

VILNIUS UNIVERSITY

STATE SCIENTIFIC RESEARCH INSTITUTE NATURE RESEARCH CENTRE

Laurynas

TAURA

The effect of habitat conditions on
plant traits, reproductive success and
population structure of *Cephalanthera*
longifolia, *Cephalanthera rubra* and
Cardamine bulbifera

DOCTORAL DISSERTATION

Natural Sciences,

Ecology and Environmental Sciences (N 012)

VILNIUS 2025

The dissertation was prepared between 2020 and 2024 at the Laboratory of Flora and Geobotany of the State Scientific Research Institute Nature research Centre.

Academic supervisor: Dr. Zigmantas Gudžinskas (State Scientific Research Institute Nature research Centre, Natural Sciences, Botany, N 013).

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

Chairman – Dr. Ilona Jukonienė (State Scientific Research Institute Nature Research Centre, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012).

Members:

Dr. Nathan Jay Baker (State Scientific Research Institute Nature Research Centre, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012);

Dr. Jurga Jankauskienė (State Scientific Research Institute Nature Research Centre, Natural Sciences, Biology, N 010);

Dr. Edyta Jermakowicz (University of Białystok, Natural Sciences, Ecology and Environmental Sciences, N 012);

Dr. Eglė Norkevičienė (Lithuanian Research Centre for Agriculture and Forestry, Agricultural Sciences, Agronomy, A001).

The dissertation shall be defended at a public meeting of the Dissertation Defence Panel at 13:00 on 28 October 2025 in Meeting Room 101 of the State Scientific Research Institute Nature Research Centre.

Address: Akademijos Str. 2, Room 101, Vilnius, Lithuania

Tel. +370 5 272 92 57; e-mail: sekretoriatas@gamtc.lt

The text of this dissertation can be accessed at the libraries of State Scientific Research Institute Nature Research Centre and Vilnius University, as well as on the website of Vilnius University:

www.vu.lt/lt/naujienos/ivykiu-kalendorius

VILNIAUS UNIVERSITETAS

VALSTYBINIS MOKSLINIŲ TYRIMŲ INSTITUTAS GAMTOS TYRIMŲ

CENTRAS

Laurynas

TAURA

Buveinės sąlygų įtaka *Cephalanthera longifolia*, *Cephalanthera rubra* ir *Cardamine bulbifera* augalų savybėms, dauginimuisi ir populiacijų sudėčiai

DAKTARO DISERTACIJA

Gamtos mokslai,

Ekologija ir aplinkotyra (N 012)

VILNIUS 2025

Disertacija rengta 2020–2024 metais Valstybiniame mokslinių tyrimų institute Gamtos tyrimų centre, Floros ir geobotanikos laboratorijoje.

Mokslinis vadovas – dr. **Zigmantas Gudžinskas** (Valstybinis mokslinių tyrimų institutas Gamtos tyrimų centras, Gamtos mokslai, Botanika, N 013).

Gynimo taryba:

Pirmininkė – dr. **Iona Jukonienė** (Valstybinis mokslinių tyrimų institutas Gamtos tyrimų centras, Gamtos mokslai, Ekologija ir aplinkotyra, N 012).

Nariai:

dr. **Nathan Jay Baker** (Valstybinis mokslinių tyrimų institutas Gamtos tyrimų centras, Gamtos mokslai, Ekologija ir aplinkotyra, N 012);

dr. **Jurga Jankauskienė** (Valstybinis mokslinių tyrimų institutas Gamtos tyrimų centras, Gamtos mokslai, Biologija N 010);

dr. **Edyta Jermakowicz** (Baltstogės universitetas, Gamtos mokslai, Ekologija ir aplinkotyra, N 012);

dr. **Eglė Norkevičienė** (Lietuvos agrarinių ir miškų mokslų centras, Žemės ūkio mokslai, Agronomija, A 001).

Disertacija ginama viešame Gynimo tarybos posėdyje 2025 m. spalio mėn. 28 d. 13 val. Valstybinio mokslinių tyrimų instituto Gamtos tyrimų centro konferencijų salėje

Adresas: Akademijos g. 2, 101 kabinetas, Vilnius, Lietuva), tel. +370 5 272 92 57; el. paštas sekretoriatas@gamtc.lt

Disertaciją galima peržiūrėti Valstybinio mokslinių tyrimų instituto Gamtos tyrimų centro ir Vilniaus universiteto bibliotekose ir Vilniaus universiteto interneto svetainėje adresu:

<https://www.vu.lt/naujienos/ivykiu-kalendorius>

CONTENTS

INTRODUCTION.....	7
OBJECTIVE AND TASKS OF THE STUDY	9
STATEMENTS TO BE DEFENDED	9
THE NOVELTY OF THE RESEARCH.....	10
SCIENTIFIC AND PRACTICAL SIGNIFICANCE.....	10
LIST OF PUBLICATIONS ON THE DISSERTATION TOPIC	12
1. BRIEF LITERATURE REVIEW.....	13
2. SUMMARY OF MATERIALS AND METHODS.....	20
2.1. Study species.....	20
2.2. Study sites	21
2.3. Demographic structure of populations.....	22
2.4. Studies on plant traits.....	23
2.5. Study of natural fruit set.....	23
2.6. Experiment of simulated autogamy and allogamy	24
2.7. Statistical analyses	24
3. SUMMARY OF RESULTS AND DISCUSSION.....	26
3.1. Size and structure of <i>Cephalanthera longifolia</i> and <i>Cephalanthera rubra</i> populations	26
3.1.1. Assessment of population state	26
3.1.2. Current spread of <i>Cephalanthera longifolia</i> in Lithuania.....	26
3.1.3. Population structure of <i>Cephalanthera longifolia</i>	27
3.2. Reproductive performance of <i>Cephalanthera longifolia</i> and <i>Cephalanthera rubra</i>	27
3.2.1. Natural fruit set	27
3.2.2. Effect of simulated autogamy and allogamy on fruit set	28
3.3. Population structure and trait variation in <i>Cardamine bulbifera</i>	29
3.3.1. Population structure of <i>Cardamine bulbifera</i>	29
3.3.2. Trait variation in <i>Cardamine bulbifera</i>	30

3.3.3. Effect of ecological conditions on <i>Cardamine bulbifera</i>	30
CONCLUSIONS	31
SANTRAUKA	32
REFERENCES	54
CURRICULUM VITAE	60
ACKNOWLEDGEMENTS	63
PADĖKOS	63

INTRODUCTION

Human activities and accelerating climate change are causing an unprecedented loss of biodiversity on Earth (Dobson et al., 2021; Antonelli et al., 2024). Up to 39% of plant species globally and almost 45% in Europe, are currently at risk of extinction (Bilz et al., 2011; Brummitt et al., 2015; Bachman et al., 2018; Lughadha et al., 2020). Such widespread plant extinctions would have far-reaching implications, affecting the functioning and stability of ecosystems, as well as the provision of essential services upon which human societies depend (Álvarez-Yépiz et al., 2019). Despite the well-documented evidence of this decline, effective strategies to halt and reverse these trends remain a critical global challenge.

Of the many factors contributing to the decline of plant species, direct human pressure is one of the most intense and prevalent (Barman & Devadas, 2013; Oliver & Morecroft, 2014; Willmer, 2014; Habibullah et al., 2022; Prakash & Verma, 2022). Habitat destruction and degradation, driven by changes in land use, the intensification of agriculture, urban expansion and the exploitation of natural resources, fragment or eliminate the environments that are essential for plant survival (Newbold et al., 2015; Downey & Richardson, 2016).

Forest ecosystems, particularly temperate and boreal broadleaved forests, are among those most affected by changes in land use and intensive management (Keck et al., 2025). Herbaceous forest species are particularly susceptible to structural changes, such as canopy closure, degradation of the understorey, and disturbance to the ground layer and soil (Shefferson et al., 2020). In Lithuania, modern forestry practices, including large-scale logging, drainage and replacing diverse native stands with fast-growing monocultures, have reduced the quality of the habitat for many specialised forest species. Such practices reduce habitat heterogeneity, increase shading and alter the microhabitat conditions that are essential for the germination, growth and reproduction of forest understorey plants (Feng et al., 2021). These effects are particularly detrimental to clonal, shade-sensitive species with limited dispersal or pollination opportunities, as they exacerbate isolation and reproductive failure (Brzosko & Wróblewska, 2013). Consequently, endangered plants that depend on forests face a combination of habitat loss, altered disturbance regimes and declining regeneration potential, which significantly increases their risk of extinction (Godefroid et al., 2014). Invasive species are widely recognised as one of the leading causes of biodiversity loss. Invasive plant species are particularly problematic due to their ability to outcompete native plants for essential resources such as light,

water, nutrients and space (Weidlich et al., 2020; Dangremond et al., 2010; Kuebbing et al., 2013). This further reduces the reproductive success of native species. Such pressure exacerbates the challenges already faced by endangered forest species, particularly those with specific ecological requirements or specialised reproductive strategies. Reproductive traits play a central role among the many biological factors that determine how plants respond to environmental stressors.

Plant reproductive traits, which encompass morphological, physiological and phenological characteristics, play a crucial part in determining reproductive success and, consequently, population viability (Violle et al., 2007; Feng et al., 2021). Examples of these traits include the breeding system (e.g. self-compatibility versus self-incompatibility and clonality), pollination strategies (e.g. reliance on specialist versus generalist pollinators), floral characteristics (e.g. size, colour and reward production), seed dispersal mechanisms (e.g. mode of dispersal, seed size and number) and reproductive life-history traits (e.g. age at first reproduction and reproductive lifespan) (Feng et al., 2021). The interaction between these intrinsic characteristics and external environmental conditions significantly impacts reproductive output and the successful recruitment of individuals within a population (Brzosko & Wróblewska, 2013; Pacifici et al., 2015).

Despite the increasing awareness of biodiversity loss and the ecological value of reproductive traits, we still have limited knowledge of how species-specific functional and reproductive characteristics interact with environmental conditions to affect the stability of endangered plant populations (Pacifici et al., 2015; Lončarević et al., 2024). This is particularly true of rhizomatous forest species, whose reproductive success depends on complex and often fragile ecological interactions (Jermakowicz & Brzosko, 2016). The traits and environmental factors that most strongly affect reproductive performance, recruitment and overall population viability remain unclear (Feng et al., 2021). These factors may include plant height, inflorescence structure, flower number, light availability, bryophyte cover and competitive vegetation.

This study focuses on three endangered plant species in Lithuania: *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* and *Cardamine bulbifera*. These species were selected because they mainly occur in forest habitats, are legally protected, and have distinct reproductive strategies that make them vulnerable to habitat degradation and environmental changes. *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* (Orchidaceae) are rhizomatous, nectarless species that depend on deceptive pollination and exhibit low natural fruit set. *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae) reproduces mostly vegetatively via bulbils. As all three species

have small or fluctuating populations and occur in woodlands, they are valuable models for analysing how functional and reproductive traits interact with environmental conditions to shape population structure and viability.

This research was designed to address questions concerning population structure, reproductive biology and habitat characteristics, and to evaluate the influence of functional and reproductive traits on the viability of endangered rhizomatous plant populations within specific forest habitats. Standardised, trait-based methods were applied across target species and habitats, supported by observational and experimental data. The results of the study provided evidence-based guidelines for the assessment and management of rare plant species in forest ecosystems and for the development of conservation strategies.

OBJECTIVE AND TASKS OF THE STUDY

The aim of this study was to assess the effect of habitats on population structure, plant traits and reproductive success of three endangered woodland plant species.

The following tasks were formulated to achieve this objective:

1. To determine the demographic structure and status of *Cephalanthera longifolia* and *Cardamine bulbifera* populations.
2. To assess the impact of ecological factors on the variability of plant traits in *Cephalanthera longifolia* and *Cardamine bulbifera* populations.
3. To investigate the relationship between habitats, plant traits and reproductive success in *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* and *Cardamine bulbifera*.
4. To investigate the effect of pollination type on the success of fruit set in *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra*.

STATEMENTS TO BE DEFENDED

1. The distribution of *Cephalanthera longifolia* and *Cardamine bulbifera* by maturity group within a population does not directly reflect the state of a population. Without additional assessment, the ratio of individuals in different maturity groups cannot be used to classify the population as dynamic, normal or regressive.
2. The recruitment of *Cardamine bulbifera* populations is determined by habitat type and structure. The ability to reproduce asexually allows populations to survive in habitats with unfavourable conditions.

3. The natural low fruit set in *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* is caused by insufficient pollination of the flowers.
4. The *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* are self-compatible and successfully produce fruit after both self- and cross-pollination.

THE NOVELTY OF THE RESEARCH

1. For the first time, studies of the demographic structure of *Cephalanthera longifolia* and *Cardamine bulbifera* populations were conducted according to a standardised approach, enabling comparisons between populations.
2. It has been established that the demographic structure of rhizomatous plant populations, as well as the ratio of young to mature individuals, does not accurately reflect the true state of the population. This can only be determined by combining the results of plant trait studies with demographic data.
3. Studies of the artificial pollination and natural fruit set of *Cephalanthera rubra* and *C. longifolia* were conducted for the first time with a statistically significant sample size.
4. It was experimentally confirmed for the first time that the low fruit set under natural conditions is strongly influenced by limitations in pollinator availability rather than resource availability, which had previously been considered the primary cause of the low reproductive success of *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra*.
5. The results of the experiments confirmed that *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* are self-compatible. These results challenge the previous assumption that these species are strictly or predominantly allogamous.

SCIENTIFIC AND PRACTICAL SIGNIFICANCE

Theoretical significance of the study:

1. The understanding of the demography of long-lived rhizomatous plants was refined. This study has contributed to the theory of population structure in plant species, particularly regarding the ecological interpretation of the ratio between young and generative individuals.
2. The experimental findings contribute to the understanding of orchid mating systems, particularly the interaction between self-compatibility, deceptive flowers, and pollination success.

3. A detailed analysis of fine-scale habitat features improves the understanding of the factors in forest habitats that are responsible for population recruitment.
4. The observed patterns of colonisation of new areas by rare species offer new insights into the ecological plasticity and potential range shifts of endangered orchids in response to environmental change.

Practical significance of the study:

1. The findings can be applied to practical habitat restoration by identifying the main limiting factors. Reducing canopy cover is essential to improve sunlight availability, which is crucial for the normal development of *Cephalanthera rubra* plants. Managing the layer of plant debris can improve seedling recruitment for both *Cephalanthera* species.
2. Experiments on artificial pollination demonstrated the effectiveness and usefulness of hand pollination as a tool to enhance seed production, particularly in habitats with poor natural pollination or in declining populations.
3. The application of single-census studies combined with longer-term studies in conservation planning can guide management and early intervention strategies for the conservation of endangered species.
4. The results of this study provide a theoretical background for the conservation of endangered plant species, as well as a conceptual advancement in plant reproductive ecology, demography and habitat interaction. This makes it a substantial contribution to both applied and theoretical plant science.

LIST OF PUBLICATIONS ON THE DISSERTATION TOPIC

Article 1.

Taura, L., Gudžinskas, Z. (2024). *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) in Lithuania. Analysis of distribution, population dynamics and conservation issues. *Botanica*, 30(4): 127–149. <https://doi.org/10.35513/Botlit.2024.4.2>

Article 2.

Taura, L., Gudžinskas, Z. (2025). Assessment of the status of *Cephalanthera longifolia* populations in Lithuania derived from a single-census study. *Plants*, 14(13): 2039. <https://doi.org/10.3390/plants14132039>

Article 3.

Taura, L., Gudžinskas, Z. (2025). The effect of forest habitats on the traits and demographic structure of *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae) populations. *Plants*, 14(18): 2899. <https://doi.org/10.3390/plants14182899>

Article 4.

Taura, L., Gudžinskas, Z. (2024). What factors determine the natural fruit set of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra*? *Diversity*, 16(6): 333. <https://doi.org/10.3390/d16060333>

Article 5.

Taura, L., Gudžinskas, Z. (2025). Effect of simulated autogamy and allogamy on the success of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) fruit set. *Diversity*, 17(1): 73. <https://doi.org/10.3390/d17010073>

The author of the dissertation contributed equally (50%) to all publications with the co-author.

1. BRIEF LITERATURE REVIEW

Across all continents and nearly all biomes, the frequency of many plant species and number of their populations within their native ranges are declining, and this decline is accelerating at an ever-increasing pace (Corlett, 2016; Corlett, 2025). Therefore, in the context of global biodiversity decline, endangered plant species are particularly vulnerable (Lončarević et al., 2024; Keck et al., 2025). These species are characterised by small populations, restricted geographic ranges and specialised habitat requirements, making them disproportionately susceptible to environmental fluctuations and anthropogenic pressure (Jump & Peñuelas, 2005; Brzosko & Wróblewska, 2013; Vincent et al., 2020). Their vulnerability highlights the urgent need for targeted research to identify the ecological and demographic factors influencing their persistence. Understanding population dynamics is essential for developing informed and effective conservation strategies. Accurate assessments of population size, structure and temporal trends, as well as the processes driving decline, are critical for guiding policy and prioritising conservation actions to ensure the long-term survival of these threatened taxa (Brzosko & Wróblewska, 2013; Álvarez-Yépiz et al., 2019; Vincent et al., 2020).

Intense transformation of forest ecosystems caused by industrial usage and management is a major driver of biodiversity loss. The most important factors damaging ecosystems are large-scale logging and replacing intricate native tree assemblages with fast-growing or non-native species. This simplifies stand structure, reduces the diversity of microhabitats and alters microclimate, light and soil conditions (Kaufmann et al., 2018). In temperate regions, replacing heterogeneous forests with species-poor plantations further erodes habitat quality. Clearing old or biologically mature stands disproportionately affects species adapted to long-term habitat continuity, including many herbaceous understorey species (Stajić et al., 2021). These changes to the basic structure of habitats, interacting with habitat fragmentation, affect populations of specialised forest species. A significant reduction in orchid populations has been documented in sites where shrub cover has increased markedly or where stand thinning has been followed by a subsequent decline in flowering individuals (Shefferson et al., 2018). Many endangered specialised forest plants exhibit slow population recruitment, limited dispersal and specialised biotic interactions; therefore, a reduction in structural complexity and the availability of associated organisms can easily result in weakened population persistence (Shefferson et al., 2018; Kaufmann et al., 2018).

Researchers consistently report links between industrial forestry practices such as clearcutting and even-aged plantations and losses in the understorey. However, explanations for these losses are largely based on correlations. Notably, however, plantations can sometimes retain significant biodiversity, particularly when established on former agricultural land. Nevertheless, natural and semi-natural forests consistently provide more favourable habitats for a greater biodiversity of conservation value (Brockerhoff et al., 2008; Pawson et al., 2013). Responses to stand thinning are inconsistent and context-dependent: selective thinning increases native plant richness, while other studies show long-lasting shifts in light regimes and cases where thinning boosts shrubs but depresses herbs. This underscores the heterogeneity of treatments and the existence of temporal lags (Bekris et al., 2021; Tsai et al., 2018). Despite numerous case studies, few papers specify the quantitative structural thresholds (e.g. canopy openness, shrub cover and litter depth) that reliably predict the persistence of the understorey. Furthermore, syntheses report highly variable and site-dependent effect strengths, which limits the generalisability and transferability of management targets (Duguid & Ashton, 2013; Willms et al., 2017).

Amid the escalating biodiversity crisis, climate change poses a threat to endangered plant species by exerting direct physiological stress and disrupting ecosystem processes. Rare plants are under constant physiological and ecological stress due to increased temperature and an altered precipitation regime. Many species are forced to migrate towards cooler latitudes or higher elevations; those unable to track these changes experience range contractions, population declines and an increased risk of extinction. Evans et al. (2020) used species distribution modelling to predict northward, and upslope shifts for *Orchis anthropophora*, *O. militaris* and *O. purpurea* under various climate scenarios. Concurrently, changes in thermal cues can disrupt the timing of critical life-history events, such as flowering, thereby causing phenological mismatches with pollinators, seed dispersers or favourable growing conditions, and undermining reproductive success. As Hutchings et al. (2018) revealed, rising temperatures have caused *Andrena nigroaenea* to become active before *Ophrys sphegodes* flowers, closing the temporal window for pollination and significantly reducing reproductive success. Together, these stressors increase the vulnerability of rare plants and can be exacerbated further by biotic threats, such as invasive species.

Although projections and case studies suggest that climate constraints play a significant role in rarity, several inconsistencies and gaps limit the applicability of these findings. Range shifts in plants often lag behind contemporary warming due to dispersal limitations, demographic inertia, and

extinction debt. Consequently, projections from species distribution models may overestimate short-term tracking, particularly for long-lived perennials (Alexander et al., 2018; Auffret & Svenning, 2022). Evidence for plant–pollinator phenological mismatch is systematic: the *Ophrys–Andrena* example is compelling, but broader syntheses report mixed outcomes across taxa and regions, with the strength and direction of mismatch contingent on local ecological conditions (Renner & Zohner, 2018). These findings suggest the need for long-term, mechanism-focused studies that link climatic drivers to demography, incorporate microclimate and land-use legacy, and test actionable phenological and climatic windows to provide guidance on management in the context of increasing variability.

Changes in the frequency and intensity of extreme weather events, such as droughts, heatwaves and intense storms, are an increasingly significant aspect of climate change. However, these events are underrepresented in conservation strategies that focus primarily on gradual shifts in mean temperature and precipitation patterns (Maxwell et al., 2019). Such extremes are now widely recognised as having more severe ecological consequences than mean climate changes, particularly for rare and endangered plant species (Bailey & van de Pol, 2016; Harris et al., 2018). The increasing occurrence of water-related stresses, such as drought combined with heatwaves, is projected to reduce the survival rates of endangered species by approximately 16% (Bartholomeus et al., 2011). Such events can disrupt key demographic processes in plant populations, elevating mortality rates and suppressing photosynthetic efficiency and reproductive output (Andrello et al., 2012). The 2003 European summer heatwave, characterised by extreme temperatures and severe rainfall deficits, resulted in a substantial decline in the fecundity and survival of *Eryngium alpinum*, a vulnerable alpine species. Juvenile plants exhibited the most pronounced mortality across all study sites (Andrello et al., 2012). Due to their limited dispersal ability, small populations and low reproductive capacity, rare species are less able to recover from such acute climatic shocks than widespread taxa (Feller & Vaseva, 2014; Wroblewski et al., 2023). Therefore, understanding and incorporating the effects of extreme events into conservation assessments is crucial for mitigating extinction risks under future climate scenarios.

Plant traits are defined as measurable morphological, physiological or phenological characteristics at the individual level, from the cellular scale to the whole organism, independent of the environment (Violle et al., 2007). The key focus is on plant traits that influence fitness through their effects on growth, reproduction and survival. This framework adapts Arnold's 'morphology–performance–fitness' paradigm for plants, viewing traits such as

vegetative biomass, reproductive output, and survival as direct performance measures (Violle et al., 2007). Functional traits facilitate the connection of biological processes across different levels, providing a more comprehensive understanding of plant strategies and ecosystem function.

A growing number of studies have examined the possible connection between plant reproductive traits and the vulnerability of species to decline and extinction (Godefroid et al., 2014). It has been hypothesised that certain reproductive traits may make species more susceptible to endangerment, particularly in the context of environmental change and habitat fragmentation (Godefroid et al., 2014; Jermakowicz & Brzosko, 2016). For example, species that rely on specialised pollination systems may be vulnerable to declines in their specific pollinators due to habitat loss, pesticide use or climate change. This can lead to reduced fruit set and seed production (Shefferson et al., 2020; Vitt et al., 2023). Likewise, species with limited seed dispersal capabilities may struggle to colonise new suitable habitats or maintain gene flow between fragmented populations, thereby increasing their susceptibility to local extinctions (Godefroid et al., 2014; Vincent et al., 2020).

Several studies have investigated the relationship between different plant traits and rarity or extinction risk (Godefroid et al., 2014; Álvarez-Yépiz et al., 2019). The results of some of these studies suggest that traits such as plant height, longevity, growth form, seed mass and seed bank persistence may be associated with extinction risk. Furthermore, reproductive traits such as the mode of reproduction (sexual versus asexual) and pollen vector have been found to be associated with species trends. However, these patterns can vary across different geographical regions, suggesting a context-dependent relationship (Godefroid et al., 2014; Chichorro et al., 2019). Studies have revealed that insect-pollinated species, species that primarily reproduce by seeds, and plant species with long flower tubes form a distinct group among threatened species in the British flora (Godefroid et al., 2014).

General predictors such as species range size, ecological plasticity, and dispersal ability often outperform single morphological traits in their ability to explain extinction risk. This suggests that many trait–risk links are mediated by the geographic area and the demographic structure of populations (Chichorro et al., 2019). However, trait–risk results can be inconsistent across regions and at different scales. For instance, leaf-level traits were ineffective in predicting extinction risk in Irish flora, highlighting the importance of context and the limitations of applying trait rules across regions (O’Rourke et al., 2022). Methodological issues also contribute to contradictions: studies variously conflate rarity with threat status, differ in phylogenetic control and rely on incomplete trait datasets, complicating causal inference from

correlations (Chichorro et al., 2019). Conceptually, reproductive specialisation appears important, but its effects are filtered through local drivers (e.g. pollinator communities or land use), which explains why some pollination or floral traits predict risk in one flora but not another (Dellinger, 2020). These gaps highlight the need to integrate trait data with explicit threat processes and region-specific demographic structure (rather than occurrence alone), and to test mechanistic pathways, especially those linking reproductive specialisation to pollen limitation and population decline.

However, the relationship between reproductive traits and predisposition to extinction is not always straightforward. Findings from different studies have sometimes been divergent or inconsistent (Brzosko & Wróblewska, 2013; Godefroid et al., 2014). Some comparative studies have found no clear differences in traits between rare and common plant species. These inconsistencies may be due to various factors, such as differences in how rarity or decline is measured, limited sample sizes in some studies and the complex interplay of multiple internal and external factors that influence species persistence (Godefroid et al., 2014). The overwhelming influence of external environmental factors, such as habitat destruction and eutrophication, may also mask the impact of internal species traits on decline (Godefroid et al., 2014; Keck et al., 2025).

A trait-based perspective distinguishes between competitive effect traits, such as plant height influencing light depletion or rooting depth affecting water uptake, and competitive response traits, such as specific leaf area related to light capture or leaf water potential under drought stress (Violle et al., 2009; Navas & Violle, 2009). Studies have shown that these traits are quantitatively linked to patterns of resource depletion and plant performance under competition. However, challenges remain, such as measuring resource use over time and scaling individual traits to community or ecosystem levels. Resolving these issues necessitates precise definitions and robust conceptual frameworks, which are crucial for anticipating the responses of plant communities to environmental change (Violle et al., 2007; Violle et al., 2009).

Laughlin (2014) provided a complementary view, emphasising the intrinsic dimensionality of plant traits. Rather than classifying traits based solely on their ecological role, this approach categorises them according to the plant organs they represent (e.g. leaves, stems, roots, seeds or whole-plant characteristics), recognising that traits from different organs frequently signify distinct ecological strategies. This dimensionality-based perspective improves the predictive ability of models of species performance and community assembly by maximising trait independence and ecological resolution. While Violle et al. (2007; 2009) focus on linking traits to fitness and ecological

function, Laughlin (2014) emphasises the importance of capturing multidimensional trait variation to reflect the structural and functional complexity of plants.

In conservation research, particularly when studying rare or endangered plant species, long-term demographic studies are often logistically complex and financially unfeasible. In such cases, single-census studies, also known as snapshot demographic assessments, offer a practical and informative alternative. Such studies evaluate population structure at a given point in time, providing critical baseline data on the proportion of reproductive and non-reproductive individuals, recruitment success and morphological indicators such as plant height, flower and fruit production or leaf number (Oostermeijer & Hartman, 2014; Volis & Deng, 2020). Despite their limitations in detecting long-term trends or causal mechanisms, they can provide early warning signs of population decline, such as low seedling abundance or fruit set. This is particularly important for species with small or declining populations (Volis & Deng, 2020; García et al., 2021). Furthermore, when standardised sampling protocols are applied, single-census studies allow cross-site comparisons and can inform urgent conservation actions, such as identifying populations at risk of decline or assessing habitat suitability (Oostermeijer & Hartman, 2014). In clonal or partially clonal plant species, population structure can reflect current ecological pressures affecting reproductive success, although it cannot fully determine long-term population viability (de Witte & Stöcklin, 2010).

Cephalanthera longifolia and *C. rubra* are considered characteristic species of temperate forest habitats and are tightly linked with pollinators and below-ground mutualistic organisms. *C. longifolia* is a mixotrophic species and both orchids are often associated with ectomycorrhizal fungi, particularly *Tomentella* (Thelephoraceae). However, the latest studies have revealed a much larger diversity of fungal partners than was previously assumed. Furthermore, the relationships of *C. rubra* with the fungal community change with soil pH and phosphorus availability (Abadie et al., 2006; Pecoraro et al., 2017; Bell et al., 2020). The fruit set of *C. longifolia* and *C. rubra* is often low and dependent on insect visitation of flowers and habitat characteristics. Although on a very small scale, it has been shown that hand-pollination can increase fruit set and seed production locally but does not address the underlying limitations of pollinators or available habitats (Newman et al., 2007). Studies of the population genetics of *C. rubra* have indicated modest diversity within populations, but a pronounced clonal structure in small, isolated populations. This is consistent with a reliance on local vegetative spread through rhizome fragmentation in small populations (Brzosko & Wróblewska, 2003). The rhizomatous, long-lived forest herb *Cardamine*

bulbifera (Brassicaceae) represents a high polyploid complex that spread widely into Central and Western Europe during the post-glacial period. This species is transitioning towards predominantly vegetative reproduction, leaving open questions about where and when sexual reproduction, gene flow, and seed dispersal still contribute to the composition and stability of its populations (Ru et al., 2020; Ru et al., 2022).

Despite ongoing research in various regions, many questions remain unanswered regarding the composition of endangered perennial rhizomatous plant populations, the causes of their degradation and reproduction, and how plant traits depend on habitat conditions. Even fewer studies have been conducted on woodland plant populations near the edge of their range. Such studies are particularly important in the context of climate change as they can reveal new patterns and predict future population trends. Therefore, this study examined endangered forest species located near the edge of their range that are adapted to growing in vulnerable forest habitats.

A detailed literature review according to the topics discussed is provided at the beginning of each article (**Articles 1–5**) comprising the dissertation.

2. SUMMARY OF MATERIALS AND METHODS

2.1. Study species

To reveal the effect of habitats on plant traits, reproductive potential and population stability of endangered species, and to fulfil the objectives of the study, three plant species that occur mainly in forest habitats were selected: *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* (Orchidaceae) and *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae). All the selected species were considered endangered (EN) in Lithuania; their populations were small, and their distribution was restricted to the southern regions of the country. They are characterised as rhizomatous perennials with somewhat different reproductive behaviour. *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* rely mainly on sexual reproduction (**Articles 4–5**), whereas *C. bulbifera* reproduces almost exclusively asexually via axillary bulbils (**Article 3**).

The *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* are long-lived, mixotrophic, perennial plants with thick horizontal rhizomes, erect stems (15–50 cm, sometimes up to 70 cm) and lanceolate leaves. They live for about 20 years, sometimes up to 40 years. The inflorescence is a spike containing 4–15 flowers, sometimes more. The flowers of *C. longifolia* are white with a yellowish lip; the flowers of *C. rubra* are bright pink. Each flower is subtended by a bract. The flowers are nectarless and are mainly pollinated by ground-nesting bees. The species has a mixed mating system involving both cross- and self-pollination (**Articles 1–2, 4–5**).

The range of *Cephalanthera longifolia* includes Europe, western North Africa and much of Asia. It mostly occurs in deciduous or mixed forests, but also in grasslands and on rocky slopes. It usually grows in calcareous soil but can tolerate neutral or slightly acidic soils. In Lithuania, it is rare and legally protected. It is chiefly found in the southern and south-eastern parts of the country, in forests of various ages and along forest edges. *Cephalanthera rubra* has a wide range, including most of Europe (where it is locally rare in the west and the British Isles), North Africa and southwest Asia, reaching as far as the Caucasus, Cyprus and Iran. It is rare in Lithuania, known from only a few localities in the south and south-east of the country (**Articles 1–2**).

Cardamine bulbifera (*Dentaria bulbifera*; Brassicaceae) is a perennial herb with a thick, horizontal rhizome. The stem is erect and unbranched, reaching a height of 40–70 cm. Bulbils form in the axils of the leaves on the stem and within the inflorescence. Flowering occurs in May. The flowers are pale to deep pink, occasionally nearly white. The fruits are narrow siliques that seldom fully mature and rarely set seed. The species reproduces mainly

vegetatively by bulbils. *Cardamine bulbifera* grows in deciduous and mixed forests, typically on fertile, moderately moist, calcareous soils. It is widely distributed across Western, Central and Eastern Europe, extending north to southern Scandinavia and east to western Siberia and Southwest Asia. In the Netherlands and Ireland, it is considered an introduced species. In Lithuania, the species is rare and protected, with most records in the south and centre of the country, as well as in a few isolated localities in the west and east. The Baltic countries lie at the north-eastern limit of its range (**Article 3**).

2.2. Study sites

The study sites were selected based on information found in the literature, databases and herbarium collections, as well as a site suitability assessment for the intended field study (**Article 1**).

Studies on *Cephalanthera longifolia* were conducted across six populations between 2021 and 2023. Three of the populations were in the Šalčininkai district (Mikališkės, Katkuškės and Stakų Ūta), and the other three were in the city of Vilnius (Raisteliai, Paneriai and Aukštieji Paneriai). Studies on natural fruit set (**Article 4**) were performed in all six populations, while the demographic structure of the populations (**Article 2**) was examined at four sites (Katkuškės, Stakų Ūta, Raisteliai and Paneriai) in 2022. Experiments on simulated autogamy and allogamy (**Article 5**) were conducted at the Raisteliai and Paneriai sites in 2022. All the study sites in the Šalčininkai district were located within the Dieveniškės Historical Regional Park. The Mikališkės site was in a young *Salix caprea* stand developed on abandoned agricultural land. The Katkuškės site was in a secondary mixed forest resembling western taiga (9010). The Stakų Ūta site was in a mature herb-rich Fennoscandian forest dominated by spruce (*Picea abies*) habitat (9050), although the area was partially logged in 2019. The Raisteliai site was in a young *Betula pendula* stand that had developed on former arable land. The Paneriai site was located within a mature forest dominated by *Pinus sylvestris*, resembling a western taiga habitat. The Aukštieji Paneriai site consisted of a narrow strip of mixed forest alongside a forest road, showing signs of anthropogenic pollution and containing numerous invasive species.

Studies on *Cephalanthera rubra* were conducted across three populations between 2021 and 2023. Studies on natural fruit set (**Article 4**) were conducted in all three populations: Kapiniškiai (Varėna district, Dzūkija National Park), Liūnelis (Lazdijai district, Veisiejai Regional Park) and Spindžius (Trakai district, Aukštadvaris Regional Park). Experiments on simulated autogamy and allogamy (**Article 5**) were only conducted at the

Kapiniškiai population, as the other populations were too small to collect the sufficient number of flowering individuals needed for the experiment. The Kapiniškiai population occurred in a dry grassland habitat (6210*) with high species diversity. The Liūnelis site was in a sparse mixed forest notable for its rare species, while the Spindžius population occurred in a sparse xerothermic forest, half of whose trees were cleared in the 2000s to improve the habitat of *Cypripedium calceolus*.

The demographic structure and plant traits of six *Cardamine bulbifera* populations were studied in 2023 (**Article 3**). Four coenopopulations (hereafter referred to as 'populations') were selected for study: two in the Šešuva Botanical Reserve (Šešuva and Pašuliai), two in the Kaukinė Botanical Reserve (Sutartiškės and Kaukinė), one in the Alytus district (Kalesninkai) and one in the Vidzgiris Botanical Reserve in Alytus city (Vidzgiris). The Šešuva and Sutartiškės populations occurred in the Fennoscandian hemiboreal old broadleaved forest (9020) habitat, which was dominated by broadleaved trees. The Pašuliai and Kaukinė populations occurred in the herb-rich Fennoscandian forests dominated by spruce (*Picea abies*) (9050). The Kalesninkai and Vidzgiris populations occurred in the *Galio-Carpinetum* oak-hornbeam forest (9170) habitat, which was dominated by *Carpinus betulus*.

2.3. Demographic structure of populations

Studies on the demographic structure of populations were conducted to assess individual density by maturity or developmental group and evaluate the main traits indicating population state and stability. These studies were conducted using standardised (1 m²) sampling plots arranged in 20 m transects (**Articles 2–3**). Within each plot, *Cephalanthera longifolia* individuals were categorised into two developmental stages: vegetative and generative. *Cardamine bulbifera* individuals were classified into three maturity groups: juvenile, immature and mature. The mature group was further subdivided into two subgroups: non-flowering and flowering. The studies were conducted during the peak of the growth period. The *Cephalanthera longifolia* populations were studied in mid-June, when the fruits had fully developed (**Article 4**). The *Cardamine bulbifera* populations were studied in May, during their intense flowering period (**Article 3**). In each sampling plot, all individuals of the study species were assessed and evaluated, and all co-occurring plant species and their coverage were recorded. Additionally, the cover of plant debris and bare soil was assessed.

2.4. Studies on plant traits

Studies of plant traits were carried out in the same sampling plots used for studies on population demographic structure (**Articles 2–3**). Plant traits were also assessed for all plants involved in other studies (e.g. assessment of natural fruit set and experiments on simulated autogamy and allogamy) (**Articles 4–5**). The plant traits selected for analysis provide the most information about the state of an individual and can reflect the effect of habitat conditions and characterise reproductive success. For each study species, the plant height, length of inflorescence, and number of flowers of mature individuals were assessed. The number of leaves was counted for *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra*, as was the number of developed fruits. The length of the stem section with bulbils was measured, and the number of developed axillary bulbils was counted on both flowering and non-flowering mature *Cardamine bulbifera* individuals. All counts and measurements were taken directly in the field (using a ruler or measuring tape) and care was taken to avoid damaging the study plants.

2.5. Study of natural fruit set

The natural fruit set of *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* was studied in 2021, 2022 and 2023 (**Article 4**). Studies were conducted in the same part of the study population every year. In each population, 50 individuals that were normally developed and showed no signs of damage were chosen for assessment. In small populations, all flowering individuals excluding damaged plants were included in the study. Plants were selected at least one metre apart to avoid sampling shoots from the same rhizome; however, this rule was not applied to small populations of *C. rubra*. The first assessment of *C. longifolia* individuals was carried out at the beginning of June and of *C. rubra* in the second half of June, coinciding with the peak of flowering. For each plant, the following were recorded: height; inflorescence length; number of leaves; and total number of flowers. All flowers were numbered sequentially from the base to the apex of the inflorescence, and the plants were marked with a 1 cm transparent silicone tag at the base. The second assessment took place once the fruits had reached full size and the unfertilised flowers had fallen. *Cephalanthera longifolia* was reassessed at the beginning of July, while *C. rubra* individuals were surveyed at the end of July. The number and position of normally developed fruits within the inflorescence were recorded.

2.6. Experiment of simulated autogamy and allogamy

Experiments on the simulated autogamy and allogamy (**Article 5**) of *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* were conducted in 2022, during the flowering period of both species. This experiment aimed to assess the effects of simulated autogamy and allogamy on the success of fruit set. In each studied population, normally developed, undamaged generative individuals were selected for three treatments: (1) simulated self-pollination, whereby flowers were manually pollinated with pollen from the same plant; (2) simulated cross-pollination, whereby flowers were manually pollinated with pollen from a different plant within the same population; and (3) a control group, whereby plants were left to undergo open pollination without any manipulation to the flowers. All flowers on the selected plants were numbered sequentially from the base to the apex of the inflorescence, and each plant was marked at the base with a 1 cm transparent silicone tag bearing an individual code. After pollination, the flowers were left uncovered, and the number of fruits set was recorded one month later. The number and position of the fruits developed by the individuals used in the experiment were recorded.

2.7. Statistical analyses

Prior to analysis, the distribution of all data sets was tested using the Shapiro–Wilk test. As many datasets were not normally distributed and sample sizes were unequal, non-parametric statistical methods were applied in most cases. To compare multiple data sets, the Kruskal-Wallis H test was used, followed by pairwise comparisons using the Mann-Whitney U test. When datasets contained zero values, Dunn's post hoc test was used for pairwise comparisons. Descriptive statistics were presented as the mean and standard deviation (mean $\pm$ SD); for plant traits, the minimum and maximum values were also provided. Species similarity between populations was assessed using the Jaccard index based on species lists from all sampling plots and a binary (one or zero) matrix was applied. Relationships between variables were analysed using linear correlation (Pearson's r for normally distributed pooled data and Spearman's rank correlation for non-parametric data). Principal component analysis (PCA) was used to assess the effect of habitat and community characteristics on plant density. All variables were centred and scaled, and calculations were performed on the correlation matrix. Two-way PERMANOVA (9999 permutations) based on the Bray-Curtis dissimilarity matrix was used to assess the effect of fixed factors such as population, variant of the experiment, study year and habitat on fruit set. Generalised linear

models (GLMs) were used to test the relationship between plant traits and fruit set. All statistical analyses and descriptive statistics were performed using PAST (versions 4.16–5.1) and R software (version 4.3.2), with visualisations created using the *ggplot2*, *vegan*, *lme4*, *FactoMineR* and *factoextra* packages. Statistical significance was set at $p < 0.05$ and exact p-values were reported for $p > 0.001$ (**Articles 2–5**).

3. SUMMARY OF RESULTS AND DISCUSSION

3.1. Size and structure of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* populations

3.1.1. Assessment of population state

Analysis of historical records, herbarium specimens, references, and field surveys conducted between 2019 and 2024 revealed that *Cephalanthera longifolia* now occupies an area of 22.98 hectares in Lithuania, both within and outside of protected areas (**Article 1**). The species was recorded in habitats ranging from abandoned arable land overgrown with young trees to mature spruce and mixed broadleaved forest stands, demonstrating its ecological adaptability. In contrast, *C. rubra* is much rarer, with only four localities currently existing, covering 2.10 hectares, mostly within protected areas. This species occurs in more specific habitats, including dry calcareous grasslands and sparse xerothermic forests, and appears to be more sensitive to habitat changes. The study revealed significant fluctuations in flowering intensity and the number of individuals in populations. These population characteristics are linked to habitat succession, shrub overgrowth and changes in management practices, highlighting the need for periodic population assessments and targeted conservation actions for both species, particularly *C. rubra*.

3.1.2. Current spread of *Cephalanthera longifolia* in Lithuania

The results of the analysis of the habitats and populations of *C. longifolia* (**Article 1**) in Lithuania show that the species is experiencing a notable expansion, with increasing numbers of localities and some populations reaching substantial sizes (up to 30,000 individuals). This expansion appears to be the result of the formation of new populations. *Cephalanthera longifolia* successfully colonises diverse environments, ranging from shaded to open habitats, and demonstrates an exceptional capacity to establish itself in habitats of early successional stages. The species colonises abandoned agricultural land and thrives in young forest stands and plantations. Field observations at the Raisteliai and Mikališkės sites document its successful establishment in 30-year-old birch stands, young pine plantations and areas undergoing spontaneous deciduous forest succession on former agricultural land (**Article 1**). Historical data indicate that the species maintains a permanent dynamic state by actively colonising suitable new habitats, which

suggests its potential for long-term persistence in regions without significant land-use alterations. Population expansion is facilitated by seed dispersal. Close-range dispersal enables the colonisation of neighbouring suitable habitats when seed sources are available.

3.1.3. Population structure of *Cephalanthera longifolia*

The results of the single census study (**Article 2**) revealed substantial variation in the density and structure of *C. longifolia* populations and associated vegetation characteristics across the four study sites. The mean density of individuals ranged from 3.8 ± 2.3 to 11.1 ± 4.3 individuals per m², with higher densities recorded in open habitats and lower densities in shaded forests. Vegetative individuals dominated all populations, accounting for 58.7% of individuals in the most favourable sunlight conditions and 85.1% in the most shaded site. Generative individuals accounted for between 14.9% and 40.1% of the total number of individuals, with the highest proportion of flowering individuals occurring in habitats with a more open tree layer.

Analysis indicated that plant debris cover, and the number of bryophyte species had a strong negative effect on *C. longifolia* abundance, while higher herb layer cover and a higher number of vascular plant species were positively associated with the number of *C. longifolia* individuals. Despite these patterns, no significant linear correlation was detected between vascular plant species richness and *C. longifolia* abundance. These results suggest that the structural characteristics of the habitat, particularly sunlight availability and the composition of the ground layer, contribute more significantly to shaping the population density and maturity groups of individuals than overall plant diversity (**Article 2**).

3.2. Reproductive performance of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra*

3.2.1. Natural fruit set

The three-year study (2021–2023) revealed a consistently low level of natural fruit set in both *C. longifolia* and *C. rubra* (**Article 4**), with mean values of 11.8% and 15.2% respectively. A substantial proportion of individuals failed to produce any fruit: 49.3–54.4% in *C. longifolia* populations and 40.0–54.3% in *C. rubra* populations. The highest proportions of plants producing no fruit were observed in small, low-density populations. In *C. longifolia*, fruit set varied significantly between populations but showed no significant

interannual variation. The highest rate was recorded at the Mikališkės site (19.5%), and the lowest at the Aukštieji Paneriai site (5.2%). By contrast, *C. rubra* exhibited significant differences between populations and years, with fruit set increasing from 11.0% in 2021 to 21.5% in 2023. The highest value was found in the Kapiniškiai site (18.8%), and the lowest in the Spindžius site (4.1%).

Plant traits were significantly associated with fruit set in both species (**Article 4**). In *C. longifolia*, weak positive correlations were found with plant height, inflorescence length and number of flowers, while in *C. rubra*, these relationships were moderately strong. No significant relationship was found between the number of leaves and fruit production in either species. The position of flowers within the inflorescence significantly influenced fruit set, with flowers in lower positions producing more fruits. This effect was more pronounced in *C. longifolia* and was significant in *C. rubra*, where population and its interaction with flower position also had a significant effect.

In *C. longifolia*, bryophyte cover showed a significant negative correlation with fruit set. In contrast, in *C. rubra*, tree and shrub cover, as well as bryophyte cover, all had significant negative effects, indicating greater reproductive success in more open habitats. Soil pH was positively correlated with fruit set in both species, whereas other soil parameters showed weak or inconsistent relationships. Mean June temperature was negatively correlated with fruit set. Overall, the results suggest that the low fruit set observed in both species is primarily driven by inefficient pollination and influenced by flower position, habitat structure and climatic factors.

3.2.2. Effect of simulated autogamy and allogamy on fruit set

The pollination experiment revealed a clear difference in fruit set between artificial and natural pollination (**Article 5**). In *C. longifolia*, simulated cross-pollination resulted in a fruit set of 68.9%, while simulated self-pollination resulted in a fruit set of 70.4%. In contrast, control plants left for open pollination achieved a fruit set of only 5.1% at both the Raisteliai and Paneriai sites. In *C. rubra*, cross-pollination resulted in a 88.2% fruit set rate, compared to 96.5% for self-pollination and 17.8% for the control group at the Kapiniškiai site. No significant differences were found between self- and cross-pollination in either species, which confirms the self-compatibility of both species and rules out resource limitation as the cause of the low natural fruit set.

In the natural pollination group of *C. longifolia*, flower position in the inflorescence significantly affected fruit set, with lower flowers producing

more fruits. However, this pattern was absent under artificial pollination in both species, suggesting that pollination success rather than flower position determines fruit set when pollination is assured. The first (lowest) flower was a consistent exception, often failing to develop fruit even after artificial pollination, possibly due to reduced stigma receptivity at the time of treatment (**Article 5**).

Several plant traits were found to be positively associated with reproductive output (**Article 5**). In *C. longifolia*, both inflorescence length and the number of flowers were significantly related to the number of developed fruits ($p < 0.001$), while the number of leaves was significantly related to the percentage of fruits set ($p = 0.041$). In *C. rubra*, plant height, inflorescence length and flower number all showed significant positive relationships with fruit number ($p < 0.001$). Inflorescence length was also significantly related to fruit set rate ($p = 0.021$). Despite these correlations, the results suggest that assured pollination has a greater impact on fruit production than morphological traits alone. These findings have direct implications for conservation, demonstrating that artificial pollination can substantially increase the production of fruit and seeds in small or sparse populations of *C. longifolia*, *C. rubra* and other nectarless orchids with low or irregular natural fruit set. Such interventions, combined with habitat management, could enhance reproductive success and aid population recovery.

3.3. Population structure and trait variation in *Cardamine bulbifera*

3.3.1. Population structure of *Cardamine bulbifera*

The study of six *Cardamine bulbifera* populations occurring in broadleaved, spruce, and hornbeam forest habitats in southern Lithuania revealed pronounced dominance of young individuals and distinct habitat-specific differences in demographic structure and plant traits (**Article 3**). Of the 2,852 plants recorded and analysed, 89.2% were juveniles or immatures (41.4% and 47.8%, respectively), while only 10.8% were mature individuals, of which 6.8% were non-flowering and 4.0% were flowering. This demographic pattern indicates a strong reliance on vegetative reproduction by axillary bulbils, with sexual reproduction contributing little to population renewal. The proportion of mature individuals was significantly higher in hornbeam forests (24.0%) than in broadleaved (4.5%) and spruce (6.9%) forest habitats, whereas young individuals dominated in broadleaved (95.5%) and spruce (93.1%) forest habitats. Population density was highest in broadleaved forests (31.9 ± 14.0 individuals/m²), exceeding that in spruce (18.4 ± 14.7 individuals/m²) and

hornbeam (20.9 ± 10.0 individuals/m²) habitats. Broadleaved forests also had the greatest densities of juvenile and immature individuals, indicating more active recruitment, while hornbeam habitats supported the highest densities of mature individuals.

3.3.2. Trait variation in *Cardamine bulbifera*

Juvenile and immature *C. bulbifera* individuals showed consistent traits across the studied populations, indicating similar conditions for individuals in the early stages of development and their tolerance of low light levels or competition (**Article 3**). The mean height of juvenile individuals was 5.7 ± 1.4 cm; however, no significant differences were found between the three habitat types. Immature individuals displayed greater variation in height, with the tallest being found in Pašuliai and significantly taller plants in spruce habitats compared to broadleaved and hornbeam forest habitats. These differences probably reflect the prevalence of different absolute ages of immature individuals in the studied populations and habitat types.

The plant traits of mature *C. bulbifera* individuals exhibited significant variation among populations and habitat types. Non-flowering mature individuals were tallest in a spruce forest and shortest in a broadleaved forest habitat. They produced the greatest number of bulbils in spruce forest habitats and the fewest in hornbeam forest habitats. Flowering mature individuals in hornbeam forest habitats were taller than those in broadleaved forest habitats and produced the longest inflorescences, while spruce forest habitats supported individuals with the highest number of flowers.

3.3.3. Effect of ecological conditions on *Cardamine bulbifera*

Species diversity was highest in broadleaved forest habitats and lowest in hornbeam forest habitats (**Article 3**). A weak negative correlation was observed between the number of species and mature individuals, and a weak positive correlation was found between the number of juvenile individuals and species richness. The presence of bare soil in the habitat had the strongest negative impact on population density, whereas herb cover, plant debris and species richness were positively associated with the abundance of young individuals. These results suggest the importance of undisturbed, old broadleaved forests with heterogeneous canopy structure for maintaining high recruitment rates and long-term population stability, making such habitats priority targets for conservation.

CONCLUSIONS

1. The demographic structure of long-lived rhizomatous plants, such as *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* and *Cardamine bulbifera*, cannot be determined solely by the ratio of individuals in defined maturity groups. For the studied species, the proportion of young and mature individuals primarily reflects current habitat conditions, particularly the sunlight exposure, disturbance and community structure, rather than indicating trends in population development.
2. The consistently high proportion of juvenile and immature individuals observed in *Cardamine bulbifera* populations does not indicate active expansion but reflects predominantly vegetative reproduction and the effect of habitat conditions in particular, forest type and canopy structure, on the development of individuals.
3. The highest density of *Cephalanthera longifolia* individuals occurs in habitats at an early stage of succession. Therefore, it should be considered a species characteristic of ecotone habitats on the edge of forests.
4. Habitats of broadleaved forests formed by biologically mature trees sustain the densest populations of *Cardamine bulbifera* and should therefore be considered a conservation priority for this species.
5. The larger floral display of *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* (taller plants with longer inflorescences and more flowers) shows only weak to moderate positive associations with fruit number. The number of leaves has no effect on reproductive output, suggesting that display traits modestly aid pollinator attraction but are not the main driver of fruit set. In *Cardamine bulbifera*, habitat affects reproductive output, with the greatest bulbil production occurring in spruce forests and the least in hornbeam forests.
6. Under natural conditions, the lower flowers of *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* produced more fruits than the upper flowers. This phenomenon is determined by pollination efficiency rather than resource limitation.
7. *Cephalanthera longifolia* and *C. rubra* are self-compatible species. Artificially induced self- and cross-pollination increased the fruit set rate from 5% to 70% in *C. longifolia* and from 18% to 96% in *C. rubra*.

SANTRAUKA

IVADAS

Žmonių veikla ir spartėjanti klimato kaita lemia intensyvių biologinės įvairovės nykimą Žemėje (Dobson et al., 2021; Antonelli et al., 2024). Dėl klimato kaitos intensyviai nyksta rūšys ir jų buveinės. Jų nykimas kelia didelę grėsmę ekosistemų stabilumui, nuo kurių priklauso planetoje vykstantys gamtiniai procesai (Nielsen et al., 2021). Dabar grėsmė išnykti kilusi maždaug 39 % visų pasaulio augalų rūšių ir beveik 45 % Europos augalų rūšių (Bilz et al., 2011; Brummitt et al., 2015; Bachman et al., 2018; Lughadha et al., 2020). Didelio masto augalų nykimas daro stiprų neigiamą poveikį ekosistemų funkcionavimui ir stabilumui, taip pat žmonėms būtinoms ekosistemų paslaugoms (Álvarez-Yépiz et al., 2019). Rūšių nykimo procesai yra gerai dokumentuoti, tačiau veiksmingos strategijos, kaip sustabdyti vykstančius procesus, iki šiol nėra.

Iš daugelio veiksnių, prisidedančių prie augalų rūšių nykimo, tiesioginis žmonių poveikis ekosistemoms yra pats reikšmingiausias (Barman, Devadas, 2013; Oliver, Morecroft, 2014; Willmer, 2014; Habibullah et al., 2022; Prakash, Verma, 2022). Buveinių naikinimą ir degradaciją lemia žemės naudojimo pokyčiai, žemės ūkio intensyvėjimas, miestų plėtra ir gamtos išteklių eksploatacija. Dėl to augalų išlikimui svarbios buveinės fragmentuojamos arba visiškai sunaikinamos (Newbold et al., 2015; Downey & Richardson, 2016).

Miškų ekosistemos, ypač vidutinio klimato ir borealiniai lapuočių miškai, yra tarp labiausiai nukentėjusių nuo žemės naudojimo pokyčių ir intensyvios ūkinės veiklos (Keck et al., 2025). Žoliniai miškų augalai ypač jautrūs buveinių struktūros pokyčiams, pavyzdžiui, lajos susivėrimui, pomiškio degradacijai, miško paklotės ir dirvožemio pažaidoms (Shefferson et al., 2020). Lietuvoje šiuolaikinė miškininkystės praktika, įskaitant didelio masto miškų kirtimą, sausinimą ir daugiarūšių vietinių medynų keitimą greitai augančiomis monokultūromis, sumažino daugelio specializuotų miško rūšių buveinių kokybę. Tokia veikla mažina buveinių įvairovę, keičia apšvietimo ir kitas mikrobeveinių sąlygas, kurios yra būtinos miško augalų sėklų daigumui, daigų augimui ir dauginimuisi (Feng et al., 2021). Šie veiksniai ypač kenkia daugiamečiams, augalams, kuriems reikia gero apšvietimo ir kurių plitimo ar žiedų apdulkinimo galimybės yra ribotos. Visi šie veiksniai didina populiacijų izoliaciją ir mažina dauginimosi sėkmę (Brzosko & Wróblewska, 2013). Todėl nykstantys miškų augalai netenka tinkamų buveinių, mažėja jų

atsinaujinimo potencialas, o tai žymiai padidina pavojų joms išnykti (Godefroid et al., 2014).

Invazinės rūšys yra plačiai pripažįstamos kaip viena iš pagrindinių biologinės įvairovės nykimo priežasčių. Invazinės augalų rūšys ypač pavojingos dėl to, kad geba išstumti vietines rūšis iš jų buveinių, konkuruoja dėl būtinų išteklių, tokių kaip šviesa, vanduo, maisto medžiagos ir erdvė (Weidlich et al., 2020; Dangremond et al., 2010; Kuebbing et al., 2013). Dėl to dar labiau sumažėja vietinių rūšių dauginimosi sėkmė. Invazinių rūšių spaudimas dar labiau sustiprina pavojų nykstančioms miško augalų rūšims, ypač toms, kurios turi specifinių ekologinių poreikių ar specializuotą dauginimosi strategiją. Reprodukcinės savybės yra tarp svarbiausių biologinių veiksnių, kurie lemia augalų reakciją į aplinkos sukeltą stresą.

Augalų reprodukcinės savybės, apimančios morfologines, fiziologines ir fenologines charakteristikas, yra ypač svarbios dauginimosi sėkmei ir populiacijų gyvybingumui vertinti (Violle et al., 2007; Feng et al., 2021). Šios savybės apima dauginimosi sistemą (pvz., savidulka ir kryžmadulka, vegetatyvinis dauginimasis), apdulkinimo strategiją (pvz., priklausomybę nuo specializuotųjų ar nespecializuotųjų apdulkintojų), žiedų savybes (pvz., dydis, spalva ir nektaro gamyba), sėklų platinimo mechanizmus (pvz., platinimo būdas, sėklų dydis ir skaičius) ir gyvenimo ciklą (pvz., pirmosios reprodukcijos amžius ir reprodukcinė gyvenimo trukmė) (Feng et al., 2021). Šių augalų savybių ir išorinių aplinkos sąlygų sąveika turi didelį poveikį reprodukcinėms galioms ir sėkmingam populiacijos atsinaujinimui (Brzosko & Wróblewska, 2013; Pacifici et al., 2015).

Nepaisant jau sukauptų žinių apie biologinės įvairovės nykimą ir apie augalų reprodukinių savybių ekologinę vertę, vis dar stinga žinių apie tai, kaip rūšims būdingos funkcinės ir reprodukcinės savybės sąveikauja su aplinkos sąlygomis ir kokią įtaką jos daro nykstančių augalų populiacijų stabilumui (Pacifici et al., 2015; Lončarevič et al., 2024). Labiausiai stinga tyrimų duomenų apie ilgaamžius šakniastiebinius miškų augalus, kurių reprodukcinė sėkmė priklauso nuo sudėtingų ir dažnai trapių ekologinių ryšių (Jermakowicz & Brzosko, 2016). Augalų savybės ir aplinkos veiksniai, kurie daro didžiausią įtaką dauginimosi sėkmei, populiacijų atsinaujinimui ir bendram jų gyvybingumui, vis dar nėra pakankamai aiškūs (Feng et al., 2021). Tarp tokių savybių yra augalo aukštis, žiedyno sandara, žiedų skaičius, o tarp aplinkos veiksnių – šviesos kiekis, samanų danga ir konkuruojantys bendrijos augalai.

Darbe pateikiami trijų Lietuvoje nykstančių augalų rūšių – *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* ir *Cardamine bulbifera* – tyrimų rezultatai. Rūšys buvo pasirinktos todėl, kad jos daugiausia auga mišku

buveinėse, yra pažeidžiamos dėl tinkamų buveinių nykimo ir aplinkos pokyčių. *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* (Orchidaceae) yra šakniastiebiniai augalai, kurių žiedai neišskiria nektaro, apdulkintojus privilioja apgaule ir natūraliai užmezga mažai vaisių. *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae) dauginasi daugiausia vegetatyviniu būdu – svogūnėliais. Kadangi visos trys rūšys turi mažas arba nepastovias populiacijas ir auga miškų buveinėse, jos yra puikūs modeliai, kuriais remiantis galima analizuoti, kaip funkcinės ir reprodukcinės savybės sąveikauja su aplinkos sąlygomis, kokią įtaką daro populiacijų sandarai ir gyvybingumui.

Tyrimo buvo imtasi siekiant spręsti klausimus, susijusius su populiacijų sandara, dauginimosi biologija ir buveinių savybėmis, įvertinti augalų funkcinį ir reprodukcinį savybių įtaką nykstančių šakniastiebinių augalų populiacijų gyvybingumui miško buveinėse. Tyrimams pritaikyti standartizuoti metodai, pagrįsti populiacijų ir buveinių analize bei eksperimentiniais tyrimais. Remiantis tyrimų rezultatais, galima pagrįsti retų miško augalų rūšių buveinių tvarkymo poreikį ir parengti rūšių apsaugos strategiją.

TIKSLAS IR UŽDAVINIAI

Tyrimo tikslas – įvertinti buveinių poveikį trijų nykstančių miško augalų rūšių populiacijų sudėčiai, augalų savybėms ir dauginimuisi.

Siekiant šio tikslo, buvo suformuluoti šie uždaviniai:

1. Nustatyti *Cephalanthera longifolia* ir *Cardamine bulbifera* populiacijų demografinę sudėtį ir populiacijų būklę.
2. Įvertinti ekologinių veiksnių įtaką *Cephalanthera longifolia* and *Cardamine bulbifera* augalų savybių variacijai populiacijose.
3. Ištirti *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* ir *Cardamine bulbifera* augalų savybių ir dauginimosi ryšius su buveinių sąlygomis.
4. Nustatyti apdulkinimo būdo įtaką *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* vaisių mezgimui.

GINAMIEJI TEIGINIAI

1. *Cephalanthera longifolia* ir *Cardamine bulbifera* pasiskirstymas pagal brandos grupes populiacijose tiesiogiai neatspindi populiacijos būklės. Skirtingų brandos grupių individų santykis populiacijose nepakankamas požymis, kad būtų galima vien pagal jį populiacijai skirstyti į dinamines, normaliąsias ar regresines.
2. *Cardamine bulbifera* atsinaujinimas daugiausia vyksta vegetatyviniu būdu, lapų pažastyse susidaranciais svogūnėliais. Gebėjimas daugintis

nelytiniu būdu sudaro galimybes populiacijoms išlikti esant nepalankioms buveinės sąlygoms.

3. Natūraliai mažas *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* vaisių mezgimas yra susijęs su nepakankamu žiedų apdulkinimu.
4. *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* yra savaime suderinamos rūšys ir sėkmingai užmezga vaisius po savidulkos ir kryžminio apdulkinimo.

TYRIMŲ NAUJUMAS

1. Pirmą kartą pagal standartizuotą protokolą buvo atlikti *Cephalanthera longifolia* ir *Cardamine bulbifera* populiacijų demografinės struktūros tyrimai, leidžiantys palyginti populiacijas.
2. Nustatyta, kad šakniastiebinių augalų populiacijų demografinė sudėtis, taip pat jaunių ir subrendusių individų santykis populiacijose neatspindi tikrosios jų būklės. Populiacijų būklę galima įvertinti tik kompleksiskai vertinant augalų požymių tyrimų rezultatus su demografiniais duomenimis.
3. Pirmą kartą atlikti *Cephalanthera rubra* ir *C. longifolia* natūralaus vaisių mezgimo ir dirbtinio žiedų apdulkinimo tyrimai naudojant statistiškai reikšmingą augalų imtį.
3. Eksperimentiniais tyrimais buvo patvirtinta, kad natūraliomis sąlygomis stebimas mažas vaisių susidarymas yra susijęs su apdulointojų trūkumu, o ne su išteklių trūkumu, kuris anksčiau buvo laikomas pagrindine *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* mažo vaisių mezgimo priežastimi.
4. Eksperimentiniais tyrimais patvirtinta, kad *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* yra savaime suderinami augalai. Gauti rezultatai paneigė ankstesnę prielaidą, kad šios rūšys yra griežtai arba daugiausia alogaminės.

MOKSLINĖ IR PRAKTINĖ REIKŠMĖ

Tyrimo teorinė reikšmė:

1. Patikslintos žinios apie ilgaamžių šakniastiebinių augalų populiacijų demografinę sudėtį. Šis tyrimas papildė žinias apie augalų rūšių populiacijų dinamiką, taip pat apie jaunų arba vegetatyvinių ir generatyvinių individų santykio populiacijose ekologinę reikšmę.
2. Eksperimentinių tyrimų rezultatai prisideda prie supratimo apie Orchidaceae šeimos augalų žiedų apdulkinimą, ypač apie nektaro neišskiriančių augalų savaiminį suderinamumą ir apdulkinimo sėkmę.

3. Išsami buveinių sąlygų analizė padeda geriau suprasti veiksnius, kurie lemia retų rūšių augalų populiacijų atsinaujinimą miško buveinėse.
4. Stebėtas retų rūšių plitimo į naujas vietas dėsningumai suteikia naujų žinių apie rūšių ekologinį plastiškumą ir potencialius nykstančių Orchidaceae šeimos augalų arealo pokyčius jiems reaguojant į aplinkos kaitas.

Tyrimo praktinė reikšmė:

1. Rezultatai reikšmingi praktiniam buveinių atkūrimui, nes nustatyti pagrindiniai rūšių populiacijas ribojantys veiksniai. Pavyzdžiui, siekiant pagerinti buveinės apšviestumą, kuris yra labai svarbus normaliam *Cephalanthera rubra* augalų vystymuisi, būtina sumažinti medžių lajos tankumą. Abiejų *Cephalanthera* rūšių atveju, augalų liekanų sluoksnio tvarkymas gali pagerinti populiacijos atsinaujinimą iš sėklų.
2. Dirbtinio apdulkinimo eksperimentai parodė rankinio apdulkinimo veiksmingumą ir naudingumą kaip priemonę, galinčią padidinti subrandinamų sėklų kiekį, ypač buveinėse, kuriose natūralus apdulkinimas yra prastas arba populiacijos labai mažos.
3. Vienkartinių tyrimų ir ilgalaikių populiacijų tyrimų rezultatai gali pagerinti gamtos apsaugos priemonių planavimą ir valdymą, numatyti ankstyvos intervencijos poreikį nykstančių rūšių apsaugai.
4. Tyrimo rezultatai suteikia teorinį pagrindą nykstančių augalų rūšių apsaugai, pagilina augalų reprodukcinės ekologijos, demografijos ir buveinių sąveikos sampratą. Gauti rezultatai pagilina taikomas ir teorines žinias apie nykstančias augalų rūšis.

TRUMPA LITERATŪROS APŽVALGA

Visose žemynuose ir beveik visuose biomuose daugelio augalų rūšių gausa ir jų populiacijų skaičius natūraliame areale mažėja vis didesniu greičiu (Corlett, 2016, 2025). Vertinant bendrą pasaulinį biologinės įvairovės mažėjimą, nykstančios augalų rūšys yra ypač pažeidžiamos (Lončarevič et al., 2024; Keck et al., 2025). Šios rūšys pasižymi mažomis populiacijomis, nedideliu arealu ar specialiais poreikiais buveinėms, todėl jos yra neproporcingai jautrios aplinkos sąlygų pokyčiams ir antropogeniniam spaudimui (Jump, Peñuelas, 2005; Brzosko, Wróblewska, 2013; Vincent et al., 2020). Rūšių nykimas skatina poreikį atlikti kryptingus mokslinius tyrimus, siekiant nustatyti ekologinius ir demografinius veiksnius, darančius įtaką jų išlikimui. Norint parengti teoriškai pagrįstas ir veiksmingas apsaugos strategijas, būtina gerai suprasti populiacijų sandarą ir jos kaitą. Tikslus

populiacijos dydžio, struktūros ir raidos tendencijų vertinimas, taip pat žinios apie nykimo priežastis yra labai svarbios formuojant apsaugos politiką, nustatant prioritetinius apsaugos veiksmus ir siekiant užtikrinti nykstančių rūšių ilgalaikį išlikimą (Brzosko, Wróblewska, 2013; Álvarez-Yépiz et al., 2019; Vincent et al., 2020).

Didelio masto miško ekosistemų transformacija, kurią lemia pramoninis miškų naudojimas, yra pagrindinė biologinės įvairovės nykimo priežastis. Svarbiausi miško ekosistemoms žalingi veiksniai yra intensyvus miškų kirtimas ir vietinių medžių bendrijų keitimas greitai augančiomis arba svetimžemėmis rūšimis. Dėl to supaprastėja medynų struktūra, sumažėja mikrobuveinių įvairovė, pakinta mikroklimatas, apšviestumas ir dirvožemio sąlygos (Kaufmann et al., 2018). Vidutinio klimato regionuose heterogeninių miškų keitimas rūšių gausumu nepasižymintiais plantacijomis dar labiau pablogina buveinių kokybę. Senų arba biologiškai subrendusių miškų kirtimas labiausiai veikia rūšis, prisitaikiusias prie ilgai egzistuojančių buveinių, įskaitant daugelį žolinių miško augalų (Stajić et al., 2021). Buveinių sandaros pokyčiai, sąveikaujantys su buveinių fragmentacija, daro poveikį specializuotų miško rūšių populiacijoms. Reikšmingas Orchidaceae šeimos augalų populiacijų nykimas pastebėtas vietovėse, kuriose smarkiai padaugėja krūmų, o po medynų retinimo labai sumažėja žydinčių individų skaičius (Shefferson et al., 2018). Daugelis nykstančių specializuotų miško augalų pasižymi lėtu populiacijos atsinaujinimu ir specializuotomis biotinėmis sąveikomis, todėl buveinių sandaros paprastėjimas ir su buveine susijusių organizmų mažėjimas sumažina galimybę populiacijoms išlikti (Shefferson et al., 2018; Kaufmann et al., 2018).

Tyrėjai nustatė stiprų ryšį tarp pramoninės miškininkystės, intensyvaus miškų kirtimo ir vienodo amžiaus plantacijų su miško biologinės įvairovės mažėjimu. Būtina pridurti, kad plantacijose kartais gali būti didelė biologinė įvairovė, ypač kai jos įkurtos buvusioje žemės ūkio paskirties žemėje. Nepaisant to, natūralūs ir pusiau natūralūs miškai sukuria palankias buveines didesnei biologinei įvairovei, turinčiai gamtosauginę vertę (Brockerhoff et al., 2008; Pawson et al., 2013). Reakcija į miško retinimą gali būti skirtinga ir priklauso nuo konteksto: selektyvus retinimas didina vietinių augalų įvairovę, o kiti tyrimai rodo ilgalaikius pokyčius, kai retinimas skatina krūmų augimą, bet slopina žolinių augalų augimą (Bekris et al., 2021; Tsai et al., 2018). Nepaisant daugybės tyrimų, tik pavieniuose straipsniuose nurodomos kiekybinės miško buveinių sandaros savybės (pvz., lajos atvirumas, krūmų danga ir paklotės storis), kurios patikimai prognozuoja žolinių augalų išlikimą. Nurodoma, kad įvairovė labai priklauso nuo vietos specifikos, todėl

dažnai sunku gautus rezultatus ir tvarkymo rekomendacijas pritaikyti kituose regionuose (Duguid & Ashton, 2013; Willms et al., 2017).

Klimato kaita kelia grėsmę nykstančioms rūšims, nes augalams sukelia tiesioginį fiziologinį stresą ir sutrikdo ekosistemose vykstančius procesus. Reti augalai patiria nuolatinį fiziologinį ir ekologinį stresą dėl padidėjusios temperatūros ar pasikeitusio kritulių režimo. Daugelis rūšių yra priverstos migruoti į vėsesnius regionus ar į aukštesnes vietas. Rūšys, kurios negali prisitaikyti prie šių pokyčių, praranda dalį arealo, jų populiacijos mažėja, o pavojus išnykti didėja. Evans et al. (2020), panaudoję rūšių paplitimo duomenis ir kelis klimato scenarijus, modeliudami nustatė, kad *Orchis anthropophora*, *O. militaris* ir *O. purpurea* migruoja į šiaurę ir aukštyrą į kalnus. Terminų signalų pokyčiai gali sutrikdyti reikšmingus gyvavimo ciklus (pvz., žydėjimo laiką), dėl to atsiranda fenologiniai nesuderinamumai su apdulintojais, sėklų platintojais ar palankiomis augimo sąlygomis ir sumažėja reprodukcinė sėkmė. Kaip atskleidė Hutchings et al. (2018), dėl kylančios temperatūros *Andrena nigroaenea* tampa aktyvi prieš *Ophrys sphegodes* žydėjimą, todėl sutrumpėja apdulkinimo laikotarpis ir reikšmingai sumažėja reprodukcinė sėkmė. Kartu šie streso veiksniai didina retų augalų pažeidžiamumą ir juos gali dar labiau sustiprinti biotinės grėsmės, pvz., invazinės rūšys.

Prognozės ir atvejų tyrimai rodo, kad klimato sąlygos turi didelę įtaką rūšių retumui. Augalų arealo pokyčiai dažnai atsilieka nuo klimato kaitos sukeltų pokyčių. Todėl rūšių paplitimo modelių prognozės gali pervertinti trumpalaikių stebėjimų rezultatus, ypač ilgai gyvenančių daugiamečių augalų atveju (Alexander et al., 2018; Auffret & Svenning, 2022). Esama patikimų įrodymų, kad susidaręs augalų ir apdulintojų fenologinis nesuderinamumas: *Ophrys–Andrena* pavyzdys yra labai įtikinamas, tačiau didesnio masto analizė rodo, kad yra didelių skirtumų tarp taksonų ir regionų, o prognozių paklaidų stiprumas priklauso nuo vietos ekologinių sąlygų (Renner & Zohner, 2018). Rezultatai rodo, kad reikia ilgalaikių tyrimų, kurie susietų klimato veiksnius su populiacijų demografinė sudėtimi, įtrauktų mikroklimatą ir žemės naudojimo pobūdį. Tik atsižvelgus į visus veiksnius būtų galima pateikti gaires dėl buveinių tvarkymo klimato kaitos sąlygomis.

Padidėjęs ekstremalių meteorologinių reiškinių, tokių kaip sausras, karščio bangos ir stiprios audros, dažnumas ir intensyvumas yra vis svarbesnis klimato kaitos rodiklis. Deja, į šiuos reiškinius nepakankamai atsižvelgiama gamtos apsaugos strategijose, kuriose daugiausia dėmesio skiriama laipsniškiems vidutinės temperatūros ir kritulių kiekio pokyčiams (Maxwell et al., 2019). Dabar pripažįstama, kad ekstremalūs meteorologiniai reiškiniai sukelia sunkesnes ekologines pasekmes nei vidutiniai klimato pokyčiai. Jos

ypač reikšmingos retoms ir nykstančioms augalų rūšims (Bailey, van de Pol, 2016; Harris et al., 2018). Prognozuojama, kad dėl vis dažniau pasikartojančio streso, pavyzdžiui, sausros ir karščio bangų, daugelio nykstančių rūšių išlikimo tikimybė sumažės maždaug 16 % (Bartholomeus et al., 2011). Tokie reiškiniai gali sutrikdyti pagrindinius augalų populiacijų demografinius procesus, padidinti mirtingumą, sumažinti fotosintezės efektyvumą ir dauginimosi sėkmę (Andrello et al., 2012). 2003 m. vasaros karščio banga Europoje, kuriai buvo būdingos ekstremalios temperatūros ir didelis kritulių trūkumas, lėmė reikšmingai sumažėjusį pažeidžiamos kalninės rūšies *Eryngium alpinum* sėklų derlių ir padidėjusią individų, ypač jaunų, žūtį (Andrello et al., 2012). Dėl riboto paplitimo, mažų populiacijų ir menko dauginimosi retos rūšys daug sunkiau atsigauna po staigių aplinkos pokyčių nei plačiai paplitusios rūšys (Feller, Vaseva, 2014; Wroblewski et al., 2023). Todėl ekstremalių reiškinių poveikio supratimas ir įtraukimas į apsaugos strategijas yra labai svarbus siekiant sumažinti išnykimo riziką klimato kaitos sąlygomis.

Augalų savybės (angl. *traits*) apibrėžiamos kaip matuojamos morfologinės, fiziologinės arba fenologinės charakteristikos individo lygiu (Violle et al., 2007). Daugiausia dėmesio skiriama augalų savybėms, kurios daro įtaką prisitaikymui prie aplinkos sąlygų, dauginimuisi ir išlikimui. Augalų savybių sistema sukurta pagal Arnoldo paradigmą „morfologija–veiksmingumas–prisitaikymas“ ir apima tokias savybes kaip augalo ar jo dalių biomasė, reprodukcinė geba ir gyvybingumas, kurie tiesioginiai parodo augalo prisitaikymą prie aplinkos sąlygų (Violle et al., 2007). Funkcinės savybės padeda suprasti skirtinguose lygmenyse vykstančius biologinius procesus, suteikia žinių apie augalų strategiją ir ekosistemų funkcionavimą.

Vis daugiau dėmesio skiriama galimiems ryšiams tarp augalų reprodukcinių savybių ir rūšių nykimo bei pažeidžiamumo tirti (Godefroid et al., 2014). Buvo iškelta hipotezė, kad tam tikros reprodukcinės savybės gali daryti rūšis labiau pažeidžiamas, ypač aplinkos pokyčių ir buveinių fragmentacijos sąlygomis (Godefroid et al., 2014; Jermakowicz & Brzosko, 2016). Pavyzdžiui, rūšys, kurios priklauso nuo specializuotųjų apdulkintojų, gali būti pažeidžiamos dėl tų apdulkintojų nykimo, kurį sukelia buveinių degradacija, pesticidų naudojimas ar klimato kaita. Dėl to gali sumažėti vaisių mezgimas ir sėklų derlius (Shefferson et al., 2020; Vitt et al., 2023). Rūšys, kurių sėklų plitimo galimybės ribotos, gali sunkiai užimti naujas tinkamas buveines arba išlaikyti genų srautą tarp fragmentuotų populiacijų, todėl padidėja jų pažeidžiamumas ir gali lokaliai išnykti (Godefroid et al., 2014; Vincent et al., 2020).

Atlikta keletas tyrimų, kurių metu buvo nagrinėtas ryšys tarp skirtingų augalų savybių ir retumo ar rizikos išnykti (Godefroid et al., 2014; Álvarez-Yépiz et al., 2019). Kelių tyrimų rezultatai rodo, kad tokios savybės kaip augalo aukštis, ilgaamžiškumas, augimo forma, sėklų masė ir sėklų banko tipas gali būti susijusios su išnykimo rizika. Be to, nustatyta, kad reprodukcinės savybės, pavyzdžiui, dauginimosi (lytinis ar nelytinis) ir žiedadulkių pernašos būdas, yra susijusios su rūšių populiacijų dinamika. Sukurti modeliai gali reikšmingai skirtis tarp geografinių regionų, o tai rodo, kad nykimo rizikos ryšys su savybėmis priklauso nuo daugelio aplinkybių (Godefroid et al., 2014; Chichorro et al., 2019). Tyrimai parodė, kad vabzdžių apdulkinami augalai, daugiausia tie, kurie dauginasi tik sėklomis, ir augalai su ilgu vainikėlio vamzdeliu, tarp nykstančių Britanijos floros rūšių sudaro atskirą grupę (Godefroid et al., 2014).

Rūšių arealas, ekologinis plastiškumas ir plitimo būdai dažnai geriau nei pavieniai morfologiniai požymiai paaikškina rūšims kylantį pavojų išnykti. Daugelis požymių ir rizikos sąsajų priklauso nuo teritorijos geografinės padėties ir populiacijų demografinės sudėties (Chichorro et al., 2019). Požymių ir rizikos išnykti sąsajos gali būti nevienodos skirtinguose regionuose. Pavyzdžiui, lapų požymiai buvo neveiksmingi prognozuojant išnykimo riziką Airijos floros rūšims, o tai pabrėžia konteksto svarbą ir tų pačių augalų požymių reikšmių taikymo skirtinguose regionuose ribotumą (O'Rourke et al., 2022). Metodinės problemos taip pat prisideda prie prieštaravimų: rūšių retumas įvairiai siejamas su grėsmės lygiu, todėl sunku nustatyti priežastinius ryšius ir daryti pagrįstas išvadas (Chichorro et al., 2019). Žvelgiant konceptualiai, reprodukcinė specializacija atrodo svarbi, tačiau jos poveikis turi būti vertinamas neatsiejamai su vietos veiksniais (pvz., apdulkintojų įvairove ar žemės naudojimu). Dėl to kai kurios apdulkinimo ar žiedų savybės leidžia prognozuoti riziką išnykti vienai rūšiai, bet toks vertinimas gali netikti kitai rūšiai (Dellinger, 2020). Todėl būtina integruoti požymių duomenis su aiškiais grėsmę keliančiais procesais ir regionui būdinga rūšies populiacijos demografinė sudėtimi (o ne vien tik su paplitimu).

Ryšys tarp reprodukcinių savybių ir rizikos išnykti ne visada aiškus. Įvairių tyrimų rezultatai kartais reikšmingai skiriasi arba net prieštaringi (Brzosko, Wróblewska, 2013; Godefroid et al., 2014). Atlikus lyginamuosius tyrimus nebuvo nustatyta aiškių skirtumų tarp retų ir paplitusių augalų rūšių savybių. Šie neatitikimai gali būti susiję su įvairiais veiksniais, pavyzdžiui, retumo ar nykimo vertinimo skirtumais, ribotu kai kurių tyrimų imčių dydžiu ir sudėtinga daugelio vidinių ir išorinių veiksnių, turinčių įtakos rūšių išlikimui, sąveika (Godefroid et al., 2014). Didelė išorinių aplinkos veiksnių, pavyzdžiui, buveinių naikinimo ir eutrofikacijos, įtaka taip pat gali užgožti

vidinių rūšių savybių poveikį nykimui (Godefroid et al., 2014; Keck et al., 2025).

Konkurencinės savybės skirstomos į dvi grupes. Pirmąją grupę sudaro konkurencinio poveikio savybės, pavyzdžiui, augalo aukštis, turintis įtakos gebėjimui pasisavinti šviesą, arba šaknų gylis, turintis įtakos vandens pasisavinimui. Antrąją grupę sudaro konkurencinio atsako savybės, pavyzdžiui, lapų plotas, susijęs su tiesioginiu šviesos panaudojimu, arba lapų vandens potencialas esant sausros stresui (Violle et al., 2009; Navas & Violle, 2009). Tyrimai parodė, kad šios savybės yra kiekybiškai susijusios su išteklių panaudojimo modeliais ir augalų produktyvumu konkurencijos sąlygomis. Išlieka nemažai iššūkių, pavyzdžiui, kaip vertinti išteklių panaudojimą per laiką ir kaip atskirų augalų savybes pritaikyti nagrinėjant bendrijas ar ekosistemas. Šiuos klausimus išspręsti galima laikantis tvirtų koncepcinių pagrindų, kurie būtini norint prognozuoti augalų bendrijų reakciją į aplinkos pokyčius (Violle et al., 2007, 2009).

Laughlin (2014) pateikė papildomą požiūrį į augalų savybes, pabrėždamas jų vidinį kompleksiskumą. Pagal šį požiūrį, užuot savybes klasifikavus vien pagal jų ekologinę funkciją, jos skirstomos pagal augalo organus (pvz., lapų, stiebo, šaknų, sėklų ar viso augalo savybės), pripažįstant, kad skirtingų organų savybės dažnai parodo skirtingą ekologinę strategiją. Toks požiūris padidina rūšių vaidmens ir bendrijų susidarymo modelių prognozavimo galias, maksimaliai padidindamas požymių nepriklausomybę ir skiriamąją ekologinę gebą. Violle et al. (2007; 2009) daugiausia dėmesio skyrė požymiams susieti su prisitaikymu ir ekologinėmis funkcijomis, o Laughlin (2014) pabrėžė daugiamatės požymių variacijos fiksavimo svarbą, siekiant parodyti augalų struktūrinį ir funkcinį sudėtingumą.

Analizuojant rūšių apsaugą, ypač retų ar nykstančių augalų rūšių, ilgalaikiai demografiniai tyrimai dažnai yra sudėtingi ir finansiškai nepasiteisinantys. Tokiais atvejais praktiška ir informatyvi alternatyva yra vienkartiniai tyrimai (angl. *single-census*), kurie dar vadinami momentiniu demografiniu vertinimu. Tokiais tyrimais vertinama populiacijos struktūra tam tikru laiko momentu, pateikiant svarbiausius duomenis apie jaunų ir subrendusių individų proporciją, populiacijos atsinaujinimo sėkmę ir morfologinius rodiklius, pvz., augalų aukštį, žiedų ir vaisių gausą arba lapų skaičių (Oostermeijer, Hartman, 2014; Volis, Deng, 2020). Nepaisant tokių tyrimų trūkumų, kurie neleidžia nustatyti ilgalaikių populiacijų kaitos tendencijų ar priežastinių mechanizmų, jie gali suteikti informacijos apie ankstyvuosius populiacijos mažėjimo požymius, pavyzdžiui, mažą daigų gausą ar vaisių susidarymą. Tai ypač svarbu rūšims, kurių populiacijos yra nuolat mažos arba akivaizdžiai mažėja (Volis, Deng, 2020; García et al.,

2021). Be to, taikant standartizuotus mėginių ėmimo protokolus, vienkartiniai populiacijų tyrimai leidžia palyginti skirtingas populiacijas ir padėti nustatyti būtinas skubias apsaugos priemones, pavyzdžiui, nustatyti sparčiausiai nykstančias populiacijas arba įvertinti buveinių tinkamumą (Oostermeijer, Hartman, 2014). Kloninių arba šakniastiebinių augalų rūšių populiacijos struktūra gali atspindėti dabartinį ekologinį spaudimą, darantį įtaką dauginimuisi ir atsinaujinimui, tačiau ji negali apibūdinti ilgalaikio populiacijos gyvybingumo (de Witte & Stöcklin, 2010).

Cephalanthera longifolia ir *C. rubra* laikomos būdingomis vidutinio klimato miškų buveinių rūšimis, kurios glaudžiai susijusios su žiedų apdulkintojais ir dirvožemio organizmais. *Cephalanthera longifolia* yra mikсотроfinis augalas, o abi rūšys dažnai siejamos su ektomikoriziniais grybais, ypač iš *Tomentella* (Thelephoraceae) genties. Naujausi tyrimai parodė, kad grybų partnerių įvairovė yra daug didesnė, nei buvo manoma anksčiau. Be to, *C. rubra* santykiai su grybais kinta priklausomai nuo dirvožemio pH ir fosforo kiekio (Abadie et al., 2006; Pecoraro et al., 2017; Bell et al., 2020). *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* menkai mezga vaisius, o jų mezgimas priklauso nuo vabzdžių lankymosi žiedus ir nuo buveinės savybių. Buvo įrodyta, kad rankinis žiedų apdulkinimas gali padidinti vaisių susidarymą ir sėklų derlių, tačiau tokios priemonės neišsprendžia pagrindinių apdulkintojų ar prieinamų buveinių stygiaus (Newman et al., 2007). *Cephalanthera rubra* populiacijų genetikos tyrimai parodė nedidelę populiacijų įvairovę, tačiau patvirtino prielaidą, kad mažose, izoliuotose populiacijose vyrauja vegetatyviniu būdu pasidauginę arba labai artimi individai (Brzosko & Wróblewska, 2003). Šakniastiebinis, ilgai gyvenantis miško augalas *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae) yra didelio ploidiskumo rūšis, kuri po ledynmečio plačiai paplito Vidurio ir Vakarų Europoje. Rūšis pereina prie vegetatyvinio dauginimosi, todėl kyla klausimai, ar vis dar vyksta lytinis dauginimasis, kaip juda genų srautai ir ar sėklos vis dar prisideda prie populiacijų atsinaujinimo ir stabilumo (Ru et al., 2020; Ru et al., 2022).

Nepaisant įvairiuose regionuose vykdomų tyrimų, lieka neatsakyta daug klausimų dėl nykstančių daugiamečių šakniastiebinių augalų populiacijų sudėties ir jų nykimo spartos, dėl dauginimosi būdo ir kitų augalų savybių priklausomybės nuo buveinės sąlygų bei jų sąryšio su nykimu. Tyrimų apie miško augalų populiacijas, esančias netoli arealo ribos, ypač mažai. Tokie tyrimai ypač svarbūs klimato kaitos sąlygomis, nes jie gali atskleisti naujus dėsningumus ir padėti prognozuoti būsimas populiacijų raidos tendencijas. Šiame darbe pristatomi tyrimai buvo skirti nagrinėti nykstančius miško augalus, prisitaikiusius augti pažeidžiamose miško buveinėse ir esančius netoli arealo ribos.

Išsami literatūros apžvalga pagal aptariamas temas pateikiama kiekvieno disertaciją sudarančio straipsnio pradžioje (**1–5 straipsniai**).

TYRIMO MEDŽIAGOS IR METODŲ SANTRAUKA

Tirtos rūšys

Siekiant atskleisti buveinių poveikį augalų savybėms, nykstančių rūšių reprodukciniam potencialui ir populiacijų sudėčiai bei įgyvendinti tyrimo tikslus, buvo atrinktos trys augalų rūšys, kurios daugiausia auga miškų buveinėse: *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* (Orchidaceae) ir *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae). Visos trys rūšys Lietuvoje laikomos nykstančiomis (EN); jų populiacijos mažos ir paplitusios beveik tik šalies pietiniuose regionuose. Jos yra šakniastiebiniai daugiamečiai augalai. *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* daugiausia dauginasi lytiniu būdu (**4–5 straipsniai**), o *Cardamine bulbifera* dauginasi beveik išskirtinai nelytiniu būdu – pažastiniais svogūnėliais (**3 straipsnis**).

Cephalanthera longifolia ir *C. rubra* yra ilgai gyvenantys miksotrofiniai daugiamečiai augalai su storu gulsčiu šakniastiebiu, staciu stiebu (15–50 cm, kartais iki 70 cm) ir lancetiškais lapais. Jie gyvena apie 20 metų, kartais iki 40 metų. Žiedyną sudaro 4–15 žiedų, kartais ir daugiau. *Cephalanthera longifolia* žiedai balti su gelsva lūpa; *C. rubra* žiedai ryškiai rožiniai. Kiekvienas žiedas su viena pažiede. Žiedai neišskiria nektaro, juos daugiausia apdulkina kamanės ir bitės. Rūšims būdinga mišri apdulkinimo sistema, apimanti tiek kryžminį apdulkinimą, tiek ir savidulką (**1–2, 4–5 straipsniai**).

Cephalanthera longifolia paplitusi Europoje, vakarinėje Šiaurės Afrikos dalyje ir didelėje dalyje Azijos. Dažniausiai auga lapuočių arba mišriuose miškuose, kartais pievose ir uolėtuose šlaituose. Paprastai auga kalkingame dirvožemyje, bet gali augti ir neutraliame arba šiek tiek rūgščiame dirvožemyje. Lietuvoje rūšis reta ir saugoma. Daugiausia randama šalies pietuose ir pietryčiuose, įvairaus amžiaus miškuose ir miškų pakraščiuose. *Cephalanthera rubra* paplitusi plačiai, įskaitant didžiąją dalį Europos (vakaruose ir Britų salose reta), Šiaurės Afriką ir Azijos pietvakarius. Lietuvoje rūšis reta, žinoma tik keliose vietovėse šalies pietuose ir pietryčiuose (**1–2 straipsniai**).

Cardamine bulbifera (*Dentaria bulbifera*; Brassicaceae) yra daugiametis žolinis augalas su storu gulsčiu šakniastiebiu. Stiebas stačias, 40–70 cm aukščio. Stiebo lapų pažastyse ir žiedyne susidaro svogūnėliai. Žydėti pradeda gegužės mėnesį. Žiedai nuo šviesiai arba tamsiai rausvi, kartais beveik balti. Vaisius siaura ankštara, kuri retai visiškai subręsta ir subrandina sėklas. Ši rūšis dauginasi daugiausia vegetatyviniu būdu, svogūnėliais. *Cardamine*

bulbifera auga lapuočių ir mišriuose miškuose, paprastai derlingame, vidutinio drėgnumo, kalkingame dirvožemyje. Rūšis plačiai paplitusi Vakarų, Vidurio ir Rytų Europoje, šiaurėje iki pietų Skandinavijos, rytuose iki vakarų Sibiro ir Azijos pietvakarių. Nyderlanduose ir Airijoje ji laikoma introdukuota rūšimi. Lietuvoje ši rūšis reta ir saugoma, daugiausia aptinkama šalies pietuose ir vidurinėje dalyje, kelios izoliuotos vietovės yra vakaruose ir rytuose. Baltijos šalys yra šios rūšies paplitimo arealo šiaurės rytiniame pakraštyje (**3 straipsnis**).

Tyrimų vietos

Siekiant atskleisti augalų savybių poveikį nykstančių rūšių reprodukciniam potencialui ir populiacijų stabilumui bei įgyvendinti tyrimo tikslus, buvo atrinktos trys augalų rūšys, paprastai augančios miškų buveinėse: *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* (Orchidaceae) bei *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae). Visos atrinktos rūšys Lietuvoje laikomos nykstančiomis, jų populiacijos mažos, daugiausiai aptinkamos šalies pietinėje dalyje. Visos tirtos rūšys yra šakniastiebiniai daugiamečiai augalai. *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* dauginasi daugiausia lytiniu būdu (**4–5 straipsniai**), o *C. bulbifera* dauginasi beveik išimtinai nelytiniu būdu, pažastiniais svogūnėliais (**3 straipsnis**).

Tyrimo vietos buvo atrinktos remiantis literatūroje, duomenų bazėse ir herbariumuose rasta informacija, taip pat atlikus vietos tinkamumo numatytiems lauko tyrimams vertinimą (**1 straipsnis**).

Cephalanthera longifolia tyrimai buvo atliekami šešiose populiacijose nuo 2021 iki 2023 m. Trys populiacijos buvo Šalčininkų r. (Mikališkės, Katkuškės ir Stakų Ūta), o kitos trys – Vilniaus mieste (Raisteliai, Paneriai ir Aukštieji Paneriai). Natūralaus vaisių mezgimo tyrimai (**4 straipsnis**) buvo atlikti visose šešiose populiacijose, o populiacijų demografinė sudėtis 2022 m. (**2 straipsnis**) buvo tirta keturiose vietovėse (Katkuškės, Stakų Ūta, Raisteliai ir Paneriai). Imituotos autogamijos ir alogamijos eksperimentai (**5 straipsnis**) buvo atlikti Raistelių ir Panerių vietovėse 2022 m. Visos Šalčininkų r. esančios tyrimų vietos buvo Dieveniškių istorinio regioninio parko teritorijoje. Mikališkėse tirta populiacija buvo jauname *Salix caprea* medyje, kuris susidaręs apleistame žemės ūkio paskirties žemės plote. Katkuškėse populiacija buvo antriniame mišriame miške, pagal struktūrą panašiam į vakarų taigą (9010). Stakų Ūtoje populiacija užėmė brandų, žolių turtingo eglyno (9050) buveinę, kurios dalis 2019 m. buvo išretinta. Raisteliuose populiacija buvo jauname *Betula pendula* medyje, susidariusiame buvusio dirbamo lauko vietoje. Panerių populiacija buvo brandžiam miške, kuriame vyravo *Pinus sylvestris*. Buveinė panaši į vakarų taigą. Aukštųjų Panerių

populiacija buvo išsidėsčiusi siaurame mišriojo miško juostoje palei miško kelią, kurioje buvo aiškūs antropogeninės taršos požymiai ir daug invazinių rūšių.

Cephalanthera rubra tyrimai 2021–2023 m. buvo vykdyti trijose populiacijose. Natūralaus vaisių susidarymo tyrimai (**4 straipsnis**) buvo atlikti visose trijose populiacijose: Kapiniškiuose (Varėnos r., Dzūkijos nacionalinis parkas), Liūnelyje (Lazdijų r., Veisiejų regioninis parkas) ir Spindžiuje (Trakų r., Aukštadvario regioninis parkas). Imituotos autogamijos ir alogamijos eksperimentai (**5 straipsnis**) buvo atlikti tik Kapiniškių populiacijoje, nes kitos populiacijos buvo per mažos, kad būtų galima surinkti eksperimentui reikalingą žydinčių individų skaičių. Kapiniškių populiacija buvo įsikūrusi sausoje stepinėje pievoje (6210*) su didele rūšių įvairove. Liūnelio populiacija buvo retame mišriame miške, pasižyminčiame retų rūšių gausa, o Spindžiaus populiacija buvo retame kseroterminiame miške, kurio pusė medžių buvo iškirsta 2000 m. siekiant pagerinti *Cypripedium calceolus* buveinės sąlygas.

Cardamine bulbifera populiacijų demografinė struktūra ir augalų požymiai buvo tirti 2023 m. šešiose vietovėse (**3 straipsnis**). Tyrimui buvo atrinktos keturios cenopopuliacijos (toliau – populiacijos) Kaišiarorių r.: dvi Šešuvos botaniniame draustinyje (Šešuva ir Pašuliai), dvi Kaukinės botaniniame draustinyje (Sutartiškės ir Kaukinė), viena Alytaus r. (Kalesninkai) ir viena Vidzgirio botaniniame draustinyje Alytaus mieste (Vidzgis). Šešuvos ir Sutartiškių populiacijos buvo įsikūrusios plačialapių ir mišriųjų miškų (9020) buveinėje, kurioje vyravo plačialapiai medžiai. Pašulių ir Kaukinės populiacijos buvo tirtos žolių turtingo eglyno (9050) buveinėse. Kalesninkų ir Vidzgis populiacijos buvo aptiktos skroblyno (9170) buveinėje, kurioje vyravo *Carpinus betulus*.

Populiacijų demografinė sudėtis

Populiacijų demografinė sudėtis buvo tirta siekiant įvertinti individų tankumą pagal brandos arba vystymosi grupes ir įvertinti pagrindinius požymius, rodančius populiacijos būklę ir stabilumą. Šie tyrimai buvo atlikti naudojant standartizuotus (1 m²) tiriamuosius laukelius, išdėstytus 20 m transektose (**2–3 straipsniai**). Kiekviename tiriamajame laukelyje *Cephalanthera longifolia* individai buvo suskirstyti į dvi vystymosi stadijas: vegetatyvinius ir generatyvinius. *Cardamine bulbifera* individai buvo suskirstyti į tris brandos grupes: juveniliniai, imaturiniai ir subrendę. Subrendusių individų grupė buvo toliau suskirstyta į du pogrupius: nežydinčius ir žydinčius. *Cephalanthera longifolia* populiacijos buvo tirtos birželio viduryje, kai vaisiai buvo visiškai užaugę (**4 straipsnis**). *Cardamine*

bulbifera populiacijos buvo tirtos gegužės mėnesį, intensyvaus žydėjimo laikotarpiu (**3 straipsnis**). Kiekviename tiriamajame laukelyje buvo registruojami ir įvertinami visi tiriamųjų rūšių individai, užregistruotos visos kartu augančios augalų rūšys ir jų gausumas. Be to, buvo įvertintas augalų nuokritų ir pliko dirvožemio plotas.

Augalų savybių tyrimai

Augalų savybių tyrimai buvo atlikti tuose pačiuose tiriamuosiuose laukeliuose, kurie buvo naudojami populiacijų demografinės sudėties tyrimams (**2–3 straipsniai**). Augalų savybės taip pat buvo vertinamos visų kitų tyrimų (pvz., natūralaus vaisių mezgimo vertinimo ir eksperimentų su imituota autogamija ir alogamija) metu (**4–5 straipsniai**). Analizei atrinkti augalų požymiai suteikia daugiausia informacijos apie individo būklę ir gali atspindėti buveinės sąlygų poveikį bei apibūdinti reprodukcinę sėkmę. Buvo matuojamas kiekvienos tiriamos rūšies individų aukštis ir subrendusių individų žiedyno ilgis, skaičiuojamas žiedų skaičius žiedyne. Buvo skaičiuojami *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* lapai, taip pat užmegztų vaisių skaičius. Tiriant *Cardamine bulbifera*, buvo matuojamas žydinčių ir nežydinčių subrendusių individų stiebo dalies su svogūnėliais ilgis, suskaičiuotas susiformavusių pažastinių svogūnėlių skaičius. Visi skaičiavimai ir matavimai buvo atliekami tiesiogiai lauke (naudojant liniuotę arba matavimo juostą), stengiantis nepažeisti tiriamųjų augalų.

Natūralaus vaisių mezgimo tyrimas

Natūralus *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* vaisių mezgimas buvo tiriamas 2021–2023 m. (**4 straipsnis**). Tyrimai buvo atliekami kasmet toje pačioje tiriamos populiacijos dalyje. Kiekvienoje populiacijoje vertinimui buvo atrinkta 50 normaliai išsivysčiusių ir jokių pažeidimų neturinčių individų. Mažose populiacijose į tyrimą buvo įtraukti visi žydintys individai, išskyrus pažeistus augalus. Augalai tyrimui buvo atrenkami taip, kad tarp jų būtų ne mažiau kaip vieno metro tarpas. Ši taisyklė nebuvo taikoma mažoms *C. rubra* populiacijoms. Pirmasis *C. longifolia* individų vertinimas buvo atliktas birželio pradžioje, o *C. rubra* – birželio antroje pusėje, intensyvaus žydėjimo pradžioje. Buvo vertintas kiekvieno individo aukštis, žiedyno ilgis, lapų skaičius ir bendras žiedų skaičius. Visi žiedai buvo sunumeruoti nuo žiedyno pagrindo iki viršūnės, o augalai pažymėti 1 cm skaidriu silikoniniu žymekliu, uždedamu stiebo apačioje. Antrasis vertinimas buvo atliktas vaisiams pasiekus įprastą dydį, nes tada vaisių neužmezgę žiedai būna nukritę. *Cephalanthera longifolia* pakartotinai buvo įvertinti liepos pradžioje, o *C.*

rubra individai buvo tirti liepos pabaigoje. Buvo registruojamas normaliai išsivysčiusių vaisių skaičius ir jų padėtis žiedyne.

Imituotos autogamijos ir alogamijos eksperimentas

Imituotos autogamijos ir alogamijos (**5 straipsnis**) eksperimentai su *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* buvo atlikti 2022 m., abiejų rūšių žydėjimo laikotarpiu. Šio eksperimento tikslas buvo įvertinti imituotos autogamijos ir alogamijos poveikį vaisių susidarymui. Kiekvienoje tiriamoje populiacijoje buvo atrinkti normaliai išsivystę, nepažeisti generatyviniai individai trims bandymams: (1) imituotai saavidulkai, kai žiedai buvo apdulkinami rankiniu būdu to paties augalo žiedadulkėmis; (2) imituotai kryžmadulkai, kai žiedai buvo apdulkinami rankiniu būdu kito augalo iš tos pačios populiacijos žiedadulkėmis; ir (3) kontrolinei grupei, kurios augalai buvo palikti laisvam apdulkinimui ir jokios manipuliacijos su žiedais nebuvo atliekamos. Visi pasirinktų augalų žiedai buvo sunumeruoti nuo žiedyno pagrindo iki viršūnės, o kiekvienas augalas buvo pažymėtas 1 cm skaidriu silikoniniu žymekliu su individo kodu. Po apdulkinimo žiedai buvo palikti atviri, o užmegztų vaisių skaičius buvo vertintas po mėnesio. Buvo registruojamas visuose eksperimento variantuose naudotų individų užmegztų vaisių skaičius ir jų padėtis žiedyne.

Statistinė analizė

Prieš analizę visų duomenų rinkinių pasiskirstymas buvo patikrintas taikant Shapiro–Wilk testą. Kadangi daug duomenų rinkinių neatitiko normaliojo skirstinio, o imčių dydžiai buvo nevienodi, daugeliu atvejų buvo taikomi neparametriniai statistiniai metodai. Keliems duomenų rinkiniams palyginti buvo pritaikytas Kruskal-Wallis H testas, o lyginimas poromis naudotas Mann-Whitney U testas. Kai duomenų rinkiniuose buvo nulinių reikšmių, lyginimas poromis buvo atliktas taikant Dunn post hoc testas. Aprašomoji statistika pateikta kaip vidurkis ir standartinis nuokrypis (vidurkis $\pm$ SD); augalų požymiams taip pat pateiktos mažiausios ir didžiausios reikšmės. Rūšių panašumas populiacijų buveinėse buvo vertintas taikant Jaccard indeksą. Jam apskaičiuoti buvo imtas visų populiacijos tiriamųjų laukelių rūšių sąrašas taikant binarinę (vienas arba nulis) matricą. Kintamųjų ryšiai buvo analizuojami naudojant linijinę koreliaciją (Pearsono r parametriniams duomenims ir Spearmano rangų koreliaciją neparametriniams duomenims). Pagrindinių komponentų analizė (PCA) buvo taikoma siekiant įvertinti buveinės ir bendrijos charakteristikų poveikį augalų tankumui. Visi kintamieji buvo centruoti, o skaičiavimai buvo atliekami naudojant koreliacijos matricą. Dvikryptė PERMANOVA (9999 permutacijos), pagrįsta

Bray-Curtis skirtumų matrica, buvo naudojama siekiant įvertinti fiksuotų veiksmų, tokių kaip populiacija, eksperimento variantas, tyrimo metai ir buveinė, poveikį vaisių mezigimui. Bendrieji linijiniai modeliai (GLM) buvo naudojami siekiant patikrinti augalų savybių ir vaisių susidarymo ryšį. Aprašomoji statistinė analizė buvo atlikta naudojant PAST (versijos 4.16–5.1) ir R (versija 4.3.2) programinę įrangą, o grafiniai vaizdai buvo sukurti naudojant *ggplot2*, *vegan*, *lme4*, *FactoMineR* ir *factoextra* paketus. Statistinis reikšmingumas buvo nustatytas $p < 0,05$, o tikslios p reikšmės buvo pateiktos tada, kai $p > 0,001$ (**2–5 straipsniai**).

REZULTATŲ IR JŲ APTARIMO SANTRAUKA

Cephalanthera longifolia ir *Cephalanthera rubra* populiacijų dydis ir sudėtis

Populiacijos būklės vertinimas

Istorinių duomenų, herbariumo pavyzdžių, literatūros šaltinių ir 2019–2024 m. atliktų lauko tyrimų duomenų analizė parodė, kad *Cephalanthera longifolia* dabar Lietuvoje užima 22,98 ha plotą, tiek saugomose teritorijose, tiek už jų ribų (**1 straipsnis**). Ši rūšis buvo užregistruota įvairiose buveinėse – nuo apleistų, jauniais medžiais apaugusių ariamosios žemės plotų iki brandžių eglynų ir mišriųjų lapuočių miškų. *Cephalanthera rubra* yra daug retesnė ir dabar likusios yra tik keturios populiacijos, užimančios 2,10 ha, daugiausia saugomose teritorijose. Ši rūšis auga specifiškesnėse buveinėse, įskaitant sausas kalkingas pievas ir retus kseroterminius miškus. Ši rūšis yra jautresnė buveinių pokyčiams negu *C. longifolia*. Tyrimai parodė, kad žydėjimo intensyvumas ir individų skaičius populiacijose labai svyruoja. Generatyvinių ir bendra individų gausa populiacijose yra susijusios su buveinių sukcesija, krūmų ardo tankumu ir tvarkymo praktikos pokyčiais. Dėl to būtina periodiškai vertinti populiacijas ir imtis tikslingų abiejų rūšių, ypač *C. rubra*, apsaugos priemonių.

Dabartinis *Cephalanthera longifolia* plitimas Lietuvoje

Cephalanthera longifolia (**1 straipsnis**) buveinių ir populiacijų Lietuvoje analizės rezultatai atskleidė, kad šios rūšies paplitimo teritorija pastebimai plečiasi, daugėja radaviečių, o kai kurios populiacijos yra didelės (jose yra iki 30 000 individų). *Cephalanthera longifolia* sėkmingai įsikuria įvairiose buveinėse ir pasižymi išskirtiniu gebėjimu įsitvirtinti ankstyvosios sukcesinės stadijos buveinėse. Ši rūšis sėkmingai įsikuria apleistose žemės ūkio paskirties žemėse ir gerai auga miškų jaunuolynuose bei ir plantacijose. Raisteliuose ir Mikališkėse atlikti tyrimai patvirtina, kad ši rūšis sėkmingai įsitvirtino 30

metų amžiaus beržyne, jauname pušyne ir buvusiose žemės ūkio paskirties plote, kuriame savaime atsikuria lapuočių miškų buveinė (**1 straipsnis**). Istoriniai duomenys rodo, kad rūšis išlaiko nuolatinę dinamišką būseną, aktyviai užima tinkamas naujas buveines, o tai rodo jos potencialą ilgam išlikti vietovėse, kuriuose nėra ekstremalių žemės naudojimo pokyčių. Populiacijos plėtrą palengvina sėklų plitimas. Dėl artimosios sėklų pernašos, kai yra pakankamas sėklų derlius, šie augalai užima tinkamas kaimynines buveines.

Cephalanthera longifolia populiacijos struktūra

Vienartinio populiacijų tyrimo (**2 straipsnis**) rezultatai parodė, kad keturiose tyrimų vietovėse *C. longifolia* populiacijų tankumas ir struktūra bei užimamų bendrijų charakteristikos labai skyrėsi. Vidutinis individų tankumas svyravo nuo $3,8 \pm 2,3$ individų/m² iki $11,1 \pm 4,3$ individų/m², didesnis tankumas buvo užregistruotas atvirose buveinėse, o pavėsingose miškų buveinėse jis buvo reikšmingai mažesnis. Visose populiacijose vyravo vegetatyviniai individai, kurie sudarė 58,7 % gerai apšviestose buveinėse ir 85,1 % ūksmingose buveinėse. Generatyviniai individai sudarė nuo 14,9 % iki 40,1 % visų individų skaičiaus, o didžiausia žydinčių individų dalis buvo aptikta santykinai atvirose buveinėse.

Analizė parodė, kad augalų liekanų danga ir samanų rūšių skaičius turėjo stiprų neigiamą poveikį *C. longifolia* gausumui, o didesnė žolių danga ir didesnis induočių augalų rūšių skaičius buvo teigiamai susiję su *C. longifolia* individų skaičiumi. Nepaisant šių tendencijų, nebuvo nustatyta reikšmingos tiesinės koreliacijos tarp induočių augalų rūšių gausos ir *C. longifolia* gausos. Šie rezultatai rodo, kad buveinės struktūrinės savybės, ypač apšvietimo sąlygos ir dirvožemio paviršiaus danga, turi didesnės įtakos populiacijos tankumui ir individų brandos grupėms nei bendra augalų įvairovė (**2 straipsnis**).

Reprodukcinės *Cephalanthera longifolia* ir *Cephalanthera rubra* reprodukcinės savybės

Natūralus vaisių mezgimas

Trejus metus (2021–2023 m.) vykdyto tyrimo rezultatai parodė, kad *C. longifolia* ir *C. rubra* (**4 straipsnis**) natūralus vaisių mezgimas buvo nuolat žemas. Natūraliomis sąlygomis vaisius mezgė vidutiniškai 11,8 % *C. longifolia* ir 15,2 % *C. rubra* žiedų. Didelė dalis individų vaisių visai nemezgė: *C. longifolia* populiacijose tokių augalų buvo 49,3–54,4 %, *C. rubra* populiacijose – 40,0–54,3 %. Didžiausia vaisių neužmezgusių augalų dalis buvo mažose ir mažo tankumo populiacijose. *Cephalanthera longifolia*

natūralus vaisių mezgimas labai skyrėsi tarp populiacijų, bet tarp metų skirtumų nebuvo. Didžiausias rodiklis užregistruotas Mikališkėse (19,5 %), mažiausias – Aukštuosiuose Paneriuose (5,2 %). Priešingai, *C. rubra* populiacijose ir skirtingais metais buvo nustatyti reikšmingi skirtumai. Vaisių mezgimas nuo 11,0 % 2021 m. padidėjo iki 21,5 % 2023 m. Didžiausias rodiklis buvo Kapiniškių (18,8 %), mažiausias – Spindžiaus (4,1 %) populiacijose.

Abiejų rūšių augalų požymiai buvo reikšmingai susiję su vaisių mezgimu (**4 straipsnis**). *Cephalanthera longifolia* vaisių mezgimas silpnai teigiamai koreliavo su augalo aukščiu, žiedyno ilgiu ir žiedų skaičiumi, o *C. rubra* atveju šie ryšiai buvo vidutiniškai stiprūs. Nebuvo nustatyta reikšmingo ryšio tarp abiejų rūšių lapų skaičiaus ir užmegztų vaisių skaičiaus. Vaisių susidarymui reikšmingos įtakos turėjo žiedo padėtis žiedyne. Žiedai, esantys žemiau, mezgė santykinai daugiau vaisių. Žiedo padėties žiedyne poveikis buvo reikšmingas tiek *C. longifolia*, tiek ir *C. rubra*.

Samanos danga buvo reikšmingai neigiamai susijusi su *C. longifolia* vaisių mezgimu, tuo tarpu *C. rubra* įtakos turėjo medžių ir krūmų padengimas. Tai rodo, kad didesnė reprodukcinė sėkmė yra atviresnėse buveinėse. Dirvožemio pH teigiamai koreliavo su abiejų rūšių vaisių mezgimu, o kitų dirvožemio rodiklių ryšys buvo silpnas arba nenuoseklus. Vidutinė birželio temperatūra neigiamai koreliavo su vaisių susidarymu. Apibendrinant galima teigti, kad abiejų rūšių mažas vaisių mezgimas yra pirmiausia susijęs su neveiksmingu apdulkinimu ir jį veikia žiedo padėtis žiedyne, buveinės struktūra ir klimato veiksniai.

Imituotos autogamijos ir alogamijos poveikis vaisių mezgimui

Žiedų apdulkinimo eksperimentas parodė aiškų vaisių mezgimo skirtumą tarp dirbtinio ir natūralaus žiedų apdulkinimo (**5 straipsnis**). *Cephalanthera longifolia* imituoto kryžminio apdulkinimo atveju 68,9 % žiedų užmezgė vaisius, o imituotos savidulkos atveju – 70,4 %. Priešingai, kontrolinės augalų grupės, paliktos laisvam apdulkinimui, vaisių susidarymas buvo tik 5,1 % tiek Raistelių, tiek Panerių populiacijose. Po dirbtinio kryžminio apdulkinimo 88,2 % *C. rubra* žiedų užmezgė vaisius, po dirbtinės savidulkos 96,5 % žiedų, o kontrolinėje grupėje vaisių mezgimas sudarė 17,8 %. Nėra reikšmingų skirtumų tarp dirbtinės savidulkos ir kryžmadulkos, o tai patvirtina, kad abi rūšys yra savaime suderinamos ir paneigia prielaidą, kad natūraliai mažą vaisių mezgimą lemia riboti ištekliai.

Natūralaus apdulkinimo atveju *C. longifolia* žiedų padėtis žiedyne reikšmingai veikė vaisių susidarymą: žemesni žiedai užmezgė daugiau vaisių. Dirbtinio apdulkinimo atveju abiejų rūšių augalų žiedai vaisius sėkmingai

mezgė nepriklausomai nuo padėties žiedyne, o tai rodo, kad vaisių susidarymą lemia ne jų padėtis, o apdulkinimo sėkmė. Pirmieji (žemiausiai esantys) žiedai nuosekliai mezgė mažai vaisių net po dirbtinio apdulkinimo. Šis reiškinys gali būti susijęs su sumažėjusia purkos aktyvumu vykdant dirbtinį apdulkinimą (**5 straipsnis**).

Buvo nustatyta, kad keli augalų požymiai teigiamai susiję su derėjimo sėkme (**5 straipsnis**). *Cephalanthera longifolia* žiedyno ilgis ir žiedų skaičius žiedyne buvo reikšmingai susiję su užmegztų vaisių skaičiumi ($p < 0,001$), o lapų skaičius buvo reikšmingai susijęs su vaisių susidarymo procentine dalimi ($p = 0,041$). *Cephalanthera rubra* augalo aukštis, žiedyno ilgis ir žiedų skaičius buvo reikšmingai teigiamai susiję su užmegztų vaisių skaičiumi ($p < 0,001$). Žiedyno ilgis taip pat buvo reikšmingai susijęs su vaisių mezgimo sėkme ($p = 0,021$). Nepaisant šių koreliacijų, rezultatai rodo, kad veiksmingas apdulkinimas turi didesnę poveikį vaisių mezgimui nei vien morfologiniai požymiai. Šie rezultatai turi tiesioginės reikšmės rūšių apsaugai. Dirbtinis apdulkinimas gali žymiai padidinti vaisių mezgimą ir sėklų derlių mažose arba retose *C. longifolia* ir *C. rubra*, taip pat kitų nektaro neturinčių Orchidaceae šeimos augalų populiacijose. Tokios priemonės, kartu su buveinių tvarkymu, galėtų padidinti reprodukcinę sėkmę ir padėti atkurti retų rūšių populiacijas.

Cardamine bulbifera populiacijos sudėtis ir požymių variacija

Cardamine bulbifera populiacijų sudėtis

Tyrimas, kuria apėmė šešias *Cardamine bulbifera* populiacijas, augančias plačialapių miškų, eglynų ir skroblynų buveinėse pietų Lietuvoje, atskleidė aiškų jaunų individų vyravimą populiacijose ir buveinių poveikį populiacijų demografinę sudėčiai ir augalų požymių skirtumams (**3 straipsnis**). Iš 2852 ištirtų *C. bulbifera* individų, 89,2% buvo juveniliniai ir imaturiniai (atitinkamai 41,4% ir 47,8%), o subrendusių individų buvo tik 10,8%, iš kurių 6,8% nežydintys, o 4,0% žydintys individai. Tokia demografinė sudėtis rodo, kad *C. bulbifera* priklauso nuo vegetatyvinio dauginimosi pažastiniais svogūnėliais, o lytinis dauginimasis mažai prisideda arba visai neprisideda prie populiacijos atsinaujinimo. Subrendusių individų dalis buvo žymiai didesnė skroblyno buveinėje (24,0 %) nei plačialapių miškų (4,5 %) ir eglyno (6,9 %) buveinėse, o jauni (juveniliniai ir imaturiniai) individai vyravo plačialapių miškų (95,5 %) ir eglyno (93,1 %) buveinėse. Populiacijos tankumas buvo didžiausias lapuočių miškuose ($31,9 \pm 14,0$ individai/m²), ir buvo reikšmingai didesnis negu eglyno ($18,4 \pm 14,7$ individai/m²) ir skroblyno ($20,9 \pm 10,0$ individai/m²) buveinėse. Plačialapių miškuose taip pat buvo didžiausias juvenilinių ir imaturinių individų

tankumas, o tai rodo aktyvesnį atsinaujinimą. Skroblyno buveinėse buvo didžiausias subrendusių individų tankumas.

Cardamine bulbifera individų savybių variacija

Juveniliniai ir imaturiniai *C. bulbifera* individai visose tirtose populiacijose maža požymių variacija. Tai rodo, kad individų vystymosi pradžioje sąlygos jauniems individams buvo panašios ir jie yra atsparūs silpnam apšvietimui ar konkurencijai (**3 straipsnis**). Juvenilinių individų vidutinis aukštis buvo $5,7 \pm 1,4$ cm, tačiau tarp trijų buveinių tipų reikšmingų skirtumų nenustatyta. Imaturinių individų aukštis labiau varijavo. Aukščiausi augalai buvo Pašulių populiacijoje, o eglyno buveinėse augantys augalai buvo reikšmingai aukštesni nei plačialapių miškų ir skroblyno buveinėse. Šie skirtumai tikriausiai atspindi skirtingą nesubrendusių individų absoliutųjį amžių tirtose populiacijose ir skirtingų tipų buveinėse.

Subrendusių *C. bulbifera* individų požymiai labai skyrėsi tarp populiacijų ir buveinių tipų. Nežydintys subrendę individai aukščiausi buvo eglyno buveinėse, o žemiausi – plačialapių miškų buveinėse. Subrendę individai daugiausia svogūnėlių išaugino eglyno buveinėse, o mažiausiai – skroblyno buveinėse. Žydintys subrendę individai skroblyno buveinėse buvo aukštesni nei plačialapių miškų buveinėse ir išaugino ilgiausius žiedynus, o eglyno buveinėse augusių individų žiedynuose buvo daugiausiai žiedų.

Aplinkos sąlygų poveikis *Cardamine bulbifera*

Rūšių įvairovė didžiausia buvo plačialapių miškų buveinėse ir mažiausia skroblyno buveinėse (**3 straipsnis**). Buvo pastebėta silpna neigiama koreliacija tarp rūšių skaičiaus ir subrendusių individų skaičiaus, o tarp juvenilinių individų skaičiaus ir rūšių įvairovės nustatyta silpna teigiama koreliacija. Populiacijos tankumui didžiausią neigiamą poveikį turėjo plikas dirvožemis buveinėje, o žolių danga, augalų liekanų gausa ir rūšių įvairovė buvo teigiamai susijusios su juvenilinių individų gausa. Šie rezultatai rodo, kad netrikdomi seni, biologiškai brandūs plačialapių miškai su nevienalytės struktūros laja yra svarbūs nuolatiniam *C. bulbifera* populiacijos atsinaujinimui ir ilgalaikiam jos stabilumui, todėl tokios buveinės turėtų būti laikomos prioritetinėmis šios nykstančios rūšies apsaugai.

IŠVADOS

1. Ilgaamžių kloninių augalų, tokių kaip *Cephalanthera longifolia*, *C. rubra* ir *Cardamine bulbifera*, populiacijų būklės negalima nustatyti vien pagal apibrėžtų brandos grupių individų santykį. Tirtųjų rūšių generatyvių arba brandžių individų dalis pirmiausia atspindi esamas buveinės sąlygas, ypač buveinės apšviestumą, trikdžius ir bendrijos sandarą, o ne populiacijos raidos tendencijas.
2. Nuolat didelė juvenilinių ir imaturinių individų dalis *Cardamine bulbifera* populiacijose nereiškia aktyvios populiacijų plėtros, bet daugiausia atspindi vegetatyvinį dauginimąsi ir buveinių sąlygų, ypač buveinės tipo ir lajos struktūros, poveikį individų vystymuisi.
3. *Cephalanthera longifolia* individų tankumas buvo žymiai didesnis ankstyvosios sukcesinės stadijos buveinėse. *Cephalanthera longifolia* turėtų būti laikoma ekotoninėms buveinėms ir miškų pakraščiams būdinga rūšimi.
4. Biologinę brandą pasiekusių plačialapių medžių buveinėse *Cardamine bulbifera* populiacijų tankumas didžiausias, todėl siekiant išsaugoti šią rūšį, tokioms buveinėms turi būti teikiamas prioritetas.
5. Gausėnis *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* individų žydėjimas (aukštesni, su ilgesniais žiedynais ir daugiau žiedų augalai) silpnai ar vidutiniškai teigiamai koreliuoja su užmegztų vaisių skaičiumi, o lapų skaičius neturi įtakos vaisių mezgimui. Išvaizda padeda pritraukti apdulkintojus, bet nėra pagrindinis vaisių mezgimą lemiantis veiksnys. *Cardamine bulbifera* buveinė daro reikšmingą įtaką dauginimuisi: daugiausia svogūnėlių augalai užaugina eglynuose, o mažiausiai – skroblynuose.
6. Natūraliomis sąlygomis *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* apatiniai žiedai mezga daugiau vaisių negu viršutiniai žiedyno žiedai. Tokį reiškinį lemia apdulkinimo efektyvumas, o ne energijos išteklių ribotumas.
7. Patvirtinta, kad *Cephalanthera longifolia* ir *C. rubra* yra savaimė suderinamos rūšys ir galima savidulka. Dirbtinai sukurta savidulka ir kryžmadulka padidino *C. longifolia* vaisių mezgimo rodiklį nuo 5% iki 70 %, o *C. rubra* – nuo 18% iki 96 %.

REFERENCES

- Aguilar, R., Cristóbal-Pérez, E. J., Márquez, V., Carbone, L. M., Paglia, I., Freitas, L., ... & Quesada, M. (2025). Anthropogenic land-use change decreases pollination and male and female fitness in terrestrial flowering plants. *Annals of Botany*, 135, 57–70. <https://doi.org/10.1093/aob/mcae076>
- Alexander, J. M., Chalmandrier, L., Lenoir, J., Burgess, T. I., Essl, F., Haider, S., ... & Pellissier, L. (2018). Lags in the response of mountain plant communities to climate change. *Global Change Biology*, 24(2), 563–579.
- Álvarez-Yépiz, J. C., Búrquez, A., Martínez-Yrizar, A., & Dovciak, M. (2019). A trait-based approach to the conservation of threatened plant species. *Oryx*, 53(3), 429–435. <https://doi.org/10.1017/S003060531800087X>
- Andrello, M., Bizoux, J. P., Barbet-Massin, M., Gaudeul, M., Nicolè, F., & Till-Bottraud, I. (2012). Effects of management regimes and extreme climatic events on plant population viability in *Eryngium alpinum*. *Biological Conservation*, 147(1), 99–106. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.12.012>
- Antonelli, A., Teisher, J. K., Smith, R. J., Ainsworth, A. M., Furci, G., Gaya, E., et al. (2024). The 2030 Declaration on Scientific Plant and Fungal Collecting. *Plants, People, Planet*, 6(5), 10569. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10569>
- Artamendi, M., Martin, P. A., Bartomeus, I., & Magrach, A. (2025). Loss of pollinator diversity consistently reduces reproductive success for wild and cultivated plants. *Nature Ecology & Evolution*. 9, 296–313. <https://doi.org/10.1038/s41559-024-02595-2>
- Auffret, A. G., & Svenning, J. C. (2022). Climate warming has compounded plant responses to habitat conversion in northern Europe. *Nature Communications*, 13(1), 7818.
- Bachman, S. P., Lughadha, N., & Rivers, M. C. (2018). Quantifying progress toward a conservation assessment for all plants. *Conservation Biology*, 32(3), 516–524. <https://doi.org/10.1111/cobi.13071>
- Bailey, L. D., & van de Pol, M. (2016). Tackling extremes: Challenges for ecological and evolutionary research on extreme climatic events. *Journal of Animal Ecology*, 85(1), 85–96. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12451>
- Barman, D., & Devadas, R. (2013). Climate change on orchid population and conservation strategies: A review. *Journal of Crop and Weed*, 9(1), 1–12.
- Bartholomeus, R. P., Witte, J. P. M., van Bodegom, P. M., van Dam, J. C., & Aerts, R. (2011). Climate change threatens endangered plant species by stronger and interacting water-related stresses. *Journal of Geophysical Research: Biogeosciences*, 116(G4). <https://doi.org/10.1029/2011JG001693>

- Bekris, Y., Prev  y, J. S., Brodie, L. C., & Harrington, C. A. (2021). Effects of variable-density thinning on non-native understory plants in coniferous forests of the Pacific Northwest. *Forest Ecology and Management*, 502, 119699. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119699>
- Bilz, M., Kell, S. P., Maxted, N., & Lansdown, R. V. (2011). *European Red List of Vascular Plants*. European Commission, Directorate-General for the Environment. Luxembourg. <https://data.europa.eu/doi/10.2779/8515>
- Brockerhoff, E. G., Jactel, H., Parrotta, J. A., Quine, C. P., & Sayer, J. (2008). Plantation forests and biodiversity: oxymoron or opportunity? *Biodiversity and Conservation*, 17(5), 925–951. <https://doi.org/10.1007/s10531-008-9380-x>
- Brummitt, N. A., Bachman, S. P., Griffiths-Lee, J., Lutz, M., Moat, J. F., Farjon, A., et al. (2015). Green plants in the red: A baseline global assessment for the IUCN sampled Red List Index for plants. *PLoS ONE*, 10(8), e0135152. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135152>
- Brzosko, E., & Wr  blewska, A. (2013). Genetic diversity of nectar-rewarding *Platanthera chlorantha* and nectarless *Cephalanthera rubra*. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 171(4), 751–763. <https://doi.org/10.1111/boj.12025>
- Calvi  o-Cancela, M., Escudero, M., Rodr  guez-P  rez, J., Cano, E., Vargas, P., Velo-Ant  n, G., & Traveset, A. (2012). The role of seed dispersal, pollination and historical effects on genetic patterns of an insular plant that has lost its only seed disperser. *Journal of Biogeography*, 39(11), 1996–2006. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2012.02732.x>
- Chichorro, F., Jusl  n, A., & Cardoso, P. (2019). A review of the relation between species traits and extinction risk. *Biological Conservation*, 237, 220–229. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.07.001>
- Corlett, R. T. (2016). Plant diversity in a changing world: Status, trends, and conservation needs. *Plant Diversity*, 38(1), 10–16. <https://doi.org/10.1016/j.pld.2016.01.001>
- Corlett, R. T. (2025). Plant diversity and climate change: Risks, impacts, and adaptation strategies. *Trends in Ecology & Evolution*, 40(3), 286–295. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2024.11.007>
- Dangremond, E. M., Pardini, E. A., & Knight, T. M. (2010). Apparent competition with an invasive plant hastens the extinction of an endangered lupine. *Ecology*, 91(8), 2261–2271. <https://doi.org/10.1890/09-0418.1>
- de Witte, L. C., & St  cklin, J. (2010). Longevity of clonal plants: Why it matters and how to measure it. *Annals of Botany*, 106(6), 859–870. <https://doi.org/10.1093/aob/mcq191>
- Dellinger, A. S. (2020). Pollination syndromes in the 21st century: Where do we stand and where may we go? *New Phytologist*, 228(4), 1193–1213.
- Dobson, A., Rowe, Z., Berger, J., Wholey, P., & Caro, T. (2021). Biodiversity loss due to more than climate change. *Science*, 374(6568), 699–700. <https://doi.org/10.1126/science.abm6216>

- Downey, P. O., & Richardson, D. M. (2016). Alien plant invasions and native plant extinctions: A six threshold framework. *AoB Plants*, 8, plw047. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plw047>
- Duguid, M. C., & Ashton, M. S. (2013). A meta-analysis of the effect of forest management for timber on understory plant species diversity in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 303, 81–90.
- Evans, A., Janssens, S., & Jacquemyn, H. (2020). Impact of climate change on the distribution of four closely related *Orchis* (Orchidaceae) species. *Diversity*, 12(8), 312. <https://doi.org/10.3390/d12080312>
- Feller, U., & Vaseva, I. I. (2014). Extreme climatic events: Impacts of drought and high temperature on physiological processes in agronomically important plants. *Frontiers in Environmental Science*, 2, 39. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2014.00039>
- Feng, J. Q., Zhang, F. P., Huang, J. L., Hu, H., & Zhang, S. B. (2021). Allometry between vegetative and reproductive traits in orchids. *Frontiers in Plant Science*, 12, 728843. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.728843>
- García, M. B., Silva, J. L., Tejero, P., & Pardo, I. (2021). Detecting early-warning signals of concern in plant populations with a citizen science network: Are threatened and other priority species for conservation performing worse? *Journal of Applied Ecology*, 58(7), 1388–1398. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13890>
- Godefroid, S., Janssens, S., & Vanderborght, T. (2014). Do plant reproductive traits influence species susceptibility to decline? *Plant Ecology and Evolution*, 147(2), 154–164. <http://dx.doi.org/10.5091/plecevo.2014.863>
- Gossner, M. M., Lachat, T., Brunet, J., Isacson, G., Bouget, C., Brustel, H., Brandl, R., Weisser, W. W., & Müller, J. (2013). Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27(3), 605–614. <https://doi.org/10.1111/cobi.12023>
- Habibullah, M. S., Din, B. H., Tan, S. H., & Zahid, H. (2022). Impact of climate change on biodiversity loss: Global evidence. *Environmental Science and Pollution Research*, 29(1), 1073–1086. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-15702-8>
- Harris, R. M. B., Beaumont, L. J., Vance, T. R., Tozer, C. R., Remenyi, T. A., Perkins-Kirkpatrick, S. E., & Andrew, N. R. (2018). Biological responses to the press and pulse of climate trends and extreme events. *Nature Climate Change*, 8(7), 579–587. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0187-9>
- Heinken, T., & Weber, E. (2013). Consequences of habitat fragmentation for plant species: do we know enough? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(4), 205–216. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2013.05.003>
- Hutchings, M. J., Robbirt, K. M., Roberts, D. L., & Davy, A. J. (2018). Vulnerability of a specialized pollination mechanism to climate change

- revealed by a 356-year analysis. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 186(4), 498–509. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/box086>
- Jermakowicz, E., & Brzosko, E. (2016). Demographic responses of boreal-montane orchid *Malaxis monophyllos* (L.) Sw. populations to contrasting environmental conditions. *Acta Societatis Botanicorum Poloniae*, 85(1), 3501. <http://dx.doi.org/10.5586/asbp.3488>
- Jump, A. S., & Peñuelas, J. (2005). Running to stand still: Adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters*, 8(9), 1010–1020. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00796.x>
- Keck, F., Peller, T., Alther, R., Barouillet, C., Blackman, R., Capo, E., & Altermatt, F. (2025). The global human impact on biodiversity. *Nature*, 1–6. <https://doi.org/10.1038/s41586-025-08752-2>
- Kuebbing, S. E., Nuñez, M. A., & Simberloff, D. (2013). Current mismatch between research and conservation efforts: The need to study co-occurring invasive plant species. *Biological Conservation*, 160, 121–129. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.01.009>
- Laughlin, D. C. (2014). Applying trait-based models to achieve functional targets for theory-driven ecological restoration. *Ecology Letters*, 17(7), 771–784. <https://doi.org/10.1111/ele.12288>
- Lončarević, N., Liu, U., Stefanaki, A., Carapeto, A., Ensslin, A., Meade, C., & Glasnović, P. (2024). Database of European vascular plants red lists as a contribution to more coherent plant conservation. *Scientific Data*, 11(1), 1138. <https://doi.org/10.1038/s41597-024-03963-0>
- Lughadha, E. N., Bachman, S. P., Leão, T. C. C., Forest, F., Halley, J. M., Moat, J., et al. (2020). Extinction risk and threats to plants and fungi. *Plants, People, Planet*, 2(5), 389–408. <https://doi.org/10.1002/ppp3.10146>
- Maxwell, S. L., Butt, N., Maron, M., McAlpine, C. A., Chapman, S., Ullmann, A., & Watson, J. E. M. (2019). Conservation implications of ecological responses to extreme weather and climate events. *Diversity and Distributions*, 25(4), 613–625. <https://doi.org/10.1111/ddi.12878>
- Navas, M. L., & Violle, C. (2009). Plant traits related to competition: How do they shape the functional diversity of communities? *Community Ecology*, 10(2), 131–137.
- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., et al. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520(7545), 45–50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Nielsen, F. T., Sand-Jensen, K., & Bruun, H. H. (2021). Drier, darker and more fertile: 140 years of plant habitat change driven by land-use intensification. *Journal of Vegetation Science*, 32(4), e13066. <https://doi.org/10.1111/jvs.13066>
- O'Rourke, H., Lughadha, E. N., & Bacon, K. L. (2022). Can the extinction risk of Irish vascular plants be predicted using leaf traits? *Biodiversity and Conservation*, 31(13), 3113–3135.

- Oliver, T. H., & Morecroft, M. D. (2014). Interactions between climate change and land use change on biodiversity: Attribution problems, risks, and opportunities. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 5(3), 317–335. <https://doi.org/10.1002/wcc.271>
- Oostermeijer, J. G. B., & Hartman, Y. (2014). Inferring population and metapopulation dynamics of *Liparis loeselii* from single-census and inventory data. *Acta Oecologica*, 60, 30–39. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.08.002>
- Pacifici, M., Foden, W. B., Visconti, P., Watson, J. E. M., Butchart, S. H. M., Kovacs, K. M., & Rondinini, C. (2015). Assessing species vulnerability to climate change. *Nature Climate Change*, 5(3), 215–224. <https://doi.org/10.1038/nclimate2448>
- Pawson, S. M., Brin, A., Brockerhoff, E. G., Lamb, D., Payn, T. W., Paquette, A., & Parrotta, J. A. (2013). Plantation forests, climate change and biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 22(5), 1203–1227.
- Prakash, S., & Verma, A. K. (2022). Anthropogenic activities and biodiversity threats. *International Journal of Biological Innovations*, 4(1), 94–103. <https://doi.org/10.46505/IJBI.2022.4110>
- Pringle, R. M., Abraham, J. O., Anderson, M. T., Coverdale, T. C., Davies, A. B., Dutton, C. L., Gaylard, A., Goheen, J. R., Holdo, R. M., Hutchinson, M. C., Kimuyu, D. M., Long, R. A., Subalusky, A. L., & Veldhuis, M. P. (2023). Impacts of large herbivores on terrestrial ecosystems. *Current Biology*, 33(11), R584–R610. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.04.024>
- Renner, S. S., & Zohner, C. M. (2018). Climate change and phenological mismatch in trophic interactions among plants, insects, and vertebrates. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 49(1), 165–182.
- Shefferson, R. P., Jacquemyn, H., Kull, T., & Hutchings, M. J. (2020). The demography of terrestrial orchids: Life history, population dynamics and conservation. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 192(2), 315–332. <https://doi.org/10.1093/botlinnean/boz084>
- Tsai, H. C., Chiang, J. M., McEwan, R. W., & Lin, T. C. (2018). Decadal effects of thinning on understory light environments and plant community structure in a subtropical forest. *Ecosphere*, 9(10), e02464.
- Vincent, H., Bornand, C. N., Kempel, A., & Fischer, M. (2020). Rare species perform worse than widespread species under changed climate. *Biological Conservation*, 246, 108586. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108586>
- Violle, C., Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., & Navas, M. L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160(4), 747–755. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1333-x>
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882–892. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15559.x>

- Vitt, P., Taylor, A., Rakosy, D., Kreft, H., Meyer, A., Weigelt, P., & Knight, T. M. (2023). Global conservation prioritization for the Orchidaceae. *Scientific Reports*, 13(1), 6718. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-30177-y>
- Volis, S., & Deng, T. (2020). Importance of a single population demographic census as a first step of threatened species conservation planning. *Biodiversity and Conservation*, 29(2), 527–543. <https://doi.org/10.1007/s10531-019-01897-3>
- Weidlich, E. W., Flórido, F. G., Sorrini, T. B., & Brancalion, P. H. S. (2020). Controlling invasive plant species in ecological restoration: A global review. *Journal of Applied Ecology*, 57(9). <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13656>
- Willmer, P. (2014). Climate change: Bees and orchids lose touch. *Current Biology*, 24(24), R1133–R1135. <http://dx.doi.org/10.1016/j.cub.2014.10.061>
- Willms, J., Bartuszevige, A., Schwilk, D. W., & Kennedy, P. L. (2017). The effects of thinning and burning on understory vegetation in North America: A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 392, 184–194.
- Wroblewski, A., Ernst, S., Weber, T., & Delach, A. (2023). The impact of climate change on endangered plants and lichen. *PLOS Climate*, 2(7), e0000225. <https://doi.org/10.1371/journal.pclm.0000225>

CURRICULUM VITAE

Laurynas Taura

Address: Laboratory of Flora and Geobotany, Žaliųjų Ežerų Str. 47,
Vilnius LT-08412, Lithuania

Tel. No.: +370 63099143

E-mail: laurynas.taura@gamtc.lt

<https://orcid.org/0000-0002-5676-3889>

<https://www.scopus.com/authid/detail.uri?authorId=57224114507>

<https://www.webofscience.com/wos/author/record/3896073>

<https://www.researchgate.net/profile/Laurynas-Taura>

<https://www.linkedin.com/in/laurynas-taura-89a178108/>

Education and academic degree

2020–until now – Doctoral studies in Ecology and Environmental Sciences (N012) (Vilnius University and Nature Research Centre). The subject of the PhD studies “Effect of reproductive and functional traits of the threatened plant species on the population stability under the climate changes”, Scientific supervisor Dr. Z. Gudžinskas.

2018–2020 – Vilnius University, Biodiversity studies. Degree of Master of Science. Master thesis: “The structure of *Cytisus scoparius* populations and traits affecting its invasiveness”.

2014–2018 – Šiauliai University, Ecology, and environmental studies. Bachelor’s degree. Bachelor thesis: “The demographic structure of *Cytisus scoparius* populations under different ecological conditions”.

Professional experience

2019-05-21– until now – Biologist at the Laboratory of Flora and Geobotany, Nature Research Centre.

2020-10-01–2024-10-01 – PhD student at Vilnius University and Nature Research Centre.

Research interests

Research on the functional and reproductive traits and population dynamics of endangered and invasive plant species. Research on the impact of climate changes on the stability of populations of endangered plant species.

Publications (Scientific articles published in journals (books), indexed in “Clarivate Analytics Web of Science” database, with citation index:

1. Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2025). Assessment of the status of *Cephalanthera longifolia* populations in Lithuania derived from a single-census study. *Plants*, 14(13), 2039.
2. Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2025). Effect of simulated autogamy and allogamy on the success of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) fruit set. *Diversity*, 17(1), 73.
3. **Taura, L.**, Gudžinskas, Z. (2025). The effect of forest habitats on the traits and demographic structure of *Cardamine bulbifera* (Brassicaceae) populations. *Plants*, 14(18): 2899.
4. Antonelli, A., Teisher, J. K., Smith, R. J., Ainsworth, A. M., Furci, G., Gaya, E., ... Taura, L., ... & Williams, C. (2025). The 2030 Declaration on Scientific Plant and Fungal Collecting. *Plants, People, Planet*, 7(1), 11–22.
5. Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2024). What factors determine the natural fruit Set of *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra*? *Diversity*, 16(6), 333.
6. Gudžinskas Z., Taura L. 2022. Do reproductive traits of invasive populations of Scotch broom, *Cytisus scoparius* (Fabaceae), outperform native populations? *Plants*, 11(16), 2158.
7. Taura L., Kamaitytė-Bukelskienė L., Sinkevičienė Z., Gudžinskas Z. 2022. Study on the rare semiaquatic plant *Elatine hydropiper* (Elatinaceae) in Lithuania: Population density, seed bank and conservation challenges. *Frontiers in Bioscience-Landmark*, 27(5), 162.
8. Gudžinskas Z., Taura L. 2021. *Scirpus radicans* (Cyperaceae), a newly discovered native species in Lithuania: population, habitats and threats. *Biodiversity Data Journal* 9: e65674.
9. Gudžinskas Z., Petrulaitis L., Taura L. 2021. *Asclepias syriaca* L. (Apocynaceae) and its invasiveness in the southern part of the Boreal region of Europe – evidence from Lithuania. *BioInvasions Records* 10(2), 436–452.

Scientific articles published in international journals, indexed in “Clarivate Analytics Web of Science” database without citation index:

1. Taura, L., & Gudžinskas, Z. (2024). *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae) in Lithuania. Analysis of distribution, population dynamics and conservation issues. *Botanica*, 30(4), 127–149.
2. Gudžinskas, Z., Taura, L. (2022). Rediscovery of endangered species *Laphangium luteoalbum* (Asteraceae) in Lithuania. *Botanica*, 28(1), 60–66. 0.35513/Botlit.2022.1.7

3. Gudžinskas Z., Taura, L. (2021). Confirmed occurrence of the native plant species *Eleocharis ovata* (Cyperaceae) in Lithuania. *Botanica*, 27(1), 44–52.
4. Gudžinskas Z., Taura L. (2020). New alien plant species recorded in South Lithuania. *Botanica*, 26(2), 170–183.
5. Taura, L., Gudžinskas Z. (2020). Life stages and demography of invasive shrub *Cytisus scoparius* (Fabaceae) in Lithuania. *Botanica*, 26(1), 1–14.

Participation in scientific conferences

1. 14th European Conference on Ecological Restoration. SERE 2024. Oral presentation “Do only habitats determine the intense vegetative, low generative reproduction and demographic structure?” Tartu, Estonia, 26–30 August 2024.
2. State of the World’s Plants and Fungi. Poster “Effect of imitated self-pollination and cross-pollination on fruit set in *Cephalanthera longifolia* and *Cephalanthera rubra* (Orchidaceae)”. London, United Kingdom, 11–13 October 2023.
3. 12th International Conference on Biological Invasions. NEOBIOTA. Poster “Alien and invasive species affect the populations of the Baltic coastal endemic species *Linaria loeselii*”. Tartu, Estonia, 12–16 September 2022.
4. 13th National Conference on Marine Science and Technology “Research of the Sea and Coasts 2020”. Oral presentation “Diversity, distribution and the threat posed by alien and invasive plant species to the ecosystems of the Curonian Spit”. Klaipėda, Lithuania, 7–9 October 2020.

Participation in scientific programmes and projects

- 2020–2022 – Research of status of invasive and alien species in Lithuania.
Project supervisor: Dr. Valerijus Rašomavičius. Nature Research Centre.
Duration of project: 2019–2022 m. Project executor.
- 2025– until now – Preparation of the Action Plan for the Control and Eradication of Invasive Plant Species in the Curonian Spit National Park, contract with Klaipėda University No. SUT-25T-35 of 7 March 2025).
Project leader: Dr. Zigmantas Gudžinskas. Project duration: 2025–2030.
Project executor.

Internship and training

- 2017, July–August – Chonnam National University (South Korea).

ACKNOWLEDGEMENTS

I sincerely thank my supervisor, Dr Zigmantas Gudžinskas, for his practical guidance, mentorship and valuable insights, especially during the preparation of my PhD thesis. I am also grateful to my friends and family for their patience, understanding and unwavering support throughout my doctoral studies. My thanks also go to all my colleagues from the Laboratory of Flora and Geobotany for their insightful discussions, helpful advice and collaboration, and for fostering a supportive environment. My deepest gratitude goes to Karolina for her heartfelt support, for lifting my spirits and for always being by my side during the joyful and challenging moments of life.

PADĖKOS

Nuoširdžiai dėkoju mano darbo vadovui dr. Zigmantui Gudžinskui už praktinę pagalbą, mentorystę, vertingas įžvalgas ir ypatingą kantrybę rengiant šį darbą. Labai dėkoju draugams ir artimiesiems už jų kantrybę, supratingumą ir nuolatinį palaikymą per visas doktorantūros studijas. Esu dėkingas visiems kolegoms iš Floros ir geobotanikos laboratorijos už prasmingas diskusijas, patarimus, bendradarbiavimą ir palaikymą. Išskirtinę padėką skiriu Karolinai už jos visokeriopą nuoširdų palaikymą ir buvimą šalia sunkiomis ir džiugiomis akimirkomis.

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.