



EESTI MAAÜLIKOOL
Põllumajandus- ja keskkonnainstituut

Anne-Liia Maido

**TAIMEDE POPULATSIOONIDÜNAAMIKA JA
PLANTPOPNET META-EKSPERIMENT**

POPULATION DYNAMICS OF PLANTS AND META-ANALYSIS
OF PLANTPOPNET

Bakalaureusetöö
Vee ja maismaa ökosüsteemide rakendusbioloogia

Juhendaja: Lauri Laanisto, PhD

Tartu 2019

SISUKORD

SISSEJUHATUS	2
Tänuavaldused	2
POPULATSIOON JA SELLE OLULISUS TAIMEÖKOLOOGIA UURIMISEL	3
Populatsiooniuuringud taimedel	3
Taimede liigisisene varieeruvus	4
Makroökoloogia kujunemisest	6
Globaalsed meta-uuringud taimepopulatsioonides	7
PLANTPOPNET PROJEKT JA SELLE TEOREETILISED ALUSED	10
KATSE KIRJELDUS	14
Katse ülespanek	14
Iga-aastane seire	15
Lisaeksperimendid	16
Eesti osalus PlantPopNet projektis	16
KOKKUVÕTE	17
SUMMARY	19
KASUTATUD KIRJANDUS	21

SISSEJUHATUS

Käesolev töö annab ülevaate taimede populatsioonidünaamika uurimise olulisusest ning mõningatest populatsioonide mõjutavatest teguritest. Tuleb juttu demökoloogiast ning selle arenguloo kujunemisest taimede populatsiooniökoloogiani. Taimede populatsioonidünaamika uurimise peamiseks eesmärgiks on olnud toimuvate muutuste mõjude väljaselgitamine ning nende uurimine ajas ja ruumis. Praegu aktuaalse globaalsete kliimamuutuste ja sellest tulenevatest maakasutuse muutustest lasub üha suurem rõhuasetus taimede liigisisel varieeruvusel ja kohastust mõjutavatel funktsionaalsetel teguritel. Tuuakse välja peamised uurimisküsimused taimede populatsiooniökoloogias ning tutvustatakse globaalset meta-eksperimenti, mille raames on võimalik leida töös esitatud küsimustele vastused.

Varasemalt on suuremastaabilisi uuringuid tehtud väga vähe, nende põhjal ei saa teha globaalset üldistusi, kuid globaalset keskkonnaprobleemid vajavad ülemaailmseid lahendusi. Globaalsete järeluste tegemiseks, pikema aja jooksul kogutud andmetest, on mudelorganismiks valitud kosmopoliitse levikuga süstlehine teeleht - *Plantago lanceolata*. Katse kirjelduses tuuakse välja milliste meetodikatega ja mida täpsemalt selle taime puhul uuritakse.

Tutvustatakse makroökoloogiat ja meta-eksperimente, mis on mõlemad sobivad lähenemised suureskaalaliste uuringute läbiviimiseks, eriti kombineerituna. Esitatakse meta-uuringute eeliseid ja puuduseid ning mõningad näited juba olemasolevatest globaalsetest meta-eksperimentidest, mis on näidanud, et antud statistikal põhinev meta-eksperimentaalne lähenemine funktsionaalsete tunnuste uurimisel toimib. Suur roll on erinevate valdkondade omavahelistel seostel ning nende seaduspärasuste ülekandmisel populatsiooniökoloogiasse.

Tänuavaldused

Avaldan tänu õppejõududele, kellega olen nende kolme aasta jooksul kokku puutunud. Mõned neist on oma meisterlikkuse tõttu olnud maailmavaateid mitte ainult kujundavad vaid ka muutvad - ja seda paremuse poole. Olen tänulik oma perekonnale, et nad on mulle alati toeks. Täna Gerlin Dreimann'i tema sõpruse ja kannatlikkuse eest nende kolme bakalaureuse õppeaasta jooksul siin Eesti Maailikoolis. Tänuavaldused Kadri Pärtelile ja teistele seenelistele, et nad on mõistva suhtumisega ja vastutulelikud minu õpingute suhtes olnud. Täna oma juhendajat Lauri Laanisto't, kes on kindlasti ääretult tegus, kuid siiski olnud toetav ja põhjalik tagasisidestaja selle töö valmimisel.

Tänu S'le, kellela ma poleks üldse ülikooli läinudki.

Aitäh.

POPULATSIOON JA SELLE OLULISUS TAIMEÖKOLOOGIA UURIMISEL

Populatsiooniuuringud taimedel

Populatsiooni käsitletakse ühe liigi isenditena, kes elavad antud ajaühikus samas piirkonnas. Populatsioonide ellujäämisest ning evolutsioneerumisest sõltub selle püsijäämine mingis kohas. Kohaliku populatsiooni säilimise eelduseks on genofondis esinevad geenid, mille avaldumine soodustab ümbritsevas keskkonnas toimetulekut. Juhul kui kloone esineb palju, on püsiva vegetatiivse uuenemise korral aga klonaalne populatsioon geneetiliselt küllaltki sarnaste eeldustega (Ellstrand & Roose 1987). Geneetilise materjali pidevat vahetamist ei toimu ning seega on populatsioonis keskkonnategurite muutustega kaasaskäimine aeglasem ehk vähemplastiline (de Kroon et al 2005). Liigi kui terviku käekäik sõltub sellest, kui plastiline on populatsioon, kui palju paljunemisvõimelisi isendeid seal on, ning kui paljudes kohtades sääraseid elujõuliseid populatsioone globaalselt asub.

Esimesed teoreetilised uuringud populatsiooniökoloogias viidi läbi selgroogsete loomadega. Botaanik John Harper oletas, et seni vaid zooloogias populatsioone käsitlevad uurimisküsimused ja seaduspärasused võiksid kehtida ka taimede puhul, eriti just need, mis puudutavad populatsioonide demograafiat (Harper 1977). Populatsiooniökoloogia alguspäevade kallutatust demograafiliste uuringute suunas ilmestab seegi, et populatsiooniökoloogiat nimetati alguses demökoloogiaks (*sensu* Schwerdtfeger 1963). 1980ndatel mõistis Harper umbrohte uurides, et dünaamilised protsessid on iseloomulik kõikidele taimepopulatsioonidele, mitte ainult umbrohtudele (Gibson 2015). Harperi kirjutistest on nüüdseks välja kujunenud taimede populatsiooniökoloogia, kus üheks peamiseks eesmärgiks on olnud taimkattes esinevate dünaamiliste mustrite ning nendega seotud protsesside tõlgendamine nii ajas kui ka ruumis (Harper 1977). Kuna taimed on võimelised vegetatiivselt paljunema ning on üldjuhul kõrge plastilisusega, sobivad nad mudeliks uurimaks ressursside jaotust organismis (Kingsolver & Paine 1991).

Niisiis on taimede populatsiooniökoloogia peamiseks eesmärgiks mõista ajas ja ruumis toimuvaid muutuseid taimepopulatsioonides (Harper 1977). Uuritakse nii taimede ruumilist paiknemist, nende vanuselist jaotust, mõõdetavaid füüsikalisi suuruseid ning neid kujundavaid keskkonnategureid ja nende osakaalu. Sihiks on kindlaks teha võimalikult paljud abiootilised ja biootilised tegurid, mis neid muutusi põhjustavad. Biootilisteks teguriteks on kõik teised elusorganismid, mis otseselt või kaudselt antud taimepopulatsiooni mõjutavad, alates mullas elavatest bakteritest kuni suurulukitest herbivoorideni; abiootilisteks aga eluta keskkonna komponendid nagu mullastik, pinnas ja kliima. (Gibson 2015)

Traditsiooniliselt on ökoloogias rõhutatud liikidevaheliste erinevuste olulisust ning liigisisesele varieeruvusele väga palju tähelepanu ei pööratud (Albert *et al.* 2011; Laanisto ja Hallikma 2016). Nüüd teatakse, et liigisisene varieeruvus võib olla pea sama oluline või isegi olulisem kui liikidevaheline. Hiljutine globaalne metauuring järeldas, et keskmiselt kirjeldab liigisisene varieeruvus 25-33 protsenti kogu taimekoosluse funktsionaalsete tunnuste varieeruvusest (Siefert *et al.* 2015). Seega on nüüd taimepopulatsioonide puhul olulisel kohal mõlemate – nii populatsioonisiseste kui populatsioonide vaheliste tunnuste varieeruvuse uurimine ja analüüsimine.

Sutherland ja teised (2012) on välja toonud mõningad peamised uurimisküsimused populatsiooniökoloogias. Esiteks millised on peamised ökoloogilised ja evolutsioonilised tegurid, mis määravad liigi leviku. Kui oluline on populatsiooni ja liigi seisukohalt varieeruvus indiviidi tasandil? Kuidas indiviididelt saadud andmete põhjal teha üldistusi kogu populatsioonile? Kuidas populatsiooni lävimine maastikuga kujundab liigi levikumustreid? Kui suur roll on pärilikkusel levikumustrite kujunemisel? Millised demograafilised tunnused määravad ära vastupidavuse häiringutele? Kuidas kujuneb keskkonnamuutuste stohhastilisuses asurkonna optimaalne tihedus ning populatsioonidünaamika?

Nendele ja paljudele teistele populatsiooniökoloogia alastele küsimustele on pikka aega proovitud vastuseid leida lokaalsel tasandil, kuna populatsioonidünaamika uurimise meetodid on üldjuhul töömahukad. Kuid tänu tehnoloogia poolt soodustatud uutele meetoditele, nagu näiteks meta-eksperimentid (Fraser *et al.* 2013), on detailseid populatsiooniuringuid, mille abil saab leida vastuseid eelmises lõigus ära toodud küsimustele, võimalik läbi viia ka globaalsel skaalal. Käesolev töö tutvustabki üht sellist üleilmset meta-eksperimenti - PlantPopNet'i -, ja selle käigus läbiviidavaid uuringuid.

Taimede liigisisene varieeruvus

Liigisisene varieeruvus on kõikide ühe liigi isendite erinevused, mis on välja kujunenud nii abiootiliste kui biotiliste faktorite pikaajalisel koosmõjul, mis avalduvad füsioloogiliste ja molekulaarsete tunnustena (Albert *et al.* 2011). Liigi püsijäämise eelduseks on nii fenotüübiline kui ka genotüübiline plastilisus. Genotüüp on organismi kogu pärilik informatsioon, mis koostoimel keskkonnatingimustega määrab tema fenotüübi - ehk füüsilisel kujul avalduvad tunnused, mille avaldumise määrab pärandunud geneetiline informatsioon. Genotüübiline plastilisus on organismi geenide muutumise kiirus ning nende muutuste ulatus. (Walbot 1996) Fenotüübiline plastilisus aga näitab isendi reageerimist oma eluea jooksul ümbritseva keskkonnaga ning vastavalt sellele oma tunnuste muutmist, et paremini antud tingimustes hakkama saada (Schlichting 1986). Sama geen võib erinevates keskkonnatingimustes vastavalt sellele natuke erinevalt avalduda. (de Kroon *et al.* 2005) Liigisisene varieeruvus võib

populatsiooniti olla sama suur kuid erineva geneetilise või fenotüübilise päritoluga (Laanisto & Hallikma 2016; Albert *et al.* 2011).

Teooriate ning andmetöötluse areng on suunanud liikidevahelistele erinevustele keskendunud ökoloogiat edasi funktsionaalsete tunnuste ehk organismi kohasust mõjutavate kvantitatiivsete tunnuste põhisesse ökoloogiasse. (Laanisto & Hallikma 2016) Alates funktsionaalsete tunnuste ja organismi kohasuse omavahelistele seostele suurema tähelepanu pööramisest, on fookus tunnusepõhise varieeruvuse uurimisel. (Laanisto & Hallikma 2016) Kui vaadelda mitmekesisust Hubbelli neutraalse teooria aspektist, on liigi mitmekesisus tulem juhuslike sündmuste jadale reageerimisest. Antud teooria üheks põhieelduseks on liigisisese varieeruvuse osakaalu võimalik samaväärsus liikidevahelise varieeruvusega. (Hubbell 2005) Seetõttu on oluline vaadelda mitte ainult liike ja nende omavahelisi erinevusi, vaid keskenduda ka ühe liigi piires varieeruvusi põhjustavate tegurite väljaselgitamisele ning nende olulisusele.

Kui läheneda liigisisesele varieerumisele aktsiaporfelliiefekti (ingl k. *portfolio effect*) seisukohast, siis mida suurem on liigisisene varieerumine, seda suurem on populatsiooni vastupidavus ekstreemsetele fluktuatsioonidele. Soodsad pärilikud omadused soosivad muutlikes tingimustes fenotüübilise mitmekesisuse teket, mis omakorda fenotüübiliste tunnuste suurema erinevuse tõttu vähendab arvukuse drastilisi kõikumisi. Mitmekesisete metapopulatsioonide arvukuse vähenemine kõikumine ning nende tihedus määrab seega liigi püsimise mingil areaalil. (Laanisto & Hallikma 2016)

Lisaks aktsiaporfelliiefektile on just levila piiril stabiilsete kliimatingimuste korral, metapopulatsioonide püsijäämiseks, oluline roll fenotüübilisel toetusel. Siinkohal oleneb olemasolevate fenotüüpide edasipärandumise määrast uute, teistsuguste väliste tunnuste tekke tõenäosus. Tunnuste erinevuste paljusus muudab teiste organismide suhestumist populatsiooniga. Mida rohkem on erinevaid tunnuseid, seda rohkem võib tekkida liikidevahelisi interaktsioone. Eriti suure osakaaluga mõjurid ilmnevad olukorras, kus mõned metapopulatsioonid on hävinenud või areaalid niivõrd fragmenteerunud, et asetleidvate sündmuste tagajärjel muutuvad sessiilsete organismide paljunemisstrateegiad. (Laanisto & Hallikma 2016)

Seni on erinevaid populatsioone ning nendevaheliste tunnuste erinevusi uurides jõutud arusaamale, et liigisisene varieeruvus suurendab ellujäämist (Laanisto & Hallikma 2016). Sealjuures mõjutades ökosüsteemi aineringeid, liikide levilaid, koosluste dünaamikat, ja veel teisigi ökosüsteemide protsesse. Näiteks hõlbustamist (*facilitation*), mis on suure abiootilise stressiga piirkondades kliimamuutuste seisukohalt eriti oluline. (Laanisto & Hallikma 2016)

Kõik need tegurid võivad omakorda mõjutada ka erinevate organismide liigisisest varieeruvust – siiani on nende faktorite väljaselgitamine edenenud küllaltki vaevaliselt (Albert *et al.* 2011; Laanisto & Hallikma 2016; Siefert *et al.* 2015). Siiski, näiteks parasvöötme poollooduslikes kooslustes mõjutab taimede liigisisest varieeruvust maakasutusest tingitud liikide vaheldumine (Lepš *et al.* 2011). Seda mõttekäiku edasi arendades võib jõuda oletusele, et mida ühtlasem on kliima, seda sarnasem võib olla maaskasutus, ja mida sarnasem on

maakasutus, seda vähem on erinevaid liike, ning sellest tulenevalt on omakorda suurem liigisisene varieerumine.

Kuna seni on uuritud vaid väheseid populatsioone, ja enamasti vaid mõnes üksikus koosluses, on liigisisese varieeruvuse ja selle dünaamika andmeid üsna vähe ning need on piiratud levialade kohta. (Laanisto & Hallikma 2016) Seetõttu on saadud tulemustest liigisisese varieeruvuse seaduspärasid välja lugeda üsna keeruline. Vaja on põhjalikumaid ning laiahaardelisemaid uuringuid suurema või kogu leviala ulatuses kuid ka rohkemate tunnuste suhtes.

Makroökoloogia kujunemisest

Ökoloogia uurimine ei peaks piirduma vaid kohalike ökosüsteemide ning nendes toimuvate protsesside analüüsimisega, vaid võiks arvestada lokaalsete organismide interaktsioonidega ning sealt tulenevate omavaheliste vastastikmõjude avaldumisega globaalsel tasandil. 1989. aastal avaldasid Maurer ja Brown artikli, mainides esmakordselt terminit - makroökoloogia. Makroökoloogia kujunemislugu ei piirdunud vaid bioloogiliste ning evolutsiooniliste teooriate empiirilisel edasiarendusel, vaid mõttekäiku kaasati ka erinevaid bioloogilise organiseerituse tasemeid ja füüsikalisi aja-ruumi skaalasid. Ökoloogiale hakati lähenema füüsika ja matemaatilise statistika suunast. Kvantitatiivsete näitajate nagu üksikisendi kaalu, populatsiooni tiheduse, suuruse, kuju ja geograafilise areaali põhjal prooviti leida organismide ressursijaotuse (ruum, toit) tekkemehhanisme ning seoseid keskkonnaga. Samuti leiti seoseid kohalike populatsioonide levila ja globaalsete protsesside (koloniseerimine, väljasuremine) vahel. Tõllal uuriti makroökoloogia raames populatsioonidünaamikat eelkõige lindude ja selgroogsete näitel. (Brown 2019, Laanisto & Pärtel 2019)

McGill (2019) on pakkunud välja makroökoloogia definitsiooniks teaduse, mis on formeering paljudest ökoloogilistest olenditest, siinkohal koosnedes omakorda väiksematest osakestest, eesmärgiga moodustada ühine tervik. Siiani on teaduskirjanduses raskusi makroökoloogia piiritlemisega, justkui on midagi aga mis täpsemalt? (McGill 2019)

Makroökoloogiat on ka biogeograafiaga koos või ühe ja sama asjana käsitletud. Nende erinevus seisneb algselt biogeograafia - kui kirjeldava teaduse tõlgendavaks üleminekul, mille muundumisega on kaasnenud nimevahetus. Tõlgendused said vajalikuks, kui andmeid oli piisavalt palju ning neis oli vaja seaduspärasusi leida. (Laanisto & Pärtel 2019).

Nüüdseks on aga makroökoloogias eristunud peamiselt kaks suuremat koolkonda: suureskaalaline - holistlik ökoloogia ning reduktsionistlik. Siingi ei osata täpseid piire määrata isegi skaalade puhul. Kas suureskaalaline makroökoloogia tähendab siis, et nii ajalis-ruumiline kui ka taksonoomiline dimensioon on suur, või ainult osa neist? Siiani on kokkuleppeliselt

suureskaalaliseks loetud juba eksperimente, milles piisab kui vaid üks teguritest on laiaulatuslik. Senimaani on aga suureskaalaliste eksperimentide osakaal vähem kui 5% kõikidest ökoloogilistest uurimistöödest. Suureskaalalised uuringud on olnud seni pigem geograafide, paleontoloogide ja klimatoloogide pärusmaa kui bioloogide või ökoloogide. Levinum ning lihtsam on olnud lokaalsete reduktsionistlike analüüside teostamine, näiteks ühe populatsiooni piires. (McGill 2019; Laanisto & Pärtel 2019)

Seniste ökoloogiliste katsete piiravaks faktoriks on erinevate teooriate must-valgelt nägemine ja nende eraldatus, mitte nende kooskäsitlemine. Lähenetakse kas vaid reduktsionistlikust vaatepunktist või kõikehõlmava globaalse skaala holistiliselt seisukohalt, arvesse võtmata lokaalseid protsesse. (McGill 2019) Parimad tulemused saaks mõlema vaatega samaaegselt arvestades. Arvestatavaid tegureid oleks küll palju ning ajakulu suur, kuid tulem saaks objektiivsem ning annaks detailsema ülevaate. Raskusi võib tekkida andmerohkuse tõttu saadud tulemuste põhjal üldistuste tegemisega või suurema mõjuteguriga protsesside väljaselgitamisega ja nende osakaalude eristamisega vähemolulistest (McGill 2019).

Makroökoloogiliste uuringute seas on viimasel ajal meetodikateks olnud just metaeksperimentid ja -analüüsid. Need kujutavad endast samaaegselt maailma erinevates kohtades täpselt samade meetoditega samade asjade uurimist. Algselt tehti neid analüüse kirjanduse põhjal, koguti andmeid sarnaste uuringute kohta ning selle põhjal tehti üldistused. Nüüd ei tehta mitte ainult meta-analüüse vaid ka -eksperimente. (Laanisto & Pärtel 2019)

Globaalsed meta-uuringud taimepopulatsioonides

Tänapäeval vajab keskkonnaprobleemide lahendamine globaalset lähenemist, mis nõuab rahvusvahelist koostööd - sh eksperimentaalsel tasandil (McGill 2019). Tehnoloogia arenguga on küll vaatluste ja nendepõhiste andmetöötluste osakaal suurenenud, kuid laiaulatuslike uuringute haldamiseks on väljatöötatud meta-eksperimentaalne süsteem. Meta-uuringud on ökoloogias suhteliselt uus nähtus ning intensiivsemalt kasutusel olnud pea kakskümmend aastat. (Fraser *et al.* 2014) Säärased uuringud võimaldavad kvantitatiivset ülevaadet saadud andmekogust, nendest kokkuvõtteid teha ja suurtest andmehulkadest mustreid ja seoseid leida. Varem kasutati meta-analüüse suurusjärgus 60-aasta jooksul kogutud andmete läbitöötamiseks (O'Rourke 2007). Nüüdisaegsed andmestikud on aga tunduvalt lühema aja jooksul kogutud ning kordades suurema mahuga, vajades põhjalikku statistilis-matemaatilist analüüsi. Meta-katsetega saab taimede puhul uurida näiteks niitmise mõju taimede tunnustele, produktiivsuse ja mitmekesisuse - ning liigi leviku ja mitmekesisuse seoseid. (Fraser *et al.* 2014) Viimaseid uuritakse ka antud töö raames tutvustatavas globaalses projektis, millest tuleb juttu edaspidi.

On pakutud välja mõningad kriteeriumid, millele meta-eksperimendid peavad vastama:

- *Esiteks*, eksperimendil olgu selgelt piiritletud hüpotees ja seda olgu võimalik samadel tingimustel uurida erinevates kohtades.
- *Teiseks*, globaalne lähenemine globaalsetele probleemidele, ehk katsealad peab olema üleilmselt piisavalt arvukalt, et nende põhjal teha adekvaatseid üldistusi (praegu kipuvad enamik alad paiknema Põhja-Ameerikas ning Euroopas).
- *Kolmandaks*, on oluline sama protokoll ja metodoloogia järgimine iga katse puhul.
- *Neljandaks*, andmete kogumine ja töötlus peavad olema standardiseeritud, et vähendada eksitavaid tulemusi.
- *Viiendaks*, andmete jagamine ja teadlaste üksmeel nende jagamises.

Lisaks eelmainitule on pakutud ka kolm lisakriteeriumi, millega võiks meta-eksperimenti läbi viies arvestada – enam-vähem üheaegselt andmete kogumine, võimalikult madalad kulud seda tehes, ja mitme töörühma osalemine ühes uuringus, asudes mitmes erinevas maailma paigus. (Fraser *et al.* 2014)

Meta-uuringute üheks puuduseks on kõikide katsete kaasamine analüüsiprotsessi. Peamised vead tekivad mõõtmistõid teostades ning katse metodoloogias. Seetõttu on oluline jätta välja metodoloogiliselt vigased uuringud ning ühtlustada mõõtmisüsteem. Üheks piiravaks teguriks on aeg - hilisem analüüsi läbiviija ei pruugi täpselt teada eelmiste katsete detaile ning on sunnitud puuduolevat interpreteerima või välja jätma. Ruumiliste ja geograafiliste vigade vähendamiseks kasutatakse enne andmete kogumist kindlat reeglistikku. Et katsed oleksid võimalikult analoogsed ning erinevused maailma eri paigus katsete läbiviimisel väikesed, pannakse paika ühine protokoll, millest kõik uurimisrühmad kogu katse kestel kinni peavad. (Fraser *et al.* 2014)

Praegu on aktuaalsed ülemaailmseid lahendusi nõudvad keerukad küsimused nagu globaalsed kliimamuutused, invasiivsed võõrliigid, elupaikade fragmenteerumine ja häbumine, bioloogilise mitmekesisuse kadu. Eelmainitud probleemid vajavad standardiseeritud globaalsetid uuringuid või vähemalt kliimavõõrliikide või laiuskraadide mastaabis. Sääraste paralleelselt toimuvate üleilmsete keskkonna-alaste uuringute eeliseks on nende eksperimentide analoogiast tulenev täpsus. Logistiliselt ning ökonoomselt on samuti etem mitme eri paigus asuva töörühmaga sama nähtust uurida, kui igale poole personaalselt või oma töörühmaga kohale sõita. (Fraser *et al.* 2014)

Kui varasemalt olid meta-uuringutes vähesed katsealad väikestel areaalidel, siis nüüd on korraldatud mõningad suuremad projektid. *International Tundra Experiment* (ITEX) oli projekt, mida alustati 1994-aastal ning mille raames uuriti globaalsetid kliimamuutuseid ja nende mõju taimkattele. Selles projektis osales toona 10 riiki ning Arktika tundras (sest muutused mõjutavad eelkõige kõrgemaid laiuskraade) paiknes 26 katseala. Kõik katses osalenud taimeliigid reageerisid soojenemisele muutustega biomassis või fenoloogias (aastaajalised arengu reeglipärasused). ITEX'i tulemused näitasid, et meta-eksperimendid pole olulised ainult

ökoloogiliste mustrite ja protsesside tõlgendamisel, vaid pikaajalised mitme-piirkonnalsed uuringud on vajalikud nägemaks ajas toimuvaid muutuseid ja erinevusi ökosüsteemide tasandil. Nüüdseks on katsealaid 46. (Swiss Federal.. 2018) Projekt *Nutrient Network* (NutNet) loodi selleks, et globaalsel tasandil eutrofeerumise mõjusid rohumaadele uurida. See projekt loodi, sest puudus piisav andmestik maismaa ökosüsteemides meta-analüüside läbiviimiseks. (Fraser *et al.* 2014)

Antropogeensed tegurid on nüüdseks ümbritsevat keskkonda mõjutanud niivõrd suurel määral, et üksikul teadlasel ega isegi ühel töörühmal pole võimalik makroökoloogilistele küsimustele ühe või mõne lokaalse uuringu põhjal vastuseid leida, vaja läheb globaalset koostöövõrgustikku. (Fraser *et al.* 2014)

PLANTPOPNET PROJEKT JA SELLE TEOREETILISED ALUSED

Praegu ja lähitulevikus asetleidvate globaalsete kliimamuutuste tagajärjel on ees ootamas drastilised muutused praegustes taimepopulatsioonides. Nii nende kasvus, levikus, arvukuses ning ellujäämuses üldse. (Pereira *et al.* 2010; Laanisto & Hallikma 2016). Üldistavate järelduste tegemiseks taimede populatsioonidünaamika kohta on seni kogutud andmed küllaltki puudulikud nii ruumilises kui ka ajalises skaalas - uuritud on eelkõige lokaalsel tasandil toimuvaid lühiajalisi muutusi populatsioonides (Franklin *et al.* 2016). Sestap võeti kliimamuutustest tingitud populatsioonidünaamika protsesside ja mehhanismide globaalsel skaalal väljaselgitamise mudelorganismiks süstlehine teeleht (*Plantago lanceolata*), mille populatsioone mõjutavaid tegureid ajas ja ruumis uuritakse tervet maailma hõlmava meta-eksperimenti abil.

Projekt kannab nime **Plant Population Network: A Spatially Distributed Model System for Population Ecology** (edaspidi: PlantPopNet; <https://www.plantpopnet.com/>), ja selle raames on püstitatud neli peamist uurimisküsimust, millele lisaks uuritakse kõrvalkatsete näol jooksvalt teisi huvipakkuvaid või esilekerkivaid aspekte. *Esiteks* uuritakse kuidas keskkond ja biotilised tegurid mõjutavad populatsiooni püsijäämist või väljasuremist. *Teiseks*, kuidas keskkond mõjutab globaalseid eluslooduse mustreid. *Kolmandaks*, milline on demograafia roll funktsionaalsete tunnuste kujunemisel, ja kuidas demograafia ja taimede funktsionaalsed tunnused varieeruvad süstlehise teelehe looduslikes ja mittelooduslikes (tegemist on kosmopoliitselt levinud ja introductseeritud võõrliigiga) populatsioonides.

Praegu osaleb projektis kogu maailmas 53 uurimisala (info projekti kodulehelt), mis paiknevad valdavalt Euroopas, Põhja-Ameerikas ja Austraalia kaguosas. Projekt laieneb igal aastal, ja loodetavasti liitub sellega uurimisalasid ka seni katmata piirkondadest. Katses osaleb mitmeid ülikoole USA-st (Tufts University, University of Virginia, Louisiana State University), Trinity College Iirimaalt, Sheffield University Inglismaalt, University of Sidney, István University Ungarist, Hispaaniast Instituto Pyrenaico de Ecología ja University of Spain ning University of Helsingi Soomest.



Joonis 1. PlantPopNet projekti katsealad. (Projekti koduleht)

Projektis kasutatava mudelorganismi - *Plantago lanceolata* - kirjeldus

Iminõgeselaadsete seltsi (*Lamiales*) ja teeheheliste (*Plantaginaceae*) sugukonda kuuluv taimeperekond *Plantago* ehk teeleht hõlmab endas ligi 200 taimeliiki, kõik neist rohttaimed, enamasti püsikud. Ühes alamliikide ja muude liigisisete üksustega kokku sisaldab teelehe perekond 483 taksonit üle kogu maailma (Tutel *et al.* 2005).

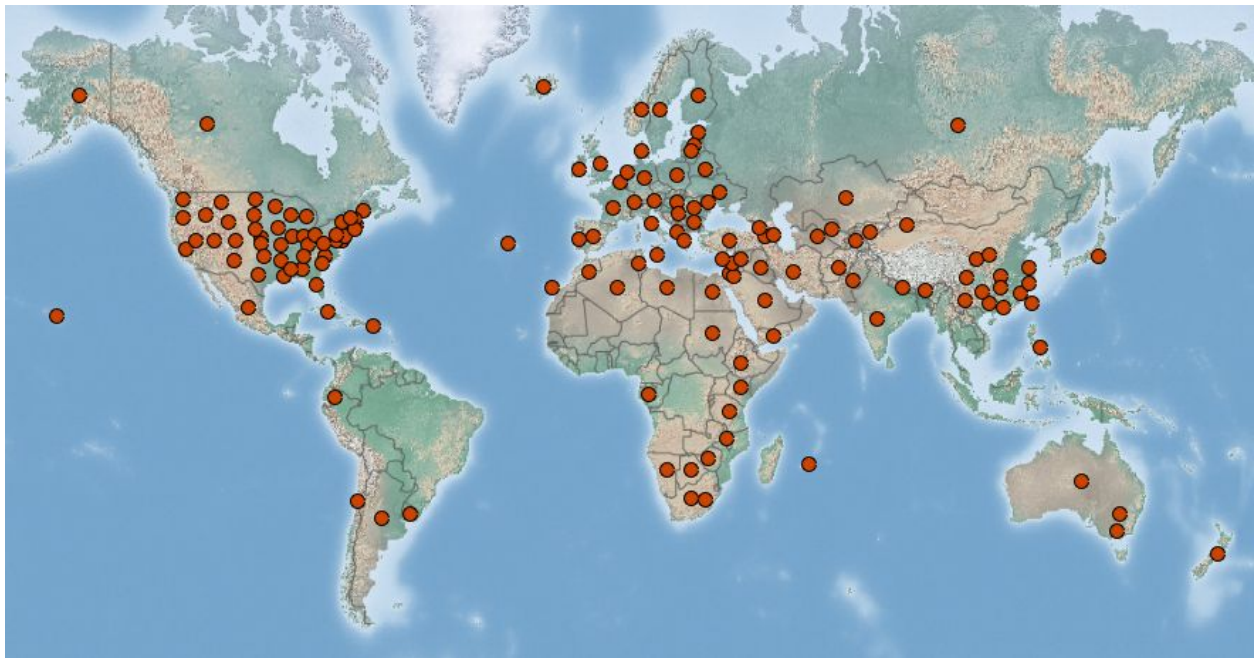
Süstlehine teeleht (joonis 1.) on 15-50 cm kõrgune mitmeaastane rohttaim. Eestis tavaline, esinedes looduslikult peamiselt niitudel (Kukk ja Kull 2005). Lehed on kitsad, enamasti kuni 2 cm laiad, teravaservalised ja ebahühtlaselt karvased, olles roodude kohalt paljad. Vili on kaanega avanev kupar või pähkel. Õitsemine toimub Eesti aladel maist juulini, õitsemisaeg varieerub olenevalt areaalist. Õied on valged, pikaraolises lühikeses õisikus. Seemned levivad peamiselt anemohooriaga ehk tuulega, kuid ka putukate abil (CAB International 2018).



SPETSGROBLAD, *PLANTAGO LANCEOLATA* L.

Joonis 2. *Plantago lanceolata*. (Lindman 1905)

Süstlehine teeht kasvab looduslikult Euroopas, Põhja-Aafrikas ning Aasia põhja- ja lääneosas. Introdutseeritud on teda aga pea üle kogu maailma, sealhulgas Austraaliasse, USA-sse kaasa-arvatud Hawaii saartele (joonis 3.). Pea kõikides introdutseeritud piirkondades, välja arvatud Bhutanis, on ta osutunud invasiivseks liigiks. Liik on võimeline hõlpsalt levima ja koloniseerima heade valgustingimustega ning häiringutega alasid. Seetõttu leidub teda Euroopas peamiselt niitudel, kus on taime eluks ja arenguks sobivad keskkonnatingimused. (CAB International; 2018)



Joonis 3. *Plantago lanceolata* levikukaart. (CAB International 2018)

KATSE KIRJELDUS

Katse ülespanek

Katses esinevad *Plantago lanceolata* populatsioonid on osa projektist PlantPopNet. Alates 2015. aasta vegetatsiooniperioodist on võetud proove ligikaudu 50-st populatsioonist, nii taime loodusliku levila aladelt (Euraasia lääneosa parasvööde), kui ka sealt, kuhu taim on võõrliigina levinud või introductseeritud (Austraalia, Uus-Meremaa, Põhja-Ameerika, Jaapan, Lõuna-Aafrika). Proovialade valikul on arvesse võetud piirkonna kliimat, keskkonnatingimusi ja maakasutust. Iga populatsiooni puhul vaadati CliMond'i andmebaasist (www.climond.org) antud piirkonna aasta keskmisi ning hooajalisi temperatuuri, sademete ning niiskuse parameetreid. Hinnati taimkatte katvust neljal juhulikult valitud alal ühe populatsiooni piires. Prooviala vastasnurkades mõõdeti 4 meetri kauguselt taimkatte keskmist kõrgust.

Ala valikul oli oluline, et 100 ruutmeetri suurusel alal oleks vähemalt sada *P. lanceolata* taimeisendit. Sealjuures pidi alale olema tagatud iga aastane juurdepääs ja tagatud madal häiringu- ja vandalismioht. Iga populatsiooni jaoks pandi paika 1-5 transekti, mille maksimumpikkus oli 10 meetrit. Järjestikku asetsevate transektide vaheks jäeti 2 meetrit. Ühel transektil asetses minimaalselt 4 prooviala. 3-meetri täpsusega GPS-iga salvestati transektide asukohad.

Seirati kõiki *P. lanceolata* taimi transekti piires, 0.5 m × 0.5 m suurustel aladel, kuni jõuti vähemalt 100 taimeni ühes populatsioonis. Iga taim on püsिमärgistatud eri numbriga. Märgistuse tingimuseks oli, et see ei kahjusta taime ning silt oleks seal ka järgmisel aastal olemas. Sildid pidid olema vähese keemilise reageerimisvõimega, ega tohtinud eritada pinnasesse toitaineid, toksiine või metallioksiide.

Populatsioonis ära märgistatud taimeisendite mõõtmise käib siis, kui süstlehine teeleht seal populatsioonis parasjagu õitseb või on viljumas. Iga taime puhul loeti kõigepealt rosettide arv, sealjuures iga roseti lehtede arv, samuti mõõdeti iga isendi kõige pikema lehe pikkus ja maksimaalne laius mm-täpsusega.

Iga õitseva taime puhul pandi kirja roseti kõik õitega varred. Üldjuhul moodustab *P. lanceolata* ühe õisiku, kuid esimestel viiel-kuuel lehel ei pruugi see üldse moodustuda. Õisiku pikkus mõõdeti millimeetrites, fenoloogia kirjeldamiseks kasutati kokkulepitud väljendeid - pung, õitsev, arenevate seemnetega, küpsete seemnetega, seemned juba maha pudenenud või seemneteta.

Taime viljakuse hindamiseks mõõdeti igal taimel leiduvate õisikute kogupikkus, mille saamiseks korrutati õite summa iga mõõdetud õisiku pikkusega.

Punga staadiumis õitele määrati sama taime väljaarenenud õite olemasolu korral väärtuseks olemasolevate õite keskmine pikkus. Seda väärtust oli vaja teada, et analüüsida

taimede õitsemise tõenäosust ja taime viljakust. Juhul kui küpsed õied puudusid, arvestati pungade olemasoluga vaid analüüsid, mis käsitlesid õitsemise tõenäosust.

Märgiti üles, kas taimel esines haigusi, ja kui esines, siis kirjeldati selle nähtavaid tunnuseid. Leides väljaspool prooviala samasuguste haigustunnustega taim, võeti sellelt haiguse kindlakstegemiseks paberist ümbrikusse üks haigustunnustega leht.

Herbivooria tunnuste puhul lisati samuti nähtu kirjeldused, võimalusel fotod. Lisati ka see, kui suur osa lehest oli herbivooria tagajärjel mõjutatud. Seemnete kogumiseks võeti väljaspoolt proovialasid viieteistkümnelt taimelt küps õisik.

Uuritava populatsiooni seest, ja ka väljaspool peamisi transekte valiti projekti välitööde esimesel aastal vähemalt 5-meetriste vahedega lisaks 10 taime, millest omakorda 25-st võeti lehe- ja 15-st seemneproovid, mille põhjal hinnati populatsiooni geneetilist mitmekesisust, ja muid molekulaarseid tunnuseid. Selleks kogutud proove hoiustati jahedas ruumis kilekottides ning lehe pindala mõõdeti värskest lehelt. Kogutud lehed kuivatati hiljem 60 kraadi juures ja kaaluti ükshaaval ära (täpsusega 0,1 g), et hinnata nende lehe eripinda (ingl k. *SLA - specific leaf area*).

Seemneid hoiustati laboris toatemperatuuril paberist ümbrikes silikageeliga selleks, et neid hiljem edasises (kasvuhoone) katses kasutada. Seemned ja leheproovid saadeti Iirimaale, PlantPopNet koordinaatorite kätte, kes viisid läbi molekulaarsed analüüsid, ning kasutasid seemneid ka edasistes eksperimentides..

Iga-aastane seire

Katse ülespanekule järgnevatel aastatel on plaanis jälgida populatsioonide demograafilist dünaamikat. Kord aastas, süstlehise teelehe õitsemise või viljumise ajal vaadatakse isendite ellujäämist - kas eelmistel aastatel markeeritud isend on alles või hävinud. Märgitakse üles, kas on toimunud fenotüübilisi muutuseid, esinenud kloonaset või sugulist paljunemist, kas mõni taim on mujalt juurde tulnud. Iga roseti puhul loetakse uuesti lehtede arv ning suurus, samuti kloonide puhul.

Taimekooslusest tehakse pealtvaates foto, tehes kindlaks, et 0,5 m × 0,5 m ala jääb üleni fotol näha. Võimaluse korral jäetakse prooviala märgistus fotol nähtavale. Fotot kasutatakse hiljem taimkatte dokumenteerimiseks ning hilisemate külastuste korral detailide võrdluseks.

Määratakse uuesti taimeruutude katvus protsentides. Kas alal esines kive või urge, sealjuures jättes välja need, mis on taimkatte all peidus. Protsentuaalselt on vaja hinnata taimestikku, kus esinevad rohunid, sealhulgas liblikõielised, ja eraldi ka *P. lanceolata* katvus; kui palju katab ruudust kõdu. Eraldi hinnata kohalike soontaimede ja võõrliikide protsentuaalset jaotust. Märkida üles puude ja põõsaste proovialale tekitatava varju protsent. Mõõta iga taimeruudu kahest nurgast taimkatte keskmine kõrgus 1- või 2-meetrist vertikaalset Robel'i posti

kasutades: nelja meetri kauguselt vaadelda vegetatsiooni ning kirja pandi kõrgeim punkt, mis oli taimkattega kaetud. Kui posti oli osaliselt näha, siis pandi kirja kõrgus mis jäi täiesti taimede varju.

Lisaeksperimendid

Sedasorti suurte eksperimendivõrgustike puhul on võimalik viia läbi ka lühemaajalisi kõrvalprojekte ja lisaeksperimente (ingl k. *add-on projects/experiments*), kuna ulatuslik võrgustik võimaldab koguda väga spetsiifilist taustainfot uuritavate populatsioonide kohta, või viia läbi vaatlusi ja eksperimente, mille fookus on projekti peamistest eesmärkidest pisut kõrval. Näiteks PlantPopNeti raames on juba toimunud või käimas lisaeksperimendid, kus uuritakse *P. lanceolata* eri populatsioonide putukherbivooriat, oksüdatiivset stressi taimeisenditel, kaitseainete olemasolu ja funktsiooni süstlelise teehe seemnetel, mükoriisasümbioosi uuritavates populatsioonides, samuti tolmeldajate mitmekesisust.

Eesti osalus PlantPopNet projektis

Eesti teadlased osalevad PlantPopNeti projektis kolme uurimisalaga, mis on olnud seire all kohe projekti algusest saati, alates 2015. aasta suvest:

- **Elva** - aruniit Elva lähedal, koordinaator: Meelis Pärtel, TÜ
- **Allika** - aruniit Lihula lähedal, Penijõel, koordinaator: Aveliina Helm, TÜ
- **Küünimetsa** - aruniit Karula rahvuspargis, Kaika külas, vana talumaja maadel olev karjamaa, koordinaator: Lauri Laanisto, EMÜ

KOKKUVÕTE

Ökoloogiliste teaduste arengu kujundajateks on olnud mitmed erinevad teooriad ja teadused. Alustades loomade populatsioonide uuringutest ning lõpetades füüsika seaduspärasuste rakendamisega taimepopulatsioonide uurimises. Taimede populatsiooniökoloogiliste teadustööde eesmärgiks on olnud tõlgendada ja seostada taimkattes esinevaid dünaamilisi mustreid nii ajas kui ka ruumis. Sessiilse eluvormi, vegetatiivse paljunemise ja kõrge plastilisuse tõttu kasutatakse neid mudelorganismidena uurimaks keskkonnategurite mõjusid - nii lühiaegsetes katsetes kui ka pikemas ajajärgus. Oluline on kindlaks teha millised keskkonnafaktorid taimi mõjutavad ja kui suurel määral. Taimede püsijäämine sõltubki eelkõige nende plastilisusest ning olemasolevate metapopulatsioonide elujõulisusest.

On leitud, et liigisisese varieeruvuse osakaal on kuni $\frac{1}{3}$ koosluse funktsionaalsete tunnuste varieeruvusest, seega on populatsioonisisised ja just tunnustepõhised uuringud tegelikult sama olulised kui populatsioonidevahelised. Varasemalt uuriti seda kõike eelkõige lokaalsel tasandil, mis on siiski üsna piiratud lähenemine. Liigisisese varieerumise arvessevõtt teaduslikes uuringutes on varasemaga võrreldes veidi suurenenud. Kaasa on aidanud makroökoloogia kujunemine, mis on teadlasi viinud reduktsionistlikust teadustööst pea kõikehõlmavani. Lihtsustades sellega globaalsel tasandil avalduvate protsesside mõistmist ning ülemaailmsetele eesootavatele keskkonnaprobleemidele lahenduste leidmist.

Nüüdse tehnoloogia ja andmetöötuse arengu abil on võimalik läbi viia globaalsel skaalal makroökoloogilisi meta-eksperimente nagu seda on PlantPopNet'i projekt. Sellised projektid aitavad leida korrapära ja välja töötada lahendusi populatsiooniökoloogias valitsevatele probleemidele ja küsimustele, olgu siis lokaalsel või globaalsel tasandil. Projekt uuribki taimepopulatsioonide püsijäämist, demograafiat ning looduslike ja võõrliikide funktsionaalsete tunnuste erinevusi.

Erinevate uuringute tulemustest on välja tulnud maakasutuse muutustest tulenev taimekoosluste vaheldumine, mis muutuvates kliimatingimustes mõjutab aja jooksul taimede funktsionaalsete tunnuste kujunemist. Selle tagajärjel suureneb loodusliku valiku surve mitte ainult liikidevaheliselt vaid eelkõige liigi siseselt. Kohalike populatsioonide levila on seotud nii globaalsete koloniseerimiste ja väljasuremistega.

Läbivaks edasiviivaks jõuks teaduses on igasugune koostöö, olgu selleks makroökoloogia liitmine meta-eksperimentidega, statistiliste meetodite rakendamine bioloogias reeglipärade leidmiseks või tööühmad tegelemas ülemaailmselt samade uurimisküsimustega. Meta-uuringud võimaldavad leida keskkonnamõjude seoseid liigi levikuga. Arvestades eelseisvate keskkonnamuutustega on vaja teha üldistavaid järeldusi taimepopulatsioonide dünaamika kohta, selgitades välja kliimamuutustest tingitud protsessid taimekooslustes. Siinkohal on üheks

lahenduseks globaalne PlantPopNet'i meta-eksperiment, mille mudelorganism *P. lanceolata* on kosmopoliitse levikuga. Säärane lai areaal võimaldab leida projekti raames kogutud andmete põhjal leida vastused püstitatud küsimustele.

Tulevikus on kavatsus läheneda projektile analüütilisest küljest ning samuti lisaeksperimentidest osa võtta, uurida sealjuures, lõivsuhteid, mükoloogilisi interaktsioone või entomoloogia mõju antud katseala taimedele.

SUMMARY

Several theories and sciences have helped to shape ecology to what is today. Starting with animal researches and finishing with transferring the laws of physics - when it comes to analyzing plant populations. Main goal for the studies in plant population ecology has been to find patterns and influences in dynamics through time and space. Plants are used as model organisms in environmental studies due to their sessile life forms, vegetative reproduction and high plasticity. It applies both in short-term and long-term experiments. It is important to find out which environmental factors influence plants and how big is the impact. Survival of plants depends on their plasticity and on viable metapopulations.

Studies have shown that intraspecific traits make about one third of community's functional traits. This is why intraspecific researches are just as important as studies in interspecific variation.

Previously a lot of experiments were made on a local scale, which has its limitations. Therefore intraspecific traits are being studied more. A helpful link here has been the development of macroecology, which has taken scientists from reductionist approach to a holistic one. Furthermore thanks to holistic approach it is easier to understand global processes and to find solutions for comprehensive environmental problems.

Technology and data processing have gone through a major improvement and it is possible to conduct global macroecological meta-analyses - such as PlantPopNet project. Such projects give overview of data and help finding solutions for questions in population ecology, be that on local or global scale. PlantPopNet project researches survival of plant populations on global scale, their demography and differences of functional traits in native and non-native plants.

Local populations and their dispersal is in relation to global colonization and extinction processes. Several studies have shown that plant communities fluctuate due to changes in land use which affects their functional traits. This is particularly important in rapidly changing climate, because it leads to not only interspecific but also to bigger intraspecific selection pressure.

Collaboration in sciences and in general has huge constructive influence. In this case be that macroecology and meta-analyses; applying statistical methods to find patterns in biology. Or having workgroups co-operate all over the globe.

Meta-analyses enable finding correlations between environmental impacts and species dispersal mechanisms. Scientists need to find patterns and correlations in plant population dynamics considering forthcoming drastic environmental changes which intensify under ongoing climate changes.

One solution is studying these processes with global meta-experiments, such as PlantPopNet. It uses a model organism - *Plantago lanceolata*, for its widespread dispersal. Wide area and meta-analyses allow finding answers to several questions in population dynamics.

In the future analytical approach is necessary in this project. There are several add-on experiments such as mycolocial interactions, pollinators and several others, which could give a lot of insight into the depths of plant populations and their dynamics on both local and global scale.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Albert, C.H., Grasseina, F., Schurrd, F.M., Vieilledente, G., Violle, C.** (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plantecology? – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. Vol. 13, No. 3, 217–225.
- Brown, J.H.** (2019). The genesis of macroecology: In memory of Brian Maurer. – *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 28, No. 1, pp. 4-5.
- CAB International. (2018). Detailed coverage of invasive species threatening livelihoods and the environment worldwide. *Plantago lanceolata* (ribwort plantain). – *Invasive Species Compendium*. [veebileht]
<https://www.cabi.org/isc/datasheet/41813> (18.05.2019)
- De Kroon, H., Huber, H., Stuefer, J. F., & Van Groenendael, J. M.** (2005). A modular concept of phenotypic plasticity in plants. – *New phytologist*. Vol. 166, No. 1, pp. 73-82.
- Ellstrand, N. C., & Roose, M. L.** (1987). Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. – *American Journal of Botany*. Vol. 74, No. 1, pp. 123-131.
- Franklin, J., Serra-Diaz, J. M., Syphard, A. D., & Regan, H. M.** (2016). Global change and terrestrial plant community dynamics. – *Proceedings of the National Academy of Sciences*. Vol. 113, No. 14, pp. 3725-3734.
- Fraser, L. J., Henry, A. L. H., Carlyle, C. N., White, S. R., Beierkuhnlein, C., Cahill, J. F. Jr., Casper, B. B., Cleland, E., Collins, S. L., Dukes, J. S., Knapp, A. L., Lind, L., Long, R., Luo, Y., Reich, P. B., Smith, M. D., Sternberg, M., Turkington, R.** (2013). Coordinated distributed experiments: an emerging tool for testing global hypotheses in ecology and environmental science. – *Frontiers in Ecology and the Environment*. Vol. 11, No. 3, pp. 115-168.
- Gibson, D. J.** (2015). *Methods in Comparative Plant Population Ecology*. Oxford: Oxford University Press. 298 p.
- Harper, J. L.** (1977). *Population Biology of Plants*. London; New York: Academic Press. 892 p.
- Hubbell, S. P.** (2005). Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. – *Functional ecology*. Vol. 19, No. 1, pp. 166-172.
- Kukk, T., Kull, T.** (2005). Eesti taimede levikuatlas. Atlas of the Estonian flora. Tartu: Eesti Maaülikool Põllumajandus- ja keskkonnainstituut. 528 lk.
- Laanisto, L., Hallikma, T.** (2016). Taimede liigisisesest varieeruvusest ja selle modulaarsusest. – *Schola Biotheoretica XLII. Elu varjatud mustrid*. Tartu: Sulemees, lk 71-115.
- Laanisto, L., Pärtel, M.** (2019). Makroökoloogia – mis see on, kust ta tuleb ja kuhu läheb? – *Schola Biotheoretica XLV. Biogeograafia*. Tartu: Sulemees, lk 31-43.

- Lindman, C. A. M.** (1905). Bilder Ur Nordens Flora. Montana: Kessinger Publishing. *Plantago lanceolata*.
- McGill, B. J.** (2019). The what, how and why of doing macroecology. – *Global Ecology and Biogeography*. Vol. 28, No. 1, pp. 6-17.
- O'Rourke.** (2007). A Historical Perspective of Meta-Analysis: Dealing Quantitatively With Varying Study Results. *Journal of the Royal Society of Medicine*. Vol. 100, No. 12, pp. 579-582.
- Pereira, M. H., Leadley, P. W., Proenca V., Alkemade, R., Scharlemann, J. P. W., Fernandez-Manjarrés, J. F., Araújo, M. B., Balvanera, P., Biggs, R., Cheung, W. W. L., Chini, L., Cooper, D.H., Gilman, E.L., Guénette, S., Hurtt, G. C., Huntington, H. P., Mace, G. M., Oberdorff, T., Revenga, C., Rodrigues, P., Scholes, R. J., Sumaila, U. R., Walpole, M.** (2010). Scenarios for Global Biodiversity in the 21st Century. – *Science*. Vol. 330, No. 6010, pp. 1496-1501.
- PlantPopNet. (s.a). A Spatially Distributed Model System for Population Ecology. [veebileht]
<https://www.plantpopnet.com/home> (20.03.2019)
- Schlichting, C. D.** (1986). The Evolution of Phenotypic Plasticity in Plants. – *Annual review of Ecology and Systematics*. Vol. 17, pp. 667-693.
- Schwerdtfeger, Fritz** (1963). Ökologie der Tiere: Ein Lehr- und Handbuch in 3 Teilen. Bd. 1: Autökologie: Die Beziehungen zwischen Tier und Umwelt. Hamburg: P. Parey.
- Siefert, A., Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C. H., Taudiere, A., Fajardo, A., ... & de L. Dantas, V.** (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. – *Ecology Letters*. Vol. 18, No. 12, pp. 1406-1419.
- Sutherland, W. J., Freckleton, R. P., Godfray, H. C. J., Beissinger, S. R., Benton, T., Cameron, D. D., ... & Hails, R. S.** (2013). Identification of 100 fundamental ecological questions. – *Journal of ecology*. Vol. 101, No. 1, pp. 58-67.
- Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL.** International Tundra Experiment ITEX. [veebileht]
<https://www.wsl.ch/en/projects/tundra-experiment.html> (20.05.2019)
- Tutel, B., Kandemir, I., Kus, S., Kence, A.** (2005). Classification of Turkish *Plantago* L. species using numerical taxonomy. *Turk. J. Bot.*, 29, pp. 51-61.
- Walbot, V.** (1996). Sources and consequences of phenotypic and genotypic plasticity in flowering plants. – *Trends in Plant Science*. Vol. 1, No. 1, pp. 27-32.

