

Tartu Ülikool

Loodus- ja täppisteaduste valdkond

Ökoloogia ja maateaduste instituut

Botaanika osakond

Anel Neumann

**AJALOOLISTE TEGURITE MÕJU LOODUSLIKELE JA
POOLLOODUSLIKELE KOOSLUSTELE**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Bioloogia ja elustiku kaitse eriala

Juhendajad: Triin Reitalu ja Elvi Liiv

Tartu 2024

INFOLEHT

Ajalooliste tegurite mõju looduslikele ja poollooduslikele kooslustele

Lühikokkuvõte: Bakalaureusetöö eesmärk on anda teaduskirjanduse põhjal ülevaade erinevatest ajaloolistest positiivsetest ja negatiivsetest mõjuteguritest looduslikele ja poollooduslikele ökosüsteemidele ning nende võimalikust ajalisest ulatusest. Töö tutvustab ajaloolise pärandi uurimise meetodeid ning selle rakendamise võimalust looduskaitse ja koosluste taastamisel.

Märksõnad: ökosüsteemi pärandiefekt; väljasuremisvõlg; sisserändekrediit; looduskaitse; ökosüsteemide taastamine.

Historical Legacy Effects on Natural and Semi-Natural Ecosystems

Abstract: The aim of this bachelor's thesis is to provide an overview of various positive and negative historical legacy factors on natural and semi-natural ecosystems, and the possible extent of their impact. This paper presents methods for historical legacy effect research and its potential applications in nature conservation and restoration.

Keywords: ecosystem legacy effects; extinction debt; colonization credit; nature conservation; ecosystem restoration.

SISUKORD

SISSEJUHATUS	4
1. AJALOOLISE INFO ALLIKAD	6
1.1. AJALOOLISED LOODUSVAATLUSTED	6
1.2. PALEOÖKOLOOGIA.....	6
1.3. DENDROKRONOLOOGIA	8
1.4. KAARDID	9
1.5. ARHIIVIANDMESTIK.....	9
1.6. SUULINE INFO	10
2. AJALOOLINE MÕJU LÄBI KESKKONNAMUUTUSTE.....	11
2.1. ENDISED PÕLLUMAAD	11
2.2. ÜKSIKUTE LIIKIDE MÕJU	13
3. AJALOOLINE MAASTIKU STRUKTUUR	15
3.1. ÖKOSÜSTEEMIDE AJALUGU.....	15
3.2. MAASTIKU SIDUSUS JA LIIKIDE LEVIMINE	16
3.3. VÄLJASUREMISVÕLG JA SISSERÄNDEVIIVE.....	17
4. AJALOOLISE PÄRANDI OLULISUS ÖKOSÜSTEEMIDE KAITSELE JA TAASTAMISELE.....	19
KOKKUVÕTE JA ARUTELU	22
SUMMARY AND DISCUSSION	23
TÄNUAVALDUSED.....	26
KASUTATUD KIRJANDUS.....	27

SISSEJUHATUS

Põhjused, miks mingi konkreetse koosluse seisund on praegusel hetkel hea või halb, võib lisaks tänastele mõjutajatele olla seotud muutustega, mis on ajalooliselt selles piirkonnas aset leidnud. Erinevate bioloogiliste ja antropogeensete tegurite mõju ilmneb ökosüsteemides tihti ajalise viibega, aastaid, kümnendeid või isegi sajandeid hiljem (Foster *et al.*, 2003; Tullus *et al.*, 2022). Seega on ajalooline maakasutus tõenäoliselt meie praegust maastikku kujundanud ning sellel on tugev potentsiaalne mõju ökoloogilistele protsessidele tulevikus (Garbarino & Weisberg, 2020). ‘Ajalooline pärand’ kirjeldab ühe liigi või teguri positiivset või negatiivset mõju konkreetsetele liikidele või kogu ökosüsteemile, mis säilib kaua pärast mõju või liigi enda kadu (Cuddington, 2011).

Näiteid ajaloolise pärandi mõjudest ja võimalikust ulatusest on sadu. Näiteks tänaste muldade omadusi ja mikrobioomi kujundab suurema tõenäosusega ajalooline, mitte praegune veerežiim (Hawkes *et al.*, 2020). Loopealsete taimepopulatsioonide edukuses (*Primula veris*’e ja *Briza media* näitel) paistavad ajalooline inimitihedus, rohumaa ulatus ja sidusus mängivat suuremat rolli kui nende muutujate tänapäevased näitajad (Reinula *et al.*, 2021; Takkis *et al.*, 2013). Isegi kui aktiivne maaparandustegevus on ökosüsteemides lõppenud, on need tõenäoliselt tuleviku kliimamuutustele haavatavamad kui kuivenduse mõjuta kooslused, sest inimtegevuse mõjud ulatuvad ka tulevikku ning muudavad koosluste pindala, struktuuri ja liigilist koosseisu (Vilà-Cabrera *et al.*, 2023). Hääbuvates elupaikades võivad mõned liigid välja surra alles palju hiljem, sest pikaealiste liikide puhul avaldub keskkonnamuutuste ja muutunud maastiku struktuuri mõju alles mõnda aega pärast muutuste toimumist (Kuussaari *et al.*, 2009).

Seega on ajalooliste teguritega arvestamine ökosüsteemide uurimisel vajalik, hindamaks adekvaatselt nende hetkeseisu. Ajalooliste mõjudega arvestamine koosluse seisundi hindamisel aitab ökosüsteeme paremini majandada, toetab maastike efektiivsemat taastamist ning valmistab meid ette kliimamuutustega seotud väljakutseteks.

Käesoleva töö eesmärk on anda teaduskirjanduse abil ülevaade ajaloolise pärandi esinemisest ja olulisusest looduslikes ja poollooduslikes ökosüsteemides. Eelkõige

keskendub töö ajaloolise inimõju olulisusele ja selle kestvusele ökosüsteemides. Otsin oma bakalaureusetöös vastuseid järgmistele küsimustele:

- 1) Kuidas ajaloolisi mõjutegureid tuvastatakse ja uuritakse?
- 2) Milles väljendub ajalooliste tegurite mõju ja kui kaugemale võib see ajas ulatuda?
- 3) Kuidas teadmisi ajaloolistest mõjuteguritest ökosüsteemide taastamisel rakendada?

1. AJALOOLISE INFO ALLIKAD

Ökosüsteemide ajaloolise pärandi uurimisel on oluline kasutada allikaid, mis annaksid ökosüsteemi praegusest ning ajaloolisest ülesehitusest ja toimimisest võimalikult mitmekesise ja detailse ülevaate.

1.1. AJALOOLISED LOODUSVAATLUSTED

Loodusvaatluste ajalugu on pikk ning hõlmab kõiksugu teadusharusid ja uurimisvõtteid. Tänu sellele on mineviku teadustööd ja koosluste kirjeldused headeks võrdluspunktideks hindamaks ajalooliste mõjude esinemist ja ulatust. Viimasel kümnendil on populaarseks muutunud kordusuuringud (ingl k *revisitation studies*), mille käigus naastakse juba varem vaadeldud kooslustesse ning kirjeldatakse, kas ja millised muutused on aja möödudes aset leidnud. Näiteks aitab mineviku ja oleviku taimenimekirjade võrdlemine jälgida, kas ja millised liigid on välja surnud (Kuussaari *et al.*, 2009) ning kas koosluse ulatus on muutunud (Saar *et al.*, 2012). Moret *et al.* (2019) kasutasid oma uurimustöös Alexander von Humboldti diagrammi „*Tableau Physique*“ (1807), mis kirjeldab loodusvööndite kõrguslevikut Chimborazo ja Cotopaxi vulkaanidel Ekvadoris. Uuring toob välja väga vanade loodusteaduslike andmete kasutamise kitsaskohad, tänaseks muutunud arusaamad, aga teeb ka järeldusi loodusvööndite kõrgusleviku muutuste kohta kliimamuutuse tagajärel. Lisaks on kordusuuringud viis kontrollida, kas varasemate uuringute andmed on olnud usaldusväärsed ning nende põhjal tehtud järeldused tõenduspõhised (Moret *et al.*, 2019).

Tänastele loodusteaduslikele standarditele vastavaid ja usaldusväärseid ajaloolisi vaatluseid on vähe – veel vähem leidub selliseid, mis hõlmaks korraga suurt maa-ala ning ajalist ruumi (Saar *et al.*, 2012). See tähendab, et tuleb toetuda kaudsematele andmetele, mis täidaks lünki olemasolevas materjalis või annaks informatsiooni seal, kus seda varem kogutud pole.

1.2. PALEOÖKOLOOGIA

Paleoökoloogia abil on võimalik rekonstrueerida ökoloogilisi muutusi läbi sadade kuni tuhandete aastate ning jälgida, kuidas ökosüsteemid erinevate mõjutuste all aja jooksul

kujunenud on. Meetodid ajaloolise pärandi uurimiseks hõlmavad näiteks turbalasundites ja järvesetetes leiduva õietolmu, puusöe, vana DNA ning makro- ja mikrofossiilide analüüsi (Birks *et al.*, 2004; Lindbladh *et al.*, 2013; Willerslev *et al.*, 2014). Kuigi teatud ökosüsteemide (näiteks metsa) eri aspektide kujunemist on võimalik jälgida ka pikaajaliste vaatluste teel, mis võivad kesta mitu aastakümnet, annab paleoökoloogia detailseid andmeid ökosüsteemide liigilise koosseisu ja häiringute ulatuse kohta ning sisaldab teavet maastiku järjepidevusest, mineviku maakasutusest ja kliimamuutustest läbi sajandite ja aastatuhandete (Lindbladh *et al.*, 2013; Finsinger *et al.*, 2022). Ajaloolise mõju hindamise aspektist on väärtuslik, kui seada paleoökoloogilised andmed võrdlusse tänapäevastega (Matthias *et al.*, 2015).

Paleoökoloogia rakendamist piiravad aga mitmed asjaolud. Selle distsipliini meetodid on kõige tulemuslikumad kombineerituna (Väli *et al.*, 2024), mistõttu nõuab tulemusliku paleoökoloogilise materjali kogumine oskuslikke ja mitmekesiseid teadmisi.

Näiteks söeosakeste taksonoomilise päritolu määramine on keeruline (Lindbladh *et al.*, 2013), mistõttu kasutatakse erineva suurusega söeosakeste rohkust põhiliselt mineviku tulekahjude rekonstrueerimiseks (Väli *et al.*, 2024) ja setteproovide dateerimiseks (Bird, 2013). Lisaks on paleoökoloogilised võtted kallid ja ajamahukad: ainuüksi ühe puidusöe proovi dateerimine raadiosüsinikumeetodil võib maksta sadu eurosid (Pricelist, 2024) ning ühe õietolmu läbilõike kirjeldamiseks võib kuluda kuid.

Taimede makrofossiilid võimaldavad küll taimi taksonoomiliselt täpsemini määrata kui õietolmu, ent neid leidub hõredamalt, mistõttu on nende põhjal keeruline rekonstrueerida ajaloolise taimkatte koosseisu (Willerslev *et al.*, 2014). Õietolmu peegeldab taimkatet laiaulatuslikul alal (kümnete kilomeetrite raadiuses), aga eri liikide õietolmu tootlikkuse ja levimisulatuse erinevused muudavad õietolmuandmete tõlgendamise keeruliseks (Frelich, 2002; Giesecke, 2013). Maastiku skaalas taimkatte rekonstrueerimine õietolmu abil eeldab lähedalasuvate õietolmuandmestike kombineerimist ja õietolmu andmete „tõlkimist“ taimkatte proportsioonideks, kasutades erinevaid kvantitatiivseid mudeleid (vt: Sugita, 2007; Väli *et al.*, 2024).

Õietolmu ja makrofossiilidega seotud kitsaskohtade leevendamiseks on teadlased kasutusele võtnud sedaDNA (*sedimentary DNA*) meetodi ehk setetes leiduvate DNA fragmentide analüüsi (Coolen & Overmann, 1998). SedaDNA-d eraldatakse näiteks setetes säilinud biomassist või loomade väljaheidetest (Galloway *et al.*, 2012), mis tähendab, et tihti on ühe proovi abil võimalik määrata mitu organismirühma korraga (Jørgensen *et al.*, 2012). Lisaks on selle meetodi abil tuvastatud liike, mille makrofossiile või õietolmu uuritava alal ei leitud (Willerslev *et al.*, 2014). DNA molekulide analüüs võimaldab määrata organismide taksonoomilist kuuluvust teistest võtetest täpsemini, perekonna või isegi liigi tasemeni (Jørgensen *et al.*, 2012) ning säilinud geneetilisest infost on võimalik välja lugeda ökosüsteemides toimunud muutusi (Capo *et al.*, 2021). DNA on aga küllaltki habras (Capo *et al.*, 2021) ning kõige usalduslikum sedaDNA säilib väga vähestes keskkondades, näiteks igikeltsas (Haile *et al.*, 2009) või meromiktiliste järvede põhjas (Coolen & Gibson, 2009), kus settekihtide ümberpaigutumine või DNA leostumine sügavamatesse kivimikihtidesse on minimaalne (Haile *et al.*, 2007).

1.3. DENDROKRONOLOOGIA

Puittaimede teiskasvu mõjutavad taime liigispetsiifilised omadused ja välised keskkonnategurid, mistõttu moodustuvad parasvöötme puidus aastarõngad: soodsates tingimustes arenenud kevadpuit on hele ja hõredam kui sügispuit, mille kasv on inhibeeritud (Schweingruber, 1988). Mõõtmised Kesk-Hispaania ning USA Kesk-Lääne metsades näitasid, et pikaajaline põud vähendas puude radiaalkasvu ligi 10% (Hernández-Alonso *et al.*, 2023; Kannenberg *et al.*, 2019). Madalmaades mudeldasid teadlased puidukudede abil liivaluidete arengut: pikaajaline maetud olek pärssis tammepuidus aastaringide kasvu ning tekkisid dateeritavad üleminekuvalad, kus tüvepuit oli muundunud juurepuiduga sarnaseks (Copini *et al.*, 2007). Kokkuvõttes on võimalik aastarõngaste põhjal rekonstrueerida erinevaid keskkonna- ja kliimaolusid (põud, üleujutused) ning häiringuid (kahjurid, põlengud), mis on konkreetse puu või puistu eluajal aset leidnud (Edvardsson *et al.*, 2022; Schweingruber, 1988).

1.4. KAARDID

Ajalooliste mõjutegurite uurimiseks on eriti väärtuslikud vanemad ja uuemad kaardid, aero- ja satelliitfotod. Eri ajastu kaarte omavahel võrreldes on lisaks taimkattele võimalik jälgida muutuseid omandipiirides ning maakasutuses, mis annavad infot maastiku võimaliku ajaloolise pärandi kohta (Maandi, 2009). Näiteks Rootsis on säilinud üle 200 aasta vanused külade katastrikaardid, millele on detailselt kantud maakasutusandmed: karjamaad, põllud, metsad (Reitalu *et al.*, 2010). Kesk-Inglismaal uuriti soontaimede levikut kinnisvarakaartide (ingl k *estate map*) abil, millest vanimad pärinesid aastast 1610 (Peterken & Game, 1984). Tavaliselt kujutavad vanemad kaardid siiski väiksemaid maa-alasid ning ei kata isegi kombineerituna terve riigi alasid. 1930.–50. aastatel toimus Eesti taimkatte üleriigiline kaardistamine (vt: Laasimer, 1965), mille kaardiandmed on tänapäeval oluliseks allikaks Eesti ökosüsteemide ajaloolise leviku hindamisel (vt: Helm *et al.*, 2006).

Lisaks võivad vanemad kaardid olla oma mõõtmistelt ebatäpsed, mistõttu on nende võrdlemine tänaste satelliitfotodega küllaltki tülikas. Kaartidega töötades tuleks olla kriitiline: Nõukogudeaegseid kaarte on Eestis säilinud küll palju ja üsna detailseid, aga need on sageli poliitilistel eesmärkidel moonutatud (Printsmann *et al.*, 2022). Lisaks ei kajasta kaardid pisemaid detaile ning ka kõige hilisem kaart ei pruugi vastata hetkeseisule. Seetõttu võiks kaarte kasutada koos kohapealsete vaatlusandmetega.

1.5. ARHIIVIANDMESTIK

Ajalooline andmestik sobib nii kaartidelt saadud info täiendamiseks kui ka iseseisva infoallikana. Suuremad ilmastikunähtused või looduskatastroofid (näiteks tormid, üleujutused, põlengud jne), aga ka piirkondlikud tormimurrud, raied või maaparandused on tavaliselt kroonikatesse, ajalehtedesse või isiklikesse päevikutesse üles märgitud (Frelich, 2002). Näiteks võib tuua keskaegsed kirjed erametsaomandi kohta (Peterken & Game, 1984) või rooma-aegsed katastrid (Dambrine *et al.*, 2007). Ühed vanemad tänaseni säilinud materjalid maakasutuse kohta on 1. sajandil elanud roomlase Columella „De re rustica“ (eesti k „Põllumajandusest“), mis sisaldab soovitusi kariloomade, kultuurtaimede jm. kohta ning annab aimu, milliseid põllutöövõtteid Vana-Roomas kasutada võidi (Dupouey *et al.*, 2002). Varasema metsapoliitika meetmete ja nende tulemuste uurimine võimaldab märgata

kontrollitud inimtegevuse mõju kindlaks määratud ökosüsteemi aspektidele (Garbarino & Weisberg, 2020). Andmed asulate arengust ja paiknemisest, rahvastikutihedusest ja maakasutusest aitavad mõista maastikku kujunemist ning häiringute ulatust (Bürgi *et al.*, 2017).

1.6. SUULINE INFO

Vestlused maaomanike ja teiste pika-ajaliste elanikega võivad anda maastiku kohta infot, mida kaartidelt välja ei loe või millest saaks aimu alles laboratoorsete testide järgselt (Bürgi *et al.*, 2017; Maandi, 2009; Printsman *et al.*, 2022). Soomes aitas suuline pärimus rekonstrueerida Jukajoki jõe valgala ja loomastiku tööstusrevolutsiooni eelse seisundi tänu millele anti adekvaatsem hinnang Jukajoki tänasele seisundile (Mustonen, 2013).

Suulise info puhul peaks Kõresaare (2003) sõnul arvestama võimalusega, et informandilt saadud andmed võivad minna vastuollu loodusteaduslike faktidega. Kuna maaomanike identiteet on uuritava piirkonnaga seotud, võivad nende hoiakud maastiku olukorra ja majandamise võtete kohta olla tugevalt subjektiivsed (Skogheim *et al.*, 2018). Minevikumeenutuste puhul tekib risk, et vastaja ei mäleta enam täpselt või tema esialgsed tõekspidamised on muutunud (Kõresaar, 2003).

2. AJALOOLINE MÕJU LÄBI KESKKONNAMUUTUSTE

Konkreetse paiga ajalooline maakasutus või seal ajalooliselt esinenud kooslused mõjutavad selle paiga keskkonnanäitajaid ning selle läbi tulevaste organismide arengut. Seda, millise mõjuga ajalooline pärand keskkonnas väljendub ning millise ulatusega see olla võib, varieerub.

2.1. ENDISED PÕLLUMAAD

Prantsusmaal on mitmel pool säilinud Vana-Rooma asulakohti 1.-4. sajandist, millest mõned on metsadesse peidetuna tänapäevani inimtegevusest puutumata jäänud. Just need metsastunud asulad on suurepärased paigad uurimaks ajaloolisi mõjutegureid ja nende ajalist ulatust. Põhja- ja Kesk-Prantsusmaal on tehtud mitu uurimust rooma-aegsetes asulates, milles viljeleti põlluharimist ja/või karjakasvatust (Dambrine *et al.*, 2007; Dupouey *et al.*, 2002; Plue *et al.*, 2008).

Asulates tuvastati suurem mulla fosfori (P) sisaldus kui ümbritsevas metsas (Dupouey *et al.*, 2002), mida võisid tõsta majapidamisjääkide (toidu, väljaheidete jms) lagunemine ning põldude väetamine sõnniku (Dambrine *et al.*, 2007) või tuhaga (Dupouey *et al.*, 2002). Ka mulla pH oli – eriti hoonete ümbruses (Dambrine *et al.*, 2007) – tunduvalt kõrgem. Tõenäoliselt põhjustas seda lubimördi abil ehitatud majade (Dambrine *et al.*, 2007), lubjakivist vundamentide (Plue *et al.*, 2008) lagunemine ja/või põldude lupjamine. Ajapikku imbus lubja (CaCO_3) koostises olev kaltsium pinnasesse ning muld muutus aluseliseks (Dambrine *et al.*, 2007).

Neutraalsed ja aluselised mullad on sobiv kasvukoht rohkematele taimeliikidele: need on sobilikud elupaigad mullabakteritele, vihmaussidele ja teistele mikroorganismidele, kõrgema pH-ga mullas on parem veerežiim ning taimed suudavad nendest paremini omastada erinevaid toitaineid, näiteks lämmastiku (N) ja fosforit (P) (Astover & Leedu, 2019). See põhjendab, miks asulais oli liigirikkus suurem – rohkem nitrofiilseid, ruderaal- ja üllatavalt ka ürgseid metsataimi – kui metsikutel aladel (Dambrine *et al.*, 2007; Dupouey *et al.*, 2002; Plue *et al.*, 2008). Varemtes olid niisiis taimedele paremad kasvutingimused: soodsamad niiskustingimused ning toitainerikkam muld (Plue *et al.*, 2008). Siiski leidis ka

selliseid metsaliike (nt harilik maikelluke *Convallaria majalis* L.), mis ei suuda ruderaalsete liikidega konkureerida või ei leidunud asulas neile sobivaid mikroelupaiku (Dupouey *et al.*, 2002). Metsikutest kooslustest puudusid täielikult kaltsifiilsed taimed ja liigid, mis on ilmselt roomlaste poolt ravim- (nt lood-angervaks *Vincetoxicum hirundinaria* ja karumustikas *Atropa belladonna*) (Plue *et al.*, 2008) või söögitaimena (näiteks teraviljad) sisse toodud (Dambrine *et al.*, 2007). Seega on endiste Vana-Rooma asulate alad kasvukohaks kooslusele, milles võivad olla võrdselt esindatud nii metsataimed, ruderaalid kui ka kaltsifiilsed spetsialistid (Plue *et al.*, 2008).

Prantsusmaa Vana-Rooma asulate näide on küll märgiline, aga nii pika aja taha ulatuvaid usaldusväärseid andmeid ja tuvastatavaid ajaloolisi mõjusid on võrdlemisi vähe. Suuremalt jaolt on põllumajanduse ajalooline pärand püsiv mõnikümmend kuni mõnisada aastat (Flinn & Vellend, 2005). Põhja-Ameerikas ja Euroopas on ohtralt metsi, mis on kasvanud eri vanuses endistele põllumaadele (Foster, 1992), tänu millele on võimalik uurida ajaloolise pärandi esinemist ja mõju väga mitmekesisites kooslustes.

Lõuna-Carolina osariigis tuvastati 60 aasta vanusele põllumullale kasvanud männimetsa (*Pinus palustris*) mullas suurenenud bakterikoosluste mitmekesisus (+ 53,7%) ja vähenenud seente mitmekesisus (- 18,5%), lisaks kõrgem fosfori sisaldus võrreldes loodusliku männimetsaga (Turley *et al.*, 2020). Bakterid nõuavad oma elutegevuseks fosforirikast keskkonda, et toota ribosome, ATP-d ning nukleiinhappeid (Penuelas & Sardans, 2009). Põllumajanduse järgsed mullad on eriti fosforirikad tänu väetamisele ja erosioonile (Delgado-Baquerizo *et al.*, 2017) ning toetavad seega mullabakterite edukust.

Võrreldes inimtegevusest puutumata muldadega, oli endises põllumullas vähem mulla orgaanilist ainet ja mikrotoitaineid, muld oli ka tihedam ning seetõttu kehvema veerežiimiga (Turley *et al.*, 2020). See võiks põhjendada seente madalat mitmekesisust võrreldes metsikute muldadega, sest seente arengut soodustab niiske ja toitainerohke keskkond (Ali *et al.*, 2021). Teisalt on seened aeglasema kasvuga kui bakterid ehk on võimalik, et seenepopulatsioonide taastumine põllumajandusega seotud häiringuist võtab kauem aega (Turley *et al.*, 2020).

Lisaks seente mitmekesisuse vähendamisele, võib tihenenud muld mõjutada ka taimestiku kasvu. Kuigi mulla pindmistes kihtides taastub mullapoorsus juba vähem kui kümnend pärast sööti jäämist, võib rasketehnikast põhjustatud kokkusurutus mulla sügavamates horisontides säilida üle 50 aasta (Piché & Kelting, 2015). Tihenenud muldade halb õhutatus ja suurem tugevus piirab taimede kasvu, sest juured ei suuda substraadist läbi tungida (Zou *et al.*, 2001) ning taimede kasvu toetava mikrobioomi elutegevus on pärssitud (Piché & Kelting, 2015).

2.2. ÜKSIKUTE LIIKIDE MÕJU

Oma kasvutingimuste soodustamiseks on teatud taimed võimelised varise, juureeritiste ja/või mükoriisa abil mõjutama risosfääri mikrobioomi ja mullakeemiat (Hannula *et al.*, 2021). Need mõjutused võivad olla näiteks patogeenide osakaalu tõstmine mullas, et tõrjuda uute taimeliikide pealekasvu või mutualistlike mikroorganismide ligimeelitamine (Bennett & Klinomoros, 2018). Mullaökoloogid on täheldanud, et mükoriisa ning eelnevate taimede biokeemia võivad mullas säilida isegi pärast suuri häiringuid (Cuddington, 2011) ning mõjutada seega – kas positiivselt või negatiivselt – uute liikide kasvu.

Hannula *et al.* (2021) uuring tuvastas, et varasemate taimede mullaökoloogiline pärand võib mikroobides ja seentes püsida mitmeid kuid, kuniks selle kaaluvad üles uute kolonisaatorite mõjud. Bakterikooslused iseloomustasid juba kahe kuu möödudes rohkem äsja istutatud taimekooslusi. Seenepopulatsioonides oli pärandi mõju märksa pikemaajalisem: ka pärast viie kuu möödumist oli jätkuvalt ülekaalus eelmise taimestikuga seostatud seenestik.

Nii nagu looduslikud liigid, võivad ka invasiivsed taimed muuta kasvukoha omadusi endale sobivamaks (Mooney & Drake, 1986; Vitousek *et al.*, 1987). Oma suuruse, kasvukiiruse ja kasvuperioodi pikkuse tõttu on võõrliigid sagedamini edukamad kui kohalikud liigid ning võivad oma biomassi ülekaaluga mõjutada mulla süsinikuvarusid (Ehrenfeld, 2003). Hawaiiile sisse toodud võõrliik *Myrica faya* suurendas mükoriisa abil märkimisväärselt noorte vulkaaniliste kasvukohtade lämmastikisisaldust (Vitousek *et al.*, 1987). Ameerika Ühendriikide Kesk-Läänes invasiivse hariliku türnpuu (*Rhamnus cathartica*) levikualade mullastikuanalüüs näitas suuremat mullaniiskust, kõrgemat pH-d ning lämmastiku ja

süsiniku sisaldust kui looduslike liikide levikualadel, mis võib autorite hinnangul olla põhjustatud türnpuu lämmastikurikkast varisest (Heneghan *et al.*, 2006). USA kirdeosas kasvav Thunbergi kukerpuu (*Berberis thunbergii*) tõstis – türnpuule sarnaselt – oma lämmastikurohke varisega ning idarannikul vohav rohttaim *Microstegium vimineum* lämmastikurohke juurestikuga oma kasvumuldades nitraatide (NO₃) hulka ja seeläbi pH taset (Ehrenfeld *et al.*, 2001). Invasiivsest liigist võib kujuneda potentsiaalne ajalooline mõjutegur, sest muutunud mullastikunäitajad võivad püsima jääda isegi pärast võõrliigi eemaldamist (Heneghan *et al.*, 2006).

3. AJALOOLINE MAASTIKU STRUKTUUR

Lisaks mineviku inimõjudele ja mulla biokeemilistele mõjutustele konkreetsetel aladel võib eri koosluste tänapäeva liigirikkus olla seotud nende ajaloolise ulatuse ja vanusega ning ajaloolise maastiku struktuuriga.

3.1. ÖKOSÜSTEEMIDE AJALUGU

Liigifondi hüpoteesi (ingl k *species pool hypothesis*) järgi on elurikkamad need elupaigad, mille ajalugu on olnud väga pikk ning mida on minevikus esinenud laiemal alal (Taylor *et al.*, 1990). Seda sellepärast, et nende spetsiifiliste oludega kohastumiseks on liikidel olnud kauem aega ja suuremad elupaigad on tõenäolisemalt juba eos geograafiliselt mitmekesisemad, soodustades seega uute liikide immigrerumist ja endeemsete liikide teket (Schamp *et al.*, 2002; Zobel *et al.*, 2011). Kõrge produktiivsusega elupaikades esineb märgatavalt vähem liike kui madala või keskmise produktiivsusega elupaikades (Grace, 1999). Ühelt poolt võib seda selgitada liikide vahelise konkurentsi: kõrge produktiivsusega elupaikades on ressursse rohkem, mistõttu tahavad seda potentsiaalselt koloniseerida rohkem liike (Grime, 2006). Schamp *et al.* (2002) leidsid, et kõrge produktiivsusega elupaigad on evolutsioonilises ajaloos olnud suhteliselt haruldased ning seetõttu leidub vähe liike, kellel on olnud piisavalt aega ja võimalusi produktiivsema elukeskkonnaga kohanemiseks.

Poollooduslikud kooslused on parasvöötmes ühed kõige liigirikkamad elupaigad (Pärtel *et al.*, 2007; Talvi & Talvi, 2012), mis on pideva mõõduka häiringurežiimi all (Helm, 2019). Nende päritolu – nii ajaline kui tekkeline – on ökoloogide seas pideva arutelu all. Ühe teooria järgi kujunesid poollooduslikud kooslused kesk-Holotseenis (6000–4000 aastat tagasi) koos põllumajanduse ja karjakasvatuse levikuga Euroopas, enne mida katsid Euroopat tihedad lehtmetsad (Mitchell, 2005). Põlismetsa harvendati nii asulakohtade kui ka põllumaade tarvis ning loomade karjatamine piiras metsa pealekasvu – pideva karjatamise ja niitmise käigus kujunesidki neist aladest puisniidud (Talvi & Talvi, 2012).

Fossiilsed leiud näitavad aga, et kogu Euroopat katvas tihedas põlismetsas leitud ka inimese-eelse ajal (Price, 2023) – Eemi jäävaheajal (130 000–115 000 aastat tagasi) –

märkimisväärset hulgal hõredaid puistuid ja avamaastike, mille säilimise eelduseks olid korrapärased häiringud (Pearce *et al.*, 2023). Lisaks abiootilistele häiringutele, nagu tulekahjud ja tuulemurrud (Svenning, 2002), saab *Homo sapiens*'i puudumisel nii mastaapset maastiku kujundamist põhjendada suurte herbivooridega, näiteks londiliste (*Proboscidae*), ninasarviklaste (*Rhinocerotidae*), jõehobulaste (*Hippopotamidae*), hobuslaste (*Equidae*) ja veislastega (*Bovidae*) (Navarro & Pereira, 2015). Megaherbivoorid kujundasid puit- ja rohttaimede vahelist konkurentsi: üheltpoolt piirasid nad tallamise ja tarbimisega teatud liikide kasvu ja levikut, teisalt taimeosade ja seemnete levitamine ning väljaheidetega pinnase väetamine suurendas teiste liikide konkurentsivõimet (Malhi *et al.*, 2016). Seega on Holotseeni teises pooles Euroopas laialdasemalt levinud poollooduslike koosluste kõrge liigirikkus tõenäoliselt seotud varasemate jäävaheaegade poolavatud maastikega, kus looduslikud rohusööjad hoidsid maastikke avatud (Pärtel *et al.*, 2005). Hilisemal ajal võtsid looduslike rohusööjate rolli üle kodustatud loomad ja nende tarbeks heina niitmine. Seega on maastike läbi aastatuhandete püsinud avatus võimalik põhjus, mille pärast poollooduslikud rohumaad väga liigirikkad on.

3.2. MAASTIKU SIDUSUS JA LIIKIDE LEVIMINE

Üks põhilisi faktoreid, mis mõjutab liikide levimist ja populatsioonide isolatsiooni taset, on maastiku sidusus (Jackson & Sax, 2010). Viimase 80 aasta jooksul on looduslike (Estoque *et al.*, 2022) ja poollooduslike koosluste pindala drastiliselt vähenenud ja killustunud (Pärtel *et al.*, 2005; Reinula *et al.*, 2021). Elupaikade killustumine võib ühe liigi eri populatsioonid teineteisest ära lõigata ning põhjustada geneetilist triivi (Reinula *et al.*, 2021) ja inbriidingut, mis viivad liigi geneetilise mitmekesisuse vähenemiseni (Leigh *et al.*, 2019) ning ohustavad seega liigi püsijäämist (Aguilar *et al.*, 2008). Killustunud maastikud piiravad kohalike liikide levikut ning taastumist, sest häiringu järgselt võtavad paremini kohanevad võõrliigid nende kasvukohad üle (Frelich, 2002).

Killustunud maastike uurimisel kasutatakse tihti saarte biogeograafia teooriat (MacArthur & Wilson, 1963), mille kohaselt on (elupaiga-) saarte liigirikkus seotud saare suuruse ja sidususega: mingi elupaigafragmendi liigirikkus on seda väiksem, mida kaugemal paikneb

ta teistest saartest või mandripopulatsioonist ja vastupidi. Saarepopulatsioonide vahelised seosed säilivad leviste ja õietolmu abil, mida kannavad tuul, vesi, loomad või inimtegevus (tallamine, heina tegemine, niitmine) (Maurer *et al.*, 2003). Tavaliselt on leviste levik aga piiratud: üle mingi kriitilise kauguse (Zhang *et al.*, 2022) või erinevate takistuste (inimehitiste, veekogude, teiste koosluste) taha ei suuda need levida.

3.3. VÄLJASUREMISVÕLG JA SISSERÄNDEVIIVE

Teatud kooslustes võib liigiline mitmekesisus püsida muutumatuna, vaatamata elupaiga kahanemisele ja killustumisele (Helm *et al.*, 2006; Reinula *et al.*, 2021). Selle põhjuseks võib olla n-ö „hilinenud vastus“ (ingl k *lagged response*), mille korral muutub maastik kiiremini, kui selles kasvavad taimed neile reageerida jõuavad (Aguilar *et al.*, 2008). Tekib ajaline nihe, kus liigirikkus ei vasta mitte praeguse, vaid elupaiga ajaloolisele struktuurile (Johansson *et al.*, 2008). Sellist ajalast viivet ei esine igal liigil: valdavalt esinevad sellised „jäänukliigid“ suurte populatsioonidena, nende paljunemisedukus on suur ning eluiga suhteliselt pikk (Maurer *et al.*, 2003).

Kui maastik taandub niivõrd suurel määral, et ei paku teatud kooslustele enam sobivat kasvukohta, hakkavad toimuma viibega väljasuremised (Kuussaari *et al.*, 2009). Kirjeldamaks liike, mis mingi ajaloolise mõjuteguri tõttu aja jooksul ilmselt välja surevad, kasutatakse ökoloogias mõistet ‘väljasuremisvõlg’ (ingl k *extinction debt*) (Tilman *et al.*, 1994). Väljasuremisvõlg võib olla kogu maailmas üsna sage nähtus, sest see esineb tõenäolisemalt ulatuslikes kooslustes, milles on hiljuti (viimase paarikümne aasta jooksul) toimunud häiring (Kuussaari *et al.*, 2009). Väljasuremisvõlas kooslused ilmestavad seega, miks ei tohiks loodushoius liigirikust üle hinnata ning võimaldavad meil alustada taastamispüüdlustega enne, kui killustumise negatiivsed tagajärjed populatsioonides esineda jõuavad. Hilinenud vastusega liikide väljasuremiseks kuluv aeg toimib justkui lisaajana, mille jooksul on võimalik maastikke taastada ning hoida ära lõplik väljasuremine (Helm *et al.*, 2006). Selleks, et väljasuremisvõlga ära hoida, peaks elupaiga pindala püsima 10-30% juures ajaloolisest levialast (Cousins, 2009).

Väljasuremisvõlale vastandub sisserändeviive (ingl k *colonization credit*), mis kirjeldab liikide arvu, kes potentsiaalselt mingit taastatud elupaika tulevikus koloniseeriksid (Cristofoli *et al.*, 2010). Fragmenteerunud maastikus elupaiku taastades saavad neid elupaiku asustada sealt varem välja surnud või uued seni ohustatud liigid (Krüger *et al.*, 2002). Asustamata kasvualade koloniseerimiseks peavad liigid levima pikkade vahemaade tagant ning looma seejärel elujõulise populatsiooni (Naaf & Kolk, 2015). Selle läbi on sisserändeviivet võimalik kasutada indikaatorina, et hinnata konkreetsete liikide koloniseerimisedukust (Cristofoli *et al.*, 2010). Väljasuremisvõla ja sisserändeviive vahekord võimaldab hinnata ökosüsteemi tasakaalu: kui väljasuremisvõlg on suurem kui sisserändeviive, kahaneb koosluse bioloogiline mitmekesisus ja vastupidi (Jackson & Sax, 2010).

4. AJALOOLISE PÄRANDI OLULISUS ÖKOSÜSTEEMIDE KAITSELE JA TAASTAMISELE

Selle aasta veebruaris võttis Euroopa Parlament vastu looduse taastamise määruse (European Commission, 2024), mis kohustaks Euroopa Liidu liikmesriike taastama kolmekümne aasta jooksul vähemalt 90% kahjustatud kooslustest. Õigusaktiga on seatud eesmärged seitsmes erinevas valdkonnas: tolmendajate populatsioonide, põllumaade liigirikkuse ja linnarohealade suurendamine, metsade, märgalade, merede ja vooluveekogude taastamine. Kuigi 2024. aasta maikuu seisuga on õigusakt Euroopa Nõukogu poolt kinnitamata ja seetõttu hetkel kehtetu, on lootust, et seadus võetakse siiski vastu, et kindlustada ning toetada rahvusvaheliste kliima- ja elurikkuse eesmärkide saavutamist Euroopas.

2021. aastal algas Ühinenud Rahvaste Organisatsiooni (ÜRO) ökoloogilise taastamise dekaad (United Nations Environment Programme, 2021), mille jooksul plaanitakse taastada ülemaailmselt hinnanguliselt 350 miljonit hektarit maismaa- ja veeökosüsteeme. ÜRO ettevõtmine hõlmab kaheksat ökosüsteemi: metsi, ookeane ja rannikualasid, mageveekogusid, turbaalaid, põllumaid, mäestikke, rohumaid ja rohtlaid ning linnaloodust.

Ülemaailmse bioloogilise mitmekesisuse vähenemise peamine põhjus on vaieldamatult antropogeenne maakasutus. Suurem osa Maa ökosüsteeme on erinevate inimõjude tõttu muutunud, killustunud, halvimal juhul hävinud (United Nations Environment Programme, 2021). Ökosüsteemide taastamine on andnud positiivseid tulemusi (Huang *et al.*, 2019), mistõttu on taastamise olulisus ja vajadus selle järel järjest kasvav.

Koosluste taastamiseks on mitmeid võimalusi. Esimene võimalus on taastada üks kindel ajalooline seisund, milles elupaiga või mõne konkreetse liigi seisukord püsis stabiilne (Balaguer *et al.*, 2014). Sellele meetodile võivad aga piiranguid seada inimeste mugavus ja heaolu või varasem maakasutuse pärand (Higgs *et al.*, 2014). Teine võimalus on tekitada täiesti uus kooslus, milles luuakse elupaiga või liigi säilimiseks kõige optimaalsemad loodulikud tingimused, kus neid varem esinenud pole (Martínez & López-Barrera, 2008). Selline ettevõtmine on kõige mõistlikum olukordades, kus ökosüsteemi seisukord on halvenenud niivõrd drastiliselt, et selle taastamine oleks ressursikulukas, ümberkaudseid

kooslusi kahjustav või inimesid ohustav (Doley & Audet, 2013). Kolmas ökosüsteemide taastamise variant seab eesmärgiks looduse hüvede (ka ökosüsteemiteenuste) säilimise ja tõhustumise (Bullock *et al.*, 2011). Looduse hüved ehk ökosüsteemiteenused (ingl *ecosystem services*) on erinevad hüved, mida ökosüsteemid inimesele pakuvad: näiteks mullateket ning vee- ja õhukvaliteeti mõjutavad tegurid, toit ja esteetilised väärtused (Reid *et al.*, 2005).

Mõõdukalt halvenenud ökosüsteemide taastamiseks on mitu sihti, sõltuvalt sellest, millised koosluse aspektid kannatada saanud on. Näiteks kooslustes, mille seemnebank on suur ja mitmekesine, ent maastik killustunud, oleks kõige mõistlikum parandada mullatingimusi näiteks mullabakterite või mükoriisa sisseviimise abil (Allen *et al.*, 2005). Kui aga taimede liigirikkus on kesine, võiks kaaluda sobivate liikide (juurde) külvamist ja/või istutamist (Lascrain-Rangel *et al.*, 2019) ning võõr- või konkureerivate liikide eemaldamist. Näiteks Mehhiko idarannikul suurenes erinevate puittaimede idanemine ja pealekasv, kui eemaldati neile konkurentsi pakkuv pikakasvuline kõrreline *Cynodon plectostachyus* (Williams-Linera *et al.*, 2016).

Kui ajalooline maakasutus pole olnud intensiivne ning maastiku sidusus on suur, ei pruugi inimese sekkumine vajalik olla, sest kooslus taastub iseenesest. Näiteks Kuveiti kõrbestumise piiramiseks koostatud arengukavas soovitatakse inimõjude vähendamiseks kahjustunud alad tarastada, mis toetaks looduslike liikide regeneratsiooni (Abdullah *et al.*, 2016).

Erinevatel ajaloolistel teguritel võib olla erinev mõju ökosüsteemi taastumisele, sõltuvalt sellest, milline ja kui ulatuslik häiring olnud on (Jakovac *et al.*, 2021). Näiteks mõjutavad erinevad maakasutusjärgsed kooslused erinevalt seemnete idanemist ja taimede kasvukiirust, mille tagajärjel on, võrdluses metsiku kooslusega, taastunud koosluses teistsugune liigirikkus. Eesti alvarite taastamise projekt näitas, et taastumise edukus sõltus eelnevast maakasutusest: võsastunud alvaritel taastus taimestik kiiremini kui metsastatud alvaritel (Helm *et al.*, 2021).

Pikaajaline maaharimine soodustab rohttaimede ja invasiivsete liikide pealekasvu, mis konkureerivad metsataimedega valguse ja toitainete pärast ning takistavad nende idanemist

või kasvu, mistõttu pidurdub metsa taastumise kiirus (Jakovac *et al.*, 2021). Mesquita *et al.* (2015) võrdlesid Amazonase vihmametsas lageraiest ja karjamaast taastuvat metsakooslust ning avastasid, et liigirikkus taastus raielangil kaks kuni kolm korda kiiremini kui karjamaal. Kahekümne aasta möödudes oli raiest taastunud kooslus vähemalt 50% liigirikkam kui endine karjamaa. Kui lageraie järgselt säilisid kännud, seemned ja muud idanema võivad taimeosad, siis karjamaadele kasvasid rohhtaimed, millega allesjäänud metsaliigid konkureerida ei suutnud, lisaks piiras nende idanemist ja kasvu loomade tallamine.

Teave ajaloolise pärandi esinemise kohta on ökosüsteemide kaitse- ja taastamisesmärkide väljaselgitamiseks ülioluline, et taastamine oleks võimalikult edukas ning et need kooslused oleksid ka püsivad (Finsinger *et al.*, 2022). Mida kaugemaid ajaloolisi mõjutegureid me tuvastada suudame, seda paremini oskame me tõlgendada koosluste hetkeolukorda ning ennustada praeguste inimhäiringute mõju tuleviku ökosüsteemidele (Dambrine *et al.*, 2007).

Eestis on ajaloolisi mõjutegureid arvestatud näiteks poollooduslike koosluste hooldus- ja taastamisvajaduse hindamisel. Helm & Toussaint (2020) peavad ajaloolise maastiku ulatust üheks olulisemaks kriteeriumiks, sest sellest pärineb koosluste tänane elurikkus ning selle järgi saab ennustada, kuidas üks või teine kooslus mingile taastamisvõttele reageeriks. Lisaks võiks niitude katvuse suurendamine toetada ka selliseid piirkondi, kus niitude olukord on nii kehv, et taastamispüüdlusi ei peeta mõistlikuks. Sajanditaguste niidukoosluste võrdlus tänapäevastega võimaldas välja arvutada, et Eestis peaks poollooduslike koosluste ja nende tugialade ulatus olema vähemalt 100 000–300 000 ha, et oleks tagatud niiduelustiku mitmekesisuse säilimine.

KOKKUVÕTE JA ARUTELU

Seoses ülemaailmse elurikkuse kriisiga on ökosüsteemide toimimise mõistmine aina märgilisema tähtsusega. Ajaloolisi mõjutegureid uurivate teadustööde rohkus ning aktuaalsus viitab sellele, et ajaloolisel pärandil on ökosüsteemide praeguse seisundi määramisel tähtis roll. Antud bakalaureusetöö eesmärk oli anda kirjanduse põhjal ülevaade eelkõige inimtekkeliste ajalooliste mõjutegurite uurimisest ning esinemisest erinevates looduslikes ja poollooduslikes kooslustes maailma eri paigus. Töös käsitleti ajaloolise pärandi uurimismeetodeid ja allikaid, nende esinemist ja efekti häringujärgsetes kooslustes, maastiku ajaloolise struktuuri mõju praeguste koosluste liigirikkusele ning mõjutegurite võimalikke rakendusi koosluste taastamisel.

Ajalooliste mõjude uurimiseks on mitmeid meetodeid nii loodus- kui ka sotsiaal- ja humanitaarteaduste valdkonnast, mille kombineerimine võimaldab kirjeldada mineviku ökosüsteeme ning neis toimunud muutusi. Erinevate allikate alusel võib ajaloolist pärandit tuvastada kümnete, sadade, erandjuhtudel isegi mitme tuhande aasta tagant, aga pärandi mõju võib potentsiaalselt ulatuda veelgi kaugemale ajalukku .

Ajaloolised mõjutegurid esinevad ökosüsteemides, milles on lähiminevikus toimunud inimtegevus, näiteks karjatamine, põlluharimine, raie või muu maaparandus. Endistel põllumaadel säilib tihedam muld, muutunud õhu- ja veerežiim, väetamisega seotud kõrgem mulla fosfori ja lämmastiku sisaldus ning lupjamisest tingitud aluselisem pH. Need tegurid võivad mõjutada nii positiivselt kui negatiivselt mulla mikrobioomi kui sellel kasvavat taimestikku.

Lisaks võib ajalooline pärand tekkida ka looduslike tegurite tagajärel. Näiteks on kooslustes varem esinenud taimed võimelised püsivalt muutma mulla fosfori- ja lämmastiksisaldust, süsinikuvarusid, niiskustaset, pH-d, ning mükoriisa või bakterite koosseisu. Tänapäevaste poollooduslike rohumaade liigirikkus on suur, sest kariloomade kasvatamine ja suurte herbivooride elutegevus on hoidnud neid alasid evolutsioonilises ajaloos pikalt ja suurtel aladel avatuna.

Killustunud maastikus reageerivad paljunemisedukad ning pika elueaga liigid kiiretele keskkonnamuutustele ajalise viibega. Koosluses võib selline hilinenud vastus väljenduda

viibega väljasuremiste – väljasuremisvõla – või aeglase koloniseerimise – sisserändeviibe – näol.

Kirjanduses on mõjutegurite uurimismeetodeid ja esinemist põhjalikult kirjeldatud ning koosluste taastamis- ja hoolduskavades rõhutatakse ajaloolise pärandi rakendamise olulisust ja võimalusi. Siiski leidub vähe töid, mis uuriksid konkreetsete ajalooliste mõjutegurite efekti taastamise edukusele. Selle põhjuseks võiks minu hinnangul olla taastamisökoloogia valdkonna suhteline uudsus. Ühelt poolt võtab koosluste täielik taastumine kaua aega, mistõttu pole olnud võimalik ajalooliste mõjutegurite efekti jälgida ja hinnata. Ajaloolise pärandiga arvestamist taastamispüüdlustes võib piirata veel selle tuvastamise võtete kallidus ja ajakulu, mis on ühed peamised tänaste taastamisotsuste suunajad.

Sellegipoolest võiks ajalooliste mõjuteguritega arvestamist ökosüsteemide taastamisel julgustada, sest see võimaldab meil tuvastada parimad võimalikud taastamiseesmärgid, mis kindlustavad koosluse olukorra paranemise ja püsimise ning millega väheneb tulevikus taastamisele kuluv ajaline ja rahaline kulu.

SUMMARY AND DISCUSSION

Given the ongoing global biodiversity crisis, understanding the functioning of ecosystems is of increasing importance. A considerable amount of relevant research about historical legacy effects suggests their strong influence on determining the current state of ecosystems. This bachelor's thesis aimed to provide an overview of primarily anthropogenic historical legacy effect research and its occurrence in various natural and semi-natural habitats worldwide, based on scientific literature. The paper explores the methods and sources of historical legacy effect research, its prevalence and impact in post-disturbance ecosystems, the effect of historical landscape structure on current species richness, and the possible applications of legacy effects in ecosystem restoration.

There are several methods for the study of historical legacy effects, from natural and social sciences to the humanities, the combination of which makes it possible to describe past ecosystems and the changes that occurred within them. Based on various sources, historical

legacy effects can be identified tens, hundreds, and in exceptional cases, even a thousand years into the past, but legacy effects could potentially extend even further back in time.

Historic legacy effects occur in ecosystems that have recently experienced human activity, such as grazing, farming, logging, drainage or other melioration. Former agricultural lands retain denser soils, modified aeration and water regimes, higher soil phosphorous and nitrogen content due to fertilization, and higher pH due to liming. These factors can, in turn, have positive and negative effects on soil microbiome and vegetation.

Furthermore, historical legacy effects can also be caused by natural factors. For example, former plants could permanently alter soil phosphorus and nitrogen content, soil organic carbon, moisture levels, pH, and species composition of mycorrhiza or soil bacteria. Current semi-natural grasslands are high in species richness because grazing and the activity of large herbivores have kept these areas open for a long time and over large areas in their evolutionary history.

In fragmented landscapes, reproductively successful and long-lived species react to rapid environmental changes with a delay. In ecosystems, such delayed responses can manifest in delayed extinctions – extinction debt – or slow colonization – colonization credit.

The research methods and occurrence of historical legacy effects have been thoroughly described in the reviewed literature, as well as the importance and possible applications of them in ecosystem restoration and management plans. Still, there are only a few papers to examine the impacts of specific historical legacy effects on restoration success. I believe this could be attributed to the relative novelty of the field of restoration ecology. On the one hand, complete recovery of ecosystems is a lengthy process, so it has not been possible to monitor and evaluate the impact of historical legacy effects. The consideration of historical legacy effects in restoration efforts could also be limited by the cost and time-consuming nature of identification methods, which are one of the main drivers of today's restoration decisions.

Nevertheless, the consideration of historical legacy effects in ecosystem restoration should be encouraged, as it allows us to identify the best possible restoration goals that ensure the

improvement and persistence of ecosystems and reduce the financial costs and time consumption of future restorations.

TÄNUAVALDUSED

Soovin tänada oma juhendajaid Triin Reitalut ja Elvi Liivi, kes olid minu jaoks alati olemas ning kelle soovitusel ja toetavad sõnad innustasid mind tööd edasi ja järjest paremaks kirjutama.

KASUTATUD KIRJANDUS

- Abdullah, M. M., Feagin, R. A., Musawi, L., Whisenant, S., & Popescu, S. (2016). The use of remote sensing to develop a site history for restoration planning in an arid landscape. *Restoration Ecology*, 24(1), 91–99. <https://doi.org/10.1111/rec.12289>
- Aguilar, R., Quesada, M., Ashworth, L., Herrerias-Diego, Y., & Lobo, J. (2008). Genetic consequences of habitat fragmentation in plant populations: Susceptible signals in plant traits and methodological approaches. *Molecular Ecology*, 17(24), 5177–5188. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2008.03971.x>
- Ali, W. A., Hussein, R. H., & Radeif, W. T. (2021). The effect of Soil properties on the Biological Diversity of Fungi in Soil University of Anbar. *Journal of Physics: Conference Series*, 2114(1), 012068. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/2114/1/012068>
- Allen, M. F., Allen, E. B., & Gómez-Pompa, A. (2005). Effects of Mycorrhizae and Nontarget Organisms on Restoration of a Seasonal Tropical Forest in Quintana Roo, Mexico: Factors Limiting Tree Establishment. *Restoration Ecology*, 13(2), 325–333. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2005.00041.x>
- Astover, A., & Leedu, E. (2019). *Mulla ABC III osa. Mulla happesus ja lupjamine*. Eesti Maaülikool.
- Balaguer, L., Escudero, A., Martín-Duque, J. F., Mola, I., & Aronson, J. (2014). The historical reference in restoration ecology: Re-defining a cornerstone concept. *Biological Conservation*, 176, 12–20. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.007>
- Bird, M. (2013). Radiocarbon dating: Charcoal. *Encyclopedia of Quaternary Science*, 2950–2958. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-53643-3.00047-9>
- Birks, H. J., Birks, H. J. B., & Birks, H. H. (2004). *Quaternary palaeoecology* (Repr. of the 1980 ed., by Edward Arnold (Publ.)). Blackburn Press.
- Bullock, J. M., Aronson, J., Newton, A. C., Pywell, R. F., & Rey-Benayas, J. M. (2011). Restoration of ecosystem services and biodiversity: Conflicts and opportunities. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(10), 541–549. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2011.06.011>

- Bürgi, M., Östlund, L., & Mladenoff, D. J. (2017). Legacy Effects of Human Land Use: Ecosystems as Time-Lagged Systems. *Ecosystems*, 20(1), 94–103. <https://doi.org/10.1007/s10021-016-0051-6>
- Capo, E., Giguet-Covex, C., Rouillard, A., Nota, K., Heintzman, P. D., Vuillemin, A., Ariztegui, D., Arnaud, F., Belle, S., Bertilsson, S., Bigler, C., Bindler, R., Brown, A. G., Clarke, C. L., Crump, S. E., Debroas, D., Englund, G., Ficetola, G. F., Garner, R. E., ... Parducci, L. (2021). Lake Sedimentary DNA Research on Past Terrestrial and Aquatic Biodiversity: Overview and Recommendations. *Quaternary*, 4(1), Article 1. <https://doi.org/10.3390/quat4010006>
- Coolen, M., & Gibson, J. A. E. (2009). Ancient DNA in lake sediment records. *PAGES News*, 17, 104–106. <https://doi.org/10.22498/pages.17.3.104>
- Coolen, M. J. L., & Overmann, J. (1998). Analysis of Subfossil Molecular Remains of Purple Sulfur Bacteria in a Lake Sediment. *Applied and Environmental Microbiology*, 64(11), 4513–4521.
- Copini, P., Sass-Klaassen, U., & den Ouden, J. (2007). Dendrochronology as a tool for historical ecological research. Two case studies from the Netherlands. *Tree Rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, 5.
- Cousins, S. A. O. (2009). Extinction Debt in Fragmented Grasslands: Paid or Not? *Journal of Vegetation Science*, 20(1), 3–7.
- Cristofoli, S., Piqueray, J., Dufrêne, M., Bizoux, J., & Mahy, G. (2010). Colonization Credit in Restored Wet Heathlands. *Restoration Ecology*, 18(5), 645–655. <https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2008.00495.x>
- Cuddington, K. (2011). Legacy Effects: The Persistent Impact of Ecological Interactions. *Biological Theory*, 6(3), 203–210. <https://doi.org/10.1007/s13752-012-0027-5>
- Dambrine, E., Dupouey, J.-L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T., & Richard, H. (2007). Present Forest Biodiversity Patterns in France Related to Former Roman Agriculture. *Ecology*, 88(6), 1430–1439. <https://doi.org/10.1890/05-1314>
- Delgado-Baquerizo, M., Reich, P. B., Khachane, A. N., Campbell, C. D., Thomas, N., Freitag, T. E., Abu Al-Soud, W., Sørensen, S., Bardgett, R. D., & Singh, B. K. (2017). It is elemental: Soil nutrient stoichiometry drives bacterial diversity.

- Environmental Microbiology*, 19(3), 1176–1188. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.13642>
- Doley, D., & Audet, P. (2013). Adopting novel ecosystems as suitable rehabilitation alternatives for former mine sites. *Ecological Processes*, 2(1), 22. <https://doi.org/10.1186/2192-1709-2-22>
- Dupouey, J. L., Dambrine, E., Laffite, J. D., & Moares, C. (2002). Irreversible Impact of Past Land Use on Forest Soils and Biodiversity. *Ecology*, 83(11), 2978–2984. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[2978:IIOPLU\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[2978:IIOPLU]2.0.CO;2)
- Edvardsson, J., Helama, S., Rundgren, M., & Nielsen, A. B. (2022). The Integrated Use of Dendrochronological Data and Paleoecological Records From Northwest European Peatlands and Lakes for Understanding Long-Term Ecological and Climatic Changes—A Review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10. <https://doi.org/10.3389/fevo.2022.781882>
- Ehrenfeld, J. G. (2003). Effects of Exotic Plant Invasions on Soil Nutrient Cycling Processes. *Ecosystems*, 6(6), 503–523. <https://doi.org/10.1007/s10021-002-0151-3>
- Ehrenfeld, J. G., Kourtev, P., & Huang, W. (2001). Changes in Soil Functions Following Invasions of Exotic Understory Plants in Deciduous Forests. *Ecological Applications*, 11(5), 1287–1300. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2001\)011\[1287:CISFFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2001)011[1287:CISFFI]2.0.CO;2)
- Estoque, R. C., Dasgupta, R., Winkler, K., Avitabile, V., Johnson, B. A., Myint, S. W., Gao, Y., Ooba, M., Murayama, Y., & Lasco, R. D. (2022). Spatiotemporal pattern of global forest change over the past 60 years and the forest transition theory. *Environmental Research Letters*, 17(8), 084022. <https://doi.org/10.1088/1748-9326/ac7df5>
- European Commission, 2024. Nature Restoration Law. European Commission. Kasutatud 13.05.2024 https://environment.ec.europa.eu/topics/nature-and-biodiversity/nature-restoration-law_en
- Finsinger, W., Cagliero, E., Morresi, D., Paradis, L., Čurović, M., Garbarino, M., Meloni, F., Spalević, V., Lingua, E., Motta R. (2022). The value of long-term history of small and fragmented old-growth forests for restoration ecology. *Past Global Changes Magazine*, 30(1), 8–9. <https://doi.org/10.22498/pages.30.1.8>

- Flinn, K. M., & Vellend, M. (2005). Recovery of forest plant communities in post-agricultural landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 3(5), 243–250. [https://doi.org/10.1890/1540-9295\(2005\)003\[0243:ROFPCI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1540-9295(2005)003[0243:ROFPCI]2.0.CO;2)
- Foster, D. R. (1992). Land-Use History (1730-1990) and Vegetation Dynamics in Central New England, USA. *Journal of Ecology*, 80(4), 753–771. <https://doi.org/10.2307/2260864>
- Foster, D., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Brokaw, N., Tilman, D., & Knapp, A. (2003). The Importance of Land-Use Legacies to Ecology and Conservation. *BioScience*, 53(1), 77. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2003\)053\[0077:TIOLUL\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2003)053[0077:TIOLUL]2.0.CO;2)
- Frelich, L. E. (2002). *Forest Dynamics and Disturbance Regimes: Studies from Temperate Evergreen-Deciduous Forests*. Cambridge University Press.
- Galloway, J., Adamczewski, J., Schock, D., Andrews, T., MacKay, G., Bowyer, V., Meulendyk, T., Moorman, B., & Kutz, S. (2012). Diet and Habitat of Mountain Woodland Caribou Inferred from Dung Preserved in 5000-year-old Alpine Ice in the Selwyn Mountains, Northwest Territories, Canada. *Arctic*, 65, 59–79. <https://doi.org/10.14430/arctic4185>
- Garbarino, M., & Weisberg, P. J. (2020). Land-use legacies and forest change. *Landscape Ecology*, 35(12), 2641–2644. <https://doi.org/10.1007/s10980-020-01143-0>
- Giesecke, T. (2013). Changing Plant Distributions and Abundances. *The Encyclopedia of Quaternary Science* (Kd 3, lk 854–860). Elsevier.
- Grace, J. B. (1999). The factors controlling species density in herbaceous plant communities: An assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 2(1), 1–28. <https://doi.org/10.1078/1433-8319-00063>
- Grime, J. P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties* (2. ed). Wiley.
- Haile, J., Froese, D. G., MacPhee, R. D. E., Roberts, R. G., Arnold, L. J., Reyes, A. V., Rasmussen, M., Nielsen, R., Brook, B. W., Robinson, S., Demuro, M., Gilbert, M. T. P., Munch, K., Austin, J. J., Cooper, A., Barnes, I., Möller, P., & Willerslev, E. (2009). Ancient DNA reveals late survival of mammoth and horse in interior Alaska. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106(52), 22352–22357. <https://doi.org/10.1073/pnas.0912510106>

- Haile, J., Holdaway, R., Oliver, K., Bunce, M., Gilbert, M. T. P., Nielsen, R., Munch, K., Ho, S. Y. W., Shapiro, B., & Willerslev, E. (2007). Ancient DNA Chronology within Sediment Deposits: Are Paleobiological Reconstructions Possible and Is DNA Leaching a Factor? *Molecular Biology and Evolution*, 24(4), 982–989. <https://doi.org/10.1093/molbev/msm016>
- Hannula, S. E., Heinen, R., Huberty, M., Steinauer, K., De Long, J. R., Jongen, R., & Bezemer, T. M. (2021). Persistence of plant-mediated microbial soil legacy effects in soil and inside roots. *Nature Communications*, 12(1), 5686. <https://doi.org/10.1038/s41467-021-25971-z>
- Hawkes, C. V., Shinada, M., & Kivlin, S. N. (2020). Historical climate legacies on soil respiration persist despite extreme changes in rainfall. *Soil Biology and Biochemistry*, 143, 107752. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2020.107752>
- Helm, A. (2019). *Eesti pärandkooslused: Loopealsed ja kadastikud. Ülevaade elurikkusest ja väärtustest ning juhend hooldamiseks ja taastamiseks. Keskkonnaameti tellimisel koostatud juhendmaterjal*. Nordic Botanical OÜ.
- Helm, A., Hanski, I., & Pärtel, M. (2006). Slow response of plant species richness to habitat loss and fragmentation. *Ecology Letters*, 9(1), 72–77. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00841.x>
- Helm, A., Prangel, E., Ingerpuu, N., Ivask, M., Jüriado, I., Karise, R., Kasari, L., Keerberg, L., Kupper, T., Marja, R., Meriste, M., Oja, E., Soon, V., Tarlap, P., Tiitsaar, A., Reitalu, T. 2021. Loopealsete suuremahulise taastamise mõju elurikkusele, taastamisjärgne seisund ja taastamistegevuste analüüs. Keskkonnainvesteeringute Keskuse looduskaitseprogrammi projekti "Loopealsete suuremahulise taastamise mõju elurikkusele, taastamisjärgne seisund ja taastamistegevuste analüüs (01.01.2019-30.05.2021)" lõpparuanne. Tartu Ülikool, Ökoloogia ja Maateaduste Instituut.
- Helm, A., & Toussaint, A. (2020). *Poollooduslike koosluste ökoloogilise toimimise hinnang*. Ökoloogia ja Maateaduste Instituut.
- Heneghan, L., Fatemi, F., Umek, L., Grady, K., Fagen, K., & Workman, M. (2006). The invasive shrub European buckthorn (*Rhamnus cathartica*, L.) alters soil properties in

- Midwestern U.S. woodlands. *Applied Soil Ecology*, 32(1), 142–148. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2005.03.009>
- Hernández-Alonso, H., Madrigal-González, J., & Silla, F. (2023). The ecological scale mediates whether trees experience drought legacies in radial growth. *Forest Ecosystems*, 10, 100112. <https://doi.org/10.1016/j.fecs.2023.100112>
- Higgs, E., Falk, D. A., Guerrini, A., Hall, M., Harris, J., Hobbs, R. J., Jackson, S. T., Rhemtulla, J. M., & Throop, W. (2014). The changing role of history in restoration ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 12(9), 499–506. <https://doi.org/10.1890/110267>
- Huang, C., Zhou, Z., Peng, C., Teng, M., & Wang, P. (2019). How is biodiversity changing in response to ecological restoration in terrestrial ecosystems? A meta-analysis in China. *Science of The Total Environment*, 650, 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.08.320>
- Jackson, S. T., & Sax, D. F. (2010). Balancing biodiversity in a changing environment: Extinction debt, immigration credit and species turnover. *Trends in Ecology & Evolution*, 25(3), 153–160. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.10.001>
- Jakovac, C. C., Junqueira, A. B., Crouzeilles, R., Peña-Claros, M., Mesquita, R. C. G., & Bongers, F. (2021). The role of land-use history in driving successional pathways and its implications for the restoration of tropical forests. *Biological Reviews*, 96(4), 1114–1134. <https://doi.org/10.1111/brv.12694>
- Johansson, L. J., Hall, K., Prentice, H. C., Ihse, M., Reitalu, T., Sykes, M. T., & Kindström, M. (2008). Semi-natural grassland continuity, long-term land-use change and plant species richness in an agricultural landscape on Öland, Sweden. *Landscape and Urban Planning*, 84(3), 200–211. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2007.08.001>
- Jørgensen, T., Haile, J., Möller, P., Andreev, A., Boessenkool, S., Rasmussen, M., Kienast, F., Coissac, E., Taberlet, P., Brochmann, C., Bigelow, N. H., Andersen, K., Orlando, L., Gilbert, M. T. P., & Willerslev, E. (2012). A comparative study of ancient sedimentary DNA, pollen and microfossils from permafrost sediments of northern Siberia reveals long-term vegetational stability. *Molecular Ecology*, 21(8), 1989–2003. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2011.05287.x>

- Kannenbergh, S. A., Novick, K. A., Alexander, M. R., Maxwell, J. T., Moore, D. J. P., Phillips, R. P., & Anderegg, W. R. L. (2019). Linking drought legacy effects across scales: From leaves to tree rings to ecosystems. *Global Change Biology*, *25*(9), 2978–2992. <https://doi.org/10.1111/gcb.14710>
- Krüger, A. M., Hellwig, F. H., & Oberprieler, C. (2002). Genetic diversity in natural and anthropogenic inland populations of salt-tolerant plants: Random amplified polymorphic DNA analyses of *Aster tripolium* L. (Compositae) and *Salicornia ramosissima* Woods (Chenopodiaceae). *Molecular Ecology*, *11*(9), 1647–1655. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2002.01562.x>
- Kuussaari, M., Bommarco, R., Heikkinen, R. K., Helm, A., Krauss, J., Lindborg, R., Öckinger, E., Pärtel, M., Pino, J., Rodà, F., Stefanescu, C., Teder, T., Zobel, M., & Steffan-Dewenter, I. (2009). Extinction debt: A challenge for biodiversity conservation. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(10), 564–571. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.04.011>
- Kõresaar, E. (2003). Eluloolisest käsitlusviisist Eesti kultuuriteadustes. *Pärimus ja tõlgendus: Artikleid folkloristika ja etnoloogia teooria, meetodite ning uurimispraktika alalt* (lk 61–76). Tartu Ülikooli Kirjastus.
- Laasimer, L. (1965). *Eesti NSV taimkate*. Tallinn: Valgus.
- Lascurain-Rangel, M., Rodríguez-Rivas, G., Antonio Gómez-Díaz, J., Alvarez-Palacios, J. L., Benitez-Badillo, G., López-Binnquist, C., Dávalos-Sotelo, R., & López-Acosta, J. C. (2019). Long-term enrichment with the camedor palm (*Chamaedorea elegans* Mart.) improved forest cover in an anthropogenic tropical landscape. *Forest Ecology and Management*, *450*, 117499. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2019.117499>
- Leigh, D. M., Hendry, A. P., Vázquez-Domínguez, E., & Friesen, V. L. (2019). Estimated six per cent loss of genetic variation in wild populations since the industrial revolution. *Evolutionary Applications*, *12*(8), 1505–1512. <https://doi.org/10.1111/eva.12810>
- Lindbladh, M., Fraver, S., Edvardsson, J., & Felton, A. (2013). Past forest composition, structures and processes – How paleoecology can contribute to forest conservation. *Biological Conservation*, *168*, 116–127. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.09.021>

- Maandi, P. (2009). The silent articulation of private land rights in Soviet Estonia: A geographical perspective. *Geoforum*, 40(3), 454–464. <https://doi.org/10.1016/j.geoforum.2009.03.003>
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An Equilibrium Theory of Insular Zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373–387. <https://doi.org/10.2307/2407089>
- Malhi, Y., Doughty, C. E., Galetti, M., Smith, F. A., Svenning, J.-C., & Terborgh, J. W. (2016). Megafauna and ecosystem function from the Pleistocene to the Anthropocene. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 838–846. <https://doi.org/10.1073/pnas.1502540113>
- Martínez, M. L., & López-Barrera, F. (2008). Special issue: Restoring and designing ecosystems for a crowded planet. *Écoscience*, 15(1), 1–5.
- Matthias, I., Semmler, M. S. S., & Giesecke, T. (2015). Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *Journal of Ecology*, 103(4), 880–890. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12404>
- Maurer, K., Durka, W., & Stöcklin, J. (2003). Frequency of plant species in remnants of calcareous grassland and their dispersal and persistence characteristics. *Basic and Applied Ecology*, 4(4), 307–316. <https://doi.org/10.1078/1439-1791-00162>
- Mesquita, R. de C. G., Massoca, P. E. dos S., Jakovac, C. C., Bentos, T. V., & Williamson, G. B. (2015). Amazon Rain Forest Succession: Stochasticity or Land-Use Legacy? *BioScience*, 65(9), 849–861. <https://doi.org/10.1093/biosci/biv108>
- Mitchell, F. J. G. (2005). How open were European primeval forests? Hypothesis testing using palaeoecological data. *Journal of Ecology*, 93(1), 168–177. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2004.00964.x>
- Mooney, H. A., & Drake, J. A. (1986). *Ecology of Biological Invasions of North America and Hawaii*. Springer: New York. <https://doi.org/10.1007/978-1-4612-4988-7>
- Moret, P., Muriel, P., Jaramillo, R., & Dangles, O. (2019). Humboldt's Tableau Physique revisited. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 116(26), 12889–12894. <https://doi.org/10.1073/pnas.1904585116>
- Mustonen, T. (2013). Oral histories as a baseline of landscape restoration – Co-management and watershed knowledge in Jukajoki River. *Fennia - International Journal of Geography*, 191(2), Article 2.

- Naaf, T., & Kolk, J. (2015). Colonization credit of post-agricultural forest patches in NE Germany remains 130–230 years after reforestation. *Biological Conservation*, *182*, 155–163. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.12.002>
- Navarro, L. M., & Pereira, H. M. (eds). (2015). *Rewilding European Landscapes* (1st ed. 2015). Springer International Publishing : Imprint: Springer. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-12039-3>
- Pearce, E. A., Mazier, F., Normand, S., Fyfe, R., Andrieu, V., Bakels, C., Balwierz, Z., Bińka, K., Boreham, S., Borisova, O. K., Brostrom, A., de Beaulieu, J.-L., Gao, C., González-Sampériz, P., Granoszewski, W., Hrynowiecka, A., Kołaczek, P., Kuneš, P., Magri, D., ... Svenning, J.-C. (2023). Substantial light woodland and open vegetation characterized the temperate forest biome before Homo sapiens. *Science Advances*, *9*(45). <https://doi.org/10.1126/sciadv.adi9135>
- Penuelas, J., & Sardans, J. (2009). Ecology: Elementary factors. *Nature*, *460*, 803–804. <https://doi.org/10.1038/460803a>
- Peterken, G. F., & Game, M. (1984). Historical Factors Affecting the Number and Distribution of Vascular Plant Species in the Woodlands of Central Lincolnshire. *Journal of Ecology*, *72*(1), 155–182. <https://doi.org/10.2307/2260011>
- Piché, N., & Kelting, D. L. (2015). Recovery of soil productivity with forest succession on abandoned agricultural land. *Restoration Ecology*, *23*(5), 645–654. <https://doi.org/10.1111/rec.12241>
- Plue, J., Hermy, M., Verheyen, K., Thuillier, P., Saguez, R., & Decocq, G. (2008). Persistent changes in forest vegetation and seed bank 1,600 years after human occupation. *Landscape Ecology*, *23*(6), 673–688. <https://doi.org/10.1007/s10980-008-9229-4>
- Price, M. (2023). Ancient humans traveled half the world to Asia before main migration out of Africa. *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.adj2192>
- Vilnius Radiocarbon, 2024. Pricelist. Vilnius Radiocarbon. Vaadatud 30.03.2024 <https://vilniusradiocarbon.com/pricing/pricelist/for-individuals/>
- Printsmann, A., Nugin, R., & Palang, H. (2022). Intricacies of Moral Geographies of Land Restitution in Estonia. *Land*, *11*(2), 235. <https://doi.org/10.3390/land11020235>
- Pärtel, M., Bruun, H. H., & Sammuli, M. (2005). Biodiversity in temperate European grasslands: Origin and conservation. *Grassland Service in Europe*, *10*, 1–14.

- Pärtel, M., Helm, A., Reitalu, T., Liira, J., & Zobel, M. (2007). Grassland diversity related to the Late Iron Age human population density. *Journal of Ecology*, *95*(3), 574–582. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2007.01230.x>
- Reid, W., Mooney, H., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraiappah, A., Hassan, R., Kasperson, R., Leemans, R., May, R., Mcmichael, A., Pingali, P., Samper, C., Scholes, R., Watson, R., Zakri, A. H., & Zurek, M. (2005). *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press.
- Reinula, I., Träger, S., Hernández-Agramonte, I. M., Helm, A., & Aavik, T. (2021). Landscape genetic analysis suggests stronger effects of past than current landscape structure on genetic patterns of *Primula veris*. *Diversity and Distributions*, *27*(9), 1648–1662. <https://doi.org/10.1111/ddi.13357>
- Reitalu, T., Johansson, L. J., Sykes, M. T., Hall, K., & Prentice, H. C. (2010). History matters: Village distances, grazing and grassland species diversity. *Journal of Applied Ecology*, *47*(6), 1216–1224. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01875.x>
- Saar, L., Takkis, K., Pärtel, M., & Helm, A. (2012). Which plant traits predict species loss in calcareous grasslands with extinction debt? *Diversity and Distributions*, *18*(8), 808–817. <https://doi.org/10.1111/j.1472-4642.2012.00885.x>
- Schamp, B., Laird, R., & Aarssen, L. W. (2002). Fewer species because of uncommon habitat? Testing the species pool hypothesis for low plant species richness in highly productive habitats. *Oikos*, *97*. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970116.x>
- Schweingruber, F. H. (1988). *Tree Rings: Basics and Applications of Dendrochronology*. Springer Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-1273-1>
- Skogheim, R., Simon, V. K., Gao, L., & Dietze-Schirdewahn, A. (2018). Place Identity with a Historic Landscape – An Interview-Based Case Study of Local Residents’ Relationship with the Austrått Landscape in Norway. *Heritage & Society*, *11*(1), 1–18. <https://doi.org/10.1080/2159032X.2018.1553425>
- Sugita, S. (2007). Theory of quantitative reconstruction of vegetation II: All you need is LOVE. *The Holocene*, *17*(2), 243–257. <https://doi.org/10.1177/0959683607075838>

- Svenning, J.-C. (2002). A review of natural vegetation openness in north-western Europe. *Biological Conservation*, *104*(2), 133–148. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00162-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00162-8)
- Zhang, Z., Wen, G., Bu, D., Sun, G., & Qiang, S. (2022). Long–Distance Wind Dispersal Drives Population Range Expansion of *Solidago canadensis*. *Plants*, *11*(20), 2734. <https://doi.org/10.3390/plants11202734>
- Zobel, M., Otto, R., Laanisto, L., Naranjo-Cigala, A., Pärtel, M., & Fernández-Palacios, J. M. (2011). The formation of species pools: Historical habitat abundance affects current local diversity. *Global Ecology and Biogeography*, *20*(2), 251–259. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2010.00593.x>
- Zou, C., Penfold, C., Sands, R., Misra, R. K., & Hudson, I. (2001). Effects of soil air-filled porosity, soil matric potential and soil strength on primary root growth of radiata pine seedlings. *Plant and Soil*, *236*, 105–115. <https://doi.org/10.1023/A:1011994615014>
- Takkis, K., Pärtel, M., Saar, L., & Helm, A. (2013). Extinction debt in a common grassland species: Immediate and delayed responses of plant and population fitness. *Plant Ecology*, *214*(7), 953–963. <https://doi.org/10.1007/s11258-013-0221-y>
- Talvi, T., & Talvi, T. (2012). *Poollooduslikud kooslused. Kaitse ja hooldus*. Põllumajandusministeerium.
- Taylor, D. R., Aarssen, L. W., & Loehle, C. (1990). On the Relationship between r/K Selection and Environmental Carrying Capacity: A New Habitat Templet for Plant Life History Strategies. *Oikos*, *58*(2), 239–250. <https://doi.org/10.2307/3545432>
- Tilman, D., May, R. M., Lehman, C. L., & Nowak, M. A. (1994). Habitat destruction and the extinction debt. *Nature*, *371*(6492), 65–66. <https://doi.org/10.1038/371065a0>
- Tullus, T., Lutter, R., Randlane, T., Saag, A., Tullus, A., Oja, E., Degtjarenko, P., Pärtel, M., & Tullus, H. (2022). The effect of stand age on biodiversity in a 130-year chronosequence of *Populus tremula* stands. *Forest Ecology and Management*, *504*, 119833. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119833>
- Turley, N. E., Bell-Dereske, L., Evans, S. E., & Brudvig, L. A. (2020). Agricultural land-use history and restoration impact soil microbial biodiversity. *Journal of Applied Ecology*, *57*(5), 852–863. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13591>

- United Nations Environment Programme, 2021. Becoming #GenerationRestoration: Ecosystem restoration for people, nature and climate. Vaadatud 13.05.2024 <https://wedocs.unep.org/bitstream/handle/20.500.11822/36251/ERPNC.pdf>
- Vilà-Cabrera, A., Astigarraga, J., Jump, A. S., Zavala, M. A., Seijo, F., Sperlich, D., & Ruiz-Benito, P. (2023). Anthropogenic land-use legacies underpin climate change-related risks to forest ecosystems. *Trends in plant science*, 28(10), 1132–1143. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2023.04.014>
- Vitousek, P., Walker, L., Whiteaker, L., Mueller-Dombois, D., & Matson, P. (1987). Biological Invasion by *Myrica faya* Alters Ecosystem Development in Hawaii. *Science*, 238, 802–804. <https://doi.org/10.1126/science.238.4828.802>
- Väli, V., Vassiljev, J., Alliksaar, T., Blaus, A., Kama, P., Kihno, K., Põldmaa, M., Saarse, L., Tomson, P., & Poska, A. (2024). Multiscale pollen-based reconstructions of anthropogenic land-cover change in Karula Upland, south Estonia. *Journal of Archaeological Science*, 163, 105940. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2024.105940>
- Willerslev, E., Davison, J., Moora, M., Zobel, M., Coissac, E., Edwards, M. E., Lorenzen, E. D., Vestergård, M., Gussarova, G., Haile, J., Craine, J., Gielly, L., Boessenkool, S., Epp, L. S., Pearman, P. B., Cheddadi, R., Murray, D., Bråthen, K. A., Yoccoz, N., ... Taberlet, P. (2014). Fifty thousand years of Arctic vegetation and megafaunal diet. *Nature*, 506(7486), 47–51. <https://doi.org/10.1038/nature12921>
- Williams-Linera, G., Bonilla-Moheno, M., & López-Barrera, F. (2016). Tropical cloud forest recovery: The role of seed banks in pastures dominated by an exotic grass. *New Forests*, 47(3), 481–496. <https://doi.org/10.1007/s11056-016-9526-8>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Anel Neumann

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose

AJALOOLISTE TEGURITE MÕJU LOODUSLIKELE JA POOLLOODUSLIKELE KOOSLUSTELE,

mille juhendajad on Triin Reitalu ja Elvi Liiv,

reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.

2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 4.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Anel Neumann

22.05.2024