

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TEHNOLOOGIATEADUSKOND
Ökoloogia ja maateaduste instituut
Botaanika osakond

Kristi Priisalu

**KLIIMAMUUTUSE MÕJU PUITTAIMEDE LEVILATELE
EUROOPA BOREAALSES, HEMIBOREAALSES JA
NEMORAALSES VÖÖNDIS**

Bakalaureusetöö

Juhendaja: PhD Ene Kook

Tartu 2023

Sisukord

Sissejuhatus.....	3
Terminid.....	5
1. Taimeliikide võimalikud reaktsioonid kliimamuutusele.....	6
1.1 Fenotüüpne plastilisus.....	6
1.2 Kohastumine.....	6
1.3 Levila muutumine.....	8
1.3.1 Seemnelevi ja inimtegevuse roll levilate muutumisel.....	9
1.4 Levila reaktsiooni puudumine.....	11
1.5 Väljasuremine.....	11
2. Servapopulatsioonid kui oluline osa liigi geneetilisest mitmekesisusest.....	12
3. Levilate liikumist mõjutavad tegurid.....	14
3.1 Temperatuur ja lumikate.....	14
3.2 Sademed ja põud.....	16
3.3 Fotoperiood.....	17
3.4 Mulla abiootilised omadused.....	18
3.5 Biootilised suhted.....	19
3.6 Koosluste fragmenteeritus.....	20
4. Erinevate puittaimede levila dünaamika boreaalses, hemiboreaalses ja nemoraalses vööndis.....	21
4.1 Harilik mänd.....	21
4.2 Harilik kuusk.....	22
4.3 Harilik tamm.....	22
4.4 Harilik pöök.....	23
4.5 Harilik jalakas.....	24
4.6 Harilik saar.....	24
4.7 Perekond lepp.....	25
4.8 Harilik luuderohi.....	25
4.9 Harilik haab.....	25
5. Levila dünaamikat toetavad looduskaitsemeetmed.....	27
5.1 Liigi levila hindamise ja ennustusmodelite olulisus.....	27
5.2 Populatsiooni erinevate osade looduskaitse väärtus.....	27
5.3 Praktilised meetmed.....	28
5.3.1 Elurikkuse koridorid.....	28
5.3.2 Assisteeritud migratsioon.....	29
5.3.3 <i>In situ</i> looduskaitse.....	30
5.3.4 <i>Ex situ</i> looduskaitse.....	31
Kokkuvõte.....	32
Summary.....	34
Kasutatud kirjandus.....	36
Lisad.....	43
Lisa 1.....	43
Lisa 2.....	44

Sissejuhatus

Käimasolev kliimamuutus on esitanud loodusele tõsise väljakutse. Taimed on üks vähima liikuvusega rühmadest eluslooduses ning tekib küsimus, mil määral on need võimelised liigutama oma levilaid, kui nende kliimaatiline nišš oluliselt asukohta muudab. Kuna kliimamuutus toimub pretsedenditu kiirusega, pole selge, kuidas taimed sellele vastata võivad (Thomas et al. 2004).

Senini on taimeliikide levilate uurimine toimunud suuresti Euroopas ja Põhja-Ameerikas, rohkem on vaadeldud puu- ja põõsaliike ning koosluste hulgast rohumaid, savanne ja montaanseid alasid. Selline kallutatud uurimustööde fookuses võib kaasa tuua selle, et paljud rohttaimed võivad muuta oma levilaid meie märkamatuks, eriti sellised liigid, mis põllumajanduse seisukohalt erilist huvi ei paku (Tomiolo ja Ward 2018). Käesolevas töös antakse ülevaade üheksa Euroopas kasvava boreaalse, hemiboreaalse ja nemoraalse võõndi puittaimeliigi ja -perekonna levila dünaamikaga seotud uurimustest. Lisaks on viidatud rohttaimi käsitlevatele töödele, kui uurimisküsimus oli aktuaalne ka puittaimede kontekstis.

Euroopa boreaalses, hemiboreaalses ja nemoraalses võõndis toimub jätkuvalt soojenemine. Tõenäoliselt suureneb väga kuumade päevade ja pöudade arv ning väheneb külmade päevade arv. Sademete hulk aastas tõuseb, eriti boreaalses võõndis talviti. Sagenevad ka ekstreemsed sademed (Pörtner et al. 2022). Laias laastus piiritlevad seni Põhja-Euroopa puuliikide levilaid põhja- ja loodepoolsel serval kasvuperioodi lühidus, idaserval külmad talvekuud ning lõuna- ja kagupiiril suvised põuad (Sykes ja Prentice 2021).

Taimeliikide levilate dünaamika prognoosimiseks on välja töötatud arvukalt erinevaid mudeleid. Teisalt on ka palju teadustöid, mis neidsamu mudeleid kritiseerivad ning väidavad, et tuleks võtta arvesse rohkem tegureid ning hindavad liigi tulevikku täpsemalt. Liikide levilate mudelite koostamine on komplitseeritud ja nende kasulikkus ja täpsus on olnud teadlaste hulgas küsimuse all. Seega on kliimamuutuse mõju ennustamine ning rahastuse suunamine looduskaitseks seni väga keeruline (Sinclair et al. 2010).

Siiski viitavad uurimused, et juba käesoleval sajandil muutub Euroopa metsade koosseis märkimisväärselt (Buras ja Menzel 2019). (Hanewinkel et al. 2013) näitasid oma mudelis Euroopa metsatüüpide levikualade väga suurt nihkumist põhjasuunas aastaks 2100 (Lisa 1, Lisa 2). Kuid kas nii drastiline levilate liikumine on sellise aja jooksul võimalik?

Käesoleva töö eesmärk on uurida, kuidas taimeliikide levilate muutumine looduses toimub ning millised muutused on praeguseks juba Euroopa boreaalses, hemiboreaalses ja nemoraalses võõndis

puittaimedega aset leidnud. Samuti antakse ülevaade sobivatest looduskaitsemeetmetest, mis aitaks muutuva levilaga taimeliikidel ellu jääda.

Terminid

edaafiline – mulla omadustega seotud

ellujäämus – ingl k survival

ex situ looduskaitse – liikide kaitse väljaspool nende looduslikku elukohta

fakultatiivne mutualism – liikide kooseluvorm, mis on osapooltele kasulik, kuid mitte eluks vajalik

fundamentaalne nišš – liigi potentsiaalne ökoloogiline nišš

geneetiline koormus – retsessiivsete geenide esinemine populatsioonis: suur geneetiline koormus pärsib kohasust

generatsiooniiga – isendite keskmine vanus järglaste saamisel

in situ looduskaitse – liikide kaitse nende looduslikus elukeskkonnas e kohapeal

kohasus e fitness – ühe või rohkemate isendite paljunemisedukus oma populatsioonis või elukeskkonnas

obligatoorne mutualism – liikidevaheline vastastikku kasulik kooseluvorm, mis on mõlemale osapooltele eluks vajalik

realiseerunud nišš – liigi reaalne nišš looduses (on fundamentaalsest nišist enamasti väiksem)

suunav valik – loodusliku valiku vorm, mille puhul tõusevad muutunud keskkonna mõjul esile uued genotüübid

stabiliseeriv valik – loodusliku valiku vorm, mille puhul väheneb keskmisest erinevate genotüüpidega isendite edukus ning eelise saavad keskmise genotüübiga isendid

ökoloogiline nišš – populatsiooni abstraktse dünaamika vastendumine reaalsesse keskkonda. Kui keskkonnal on liigi niššiga kattuvad omadused, suudab liik selles keskkonnas iseseisvalt (ilma migratsioonita väljastpoolt) ellu jääda ning kui mitte, sureb liik seal migratsiooni puudumisel välja.

1. Taimeliikide võimalikud reaktsioonid kliimamuutusele

Taimede võimalikud reaktsioonid antropogeensele kliimamuutusele on fenotüüpne plastilisus, kohastumine, levila muutmine, väljasuremine või levila reaktsiooni puudumine (Corlett ja Westcott 2013). Võttes arvesse seniste globaalsete muutuste skaalat, võivad mõned liigid kasutada üht või kombinatsiooni neist vastustest, kuid paljud liigid seda tõenäoliselt siiski ei suuda, mistõttu on sellealased uurimused väga vajalikud (Johnson et al. 2016).

1.1 Fenotüüpne plastilisus

Vastupidiselt uute tunnuste evolutsioonile on paljudel liikidel teatud hulk fenotüüpseid tunnuseid, (taluvusvõimeid ja vastuseid), mis varieeruvad kergesti vastusena erinevatele kliima- ja ökoloogilistele muutustele e esineb fenotüüpne plastilisus (Johnson et al. 2016). Kliima varieerumine aastate lõikes on tavaline nähtus isegi ilma suurema kliimamuutuseta ja fenotüüpsest plastilisusest piisab enamikele liikidele sellega toimetulekuks. Euroopas on käimasolev kliimamuutus olnud taimede fenoloogia põhiline mõjutaja. Euroopas uuritud lehtede ja õite puhkemise andmetest näitavad 78% varasemaks ning ainult 3% hilisemaks nihkumist. Vahemikus 1971-2000 nihkusid kevad ja suvi keskmiselt 2,5 päeva varasemaks. Tolmlemise periood algab keskmiselt 10 päeva varem ja on pikem kui 60 aastat tagasi (Feehan et al. 2009). Järjest lisanduvad andmed taimede levikualade muutumisest on aga tunnistuseks sellest, et paljude liikide jaoks on kiire kliimamuutuse tõttu fenotüüpne taluvuspiir ületatud (Jump ja Penuelas 2005).

1.2 Kohastumine

Mõned liigid, mis on väiksema fenotüüpse plastilisusega või pole edukad levijad, suudavad jääda kliimamuutuses ellu kohastumise teel. Need liigid toetuvad olemasolevale või uuele geneetilisele variatsioonile, mis muudab liigi omadusi selliselt, et uudes keskkonnas ellu jääda (Johnson et al. 2016). Kuna kliimamuutuse kiirus ületab tulevikus tõenäoliselt paljude liikide võime migreeruda, avaldub neile tugev surve kohastuda (Jump ja Penuelas 2005). Kohastumisvõime sõltub paljuski fenotüüpsetest omadustest, mis uutes keskkonnatingimustes olulised on, näiteks kasvuperioodi ajastatusest põudade suhtes või külmataluvusest (Alberto et al. 2013). Liigi vastus valikusurvele sõltub geneetilise variatsiooni ulatusest liigi sees ja valikusurve tugevusest (Savolainen et al. 2004). Kuigi on leitud, et kliimaga seotud geneetilist variatsiooni võib leida paljudes populatsioonides, ei tähenda see veel, et kohastumine uute kliimatingimustega kindlasti ja piisava kiirusega toimub (Jump ja Penuelas 2005).

Näiteks Billington ja Pelham (1991) uurisid Šotimaal soo- ja arukase geneetilist variatsiooni lehepungade puhkemises, see omadus on kliimamuutuses eluliselt tähtis pikema kasvuperioodi ärakasutamiseks. Nad leidsid, et kuigi mõnedes populatsioonides oli suur pärilik geneetiline variatsioon pungade puhkemiseks, on kliima soojenemine (eeldades aasta keskmise temperatuuri tõusu 0,7 °C 20 aasta kohta) liiga kiire, et liigid jõuaksid kohastuda. Sarnaselt leidsid Savolainen et al. (2004) hariliku männi puhul Soomes, et kuigi sealsetel populatsioonidel on suur geneetiline variatsioon pungade moodustumise ja külmataluvuse suhtes, on prognoositav kliimamuutus vajaliku kohastumise toimumiseks liiga kiire.

Valikusurve tavaliselt vähendab ellujäämist ja kohasust populatsioonides, kaasnev isendite arvu langus suurendab aga väljasuremise tõenäosust (Bürger ja Lynch 1995). Hispaanias on täheldatud, et sealse hariliku pöõgi (*Fagus sylvatica*) populatsioonis muutuvad alleelisagedused temperatuuri tõusuga väga kiiresti, mis viitab pöõgi võimele lühikese aja jooksul kohastuda. Samas on pöõgi levik Hispaanias viimastel kümnenditel ka kahanenud, seega ei piisa sellisest kohastumisvõimest ellujäämiseks kõigil liigi levikualadel (Jump et al. 2006). Rüpsi (*Brassica rapa*) puhul, mis on üheaastane taim, leiti katsetingimustes, et suvine põud põhjustas looduslikku valikut varasema õitsemise suunas, õitsemisaeg oli pärilik ja juba mõne põlvkonna pärast õitses taim selle tõttu varem (Franks et al. 2007).

Eeltoodud näited illustreerivad, et võimekus muutuva kliimaga kohastuda sõltub ka osaliselt isendite keskmisest elueast ning eest, mil nad saavutavad paljunemisvõime. Juhul, kui muud tegurid on võrdsed, suudavad üheaastased taimed muutuvate keskkonnatingimustega paremini kohastuda oma lühikese generatsiooniaja tõttu (Jump ja Penuelas 2005). Puude puhul tähendab pikk generatsiooniaeg väikest põlvkondade arvu, mis mingil perioodil saab kasvada ning pikk eluiga vähendab võimalusi populatsiooni uusi genotüüpe tuua (Savolainen et al. 2004).

Populatsioonides, kus kohapealseks kohastumiseks on võimekus väike, saab väga oluliseks geenivool liigi soojematelt levikualadelt või levila muutmine (Billington ja Pelham 1991). Paljude liikide geenivoolu takistab aga koosluste fragmenteeritus, mis raskendab kohastumist veelgi (Savolainen et al. 2004). Ka liigi migratsiooniks on geenivool (nii õietolmu kui seemnetega) vajalik, mistõttu on koosluste fragmenteeritus (sh inimtekkeliste maastike tõttu) levimise oluline takistaja ja viib paljude populatsioonide geneetilise isolatsioonini (Jump ja Penuelas 2005).

1.3 Levila muutumine

Liigi levila geograafilise serva määravad erinevad biotilised ja abiotilised ökoloogilised faktorid, mis piiravad kohaliku levikut ja asustustihedust. Nendest faktoritest tulenevalt on igal liigil oma unikaalne ökoloogiline nišš ehk kogum erinevatest keskkonnateguritest, mille piires liik saab ellu jääda ja paljuneda. Iga keskkonnategur, mis piiritleb liigi nišši, võib kas üksi või koostoimes teiste muutujatega määrata kohalikul tasandil levila piiri (Brown et al. 1996).

Levilate piire võivad kujundada erinevad ökoloogilised mehhanismid. Esiteks võib liigi servaalal olla isendite hulk väiksem juba üksnes populatsioonide geograafilise eraldatuse tõttu, mille tulemuseks on *isolation by distance* efekt. Geenivool on servapopulatsioonides erinev: kui populatsiooni keskmesse võib toimuda levimine kõigist suundadest, siis servale toimub see tõenäoliselt vaid ühest suunast, (Sexton et al. 2009). Teiseks võivad populatsiooni serval ja keskmes olla valdavad erinevad valikuvormid (Bridle ja Vines 2007). Kui levila piiri määravad ökoloogilised gradiendid, võib servaaladel domineerida suunav valik, samas kui populatsiooni keskmes on valdav stabiliseeriv valik. Kolmandaks, eeldades, et levila on tasakaalus, võib populatsioonide servadel esineda suur varieeruvus ellujäämuses ja paljunemises, kuna isendid võivad sagedamini kogeda tugevalt piiravaid tegureid (Sexton et al. 2009). Servaaladel võib esineda ka intensiivsem valik levimise suurenemise suunas (Darling et al. 2008).

Üldiselt võivad levila servaalad olla kas geneetilise mitmekesisuse allikaks (kui toimub kohastumine uudse keskkonnaga ja seega nišš laieneb) või toimub neis vastupidiselt geneetiline vaesumine (kui kohastumine on takistatud populatsioonide väiksuse või geenivoolu tõttu levila keskmest) (Sexton et al. 2009).

Suuremad levilad hõlmavad ulatuslikke ökoloogilisi ja geograafilisi gradiente: näiteks harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.) on Euraasias väga laia levikuga, ulatudes levila lääneservast Põhja-Hispaanias ja Šotimaal kuni Venemaa Kaug-Idani ning Lapimaalt Türgini (Farjon 2010). Üldine seaduspära on, et selliste levilate lõunapoolsetes osades (väiksematel laiuskraadidel) piiravad levikut ja paljunemist biotilised faktorid, põhjapoolsetes osades (suurematel laiuskraadidel) aga abiotilised faktorid (keskkonnast tulenev stress) (Brown et al. 1996). Sarnased protsessid toimuvad ka alpiinsetes keskkondades, kus hiljutise kliimamuutuse tõttu on metsavööndi piir nihkunud ülesmäge (kõrgustele, kus varem takistas puude kasvu madal temperatuur ja kauapüsiv lumikate) ning samas on mägede jalamil sinna levivad pioneerliigid konkurentsiga välja tõrjumas kohalikke külmaga kohastunud liike (Feehan et al. 2009).

Levilate laienemine ja taandumine keskkonatingimuste muutudes on liigiti väga erinev. Väga harva juhtub, et mitu liiki oma levilat koos nihutaksid. Sellisel juhul ühtivad keskkonnategurid, mis nende liikide levilaid määravad (Brown et al. 1996).

Kliimamuutus võib põhjustada levilate muutumist kolmel moel: levila suurenemine, nihkumine või taandumine. Suurenenud on näiteks mitme Kesk-Euroopa igihalja puittaimede levilad, nende hulgas teravalehine iileks (*Ilex aquifolium* Lour.). Selliste taimede levikut piirab talvine madal temperatuur ning pehmemate talvedega Euroopas laienevad nende liikide levilad sünkroonselt põhjasuunas (Berger 2008). Taandumas on paljude puuliikide levilad Põhja-Ameerikas: Zhu et al. (2012) hindasid 92 puuliigi seisundit Ida-USAs ja leidsid, et tervelt 58,7% vaadeldud liikidest kahanevad levilad nii põhjakuu lõunaservadel. Seni puuduvad andmed levilate laiuskraadilise nihkumise kohta Euroopas.

Levila laienemiseks peavad toimuma kaks protsessi: taimede levimine (tavaliselt seemnetega) senisest levikupiirist kaugemale ja pioneerpopulatsiooni ellujäämine (Hampe 2011). Kui liigi levilale avaldab survet liikumiseks kliimamuutus, suudavad taimed populatsiooni tagaserval (ingl *rear edge*) halvemini paljuneda ja tavaliselt taandub seal levikupiir. Liike, mis ei suuda maastikul sobivat kliimavööndit järgida, ootab ühel hetkel väljasuremine (Corlett ja Westcott 2013).

1.3.1 Seemnelevi ja inimtegevuse roll levilate muutumisel

On leitud, et kuna seemnetega levimine levilapiirist kaugemale on levila laienemiseks väga aeglane protsess, võib see kiires kliimamuutuses takistada liikide levimist soodsamatesse elupaikadesse (Hampe 2011). Näiteks 55 Euroopa puuliigi puhul võrreldi nende tegelikke levilaid potentsiaalsetega, mida need liigid oleksid võimelised asustama. Leiti, et keskmiselt asustavad need liigid ainult 38% oma potentsiaalsetest levilatest ja jõuti järeldusele, et Euroopa puude praegune levik on alates viimasest jääajast olnud tugevalt piiratud madala levimisvõime tõttu (Svenning ja Skov 2004). Kuigi nende hinnang tõenäoliselt alahindab puude tõelist levikupotentsiaali asustamist (Welk ja Bruelheide 2006), pakub see uurimus olulisi tõendeid seemnete leviku tähtsast rollist levilate laienemisel minevikus (Hampe 2011). Sarnane uurimus viidi läbi 47 Euroopa parasvöötme metsade taimeliigi suhtes, kus leiti, et isegi mitme laialt levinud liigi puhul (nt harilik pöök) võib veel siiani rääkida keskmisest kuni tugevast jääajajärgsest leviku mahajäämusest. Kuigi taimede levikut mõjutab oluliselt ka kliima, ei saa seega siiski eeldada, et enamik metsaliikidest suudaksid 21. sajandi kliimamuutust täpselt järgida (Svenning et al. 2008).

Tähtis roll levila muutumisel on kauglevil (ingl *long distance dispersal*), mis on levimine üle mingit tüüpi barjääri väga pikkade vahemaade taha, et luua uus isoleeritud populatsioon. Mitmete

introtutseeritud liikide edu üle maailma viitab sellele, et paljud (võimalik ka, et suur osa) liikidest ei ela igal pool, kus võimalik oleks (Brown et al. 1996). Kauglevi on aga väga harva esinev nähtus, mis toimub keerukate ja väga juhuslike protsesside tulemusena. Taimede puhul võib seemneid kaugemale kanda tuul, vesi (hoovused) ja loomad. Liikide puhul, mille seemned juba tavaliselt pikema vahemaa taha levivad (nt suurte imetajatega), on kauglevi tõenäosus ka suurem. Väga olulised kauglevi viisid on ekstreemsed ilmasündmused nagu tormid, orkaanid, taifuunid, tornaadod ja üleujutused, mis ökoloogilisel ajaskaalal toimuvad pigem sageli. Seemneid levitab suurte vahemaade taha ka inimtegevus. Kuna inimõju Maal on praegusel ajal üleilmne, on see hetkel tähtsaim kauglevi viis nii taimedele kui loomadele (Nathan 2006).

Saksamaal uuriti 1070 sisemaa taimeliigi puhul, mil määral kauglevi sündroom (ing *LDD syndrome*) (st seemne ehitus soodustab mingit tüüpi kauglevi) on mänginud rolli nende liikide levikus. Leiti, et liigid, mille seemned on kaugleviks sobilikumad (eriti frugivoore meelitava toitva kestaga), on ka laiemalt levinud, kui need, mille seemned kauglevi ei soodusta. Samuti on laiemalt levinud need kauglevi sündroomiga liigid, millel on mükoriisne suhe seen(t)ega. See uurimus kajastas esimesi tõendeid, et mükoriisa osaleb osade taimede kauglevis (Zhang et al. 2019).

Inimtegevuse tõttu satub uutele aladele palju taimi, millest osa on võimelised selles keskkonnas naturaliseeruma ning paljud muutuvad ka invasiivseks. Seni on registreeritud 407 Euroopa endeemset liiki, mis on mujal maailmas naturaliseerunud (van Kleunen et al. 2019). Need liigid on ka Euroopasiseselt tihedama levikuga, kui endeemsed liigid, mis veel mujal naturaliseerunud pole. Paljudel Euroopa taimedel on suur potentsiaal tulevikus veel rohkematel aladel naturaliseeruda (Pouteau et al. 2021). Kuigi paljud invasiivsed liigid levivad uutel aladel jõudsalt, jäävad suurem osa neist siiski oma kliimaatilise niši piiridesse ning vähesed liigid muudavad oma nišši. Euraasias, Ameerikas ja Austraalias levinud 50 invasiivse taimeliigi puhul leiti, et vähem kui 15% liikidest on levinud rohkem kui 10% üle kliimaatilise niši piiride (vaid üks taim laiendas oma levikut 50% võrra kliimaatilisest nišist kaugemale). Seega on tõendeid, et invasiivsete maismaa-taimeliikide puhul on märkimisväärsed kliimaatilise niši muutused harv nähtus (Petitpierre et al. 2012). Pouteau et al. (2021) ennustavad, et käimasolev kliimamuutus kahandab tulevikus potentsiaalseid alasid, kus Euroopa taimed võiksid naturaliseeruda, kuid võrreldes praeguse tasemega jääb taimedele siiski veel palju levikuruumi.

1.4 Levila reaktsiooni puudumine

Praegused levikupiirid ei ole tingimata määratud kliimategurite poolt: topograafilised takistused, mulla omadused, biotilised suhted jm on väiksemal skaalal tihti rohkem määravad (Stanton-Geddes et al. 2012). Juhul, kui populatsiooni piiravad just mittekliimaatilised tegurid ja kliimaatiline piir on tegelikult liigi piirist kaugel, võib levila kliimamuutuses samaks jääda (Corlett ja Westcott 2013). Bontrager et al. (2021) analüüsisid 119 ümberasustamise uurimustööd 139 taimeliigi kohta ja leidsid, et nende puhul ei olnud kliima ja levikupiir tugevalt seotud ning et populatsioonid olid poolusepoolsetel servadel vähem kohastunud (mis ei olnud põhjustatud kliimast). Järeldati, et need tulemused viitavad kahele võimalusele: valikusurvet nendel servaaladel põhjustavad suuresti mittekliimaatilised tegurid (nt biotilised või edaafilised) või on liigi senine levimise dünaamika vähendanud kohastumisvõimet. Kuigi populatsioonide poolusepoolsete servade madalam populatsiooni kvaliteet (15%, põhjustatud suurest geneetilisest koormusest) ja väiksem kohastumus võib olla valdav, ei ole veel kindlaks tehtud, kas see vähendab ka nende populatsioonide kohasust. Neil servapopulatsioonidel leiti suhteliselt väiksem kohasus (31%) võrreldes liikidega, mis olid samas keskkonnas levila keskmes. Ka ekvaatoripoolsetel servadel täheldati kehvemat populatsioonikvaliteeti (18%), kuid samas oli nende kohasus võõrliikidega võrreldes 16% kõrgem, mis viitab nende tugevale kohastumisele oma keskkonnas. Ekstreemsete temperatuuride keskkonnas olid populatsioonid tugevalt kohastunud, sõltumata oma geograafilisest asukohast. Huvitav oli leida, et paljud temperatuuri poolest ekstreemsed keskkonnad polnud üldse liigi levila servaaladel (Bontrager et al. 2021).

1.5 Väljasuremine

Kiirelt muutuv kliima võib erineval määral vähendada liikide geneetilist mitmekesisust, mis omakorda vähendab populatsioonide võimet ekstreemsete kliimasündmuste või parasiidi- ja haiguspuhangutega toime tulla. Kui laia levikuga liikidel, mille populatsioonid on hästi ühendatud, väheneb geneetiline mitmekesisus, võib oodata mitmete populatsioonide väljasuremist, kuid mitte liigil tervikuna. Väljasuremine ähvardab rohkem isoleeritud (nt saartel või mäestikes) ja fragmenteerunud populatsioonidega liike. Üleüldiselt on tõenäoline, et paljusid liike ohustab väljasuremine, kuna migreerumiseks on kliima soojenemine liiga kiire ning suuresti populatsioonide fragmenteerituse tõttu ei suuda liigid ka kohapeal evolveeruda (Jump ja Penuelas 2005).

2. Servapopulatsioonid kui oluline osa liigi geneetilisest mitmekesisusest

Kuigi laialdaselt on levinud aramus, et kohasus peaks levila servade suunas vähenema, ei leidu sellele teadustöodes põhjanevaid tõendeid. Servapopulatsioonide isenditel võib esineda kõrget kohasust, kui nad paiknevad sobilikus asukohas (isegi, kui selliseid paiku on servaalal harvalt) (Sexton et al. 2009).

Levila serval võib kohasust vähendada ja seeläbi levilat piirata ka mutatsioonisurve, mida põhjustab populatsiooni väiksus või geenitriiv. Geneetiline koormus saab kiirelt aset leidvas kliimamuutuses levila servadel järjest olulisemaks teguriks. Levila kiire liikumine pooluse suunas või ülesmärke suurendab mutatsioonisurvet ja vähendab ellujäämist juhtival serval (Willi et al. 2018). Kuigi on pakutud, et tagaserva populatsioonid võivad liigile tagada kohastumiseks vajalikku geneetilise variatsiooni (Hampe ja Petit 2005), väljendavad Willi et al. (2018) muret, et nende populatsioonide kantavad kahjulikud mutatsioonid (tulenevalt nende geograafilisest isolatsioonist ja populatsioonide väiksusest) võivad kasuliku geneetilise variatsiooni üles kaaluda.

Puuliikide servapopulatsioonide olulisust kliimamuutuses ja selle valguses ka looduskaitstes rõhutavad ka Rehm et al. (2015). Populatsioonid levila serval võivad olla kohastunud ainulaadsetele keskkonnatingimustele, kuna seal aset leidvad ekstreemsed kliimasündmused on üldiselt sagedasemad ja tõsisemad kui levila keskmes. Tulevikus sagenevad sellised sündmused veelgi, mistõttu võivad eelise saada keskmega võrreldes just servapopulatsioonid. Samas võivad alad, kus mitme liigi levikupiirid kattuvad (ehk ökotonid), olla inimõju häiringutele ebaproportsionaalsemalt tundlikumad. Seega on looduskaitse nendes piirkondades liikide säilimiseks kliimamuutuses eriti oluline (Rehm et al. 2015).

Näiteks hariliku pöogi levila lõunapiiril on leitud populatsioonidel väike, kuid oluline erinevus resistentsuses põuast tingitud embolismile võrreldes puudega põhjapoolsemast, liigile sobilikumast keskkonnast. Võrreldes pöogi levila keskmega, kasvavad need puud soojemas ja kuivemas kliimas ja on omandanud embolismi talumiseks kas fenotüüpse plastilisuse või kohastumuse (Stojnić et al. 2018).

Hariliku tamme levila põhjapiiril Lõuna-Soomes leiti, et sealsed populatsioonid on geneetiliselt väga erinevad ning populatsioonide sees esineb tugevat sugulust, mis võib põhjustada inbriidingu depressiooni (ehk asurkonna nõrgenemist sugulusristumise tulemusena) ja seeläbi kohalikku väljasuremise ohtu (Vakkari et al. 2020). Autorid märgivad ka, et nende uurimus on esimene, milles kajastuvad hariliku tamme populatsioonide geneetilised erinevused nii suurel määral ning seda on ka teiste puuliikide puhul vähe täheldatud. Nad eeldavad, et selline nähtus on kas metsapuuliikide seas harv või pole seda seni puupopulatsioonide geneetilist struktuuri uurides märgatud. Lõuna-Soome

tammede populatsioonide geneetiline seisukord võib olla põhjustatud Soome lahe geograafilisest barjäärist õietolmu levikule (Eestist ja Lõuna-Euroopast) (Vakkari et al. 2020). See näide iseloomustab, kui individuaalne võib olla mingi kindla piirkonna populatsioonide seisukord kliimamuutuses, sõltudes väga erinevatest asjaoludest.

3. Levilate liikumist mõjutavad tegurid

Kliimamuutus avaldub maailmas erinevalt ja nii kliimaatiliste kui teiste tegurite mõju liikidele on väga kompleksne. Oleks viga eeldada, et levilate muutumist mõjutavad väga lihtsad kliimategurid üksi, nagu näiteks aasta keskmine temperatuur (Corlett ja Westcott 2013). Mitmete muutuvate tegurite koosmõju kooslusele ei saa ennustada üksikutest parameetritest lähtuvalt (Shaw et al. 2002). Senistest uurimustest on selgunud, et samad tegurid võivad levilate laienemist nii soodustada kui ka takistada, sõltuvalt sellest, millist kooslust, eluvormi, kui suurt ala või millist ajaskaalat on vaadeldud (Tomioolo & Ward 2018). Üksikute liikide levilate muutumine on väga varieeruv ja sõltub ka erinevatest liigisisestest omadustest (Chen et al. 2011).

Kuigi on ennustatud, et Euroopas peaksid metsad käesoleva sajandi jooksul põhja suunas nihkuma (Feehan et al. 2009), ei pruugi kliimamuutus kõigile puuliikidele soodne olla. Näiteks on registreeritud hariliku tamme (*Quercus robur* L.) suurenevat suremust oma leviku põhjapiiril nii Lõuna-Rootsis (Drobyshev et al. 2007) ja Lõuna-Soomes kui ka üle Euroopa üldiselt (Helama et al. 2016).

3.1 Temperatuur ja lumikate

Temperatuuri peetakse põhiliseks teguriks, mis on taganud paljude liikide eduka levila laienemise nii pikkus- kui ka laiuskraadide suunas. Alpiinsetes kooslustes on kerkiv temperatuur ka peamine põhjus, miks taimede levikupiirid nihkuvad kõrgemale (Tomioolo ja Ward 2018). Samas ei liigu temperatuuri tõustes kaasa kõik liigid. Nt subarktilisel Marioni saarel India ookeanis on toimunud intensiivseim senimõõdetud taimeliikide levik ülesmärke ($3,4 \pm 0,8$ m aastas alates 1966. a), kuid levilat laiendasid ainult vähem kui pooled koosluse liigid (43%). 24% liikidel tõmbas levila kokku ja 33% muutus levila vähe. Viis domineerivat liiki saare biomassis levisid kaugemale kui kogu flora keskmiselt ja kuus kõige kiiremini ülesmärke levinud liiki olid generalistid (Le Roux ja McGeoch 2008). See leid kinnitab ennustust, et temperatuuri tõustes levivad generalistid kiiremini kui spetsialistid (Corlett ja Westcott 2013).

(Chen et al. 2011) leidsid, et suurema kliima soojenemisega aladel on paljud erinevate elustikurühmade liigid oma levilaid pooluste suunas siiski tunduvalt kaugemale nihutanud, kui varem arvati. Selgus tugev seos levilate nihkumise ja keskmise temperatuuri tõusu vahel. Nad järeldasid, et kuigi paljud uurimused näitavad, et osa liikide levilad muutuvad väga aeglaselt või ei muutu üldse, siis keskmised levikumuutused pooluste suunal ei jää kliimamuutusest maha. Umbes 75% uuritud liikide levilatest nihkus pooluse suunas ja samas 22% ekvaatori poole, näidates, kui erinevalt liigid kliima

soojenemisele vastavad. Üks mõjutav tegur on liigi tundlikkus miinimum- ja maksimumtemperatuuridele otsustavas elutsükli faasis. Kuigi Chen et al. (2011) uurimus kajastab lisaks taimedele ka teisi elustikurühmi, leidsid nad, et levilate muutumisel on variatsioon palju suurem elustikurühma siseselt kui nende vahel. Samas on Zhu et al. (2012) nende järeldusi kritiseerinud, kuna uurimuses ei arvestatud taimede laiuskraadilisi levila nihkumisi. Samuti viitavad nad, et seni ongi valdavalt tõendusi vaid taimede levilate nihkumisest ülesmärke. Teaduskirjandus taimede laiuskraadilisest levimisest toetub suuresti vaid teoreetilistele mudelitele suurtel maa-aladel ning nende tõestuseks on veel väga vähe empiirilist materjali (Zhu et al. 2012).

Parasvöötmes põhjustab kliima soojenemine järjest varasemat kevadet. 78% Euroopas tehtud taimefenoloogia vaatlustest näitavad varasemat lehtede ja õite puhkemise trendi (Feehan et al. 2009). Harilikule männile (*Pinus sylvestris* L.) on mõnes Euroopa piirkonnas see positiivselt mõjunud, näiteks Leedus on registreeritud aastatel 1976-2013 kevade põhjustatud varasemaks nihkuv ja intensiivsem radiaalkasvu periood (Pukiene et al. 2020).

Nii paras- kui polaarvöötmes mängib taimede elus suurt rolli talvine temperatuur. Kliimamuutus on talvesid väga oluliselt mõjutanud. (Solomon et al. 2007) näitasid, et 30 eelneva aasta jooksul oli soojenemine kõige intensiivsem põhjapoolsematel laiuskraadidel ja just talvel. Selline kliimatrend süveneb tulevikus veelgi. Muutlikkus talvistes sademetes, ekstreemsete külmade intensiivsuses ja sageduses ning keskmises temperatuuris võivad nii eraldi kui koos mõjutada taimestiku kasvu ja levikut, eriti parasvöötme segametsades (Kreyling 2010; Kreyling ja Henry 2011). Hariliku tamme puhul Lõuna-Soomes (Helama et al. 2016) on leitud, et eriti külmadele talvedele järgneb mõneaastase viibega suurem suremus. Samuti põhjustavad soojad talved tammedel süsivesikuvarude vähenemist, mis mõjub puude kasvule halvasti. Kuna seda täheldati pigem just surevate, mitte tervete tamme puhul, järeldati, et need puud kaotavadki oma süsivesikuvarud kergemini. Kevadised soojad temperatuurid (märtsist maini) aga annavad Lõuna-Soomes elujõulistele tammedele kasvueelise, mis tuleneb pigem soojemast mulla- kui õhutemperatuurist. Vastupidiselt on leitud Eestis, et soojad õhutemperatuurid aprillis mõjuvad tamme kasvule halvasti (Läänelaid et al. 2008).

Aastatel 1973-2003 vähenes põhjapoolkeral talvine lumikate peaaegu 10% võrra (Walsh et al. 2005). Käesoleva sajandi lõpuks ennustatakse lumikattega päevade vähenemist põhjapoolkeral 40-80% võrra (Jylhä et al. 2008). Näiteks Lõuna-Soomes ja Rootsis ennustatakse sajandi lõpuks tunduvalt vähenevat lumikatet ja sagedasemat pinnase sulamist ja külmumist (Rootsis isegi üle 30%), mis sellega kaasneb (Venäläinen et al. 2001; Mellander et al. 2007). Lumel on taimedele väga oluline insuleeriv efekt ja selle puudumisel võivad talvised külmumised nende juuri kahjustada. Kuigi üldine kliimamuutuse

mõju võib olla taimedele positiivne, võib puuduv lumikate taimede ellujäämist piirata, kui taimed äkilisi madalaid temperatuure või mullatemperatuuri kõikumist talvel ei talu (Kreyling 2010). Saksamaal, kus tulevikus jääb paljudel aladel mulla külmumine üldse harvaks, võib oodata lõunapoolsete taimeliikide, herbivooride või patogeenide sissetungi. Samuti võib see vähendada kohalike taimeliikide kohastumust mulla külmumisele ja seega muuta nad külmadele tundlikuks, kui need harva peaks esinema (Kreyling ja Henry 2011). Lõuna-Soomes on hariliku tamme puhul leitud, et külmem mullatemperatuur detsembris mõjub nende kasvule halvasti (Helama et al. 2016). Samas varasem lume sulamine kevadel põhjustab mulla soojenemise, mistõttu aktiveerub sealsetel puudel kambium varem. Lõuna-Soomes on kasvuperiood varasema kevadega seoses juba 10 päeva pikem (Linderholm et al. 2008).

Põhja-Rootsis on viimase sajandi jooksul muutunud lumikate paksemaks, aastatel 1913-2004 on iga kümnendiga on lisandunud 1,2-1,4 cm. Kuid arvestades kliimaprognoose, pöördub see trend aastakümnete jooksul vastupidiseks (Kohler et al. 2006). Rootsi arktilises tundras on viimastel aastakümnetel mitmed põõsaliigid oma levikut tunduvalt laiendanud, mida soodustab sealne paksem lumikate ja soojenevad suved (Hallinger et al. 2010). Gröönimaal on aga alates 1960. aastatest täheldatud lumikatte kauemat püsimist kevadel ja selle negatiivset mõju arktilise paju (*Salix arctica* Pall.) kasvule, kuna hilisem lume sulamine lühendab suvist kasvuperioodi (Schmidt et al. 2006).

Kokkuvõtvalt võib öelda, et paljude liikide levilate nihkumisel põhjasuunas võib tundlikkus mulla külmumisele olla oluliseks takistuseks, kuna kaitsev paks lumekiht jääb aina enam kaugele arktilistele aladele. Samuti takistaks tundras leviv tihe põõsarinne teiste taimede levilate põhjasuunas liikumist.

3.2 Sademed ja põud

Babst et al. (2019) uurisid, millised kliimategurid on möödunud sajandil enim puude kasvu üleilmselt mõjutanud. Boreaalses vööndis leidsid nad, et kui aastatel 1930-1960 oli puude kasvu peamiseks piirajaks madal temperatuur (ehk lühem periood aastas energia tootmiseks), siis 1960-1990 asendus see suvise veepuudusega. Pikenenud on küll suvine kasvuperiood, kuid põuased suved pidurdavad puude kasvu aina enam. Mil määral põuad boreaalses, hemiboreaalses ja nemoraalses vööndis puud ohustavad, sõltub kliima soojenemise kiirusest. Üldiselt leidsid Babst et al. (2019), et puude regionaalne vastus kliimamuutusele järgib üle maailma temperatuuri-, mitte sademegradiente.

Viimase poole sajandi jooksul on üle maailma üha rohkem registreeritud põudadest põhjustatud puude suremist, eriti alates aastast 2003 (Allen et al. 2010). On võimalik, et osaliselt on see tingitud

suurenevast teaduslikust huvist puude suremuse vastu, kuid kindlasti peegeldab see ka temperatuuride tõusmist maailmas. Erinevates metsatüüpides üle maailma on täheldatud puude kuivamist põudade tagajärjel, mis näitab, et kõik metsatüübid ja kliimatsioonid on inimtekkelisele kliimamuutusele haavatavad, isegi sellised, mida tavaliselt ei peeta põuatundlikuks. Euroopas on põuad kõige enam kahjustanud metsi lõunaosas, eriti Vahemere aladel ja Hispaanias. Parasvöötme metsades põhjustavad suvised põuad suremust suurema tõenäosusega leht-, kui okaspuudel, kuna lehtpuud on tundlikumad kavitatsiooni (veesamba katkemine ksüleemis) suhtes. Aladel, kus põud metsi kahjustab, surevad puud tavaliselt laiguti (Maherali et al. 2004).

Suviste sademete vähenemine piirab Euroopas laiemalt oluliselt hariliku tamme ja hariliku pöõgi kasvu ja selle mõju suureneb sajandi lõpuks tõenäoliselt veelgi (Harvey et al. 2020). Tamme sõltuvust varasuve sademetest kirjeldavad ka näiteks Helama et al. (2016).

Võiks seega eeldada, et põhjasuunas suudavad oma levilat paremini nihutada liigid, mis taluvad suvist põuda paremini ja kasutavad tänu sellele ära pikema kasvuperioodi eelist. Kuna põud võib ka täiskasvanud puu tappa mõne kuu kuni mõne aastaga (Allen et al. 2010), ei ole tõenäoliselt ka Euroopa põhjaosa puudele alati soodne, kuna suvised põuad võivad muutuda üha sagedasemaks (Pörtner et al. 2022).

Kliimamuutus soodustab ka ekstreemsete vihmasadude sagenemist, mis samuti puude kasvu varasemast erinevalt võivad mõjutada. Famiglietti et al. (2021) uurisid satelliidiandmete põhjal taimkatte roheluse tundlikkust ekstreemsetele niiskustingimustele vahemikus 1978-2018 ja leidsid, et ülemaailmselt leidub taimkattealasid, mis on ülitundlikud nii põuale kui ekstreemsetele sademetele. Viimast täheldati rohkem näiteks põhjapoolses boreaalses vööndis. Sademete negatiivne mõju tulenes tõenäoliselt mulla küllastumisest veega, mistõttu ei saa taimed mullast piisavalt hapnikku respiratsiooniks.

3.3 Fotoperiood

Fotoperiood on antud asukohas muutumatu abiootiline tegur, mis taimede elutsüklit mõjutab. Kui liigid nihutavad oma levilat pooluste suunas, tuleb neil kohastuda vastava laiuskraadi valgustingimustega. Päeva pikkus mõjutab erinevate bioloogiliste mehhanismide ajastust nii igapäevaselt kui aasta lõikes. Seega on võimalik, et osadele liikidele saab fotoperiood levila nihkumisel barjääriks (Huffeldt 2020).

Fotoperioodi mõju taimede levilate laienemisele on uuritud, kuid tulemused on vastuolulised. Näiteks (Zohner et al. 2016) on näidanud, et vaid 35% põhjapoolkera puittaimedest (valimi suurus 173 liiki) on

fotoperiood oluliseks signaaliks, mis mõjutab lehepungade puhkemist - seega valdavalt ei ole fotoperiood levila laienemist takistav tegur. Fotoperioodi suhtes tundlikud liigid on pärit lõunapoolsematelt aladelt, samas kui põhjapoolsete alade puuliigid lähevad lehte fotoperioodist sõltumata. Nad järeldasid, et fotoperiood on piiravaks teguriks vaid lõunapoolsetele liikidele ning vaid lõunapoolsetel aladel. Ka (Chuine et al. 2010) väidavad, et temperatuur, mitte fotoperiood on põhiline fenoloogiliste protsesside käivitaja.

Teistsugusele järeldusele jõuavad Ettinger et al. (2021) mahukas ülevaateartiklis: fotoperioodiga manipuleerivatest teadustöödest on 87% näidanud, et fotoperiood mõjutab kevadist fenoloogiat. Nemad leiavad, et kohalik fotoperiood kriitilistes arengufaasides võib olla taimedele kordades olulisem, kui läbitud geograafiline nihe. Suur osa puittaimede kasvukambrikatsetest viitab, et mida suurem muutus toimub fotoperioodis, seda piiratum võib olla võime kohastuda jätkuva soojenemisega. Sellegipoolest pole siiani fotoperioodi levikumudelites arvestatud ning eeldatakse temperatuuri peamist tähtsust.

3.4 Mulla abiootilised omadused

Paljude Euroopa parasvöötme puuliikide puhul pole täpselt teada, kas ja mil määral need mulla abiootilistele omadustele reageerivad. Šveitsis uurisid Walthert ja Meier (2017) 12 parasvöötme puuliiki ning nende arvukuse sõltuvust mulla abiootilistest omadustest. Kõigi uuritud liikide puhul sõltus puude arvukus enim mullaviljakusest, seejärel varustatusest veega ning mulla õhustatusest. Uurimusest järeldus, et liigi levila kujunemisel on mulla omadused isegi tähtsamad kui kliima. Seega oleks vajalik neid tegureid ka levikumudelites tulevikus arvestada.

Uutele aladele levides seisavad taimed tõenäoliselt silmitsi ka uudse mullaelustikuga. Peremeesliigi laienemisel põhjapooluse suunal ei pruugi mullapatogeenid ja sümbiondid sama tempoga järele jõuda (Van Grunsven et al. 2010). Näiteks võrdlesid (Van Grunsven et al. 2007) kolme Lõuna-Euroopast Hollandisse levinud rohttaimeliiki kolme sarnase kohaliku liigiga. Nad leidsid, et sisserännanud liikide juurtel oli väiksem biomassikadu kui kohalikel, mis viitab väiksemale juurepatogeenide koormusele. Seega võib mõnedel kliimamuutuse tõttu levilat laiendanud liikidel olla kohalikega võrreldes oluline kasvueelis. Selline nähtus sarnaneb introductseeritud invasiivsete liikide eduga, millel on samuti uues keskkonnas vähe vaenlasi.

Lisaks patogeenidele võivad ka positiivsed suhted mullaelustikuga olla levila muutumisel tähtsaks teguriks. On leitud, et obligatoorne mutualism pidurdab ühe või mõlema osapoole levimist. Fakultatiivsed suhted pigem soodustavad levimist, kuid on väga varieeruva mõjuga (Stephan et al. 2021).

Põhja-Ameerikast on pärit näide, kuidas nii abiootilised kui biootilised tegurid piiraksid laialtlevinud puuliigi levimist boreaalsesse vööndisse. (Carteron et al. 2020) uurisid kasvuhoonekatses suhkruvahtra (*Acer saccharum* Marshall) levimise võimalikkust põhjasuunas. Nad leidsid, et seemikute kasvu takistas olulisel määral madal katioonide kontsentratsioon mullas ning liiga madal arbuskulaarse mükoriisa hulk juurtel. Ka nemad rõhutavad, et ökosüsteemide tuleviku ennustamisel on väga tähtis mulla abiootilisi omadusi ning puuliikide mükoriisseid suhteid arvesse võtta.

3.5 Biootilised suhted

Levilate muutumisel mängivad tõenäoliselt rolli ka biootilised suhted teiste liikidega. Uues keskkonnas võib olla erinev konkurentsitase teiste taimedega, surve herbivooride või taimeparasiitide poolt, ning sobivate tolmeldajate või seemnete levitajate arvukus. Senini pole kindel, kas biootilised suhted mõjutavad levilate laienemist otseselt või kaudselt (Tomuolo ja Ward 2018).

Caplat et al. (2008a) näitasid oma mudeliga, et puude levilate laienemine on tugevas sõltuvuses konkurentsist kohalike liikidega. Viise, kuidas konkurents populatsioone mõjutada võib, on mitmeid. Näiteks on väga oluline, kas koosluses valitseb asümmeetriline või sümmeetriline konkurents (s.t. kas liikidevahelises konkurentsist on eelis suurematel taimedel või on kõik võrdsed) (Caplat et al. 2008b). Ka allelopaatia (juurtevaheline konkurents allelokemikaalidega) (Schenk 2006) või fassilitatsioon (koosluses mõjub ühe liigi olemasolu teisele positiivselt) (Brooker et al. 2007) võivad liigi levimisvõimet kas toetada või piirata. Taimed, mis levivad mittesuguliselt võsudega, kasvavad enamasti kõrgemaks ja elujõulisemaks kui seemiktaimed, olles seega konkurentsivõimelisemad (Caplat et al. 2008a).

On uuritud, mil määral erineb herbivooride surve taimedele liigi levilast väljaspool. Näiteks Katz ja Ibáñez (2016) leidsid, et üksikud puude seemikud populatsioonist eemal põdesid tunduvalt vähem haigusi, kuid herbivooria jäi enamasti samaks või oli intensiivsem. Põhjuseks võib olla, et isoleeritud seemikute ümber on vähem mutualiste, kes vähendaks herbivooriat. On ka mitmeid vastupidiseid näiteid, kus introductseeritud liigid muutuvad nende looduslikus levilas esinevate herbivooride puudumisel invasiivseks. Näiteks üheksavägine (*Verbascum thapsus* L.), mis Euroopast Põhja-Ameerikasse sisse viidi, on seal nüüdseks laialdaselt levinud. See liik on uutel aladel kas osaliselt või täielikult vabanenud lausa viie herbivoorirühma ründest: röövikud (*Lepidoptera*), kärsaklased (*Curculionoidea*), teod (*Gastropoda*), lehetirtlased (*Cicadellidae*) ja lehetäid (*Aphidoidea*). Suurenenud on ripstiivaliste (*Thysanoptera*) ja rohutirtsude (*Chorthippus*) koormus (Alba ja Hufbauer 2012). Seega on tõenäoliselt herbivooria puhul tegu üsna varieeruva mõjuga teguriga.

3.6 Koosluste fragmenteeritus

Minevikus vastas suurem osa parasvöötme puuliikidest kliimamuutustele levila muutmisega, mitte kohastumisega. Käimasolevas kliimamuutuses on aga ülisuureks erinevuseks praegune maakasutus ja sellest tulenev koosluste fragmenteeritus (Miller ja McGill 2018). Kliima kiire soojenemine võib fragmenteerunud kooslustes üle kaaluda paljude taimepopulatsioonide kohastumisvõime ja muuta drastiliselt nende geneetilist koosseisu. Selle tagajärjeks on tõenäoliselt liikide suurem tundlikkus keskkonnanahäiringutele nagu haigus- ja parasiidipuhangud ning ekstreemsed kliimasündmused (Jump ja Penuelas 2005). On leitud, et antropogeenne maakasutus aeglustab levilate liikumist ning võib ka tekitada täielikke levimisbarjääre. Suuremat ohtu kujutab see liikidele, mis jõuavad hiljem reproduktiivsesse ikka või mille seemnete levimisdistsants on lühike. Paljudes maailma piirkondades kannatavad tulevikus metsade elurikkus ja tervete ökosüsteemide funktsioneerimine olulisel määral (Miller ja McGill 2018).

Näiteks hariliku pöögi puhul võiks oodata, et 21. sajandi jooksul nihkuks levila kirdesuunas, et järgida liigile sobilikumat temperatuuri- ja sademetenišši. Levila lõunaosas põhjustavad suvised põuad aina sagedamini suremust ning soojade talvede tõttu peetub kevadine pungade puhkemine. Kuid prognoositakse, et pöögi ennustatav levimisedukus saab olema väga madal. Peamiselt takistab uute alade koloniseerimist tõusev temperatuur koosmõjus maastiku fragmenteeritusega. Aastaks 2100 ennustatakse, et vaid 1-2% pöögile kliimaatilistelt avanenud aladest on selle liigi poolt asustatud. Selleks ajaks on pöögi levila kokku tõmbunud hinnanguliselt 36-61% võrra (Saltré et al. 2015).

Metsakoosluste fragmenteeritus mõjutab ka alustaimestiku liikide levikut: keskmiselt väheneb fragmenteerituse tõttu levilate liikumise tempo 30%, kuid paljudes Lääne- ja Lõuna-Euroopa piirkondades isegi rohkem kui 75% (Dullinger et al. 2015). Isegi ühtlastes metsamassiivides ei suuda suurem osa metsade rohhtaimesest kliimamuutusega sammu pidada. Kuna parasvöötmes moodustavad rohhtaimesed suure osa elurikkusest, võib jätkuv kliimamuutus viia suurte muutusteni metsade alustaimestik (Dullinger et al. 2015).

4. Erinevate puittaimede levila dünaamika boreaalses, hemiboreaalses ja nemoraalses vööndis

Euroopas on tavalistel puittaimedel, sealhulgas metsakoosluste dominantsetel ja subdominantsetel liikidel, leitud viimase sajandi jooksul olulisi muutusi nii populatsiooni- kui ka leviladünaamikas. Sellisteks liikideks on harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.), harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H. Karst), harilik tamm (*Quercus robur* L.) ja kivitamm (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl), harilik pöök (*Fagus sylvatica* L.), harilik jalakas (*Ulmus glabra* Mill.), harilik saar (*Fraxinus excelsior* L.), perekond lepp (*Alnus* Mill.) ja harilik luuderohi (*Hedera helix* L.).

4.1 Harilik mänd

Viimaste aastakümnete jooksul on leitud, et hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) levila põhjapiiril (Põhja-Norras ja -Soomes ning Koola poolsaare lääneosas Venemaal) on seemikute kasv senisest edukam ning puud kasvavad ka suuremaks, mille on põhjustanud tõusev temperatuur (Matías ja Jump 2012). Kuid seni ei ole täheldatud, et levila piir oluliselt põhjasuunas nihkuks: nt Põhja-Soomes takistab senisest piirist edasi levimist seemikute madalam külmataluvus (kuigi kasvuperiood on pikenenud, jäävad selle algusesse ja lõppu ka ekstreemsed külmad) ning biotilised häiringud (põhjapõtrade tallumine, seenhaigused ning parasiteerivad putukad). Suuremate puude puhul mängivad suurt rolli lumemurrud. Kuigi männi levila nihkumine põhjasuunas on tulevikus võimalik, ei toimu see tõenäoliselt kiiresti (Holtmeier ja Broll 2011; Franke et al. 2015).

Hariliku männi levila lõunapiiril (Vahemere piirkonnas) on suurenenud põuastress pidurdanud puude kasvu, vähendanud seemikute ellujäämist ning põhjustanud paiguti ulatuslikku suremust. Lähikümnenditel võib seal oodata levila järkjärgulist taandumist ning vabanenud niši asustavad tõenäoliselt põuakindlamad puuliigid, nt tamme perekonnast (Matías ja Jump 2012). Männi suremust on üha rohkem täheldatud ka näiteks Kesk- ja Lõuna-Poolas, kus suvine veedefitsiit muudab puud putukatele ja seenhaigustele vastuvõtlikumaks (Skrzecz ja Perlińska 2018).

Kesk- ja Lõuna-Poolas on kasvav probleem valge puuvõõriku (*Viscum album* L.) üha laienev parasiteerimine mändidel alates 2015. aastast. Kliimamuutusest tulenevad põuad nõrgestavad puid sellisel määral, et muudavad need puuvõõriku koloniseerimisele vastuvõtlikumaks. Poolas on puuvõõrikut leitud umbes 77500 hektaril. Kõige rohkem leidub seda riigi lõunaosas ning piirkondades, kus kevadine temperatuur on kõrgeim ning sademeid vähe. Soodsates tingimustes põhjustab see liik

männi võra järk-järgulise kuivamise. Käimasolev kliimamuutus soodustab tõenäoliselt puuvõõriku levikut mändidel veelgi (Szmidla et al. 2019).

4.2 Harilik kuusk

Harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H. Karst) on okaspuude seas Euroopa üks tähtsamaid puuliike nii ökoloogiliselt kui majanduslikult. See on domineeriv liik Põhja-Euroopa borealsetes metsades ning subalpiinses vööndis Alpides ja Karpaatides. Harilik kuusk on kohastunud jaheda kliimaga ning talub oma maapinnalähedase juurestiku tõttu halvasti põuda, mistõttu ohustab käimasolev kliimamuutus selle levilat tõenäoliselt suurel määral (Caudullo et al. 2016).

Näiteks Bialowieza ürgmetsas, mis jääb Poola ja Valgevene aladele, on suremus muutunud viimastel kümnenditel massiliseks. Kui varem on selles piirkonnas kuuse suremust põhjustanud otseselt pikad põuad (1950-1966 ja peale 1985. aastat), siis nüüd tapab puid kuuse-kooreürask (*Ips typographus* L.). Selle parasiidi massilist levikut põhjustavad tõenäoliselt kliima soojenemine ja põuad. Samuti nõrgestab soojem kliima kuuse võimet ürasekirünnakutele vastu pidada (Boczoń et al. 2018). Alates 2012. aastast on ürasekirühjustused aina laienenud, jättes maha sadu tuhandeid surnuid kuuski. Palju on arutatud sobivate kaitsemeetmete üle: kui varem pidurdati parasiidilainet nakatunud puude eemaldamisega, siis sellest praktikast on loobutud, mistõttu väheneb kuuse osakaal sealses metsas veelgi (Grodzki 2016). Ka Lõuna-Poola mägedes on põuad põhjustanud laiaulatuslikku kuuse suremust (Skrzecz ja Perlińska 2018). Massilist suremust on esinenud viimastel kümnenditel ka Valgevenes ja Valgevenega piirnevatel Venemaa aladel, aga ka Ukrainas, Leedus ja Lätis. See viitab kuuse madalale kohastumisvõimele käimasolevas kliimamuutuses. Valgevenes soovitatakse juba praegu asendada kuusepuistud põuakindlamate liikide, nagu hariliku ebatsuuga (*Pseudotsuga menziesii* (Mirb.) Franco) või mõne lehiseliigiga (*Larix spp*) (Kharuk et al. 2016).

4.3 Harilik tamm

Alates 20. sajandist ja eriti viimastel kümnenditel on üle Euroopa sagenenud teated hariliku tamme (*Quercus robur* L.) ja kivitamme (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) ebatavalisest suremusest. Suremuse ulatus erineb piirkonniti ja episooditi silmapaistvalt, kuid siiani on tervete puistute suremine harv nähtus. Enamasti on põhjuseks erinevate abiootiliste ja biotiliste tegurite koosmõju. Vähem on kindlaid teateid sellest, et põud on puude suremise ainsaks põhjuseks: seda juhtub pigem Põhja-Euroopas, kus põuad on harvemad ning tammed on selleks vähem kohastunud (Thomas et al. 2002;

Thomas 2008). Näiteks Lõuna-Rootsis põhjustas 1992. aasta põud 10 aastat kestnud tammede suremise perioodi, mis saavutas tipu 2000. aastal (Drobyshev et al. 2007).

Põhilised tegurid, mis tammede suremist Euroopas põhjustavad, on ulatuslik ja korduv lehestiku hävitamine putukavastsete poolt, mis võimendub koosmõjus jahukasteliste (*Erysiphales*) nakkusega ning ekstreemsete ilmaoludega (põud, tugevad külmad talvel ja kevadel). Asukohast sõltuvalt võib olla tegu ka juurtel parasiteeriva kromisti *Phytophthora quercina* T. Jung nakkusega või märkimisväärse põhjavee taseme alanemisega. Nõrgestatud puude suremise lõpufaasis osalevad sageli juuremädanikku põhjustav seen *Gymnopus fusipes* (Bull.) Gray ning puidutoidulised mardikad *Platypus cylindrus* Fabricius või *Agilus biguttatus* Fabricius (Thomas 2008). Kokkuvõttes on tammede kompleksne suremus seotud kliimamuutusega, näiteks tugevad vihmad ja üleujutused soodustavad eriti *Phytophthora* perekonna liikide elutegevust, mis nõrgestavad juurestikku sel määral, et puud ei suuda järgnevatel põudadega toime tulla (Keča et al. 2016).

2006. aasta seisuga oli Euroopas hinnanguliselt 41% harilikest tammedest ja kivitammedest kahjustunud või surnud, mis oli võrreldes teiste puuliikidega suurim protsent (Fischer et al. 2012). Samuti ei ole märgata, et hariliku tamme levila veel põhjasuunas laieneks. Lõuna-Soomes, kus asuvad hariliku tamme põhjapoolseimad populatsioonid, on viimastel kümnenditel samuti kompleksset suremust täheldatud, mille on algatanud põuad. Uurijate hinnangul on sealsed puud jätkuva soojenemise tingimustes aina kasvavas suremisohus (Helama et al. 2016).

4.4 Harilik pöök

Harilik pöök (*Fagus sylvatica* L.) on põuatundlik puu ja kliimamuutus asetab selle liigi aina suurenevasse ohtu. Tugevad põuad aastail 1976, 2003 ja 2018-2019 kahe- ja isegi kolmekordistasid pöökide suremust levila keskosas. Levila lõunaserval, kus on kuiv kliima, esines suremust puistutes nii laiguti kui lausaliselt (Leuschner 2020). Viimastel kümnenditel on sagenenud teated levila pea kõigist piirkondadest, et pöök nõrgestavad oluliselt ja põhjustavad hajutatud ja laiguti suremust erinevad *Phytophthora* perekonna liigid. Haigustunnused on kuivav võra, väikesed ja sageli kollakad lehed, juure- ja juurekaelamädanik ning tüvehaavandid. Puude nakatumist soodustavad põuad ja tugevad vihmad. Sageli nõrgestab haigus puid sellisel määral, et teeb need vastuvõtlikuks seenhaigustele ning koore- ja puidutoidulistele putukatele, viies puude kiire suremiseni (Jung 2009; Corcobado et al. 2020).

On hinnatud, kas harilik pöök suudab tulevikus kirdesuunas oma optimaalset kliimaatilist nišši järgida. Seni pole pöök levilat nihutanud, osaliselt põua ja külmade talvede tõttu põhjapiiril (Bolte et al. 2007).

Ida-Euroopas need kliimaatilised pidurid pöögile nõrgenevad, kuid sellest hoolimata on prognoos sellele puuliigile kehv. Selle põhjuseks on koosmõju kliimatingimuste, maastiku fragmenteerituse, pöögi madala levimisvõime ning hilise paljunemisvõime saavutamise vahel. Harilik pöök suudab tõenäoliselt aastaks 2100 asustada vaid 1-2% uutest kliimaatilist sobivatest elupaikadest (Saltré et al. 2015).

4.5 Harilik jalakas

Üle Euroopa on laialehistes metsades toimumas suur muutus, kuna suurem osa täiskasvanud jalakatest (*Ulmus glabra* Mill.) on surnud kahe jalakasurma pandeemia tõttu. Esimese puhangu põhjustas kottseen jalaka-siugsuu (*Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf.), mis hakkas Euroopas levima 20. sajandi alguses. Teise pandeemia põhjuseks on palju nakkavam uus jalaka-siugsuu (*Ophiostoma novo-ulmi* Brasier (eesti keeles ka jalakasurm)), mille levik algas 1970. aastatel ja toimub senini (Hultberg et al. 2020; Jürisoo ja Drenkhan 2021). Jalakasurma levitavad vektorputukad jalaka-maltsaüraskid (*Scolytus* spp), kelle levikut on soodustanud tõenäoliselt kliima soojenemine. Samuti on patogeen levinud kaubandusega. Jalakasurm võib nakatada ka künnapuid (*Ulmus laevis* Pall.), kuid seda esineb tunduvalt harvem (Jürisoo ja Drenkhan 2021).

Borealse vööndi lõunaosas Loode-Venemaal on näha trendi, et laialehised puud võivad järk-järgult suurendada oma osakaalu sealsetes metsades. Seni on seal domineerinud põhiliselt harilik kuusk. Kuid peale looduslike häiringuid on häiludel edukaimad harilik jalakas ning harilik pärn (*Tilia cordata* Mill.) (Drobyshev 2001). Sealses piirkonnas asub mõlema liigi levilate põhjapiir (Rigo et al. 2016). Samas põhjustab ka seal jalakasurm väga tõsiseid kahjustusi. Peterburis ja Leningradi oblastis on nakatunud tuhanded harilikud jalakad ning umbes 20% üle 40 aasta vanustest puudest on juba surnud ning vaid pooled heas seisundis. Alates 2000. aastatest on sinna istutatud jalakaristandeid (lootes nende resistentsusele), kuid ka need nakatusid (Jürisoo et al. 2021).

4.6 Harilik saar

Euroopas ohustab suurt osa hariliku saare (*Fraxinus excelsior* L.) levilast letaalne seenhaigus saaresurm (*Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz, Hosoya) (Goberville et al. 2016). Tõenäoliselt on haiguse levikut soodustanud põuad (Skrzecz ja Perlińska 2018). Saaresurm hakkas esmalt levima 1990. aastatel Poolas ning on sellest ajast jõudnud enamikesse Ida-, Kesk- ja Põhja-Euroopa riikidesse. See haigus mõjub surmavalt igas vanuseklassis puudele ja on seega saarele ja sellest sõltuvatele organismidele suureks ohuks. Väga vajalik oleks koguda haigusele resistentselt puudelt seemneid, et luua paljundamisprogramm. Ka on võimalik ristata või lausa asendada harilik saar

mõne teise resistentsema saareliigiga, kuid igasugune mahukas projekt nõuab suuremahulist koostööd metsapatooloogide, looduskaitsete, maastike hooldajate jt spetsialistide vahel üle Euroopa (Pautasso et al. 2013). Samas on Goberville et al. (2016) lootust avaldanud, et praeguse kliimamuutuse käigus võivad hariliku saare ja tema patogeeni levilad minna nihkesse: on tõenäosus, et saaresurmale muutub soojenev temperatuur hariliku saare levila lääne- ja lõunapiiril ebasobivaks.

4.7 Perekond lepp

Viimastel kümnenditel on hakanud Euroopa jõeäärsetes kooslustes levima munasseeneliik *Phytophthora alni* Brasier, S.A. Kirk, mis põhjustab kallastel kasvavatel leppadel (*Alnus* Mill.) märkimisväärset suremust. Seetõttu on kallastel vähem varju ning väheneb oluliselt vette sattuva lämmastikurikka lehevarise hulk, mis avaldab jõeelustikule tõenäoliselt väga suurt mõju. Samuti suureneb kallaste erosioon. On võimalik, et jõekaldad jäävad lagedaks või asustavad need paju- või saareliigid: mõlemal juhul on oodata suuri muutusi jõeökosüsteemides nii kallastel kui vees. Patogeeni levikut on soodustanud pehmed talved ja mõõdukalt soojad suved, kuid väga kuuma suve see liik ei talu. Seega võib kliimamuutuse edenedes näha muutusi *Phytophthora alni* levikus ja mõju ulatuses (Bjelke et al. 2016).

4.8 Harilik luuderohi

Kesk-Poolas on luuderohi (*Hedera helix* L.) kliimamuutuse tõttu hakanud oma levilat laiendada. Kuni 20. sajandi keskpaigani oli liik Poolas haruldane ja paljunes harva suguliselt, kuid on nüüd muutunud ekspansiivseks. Sellest ajast on leitud üha rohkem luuderohu kasvukohti ning viljuvate taimede arv on suurenenud peaaegu kümnekordselt võrreldes 1970. aastatega. Luuderohu paljunemisstrateegia muutust soodustas keskmise temperatuuri ja päikesekiirguse intensiivsuse tõus viimastel kümnenditel. Liigi kasvukohaeelistus pole samas muutunud: harilik luuderohi kasvab endiselt erineva liigilise koosseisuga parasniisketes lehtmetsades (Kucharski et al. 2019).

4.9 Harilik haab

Hariliku haava (*Populus tremula* L.) arvukus väheneb levila põhjapiiril, Soomes, kus suured haavad on praktiliselt kadunud ning seemikute ellujäämus on väga madal. Ida-Soomes on vanades looduslikes metsades viimase kahekümne aastaga elusate haabade arvukus vähenenud 37%. Hariliku haava järkjärgulist kadumist põhjustab Soomes herbivooride suurenenud surve (viimase poole sajandiga on põhjapõtrade arvukus mitmekordistunud) ning häiringute puudumine metsades (Kouki et al. 2004;

Hardenbol et al. 2020). Harilik haab on näide liigist, mis on oma levila põhjapiiril ohustatud muude tegurite tõttu peale kliimamuutuse ning seega ei saa eeldada, et kliimamuutus üksi selle edasi nihkumist tulevikus põhjustaks.

Kokkuvõtvalt on näha, et vähemalt seni ei ole kliimamuutus käivitanud puuliikide hulgas selget levila põhjasuunas nihkumist. Küll aga on levilad taandumas oma lõunapiiril Lõuna-Euroopas süveneva kuumuse ja kuivuse tõttu suviti. Palju on teateid puude ebatavalisest suremusest kogu levila ulatuses (näiteks harilikul tammel, harilikul jalakal ja harilikul saarel), ka põhjapiiril.

Puittaimede vastus kliimamuutusele tundub olevat ülikompleksne ja arvukatest teguritest sõltuv. Vähemalt seniste levilate seisundite põhjal ei saa eeldada, et need üks-ühele oma kliimaatilist nišši suudaksid järgida. Selgelt on näha, kuidas mitme liigi seisundit on ohustamas kliimamuutuses suure eelise ja levimisvõime saanud patogeenid. Samuti on oluline levimise takistaja tugevalt fragmenteerunud maastik Euroopas. On võimalik, et hulga Euroopa puittaimede levilad kahanevad nihkumise asemel ning mitmete liikide levilad võivad ka senisest enam killustuda.

Paljude liikide puhul ei leidnud autor andmeid kliimamuutusest tulenevast levila muutumisest, näiteks arukask (*Betula pendula* Roth), sookask (*Betula pubescens* Ehrh.), madal kask (*Betula humilis* Marshall), harilik valgepöök (*Carpinus betulus* L.), Euroopa humalpöök (*Ostrya carpinifolia* Scop.), harilik haab (*Populus tremula* L.), harilik sarapuu (*Corylus avellana* L.), harilik vaher (*Acer platanoides* L.), harilik pärn (*Tilia cordata* Mill.) ning perekond paju (*Salix* L.). Võiks seega eeldada, et need liigid tulevad seni kliimamuutuses toime fenotüüpse plastilisusega.

Taimede levilad muutuvad tulevikus olulisel määral, kuid tõenäoliselt pole tervete koosluste nihkumist võimalik ennustada. Liikide levilate piire määravad tegurid on väga erinevad, mis teeb kliimamuutuse mõju prognoosimise koosluste puhul väga keeruliseks. Seega on ka keeruline täpselt ennustada, mida kliimamuutus Euroopa boreaalsetele, hemiboreaalsetele ja nemoraalsetele metsadele tervikuna kaasa toob.

5. Levila dünaamikat toetavad looduskaitsemeetmed

5.1 Liigi levila hindamise ja ennustusmodelite olulisus

Et kaitsta liike kliimamuutuses, tuleb hinnata nende tulevase levila piire võimalikult täpselt. Liigi levila muutumist ja selle sõltumist keskkonnateguritest võivad tugevalt mõjutada ka suhted teiste liikidega. Seega peaks koguma andmeid nii servapopulatsioonide asustusest kui nende ellujäämusest, et levila tulevikku täpsemalt ennustada (Sexton et al. 2009).

Lisaks konkreetse liigi levila piiride dünaamikale on ülioluline teada, kuidas liigi levimine piirialadel ja nendest väljapoole täpselt toimub ning arvestada seda ennustusmodelites (Travis et al. 2013). Levimine on keskne protsess nii levila muutumisel kui kohapeal kohastumisel, kuna määrab nii populatsiooni potentsiaalse nihkumis- kui ka kohastumise kiiruse (kuna sel teel liiguvad geenid ühest populatsioonist teise) (Bell ja Gonzalez 2011). Mudelid, mis kasutavad infot levimisest peavad saama kaitseplaneerimises keskseks tööriistaks, kombineerides ümberasustamist ja kaitsealade planeerimist. Mudelid peaksid kasutama ära liigi ökoevolutsioonilisi levimise eripärasid, et maksimeerida ellujäämist kliimamuutuses. Näiteks võib tulla kasuks valida translokatsiooniks taimi või seemneid populatsioonist, kus valikusurve on juba käivitanud intensiivsema levimise (Travis et al. 2013).

5.2 Populatsiooni erinevate osade looduskaitseline väärtus

On leitud, et ekstreemsete temperatuuridega aladel on populatsioonid tihti kohalikele tingimustele tugevalt kohastunud, kuid need ei asu samas süsteemselt levila geograafilistel servadel. Kui eesmärk on kaitsta unikaalset kliimaatilist kohastumust, oleks kõige efektiivsem teha kindlaks populatsioonid ekstreemsetes kliimaatilistes tingimustes, hoolimata sellest, kas need paiknevad levila serval või mitte. Kuid kuna levila lõuna- ja põhjapiiril on populatsioonid tihti erineval määral kohastunud (lõunapiiril tugevamalt, põhjapiiril nõrgemalt), on neil ka erinev looduskaitseiline väärtus ja tuleks rakendada erinevat kaitsestrateegiat (Bontrager et al. 2021). Ka Hampe ja Petit (2005) rõhutasid levilate lõunapoolsete populatsioonide tähtsust looduskaitstes nende unikaalse geneetilise mitmekesisuse tõttu, mistõttu peaks nende kaitsmine olema suurem prioriteet.

Kuigi põhjaserva-populatsioonides on tihti geneetiline koormus suur, võivad need siiski levila põhjasuunas nihkumises väga tähtsat rolli mängida. Seega on ka nende kaitsmine väga oluline (Gibson et al. 2009). Alpiinses keskkonnas viidi läbi katse väikese robirohu (*Rhinanthus minor*) ümberasustamisega oma levilapiirist kõrgemale ja seejärel taimede eksperimentaalse soojendamisega.

Kuigi külmas keskkonnas oli kõige suurem eelis ülemistest servapopulatsioonidest pärit taimedel, kadus nende eelis soojendamiskatsel võrreldes levila keskmest pärit taimedega. Seega on murettekitav, et levila külmema kliimaga kohastunud servapopulatsioonid võivad omada kohastumuslikku eelist vaid niikaua, kuni levila peab sammu kliima soojenemisega. Samas, looduskaitsemeetmed, mis loovad geenivoolu isoleeritud servapopulatsioonide vahel, võivad geneetilist koormust maskeerida ja sellega soodustada levila nihkumist kaugemale (Hargreaves ja Eckert 2019).

5.3 Praktilised meetmed

Et aidata liikidel vältida väljasuremist, tuleks looduskaitsemeetmetega tõsta nende kohastumisvõimet (näiteks suurendada geenivoolu elurikkuse koridoride loomisega või kasutada asissteeritud geenivoolu, viies vajalikke genotüüpe mujalt hoolikalt kogutud seemnetega kooslusesse). Ebakõla paljude liikide levilate hetkeseisu ja nende ideaalse paiknemise vahel kliimamuutuses on viinud selleni, et juba praegu on paljudel populatsioonidel keeruline oma keskkonnaga kohastuda või levilat eemale nihutada. Seda olukorda võimendab veelgi koosluste fragmenteerumine inimtegevuse tagajärjel. Sellistel puhkudel on hästi planeeritud looduskaitse ja taastamisstrateegiad väga vajalikud (Christmas et al. 2016).

5.3.1 Elurikkuse koridorid

Üheks viisiks lahendada fragmenteerituse probleemi on luua elurikkuse koridorid. Taimede puhul on näidatud, et need võivad suurendada koosluse liigirikkust. On leitud, et koridoriga ühendatud kooslustes on suurem arv kohalikke liike kui eraldatud kooslustes ning ajas see erinevus kasvab. Kuigi üksikute taimeliikide vastus võib seoses koridoridega olla erinev, viib kokkuvõttes koosluste ühendamine liigirikkuse tõusuni (Damschen et al. 2006). On tõendeid sellest, kuidas sellisel teel suurenenud liigirikkus “valgub” ka aladele, mis koridoriga ühendatud alasid ümbritsevad (ingl k *spill over effect*). Ühes katses tuvastati, et koosluste ühendamise tulemusena suurenes nende ümbruses soontaimeliikide hulk 10-18%. Samuti leiti, et selline efekt sõltub seemnete levimisviisist: koosluste ühendamine ise soodustas just loomlevi. Tuullevi otseselt ühendamisest ei sõltunud, kuid suurenes ala kuju muutumisest koridori loomisega (suurenes ümbermõõdu ja pindala suhe) (Brudvig et al. 2009). Tewksbury et al. (2002) demonstreerisid, kuidas koridoride loomine suurendas putukate ja lindude liikumist populatsioonide vahel, mis soodustas õietolmu ja seemnete levimist. Sellega kaasnes fragmenteeritud populatsioonide vahel suurem geenivool.

Tõenäosus, et levila nihkub fragmenteerunud maastikul piisava tempoga, on arvatavasti tugevas sõltuvuses kliimamuutuse kiirusest. Samuti võib see sõltuda maastiku killustatuse tasemest ning sellest,

kas maastikku on strateegiliselt taastatud koridoride loomisega, mis ühendaksid allesjäänud kooslusi. Kui maastik on keskmiselt fragmenteerunud, on koridoride taastamise mõju sellele küll oluline, kuid suures plaanis nii väike, et ei tasu kokkuvõttes kulu ja tööd ära. Kliima aeglasema soojenemisstsenaariumi puhul võiks tugevalt killustunud koosluste vahel strateegilisest koridoride loomisest olla väga palju abi, tuues sellega nende ellujäämistõenäosuse sarnasele tasemele keskmiselt fragmenteerunud kooslustega. Kuid kliima kiire soojenemise puhul ei pruugi tugevalt killustunud koosluste taastamisest erilist kasu tulla (Renton et al. 2013).

Taimeliikide puhul, mis levilat muudavad eelkõige kauglevi teel, ei ole koridoride loomisest suure tõenäosusega abi. Arvestades ka liike, mille jaoks kliimamuutus on nii või naa liiga kiire, võib translokatsioon olla paljudel juhtudel parim kaitsemeede (Pearson ja Dawson 2005).

5.3.2 Assisteeritud migratsioon

Assisteeritud migratsioonil on kaks meetodit: assisteeritud geenivool ning ümberasustamine ehk translokatsioon. Assisteeritud geenivool on sobiva seemnepanga kunstlik paljundamine, mis tõstab kohastunud genotüüpide taset. Seda rakendatakse levila piires, kui fragmenteerunud populatsioonide kohastumis- või levimisvõime on madal (Savolainen et al. 2004).

Assisteeritud geenivoolu tuleb planeerida väga läbimõeldult, kuna kaasneda võivad autbriidingudepressioon, kohastumuse langus mittekliimaatiliste tegurite suhtes või kohalike genotüüpide kadu. Seda saab praegusel ajal kasutada vaid nende väheste liikide puhul, mille kohta on teada, kumb on olulisem: kas lokaalsed kohastumused spetsiifilistele kliimatingimustele või mittekliimaatilistele muutujatele. Assisteeritud geenivoolu rakendatakse juhul, kui on kindlasti teada, et liik on tugevamini kohastunud muutuva kliima kui teiste keskkonnategurite suhtes. Hästi sobivad selleks mitmed puuliigid (Aitken ja Whitlock 2013).

Translokatsioon ehk ümberasustamine on koloniseerimine levilast väljapoole. See on tõenäoliselt parim viis päästa väljasuremisest kitsaste levilatega endeeme (mille levimisbarjäärid on kliimamuutuses ületamatud). Väljasuremisrisk vastuvõtvale kooslusele on väga väike, kui translokatsioon toimub samas laiemas geograafilises piirkonnas ja sihtkohas puuduvad kohalikud endeemid. Üks hea näide on Briti saared, kus esineb suur osa Mandri-Euroopa taimedest, mille loodus on tugevalt inimtegevusest mõjutatud ja kus on vähe kohalikke endeeme (Thomas 2011). Seal on naturaliseerunud juba umbes 2000 liiki ilma, et kohalikud liigid oleksid seetõttu välja surnud. Väheste liikide puhul on täheldatud olulist negatiivset mõju kohalikule elustikule (Manchester ja Bullock 2000). Kuna selliseid piirkondi maailmas on, kus tahtmatu inimtegevuse tagajärjel naturaliseeruvad juba niigi sajad liigid, oleks üldise

elurikkuse seisukohalt kasulik, kui vähemalt osad neist oleksid translokatsiooniga päästetud ohustatud liigid. Kuigi vaieldakse, kas on õige tekitada “ebaloomulikke” kooslusi, sõnastab Thomas (2011), et praeguses keskkonnamuutuses pole endiste koosluste iga hinnaga säilitamine enam võimalik ning tähtis on hoida võimalikult suur liikide arv kokkuvõttes.

5.3.3 *In situ* looduskaitse

Üldiselt on suuremad populatsioonid väljasuremisest vähem ohustatud, neis on suurem geneetiline mitmekesisus ja tekib ka suurema tõenäosusega uusi geneetilisi variatsioone. Seega peaks suurte populatsioonide säilitamine olema looduskaitse prioriteet. Kuid ülitähtis on teha kindlaks, millised alad on kaitsmiseks kõige tähtsamad. Selleks tuleks kindlaks teha ajaloolised ja potentsiaalsed tuleviku refuugiumid ja suunata looduskaitseressurss sinna (Christmas et al. 2016).

Refuugiumid on alad, mille keskkonnatingimused jäävad liigi jaoks sobivatesse piiridesse olukorras, kus regioonis suuremal skaalal toimuvad biotilised ja abiotilised muutused (Christmas et al. 2016). Suur hulk külmatundlikke liike taandusid refuugiumitesse kvaternaari külma kliima perioodil (üldiselt lõunapoolsetele laiuskraadidele ja mäestikes jalamitele, kus kliima oli soojem) ning laiendasid levilaid taas peale soojenemist (Hewitt 2000). Käimasolevas kliimamuutuses võib oodata, et kuumatundlikud taimed liiguvad refuugiumitesse põhjasuunas ning mäestikes kõrgemale, kus tingimused on jahedamad. Alpiinsed piirkonnad võivad saada olulisteks refuugiumiteks, kuna ülesmärke on liikidel kordades lühem distantid levida võrreldes laiuskraadilise skaalaga (Christmas et al. 2016). Refuugiumites säilib tihti ka kõrge geneetiline mitmekesisus ning tõenäolisemalt ka vajalik geneetiline variatsioon kohastumiseks. Populatsioonid, mis minevikus on refuugiumidest välja levinud, on geneetiliselt mitmekesisust kaotanud (ilmselt tulenevalt leviku kiirusest ja asutajaefektist) (Hewitt 2000). Seega on ka kõrge kohastumisvõime säilitamise seisukohalt refuugiumite looduskaitse elutähtis (Christmas et al. 2016).

Kuna liikide levilad on mõjutatud erinevatest kliimateguritest ning mõned kohalikud tegurid ei korreleeru suures plaanis regiooni kliimaga (nt mandrilise kliimaga regioonis võivad olla orgudes või mägedes väga erinevad tingimused), ei pruugi kõik ohustatud liigid neist planeeritud refuugiumitest kasu saada. Et refuugium osutuks kasulikuks, peab liik olema olnud seni piiratud kliimateguri poolt, mis erineb regionaalsest kliimast. Refuugium ei teki ainult seetõttu, et alal on sarnane kliima nt levila keskmega, liik peab ka suutma seal realselt ellu jääda (Hylander et al. 2015).

Potentsiaal refuugiumite tekkimiseks ei erine ainult liikide vahel, vaid ka olukorrast, kas liik elab üle kliima soojenemist või jahtumist. Sõltuvalt olukorrast võib refuugiumite tekkimine olla soodustatud

kas levila lõuna- või põhjapiiril. Seega oleks kasulik võrrelda levila piire eri ilmakaartes: paljude hajali populatsioonide esinemine ühel, aga mitte teisel serval võib viidata ühe suuna sobilikkusele refuugiumite tekkeks (Hylander et al. 2015).

5.3.4 *Ex situ* looduskaitse

Üheks viisiks liike päästa on ka seemnepankade kogumine, millega oleks tulevikus võimalik taasasustada väljasurnud liike (Christmas et al. 2016). Hoolikalt valitud seemneid kasutatakse ka assisteeritud geenivooluks, et viia populatsioonidesse kaotatud allelele, mille tulemusena toimub geneetiline rikastumine (ingl *genetic rescue*) (Aitken ja Whitlock 2013). Seemnete tagavara hoidmiseks on loodud ka spetsiaalseid puukaitsealasid ning erinevaid liike kasvatakse botaanikaaedades. Seemneid hoitakse pankades nii tava- kui külmtingimustes. Teistele kaitsemeetmetele on see eriti mõistlik lisandus, kuna on *in situ* looduskaitsest kordades odavam (sellega võrreldes 1%) (Li ja Pritchard 2009).

Kokkuvõte

Käesolev töö annab ülevaate kliima mõjust taimeliikide levilate kujundamisel, seletab lahti erinevaid protsesse levilate servaaladel ja käsitleb erinevate puittaimede seisundit Euroopa boreaalses, hemiboreaalses ja nemoraalses vööndis. Töös on arutletud taimeliikide võime üle praeguses kliimamuutuses oma levilaid nihutada ning antud ülevaade puittaimedele rakendatavatest looduskaitsemeetmetest. Taimeliikide levilate dünaamika kliimamuutuses on kompleksne ja seetõttu on ka ülikeeruline täpselt tulevikku ennustada, kuna erinevaid muutujaid on selles protsessis palju. Taimeliigi levila võib kliimamuutuses nihkuda, kahaneda, laieneda või sureb liik välja. Lisaks ei pruugi levila muutuda, kui selle piire ei määra kliima, vaid muud tegurid. Seega oleks vale eeldada, et Euroopas on kliimamuutuses oodata lihtsat ja üldist taimede levilate nihkumist põhjasuunas.

Käesolevas töös uuritud puittaimeliikide levilatest pole seni ükski põhjasuunas nihkunud, kuigi kliimamuutus neist mitmeid mõjutab. Levilat on laiendamas harilik luuderohi (*Hedera helix* L.) ja mõned Kesk-Euroopa igihaljad puittaimed, näiteks teravalehine iileks (*Ilex aquifolium* Lour.). On märke, et tulevikus võib nihkuda hariliku männi (*Pinus sylvestris* L.) levila. Hariliku männi levila põhjaserval on juba täheldatud seemikute ja suurte puude edukamat kasvu, samas lõunaserval vähendab põuastress seemikute ellujäämist ning põhjustab kohati ulatuslikku suremust. Harilikku tamme (*Quercus robur* L.) ellujäämist ja kasvu mõjutavad põuad negatiivselt levila erinevates piirkondades, isegi põhjaserval.

Paljude puuliikide ja -perekondade puhul puuduvad seni teated, et kliimamuutus nende levilaid oleks mõjutanud. On võimalik, et need tulevad seni toime fenotüüpse plastilisusega, näiteks perekond kask (*Betula* L.), perekond paju (*Salix* L.), harilik vaher (*Acer platanoides* L.) ja harilik sarapuu (*Corylus avellana* L.).

Suurimad takistused taimede levilate nihkumisele on tõenäoliselt kliima soojenemise kiirus ja maastike fragmenteeritus. Valdav osa teadustöödest ennustab taimedele üsna kehva levimisvõimet tänapäeva oludes. Väga olulisena tuli välja, kuidas kliimamuutus mõjutab kõiki organisme, terveid kooslusi samaaegselt. Kuigi levilate põhjapiiril võiks kliima muutuda taimedele sobivamaks, on soojenemine põhjustanud patogeenide massilist levikut, mis võib oluliselt takistada liigi levila muutumist vastusena soojenemisele. Kõnekas näide on harilik jalakas (*Ulmus glabra* Mill.), mille levila põhjapiiril on märgata suuremat asustusedukust. Samas on ka sellesse piirkonda levinud massiliselt jalakasurm (*Ophiostoma novo-ulmi* Brasier), mida kandvad vektorputukad (*Scolytus* spp) on tõenäoliselt

kliimamuutuses eelise saanud. Erinevatel lepaliikidel (*Alnus* L.) põhjustab jõeäärsetes kooslustes varasemast suuremat suremust kromist *Phytophthora alni*. Sama patogeeniperekonna liigid kahjustavad tõsiselt ka hariliku tamme, kivitamme (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) ja harilikku pööki (*Fagus sylvatica* L.). Samuti sagenevad massilised üraskikahjustused harilikul kuusel (*Picea abies* (L.) H. Karst). On tõenäoline, et mitmete puuliikide arvukus Euroopas väheneb sajandi lõpuks oluliselt: näiteks harilik pöök, harilik jalakas ja harilik saar (*Fraxinus excelsior* L.). Harilikule pöögile ennustatakse kliimamuutuses eriti madalat levimisvõimet: sajandi lõpuks asustab see liik tõenäoliselt vaid 1-2% oma uutest kliimaatilistest elupaikadest. Küsimuse all on ka hariliku kuuse tulevik paljudes Euroopa riikides majanduspuuna.

Teadmised taimeliikide levilate seisundist praegu ja prognoosid edaspidiseks on väga olulised looduskaitse planeerimisel. Ulatuslikud looduskaitsemeetmed on kallid ning eeldavad väga täpset kaitse planeerimist. Võimalik on luua elurikkuse koridore levila nihkumise soodustamiseks ning looduskaitsealasi asukohtades, mis võiksid olla tulevikus refuugiumid. Paljude liikide levimisvõime ei ole piisav kliimamuutusele reageerimiseks ning vajalik võib olla isendite ümberasustamine sobivama kliimaga aladele. Lisaks on kasulik seemnete säilitamine seemnepankades ning spetsiaalsete puukaitsealade loomine, et tulevikus sobivat seemnevaru taasisustamiseks kasutada.

Summary

Impact of climate change on woody plant species ranges in the boreal, hemiboreal and nemoral zones of Europe

This bachelor's thesis gives an overview of the role of climate change in determining plant species ranges, explains different processes on range edges and looks into the current state of different woody species in the boreal, hemiboreal and nemoral zones of Europe. It also discusses the probability of plant species range shifts in the current climate change and gives an overview of various protection measures available. Plant species' responses to climate change are very complex. Because of the multiplicity of different variables in the process, conducting future predictions can be highly complicated. A plant species range may shift, expand, decrease or the species could go extinct. The range could also stay unchanged if its boundaries are determined by variables other than climate. Therefore it would be wrong to expect simple range shifts northward in Europe.

None of the woody species studied in this thesis have shifted their ranges northward, although climate change is affecting several of them. The ranges of common ivy (*Hedera helix* L.) and several evergreen shrubs of Central Europe (such as common holly (*Ilex aquifolium* Lour.)) have expanded. There are early signs that the range of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) could shift northward in the future. Increased survival of saplings and enhanced tree growth have been recorded on its northern edge. On the southern edge of Scots pine drought stress has reduced the survival of saplings and caused widespread mortality in some areas. Droughts are also negatively affecting the survival and growth of pedunculate oak (*Quercus robur* L.) in different parts of its range, even on the northern edge.

For example no climate change induced range changes have so far been recorded in birch family (*Betula* L.), willow family (*Salix* L.), Norway maple (*Acer platanoides* L.) or common hazel (*Corylus avellana* L.). It is possible that these species are coping so far thanks to phenotypic plasticity.

The biggest obstacles to range shifts will most likely be the speed of current climate change and fragmentation of landscapes. The majority of scientific publications predict a quite low dispersal ability for plants in present conditions. An important fact is that climate change affects all organisms and whole habitats simultaneously. Although the climate on northern range edges could become more favorable for plants, ongoing warming has caused massive spread of pathogens, which could hinder the plant species range shifts. A significant example is Scots elm (*Ulmus glabra* Mill.), which is showing signs of improved dispersal on the northern edge. Elms in that region are also being extensively

damaged by Dutch elm disease (*Ophiostoma novo-ulmi* Brasier), carried there by vector insects (*Scolytus* spp) that have likely gained a spreading advantage due to climate change. A pathogen *Phytophthora alni* is causing unprecedented mortality among different alder (*Alnus* L.) species along streamlines. Species from the same pathogen family are also causing dieback on pedunculate oak, sessile oak (*Quercus petraea* (Matt.) Liebl) and European beech (*Fagus sylvatica* L.). Massive outbreaks of bark beetle (*Ips typographus* L.) on Norway spruce (*Picea abies* (L.) H. Karst) are becoming more and more frequent in parts of Europe. It is likely that several tree species will decline in Europe, such as the European beech, Scots elm and European ash (*Fraxinus excelsior* L.). European beech will likely have particularly limited migration ability and is predicted to colonise only 1-2% of newly available habitats by 2100. Also the future of Norway spruce as a commercial tree is unclear.

Knowledge on the current state of plant species ranges and also accurate future predictions are very important for conservation planning. Extensive measures are expensive and demand very accurate planning. Landscape corridors to facilitate range shifts could be established or conservation areas in potential future refugia could be created. Many species will not be able to migrate due to rapid climate change, therefore translocation to new suitable areas could be necessary. Additionally storing seeds in seed banks or growing trees for seed in protected areas are possible measures for reintroducing species to nature in the future.

Kasutatud kirjandus

1. Aitken, S.N., & Whitlock, M.C. 2013. Assisted gene flow to facilitate local adaptation to climate change. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 44: 367–388.
2. Alba, C., & Hufbauer, R. 2012. Exploring the potential for climatic factors, herbivory, and co-occurring vegetation to shape performance in native and introduced populations of *Verbascum thapsus*. *Biological Invasions* 14: 2505–2518.
3. Alberto, F.J., Aitken, S.N., Alía, R., González-Martínez, S.C., Hänninen, H., Kremer, A., Lefèvre, F., Lenormand, T., Yeaman, S., Whetten, R., & Savolainen, O. 2013. Potential for evolutionary responses to climate change – evidence from tree populations. *Global Change Biology* 19: 1645–1661.
4. Allen, C.D., Macalady, A.K., Chenchouni, H., Bachelet, D., McDowell, N., Vennetier, M., Kitzberger, T., Rigling, A., Breshears, D.D., Hogg, E.H. (Ted), Gonzalez, P., Fensham, R., Zhang, Z., Castro, J., Demidova, N., Lim, J.-H., Allard, G., Running, S.W., Semerci, A., & Cobb, N. 2010. A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management* 259: 660–684.
5. Babst, F., Bouriaud, O., Poulter, B., Trouet, V., Girardin, M.P., & Frank, D.C. 2019. Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances* 5: eaat4313.
6. Bell, G., & Gonzalez, A. 2011. Adaptation and evolutionary rescue in metapopulations experiencing environmental deterioration. *Science* 332: 1327–1330.
7. Berger, S. 2008. Evergreen broad-leaved woody species: indicators of climate change. Leibniz University Hannover
8. Billington, H.L., & Pelham, J. 1991. Genetic variation in the date of budburst in Scottish birch populations: Implications for climate change. *Functional Ecology* 5: 403.
9. Bjelke, U., Boberg, J., Oliva, J., Tattersdill, K., & McKie, B.G. 2016. Dieback of riparian alder caused by the *Phytophthora alni* complex: projected consequences for stream ecosystems. *Freshwater Biology* 61: 565–579.
10. Boczoń, A., Kowalska, A., Ksepko, M., & Sokołowski, K. 2018. Climate warming and drought in the Białowieża forest from 1950–2015 and their impact on the dieback of Norway spruce stands. *Water* 10: 1502.
11. Bolte, A., Czajkowski, T., & Kompa, T. 2007. The north-eastern distribution range of European beech - a review. *Forestry* 80: 413–429.
12. Bontrager, M., Usui, T., Lee-Yaw, J.A., Anstett, D.N., Branch, H.A., Hargreaves, A.L., Muir, C.D., & Angert, A.L. 2021. Adaptation across geographic ranges is consistent with strong selection in marginal climates and legacies of range expansion. *Evolution* 75: 1316–1333.
13. Bridle, J.R., & Vines, T.H. 2007. Limits to evolution at range margins: when and why does adaptation fail? *Trends in Ecology & Evolution* 22: 140–147.
14. Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffrers, K., Seifan, M., Touzard, B., & Michalet, R. 2007. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 0: 18–34.
15. Brown, J.H., Stevens, G.C., & Kaufman, D.M. 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries, and internal structure. *Annual Review of Ecology and Systematics* 27: 597–623.
16. Brudvig, L.A., Damschen, E.I., Tewksbury, J.J., Haddad, N.M., & Levey, D.J. 2009. Landscape connectivity promotes plant biodiversity spillover into non-target habitats. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106: 9328–9332.

17. Buras, A., & Menzel, A. 2019. Projecting Tree Species Composition Changes of European Forests for 2061–2090 Under RCP 4.5 and RCP 8.5 Scenarios. *Frontiers in Plant Science* 9: 1986.
18. Bürger, R., & Lynch, M. 1995. Evolution and extinction in a changing environment: A quantitative-genetic analysis. *Evolution* 49: 151–163.
19. Caplat, P., Anand, M., & Bauch, C. 2008a. Interactions between climate change, competition, dispersal, and disturbances in a tree migration model. *Theoretical Ecology* 1: 209–220.
20. Caplat, P., Anand, M., & Bauch, C. 2008b. Symmetric competition causes population oscillations in an individual-based model of forest dynamics. *Ecological Modelling* 211: 491–500.
21. Carteron, A., Parasquive, V., Blanchard, F., Guilbeault-Mayers, X., Turner, B.L., Vellend, M., & Laliberté, E. 2020. Soil abiotic and biotic properties constrain the establishment of a dominant temperate tree into boreal forests (D. Barua, Ed.). *Journal of Ecology* 108: 931–944.
22. Caudullo, G., Tinner, W., & de Rigo, D. 2016. *Picea abies* in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In *European Atlas of Forest Tree Species*, pp. 114–116. Publication Office of the European Union, Luxembourg.
23. Chen, I.-C., Hill, J.K., Ohlemuller, R., Roy, D.B., & Thomas, C.D. 2011. Rapid range shifts of species associated with high levels of climate warming. *Science* 333: 1024–1026.
24. Christmas, M.J., Breed, M.F., & Lowe, A.J. 2016. Constraints to and conservation implications for climate change adaptation in plants. *Conservation Genetics* 17: 305–320.
25. Chuine, I., Morin, X., & Bugmann, H. 2010. Warming, photoperiods, and tree phenology. *Science* 329: 277–278.
26. Corcobado, T., Cech, T.L., Brandstetter, M., Daxer, A., Hüttler, C., Kudláček, T., Horta Jung, M., & Jung, T. 2020. Decline of European beech in Austria: Involvement of *Phytophthora* spp. and contributing biotic and abiotic factors. *Forests* 11: 895.
27. Corlett, R.T., & Westcott, D.A. 2013. Will plant movements keep up with climate change? *Trends in Ecology & Evolution* 28: 482–488.
28. Damschen, E.I., Haddad, N.M., Orrock, J.L., Tewksbury, J.J., & Levey, D.J. 2006. Corridors increase plant species richness at large scales. *Science* 313: 1284–1286.
29. Darling, E., Samis, K.E., & Eckert, C.G. 2008. Increased seed dispersal potential towards geographic range limits in a Pacific coast dune plant. *The New Phytologist* 178: 424–435.
30. Drobyshev, I.V. 2001. Effect of natural disturbances on the abundance of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) regeneration in nemoral forests of the southern boreal zone. *Forest Ecology and Management* 140: 151–161.
31. Drobyshev, I., Linderson, H., & Sonesson, K. 2007. Temporal mortality pattern of pedunculate oaks in southern Sweden. *Dendrochronologia* 24: 97–108.
32. Dullinger, S., Dendoncker, N., Gattringer, A., Leitner, M., Mang, T., Moser, D., Mücher, C.A., Plutzer, C., Rounsevell, M., Willner, W., Zimmermann, N.E., & Hülber, K. 2015. Modelling the effect of habitat fragmentation on climate-driven migration of European forest understorey plants (I. Kühn, Ed.). *Diversity and Distributions* 21: 1375–1387.
33. Ettinger, A.K., Buonaiuto, D.M., Chamberlain, C.J., Morales-Castilla, I., & Wolkovich, E.M. 2021. Spatial and temporal shifts in photoperiod with climate change. *New Phytologist* 230: 462–474.
34. Famiglietti, C.A., Michalak, A.M., & Konings, A.G. 2021. Extreme wet events as important as extreme dry events in controlling spatial patterns of vegetation greenness anomalies. *Environmental Research Letters* 16: 074014.
35. Farjon, A. 2010. In *A Handbook of the World's Conifers*, p. 764. Brill, Leiden-Boston.
36. Feehan, J., Harley, M., & Minnen, J. 2009. Climate change in Europe. 1. Impact on terrestrial ecosystems and biodiversity. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29: 409–421.

37. Fischer, R., Waldner, P., Carnicer, J., Coll, M., Dobbertin, M., Ferretti, M., Hansen, K., Kindermann, G., Lasch-Born, P., Lorenz, M., Marchetto, A., Meining, S., Nieminen, T., Peñuelas, J., Rautio, P., Reyer, C., Roskams, P., & Sánchez, G. 2012. *The Condition of Forests in Europe*. ICP Forests, Hamburg.
38. Franke, A., Aatsinki, P., Hallikainen, V., Huhta, E., Hyppönen, M., Juntunen, V., Mikkola, K., Neuvonen, S., & Rautio, P. 2015. Quantifying changes of the coniferous forest line in Finnish Lapland during 1983–2009. *Silva Fennica* 49 (4): 1408.
39. Franks, S.J., Sim, S., & Weis, A.E. 2007. Rapid evolution of flowering time by an annual plant in response to a climate fluctuation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 1278–1282.
40. Gibson, S.Y., Van Der Marel, R.C., & Starzomski, B.M. 2009. Climate change and conservation of leading-edge peripheral populations. *Conservation Biology* 23: 1369–1373.
41. Goberville, E., Hautekèete, N.-C., Kirby, R.R., Piquot, Y., Luczak, C., & Beaugrand, G. 2016. Climate change and the ash dieback crisis. *Scientific Reports* 6: 35303.
42. Grodzki, W. 2016. Mass outbreaks of the spruce bark beetle *Ips typographus* in the context of the controversies around the Białowieża Primeval Forest. 77 (4): 324–331.
43. Hallinger, M., Manthey, M., & Wilmking, M. 2010. Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist* 186: 890–899.
44. Hampe, A. 2011. Plants on the move: The role of seed dispersal and initial population establishment for climate-driven range expansions. *Acta Oecologica* 37: 666–673.
45. Hampe, A., & Petit, R.J. 2005. Conserving biodiversity under climate change: the rear edge matters. *Ecology Letters* 8: 461–467.
46. Hanewinkel, M., Cullmann, D.A., Schelhaas, M.-J., Nabuurs, G.-J., & Zimmermann, N.E. 2013. Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change* 3: 203–207.
47. Hardenbol, A.A., Junninen, K., & Kouki, J. 2020. A key tree species for forest biodiversity, European aspen (*Populus tremula*), is rapidly declining in boreal old-growth forest reserves. *Forest Ecology and Management* 462: 118009.
48. Hargreaves, A.L., & Eckert, C.G. 2019. Local adaptation primes cold-edge populations for range expansion but not warming-induced range shifts. *Ecology Letters* 22: 78–88.
49. Harvey, J.E., Smiljanić, M., Scharnweber, T., Buras, A., Cedro, A., Cruz-García, R., Drobyshch, I., Janecka, K., Jansons, Ā., Kaczka, R., Klisz, M., Läänelaid, A., Matisons, R., Muffler, L., Sohar, K., Spyt, B., Stolz, J., Maaten, E., Maaten-Theunissen, M., Vitas, A., Weigel, R., Kreyling, J., & Wilmking, M. 2020. Tree growth influenced by warming winter climate and summer moisture availability in northern temperate forests. *Global Change Biology* 26: 2505–2518.
50. Helama, S., Sohar, K., Läänelaid, A., Mäkelä, H.M., & Raisio, J. 2016. Oak decline as illustrated through plant–climate interactions near the northern edge of species range. *The Botanical Review* 82: 1–23.
51. Hewitt, G. 2000. The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature* 405: 907–913.
52. Holtmeier, F.-K., & Broll, G. 2011. Response of Scots Pine (*Pinus sylvestris*) to warming climate at its altitudinal limit in northernmost subarctic Finland. *Arctic* 64: 269–280.
53. Huffeldt, N.P. 2020. Photoc barriers to poleward range-shifts. *Trends in Ecology & Evolution* 35: 652–655.
54. Hultberg, T., Sandström, J., Felton, A., Öhman, K., Rönnberg, J., Witzell, J., & Cleary, M. 2020. Ash dieback risks an extinction cascade. *Biological Conservation* 244: 108516.
55. Hylander, K., Ehrlén, J., Luoto, M., & Meineri, E. 2015. Microrefugia: Not for everyone. *Ambio* 44: 60–68.

56. Johnson, J.S., Gaddis, K.D., Cairns, D.M., Lafon, C.W., & Krutovsky, K.V. 2016. Plant responses to global change: next generation biogeography. *Physical Geography* 37: 93–119.
57. Jump, A.S., Hunt, J.M., Martínez-Izquierdo, J.A., & Peñuelas, J. 2006. Natural selection and climate change: temperature-linked spatial and temporal trends in gene frequency in *Fagus sylvatica*. *Molecular Ecology* 15: 3469–3480.
58. Jump, A.S., & Penuelas, J. 2005. Running to stand still: adaptation and the response of plants to rapid climate change. *Ecology Letters* 8: 1010–1020.
59. Jung, T. 2009. Beech decline in Central Europe driven by the interaction between *Phytophthora* infections and climatic extremes. *Forest Pathology* 39: 73–94.
60. Jürisoo, L., & Drenkhan, A.P. ja R. 2021. Jalakasurma levikust ja ohtlikkusest Eestis. *Forestry Studies* 74: 88–111.
61. Jürisoo, L., Selikhovkin, A.V., Padari, A., Shevchenko, S.V., Shcherbakova, L.N., Popovichev, B.G., & Drenkhan, R. 2021. The extensive damage to elms by Dutch elm disease agents and their hybrids in northwestern Russia. *Urban Forestry & Urban Greening* 63: 127214.
62. Jylhä, K., Fronzek, S., Tuomenvirta, H., Carter, T.R., & Ruosteenoja, K. 2008. Changes in frost, snow and Baltic sea ice by the end of the twenty-first century based on climate model projections for Europe. *Climatic Change* 86: 441–462.
63. Katz, D.S.W., & Ibáñez, I. 2016. Foliar damage beyond species distributions is partly explained by distance dependent interactions with natural enemies. *Ecology* 97: 2331–2341.
64. Keča, N., Koufakis, I., Dietershagen, J., Nowakowska, J.A., & Oszako, T. 2016. European oak decline phenomenon in relation to climatic changes. *Folia Forestalia Polonica* 58: 170–177.
65. Kharuk, V.I., Im, S.T., & Dvinskaya, M.L. 2016. Decline of spruce (*Picea abies*) in forests of Belarus. *Russian Journal of Ecology* 47: 241–248.
66. van Kleunen, M., Pyšek, P., Dawson, W., Essl, F., Kreft, H., Pergl, J., Weigelt, P., Stein, A., Dullinger, S., König, C., Lenzner, B., Maurel, N., Moser, D., Seebens, H., Kartesz, J., Nishino, M., Aleksanyan, A., Ansong, M., Antonova, L.A., Barcelona, J.F., Breckle, S.W., Brundu, G., Cabezas, F.J., Cárdenas, D., Cárdenas-Toro, J., Castaño, N., Chacón, E., Chatelain, C., Conn, B., de Sá Dechoum, M., Dufour-Dror, J.-M., Ebel, A.L., Figueiredo, E., Fragman-Sapir, O., Fuentes, N., Groom, Q.J., Henderson, L., Inderjit, Jogan, N., Krestov, P., Kupriyanov, A., Masciadri, S., Meerman, J., Morozova, O., Nickrent, D., Nowak, A., Patzelt, A., Pelsler, P.B., Shu, W., Thomas, J., Uludag, A., Velayos, M., Verkhosina, A., Villaseñor, J.L., Weber, E., Wieringa, J.J., Yazlık, A., Zeddám, A., Zykova, E., & Winter, M. 2019. The Global Naturalized Alien Flora (GloNAF) database. *Ecology* 100: e02542.
67. Kohler, J., Brandt, O., Johansson, M., & Callaghan, T. 2006. A long-term Arctic snow depth record from Abisko, northern Sweden, 1913–2004. *Polar Research* 25: 91–113.
68. Kouki, J., Arnold, K., & Martikainen, P. 2004. Long-term persistence of aspen – a key host for many threatened species – is endangered in old-growth conservation areas in Finland. *Journal for Nature Conservation* 12: 41–52.
69. Kreyling, J. 2010. Winter climate change: a critical factor for temperate vegetation performance. *Ecology* 91: 1939–1948.
70. Kreyling, J., & Henry, H. 2011. Vanishing winters in Germany: soil frost dynamics and snow cover trends, and ecological implications. *Climate Research* 46: 269–276.
71. Kucharski, L., Kloss, M., Sienkiewicz, J., Liszewska, M., & Kiełtyk, P. 2019. Impact of climate change on ivy (*Hedera helix* L.) expansion in forests of Central Poland. *Folia Forestalia Polonica* 61: 211–221.
72. Läänelaid, A., Sohar, K., & Meikar, T. 2008. Present state and chronology of oaks in an oak forest in Saaremaa Island, Estonia. *Baltic Forestry* 14: 34–43.

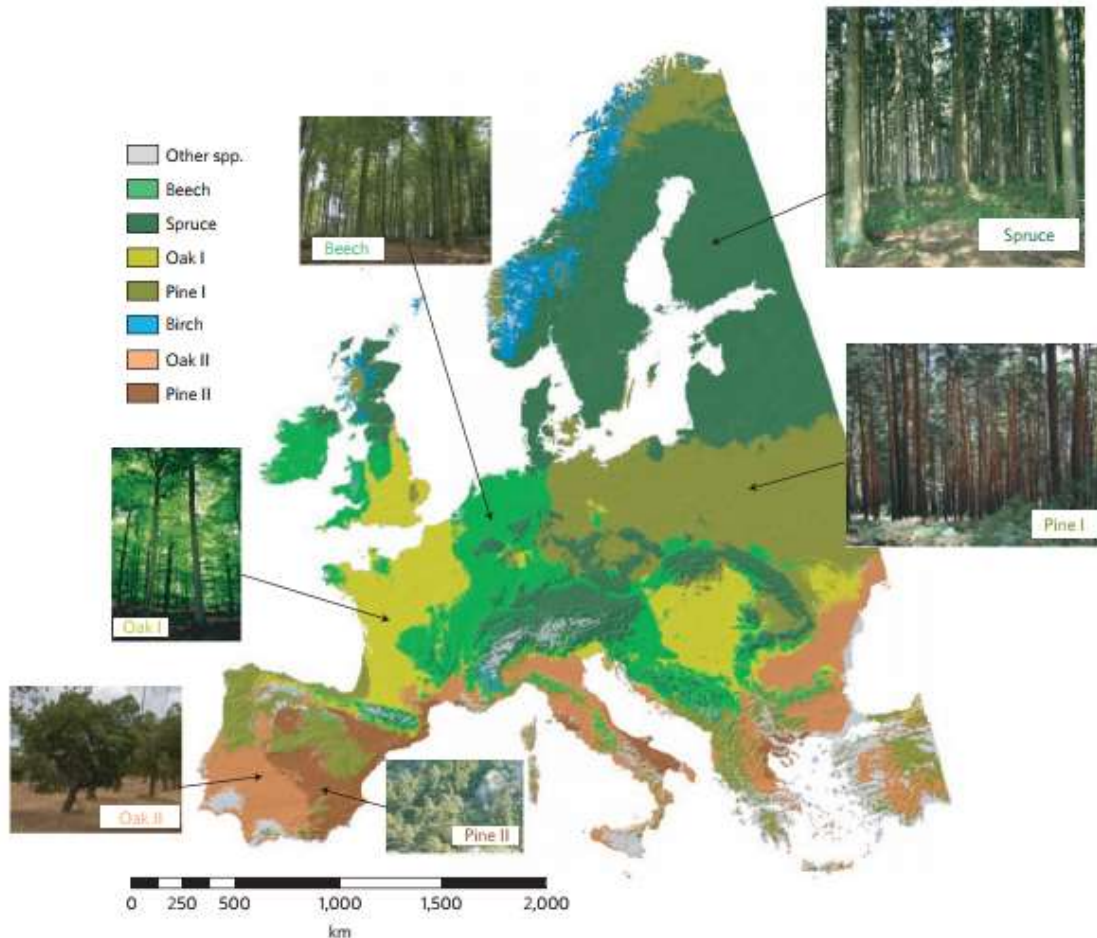
73. Le Roux, P.C., & McGeoch, M.A. 2008. Rapid range expansion and community reorganization in response to warming: Biotic response of a flora to climate changing. *Global Change Biology* 14: 2950–2962.
74. Leuschner, C. 2020. Drought response of European beech (*Fagus sylvatica* L.)—A review. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 47: 125576.
75. Li, D.-Z., & Pritchard, H.W. 2009. The science and economics of *ex situ* plant conservation. *Trends in Plant Science* 14: 614–621.
76. Linderholm, H.W., Walther, A., & Chen, D. 2008. Twentieth-century trends in the thermal growing season in the Greater Baltic Area. *Climatic Change* 87: 405–419.
77. Maherali, H., Pockman, W.T., & Jackson, R.B. 2004. Adaptive variation in the vulnerability of woody plants to xylem cavitation. *Ecology* 85: 2184–2199.
78. Manchester, S.J., & Bullock, J.M. 2000. The impacts of non-native species on UK biodiversity and the effectiveness of control. *Journal of Applied Ecology* 37: 845–864.
79. Matías, L., & Jump, A.S. 2012. Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management* 282: 10–22.
80. Mellander, P.-E., Löfvenius, M.O., & Laudon, H. 2007. Climate change impact on snow and soil temperature in boreal Scots pine stands. *Climatic Change* 85: 179–193.
81. Miller, K.M., & McGill, B.J. 2018. Land use and life history limit migration capacity of eastern tree species. *Global Ecology and Biogeography* 27: 57–67.
82. Nathan, R. 2006. Long-distance dispersal of plants. *Science* 313: 786–788.
83. Pautasso, M., Aas, G., Queloz, V., & Holdenrieder, O. 2013. European ash (*Fraxinus excelsior*) dieback – A conservation biology challenge. *Biological Conservation*
84. Pearson, R.G., & Dawson, T.P. 2005. Long-distance plant dispersal and habitat fragmentation: identifying conservation targets for spatial landscape planning under climate change. *Biological Conservation* 123: 389–401.
85. Petitpierre, B., Kueffer, C., Broennimann, O., Randin, C., Daehler, C., & Guisan, A. 2012. Climatic niche shifts are rare among terrestrial plant invaders. *Science* 335: 1344–1348.
86. Pörtner, H.-O., Roberts, D.C., Tignor, M.M.B., Poloczanska, E., Mintenbeck, K., Alegría, A., Marlies, C., Langsdorf, S., Löschke, S., Möller, V., Okem, A., & Rama, B. 2022. *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability*, pp. 1824–1826. Cambridge University Press, Cambridge UK, New York.
87. Pouteau, R., Biurrun, I., Brunel, C., Chytrý, M., Dawson, W., Essl, F., Fristoe, T., Haveman, R., Hobohm, C., Jansen, F., Kreft, H., Lenoir, J., Lenzner, B., Meyer, C., Moeslund, J.E., Pergl, J., Pyšek, P., Svenning, J., Thuiller, W., Weigelt, P., Wohlgemuth, T., Yang, Q., & van Kleunen, M. 2021. Potential alien ranges of European plants will shrink in the future, but less so for already naturalized than for not yet naturalized species (R. Real, Ed.). *Diversity and Distributions* 27: 2063–2076.
88. Pukiene, R., Vitas, A., Kazys, J., & Rimkus, E. 2020. Four-decadal series of dendrometer measurements reveals trends in *Pinus sylvestris* L. inter- and intra-annual growth response to climatic conditions. *Canadian Journal of Forest Research* 51 (3): 445–454.
89. Rehm, E.M., Olivas, P., Stroud, J., & Feeley, K.J. 2015. Losing your edge: climate change and the conservation value of range-edge populations. *Ecology and Evolution* 5: 4315–4326.
90. Rigo, D. de, San-Miguel-Ayanz, J., Caudullo, G., Durrant, T.H., & Mauri, A. (Eds.). 2016. In *European atlas of forest tree species*, pp. 185–186. Publications Office of the European Union, Luxembourg.
91. Saltré, F., Duputié, A., Gaucherel, C., & Chuine, I. 2015. How climate, migration ability and habitat fragmentation affect the projected future distribution of European beech. *Global Change Biology* 21: 897–910.

92. Savolainen, O., Bokma, F., García-Gil, R., Komulainen, P., & Repo, T. 2004. Genetic variation in cessation of growth and frost hardiness and consequences for adaptation of *Pinus sylvestris* to climatic changes. *Forest Ecology and Management* 197: 79–89.
93. Schenk, H.J. 2006. Root competition: beyond resource depletion. *Journal of Ecology* 94: 725–739.
94. Schmidt, N.M., Baittinger, C., & Forchhammer, M.C. 2006. Reconstructing century-long snow regimes using estimates of high arctic *Salix arctica* radial growth. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 38: 257–262.
95. Sexton, J.P., McIntyre, P.J., Angert, A.L., & Rice, K.J. 2009. Evolution and ecology of species range limits. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40: 415–436.
96. Shaw, M.R., Zavaleta, E.S., Chiariello, N.R., Cleland, E.E., Mooney, H.A., & Field, C.B. 2002. Grassland Responses to Global Environmental Changes Suppressed by Elevated CO₂. *Science* 298: 1987–1990.
97. Sinclair, S., White, M., & Newell, G. 2010. How Useful Are Species Distribution Models for Managing Biodiversity under Future Climates? *Ecology and Society* 15 (1): 8.
98. Skrzecz, I., & Perlińska, A. 2018. Current problems and tasks of forest protection in Poland. *Folia Forestalia Polonica* 60: 161–172.
99. Solomon, S., Intergovernmental Panel on Climate Change, & Intergovernmental Panel on Climate Change (Eds.). 2007. *Climate change 2007: the physical science basis: contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge ; New York.
100. Stanton-Geddes, J., Tiffin, P., & Shaw, R.G. 2012. Role of climate and competitors in limiting fitness across range edges of an annual plant. *Ecology* 93: 1604–1613.
101. Stephan, P., Bramon Mora, B., & Alexander, J.M. 2021. Positive species interactions shape species' range limits. *Oikos* 130: 1611–1625.
102. Stojnić, S., Suchocka, M., Benito-Garzón, M., Torres-Ruiz, J.M., Cochard, H., Bolte, A., Coccozza, C., Cvjetković, B., de Luis, M., Martínez-Vilalta, J., Ræbild, A., Tognetti, R., & Delzon, S. 2018. Variation in xylem vulnerability to embolism in European beech from geographically marginal populations. *Tree Physiology* 38: 173–185.
103. Svenning, J.-C., Normand, S., & Skov, F. 2008. Postglacial dispersal limitation of widespread forest plant species in nemoral Europe. *Ecography* 31: 316–326.
104. Svenning, J.-C., & Skov, F. 2004. Limited filling of the potential range in European tree species. *Ecology Letters* 7: 565–573.
105. Sykes, M.T., & Prentice, I.C. 1996. A bioclimatic model for the potential distributions of North European tree species under present and future climates. *Journal of Biogeography* 23: 203–233.
106. Szmidla, H., Tkaczyk, M., Plewa, R., Tarwacki, G., & Sierota, Z. 2019. Impact of common mistletoe (*Viscum album* L.) on Scots pine forests—A call for action. *Forests* 10: 847.
107. Tewksbury, J.J., Levey, D.J., Haddad, N.M., Sargent, S., Orrock, J.L., Weldon, A., Danielson, B.J., Brinkerhoff, J., Damschen, E.I., & Townsend, P. 2002. Corridors affect plants, animals, and their interactions in fragmented landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99: 12923–12926.
108. Thomas, F.M. 2008. Recent advances in cause-effect research on oak decline in Europe. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources* 3: 1–12.
109. Thomas, C.D. 2011. Translocation of species, climate change, and the end of trying to recreate past ecological communities. *Trends in Ecology & Evolution* 26: 216–221.
110. Thomas, F.M., Blank, R., & Hartmann, G. 2002. Abiotic and biotic factors and their interactions as causes of oak decline in Central Europe. *Forest Pathology* 32: 277–307.

111. Thomas, C.D., Cameron, A., Green, R.E., Bakkenes, M., Beaumont, L.J., Collingham, Y.C., Erasmus, B.F.N., de Siqueira, M.F., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A.S., Midgley, G.F., Miles, L., Ortega-Huerta, M.A., Peterson, A.T., Phillips, O.L., & Williams, S.E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145–148.
112. Tomiolo, S., & Ward, D. 2018. Species migrations and range shifts: A synthesis of causes and consequences. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 33: 62–77.
113. Travis, J.M.J., Delgado, M., Bocedi, G., Baguette, M., Bartoń, K., Bonte, D., Boulangeat, I., Hodgson, J.A., Kubisch, A., Penteriani, V., Saastamoinen, M., Stevens, V.M., & Bullock, J.M. 2013. Dispersal and species' responses to climate change. *Oikos* 122: 1532–1540.
114. Vakkari, P., Rusanen, M., Heikkinen, J., Huotari, T., & Kärkkäinen, K. 2020. Patterns of genetic variation in leading-edge populations of *Quercus robur*: genetic patchiness due to family clusters. *Tree Genetics & Genomes* 16: 73.
115. Van Grunsven, R.H.A., Van Der Putten, W.H., Bezemer, T.M., Tamis, W.L.M., Berendse, F., & Veenendaal, E.M. 2007. Reduced plant-soil feedback of plant species expanding their range as compared to natives. *Journal of Ecology* 95: 1050–1057.
116. Van Grunsven, R.H.A., Van Der Putten, W.H., Martijn Bezemer, T., Berendse, F., & Veenendaal, E.M. 2010. Plant–soil interactions in the expansion and native range of a poleward shifting plant species: Plant-soil feedback in a poleward shifting plant. *Global Change Biology* 16: 380–385.
117. Venäläinen, A., Tuomenvirta, H., Lahtinen, R., & Heikinheimo, M. 2001. The influence of climate warming on soil frost on snow-free surfaces in Finland. *Climatic Change* 50: 111–128.
118. Walsh, J.E., Arendt, A., Atkinson, D., Demuth, M.N., Dowdeswell, J., Dyrgerov, M., Glazovsky, A., Koerner, R.M., Meier, M., Reeh, N., & Sigur, O. 2005. Arctic climate impact assessment. 198.
119. Walthert, L., & Meier, E.S. 2017. Tree species distribution in temperate forests is more influenced by soil than by climate. *Ecology and Evolution* 7: 9473–9484.
120. Welk, E., & Bruelheide, H. 2006. There may be bias in R/P ratios (realized vs. potential range) calculated for European tree species – an illustrated comment on Svenning & Skov (2004). *Journal of Biogeography* 33: 2013–2018.
121. Willi, Y., Fracassetti, M., Zoller, S., & Van Buskirk, J. 2018. Accumulation of mutational load at the edges of a species range. *Molecular Biology and Evolution* 35: 781–791.
122. Zhang, X., Dai, Z., Gao, F., Du, D., & Liu, Y. 2019. The role of long-distance dispersal and mycorrhizas on plant colonisation within mainland Germany. *Flora* 258: 151443.
123. Zhu, K., Woodall, C.W., & Clark, J.S. 2012. Failure to migrate: lack of tree range expansion in response to climate change. *Global Change Biology* 18: 1042–1052.
124. Zohner, C.M., Benito, B.M., Svenning, J.-C., & Renner, S.S. 2016. Day length unlikely to constrain climate-driven shifts in leaf-out times of northern woody plants. *Nature Climate Change* 6: 1120–1123.

Lisad

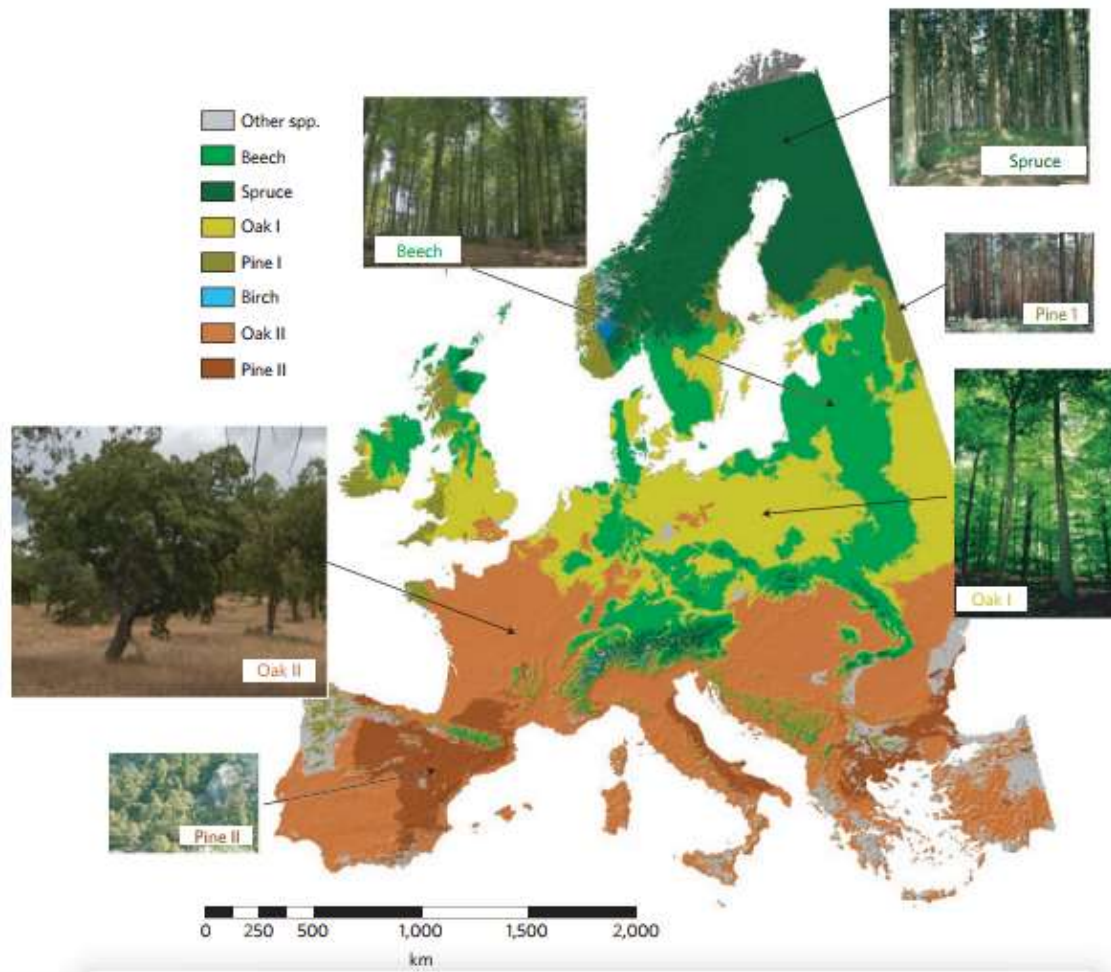
Lisa 1



Lisa 1. Euroopa peamiste puuliikide fundamentaalsed nišid aastatel 1950-2000. Fotodel on kujutatud tüüpilisi metsi, kus mudeldatud puuliigid domineerivad. Fotode suurused vastavad ligikaudselt puuliigi või -rühma osakaalule kogupinnast (v.a perekond kask, mis moodustab alla 3% ning pilt puudub). (Hanewinkel et al. 2013)

Spruce – harilik kuusk (*Picea abies* (L.) H. Karst), **Beech** – harilik pöök (*Fagus sylvatica* L.), **Pine I** – harilik mänd (*Pinus sylvestris* L.), must mänd (*Pinus nigra* Arn.) ja merimänd (*Pinus pinaster* Aiton), **Pine II** – Aleppo mänd (*Pinus halepensis* Mill.), **Oak I** – harilik tamm (*Quercus robur* L.) ja kivitamm (*Quercus petraea* (Matt.)), **Oak II** – Vahemere piirkonna tammed (nt *Quercus cerris* L.), **Birch** – arukask (*Betula pendula* Roth) ja sookask (*Betula pubescens* Ehrh.), **Other** – muud liigid, nt harilik haab (*Populus tremula* L.), harilik jalakas (*Ulmus glabra* Mill.), harilik künnapuu (*Ulmus laevis* Pall.), valgepöök (*Carpinus betulus* L.), harilik saar (*Fraxinus excelsior* L.), perekond lepp (*Alnus* spp), perekond vaher (*Acer* spp) jt

Lisa 2



Lisa 2. Euroopa peamiste puuliikide ennustatavad nišid aastateks 2070-2100, vastavalt IPCC mõõduka soojenemise stsenaariumile A1B, CLM/ECHAM5. Fotodel on kujutatud tüüpilisi metsi, kus mudeldatud puuliigid domineerivad. Fotode suurused vastavad ligikaudselt puuliigi või -rühma osakaalule kogupinnast (v.a perekond kask, mis moodustab alla 0,3% ning pilt puudub). Liikide ja liigirühmade seletused nagu Lisa 1. (Hanewinkel et al. 2013)