas Biosphere Reserve, at the shore of Lake Žuvintas (Alytus district). Recent surveys show that *Cornus sericea* is widespread throughout Lithuania, and in some regions, it is very common and forms large stands (Fig. 9).

Cornus sanguinea L. subsp. ***australis*** (C.A.Mey.) Jáv. The analysis of the herbarium specimens of *Cornus sanguinea* in Lithuania showed that the oldest *Cornus sanguinea* subsp. *australis* specimen was collected in 1940. The results of the survey showed that by 2022, in Lithuania, *Cornus sanguinea* subsp. *australis* had been found in 57 sites with a total distribution area of about 40 400 km^2, i.e., about 63 % of the country's territory (Fig. 10). The subspecies is most common in the southern and south-eastern parts of the country. It is now often found in pine forests, roadsides, the slopes of drainage ditches, abandoned grasslands, and various anthropogenic habitats.

3.2. Comparison of reproductive traits

The mean number of flowers per inflorescence between studied *Cornus* species and subspecies was significantly different (Kruskal-Wallis test; $H = 94.77$; $p < 0.001$). The mean number of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* flowers (84.0 ± 25.0 flowers per inflorescence) was significantly ($U = 1134$; $p < 0.001$) higher than the mean number of flowers per inflorescence at sites of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (49.7 ± 20.9 flowers) (Fig. 11). The mean number of flowers per inflorescence of *Cornus sericea* (81.7 ± 21.4 flowers) was significantly ($U = 2778$; $p < 0.001$) higher than the mean number of flowers per inflorescence of *Cornus alba* (68.3 ± 23.4 flowers). The significantly higher number of flowers per inflorescence of the alien *Cornus* was found to indicate its higher yield potential than the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

An analysis of the number of fruits per infructescence showed that there were significant differences between all studied *Cornus* taxa ($H = 40.83$; $p < 0.001$). The mean number of fruits per infructescence was similar ($U = 2584$; $p = 0.66$) for *Cornus alba* and *Cornus sericea* (20.28 ± 12.56 and 19.82 ± 10.61 fruits, respectively). Analysis of the data showed that *Cornus sanguinea*

subsp. *sanguinea* had a significantly ($U = 2095$; $p < 0.01$) lower mean number of fruits per infructescence (18.2 ± 7.6 fruits) than *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (25.6 ± 9.7 fruits) per infructescence (Fig. 12).

3.3. Assessment of soil seed bank and seedling density

3.3.1 Vertical seed distribution

The highest density of intact seeds in both upper and bottom soil layers was found in *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, while the lowest mean seed density was found in the *Cornus sericea* populations (Fig.13).

In all soil samples analysed, 1183 seeds (including intact and damaged) were found from *Cornus alba* populations, 433 seeds from *Cornus sericea* samples, 433 seeds from *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* samples contained 712 seeds, *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in their samples contained 1547 seeds (Table 4). The soil samples of all the *Cornus* populations studied contained the highest number of seeds in the upper layer (0–5 cm). In *Cornus alba* and *Cornus sericea*, 93.3% and 92.8% of the total seeds were found in the upper layer (Table 3), respectively, and there were no significant differences in the vertical distribution of the soil seed bank between the species ($\chi^2 = 0.01$, $p = 0.93$). *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populations had proportions of seeds in the upper soil layer of 88.6% and 87.1%, respectively, and there were no significant differences between these subspecies ($\chi^2 = 0.84$, $p = 0.36$).

3.3.2. Density of the seed bank

The highest mean density of seeds in the upper layer was found for *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, whereas the lowest mean number of seeds was revealed at *Cornus sericea* sites (Fig. 13). The highest mean density of seeds in the lower soil layer occurred at *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sites, whereas the lowest density was at *Cornus sericea* sites. The number of intact seeds and their density in the upper soil layer (0–5 cm) varied greatly between the sites. The highest density of intact seeds in this layer was recorded at *Cornus alba* sites, whereas the lowest density of intact seeds was found at *Cornus sericea* sites (Table 5). The density of intact seeds at all pooled *Cornus alba* sites was significantly higher than at *Cornus sericea* sites (Dunn's $z = 7.62$, $p < 0.001$). The largest variation in the mean density of intact seeds in the upper soil layer was recorded at *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sites. The density of intact seeds at *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sites was significantly higher than the density of intact seeds at *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* sites ($z = 4.11$, $p < 0.001$). A significant difference in the intact seed density in the upper soil layer was found between all studied taxa

by applying the Kruskal-Wallis H test ($H = 75.35$, $p < 0.001$). However, a pairwise comparison revealed no differences between *Cornus alba* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* sites ($z = 1.02$, $p = 0.306$).

The results of GLMM rejected the presumption of locality effect but confirmed the significant effect of the studied taxa on the seed bank density (Table 6). The coverage of *Cornus* taxa has no significant effect on the seed bank density in the upper soil layer, but the seed bank density depended on the taxon (Table 7).

3.3.3. Seed viability

After analysing the intact *Cornus* seeds, we found that viable seeds in the upper soil layer comprised between 8.6% and 80.1% of all intact seeds extracted from this layer at individual sites (Table 4). At *Cornus alba* sites, the density of viable seeds in the upper soil layer was lower than the density of non-viable seeds (Fig. 14). The density of viable seeds in the seed bank of *Cornus sericea* sites was significantly lower than at the sites of other studied taxa. The proportion of viable seeds at the study sites of *Cornus sericea* ranged from 27.1% to 63.2% of the total number of intact seeds at the individual sites for this species. At the sites of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, viable seeds comprised from 8.6% to 28.6% of all intact seeds. In contrast, at the sites of the alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, the soil seed bank was significantly denser ($z = 5.55$ $p < 0.001$) and contained a higher proportion of viable seeds than at the sites of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($\chi^2 = 16.97$, $p < 0.001$). Viable seeds in the upper soil layer at the sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* comprised from 9.1% to 80.1% of all intact seeds. It should be noted that differences between *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus alba* were not significant ($z = 1.08$, $p = 0.280$) in terms of the density of viable seeds in the upper soil layer.

The number of seeds in the lower soil layer (5–10 cm) was much lower than in the upper layer (0–5 cm). Nevertheless, the lower soil layer contained viable seeds at many study sites. At *Cornus alba* sites, viable seeds comprised from 40.0% to 63.2% of all intact seeds recorded in this layer. At *Cornus sericea* sites, the density of viable seeds in the lower soil layer was significantly lower than at *Cornus alba* sites ($z = 3.47$, $p < 0.001$). At two sites of *Cornus sericea*, Juodlė, and Žiežmariai, all intact seeds in the lower soil layer were viable, although their numbers were small.

At the sites of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, the density of viable seeds in the lower soil layer was relatively low, and they comprised from 0% to 33.3% of all intact seeds. Contrasting results were obtained from the analysis of the soil seed bank in the lower soil layer at the sites of alien

Cornus sanguinea subsp. *australis*, where viable seeds comprised from 25.0% to 100% of all recorded intact seeds. The density of viable seeds in the lower soil layer was significantly different between *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* ($z = 4.62$, $p < 0.001$); however, no significant differences were found between the density of viable seeds at *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sericea* ($z = 0.20$, $p = 0.838$) sites.

3.3.4. Density of seedlings

The density of *Cornus* seedlings differed significantly among all *Cornus* species and subspecies studied, in plots where the soil surface had been disturbed. The highest mean seedling density ranged from 50 to 295 seedlings/m^2 in *Cornus alba* populations in disturbed plots. In the disturbed plots, the lowest seedling density was between 5 and 20 seedlings/m^2 at the sites of *Cornus sericea* (Table 11). At sites of native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* seedling density was significantly lower in comparison with alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* (Fig 15.).

At sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, significant differences were found between the density of seedlings in the disturbed plots ($H = 12.96$, $p < 0.05$) and between the control plots ($H = 20.22$, $p < 0.001$). In disturbed plots, the density of seedlings at sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populations ranged from 5 ± 22 to 125 ± 137 seedlings/m^2, while in control plots they ranged from 2 ± 41 to 190 ± 180 seedlings/m^2. The results of the general linear mixed model supported the hypothesis that soil surface disturbance affects the seedling density of *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, but soil disturbance did not have a significant effect on the density of the other studied *Cornus* taxa (Table 12). The coverage of the *Cornus* was only significant factor, that influenced seedling density *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, while the density of the other species and subspecies was not significantly affected by the coverage (Table 13).

3.4. Comparison of *Cornus sanguinea* maturation age

Significant differences were found between sites in the age of shoots starting to fruit by applying the Kruskal-Wallis H test ($H = 67.64$, $p < 0.001$). A pairwise comparison showed that there was no significant difference in shoot age between sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and between sites of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (Table 15). However, both sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* were significantly different from both sites of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* regarding the age of the shoots. It was found that *Cornus sanguinea* subsp. *australis* shoots start fruiting

significantly younger than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (U = 254.0, $p < 0.001$). Analysis of the data by diameter of the shoots at the beginning of fruiting (Table 16) showed significant differences between sites (H = 88.20, $p < 0.001$). Pairwise comparisons also showed significant differences between all sites. It was found that *Cornus sanguinea* subsp. *australis* shoots start fruiting at a significantly smaller diameter than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (U = 79,0, $p < 0.001$). These results confirm the observed difference between the subspecies in regard to the age of the shoots at the onset of fruiting. In conclusion, *Cornus sanguinea* subsp. *australis* root suckers reach generative maturity at a younger age and with a smaller diameter than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* shoots

The results of the two-way nested ANOVA analysis showed that taxon has a significant effect on the age of the root suckers that have started fruiting, while mesic and xeromesic habitat types do not have a significant effect on the age of fruiting. Shoot diameter is significantly influenced by both factors, taxon, and habitat. In mesic habitats, both species have a larger shoot diameter than in xeromesic habitats, irrespective of age (Table 16).

3.5. Comparison of *Cornus* growth

There were no significant differences between subsequent years in the annual ring widths of all studied *Cornus* taxa. The annual ring width of *Cornus alba* individuals ranged from 1.09 ± 0.58 to 1.98 ± 0.83 mm (Fig. 18). In all *Cornus alba* populations, there were no differences in annual ring width between most year pairs, except between 2014 and 2015 (Student's t-test, t = 2.18, p = 0.05) and between 2018 and 2019 (t = 2.94, p = 0.05).

The results of the comparison of the cumulative annual ring width showed that individuals of alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* grew faster than individuals of native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (Fig. 17). The cumulative annual ring width patterns of the alien *Cornus alba* and *Cornus sericea* individuals were similar (Fig. 18). The mean annual ring width and the overall trend in cumulative mean width of annual rings of *Cornus alba* and *Cornus sericea* were not significantly different.

The annual ring width of *Cornus sericea* individuals ranged from 1.17 ± 0.57 to 2.09 ± 0.96 mm. In all *Cornus sericea* populations, significant differences in annual ring width were found between 2018 and 2019 (t = 2.51, p = 0.05) and between 2019 and 2020 (t = 3.13, n = 150, p = 0.05). The evaluation of the annual ring width found that of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, were found to be the narrowest of all the *Cornus* studied, ranging from 0.74 ± 0.25 to 1.26 ± 0.46 mm wide. In *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, the mean annual ring width differed between pairs of years:

between 2014 and 2015 ($t = 2.38$, $p < 0.05$), between 2016 and 2017 ($t = 2.63$, $p < 0.05$), between 2018 and 2019 ($t = 2.72$, $p < 0.05$) and between 2019 and 2020 ($t = 2.90$, $p < 0.05$). Different patterns were found at sites of *Cornus sanguinea* subsp. *australis*. In *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populations, the mean annual ring width ranged from 1.17 ± 0.51 to 1.64 ± 0.74 mm. There were no significant differences between any year pairs. A pattern that was observed in annual ring width of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in different years indicates a possible ecological plasticity of individuals of this taxon and a weak response to changes in meteorological conditions between years (Table 21).

3.6. Impact on native plants

The correlation analysis showed that with an increase in the coverage of alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, the diversity of herbaceous plant species decreases significantly ($r_S = -0.48$; $p = 0.007$; $r^2 = 0.22$; Fig. 19). In contrast, no significant decline in herbaceous plant species diversity was revealed in plant communities with an increase of coverage of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* ($r_S = -0.10$; $p = 0.575$; $r^2 = 0.02$; Fig. 20). It should be noted that there was no difference in coverage between the two subspecies of *Cornus sanguinea* in the study plots (Table 24), but the mechanism of the effect of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* on herbaceous plant diversity is currently unclear.

In plots with *Cornus sericea*, other alien species were detected in 10 plots, which comprises 33.3 % of all studied plots. The number of alien species varied from 1 to 6 per plot, with mostly a high frequency of alien shrubs (from 1 to 4 species per plot). The most common alien woody species was *Salix fragilis* (frequency 16.7%), whereas in the herb layer, *Impatiens parviflora* DC. (frequency 20%) was the most common alien species. We found a negative medium correlation between the coverage of *Cornus sericea* and the number of herbaceous species per relevè ($r = –0.52$, $p < 0.005$, $n = 30$) (Fig. 22).

4. DISCUSSION

4.1. Diversity, distribution, ecology

Six species of the genus *Cornus* (*Cornus alba*, *Cornus alternifolia*, *Cornus amomum*, *Cornus mas*, *Cornus sanguinea*, *Cornus sericea*), one of which is represented by two subspecies (*Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, *Cornus sanguinea* subsp. *australis*), now occur in Lithuania. Only one subspecies of one species is native and the other species are alien to the country. In Lithuania, the genus *Cornus* has the highest number of alien species among all European countries.

Cornus alba is found in moderately wet and moist grasslands, woodlands, and anthropogenic habitats. *Cornus sericea* invasion is a particular threat to alluvial forests, where these plants form large stands. The habitat preferences of *Cornus alternifolia*, *Cornus amomum*, and *Cornus mas* are still difficult to determine, as only isolated occurrences of these species have been detected during research. *Cornus alternifolia* and *Cornus amomum* occur in a wide range of habitats within their native range (Wilson, 1964; Murrell, Poindexter, 2016), and it remains likely that these species will spread in the same habitats as *Cornus alba* and *Cornus sericea*. Further spread of *Cornus mas* in Lithuania is likely, but this species is not invasive, so we assume that it will not form large stands and only single plants will be found. All available information revealed that the alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* has spread unnoticed over large parts of Lithuania over several decades. Plants of this subspecies were found in various semi-natural habitats and are gradually encroaching into natural habitats. The cryptic *Cornus sanguinea* subsp. *australis* invasion needs further studies. There is a high probability that the alien subspecies will have a negative impact on the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populations.

4.2. Comparison of reproductive traits

A study on the reproductive traits of *Cornus* revealed that alien plants of this genus produce more flowers and fruits than the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. More abundant flowering and fruiting increases the propagule pressure, which is a particularly important determinant of the invasiveness of alien plant species (Pyšek et al., 2009; Simberloff, 2009). Many alien plant species produce more fruit in their alien range than in their native range, or their yields are unchanged between their anthropogenic and native range (Hierro et al., 2005; Parker et al., 2013; Zhang et al., 2018). At all study sites, alien *Cornus* yielded more fruits than the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. No data were available on the fruit set, and

potential, and real productivity of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in its native range.

Cornus sanguinea subsp. *australis* had a significantly higher number of fruits than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* per inflorescence. As a result, the number of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* has a higher propagule pressure than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, which is related to dispersal rate (Pyšek et al., 2009). The high propagule pressure of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* was also confirmed by studies of soil seed bank composition in Lithuania (Petrulaitis et al., 2022). The results of the flower and fruit production studies confirm that the alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* is reproductively advantageous over native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.

4.3. Assessment of the soil seed bank and seedling density

4.3.1. Vertical seed distribution

An analysis of the vertical distribution of *Cornus* seeds in the soil of the four *Cornus* species studied revealed that most of the seeds were concentrated in the upper soil layer, with a significantly lower number of seeds found in the lower soil layer. A high concentration of seeds in the upper soil layer is typical for many plant species (Berge, Hestmark, 1997; Moravcová et al., 2007; Gioria et al., 2019).

The vertical distribution of seeds in the soil is determined by the biological characteristics of the species, in particular seed production, and seed shape and size (Bekker et al., 1998; Pérez-Fernández et al., 2002; Martínez-Ghersa, Ghersa, 2006). In addition, seed distribution in the soil is strongly influenced by the mechanical composition of the soil (Pérez-Fernández et al., 2002), the thickness of the plant debris layer (Chambers, MacMahon, 1994), habitat conditions (Thompson, Grime, 1979), and the activity of small vertebrates, invertebrates and microorganisms (Chambers, MacMahon, 1994; Vander Wall, 2003).

4.3.2. Density of seeds

The results showed that the populations of the studied *Cornus* had a dense soil seed bank. A comparison between the same and different populations showed that the density of the soil seed bank was significantly different between the populations. The highest density of intact seeds in both soil layers was found in *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, and the lowest in the populations of *Cornus sericea*. High productivity per individual is known to correlate positively with seed density in the soil seed bank (Thompson,

Pellmyr, 1989). *Cornus alba* and *Cornus sericea* typically flower and fruit twice during the growing season (Konarska, 2009; Murrell, Poindexter, 2016), which is why it is likely that more seeds enter the soil seed bank than *Cornus sanguinea*, which typically flowers and fruits once a year (Kollmann, Grubb, 2001).

There is limited data on the density of the *Cornus* soil seed bank in the literature, which makes it difficult to compare the data from this study with data from other regions. For example, studies in Germany have shown that *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* in young shrubland habitats seed density in the soil seed bank ranged from 10 seeds/m^2 to 12 seeds/m^2, while in mature shrubland and pine forests, the density ranged from 64 seeds/m^2 to 320 seeds/m^2 (Kollmann, Grubb, 2001). Another study in Germany (Beismann et al., 1996) found that the density of seeds was much higher (1345 seeds/m^2) and significantly higher than our findings in Lithuania. Nevertheless, in most cases, our study found that *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* seed density in the soil seed bank was significantly higher than in Germany. The available information shows that the density of the soil seed bank is strongly influenced by habitat conditions. Unfortunately, we cannot make a broader comparison between the density of the soil seed bank of this subspecies and the other *Cornus* species studied, as we could not find such published data.

4.3.3. Seed viability

The highest density of intact, as well as viable seeds was found in *Cornus sanguinea* subsp. *australis* populations, but no significant difference in viable seed density was found between populations of this species and populations of *Cornus alba*. The soil seed bank of both these species contained significantly more viable seeds than that of the alien *Cornus sericea* and the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* populations. The lowest total seed bank density and the lowest viable seed density were found in the *Cornus sericea* populations. In addition, the percentage of viable seeds of *Cornus sericea* ranged from 11.8 % to 100 % at the individual study sites. In addition, the mean seed density of *Cornus sericea* in soil was generally low.

In Ireland, *Cornus sericea* was found to produce very few seeds, and no seedlings were found in the habitats studied. The author of the study suggested that the vegetative reproduction of *Cornus sericea* is the main characteristic of this species that has led to its local spread (Kelly, 1990). In the native range of *Cornus sericea*, the mean seed density in soil seed bank samples from forest habitats was 26.1 seeds/m^2, but it is not clear whether the seeds found in the soil seed bank were viable as they did not germinate under the experimental conditions (Brown, 1992). There are no published data in the literature on the

density and seed viability of the soil seed bank of *Cornus sericea* growing in anthropogenic habitats. In addition, some authors suggest that seed germination of *Cornus sericea*, and possibly other related plants of the genus, is dependent on the amount of rainfall at the time of ripening and population characteristics. In the natural range of *Cornus sericea*, seed germination ranged from 0–2 % to 29–31 % in 1984 and from 83–91 % to 86–91 % in the following year (Acharya et al., 1992).

Our study showed that the density of the *Cornus* seed bank varied considerably among study sites. However, we also found significant differences in seed density between species and subspecies. The results confirmed our hypothesis that most alien *Cornus* form a denser soil seed bank than the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. We found that the alien *Cornus alba*, *Cornus sericea*, and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* had more viable seeds in the soil seed bank than the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. We hypothesise that the high density of viable seeds in the seed bank contributes to the rapid spread of alien *Cornus* taxa in Europe.

4.3.4. Assessment of seedling density

The relevant literature indicates that soil surface disturbance is only one of many factors that favour the establishment of alien plants (Dyderski, Jagodziński, 2018; Gioria et al., 2023). The effect of soil surface disturbance on *Cornus sanguinea* subsp. *australis* seedling density was positive, but not significantly different from seedling density in undisturbed plots. It can therefore be concluded that this subspecies, like the other *Cornus* studied, is characterised by a competitive strategy (Grime, 1979). *Cornus sanguinea* subsp. *australis* is increasingly spreading northwards in Central and Western Europe, occupying natural and semi-natural habitats (Riebl et al., 2017; Gudžinskas, Petrulaitis, 2021; Shynder, Negrash, 2021; Orlov et al., 2022). The results of our study suggest that alien *Cornus* can establish in both disturbed and natural habitats without soil disturbance. Plants of this genus have potentially invasive properties as they can penetrate natural habitats (Sanford et al., 2003).

4.4. Age of maturation of *Cornus sanguinea*

The short juvenile period of alien plants, especially woody plants, is one of the characteristics that make them invasive (Rejmánek, Richardson 1996). A comparison of the age of maturity of the two subspecies of *Cornus sanguinea* showed that alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individuals start flowering and fruiting at the age of three years, while *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* individuals begin to fruit at the age of four years. This

characteristic allows *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individuals to spread rapidly.

The short juvenile period extends the phase during which an individual can reproduce generatively. In addition, individuals that have begun to mature early contribute more quickly to propagule pressure. In the event of population decline or eradication, the short juvenile period can lead to the rapid recovery of a reproductive population from the seed bank and the further spread of the species (Serviss, Tumlison, 2021).

Many authors have noted that alien plants established in new environments are characterised by rapid growth and ecological plasticity (Graebner et al., 2012; Gioria et al., 2023). In addition, alien plants that grow faster than native plants are better at utilising resources and are characterised by a high degree of phenotypic and genetic plasticity (Daehler, 2003; McNeish, McEvan, 2016). It is possible that *Cornus sanguinea* subsp. *australis* matures earlier and grows faster than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* because it uses water, nutrients, and other resources more efficiently.

4.5. Comparison of *Cornus* annual ring growth

In woody plants, differences of the annual ring width indicate the response of an individual to meteorological or edaphic conditions (Schweingruber, 1996). The results of our study show that the width of the annual rings of the studied *Cornus* was negatively affected by high precipitation. No significant correlation was found between the annual ring width and other meteorological factors, suggesting that alien *Cornus* have adapted to the local environmental conditions. It is possible that *Cornus alba* and *Cornus sericea* do not respond to environmental factors because they are both naturally widespread in the temperate zone and even in regions further north than the populations we studied (Zhengy, Raven, 2005; Murrel, Poindexter, 2016).

We found that the annual rings of *Cornus alba* and *Cornus sericea* were significantly wider than those of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis*. The differences in the biological characteristics of *Cornus alba* and *Cornus sericea* may the reason for the faster growth of *Cornus alba* and *Cornus sericea* than *Cornus sanguinea*. *Cornus alba* and *Cornus sericea* are shrubs, while both subspecies of *Cornus sanguinea* are more tree-like shrubs and, under favourable conditions, grow into low trees (Kollman, Grubb, 2001). The literature indicates that *Cornus sericea* stems have a relatively short life span, reach maturity earlier, and are lower than *Cornus sanguinea*. Therefore, this type of growth results in more rapid wood growth (Charles-Dominique et al., 2014). Both subspecies of

Cornus sanguinea can survive for up to 80 years (Hegi, 1926), with an average life expectancy of 30 years (Pirl, 1990). Therefore, it can be assumed that the life span of *Cornus* has a significant effect on the rate of the annual growth of wood.

The results of all *Cornus* wood growth studies show that alien *Cornus* grows faster than native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. The faster growth of alien *Cornus*, together with other characteristics (higher fructification, shorter juvenile period), indicate that alien *Cornus* are more advantageous than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. The alien *Cornus* has adapted to the local environmental conditions and is likely to continue to spread in Lithuania.

4.6. Impact to native plants

Expansive native species have been found to have a similar negative impact on the diversity of plant communities as dominant alien species (Hejda et al., 2009; Hejda et al., 2021). We studied two subspecies of the same species; therefore, it could be expected that they would have similar effects on species diversity under similar or identical environmental conditions. The results of the study suggest that the alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* occupies analogous or similar habitats to the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. The occurrence of both subspecies in the same habitat creates conditions for them to form mixed populations, which would lead to hybridisation.

The plant communities studied with the alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* were similar in most traits to the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. The diversity of herbaceous plant species in communities with *Cornus sanguinea* subsp. *australis* was significantly lower, and a significant negative correlation was found between the cover of this subspecies and herbaceous plant species diversity. After the assessment of communities with native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, different patterns were found. In these, *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* cover had no significant effect on herbaceous species diversity. We assume that the cover of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* has a stronger negative impact on species diversity due to a greater reduction of soil moisture and nutrient content than *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* (He, 2014). The diversity of woody plant species was significantly higher in communities with a dominance of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* than in communities with *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, and the negative impacts on herbaceous species diversity may be due to the combined effects of all woody plants (Kuebbing et al., 2014).

Cornus sericea is widespread throughout the country and its invasion into forests, especially swampy and wet alluvial forests, indicates its strong invasiveness. In wetlands and other moist habitats, *Cornus sericea* is spreading in Poland (Bomanowska et al., 2019), Germany (Brenennstuhl, 2016), and Slovenia (Bačič et al., 2015). The preference of this species for wet habitats in the native range is one of the possible reasons for its distribution in this type of habitat in its anthropogenic range. Furthermore, studies have shown that alluvial forests are among the least invasive habitats (Kalusová et al., 2014) and *Cornus sericea* might be able to occupy vacant ecological niches in alluvial forests. In North America, where *Cornus sericea* grows naturally, this species usually dominates in wet habitats such as swamps, and alluvial and coastal forests (Middleton, 2002).

A study in the native range of *Cornus sericea* found that, in low light conditions, *Cornus sericea* produce long shoots that creep along the soil surface until they reach open areas and form dense thickets. The resulting thickets outcompete all the plants that previously grew in that area (Charles-Dominique et al., 2010). Stands of *Cornus sericea* have been reported to inhibit forest succession by preventing the establishment of young trees (Lutz et al., 2014). Habitats containing native species with the same characteristics as the alien species are often more resilient to invasion, as almost all ecological niches are already occupied in such habitats (Levine, D'Antonio 1999). In the communities we studied with *Cornus sericea*, there were no native shrubs with the same characteristics, i.e., capable of rapid vegetative and generative reproduction. Therefore, *Cornus sericea* has no competitors in its alien range, in alluvial forests.

CONCLUSIONS

1. The diversity of the genus *Cornus* in Lithuania is represented by seven taxa of species and subspecies level. *Cornus sericea* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* are widespread in Lithuania, *Cornus alba* is a common species, and *Cornus alternifolia*, *Cornus amomum*, and *Cornus mas* are rare occasional species in Lithuania.
2. In terms of reproductive traits, the alien *Cornus* are advantageous over the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, as they flower more abundantly and ripen more fruit.
3. Alien *Cornus alba* and *Cornus sanguinea* subsp. *australis* form a denser soil seed bank than the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*.
4. The seeds in the soil seed bank of alien *Cornus* are more viable than those of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. The density of the soil seed bank of *Conus sericea* is lower than that of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*, but with a higher proportion of viable seeds.
5. The density of *Cornus* seedlings in soil with disturbed surface is not significantly different from that of *Cornus* seedlings in undisturbed soil, indicating that the seedlings of these plants have strong competitive traits, which are a sign of invasiveness.
6. The annual rings of *Cornus alba* and *Cornus sericea* were significantly wider than those of both *Cornus sanguinea* subspecies, while *Cornus sanguinea* subsp. *australis* annual rings were wider than those of *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea*. The greater annual ring width increment of the alien *Cornus* than that of the native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* indicates that they are weakly responsive to meteorological factors and ecologically plastic.
7. In plant communities, the increasing abundance of alien *Cornus sanguinea* subsp. *australis* and *Cornus sericea*, the number of herbaceous species in the communities decreases significantly, while the number of native *Cornus sanguinea* subsp. *sanguinea* has no significant impact on species diversity in the communities.

SCIENTIFIC AND PRACTICAL SIGNIFICANCE

The overall results of the study have led to a revision of the diversity of plants of the genus *Cornus* in Lithuania. The information on native and alien plants of the genus *Cornus* will be used for the preparation of the country's plant diversity compendiums. The European list of alien plants has been updated with one species and the distribution of other plants of the genus in the Baltic region has been clarified.

Using dendrochronological methods, *Cornus sanguinea* subsp. *australis* individuals and the juvenile age and wood growth patterns were assessed. Dendrochronological studies are not only of fundamental but also practical importance. They can be widely applied to the study of the biological characteristics, rate of spread and response to environmental factors of all alien trees and shrubs.

According to the data of cryptic invasion of *Cornus sanguinea* subsp. *australis*, the results of invasion rate have shown that it is necessary to pay close attention to the origin of propagating and planting material of woody plants for forest cultivation and to determine their precise taxonomic identity. This would help to avoid cryptic invasions, whose environmental impact is difficult to predict.

Based on the results of this research, it is proposed to add *Cornus sericea* to the list of invasive species in Lithuania. It has been found that alien plants often used for planting can quickly spread, naturalise and become invasive. All newly introduced alien plants, especially trees and shrubs, that are recommended for planting in plantations need to be thoroughly investigated and their invasive potential assessed. This will help to avoid new invasive species that can cause significant ecological and economic damage.

PADĖKA

Dėkoju vadovui dr. Zigmantui Gudžinskui už kantrybę ir pagalbą doktorantūros studijų ir disertacijos rengimo metu. Taip pat už visas vertingas pamokas botanikos mokslo srityje ir įskiepytą norą gilintis į augalų pasaulį.

Noriu padėkoti vadovui dr. Valerijui Rašomavičiui už palaikymą ir konsultacijas doktorantūros studijų metu.

Dėkoju visam Floros ir geobotanikos laboratorijos kolektyvui už pagalbą ir palaikymą. Ačiū dr. Domui Uogintui už vertingas konsultacijas ir pagalbą statistikos klausimais. Dėkoju Romai Jagminaitei už disertacijos lietuvių kalbos redagavimą ir Mariel McCormack už anglų kalbos santraukos redagavimą.

MOKSLINIŲ PUBLIKACIJŲ DISERTACIJOS TEMA SĄRAŠAS

1. **Petrulaitis L**, Gudžinskas, Z. 2020. The first records of two alien woody species, *Cornus alternifolia* and *Cornus amomum*, in Lithuania. BioInvasions Records 9(2): 384–392.
2. Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., 2021: New alien taxa of the genus *Cornus* (Cornaceae) recorded in Lithuania and Latvia. – Botanica, 28(1): 100–108
3. **Petrulaitis L**., Rašomavičius V, Uogintas D, Gudžinskas Z. 2022. Soil Seed Bank of Alien and Native *Cornus* (Cornaceae) Taxa in Lithuania: What Determines Seed Density and Vertical Distribution in Soil? Diversity, 14(6): 488.
4. **Petrulaitis L**., Gudžinskas, Z. 2023. Drivers and Effects of Cryptic Invasion of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in Lithuania. Diversity, 15(1): 107.

1. **Petrulaitis L**., Gudžinskas Z., 2021. The structure and density of *Cornus* seeds in the soil seed bank in Lithuania. *The 63rd International Scientific Conference of Daugavpils University* April 15–16, 2021. Daugpilis, Latvija.

2. **Petrulaitis L**., Gudžinskas Z., 2021. *Cornus* genties taksonų biologinės savybės, lemiančios jų invaziją Lietuvoje. Bioateitis: gamtos ir gyvybės mokslų perspektyvos. 15 psl. – Kaunas, Lietuva.

3. **Petrulaitis L**., Gudžinskas Z., 2022. Ecology and invasiveness of the genus *Cornus* in Lithuania. *12th International Conference on Biological Invasions NEOBIOTA: Biological Invasions in a Changing World*, 12–16 September 2022, Tartu, Estija.

4. **Petrulaitis L**., Gudžinskas Z., 2022. Silent invasion of *Cornus sanguinea* subsp. *australis* in Lithuania. *2nd International Conference on Botany and Mycology*, 19–20 September 2022, Sofija, Bulgarija.

GYVENIMO APRAŠYMAS

Vardas Pavardė: Lukas Petrulaitis
Gimimo data: 1992-10-08
El. p. lukaspetrulaitis@gmail.com

Išsilavinimas:
2019–2022 – doktorantūros studijos, ekologija ir aplinkotyra, Gamtos tyrimų centras ir Vilniaus universitetas, Vilnius, Lietuva.
2015–2017 – magistrantūros studijos, botanika, Gamtos mokslų fakultetas, Vilniaus universitetas, Vilnius, Lietuva.
2011–2015 – bakalauro studijos, ekologija ir aplinkotyra, Gamtos mokslų fakultetas, Šiaulių universitetas, Šiauliai, Lietuva.

Darbo patirtis
2023 – dabar – jaunesnysis mokslo darbuotojas, Floros ir geobotanikos laboratorija, Gamtos tyrimų centras, Vilnius, Lietuva.
2016–2023 – biologas, Floros ir geobotanikos laboratorija, Gamtos tyrimų centras, Vilnius, Lietuva.

Mokslinės stažuotės
2022 07 05–2022 07 10 Miško genetinis monitoringas. Lietuvos agrarinių ir miškų mokslų centras (LAMMC), Kaunas, Lietuva.
2022 03 21–2022 03 25 Integruojamoji taksonomija šiuolaikinių duomenų eroje. Nacionalinis gamtos istorijos muziejus, Paryžius, Prancūzija.

Pagrindinės mokslinių tyrimų sritys
Svetimžemės ir invazinės augalų rūšys, retų ir nykstančių augalų apsauga. Vietinių ir svetimžemių augalų populiacijų sausumos ir vandens ekosistemose tyrimai.

Mokslinės publikacijos
Sinkevičienė Z., Kamaitytė-Bukelskienė L., **Petrulaitis L**., Gudžinskas Z., 2023. Current Distribution and Conservation Issues of Aquatic Plant Species Protected under Habitats Directive in Lithuania. *Diversity* 15(2), 185.
Petrulaitis L., 2022. *Lotus maritimus* L. (Fabaceae), alien species new to Lithuania. *Botanica*, 28(1): 39–45.
Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Taura L. 2021. *Asclepias syriaca* (Apocynaceae) and its invasiveness in the southern part of the Boreal region of Europe – evidence from Lithuania. *BioInvasions Records* (10) 2: 436–452.

Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Žalneravičius E. 2020. Emerging invasion threat of the liana *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) in Europe. *NeoBiota*, 56: 1–26.
Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Žalneravičius E. 2019. Asclepias speciosa (Apocynaceae, Asclepiadoideae): a rare or unrecognized alien species in Europe? *PhytoKeys*, 121: 29–41.
Petrulaitis, L., Gudžinskas Z., 2018. What are we conserving? A case study of *Mentha longifolia* and allied species in Lithuania. *Botanica* 24(1): 3–14.
Gudžinskas, Z., Žalneravičius, E., **Petrulaitis, L**., 2018. Assessment of the potential of introduction, establishment and further spread of invasive alien plant species of European Union concern in Lithuania. *Botanica* 24(1): 37–48.
Gudžinskas, Z., **Petrulaitis, L**., Žalneravičius E., 2017. New woody alien plant species recorded in Lithuania. *Botanica Lithuanica* 23(2): 153–168.
Gudžinskas, Z., **Petrulaitis L**., 2016. New alien plant species recorded in the southern regions of Latvia. *Botanica Lithuanica* 22(2): 153–160.
Gudžinskas, Z., **Petrulaitis, L**., Arlikevičiūtė, L., 2014. *Vaccinium macrocarpon* – a new alien plant species in Lithuania. *Botanica Lithuanica* 20(1): 41–45.
Gudžinskas, Z., **Petrulaitis, L**., 2014. *Helianthus grosseseratus* a new alien plant species in Lithuania. *Botanica Lithuanica* 20 (2): 173–176.

Knygos
1. Rašomavičius, V., (ed.). 2021: Lietuvos Raudonoji Knyga. Gyvūnai, augalai, grybai. – Vilnius. – bendraautorius.
2. Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Uogintas D., Vaitonis G., Balčiauskas L., Rakauskas V., Arbačiauskas K., Butkus R., Karalius S., Janulaitienė L., Rašomavičius V. 2023. Invazinės ir svetimžemės rūšys Lietuvoje. – Vilnius, Gamtos tyrimų centras, – 312 p.

Mokslinės konferencijos
Dalyvauta trijose tarptautinėse mokslinėse konferencijose Latvijoje, Estijoje ir Bulgarijoje. Doktorantūros tema skaitytas pranešimas nacionalinėje konferencijoje.

Papildoma profesinė veikla
2017 – **iki dabar** Eurazijos sausųjų žolynų grupės narys
2020 – **iki dabar** Tarptautinės asociacijos už atvirą mokslą apie invazines svetimžemes rūšis (INVASIVESNET) narys
2023 – **iki dabar** Tarptautinės mokslinės charologų tyrimų (IRGC) grupės narys

CURICULUM VITAE

Full name: Lukas Petrulaitis
Date of birth: 1992.10.08
E-mail: lukaspetrulaitis@gmail.com

Education and Academic Degrees:

2019–2022 PhD student, Ecology and Environmental sciences, Nature Research Centre and Vilnius University, Vilnius, Lithuania.

2015–2017 MSc, Botany Faculty of Natural Sciences, Vilnius University, Vilnius, Lithuania.

2011–2015 BSc, Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Natural Sciences, Šiauliai University, Šiauliai, Lithuania

Work Experience

2023–present, Junior Researcher, Laboratory of Flora and Geobotany, Nature Research Centre, Vilnius, Lithuania

2016–2023 Biologist, Laboratory of Flora and Geobotany, Nature Research Centre, Vilnius, Lithuania.

Main Research Areas

Alien and invasive plant species, conservation of rare and endangered plants. Investigations of both native and alien plant populations in terrestrial and aquatic ecosystems.

Internships

2022.07.05–**2022.07.10** – "Forest genetic monitoring", Lithuanian Research Centre for Agriculture and Forestry (LAMMC), Kaunas, Lithuania.

2022.03.21–**2022.03.25** – "Integrative taxonomy in the "Big Data era". Doctoral school of the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.

Language Proficiency

Lithuania (native), English (fluent).

Scientific Publications

Gudžinskas, Z., **Petrulaitis, L**., Arlikevičiūtė, L., 2014. *Vaccinium macrocarpon* – a new alien plant species in Lithuania. *Botanica Lithuanica* 20(1): 41–45.

Gudžinskas, Z., **Petrulaitis, L**., 2014. *Helianthus grosseseratus*, a new alien plant species in Lithuania. *Botanica Lithuanica* 20 (2): 173–176.

Gudžinskas, Z., **Petrulaitis L**., 2016. New alien plant species recorded in the southern regions of Latvia. *Botanica Lithuanica* 22(2): 153–160.
Gudžinskas, Z., **Petrulaitis, L**., Žalneravičius E., 2017. New woody alien plant species recorded in Lithuania. *Botanica Lithuanica* 23(2): 153–168.
Gudžinskas, Z., Žalneravičius, E., **Petrulaitis, L**., 2018. Assessment of the potential of introduction, establishment, and further spread of invasive alien plant species of European Union concern in Lithuania. *Botanica* 24(1): 37–48.
Petrulaitis, L., Gudžinskas Z., 2018. What are we conserving? A case study of *Mentha longifolia* and allied species in Lithuania. *Botanica* 24(1): 3–14.
Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Žalneravičius E. 2019. *Asclepias speciosa* (Apocynaceae, Asclepiadoideae): a rare or unrecognized alien species in Europe? *PhytoKeys*, 121: 29–41.
Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Žalneravičius E. 2020. Emerging invasion threat of the liana *Celastrus orbiculatus* (Celastraceae) in Europe. *NeoBiota*, 56: 1–26.
Gudžinskas Z., **Petrulaitis L.**, Taura L. 2021. *Asclepias syriaca* (Apocynaceae) and its invasiveness in the southern part of the Boreal region of Europe – evidence from Lithuania. *BioInvasions Records* (10) 2: 436–452.
Petrulaitis L., 2022. *Lotus maritimus* L. (Fabaceae), alien species new to Lithuania. *Botanica*, 28(1): 39–45.
Sinkevičienė Z., Kamaitytė-Bukelskienė L., **Petrulaitis L**., Gudžinskas Z., 2023. Current Distribution and Conservation Issues of Aquatic Plant Species Protected under Habitats Directive in Lithuania. *Diversity* 15(2), 185.

Books
1. Rašomavičius, V., (ed.). 2021: Red Data Book of Lithuania. Animals, plants, fungi. – Vilnius. – co-author.
2. Gudžinskas Z., **Petrulaitis L**., Uogintas D., Vaitonis G., Balčiauskas L., Rakauskas V., Arbačiauskas K., Butkus R., Karalius S., Janulaitienė L., Rašomavičius V. 2023. Invasive and Alien species in Lithuania. – Vilnius, Nature Research Centre, – 312 p.

External Professional Activities
2017 – **Present** Member of Eurasian Dry Grassland Group
2020 – **Present** Member of the International Association for Open Knowledge on Invasive Alien Species (INVASIVESNET)
2023 – **Present** Member of the International Research Group on Charophytes (IRGC)

UŽRAŠAMS

Vilniaus universiteto leidykla
Saulėtekio al. 9, III rūmai, LT-10222 Vilnius
El. p. info@leidykla.vu.lt, www.leidykla.vu.lt
bookshop.vu.lt, journals.vu.lt
Tiražas 15 egz.