



Skillnader i inomartsvariation i morfologiska karaktärer av *Empetrum hermaphroditum* mellan habitat

Differences in intraspecific variation in morphological characters of *Empetrum hermaphroditum* between habitats

Caroline Jelk

Fakulteten för hälsa, natur- och teknikvetenskap

Biologi

Grundnivå 15 hp

Handledare: Lutz Eckstein

Examinator: Larry Greenberg

2017-06-08

Löpnummer: 17:114

Abstract

This study is based on data of a previous study investigating whether snow depth affects average growth and reproduction of *Empetrum hermaphroditum* over a latitudinal and climatic gradient (Bienau et al. 2014). I tested the effects region and snow depth on intraspecific variation of growth-related variables instead, to clarify whether the species has the potential to cope with changes in snow depth and increased growing season in the future. Earlier research results led to the hypothesis that intraspecific variation depends on resources in the habitat and raises the question of whether there is higher variation in *Empetrum* in favorable habitats such as birch forests and habitats with deep snow cover than in adverse habitats such as those with a shallow snow cover. My analyses suggest that there were significant differences in variability between habitats in some morphological characters. However, not all of these characters follow the expected pattern that the favorable habitats would have a greater variety. Overall, significant differences were found in variation in the length of the main and the lateral shoots, leaf vitality on the main shoots and the dry weight of the stem. These results imply that the above hypothesis is correct for some growth-related variables.

Sammanfattning

Data i denna studie är baserad på en tidigare studie som undersökt om snödjup påverkar medelvärdet för tillväxt och reproduktion hos *Empetrum hermaphroditum* över en latitud- och klimatgradient (Bienau et al. 2014). Jag testade effekterna för region och snödjup på intraspecifik variation av tillväxtrelaterade variabler istället, för att klargöra om arten har möjlighet att klara av förändringar i snödjup och ökad växtsäsong i framtiden. Tidigare forskning menar att inomartsvariation beror på resurser i habitatet och väcker frågeställningen om det är större variation hos *Empetrum* i gynnsamma habitat som björkskog och habitat med tjockt snötäcke än i ogynnsamma habitat som de med tunt snötäcke. Vid analys av tidigare samlad data fanns signifikanta skillnader i variation mellan habitat i några morfologiska karaktärer. Däremot är det inte alla dessa karaktärer som följer det förväntade mönstret om att de gynnsamma habitatet skulle ha större variation. Sammantaget visade analysen signifikant skillnad rörande huvudskotten och sidoskottens längd, levande blad på huvudskotten och torrvikten på stammen. Dessa resultat medför att hypotesen stämmer för några tillväxtrelaterade variabler.

Inledning

Global klimatförändring med ett varmare klimat som följd orsakar påfrestningar på alpina arter då de tvingas till högre latituder och höjder, fysiologisk eller genetisk anpassning (Crawford, 2008). Stor genetisk variation och växters förmåga att anpassa sig inom populationer är ett vinnande koncept för att överleva i en förändrad miljö (Jump et al. 2009, Crawford, 2008, Matesanz et al. 2010, Lemke et al. 2012). Med ett varmare klimat följer förändringar i snömängd och växtperiod och genom att titta närmare alpina växters anpassningsförmåga får vi mer kunskap kring vad det kan innebära för känsliga arktiska ekosystem. Nordlig kråkbär (*Empetrum hermaphroditum*), med brett habitatregister och dominant marktäckare i subarktiska områden är en nyckelart för studier kring detta.

Data i denna studie är baserad på en tidigare studie som undersökt om snödjup påverkar medelvärdet för tillväxt och reproduktion hos *Empetrum hermaphroditum* över en latitud- och klimatgradient (Bienau et al. 2014). Detta har man gjort genom att studera arten i två regioner med olika klimat och inom de regionerna tittat på tre olika habitat med olika snödjup och analyserat medelvärdena av karaktärerna hos plantorna. Skottlängd och biomassa var störst i habitat med mycket snö under vintern, som verkar vara gynnsamma habitat för arten. Tidigare forskning visar hög morfologisk plasticitet hos *Empetrum* (Tybirk et al. 2000) som gör att individer anpassar sig snabbt till nya livsbetingelser men det kan även resultera i att befintliga lokalt anpassade populationer slås ut. Det finns teorier som menar att inomartsvariation beror på resurser i habitatet (Lemke et al. 2012, Lortie and Aarssen, 1996). Gynnsamma habitat ska då visa större variation mellan individer än ogynnsamma habitat. Tidigare insamlad data av Bienau et al. (2014) inbjuder att pröva teorin. Enligt Lemke et al. (2012) så leder fördelaktiga förhållanden till en större fenotypisk variation eftersom sådana förhållanden även gör individerna mer konkurrenskraftiga för andra arter. Ett tjockare snötäcke kan innebära högre näringstillgång och främja tillväxten. Snö ackumulerar atmosfäriskt oorganiskt kväve som blir lättillgängligt under snösmältning i områden med mer snö (Bowman, 1992). Hypotesen är att inomartsvariationen hos *Empetrum hermaphroditum* är större i gynnsamma habitat än i ogynnsamma habitat. Om hypotesen stämmer kan jag förvänta mig att fjällbjörkskog och habitat med djupt snötäcke visar på en större variation mellan individerna inom habitatet och att habitat med tunt snötäcke visar lägre variation. Det mönstret är väntat om det finns signifikanta skillnader mellan habitattyperna. Detta är intressant för att det kan tydliggöra om arten har potentialen att klara förändringar i snödjup och ökad växtperiod i framtiden.

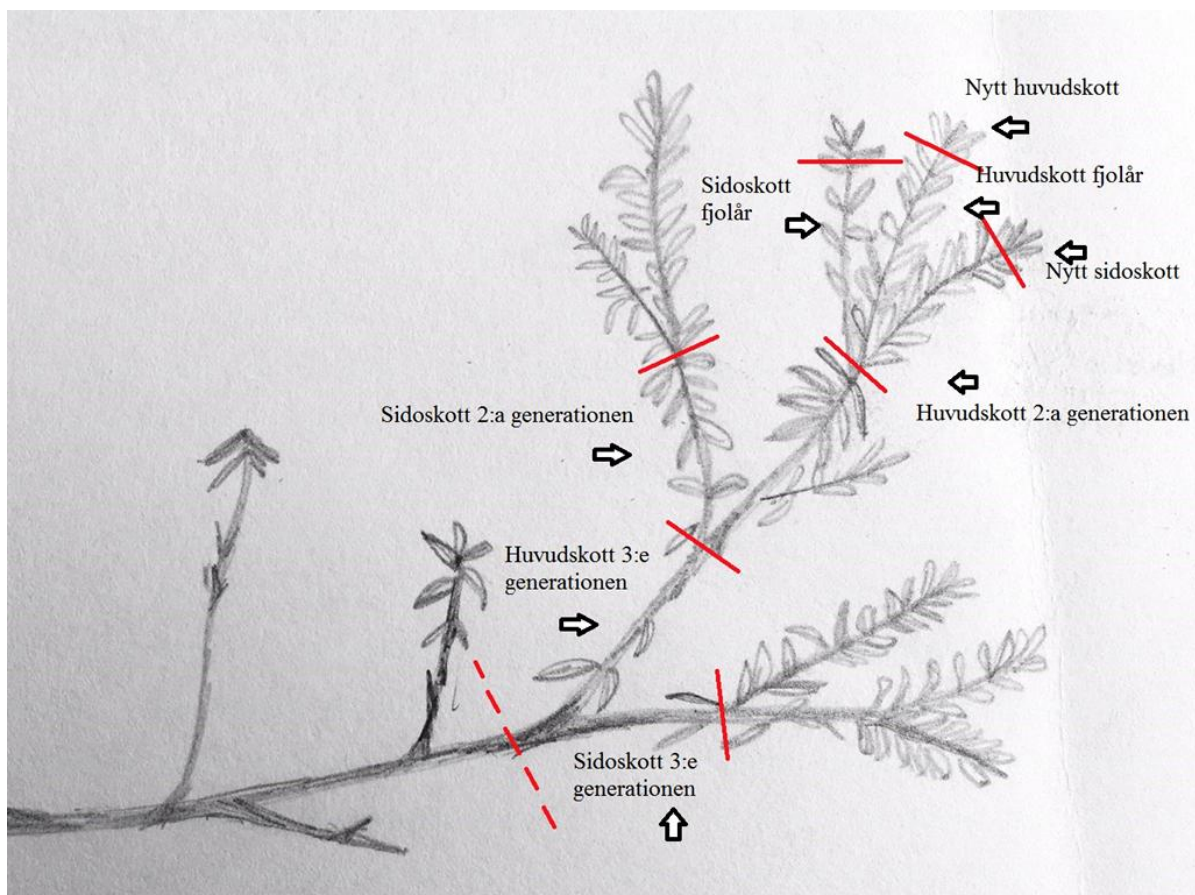
Metod

I denna studie användes och analyserades det dataset som samlades vid studien av Bienau et al. (2014), där data samlats från två olika regioner i norra Sveriges fjällområde, ungefär 68 °N. Områdena Abisko och Vassijaure, som ligger ca 2,5 mil ifrån varandra, skiljer sig trots sin närhet geografiskt, genom klimatet i regionerna. Abisko har subkontinentalt klimat medan Vassijaure har suboceaniskt klimat med närapå tre gånger så mycket nederbörd (Bienau et al. 2014) och tillsammans täcker de subalpin till lågalpin zon. Ursprunglig data insamlades i tre olika habitat med tre olika snödjup i dessa två olika regioner.

- Björkskog; Subalpin fjällbjörkskog, (*Betula pubescens ssp*) med tjockt snötäcke
- Tjockt snötäcke; Alpin tundra med djupt snötäcke, vindskyddade sänkor i låg fjällhed med lång och tät dvärgbjörk (*Betula nana*)
- Tunt snötäcke; Alpin tundra med tunt snötäcke, vindexponerade ryggar i låg fjällhed

Under juni 2012 mättes 10 stycken provrutor ut i måtten 1 x 1 m i varje habitattyp och i varje provruta togs 3 individer av *Empetrum* ut och samlades in. Mätningar och registrering gjordes enligt Stevtsova et al. (1997) (fig. 1) på de fyra senaste generationerna av skott för att sedan bortse från data från samma år som informationen samlades in. Detta på grund av olika perioder av datainsamling. De olika karaktärer som mättes och registrerades specificeras i tabell 1.

För att se signifikanta skillnader mellan habitat användes statistikprogrammet R (R Development Core Team, 2013). Där beräknades ett tvåvägs ANOVA som statistisk modell med region som slumpfaktor och habitat som fast faktor för att se om det fanns signifikanta skillnader mellan habitat och även jämföra i vilka par av habitat som hade skillnader. Om signifikanta skillnader visades så testades parvisa jämförelser mellan habitaterna med least square means. De två regionerna användes som slumpfaktor och för att bättre kunna generalisera resultaten. Inomartsvariationen i olika karaktärer representerades genom att beräkna variationskoefficienten (CV). Sedan gjordes en analys av hur medelvärdet av CV skiljer sig för individernas karaktärer mellan de olika habitaterna. En litteraturstudie över tidigare forskning gjordes och tillsammans med resultatet av den statistiska analysen sen kunnat svara på min frågeställning.



Figur 1. Visar tillväxt av *Empetrum hermaphroditum* och dess mätta och registrerade och generationer skott.

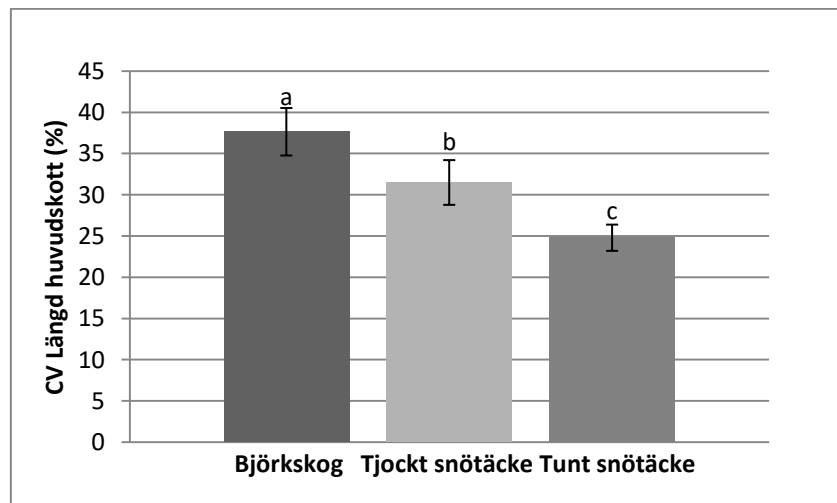
Resultat

Slumpfaktorn, regionerna Abisko och Vassijaure visade ingen signifikant skillnad mellan habitat i någon av variablerna.

Tabell 1. Individernas karaktärer och observerade årsskott. Lägsta och högsta CV för varje karaktär i alla tre habitatyper. "ns" visar ingen signifikant skillnad mellan habitat. ** visar signifikant skillnad mellan habitat.

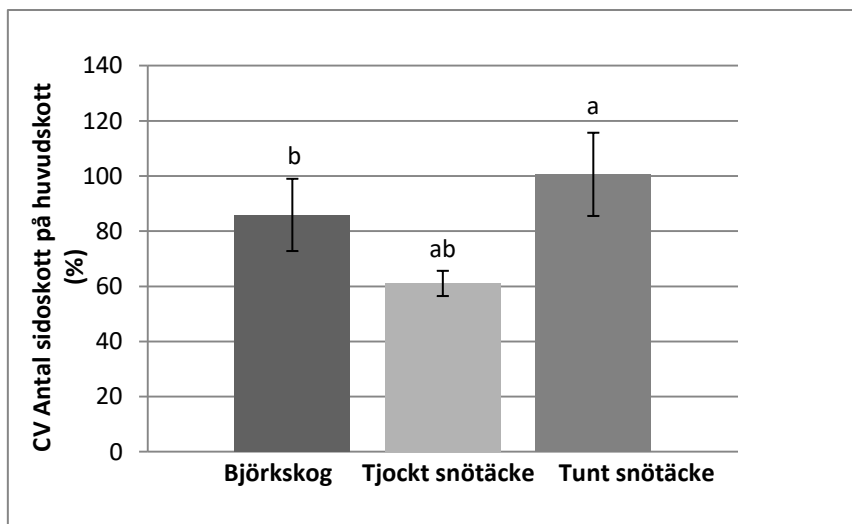
Karaktär	min CV	max CV	Signifikans	Generation av skott
Höjd ovan mark av skottspetsen	15,55	22,15	ns	2009-2012
Huvudskottets längd	24,8	37,65	**	2009-2011
Antal sidoskott på huvudskott	61,1	100,65	ns	2009-2011
Medellängd på sidoskott	27	43	**	2009-2011
Levande blad på huvudskott	53,7	73,6	**	2009-2011
Bladets medelarea på huvudskott	12,6	15,2	ns	2009-2011
Totala blad huvudskott	18,7	23,4	ns	2009-2011
Antal blad/skottlängd	22,3	28,4	ns	2009-2011
Torrsvikt blad fjolårsskott	19,8	30	ns	2011
Torrsvikt stam fjolårsskott	23,6	40,16	**	2011
Total biomassa	24,55	31,89	ns	2011

Variabeln skottets höjd ovan mark visade ingen skillnad mellan habitat ($F_{2,57}=1,86$, $p=0,1654$). CV i habitat tunt snötäcke var $22,15 \pm 2,5$ % (medel \pm SE), tjockt snötäcke $20,45 \pm 2,4$ % och i habitat med björkskog $15,55 \pm 2,7$ %. Data är baserad på 3 generationer skott.



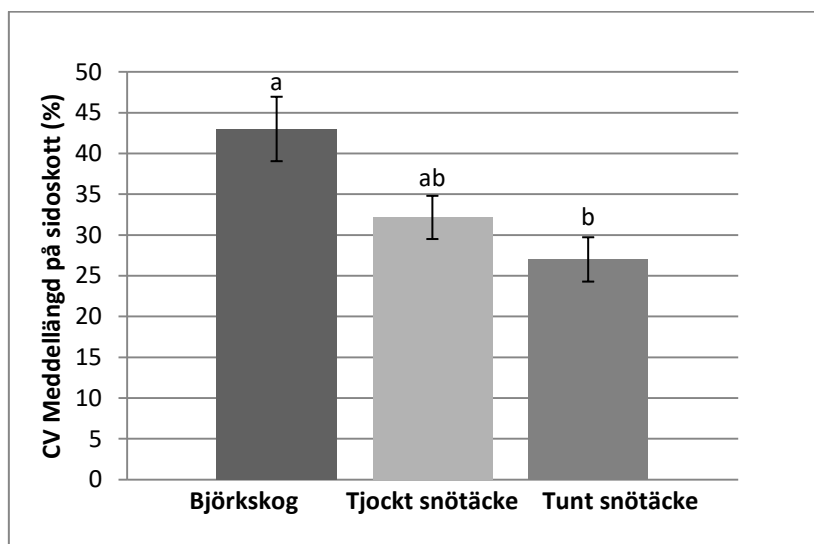
Figur 2. Variationen av huvudskottets längd av *Empetrum* i olika habitat; staplar visar medelvärdet \pm SE i %.

Variabeln huvudskottets längd visade en signifikant skillnad ($F_{2,7}=6,81$, $p=0,0022$) mellan alla tre habitat. Björkskog visade störst CV på $37,65 \pm 2,88$ % medan tunt snötäcke hade minst variation på $24,8 \pm 1,59$ och tjockt snötäcke redovisar en variationskoefficient med medelvärdet $31,5 \pm 2,71$ % (fig. 2). Denna variabel är även den från 3 generationer skott.



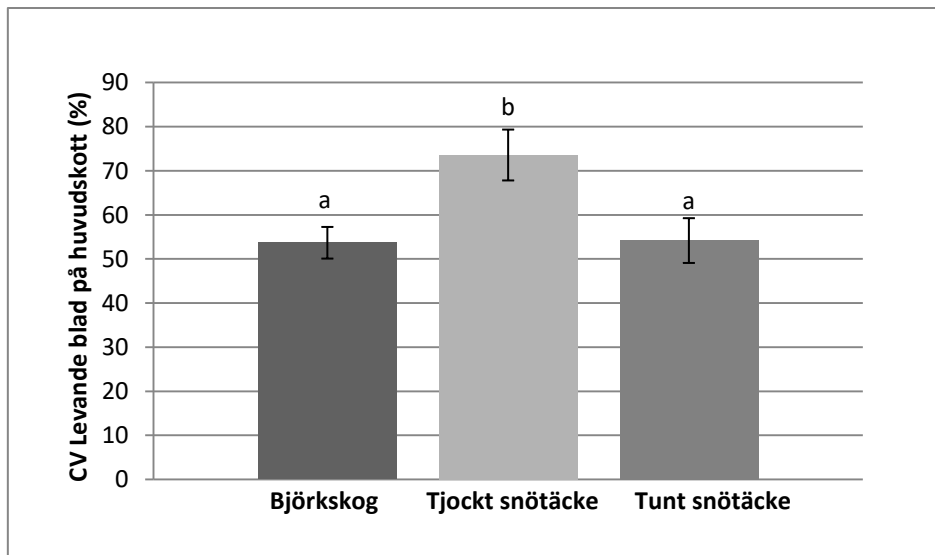
Figur 3. Variationen av antal sidokott på huvudskott av *Empetrum* i olika habitat; staplar visar medelvärdet ± SE.

Data från karaktären antal sidokott på huvudskott är från tre generationer skott och visar inte någon signifikant skillnad ($F_{2,6}=2,86$, $p=0,0655$) men ändå nära p-värdet ($p<0,05$) för signifikans. Tunt snötäcke har en stor variation med CV på $100,65 \pm 15,09$ %, tjockt snötäcke $61,1 \pm 4,57$ och habitat i björkskog $85,95 \pm 13,1$ % (fig. 3). Habitaten tunt snötäcke och björkskog i karaktären antal sidokott på huvudskott visar därmed de högsta variationskoefficienterna av alla 11 variabler som observerats men följer inte hypotesens förväntade mönster för störst variation i gynnsamma habitat.



Figur 4. Variationen medellängd på sidokott av *Empetrum* i olika habitat; staplar visar medelvärdet ± SE.

Medellängd på sidokott visar signifikant skillnad ($F_{2,55}=6,38$, $p=0,0032$) med CV för habitatet i björkskog $43 \pm 3,95$ % och mellan habitatet tunt snötäcke $27 \pm 2,72$ %. Habitat med tjockt snötäcke har en variationskoefficient på $32,15 \pm 2,65$ % (fig. 4). Det betyder att variationen i skottlängd är större i habitat med mycket snö under de tre generationerna data är samlad och följer föreslaget mönster i hypotesen.



Figur 5. Variationen levande blad på huvudskottet av *Empetrum* i olika habitat; staplar visar medelvärdet ± SE.

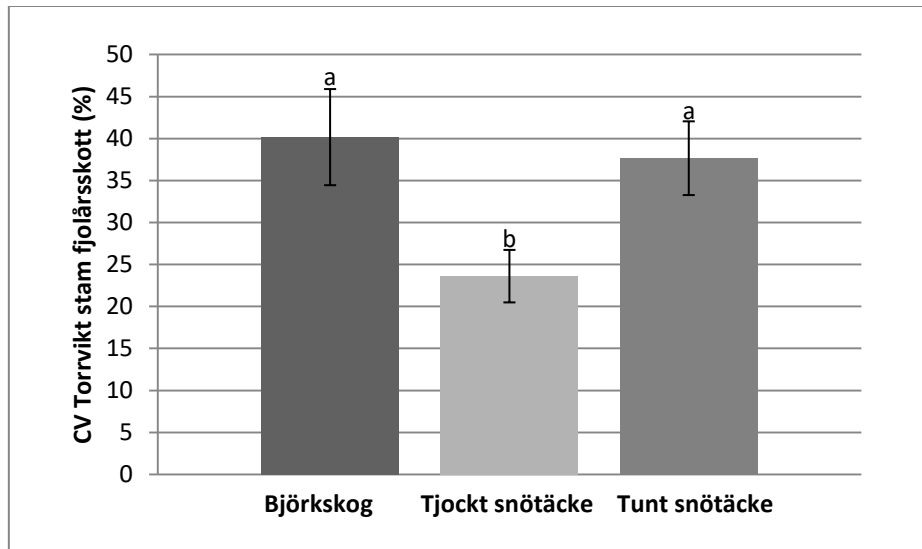
Karaktären levande blad på huvudskott visar skillnad ($F_{2,56}=5,76$, $p=0,0053$) mellan och habitat med tjockt snötäcke och björkskog där tjockt snötäcke har en hög variation på $73,6 \pm 5,77$ % och björkskog lägst med CV $53,7 \pm 3,59$ %. Det finns även en signifikant skillnad i det parvisa testet mellan tunt snötäcke som visar $54,2 \pm 5,08$ % och tjockt snötäcke (fig.5). Trots att denna karaktär visar signifikant skillnad så är det att notera marginell skillnad i variation mellan björkskog som här syftas som gynnsamt habitat och tunt snötäcke ogynnsamt habitat.

Bladets medelarea huvudskott visar ingen signifikant skillnad mellan habitat ($F_{2,57}=1,51$, $p=0,2303$) och variationen mellan individer är lägst i denna variabel jämfört med de andra karaktärerna. Resultatet ger björkskog CV $15,2 \pm 0,93$ %, tunt snötäcke $12,6 \pm 0,91$ % och habitat med tjockt snötäcke $13,8 \pm 1,29$ %. Storleken på bladen individer emellan varierar inte mycket inom habitatet och skiljer sig heller inte mycket mellan habitaterna.

Variabeln totala antal blad på huvudskott berör gröna, bruna, och fällda blad från tre generationer och visar ingen signifikant skillnad ($F_{2,57}=1,30$, $p=0,2805$) mellan habitaterna. CV i habitat med björkskog visar $23,4 \pm 1,48$ %, lite lägre för tunt snötäcke $20,95 \pm 2,87$ % och tjockt snötäcke har det lägsta värdet med $18,7 \pm 1,53$ %. Värdena visar på låg variation inom habitaterna och även i CV mellan habitaterna vilket indikerar ett homogent växtsätt för denna karaktär.

Bladen täthet längs stammen redovisas i antal blad/skottlängd med data från tre generationer skott. Den variabeln visar ingen signifikant skillnad mellan habitat ($F_{2,57}=1,32$ $p=0,2762$) med variationskoefficienten för björkskog på $28,4 \pm 2,79$ %, tjockt snötäcke $23,4 \pm SE 1,55$ % och för habitat med tunt snötäcke $22,3 \pm 3,73$ %. Trots att karaktären inte visar signifikans i tvåvägs ANOVA så följer CV det förväntade mönstret för högre variation i gynnsamma habitat.

Torrsvikt blad på fjolårsskott är som benämningen anger endast data från fjolårsskott och visar ingen signifikant skillnad i least square means test ($F_{2,56}=2,35$ $p=0,1043$). CV för habitat med björkskog var $30 \pm 4,12$ %, tunt snötäcke $26,4 \pm 2,99$ % medan tjockt snötäcke visar $19,8 \pm 2,81$ %.



Figur 6. Variationen torrsvikt stam på fjolårsskott av *Empetrum* i olika habitat; staplar visar medelvärdet ± SE.

Torrsvikt stam på fjolårsskott visar en signifikant skillnad ($F_{2,56}=3,86$ $p=0,027$) och skiljer sig mellan björkskog med högst värde för CV $40,16 \pm 25,60$ % och tjockt snötäcke $23,6 \pm 13,99$ % och även mellan tunt snötäcke som har $37,65 \pm 19,64$ % och tjockt snötäcke (fig. 6). Trots sin signifikans passar mönstret inte till förväntningarna för en högre variation i gynnsamma habitat.

Variabeln total biomassa är registrerad data från fjolåret och visar ingen signifikant skillnad i variation mellan habitat ($F_{2,55}=1,05$ $p=0,3572$), Total biomassa har högst p-värde av de registrerade karaktärerna. CV för björkskog var $31,89 \pm 3,99$ %, tunt snötäcke $27,5 \pm 3,11$ % och i habitat med tjockt snötäcke $24,55 \pm 3,61$ %.

Diskussion

Teorin som denna studie bottenar i menar att inomartsvariation beror på resurser i habitatet och hypotesen som följer detta är att det är större variation hos *Empetrum* i gynnsamma habitat som björkskog och habitat med tjockt snötäcke än i ogynnsamma habitat med tunt snötäcke. Vid analysering och tester av tidigare samlad data finns signifikanta skillnader i variation mellan habitat i några variabler. Det specificeras ytterligare av parvisa jämförelser som visar att de habitat som har en signifikant skillnad inte alltid följer förväntat mönster om att gynnsamma habitat som björkskog och habitat med tjockt snötäcke har större variation än ogynnsamma habitat i ett antal av artens karaktärer. Det finns även någon karaktär som visar att det är nära att analysen visar signifikans. Det finns även exempel som inte visar signifikant skillnad i tvåvägs ANOVA men som följer förväntat mönster för större CV i gynnsamma habitat.

Variationen gällande plantans höjd inom de olika habitaten visar inte signifikant skillnad och det är förväntat att individer i habitat med tunt snötäcke som exponeras för vind och kyla i större utsträckning då det inte varierar så mycket. De gynnas inte av att vara högt ovan markytan och har därför inte stor variation men CV visar ändå på en större variation för habitat med tunt snötäcke än i de andra habitaten. Det kan visa på en homogener miljö för tillväxt på höjden i björkskogen. Antal sidoskott på huvudskott visade ingen skillnad mellan tjockt snötäcke och tunt snötäcke. *Empetrum* växer krypande och breder ut sig marknära i miljöer som är exponerade för vind. Förgreningar genom sidoskott kan vara en strategi för arten i sådana miljöer. Detta behöver inte påverka antalet sidoskott och kan då förklara att testet least square means inte påvisade signifikant skillnad mellan de olika habitaten. Värt att notera är ändå den höga variationskoefficienten i denna variabel. Variationen är stor inom varje habitat men visar som sagt inte signifikant skillnad mellan habitattyperna och följer heller inte mönstret för resursstarka habitat. Anledningen till detta skulle kunna vara att variationen blir högre om sidoskotten dött hos några individer i habitat med högt antal sidoskott.

Bladets medelarea på huvudskott visade ingen skillnad och hade lägst siffror i variation av de variabler som testades. Habitat med tunnare snötäcke utsätts för mer kyla och borde ha en lägre medeltemp eftersom det oftast är på en högre höjd. Samtidigt är de habitaten mer exponerade för sol och för att förhindra uttorkning har växterna en strategi i ett mer krypande växtsätt, kortare skott och tjockare blad. Detta sätt att hantera varmare förhållanden minskar transpirationen och minskar på så sätt risken för förfrysning och uttorkning (Eichhorn and Evert, 2012; Lemke, 2015). Det innebär inte att variationen bör vara större mellan individerna inom habitatet utan visar på en homogener växtsätt inom alla habitaten för denna karaktär. Det är även en variabel som inte förväntades variera nämnvärt och skulle kunna uteslutas i denna studie då bladets area är närmare konstant oavsett habitattyp.

Totala blad på huvudskott visade ingen skillnad liksom antal blad/skottlängd. Arten har liknande antal blad i alla habitat men är det tunt snötäcke så sitter bladen tätare eftersom stammen är kortare och visar heller ingen skillnad antal blad/skottlängd. De små variationer som CV visar följer förväntat mönster för habitaten i antal blad på skott. Bienau et al. (2014) visade att *Empetrum* hade lägre höjd ovan mark, kortare skott, färre laterala skott och lägre biomassa i tunt snötäcke än i de andra habitaten. Bladens densitet och biomassa var högre i tunt snötäcke, mellan i tjockt snötäcke och lägst i björkskog. I analysen som denna rapport berör har variabeln total biomassa på fjolårsskott data från biomassan i blad och stam summerats och det visade ingen skillnad och hade med högsta p-värdet ($p=0,3572$) av alla registrerade karaktärer och endast mindre variationer inom habitatet.

Variationen rörande huvudskottets längd visade skillnader mellan alla habitat. En växt varierar mindre i ett habitat med mycket abiotisk stress och/eller låg habitatheterogenitet, medan den har mer resurser för större variation i habitat som kännetecknas av mindre stress. Skugga leder ofta till långa skott (Semchenko et al. 2012) eftersom växten strävar efter att nå solljus och det kan delvis förklara den större variationen i habitaten björkskog och tjockare snötäcke där träd och buskvegetation förekommer. Vissa plantor av *Empetrum* skuggas återkommande och regelbundet av högre bladburnande vegetation. Variationen i skottlängd är

större i habitat med mycket snö där björkskog visar signifikant skillnad i medellängd sidoskott mot tunt snötäcke. Liksom i variabeln rörande huvudskottets längd omfattas variabeln medellängd sidoskott av samma teori. Det är vanligt att plantor har längre förgreningar i habitat med mer skugga för att nå mer solljus (Semchenko et al. 2012), man kan då tänka sig att tillgången på solljus påverkar tillväxten och variationen i områden med träd och då får större variation på medellängden av sidoskotten i björkskogen. Levande blad på huvudskott visade skillnad mellan björkskog och djupt snötäcke och även mellan tunt snötäcke och djupt snötäcke. Tjockt snötäcke har störst variation och de andra två nästan lika stor variation. Variabeln berör växtens förmåga att bedriva fotosyntes och i habitat med djup snö ligger snön längre och fotosyntesen påverkas. Habitat med tunt snötäcke har hög solinstrålning och lång växtperiod (Bienau et al. 2014) men detta kan, trots dessa fördelar, orsaka vattenstress och begränsa förmågan för fotosyntes. Därför är det högre kapacitet för fotosyntes i habitat med sen snösmältning. (Fletcher et al. 2010). Snö fungerar isolerande och skyddar samtidigt växten under kalla vintrar och frostperioder under våren (Eichhorn and Evert, 2012). I djupare snötäcke och björkskog så finns en större risk för växten att bli angripen av patogener eftersom snön ligger längre och medför en högre fuktighet i habitatet (Olofsson et al, 2011). Björkskogshabitat ligger mer skyddat och på lägre höjd så snön kan tina bort tidigare än i habitat med tjockt snötäcke som ligger på högre höjd och kan till exempel vara belägna på läsida av en bergsrygg.

Torrsvikt på stam visade skillnad mellan både björkskog och tjockt snötäcke och mellan tjockt snötäcke och tunt snötäcke medan variabeln torrsvikt blad inte visade skillnad. Högre bladdensitet och fler blad säkrar en högre lagring och större produktion av biomassa i habitat med tunt snötäcke (Bienau, 2014). Men medelvikten kan vara högre i ett habitat men ändå ha en låg variation. Data från dessa variabler rörande biomassa är endast från fjolårsskott och det skulle kunna visa annat resultat om data samlats från tre generationer som övriga variabler. Bienau, (2016) diskuterar om att tunt snötäcke kan vara att föredra för fröetablering genom spridningssätt av stora fröregn, större spridning från fågelavföring och en större mängd öppen mark och även mindre konkurrens än i habitatet björkskog och tjockt snötäcke. Det kan innebära att det kan vara olika gynnsamma habitat för *Empetrum*s olika faser i sin livscykel. Eftersom jag studerar variation i olika variabler är det svårt att se skillnader mellan Abisko och Vassijaure än om bara medelvärdena hade studerats. Att inte fanns skillnader mellan regionerna (slumpfaktorn) betyder att variationen var liknande i båda regionerna.

Slutsatsen är att jag genom denna analys sammanfattningsvis kan se att hypotesen bekräftas i några karaktärer så tillvida att analysen visar en signifikant skillnad. Däremot är det inte alla dessa karaktärer som följer det förväntade mönstret om att de gynnsamma habitatet skulle ha större variation. Två av de fyra karaktärerna som hade signifikant skillnad följde även det förväntade mönstret. Men det gjorde även två karaktärer rörande blad som inte påvisat skillnad mellan habitatet. Sammantaget hittades signifikant skillnad i variation i variablerna rörande huvudskotten och sidoskottets längd, levande blad på huvudskotten och torrsvikten på stammen. Antal sidoskott på huvudskott hade värden nära signifikans och stora variationer inom habitatet. Denna studie åskådliggör arten med att ha en hög morfologisk anpassning för olika resurser inom habitatet och flera starka strategier för anpassning. Mängden snö är en

viktig faktor som påverkar inomartsvariationen och kommer med stor sannolikhet påverka både *Empetrum hermaphroditum* och andra växtarter i känsliga arktiska ekosystem i framtiden.

Litteratur

Bienau, M.J., Hattermann, D., Kröncke, M., Kretz, L., Otte, A., Eiserhardt, W.L., Milbau, A., Graae, B.J., Durka, W., Eckstein, R.L. 2014. Snow cover consistently affects vegetative growth and seed production of *Empetrum hermaphroditum* across latitudinal and local climatic gradients. *Alpine Botany* 124: 115-129.

Bienau, M. J., Eckstein, R. L., Otte, A., Durka, W. 2016. Clonality increases with snow depth in the arctic dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum*. *American Journal of Botany*, 103(12), pp. 2105–2114.

Bowman WD (1992) Inputs and storage of Nitrogen in winter snowpack in an alpine ecosystem. *Arct Antarct Alp Res* 24(3):211-215

Crawford R.M.M (2008). Cold climate plants in a warmer world, *Plant ecology & Diversity*, 1:2, 285-297.

Eichhorn Susan E., Evert Ray F. (2012) Raven *Biology of plants* 8th ed., W.H. Freeman and Company Publishers, New York

Fletcher BJ, Press MC, Baxter R, Phoenix GK (2010) Transition zones between vegetation patches I a heterogeneous Arctic landscape: how plant growth and photosynthesis change with abundance at small scales *Oecologia* 163:47-56

Jump A.S, Marchant R., Penuelas J. (2009). Environmental change and the option value of genetic diversity. *Trends Plant Sci.* 14, 51-58.

Lemke I.H., Kolb A., Diekmann M.R. (2012). Region and site conditions affect phenotypic trait variation in five forest herbs. *Acta Oecologica* 39, 18-24.

Lemke, I.H., Kolb, A., Graae, B.J., De Frenne, P., Acharya, K.P., Blandino, C., Brunet, J., Chabrierie, O., Cousins, S.A.O., Decocq, G., Heinken, T., Hermy, M., Liira, J., Schmucki, R., Shevtsova, A., Verheyen, K. & Diekmann, M. 2015. Patterns of phenotypic trait variation in two temperate forest herbs along a broad climatic gradient. *Plant Ecology* 216: 1523–1536.

Lortie, C.J., Aarssen, L.W., (1996). The specialization hypothesis for phenotypic plasticity in plants. *Int. J. Plant Sci.* 157, 484-487.

Matesanz S., Gianoli E., Valladares F. (2010). Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1206(1):35-55

Olofsson J, Ericson L, Torp M et al. (2011) Carbon balance of Arctic tundra under increased snow cover mediated by a plant pathogen. *Nat Clim Change* 1:220-223

R Core Team (2013). R: A language and environment for statistical computing.

R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.

Shevtsova A, Ojala A, Neuvonen S et al (1995) Growth and reproduction of dwarf shrubs in a subarctic plant community: annual variation and above-ground interactions with neighbours. *J Ecol* 83:263–275.

Tybirk K., Nilsson MC., Michelsen A. et al. (2000) Nordic Empetrum Dominated Ecosystems: Function and Susceptibility to Environmental Changes *Ambio* 29:90-97